

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO OESTE DO PARANÁ
CENTRO DE ENGENHARIAS E CIÊNCIAS EXATAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS PESQUEIROS E
ENGENHARIA DE PESCA

LEANDRO FERNANDES CELESTINO

Migração de *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) através de escada para peixes em usina hidrelétrica: gatilhos migratórios e conectividade bidirecional

Toledo

2018

LEANDRO FERNANDES CELESTINO

Migração de *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) através de escada para peixes em usina hidrelétrica: gatilhos migratórios e conectividade bidirecional

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Recursos Pesqueiros e Engenharia de Pesca – Mestrado e Doutorado, do Centro de Engenharias e Ciências Exatas, da Universidade Estadual do Oeste do Paraná, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Recursos Pesqueiros e Engenharia de Pesca.

Área de concentração: Recursos Pesqueiros e Engenharia de Pesca.

Orientador: Prof. Dr. Sergio Makrakis

Co-orientador: Prof. Dr. Francisco Javier Sanz-Ronda

Toledo

2018

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho aos meus pais, que sempre sonharam que seus filhos seriam doutores.

AGRADECIMENTOS

Nesta página muito especial desse trabalho agradeço a algumas pessoas, dentre as muitas que me ajudaram a realizá-lo. Pessoas com as quais convivo até hoje e outras que estavam apenas de passagem, mas serão carinhosamente lembradas por toda minha vida.

Primeiramente, agradeço a meu orientador Prof. Dr. Sergio Makrakis por me guiar neste universo de aprendizado, descobertas, frustrações, alegrias e realizações que é a pesquisa científica. Além disso, agradeço pela paciência, confiança, sintonia de pensamentos e amizade ao longo desses sete anos. Espero que tenha valido a pena orientar um “corintiano”! Agradeço ao meu co-orientador, por quem tenho profunda admiração, Prof. Dr. Francisco Javier Sanz-Ronda, pelos ensinamentos na vida profissional e pessoal, em especial por ter me ensinado que: *“cuando se sale para hacer la cosecha de setas, no se puede cosechar relojes”*. Também agradeço a Profa. Dra. Maristela Cavicchioli Makrakis, que sempre participou ativamente da construção deste trabalho e de minha formação acadêmica.

Não tem como não ser grato aos meus colegas de laboratório, que sempre me motivaram durante o doutorado. “Mister” Jhony F. Mendonça, que pacientemente editou o mapa de área de estudos umas 10 vezes. Suelen Pini, por sempre deixar o ambiente mais alegre. Patrícia Sarai, que com sua serenidade sempre nos acalma durante momentos difíceis. Lucileine de Assumpção, que sempre estava atenta aos regulamentos do programa e era minha constante fonte. Jorge Vicente P. Neto, que sempre nos entretinha com seu “migué” durante as cansativas tardes de trabalho. Rafael Cavaretto, sempre presente quando tinha alguma dúvida gramatical. Fábio Luiz, que sempre nos ajudou durante a organização do material de coleta e aos demais: Fco. Javier Bravo, Max Obeso, Jorge Valbuena, Jorge Ruiz, Hudson Borghezan, Evelin Teixeira, Alan Silva, Pércimo Chiaretto e Sergio Zeni, muito obrigado!

Da mesma forma, sou grato à Companhia Energética de São Paulo – CESP, pela confiança, apoio financeiro e logístico para execução dessa pesquisa. Além disso, vale nominar, dentre todos os colaboradores da empresa, pessoas que ativamente contribuíram: Hugo Marques, Silvio Bocardo, João Willie, Sergio Bovolenta, Celso Machado, Washington Geres e Valmir Evangelista. A todos vocês, muito obrigado!

De maneira muito especial quero agradecer à minha família que sempre me apoiou na carreira acadêmica, com a certeza de que a melhor herança é o conhecimento. Obrigado mãe, Luzia Fernandes Celestino. Obrigado pai, Valdemar Celestino. Obrigado minhas irmãs, Elaine F. Celestino e Érica F. Celestino. Com muito amor agradeço à minha companheira,

Camila de Andrade Silva, que pacientemente me acompanhou durante o mestrado e doutorado. Espero que nas próximas fases eu tenha mais tempo para dedicar aos nossos sonhos.

Agradeço Uilian Simões e Carla Regina por sempre me auxiliarem com a burocracia do programa de pós-graduação. De maneira geral, agradeço também a todos os professores que contribuíram para minha formação e aos meus amigos que muitas vezes me apoiaram nesta caminhada.

Migração de *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) através de escada para peixes em usina hidrelétrica: gatilhos migratórios e conectividade bidirecional

RESUMO

A migração reprodutiva é um fenômeno adaptativo essencial para a perpetuação das espécies. Os peixes migradores evoluíram identificando sinais do ambiente para sincronizar a migração reprodutiva com as condições ótimas do ambiente e, assim, maximizar a reprodução e sobrevivência da prole. No entanto, a conservação de espécies potamódromas tem sido ameaçada pela perda de conectividade longitudinal e alteração dos regimes hidrológicos pelas barragens. Uma estratégia de manejo para restabelecer a conectividade é a construção de escadas para peixes que, em rios neotropicais, têm sido descritas como vias unidirecionais ascendentes. Este estudo avaliou o comportamento migratório de *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) durante quatro anos na escada para peixes da UHE Engenheiro Sergio Motta (conhecida também como Porto Primavera), alto Rio Paraná. Monitoramos a escada para peixes continuamente com o sistema RFID (*Radio Frequency Identification*). Ao todo, 1.419 espécimes de *P. lineatus* foram marcados com PIT-tag (*Passive Integrated Transponder*) e liberados a jusante e a montante da barragem de Porto Primavera. Os objetivos foram entender o comportamento migratório reprodutivo de *P. lineatus* em resposta aos fatores ambientais e identificar se os peixes eram capazes de utilizar a escada para peixes em ambas direções, ascendente e descendente. A migração reprodutiva de *P. lineatus* foi influenciada por gatilhos sincronizadores. Além disso, os resultados indicam que apenas uma parte da população de *P. lineatus* utiliza a escada para peixes e vários peixes foram capazes de utilizar a escada em ambas direções, repetindo os movimentos ao longo do período do estudo.

Palavras-chave: Curimba; Conectividade; Análise de sobrevivência; Rio Paraná; Potamódromo.

Migration of *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) through fish ladder in hydropower plant: migratory triggers and bidirectional connectivity

ABSTRACT

The reproductive migration is an adaptative phenomenon which is essential for species perpetuation. The migratory fish species have been evolved to identify the environmental cues to timing their migration with optimal environmental conditions, thus maximizing the reproduction and offspring survival. However, the conservation of potamodromous species have been threatened due to the loss of bidirectional connectivity and alterations of hydrological regimes imposed by dams. One management strategy to reestablish the connectivity is to build fishways, although they have been described as ascending one-ways in Neotropical rivers. Therefore, this study evaluated the migratory behavior of *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) over 4 years in the fish ladder of HPP Engenheiro Sergio Motta (also known as Porto Primavera). We monitored the fish ladder continuously with the RFID system (Radio Frequency Identification). Overall, 1,419 specimens of *P. lineatus* were tagged with PIT-tag (Passive Integrated Transponder) and released in downstream and upstream of Porto Primavera dam. The aims were understanding the reproductive migratory behavior of *P. lineatus* in response to environmental factors and identify whether fish are able to use the fish ladder in both directions, ascending and descending. The reproductive migration of *P. lineatus* was influenced for synchronizing triggers. Besides that, the results indicate that only part of *P. lineatus* population use the fish ladder. However, some individuals are able to use the fish ladder in both directions over their life cycle.

Keywords: Streaked prochilod; Connectivity; Survival Analysis; Paraná River; Potamodromous.

Tese elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Hydrobiologia*. Disponível em: <https://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10750?detailsPage=pltc_i_911058>*

SUMÁRIO

Capítulo 1: Efeito de gatilhos sincronizadores sobre a migração reprodutiva de <i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes, 1836) em um grande rio regulado	9
1. INTRODUÇÃO	11
2. METODOLOGIA.....	13
2.1 Área de estudo	13
2.2 Captura, marcação e soltura dos peixes.....	15
2.3 Monitoramento da migração.....	15
2.4 Covariáveis e construção de modelos candidatos.....	16
2.5 Análise de dados	17
2.5.1 Características dos peixes.....	17
2.5.2 Migração temporal e diária.....	17
2.5.3 Covariáveis e modelos.....	18
3. RESULTADOS	19
3.1 Características dos peixes.....	19
3.2 Proporção de migrantes	19
3.3 Migração temporal e diária.....	20
3.4 Modelos	21
3.5 Gatilhos.....	22
4. DISCUSSÃO	26
5. REFERÊNCIAS	30
CAPITULO 2: Mantendo a conectividade bidirecional em um grande rio Neotropical por meio de escada para peixes: implicações para conservação de peixes migradores ...	37
1. INTRODUÇÃO	39
2. MATERIAIS E MÉTODOS	41
2.1 Área de estudo	41
2.2 Escada para peixes.....	42
2.3 Captura, marcação e soltura de peixes.....	43
2.4 Monitoramento	43
2.5 Análises	44
3. RESULTADOS	45
3.1 Entrada na escada e proporção de passagem	45
3.2 Tempo de passagem pela escada	46
3.3 Diferenças sazonais	46
3.4 Padrões de retorno	47
4. DISCUSSÃO	50
4.1 Implicações para a Conservação.....	52
5. REFERÊNCIAS	53

Capítulo 1: Efeito de gatilhos sincronizadores sobre a migração reprodutiva de *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) em um grande rio regulado

RESUMO

A migração reprodutiva é um fenômeno adaptativo essencial para a perpetuação das espécies. Os peixes migradores evoluíram identificando sinais do ambiente para sincronizar a migração reprodutiva com condições ótimas do ambiente para maximizar a reprodução e sobrevivência da prole. O objetivo deste trabalho foi identificar as variáveis ambientais que atuam como gatilhos e avaliar seus efeitos na sincronização da migração reprodutiva de *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836). Para isso, monitoramos a migração de *P. lineatus*, com o sistema RFID (*Radio Frequency Identification*) em um corredor obrigatório – escada para peixes – durante os períodos reprodutivos 2012–2013 e 2015–2016. Foram marcados 807 peixes adultos com PIT-tag (*Passive Integrated Transponder*) e liberados em dois pontos a jusante da UHE Porto Primavera, no Alto rio Paraná. Ao todo, foram registrados na escada para peixes 34,4% (n = 278) dos peixes. *P. lineatus* apresentou migração estritamente diurna, entre as 07:00 h e 19:00 h. No período reprodutivo 2012–13 a migração foi acentuada em fevereiro, enquanto que no período de 2015–16 esta foi em janeiro. Os resultados indicam que *P. lineatus* sincroniza sua migração reprodutiva em resposta à combinação de gatilhos sincronizadores, como: vazão turbinada, variação de cota, pressão atmosférica e a turbidez.

Palavras-chaves: Comportamento de peixes; RFID; Análise de Sobrevivência; Fatores ambientais; Escada para peixes.

ABSTRACT

The reproductive migration is an adaptative phenomenon which is essential for species perpetuation. The migratory fish species have been evolved to identify the environmental cues to timing their migration with optimal environmental conditions, thus maximizing the reproduction and offspring survival. The aim of this work was to identify the environmental variables which acts as triggers and assess its effects on reproductive migration timing of *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836). For this, we monitored the migration of *P. lineatus* with the RFID system (Radio Frequency Identification) through a mandatory corridor – fish ladder – during the reproductive seasons 2012–2013 and 2015–2016. 807 adults fish were tagged with PIT-tag (Passive Integrated Transponder) and released in two sites downstream of the HHP Porto Primavera, Upper Paraná river. Overall, 34.4% (n = 278) of the fish were recorded into the fish ladder. *P. lineatus* exhibited migration strictly during daytime, among 07:00 h and 19:00 h. In the reproductive season 2012–13 the migration was intensified in February, while in the season 2015–16 it happened in January. The results indicate that *P. lineatus* synchronizes the reproductive migration in response to a combination of synchronizers triggers, as: turbine discharge, quota variation, atmospheric pressure and turbidity.

Keywords: Fish behavior; RFID; Survival Analysis; Environmental factors; Fish ladders

1. INTRODUÇÃO

A migração resulta de um processo adaptativo que confere aos animais a necessidade temporal de se moverem espacialmente (Dingle & Drake, 2007), podendo ocorrer em escalas sazonais ou diárias, longas ou curtas, longitudinais, laterais ou verticais (Lucas & Baras, 2001). Migrações possibilitam aos animais buscar melhores condições e recursos, evitar predação, se dispersar (Skov et al., 2013; Nabi et al., 2014) e, mais comumente em peixes, se deslocar para fins reprodutivos (Lucas & Baras, 2001). Aproximadamente 2,5% de todas as espécies de peixes realizam algum tipo de migração (Binder et al., 2011).

Peixes migradores necessitam ter habilidade de locomoção, orientação e navegação, estoque energético e idade ou tamanho mínimo para migrar (Dingle & Drake, 2007; Tsukamoto et al., 2009; Nabi et al., 2014). Ao atingir um limiar de idade, fatores ambientais passam a exercer influência sobre a reprodução dos peixes migratórios (Vazzoler, 1996). Um animal migrador passa por três fases: durante a fase de desenvolvimento ocorrem expressões gênicas que conduzem à alterações morfológicas (ex. dimorfismo sexual), fisiológicas (ex. desenvolvimento gonadal) e comportamentais (ex. comportamento de corte), seguidas pela fase de maturação, que é caracterizada pelo início da migração, e fase terminal, quando ocorre a reprodução e o final do estímulo migratório (Ramenofsky & Wingfield, 2007). Essas três fases são reguladas por dois grandes grupos de fatores ambientais, chamados de preditivo inicial e preditivo local (Ramenofsky & Wingfield, 2007).

Os fatores preditivos iniciais, como fotoperíodo e temperatura, atuam principalmente sobre a fase de desenvolvimento (McNamara et al., 2011; García-Vega et al., 2018), enquanto o fator preditivo local atua sobre a fase de maturação e pode ser um inibidor ou acelerador da migração reprodutiva (Ramenofsky & Wingfield, 2007). Além disso, os fatores preditivos também são conhecidos como fatores proximais ou gatilhos (Vazzoler, 1996). Assim, a interpretação do fator preditivo local pelos peixes os faz regular/sincronizar a migração reprodutiva. Dessa maneira, podem acelerar ou retardar os movimentos migratórios; por isso, são conhecidos como gatilhos sincronizadores (Vazzoler, 1996; Ramenofsky & Wingfield, 2007). Portanto, a motivação migratória está associada aos gatilhos que desencadeiam processos fisiológicos e comportamentais nos peixes (Costa & Mateus, 2009; Goerig & Castro-Santos, 2017).

Fatores endógenos, como a condição corporal dos peixes, níveis hormonais e maturação gonadal, resultam dos estímulos dos gatilhos (Nabi et al., 2014; Lennox et al., 2016). Peixes potamódromos neotropicais evoluíram ao longo de sua história de vida para

identificar sinais ideais para sincronizar a migração reprodutiva a fim de maximizar o fitness reprodutivo (Godinho & Kynard, 2008; Godinho et al., 2010; Moraes & Deverat, 2016). Assim, se em um período específico os fatores exógenos não garantirem motivação suficiente, os peixes poderão aguardar o momento ideal (Brodersen et al., 2014; Brönmark et al., 2014), o que pode causar atraso migratório em uma estação reprodutiva (Castro-Santos & Haro, 2003; Schilt, 2007) ou simplesmente a não migração (Shaw & Levin, 2011; Chapman et al., 2012).

Ações antrópicas, como a construção de barragens, afetam diretamente o comportamento migratório das espécies potamódromas (Makrakis et al., 2007). A barragem altera a hidrologia do sistema fluvial a montante e jusante (Junk et al., 1989; Ligon et al., 1995; Timpe & Kaplan, 2017) e, conseqüentemente, influencia os gatilhos migratórios das espécies que realizam longas migrações reprodutivas (Makrakis et al., 2012; Wagner et al., 2012; Albins et al., 2013). O Alto rio Paraná é o sistema fluvial mais regulado da América do Sul, onde existem mais de 310 espécies de peixes e ao menos 16 são consideradas migradoras de longas distâncias, entre as quais *Prochilodus lineatus* é conspícua (Agostinho et al., 2004; Langeani et al., 2007; Makrakis et al., 2012).

Prochilodus lineatus (Valenciennes, 1836) é uma espécie potamódroma e iliófaga, nativa da Bacia do Rio Paraná (Godoy, 1975; Capeleti & Petrere Jr, 2006), que tem um tempo médio de vida de até 8 anos (Santana & Minte-Vera, 2017). Começando aos 3 anos, mas incluindo alguns juvenis maiores de 2 anos, esta espécie realiza longas migrações ascendentes e laterais em tributários, que podem superar os 1.000 km (Bayley, 1973; Makrakis et al., 2012). Suas migrações começam ao final da estação seca (primavera) e se intensificam no início de cheia (verão) (Agostinho et al., 1993; Nakatani et al., 2001).

Estudos têm mostrado o efeito de variáveis ambientais, principalmente precipitação, vazão e inundação, sobre o comportamento migratório e sucesso reprodutivo de espécies do gênero *Prochilodus* (Fernandes et al., 2009; Oliveira et al., 2014; Lopes et al., 2018). No entanto, vários aspectos sobre os gatilhos que sincronizam a migração reprodutiva de *P. lineatus* continuam incertos. Por exemplo, apesar de se saber que *P. lineatus* inicia a migração reprodutiva no final do período de águas baixas (outubro – novembro) (Agostinho et al., 1993, 2003), ainda são desconhecidas quais variáveis ambientais a espécie identifica como gatilho para prever o início do período de cheias. Além disso, pouco é conhecido sobre as combinações das diferentes variáveis que podem atuar como gatilhos migratórios reprodutivos dessa espécie em um rio regulado. Vários autores têm sugerido a criação de

pulsos de inundação artificiais, como estratégia de conservação para as espécies migradoras do Alto rio Paraná (Agostinho et al., 2004; Fernandes et al., 2009; Suzuki et al., 2009). Períodos de inundação superiores a 75 dias garantem bom recrutamento de *P. lineatus* (Agostinho et al., 2004).

Portanto, o objetivo deste trabalho foi identificar as variáveis ambientais que atuam como gatilhos migratórios e avaliar seus efeitos na sincronização da migração reprodutiva de *P. lineatus*. Para isso, utilizamos a escada para peixes da UHE Porto Primavera para monitorar o comportamento migratório de *P. lineatus*. Escadas para peixes são corredores para migração reprodutiva em rios regulados (García-Vega et al., 2018). Assim, *P. lineatus* de jusante da UHE Porto Primavera obrigatoriamente devem passar pela escada para peixes para alcançar as áreas de reprodução nos tributários do reservatório (Da Silva et al., 2015).

2. METODOLOGIA

2.1 Área de estudo

Com 4.695 km de extensão e área de drenagem de $2,8 \times 10^6$ km², a bacia do rio Paraná é a décima maior do mundo (Welcomme, 1985; Agostinho et al., 2003). O Alto rio Paraná é uma importante ecorregião e apresenta elevada ictiodiversidade (Langeani et al., 2007; Abell et al., 2008). No entanto, possui seu fluxo altamente regulado por várias barragens de usinas hidrelétricas (Zarfl et al., 2015).

A UHE Engenheiro Sergio Motta, também conhecida como UHE de Porto Primavera, está localizada no Alto rio Paraná, entre os estados de São Paulo e Mato Grosso do Sul, no município de Rosana, distrito de Porto Primavera (Figura 1). A UHE de Porto Primavera é concessionada à Companhia Energética de São Paulo–CESP. Possui potência instalada de 1.540 MW gerados por 14 turbinas Kaplan. O desnível médio entre montante e jusante é de aproximadamente 20 m. O reservatório é do tipo fio d'água com tempo médio de residência de 33,9 dias (Shibatta & Dias, 2006).

A planície aluvionar do rio Paraná abriga importantes áreas de desova e desenvolvimento inicial de peixes, tanto a jusante (Reynalte-Tataje et al., 2013), quanto a montante da UHE de Porto Primavera (Da Silva et al., 2015). O empreendimento interromperia as migrações entre esses ambientes, por isso foi instalada uma escada para peixes, concluída em 2001, visando possibilitar a conectividade longitudinal (Makrakis et al., 2007). A escada para peixes é um corredor para a migração reprodutiva de *P. lineatus* de jusante da UHE de Porto Primavera para os tributários do reservatório.

Com extensão de 472 m e declividade de 4,2%, a escada para peixes, do tipo degraus-tanque com orifício, inicia na cota 255,5 m (tomada d'água do dispositivo) e termina na cota 235,5 m, onde deságua à margem esquerda, em ângulo agudo de aproximadamente 45° em relação ao canal de fuga da casa de força (Figura 1). Os degraus-tanque são constituídos por 50 defletores e apresentam 5,0 m de largura, 8,0 m de comprimento e 2,0 m de altura. Cada defletor possui três orifícios de fundo e três vertedouros, ambos de 0,8 x 0,8 m cada (Apêndice: Figura A1). No entanto, apenas um vertedouro e dois orifícios de fundo permanecem abertos, permitindo diferentes configurações de fluxo e vazão, que varia entre 3,0 e 3,5 m³ s⁻¹. Adicionalmente, três degraus-tanque foram adequados para fornecer áreas de descanso para os peixes.

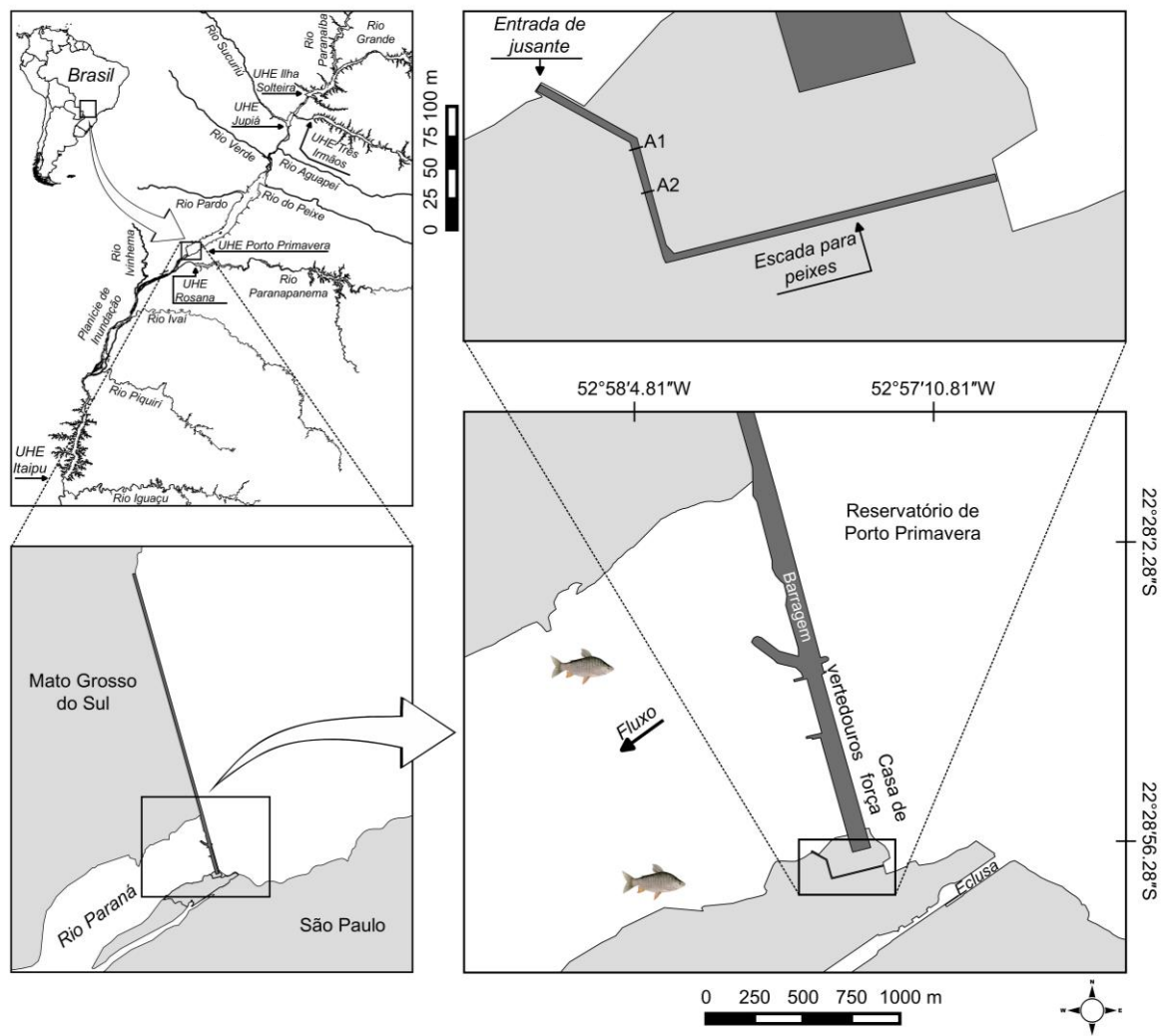


Figura 1. Mapa da área de estudo. Os peixes indicam os dois locais de soltura a jusante de Porto Primavera. A1 e A2 indicam o posicionamento das antenas na escada para peixes.

2.2 Captura, marcação e soltura dos peixes

As capturas dos peixes foram realizadas em dois períodos reprodutivos – dezembro de 2012 a fevereiro de 2013 e entre outubro de 2015 a março de 2016 (Tabela 1). Os peixes foram coletados com tarrafa (malha de 12 e 13 cm entre nós adjacentes), em locais até 2.000 m de distância a jusante da barragem, medidos (cm) e pesados (gramas). Após coletados, os peixes foram mantidos em viveiros do tipo gaiolas, com dimensões de 1,0 x 1,0 x 1,5 m, para posterior marcação.

As marcas foram inseridas na cavidade abdominal por uma incisão na região póstero-ventral, após a nadadeira pélvica. A incisão foi realizada com um bisturi cirúrgico com lâmina nº 15. Sobre a incisão foi aplicada solução de iodo 10% para fins de assepsia. Para marcação foram utilizadas PIT-tags (*Passive Integrated Transponder*) da *Texas Instruments*, modelo RI-TRP-WR2B-30 (HDX- *Half duplex*), tamanho de $31,2 \pm 0,6$ mm em longitude, $3,85 \pm 0,05$ mm de diâmetro e peso de 0,8 g ao ar. A relação entre o peso corporal e marca não excedeu 2% para nenhum peixe, como proposto por Clark (2016). Após recuperação do procedimento de marcação (~ 30 min.), os peixes foram acondicionados em caixas com água devidamente aerada e transportados de barco até as áreas de soltura. Todos os procedimentos foram realizados de acordo com o comitê de Ética de Experimentação Animal da Universidade Estadual do Oeste do Paraná (Número de protocolo 63/09). Adicionalmente, um espécime *voucher* de *Prochilodus lineatus* foi depositado na coleção ictiológica do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Londrina com o código MZUEL 18394. Os peixes foram liberados em torno de 1.000 m (margem esquerda, n = 411) e 2.000 m (margem direita, n = 396) da entrada da escada (Figura 1).

2.3 Monitoramento da migração

Para avaliar a migração reprodutiva da espécie, foi realizado o monitoramento na escada para peixes de 11 de dezembro de 2012 a 31 de março de 2013 e 1º de outubro de 2015 a 31 de março de 2016.

O monitoramento da migração reprodutiva foi realizado com sistema RFID (*Radio Frequency Identification*) *Multi-reader*, marca *Texas Instruments*, modelo S2000, configurados em modo linear, com frequência de 134,2 kHz (Castro-Santos et al., 1996). Foram instaladas duas antenas, com dimensões de 3,0 m de comprimento e 1,5 m de altura e área de 4,5 m². As antenas foram construídas com uma ou duas voltas de cabos flexível de

cobre de 4 mm e a indutância variou entre 23,5 e 58,0 μH . Essas características permitiram a detecção da marca, aproximadamente a 0,8 m antes do eixo vertical da antena. A primeira antena (A1) foi instalada a 102 m da entrada de jusante da escada, logo acima do primeiro tanque e a segunda antena (A2) foi instalada a 152 m da entrada de jusante (Figura 1). O sistema funcionou adequadamente em 97,4% do período.

2.4 Covariáveis e construção de modelos candidatos

Para identificar e avaliar os gatilhos sincronizadores da migração reprodutiva de *P. lineatus*, modelos candidatos foram construídos com diferentes combinações de 15 possíveis covariáveis explicativas (hidrológicas, climáticas, ambientais e biológicas). Uma matriz de correlação de Spearman foi realizada para identificar colinearidade entre as covariáveis. Covariáveis que possuíam significativa correlação entre si ($p < 0,05$) nunca coexistiram no mesmo modelo. Dessa forma, todos os modelos foram construídos sem interação entre as variáveis. Devido a diferença significativa na taxa de migrantes em relação as margens direita e esquerda (teste de Log-rank: $\chi^2 = 65,302$; $p < 0,0001$), todos os modelos foram construídos com a variável local de soltura. Essas características possibilitaram a construção de 194 modelos totalmente independentes (livres de colinearidade) e multivariáveis, com até seis covariáveis. As covariáveis que compuseram o melhor e os bons modelos são mostradas na Tabela 1.

As covariáveis hidrológicas (vazões e cotas a nível do mar) foram fornecidas pela operação da UHE Porto Primavera. A pressão atmosférica foi medida por meio de equipamento multiparamétrico de clima, da marca *Vaisala*, modelo WXT520. A turbidez foi medida diariamente na escada para peixes com um Turbidímetro, marca *Policontrol* e modelo AP2000 IR.

Tabela 1. Siglas, unidades de medidas e descrição das covariáveis que compuseram o melhor modelo e os bons modelos.

Covariável	Descrição	Unidade
LS	Local de soltura dos peixes marcados	-
Qturb_d1	Média diária da vazão turbinada no dia anterior ao evento	Metros cúbicos por segundo ($m^3 \cdot s^{-1}$)
P	Média diária da pressão atmosférica no dia do evento	Hectopascal (hPa)
K	Fator de condição alométrico - $K = Wt/Ls^b$	-
Turb	Turbidez da água no dia do evento	Unidade nefelométrica de turbidez (UNT)
P_d10	Média diária da pressão atmosférica de 10 dias antes do evento	Hectopascal (hPa)
DCota	Média diária da diferença entre a cota de montante e jusante	Metros (m)
CP	Comprimento padrão do peixe	Centímetro (cm)

Nota: Evento representa o primeiro registro, de cada peixe, no interior da escada para peixes. Wt = peso total; Ls = comprimento padrão; b = coeficiente angular da regressão entre Wt e Ls .

2.5 Análise de dados

2.5.1 Características dos peixes

Para testar se houve diferença nos parâmetros biológicos (comprimento padrão em cm e fator de condição) entre os peixes liberados na margem esquerda e direita foi aplicado o teste não paramétrico de Mann-Whitney. O fator de condição (K) utilizado foi fator de condição alométrico (Vazzoler, 1996).

2.5.2 Migração temporal e diária

A proporção de migrantes em relação ao local de soltura foi comparada com o teste não paramétrico de Log-rank (Mantel, 1966). Para isso, foi considerado como evento o primeiro registro do peixe marcado, na primeira ou segunda antena de jusante (A1 ou A2), dentro da estação reprodutiva (outubro – março). Para comparar a frequência de migrantes entre os anos 2012–13 e 2015–16 foi utilizado o teste bi amostral de Kolmogorov-Smirnov. Para essa análise foram considerados apenas os peixes migrantes entre dezembro e março. O comportamento diário foi avaliado de forma descritiva, em percentual de migrantes registrados a cada hora do dia. Assim, utilizamos como referência o Tempo Universal Coordenado– UTC -3.

2.5.3 Covariáveis e modelos

O efeito das covariáveis e ajuste dos modelos foi analisado com a regressão de Cox (Cox, 1972) do pacote análise de sobrevivência PROC PHREG. A regressão de Cox assume que os efeitos das covariáveis são constantes durante o tempo (comumente chamado de riscos proporcionais). O pressuposto de proporcionalidade de risco foi testado pelos resíduos de Schoenfeld (Schoenfeld, 1980). Quando o pressuposto de proporcionalidade de risco foi violado, foi utilizado o modelo estendido de Cox e assumimos o efeito interativo da covariável com o tempo. A incorporação das covariáveis que variam com o tempo foi realizada com o método *Counting Process* (Allison, 2010; Powell & Bagnell, 2012). Adicionalmente, para remover o efeito dos meses de soltura sobre o tempo decorrido para o registro migratório na escada (Kruskal-Wallis teste de mediana $\chi^2 = 70,9$; $df = 4$; $p < 0,001$), todos os modelos foram estratificados por mês de soltura (Castro-Santos & Perry, 2012; Castro-Santos et al., 2013).

A seleção do melhor modelo foi baseada no método de *Akaike's Criterium Information* - AIC (Akaike, 1974). AIC_i é uma modificação do $-2 \log$ -likelihood que penaliza modelos com mais covariáveis. Portanto, $AIC_i = -2\log L + 2k$

Onde: $-2\log L$ é o valor de $-2 \log$ -likelihood e k número de covariáveis no modelo (Allison, 2010).

Sendo assim, o melhor modelo possui o menor valor de AIC_i com covariáveis. Para uma interpretação de múltiplos modelos, foram considerados como bons modelos àqueles que apresentaram $\Delta_i AIC$ inferior a 2 (diferença entre o valor de AIC_i com covariável do modelo concorrente e do melhor modelo) (Burnham & Anderson, 2002). A interpretação da taxa de risco ($HR = Hazards Rate$) foi realizada em percentual (HR%), onde: $HR\% = 100*(HR-1)$. Dos bons modelos selecionados foram interpretados os HR% apenas das covariáveis que não foram previamente interpretadas no melhor modelo. Quando a relação erro padrão e estimativa do parâmetro ultrapassou 0,7 (erro padrão/estimativa do parâmetro) não foi interpretada a taxa de risco. A interpretação do efeito de cada parâmetro do modelo sobre a taxa de risco é realizada pela alteração de uma unidade sobre a média do parâmetro (Goerig & Castro-Santos, 2017).

Todas as análises foram realizadas com o Software SAS[®] 9.4 com nível de significância de 5%.

3. RESULTADOS

3.1 Características dos peixes

Considerando que o comprimento médio de primeira maturação gonadal (L_{50}) da espécie é aproximadamente 24,1 cm (Barbieri et al., 2004) foram marcados 807 *P. lineatus* adultos (Tabela 2). O comprimento padrão médio, mínimo e máximo foi de 35,2, 25,0 e 50,5 cm, respectivamente.

Não houve diferença entre o comprimento padrão dos peixes liberados na margem esquerda (mediana = 34,2 cm) e margem direita (mediana = 35,3 cm) (teste de Mann-Whitney: $Z = 0,425$; $p = 0,623$). Por outro lado, houve diferença no fator de condição entre os peixes liberados na margem esquerda (mediana = 0,267) e direita (mediana = 0,280) (teste de Mann-Whitney: $Z = -3,338$; $p = 0,0008$).

Tabela 2. Distribuição temporal e quantidade de *Prochilodus lineatus* marcados com PIT-tag em cada área de soltura.

Área de soltura	2012	2013		2015			2016			Total
	Dez	Jan	Fev	Out	Nov	Dez	Jan	Fev	Mar	
Esquerda	71	39	101	41	11	56	57	18	17	411
Direita		132	72	37	37	18	50	41	9	396
Total	71	171	173	78	48	74	107	59	26	807

3.2 Proporção de migrantes

Considerando os 807 espécimes liberados nas margens direita e esquerda, a proporção de migrantes registrados durante os dois períodos reprodutivos foi de 34,4% ($n = 278$). A proporção de migrantes liberados na margem esquerda foi de 46,9% ($n = 193$), enquanto dos peixes liberados na direita foi de 21,5% ($n = 85$). O tempo mediano entre a liberação dos peixes marcados na margem esquerda e o registro do indivíduo migrando através da escada para peixes foi 18,8 dias, enquanto da margem direita foi de 24,9 dias. A taxa de migrantes entre as margens esquerda (taxa = 2,48 (proporção * tempo⁻¹)) e direita (taxa = 0,86) foram significativamente diferentes (Log-rank; $\chi^2 = 65,302$; $p < 0,0001$).

3.3 Migração temporal e diária

Considerando os dois períodos reprodutivos (2012–13 e 2015–16), a migração de *P. lineatus* em outubro correspondeu a apenas 0,72% ($n = 2$) do total de migrantes registrados. O percentual de migrantes continuou reduzido durante os meses de novembro e dezembro, com 2,9% ($n = 8$) e 7,6% ($n = 21$), respectivamente. Um relevante incremento na porcentagem de migrantes foi constatado em janeiro, com 34,5% ($n = 96$) e fevereiro, com 51,1% ($n = 142$). Durante os meses de janeiro e fevereiro foram registrados 85,6% ($n = 238$) de todos os migrantes. Por outro lado, no mês seguinte, março, houve uma redução do percentual de migrantes, em relação a janeiro e fevereiro, com 3,2% ($n = 9$) (Figura 2a).

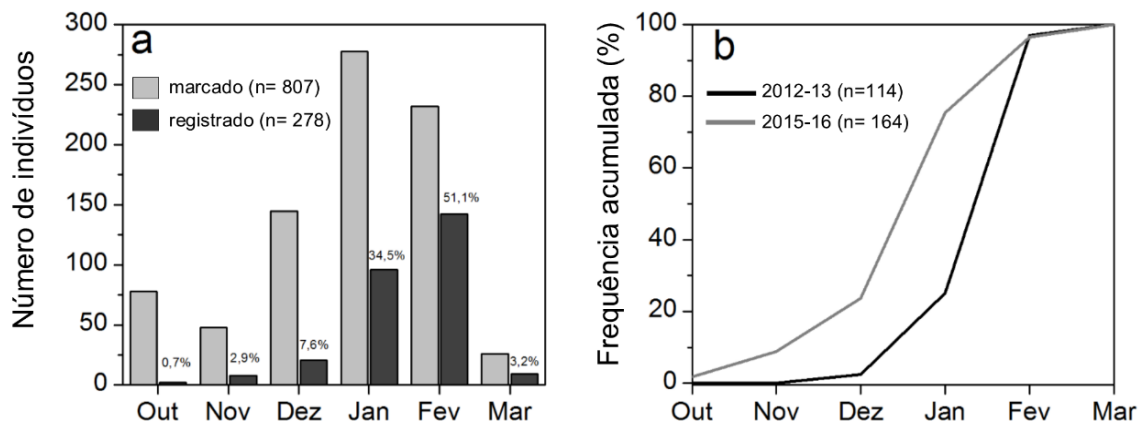


Figura 2. (a) Quantidade de peixes marcados, migrantes registrados e os respectivos percentuais de migrantes por mês (períodos 2012–13 e 2015–16 agrupados). (b) Função de distribuição acumulada representando a porcentagem de migrantes por mês em cada período reprodutivo.

A porcentagem acumulada de migrantes variou entre os meses do período reprodutivo 2012–13 e 2015–16 (Kolmogorv-Smirnov teste: $KSa = 4,13$; $p < 0,001$) (Figura 2b). No período reprodutivo 2012–13 foram registrados 164 migrantes. No mês de janeiro houve aumento do número de migrantes ($n = 37$), enquanto em fevereiro o número de migrantes foi acentuado ($n = 118$), já em março o número de migrantes foi reduzido ($n = 5$) (Figura 2b e 4). No período reprodutivo 2015–16 foram registrados 114 migrantes. Em relação ao período 2012–13, a migração reprodutiva foi antecipada, iniciando em dezembro ($n = 17$), com o maior número de migrantes em janeiro ($n = 59$) estendida a fevereiro ($n = 24$) e reduzida em março ($n = 4$) (Figura 2b e 4).

No geral, *P. lineatus* apresentou comportamento migratório estritamente diurno. Considerando os dois períodos reprodutivos, todos os peixes iniciaram a migração através da escada entre as 07:00 h e 19:00 h. O número de migrantes se intensificou gradualmente com ápice às 15:00 h (15,8%, $n = 44$), em seguida os percentuais de migrantes foram reduzidos

gradualmente até as 19:00 h (Figura 3). Após às 19:00 h, nenhum peixe foi registrado (Figura 3). As horas iniciais da manhã (entre 07:00 h e 10:00 h) totalizaram apenas 9,3% das migrações (n = 26), enquanto que nas horas finais da tarde (entre as 17:00 h e 19: h) ocorreu 24,1% (n = 67) (Figura 3).

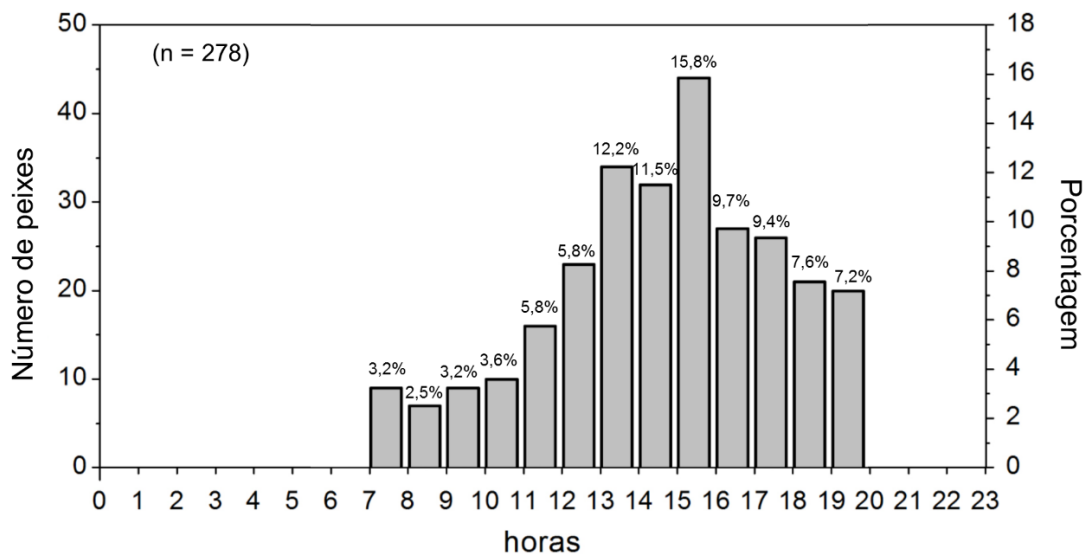


Figura 3. Comportamento diário de migração reprodutiva de *Prochilodus lineatus* através da escada para peixes. Para essa avaliação foi considerado o primeiro registro de cada peixe marcado com PIT-tag na escada.

3.4 Modelos

Entre os 194 modelos testados, um apresentou melhor ajuste aos dados (AIC_i com covariáveis = 1.985,689). O modelo foi constituído com as seguintes covariáveis independentes: local de soltura (LS); vazão média turbinada do dia anterior ao evento ($Qturb_d1$); pressão atmosférica média do dia do evento (P); fator de condição (K); turbidez do dia do evento (Turb) (Tabela 3 e Tabela 1). Além disso, dois modelos concorrentes foram selecionados como bons modelos por possuírem $\Delta_i AIC$ inferior a 2, enquanto o quarto modelo não foi considerado bom ($\Delta_i AIC = 3,04$). Nos dois bons modelos selecionados, apenas as covariáveis média diária da pressão atmosférica de 10 dias antes do evento (P_d10), diferença entre a cota de montante e jusante (DCota) e comprimento padrão (CP) não estavam no melhor modelo (Tabela 3).

Tabela 3. Modelo que apresentou o melhor ajuste (Id = 1), modelos com bom (Id = 2 e 3) e insatisfatório (Id = 4) ajustes em relação ao menor valor de AIC_i com covariáveis. $-2\text{Log}(L)$ corresponde a -2 Log-likelihood. $\Delta_i AIC$ representa diferença de AIC_i com covariáveis do modelo concorrente e o melhor modelo. Linha destacada em negrito apresenta o melhor modelo.

Modelo Id	Covariáveis do modelo	AIC_i sem covariável	$-2\text{Log}L$	AIC_i com covariáveis	$\Delta_i AIC$
1	LS + Qturb_d1 + P + K + Turb	2.732,220	1.975,689	1.985,689	0
2	LS + P_d10 + DCota + P + K + CP	2.732,220	1.974,029	1.986,029	0,34
3	LS + Qturb_d1 + P + K	2.732,220	1.978,248	1.986,248	0,56
4	LS + P_d10 + DCota + P + K	2.732,220	1.978,730	1.988,730	3,04

Nota: LS = Local de soltura; Qturb_d1 = Média diária da vazão turbinada no dia anterior ao evento; P = Média diária da pressão atmosférica no dia do evento; K = Fator de condição; Turb = Turbidez da água no dia do evento; P_d10 = Média diária da pressão atmosférica de 10 dias antes do evento; DCota = Média diária da diferença entre a cota de montante e jusante; CP = Comprimento padrão do peixe.

3.5 Gatilhos

Em relação à vazão, os riscos foram construídos para cada $100 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ em relação à média do período migratório (outubro–março) de $6.502,29 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (Tabela 4). Com a elevação de cada $100 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ na vazão turbinada, a taxa de migração estimada aumenta em 3,6% (HR = 1,036; Tabela 4). No geral, a taxa de migração estimada, através da escada para peixes, para os peixes liberados na margem direita é 51% inferior à taxa estimada para peixes liberados na margem esquerda (HR = 0,510; Tabela 4). A pressão atmosférica apresentou relação negativa com a probabilidade dos *P. lineatus* migrarem. A redução de cada 1 hPa de pressão atmosférica representa um incremento 0,4% na taxa de migração dos *P. lineatus*. Por outro lado, apesar do fator de condição e a turbidez constituírem o modelo explicativo, os efeitos das duas covariáveis não foram significativos (K; $p = 0,143$ e Turb; $p = 0,105$, respectivamente). A amplitude de variação do fator de condição foi de apenas 0,34. A cada aumento de 0,1 no fator de condição aumenta em apenas 1% a probabilidade de migração, enquanto o aumento de 1 UNT na turbidez representa o aumento de 3% da taxa estimada de migração (K; HR = 1,010 e Turb; HR = 1,030; Tabela 4).

Tabela 4. Estimativa dos parâmetros do melhor modelo e os respectivos erros padrão ($\beta \pm SE$). SE / β corresponde ao erro padrão dividido pela estimativa do parâmetro. HR (*Hazards Rate*) representa a taxa de risco. Asterisco (*) representa que os covariáveis possuem interação com o tempo (*time-dependent*) e foram interpretados com o modelo estendido de Cox.

Parâmetro	$\beta \pm SE$	SE / β	HR	p valor
LS	-0,6740±0,1530	0,227	0,510	<0,001
Qturb_d1	0,0361±0,0079	0,219	1,036	<0,001
P*	-0,0036±0,0011	0,305	0,996	0,002
K*	0,0103±0,0070	0,679	1,010	0,143
Turb	0,0296±0,0184	0,621	1,030	0,105
P_d10	-0,1647±0,0407	0,247	0,848	<0,001
DCota	0,0119±0,0120	1,008	1,012	0,317
CP	-0,0163±0,0122	0,748	0,974	0,032

Em relação ao segundo melhor modelo (modelo 2; Tabela 3), apenas as covariáveis pressão atmosférica de 10 dias antes do evento (P_d10), diferença entre a cota de montante e jusante (DCota) e comprimento padrão do peixe (CP) não estão no melhor modelo (modelo 1). A covariável P_d10 do modelo 2 nos mostra que se a tendência de queda na pressão atmosférica perdura por 10 dias, a taxa de migração estimada aumenta em 15,2% (HR = 0,848). O comprimento padrão dos peixes apresentou uma relação negativa com a probabilidade de migração (Tabela 4). Peixes um centímetro menor do que o tamanho médio (34,77 cm; Tabela 5) possuem um incremento de 2,6% na taxa de migração. A variação de cota apresentou relação positiva com a probabilidade de migração. Durante o período de estudo, a variação de cota foi de apenas 4,4 m, com a cota de montante variando 0,4 m e de jusante 4,0 m. A relação erro padrão/estimativa do parâmetro excedeu 0,7 para as covariáveis DCota e CP e não foi interpretada a taxa de risco para esses parâmetros (Tabela 4). As medidas de dispersão e tendência central de todas as covariáveis selecionadas pelos modelos são apresentadas na tabela 5.

Tabela 5. Medidas de dispersão e tendência central das covariáveis explicativas dos modelos selecionados como ótimo e bons. Qturb_d1 = vazão média turbinada do dia anterior ao evento ($\text{m}^3\cdot\text{s}^{-1}$); P = pressão atmosférica média do dia do evento (hPa); K = Fator de condição alométrico; Turb = Turbidez (UNT); P_d10 = pressão atmosférica média de dez dias antes do evento (hPa); DCota = diferença entre a cota de montante e jusante (m); CP = Comprimento padrão do peixe (cm).

Covariáveis	Mínimo	Máximo	Amplitude	Mediana	Média	Desv. Pad.
Qturb_d1	3519,04	8782,75	5263,71	6448,81	6502,29	1077,58
P	968,20	981,60	13,40	975,30	975,25	2,32
K	0,12	0,45	0,34	0,27	0,28	0,05
Turb	0,17	16,80	16,63	3,83	6,35	5,02
P_d10	968,20	981,60	13,40	975,20	975,09	2,21
DCota	17,16	20,32	4,04	19,34	19,65	0,61
CP	25,00	50,50	25,50	34,60	35,19	5,65

Nota: Qturb_d1 = Média diária da vazão turbinada no dia anterior ao do evento ($\text{m}^3\cdot\text{s}^{-1}$); P = Média diária da pressão atmosférica no dia do evento (hPa); K = Fator de condição; Turb = Turbidez da água no dia do evento (UNT); P_d10 = Média diária da pressão atmosférica de 10 dias antes do evento (hPa); DCota = Média diária da diferença entre a cota de montante e jusante (m); CP = Comprimento padrão do peixe (cm).

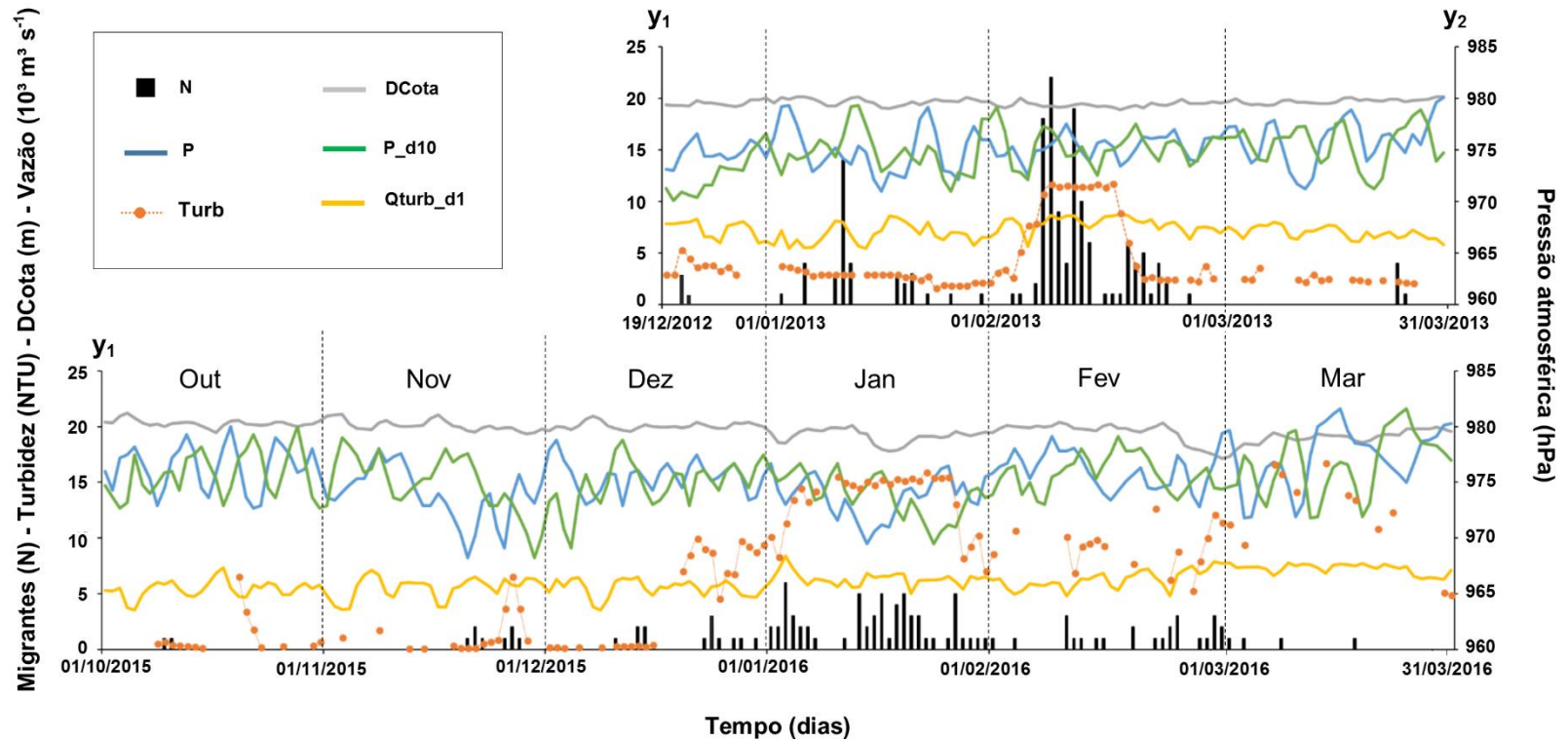


Figura 4. Linha do tempo do número de peixes migrantes por dia (N) e a média diária das covariáveis ambientais explicativas selecionadas pelo melhor e os bons modelos. No eixo y_1 são apresentados o número de peixes (N), turbidez da água em UNT, DCota (variação de cotas em metros - cota de montante menos cota de jusante) e média diária da vazão em $10^3 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. No eixo y_2 são apresentados dos valores médios de pressão atmosférica do dia do evento (P) e valores médios da pressão atmosférica de 10 dias antes do evento (P_d10) em hectopascal (hPa).

4. DISCUSSÃO

A migração é essencial para perpetuação das espécies potamódromas, que evoluíram sincronizando a migração em resposta às condições ambientais para maximizar o fitness (Moraes & Deverat, 2016). Os gatilhos sincronizadores devem ser relevantes, confiáveis e persistentes (Ramenofsky & Wingfield, 2007). Em caso de inconsistência dessas características, a migração poderá ser atrasada ou suspensa (Brodersen et al., 2014; Brönmark et al., 2014). Nossos resultados indicam que os gatilhos sincronizadores atuam conjuntamente sobre a migração reprodutiva de *P. lineatus*. O efeito da interação entre os gatilhos sincronizadores sobre a migração de peixes tem sido reportado para outros potamódromos (Bravo-Córdoba et al., 2018; Lopes et al., 2018), anádromos e catádromos (Tsukamoto et al., 2009; Nyqvist et al., 2017).

Os peixes liberados na margem direita apresentaram menor taxa de migração em relação aos liberados na margem esquerda. Esse fato pode ser influenciado pelo elevado fator de condição dos peixes liberados na margem esquerda – possivelmente associado ao desenvolvimento gonadal. Outro fator importante foi que a jusante de Porto Primavera, a margem esquerda possui maior vazão, pois se localiza a casa de força, que pode motivar o comportamento reofílico de migração ascendente de *P. lineatus* (DVWK, 2002; Wilkes et al., 2017).

Neste estudo, a vazão diária apresentou uma relação positiva com a probabilidade de migração de *P. lineatus* no dia seguinte. Isto representou que os indivíduos responderam a rápidas flutuações hidrológicas. Espécies congêneres do rio São Francisco (*Prochilodus argenteus* e *P. costatus*) também iniciam a migração reprodutiva com um incremento da vazão e, conseqüentemente, do nível da água (Godinho et al., 2017; Lopes et al., 2018). A identificação das mudanças hidrológicas ocorre primariamente pela linha lateral do corpo e é complementada pela visão (Castro-Santos & Haro, 2010), o que permite que o peixe identifique mudanças na velocidade e direção do fluxo em seu entorno (Helfman et al., 2009). Apesar da vazão ser cosmopolitamente reconhecida como gatilho e sistema de orientação para migração de peixes potamódromos (Castro-Santos & Haro, 2010; Taylor & Cooke, 2012) é necessário que alterações na vazão aconteçam dentro de um período sazonal específico, para que outras variáveis influenciem o estímulo migratório. Em rios regulados, por exemplo, a barragem altera o período, duração e intensidade das vazões (Magilligan & Nislow, 2005), o que pode resultar em elevadas vazões fora do período reprodutivo e não motivar a migração reprodutiva. Peixes potamódromos tropicais, especialmente do gênero *Prochilodus*, migram

durante a primavera-verão e necessitam identificar o período de aumento da vazão para alcançarem as áreas de desova no período de cheia, para que ovos e larvas sejam derivados para as áreas inundadas (Agostinho et al., 1993; Nakatani et al., 2001). Vários autores têm sugerido a criação de pulsos de inundação artificiais, como estratégia de conservação para as espécies migradoras do Alto rio Paraná (Agostinho et al., 2004; Fernandes et al., 2009; Suzuki et al., 2009). Períodos de inundação superiores a 75 dias garantem bom recrutamento de *P. lineatus* (Agostinho et al., 2004).

A redução da pressão atmosférica foi um importante gatilho para *P. lineatus*, especialmente se a tendência de declínio desta variável perdurar por vários dias. O efeito da flutuação da pressão atmosférica em peixes ainda permanece pouco estudado. No entanto, já se conhece que algumas espécies que vivem no ambiente aquático são sensíveis às alterações de pressão atmosférica. Tubarão-de-galha-preta (*Carcharhinus limbatus*), por exemplo, altera sua rota migratória, identificando quedas bruscas de pressão atmosférica que antecedem tempestades (Heupel et al., 2003; Schalaff et al., 2014). Peixes de água doce, como algumas espécies do gênero *Misgurnus*, ficam agitados com a queda da pressão atmosférica que precede chuvas torrenciais, e essa sensibilidade pode estar relacionada com a sua constante presença na superfície da água devido à respiração aérea (Helfman et al., 2009). Algumas espécies de ciprinídeos apresentam maior motivação para a migração reprodutiva com a redução da pressão atmosférica (Prchalová et al., 2006; Bravo-Córdoba et al., 2018). Bravo-Córdoba et al. (2018) identificaram que *Luciobarbus bocagei* de regiões rasas são mais sensíveis à redução da pressão atmosférica. *P. lineatus* possui hábito alimentar iliófago e habita regiões rasas, próximas às margens, onde encontra seu alimento (Bayley, 1973; Agostinho et al., 2007) e possivelmente esses fatores possam contribuir para a identificação de flutuações na pressão atmosférica. Os *P. lineatus* migram longas distâncias, em média 400 a 600 km e podem chegar até 1.000 km, para alcançar as áreas de desova durante o auge do período de cheias, para que os ovos e larvas sejam derivados para áreas inundadas (Godoy, 1975; Agostinho et al., 1993; Fernandes et al., 2009; Makrakis et al., 2012). Essa estratégia garante a sobrevivência da prole e melhora o recrutamento (Bailly et al., 2008; Oliveira et al., 2014). Por isso, a redução da pressão atmosférica, que antecede as chuvas, pode ser um importante gatilho sincronizador migratório para a espécie antecipar as chuvas e os períodos de cheia.

A elevação da turbidez da água foi positivamente relacionada com a migração reprodutiva de *P. lineatus*. Possivelmente, a turbidez também atua como um gatilho para *P.*

lineatus, pois aumenta a probabilidade de sobrevivência do indivíduo migrante, bem como de sua prole. Elevada turbidez reduz o risco de predação por predadores visuais durante a migração reprodutiva, bem como dos estágios iniciais e juvenis nas áreas de crescimento (Agostinho et al., 2007; Turesson & Brönmark, 2007; Figueiredo et al., 2016). Devido ao menor risco de predação, os estágios iniciais são menos estressados (Agostinho et al., 2004; Hasenbein et al., 2016) e se tornam mais ativos na procura de alimento, conseqüentemente possuem maior condição e sobrevivência (Van De Meutter et al., 2005; Figueiredo et al., 2016).

Fatores biológicos como comprimento padrão e fator de condição também compuseram os modelos explicativos. Peixes menores foram mais motivados em realizar a migração reprodutiva. Chapman et al. (2012), em uma revisão, relatam que indivíduos menores são mais propensos a realizar migrações. Enquanto isso, o fator de condição apresentou relação positiva com a probabilidade de migração. Este fato pode estar associado ao desenvolvimento gonadal dos peixes (Barbieri et al., 2000), que aumenta, consideravelmente, os valores de fator de condição durante o período reprodutivo (Ramos et al., 2010).

A variação de cota mostrou que quanto menor a cota de jusante e maior a de montante, maior é a taxa estimada de migração através da escada. O aumento no nível de água a jusante aumenta a probabilidade de migração de peixes potamódromos (Taylor & Cooke, 2012; Lopes et al., 2018). No entanto, nossos resultados podem ser influenciados pelo monitoramento da migração de *P. lineatus* no interior da escada para peixes. A vazão da escada é regulada pelo nível do reservatório. Por isso, a elevação do nível do reservatório pode tornar a escada mais atrativa para a migração ascendente devido ao aumento da vazão. Por outro lado, níveis de água mais baixos a jusante torna o fluxo de atração mais perceptivo e proporciona melhor orientação aos peixes (DVWK, 2002; Wilkes et al., 2017).

A temperatura da água, que está relacionada ao comprimento do dia e a intensidade da radiação solar, é um importante fator preditivo inicial (Ramenofsky & Wingfield, 2007), que determina o período reprodutivo com o início do desenvolvimento gonadal dos peixes (Vazzoler, 1996; Barbieri et al., 2000; García-Vega et al., 2018). Porém, a temperatura não desempenhou papel significativo como gatilho sincronizador da migração para *P. lineatus*. Uma vez que um limiar da temperatura da água é atingido, posteriores aumentos de temperatura são pouco representativos como gatilho para a migração de peixes potamódromos (Lucas, 2000; Slavík et al., 2009).

A migração reprodutiva foi marcadamente diurna. Bizzotto et al. (2009) ao monitorar a migração reprodutiva de *P. lineatus* através da escada para peixes de Igarapava, identificaram poucos indivíduos migrando antes das 05:00 h e após 19:00 h. Fernandez et al. (2007) relataram comportamento similar para a migração da espécie na escada experimental da UHE Itaipu. Esses autores relatam que Characiformes são mais ativos durante os períodos diurnos. Por outro lado, os Siluriformes são mais ativos durante o período noturno (Fernandez et al., 2007; Celestino et al., 2017).

Os resultados indicaram plasticidade temporal de sincronismo da migração reprodutiva de *P. lineatus*, em respostas aos gatilhos sincronizadores, como: vazão, pressão atmosférica, turbidez e variação de cota. Além disso, peixes menores e com maior fator de condição apresentaram maior motivação migratória. Esses resultados contribuem para a compreensão do melhor período para o início da manipulação dos pulsos de inundação artificial, a fim de coincidir o início dos pulsos artificiais com as variáveis que atuam como gatilhos migratórios de *P. lineatus*.

5. REFERÊNCIAS

- Abell, R., M. L. Thieme, C. Revenga, M. Bryer, M. Kottelat, N. Bogutskaya, B. Coad, N. Mandrak, S. C. Balderas, W. Bussing, M. L. J. Stiassny, P. Skelton, G. R. Allen, P. Unmack, A. Naseka, R. Ng, N. Sindorf, J. Robertson, E. Armijo, J. V. Higgins, T. J. Heibel, E. Wikramanayake, D. Olson, H. L. López, R. E. Reis, J. G. Lundberg, M. H. Sabaj Pérez, & P. Petry, 2008. Freshwater Ecoregions of the World: A New Map of Biogeographic Units for Freshwater Biodiversity Conservation. *BioScience* 58: 403,
- Agostinho, A. A., L. C. Gomes, & F. M. Pelicice, 2007. *Ecologia e Manejo de Recursos Pesqueiros em Reservatórios Do Brasil*. EDUEM, Maringá.
- Agostinho, A. A., L. C. Gomes, H. I. Suzuki, & H. F. Júlio-Júnior, 2003. Migratory fishes of the Upper Paraná River Basin, Brazil In Carolsfeld, J., B. Harvey, C. Ross, & A. Baer (eds), *Migratory fishes of South America*. World Bank, Washington.
- Agostinho, A. A., L. C. Gomes, S. Veríssimo, & E. K. Okada, 2004. Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: Effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 14: 11–19.
- Agostinho, A. A., A. E. M. Vazzoler, L. C. Gomes, & E. K. Okada, 1993. Estratificación espacial y comportamiento de *Prochilodus scrofa* en distintas fases del ciclo de vida en la planicie de inundación del alto río Paraná y embalse de Itaipu, Paraná, Brasil. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 26: 79–90.
- Akaike, H., 1974. A New Look at the Statistical Model Identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19: 716–723.
- Albins, M., A. Evans, G. Ismail, B. Neilsen, T. Pusack, E. Schemmel, W. Smith, S. Stoike, H. W. Li, & D. L. G. Noakes, 2013. Can humans coexist with fishes?. *Environmental Biology of Fishes* 96: 1301–1313.
- Allison, P. D., 2010. *Survival Analysis Using SAS®: A Practical Guide*, Second Edition. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.
- Bailly, D., A. A. Agostinho, & H. I. Suzuki, 2008. Influence of the flood regime on the reproduction of fish species with different reproductive strategies in the Cuiabá river, upper pantanal, Brazil. *River Research and Applications* 24: 1218–1229.
- Barbieri, G., F. A. Salles, & M. A. Cestaroli, 2000. Influência de fatores abióticos na reprodução do dourado, *Salminus maxillosus* e do curimatá *Prochilodus lineatus* do Rio Mogi Guaçu (Cachoeira de Emas, Pirassununga/SP). *Acta Limnológica Brasiliensis* 12: 85–91.
- Barbieri, G., F. A. Salles, M. A. Cestaroli, & A. R. Teixeira-Filho, 2004. Estratégias reprodutivas do dourado, *Salminus maxillosus* e do curimatá, *Prochilodus lineatus*, no rio Mogi Guaçu, Estado de São Paulo, com ênfase nos parâmetros matemáticos da dinâmica populacional. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 26: 169–174.
- Bayley, P. B., 1973. Studies on the migratory characin, *Prochilodus platensis* Holmberg, 1889, (Pisces, Characoidei) in the River Pilcomayo, South America. *Journal of Fish Biology* 5: 25–40.

- Binder, T. R., S. J. Cooke, & S. G. Hinch, 2011. The biology of fish migration Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment. Elsevier Inc.: 1921–1927.
- Bizzotto, P. M., A. L. Godinho, V. Vono, B. Kynard, & H. P. Godinho, 2009. Influence of seasonal, diel, lunar, and other environmental factors on upstream fish passage in the Igarapava Fish Ladder, Brazil. *Ecology of Freshwater Fish* 18: 461–472.
- Bravo-Córdoba, F. J., F. J. Sanz-Ronda, J. Ruiz-Legazpi, L. F. Celestino, & S. Makrakis, 2018. Fishway with two entrance branches: Understanding its performance for potamodromous Mediterranean barbels. *Fisheries Management and Ecology* 25: 12–21.
- Brodersen, J., B. B. Chapman, P. A. Nilsson, C. Skov, L. Hansson, & C. Brönmark, 2014. Fixed and Flexible: Coexistence of Obligate and Facultative Migratory Strategies in a Freshwater Fish. *PLoS ONE* 9: e90294.
- Brönmark, C., K. Hulthén, P. A. Nilsson, C. Skov, L. Hansson, J. Brodersen, & B. B. Chapman, 2014. There and back again: migration in freshwater fishes. *Canadian Journal of Zoology* 92: 467–479.
- Burnham, K. P., & D. R. Anderson, 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information - Theoretic approach. Springer, New York.
- Capeleti, A. R., & M. Petreire Jr, 2006. Migration of the curimbatá *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) (Pisces, Prochilodontidae) at the waterfall “Cachoeira de Emas” of the Mogi-Guaçu river - São Paulo, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 66: 651–659.
- Castro-santos, T., & A. Haro, 2010. Fish Guidance and Passage at Barriers In Domenici, P., & B. G. Kapoor (eds), *Fish Locomotion: An Eco-ethological Perspective*. Enfield, New Hampshire: 62–89.
- Castro-Santos, T., & A. Haro, 2003. Quantifying migratory delay: a new application of survival analysis methods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 986–996.
- Castro-Santos, T., A. Haro, & S. Walk, 1996. A passive integrated transponder (PIT) tag system for monitoring fishways. *Fisheries Research* 28: 253–261.
- Castro-Santos, T., & R. Perry, 2012. Time-to-event analysis as a framework for quantifying fish passage performance. In Adams, N. S., J. W. Beeman, & J. H. Eiler (eds), *Telemetry techniques: a user guide for fisheries research*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland: 427–452.
- Castro-Santos, T., F. J. Sanz-Ronda, & J. Ruiz-Legazpi, 2013. Breaking the speed limit — comparative sprinting performance of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 70: 280–293.
- Celestino, L. F., F. J. Sanz-Ronda, E. A. L. Kashiwaqui, E. F. Celestino, M. C. Makrakis, & S. Makrakis, 2017. Daily movement behavior of two Neotropical armored catfish species (*Ancistrus* aff. *cirrhosus* Valenciennes, 1836 and *Hypostomus ancistroides* Ihering, 1911) at a road-stream crossing culvert. *Journal of Applied Ichthyology* 33: 1092–1099.
- Chapman, B. B., K. Hulthén, J. Brodersen, P. A. Nilsson, C. Skov, L. Hansson, & C. Brönmark, 2012. Partial migration in fishes: Causes and consequences. *Journal of Fish Biology* 81: 456–

478.

- Clark, S. R., 2016. Effects of passive integrated transponder tags on the physiology and swimming performance of a small-bodied stream fish. *Transactions of the American Fisheries Society* 145: 1179–1192.
- Costa, R. M. R., & L. A. de F. Mateus, 2009. Reproductive biology of pacu *Piaractus mesopotamicus* (Holmberg , 1887) (Teleostei: Characidae) in the Cuiabá River Basin, Mato Grosso, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 7: 447–458.
- Cox, D. R., 1972. Regression Models and life-tables. *Journal of the Royal Statistical Society* 34: 187–220.
- Da Silva, P. S., M. C. Makrakis, L. E. Miranda, S. Makrakis, L. Assumpção, S. Paula, J. H. P. Dias, & H. Marques, 2015. Importance of reservoir tributaries to spawning of migratory fish in the upper Paraná River. *River Research and Applications* 31: 313–322.
- Dingle, H., & V. A. Drake, 2007. What is migration?. *BioScience* 57: 113–121.
- DVWK, 2002. Fish Passages; Design, dimension and monitoring. DVWK, Rome.
- Fernandes, R., A. A. Agostinho, E. A. Ferreira, C. S. Pavanelli, H. I. Suzuki, D. P. Lima-Júnior, & L. C. Gomes, 2009. Effects of the hydrological regime on the ichthyofauna of riverine environments of the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology* 69: 669–680.
- Fernandez, D. R., A. A. Agostinho, L. M. Bini, & F. M. Pelicice, 2007. Diel variation in the ascent of fishes up an experimental fish ladder at Itaipu Reservoir : fish size , reproductive stage and taxonomic group influences. *Neotropical Ichthyology* 5: 215–222.
- Figueiredo, B. R. S., R. P. Mormul, B. B. Chapman, L. A. Lolis, L. F. Fiori, & E. Benedito, 2016. Turbidity amplifies the non-lethal effects of predation and affects the foraging success of characid fish shoals. *Freshwater Biology* 61: 293–300.
- García-Vega, A., F. J. Sanz-Ronda, L. F. Celestino, S. Makrakis, & P. M. Leuda, 2018. Potamodromous brown trout movements in the North of the Iberian Peninsula: modelling past, present and future based on continuous fishway monitoring. *Science of the Total Environment* 640–641: 1521–1536.
- Godinho, A. L., & B. Kynard, 2008. Migratory fishes of Brazil: Life history and fish passage needs. *River Research and Applications* 25: 702–712.
- Godinho, A. L., I. R. Lamas, & H. P. Godinho, 2010. Reproductive ecology of Brazilian freshwater fishes. *Environmental Biology of Fishes* 87: 143–162.
- Godinho, A. L., C. C. F. Silva, & B. Kynard, 2017. Spawning calls by zulega, *Prochilodus argenteus*, a Brazilian riverine fish. *Environmental Biology of Fishes* 100: 519–533.
- Godoy, M. P., 1975. Peixes do Brasil, subordem Characoidei: bacia do rio Mogí Guassú. Franciscana, Piracicaba.
- Goerig, E., & T. Castro-Santos, 2017. Is motivation important to brook trout passage through

- culverts?. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 74: 885–893.
- Hasenbein, M., N. A. Fanguie, J. Geist, L. M. Komoroske, J. Truong, R. McPherson, & R. E. Connon, 2016. Assessments at multiple levels of biological organization allow for an integrative determination of physiological tolerances to turbidity in an endangered fish species. *Conservation Physiology* 4: 1–16.
- Helfman, G. S., B. B. Collette, D. E. Facey, & B. W. Bowen, 2009. *The diversity of fishes: biology, evolution, and ecology*. Wiley-Blackwell, New Jersey.
- Heupel, M. R., C. A. Simpfendorfer, & R. E. Hueter, 2003. Running before the storm: blacktip sharks respond to falling barometric pressure associated with Tropical Storm Gabrielle. *Journal of Fish Biology* 63: 1357–1363.
- Junk, J. W., P. B. Bayley, & R. E. Sparks, 1989. The flood Concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 106: 110–127.
- Langeani, F., O. T. Oyakawa, A. O. Shibatta, C. S. Pavanelli, & L. Casatti, 2007. Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná: composição atual e perspectivas futuras. *Biota Neotropica* 7: 1–18.
- Lennox, R. J., J. M. Chapman, C. M. Souliere, C. Tudorache, M. Wikelski, J. D. Metcalfe, & S. J. Cooke, 2016. Conservation physiology of animal migration. *Conservation Physiology* 4: 1–15.
- Ligon, F. K., W. E. Dietrich, & W. J. Trush, 1995. Downstream Ecological Effects of Dams. *BioScience* 45: 183–192.
- Lopes, J. de M., C. B. M. Alves, A. Peressin, & P. S. Pompeu, 2018. Influence of rainfall, hydrological fluctuations, and lunar phase on spawning migration timing of the Neotropical fish *Prochilodus costatus*. *Hydrobiologia* 1–17.
- Lucas, M. C., 2000. The influence of environmental factors on movements of lowland-river fish in the Yorkshire Ouse system. *Science of the Total Environment* 251–252: 223–232.
- Lucas, M. C., & E. Baras, 2001. *Migration of freshwater fishes*. Wiley Online Library, Oxford, UK.
- Magilligan, F. J., & K. H. Nislow, 2005. Changes in hydrologic regime by dams. *Geomorphology* 71: 61–78.
- Makrakis, M. C., L. E. Miranda, S. Makrakis, H. M. Fontes, W. G. Morlis, J. H. P. Dias, & J. O. Garcia, 2012. Diversity in migratory patterns among Neotropical fishes. *Journal of Fish Biology* 81: 866–881.
- Makrakis, S., M. C. Makrakis, R. L. Wagner, J. H. P. Dias, & L. C. Gomes, 2007. Utilization of the fish ladder at the Engenheiro Sergio Motta Dam, Brazil, by long distance migrating potamodromous species. *Neotropical Ichthyology* 5: 197–204.
- Mantel, N., 1966. Evaluation of survival data and two new rank order statistics arising in its consideration. *Cancer Chemotherapy Reports* 50: 163–170.
- McNamara, J. M., Z. Barta, M. Klaassen, & S. Bauer, 2011. Cues and the optimal timing of

- activities under environmental changes. *Ecology Letters* 14: 1183–1190.
- Moraes, P., & F. Deverat, 2016. An introduction to fish migration. Taylor & Francis Group, London.
- Nabi, G., M. Amin, N. Ullah, & N. Ahmed, 2014. An over view on the causes , types and role of hormones in fish migration. *International Journal of Scientific & Engineering Research* 5: 404–412.
- Nakatani, K., A. A. Agostinho, G. Baumgartner, A. Bialezki, P. V. Sanches, M. C. Makrakis, & C. S. Pavanelli, 2001. Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação. EDUEM, Maringá.
- Nyqvist, D., L. A. Greenberg, E. Goerig, O. Calles, E. Bergman, W. R. Ardren, & T. Castro-Santos, 2017. Migratory delay leads to reduced passage success of Atlantic salmon smolts at a hydroelectric dam. *Ecology of Freshwater Fish* 26: 707–718.
- Oliveira, A. G., H. I. Suzuki, L. C. Gomes, & A. A. Agostinho, 2014. Interspecific variation in migratory fish recruitment in the Upper Paraná River: effects of the duration and timing of floods. *Environmental Biology of Fishes* 98: 1327–1337.
- Powell, T. M., & M. E. Bagnell, 2012. Your “Survival” Guide to Using Time-Dependent Covariates. *SAS Global Forum* 168–178.
- Prchalová, M., O. Slavík, & L. Bartoš, 2006. Patterns of cyprinid migration through a fishway in relation to light, water temperature and fish circling behaviour. *International Journal of River Basin Management* 4: 213–218.
- Ramenofsky, M., & J. C. Wingfield, 2007. Regulation of Migration. *BioScience* 57: 135–143.
- Ramos, R. O., A. C. Peret, S. M. Ramos, & J. S. C. de Melo, 2010. Parâmetros reprodutivos do curimatá no rio Mogi-Guaçu. *Revista Ceres* 57: 520–525.
- Reynalte-Tataje, D. A., A. A. Agostinho, & A. Bialezki, 2013. Temporal and spatial distributions of the fish larval assemblages of the Ivinheima River sub-basin (Brazil). *Environmental Biology of Fishes* 96: 811–822.
- Santana, H. S., & C. V. Minte-Vera, 2017. Age and growth of *Prochilodus lineatus* in a spatially structured population: is there concordance between otoliths and scales? *Environmental Biology of Fishes* 100: 223–235.
- Schalaff, A. M., M. R. Heupel, & C. A. Simpfendorfer, 2014. Influence of environmental factors on shark and ray movement, behaviour and habitat use: a review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 24: 1089–1103.
- Schilt, C. R., 2007. Developing fish passage and protection at hydropower dams. *Applied Animal Behaviour Science* 104: 295–325.
- Schoenfeld, D., 1980. Chi-squared for the proportional tests hazards regression model. *Biometrika* 67: 145–153.
- Shaw, A. K., & S. A. Levin, 2011. To breed or not to breed: A model of partial migration. *Oikos* 120: 1871–1879.

- Shibatta, A. O., & J. H. P. Dias, 2006. 40 peixes do Brasil: CESP 40 anos. Doiis, Rio de Janeiro.
- Skov, C., B. B. Chapman, H. Baktoft, J. Brodersen, C. Brönmark, L. Hansson, K. Hulthén, & P. A. Nilsson, 2013. Migration confers survival benefits against avian predators for partially migratory freshwater fish. *Biology letters* 9: 20121178,
- Slavík, O., P. Horký, & L. Bartoš, 2009. Occurrence of cyprinids in fish ladders in relation to flow. *Biologia* 2: 0–5.
- Suzuki, H. I., A. A. Agostinho, D. Bailly, M. F. Gimenes, H. F. Júlio-Junior, & L. C. Gomes, 2009. Inter-annual variations in the abundance of young-of-the-year of migratory fishes in the Upper Paraná River floodplain: relations with hydrographic attributes. *Brazilian journal of biology* 69: 649–660.
- Taylor, M. K., & S. J. Cooke, 2012. Meta-analyses of the effects of river flow on fish movement and activity. *Environmental Reviews* 20: 211–219.
- Timpe, K., & D. Kaplan, 2017. The changing hydrology of a dammed Amazon. *Science Advances* 3: 1–14.
- Tsukamoto, K., M. J. Miller, A. Kotake, J. Aoyama, & K. Uchida, 2009. The Origin of Fish Migration: The Random Escapement Hypothesis. *Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment* 69: 45–61.
- Turesson, H., & C. Brönmark, 2007. Predator – prey encounter rates in freshwater piscivores: effects of prey density and water transparency. *Oecologia* 153: 281–290.
- Van De Meutter, F., L. De Meester, & R. Stoks, 2005. Water turbidity affects predator-prey interactions in a fish-damselfly system. *Oecologia* 144: 327–336.
- Vazzoler, A. E. A. de M., 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Eduem, Maringá.
- Wagner, R. L., S. Makrakis, T. Castro-Santos, M. C. Makrakis, J. H. P. Dias, & R. F. Belmont, 2012. Passage performance of long-distance upstream migrants at a large dam on the Paraná River and the compounding effects of entry and ascent. *Neotropical Ichthyology* 10: 785–795.
- Welcomme, R. L., 1985. *Rivers fisheries*. FAO Fisheries.
- Wilkes, M. A., M. Mckenzie, & J. A. Webb, 2017. Fish passage design for sustainable hydropower in the temperate Southern Hemisphere: an evidence review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries Springer International Publishing* 28: 117–135.
- Zarfl, C., A. E. Lumsdon, J. Berlekamp, L. Tydecks, & K. Tockner, 2015. A global boom in hydropower dam construction. *Aquatic Sciences* 77: 161–170.

APÊNDICE

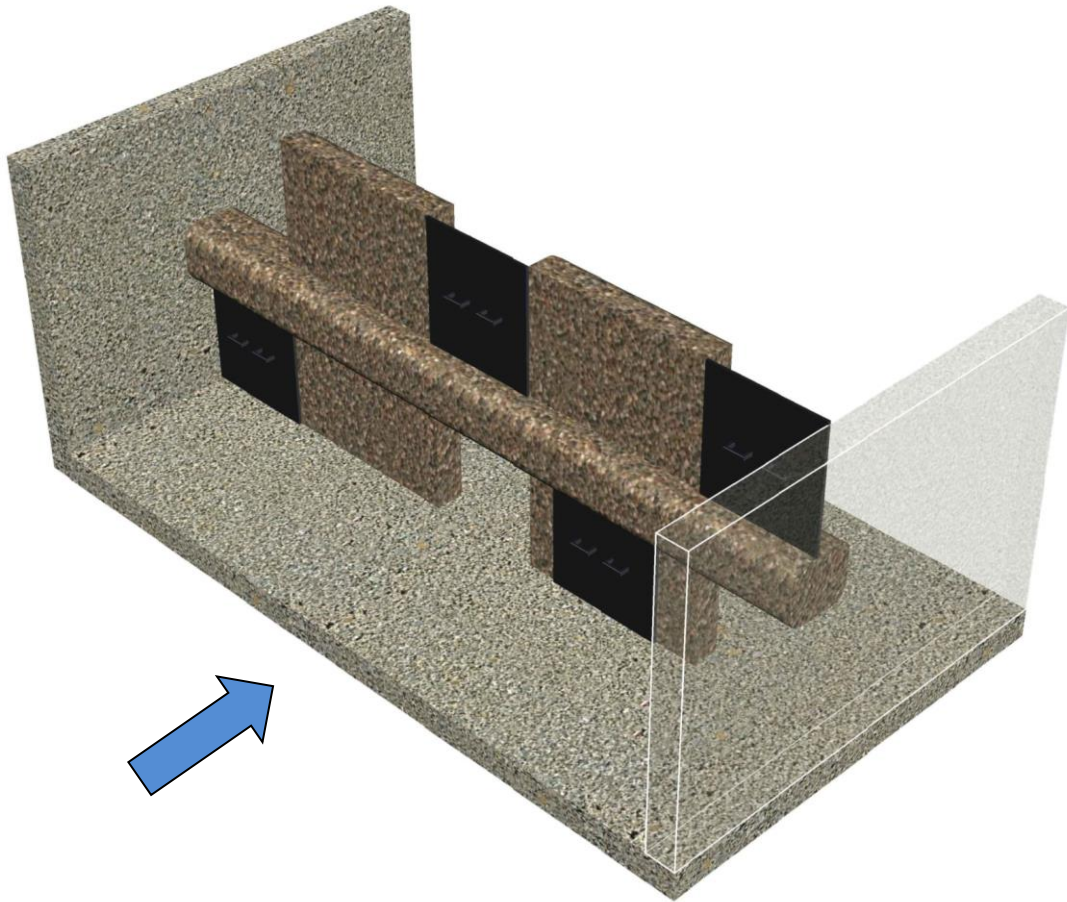


Figura A1. Modelo tridimensional da parede transversal da escada para peixes da UHE Porto Primavera. Dos três orifícios de fundo, apenas dois permanecem abertos, enquanto dos três vertedouros de superfície apenas um permanece aberto. A seta azul indica a direção do fluxo.

CAPITULO 2: Mantendo a conectividade bidirecional em um grande rio Neotropical por meio de escada para peixes: implicações para conservação de peixes migradores

RESUMO

A conservação de espécies potamódromas, em todo o mundo, tem sido ameaçada pela perda de conectividade funcional causada por barragens que cortam grandes rios. Uma estratégia de manejo para restabelecer a conectividade é fornecer passagem por meio de escadas para peixes. No entanto, essas escadas para peixes em rios neotropicais têm sido descritas como vias unidirecionais ascendentes. Analisamos os movimentos de *Prochilodus lineatus* através de uma escada para peixes em uma grande barragem - Porto Primavera - no Alto rio Paraná, Brasil, para determinar se a escada realmente conecta os habitats de jusante e montante da barragem, em ambas as direções. Um total de 1.419 exemplares foram marcados com de PIT-tags nas áreas de jusante e montante da barragem e a escada foi monitorada continuamente durante quatro anos. Foram documentados movimentos bidirecionais de *P. lineatus* através da escada para peixes. Alguns indivíduos repetiram esses movimentos anualmente; um indivíduo até seis vezes. Portanto, nosso estudo sugere que a escada para peixes de Porto Primavera contribui para a conectividade de habitats, passagem bidirecional e conservação da espécie. Nossos resultados desviam-se da percepção de que as passagens para peixes são ineficazes nos rios Neotropicais. Sugerimos que as passagens para peixes podem restaurar a conectividade bidirecional negada à algumas espécies Neotropicais e devem continuar a fazer parte de uma ampla estratégia de conservação, destinada a preservar a fauna nativa até que os serviços de barragens não sejam mais necessários.

Palavras-chave: Migração descendente; PIT-telemetria; Monitoramento à longo prazo; Estratégia de manejo; Potamódromo.

ABSTRACT

The conservation of potamodromous species worldwide has been threatened by the loss of longitudinal connectivity caused by dams intercepting large rivers. One environmental management strategy for reestablishing connectivity is providing passage through fish ladders. However, ladders in Neotropical rivers have been described as ascending one-way routes. We analyzed the movements of *Prochilodus lineatus* through a fish ladder at a large dam – Porto Primavera – in the heavily impounded Upper Paraná River, Brazil, to determine whether the ladder connected habitats downstream and upstream of the dam, in both directions. A total of 1,419 specimens of *P. lineatus* were PIT-tagged in areas downstream and upstream of the dam, and continuously monitored for 4 years. We documented bidirectional movements of *P. lineatus* through the fish ladder. Many individuals repeated these movements annually; one individual as many as six times. Thus, our study suggests the Porto Primavera fish ladder contributes to habitat connectivity, bidirectional passage, and conservation of *P. lineatus*. Our results deviate from the perception that fishways are ineffective in Neotropical rivers. We suggest that fishways can restore the bidirectional connectivity denied to some Neotropical species, and until the services of dams are no longer needed, environmental management through fish ladders should continue to be part of broader conservation strategy designed to preserve native fauna.

Keywords: downstream migration; PIT-telemetry; long-term monitoring; management strategy; potamodromous

1. INTRODUÇÃO

Existem mais de 8.600 barragens com mais de 15 m construídas para geração de energia no mundo todo (Zarfl et al., 2015). As barragens interrompem os gradientes longitudinais contínuos dos rios (Ward & Stanford, 1995), sua conectividade (Rolls, 2011), desestabilizam a dinâmica de nutrientes (Skalak et al., 2013) e assim, transformam o ecossistema lótico em lêntico. Esses efeitos, geralmente, têm impactos severos na biota aquática (Johnson et al., 2008; Taylor et al., 2014). Impactos nos sistemas aquáticos continuam a aumentar com a construção de hidrelétricas, que ainda persistem em várias partes do mundo. Estima-se que os rios livres de barragens do mundo diminuirão em 21% até 2040 (Zarfl et al., 2015; ICOLD, 2016).

A perda de conectividade funcional causada por barragens pode causar sérios problemas para as espécies de peixes que migram ao longo dos eixos longitudinais dos rios para completar seu ciclo de vida (Rolls, 2011; Wilkes et al., 2017). Os efeitos mais significativos incluem as barreiras físicas impostas pelas barragens, que bloqueiam ou retardam peixes migratórios, impedindo seu acesso às áreas de desova, ou até eliminam áreas de desova por inundações (Marmulla, 2001). Peixes potamódromos são fortemente impactados por essas barreiras (Albins et al., 2013), uma vez que precisam migrar tanto para montante quanto para jusante para alcançar locais de desova, áreas de alimentação e refúgios (Lucas & Baras, 2001; Kraabøl et al., 2009; Reynalte-Tataje et al., 2012; Skov et al., 2013). Quando suas rotas migratórias longitudinais são bloqueadas, peixes migradores gastam tempo substancial nos canais de fuga da casa de força, o que aumenta o risco de mortalidade (Suzuki et al., 2016), ou migram lateralmente para habitats alternativos (Antonio et al., 2007; Makrakis et al., 2012).

Sistemas de transposição para peixes são, às vezes, construídos para restabelecer a conectividade entre habitats de espécies migratórias (Calles & Greenberg, 2009; Gousskov et al., 2016; Dodd et al., 2017), e incluem elevadores, eclusas, bueiros, canais seminaturais e escadas para peixes (Clay, 1995; DVWK, 2002; Larinier, 2002; Fontes Jr et al., 2012; Bunt et al., 2016; Celestino et al., 2017; Bravo-Córdoba et al., 2018). Escadas para peixes vêm sendo construídas há mais de três séculos como medida mitigadora (Katopodis & Williams, 2012; Silva et al., 2018). Passagens para peixes eficazes podem garantir o fluxo gênico e manter o potencial evolutivo das espécies, mesmo em ambientes fragmentados (Gousskov et al., 2016). Quando uma passagem de peixe é bem projetada, permite movimentos de montante e jusante,

facilitando a conectividade e os objetivos de conservação das espécies alvo (Godinho & Kynard, 2008; Kraabøl et al., 2009; Cooke & Hinch, 2013).

No entanto, escadas para peixes vêm sendo descritas como medidas parcialmente eficazes pois, na melhor das hipóteses, permitem praticamente movimentos ascendentes unidirecionais (Kraabøl et al., 2009; Agostinho et al., 2011). A viabilidade de transposição de peixes para jusante por meio de escadas tem sido amplamente debatida na região Neotropical, particularmente para espécies da Bacia do Rio Paraná, Brasil (Lopes et al., 2007; Pelicice & Agostinho, 2008). Pelicice & Agostinho (2008) descreveram que passagens para peixes em barragens podem atuar como armadilhas ecológicas, porque os peixes são atraídos para as escadas por elas oferecerem fluxos desejáveis e, uma vez que eles superam a barragem, é muito difícil que eles ou seus descendentes voltem para jusante. Apesar disso, estudos sobre movimentos para jusante em peixes potamódromos por meio de escadas para peixes em regiões Tropicais ainda permanecem escassos e inconclusivos.

Prochilodus lineatus (Valenciennes, 1836) é uma espécie potamódroma e iliófaga, nativa da Bacia do Rio Paraná (Godoy, 1975; Capeleti & Petreire Jr, 2006). Possui tempo de vida que pode superar oito anos (Santana & Minte-Vera, 2017). Nas últimas três décadas suas populações têm diminuído, principalmente devido à pesca ilegal e ao bloqueio da conectividade entre habitats causado pelas barragens (da Costa et al., 2012; Baigún et al., 2013). Começando aos três anos, mas incluindo alguns juvenis de dois anos, esta espécie realiza longas migrações ascendentes e laterais em tributários, que podem superar os 1.000 km (Bayley, 1973; Makrakis et al., 2012). Suas migrações começam ao final da estação seca e se intensificam no início da estação chuvosa (Agostinho et al., 1993; Nakatani et al., 2001). Os peixes desovam na corrente d'água quando atingem suas áreas de reprodução, e então seus ovos são transportados rio abaixo para áreas alagadas e lagoas marginais, onde larvas e juvenis irão se desenvolver (Reynalte-Tataje et al., 2013; Da Silva et al., 2015). Após um ou dois anos, a prole vai para a calha principal do rio e avança para áreas de alimentação (Agostinho et al., 1993). Dessa forma, *P. lineatus* é um bom exemplo de espécie de peixe potamódromo que depende de conectividade funcional, por meio da escada de peixe.

Portanto, nós realizamos um estudo de longo prazo para analisar os movimentos de *P. lineatus* através de uma escada para peixes em uma grande barragem no alto rio Paraná. O estudo teve como objetivo testar se a escada para peixes permite a conectividade bidirecional entre os habitats a jusante e a montante para *P. lineatus* e se esta conectividade persiste ao longo dos anos. Especificamente, relatamos observações sobre a proporção de entrada e

passagem, tempo de passagem, diferenças sazonais nos movimentos de migração através da escada para peixe e padrões de retorno a longo prazo. Essa espécie foi escolhida como modelo biológico por ser a mais estudada no gênero *Prochilodus*, e pode representar pelo menos 11 outras espécies do gênero na América do Sul que possuem comportamento migratório e exigências ecológicas semelhantes.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

A Bacia do Rio Paraná é a décima maior do mundo, com uma extensão de 4.695 km e drenagem de $2,8 \times 10^6$ km² (Welcomme, 1985; Agostinho et al., 2003). Seus fluxos são altamente regulados por uma série de barragens construídas para fins hidrelétricos (Zarfl et al., 2015). O Alto Paraná se inicia a montante da barragem de Itaipu, Brasil-Paraguai, e se estende a nordeste, até a confluência dos rios Grande e Paranaíba, em um trecho de aproximadamente 750 km. Esta região é considerada uma ecorregião proeminente devido à sua alta biodiversidade de peixes (Langeani et al., 2007; Abell et al., 2008). A região inclui uma grande planície alagada que se estendia por cerca de 480 km, com até 20 km de largura, entre os trechos superiores do reservatório de Itaipu e a barragem de Jupiá (próxima represa a montante de Porto Primavera). A planície de inundação é uma importante região de alimentação para peixes, área de desova e área de desenvolvimento. Em 1998, a barragem de Porto Primavera, com 10,2 km de extensão, foi construída em uma seção dessa planície, a aproximadamente 410 km a montante da barragem de Itaipu (Figura 1). A jusante da barragem de Porto Primavera, a planície de inundação funcional remanescente se estende até o início do reservatório de Itaipu (Reynalte-Tataje et al., 2013), mas a montante da barragem, quase toda a planície de inundação foi submersa principalmente por conta do reservatório. O reservatório de Porto Primavera possui cerca de 190 km de extensão, com tributários de com trechos de fluxo livre, como os rios Pardo, Verde, Aguapeí e Peixe. (Figura 1), que continuam a fornecer habitat de desova apropriado para peixes potamódromos (Da Silva et al., 2015). A barragem de Porto Primavera inclui uma casa de força que gera 1.540 MW por 14 turbinas Kaplan de quatro pás.

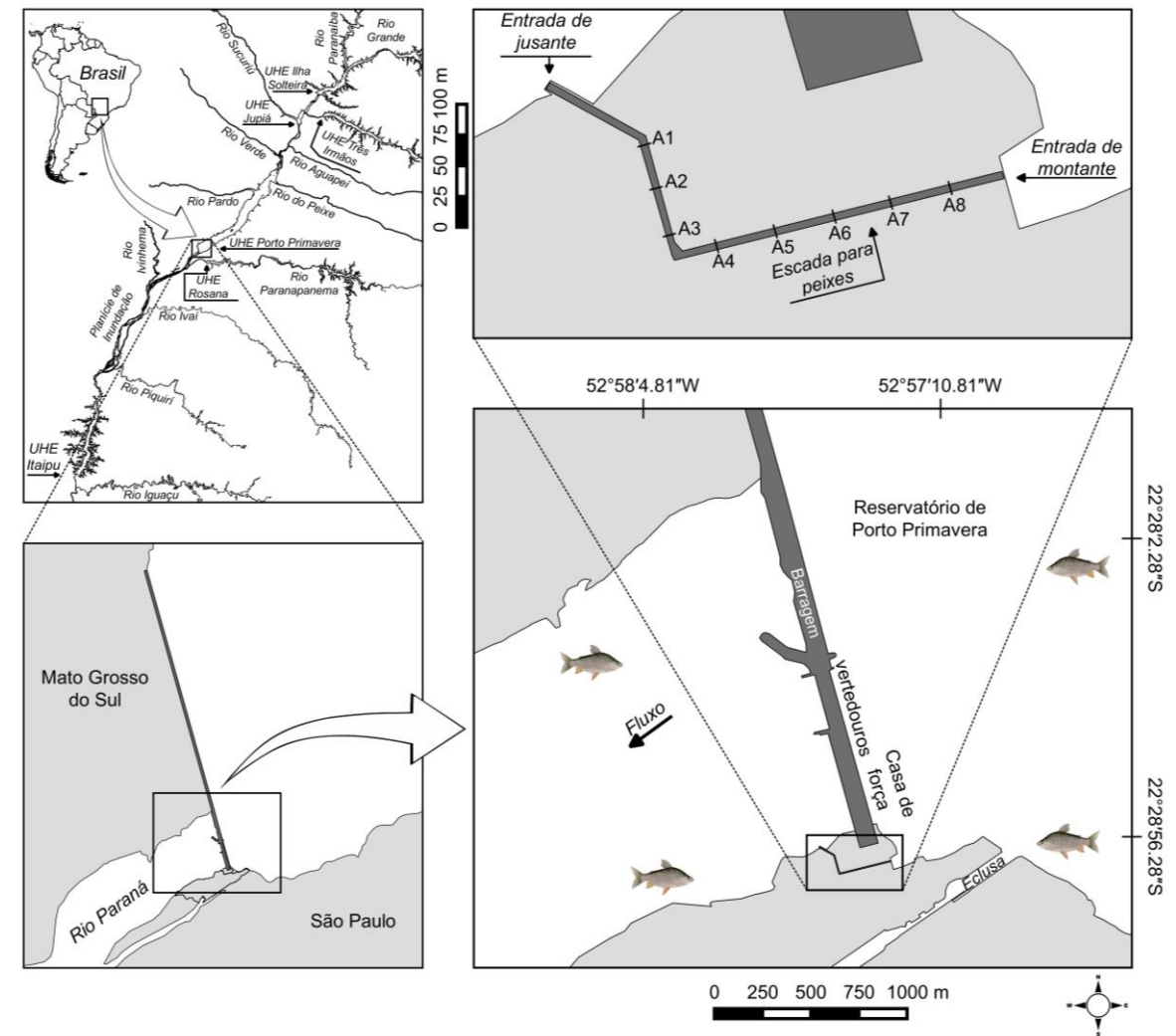


Figura 1. Localização da Usina Hidrelétrica de Porto Primavera e a posição da escada para peixes. A imagem dos peixes indicam as áreas de soltura dos *Prochilodus lineatus* marcados com PIT-tags. A1 a A8 representam a posição das antenas de monitoramento.

2.2 Escada para peixes

A escada para peixes começou a operar na barragem de Porto Primavera no ano de 2001 para permitir o acesso de peixes migradores aos afluentes a montante e manter conectividade longitudinal nesse segmento fragmentado do rio Paraná (Makrakis et al., 2007). A escada para peixes tem 472 m de comprimento, inclinação de 4,2%, drena pela margem esquerda e deságua quase perpendicular ao canal de fuga (Figura 1). A escada é do tipo degraus-tanque com orifício (Gutfreund et al., 2018). Os tanques têm 5,0 m de largura, 8,0 m de comprimento e 2,0 m de profundidade e são delimitados por paredes transversais. Em total, existem 50 paredes transversais, com três orifícios de fundo e três vertedouros cada. A diferença de nível de água entre os degraus (Δh) é de $\sim 0,45$ m. Apenas um vertedouro e dois

orifícios de fundo permaneceram abertos durante o período do estudo, permitindo variação na vazão entre 3,0 e 3,5 m³·s⁻¹. Adicionalmente, três tanques, ao longo da escada, foram projetados como áreas de descanso para os peixes.

2.3 Captura, marcação e soltura de peixes

Os peixes foram capturados entre os anos de 2012-2016, principalmente durante o período reprodutivo – de outubro a março. As capturas foram realizadas com tarrafa (malha: 12–13 cm entre nós adjacentes; altura: 6 m; diâmetro: 12 m) lançada em águas de 1 – 15 m de profundidade a uma distância de até 2 km da barragem, a montante e a jusante. As capturas foram realizadas com tarrafas pois imputam baixo estresse aos peixes, se rapidamente amostrados (Bido et al., 2018). Após a captura, os peixes foram mantidos por 30 minutos em gaiolas de 1,0 × 1,0 × 1,5 m para recuperação e marcação.

Considerando que o comprimento médio de primeira maturação gonadal (L₅₀) de *P. lineatus* é de 24,1 cm (Barbieri et al., 2004), todos os peixes marcados eram adultos (comprimento padrão médio de 37,7 cm, desvio padrão de ±5,7 cm, menor 25,0 cm e maior 56,5 cm). As PIT-tags (*Passive Integrated Transponder*; modelo RI-TRP-WR2B-30; HDX-Half duplex, Texas Instruments, EUA) possuem dimensões de 31,2 ± 0,6 mm de comprimento, 3,85 ± 0,05 mm de diâmetro e peso 0,8 g. As PIT-tags foram inseridas na cavidade abdominal através de uma incisão na região póstero-ventral, posterior à nadadeira pélvica. Uma solução de iodo 10% foi aplicada na incisão para assepsia. A relação entre o peso da marca e o peso corporal não ultrapassou 2% e, portanto, não interfere no desempenho da natação (Clark, 2016). Após o tempo de recuperação, os peixes foram transportados para as áreas de liberação entre 1 e 2 km da entrada da escada para peixes, a montante e a jusante (Figura 1). Os peixes foram soltos perto do mesmo local onde foram coletados. Todos os peixes foram tratados de acordo com o Comitê de Ética em Uso de Animais da Universidade Estadual do Oeste do Paraná (Protocolo número 63/09). Adicionalmente, um espécime de *P. lineatus* foi depositado na coleção de peixes do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Londrina sob o número de catálogo MZUEL 18394.

2.4 Monitoramento

O movimento de espécimes marcados através da escada para peixes foi monitorado de 11 de dezembro de 2012 até 31 de agosto de 2016, totalizando 1.359 dias (3,7 anos), e

incluindo quatro estações reprodutivas (outubro–março) e quatro não reprodutivas (abril–setembro). Um sistema de Identificação por Rádio Frequência (RFID) (*Multi-reader*) (modelo S2000, Texas Instruments), composto por oito leitores, configurados em um modo linear com frequência de 134,2 kHz, foi instalado na escada (Castro-Santos et al., 1996). Oito antenas retangulares (uma para cada leitor) de 3,0 m de comprimento por 1,5 m de altura foram montadas ao longo da escada. As antenas foram construídas com uma ou duas voltas de cabos de cobre flexíveis de 4 mm, com uma indutância variando entre 23,5 e 58,0 μH . Essas características permitiram a detecção dos PIT-*tags* a aproximadamente 0,8 m antes do eixo vertical da antena. A primeira antena (A1) foi instalada a 96,5 m da entrada a jusante da escada para peixes, logo acima do primeiro tanque de descanso, e a última antena (A8) foi posicionada a 44,5 m da entrada de água a montante (Figura 1). A distância entre A1 e A8 é de 331,5 m. As outras antenas (A2–A7) foram distribuídas quase uniformemente entre A1 e A8 e usadas para identificar a direção do movimento. Ocasionais falhas de energia e dificuldades técnicas impediram o monitoramento ininterrupto, apesar disso, o sistema foi funcional durante 97,4% do período do estudo.

2.5 Análises

As análises concentraram-se na estimativa da proporção de entrada, proporção de passagem, tempo de trânsito, diferenças sazonais dos movimentos de migração através da escada e os padrões de retorno a longo prazo. A porcentagem de peixes marcados que entrou na escada para peixes foi definida como proporção de entrada. O teste qui-quadrado de homogeneidade foi aplicado para comparar a proporção de entrada de jusante e montante. A proporção de passagens, através da escada, foi quantificada pela porcentagem de *P. lineatus* que entrou na escada e alcançou, com sucesso, a última antena na extremidade oposta da qual entrou (Castro-Santos et al., 1996; Wagner et al., 2012; Cooke & Hinch, 2013). A proporção de passagem dos peixes através da escada nos sentidos ascendente e descendente foi comparada pelo teste qui-quadrado de homogeneidade. Oito peixes liberados a montante foram registrados pela primeira vez na escada para peixes em direção ascendente, indicando que provavelmente eles passaram de montante para jusante por outros caminhos, como pelas turbinas, vertedouros ou eclusa, e não foram considerados nas proporções de entrada e passagem. O tempo de passagem ascendente corresponde ao tempo decorrido pelos peixes para se mover entre as antenas A1 e A8 e descendente entre as antenas A8 e A1. Para evitar

potenciais vieses, apenas o primeiro movimento ascendente ou descendente foi considerado para indivíduos que realizaram múltiplos movimentos através da escada. O teste de Log-rank foi aplicado para comparar os tempos medianos ascendentes e descendentes (Allison, 2010). Diferenças sazonais entre a porcentagem de peixes ascendentes/descendentes através da escada nos períodos reprodutivo e não reprodutivo foram avaliadas por meio de um teste de homogeneidade do qui-quadrado e um teste binomial z.

O padrão de retorno a longo prazo avaliou o tempo que o peixe permaneceu a montante (após completar o movimento ascendente, A8–A8) ou a jusante (após completar o movimento descendente, A1–A1). Para reduzir o risco de inclusão de peixes que poderiam ter ficado perto da barragem e, assim, garantir que o movimento de retorno a longo prazo fosse completamente voluntário, apenas os indivíduos que realizaram retorno em intervalos maiores que 7 dias foram incluídos nesta análise. Estimamos a probabilidade de retornar à escada para peixes em relação ao tempo por meio de procedimentos de análise de sobrevivência (Allison, 2010). O evento de interesse foi o retorno à escada (ou seja, evento de falha na terminologia de análise de sobrevivência) e a variável dependente foram os dias desde a última detecção na escada para peixe até o retorno. Os peixes que completaram a passagem e não retornaram foram censurados à direita, com o uso do tempo entre o último registro até o final do monitoramento (Allison, 2010). O modelo gráfico de Kaplan-Meier foi utilizado para representar os tempos de retorno de jusante e de montante. Nós testamos se a probabilidade de retorno, em relação ao tempo, diferia entre os peixes que estavam a montante e os peixes que estavam a jusante da barragem. Para interpretar melhor os padrões de retorno, analisamos o percentual de distribuição cumulativa de retorno, relativo ao tempo gasto a montante ou a jusante, e comparamos as curvas cumulativas de retorno de montante e jusante com o teste biamostrais de Kolmogorov-Smirnov. Todas as análises foram realizadas utilizando o software SAS® 9.4 (pacotes LIFETEST e NPAR1WAY) e o nível de significância foi de 5%.

3. RESULTADOS

3.1 Entrada na escada e proporção de passagem

No total, foram marcados 1.419 peixes (807 a jusante; 612 a montante) com uma média de 37,7 cm de comprimento padrão (mínimo de 25,0; máximo de 56,5 cm). Dos 807 peixes marcados a jusante, 37,9% (n = 306) entraram na escada e, desses, 87,2% (n = 267)

alcançaram a saída de montante. Por outro lado, dos 612 peixes liberados a montante, 14,0% ($n = 86$) entraram na escada, dos quais 90,7% ($n = 78$) alcançaram a saída de jusante. Houve diferença significativa na proporção de entrada da escada para peixes entre os peixes liberados a montante e a jusante da barragem (taxa de verossimilhança de qui-quadrado: $\chi^2 = 104,7$; $p < 0,01$), porém não houve diferença significativa na proporção de passagem para peixes que entraram na escada (taxa de verossimilhança de qui-quadrado: $\chi^2 = 0,8$; $p = 0,37$).

3.2 Tempo de passagem pela escada

O tempo de passagem ascendente foi avaliado com 298 peixes. Destes peixes, 267 foram marcados a jusante, 23 foram marcados a montante e desceram através da escada de peixes e retornaram a montante, e 8 peixes foram marcados a montante, mas foram para jusante através das turbinas, vertedouros ou eclusa e retornaram para montante através da escada. O movimento descendente foi avaliado através de 119 peixes. Desses, 81 foram liberados a montante e desceram a escada, e 38 foram lançados a jusante, subiram a escada e posteriormente retornaram para jusante através da escada. O tempo mediano de subida (A1–A8) foi de 1,67 horas e o tempo mediano de descida (A8–A1) foi de 1,05 horas. Essas medianas foram significativamente diferentes (teste de mediana de Log-rank: $\chi^2 = 23,3$; $p < 0,01$).

3.3 Diferenças sazonais

No total, 353 peixes passaram pela escada em direção ascendente e/ou descendente (incluindo os oito peixes que se moveram de montante para jusante por caminho desconhecido e, posteriormente, retornaram para montante pela escada para peixes). Esses peixes realizaram entre uma e seis passagens, totalizando 452 passagens (Apêndice, Tabela A1). Das 452 passagens de peixes registradas na escada, 89,2% ($n = 403$) ocorreram durante a estação reprodutiva e 10,8% ($n = 49$) durante a estação não reprodutiva. No período reprodutivo, 73,7% ($n = 297$) das passagens foram ascendentes e 26,3% ($n = 106$) foram descendentes. Por outro lado, na estação não reprodutiva 55,1% ($n = 27$) das passagens foram ascendentes e 44,9% ($n = 22$) foram descendentes. A porcentagem de peixes ascendendo pela escada foi significativamente maior no período reprodutivo do que no período não-reprodutivo (taxa de verossimilhança de qui-quadrado: $\chi^2 = 7,4$; $p = 0,01$). De maneira

contrastante, a porcentagem de peixes subindo e descendo pela escada durante o período não reprodutivo não foi significativamente diferente do par (teste binomial: $Z = 0,7$, $p = 0,48$).

3.4 Padrões de retorno

No total, 353 peixes passaram pela escada na direção ascendente e/ou descendente. Desses, 65,4% ($n = 231$) subiram pela escada uma vez e 15,6% ($n = 55$) desceram uma vez (Figura 2). Muitos peixes realizaram múltiplos movimentos através da escada para peixes. No geral, 19,0% ($n = 67$; 26 liberados a montante e 41 liberados a jusante) dos peixes que passaram pela escada fizeram de duas a seis passagens (Figura 2). Em relação a todos os peixes marcados, 28,6% dos peixes marcados a jusante da barragem subiram uma vez, 9,0% dos peixes marcados a montante desceram uma vez, e 5,1% dos peixes libertados a montante da barragem e 4,2% dos peixes liberados a jusante da barragem subiram e desceram múltiplas vezes.

A probabilidade de retorno à escada para peixes diferiu entre aqueles peixes que se moveram para montante e aqueles que se moveram para jusante (teste Log-rank: $\chi^2 = 28,8$, $p < 0,01$; Figura 3). De maneira geral, houve uma maior probabilidade cumulativa dos peixes retornarem para montante (A1–A8) do que para jusante (A8–A1). Por exemplo, estimou-se em 1, 2 e 3 anos, a probabilidade cumulativa dos peixes retornarem para jusante (A8–A1), o que representa 0,15, 0,22 e 0,26, respectivamente (Figura 3). Por outro lado, a probabilidade cumulativa dos peixes retornarem para montante (A1–A8) foi de 0,38, 0,50 e 0,56, respectivamente.

O tempo que os peixes gastaram a montante ou a jusante antes de voltar para a escada foi variável. Doze peixes subiram ou desceram, mas retornaram a montante ou a jusante em um período de até 7 dias e por isso foram excluídos da análise. Desses 12 peixes, cinco desceram dentro de 24 horas após a subida para o reservatório. O restante dos peixes incluiu aqueles que passaram pela escada em direção a montante e retornaram à escada entre 11 e 1.071 dias, e peixes que passaram pela escada em direção a jusante e retornaram à escada entre 9 e 1.055 dias. Embora os intervalos de tempo gasto a montante ou a jusante tenham sido semelhantes, a disparidade na distribuição dos retornos ao longo desse período de três anos é evidente quando se examinam as percentagens cumulativas dos tempos de retorno (Figura 4). No total, 50% dos peixes que passaram pela escada em direção a jusante retornaram à escada (A1–A8) dentro de 100 dias (o tempo mediano gasto a jusante). Por outro lado, 50% dos peixes que passaram pela escada em direção a montante (A8–A1) retornaram à escada dentro de 310 dias (Figura 4). Após o primeiro ano, as taxas de retorno tanto a

montante, quanto a jusante seguiram padrões semelhantes (Figura 4). Os padrões observados são consistentes com o que seria esperado dos peixes que fazem migrações anuais a montante, mas também sugerem que alguns peixes não migram a montante anualmente, e alguns peixes permanecem a montante por longos períodos antes de retornar.

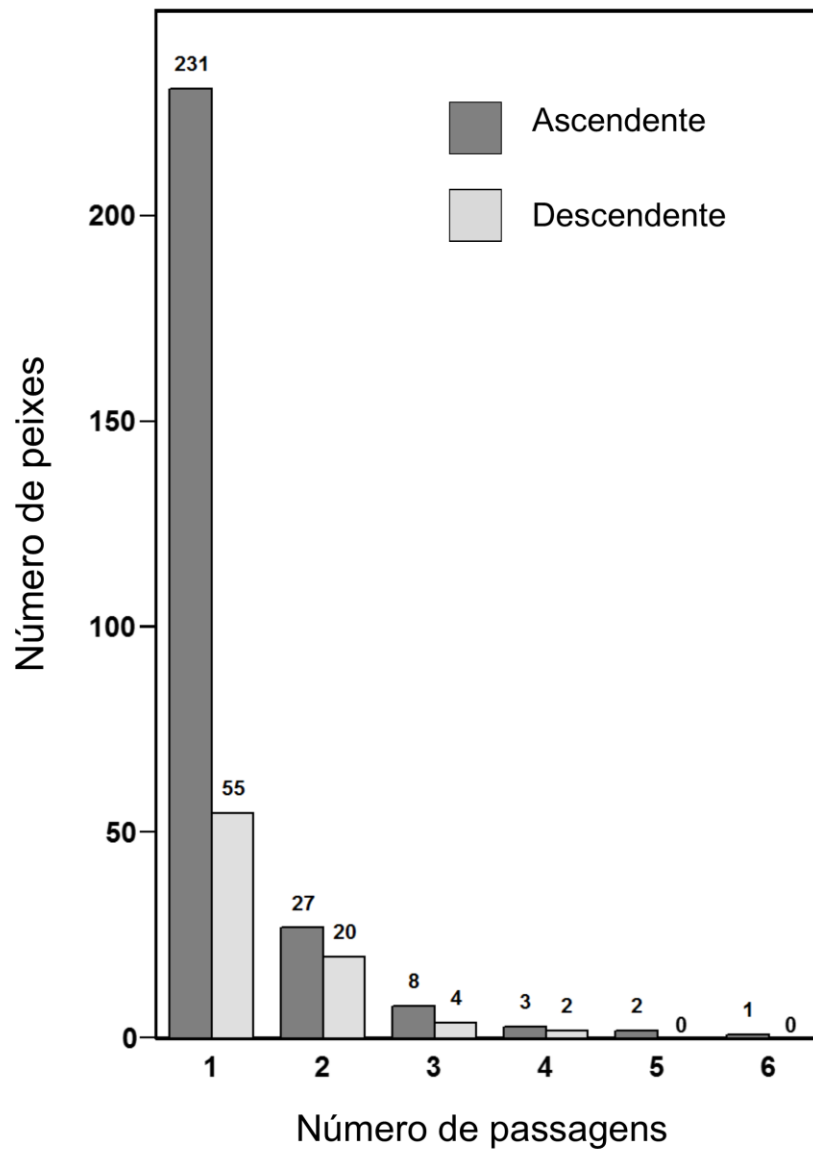


Figura 2. Número de peixes marcados ascendendo e descendendo a escada para peixes de Porto Primavera. Em todo, 286, 47, 12, 5, 2, e 1 (total = 353) peixes realizaram 1, 2, 3, 4, 5, e 6 passagens (total = 452), respectivamente. Para peixes que passaram entre duas e seis vezes as direções ascendente e descendente corresponde ao primeiro movimento.

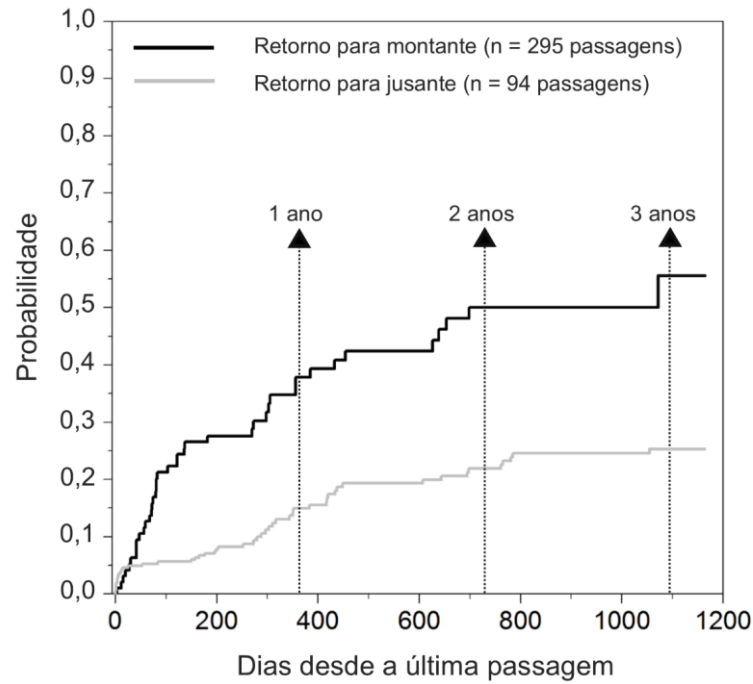


Figura 3. Curva de Kaplan-Meier representando a probabilidade cumulativa de retorno de *Prochilodus lineatus* para os habitats de montante (linha preta) e retorno para os habitats de jusante (linha cinza). As duas curvas foram comparadas com o teste não paramétrico de Log-rank. As setas indicam a probabilidade cumulativa de retorno em um ano, dois anos e três anos.

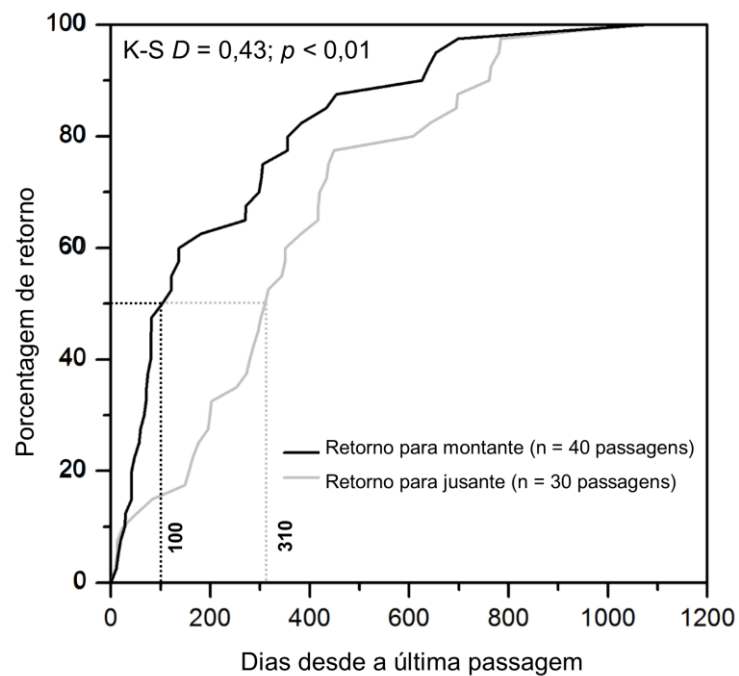


Figura 4. Porcentagem cumulada de retorno de *Prochilodus lineatus* para os habitats de montante (linha preta) e habitats de jusante (linha cinza) de Porto Primavera. Os padrões de retorno ilustrado pelas duas curvas cumulativas foram significativamente diferentes (teste de Kolmogorov-Smirnov D). As linhas verticais tracejadas identificam o tempo mediano de retorno para montante e jusante.

4. DISCUSSÃO

Animais migradores ocupam diferentes habitats para completar diferentes partes do seu ciclo de vida (Dingle & Drake, 2007; Godinho & Kynard, 2008; Brönmark et al., 2014). Em rios represados, peixes potamódromos devem encontrar, entrar e passar pelas escadas para peixes para alcançar seus locais de reprodução, e eventualmente retornar a jusante (Kraabøl et al., 2009). Essa conectividade funcional (espaço-temporal) é uma das principais exigências ecológicas que devem ser fornecidas aos sistemas biológicos visando sua conservação em ambientes fragmentados (Auffret et al., 2015). Nosso estudo identificou movimentos bidirecionais de *P. lineatus* por meio da escada para peixes de Porto Primavera, incluindo múltiplas passagens realizadas pelo mesmo peixe, no mesmo ano e ao longo de vários anos, incluindo peixes que passaram em intervalos anuais irregulares, sugerindo restabelecimento da conectividade funcional.

O ato de encontrar a escada é facilitado pela sua posição no corredor de migração, o que é fundamental para as taxas de atração, entrada e passagem (Larinier, 1998; Andersson et al., 2012; Katopodis & Williams, 2012). Durante o período reprodutivo, espécies reofílicas tendem a ser atraídas para áreas de alta vazão, como aquelas próximas aos vertedouros e casas de força (Calles & Greenberg, 2009). A jusante da barragem de Porto Primavera, o canal estreito (<2 km) em relação à montante, e os altos fluxos gerados pelo canal de fuga da casa de força próximo à escada, provavelmente favoreceram uma maior atração. A proporção de entrada de montante foi menor. Esse fato, talvez, esteja associado à ampla largura da seção de aproximação a montante (~10 km), ou influência de outros caminhos descendentes, como turbinas e vertedouros. No entanto, é importante ressaltar que a proporção de entrada, provavelmente, está subestimada porque alguns dos peixes marcados poderiam estar se afastando da escada quando foram capturados. Principalmente os peixes capturados a montante, que poderiam estar migrando para os tributários do reservatório de Porto Primavera (Antonio et al., 2007; Da Silva et al., 2015). No entanto, uma vez que a escada foi encontrada pelo peixe, a proporção de passagem foi alta, migrando a montante ou a jusante, e o tempo de passagem foi baixo, e geralmente mais rápido ao migrar na direção descendente.

Outras formas de passagem descendente, potencialmente, incluem: vertedouros, eclusa e turbinas. Durante os 1.359 dias de monitoramento, os vertedouros estavam abertos por 80 dias e 127 eclusagens foram feitas. As turbinas Kaplan da usina de Porto Primavera, possuem quatro pás e operam em rotações baixas (75 rpm) dentro de um tubo de sucção de 8 m de diâmetro. De acordo com a fórmula proposta por Larinier & Dartiguelongue, (1989), as

características das turbinas podem conferir uma sobrevivência média de passagem de 91,3% para indivíduos de *P. lineatus* com 37,7 cm de comprimento – no entanto, estudos específicos considerando também alterações de pressão devem ser realizados para uma estimativa mais acurada. Essas possíveis rotas de passagem para jusante podem ter contribuído para uma subestimação dos movimentos descendentes em nosso estudo. Caminhos alternativos para migrações a jusante beneficiam a sobrevivência de peixes potamódromos e exigem uma atenção especial em serviços de monitoramento e gerenciamento (DWA, 2005; Nyqvist et al., 2016).

Os tempos de retorno de montante e jusante para a escada se mostraram bem irregulares, assim como também houve picos ocasionais e intervalos subsequentes. Uma pequena parcela dos peixes que ascenderam retornou dentro de 24 horas. Segundo Antonio et al. (2007), anteriormente à construção da escada para peixes uma grande porcentagem de *P. lineatus* liberados no reservatório retornaram para jusante, possivelmente devido à desorientação em águas lânticas. Em nossos resultados, retornos em intervalos de um ciclo reprodutivo ou menor sugerem migrações anuais entre os habitats de montante e jusante. Os retornos em intervalos de dois a três anos podem envolver peixes que, após dispendendo energia para alcançar áreas a montante ou a jusante, residiram nessas áreas até apresentarem novamente estímulos migratórios.

De fato, esta pesquisa não nos permite inferir sobre o que faz reduzir a probabilidade de retorno a montante por meio da escada de peixe, no entanto, a passagem a jusante por outras rotas é um fator potencial. Por outro lado, o filtro ecológico representado pelo reservatório (Pelicice et al., 2015) pode restringir a migração descendente a partir dos afluentes do reservatório de Porto Primavera, que oferecem habitats de reprodução adequados para *P. lineatus* (Da Silva et al., 2015).. Branco et al. (2017) sugeriram que os reservatórios podem aumentar a taxa de indivíduos potamódromos residentes, limitando o seu movimento migratório. A chamada migração parcial tem sido relatada para espécies anádromas, catádromas e potamódromas (Jonsson & Jonsson, 1993; Godinho & Kynard, 2006; Chapman et al., 2012; Moraes & Deverat, 2016). Além disso, os peixes que não migraram para montante ou jusante, durante este estudo podem representar uma porção de indivíduos não migrante da população (Shaw & Levin, 2011), ou ter um tempo de retorno maior que o período do estudo.

Apesar da probabilidade de retorno a longo prazo de montante ser inferior a jusante, os resultados indicaram que indivíduos da espécie *P. lineatus* são capazes de selecionar

temporariamente habitats de montante ou jusante, especialmente durante o período reprodutivo, em todo o seu ciclo de vida. Talvez, isto seja uma estratégia de adaptação para evitar a criação de subpopulações e estruturação genética (Ferreira et al., 2017). Os movimentos descendentes permitiram o retorno de *P. lineatus* de seus berçários a montante (Da Silva et al., 2015) para trechos favoráveis à alimentação e reprodução a jusante da barragem de Porto Primavera (Reynalte-Tataje et al., 2013). Essas migrações também podem contribuir para o fluxo gênico entre as populações a montante e a jusante. Ferreira et al. (2017) relataram alta diversidade genética na população de *P. lineatus* no Alto Rio Paraná, que sugeriu fluxo gênico deste o rio Aguapeí (afluente do reservatório de Porto Primavera) até o rio Iguaçu (afluente do rio Paraná a jusante da represa de Itaipu). As passagens para peixes nas barragens de Itaipu e Porto Primavera provavelmente facilitam a manutenção desse fluxo gênico.

Nosso estudo revelou passagens bidirecionais realizadas por indivíduos registrados anualmente (Apêndice, Figura A1 e A2). Os resultados revelam uma capacidade extraordinária dos indivíduos desta espécie em encontrar a entrada da escada para peixes, com apenas 5 m de largura, numa barragem com vários quilômetros de extensão. Esses resultados possibilitam concluir que, ao fornecer conectividade entre os habitats de montante e jusante, as passagens para peixes podem ser uma ferramenta de conservação eficaz para *P. lineatus* e provavelmente para outras espécies do gênero *Prochilodus*. Essa conectividade bidirecional pode permitir que a espécie alcance tanto os habitats críticos existentes a jusante (Reynalte-Tataje et al., 2013) quanto a montante, onde desovas bem sucedidas vêm sendo documentadas nos tributários (Da Silva et al., 2015).

4.1 Implicações para a Conservação

O represamento da Bacia do Rio Paraná resulta em um distúrbio na hidrologia e na estrutura das assembleias de peixes nativos. Essa atividade produziu grandes mudanças na hidrologia e grandes mudanças nas assembleias de peixes nativos, e requer um amplo pacote de medidas conservacionistas para que as assembleias de peixes sejam conservadas até que os serviços sociais fornecidos pelas barragens não sejam mais necessários. Nosso estudo confirma que as escadas para peixes podem ser um elemento em meio a essas medidas de conservação. A escada da UHE Porto Primavera permitiu migrações bidirecionais de peixes adultos e, às vezes, múltiplas passagens para os mesmos indivíduos. Os juvenis desenvolvem-se em lagoas marginais associados às várzeas e retornam aos rios uma vez que atingiram 10-25 cm de comprimento padrão e idades de 1-2 anos (Santana & Minte-Vera, 2017). Embora

os movimentos dos juvenis não tenham sido rastreados nesse estudo, Makrakis et al. (2008) observaram anualmente o movimento pela escada de jovens juntamente com adultos.

Talvez um elo fraco na conectividade bidirecional seja a atração para a escada, particularmente no lado do reservatório. As taxas de atração são altamente variáveis entre as espécies e localidades (Bunt et al., 2016). A escada de peixes não é a solução para todos os males causados pelos represamentos. No entanto, elas provavelmente amenizam os impactos, permitindo conectividade funcional suficiente para manter as populações viáveis até que não seja mais necessário o represamento rios para a construção de hidrelétricas.

Nossos resultados se desviam da percepção de que passagens para peixes na América do Sul são completamente ineficazes (Pelicice & Agostinho 2008). O principal argumento contra as escadas é que elas atraem peixes migratórios e facilitam sua passagem para reservatórios que normalmente não oferecem um habitat adequado, ou o habitat é acessível apenas a montante do reservatório ou em afluentes. Para piorar, o próprio reservatório pode ser uma barreira que desestimula a dispersão a jusante de adultos e juvenis (Pelicice et al., 2015). Propostas de conservação alternativas envolvem implementação de 100 – 300 km de trechos de rios protegidos, com vazões naturais (Agostinho & Gomes, 2002; Pompeu, 2012; Da Silva et al., 2015; Ferreira et al., 2017), bem como tributários não represados (Da Silva et al., no prelo). Concordamos que a proteção de trechos livres de barragens e de tributários pouco ou não represados deveriam ser parte de um pacote de conservação. No entanto, sugerimos que as passagens para peixes, em alguns casos, também devam fazer parte desse amplo conjunto de medidas de conservação, já que podem restaurar, parcialmente, algumas espécies neotropicais a conectividade funcional que foi interrompida por barragens.

5. REFERÊNCIAS

- Abell, R., M. L. Thieme, C. Revenga, M. Bryer, M. Kottelat, N. Bogutskaya, B. Coad, N. Mandrak, S. C. Balderas, W. Bussing, M. L. J. Stiassny, P. Skelton, G. R. Allen, P. Unmack, A. Naseka, R. Ng, N. Sindorf, J. Robertson, E. Armijo, J. V. Higgins, T. J. Heibel, E. Wikramanayake, D. Olson, H. L. López, R. E. Reis, J. G. Lundberg, M. H. Sabaj Pérez, & P. Petry, 2008. Freshwater Ecoregions of the World: A New Map of Biogeographic Units for Freshwater Biodiversity Conservation. *BioScience* 58: 403.
- Agostinho, A. A., & L. C. Gomes, 2002. Biodiversity and fisheries management in the Paraná river basin: successes and failures. *Blue millennium*, Maringá.
- Agostinho, A. A., L. C. Gomes, H. I. Suzuki, & H. F. Júlio-Júnior, 2003. Migratory fishes of the Upper Paraná River Basin, Brazil In Carolsfeld, J., B. Harvey, C. Ross, & A. Baer

- (eds), Migratory fishes of South America. World Bank, Washington.
- Agostinho, A. A., A. E. M. Vazzoler, L. C. Gomes, & E. K. Okada, 1993. Estratificación espacial y comportamiento de *Prochilodus scrofa* en distintas fases del ciclo de vida en la planicie de inundación del alto río Paraná y embalse de Itaipu, Paraná, Brasil. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 26: 79–90.
- Agostinho, C. S., F. M. Pelicice, E. E. Marques, A. B. Soares, & D. A. A. de Almeida, 2011. All that goes up must come down? Absence of downstream passage through a fish ladder in a large Amazonian river. *Hydrobiologia* 675: 1–12.
- Albins, M., A. Evans, G. Ismail, B. Neilsen, T. Pusack, E. Schemmel, W. Smith, S. Stoike, H. W. Li, & D. L. G. Noakes, 2013. Can humans coexist with fishes?. *Environmental Biology of Fishes* 96: 1301–1313.
- Allison, P. D., 2010. *Survival Analysis Using SAS®: A Practical Guide*, Second Edition. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.
- Andersson, A. G., D.-E. Lindberg, E. M. Lindmark, K. Leonardsson, P. Andreasson, H. Lundqvist, & T. S. Lundström, 2012. A study of the location of the entrance of a fishway in a regulated river with CFD and ADCP. *Modelling and Simulation in Engineering* 2012: 1–12.
- Antonio, R. R., A. A. Agostinho, F. M. Pelicice, D. Bailly, E. K. Okada, & J. H. P. Dias, 2007. Blockage of migration routes by dam construction: Can migratory fish find alternative routes?. *Neotropical Ichthyology* 5: 177–184.
- Auffret, A. G., J. Plue, & S. A. O. Cousins, 2015. The spatial and temporal components of functional connectivity in fragmented landscapes. *Ambio* 44: 51–59.
- Baigún, C., P. Minotti, & N. Oldani, 2013. Assessment of sábalo (*Prochilodus lineatus*) fisheries in the lower Paraná River basin (Argentina) based on hydrological, biological, and fishery indicators. *Neotropical Ichthyology* 11: 199–210.
- Bayley, P. B., 1973. Studies on the migratory characin, *Prochilodus platensis* Holmberg, 1889, (Pisces, Characoidei) in the River Pilcomayo, South America. *Journal of Fish Biology* 5: 25–40.
- Bido, A. F., E. C. Urbinati, M. C. Makrakis, L. F. Celestino, M. Serra, & S. Makrakis, 2018. Stress indicators for *Prochilodus lineatus* (Characiformes: Prochilodontidae) breeders during passage through a fish ladder. *Marine and Freshwater Research*, 69: 1814–1821. [https:// doi.org/10.1071/MF18087](https://doi.org/10.1071/MF18087)
- Branco, P., S. D. Amaral, M. T. Ferreira, & J. M. Santos, 2017. Do small barriers affect the movement of freshwater fish by increasing residency?. *Science of the Total Environment Elsevier B.V.* 581–582: 486–494.
- Bravo-Córdoba, F. J., F. J. Sanz-Ronda, J. Ruiz-Legazpi, L. F. Celestino, & S. Makrakis, 2018. Fishway with two entrance branches: Understanding its performance for potamodromous Mediterranean barbels. *Fisheries Management and Ecology* 25: 12–21.
- Brönmark, C., K. Hulthén, P. A. Nilsson, C. Skov, L. Hansson, J. Brodersen, & B. B.

- Chapman, 2014. There and back again: migration in freshwater fishes. *Canadian Journal of Zoology* 92: 467–479.
- Bunt, C. M., T. Castro-Santos, & A. Haro, 2016. Reinforcement and validation of the analyses and conclusions related to fishway evaluation data from Bunt et al.: 'Performance of fish passage structures at upstream barriers to migration'. *River Research and Applications* 32: 2125–2137.
- Calles, O., & L. Greenberg, 2009. Connectivity is a two-way street-the need for a holistic approach to fish passage problems in regulated rivers. *River Research and Applications* 25: 1268–1286.
- Caapeleti, A. R., & M. Petrere Jr, 2006. Migration of the curimatá *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) (Pisces, Prochilodontidae) at the waterfall “Cachoeira de Emas” of the Mogi-Guaçu river - São Paulo, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 66: 651–659.
- Castro-Santos, T., A. Haro, & S. Walk, 1996. A passive integrated transponder (PIT) tag system for monitoring fishways. *Fisheries Research* 28: 253–261.
- Celestino, L. F., F. J. Sanz-Ronda, E. A. L. Kashiwaqui, E. F. Celestino, M. C. Makrakis, & S. Makrakis, 2017. Daily movement behavior of two Neotropical armored catfish species (*Ancistrus* aff. *cirrhosus* Valenciennes, 1836 and *Hypostomus ancistroides* Ihering, 1911) at a road-stream crossing culvert. *Journal of Applied Ichthyology* 33: 1092–1099.
- Chapman, B. B., C. Skov, K. Hulthén, J. Brodersen, P. A. Nilsson, L. Hansson, & C. Brönmark, 2012. Partial migration in fishes: definitions, methodologies and taxonomic distribution. *Journal of Fish Biology* 81: 479–499.
- Clark, S. R., 2016. Effects of passive integrated transponder tags on the physiology and swimming performance of a small-bodied stream fish. *Transactions of the American Fisheries Society* 145: 1179–1192.
- Clay, C. H., 1995. *Design of Fishways and Other Fish Facilities*. Press, CRC, Boca Raton, Florida.
- Cooke, S. J., & S. G. Hinch, 2013. Improving the reliability of fishway attraction and passage efficiency estimates to inform fishway engineering, science, and practice. *Ecological Engineering Elsevier* 58: 123–132.
- Da Costa, R. S., E. K. Okada, A. A. Agostinho, & L. C. Gomes, 2012. Variação temporal no rendimento e composição específica da pesca artesanal do alto Rio Paraná, PR - Brasil: Os efeitos crônicos dos barramentos. *Boletim do Instituto de Pesca* 38: 199–213.
- Da Silva, P. S., M. C. Makrakis, L. E. Miranda, S. Makrakis, L. Assumpção, S. Paula, J. H. P. Dias, & H. Marques, 2015. Importance of reservoir tributaries to spawning of migratory fish in the upper Paraná River. *River Research and Applications* 31: 313–322.
- Da Silva, P. S., L. E. Miranda, S. Makrakis, L. Assumpção, J. H. P. Dias, & M. C Makrakis. Tributaries as biodiversity preserves: an ichthyoplankton perspective from the severely impounded Upper Paraná River. *Aquatic Conservation: Marine and freshwater Ecosystems* (no prelo).

- Dingle, H., & V. A. Drake, 2007. What is migration?. *BioScience* 57: 113–121.
- Dodd, J. R., I. G. Cowx, & J. D. Bolland, 2017. Efficiency of a nature-like bypass channel for restoring longitudinal connectivity for a river-resident population of brown trout. *Journal of Environmental Management* 204: 318–326.
- DVWK, 2002. Fish Passages; Design, dimension and monitoring. DVWK, Rome.
- DWA, 2005. Fish protection technologies and downstream fishways: dimensioning, design, effectiveness inspection. DWA Deutsche Vereinigung für Wasserwirtschaft, Abwasser und Abfall, Hennef.
- Ferreira, D. G., L. Souza-Shibatta, A. O. Shibatta, S. H. Sofia, J. Carlsson, J. H. P. Dias, S. Makrakis, & M. C. Makrakis, 2017. Genetic structure and diversity of migratory freshwater fish in a fragmented Neotropical river system. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 27: 209–231.
- Fontes Jr, H. M., T. Castro-santos, S. Makrakis, L. C. Gomes, & J. D. Latini, 2012. A barrier to upstream migration in the fish passage of Itaipu Dam (Canal da Piracema), Paraná River basin. *Neotropical Ichthyology* 10: 697–704.
- Godinho, A. L., & B. Kynard, 2006. Migration and spawning of radio-tagged zulega *Prochilodus argenteus* in a damned Brazilian river. *Transactions of the American Fisheries Society* 135: 811–824.
- Godinho, A. L., & B. Kynard, 2008. Migratory fishes of Brazil: Life history and fish passage needs. *River Research and Applications* 25: 702–712.
- Godoy, M. P., 1975. Peixes do Brasil, subordem Characoidei: bacia do rio Mogí Guassú. Franciscana, Piracicaba.
- Gousskov, A., M. Reyes, L. Wirthner-Bitterlin, & C. Vorburger, 2016. Fish population genetic structure shaped by hydroelectric power plants in the upper Rhine catchment. *Evolutionary Applications* 9: 394–408.
- Gutfreund, C., S. Makrakis, T. Castro-Santos, L. F. Celestino, J. H. P. Dias, & M. C. Makrakis, 2018. Effectiveness of a fish ladder for two Neotropical migratory species in the Paraná River. *Marine and Freshwater Research*, 69: 1848–1856. <https://doi.org/10.1071/MF18129>
- ICOLD, 2016. International Commission of Large Dam. Number of Dams by Country Members. http://www.icold-cigb.org/GB/World_register/general_synthesis.asp?IDA=206.
- Johnson, P. T. J., J. D. Olden, & M. J. Vander Zanden, 2008. Dam invaders: Impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 357–363.
- Jonsson, B., & N. Jonsson, 1993. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 3: 348–365.
- Katopodis, C., & J. G. Williams, 2012. The development of fish passage research in a historical context. *Ecological Engineering Elsevier* 48: 8–18.

- Kraabøl, M., S. I. Johnsen, J. Museth, & O. T. Sandlund, 2009. Conserving iteroparous fish stocks in regulated rivers: the need for a broader perspective!. *Fisheries Management and Ecology* 16: 337–340.
- Langeani, F., O. T. Oyakawa, A. O. Shibatta, C. S. Pavanelli, & L. Casatti, 2007. Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná: composição atual e perspectivas futuras. *Biota Neotropica* 7: 1–18.
- Larinier, M., 1998. Upstream and Downstream Fish Passage Experience in France In Jungwirth, M., S. Schumutz, & S. Weiss (eds), *Fish Migration and Fish Bypasses*. : 127–145.
- Larinier, M., 2002. Fish passage through culverts, rock weirs and estuarine obstructions *Fishways biological basis, design criteria and monitoring*. : 119–134.
- Larinier, M., & J. Dartiguelongue, 1989. La circulation des poissons migrateurs: le transit a travers les turbines des installations hydroélectriques. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 312–313.
- Lopes, C. M., F. S. De Almeida, M. L. Orsi, S. G. D. C. Britto, R. N. Sirol, & L. M. K. Sodr , 2007. Fish passage ladders from Canoas Complex - Paranapanema River: evaluation of genetic structure maintenance of *Salminus brasiliensis* (Teleostei: Characiformes). *Neotropical Ichthyology* 5: 131–138.
- Lucas, M. C., & E. Baras, 2001. *Migration of freshwater fishes*. Wiley Online Library, Oxford, UK.
- Makrakis, M. C., L. E. Miranda, S. Makrakis, H. M. Fontes, W. G. Morlis, J. H. P. Dias, & J. O. Garcia, 2012. Diversity in migratory patterns among Neotropical fishes. *Journal of Fish Biology* 81: 866–881.
- Makrakis, S., M. C. Makrakis, & R. L. Wagner, 2008. Avaliação dos sistemas de transposição da UHE Engenheiro Sergio Motta. Technical Report. Toledo.
- Makrakis, S., M. C. Makrakis, R. L. Wagner, J. H. P. Dias, & L. C. Gomes, 2007. Utilization of the fish ladder at the Engenheiro Sergio Motta Dam, Brazil, by long distance migrating potamodromous species. *Neotropical Ichthyology* 5: 197–204.
- Marmulla, G., 2001. Dams, fish and fisheries. Opportunities, challenges and conflict resolution. *FAO Fisheries Technical Paper*, Rome.
- Moraes, P., & F. Deverat, 2016. *An introduction to fish migration*. Taylor & Francis Group, London.
- Nakatani, K., A. A. Agostinho, G. Baumgartner, A. Bialecki, P. V. Sanches, M. C. Makrakis, & C. S. Pavanelli, 2001. *Ovos e larvas de peixes de  gua doce: desenvolvimento e manual de identifica o*. EDUEM, Maring .
- Nyqvist, D., O. Calles, E. Bergman, A. Hagelin, & L. A. Greenberg, 2016. Post-spawning survival and downstream passage of landlocked atlantic salmon (*Salmo salar*) in a regulated river: is there potential for repeat spawning? *River Research and Applications* 1017: 1008–1017.

- Pelicice, F. M., & A. A. Agostinho, 2008. Fish-passage facilities as ecological traps in large Neotropical rivers. *Conservation Biology* 22: 180–188.
- Pelicice, F. M., P. S. Pompeu, & A. A. Agostinho, 2015. Large reservoirs as ecological barriers to downstream movements of Neotropical migratory fish. *Fish and Fisheries* 1–19.
- Pompeu, P. S., 2012. Rios de preservação permanente: uma alternativa para a conservação da ictiofauna?. *Ação Ambiental* 13: 12–14.
- Reynalte-Tataje, D. A., A. A. Agostinho, & A. Bialecki, 2013. Temporal and spatial distributions of the fish larval assemblages of the Ivinheima River sub-basin (Brazil). *Environmental Biology of Fishes* 96: 811–822.
- Reynalte-Tataje, D. A., A. P. O. Nuñez, M. C. Nunes, V. Garcia, C. A. Lopes, & E. Zaniboni-filho, 2012. Spawning of migratory fish species between two reservoirs of the upper Uruguay River , Brazil. *Neotropical Ichthyology* 10: 829–835.
- Rolls, R. J., 2011. The role of life-history and location of barriers to migration in the spatial distribution and conservation of fish assemblages in a coastal river system. *Biological Conservation* 144: 339–349.
- Santana, H. S., & C. V. Minte-Vera, 2017. Age and growth of *Prochilodus lineatus* in a spatially structured population: is there concordance between otoliths and scales? *Environmental Biology of Fishes* 100: 223–235.
- Shaw, A. K., & S. A. Levin, 2011. To breed or not to breed: A model of partial migration. *Oikos* 120: 1871–1879.
- Silva, A. T., M. C. Lucas, T. Castro-Santos, C. Katopodis, L. J. Baumgartner, J. D. Thiem, K. Aarestrup, P. S. Pompeu, G. C. O'Brien, D. C. Braun, N. J. Burnett, D. Z. Zhu, H. P. Fjeldstad, T. Forseth, N. Rajaratnam, J. G. Williams, & S. J. Cooke, 2018. The future of fish passage science, engineering, and practice. *Fish and Fisheries* 19: 340–362.
- Skalak, K. J., A. J. Benthem, E. R. Schenk, C. R. Hupp, J. M. Galloway, R. A. Nustad, & G. J. Wiche, 2013. Large dams and alluvial rivers in the Anthropocene: The impacts of the Garrison and Oahe Dams on the Upper Missouri River. *Anthropocene Elsevier B.V.* 2: 51–64.
- Skov, C., B. B. Chapman, H. Baktoft, J. Brodersen, C. Brönmark, L. Hansson, K. Hulthén, & P. A. Nilsson, 2013. Migration confers survival benefits against avian predators for partially migratory freshwater fish. *Biology letters* 9: 1–4.
- Suzuki, F. M., J. B. Dunham, L. G. M. Silva, C. B. M. Alves, & P. S. Pompeu, 2016. Factors influencing movements of two migratory fishes within the tailrace of a large Neotropical dam and their implications for hydropower impacts. *River Research and Applications* 30: 1085–1095.
- Taylor, J. M., T. S. Seilheimer, & W. L. Fisher, 2014. Downstream fish assemblage response to river impoundment varies with degree of hydrologic alteration. *Hydrobiologia* 728: 23–39.

- Wagner, R. L., S. Makrakis, T. Castro-Santos, M. C. Makrakis, J. H. P. Dias, & R. F. Belmont, 2012. Passage performance of long-distance upstream migrants at a large dam on the Paraná River and the compounding effects of entry and ascent. *Neotropical Ichthyology* 10: 785–795.
- Ward, J. V., & J. A. Stanford, 1995. Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. *Regulated Rivers: Research and Management*, 11, 105–119.
- Welcomme, R. L., 1985. Rivers fisheries. FAO Fisheries.
- Wilkes, M. A., M. Mckenzie, & J. A. Webb, 2017. Fish passage design for sustainable hydropower in the temperate Southern Hemisphere: an evidence review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries Springer International Publishing* 28: 117–135.
- Zarfl, C., A. E. Lumsdon, J. Berlekamp, L. Tydecks, & K. Tockner, 2015. A global boom in hydropower dam construction. *Aquatic Sciences* 77: 161–170.

APÊNDICES

Tabela A1 Movimentos múltiplos de *Prochilodus lineatus* através da escada para peixes da UHE Porto Primavera, rio Paraná, Brasil. NF = número de peixes; NM = número de movimentos. Cada seta indica uma passagem. Seta para cima (↑) indica movimento ascendente; seta para baixo (↓) indica movimento descendente. Colunas com múltiplas setas indicam o número de vezes que o peixe passou através da escada para peixes. Ponto de interrogação (?) representa que o peixe se moveu de montante para jusante por outras rotas (peixe não registrado em movimento descendente através da escada para peixes).

Peixes liberados em jusante										Peixes liberados em montante									
Unidirecionais		Múltiplos								Unidirecionais		Múltiplos							
Direção	↑	↑↓	↑↓↑	↑↓↑↓	↑?↑	↑?↑↓↑	↑↓↑↓↑	↑↓↑↓↑↓	Total	↓	?↑	↓↑	↓↑↓	↓↑?↑	↓↑↓↑	?↑↓	?↑↓↑	?↑↓↑?↑	Total
NF	226	24	8	2	3	1	2	1	267	55	5	19	2	1	1	1	1	1	86
NM	226	48	24	8	6	4	10	6	332	55	5	38	6	3	4	2	3	4	120
Total NF-NM	226 – 226	41 – 106									60 – 60	26 – 60						353 – 452	

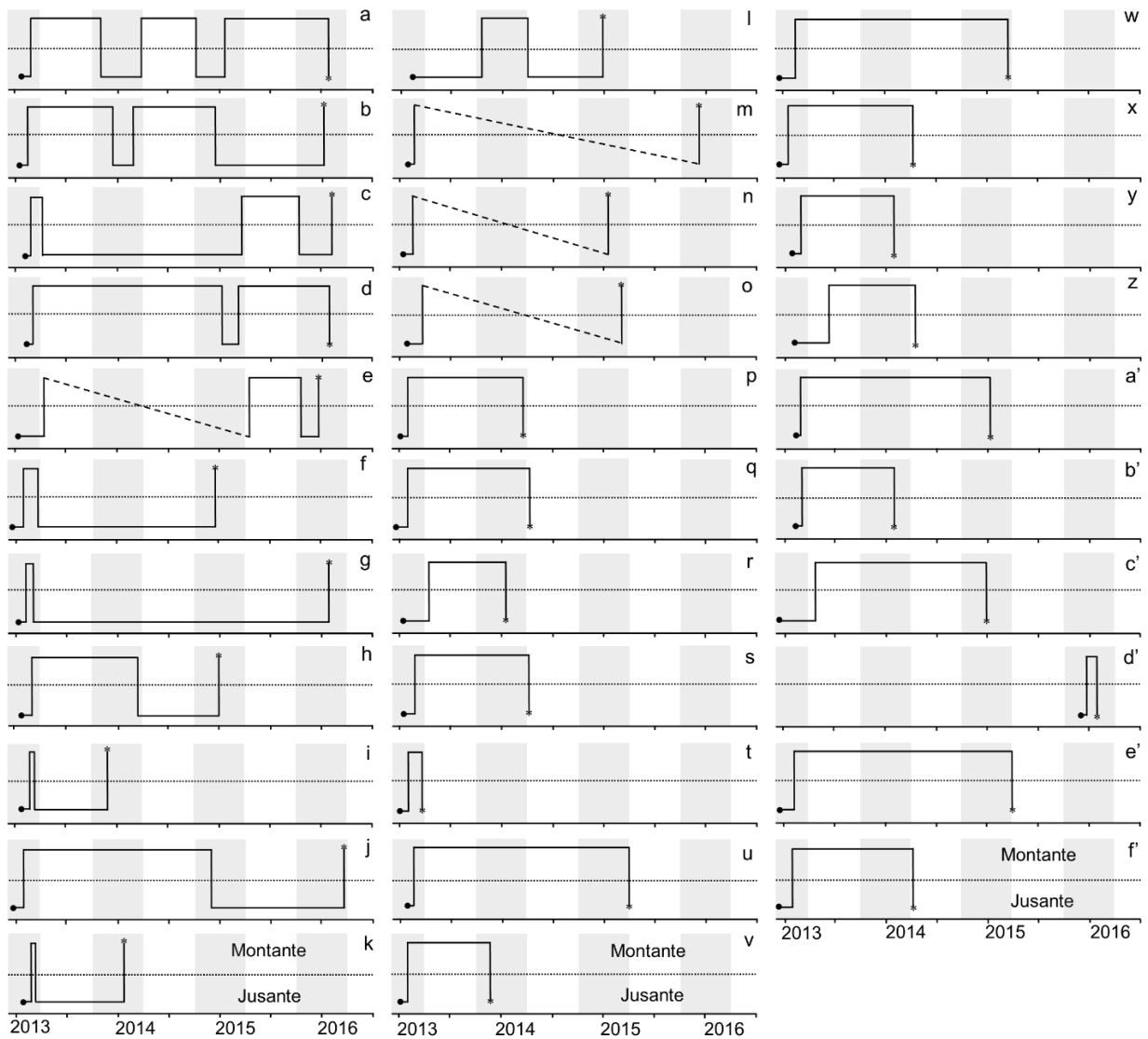


Figura A1. Movimentos ascendente e descendente realizados por *Prochilodus lineatus* liberados a jusante da UHE Porto Primavera. Para melhor visualização, foram graficamente representados os peixes que realizaram movimentos múltiplos em intervalo superior a 15 dias ($n = 32$). A linha pontilhada horizontal representa a barragem de Porto Primavera. A linha tracejada em declive os peixes que passaram de montante para jusante sem serem registrados na escada, possivelmente outras rotas (vertedouros, turbinas, eclusa). Colunas cinza representam os períodos reprodutivos. Cada letra de a – f' representa um peixe. Pontos pretos indicam liberação dos peixes. Asterisco indica o último registro do peixe.

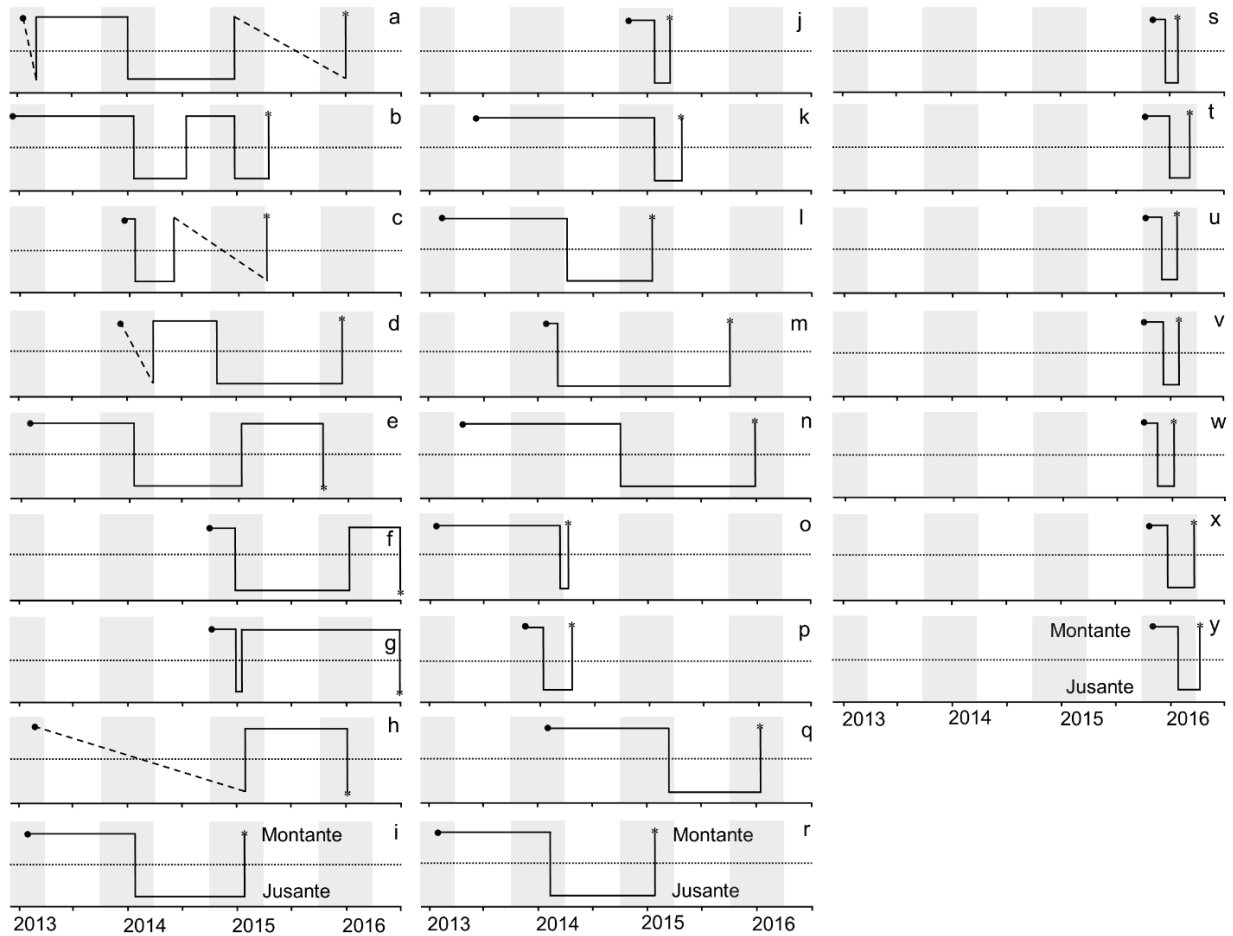


Figura A1. Movimentos ascendente e descendentes realizados por *Prochilodus lineatus* liberados a montante da UHE Porto Primavera. Para melhor visualização, foram graficamente representados os peixes que realizaram movimentos múltiplos em intervalo superior a 15 dias ($n = 25$). A linha pontilhada horizontal representa a barragem de Porto Primavera. A linha tracejada em declive os peixes que passaram de montante para jusante sem serem registrados na escada, possivelmente outras rotas (vertedouros, turbinas ou eclusa). Colunas cinza representam os períodos reprodutivos. Cada letra de a – y representa um peixe. Pontos pretos indicam liberação dos peixes. Asterisco indica o último registro do peixe.