



ECOLOGIA DO MOVIMENTO EM PEIXES DE RIACHO

Rosana Mazzoni¹ & Thiago Fonseca de Barros^{2}*

¹ Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Departamento de Ecologia, Rua São Francisco Xavier, nº 524, Maracanã, CEP 20550-019, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

² Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia, Departamento de Ecologia, Laboratório de Ecologia de Peixes, Avenida Carlos Chagas Filho, nº 373, CEP 21941-902, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

Emails: mazzoni@uerj.br; tod_barros@yahoo.com.br (*autor correspondente)

Resumo: Movimento é um fator chave da dinâmica espacial e do tamanho das populações de peixes. É um dos principais mecanismos para manter populações viáveis e também responde pela dispersão, colonização e execução de etapas da vida dos indivíduos. O paradigma do movimento restrito, atualmente refutado, previa que peixes de água doce não se movimentam. Entretanto estudos mostram que, além de se movimentar em curta e larga escala, os padrões de movimento desses peixes têm, em geral, motivação reprodutiva, alimentar, busca por abrigo, colonização ou exploração. Os estudos sobre movimento de peixes Neotropicais estão concentrados nos grandes migradores de grandes bacias, como Amazonas e Paraná. Para riachos, onde predominam espécies de pequeno porte, pouco ainda se sabe sobre o movimento e suas motivações. Nesta revisão mostramos que são ainda bastante escassos os estudos sobre o movimento de peixes em riachos neotropicais. Propomos um protocolo para obtenção de dados e ferramentas analíticas para determinação do movimento dos peixes em riachos. Destacamos três ferramentas para essas análises: (i) análise da estrutura espaço-temporal do tamanho dos indivíduos, (ii) experimentos de marcação-recaptura e (iii) análises moleculares. Concluímos que, dadas as limitações de cada análise, a utilização das três ferramentas deveria ser realizada de forma conjunta.

Palavras-chave: Marcação e recaptura; Paradigma do movimento restrito; Migração.

MOVEMENT ECOLOGY IN STREAM DWELLING FISH: Movement is a key factor in spatial dynamics and the size of fish populations. It is one of the main mechanisms for maintaining viable populations and also accounts for the dispersion, colonization and performance of individuals life stages. The currently refuted restricted movement paradigm predicted that freshwater fish would not move. However, studies show that in addition to moving on a short and large scale, the movement patterns of these fish have, in general, reproductive, food, search for shelter, colonization or exploitation motivation. Studies on the movement of Neotropical fish are concentrated on the large migrators from large basins, such as Amazonas and Paraná. For streams, where small species predominate, little is known about the movement and its motivations. In this review, we show that studies on the movement of fish in neotropical streams are still very scarce. We propose a protocol for obtaining data and analytical tools for determining fish movement in streams. We highlight three tools for that: (i) analysis of the spatio-temporal structure of the size of the fish, (ii) mark-recapture experiments and (iii) molecular analyzes. We conclude that, given the limitation of each analysis, the use of the three tools must be carried out jointly.

Keywords: Marking and recapture; Restricted movement paradigm; Migration.

INTRODUÇÃO

Um Pouco Sobre Movimento de Peixes

Movimento animal é um processo chave na organização de populações e comunidades naturais (Hohausová *et al.* 2010) e depende de diversos fatores que estimulam os indivíduos a se moverem para dentro e para fora de sua área de residência (Radinger & Wolter 2013). É considerado elemento fundamental na manutenção da biodiversidade (*e.g.* Hanski 1991, Nislow *et al.* 2011) e é determinado pela capacidade individual dos membros da população (DeAngelis *et al.* 2005, Hohausová *et al.* 2010). Embora a pesquisa sobre os diferentes tipos de movimento seja extensa, a diferenciação e definição dos mesmos ainda é tema de debate (Holyoak *et al.* 2008, Dingle 2006), pois envolve um conceito amplo que engloba diversas atividades e tipos de comportamento.

De acordo com Dingle (2014) existem quatro tipos de movimento relevantes para peixes: (i) *migração* – constitui movimentos regulares de ida e volta entre diferentes *habitat* e está relacionado com a reprodução ou busca de refúgio, (ii) *alcance* ou *dispersão* – movimento para fora da área de vida, para exploração e colonização de novos ambientes, (iii) *manutenção de área* – movimentos regulares diários dentro da área de vida da população, e (iv) *involuntário* – movimento determinado por distúrbios naturais ou antrópicos. Essa classificação é bastante abrangente e facilita o entendimento das diferentes nuances do movimento em peixes.

Dentre todos os grandes comportamentos de grupo da natureza, o movimento animal é um dos mais notáveis e tem mobilizado a ciência há muito tempo (Brönmark *et al.* 2013). Há relatos sobre peixes, em grupos, entrando e saindo sazonalmente do Mar Negro há mais de 20 séculos (*e.g.* Aristóteles, *ca.* 350 a.C.). O movimento dos peixes é motivado pela alternância espaço-temporal de recursos ótimos para refúgio, reprodução e crescimento (Tsukamoto *et al.* 2009, Brönmark *et al.* 2013) e pela otimização das características de história de vida (Winemiller & Jepsen 1998, Arrington & Winemiller 2003, Mazzoni *et al.* 2004). É ainda fator chave da dinâmica espacial do tamanho de diversas populações (Polis *et al.* 2004, Lucas & Baras 2008,

Pelicice *et al.* 2014, Xu *et al.* 2017, Tsukamoto *et al.* 2009, Nathan 2008, Chapman *et al.* 2011), tendo papel central nos sistemas tróficos, unindo redes tróficas entre paisagens (Hoeinghaus *et al.* 2006) e em vários outros processos ecológicos e evolutivos que moldam a vida na Terra (Nathan & Giuggioli 2013).

São bem conhecidas as migrações sazonais de peixes entre lagos e riachos da região temperada do globo (Brönmark *et al.* 2008), as grandes migrações de salmões na América do Norte e Europa (Quin & Adams 1996, Hendry *et al.* 2004) e ainda a migração única realizada pelas enguias (*Anguilla anguilla* - Anguilliformes, Anguillidae), cujas larvas nascem no Atlântico Norte e retornam, para crescer e amadurecer, após nadarem por 10.000 km, aos estuários e riachos da região do Mediterrâneo (Aarestrup *et al.* 2009).

Embora tenhamos, na região Neotropical, a maior diversidade de peixes de água-doce do planeta (Lewinsohn & Prado 2005, Reis *et al.* 2016), em especial de peixes de riacho (Castro & Polaz 2020), proporcionalmente muito pouco tem sido publicado com relação à existência de padrões de movimentação de peixes desses ambientes. Os estudos disponíveis estão concentrados nos grandes migradores de rios de grande porte, como Amazonas (*e.g.* Barthem & Goulding 1997, Barthem *et al.* 2017, Castello 2008, Dugan *et al.* 2010), Uruguai (*e.g.* De Fries *et al.* 2019), Paraná (*e.g.* Agostinho *et al.* 2002, Makrakis *et al.* 2011) e São Francisco (*e.g.* Lopes *et al.* 2018), e são notavelmente escassos para os riachos.

O movimento em curta e/ou longa distância é um comportamento comum entre os animais (*e.g.* Hansson & Hylander 2009, Horton *et al.* 2011, Skov *et al.* 2013), embora por muito tempo tenham sido considerados raros entre os peixes de água doce (Brönmark *et al.* 2013), especialmente entre as espécies de riacho (*e.g.* Gerking 1953, Gatz Jr & Adams 1994). Atualmente sabe-se que os peixes de riacho não são tão sedentários como se pensava e que os fatores que desencadeiam o movimento e/ou a migração variam entre ambientes, mas estão estreitamente relacionados à disponibilidade de recursos, variáveis hidrológicas, características do habitat e requerimentos fisiológicos específicos (Lucas & Baras 2001, McMahan & Matter 2006, Makrakis *et al.* 2012, Rahel & McLaughlin 2018).

Estado da Arte

Realizamos um levantamento bibliográfico em três diferentes bases de dados (*i.e.* SciELO, Scopus e Web of Science) em março de 2020 sobre movimento de peixes de riachos Neotropicais, com base nas seguintes palavras-chave: Neotropic* AND Fish AND Stream AND Movement em uma primeira busca, e Neotropic* AND Fish AND Stream AND Migration em uma busca complementar. Selecionamos como relevantes apenas artigos completos publicados em periódicos científicos, cuja temática geral, avaliada através da leitura completa da publicação, contemplasse movimentação e/ou migração de peixes de riacho neotropicais. Detectamos com esta busca apenas seis artigos específicos sobre o tema conforme apresentado a seguir: (1) Mazzoni & Iglesias-Rios (2012) abordaram o movimento de peixes de riacho de maneira inovadora, utilizando elastômeros coloridos para marcação e a pesca elétrica como método de captura e recaptura. Nesse estudo, foram reconhecidos dois grupos de peixes (grupo de movimento longo e grupo de movimento curto), padrão identificado pela primeira vez em espécies de peixes de um riacho Neotropical; (2) Espírito-Santo *et al.* (2016) investigaram padrões de deslocamento de um Lebiasinidae (Characiformes) em um igarapé amazônico. Para tal, utilizaram um código formado com implantes visíveis de diferentes cores para o tratamento individualizado dos peixes e detectaram que a espécie utiliza o canal do igarapé (perene) e poças marginais (intermitentes) como área de vida. Utilizando análises de inferência bayesiana, verificaram relação inversa da probabilidade do deslocamento do riacho para as poças e vice-versa, quando consideradas as estações chuvosa e seca, respectivamente; (3) Celestino *et al.* (2017) investigaram padrões de deslocamentos diários de duas espécies de Loricariidae em um riacho de Mata Atlântica no oeste do Paraná. As marcações foram feitas com marcadores de Transponder Integrado Passivo (PIT-tags) e o monitoramento dos indivíduos por antenas de rádio telemetria. Apontaram, como perspectivas, que certas pistas ambientais, como a fase lunar e a vazão do riacho, podem ser determinantes para taxas mais altas de movimento de alguns Loricariidae: Siluriformes; (4) Mazzoni *et al.* (2018) ampliaram o tempo de monitoramento dos peixes (Mazzoni & Iglesias,

2012) e obtiveram relação positiva marginal entre o tamanho do peixe e sua capacidade de movimento. Também corrigiram a classificação do tipo de movimento de algumas espécies do estudo de 2012; (5) Espírito-Santo *et al.* (2018) avaliaram, por experimentos controlados, o papel da interação social na decisão do movimento entre poças temporárias (*i.e.* através do ambiente terrestre) por um Rivulidae (Cyprinodontiformes) amazônico. Demonstraram que machos de *Anablepsoides ornatus* têm maior probabilidade de se deslocar (e se expor) quando se encontram em poças com a presença de macho coespecífico ou de um predador; (6) Henninger *et al.* (2020) apresentaram uma nova maneira de detectar os movimentos individuais de peixes de um riacho no Panamá usando a geração de campos elétricos dos Gymnotiformes para individualizar e rastrear os movimentos de três espécies.

A maioria desses estudos levantados na literatura foi baseada em variações do método de marcação e recaptura, utilizando marcadores a base de elastômeros (*e.g.* Mazzoni & Iglesias-Rios 2012, Espírito-Santo *et al.* 2016), etiquetas alfanuméricas (Mazzoni *et al.* 2018), rádio telemetria (Celestino *et al.* 2017) e marcações individuais, tais como os padrões de campos elétricos (Henninger *et al.* 2020).

Embora estejam disponíveis poucos estudos sobre movimento de peixes em riachos, este é um assunto de interesse crescente em diversos tipos de sistemas de água doce (Rodríguez 2002, Peterson *et al.* 2008, Fullerton *et al.* 2010). O papel chave do movimento nos processos ecossistêmicos explica o interesse no tema e a importância de se conhecer os mecanismos do movimento em peixes de riacho. Neste estudo, apresentamos alguns dos métodos que, em conjunto ou isoladamente, têm a finalidade de contribuir com os estudos sobre movimento de peixes de riachos Neotropicais. Para maior entendimento da dimensão a que se refere o termo “riacho”, não deixe de ler a definição do termo no prefácio deste volume.

ASPECTOS METODOLÓGICOS

Movimentos de longa distância (movimento reprodutivo em riachos)

A motivação para o movimento reprodutivo, pelos adultos, é a busca por locais apropriados

para sobrevivência de seus ovos, larvas e jovens recém-nascidos (Lucas & Baras 2008). Para os riachos costeiros, sugerimos que o movimento de longa distância rio acima ocorra entre as espécies de desova pelágica, em especial aquelas da divisão primária (*sensu* Myers 1938), que são restritas a água doce e possuem baixa tolerância à salinidade variável da região dos estuários (Lucas & Baras 2008). O mesmo ocorre para as espécies dos pequenos tributários de altitude e cabeceiras das grandes bacias de drenagem que, por conta de suas restrições físicas para se manterem em grandes rios, sobem os riachos para reproduzir. Com isso, espera-se que o movimento rio acima maximize a probabilidade dos ovos e larvas, em deriva, se manterem nos ambientes propícios dos riachos antes de serem arrastados para as áreas baixas do riacho, onde prevalecem condições menos apropriadas (*e.g.* Pavlov *et al.* 1995, Araújo-Lima & Oliveira 1998). Entre as espécies de desova bentônica (ovos adesivos) a migração é substituída pelo territorialismo e cuidado com a prole. Outro tipo de movimento em riachos é aquele que ocorre em riachos de planície e igarapés na Amazônia Central. Nesse caso, espera-se que a migração lateral em direção às poças e lagoas marginais ocorra principalmente durante o período de cheia, quando ocorre maior atividade reprodutiva e a busca por áreas de maior disponibilidade de alimento e abrigo (*e.g.* Lucas & Baras 2008, Espírito-Santo *et al.* 2016). Para testar tais premissas, apresentaremos três técnicas de obtenção de dados e respectivas análises que podem auxiliar no entendimento dessas questões.

Analisando a Estrutura Espaço-Temporal do Tamanho dos Peixes

Dados de abundância e tamanho dos peixes em diferentes áreas de riachos podem ser usados como indicativos, por exemplo, de movimento em função da eventual segregação espacial de jovens e adultos. Quando associados ao regime pluvial da região, esses dados de tamanho podem confirmar a existência e informam sobre a sazonalidade do padrão de segregação. Desta forma, incluindo uma possível explicação de causalidade entre o movimento de longa distância executado pelos peixes e a sazonalidade com que este movimento ocorre. A partir dos dados de estrutura de tamanho da espécie em cada localidade e em

diferentes momentos do ciclo anual, verifica-se: (i) diferença no tamanho médio dos indivíduos ao longo do riacho, em especial na cabeceira e desembocadura, (ii) segregação espacial de indivíduos jovens e adultos ao longo do rio, ou entre margem e canal (iii) diferenças sazonais na estrutura de tamanho dos peixes nos diferentes trechos do riacho. Análises desse tipo publicadas para peixes da região Neotropical (*e.g.* Menezes & Caramaschi 2000, Mazzoni *et al.* 2004, Braga *et al.* 2013) se mostraram promissoras como indicativos de movimento lateral ou de subida dos peixes adultos.

Os dados de abundância e tamanho dos peixes, necessários para esse tipo de abordagem, devem ser obtidos em intervalos de tempo preestabelecidos de maneira a se cobrir ao menos um ciclo anual. As amostragens devem permitir a estimativa das abundâncias/densidade da espécie em diferentes localidades ao longo do riacho, desde a cabeceira até as áreas de desembocadura e/ou áreas marginais como poças ou alagados. A ANOVA (Análise de variância) é uma alternativa para se explorar as variações espaciais de tamanho e densidade dos peixes, e a consistência temporal dos padrões espaciais pode ser explorada por meio de correlações múltiplas. Regressões lineares, comparadas por ANCOVAs (Análises de Covariância), podem ser usadas para explorar as relações entre o tamanho e abundância dos peixes *versus* a distância das localidades até a desembocadura. Nessas análises é recomendável incluir algumas variáveis preditoras, tais como regime de chuva, pluviosidade média por mês, disponibilidade espacial de recursos tróficos (autóctones ou alóctones). Os resultados poderão mostrar se o padrão de distribuição longitudinal segue algum ritmo sazonal e se há segregação espaço-temporal de jovens e adultos.

Experimentos de Marcação-Recaptura

Diversos estudos sobre movimento de peixes são baseados na análise de dados de marcação-recaptura. Uma síntese desses métodos é apresentada em Skyfield & Grossman (2007). Os movimentos de curta ou longa distância devem ser testados a partir da marcação de exemplares, em trechos entre 100 e 150 metros de extensão, de diferentes localidades do riacho. A distância entre as localidades pode variar de estudo para

estudo, mas recomenda-se que não exceda 2 km (Figura 1). Diferentes tipos de marcadores estão disponíveis e foram testados para uso em peixes de pequeno porte (*sensu* Castro, 1999). Destacamos os mais usados e que mostraram, até aqui, resultados positivos para esses peixes de riacho: (i) elastômeros coloridos visíveis de implante intradérmico (VIE – Figura 2a), (ii) micro etiquetas alfanuméricas intradérmicas (EAN – Figura 2b, c), (iii) chips transmissores acoplados a receptores de telemetria por radiofrequência (i.e. *pit tags*) e (iv) marcas naturais, em especial a disposição das placas abdominais de Loricariidae e/ou as emissões elétricas dos Gymnotiformes.

No caso do uso dos elastômeros como marcadores, deve-se utilizar uma cor para cada localidade. Para as etiquetas alfanuméricas é necessário apenas o registro do conjunto de etiquetas usadas em cada localidade de amostragem. Os chips transmissores acoplados a receptores de telemetria por radiofrequência têm a vantagem de fornecer dados de localização em

tempo real ou da passagem do indivíduo marcado por antenas localizadas em pontos estratégicos no riacho. O local para inserção do elastômero VIE ou da EAN pode variar de espécie para espécie. Testes realizados indicaram que a base da nadadeira peitoral (Figura 2a) é o local ideal para a maioria das espécies de Characiformes. Para os Siluriformes, a região lateral do lábio (Figura 2d) tem se mostrado um bom local para a inserção da marcação, seja por elastômero VIE ou por EAN (*e.g.* Mazzoni & Iglesias-Rios 2012). Com os VIE, é possível, ainda, adotar uma codificação única baseada na introdução do elastômero de diferentes cores em diferentes posições no corpo do peixe de modo a reconhecê-lo individualmente (*e.g.* Espírito-Santo *et al.* 2016). As EAN têm a vantagem de facilitar a identificação dos indivíduos marcados no espaço e no tempo. As *pit tags* têm uso limitado pelo tamanho reduzido dos peixes de riacho, embora a evolução das técnicas e tamanho dos chips estejam facilitando o uso desses marcadores em peixes de pequeno porte (*e.g.* Oyanedel *et*

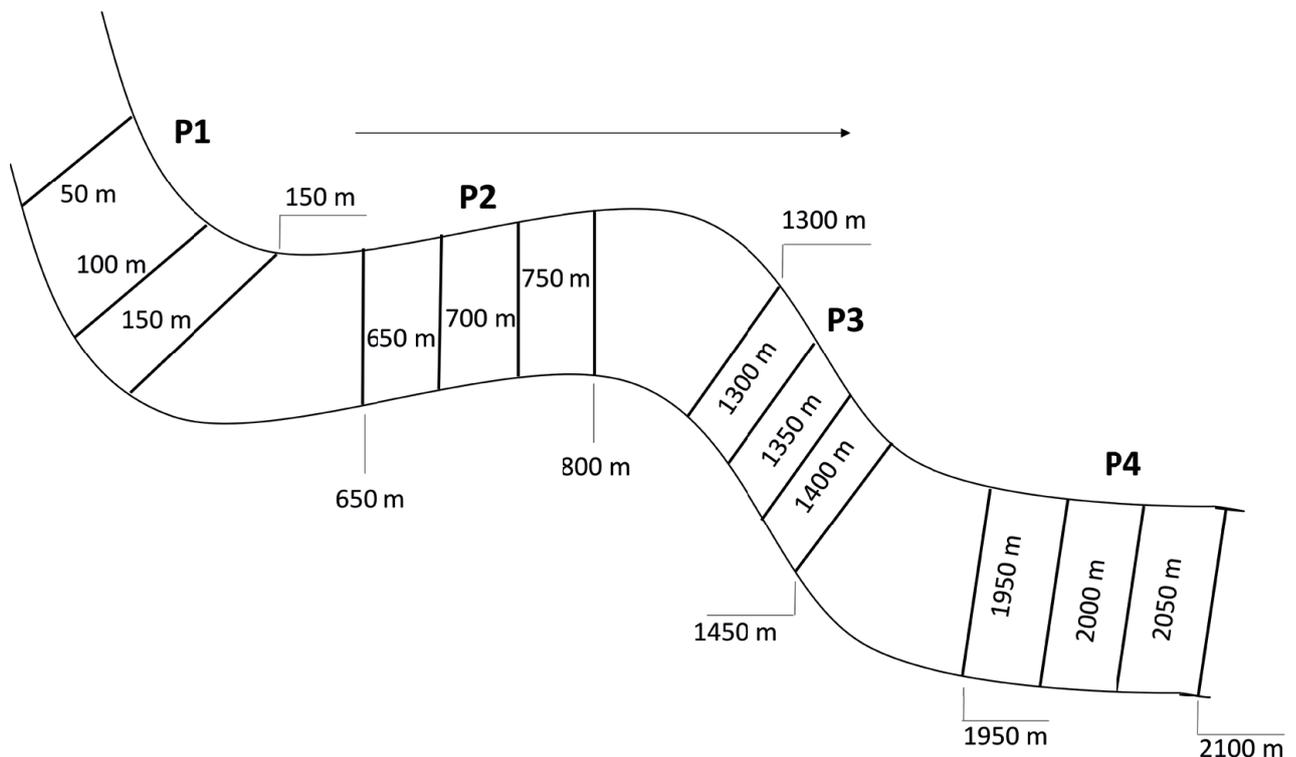


Figura 1. Representação esquemática do desenho amostral no trecho de riacho. Os códigos usados (P1 – P4) foram designados para cada trecho amostral e indicam a distância de cada trecho para o primeiro trecho (0 m). Setas indicam o sentido do fluxo d'água. (Retirado de Mazzoni *et al.* 2018).

Figure 1. Schematic representation of the sampling design in the studied stream. The codes (P1 - P4) were assigned to each sampling segment and indicate the distance from each segment to the first one (0 m). Arrows indicate the direction of the water flow. (Taken from Mazzoni *et al.* 2018).

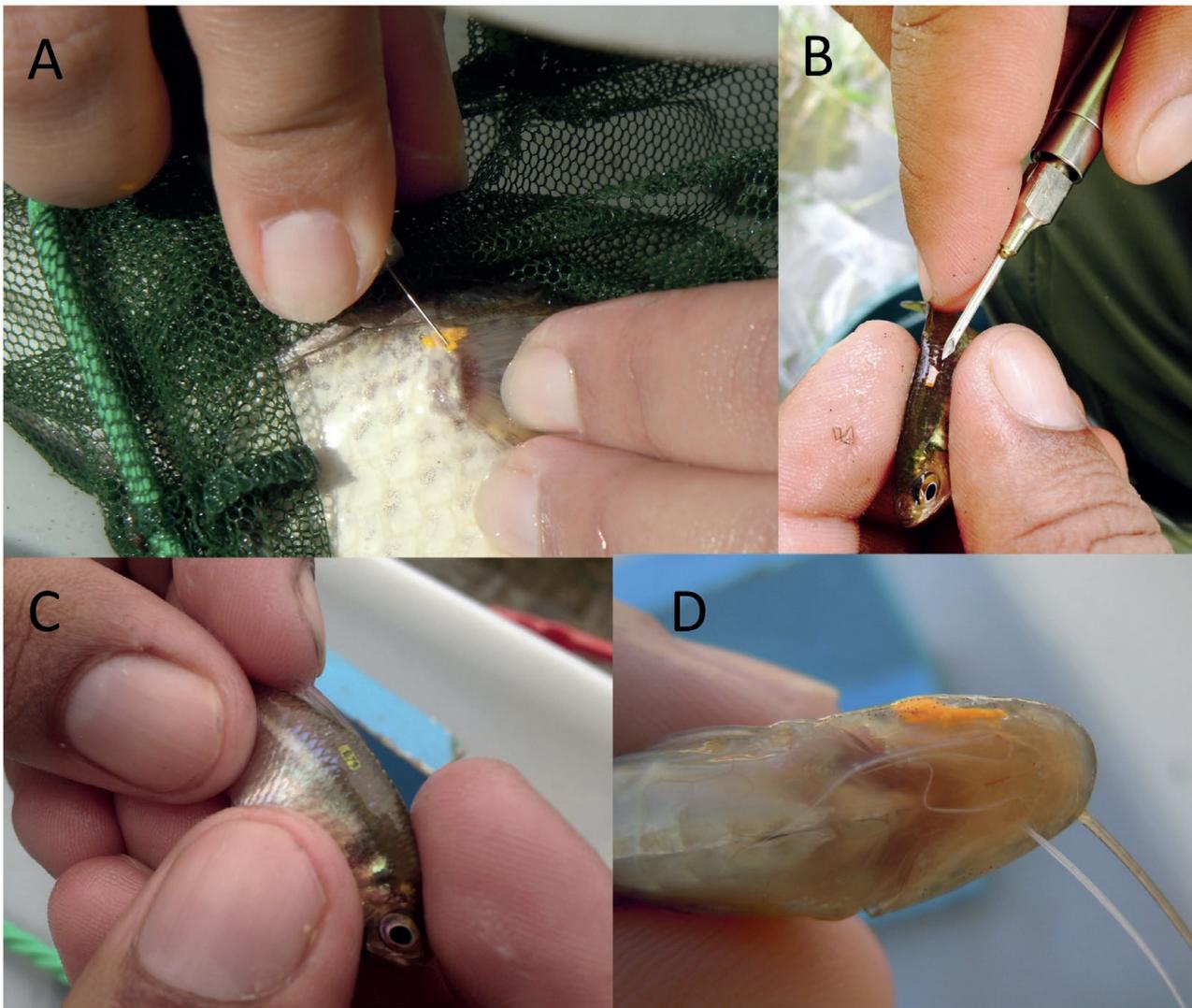


Figura 2. Inserção intradérmica de elastômero colorido (VIE) na região da base da nadadeira peitoral de uma traíra *Hoplias malabaricus* (Characiformes: Erythrinidae) (a); marcação de um exemplar de *Deuterodon hastatus* (Characiformes:Characidae) com etiqueta alfanumérica (EAN) (b e c); inserção intradérmica de elastômero colorido (VIE) no lábio de um bagre *Pimelodella lateristriga* (Siluriformes: Heptapteridae) (d).

Figure 2. Intradermal insertion of colored elastomer (VIE) in the region of the base of the pectoral fin in *Hoplias malabaricus* (Characiformes: Erythrinidae) (a); tagging a specimen of *Deuterodon hastatus* (Characiformes:Characidae) with an alphanumeric label (EAN) (b and c); intradermal insertion of colored elastomer (VIE) into the lip of a catfish *Pimelodella lateristriga* (Siluriformes: Heptapteridae) (d).

al. 2018). A disposição única e individual das placas abdominais tem se mostrado como uma alternativa bem sucedida para os Loricariidae (e.g. Dala-Corte *et al.* 2016, De Fries 2020) e as emissões elétricas, igualmente únicas e individuais, dos Gymnotiformes, também se mostraram adequadas para rastreamento e estudos de movimento (Henninger *et al.* 2020). Há limitações para o uso dos diferentes marcadores. Sabe-se que diferentes fatores podem estar envolvidos na expulsão dos mesmos, e por isso, é importante que se realizem testes iniciais (em campo ou em

laboratório), para avaliar possíveis perdas. Em estudo com peixes de riachos de Mata Atlântica, Barros (2017) registrou que temperaturas da água relativamente altas no verão (~22 °C) estão relacionadas a processos inflamatórios e maiores taxas de expulsão de etiquetas, enquanto temperaturas da água relativamente baixas no inverno (~17 °C) costumam aumentar a retenção das etiquetas.

Em cada local e ocasião de amostragem (seja para marcação ou para recaptura) seleciona-se o trecho com a extensão adequada para o estudo

e fecha-se as extremidades do trecho com redes de malha 0,5 cm para evitar a fuga de peixes durante a amostragem. Recomenda-se que as coletas sejam sempre iniciadas na área mais baixa do trecho amostral com deslocamento dos coletores de jusante para montante. Sendo os trechos selecionados contínuos (*i.e.* o final de um é o início do outro) ou não, a coleta de um trecho superior antes de um trecho inferior pode afetar a capturabilidade dos exemplares. Durante e após os procedimentos de coleta, os peixes capturados devem ser mantidos em caixas flutuantes, fora do trecho amostral e com circulação de água do próprio riacho, para os procedimentos necessários (*e.g.* medições e marcações).

Os peixes capturados para a marcação devem ser anestesiados, medidos (comprimento padrão, cm) e marcados com algum dos marcadores apresentados anteriormente, de acordo com o objetivo do estudo. A marcação deve ser realizada em uma ocasião e as recapturas devem, preferencialmente, ser realizadas durante os sessenta dias seguintes com intervalo de sete dias entre coletas. Caso seja possível, é aconselhável manter o estudo por períodos mais longos, englobando mais de uma estação do ano. Os padrões de movimento devem ser avaliados pela recuperação de indivíduos marcados em seu local original (indivíduos residentes) e nos locais

a montante e a jusante (indivíduos móveis + distância do movimento).

De posse dos dados de recaptura é possível determinar as distâncias percorridas por cada indivíduo. Essa distância pode ser um indicativo da existência ou não de movimento para cada espécie. Em função do reduzido número de estudos contemplando peixes de riacho, ainda não existe uma distância que pode ser considerada a marca limite para a distinção do que é movimento de curta ou longa distância, como disponível para peixes de grande porte (*e.g.* Agostinho *et al.* 2003). É apresentada, na Figura 3, uma compilação de resultados existentes sobre as distâncias percorridas por diferentes espécies de riacho, mostrando que é preciso investir mais nesse tipo de estudo para que se possa distinguir os tipos de movimento em peixes de riacho.

Análises Moleculares

As análises moleculares têm-se mostrado importantes ferramentas para reconhecimento do grau de isolamento e compartilhamento genético de populações de peixes (*e.g.* Ribolli *et al.* 2017). Seus padrões são excelentes “proxies” para entender o tipo de movimento praticado pelas espécies. Para os estudos baseados na análise molecular é necessária

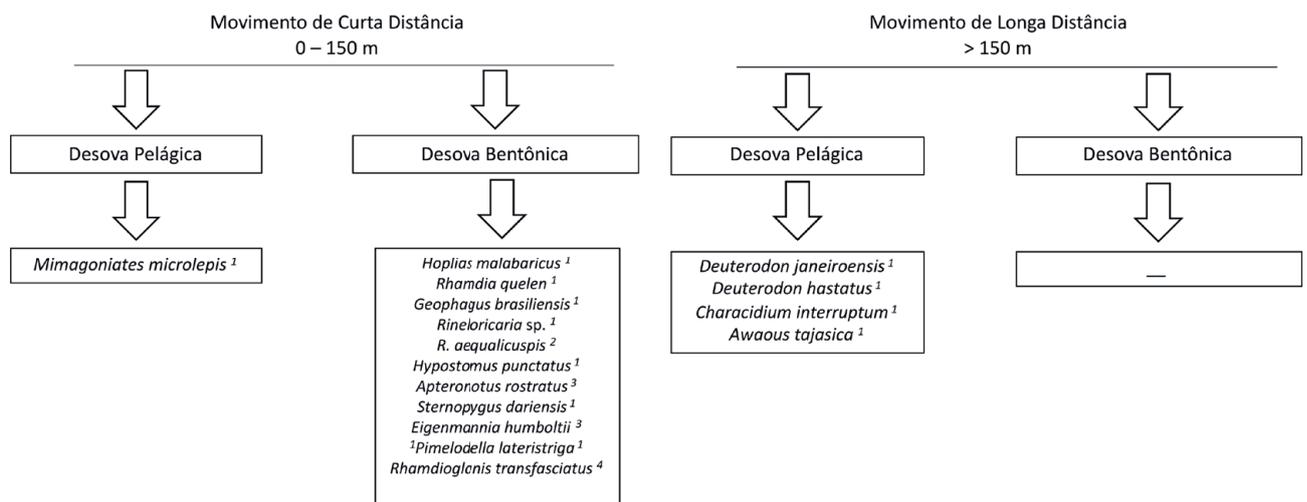


Figura 3. Classificação tentativa do movimento curto e longo realizado por algumas espécies de peixes de riacho. ¹Mazzoni & Iglesias-Rios 2012 e Mazzoni *et al.* 2018, ²De Fries 2020, ³Henninger *et al.* 2020, ⁴Barros 2017.

Figure 3. Tentative classification of the short and long movement performed by some stream-dwelling fish species. ¹Mazzoni & Iglesias-Rios 2012 and Mazzoni *et al.* 2018, ²De Fries 2020, ³Henninger *et al.* 2020, ⁴Barros 2017.

a obtenção de tecido (escamas e/ou músculo) de uma quantidade de indivíduos que possa gerar informação consistente sobre os padrões genéticos da população. Essa quantidade de indivíduos vai variar com a espécie e com o processamento laboratorial. Em nossa experiência, em estudos com DNA mitocondrial (dados não publicados), 15 indivíduos de cada localidade do riacho, atenderam aos requisitos necessários. Para evitar a interferência sobre a população, recomenda-se a retirada de uma pequena porção da nadadeira caudal de forma a não afetar a natação dos peixes. O processamento para extração do DNA deve seguir os protocolos disponíveis seguido da rotina de purificação, amplificação e sequenciamento (e.g. Aljanabi & Martinez 1997).

Diversos marcadores moleculares são reconhecidos para análises do padrão de estruturação genética das populações. Testamos, com sucesso, duas regiões do DNA mitocondrial: citocromo oxidase 1 (CO1) e região controle (D-loop) para as espécies *Geophagus brasiliensis* (Cichliformes: Cichlidae), *Deuterodon hastatus* (Characiformes: Characidae) e *Mimagoniates microlepis* (Characiformes: Characidae) (Azevedo 2017, Lima 2018). Esses marcadores oferecem vantagens operacionais, que incluem o tamanho relativamente curto dos amplicons e a possibilidade de uso de amostras mínimas e degradadas, condição frequentemente encontrada em amostras de animais de vida silvestre.

Análises de microssatélites (segmentos de DNA que apresentam altas taxas de mutação) foram usadas com sucesso na detecção de movimentos de longa distância em peixes de grandes rios (Pereira *et al.* 2009) e revelaram diferenças genéticas, mesmo entre populações isoladas por pequenas distâncias geográficas (Koskinen *et al.* 2002). O uso dos microssatélites deve ser considerado como uma alternativa promissora para peixes de riacho, dependendo da disponibilidade dos recursos e de testes preliminares. Marcadores do DNA mitocondrial ou nuclear têm sido usados para detectar a proximidade genética entre populações (Martins *et al.* 2003). Em riachos, e usando o DNA mitocondrial, comparamos duas espécies, uma de movimento longo e ovos pelágicos e outra de movimento curto, territorialista e ovos demersais, e corroboramos os resultados dos estudos de

marcação-recaptura que sugeriram isolamento entre as diferentes populações da espécie territorialista e fluxo entre as diferentes populações da espécie de movimento longo (Azevedo 2017, Lima 2018). A diversidade haplotípica (conjunto de alelos, do mesmo cromossomo, herdados como unidade) e a nucleotídica foram usadas para detectar fluxo gênico e conectividade entre grandes migradores das bacias do Paraná, La Plata e Uruguai (e.g. Martins *et al.* 2003, Abreu *et al.* 2009, Calcagnotto & De Salle 2009, Matsumoto & Hilsdorf 2009, Pereira *et al.* 2009, Ribolli *et al.* 2017).

Os resultados dessas análises moleculares informam sobre estruturação genética das populações em um gradiente longitudinal. Nos casos de reduzida estruturação genética, assume-se que a população é formada por indivíduos com elevada mobilidade (movimento de longa distância). Inversamente, populações com elevada estruturação genética incluem indivíduos com reduzida mobilidade (movimento de curta distância).

Movimentos de curta escala espacial ou temporal em riachos

Movimentos de curta escala espacial, motivados pela busca por abrigo, forrageio, guarda de território e dispersão, influenciam fatores ecológicos de maior escala como dinâmica de populações e metapopulações e sua persistência em ambientes fragmentados (Comte & Olden 2018). Esse tipo de movimento pode também estar ligado a ritmos diários (*i.e.* menor escala temporal), nos quais as espécies apresentam um repertório de comportamentos previsíveis em um ciclo circadiano (e.g. Celestino *et al.* 2017, Henninger *et al.* 2020). Tais ritmos podem tanto estar relacionados à biologia das espécies, quanto à característica individual, móvel ou sedentária (Rasmussen & Belk 2017), ou seja, indivíduo-específico. Apesar disso, os processos envolvidos em diferentes escalas espaço-temporais dos movimentos realizados por indivíduos ainda não foram completamente investigados, abrindo espaço para o desenvolvimento de paradigmas relacionados a esta questão (Nathan 2008, Nathan *et al.* 2008).

Com a finalidade de avaliar movimentos de curta escala, podem ser aplicados os mesmos

procedimentos de coleta, marcação-recaptura e manuseio dos exemplares como já proposto neste estudo. A diferença no delineamento está na escala em que os movimentos dos indivíduos marcados serão acompanhados, mas deixamos claro que um tipo de delineamento não necessariamente exclui o outro, o que vai depender dos recursos financeiros, de pessoal e tempo disponíveis. Um delineamento para acompanhar movimento de longa distância (ou movimento reprodutivo) pode ser aproveitado também para a realização de um experimento sobre os padrões de movimentos de curta distância (*e.g.* Mazzoni & Iglesias-Rios 2012). Adotando-se a utilização de trechos de riacho menores em comprimento e contínuos entre si (verificar Mazzoni & Iglesias-Rios 2012, Barros 2017), a escala espacial com que os movimentos serão acompanhados necessariamente se tornará menor. Mazzoni & Iglesias-Rios (2012) utilizaram cinco trechos de 20 metros contínuos entre si e Barros (2017) utilizou 15 trechos de 25 metros contínuos entre si. Caso o objetivo seja identificar

padrões de movimento em uma escala ainda menor, sugerimos a utilização de trechos ainda menores, ou o registro da localização exata de cada indivíduo em locais específicos do riacho. A escolha por este último método pode envolver algumas dificuldades, incluindo a de devolução do indivíduo ao mesmo local de captura após procedimentos de marcação e manuseio e o tamanho do trecho delimitado ser condizente com a largura do riacho amostrado. Caso se assuma, no delineamento do estudo, que as espécies em questão realizam deslocamentos para ambientes laterais (*e.g.* poças marginais sazonalmente conectadas) como habitat temporário, é interessante que o(s) trecho(s) de riacho a ser considerado(s) contenha(m), necessariamente, o habitat temporário (Figura 4) utilizado pela espécie (*e.g.* Espírito-Santo *et al.* 2016). Assim como durante a adoção de diferentes trechos ao longo de um riacho, o ambiente lateral deve ser bloqueado com redes de malha pequena para evitar fugas dos peixes que serão amostrados, tanto do riacho

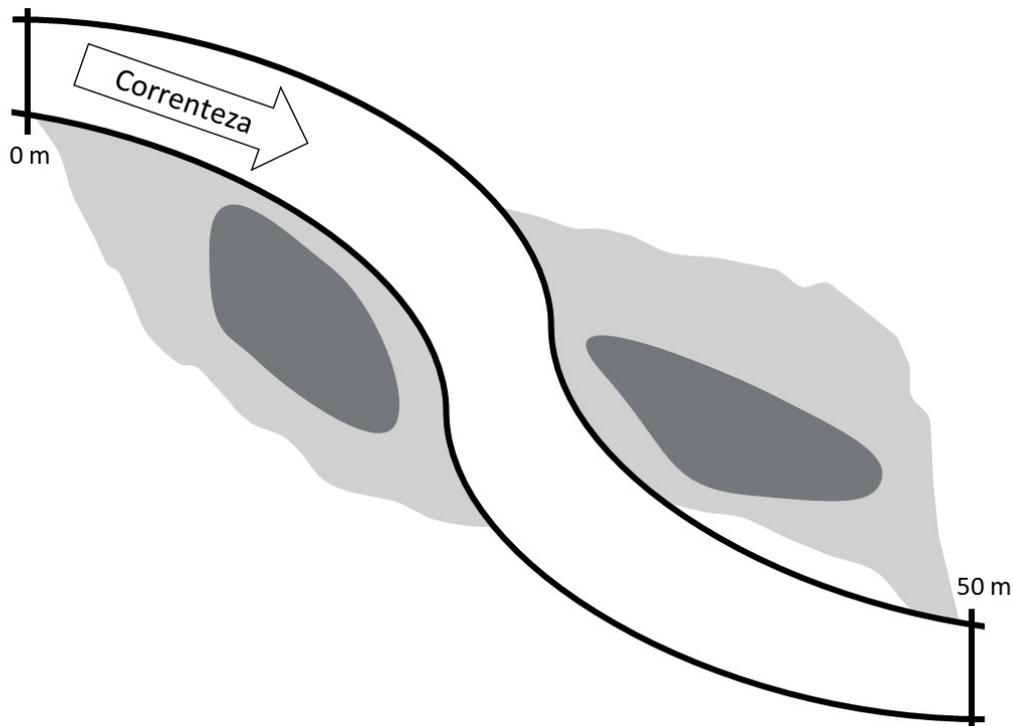


Figura 4. Representação esquemática para amostragem de um trecho de riacho com presença de ambientes laterais sazonais (poças marginais) para estudos que incluem deslocamentos laterais. Cinza escuro indica áreas perenes das poças marginais e cinza claro indica aumento sazonal na área dos ambientes laterais e conexão com o riacho.

Figure 4. Schematic representation for sampling a stream segment with seasonal lateral environments (marginal pools) for studies including lateral displacements. Dark grey indicates perennial areas of marginal pools and light grey indicates seasonal increase in the area of the lateral environments and connection with the stream.

para o ambiente lateral, quanto *vice-versa*. Nesse sentido, os deslocamentos em fina escala espacial estarão ligados ao meso-ambiente que a espécie ocupa em um contexto um pouco maior. Por exemplo, Espírito-Santo *et al.* (2016) utilizaram um trecho de 50 metros de riacho perene contendo poças marginais intermitentes.

Com relação à escala temporal, pode-se optar por acompanhamento dos movimentos realizados diariamente, a cada dois dias, a cada semana, dentre outros intervalos, ou seja, os trechos delimitados para o estudo serão reamostrados em uma escala temporal curta. Para a avaliação de movimentos em um ritmo nictemeral, ou seja, ao longo de um dia, os eventos de amostragem (*i.e.* captura, manuseio e soltura do peixe) podem influenciar negativamente os resultados do estudo em questão devido ao estresse ao qual os indivíduos são submetidos. Nesse caso, o uso de marcadores visíveis ou EAN, que necessitam da captura dos indivíduos para que estes sejam identificados, se torna limitante. Nesse sentido, é interessante que seja adotado algum método de identificação por telemetria, como utilizado por Celestino *et al.* (2017) ou Oyanedel *et al.* (2018), ou as antenas receptoras de campos elétricos dos Gymnotiformes utilizadas por Henninger *et al.* (2020). Em outras palavras, nesses casos, os indivíduos só passarão pelo estresse da captura, manuseio e soltura uma única vez (ou nunca – ver Henninger *et al.* 2020), e seus movimentos poderão ser acompanhados em uma escala temporal extremamente fina (*i.e.* minutos ou horas) sem a necessidade de novas capturas.

As técnicas analíticas dos deslocamentos em curta escala espacial, para dados adquiridos através de marcação-recaptura, podem ser adaptadas daquelas utilizadas em movimentos de maior escala espacial. Caso os deslocamentos sejam acompanhados de maneira linear (distâncias) ou por localizações precisas ao longo do riacho, pode-se construir gráficos de densidade kernel (ver Oyanedel *et al.*, 2018 para ambos, Barros, 2017 para kernel linear) e estimar área de vida da espécie ou outros parâmetros, como uso de recursos e preferência de habitat. Nesse sentido, destacamos que outras técnicas estatísticas (seleção de modelos, modelos lineares generalizados mistos (GLMM), inferência bayesiana) estão disponíveis para

análises e modelagem do movimento de peixes com a possibilidade de previsão de variações intraespecíficas desse comportamento (*e.g.* Radinger & Wolter 2013, Radinger *et al.* 2014). O uso dessas análises e sua avaliação para identificar padrões de movimentação em peixes de riacho Neotropicais deve ser encorajado. Espírito-Santo *et al.* (2016), por exemplo, utilizaram análises de inferência bayesiana baseadas em probabilidades para estimar o uso de meso-habitat por um Lebiasinidae amazônico. Com relação às técnicas analíticas de movimentos de curta escala temporal, no caso de delineamentos que envolvam marcadores VIE ou EAN e recapturas com diferenças mínimas de um dia, os métodos analíticos descritos anteriormente ainda podem ser aproveitados. Já com a utilização de marcadores telemétricos e o acompanhamento de deslocamentos com intervalo de minutos ou horas, sugerimos a utilização de testes que envolvam o tempo de residência dos indivíduos, como realizado por Celestino *et al.* (2017). Além disso, caso exista o interesse em determinar o período de maior atividade da espécie (se diurno ou noturno, ou outras categorias), as horas do dia podem ser agrupadas e os dados gerados pelos indivíduos em diferentes horários de atividade podem ser avaliados através de taxas de atividade diária (ver Celestino *et al.* 2017 para maior detalhamento dos métodos utilizados).

CONCLUSÕES

O movimento dos peixes em riachos é um amplo e importante fenômeno voltado a maximizar o sucesso da espécie ao longo da vida. Até as últimas décadas, o principal foco sobre o deslocamento de peixes de água doce esteve restrito às espécies diádromas das regiões de clima temperado do globo e às espécies de grande porte das principais bacias da região Neotropical. Os estudos em riachos são mais recentes, particularmente se considerarmos os riachos Neotropicais.

Por muito tempo se acreditou que espécies de riacho fossem sedentárias e que passassem a maior parte de sua vida em áreas ou trechos restritos (Gerking 1953, Gatz Jr. & Adams 1994). Desde a década de 1950, porém, o assunto tem sido estudado por diversos autores, especialmente na América do Norte (*e.g.* Funk 1957, Crossman

1977, Todd & Rabeni 1989, Young 1996, Horton & Guy 2002, Lucas & Bubb 2014), que apontaram evidências de movimentos em peixes de riacho, embora apenas recentemente o tema tenha sido investigado na região Neotropical (e.g. Mazzoni & Iglesias-Rios 2012, Espírito-Santo *et al.* 2016, Celestino *et al.* 2017, Azevedo 2017, Barros 2017, Espírito-Santo *et al.* 2018, Lima 2018, Mazzoni *et al.* 2018, Henninger *et al.* 2020, De Fries 2020).

Os estudos realizados sobre movimento de peixes em riachos de diferentes regiões do globo têm mostrado que esses peixes não só se movem em curta distância, como também empreendem movimentos de longa distância. Neste sentido, barreiras impostas a esses movimentos são extremamente danosas. Dada a relevância do movimento dos peixes para a manutenção das comunidades e, conseqüentemente, da biodiversidade, estudos sobre os mecanismos e padrões do movimento de peixes em riachos têm se mostrado cada vez mais urgentes e necessários. As ferramentas disponíveis para esses estudos variam com a espécie e os ambientes. Nesta revisão apresentamos aquelas que se mostraram efetivas para responder perguntas e premissas sobre movimento nos diferentes tipos de riachos neotropicais. O uso simultâneo dessas ferramentas é estimulado para que possamos abordar o tema “movimento de peixes de riacho” com consistência e precisão.

Perspectivas

Escolha do Método

Os métodos de marcação-recaptura (MMR) estão associados ao reduzido número de recapturas, seja por perda dos marcadores, por movimento dos peixes marcados para fora da área de estudo e outros fatores intrínsecos às marcações como ferramenta de amostragem. Além disso, as marcações são associadas a diversos problemas como danos físicos (e.g. Ivasauskas *et al.* 2012, Collins *et al.* 2013), redução da aptidão (e.g. Gauthier-Clerc *et al.* 2004, Wilson *et al.* 2011, Ouedraogo *et al.* 2014), risco de predação (e.g. Carlson & Langkilde, 2013) e maiores taxas de mortalidade (e.g. Økland *et al.* 2001, Gauthier-Clerc *et al.* 2004, Wilson *et al.* 2011). Essas limitações acabam gerando poucos dados de recaptura, fato que fragiliza as conclusões do estudo sobre

movimento. O método da estrutura de tamanho (MET), é robusto e excelente *proxy* para verificar movimento diferencial entre jovens e adultos e pode ser um bom indicativo do tipo de movimento praticado pela espécie. Nas análises moleculares (AM) o maior desafio é detectar o marcador mais adequado e, em alguns casos, o *primer* responsivo. Têm como limitação os custos operacionais, mas fornecem informação consistente sobre os padrões genéticos das populações, e quando usadas em diferentes escalas espaciais, podem informar sobre o grau de mobilidade e sedentarismo das espécies. Sugerimos como perspectiva o uso sinérgico desses diferentes métodos (MMR, MET e AM), de forma a obter padrões mais consistentes sobre o tipo de movimentação das espécies de peixes de riachos Neotropicais.

Os mecanismos envolvidos no movimento variam com a espécie e no espaço e desvendá-los é desafiador. A utilização de métodos estatísticos baseados em modelagens, auxilia os estudos que tenham como variáveis preditoras do movimento fatores ambientais (chuvas, temperatura da água, cobertura) e biológicos (tipo de desova pelágica ou bentônica, tamanho dos ovos, fecundidade). Além disso, estimativas de deslocamentos para diferentes espécies, construídas a partir de técnicas probabilísticas como inferência bayesiana e estimativas de densidade de Kernel, podem ajudar a elucidar a definir um ponto de corte sobre quais devem ser considerados movimentos de curta ou longa distância. O uso desses modelos probabilísticos pode ajudar ainda na compreensão da parcela da população que se desloca até certa(s) distância(s), contribuindo para o conhecimento de quais espécies (ou grupos funcionais, grupos taxonômicos) de peixes de riachos neotropicais possuem maior tendência a mobilidade ou sedentarismo. Via de regra, para peixes de riachos neotropicais, ainda não há padrões pré-estabelecidos.

Aplicação do Método

O movimento dos peixes tem implicações importantes para a manutenção das populações. A limitação do movimento afeta diretamente os atributos de história de vida, bem como a persistência das comunidades. A perspectiva do estudo dos movimentos dos peixes em estudos em riachos fragmentados por estradas

ou represamentos é altamente promissor. Esse tipo de estudo, em riachos que percorrem áreas degradadas pelo uso da terra ou alteradas por mudanças climáticas, pode alertar sobre limitações aos movimentos dos peixes, ameaçando a integridade das populações e comunidades. Medidas de mitigação, como delimitação de unidades de conservação, deveriam incorporar dados de movimento dos peixes sob o risco de não proteger efetivamente, em longo prazo, as espécies-alvo que porventura se desloquem para fora das áreas protegidas. A frente de pesquisa sobre movimento de peixes é, ainda, incipiente para riachos neotropicais, mas necessita de avanços urgentes, dado o cenário de alterações ambientais, cada vez mais frequentes em riachos.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro - FAPERJ: TFB processo nº E-26/200.363/2020 e RM processo nº E-26/202.762/2018, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq: RM processo nº 301463/2017-4 e Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES-PrInt / PR2 / UERJ: RM processo nº 88887.511123/2020-00. Agradecemos à revisão cuidadosa de dois revisores anônimos, e à Érica Pellegrini Caramaschi e Rafael Leitão pela ajuda com comentários valiosos na versão final do manuscrito.

REFERÊNCIAS

- Aarestrup, K., Økland, F., Hansen, M. M., Righton, D., Gargan, P., Castonguay, M., Bernatchez, L., Howey, P., Sparholt, H., Pedersen, M. I., & McKinley, R. S. 2009. Oceanic spawning migration of the European eel (*Anguilla anguilla*). *Science*, 325, 1660. DOI: 10.1126/science.1178120.
- Abreu, M. M., Pereira, L. H. G., Vila, V. B., Foresti, F., & Oliveira, C. 2009. Genetic variability of two populations of *Pseudoplatystoma reticulatum* from the Upper Paraguay River Basin. *Genetics and Molecular Biology*, 32(4), 868–873. DOI: 10.1590/S1415-47572009005000075.
- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Fernandes D. R., & Suzuki H. I. 2002. Efficiency of fish ladders for Neotropical ichthyofauna. *River Research and Application*, 18(3), 299–306.
- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Suzuki, H. I., & Júlio-Junior, H. F. 2003. Migratory fishes of the Upper Paraná River basin, Brazil. In: Carosfeld, J. Harvey, B., Ross, C. & Baer, A. (Ed.). *Migratory fishes of South America: biology, fisheries and conservation status*. Ottawa: World Fisheries Trust: The World Bank: International Development Research Centre. p. 19–98.
- Aljanabi, S. M., & Martinez, I. 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research*, 25(22), 4692–4693
- Araújo-Lima, C. A. R. M., & Oliveira, E. C. 1998. Transport of larval fish in the Amazon. *Journal of Fish Biology*, 53 (Suppl. A), 297–306.
- Arrington, D. A., & Winemiller, K. O. 2003. Diel changeover in sandbank fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Journal of Fish Biology*, 63, 1–18.
- Azevedo, R. S. 2017. Movimento e estruturação genética de duas espécies de peixes de um riacho costeiro de Mata Atlântica, Maricá, RJ. Tese de Doutorado. PPG Ecologia e Evolução/ UERJ. 93p.
- Barros, T. F. 2017. Estrutura Populacional, estratégia reprodutiva e deslocamento de *Rhamdioglanis transfasciatus* Miranda Ribeiro, 1908, bagre endêmico de riachos costeiros de Mata Atlântica. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro. 89p. Disponível no link: <https://tinyurl.com/v6p58c7>
- Barthem, R. B., & Goulding M. 1997. *The Catfish Connection: Ecology, Migration, and Conservation of Amazon Predators*. Columbia University Press.
- Barthem, R. B., Goulding, M., Leite, R. G., Cañas, C., Forsberg, B., Venticinque, E., Petry, P., Ribeiro, M. L. B., Chuctaya, J., & Mercado, A. 2017. Goliath catfish spawning in the far western Amazon confirmed by the distribution of mature adults, drifting larvae and migrating juveniles. *Scientific Reports*, 7, 41784. DOI: 10.1038/srep41784.
- Braga, R. R., Braga, M. R., & Vitule, J. R. S. 2013. Population structure and reproduction of

- Mimagoniates microlepis* with a new hypothesis of ontogenetic migration: implications for stream fish conservation in the Neotropics. *Environmental Biology of Fish*, 965, 21–31.
- Brönmark, C., Hulthén, K., Nilsson, A., Skov, C., Hansson, L.-A., Brodersen, J., & Chapman, B. 2013. There and back again: Migration in freshwater fishes. *Canadian Journal of Zoology*, 92, 1–13. DOI: 10.1139/cjz-2012-0277.
- Brönmark, C., Skov, C., Brodersen, J., Nilsson, P. A., & Hansson, L.-A. 2008. Seasonal migration determined by a trade-off between predator avoidance and growth. *PLoS One*, 3, e1957. DOI: 10.1371/journal.pone.0001957.
- Calcagnotto, D., & De Salle, R. 2009. Population genetic structuring in pacu (*Piaractus mesopotamicus*) across the Paraná-Paraguay basin: evidence from microsatellites. *Neotropical Ichthyology*, 7(4), 607–616. DOI:10.1590/s1679-62252009000400008
- Carlson, B. E., & Langkilde, T. 2013. A common marking technique affects tadpole behavior and risk of predation. *Ethology*, 119, 167–177. DOI: 10.1111/eth.12050
- Castello, L. 2008. Lateral migration of *Arapaima gigas* in floodplains of the Amazon. *Ecology of Freshwater Fish*, 17(1), 38–46. DOI:10.1111/j.1600-0633.2007.00255.x
- Castro, R. M. C., & Polaz, C. N. M. 2020. Small-sized fish: the largest and most threatened portion of the megadiverse neotropical freshwater fish fauna. *Biota Neotropica*, 20(1), e20180683. DOI: 10.1590/1676-0611-bn-2018-0683.
- Celestino, L. F., Sanz-Ronda, F. J., Kashiwaqui, E. A. L., Celestino, E. F., Makrakis, M. C., & Makrakis, S. 2017. Daily movement behavior of two Neotropical armored catfish species (*Ancistrus* aff. *cirrhusus* Valenciennes, 1836 and *Hypostomus ancistroides* Ihering, 1911) at a road-stream crossing culvert. *Journal of Applied Ichthyology*, 33(6), 1092–1099. DOI: 10.1111/jai.13446
- Chapman, B. B., Brönmark, C., Nilsson, J.-Å., & Hansson, L.-A. 2011. The ecology and evolution of partial migration. *Oikos*, 120, 1764–1775. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2011.20131.x.
- Collins, A. L., Hinch, S. G., Welch, D. W., Cooke, S. J., & Clark, T. D. 2013. Intracoelomic acoustic tagging of juvenile sockeye salmon: swimming performance, survival, and postsurgical wound healing in freshwater and during a transition to seawater. *Transactions of the American Fisheries Society*, 142, 515–523. DOI: 10.1080/00028487.2012.743928
- Comte, L., & Olden, J. D. 2018. Fish dispersal in flowing waters: A synthesis of movement- and genetic-based studies. *Fish and Fisheries*, 19, 1063–1077. DOI: 10.1111/faf.12312
- Crossman, E. J. 1977. Displacement, and home range of muskellunge determined by ultrasonic tracking. *Environmental Biology of Fishes*, 1(2), 145–158. DOI: 10.1007/BF00000406
- Dala-Corte, R. B., Moschetta, J. B., & Becker, F. G. 2016. Photo-identification as a technique for recognition of individual fish: a test with the freshwater armored catfish *Rineloricaria aequalicuspis* Reis & Cardoso, 2001 (Siluriformes: Loricariidae). *Neotropical Ichthyology*, e15(1): e150074. DOI: 10.1590/1982-0224-20150074
- DeAngelis, D. L., Trexler, J. C., & Loftus, W. F. 2005. Life history trade-offs and community dynamics of small fishes in a seasonally pulsed wetland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62, 781–790. DOI:10.1139/F05-050
- De Fries, L., Hahn, L., Meneses, B. A., Câmara, L. F., Becker, F. G., & Hartz, S. M. 2019. Movement and longitudinal distribution of a migratory fish (*Salminus brasiliensis*) in a small reservoir in southern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 17(3), e180119. DOI: 10.1590/1982-0224-20180119
- De Fries, L. 2020. Ecologia do movimento de um pequeno peixe de riacho: padrões de movimento em pequena escala e efeito de cruzamentos riacho-estradas. Tese de Doutorado, PPG Ecologia, UFRGS. 118p.
- Dingle, H. 2006. Animal migration: is there a common migratory syndrome?. *Journal of Ornithology* 147, 212–220. DOI: 10.1007/s10336-005-0052-2
- Dingle H. 2014. Migration: the biology of life on the move. 2ed., Oxford, Oxford University Press. 336p.
- Dugan, P. J., Barlow, C., Agostinho, A.A., Baran, E., Cada, G. F., Chen, D., Cowx, I. G., Ferguson, J. W., Jutagate, T., Mallen-Cooper, M., Marmulla, G., Nestler, J., Petrere, M., Welcomme, R. L., & Winemiller, K. O. 2010. Fish Migration, dams, and loss of ecosystem services in the Mekong

- basin. *Ambio*, 39, 344–348. DOI: 10.1007/s13280-010-0036-1
- Espírito-Santo, H. M. V., Rodríguez, M. A., & Zuanon, J. 2016. Strategies to avoid the trap: stream fish use fine-scale hydrological cues to move between the stream channel and temporary pools. *Hydrobiologia*, 792, 183–194. DOI: 10.1007/s10750-016-3054-6
- Espírito-Santo, H. M. V., Sodr e, J. G., & Zuanon, J. 2018. He leaps, she beats: The role of social interactions on the overland movements of an Amazonian amphibious killifish. *Ecology of Freshwater Fish*, 28(3), 356–364. DOI:10.1111/eff.12458
- Fullerton, A. H., Burnett, K. M., Steel, E. A., Flitcroft, R. L., Pess, G. R., Feist, B. E., Torgersen, C. E., Miller, D. J., & Sanderson, B. L. 2010. Hydrological connectivity for riverine fish: measurement challenges and research opportunities. *Freshwater Biology*, 55, 2215–2237. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2010.02448.x
- Funk, J. L. 1957. Movement of stream fishes in Missouri. *Transactions of the American Fisheries Society*, 85(1), 39–57. DOI: <https://doi.org/czc7f2>
- Gatz Jr., A. J., & Adams S. M. 1994. Patterns of movement of centrarchids in two warmwater streams in eastern Tennessee. *Ecology of Freshwater Fish*, 3(1), 35–48. DOI: 10.1111/j.1600-0633.1994.tb00105.x
- Gauthier-Clerc, M., Gendner, J.-P., Ribic, C. A., Fraser, W. R., Woehler, E. J., Descamps, S., Gilly, C., Le Bohec, C., & Le Maho, Y. 2004. Long-term effects of flipper bands on penguins. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 271(suppl. 6), S423–S426. DOI: 10.1098/rsbl.2004.0201
- Gerking, S. D. 1953. Evidence for the concepts of home range territoriality in stream fishes. *Ecology*, 34, 347–365.
- Hansson, L.A., & Hylander, S. 2009. Size-structured risk assessments govern *Daphnia* migration. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 276, 331–336. DOI: 10.1098/rspb.2008.1088
- Hanski, I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42, 17–38.
- Hendry, A. P., Bohlin, T., Jonsson, B., & Berg, O. 2004. To sea or not to sea: anadromy versus non-anadromy in salmonids. In: A. P. Hendry & S. C. Stearns (Eds.), *Evolution illuminated: salmon and their relatives*. pp. 92–125. Oxford: Oxford University Press.
- Henninger, J., Krahe, R., Sinz, F., & Benda, J. 2020. Tracking activity patterns of a multispecies community of gymnotiform weakly electric fish in their Neotropical habitat without tagging. *Journal of Experimental Biology*, 223, jeb206342. DOI: 10.1242/jeb.206342
- Hoeinghaus, D. J., Winemiller, K. O., Layman, C. A., Arrington, D. A., & Jepsen, D. B. 2006. Effects of seasonality and migratory prey on body condition of *Cichla* species in a tropical floodplain river. *Ecology of Freshwater Fish*, 15, 398–407.
- Hohausova, E., Lavoy, R. J., & Allen, M. S. 2010. Fish dispersal in a seasonal wetland: influence of anthropogenic structures. *Marine and Freshwater Research*, 61(6), 682. DOI: 10.1071/mf09140
- Holyoak, M., Casagrandi, R., Nathan, R., Revilla, E., & Spiegel, O. 2008. Trends and missing parts in the study of movement ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49), 19060–19065. DOI: 10.1073/pnas.0800483105
- Horton, T. B., & Guy, C. S. 2002. Habitat use and movement of spotted bass in Otter Creek, Kansas. In: D. P. Philipp & M. S. Ridgway (Eds.). *Black bass: ecology, conservation, and management*. Pp. 161–171. Bethesda (MD): Symposium 31 of the American Fisheries Society.
- Horton, T. W., Holdaway, R. N., Zerbini, A. N., Hauser, N., Garrigue, C., Andriolo, A., & Clapham, P. J. 2011. Straight as an arrow: humpback whales swim constant course tracks during long-distance migration. *Biology Letters*, 7, 674–679. DOI: 10.1098/rsbl.2011.0279.
- Ivasauskas, T.J., Bettoli, P.W., & Holt, T. 2012. Effects of suture material and ultrasonic transmitter size on survival, growth, wound healing, and tag expulsion in rainbow trout. *Transactions of the American Fisheries Society*, 141, 100–106. DOI: 10.1080/00028487.2011.651553
- Koskinen, M. T., Nilsson, J., Veselov, A. J., Potutkin, A. G., Ranta, E., & Primmer, C. R. 2002. Microsatellite data resolve phylogeographic

- patterns in European grayling, *Thymallus thymallus*, Salmonidae. *Heredity*, 88, 391–401.
- Lewinsohn, T., & Prado, P. I. 2005. Quantas espécies há no Brasil? *Megadiversidade*, 1(1), 36–42.
- Lima, A. F. 2018. Aspectos da ecologia de *Mimagoniates microlepis* (Steindachner, 1876) (Characidae, Glandulocaudinae) em um riacho costeiro: Reprodução, dinâmica populacional e movimento. Tese de Doutorado. PPG Ecologia e Evolução/UERJ. 98p.
- Lopes, J. M., Alves, C. B. M., Peressin, A., & Pompeu, P. S. 2018. Influence of rainfall, hydrological fluctuations, and lunar phase on spawning migration timing of the Neotropical fish *Prochilodus costatus*. *Hydrobiologia*, 818(1), 145–61. DOI: 10.1007/s10750-018-3601-4
- Lucas, M. C., & Baras, E. 2008. Migration of freshwater fishes. Oxford: Blackwell Science: p. 420.
- Lucas, M. C., & Bubb D. H. 2014. Fish in space: local variations of home range and habitat use of a stream-dwelling fish in relation to predator density. *Journal of Zoology*, 293(2), 126–133. DOI: 10.1111/jzo.12129
- Makrakis, S., Miranda, L. E., Gomes, L. C., Makrakis, M. C., & Junior, H. M. F. 2011. Ascent of Neotropical migratory fish in the Itaipu Reservoir fish pass. *River Research Applications*, 27, 511–519. DOI: 10.1002/rra.1378
- Makrakis, M. C., Miranda, L. E., Makrakis, S., Fontes Júnior, H. M., Morlis, W. G., Dias, J. H. P., & Garcia, J. O. 2012. Diversity in migratory patterns among Neotropical fishes in a highly regulated river basin. *Journal of Fish Biology*, 81(2), 866–881. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2012.03346.x
- Martins, C., Wasko A. P., Oliveira C., & Foresti, F. 2003. Mitochondrial DNA variation in wild populations of *Leporinus elongatus* from the Paraná River basin. *Genetics and Molecular Biology*, 38, 33–38. DOI: 10.1590/S1415-47572003000100006
- Matsumoto, C. K., & Hilsdorf, A. W. S. 2009. Microsatellite variation and population genetic structure of a Neotropical endangered Bryconinae species *Brycon insignis* Steindachner, 1877: implications for its conservation and sustainable management. *Neotropical Ichthyology*, 7, 395–402. DOI: 10.1590/S1679-62252009000300006
- Mazzoni, R., & Iglesias-Rios, R. 2012. Movement patterns of stream-dwelling fishes from Mata Atlântica, Southeast Brazil. *Revista de Biologia Tropical*, 60(4), 1837–1846.
- Mazzoni, R., Pinto, M. P., Iglesias-Rios, R., & Costa, R. 2018. Fish movement in an Atlantic Forest stream. *Neotropical Ichthyology*, 16(1), e170065. DOI: 10.1590/1982-0224-20170065.
- Mazzoni, R., Schubart, S. A., & Iglesias-Rios, R. 2004. Longitudinal segregation of *Astyanax janeiroensis* in Rio Ubatiba: a Neotropical stream of south-east Brazil. *Ecology of Freshwater Fish*, 13, 231–234.
- McMahon, T. E., & Matter W. J. 2006. Linking habitat selection, emigration and population dynamics of freshwater fishes: a synthesis of ideas and approaches. *Ecology of Freshwater Fish*, 15, 200–210. DOI: 10.1111/j.1600-0633.2006.00130.x
- Menezes, M. S., & Caramaschi, E. P. 2000. Longitudinal distribution of *Hypostomus punctatus* (Osteichthyes, Loricariidae) in a coastal stream from Rio de Janeiro, Southeastern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 43, 229–233. DOI: 10.1590/S1516-89132000000200013
- Myers, G. S. 1938. Freshwater fishes and West Indian zoogeography. *Annual Report Smithsonian Institution*, 3465, 339–364.
- Nathan, R. 2008. An emerging movement ecology paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 105, 19050–19051. DOI: 10.1073/pnas.0808918105
- Nathan, R., Getz, W. M., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., & Smouse, P. E. 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 19052–19059. DOI: 10.1073/pnas.0800375105
- Nathan, R., & Giuggioli, L. 2013. A milestone for movement ecology research. *Movement Ecology*, 2013, 1–3.
- Nislow, K. H., Hudy, M., Letcher, B. H., & Smith, E. P. 2011. Variation in local abundance and species richness of stream fishes in relation to dispersal barriers: implications for management and conservation. *Freshwater Biology*, 56(10), 2135–2144.
- Økland, F., Hay, C. J., Næsje, T. F., Thorstad, E. B., & Nickandor, N. 2001. Movements and habitat

- utilisation of radio tagged carp (*Cyprinus carpio*) in a reservoir in the Fish River, Namibia. NINA-NIKU Project Report, 13, 1–28.
- Ouedraogo, C., Canonne, M., D’cotta, H., & Baroiller, J.-F. 2014. Minimal body size for tagging fish with electronic microchips as studied in the Nile tilapia. *North American Journal of Aquaculture*, 76, 275–280. DOI: 10.1080/15222055.2014.911228
- Oyanedel, A., Habit, E., Belk, M. C., Solis-Lufi, K., Colin, N., Gonzalez, J., Jara, A., & Muñoz-Ramírez, P. 2018. Movement patterns and home range in *Diplomystes camposensis* (Siluriformes: Diplomystidae), an endemic and threatened species from Chile. *Neotropical Ichthyology*, 16(1), e170134. DOI: 10.1590/1982-0224-20170134
- Pavlov, D. S., Nezdolij, V. K., Urteaga, A. K., & Sanches, O. R. 1995. Downstream migration of juvenile fishes in the rivers of Amazonian Peru. *Journal of Ichthyology*, 35, 227–248.
- Pellicice F. M., Pompeu P. S., & Agostinho A. A. 2014. Large reservoirs as ecological barriers to downstream movements of Neotropical migratory fish. *Fish and Fisheries*, 16(4), 697–715. DOI: 10.1111/faf.12089
- Peterson, D. P., Rieman, B. E., Dunham, J. B., Fausch, K. D., & Young, M. 2008. Analysis of trade-offs between threats of invasion by nonnative brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and intentional isolation for native westslope cutthroat trout (*Oncorhynchus clarkii lewisi*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65, 557–573.
- Pereira, L. H. G., Foresti, F., & Oliveira, O. 2009. Genetic structure of the migratory catfish *Pseudoplatystoma corruscans* (Siluriformes: Pimelodidae) suggests homing behavior. *Ecology of Freshwater Fish*, 18, 215–225
- Polis, G. A., Power, M. E., & Huxel, G. R. 2004. *Food webs at the landscape level*. Chicago: University of Chicago Press: p. 548.
- Quin, T. P., & Adams, D. J. 1996. Environmental changes affecting the migratory timing of American Shad and Sockeye Salmon. *Ecology*, 77(4), 1151–1162.
- Radinger, J., & Wolter, C. 2013. Patterns and predictors of fish dispersal in rivers. *Fish and Fisheries*, 15(3), 456–473. DOI: 10.1111/faf.12028
- Radinger, J., Kail, J., & Wolter, C. 2014. FIDIMO — A free and open source GIS based dispersal model for riverine fish. *Ecological Informatics*, 24, 238–247. DOI: 10.1016/j.ecoinf.2013.06.002
- Rahel, F. J., & McLaughlin, R. L. 2018. Selective fragmentation and the management of fish movement across anthropogenic barriers. *Ecological Applications*, 28, 2066–2081.
- Rasmussen, J. E., & Belk, M. C. 2017. Individual movement of stream fishes: Linking ecological drivers with evolutionary processes. *Reviews in Fisheries Science and Aquaculture*, 25(1), 70–83. DOI: 10.1080/23308249.2016.1232697
- Reis, R. E., Albert, J. S., Di Dario, F., Mincarone, M. M., Petry, P., & Rocha, L. A. 2016. Fish biodiversity and conservation in South America. *Journal of Fish Biology*, 86, 12–47. DOI: 10.1111/jfb.13016
- Ribolli, J., Hoeinghaus, D. J., Johnson, J. A., Zaniboni-Filho, E., Freitas, P. D., & Galetti, P. M. 2017. Isolation-by-time population structure in potamodromous Dourado *Salminus brasiliensis* in southern Brazil. *Conservation Genetics* 18(1), 67–76. DOI: 10.1007/s10592-016-0882-x
- Rodriguez, M. A. 2002. Restricted movement in stream fish: the paradigm is incomplete, not lost. *Ecology* 83, 1–13. DOI: 10.1890/1091-7647(2002)083[0001:RMI]2.0.CO;2
- Skov, C., Chapman, B. B., Baktoft, H., Brodersen, J., Brönmark, C., Hansson, L. A., Hulthén, K., & Nilsson, P. A. 2013. Migration confers survival benefits against avian predators for partially migratory freshwater fish. *Animal Behaviour*, 9(2), 20121178. DOI: 10.1098/rsbl.2012.1178
- Skyfield, J. P., & Grossman, G. D. 2007. Microhabitat use, movements and abundance of gilt darters (*Percina evides*) in southern Appalachian (USA) streams. *Ecology of Freshwater Fish*, 17, 219–230.
- Todd, B. L., & Rabeni, C. F. 1989. Movement and habitat use by stream-dwelling smallmouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society*, 118(3), 229–242. DOI: 10.1577/1548-8659(1989)118<229::AID-TFAS1180229>2.0.CO;2
- Tsukamoto, K., Miller, M., Kotake, A., Aoyama, J., & Uchida, K. 2009. The origin of fish migration: the random escapement hypothesis. *Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment*, 69, 45–62.
- Wilson, C. D., Arnott, G., Reid, N., & Roberts, D. 2011. The pitfall with PIT tags: marking freshwater bivalves for translocation induces short-term behavioural costs. *Animal Behaviour*, 81, 341–350.

346. DOI: 10.1016/j.anbehav.2010.10.003
- Winemiller, K. O., & Jepsen, D. B. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology*, 53, 267–296.
- Xu, Z., Yin, X., Sun, T., Cai, Y., Ding, Y., Yang, W., & Yang, Z. 2017. Labyrinths in large reservoirs: An invisible barrier to fish migration and the solution through reservoir operation. *Water Resources Research*, 53, 817–831. DOI: 10.1002/2016WR019485.
- Young, M. K. 1996. Summer movements and habitat use by Colorado River cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki pleuriticus*) in small, montane streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53, 1403–1408. DOI: 10.1139/cjfas-53-6-1403

Submitted: 08 August 2020

Accepted: 03 May 2021

*Associate Editors: Érica Pellegrini Caramaschi
e Rafael Pereira Leitão*