



Universidad de Valladolid

Escuela Técnica Superior de Ingenierías Agrarias

U.D. Hidráulica e Hidrología

TESIS DOCTORAL:

ESTUDIO DE LA CAPACIDAD DE NATACIÓN EN PECES IBÉRICOS

Presentada por **Jorge Ruiz-Legazpi** para optar al grado de
Doctor por la Universidad de Valladolid

Directores:

Dr. Francisco Javier Sanz-Ronda

Dr. Theodore Castro-Santos

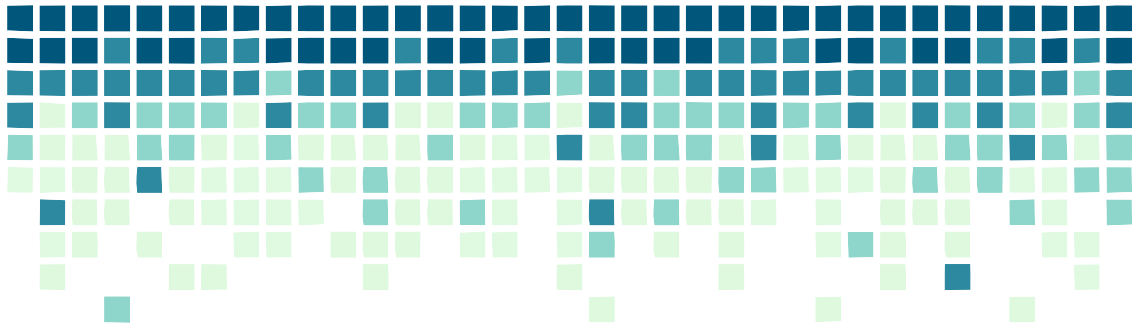
La ciencia no sabe de países, porque el conocimiento le pertenece a la humanidad y es la antorcha que ilumina el mundo. La ciencia es el alma de la prosperidad de las naciones y la fuente de todo progreso.

-Louis Pasteur-

Contenido

AGRADECIMIENTOS	5
PRÓLOGO	7
Artículos científicos y publicaciones	10
Congresos nacionales e internacionales	11
Premios	13
Proyectos	13
RESUMEN	17
ABSTRACT	23
INTRODUCCIÓN	29
Cursos fluviales. Aprovechamiento como recurso	31
Ictiofauna ibérica. Movimientos migratorios	32
Obstáculos transversales	33
Comportamiento de la ictiofauna	36
Especies objeto de estudio	38
Barbo Ibérico (<i>Luciobarbus bocagei</i> Steindachner, 1864)	38
Boga del Duero (<i>Pseudochondrostoma duriense</i> Coelho, 1985)	39
Salvelino (<i>Salvelinus fontinalis</i> Mitchell, 1814)	40
Trucha común (<i>Salmo trutta</i> Linnaeus, 1758)	41
Comportamiento de las especies objetivo	42
OBJETIVOS	45
Objetivo general	47
Objetivos específicos	47
MATERIAL Y MÉTODOS	49
Muestra de peces	51
Canal de nado de experimentación	56
Sistema de marcaje y seguimiento	61
Diseño experimental	63
Análisis de datos	65
CAPÍTULO 1: Breaking the speed limit: comparative sprinting performance of brook trout (<i>Salvelinus fontinalis</i>) and brown trout (<i>Salmo trutta</i>)	69
CAPÍTULO 2: Sprinting performance of two Iberian fish: <i>Luciobarbus bocagei</i> and <i>Pseudochondrostoma duriense</i> in an open channel flume	111

CAPÍTULO 3: Influencia de factores ambientales y biométricos en la capacidad de nado del barbo ibérico (<i>Luciobarbus bocagei</i> Steindachner, 1864), un ciprínido potamódromo endémico de la Península Ibérica	141
CONCLUSIONES.....	167
Conclusiones relevantes	169
Otras consideraciones	170
APLICACIÓN PRÁCTICA	173
TRABAJOS FUTUROS	177
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	181
DECLARACIÓN DE LOS COAUTORES	191



AGRADECIMIENTOS

AGRADECIMIENTOS

A Joaquín Navarro Hevia, por dignificar la docencia día a día con su pasión y enseñarnos a dar los primeros pasos. Sapientia Aedificavit Sibi Domum.

A Andrés Martínez de Azagra por su filosofía hidráulica y socrática. Áspero mundo.

A Ted Castro-Santos, por acogernos, enseñarnos y allanarnos el camino.

A GEA por haberme hecho disfrutar. Fran, Txafu, Niti, Valbuena, Víctor, Nuria, Navas. La élite de los peces.

A Fco. Javier Sanz-Ronda, verdadero artífice de esta Tesis, infatigable luchador en el mundo de la investigación, por haber confiado en mí, por haberme arropado en este largo camino, por lo que fuimos y por lo que seremos. Al bien hacer jamás le falta premio.

A los caballeros del 5º Derecha, por enseñarme a abolir los puntos cardinales. 19 días y 500 noches.

A los ríos. Al lugar donde has sido feliz no deberías tratar de volver.

A la ribera del Manzanares, por sacarme de aquí. ¡No pasarán!

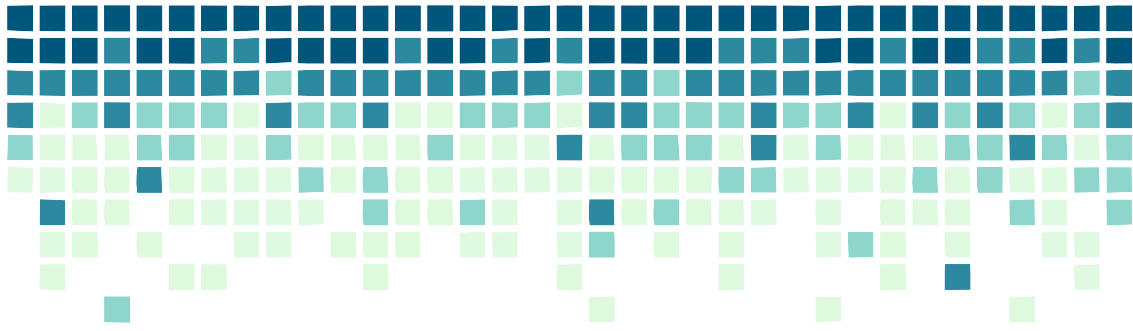
Al Atleti por las alegrías y las penas. “Orgullosos de no ser como vosotros”.

Al Rock & Roll, por nunca templar la guitarra que embrida mi potro. Larga vida.

A mis padres, por haberme educado en libertad. A galopar, a galopar, hasta enterrarlos en el mar.

A Ana, mi Annie Hall, mi Gioconda, mi Wendy, las damas primero. Nos queda la palabra.

A Elena por ser, estar y padecer. Bendito el copyright de tus medidas.



PRÓLOGO

PRÓLOGO

El documento sigue la estructura general establecida por la Escuela de Doctorado de la Universidad de Valladolid, pretendiendo justificar la cohesión temática de los distintos estudios realizados que han dado lugar a tres documentos científicos propios, publicados en revistas indexadas y que aparecen como cuerpo del documento:

1) Castro-Santos, T., Sanz-Ronda, F. J., & **Ruiz-Legazpi, J.** (2012). 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(2), 280-293. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0186>

Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences (CJFAS). Factor de impacto (Journal Citation Reports): IF-JCR (2013): 2.276; IF-JCR (5 años): 2.845. Categoría, clasificación y cuartil (Journal Citation Reports): Fisheries, 10/50, Q1; Marine & Freshwater Biology, 21/105, Q1.

2) Sanz-Ronda, F. J., **Ruiz-Legazpi, J.**, Bravo-Córdoba, F. J., Makrakis, S., & Castro-Santos, T. (2015). Sprinting performance of two Iberian fish: *Luciobarbus bocagei* and *Pseudochondrostoma duriense* in an open channel flume. *Ecological Engineering*, 83, 61-70. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.05.033>

Ecological Engineering (Ecol. Eng.). Factor de impacto (Journal Citation Reports): IF-JCR (2015): 2.740; IF-JCR (5 años): 3.422. Categoría, clasificación y cuartil (Journal Citation Reports): Ecology, 46/153, Q2; Engineering Environmental, 20/49, Q2; Environmental Sciences, 75/229, Q2.

3) **Ruiz-Legazpi, J.**, Sanz-Ronda, F. J., Bravo-Córdoba, F. J., Fuentes-Pérez J.F., & Castro-Santos, T. (2017). Influencia de factores ambientales y biométricos en la capacidad de nado del barbo ibérico (*Luciobarbus bocagei* Steindachner, 1864), un ciprínido potamódromo endémico de la Península Ibérica. *Limnetica*, 37 (2). <https://doi.org/10.23818/limn.37.20>

Limnética (Limnética). Factor de impacto (Journal Citation Reports): IF-JCR (2016): 0.986; IF-JCR (5 años): 1.083. Categoría, clasificación y cuartil (Journal Citation Reports): Limnology, 16/20, Q4; Marine & Freshwater Biology, 72/105, Q3.

Esta tesis ha sido realizada en el marco del Programa de Doctorado en Conservación y Uso Sostenible de Sistemas Forestales, en la Escuela Técnica Superior de Ingenierías Agrarias de Palencia (Universidad de Valladolid), dentro de la Unidad Docente de Hidráulica e Hidrología y del grupo de investigación GEA-Ecohidráulica.

De manera complementaria a la realización de la tesis doctoral, se ha desarrollado una amplia actividad científica relativa a la temática principal de la misma, que ha quedado plasmada en la colaboración en artículos científicos, en ponencias en congresos nacionales e internacionales, en la obtención de premios distinguidos, así como en la participación en numerosos proyectos relevantes. Todos estos aspectos han supuesto experiencias fundamentales que se han traducido en importantes aportaciones al documento final. A continuación se reseñan brevemente las actividades descritas:

Artículos científicos y publicaciones

- Sanz-Ronda F.J., Bravo-Córdoba F.J., Fuentes-Pérez J.F., Ruiz-Legazpi J., García-Vega A., Valbuena-Castro J., Ramos-González N., González-Alemán N.J., Smarth J.R., Navas-Pariente A., Martínez de Azagra-Paredes A. (2018). "Pasos para peces: escalas y otros dispositivos" en "Hacia un agua justa". (pp. 249-270). Universidad de Valladolid (Ed.). Valladolid. ISBN: 978- 84-8448-942-9. <http://www.publicaciones.uva.es/UVAPublicaciones-13188-Ciencia-y-tecnica-Ingenieria-HACIA-UN-AGUA-JUSTA.aspx>
- Bravo-Córdoba, F.J., Sanz-Ronda, F.J., **Ruiz-Legazpi, J.**, Valbuena-Castro, J. & Makrakis, S. (2018). Selecting the best technical fishway design for potamodromous mediterranean barbels: vertical slots versus submerged notches with bottom orifice. *Ecohydrology*. In Rev.
- Bravo-Córdoba, F.J., Sanz-Ronda, F.J., **Ruiz-Legazpi, J.**, Makrakis, S. & Fernandes Celestino, L. (2017). "Fishway with two entrance branches: understanding its performance for potamodromus mediterranean barbels. *Fisheries Management and Ecology*, 25 (1), 12-21. DOI: <https://doi.org/10.1111/fme.12260>
- Sanz-Ronda F.J., Bravo-Córdoba F.J. Fuentes-Pérez J.F., **Ruiz-Legazpi J.**, García-Vega A.; Ramos-González N., Salgado-González V. and Martínez De Azagra A. 2013. Pasos para peces: escalas y otros dispositivos de paso. *Notas técnicas del CIREF*, nº7, 17.

Congresos nacionales e internacionales

- Valbuena-Castro J., Sanz-Ronda F.J, García-Vega A., Fuentes-Pérez J.F., Bravo-Córdoba F.J., **Ruiz-Legazpi J.** & Martínez de Azagra-Paredes A. (2017). AEPS: A methodology to quickly assess stepped fishways. Fish Passage 2017. Corvallis, USA. 19/06/2017 - 21/06/2017.
- Sanz-Ronda F.J, Bravo-Córdoba F.J., **Ruiz-Legazpi J.**, Fuentes-Pérez J.F., Valbuena-Castro J., González-Alemán, N., Smart-Apinas, R., Navas-Pariente, A. & García-Vega A. (2017). Fishway location, entrance and passage for potamodromous mediterranean cyprinids. Fish Passage 2017. Corvallis, USA. 19/06/2017 - 21/06/2017.
- Valbuena-Castro J., Sanz-Ronda F.J, Bravo-Córdoba F.J., **Ruiz-Legazpi J.** & Martínez de Azagra-Paredes A. (2016). Application of a new methodology to assess fish ladders in the Segura river basin. VI Iberian Congress of Ichthyology. Sociedad Ibérica de Ictiología (SIBIC). Murcia, España. 21/06/2016 - 24/06/2016.
- Bravo-Córdoba F.J., Sanz-Ronda F.J, **Ruiz-Legazpi J.**, Fuentes-Pérez J.F. & García-Vega A. (2016). Comparing ascent ability for Iberian barbel, *Luciobarbus bocagei*, in two of the most common fishway types. VI Iberian Congress of Ichthyology. Sociedad Ibérica de Ictiología (SIBIC). Murcia, España. 21/06/2016 - 24/06/2016.
- Sanz-Ronda F.J, Bravo-Córdoba F.J., **Ruiz-Legazpi J.**, Fuentes-Pérez J.F., García-Vega A., Valbuena-Castro J. & González-Alemán N.J. (2016). Evaluate for understanding. The case of the most evaluated fishway in Spain. VI Iberian Congress of Ichthyology. Sociedad Ibérica de Ictiología (SIBIC). Murcia, España. 21/06/2016 - 24/06/2016.
- **Ruiz-Legazpi J.**, Sanz-Ronda F.J. & Bravo-Córdoba F.J. (2016). Northern straight-mouth nase sprinting behavior in an open channel flume: Influence of biometric parameters, flow condition and water temperature on voluntarily swimming performance. VI Iberian Congress of Ichthyology. Sociedad Ibérica de Ictiología (SIBIC). Murcia, España. 21/06/2016 - 24/06/2016.
- Bravo-Córdoba F.J., Sanz-Ronda F.J., Fuentes-Pérez J.F., **Ruiz-Legazpi J.**, Salgado V., García-Vega A., Valbuena-Castro J. & Peña-Garrido A. (2015). Fishway with two entrance locations. Fish Passage 2015. Groningen, The Netherlands. 22/06/2015 - 24/06/2015.

- Sanz-Ronda F.J., Bravo-Córdoba F.J., **Ruiz-Legazpi J.** & Fuentes-Pérez J.F. (2015). The most evaluated fishway in Spain: A new lesson every year. Fish Passage 2015. Groningen, The Netherlands. 22/06/2015 - 24/06/2015.
- **Ruiz-Legazpi J.**, Sanz-Ronda F.J., Bravo-Córdoba F.J., Makrakis S. & Castro-Santos T. (2015). Influence of biometric parameters, flow condition and water temperature on Iberian fish sprinting behavior: volitionally swimming performance. Fish Passage 2015. Groningen, The Netherlands. 22/06/2015 - 24/06/2015.
- Bravo-Córdoba F.J., Sanz-Ronda F.J., **Ruiz-Legazpi J.** & Fuentes-Pérez J.F. (2015). Escalas para peces con dos entradas. Experiencias en el río Duero. II Congreso ibérico de restauración fluvial RESTAURARÍOS. Pamplona, España. 09/06/2015 - 11/06/2015.
- Bravo-Córdoba F.J., Sanz-Ronda F.J., **Ruiz-Legazpi J.**, Fuentes-Pérez J.F. & Salgado-González V. (2014). Ecohydraulics monitoring and improvement of fish passes in the Duero Basin: the case of river Tormes in Santibáñez de Béjar (Salamanca). V Iberian Congress of Ichthyology. Sociedad Ibérica de Ictiología (SIBIC). Lisboa, Portugal. 24/06/2014 - 27/06/2014.
- Sanz-Ronda F.J., **Ruiz-Legazpi J.**, Bravo-Córdoba F.J., Castro-Santos T. & Makrakis S. (2014). Volitionally swimming performance of Iberian Fish: Determination and Applications. V Iberian Congress of Ichthyology. Sociedad Ibérica de Ictiología (SIBIC). Lisboa, Portugal. 24/06/2014 - 27/06/2014.
- **Ruiz-Legazpi J.**, Sanz-Ronda F.J. & Bravo-Córdoba F.J. (2014). Modeling the swimming performance of barbel (*Luciobarbus bocagei*) and nase (*Pseudochondrostoma duriense*) to traverse velocity barriers. V Iberian Congress of Ichthyology. Sociedad Ibérica de Ictiología (SIBIC). Lisboa, Portugal. 24/06/2014 - 27/06/2014.
- **Ruiz-Legazpi J.**, Sanz-Ronda F.J., Ramos-González N. & García-Vega A. (2012). Primeras experiencias de evaluación de la capacidad de natación voluntaria en peces ibéricos: el canal de nado de Vadocondes, en el río Duero (Burgos). IV Iberian Congress of Ichthyology. Sociedad Ibérica de Ictiología (SIBIC). Gerona, Cataluña, España. 17/07/2012 -20/07/2012.
- Castro-Santos T., Sanz-Ronda F.J. & **Ruiz-Legazpi J.** (2012). Breaking the speed limit-- comparative sprinting performance of brook trout and brown trout. Fish Passage 2012. Amherst, USA. 05/06/2012 - 07/06/2012.

- Sanz-Ronda F.J. Serna-García, L. & **Ruiz-Legazpi J.** (2011). Demolición de presas y azudes: consideraciones técnicas. I Congreso ibérico de restauración fluvial RESTAURARÍOS. León, España. 18/10/2011 - 20/10/2011.
- Sanz-Ronda F.J., **Ruiz-Legazpi J.**, & Castro-Santos T. (2010). Assessing swimming capacity of brown trout (*Salmo trutta*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*): preliminary results. FitFish Workshop on the Physiology of Swimming in Fish. 9th International Congress on the Biology of Fish. Barcelona, España. 05/07/2010 - 09/07/2010.

Premios

- **Distinguished project in fisheries engineering and ecohydrology award 2015**, otorgado por la *American Fisheries Society (AFS)* y el *Environmental Water Research Institute (EWRI-ASCE)* en el Fish Passage 2015 (V International Conference on Engineering and Ecohydrology for Fish Passage) celebrado en Groningen (The Netherlands). 22/06/2015 - 24/06/2015.
- **Premio Innovadores 2014 al mejor Proyecto de I+D+I de Castilla y León**, otorgado por el Diario El Mundo en los IV Premios Innovadores. 29/05/2014.
- **Premio ¿Investigamos? 2009**, otorgado por el Centro Tecnológico Agrario y agroalimentario Itagra.ct. 01/05/2009.

Proyectos

- **ESTUDIO, SEGUIMIENTO Y MONITORIZACIÓN DE LA ESCALA DE PECES DE LA CENTRAL HIDROELÉCTRICA DEL SALTO DE SAN FERNANDO (RÍO TORMES, SALAMANCA)**

Entidad Financiadora: Salto de San Fernando S.L.

Entidades participantes: Itagra.ct.

Duración: Enero 2012 – Julio 2016.

Investigador Principal: Fco. Javier Sanz-Ronda.

Tipo de participación: experimentación, procesado de datos y redacción de informes.

Cuantía total: 39.847 €

- **EVALUACIÓN HIDRÁULICA Y BIOLÓGICA DE PASOS PARA PECES EN CENTRALES HIDROELÉCTRICAS**

Entidad Financiadora: Iberdrola Renovables S.A.

Entidades participantes: Itagra.ct

Duración: Marzo 2013 – actualidad.

Investigador Principal: Fco. Javier Sanz-Ronda

Tipo de participación: experimentación, procesado de datos y redacción de informes

Cuantía total: 78.240 €

- **DETERMINACIÓN DE LA CAPACIDAD DE NADO DE PECES IBÉRICOS**

Entidad Financiadora: Junta de Castilla y León (Ref: VA-299B11 –2 C.Unesco: 3105.04)

Entidades participantes: Universidad de Valladolid, Savasa, Itagra.ct, PAYD.

Duración: 2 años (2011-2012).

Investigador Principal: Fco. Javier Sanz-Ronda.

Tipo de participación: experimentación y procesado de datos.

Cuantía total: 30.000 €

- **DESARROLLO Y APLICACIÓN DE UNA METODOLOGÍA PARA LA EVALUACIÓN DE PASOS PARA PECES EN LA CUENCA DEL DUERO**

Entidad Financiadora: Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino-Confederación Hidrográfica del Duero.

Entidades participantes: Universidad de Valladolid e Itagra.ct.

Duración. Desde: 2014-actualidad.

Investigador Principal: Francisco Javier Sanz Ronda.

Tipo de participación: evaluación de pasos para peces y manual metodológico.

Cuantía total: 60.500 €

- **LIFE SEGURA RIVERLINK**

Entidad Financiadora: Unión Europea (Programa Life. Ref: LIFE12 ENV/ES/001140).

Entidades participantes: CHS, Universidad de Murcia, Universidad de Valladolid, Itagra.ct, ANSE, Gobierno de Murcia.

Duración: Desde: 2013 Hasta: 2017.

Investigador Principal: Eduardo Lafuente.

Tipo de participación: ejecución de varias acciones (proyectos y evaluación de pasos para peces).

Cuantía total: 3.424.250 €

- **FISHFRIENDLY INNOVATIVE TECHNOLOGIES FOR HYDROPOWER (FITHYDRO)**

Entidad Financiadora: Unión Europea (Programa Horizonte 2020. Ref: H2020-LCE-2016-RES-CCS-RIA-727830)

Entidades participantes: Technische Universität München (coor.), Associacao do Instituto Superior Tecnico para a Investigacao e Desenvolvemento, Centre National de la Recherche Scientifique, Itagra.ct, Eidgenössische Technische Hochschule Zürich, Leibniz-Institut Für Gewässerökologie Und Binnenfischerei, Norges Teknisk-Naturvitenskapelige Universitet, Sintef Energi AS, Tallinna Tehnikaulikool, University of Hull, Ecologic Institut gGmbH, Ecohydraulic Engineering, Eigen Vermogen van het Instituut voor Natuuren Bosonderzoek Consult Switzerland AG, Bayerische Elektrizitätswerke GmbH, BKW Energie AG, Hidroerg, Projectos Energéticos, Lda., Flussbau iC GesmbH, Limmatkraftwerke AG, Peter FishConsulting, C.H. Salto de Vadocondes S.A, Statkraft AS, UNIPER Kraftwerke GmbH, Verbund Hydro Power GmbH.

Duración: Noviembre 2016 – Octubre 2020.

Investigador Principal: Dr. Peter Rutschmann.

Tipo de participación: experimentación, procesado de datos y redacción de informes.

Cuantía total: 7.171.550,16 €

RESUMEN

El hombre, en el desarrollo de sus actividades, ha aprovechado históricamente los cursos de agua como uno de sus principales recursos para su beneficio, construyendo infraestructuras (presas, azudes, estaciones de aforo, etc.), lo que ha supuesto la modificación de la composición, estructura y funcionamiento de los ecosistemas acuáticos y en consecuencia, la alteración de sus regímenes hidrológicos. Uno de los mayores impactos que han causado estas actuaciones ha sido la ruptura de la continuidad longitudinal, que afecta de manera directa a los movimientos migratorios de la ictiofauna, con graves consecuencias, desde la pérdida de diversidad genética hasta la extinción de especies.

Los obstáculos transversales exigen a los peces desarrollar su capacidad de natación y/o salto para poder superarlos. Cuando esto resulta imposible, se construyen estructuras para franquearlos, conocidas como pasos para peces (escalas, ríos artificiales, rampas, etc.). En ambos casos se producen situaciones en las que la velocidad de la corriente es elevada, denominadas barreras de velocidad, que exigen a los peces llevar al límite sus capacidades fisiológicas. Por lo tanto, el comportamiento de la fauna piscícola, fundamentalmente su capacidad de nado y su motivación, que definirán su rendimiento natatorio, resultan esenciales para su supervivencia.

En este sentido, existen numerosos estudios que abordan el comportamiento de las especies piscícolas, sin embargo, en el ámbito ibérico, son pocas las investigaciones que tratan este aspecto, y más concretamente, sobre el grupo más representativo de su ictiofauna, los ciprínidos, la información existente es escasa. Si bien, en los últimos años esta dinámica ha cambiado, pues se han desarrollado diversas investigaciones en torno a las especies que conforman esta familia.

Gran parte de estos estudios se han centrado en definir la capacidad de nado mediante la determinación de la velocidad crítica de nado, que es una categoría especial de velocidad prolongada que describe la velocidad máxima teórica que un pez podría mantener durante un periodo de tiempo determinado, mediante el empleo de respirómetros. Los resultados obtenidos con esta metodología, ampliamente extendida por su facilidad a la hora de aplicar un protocolo y desarrollar los experimentos, han sido considerados, de manera general, en el diseño de pasos para peces y caños de drenaje.

Sin embargo, la obtención de la velocidad crítica de nado mediante respirómetros presenta una serie de limitaciones, pues se basa en el nado forzado de los peces en un ambiente completamente artificial en el que las velocidades del flujo que se pueden fijar no son muy elevadas, y con importantes restricciones en cuanto a las tallas máximas de los individuos con los que experimentar. De manera que, los resultados obtenidos mediante esta metodología, subestiman la capacidad de nado, siendo difícilmente extrapolables a las condiciones naturales a las que la fauna piscícola ha de enfrentarse. Todo lo anterior deriva en diseños de pasos para peces excesivamente conservadores, que pueden llegar a imposibilitar el franqueo de los obstáculos en lugar de facilitarlos.

En base a estas circunstancias, el estudio del comportamiento de la ictiofauna, y especialmente de la capacidad de nado, necesitaba el establecimiento de una metodología que reflejase de una manera más adecuada la realidad. Esta nueva metodología se basa en 1) la innovación técnica en el diseño de experimentos, empleando canales de nado, 2) la innovación tecnológica en la obtención de resultados, utilizando sistemas de telemetría y 3) la innovación teórica en el análisis de resultados, mediante el uso de técnicas estadísticas de análisis de supervivencia.

Los canales de nado son estructuras que pueden ser naturalizadas, permiten el nado voluntario de los peces, admiten todo tipo de tallas de los ejemplares en la experimentación. Además se pueden fijar velocidades de flujo elevadas, más parecidas a las que se producen en las barreras de velocidad, que facilitan a los individuos desarrollar sus capacidades máximas, al permitir la natación en modo sprint, que son las velocidades que deberían ser usadas en el diseño de los pasos para peces.

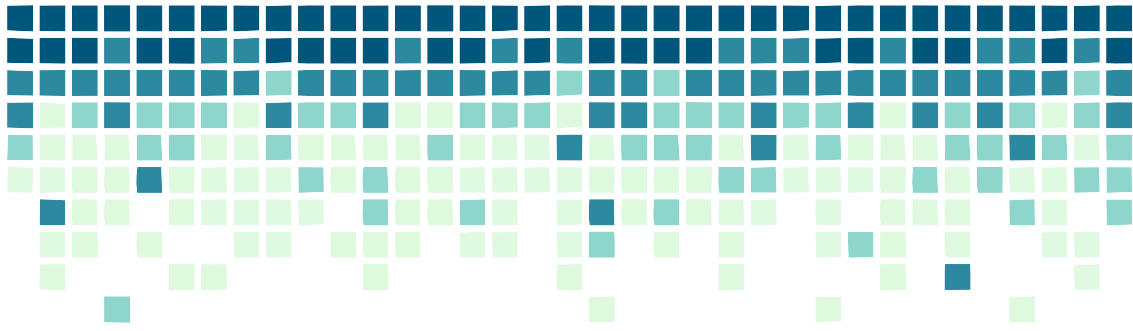
Para el seguimiento de los movimientos de la fauna piscícola dentro de los canales de nado, se empleó un sistema de telemetría (PIT -*Passive Integrated Transponder*-), que consiste en microchips pasivos que se introducen en los individuos y un conjunto de antenas receptoras distribuidas a lo largo del canal, acompañado de un sistema complementario de videocámaras. Gracias a esta tecnología, es posible cuantificar la capacidad de nado de una manera más completa, definiéndola en base a tres métricas: distancia máxima que es capaz de recorrer un individuo, tiempo de fatiga que tarda en recorrer dicha distancia y velocidad de nado (absoluta-relativa) que puede desarrollar al recorrerla.

Para el análisis estadístico de los resultados, se implementaron métodos estadísticos no convencionales, como es el análisis de supervivencia, que se mostró como el más adecuado para el tratamiento de los resultados obtenidos dadas sus particularidades. Este tipo de análisis consiste en analizar los sucesos que tienen lugar a lo largo de una línea temporal, incluyendo en dicho análisis individuos que no han participado activamente en los ensayos -eventos censurados- e individuos con más de un intento -eventos repetidos-, considerando el efecto de variables que cambian según avanza el tiempo -variables dependientes del tiempo- y modelizando comportamientos que no siguen una distribución normal. El análisis de supervivencia ha supuesto un importante avance en la comprensión e interpretación del comportamiento piscícola.

El objetivo principal de esta investigación fue aportar información acerca del comportamiento, centrándose en la capacidad de natación, de algunas de las especies más importantes de la Península Ibérica (*Salmo trutta* Linneus 1758 -trucha común-, *Salvelinus fontinalis* Mitchell 1815 -salvelino-, *Pseudochondrostoma duriense* Coelho 1985 -boga del Duero- y *Luciobarbus bocagei* Steindachner 1864 -barbo ibérico-) durante su época de migración reproductiva, así como la influencia de factores biométricos y ambientales en la misma.

En la experimentación se ha observado que, en contra de la creencia habitual, los ciprínidos presentan una capacidad de natación muy similar a la de los salmónidos. También se ha determinado que la longitud de los peces es el factor biométrico más influyente, afectando positivamente a la capacidad de nado, y que los factores ambientales velocidad del flujo y temperatura del agua tiene un efecto significativo, con una influencia negativa la primera y positiva la segunda.

Los resultados obtenidos pueden suponer un importante punto de partida para analizar la franqueabilidad de las barreras de velocidad existentes en los ríos ibéricos, así como para el diseño óptimo y efectivo de nuevas estructuras (presas, azudes, estaciones de aforo, etc.), incluidas los pasos para peces.



ABSTRACT

ABSTRACT

In the development of his activities, man has historically harnessed watercourses as one of his main resources for his benefit, building infrastructures (dams, weirs, gauging stations, etc.), which has meant the modification of the composition, structure and functioning of aquatic ecosystems and, consequently, the alteration of their hydrological regimes. One of the greatest impacts that these actions have caused has been the rupture of the longitudinal continuity, which directly affects to the migratory movements of the ichthyofauna, with serious consequences, from the loss of genetic diversity to the extinction of species.

Transversal obstacles require fish to develop their swimming and/or jumping ability in order to overcome them. When this is impossible, structures are constructed to cross them, known as fish passes (stepped fishways, step-pool nature-like fishways, nature-like block ramps, etc.). In both cases there are situations in which the flow velocity is high, called velocity barriers, which require fish to push their physiological capacities to the limit. Therefore, the behavior of the fish fauna, mainly its swimming capacity and its motivation, which will define its swimming performance, are essential for its survival.

In this sense, there are numerous studies that approach the behavior of fish species, however, in the Iberian area, there are few studies that treat with this aspect, and more specifically, about the most representative group of its fish, the cyprinids, the existing information is scarce. Although, in recent years, this dynamic has changed, since some investigations have been developed around the species that make up this family.

Most of these studies have focused on defining the swimming capacity by determining the critical swimming speed, which is a special category of prolonged speed that describes the theoretical maximum speed that a fish could maintain during a given period of time, by using respirometers. The results obtained with this methodology, widely extended for its ease when applying a protocol and developing the experiments, have been considered, in a general way, in the design of fish passes and culverts.

However, obtaining the critical swimming speed using respirometers has a series of limitations, since it is based on the forced swimming of the fish in a completely artificial environment in which the flow velocities that can be set are not very high, and with important restrictions regarding the maximum sizes of the individuals with whom to experiment. So, the results

obtained through this methodology underestimate the swimming capacity, being difficult to extrapolate to the natural conditions to which the fish fauna has to face. All of the above derives in fish passes designs for excessively conservative, which may make it impossible to overcome obstacles instead of facilitating it.

Based on these circumstances, the study of the behavior of the ichthyofauna, and especially the swimming capacity, needed the establishment of a methodology that reflected reality in a more adequate way. This new methodology is based on 1) technical innovation in the design of experiments, using open channels, 2) technological innovation in obtaining results, using telemetry systems and 3) theoretical innovation in the analysis of results, through the use of techniques survival analysis statistics.

The open channel flumes are structures that can be naturalized, allow the voluntary swimming of the fish, enable all types of sizes of the specimens in the experimentation. Further and can be set high flow velocities, more similar to those that occur in the velocity barriers, which facilitates for fish to develop their maximum capabilities, by allowing swimming in sprint mode, which are the speeds that should be used in the design of fish passes.

To monitoring the movements of the fish fauna within the open channel flumes, a telemetry system (PIT-Passive Integrated Transponder-) was used, which consists in passive microchips that are introduced into the individuals and a set of receiving antennas distributed along the flume, accompanied by a complementary system of video cameras. Thanks to this technology, it is possible to quantify the swimming capacity in a more complete way, defining it based on three metrics: maximum distance that an individual is able to travel, fatigue time it takes to travel that distance and swimming speed (absolute -relative) that can develop when swimming.

For the statistical analysis of the results, non-conventional statistical methods were implemented, such as the survival analysis, which was shown to be the most appropriate for the treatment of the results obtained given their particularities. This type of analysis consists of analyzing the events that take place along a time line, including in this analysis individuals who have not actively participated in the trials -censored events- and individuals with more than one attempt -repeated events-, considering the effect of variables that change as time progresses -dependent variables on time- and modeling behaviors that do not follow a normal

distribution. The survival analysis has been an important advance in the understanding and interpretation of fish behavior.

The main objective of the research is to provide information about the behavior, focusing on the swimming capacity, of some of the most important species of the Iberian Peninsula (*Salmo trutta* Linneus 1758 -brown trout-, *Salvelinus fontinalis* Mitchell 1815 -salvelino-, *Pseudochondrostoma duriense* Coelho 1985 -northern straight-mouth nase- y *Luciobarbus bocagei* Steindachner 1864 -Iberian barbel-) during their reproductive migration period, as well as the influence of biometric and environmental factors in it.

In the experimentation it has been observed that, contrary to the common belief, the cyprinids present a very similar swimming capacity to the one of the salmonids. Likewise, it has been determined that fish length is the most influential biometric factor, affecting positively to swimming capacity, and that environmental factors, flow velocity and water temperature, have a significant effect, with a negative influence the first and positive the second.

The results obtained can be an important starting point for analyzing the crossability of existing velocity barriers in the Iberian rivers, as well as for the optimal and effective design of new structures (dams, weirs, gauging stations, etc.), including fish passes.

INTRODUCCIÓN

Cursos fluviales. Aprovechamiento como recurso

El agua ha sido, es y será fundamental para la supervivencia del ser humano en el planeta. Desde las grandes civilizaciones de la antigüedad hasta las principales ciudades de la modernidad se han asentado junto a cursos fluviales.

Dejando de lado la visión antropocéntrica, los cursos fluviales son un ecosistema natural formado por un conjunto de organismos vivos, denominados biocenosis, y el medio físico donde se relacionan, llamado biotopo o hábitat. Los peces son uno de los grupos más representativos e importantes de la biocenosis en estos ecosistemas, pues por un lado son fundamentales en la cadena trófica y proporcionan biodiversidad -siendo bioindicadores de calidad de las masas de agua en base a su presencia y estructura poblacional-, y por otro son un recurso tanto alimenticio como de ocio en muchos lugares.

A lo largo de la historia hasta el presente, el ser humano, en el aprovechamiento de los cursos fluviales, ha provocado importantes alteraciones en estos ecosistemas, ya sea por modificaciones del hábitat, o por explotación de la biocenosis (más información en el Anejo I). De manera indirecta con las primeras y de manera directa con las segundas, especialmente se ha visto perjudicada la ictiofauna, como consecuencia de lo cual, sus poblaciones se han visto seriamente afectadas, llegando a comprometer su supervivencia.

Así, por ejemplo, en el ámbito mediterráneo, la IUCN (*International Union for Conservation of Nature*), a través sus programas de valoración de la biodiversidad en sistemas acuáticos (*Freshwater Biodiversity Assessment Programm*; www.iucn.org), a principios de esta década, muestran al 56 % de los peces nativos del área mediterránea bajo niveles de amenaza (18 % CR: En Peligro Crítico; 18 % EN: En Peligro; 20 % VU: Vulnerable) (Freyhof & Brooks, 2011).

Ictiofauna ibérica. Movimientos migratorios

En la Península Ibérica existen un total de 99 especies piscícolas, de las cuales 71 son autóctonas (71.7 %) y 28 introducidas (28.3 %). De las 71 especies autóctonas, 40 son endémicas (40.4 % del total de las especies y 56.3 % de las autóctonas) y 31 no endémicas (31.3 % del total de las especies y 43.7 % de las autóctonas) (Doadrio *et al.*, 2011).

Desde el punto de vista de la biodiversidad, la Península Ibérica no presenta una abundancia destacable comparándola con países del centro y del norte de Europa (Kottelat & Freyhof, 2007). Sin embargo, el número especies endémicas sí que es relativamente alto en comparación con estas otras regiones, destacando por ejemplo que 25 de las 27 especies autóctonas de la familia *Cyprinidae* son endémicas, así como todas las especies de las familias *Cobitidae*, *Cyprinodontidae* y *Valenciidae* (Andreu-Soler & Torralva, 2007). La presencia de 28 especies introducidas en la Península Ibérica no dista mucho de las existentes, por ejemplo, en el país vecino, Francia, donde se han citado 27 (Elvira & Almodóvar, 2001; Savini *et al.*, 2010).

Las especies piscícolas se clasifican como migratorias cuando sus poblaciones llevan a cabo movimientos de entidad, o sedentarias si no los realizan. La migración se define como el conjunto de desplazamientos que resultan en una alternancia entre dos o más hábitats físicos separados en el espacio, que ocurren con una periodicidad regular e involucran a una parte sustancial de la población en alguna etapa de su vida (Northcote, 1978).

En el caso de los peces de la Península Ibérica, el 65% de las especies autóctonas realizan movimientos migratorios de mayor (cientos de km: anguila -*Anguilla anguilla* Linnaeus, 1758-, salmón -*Salmo salar* Linnaeus, 1758-, esturión -*Acipinser esturio* Linnaeus, 1758-, sáballo -*Alosa alosa* Linnaeus, 1758-, etc.) o menor entidad (pocos km: barbo común -*Luciobarbus bocagei* Steindachner, 1865-, boga del Duero -*Pseudochondrostoma duriense* Coehlo, 1985- , cacho -*Squalius pyrenaicus* Günther, 1868-, etc). Este porcentaje aumenta hasta un 80 % en el caso de los endemismos (Sanz Ronda *et al.*, 2010).

En el Anejo II se muestra la lista de especies piscícolas de la Península Ibérica e información complementaria sobre su origen, así como un resumen de las tipologías de los movimientos migratorios de la fauna piscícola, con ejemplos de cada una de ellas.

Obstáculos transversales

Las especies piscícolas migradoras, en sus desplazamientos por los cursos fluviales, se encuentran con numerosos obstáculos que restringen sus movimientos o incluso los imposibilitan, tanto aguas arriba como agua abajo. Estos obstáculos se denominan barreras (Evans & Johnston, 1980; Clay, 1995; Haro *et al.*, 2004). Dichas barreras pueden tener un origen natural, como por ejemplo las cascadas -Figura 1-, o bien un origen artificial, de carácter antropogénico. En el segundo grupo se encuentran barreras artificiales físicas, es decir, que su propia presencia supone el impedimento (presas -Figura 2-, azudes, pasos de vado, puentes, estaciones de aforo -Figura 3- y canalizaciones) y barreras artificiales comportamentales, aquéllas que como consecuencia de su existencia generan unas condiciones ambientales que alteran el comportamiento de los individuos (térmicas y lumínicas -Figura 4-).

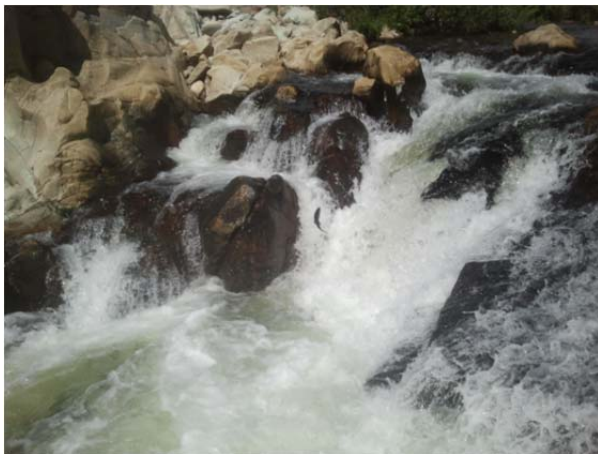


Figura 1.- Barrera natural. Cascada.



Figura 2.- Barrera artificial física. Presa.



Figura 3.- Barrera artificial física. Estación V-flat.



Figura 4.- Barrera artificial etológica. Lumínica.

Las barreras suponen una alteración sobre la ecología fluvial, pues perturban el hábitat físico del curso de los ríos, modificando la dinámica geomorfológica de éstos al variar los procesos de erosión, transporte y sedimentación, y algunas incluso el régimen de caudales del río, tanto en términos de disponibilidad como de estacionalidad (Helfrich *et al.*, 1999). Sin embargo, el principal efecto de dichas barreras es que interrumpen la conectividad longitudinal (Lucas & Baras, 2001; Nilsson *et al.*, 2005; Cooke *et al.*, 2012b).

Cuando la barrera es franqueable con dificultad, es posible que se produzcan retrasos en la migración, sobreesfuerzos y heridas, y disminución de la diversidad genética por un proceso de selección. Si por el contrario, la barrera no es franqueable, se producirá pérdida de hábitat aguas arriba de la misma y también disminución de la diversidad genética por imposibilidad de mezcla genética e hibridación. En ambos casos, estos efectos negativos sobre las poblaciones se pueden traducir a corto y medio plazo en una disminución de la abundancia y a largo plazo en la pérdida de hábito migrador promoviendo la residencia (Branco *et al.* 2017) e incluso en la desaparición de la especie (Morita & Yamamoto, 2002; Romão *et al.*, 2012).

En la Península Ibérica, pese a contar con una legislación con expresa referencia a la problemática y a la búsqueda de soluciones, no ha sido hasta la publicación de la Directiva Marco del Agua (DMA 2000/60/CE) cuando las Administraciones han comenzado a tomar verdadera conciencia sobre la problemática. Si bien, en la última década el avance ha sido considerable en este aspecto, el camino que queda por recorrer para conseguir la total permeabilización de los obstáculos de los cursos fluviales es largo y sinuoso.

Existen una serie de soluciones al problema migratorio que suponen las barreras, cuyo objetivo es permitir el movimiento longitudinal de las especies piscícolas a lo largo del curso fluvial intentando disminuir costes energéticos, retrasos, estrés, magulladuras, etc. (Sanz Ronda *et al.*, 2013). Estas soluciones permeabilizan la barrera cuando la hacen franqueable para la ictiofauna. La mejor solución es la demolición del obstáculo -Figura 5-, pero es la menos habitual, siendo la más empleada la construcción de pasos para peces, desde ascensores - Figura 6-, hasta escalas de artesas -Figura 7- y ralentizadores, pasando por ríos artificiales - Figura 8- entre otras (Martínez de Azagra, 1999).



Figura 5.- Demolición azud. ©CHD.



Figura 6.- Ascenso de peces. ©CHC.



Figura 7.- Escala artesas.



Figura 8.- Río artificial.

Tanto en los obstáculos existentes, así como en las soluciones a los mismos -pasos para peces-, existen zonas donde se producen condiciones de alta velocidad del flujo de agua, que se denominan barreras de velocidad (Haro *et al.*, 2004; Castro-Santos, 2005). Dichas condiciones son de especial interés, pues ponen al límite las capacidades fisiológicas y de comportamiento de la fauna piscícola.

En el Anejo III se aporta información adicional sobre los obstáculos transversales, el efecto barrera que crean para la migración de la ictiofauna y las soluciones existentes al problema.

Comportamiento de la ictiofauna

En general, el comportamiento de las especies piscícolas ante las barreras de velocidad ha sido explicado, exclusivamente, mediante la capacidad de natación. Sin embargo, existe otro factor muy importante que raramente ha sido considerado, la motivación, que permite una mejor comprensión del mismo (Castro-Santos, 2004; Cooke & Hinch, 2013). En base a lo anterior, desde la autoría del presente estudio, se considera que una parte del comportamiento de la ictiofauna vinculada a la migración, se puede explicar a través de la suma de capacidad de natación y de motivación.

La capacidad de natación está relacionada directamente con los movimientos migratorios de la fauna piscícola, desde la reproducción, la búsqueda de refugio y/o alimento, en las interacciones depredador-presa, hasta la distribución de las poblaciones (Kolok, 1999; Reidy *et al.*, 2000) y es definida por tres variables: la velocidad de nado, el tiempo de fatiga y la distancia máxima.

La motivación es una combinación de la interacción entre estímulos externos y una causalidad interna (Tinbergen, 1951) que induce en los individuos una respuesta (Barnard, 2012) y que puede analizarse a través tres variables (Castro-Santos, 2004; Sanz-Ronda *et al.*, 2016): proporción de intentos, número de intentos y tasa de intentos.

Existen una serie de factores biométricos -longitud, peso, factor de forma, madurez sexual, etc.- (Bainbridge, 1958; Wardle, 1975) y ambientales -temperatura del agua, velocidad del flujo, fotoperiodo, oxígeno disuelto, etc.- (Lucas & Baras, 2001; McKenzie & Claireaux, 2010) que mediante sus variaciones, inducen la migración, y por lo tanto, afectan al comportamiento natatorio. En el presente estudio se han considerado, para determinar su influencia, en cuanto a factores biométricos, la longitud, el peso y el factor de forma, mientras que en cuanto a factores ambientales, la velocidad del flujo y la temperatura del agua.

Habitualmente, la capacidad de natación se ha venido cuantificando mediante el método propuesto por Brett (1964), usando túneles de natación forzada (respirómetros) y estimando la velocidad crítica de nado (U_{crit}). Sin embargo, este método ha recibido críticas por su ambigüedad ecológica para tal fin (Hammer, 1995), ya que puede subestimar la capacidad de natación de los individuos (Tudorache *et al.*, 2008; Peake, 2008; Castro-Santos *et al.*, 2012).

Además, estas velocidades se obtienen en condiciones forzadas que son difíciles de asemejar a las condiciones naturales (Myrick & Cech, 2000; Standen *et al.*, 2004; Peake, 2008). Mientras que para la motivación se han desarrollado diferentes modelos para explicarla y medirla (Barnard, 2004; McFarland, 2012), si bien, el análisis de los intentos realizados por los individuos es una de las mejores aproximaciones.

Un sistema que permite determinar la capacidad de natación y la motivación de la ictiofauna de una forma más cercana a la realidad experimentada por los peces, son los canales de nado (Videler & Wardle, 1991; Haro *et al.*, 2004; Tudorache *et al.*, 2008; Sanz-Ronda *et al.*, 2015). Estos sistemas se basan en la natación voluntaria, a menudo contra velocidades de flujo elevadas que reflejan mejor las barreras de velocidad (Weaver, 1963; Haro *et al.*, 2004; Peake & Farrell, 2004). En este sentido, los individuos pueden desarrollar sus capacidades máximas, al permitir la natación en modo sprint (Castro-Santos, 2005; Castro-Santos *et al.*, 2012), así como realizar intentos o no en función de la motivación existente.

En el Anejo IV se profundiza en el comportamiento de la ictiofauna ante barreras de velocidad, aportando información complementaria sobre la capacidad de natación y la motivación, los factores que influyen en ambas, metodologías para determinarlas, sistemas y técnicas para su cálculo y estimación.

Especies objeto de estudio

Las especies objeto de estudio han sido el barbo ibérico (*Luciobarbus bocagei*) y la boga del Duero (*Pseudochondrostoma duriense*) -son los principales ciprínidos ibéricos por su distribución, biomasa, interés socioeconómico y nivel de amenaza-, así como el salvelino (*Salvelinus fontinalis*) y la trucha común (*Salmo trutta*) -son salmónidos que cohabitan, el primero exótico y el segundo nativo en la Península Ibérica, y al contrario en Norteamérica, siendo interesante, desde el punto de vista de la gestión de poblaciones, poder determinar si existen barreras al movimiento entre ambas especies-. A continuación se describe detalladamente cada una de ellas.

Barbo Ibérico (Luciobarbus bocagei Steindachner, 1864)

El barbo ibérico (*Luciobarbus bocagei* Steindachner, 1864) es una especie de la familia Cyprinidae, endémica de la Península Ibérica, que se distribuye por las cuencas atlánticas peninsulares de los ríos Limia, Duero, Vouga, Mondego, Tajo y Sado (Doadrio *et al.*, 2011).

Su cuerpo es fusiforme, comprimido lateralmente, con una coloración relativamente homogénea en tonos grisáceos, parduzcos y verdosos, con un moteado oscuro característico de los ejemplares jóvenes. En la mandíbula superior presenta cuatro barbillones característicos (Almaça & Banarescu, 2003). En la Figura 9 se muestra un ejemplar de barbo ibérico.



Figura 9.- *Luciobarbus bocagei* (Steindachner, 1864).

En la época de freza, en primavera, los ejemplares se dirigen a zonas pedregosas de corrientes más rápidas. A los machos les sale en la cabeza tubérculos nupciales (Doadrio *et al.*, 2011).

En la Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN está categorizada como especie de preocupación menor -LC- (IUCN, 2017). En el Catálogo Español de Especies Amenazadas (RD 139/2011 de 4 de febrero) no está citada, aunque recientemente se ha propuesto su inclusión como especie vulnerable -VU- (Doadrio *et al.*, 2011).

Boga del Duero (Pseudochondrostoma duriense Coelho, 1985)

La boga del Duero (*Pseudochondrostoma duriense* Coelho, 1985) es una especie de la familia Cyprinidae, endémica de la Península Ibérica, que se distribuye por las cuencas atlánticas del noroeste de la Península Ibérica de los ríos Eo, Eume, Allones, Tambre, Ulla, Umia, Miño, Limia, Cavado, Ave y Duero (Coelho, 1985; Doadrio *et al.*, 2011).

Su cuerpo es fusiforme, alargado y comprimido lateralmente. Se caracteriza por presentar un hocico puntiagudo con boca ínfera. Su coloración es pardo-amarillenta con tonalidades doradas en la región dorso-lateral junto con dos filas de puntos negros a lo largo de la línea lateral, blanca con tonos plateados en la región ventral y aletas amarillo-anaranjadas (Kottelat & Freyhof, 2007). En la Figura 10 se muestra un ejemplar de boga del Duero.



Figura 10.- *Pseudochondrostoma duriense* (Coelho, 1985).

Es el primer ciprínido en reproducirse en los cursos fluviales que habita, durante un periodo que abarca de abril a junio. El macho en esta época presenta pequeños tubérculos nupciales por todo el cuerpo (Doadrio *et al.*, 2011).

En la Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN está categorizada como vulnerable -VU A3ce- (IUCN, 2001). En el Catálogo Español de Especies Amenazadas (RD 139/2011 de 4 de febrero) aparece categorizada como vulnerable -VU- (Doadrio *et al.*, 2011).

Salvelino (Salvelinus fontinalis Mitchell, 1814)

El salvelino (*Salvelinus fontinalis* Mitchell, 1814) es una especie de la familia Salmonidae, cuya distribución natural son las cuencas de los ríos y lagos del cuadrante nororiental de Norteamérica. En Europa es una especie alóctona, encontrándose en la Península Ibérica en algunas cabeceras de ríos de montaña de la cuenca del Tajo, Duero y Ebro, y en lagos de montaña de la Cordillera Cantábrica, Pirineos y Gredos (Doadrio *et al.*, 2011).

Presenta un cuerpo fusiforme, cilíndrico y comprimido lateralmente hacia la parte posterior, con una coloración característica verde oscura por la parte dorsal con una serie de manchas amarillentas. Lateralmente es más claro, con punteaduras rojizas de borde azulado. La parte ventral es rojiza, al igual que las aletas (Morrow, 1980; Page & Burr, 1997). En la Figura 11 se muestra un ejemplar de salvelino.



Figura 11.- *Salvelinus fontinalis* (Mitchell, 1814).

El periodo de reproducción tiene lugar entre septiembre y enero, frezando en pequeños montículos de grava (Blanchfield & Ridgway, 1999).

El salvelino aparece categorizado a nivel mundial como *Not Evaluated*, es decir, este taxón no ha sido clasificado en base a los criterios establecidos por la UICN (IUCN, 2016). En la Península Ibérica solamente aparece en España, donde el Real Decreto 630/2013 la incluyó en el Catálogo de Especies Exóticas Invasoras.

Trucha común (Salmo trutta Linnaeus, 1758)

La trucha común (*Salmo trutta* Linnaeus, 1758) es una especie de la familia Salmonidae, de amplia distribución Paleártica, autóctona en la Península Ibérica, ocupando las cabeceras de los ríos de las cuencas cantábricas, de Galicia, Duero, Tajo, Guadalquivir, mediterráneas andaluzas, Segura, Júcar, Ebro y litorales catalanas (Doadrio *et al.*, 2011).

Su cuerpo es fusiforme, cilíndrico y comprimido lateralmente hacia la parte posterior (Rochard & Elie, 1994), y presenta una coloración generalmente pardo-verdosa con ocelos negros y rojos rodeados por un halo blanco en la región dorsal (Doadrio *et al.*, 2011). En la Figura 12 se muestra un ejemplar de trucha común.



Figura 12.- *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758).

Se reproduce en otoño o invierno, más pronto a mayor latitud y altitud, siendo lo más habitual que el periodo de freza abarque de noviembre a enero (Doadrio *et al.*, 2011). Las hembras excavan en el lecho sus nidos, cubriéndolos posteriormente con cantos y gravas (Fleming, 1996).

En la Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN está categorizada como especie de preocupación menor -LC- (IUCN, 2001). En la Península Ibérica, en Portugal presenta la misma categoría que a nivel mundial, sin embargo, en España, en el Catálogo Español de Especies Amenazadas (RD 139/2011 de 4 de febrero) está categorizada como vulnerable -VU- (Doadrio *et al.*, 2011).

En el Anejo V se recoge una información detallada de las cuatro especies objeto de estudio, en términos de taxonomía, nombres comunes, descripción morfológica, distribución, ecología, biología, conservación, amenazas y medidas de conservación.

Comportamiento de las especies objetivo

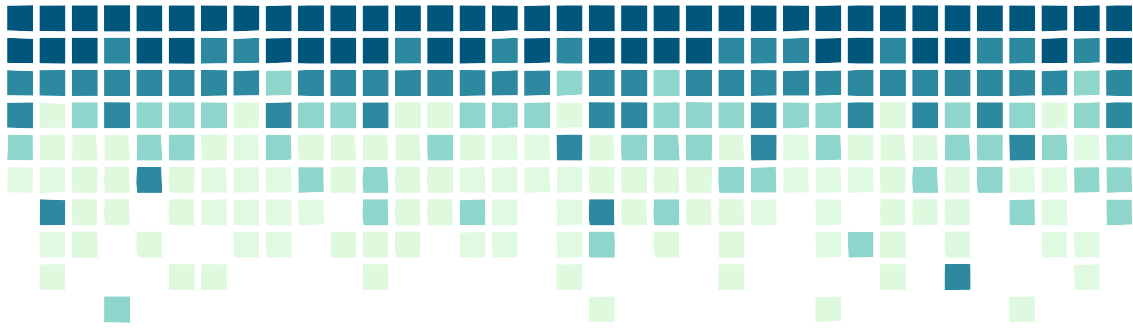
En cuanto a los estudios previos acerca del comportamiento frente a barreras de velocidad de las especies objetivo, es conveniente hacer una serie de consideraciones.

En primer lugar, existe una notable diferencia en el volumen de información entre las dos especies pertenecientes a los salmónidos y las dos pertenecientes a los ciprínidos. Así, de las dos primeras se han realizado históricamente numerosos estudios que cubren con creces el interés existente, aportando datos concretos sobre su comportamiento (Blaxter & Dickson, 1959; Wardle, 1975; Beach, 1984; Katopodis & Gervais, 1991; Peake *et al.*, 1997; Clough & Turnpenny, 2000; Ojanguren & Braña, 2003; Tudorache *et al.*, 2008; etc.). Sin embargo, las dos especies de ciprínidos endémicos de la Península Ibérica, presentan una escasa información previa en el ámbito científico, y prácticamente toda la experimentación que se ha realizado con ellas pertenece a la última década (Mateus *et al.*, 2008; Romão *et al.*, 2012; Alexandre *et al.*, 2013; Bravo-Córdoba *et al.*, 2017, etc.).

En segundo lugar, es destacable que el estudio previo del comportamiento de las especies objetivo ha estado orientado casi en exclusividad a la capacidad de natación, centrándose fundamentalmente en dos de las variables que la definen, la velocidad de nado y el tiempo de fatiga, quedando incluso, de manera generalizada, la distancia recorrida fuera de los resultados obtenidos. En este sentido, en cuanto a motivación, el vacío científico existente es casi total.

En el Anejo VI se presenta una detallada recopilación de los estudios previos existentes sobre el comportamiento de las especies objeto de estudio.

En base a todo lo expuesto, este trabajo se ha orientado a la obtención de resultados relativos al comportamiento frente a barreras de velocidad de cuatro especies emblemáticas en el ámbito ibérico, ya sea por su endemismo, estatus de conservación, importancia económica e incluso nivel de amenaza frente a especies nativas (como es el caso del salvelino), centrándose fundamentalmente en la capacidad de natación y su relación con variables biométricas y ambientales. Para ello se ha optado por la natación voluntaria en un canal abierto y la aplicación de las técnicas de análisis de datos más adecuadas, con el objetivo final de que dicha información permita desarrollar directrices técnicas y científicas adecuadas que garanticen un diseño óptimo y más eficaz de los pasos para peces, y que repercuta positivamente en la conservación de sus poblaciones.



OBJETIVOS

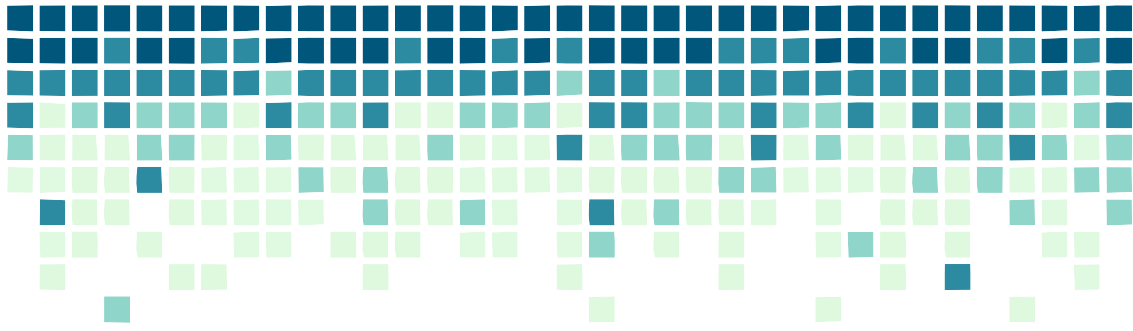
OBJETIVOS

Objetivo general

Conocer el comportamiento de nado del barbo ibérico (*Luciobarbus bocagei* Steindachner, 1864), la boga del Duero (*Pseudochondrostoma duriense* Coelho, 1985), la trucha común (*Salmo trutta* Linnaeus, 1758) y del salvelino (*Salvelinus fontinalis* Mitchell, 1814), que permita desarrollar directrices técnicas y científicas para realizar un diseño óptimo y efectivo de las obras de ingeniería fluvial, fundamentalmente de los pasos para peces (escalas de artesas, ríos artificiales, rampas, etc.), y para determinar, de manera objetiva, la existencia de barreras de velocidad (caños de drenaje, estaciones de aforo, etc.).

Objetivos específicos

- Determinar la capacidad de natación a través de las variables que la describen: distancia máxima recorrida, tiempo de fatiga y velocidad de nado.
- Establecer la relación existente entre el comportamiento natatorio y las variables biométricas (longitud, peso, factor de forma) y ambientales (velocidad de flujo y temperatura del agua).
- Comparar el comportamiento natatorio de las especies estudiadas.
- Aplicar los sistemas y técnicas más modernas y apropiadas para la obtención, manejo y tratamiento de datos de la ictiofauna (no normalidad, eventos censurados, variables dependientes del tiempo, etc.).
- Efectuar una aproximación al análisis de la motivación mediante sus variables descriptoras: proporción de intentos, número de intentos y tasa de intentos
- Aumentar el conocimiento científico sobre las especies piscícolas ibéricas, que permita ayudar en su conservación.



MATERIAL Y MÉTODOS

MATERIAL Y MÉTODOS

Muestra de peces

En el estudio se ha trabajado con dos especies de ciprínidos (barbo ibérico y boga del Duero) y con dos especies de salmónidos (trucha y salvelino).

La elección del barbo ibérico, de la boga del Duero y de la trucha común como especies objetivo del estudio se realizó teniendo en consideración una serie de criterios:

- **Importancia biológica:** son las especies más relevantes en los hábitats que ocupan.
- **Interés de conservación:** la trucha y la boga del Duero están declaradas como especies vulnerables en el Catálogo Español de Especies Amenazadas (RD 139/2011 de 4 de febrero), y actualmente se ha propuesto la inclusión, también como vulnerable, del barbo ibérico en el mismo catálogo (Doadrio *et al.*, 2011).
- **Importancia socioeconómica:** la trucha común es una de las especies más apreciadas en la pesca deportiva a nivel mundial, mientras que el barbo ibérico y la boga del Duero, en este sentido, presentan una enorme importancia a nivel regional.
- **Gestión de pesca:** la trucha es el principal representante de los salmónidos en la Península Ibérica, mientras que el barbo ibérico y la boga del Duero son los ciprínidos potamódromos endémicos de mayor distribución y abundancia. Son, por lo tanto, tres de las especies que más se tienen en consideración a la hora de realizar la gestión de pesca en la Península Ibérica (con especial importancia en el noroeste de la península y particularmente en Castilla y León) , incluyendo el diseño de pasos de peces.
- **Información científica escasa:** para el barbo ibérico y la boga del Duero existe un importante vacío bibliográfico y documental acerca de su comportamiento, no tanto así para la trucha común.

En cuanto al salvelino, se incluyó en el estudio en base a los siguientes criterios:

- Es una Especie Exótica Invasora (RD 630/2013), y por lo tanto perjudicial para los ecosistemas peninsulares. Cohabita en algunos tramos de los ríos peninsulares, con las otras especies objetivo del estudio.

- Su estudio permitirá establecer si existen diferencias en el comportamiento natatorio con las especies autóctonas con las que cohabita.

Para el manejo de la muestra se siguieron las recomendaciones del RD 1201/2005¹ sobre protección de los animales utilizados para experimentación y otros fines científicos, cumpliendo escrupulosamente con el “principio de las tres erres”, es decir, reemplazo, reducción y refinamiento que se detalla en la norma. En todo momento se contó con la autorización de la Administración competente (Junta de Castilla y León).

Partiendo de esta base, la obtención de la muestra de peces se realizó principalmente mediante la técnica de la pesca eléctrica (Figura 13) con un equipo de pesca estacionario (*ERREKA III -Acuíttec S.L.-*). Se trata de un método de captura de peces en el que se emplea corriente eléctrica. Se llevó a cabo siempre en zonas vadeables por equipos de 4-5 personas. De manera secundaria, también se capturaron ejemplares mediante trampeo dentro de dos escalas para peces existentes en las inmediaciones de la zona de estudio (Figura 14).



Figura 13.- Obtención de la muestra mediante pesca eléctrica.



Figura 14.- Obtención de la muestra mediante trampeo.

Estas técnicas, aplicadas correctamente, permiten que los ejemplares obtenidos no sufran daños ni lesiones (Figura 15), de manera que tras su captura pueden ser empleados perfectamente para la experimentación, tras un breve periodo de recuperación.

¹ El RD 1201/2005 fue derogado y sustituido por el RD 53/2013 por el que se establecen las normas básicas aplicables para la protección de los animales utilizados en experimentación y otros fines científicos, incluyendo la docencia. Los experimentos fueron realizados anteriormente a la aparición del nuevo Real Decreto, por lo que se consideró la norma previa.



Figura 15.- Muestra de peces capturados mediante pesca eléctrica.

Una vez capturados, todos los peces fueron sedados con una solución de 25 mg/L de metanosulfonato de triclaína (MS-222) tamponado con bicarbonato sódico, dosis mínima recomendada para los salmónidos y ciprínidos (Neiffer & Stamper, 2009).

Posteriormente se procedió a caracterizarlos biométricamente a través de la medición directa de las dos variables principales, la masa (g) -balanza granataria digital de 0.1 g de precisión- (Figura 16) y la longitud furcal (cm) -ictiómetro de 1 mm de precisión- (Figura 17), a partir de las cuales se ha determinado el factor de forma o condición -también conocido como índice de Fulton (K)-, una relación biométrica exponencial y constante ($K = \text{Masa}/(\text{Longitud furcal})^3$), propuesta por Fulton (1904).



Figura 16.- Caracterización biométrica. Masa.



Figura 17.- Caracterización biométrica. Longitud furcal.

La representación de las características biométricas de cada una de las especies se ha realizado juntando las diferentes submuestras empleadas en una única muestra, que aporte una visión global de la misma. En apartados posteriores, cuando se describan los diseños experimentales, se concretarán las características de cada una de las submuestras de los ensayos.

La muestra del barbo ibérico está formada por un total de 63 ejemplares cuyos valores de longitud furcal, masa y factor de forma se recogen en la Tabla 1.

Tabla 1.- Características biométricas del barbo ibérico. Media \pm SD de la longitud furcal, de la masa y del factor de forma así como los valores de los percentiles 10 y 90 de las mismas variables.

Características Biométricas del barbo ibérico	
Longitud furcal	17.4 cm \pm 2.9 cm
	14.0 cm – 21.2 cm (10 th – 90 th cuantil)
Masa	84.7 g \pm 42.7 g
	42 g – 150 g (10 th – 90 th cuantil)
Factor K	1.53 \pm 0.19
	1.31 – 1.74 (10 th – 90 th cuantil)

En la boga del Duero, la muestra está formada por un total de 143 ejemplares cuyos valores de longitud furcal, masa y factor de forma se recogen en la Tabla 2.

Tabla 2.- Características biométricas de la boga del Duero. Media \pm SD de la longitud furcal, de la masa y del factor de forma así como los valores de los percentiles 10 y 90 de las mismas variables.

Características Biométricas de la Boga del Duero	
Longitud furcal	21.2 cm \pm 3.6 cm
	15.5 cm – 26.5 cm (10 th – 90 th cuantil)
Masa	132.6 g \pm 83.6 g
	58.5 g – 259.0 g (10 th – 90 th cuantil)
Factor K	1.25 \pm 0.22
	1.07 – 1.42 (10 th – 90 th cuantil)

Para el salvelino, la muestra está formada por un total de 68 ejemplares cuyos valores de longitud furcal, masa y factor de forma se recogen en la Tabla 3.

Tabla 3.- Características biométricas del salvelino. Media \pm SD de la longitud furcal, de la masa y del factor de forma así como los valores de los percentiles 10 y 90 de las mismas variables.

Características Biométricas del salvelino	
Longitud furcal	14.0 cm \pm 2.7 cm
	11.0 cm – 19.2 cm (10 th – 90 th cuantil)
Masa	30.5 g \pm 17.4 g
	16.1 g – 51.0 g (10 th – 90 th cuantil)
Factor K	1.05 \pm 0.07
	0.98 – 1.12 (10 th – 90 th cuantil)

En el caso de la trucha común, la muestra está formada por un total de 16 ejemplares cuyos valores de longitud furcal, masa y factor de forma se recogen en la Tabla 4.

Tabla 4.- Características biométricas de la trucha común. Media \pm SD de la longitud furcal, de la masa y del factor de forma así como los valores de los percentiles 10 y 90 de las mismas variables.

Características Biométricas de la trucha común	
Longitud furcal	15.5 cm \pm 3.4 cm
	11.6 cm – 18.9 cm (10 th – 90 th cuantil)
Masa	35.3 g \pm 14.2 g
	25.1 g – 50.3 g (10 th – 90 th cuantil)
Factor K	1.03 \pm 0.05
	0.99 – 1.08 (10 th – 90 th cuantil)

Realizadas las mediciones, y todavía bajo los efectos de la anestesia, se realizó el marcaje con el sistema de telemetría (Figura 18) implantando quirúrgicamente a cada pez su marca *PIT-Tag* en la cavidad intraperitoneal (Figura 19). Este método ha sido probado con muchas especies, evidenciando que no tiene efectos negativos ni en términos de supervivencia (Brown *et al.*,

1999; Ostrand *et al.*, 2011) ni en términos de comportamiento natatorio (Castro-Santos & Vono, 2013).



Figura 18.- Caracterización biométrica de los individuos (masa y longitud furcal) e implantación de las marcas PIT-Tag.



Figura 19.- Implantación quirúrgica en la cavidad peritoneal de un ejemplar de boga de una marca PIT-Tag.

Tras la caracterización biométrica y el marcaje, los ejemplares se mantienen en depósitos de agua de gran capacidad, con oxigenación adicional, hasta su total recuperación, comprobando que no se producen comportamientos erráticos. Posteriormente se los introduce en los tanques de transporte, perfectamente equipados para minimizar el estrés, y se trasladan a las instalaciones del canal.

En el Anejo VII se complementa la información relativa al manejo de la muestra y sobre los sistemas de captura y caracterización biométrica.

Canal de nado de experimentación

A la hora de determinar el sistema a emplear para llevar a cabo la experimentación se optó por el canal de nado, ya que permite la natación voluntaria de los peces y en consecuencia es el sistema que más se acerca a unas condiciones naturales (amplia gama de condiciones hidráulicas -velocidades de flujo, turbulencia, profundidad, etc.-).

Por lo tanto, se utilizaron dos canales abiertos de nado, uno en las instalaciones del S.O. *Conte Anadromous Fish Research Laboratory* (Turners Falls, Massachusetts, EE.UU.) junto al río Connecticut, donde se experimentó con trucha común y salvelino, y otro en las instalaciones de la central hidroeléctrica de Vadocondes (Burgos, España) en el río Duero, que acogió los experimentos con barbo ibérico y boga del Duero (Figura 20).



Figura 20.- Mapa mundial con la localización del canal de nado de Turners Falls (Massachussets, EE.UU.) y del canal de nado de Vadocondes (Burgos, España).

El canal de Turners Falls está formado por tres módulos diferentes: la cámara de carga (1.22 m de ancho, 1.82 m de largo y 2.43 m de alto) construida de material plástico de alta resistencia, el canal de nado (0.8 m de ancho, 1 m de profundidad y 20 m de largo) constituido por polimetilmetacrilato transparente en una de las paredes y por madera contrachapada recubierta de material retro-reflectante la otra y el suelo, y el área de descanso (4.9 m de ancho, 1.45 m de profundidad y 3.6 m de largo) de madera contrachapada (Figura 21).

El canal presenta una pendiente nula. El flujo se suministró a la cámara de carga a través de una tubería de 76.2 cm de diámetro regulada con una válvula de mariposa de 61.0 cm. Dicha tubería toma el agua del canal de derivación de una central hidroeléctrica adyacente, cuyo nivel se mantiene siempre a una cota de 5.0 m – 5.2 m por encima del suelo del canal de nado. La entrada de agua al canal de nado desde la cámara de carga se controla con una compuerta sumergida de elevación vertical, que en función de la apertura, define el caudal, la profundidad y la velocidad del flujo en el propio canal.

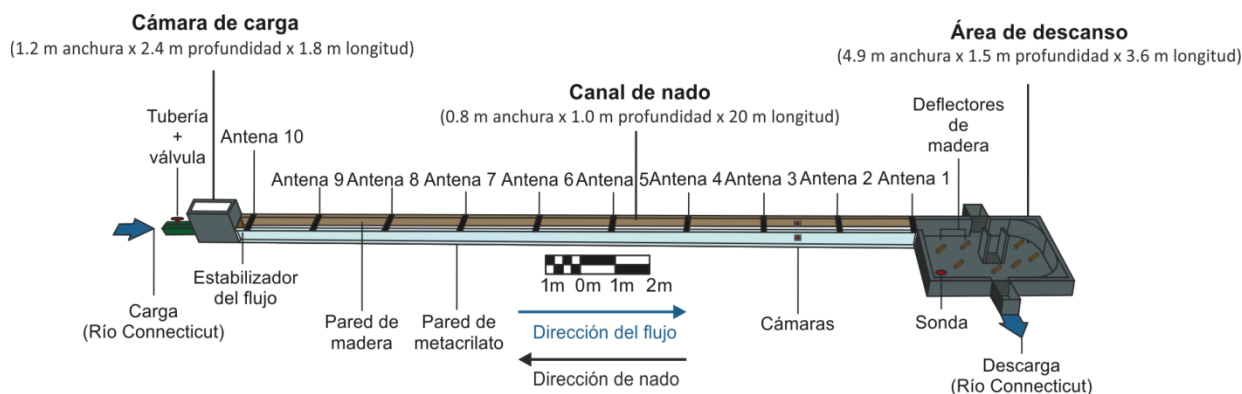


Figura 21.- Esquema del canal abierto de nado utilizado para la experimentación en las instalaciones de *S.O. Conte Anadromous Fish Research Laboratory*. Se muestran los tres módulos principales que lo conforman (cámara de carga, canal de nado y área de descanso), así como el sistema de seguimiento del movimiento de los peces (PIT y videocámaras).

En la transición entre la cámara de carga y el canal se colocaron estabilizadores del flujo (3 cm^2 de paso de luz). El área de descanso, de grandes dimensiones y esquinas redondeadas (radio de 0.125 m), se encuentra descentrada con respecto al eje del canal y 0.12 m por debajo del suelo del mismo, permitiendo así minimizar las turbulencias y garantizando que el flujo circule suavemente, proporcionando señales que orientan a los peces hacia la entrada del canal.

Además se colocaron deflectores de madera (3 cm^2 de sección y $0.4 \text{ m} - 0.9 \text{ m}$ de largo) anclados al suelo del área de descanso para distribuir el flujo y crear una variedad de zonas de baja velocidad en las que los peces pueden descansar. La descarga del flujo desde el área de descanso se produce a través de tres vertederos de salida, controlados por compuertas manuales, que permiten regular la profundidad del área de descanso.

El canal de Vadocondes está construido en obra con hormigón armado, y consta de tres módulos diferentes: cámara de carga (0.5 m de ancho, 2.5 m de profundidad y 7 m de largo), canal de nado (0.5 m de ancho, 0.6 m de profundidad y 25 m de largo) y área de descanso (de forma trapezoidal, con longitud y anchura máximas de 4 y 3 m , respectivamente) (Figura 22).

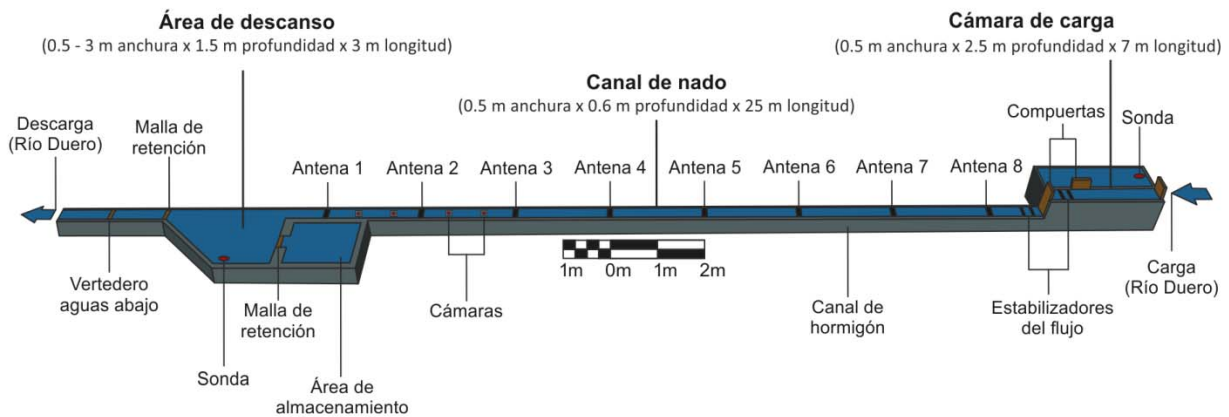


Figura 22.- Esquema del canal abierto de nado utilizado para la experimentación en las instalaciones de la central hidroeléctrica de Vadocondes. Se muestran los tres módulos principales que lo conforman (cámara de carga, canal de nado y área de descanso), así como los sistemas de seguimiento del movimiento de los peces (PIT y videocámaras) y de control hidráulico (compuertas, aliviadero y sondas).

La pendiente del canal también es nula. El flujo se introduce en la cámara de carga, donde la cota de lámina de agua está siempre más de 2.35 m sobre la superficie del canal, asegurando un suministro de caudal adecuado para la gama de velocidades y profundidades de ensayo. La descarga de la cámara de carga al canal se realiza mediante una compuerta deslizante, permitiendo controlar la descarga total, la profundidad y la velocidad a la que el agua entra en el canal. Se colocaron homogeneizadores del flujo (mallas de 4 cm² de luz) tanto por encima como por debajo de la compuerta, para asegurar velocidades uniformes a lo largo de la sección transversal del canal. Las paredes y el suelo del canal son de hormigón pulido para reducir las turbulencias, la fricción del flujo y el efecto de la capa límite. Los niveles de agua se mantuvieron controlando además la profundidad aguas abajo del área de descanso (0.85 m – 1.2 m). El área de descanso está naturalizada mediante la colocación de piedras en el lecho, para aumentar la turbulencia y crear zonas de bajas velocidades en las que los peces puedan descansar. El desagüe se produce desde el área de descanso a través de un vertedero, que permite controlar la profundidad de dicho área.

Para poder realizar la experimentación, en primer lugar hay que llevar a cabo la calibración del canal mediante el sistema regulador de compuertas, que permite fijar las condiciones nominales de los ensayos, relativas a la velocidad y la profundidad del flujo. Así mismo, se establece un protocolo de control hidráulico continuo durante los experimentos, que permita determinar si se están cumpliendo las condiciones de diseño, a través de la medición de las

velocidades (mediante velocímetro) (Figura 23) y de las profundidades (mediante sonda de nivel) (Figura 24) del flujo en los mismos.



Figura 23.- Control hidráulico. Medición de velocidades.



Figura 24.- Control hidráulico. Medición de profundidades.

En ambos canales se trabajó con dos tipos de flujo (Chow, 1959): El flujo subcrítico-turbulento ($Froude < 1$ y $Reynolds > 2500$) en los experimentos con velocidades nominales de 1.6 m/s y 1.5 m/s en Turners Falls y en Vadocondes respectivamente, y en flujo supercrítico-turbulento ($Froude > 1$ y $Reynolds > 2500$) en los experimentos con velocidades nominales de 2.5 m/s y 3.0 m/s, la primera tanto en Turners Falls como en Vadocondes y la segunda exclusivamente en Vadocondes.

En el Anejo VII se recoge información complementaria sobre las características constructivas e hidráulicas, la caracterización del flujo, la calibración, así como los sistemas y el protocolo de control hidráulico, de los dos canales de nado utilizados para la experimentación.

Sistema de marcaje y seguimiento

Para el seguimiento de la muestra de peces dentro del canal de nado, se consideró el empleo de dos técnicas complementarias, la telemetría (mediante la tecnología comúnmente conocida como *PIT -Passive Integrated Transponder-*) y la monitorización en video. La selección de estas dos técnicas se basa en que presentan una serie de ventajas sobre otros sistemas, que se han considerado fundamentales:

- La telemetría mediante la tecnología *PIT* presenta unos transmisores pasivos (con diversos tamaños adaptables al tamaño de los peces) que no requiere de una batería para su funcionamiento, por lo que su vida útil es ilimitada, convirtiéndola en relativamente barata. Proporcionan una completa información espacio-temporal, adaptándose muy bien a las diferentes circunstancias que pueden producirse en campo.
- La técnica de grabación en video permite obtener de manera muy rápida una información altamente precisa y fácilmente interpretable de los movimientos de los peces con unos costes muy reducidos.

Por lo tanto, por un lado, el movimiento de los peces en el canal fue controlado mediante un sistema de localización de telemetría, formado por un equipo de identificación por radiofrecuencia *RFID (Radio Frequency IDentification)* que permite el almacenamiento y recuperación de datos de manera remota, mediante el uso de marcas o *tags*. Para la experimentación que se recoge en este documento, se empleó un dispositivo automático bastante generalizado del tipo *PIT (Passive Integrated Transponder) -Low Frecuencia Half-Duplex Reader, Oregon RFID, Portland, Oregon, EE.UU.-*, cuyas marcas individualizadas *-Half-Duplex PIT-Tag, Oregon RFID, Portland, Oregon, EE.UU.-* son detectadas por una serie de antenas receptoras. Este sistema permite obtener información de los movimientos en términos espaciales y temporales.

En cuanto a las marcas *PIT-Tag*, se emplearon las de 23 mm de longitud, 3.65 mm de diámetro y 0.6 g de peso (Figura 25), que se introducen en la cavidad intraperitoneal de los peces.



Figura 25.- Marca PIT-Tag *-Oregon RFID-* empleada en los experimentos.

Las antenas receptoras se sitúan de manera equidistante a lo largo del canal (Figura 26), y cada una de ellas se sintoniza para que detecte las marcas *PIT-Tag* en un rango espacial aguas arriba y aguas abajo de la misma. Se conectan, mediante un módulo de ajuste individual, a los lectores configurados para leer dichas marcas. Se emplearon dos lectores sincronizados (Máster-Slave), permitiendo trabajar con un número elevado de antenas sin que existiesen problemas de interferencias, que puedan suponer la pérdida de información.

Al pasar el pez con la marca *PIT-Tag* por la antena, la activa, y manda una señal con el código del individuo al lector, que registrará la identidad del individuo, su ubicación y el instante de paso con una precisión de 0.25 s.

En el canal de Turners Falls se colocaron diez antenas cada 2 m con un rango de detección de 0.5 m y en el canal de Vadocondes se instalaron ocho antenas con un rango de 0.25 m.

Por otro lado, el seguimiento de los peces dentro del canal se complementó utilizando un método de grabación de imagen mediante un sistema de CCTV (Circuito Cerrado de TeleVisión) (Figura 27), que graba todas las imágenes en un dispositivo de almacenamiento para su posterior visualización. En el canal de Turners Falls se colocaron una cámara cenital y otra lateral, mientras que en el canal de Vadocondes se instalaron cuatro cámaras cenitales y una lateral.

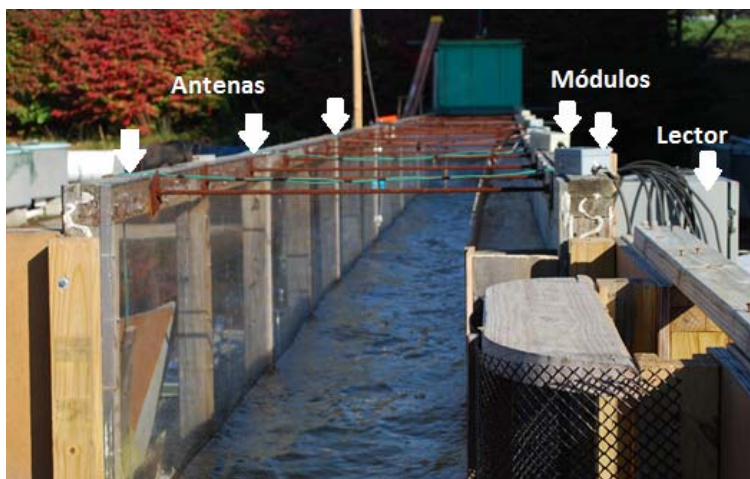


Figura 26.- Antenas instaladas en el canal de nado conectadas a su módulo de ajuste individual y al lector central.



Figura 27.- Instalación del sistema de CCTV en el canal de nado Vadocondes.

En el Anejo VII se recoge información detallada sobre el sistema de telemetría y su calibración, así como a cerca del sistema de videocámaras.

Diseño experimental

Para la evaluación del comportamiento natatorio de las especies objeto de estudio se plantearon 3 ensayos diferentes, divididos en distintos experimentos, cada uno de ellos con varias submuestras, denominadas lotes.

A continuación se muestra un resumen de cada uno de los ensayos realizados en términos de sus características temporales (fecha), hidráulicas (velocidad nominal, velocidad real y régimen hidráulico), ambientales (temperatura del agua) y biométricas de la muestra que formó parte del mismo (especie, tamaño -número de individuos-, longitud furcal, masa y factor de forma).

En la Tabla 5 se muestra el ensayo 1, en la Tabla 6 el ensayo 2 y finalmente en la Tabla 7 el ensayo 3.

En el Anejo VIII se recoge información complementaria sobre el diseño experimental, profundizando con detalle en cada uno de los ensayos realizados.

Tabla 5.- Descripción del ensayo 1 realizado en el canal de nado de Turners Falls a través de sus características temporales, hidráulicas, ambientales y biométricas de la muestra, donde U_n es la velocidad nominal del flujo, U_f es la velocidad real del flujo, *Régimen* describe el flujo como subcrítico o supercrítico y laminar o turbulento, T^a es la temperatura del agua durante el ensayo L_f es la longitud furcal, M es la masa y K es el factor de forma.

Experimento	Lote	Fecha	U_n (m/s)	U_f (m/s)	<i>Régimen</i>	T^a (°C)	Especie	Muestra	L_f (cm)	M (g)	K (g/cm ³)
1	A	9/10/08	2.5	2.45	Supercrítico	10.6	Salvelino	27	14.1	32.2	1.04
					Turbulento		Trucha común	14	14.5	32.7	1.04
		9/10/08	1.6	1.65	Subcrítico	11.2	Salvelino	27	14.1	32.2	1.04
					Turbulento		Trucha común	14	14.5	32.7	1.04
2	B	10/10/08	1.6	1.60	Subcrítico	10.5	Salvelino	41	14.3	34.3	1.07
					Turbulento		Trucha común	2	16.6	48.1	0.98
		10/10/08	2.5	2.45	Supercrítico	10.1	Salvelino	41	14.3	34.3	1.07
					Turbulento		Trucha común	2	16.6	48.1	0.98

Tabla 6.- Descripción del ensayo 2 realizado en el canal de nado de Vadocondes a través de sus características temporales, hidráulicas, ambientales y biométricas de la muestra, donde U_n es la velocidad nominal del flujo, U_f es la velocidad real del flujo, *Régimen* describe el flujo como subcrítico/supercrítico y laminar/turbulento, T^a es la temperatura del agua, L_f es la longitud furcal, M es la masa y K es el factor de forma.

Experimento	Lote	Fecha	U_n (m/s)	U_f (m/s)	<i>Régimen</i>	T^a (°C)	Especie	Muestra	L_f (cm)	M (g)	K (g/cm ³)
1	A	27/5/12	3.0	2.83	Supercrítico	17.6	Barbo ibérico	18	17.2	73.6	1.42
					Turbulento		Boga Duero	14	17.6	61.7	1.09
	B	28/5/12	3.0	2.78	Supercrítico	18.4	Barbo ibérico	18	18.2	104.6	1.62
					Turbulento		Boga Duero	14	16.9	62.0	1.19
2	A	29/5/12	1.5	1.49	Subcrítico	17.9	Barbo ibérico	18	17.2	73.6	1.42
					Turbulento		Boga Duero	14	17.6	61.7	1.09
	B	30/5/12	1.5	1.49	Subcrítico	18.6	Barbo ibérico	18	18.2	104.6	1.62
					Turbulento		Boga Duero	14	16.9	62.0	1.19
3	A	31/5/12	2.5	2.49	Supercrítico	19.3	Barbo ibérico	18	17.2	73.6	1.42
					Turbulento		Boga Duero	14	17.6	61.7	1.09
	B	1/6/12	2.5	2.45	Supercrítico	18.3	Barbo ibérico	18	18.2	104.6	1.62
					Turbulento		Boga Duero	14	16.9	62.0	1.19

Tabla 7.- Descripción del ensayo 3 realizado en el canal de nado de Vadocondes a través de sus características temporales, hidráulicas, ambientales y biométricas de la muestra, donde U_n es la velocidad nominal del flujo, U_f es la velocidad real del flujo, *Régimen* describe el flujo como subcrítico/supercrítico y laminar/turbulento, T^a es la temperatura del agua, L_f es la longitud furcal, M es la masa y K es el factor de forma.

Experimento	Lote	Fecha	U_n (m/s)	U_f (m/s)	<i>Régimen</i>	T^a (°C)	Especie	Muestra	L_f (cm)	M (g)	K (g/cm ³)
1	A	7/5/13	3.0	2.99	Supercrítico	13.6	Barbo ibérico	14	15.3	57.1	1.55
					Turbulento		Boga Duero	37	19.8	93.4	1.20
	B	7/5/13	3.0	2.87	Supercrítico	14.3	Barbo ibérico	13	15.8	65.9	1.55
					Turbulento		Boga Duero	37	20.3	97.7	1.15
2	A	8/5/13	1.5	1.41	Subcrítico	13.6	Barbo ibérico	14	15.3	57.1	1.55
					Turbulento		Boga Duero	37	19.8	93.4	1.20
	B	8/5/13	1.5	1.37	Subcrítico	14.1	Barbo ibérico	13	15.8	65.9	1.55
					Turbulento		Boga Duero	37	20.3	97.7	1.15
3	A	9/5/13	2.5	2.70	Supercrítico	13.9	Barbo ibérico	14	15.3	57.1	1.55
					Turbulento		Boga Duero	37	19.8	93.4	1.20
	B	9/5/13	2.5	2.59	Supercrítico	13.8	Barbo ibérico	13	15.8	65.9	1.55
					Turbulento		Boga Duero	37	20.3	97.7	1.15

Análisis de datos

Los movimientos de los peces dentro del canal dan lugar a los registros que permitirán obtener los resultados sobre el comportamiento natatorio. La unidad básica de dichos movimientos es el “*intento*”, definido como una secuencia continua de detecciones dentro del canal. En el análisis estadístico, para el estudio de la capacidad de natación, se ha considerado como unidad el “*intento óptimo*”, que de entre todos los intentos que ha realizado un individuo, es aquél en el que recorre la mayor distancia, pues el que muestra la capacidad máxima de natación, mientras que para el estudio de la motivación se propone trabajar con todos los intentos que realizan los individuos.

El análisis de los intentos óptimos permitirá obtener las variables de estudio de la capacidad de natación:

- La velocidad de nado (tanto absoluta como relativa) que puede desarrollar un individuo (m/s y BL/s -cuerpos por segundo)-.
- El tiempo de fatiga entendido como resistencia de un individuo (s).
- La distancia máxima que es capaz de recorrer un individuo (m).

Mientras que el análisis de los todos los intentos permitirá obtener las variables de estudio de la motivación:

- Proporción de intentos, referido al número de individuos que realizan al menos un intento respecto del total de la muestra.
- Número de intentos, referido al número medio de intentos de un individuo de entre aquéllos que realizaron algún intento.
- Tasa de intentos, referido al tiempo empleado por un individuo entre dos intentos consecutivos.

Para cada variable anterior, se determinó la influencia de un conjunto de parámetros biométricos propios de cada individuo (longitud furcal, masa y factor de forma -factor K-), así como de variables ambientales, relativas al hábitat que ocupan (velocidad del flujo y temperatura del agua).

La influencia de las variables biométricas y ambientales en las variables de estudio, se realizaron tres tipos de análisis estadísticos:

- Análisis de supervivencia: es una técnica estadística inferencial que tiene como objetivo esencial el estudio y la predicción mediante la modelización del tiempo que transcurre hasta que ocurre un determinado suceso o evento (Hosmer *et al.*, 2008, Allison 2010). Presenta tres maneras de modelizar los datos en función de las características de los mismos (modelos no paramétricos -tablas de vida o Kaplan-Meier), modelos semi-paramétricos (riesgos proporcionales de Cox) y modelos paramétricos (distribuciones de probabilidad conocidas -Weibull, Gamma, Logística, etc.-).

Es una técnica muy empleada en otros campos como la medicina y resistencia de materiales, habiéndose demostrado con un enorme potencial para explicar comportamientos biológicos, pues resuelve una serie de problemas que con la estadística clásica no pueden abordarse:

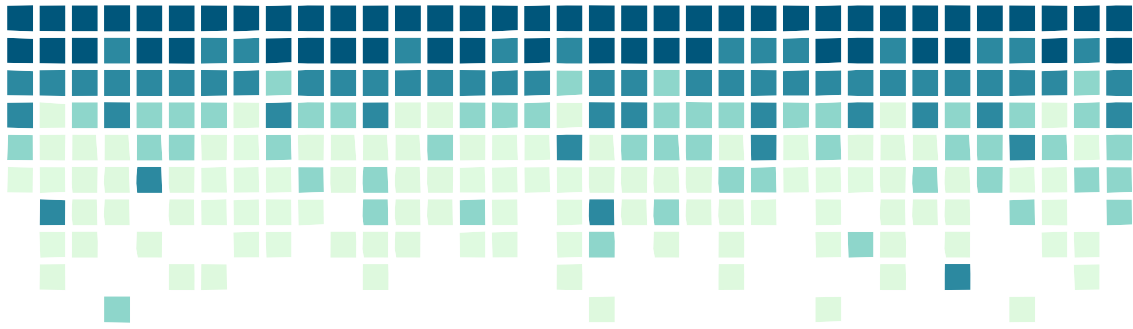
Así, no es necesaria la normalidad de los datos. Los individuos que no participan activamente en los experimentos pueden incluirse en los análisis a través de la herramienta de censura, permitiendo asignarles un peso relativo al entender que potencialmente podrían haber participado. Cuando existen individuos con más de un intento, la herramienta de eventos recurrentes permite considerarlos todos sabiendo que no son eventos independientes entre sí, frente a respuestas no dicotómicas. Mediante la herramienta riesgos competitivos, se permite evaluar la competencia existente entre las posibles respuestas y además posibilita el análisis de la influencia de variables que fluctúan temporalmente, empleando la herramienta variables dependientes del tiempo.

Por todas estas circunstancias, se escogió como técnica de análisis principal el análisis de supervivencia optando por los riesgos proporcionales de Cox para la tasa de intentos y

por los modelos paramétricos para toda la capacidad de natación -velocidad de nado, tiempo de fatiga y distancia máxima-.

- ANOVA: el **Análisis de la Varianza** (ANOVA) parte de los conceptos de regresión lineal, permitiendo determinar si uno o varios factores muestran diferencias significativas o por el contrario puede suponerse que sus medias poblacionales no difieren (Gelman, 2005; Lehmann & Romano, 2006). El número de intentos se analiza mediante la técnica ANOVA.
- Regresión logística: es un tipo de análisis de regresión que se enmarca dentro de los modelos lineales generalizados, empleado para predecir el resultado de una variable categórica en función de las variables independientes predictoras o factores, permitiendo modelar la probabilidad de que un evento suceda como función de dichos factores (Menard, 2002; Hosmer *et al.*, 2013). La proporción de intentos se analiza mediante la regresión logística.

En el Anejo VII se completa detalladamente la información sobre las técnicas estadísticas empleadas, con especial énfasis en la técnica más novedosa, el análisis de supervivencia.



CAPITULO 1

Breaking the speed limit: comparative sprinting performance of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*)

Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences

<https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0186>

Breaking the speed limit: comparative sprinting performance of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*)

T. Castro-Santos¹, F.J. Sanz-Ronda² and J. Ruiz-Legazpi²

Abstract

Sprinting behavior of free-ranging fish has long been thought to exceed that of captive fish. Here we present data from wild-caught brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*), volitionally entering and sprinting against highvelocity flows in an open-channel flume. Performance of the two species was nearly identical, with the species attaining absolute speeds > 25 body lengths \cdot s⁻¹. These speeds far exceed previously published observations for any salmonid species and contribute to the mounting evidence that commonly accepted estimates of swimming performance are low. Brook trout demonstrated two distinct modes in the relationship between swim speed and fatigue time, similar to the shift from prolonged to sprint mode described by other authors, but in this case occurring at speeds > 19 body lengths \cdot s⁻¹. This is the first demonstration of multiple modes of sprint swimming at such high swim speeds. Neither species optimized for distance maximization, however, indicating that physiological limits alone are poor predictors of swimming performance. By combining distributions of volitional swim speeds with endurance, we were able to account for $>80\%$ of the variation in distance traversed by both species.

¹ S.O. Conte Anadromous Fish Research Center, USGS-LSC, P.O. Box 796, One Migratory Way, Turners Falls, MA 01376, USA.

² ETSIIAA de Palencia, Universidad de Valladolid, UD de Hidráulica e Hidrología, Avda. de Madrid, 57, 34004 Palencia, España.

Introduction

For many fish species, swimming performance determines not only ability to secure food and avoid predators, but also the ability to occupy key habitats. This is well understood for anadromous fishes that must ascend streams, sometimes against raging torrents, to access spawning habitat. The importance of swimming performance is much more general, however, and the ability to traverse hydraulic barriers drives temporal and spatial distributions for the full suite of riverine organisms and is a fundamental feature of habitat quality.

For the purposes of this paper, we will consider a velocity barrier to be any zone where fish must swim at unsustainable speeds to pass upstream. Passage through velocity barriers is a function of both swimming capacity (speed and endurance) and behavior. A barrier cannot be traversed if a fish refuses to attempt passage; thus the willingness to enter a velocity barrier is the first behavioral component required for passage. This willingness, or motivation, is driven by internal and external factors. Internal factors may comprise both physiological condition (e.g., fatigue level, spawning state, or migratory phase) and inclination of the individual to move upstream (e.g., rheotaxis, response to olfactory cues, etc.). External factors include those cues (flow velocity, scents, temperature) that fish respond to. Motivation is difficult to measure; however, the rate at which free-swimming fish stage attempts against a velocity challenge is easily quantified and offers a convenient and intuitively appropriate measure of motivation (Castro-Santos 2004).

Once it has entered the velocity barrier a fish must be able to monitor its movement relative to the ground: a fish that swims no faster than the speed of flow will never move forward, even though it may have excellent endurance. By the same token, fish that swim at their maximum speeds will also fail to maximize their ability to traverse a barrier. For any flow velocity, the optimal speed for traversing barriers can be calculated from the relationship between swim speed and fatigue time. This relationship defines swimming capacity; for a given capacity, however, it is the speed at which fish actually swim that determines distance traversed (Castro-Santos 2005; Castro-Santos and Haro 2010).

Species differ in their motivation, physiological capacity, and behavioral performance. Therefore, efforts to understand the ecological relevance of swimming performance must consider all three aspects. It is possible, for example, for two species that occupy similar

habitats to have similar physiological capacity, but to nevertheless occupy separate niches through differences in how they exploit that habitat, i.e., through behavior (Loesch 1987; Korsu *et al.* 2007).

Similar considerations are important to the design of passage flows through engineered structures like fishways and culverts. To be effective at passing fish, these structures must provide flows that fish are able to traverse. At the same time, they must stimulate the fish to enter and pass the structure — often flows that stimulate entry can also pose velocity barriers for some individuals. This creates a paradox, making it important to understand the relationship between both swimming performance and attraction flows when designing structures for fish passage (Weaver 1963; Castro-Santos 2004; Peake 2004).

Although barriers to movement are typically considered detrimental to habitat, they sometimes can serve important management functions. In the Laurentian Great Lakes, for example, barriers have actually been constructed on streams to exclude invasive sea lamprey (*Petromyzon marinus*) from spawning streams (Porto *et al.* 1999). Likewise, culverts are sometimes deliberately allowed to remain “perched” (elevated above the streambed) in some parts of western America, because it is believed that these structures are preventing invasive brook trout (*Salvelinus fontinalis*) from invading habitat occupied by the endangered Leontin cutthroat trout (*Oncorhynchus clarkii*: Dunham *et al.* 2002; Fausch 2008; Peterson *et al.* 2008).

The brook trout is also invasive in Europe (Korsu *et al.* 2007; Northcote 2010; Korsu *et al.* 2010), and there is widespread concern that provisions for fish passage intended to improve mobility of native brown trout (*Salmo trutta*) populations might facilitate invasions by brook trout into areas where endemic brown trout are currently protected by barriers (Elvira and Almodovar 2001; Ribeiro *et al.* 2008). The converse is a concern in North America: brown trout, which have been widely introduced and naturalized for sport fisheries, compete with native brook trout for habitat.

Selective exclusion of brown trout from native brook trout habitat is one of the primary concerns of the Eastern Brook Trout Initiative (Lynch and Taylor 2010; Westley and Fleming 2011).

This poses a dilemma for managers: how can access to habitat be improved for native species, while excluding non-native invasives? One method may be to design structures that allow passage of one species but exclude the other. The extent to which this is possible hinges on both behavioral and physiological components of swimming performance. The appropriate data with which to assess this question are available for only a few species, however. Surprisingly, no such data are available for any salmonid (Castro-Santos 2005).

Here, we describe a study of sprinting performance of brown trout and brook trout ascending an open-channel flume. The study was designed to allow for direct comparison of both swimming performance and behavior of the two species and to explore the possible role swimming ability may play in their ecology and management. Specific objectives included determining (1) whether hydraulics affect motivation; (2) whether brook trout and brown trout have different swimming capacity; (3) whether and to what extent the two species optimize for distance maximization when confronted with a velocity challenge; and (4) whether and to what extent selected swim speeds and measured swimming capacity can be used to predict actual distance of ascent up an open channel.

Methods

Study apparatus

We measured swimming performance of brown and brook trout using an open-channel flume that the fish entered volitionally from a low-velocity staging area downstream of the structure (Figure 28). This apparatus is similar to one described previously (Haro *et al.* 2004; Castro-Santos 2005) and consists of a long open channel connecting a head tank and staging area, monitored with video and a telemetry array (described below). Its dimensions were slightly reduced from previous studies, however, being 20 m long × 80 cm wide × 1 m deep. As with the previous studies, one side of the flume was made of clear acrylic, while the floor and other side were made of plywood covered with retro-reflective material.

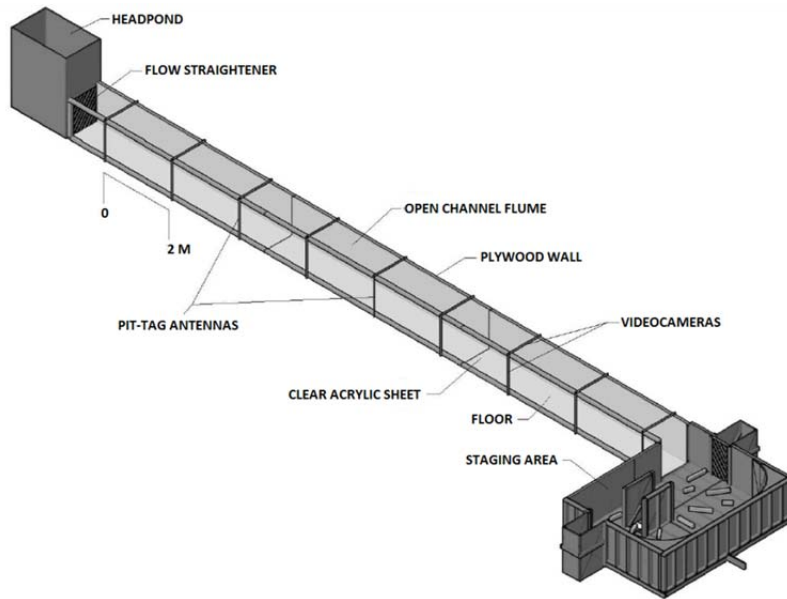


Figure 28.- Experimental flume and staging area used for sprinting performance studies. Depth in staging area was regulated using stoplogs (wooden boards; not shown) inserted into four pairs of slots at the discharge points. Actual flume was 2 m longer than the one shown.

Flow was delivered to this flume via a 76.2 cm diameter pipe regulated with a 61.0 cm butterfly valve. This pipe connected the flume to a hydroelectric power canal adjacent to the site. The level in this canal was maintained at an elevation 5.0–5.2 m above the floor of the flume. Water flowed from the pipe into a head tank control structure (1.22 m wide × 1.82 m long × 2.43 m tall), from which flow was regulated with a submerged vertical lift gate (head gate). Water passed under this head gate, down the flume, and into a low-velocity staging area at the downstream end of the flume. This consisted of a large chamber (4.90 m wide × 3.60 m long × 1.45 m deep) mounted off-center from the flume channel, and with a floor 12 cm below the floor of the flume. The inside corners were rounded (radius = 125 cm) to minimize upwelling and turbulence. Water was discharged from this staging area via three outlets, and the water depth in the staging area was regulated using stoplogs (wooden boards positioned in slots at each outlet) (Figure 28). The offset position and rounded corners of the staging area ensured that flow would circulate smoothly, providing clear orienting cues to help fish locate the channel entrance. Baffles (3 cm² × 40–90 cm long) were placed on the floor of the staging area to distribute flow and create a variety of low-velocity zones in which fish could rest.

Depth and velocity of flow within the flume were regulated using a combination of valve opening, head tank depth, head gate height, and staging area depth. Screens were placed just upstream of the stoplogs. This arrangement kept fish from being swept downstream and

helped to prevent them from becoming impinged on screens by distributing discharge over the full depth of the staging area.

Open-channel flow is characterized as supercritical or subcritical by a property called the Froude number (F):

$$(1) \quad F = \frac{U_f}{\sqrt{g \cdot L}}$$

where U_f is flow velocity, g represents gravity, and L is a characteristic length — in this case the depth of flow in the channel.

Froude number can be thought of as the ratio of inertial and gravitational forces—values > 1 indicate that the flow is primarily driven by inertia (pushed), while values < 1 indicate that gravitation dominates (flow is “pulled”). Froude number is particularly important for our studies because the flume was constructed with zero slope. This meant that at supercritical flow water became progressively shallower (and faster) as fish swam upstream, whereas with subcritical flow water became deeper (and hence slower) as fish swam upstream. Also, when flow passes through the critical stage ($F = 1$), a hydraulic jump occurs. When this happens, a standing wave develops within the flume. As the jet expands into deeper water, velocity decreases while flow becomes more turbulent, complicating or even preventing accurate measurement of swimming behavior. This condition was not favorable for our experiments, and so we selected conditions of either supercritical or subcritical flow, avoiding the intermediate conditions. Flow velocity also varies along the cross-section of openchannel flumes, with the lowest velocities present along the floor, walls, and corners (Chow 1959; Haro *et al.* 2004; Castro-Santos 2005). Actual distribution will vary by channel, so we quantified the flow velocity distribution present under each treatment using a propeller-type velocity meter (model C-2 flowmeter, A. Ott company, Kempten, Germany) on a cross-sectional grid at four locations along the length of the flume.

Flow velocity was also monitored continuously during each trial by monitoring depth of flow within the head tank and at the center of the flume. Mean depth was measured to the nearest 0.5 cm at each location and recorded once per minute using automated depth loggers (Hobo Water Level Logger model U20-001-01, Onset Computer Corporation, Bourne, Massachusetts,

USA). The differential between the head tank and flume water levels determine flow velocity, which we estimated using the following formula:

$$(2) \quad \bar{U}_f = \frac{Q}{y \cdot z}$$

where mean flow velocity (\bar{U}_f) equals discharge (Q) divided by cross-sectional area of the flow within the flume (width (y) \times depth (z)) at the flume midpoint.

Discharge (Q , $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) is governed by both differential and flume geometry and is estimated as:

$$(3) \quad Q = C_f \cdot y \cdot (2 \cdot g \cdot \Delta h^3)^{0.5}$$

where g is acceleration due to gravity ($9.8 \text{ m} \cdot \text{s}^{-2}$), and Δh is the head differential (in m) between the head tank and the inside of the flume. C_f is a dimensionless value that describes the channel morphology and head loss characteristics associated with the head tank at each Froude state. Here it took the value of:

$$(4) \quad C_f = a + b \cdot c \cdot \Delta h^{-1}$$

where a and b are estimated coefficients and c refers to the height of the vertical lift gate, which was fixed within each condition. For supercritical flow ($F > 1$) $a = -0.00692$, $b = 0.690$, and $c = 0.266 \text{ m}$. For subcritical flow ($F < 1$) $a = -0.0747$, $b = 0.970$, and $c = 0.417 \text{ m}$. Equations 2 and 3 are commonly used to describe hydraulics of open-channel flow (Chow 1959). Coefficients for equation 4 were estimated using a 1:6 scale model (Haro *et al.* 2004; Castro-Santos 2005). The accuracy of these formulas was verified using the velocity meter and was found to agree within 1% of measured mean cross-sectional velocity.

Instrumentation

Movement of fish within the flume was monitored using a passive integrated transponder (PIT) telemetry system (Castro-Santos *et al.* 1996; Castro-Santos 2005). The system comprised 10 antennas positioned every 2 m beginning 0.5 m from the flume entrance. Each antenna was tuned to detect tags over a range of 0.5 m and was interfaced to a separate half-duplex PIT reader (TIRIS Series 2000 system, Texas Instruments, Dallas, Texas, USA). Readers were configured to charge and read tags at 10 Hz and were interfaced through two multi-port serial-

to-USB converters (Edgeport/8; Digi International, Inc., Minnetonka, Minnesota, USA) to a personal computer that recorded PIT identification number, antenna number, and time to the nearest 0.01 s. Sequences of detections within 0.25 s of each other were grouped together. These represented discrete exposures to each antenna with variable durations. For each exposure we recorded the time of first detection, time of last detection, and mean of all the time values recorded for that exposure.

Start and end times of each attempt were determined by examining the time intervals between successive reads on the PIT system. When fish were present in the flume detection intervals followed an exponential distribution, the scale of which was determined by read rate, antenna efficiency, and movement among antennas. When fish exited and re-entered the flume, this produced intervals greater than what typically occurred while fish were present in the flume. Using this approach, a threshold interval of 30 s was selected to differentiate among attempts (for a theoretical explanation of this approach, see Castro-Santos and Perry 2012).

The PIT system allowed direct measurement of entry rate and maximum distance of ascent up the flume (D_{Max}) on each attempt. It also allowed us to measure the relationship between swim speed and fatigue time. For the purposes of this study, we used a behavioral interpretation of fatigue time (T) as the duration of a single ascent. We calculated T for each attempt as the time elapsed between (1) the first observation of the last exposure at the flume entrance at the beginning of the ascent and (2) the last observation of the last exposure at the antenna corresponding with D_{Max} . Because the flume entrance was adjacent to the staging area, it was possible for individuals to probe the entrance multiple times before committing to an ascent attempt. By using the last exposure at the entrance antenna, we avoided any inflation of ascent time that might have been associated with this behavior. At the most upstream distance of ascent, however, no flow refugia were available. Thus the last observation at that location provided a reasonable estimate of fatigue time and allowed for inclusion of any station-holding behavior that occurred during the ascent. This approach provides a conservative estimate of the total time spent swimming in the flow jet, because (1) those individuals that probed the entrance before ascending spent time in the flow jet and presumably accumulated some fatigue before beginning the ascent and (2) swimming that occurred during descent or station holding after reaching D_{Max} were not included. Note that although fatigue may be governed by

physiology or other factors, we make no assumptions about the mechanisms here, only the output with respect to behaviors associated with traversing the velocity barrier.

Ground speed (U_g) was calculated as D_{Max}/T , and swim speed (U_s) was estimated as $U_g + U_f$, where U_f is the mean flow velocity against which each fish swam. Within-attempt variation in ground speed was measured by calculating ground speeds between antenna pairs (calculated from mean times at each antenna exposure and distance between antennas).

Video analysis

We used video to document whether and to what extent fish exploited low-velocity zones near the floor and sides of the flume channel. Lateral distribution was measured using a single camera mounted above the flume, 3.0 m from the flume entrance. This camera monitored an area 80 cm × 80 cm (full flume width by a comparable length). This region was divided into a 3 × 3 grid (square cells, 26.7 cm per side) to determine whether fish tended to ascend up the center or closer to the sides. Video was recorded for each ascent where fish passed under the video camera. Each cell through which the fish passed was recorded and assigned a distance from the center of the flume (0 cm for the center cells; 26.7 cm for the side cells). Each recorded ascent was assigned a mean value from each of the distance values observed. For those fish ascending up the sides, tracks were further characterized as swimming greater or less than 10 cm from the sides. A second camera mounted to the side of the flume documented swimming depth. Here, depth was quantified as being greater or less than 10 cm from the bottom. This method allowed us to determine the extent to which fish take advantage of lower velocities present near the floor and walls (Haro *et al.* 2004; Castro-Santos 2005).

Statistical analysis

Individual attempts were counted and compared among treatments. Attempt rate was quantified using time-to-event (survival analysis) methods (Allison 1995; Castro-Santos 2004). Using this approach, rate was measured as the “hazard,” or proportion of the available fish staging attempts at any given time (Hosmer and Lemeshow 1999). Time was measured from the start of each trial to the first attempt, and the intervals elapsed between attempts (recovery time). Fish that did not stage attempts were included as censored observations; this means that they were included in the analysis, with the trial duration (exposure time)

substituted for event time. In this way all available fish contributed to the calculation of rates, whether they staged attempts or not. Likewise, those fish that staged one or more attempts were assigned a final attempt opportunity, with the time elapsed between their last attempt time and the end of the trial included as a censored observation.

Effects of velocity treatments and trial sequence on attempt rate was calculated using Cox proportional hazard regression (Proc PHReg; SAS 2008), stratified by attempt (Allison 1995; Castro-Santos and Perry 2012). This fits the model:

$$(5) \quad \ln[h_i(t) - h_j(t)] = \beta_1(x_{i1} - x_{j1}) + \dots + \beta_k(x_{ik} - x_{jk})$$

where the effect of k covariates x from two individuals i and j on attempt rate (hazard, $h(t)$) is estimated by coefficients β_n . Thus a positive coefficient value indicates that a positive change in the covariate increases attempt rate, etc.

Distance of ascent was quantified using the aforementioned PIT system, and comparisons between species and treatments were made empirically (Haro *et al.* 2004).

The relationship between swim speed and fatigue time was also measured using survival analysis methods (Castro-Santos 2005). Swim speeds and fatigue times were calculated as described previously for the attempt on which each fish achieved its maximum distance of ascent. Any ascent in which the fish reached the upper end of the flume was included as a censored observation. Regression models were fit using Proc Lifereg (SAS 2008). We used moving-point regression to look for evidence of mode shifts (e.g., between prolonged and sprint modes; Brett 1964). To do this, we fit the model:

$$(6) \quad \ln(T) = \beta_0 + \beta_1 \cdot C_{ps} + \beta_2 \cdot U_s + \beta_3 \cdot C_{ps} \cdot U_s + \epsilon$$

to the data. This is a standard regression model, with fatigue time (T) determined by an intercept term ($\beta_0 + \beta_1 \cdot C_{ps}$) and a slope term ($\beta_2 \cdot U_s + \beta_3 \cdot C_{ps} \cdot U_s$). In this formula, the β terms are regression coefficients and C_{ps} is a binary categorical variable that takes on a value of zero for observations less than an incrementing hypothetical swim speed value (U_{ps}) where fish change between modes (e.g., prolonged to sprint modes) and a value of one for observations greater than this value. In this way, two intercept values (β_0 and $\beta_0 + \beta_1$) and two slope values (β_2 and $\beta_2 + \beta_3$) were calculated, one for each side of a hypothetical mode shift. Separate regression

models were calculated for each possible value of U_{ps} , and the best model was selected based on the minimum Akaike information criterion (AIC) for the model (Burnham and Anderson 2002). Previously, values of U_{ps} were incremented in arbitrary fixed units or 0.01 body lengths·s⁻¹ intervals (Castro-Santos 2005). Here, we have modified this method by calculating values of U_{ps} based on each observation of U_s . In this way each fitted model had a unique AIC value, and differences among models track individual variability. For each fitted model the error term (ϵ) was drawn from exponential, Weibull, log-normal, and γ distributions, and the most parsimonious distribution was used to select the best model fit.

Distance maximization

The distance that a fish can swim relative to the ground (D_g) against a given flow velocity (U_f) is determined by its swim speed (U_s), flow velocity, and endurance time:

$$(7) \quad D_g = (U_s - U_f) \cdot \exp(a + b \cdot U_s)$$

where $a = \beta_0 + \beta_1 \cdot C_{ps}$, $b = \beta_2 + \beta_3 \cdot C_{ps}$, and endurance time $T = \exp(a + b \cdot U_s)$ come from equation 6 (note that a and b take on distinct values, depending on swimming mode). This reduces to distance = speed \times time, but accounts for the effect of flow on ground speed and of swim speed on endurance.

From this relationship it can be shown that the optimum swim speed for maximizing distance of ascent is:

$$(8) \quad U_{s_{opt}} = U_f - (\beta_2 + \beta_3 \cdot C_{ps})^{-1}$$

from equation 6 (see Castro-Santos 2005 for the derivation). Subtracting flow velocity (U_f) from both sides of equation 7 yields a distance-maximizing ground speed of:

$$(9) \quad U_{g_{opt}} = -(\beta_2 + \beta_3 \cdot C_{ps})^{-1}$$

which is constant (i.e., $-b^{-1}$, equation 7) within each mode (i.e., prolonged, sprint, etc.).

As flow velocity increases, fish must switch from one mode to the next to maximize distance that they can traverse. A critical flow velocity exists at which this switch occurs, which is calculated as:

$$(10) \quad U_{\text{fcrit}} = \frac{\ln\left(\frac{\beta_2 + \beta_3}{\beta_2}\right) + \beta_0 - (\beta_0 + \beta_1)}{\beta_1}$$

Precision of slope and intercept coefficient estimates within each mode can be improved by fitting separate regressions, once a breakpoint has been identified. In this case, equation 10 can be simplified to:

$$(11) \quad U_{\text{fcrit}} = \frac{\ln\left(\frac{b_s}{b_p}\right) + a_p - a_s}{b_s - b_p}$$

where a and b are the slope and intercept terms for each fitted regression (as in equation 7, but subscripted P for prolonged mode and S for sprint mode). We used equations 7–11 to assess the accuracy with which physiology and behavior can be combined to estimate distance of ascent. We did this by first determining whether and to what extent trout selected distance-maximizing swim speeds and modes, and then comparing the D_{Max} predicted from the observed ground speed and swim speed – fatigue time relationship with the actual D_{Max} attained by each individual.

Fish source

Brook trout and brown trout were collected by electrofishing between 29 September and 9 October 2008 from Fourmile Brook (Northfield, Massachusetts, USA), and Amethyst Brook (Amherst, Massachusetts, USA); additional brown trout were collected from the Sawmill River (Montague, Massachusetts, USA). These are first and second-order streams near the S.O. Conte Anadromous Fish Research Center (Conte lab). Fish were transported to the Conte lab in aerated tanks. As they were transferred to holding tanks, they were anaesthetized (MS-222) and surgically implanted (i.p.) with half-duplex PIT tags (23 mm long × 3 mm diameter; TIRIS model RI-TRP-WRHP; Texas Instruments, Dallas, Texas, USA). Fish were held in 2–1.52 m diameter flow-through holding tanks supplied with 12 L·min⁻¹ of water from the Connecticut River at ambient temperatures and fed ad libitum with trout food. Additional air was supplied with an airstone to maintain oxygen at near 100% saturation.

Fish of both species were collected over several days and tagged immediately upon arrival at the Conte lab. Trials were conducted over only 2 days, however, so total (i.e., post-surgery) recovery times varied (range: 2–11 days (mean \pm SD; brook trout: 9.4 ± 2.0 days; brown trout: 6.4 ± 1.5 days). All individuals appeared to recover rapidly from the surgery. At the conclusion of the study a sample of 48 brook trout and 3 brown trout were sacrificed to determine maturation status. The rest were retained for other studies.

Trials

The experiment was configured so that each trial would comprise one low-velocity and one high-velocity treatment, with each treatment lasting approximately 3 h. For each condition, flows were regulated to approximate mean target velocities of $1.6 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (low-velocity treatment) and $2.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (high-velocity treatment). Trials were conducted over a period of 2 days, with each of two groups subjected to only one trial. The sequence of treatments was reversed between trials to help control for acclimation effects.

Results

Study animals

A total of 68 brook trout and 16 brown trout were collected for these experiments. Both species occupied similar habitat, but brown trout were less abundant in all streams sampled and so were more difficult to obtain. Size and mass distributions for both species were similar, with 10th and 90th percentiles for both species falling between 110 and 190 mm and 10–70 g (Figure 29). Mean \pm SD fork lengths (FL; which we use interchangeably with body length) for brook trout were 140 ± 27 mm and for brown trout were 155 ± 34 mm. Both species comprised a mix of mature and immature individuals (59% mature). Because of the limited sample size, meaningful comparisons could only be made for brook trout. Among these, mature individuals were larger, although there was broad overlap in length between mature and immature stages (mature FL: 146 ± 24 mm; immature FL: 126 ± 17 mm; Wilcoxon $P > |Z| = 0.0028$).

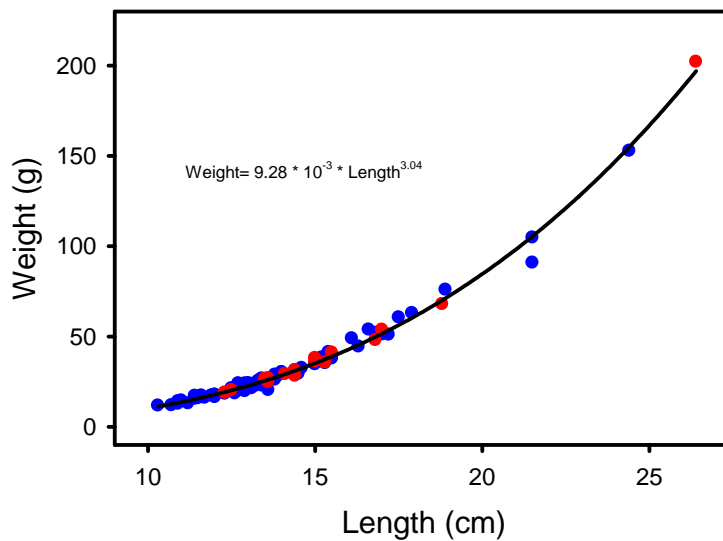


Figure 29.- Length and mass distributions of brook trout (blue circles) and brown trout (red circles) used in swimming studies.

Individuals were divided into two tanks of mixed species, with 27 brook trout and 14 brown trout in the first tank and 41 brook trout and 2 brown trout in the second tank. The distribution of species and sample size reflected collection and tagging sequence. The total number of fish in each tank was similar, but fewer brown trout were present in tank 2 because we were unable to capture sufficient brown trout from the later streams sampled. The unequal distribution was assumed to be acceptable because (1) each tank was subjected to both conditions, (2) trials were conducted on 2 successive days with similar conditions of weather, temperature, etc., and (3) the sequence of conditions was reversed between days.

Trials and flume conditions

Trial conditions and sample sizes are presented in Table 8. Flow velocity profiles differed between supercritical and subcritical conditions (equation 1). For subcritical flow (low-velocity treatment), velocity ranged from 8% less than the mean (Table 8) at the upstream end of the flume to 3% greater than the mean at the downstream end. This unequal distribution apparently reflects increased turbulence caused by the hydraulic jump that, under the subcritical flow condition, occurred adjacent to the head gate. This effect dissipated within about 4 m of the upstream end of the flume. We controlled for any effect this hydraulic change might have had on swimming performance by censoring observations of fish that ascended to within 4 m of the upstream end of the flume (see “Statistical analysis” above). For supercritical flow, velocity ranged from 15% greater than the mean (Table 8) at the upstream end to 15%

less than the mean at the downstream end. Because no fish ascended more than halfway up the channel under the high-velocity treatment, however (see below), we restricted our velocity values and calculations to the lower half of the flume, where velocities varied over a range of $\pm 7.5\%$ relative to the mean velocity for the downstream half of the flume. Mean velocities were 1.65 and $1.60 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ for the low-velocity treatment and $2.45 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ for the high-velocity treatment (Table 8); for simplicity, we will refer to these as nominal $1.6 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (low) and $2.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (high) velocity treatments, respectively. Cross-sectional velocity distributions for each treatment were similar to those presented previously (Haro *et al.* 2004; Castro-Santos 2005).

Ascent paths

The distribution of lags between PIT detections showed a clear break in slope at 30 s, so this value was used to delineate separate attempts. We verified this approach by examining the first detections for each attempt: 643 of 645 (99.7%) attempts delineated by 30 s intervals began at the first (most downstream) antenna, with the remainder occurring at the second antenna. From this we conclude that the 30 s threshold was an accurate and reliable indicator of new attempts.

Many attempts never reached the zone monitored by video. Because of both this and occasional obstructions due to glare, the video system was able to capture only 352 ascent attempts (55% of the total). Ascent routes of the two species were similar. Most ascent paths followed a track approximately halfway between the center and the walls: ascending fish occupied the center third of the flume in only 39 of 352 attempts (11.1%); of the remainder, only 31% swam within 10 cm of the walls. However, both species did show a strong preference to remain near the bottom (100% swam in the lower half of the water column under both conditions). For smooth-floored channels like this one, the low-velocity layer is very thin near the bottom but greatest near the walls and corners (Chow 1959). Our observations of the trout indicated that flow velocities traversed did not differ significantly from the mean cross-sectional channel velocity.

Although detailed kinematic analysis was not possible, it was clear from the video recordings that all ascents were characterized by steady swimming with regular tail beats: there was no evidence of burst-and-coast swimming.

Attempt rate

Brook trout staged more attempts against the $2.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ flow condition than against the $1.6 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ flow (median = 3 attempts at $2.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ versus 1 attempt at $1.6 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$; Wilcoxon $P > |Z| = 0.009$). Brown trout showed the opposite relationship (median = 1 versus 3 attempts, respectively), but this difference might have arisen by chance (Wilcoxon $P > |Z| = 0.110$). The apparent difference between the two species might also have been influenced by sample size and treatment sequence.

More meaningful than the number of attempts is the attempt rate: when treatment order was taken into account, brook trout staged attempts 75% more frequently under the $2.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ condition than under the $1.6 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ condition (this can be calculated from Table 9 and equation 5 as $\exp [0.619 \cdot (2.5 - 1.6)] = 1.75$ -fold change in attempt rate). The order of the treatments was also important, but to a lesser degree: attempt rate declined by about $9\cdot\text{h}^{-1}$. Given that treatments lasted 3 h, this means that by the beginning of the second treatment the attempt rate had declined on average by $1 - (0.91)^3$, or about 25%.

The rate at which brook trout staged their first 10 attempts was also more consistent across attempts at the higher velocity (Figure 30). Note that in almost all cases the time to stage the first attempt was greater than that of subsequent attempts. When brook trout were exposed to the high-velocity treatment as the initial condition, the first and second attempts occurred at similar rates, with greater rates associated with subsequent attempts (Figure 30B). When flow was reduced to the low-velocity condition, only individuals that had already staged attempts were stimulated to enter (Figure 30C). By contrast, when the high-velocity treatment came second (Figure 30D) several additional trout staged attempts that had not entered the flume under the low-velocity treatment (Figure 30A). These results suggest that the initial attempts were delayed in response to introduction into the test facility, but trout were more motivated to enter under the high-velocity treatment. Further, once the trout were acclimatized to the test apparatus, re-entry occurred at a much greater rate under the high-velocity treatment.

Velocity treatment and exposure time were largely confounded for brown trout because the larger sample size was subjected to the high-velocity condition first (Table 8). The available data do suggest some similarity with brook trout in loss of motivation over time, but it is

unclear to what extent this was affected by treatment order. In any event, there was no evidence to suggest that brown trout demonstrated the same preferential attraction to the high-velocity condition as did the brook trout (Tables 8 and 9). Moreover, the fact that brown trout staged nearly twice as many attempts against the slower velocity in the first trial, where the high-velocity treatment came first (Table 8), does suggest that the two species differed in how velocity affected motivation.

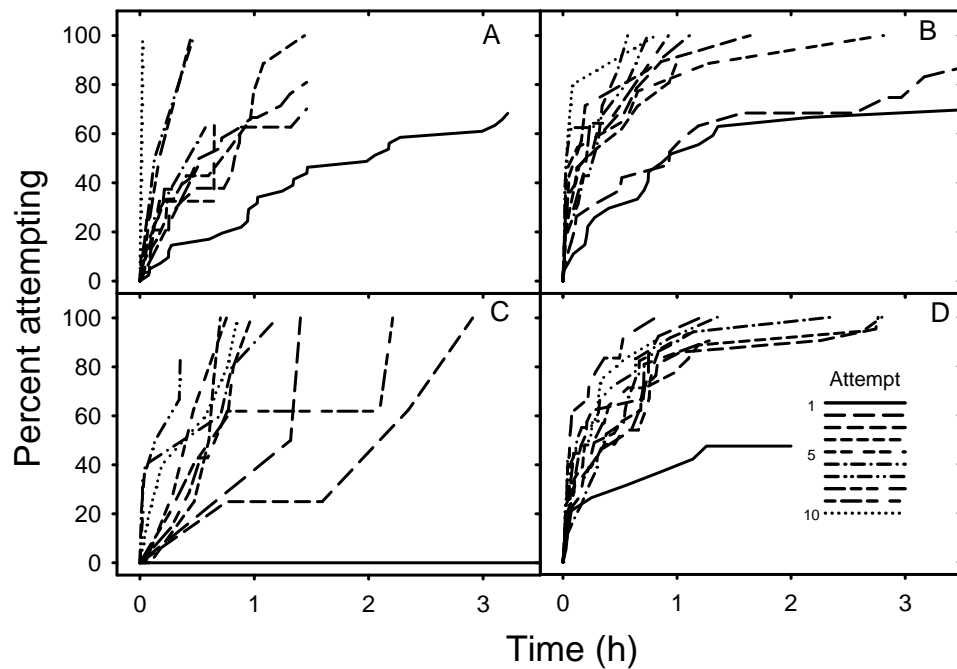


Figure 30.- Time required to stage attempts 1-10 by sequence and velocity. Data are for brook trout ascending against flows of 1.6 m s^{-1} (panels A and C) and 2.5 m s^{-1} (panels B and D), grouped by treatment sequence (initial treatment: panels A and B; second treatment: panels C and D). Curves are graduated by attempt number.

D_{Max} by species and velocity

Both species ascended greater distances against $1.6 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ flow than against $2.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ flow, but the two species ascended similar distances within each velocity treatment (Figure 31). Median distance of ascent for both species was 8.5 m at the $1.6 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ condition and 2.5 m at the $2.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ condition. The range of distances ascended was also similar between species and was much more variable at the $1.6 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ condition.

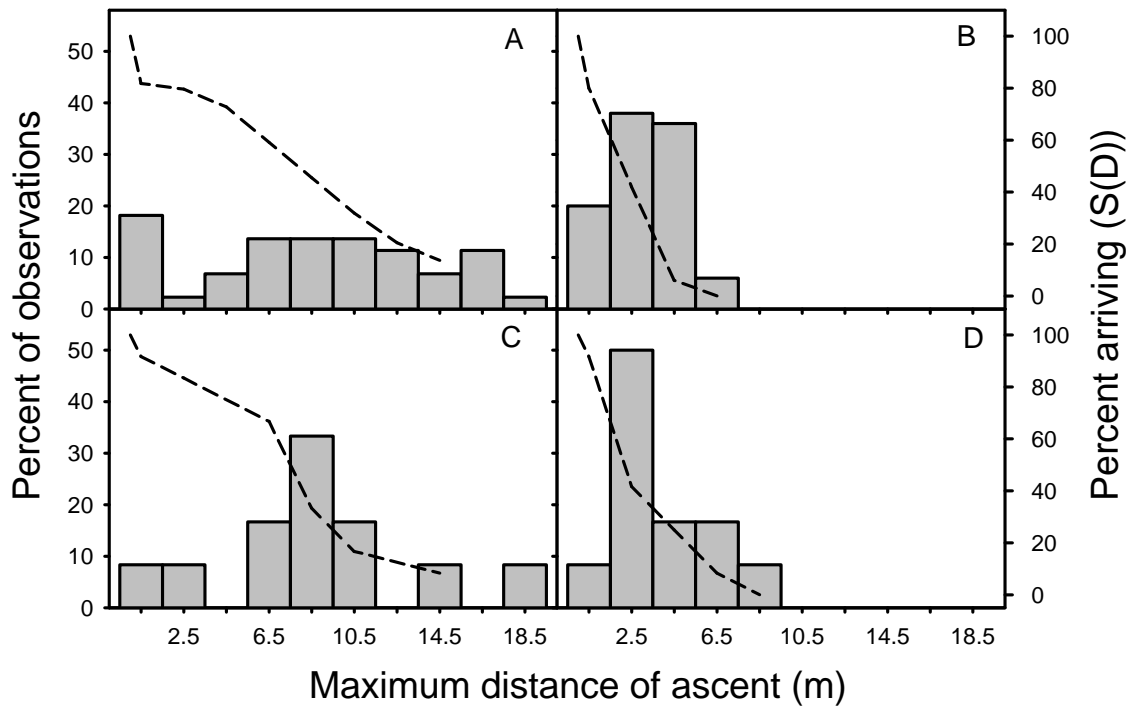


Figure 31.- Maximum distance of ascent (m) by species and velocity condition. Data are for brook trout (panels A and B) and brown trout (panels C and D) swimming against flow velocities of 1.6 m s^{-1} (panels A and C) and 2.5 m s^{-1} (panels B and D) during a 3 h period. Histograms show proportion of total population arriving at each antenna ($f(D)$); dashed curves are survivorship functions ($S(D)$, Kaplan and Meier 1958), showing the decline in arrival percentage with distance.

Table 8.- Trials, mean flow velocity (\overline{U}_f), sequence and sample sizes for sprinting performance experiments.

Species	Trial	\overline{U}_f	Sequence	Number		
				Available	Attempting	AttemptsTot
Brook trout	081009A	2.45 ± 0.03	1	27	19	171
	081009B	1.65 ± 0.11	2	27	16	82
	081010A	1.60 ± 0.02	1	41	28	82
	081010B	2.45 ± 0.05	2	41	31	225
Brown trout	081009A	2.45 ± 0.03	1	14	10	28
	081009B	1.65 ± 0.11	2	14	10	45
	081010A	1.60 ± 0.02	1	2	2	6
	081010B	2.45 ± 0.05	2	2	2	6

Note: Sample sizes are reported as number of available fish (Available), number of fish that staged attempts within each trial (Attempting), and total number of attempts staged (AttemptsTot) for each species-treatment combination.

Table 9.- Output of Cox's proportional hazards model of time between attempts by species, stratified by attempt number (Allison 1995).

Species	Variable	Coefficient	P Value	AIC
Brook trout n = 560 (136)	Null Model			2920
	Velocity (m·s ⁻¹)	0.614 ± 0.126	< 0.0001	2896
	Time (h)	-0.091 ± 0.032	0.0040	2913
	Velocity	0.619 ± 0.126	< 0.0001	2890
	Time	-0.093 ± 0.032	0.0034	
	Velocity	0.601 ± 0.214	0.005	2892
	Time	-0.106 ± 0.131	0.417	
	Velocity*time	0.006 ± 0.059	0.915	
Brown trout n = 85 (32)	Null Model			303
	Velocity (m·s ⁻¹)	-0.109 ± 0.308	0.722	305
	Time (h)	-0.141 ± 0.109	0.195	303
	Velocity	-0.452 ± 0.368	0.220	303
	Time	-0.220 ± 0.126	0.080	
	Velocity	0.301 ± 0.885	0.734	304
	Time	0.233 ± 0.494	0.638	
	Velocity*time	0.227 ± 0.240	0.345	

Note: Coefficients indicate variable effects on ln(attempt rate) (Equation ~~jError! No se encuentra el origen de la referencia.~~). Velocity refers to the two nominal treatment velocities (m s⁻¹); Time refers to the time elapsed (h) since the beginning of the first treatment condition. Sample sizes (N) are presented as number attempting (number censored) and include all attempts. Given the data, the weight of evidence (AIC) indicates that brook trout were more motivated to enter under the high-velocity treatment, but lost motivation as the trial progressed. Brown trout did not show strong evidence of either effect, although they may have lost motivation over time as well.

Swim speed-Fatigue time relationship

The relationship between swim speed and fatigue time was similar between the two species (Figure 32; maximum-likelihood regression, $P > \chi^2 = 0.8812$), with both species swimming over a range from approximately 10 to 30 body lengths·s⁻¹. Moving-point regression showed a significant breakpoint in this relationship for brook trout, with a slight reduction in slope magnitude above about 19.3 body lengths·s⁻¹ (Figure 32A; Table 10). AIC analysis suggests that this breakpoint did not occur at a single discrete value, but rather fell between 17.3 and 23.4 body lengths·s⁻¹ (Figure 32B). Although including the breakpoint and its corresponding shift in slope and intercept improved model fit substantially, the exact speed at which the data were separated had a negligible effect on coefficient estimates within the range of values over which this change occurred (17.3–23.4 body lengths·s⁻¹; Figures 32C–32F). Because these values are

well above published thresholds for sprinting, we refer to these modes as sprint 1 for the slower mode and sprint 2 for the faster mode.

Coefficients from regression models fit to each mode indicate that to maximize distance of ascent, brook trout should have swum at ground speeds of 4.9 body lengths·s⁻¹ in sprint 1 mode and 9.26 body lengths·s⁻¹ in sprint 2 mode (equation 9). The distance-maximizing ground speed for brown trout was 5.65 body lengths·s⁻¹.

Critical flow velocity for switching between the two sprint modes (U_{fcrit}) was 13.69 body lengths·s⁻¹ (equations 10–11). Note that in Figures 32C-32F, the coefficients used to calculate U_{fcrit} were fairly stable; as such this value can be expected to be robust despite the apparent imprecision in the mode shift estimate. Flow velocities encountered at the low-velocity condition were less than U_{fcrit} for most individuals and greater than U_{fcrit} for most individuals under the high-velocity treatment (Figures 33A and 33B). Ground speeds were greater for brook trout encountering flows $> U_{\text{fcrit}}$ (3.74 ± 1.36 body lengths·s⁻¹ versus 2.74 ± 0.69 body lengths·s⁻¹ for fish encountering flows $< U_{\text{fcrit}}$; $P < |t| = 0.001$). Variance in ground speed among individuals was also greater at flows $> U_{\text{fcrit}}$ (Folded F, $P = 0.0001$).

Within a given attempt, however, ground speeds were steady throughout the ascent, varying on average by less than 18.6% of the mean ground speed for that attempt. This behavior was similar between the two velocity treatments ($P = 0.543$). This means that the observed mean ground speeds accurately represent actual swim speeds and were not strongly affected by hesitation or other variability in swim speed during ascent.

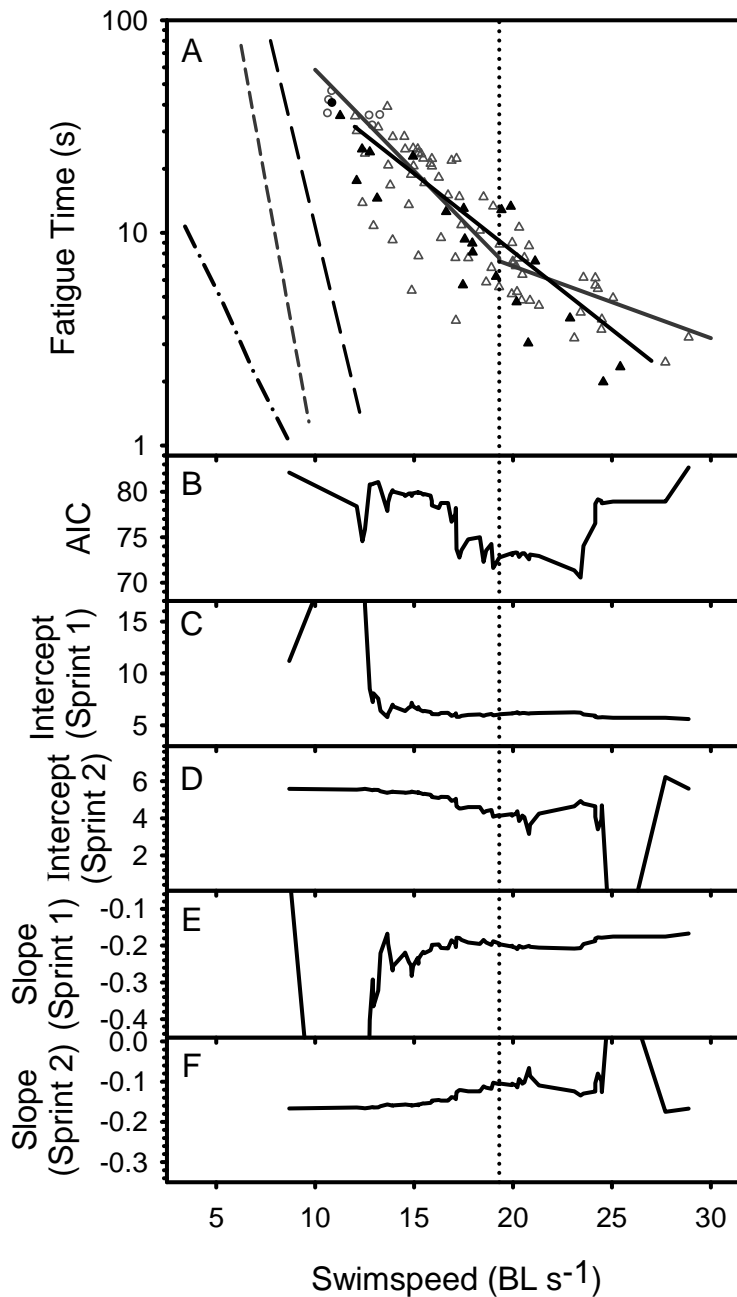


Figure 32.- Endurance data and moving point regression analysis of shift between two sprint modes. Panel A shows swim speed-fatigue time relationship for brook trout and brown trout, with data from Bainbridge (1960, *sensu* Brett 1964) for rainbow trout (dash-dot) and from Peake et al (1997) for brook trout (short dashes) and brown trout (long dashes) for comparison. Panels B-F show results of moving point regression analysis of brook trout data, with AIC values for each step (Panel B) and coefficient estimates for each model element at each step (Panels C-F). Modes are termed Sprint 1 (slower mode) and Sprint 2 (faster mode). Lower AIC values indicate a better model fit, with differences >3 indicating strong evidence for an improved model. Panels C-F show effect of different breakpoint between Sprint 1 and Sprint 2 modes on coefficient estimates. Vertical dotted line indicates selected breakpoint for analyses used elsewhere in this paper.

Nevertheless, under both flow conditions, actual ground speeds were considerably lower than those required to maximize distance (U_{gopt}). Physiological limits may have played a role here: as U_f approached U_{fcrit} , trout were required to swim at speeds greater than U_{ps} (the point at which they switched from sprint 1 to sprint 2) to attain U_{gopt} . This occurred for slightly fewer than half of the observations summarized in Figure 33. For those individuals this created a potential paradox, requiring fish to swim at speeds $> U_{\text{ps}}$ to maximize distance for the sprint 1 mode. If U_{ps} is under some degree of volitional control, however, this paradox can be resolved. It is interesting, therefore, to note the broad range of potential values for U_{ps} (Figure 32B). The paradox may explain the strong mode of swim speeds at about 20 body lengths $\cdot\text{s}^{-1}$ (Figure 33D) - the data appear to suggest that trout were attempting to optimize for ground speeds under sprint 1 mode, while at the same time avoiding the switch to sprint 2 mode. The reason for the second mode at 24 body lengths $\cdot\text{s}^{-1}$ (actually 23-25 body lengths $\cdot\text{s}^{-1}$; see Figure 32A) is unclear. It may simply be that this represents the limits to swim speed: only two individuals swam faster than 25.1 body lengths $\cdot\text{s}^{-1}$, and the lengths of these individuals were 11.4 and 10.3 cm, respectively, representing two of the shortest individuals in the study (Figure 29). Although maximum swim speed scales with body length, the relationship is not perfectly isometric or necessarily linear, and smaller individuals are thought to have greater maximum relative swim speeds (Goolish 1989, 1991). These data therefore suggest that 25 body lengths $\cdot\text{s}^{-1}$ may represent the limit to swim speed for brook trout in this size range.

The effect of swim speed on absolute distance of ascent is summarized in Figures 34 and 35. Because most individuals swam at speeds well below U_{gopt} , they failed to progress as far up the flume as they would have had they swum faster. This means that the distance that they were able to ascend was limited by their behavior rather than physiological limits to performance.

In some cases, the distance-maximizing ground speed against the faster flow velocity exceeded the maximum observed swim speeds (Tables 8 and 10; Figures 29, 32, and 33; equations 7–11). For example, for a brook trout swimming against a flow velocity of 16 body lengths $\cdot\text{s}^{-1}$ ($U_f > U_{\text{fcrit}}$), the maximum possible distance of ascent is 46.7 body lengths, requiring the individual to swim at $16 + 9.26 = 25.26$ body lengths $\cdot\text{s}^{-1}$ (sprint 2 mode). This might exceed the maximum swim speed for that individual. However, if this same individual swam at a speed that maximized its distance of ascent within sprint 1 mode ($16 + 4.9 = 20.9$ body lengths $\cdot\text{s}^{-1}$), it

would be able to traverse 40.5 body lengths, which is 6.2 body lengths or about 1 m less than it would have traversed at the higher speed. Thus at a fairly small cost in terms of distance traversed, the reduced swim speed might allow the fish to avoid committing whatever extra resources may be required to swim in the faster mode (Table 10; Figure 34B). Given the apparent scope for change from sprint 1 to sprint 2 (Figure 32B), this may be within the physiological and behavioral capability of these fish. If so, then this interplay between endurance, behavior, and flow might help explain the variability in ground speeds against the $2.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ condition.

Table 10.- Relationship between swim speed (U_s , $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) and fatigue time ($\text{Ln}(T)$) for brook trout and brown trout. Separate regressions were run on the brook trout data, separated by the two sprint modes shown in Figure 32. Models are based on the Weibull distribution and Equation 6. Optimal ground speed (U_{gopt} , $\text{BL}\cdot\text{s}^{-1}$) indicates speed at which fish should swim to maximize distance of ascent up the flume (Castro-Santos 2005); LCL and UCL indicate lower and upper confidence limits, respectively.

	Coefficient	SE	N	U_{gopt}		
				Estimate	LCL	UCL
Brook trout (Sprint 1)						
Intercept	6.171	0.411				
U_s	-0.204	0.026	49	4.90	3.92	6.58
Weibull Scale	2.942	0.375				
Brook trout (Sprint 2)						
Intercept	4.238	0.371				
U_s	-0.108	0.017	26	9.26	7.09	13.16
Weibull Scale	0.21	0.032				
Brown Trout						
Intercept	5.576	0.388				
U_s	-0.1771	0.0215	22	5.65	4.57	7.41
Weibull Scale	0.345	0.056				

Another important result demonstrated in Figure 34 is the effect of body size on potential distance of ascent. For fish swimming at a given relative swim speed (U_s), absolute U_f decreases with increasing body size, while absolute U_s increases. This combination of effects creates a substantial advantage for larger individuals attempting to cross velocity barriers. This can be seen most clearly in Figure 34B, where the largest individual far outpaced its peers, both in

terms of actual and potential distance of ascent. Regardless of the cause, the importance of including volitional ground speed in the assessment of the ability of trout to traverse barriers is clearly demonstrated by these data. By incorporating the swim speed – fatigue time relationship, flow velocity, and volitional swim speeds in a single formula (equation 7), we were able to explain 69% of the variability in realized distance of ascent for brook trout and 82% for brown trout (Figure 35). When two outliers were removed from the brook trout data, the predictive power for brook trout increased to 81%.

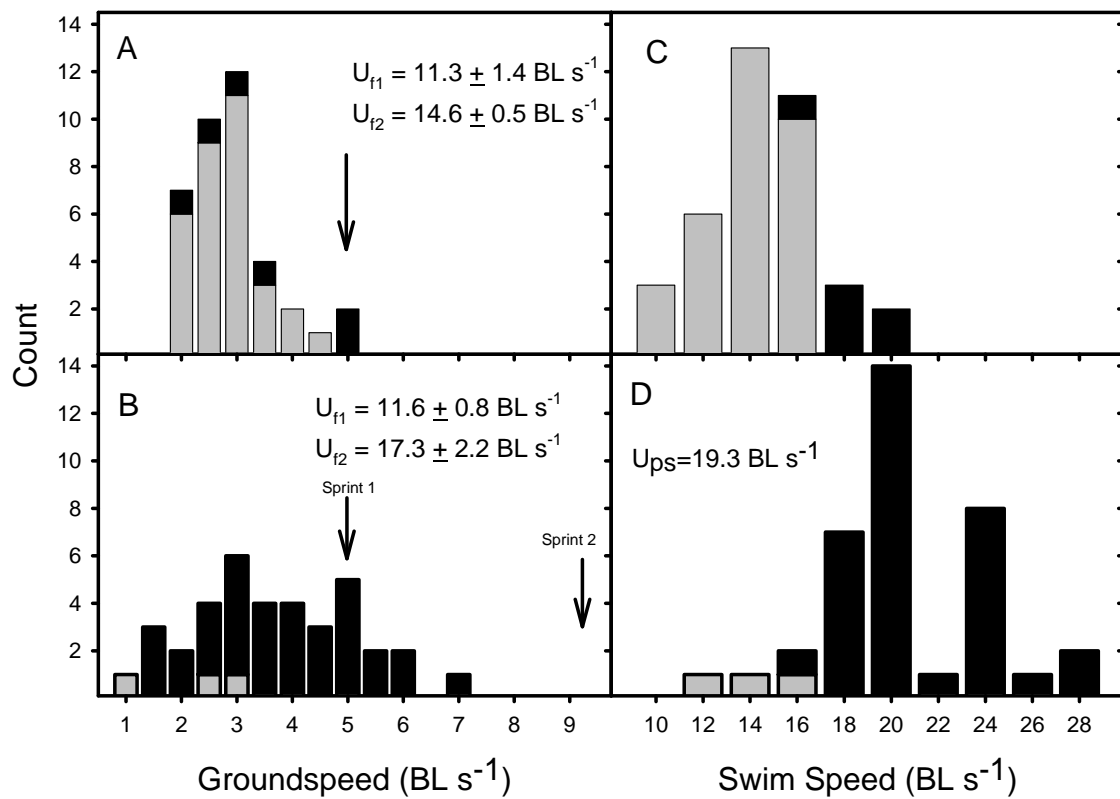


Figure 33.- Groundspeeds (panels A and B) and swim speeds (panels C and D) of brook trout swimming against flows less than and greater than the critical flow velocity for switching groundspeeds ($U_{fcrit} = 13.69 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$). Data are separated by nominal flow velocity: $1.6 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (panels A and C) and $2.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (panels B and D). Depending on body length and instantaneous flow, the $2.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ condition fell above (black bars) or below (gray bars) U_{fcrit} . Optimal groundspeeds for Sprint 1 and Sprint 2 swimming modes are indicated by arrows in Panels A and B. Note the strong mode at $20 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$ under the high-velocity treatment. These groundspeeds clearly show that these brook trout were not optimizing for distance maximization under either flow condition, and that this behavior was not constrained by swimming ability.

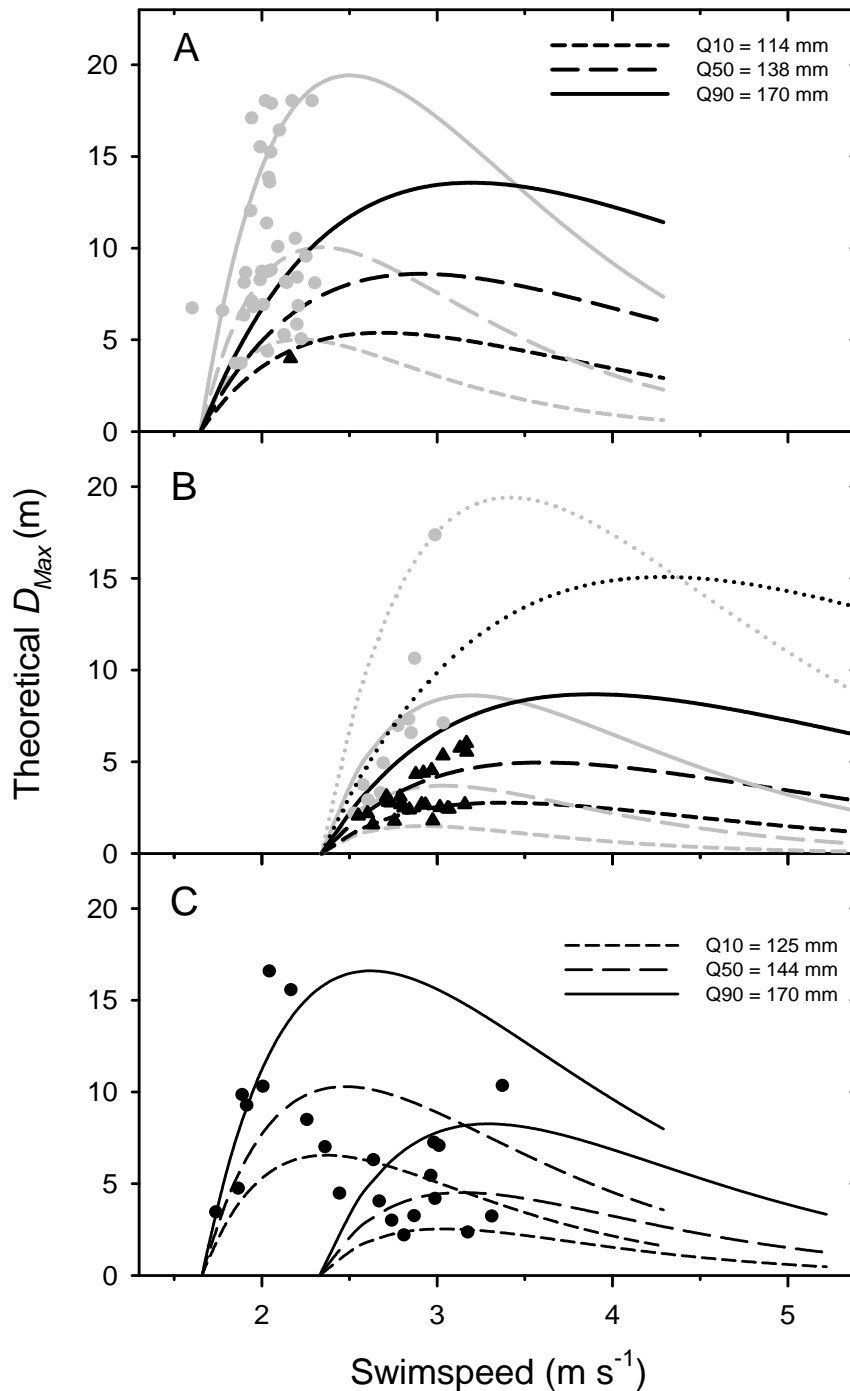


Figure 34.- Predicted maximum distance of ascent as a function of swim speed and flow velocity from Equation (12). Panels are for brook trout swimming against the low velocity treatment (Panel A), and high velocity treatment (Panel B), and brown trout against both treatments (Panel C). Gray circles indicate fish swimming in Sprint 1 mode and black triangles indicate Sprint 2 mode. Curves show the range of maximum distance of ascent across the range of possible swim speeds for the smallest 10th percentile (solid curves), median sized individuals (long dashes) and the upper 10th percentile (short dashes). Gray curves represent calculations from Sprint 1 mode and black curves represent sprint 2 mode. An additional dotted curve is shown in panel B—this is for the largest individual represented (length = 21.5 cm), and highlights the effect of body size on performance.

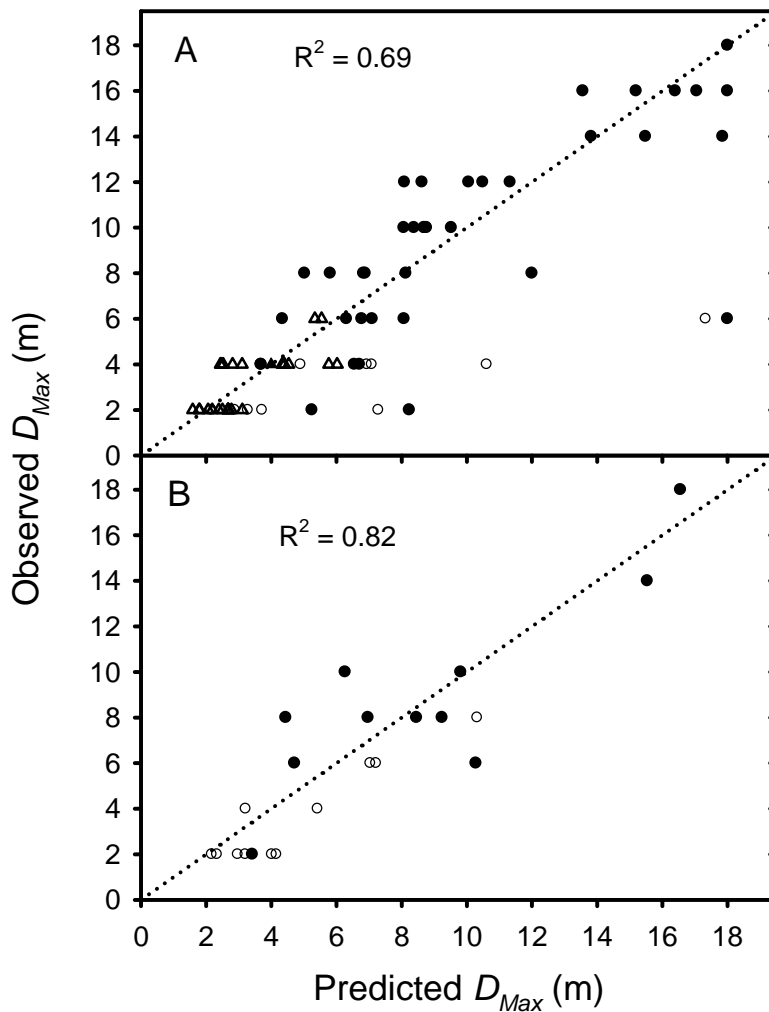


Figure 35.- Relationship between predicted vs. observed D_{Max} for brook trout (panel A) and brown trout (panel B). Filled symbols indicate low velocity treatment and open symbols indicate high velocity treatment; circles indicate Sprint 1 mode and triangles indicate Sprint 2 mode. R-squared values indicate fit of simple linear regression; when 2 outliers are removed from Panel A R-squared increased to 0.81.

Discussion

Brook trout and brown trout share similar ecologies and evolutionary histories. Both species evolved in close association with glaciation events and continue to occupy habitats that are periodically affected by ice cover (Power 2002; Klemetsen *et al.* 2003; Griffiths 2006). Likewise, both species are opportunistic invaders, exhibiting facultative anadromy and other migratory habits; are often among the first species to occupy streams that have undergone disturbance (Westley and Fleming 2011); and share similar habitat preferences and diets (MacCrimmon and Marshall 1968; Dunham *et al.* 2002). In addition to these characteristics, both species are known to exhibit phenotypic plasticity, developing musculature and fin morphology in

response to their habitat that helps them negotiate local hydraulic and ecological features (Johnston and Temple 2002; Imre *et al.* 2002). It is not surprising, therefore, that these two species should share common swimming abilities when collected from sympatric populations, as we have shown here. This means that velocity barriers alone are unlikely to selectively exclude either species from the other's habitat. There was some suggestion, however, that brook trout were more stimulated to enter stronger jets. Further evidence is needed, particularly given our limited sample size for brown trout, but these results suggest that differential responses to hydrology may influence distributions of the two species (Korsu *et al.* 2007). Our results differ considerably, however, with those of other published accounts of swimming ability of these species and their close relatives. Previous studies have documented swimming abilities that were greatly reduced compared with our data, and at least one study found that brook trout were inferior swimmers to both brown trout and juvenile Atlantic salmon (Peake *et al.* 1997; Figure 32). Earlier studies have likewise shown much poorer performance among sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*; Brett 1964) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*; Bainbridge 1960). The swimming abilities we documented dramatically exceeded previous observations in both absolute swimming speed and endurance time, to the extent that there was scarcely any overlap between the range of swim speeds we observed with those of earlier studies, despite the fact that fatigue times were comparable.

This difference in observed performance demonstrates the importance and value of using open-channel chambers and free swimming fish when measuring swimming ability. Enclosed swim chambers and respirometers commonly used for these studies restrict the ability of fish to recruit different muscle groups and behavioral strategies such as burst-and-coast swimming that may be important in extending their swimming ability (Peake and Farrell 2005; Tudorache *et al.* 2007, 2010). This is unfortunate, because the vast majority of data available on swimming ability and energetics are derived from enclosed chambers (Beamish 1978; Hammer 1995; Plaut 2001).

Although the constraints on burst-and-coast behaviors have been implicated in systematic error of swim chambers (Peake and Farrell 2006; Tudorache *et al.* 2007), we did not observe this behavior here. Instead all individuals appeared to be swimming steadily, with no evidence of an unsteady gait. This is consistent with earlier observations of high-speed swimming in open channel flumes. Castro-Santos (2005) observed burst-and-coast swimming only rarely,

and then only among large individuals swimming against relatively low-velocity flows ($1.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ or $4 \text{ body lengths}\cdot\text{s}^{-1}$). It is likely that burst-and-coast behaviors represent an intermediate gait, where fish employ both aerobic and anaerobic metabolism, but that once fish enter a true sprint they switch completely to anaerobic musculature (Jayne and Lauder 1994, 1996). This is consistent with Brett's (1964) observations of prolonged swimming, and explains the relatively narrow range of swim speeds typically available for prolonged mode relative to sprinting.

One factor that has lent credibility to these devices for studying swimming performance is the fact that measured performance tends to correspond well with predictions of maximum speeds derived from muscle physiology. Those predictions combined maximum twitch velocity of isolated muscle plugs with the kinematic relationship between tail-beat frequency and swim speed to develop theoretical maxima (Wardle 1975, 1980; Videler and Wardle 1991). This approach holds intuitive appeal, as it seems to provide a mechanistic solution to the maximum speed at which it is possible for fish to swim. Some data exist from marine fish swimming in large tanks that appear to support predictions generated using this method (He and Wardle 1988; Wardle and He 1988; Videler and Wardle 1991). Our study and earlier studies of rheophilic species, however, document performance that consistently exceeds the predicted maxima (Weaver 1963; Castro-Santos 2005; Castro-Santos and Haro 2010), suggesting that there may be an underlying flaw in the reasoning behind Wardle's (1975) predictions. Potential flaws include (1) contraction velocity of muscles may be greater *in vivo* than *in vitro*; (2) the relationship between tail-beat frequency and swim speed may not remain constant, but instead decline with increased swim speed; (3) other kinematic shifts may occur at high swim speeds; or (4) fish are able to capitalize on the complex hydraulics of open-channel flow, thereby expanding their range of possible swim speeds.

It seems very likely that reality comprises some combination of these factors. Available data suggest that *in vitro* muscle twitch velocity corresponds well with tail-beat frequency *in vivo* (Wardle and Videler 1980), and it is unlikely that improved *in vivo* muscle kinematics can explain increased performance of the magnitude described here. Wardle's (1975) predictions were largely predicated on the tail-beat – swim speed relationships described by Bainbridge (1960) and Hunter and Zweifel (1971). Those data were collected at speeds well below what we describe here, and it is possible that the relationship does not hold at higher swim speeds. This option seems unlikely, because drag on a swimming fish increases with velocity as a power

function with an exponent value between 2 and 3 (Webb 1975). Therefore we would expect, if anything, that tail-beat frequency – swim speed relationship to increase at greater swim speeds, or just the opposite of what is proposed in item (2) above. If, however, recruitment of muscle groups and propulsive surfaces changes at high speed such a kinematic shift could alter this relationship (e.g., Wardle and Videler 1980; Drucker 1996; Jayne and Lauder 1996). Previously documented observations of scombrid fishes swimming at speeds greater than their theoretical maximum were interpreted as demonstrating effects of similar kinematic shifts (Wardle and Videler 1980).

The effect of body size may be an important factor in producing the observed performance. Aerobic capacity is well known to scale allometrically with size, with smaller individuals having greater relative capacity than larger individuals (Brett 1965; Goolish 1991; Videler 1993). The effect of anaerobic capacity, however, is less clear, with contradictory evidence suggesting isometry in some cases (Bainbridge 1960; Videler 1993) and allometry in others (Goolish 1989, 1991). For salmonids of 10–20 cm length, as were observed in the present study, maximum swim speeds of about 10 body lengths·s⁻¹ are commonly assumed (Beamish 1978; Videler 1993). Thus allometry alone does not explain our observations. This is not to say that allometry is not a factor: observations of large salmonids and other species swimming in open-channel flumes describe lower maximum speeds (Weaver 1963; Castro-Santos 2005), whereas blueback herring (22 cm FL) demonstrated similar capacity to the two species of trout in this study.

The role of hydraulic complexity (boundary effect, shear, turbulence) on swimming performance is not a likely candidate for the increased performance. Other authors have suggested that the boundary layer effect (decreased velocity in proximity to bottoms and sides) could be important in providing reduced flow regimes that fish can take advantage of. There is some evidence that this occurs in nature, but published accounts of this are associated with relatively low-velocity zones or in streams with large roughness elements (McLaughlin and Noakes 1998; Hinch and Rand 2000). In contrast, the flumes used for studying sprinting performance (e.g., the current study; Weaver 1963; Castro-Santos 2005) have smooth floors and walls, and the boundary layer is restricted to a very small area directly adjacent to each surface. Furthermore, fish appear to avoid walls and corners when swimming against strong flows (current study; Castro-Santos 2005). One likely explanation for this is that at high current velocities, the velocity gradient near the walls and corners creates unequal pressure

distributions on the two sides of the fishes' bodies. This would destabilize the fish, and so hinder rather than help propulsion. By swimming close to the floor but away from the walls, fish are able to avoid both the lowest and highest velocity zones. In this way they benefit from the reduced velocity near the boundary layer, but only where the hydraulic conditions are not destabilizing.

Another factor in open-channel hydraulics that might affect swimming performance is turbulence. Although it is sometimes possible for fish to take advantage of vortices to aid locomotion (Liao et al. 2003; Taguchi and Liao 2011), this has only been shown in very controlled conditions at low Reynold's numbers. The high Reynold's numbers associated with our flume conditions mean that the turbulence present in the flow was highly chaotic. Under these conditions it is unlikely that fish are able to take any advantage of this feature to improve performance. On the contrary, it is more likely that performance is actually reduced relative to more controlled systems (Enders *et al.* 2003; Liao 2007; Tritico and Cotel 2010). From the above we conclude that the most likely explanation for the improved performance relative to theoretical maxima derive primarily from inaccuracies in the underlying assumptions, possibly coupled with changes in kinematics and behavioral strategies associated with swimming against strong currents.

In addition to superior capacity, this study has also documented for the first time the presence of a second mode of sprint swimming. Earlier work has shown a mode shift at about 10 body lengths·s⁻¹ for several species of fish (Castro-Santos 2005), which itself was substantially greater than the original shift documented by Brett (1964) at 3–5 body lengths·s⁻¹. This is the first observation of a shift at speeds > 19 body lengths·s⁻¹; however, it is interesting to note that the speeds associated with sprint 2 mode exceed what was previously thought possible for these species. Most of the fish in the Castro-Santos (2005) study were of a larger size than these trout, however, and the increased speed of the mode shift could be an artifact of body size. Nevertheless, it would be interesting to explore this question further to determine whether and to what extent this mode shift is unique to salmonids.

The observed shift lends support to the concept presented above for a physiological explanation for the superior capacity. The method used to identify this shift also suggested that it may have been at least partially under facultative control. This has important implications for

the ability of fish to select from a suite of behaviors that could help to balance trade-offs associated with extreme performance. There are also implications for the energetics of locomotion and migration, and further research is needed to better understand the implications of velocity challenges to migratory energetics (Rand and Hinch 1998; Geist et al. 2002; Castro-Santos and Letcher 2010).

Although we have shown here that swimming capacity of these two species exceeds expectations, most individuals of both species fell far short of maximizing their distance of ascent under either flow velocity treatment. In almost all cases, individuals swam at speeds well below the distance maximizing ground speed (U_{gopt}). Given the shape of the relationship between swim speed, flow velocity, and distance traversed, swimming slower than U_{gopt} severely limits the ability of the fish to traverse barriers. This was particularly evident under the high-velocity treatment. Under this condition most trout (i.e., those larger than 140 mm) were capable of ascending distances > 7 m. Because they failed to swim fast enough, however, almost no individuals actually achieved this distance.

This pattern is similar to observations on other species. In a test of three anadromous clupeids and three potomodromous species, only the anadromous clupeids approximated distance-maximizing speeds (Castro-Santos 2005; Castro-Santos and Haro 2010). The clupeids were also the only species to show the predicted increase in ground speed against increased flow velocity. Although not quantified in the same units, similar patterns have been observed for several anadromous salmonid species (Weaver 1963), and it appears that salmon may also approximate distance-maximizing speeds.

The data presented here provide further evidence that this failure to optimize represents a behavioral limit rather than a physiological limit. Trout in the size range of 25–30 body lengths·s⁻¹ may represent the physiological upper limit to swimming speed. At the high-velocity condition most trout would have maximized distance of ascent by swimming at speeds < 27 body lengths·s⁻¹, e.g., the primary factor limiting distance was behavioral rather than physiological, although in this case it appears that physiological limits were approached.

These data also indicate that the behavioral limits to performance can be quantified and used to better understand how behavior and physiology interact with hydraulics to produce velocity barriers. Significantly, by accounting only for swim speed and endurance we were able to

account for >80% of the variability in distance of ascent for both species. This implies that individuals were in most cases actually swimming to fatigue rather than abandoning their ascent for other reasons (e.g., loss of motivation, etc.). It also means that by studying volitional swim speeds in open-channel flow, robust models can be developed to help to explain distributional limits and to produce better engineering criteria for fishways and culverts.

The importance of improving engineering criteria was also highlighted by the increased motivation that brook trout showed under the high-velocity condition. This is consistent with the findings of other studies (Weaver 1963; Castro-Santos 2002, 2004) and suggests that passage can only be optimized by carefully weighing parameters such as barrier length, motivation (entry rate), swimming capacity, and behavior. Failure to account for all these components creates a risk of providing conditions that fail to stimulate movement if conditions are too slow or of creating velocity barriers if conditions are too fast. Existing standards in broad application (Beach 1984; Bell 1991; Larinier 2002) therefore put too much emphasis on physiology and may be creating barriers that could be avoided with more comprehensive design.

Acknowledgements

This work was supported by the staff and facilities of the USGS S.O. Conte Anadromous Fish Research Center. In addition to the authors, several individuals assisted in conducting the experiments, including Alex Haro, Sergio Makrakis, Helio Fontes, John Noreika, Steve Walk, and Phil Rocasah. Any use of trade, product, or firm names is for descriptive purposes only and does not imply endorsement by the US Government.

References

- Allison, P.D. 1995. Survival analysis using the SAS system: a practical guide. SAS Institute, Cary, NC.
- Bainbridge, R. 1960. Speed and stamina in three fish. *J.Exp.Biol.* 37: 129-153.
- Beach, M. H. 1984. Fish pass design--criteria for the design and approval of fish passes and other structures to facilitate the passage of migratory fish in rivers. Ministry of Agriculture, Fisheries, and Food; Directorate of Fisheries Research; Fisheries Research Technical Report 78. Lowestoft.
- Beamish, F.W.H. 1978. Swimming capacity. *In* Fish Physiology, Vol. VII, Locomotion. *Edited by* W.S.Hoar and D.J.Randall. Academic Press, London. pp. 101-187.
- Bell, M.C. 1991. Fisheries Handbook of Engineering Requirements and Biological Criteria. U.S. Army Corps of Engineers, Portland, OR.
<http://www.dtic.mil/dtic/tr/fulltext/u2/a275026.pdf>
- Brett, J.R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 21: 1183-1226.
<https://doi.org/10.1139/f64-103>
- Brett, J.R. 1965. The relation of size to the rate of oxygen consumption and sustained swimming speeds of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J. Fish. Res. Board Can.* 22: 1491–1501. <https://doi.org/10.1139/f65-128>
- Burnham, K.P. and Anderson, D.R. 2002. Model Selection and Multi-Model Inference. A Practical Information-Theoretic Approach. Springer, New York.
- Castro-Santos, T. 2002. Swimming performance of upstream migrant fishes: new methods, new perspectives. Ph.D. thesis, University of Massachusetts, Amherst.
- Castro-Santos, T. 2004. Quantifying the combined effects of attempt rate and swimming capacity on passage through velocity barriers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(9), 1602-1615. <https://doi.org/10.1139/f04-094>

- Castro-Santos, T. 2005. Optimal swim speeds for traversing velocity barriers: an analysis of volitional high-speed swimming behavior of migratory fishes. *Journal of Experimental Biology*, 208(3), 421-432. <https://doi.org/10.1242/jeb.01380>
- Castro-Santos, T. & Haro, A. 2010. Fish guidance and passage at barriers. *In Fish Locomotion: An Eco-Ethological Perspective. Edited by P.Domenici and B.G.Kapoor.* Science Publishers, Enfield, NH. pp. 62-89.
- Castro-Santos, T. & Letcher, B.H. 2010. Modeling migratory bioenergetics of Connecticut River American shad (*Alosa sapidissima*): implications for the conservation of an iteroparous anadromous fish. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 67: 806-830. <https://doi.org/10.1139/F10-026>
- Castro-Santos, T., & Perry, R. W. 2012. Time-to-event analysis as a framework for quantifying fish passage performance. *Telemetry techniques: a user guide for fisheries research. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland*, 427-452.
- Castro-Santos, T., Haro, A., & Walk, S. 1996. A passive integrated transponder (PIT) tagging system for monitoring fishways. *Fish. Res.* 28: 253–261. [https://doi.org/10.1016/0165-7836\(96\)00514-0](https://doi.org/10.1016/0165-7836(96)00514-0)
- Chow, V.T. 1959. *Open Channel Hydraulics.* McGraw-Hill Book Company, Inc, New York, NY.
- Drucker, E.G. 1996. The use of gait transition speed in comparative studies of fish locomotion. *Am. Zool.* 36: 555–566.
- Dunham, J.B., Adams, S.B., Schroeter, R.E., & Novinger, D.C. 2002. Alien invasions in aquatic ecosystems: Toward an understanding of brook trout invasions and potential impacts on inland cutthroat trout in western North America. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12: 373-391. <https://doi.org/10.1023/A:1025338203702>
- Elvira, B. & Almodóvar, A. 2001. Freshwater fish introductions in Spain: facts and figures at the beginning of the 21st century. *Journal of fish Biology*, 59: 323-331. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb01393.x>
- Enders, E.C., Boisclair, D., & Roy, A.G. 2003. The effect of turbulence on the cost of swimming for juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 60: 1149-1160. <https://doi.org/10.1139/f03-101>

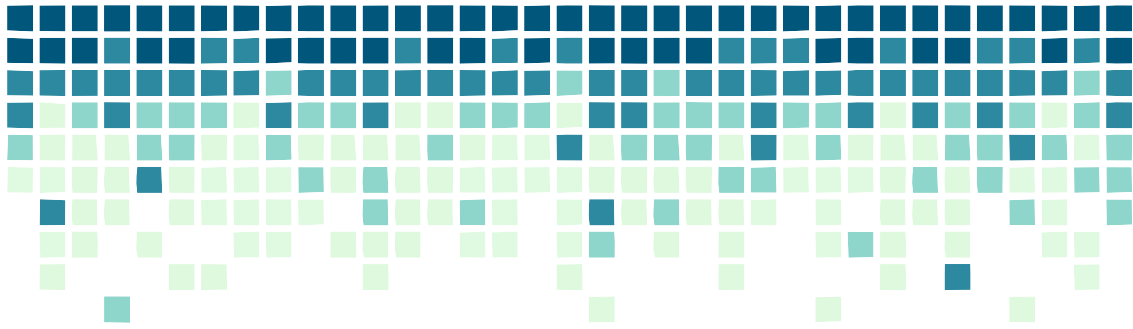
- Fausch, K.D. 2008. A paradox of trout invasions in North America. *Biological Invasions* 10: 685-701.
- Geist, D.R., Brown, R.S., Lepla, K., and Chandler, J. 2002. Practical application of electromyogram radiotelemetry: The suitability of applying laboratory-acquired calibration data to field data. *N.Am.J.Fish.Mgt.* 22: 474-479. [https://doi.org/10.1577/1548-8675\(2002\)022<0474:PAOERT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8675(2002)022<0474:PAOERT>2.0.CO;2)
- Goolish, E.M. 1989. The scaling of aerobic and anaerobic muscle power in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Journal of Experimental Biology*. 147 493-505.
- Goolish, E.M. 1991. Anaerobic swimming metabolism of fish: Sit-and-wait versus active forager. *Physiological Zoology (Physiol. Zool)* 64: 485-501. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1991.tb01134.x>
- Griffiths, D. 2006. Pattern and process in the ecological biogeography of European freshwater fish. *J. Anim. Ecol.* 75: 734–751. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01094.x>
- Hammer, C. 1995. Fatigue and exercise tests with fish. *Comparative Biochemistry & Physiology* 112A: 1-20. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(95\)00060-K](https://doi.org/10.1016/0300-9629(95)00060-K)
- Haro, A., Castro-Santos, T., Noreika, J. & Odeh, M. 2004. Swimming performance of upstream migrant fishes in open-channel flow: a new approach to predicting passage through velocity barriers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(9), 1590-1601. <https://doi.org/10.1139/f04-093>
- He, P. & Wardle, C.S. 1988. Endurance at Intermediate Swimming Speeds of Atlantic Mackerel, *Scomber-Scombrus* L, Herring, *Clupea-Harengus* L, and Saithe, *Pollachius-Virens* L. *J.Fish Biol.* 33: 255-266. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1988.tb05468.x>
- Hinch, S.G. & Rand, P.S. 2000. Optimal swimming speeds and forward-assisted propulsion: energy-conserving behaviours of upriver-migrating adult salmon. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 57: 2470-2478. <https://doi.org/10.1139/f00-238>
- Hosmer, D.W. & Lemeshow, S. 1999. *Applied Survival Analysis Regression modelling of time to event data*. John Wiley and Sons, Inc., New York.

- Hunter, J.H. and Zweifel, J.R. 1971. Swimming speed, tail beat frequency, tail beat amplitude, and size in jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, and other fishes. *Fish.Bull.* 69: 253-266.
- Imre, I., McLaughlin, R.L., & Noakes, D.L.G. 2002. Phenotypic plasticity in brook charr: changes in caudal fin induced by water flow. *J.Fish Biol.* 61: 1171-1181.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb02463.x>
- Jayne, B.C., & Lauder, G.V. 1994. How swimming fish use slow and fast muscle fibers: implications for models of vertebrate muscle recruitment. *J. Comp. Physiol. A*, 175: 123–131.
- Jayne, B.C. & Lauder, G.V. 1996. New data on axial locomotion in fishes: how speed affects diversity of kinematics and motor patterns. *Amer.Zool.* 36: 642-655.
<https://doi.org/10.1093/icb/36.6.642>
- Johnston, I.A. & Temple, G.K. 2002. Thermal plasticity of skeletal muscle phenotype in ectothermic vertebrates and its significance for locomotory behaviour [Review]. *J.Exp.Biol.* 205: 2305-2322.
- Kaplan, E.L. & Meier, P. 1958. Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association* 53: 457-481.
<https://doi.org/10.1080/01621459.1958.10501452>
- Klemetsen, A., Amundsen, P.A., Dempson, J.B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M.F., & Mortensen, E. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* L.: a review of aspects of their life histories. *Ecol.Freshw.Fish* 12: 1-59. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x>
- Korsu, K., Huusko, A., & Muotka, T. 2010. Invasion of north European streams by brook trout: hostile takeover or pre-adapted habitat niche segregation? *Biological Invasions* 12: 1363-1375. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9553-x>
- Korsu, K., Huusko, A., & Muotka, T. 2007. Niche characteristics explain the reciprocal invasion success of stream salmonids in different continents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 9725-9729.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0610719104>

- Larinier, M. 2002a. Fishways - General considerations. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture* 21-27.
- Liao, J.C. 2007. A review of fish swimming mechanics and behaviour in altered flows. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 362: 1973-1993. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2082>
- Liao, J.C., Beal, D.N., Lauder, G.V., & Triantafyllou, M.S. 2003. Fish exploiting vortices decrease muscle activity. *Science* 302: 1566-1569. <https://doi.org/10.1126/science.1088295>
- Loesch, J.G. 1987. Overview of life history aspects of anadromous alewife and blueback herring in freshwater habitats. *In* Common strategies of anadromous and catadromous fishes. *Edited by* M.J. Dadswell, R.J. Kluda, C.M. Moffitt, R.L. Saunders, R.A. Rulifson, and J.E. Cooper. American Fisheries Society, Bethesda, Md. pp. 89–103.
- Lynch, A. & Taylor, W. 2010. Evaluating a science-based decision support tool used to prioritize brook charr conservation project proposals in the eastern United States. *Hydrobiologia* 650: 233-241. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9989-0>
- MacCrimmon, H.R. & Marshall, T.L. 1968. World Distribution of Brown Trout *Salmo Trutta*. *J.Fish.Res.Bd.Canada* 25: 2527-2548. <https://doi.org/10.1139/f68-225>
- McLaughlin, R.L. & Noakes, D.L.G. 1998. Going against the flow - an examination of the propulsive movements made by young brook trout in streams. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 55: 853-860. <https://doi.org/10.1139/f97-308>
- Northcote, T. G. 1978. Migratory strategies and production of freshwater fishes. *Ecology of freshwater fish production*, 326.
- Peake, S. 2004. An evaluation of the use of critical swimming speed for determination of culvert water velocity criteria for smallmouth bass. *Trans.Am.Fish.Soc.* 133: 1472-1479. <https://doi.org/10.1577/T03-202.1>
- Peake, S.J. & Farrell, A.P. 2005. Postexercise physiology and repeat performance behaviour of free-swimming smallmouth bass in an experimental raceway. *Physiological and Biochemical Zoology* 78: 801-807. <https://doi.org/10.1086/432148>

- Peake, S.J. & Farrell, A.P. 2006. Fatigue is a behavioural response in respirometer-confined smallmouth bass. *J.Fish Biol.* 68: 1742-1755. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.01052.x>
- Peake, S.J., McKinley, R.S., & Scruton, D.A. 1997. Swimming performance of various freshwater Newfoundland salmonids relative to habitat selection and fishway design. *J. Fish Biol.* 51: 710–723. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb01993.x>
- Peterson, D.P., Rieman, B.E., Dunham, J.B., Fausch, K.D., & Young, M.K. 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*). *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 65: 557-573. <https://doi.org/10.1139/f07-184>
- Plaut, I. 2001. Critical swimming speed: its ecological relevance. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology.* 131 41-50. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(01\)00462-7](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(01)00462-7)
- Porto, L.M., McLaughlin, R.L., & Noakes, D.L.G. 1999. Low-head barrier dams restrict the movements of fishes in two Lake Ontario streams. *N.Am.J.Fish.Mgt.* 19: 1028-1036. [https://doi.org/10.1577/1548-8675\(1999\)019<1028:LHBDRT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8675(1999)019<1028:LHBDRT>2.0.CO;2)
- Power, G. 2002. Charrs, glaciations and seasonal ice. *Environmental Biology of Fishes* 64: 17-35.
- Rand, P.S. & Hinch, S.G. 1998. Swim speeds and energy use of upriver-migrating sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) - simulating metabolic power and assessing risk of energy depletion. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 55: 1832-1841. <https://doi.org/10.1139/f98-068>
- Ribeiro, F., Elvira, B., Collares-Pereira, M.J., & Moyle, P.B. 2008. Life-history traits of non-native fishes in Iberian watersheds across several invasion stages: a first approach. *Biological Invasions* 10: 89-102.
- SAS. 2008. SAS Version 9.2. SAS Institute, Inc., Carey, North Carolina.
- Taguchi, M. & Liao, J.C. 2011. Rainbow trout consume less oxygen in turbulence: the energetics of swimming behaviors at different speeds. *J.Exp.Biol.* 214: 1428-1436. <https://doi.org/10.1242/jeb.052027>

- Tritico, H.M. & Cotel, A.J. 2010. The effects of turbulent eddies on the stability and critical swimming speed of creek chub (*Semotilus atromaculatus*). *J.Exp.Biol.* 213: 2284-2293. <https://doi.org/10.1242/jeb.041806>
- Tudorache, C., Viaenen, P., Blust, R., and De Boeck, G. 2007. Longer flumes increase critical swimming speeds by increasing burst and glide swimming duration in carp (*Cyprinus carpio*, L.). *J.Fish Biol.* 71: 1630-1638. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01620.x>
- Tudorache, C., O'Keefe, R.A., & Benfey, T.J. 2010. Flume length and post-exercise impingement affect anaerobic metabolism in brook charr *Salvelinus fontinalis*. *J.Fish Biol.* 76: 729-733. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.04.010>
- Videler, J. J. & Wardle, C. S. 1991. Fish swimming stride by stride: speed limits and endurance. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1(1), 23-40.
- Videler, J.J. 1993. *Fish swimming*. Chapman & Hall, London.UK.
- Wardle, C.S. 1975. Limit of fish swimming speed. *Nature* 255: 725-727. <https://doi.org/10.1038/255725a0>
- Wardle, C.S. 1980. Effects of temperature on the maximum swimming speed of fishes. *In* *Environmental physiology of fishes*. Edited by M.A.Ali. Plenum, New York. pp. 519-531.
- Wardle, C.S. & Videler, J.J. 1980. How do Fish Break the Speed Limit. *Nature* 284: 445-447. <https://doi.org/10.1038/284445a0>
- Wardle, C.S. & He, P. 1988. Burst swimming speeds of mackerel, *Scomber scombrus* L. *J.Fish Biol.* 471-478. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1988.tb05382.x>
- Weaver, C.R., 1963. Influence of water velocity upon orientation and performance of adult migrating salmonids. *Fish. Bull.*, 63, 24.
- Webb, P.W. 1975. Hydrodynamics and energetics of fish propulsion. *Bull.Fish.Res.Bd.Canada* 190: 1-158.
- Westley, P.A.H. and Fleming,I.A. 2011. Landscape factors that shape a slow and persistent aquatic invasion: brown trout in Newfoundland 1883-2010. *Diversity and Distributions* 17: 566-579. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00751.x>



CAPITULO 2

**Sprinting performance of two Iberian fish:
Luciobarbus bocagei and *Pseudochondrostoma
duriense* in an open channel flume**

Ecological Engineering

<http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.05.033>

Sprinting performance of two Iberian fish: *Luciobarbus bocagei* and *Pseudochondrostoma duriense* in an open channel flume

F.J. Sanz-Ronda¹, J. Ruiz-Legazpi¹, F.J. Bravo Córdoba¹, S. Makrakis² and T. Castro-Santos³

Abstract

This paper presents sprinting data from Iberian barbel (*Luciobarbus bocagei*) and northern straight-mouth nase (*Pseudochondrostoma duriense*), volitionally swimming against high velocity flows (1.5, 2.5 and 3 m·s⁻¹) in an open channel flume. Swimming endurance and speed greatly exceeded previously published observations with both species attaining swim speeds > 20 body length· s⁻¹. Flow velocity was the primary variable limiting the distance both species were able to traverse. Barbel swam greater distances than nase at higher flow velocities, with longer individuals attaining greater distances than smaller ones. The results challenge established fish passage guidelines, suggesting that in some cases these species are capable of passing much higher velocities than was previously believed.

¹ ETSIIAA de Palencia, Universidad de Valladolid, UD de Hidráulica e Hidrología, Avda. de Madrid, 57, 34004 Palencia.

² Universidade Estadual Do Oeste do Parana, Rua da Faculdade, 645 Toledo-Paraná, Brazil.

³ S.O. Conte Anadromous Fish Research Center, USGS-LSC, P.O. Box 796, One Migratory Way, Turners Falls, MA 01376, USA.

Introduction

Swimming performance limits the ability of riverine fish to move through natural streams, and also past anthropogenic structures including dams, gauging stations, culverts, weirs, and fishways. Often these structures create velocity barriers, zones of high velocity flows that may exceed the ability of some or all individuals to pass. This leads to fragmentation of the river continuum, reducing access to habitat and in some cases causing the decline or even extinction of riverine and anadromous populations (Morita and Yamamoto, 2002; Romão *et al.*, 2012).

Successful passage through these structures is governed by a combination of swimming capacity, behavior, and motivation. Once a fish enters the barrier, it must be able to swim faster than the speed of flow in order to make forward progress, but not so fast that it fatigues before passing. This forward progress must then be sustained for sufficient time to enable the fish to traverse the barrier. The relationship between swim speed and fatigue time determines the speed at which fish must swim in order to maximize likelihood of successful passage (Castro-Santos, 2005; Castro-Santos and Haro, 2010).

The most common method used to quantify fish swimming performance was developed by Brett (1964), and consists in forcing the fish to swim in a controlled flow chamber or tunnel. This allows the determination of the critical swimming speed (U_{crit}), which is an estimate of the maximum velocity that a fish can maintain for a given time interval (Beamish, 1978). U_{crit} is often referenced as an approximation of maximum sustained speeds and forms a common basis for maximum velocity criteria in fishways and culverts (Beamish, 1978; Mateus *et al.*, 2008; Puertas *et al.*, 2012; Santos *et al.*, 2014). A related set of tests designed to estimate endurance at higher swim speeds (fixed velocity tests; Brett, 1964) have also been used to develop criteria for shorter distances.

Other criteria for fish passage hydraulics include the generic models developed by Beach (1984). These are used in many fishway manuals (Bell, 1991; Clay, 1995; Larinier, 2002a), and predict fish sprinting/burst speeds and distance of ascent through velocity challenges.

Recent studies have challenged both approaches. Endurance data collected using small swim chambers such as are used for U_{crit} and fixed velocity tests consistently underestimate performance of free-ranging fish (Castro-Santos *et al.*, 2013; Tudorache *et al.*, 2007; Tudorache *et al.*, 2010; Peake, 2008). The Beach (1984) models have also been criticized as

unreliable and inappropriate on both theoretical and applied grounds (Castro-Santos and Haro, 2006). Both methods consistently underestimate actual capacity, leading to overly 'conservative' fishway designs that may in fact hinder passage rather than facilitating it (Castro-Santos, 2004; Castro-Santos *et al.*, 2013; Weaver, 1963).

These concerns have led some researchers to develop open-channel flumes in which fish volitionally stage ascent attempts, often against high velocity flows (Haro *et al.*, 2004; Peake and Farrell, 2004; Weaver, 1963). Results of these studies have consistently shown fish to be capable of swimming at far greater speeds than predicted from fish confined in swim tunnels (Castro-Santos, 2005; Castro-Santos *et al.*, 2013). Even those studies may be conservative, however, because telemetry techniques used to monitor movements underestimate distance (Haro *et al.*, 2004).

To date, all open-channel swimming performance studies have been performed in North America, and with the exception of brown trout (*Salmo trutta*; Castro-Santos *et al.*, 2013) no data are available on sprinting performance of unconstrained riverine species endemic to Europe.

In Iberia, endemic rheophylic cyprinids dominate the native fauna. These are mostly potamodromous species that play an important role in trophic interactions within their ecosystems (Doadrio, 2001). Many of these species have protected status under IUCN (International Union for Conservation of Nature) indeed, Iberian species comprise one of the most endangered fish fauna in all of Europe.

The most common Iberian genera are *Luciobarbus* (Iberian barbels) and *Parachondrostoma* and *Pseudochondrostoma* (nases). Species of these genera occupy similar habitats and spawning movements overlap in time, but their ecology and morphology differ, with barbels being more benthic and less fusiform than nases (Doadrio, 2001).

This group of fish is affected by numerous anthropogenic barriers, and there is a need to develop reliable swimming performance data to support conservation efforts (Sanz-Ronda *et al.*, 2010). Although U_{crit} data are available for some species (Alexandre *et al.*, 2014; Mateus *et al.*, 2008; Romão *et al.*, 2012) these data cannot be reliably used for management applications for reasons described above.

Here, we describe a study of sprinting performance of two endemic Iberian fish: Iberian barbel (*Luciobarbus bocagei* Steindachner 1864, hereafter referred to as 'barbel'; IUCN status: Least Concern) and Northern straight-mouth nase (*Pseudochondrostoma duriense* Coelho 1985; hereafter referred to as 'nase'; IUCN status: Vulnerable), volitionally ascending an open channel flume against a range of high-velocity flows. The study was designed to determine traversable distances through different flow velocities, as well as to quantify endurance and behavior—both values that are of substantial biological interest, but that are also required for developing design criteria for fish passage.

Methods

Study apparatus

Swimming performance experiments were carried out in an open channel flume (Figure 36). The apparatus was modified from similar structures used in North America (Haro *et al.*, 2004; Castro-Santos *et al.*, 2013) and consisted of three different parts: a flow regulating head tank (0.5 m wide x 2.5 m deep x 7 m long), a swimming flume (0.5 m wide x 0.6 m deep x 25 m long), and a staging area (trapezoidal in shape, with maximum length and width of 4 and 3 m, respectively). Flow was introduced into the head tank directly from the Duero River via two regulating gates. At this location, the river surface was always >2.35 m above the floor of the flume, ensuring adequate flow supply for the range of velocities and depths tested. Water was discharged from the head tank into the flume under a slide gate. This allowed for control of total discharge, depth, and velocity as the water entered the flume. Flow straighteners (4 cm² mesh) were placed above and below the headgate to ensure uniform velocities throughout the flume cross-section. The sides and floor were made of polished concrete to reduce turbulence, flow friction, and boundary layer effect. Water levels were further maintained by regulating the depth of the downstream staging area (0.85–1.2 m).

Some boulders were placed on the bottom of the staging area to increase turbulence and create low-velocity zones in which fish could rest. Water was discharged from the staging area via a downstream spillway that also was used to control depth in the staging area as well as in the flume.

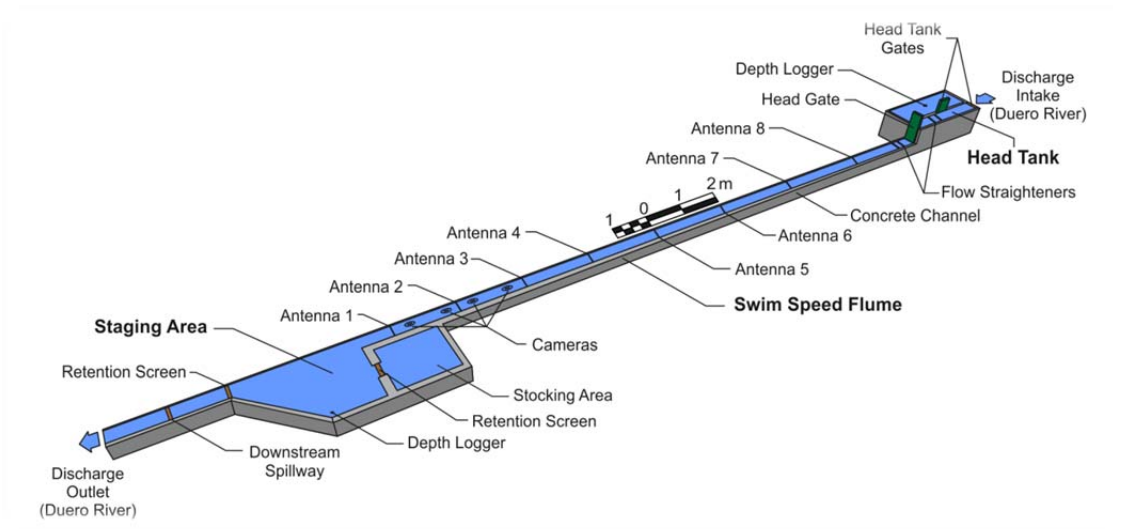


Figure 36.- Open channel flume facilities in Vadocondes showing head tank, swim speed flume, and staging area; also flow control mechanism (spillway, gates and depth loggers) and monitoring system (PIT antennas and cameras).

The water level in the river varied slightly during each trial. To account for this effect flows were continuously monitored using depth loggers, video, and velocity measurements. Two loggers (*Orpheus Mini*, *OTT Hydromet GmbH*) recorded depth to the nearest 0.002 m each minute in both the head tank and in the staging area; a camera continuously recorded depth data marked on a limnimeter (nearest 0.005 m) in the flume. Every 30 minutes velocity was measured in the middle of the flume to the nearest $0.01 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (propeller meter *Model 2100*, *Swoffer Instruments Inc.*). These velocity measurements were used to calibrate the depth loggers, providing a continuous record of flume conditions during each trial. In addition, detailed velocity measurements were made in the flume cross sections -every 2 m, beginning 0.5 m from the fish entrance- using the propeller meter mentioned above. Three measurements were taken during six seconds at each point on a 10 cm-square grid (from 5 cm away from each wall and floor). These measurements provided description of the flow profile and water velocity variability at each point (Figure 37).

Dissolved oxygen (nearest 0.1 ppm), pH (nearest 0.1 unit), suspended sediments (nearest 1 ppm), and turbidity (nearest 1 NTU) were monitored every hour at a nearby water quality station by the Duero River Authority.

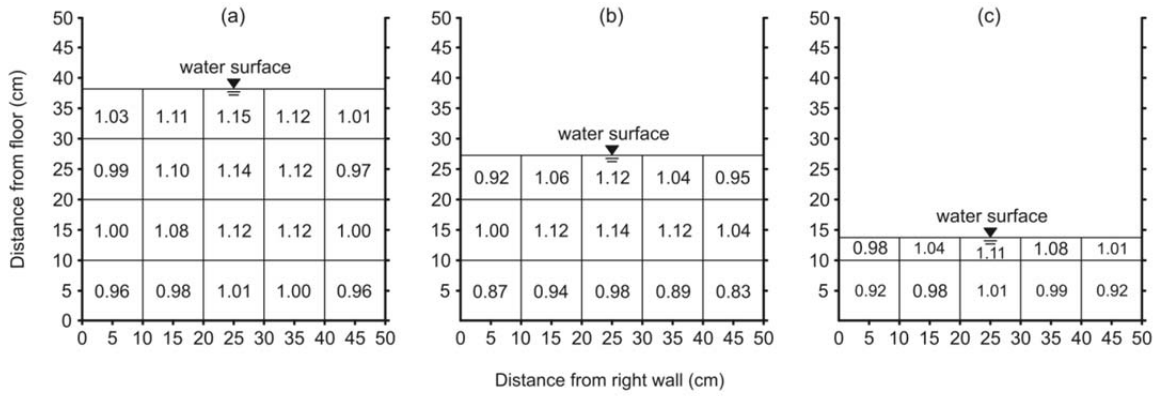


Figure 37.- Cross-sectional velocity profiles of the flume. Data are relative velocities at antenna 3, grouped by nominal velocity: (a) 1.5 m·s⁻¹; (b) 2.5 m·s⁻¹; (c) 3.0 m·s⁻¹.

Hydraulics in open channel flumes

Flow in open channels is characterized as supercritical or subcritical, depending on the relationship between the inertial and gravitational forces. The Froude number (F) defines this property:

$$(12) \quad F = \frac{U_f}{\sqrt{g \cdot L}}$$

where \bar{U}_f is mean flow velocity at a cross section (the fraction of discharge and cross section area); g represents gravity (9,81 m·s⁻²) and L is a characteristic length, in this case the depth of flow in a channel transect (Chow, 1959).

If $F > 1$ the flow is primarily driven by inertia (“pushed”), while $F < 1$ indicates that gravitation dominates (flow is “pulled”). F is important in this study because the flume was constructed with zero slope. This means that at supercritical flow water becomes slower and deeper to the downstream direction, whereas the opposite happens for subcritical flow. Transition between super and subcritical flows passes through a critical stage ($F = 1$), characterized by the formation of a hydraulic jump. Our experiments were carried out in strict super or subcritical flows, avoiding the critical regime ($F = 1$). This is because at $F = 1$ a standing wave develops within the flume, creating turbulence and unsteady and altered flow profiles that complicate measurements of swimming behavior and performance (Castro-Santos *et al.*, 2013; Castro-Santos, 2006).

Another useful way to classify flow in open channels is using the ratio to inertial and viscous forces. This relationship is defined by Reynolds number (Re), and groups flow into laminar ($Re \leq 2500$) or turbulent ($Re > 2500$) regimes (Chow, 1959):

$$(13) \quad Re = \frac{\overline{U}_f \cdot L}{\nu}$$

where L is a characteristic length, which in this case corresponds to the hydraulic radius (cross sectional area divided by wetted perimeter), and ν represents the kinematic viscosity of the working fluid (Vogel, 1994). Re is an important metric for understanding scaling effects of a given structure, and can be used to develop comparable devices or to assess how our device compares with structures in the field.

Instrumentation

Fish movements were monitored using a passive integrated transponder (PIT) telemetry system (Castro-Santos *et al.*, 1996). The system comprised 8 antennas positioned every 2 m, beginning 0.5 m from the flume entrance and ending 14.5 m upstream. Each antenna was constructed of 4 loops of 2.5 mm copper wire, and detected tags over a total range of 0.5 m (0.25 m on either side of the antenna plane). Two multiplexed readers (ORFID1 Half Duplex reader with antenna Multiplexer) energized and monitored 4 antennas each. These readers were synchronized on a single clock and programmed to run at their maximum frequency of 14 Hz. This produced a read rate of 3.5 Hz (a 0.29 s interval) at each antenna.

This antenna arrangement effectively graduated the flume into 7 discrete intervals, with gaps in detection of 1.5 m between each pair of adjacent antennas. This meant that it was possible for a fish to advance 1.5 m above a given antenna without being detected at the next antenna upstream. Previous studies used time and location of the most upstream detection to calculate fatigue time and distance (Castro-Santos, 2005; Haro *et al.*, 2004), a method that introduced a conservative bias to the data. To correct for this we developed the following new method for interpolating fatigue time and location from the PIT records.

Once a fish entered the flume we recorded the time of first and last detection of each exposure to each antenna. Exposures were differentiated by detection interval -any gap > 0.29 s at the uppermost antenna was interpreted as indicating that the fish had passed the antenna,

entered the next upstream interval, and subsequently re-entered the detection zone for that antenna as it returned downstream. We further assumed that half of this interval represented upstream movement, and half represented downstream movement. Thus, ascent time upstream of the last antenna was estimated as:

$$(14) \quad T_{j+} = \frac{t_{jFD} - t_{jLA}}{2}$$

where t_{jFD} is time of the first descent observation at the antenna j and t_{jLA} is time of the last ascent observation at the antenna j .

We then calculated ground speed ($U_{gij} = D_{ij} \cdot T_{ij}^{-1}$) between the previous two antennas $i = j - 1$ and j , and used this value to estimate the distance of ascent past the last observed antenna D_{j+} :

$$(15) \quad D_{j+} = T_{j+} \cdot U_{gij}$$

From this, we estimated maximum distance as:

$$(16) \quad D_{Max} = 0.5 + D_j + D_{j+}$$

where 0.5 m is the distance from the start of the flume to antenna 1; D_j is distance between antenna 1 and the maximum observed antenna (antenna j). On rare occasions, this method estimated that a fish actually passed the next antenna upstream. When this occurred we truncated the estimate to 1.5 m above the last antenna.

We used a similar approach to estimate fatigue time (T):

$$(17) \quad T = T_{0.5} + T_j + T_{j+}$$

where $T_{0.5}$ is the time taken to ascent 0.5 m to antenna 1 calculated by interpolation of the elapsed time to cross 2 m between antenna 1 and antenna 2; T_j is the time taken to travel the distance D_j , and T_{j+} corresponds to the ascent time above the last antenna, as described above (Equation (14)).

Finally, ground speed (U_g) was estimated as $D_{Max} \cdot T^{-1}$, and fish swim speed (U_s) was calculated as $U_g + U_f$, where U_f is the mean flow velocity against which each fish swam (see below). Throughout this text we will refer to flow velocity because it functions as a vector quantity with

a fixed direction (downstream), where the swim- and ground speeds of swimming fish vary, and these changes have broader biological relevance, both to the current study and to the larger locomotion literature.

Video analysis

In addition to the PIT array we used 4 video cameras (Sony 420TVL CCD 36 IR LEDs Day and Night CCTV; 15 fps) placed directly above and centered on the flume. These were used to record ascent path and to document whether fish exploited low-velocity zones near the sides of the flume. The cameras were installed above the flume between antennas 2 and 4; each one monitored an area of 0.8 m long and 0.5 m wide (the full width of the flume). This region was divided into a grid of 20 cells: 5 laterally (10 cm each) and 4 longitudinally (20 cm each). As fish ascended through the fields of view of the cameras, the proportion of time spent within each cell was quantified using video analysis software (nearest 0.1 s). The mean flow velocity to which each fish was exposed (U_f) was then calculated, weighted by exposure time. Because the cameras were unable to provide accurate estimates of swimming depth, we assumed that fish were swimming within 5 cm of the floor of the flume. Similar behaviors have been observed for other species (Castro-Santos, 2005; Castro-Santos *et al.*, 2013), although the selected value of 5 cm is probably an underestimate, ensuring that our estimates of U_f were conservative.

The video data also allowed us to check the accuracy and precision of the estimates of D_{Max} and T (Equations (16) and (17)) and to quantify the improvement in resolution these techniques offered.

Statistical analysis

We used methods developed for survival analysis to estimate both D_{Max} and T (Castro-Santos, 2005; Haro *et al.*, 2004). In both cases fish that reached the upstream end of the flume failed to fatigue and so were included as censored observations. Regression models were fit using Proc Lifereg (Allison, 1995; SAS, 2009).

D_{Max} models followed the form:

$$(18) \quad \ln(D_{Max}) = \beta_0 + \beta_1 \cdot X_1 + \dots + \beta_k \cdot X_k + \varepsilon_p$$

where D_{Max} is the maximum distance in meters, β 's are coefficients, X_i 's are the k-covariates, and ϵ_p refers to the p'th quantile of the error term, drawn from the Weibull distribution. We used AIC to select the most parsimonious model from among all possible combinations of covariates: body length (BL), mass (M), condition factor (CF), flow velocity (U_f), and sex.

The effect of swim speed on fatigue time was also measured using survival analysis methods (Castro-Santos, 2005; Castro-Santos *et al.*, 2013). Swim speed and fatigue time were calculated as described above (Equations (14) and (17)) for the attempt on which the fish reached its maximum distance of ascent. Ascents in which fish reached the upstream-most antenna were censored as described previously. We also tested for the presence of shifts between modes (e.g., prolonged and sprint) by applying Castro-Santos' moving-point regression approach (Castro-Santos, 2005; Castro-Santos *et al.*, 2013). This approach fits successive models that follow the form:

$$(19) \quad \ln(T) = \beta_0 + \beta_1 \cdot C_{ps} + \beta_2 \cdot U_s + \beta_3 \cdot C_{ps} \cdot U_s + \epsilon$$

where T is the fatigue time in seconds; the β terms are regression coefficients; U_s is swimming speed in body lengths ($\text{BL} \cdot \text{s}^{-1}$); and ϵ is the error term. C_{ps} is a binary variable that indicates whether fish are swimming in prolonged (0) or sprint (1) mode. The model was run iteratively for each observation, with the hypothetical break-point between prolonged and sprint mode incremented to equal each observed swim speed in succession. Using this approach, all possible breakpoints between modes were tested, given the observed data. Coefficients were estimated and AIC was calculated for each model to determine which breakpoint or range of breakpoints (if any) best described the data.

Fish sources

Experimental animals were captured by electrofishing (Erreka Model; DC 300 V) and trapping in a fishway (closing water flow and collecting fish with hand nets) between 25 and 26 May 2012 from the Duero River, 2 km upstream and downstream of the flume site. Within 3 h of capture fish were transported to the flume installations in 100 L aerated tanks and held in an acclimation tank at ambient temperatures. This tank consisted of two consecutive fish ladder ponds, adjacent to the experimental flume. The pools measured 1.6 m width x 1 m depth x 2.2 m length each and were supplied with water (50 L/s) directly from the Duero River.

All fish were anaesthetized (MS-222), measured (mass and fork length) and surgically implanted (IP) with half-duplex PIT tags (TIRIS model RI-TRP-WRHP; Texas Instruments). These tags measured 23 mm long by 3.85 mm diameter, and weighed 0.6 g, or <1% of the body weight of the smallest tagged fish. This method has been shown to have negligible effects on growth, survival, and behavior of many species (Brown *et al.*, 1999; Castro-Santos and Vono, 2013; Ostrand *et al.*, 2012).

Acclimation period before trials was <48 h. Fish were not fed during experiments, although the river water that supplied the experiment contained numerous food items that the fish could eat.

After the experiments, fish were sacrificed (terminal anesthesia) following European Union ethical guidelines (Directive 2010/63/UE). All fish were necropsied, and gonads were analyzed to determine sex where possible.

Trials

The experiment was configured to allow fish swim against three different nominal velocities: $1.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, $2.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ and $3.0 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$. Fish were divided into two mixed-species groups and each fish was exposed to the full range of flow velocity treatments.

Each trial lasted 8 h, starting at 11 h and ending at 19 h (local time), and the experiment was conducted over a period of 6 days (between 27 May and 1 June 2012, timing that coincided with the spawning migrations of both species).

Trial sequence was established to assure resting periods of >24 h between consecutive events (Table 11).

Table 11.- Timing and hydraulic characteristics of swim speed trials. Fish were divided into two mixed-species groups. *F* refers to Froude number and *Re* refers to Reynold’s number.

Trial	Experiment	Group	Date	Duration (h)	Nominal			<i>F</i>	<i>Re</i>
					Discharge (m ³ ·s ⁻¹)	Velocity (m·s ⁻¹)	Depth (m)		
1	1	1	27-May, 2012	8	0.182	3.0	0.12	2.78	1.45 · 10 ⁵
	2	2	28-May, 2012	8	0.181	3.0	0.13	2.47	1.43 · 10 ⁵
2	3	1	29-May, 2012	8	0.271	1.5	0.38	0.74	1.54 · 10 ⁵
	4	2	30-May, 2012	8	0.271	1.5	0.38	0.74	1.54 · 10 ⁵
3	5	1	31-May, 2012	8	0.324	2.5	0.26	1.56	2.12 · 10 ⁵
	6	2	01-June, 2012	8	0.325	2.5	0.27	1.47	2.09 · 10 ⁵

Results

Flume hydraulics and tolerances

Trial conditions are presented in Table 11. Flows were subcritical ($Fr < 1$) for the 1.5 m·s⁻¹ trials and supercritical ($F > 1$) for 2.5 and 3 m·s⁻¹ trials (Table 11). Owing to the slope of the water surface, flow velocities were not uniform down the length of the flume. For the 1.5 m·s⁻¹ treatment flow velocity ranged from 7% less than the mean at the upstream end of the flume (14.5 m) and 5% greater than the mean at the downstream end (0 m). For supercritical flow, velocities varied over a range of $\pm 8\%$ of the mean along the range of distances ascended (0-6.5 m) and were greater upstream and lower downstream, just the opposite to subcritical flow. Under all velocity and depth conditions used here, $Re > 1.45 \cdot 10^5$ (Table 11), well within the turbulent regime.

As expected, velocities were lower near the floor and walls. For instance, at antenna 3, the difference between maximum flow at the center of the flume and the minimum -close to corners- ranged from 15% greater than the mean and 4% lower at 1.5 m·s⁻¹, and from 13% greater and 16% lower at 3 m·s⁻¹ (Figure 37). Within trials, mean velocities were consistent, varying by $< 5\%$.

Water temperature was also consistent across trials, ranging from 18.0-19.5 °C. Dissolved oxygen concentrations increased during the course of the day, and ranged from lows of 5.4-6.1 ppm at 11 h to highs of 7.9-8.4 ppm at 19 h. The pH was stable at 7.7. Suspended sediments were between 14-20 ppm and turbidity was between 12-18 NTU.

Test animals

A total of 36 barbel and 28 nase were collected for these experiments (Table 12). Size was similar between species ($P > 0.47$), with 10th and 90th percentiles falling between 14.8–21.2 cm for barbel and 15.4-19.2 cm for nase; while body mass and condition factor were higher in barbel ($P < 0.005$ and $P < 0.001$, respectively). Mean \pm SD fork length and mass were 17.9 ± 2.6 cm and 89.1 ± 41.5 g for barbel and 17.3 ± 2.2 cm and 61.9 ± 26.8 g for nase (Figure 38).

Table 12.- Sample size, biometrics, and flow velocities in each trial. N refers to the total number of fish that entered the flume under each treatment condition; % indicates the proportion of available fish represented by N; and U_f is the mean flow velocity through which fish actually swam.

Species	N	%	Fork Length (cm)	Mass (g)	Condition Factor ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$)	Nominal Velocity ($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$)	U_f ($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$)
Barbel	27	75	17.7 ± 2.5	86.9 ± 40.9	1.50 ± 0.18	3.0	2.83 ± 0.04
	26	72	17.6 ± 2.6	87.2 ± 41.7	1.53 ± 0.20	2.5	2.45 ± 0.05
	34	94	18.2 ± 2.7	97.7 ± 45.6	1.54 ± 0.19	1.5	1.49 ± 0.07
Nase	11	39	17.6 ± 2.2	61.5 ± 22.1	1.09 ± 0.06	3.0	2.83 ± 0.04
	7	25	18.0 ± 2.0	67.4 ± 23.3	1.12 ± 0.09	2.5	2.45 ± 0.05
	13	47	17.9 ± 0.6	61.9 ± 8.7	1.08 ± 0.09	1.5	1.49 ± 0.07

Fish were divided into two groups of mixed species, with 18 barbel and 14 nase in each group. Mass and length dimensions of both species in each group were similar. More than 75% of barbel and 40% of nase attempted to ascend the flume. Sex could only be determined for barbel, with 21 females and 15 males. Sample size and repeat trials did not have significant effects on distance of ascent (D_{Max} : $P > 0.15$) or fatigue time (T: $P > 0.35$).

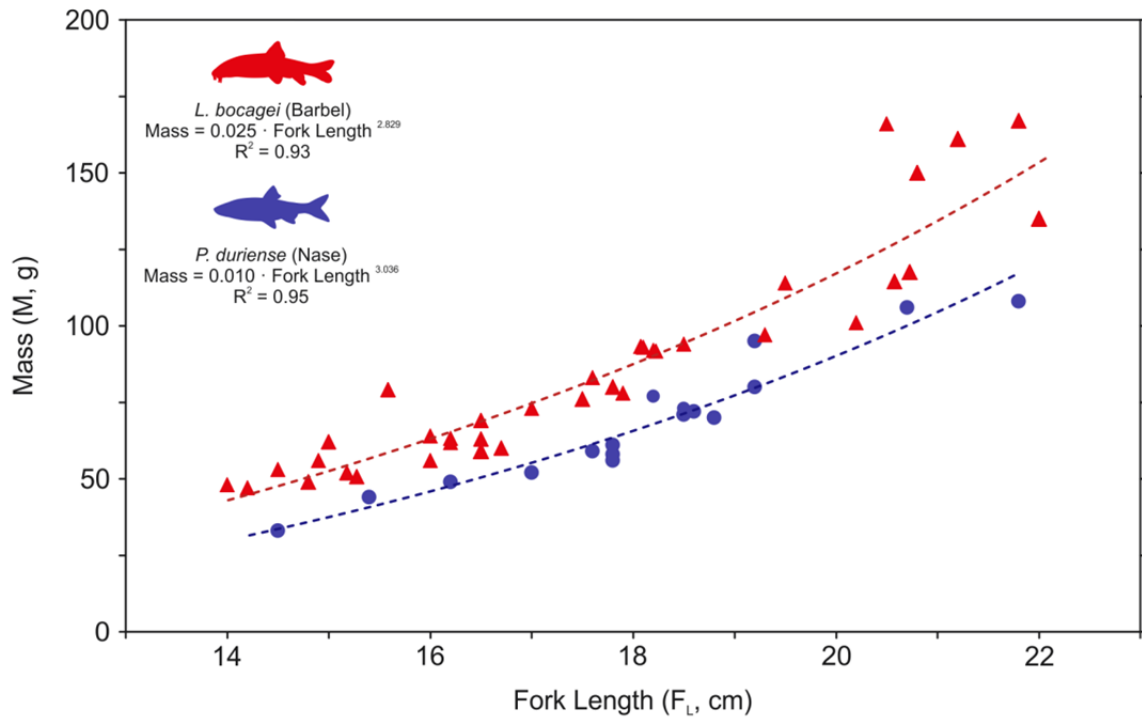


Figure 38.- Fork length and mass of barbel (red triangles) and nose (blue circles).

Ascent path

Both species avoided the low velocity zones near the sides of the flume: no fish swam closer than 8.35 cm from either wall. Fish also avoided the fastest flow in the center of the flume: only 9.7% of fish swam in the center 8.35 cm of the flume. Instead, most (90.3%) swam in a zone from 8.35 to 18.7 cm from either wall. This means that the mean flow velocity through which fish actually swam differed from the mean flow velocity by only $0.43\% \pm 3.9\%$. Fish swam steadily with regular tail beats: no evidence of burst-and-coast swimming was detected.

Video verification of D_{Max} and T (Equations (15) and (17)) could only be done under supercritical conditions when water depth was lower than 30 cm (2.5 and $3\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$); turbidity precluded measurement at the deeper and slower condition. A total of 18 fish were clearly detected by cameras. The video data indicated that the interpolated estimate (Equation (16)) overestimated actual distance by $0.28 \pm 0.21\text{ m}$ (mean \pm SD), but this was not significantly different from zero ($P = 0.175$). In contrast, the conservative method of using the upstream-most detection underestimated actual distance by $-0.89 \pm 0.41\text{ m}$, which did differ significantly from zero ($P < 0.001$). Fatigue time estimates followed a different pattern: in this case, the conservative method used the last detection at the upstream-most antenna, which occurred after fish had begun their descent. This meant that compared with video data, the conservative

approach actually overestimated fatigue time by 1.31 ± 0.71 s ($P < 0.001$). The interpolated method also overestimated fatigue time (0.19 ± 0.34 s), but this did not differ significantly from zero ($P = 0.375$). It is important to keep in mind, however, that neither method includes fatigue accumulated during probing behaviors by fish in the staging area. This means that both methods are conservative, but the interpolated method is more precise.

D_{Max} by species and flow velocity

Both species ascended greater distances against lower flow velocity. The effect was similar for both species, with distance of ascent reduced by $(\exp(-1.028)-1) = -64\%$ per $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ for barbel and by $(\exp(-0.981)-1) = -63\%$ per $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ for nase (Table 13; Equation (18)). Longer fish of both species also swam further. Among barbel, a large individual (90th percentile of length = 21.0 cm) swam 28.7% further than a small one (10th percentile of length, or 14.9 cm). Among nase there were contrasting effects of length and weight because these two variables are closely correlated, both main effects and the interaction were included in the regression model. The results indicate that among nase the larger fish (90th percentile = 19.7 cm and 98.3 g) swam only 5.8% further than smaller individuals (10th percentile = 15.1 cm and 40.7 g).

The magnitude of the coefficients suggests that heavier nase swam less far than lighter ones: at the 90th percentile of length a shift of $\pm 10\%$ in body mass produced a 22% reduction in distance for the heavier individual relative to a lighter one. This suggests that a large but heavy nase actually swam less far than the average small (10th percentile of length) individual (Tables 12 and 13; Figures 38 and 39).

There were also significant differences between the two species. When both species were included in a regression model, barbel swam 24% ($b = 0.215$) farther than similar-sized nase against a given flow velocity ($P < 0.001$; Figure 39).

Table 13.- Regression models of covariate effects on log maximum distance of ascent (D_{Max} , m) for *Luciobarbus bocagei* and *Pseudochondrostoma duriense*. Mean fish path velocity (U_f , $m \cdot s^{-1}$) refers to the effect of the flow velocity against which fish actually swam (corrected for path).

Parameters	Barbel			Nase		
	β	SE	$P > \chi^2$	β	SE	$P > \chi^2$
Intercept	3.584	0.336	< 0.0001	0.392	1.571	0.8028
U_f ($m \cdot s^{-1}$)	-1.028	0.086	< 0.0001	-0.981	0.087	< 0.0001
Fork Length (cm)	0.041	0.016	0.0110	0.388	0.118	0.0010
Mass (g)	—	—	0.7055	-0.098	0.032	0.0023
Length x Mass ($g \cdot cm^3$)	—	—	—	0.003	0.001	0.0497
Shape (σ)	0.342	0.033		0.259	0.041	
Distribution	Weibull			Weibull		
N (Total)	87			31		
N (Censored)	18			5		
AICc Model	112			37		
Null	217			82		

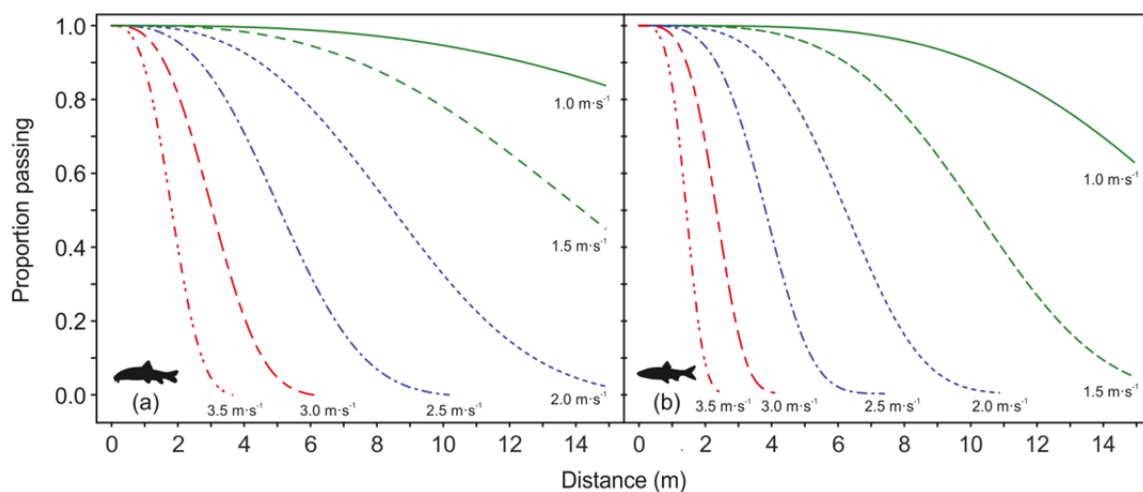


Figure 39.- Model predictions of ascent distance of barbel (a) and nase (b). The curves show the estimated survival function ($S(D)$), or proportion ascending a given distance against a range of flow velocities: $1.0 m \cdot s^{-1}$ (solid line), $1.5 m \cdot s^{-1}$ (long-dashed line), $2.0 m \cdot s^{-1}$ (short-dashed line), $2.5 m \cdot s^{-1}$ (dashed-dotted line), $3.0 m \cdot s^{-1}$ (long-dashed-dotted line) and $3.5 m/s$ (dashed double-dotted line) keeping all the other variables at their mean values.

Swim speed-Fatigue time relationship

The relationship between swim speed and fatigue time is presented in Table 14 and Figure 40. Moving-point regression showed a significant breakpoint close to 15 BL·s⁻¹ (14.1–15.6 BL·s⁻¹) for barbel and 16.5 BL·s⁻¹ (13.3–19.7 BL·s⁻¹) for nase. The greater range of likely breakpoints for nase probably results from data limitations and does not necessarily indicate any underlying physiological difference. Endurance times associated with these likely breakpoints ranged from 4.7 to 27.4 s for barbel and from 5.2 to 21.9 s for nase. We refer to these two relationships as representing prolonged mode for the slower type and sprint mode for the faster one (Brett, 1964).

Table 14.- Relationship between swim speed (U_s , BL·s⁻¹) and fatigue time (Ln(T), s) of barbel and nase.

Species	Parameters	Prolonged			Sprint		
		Intercept	U_s	Scale	Intercept	U_s	Scale
Barbel	β	6.117	-0.198	0.627	3.688	-0.091	0.333
	SE	0.969	0.086	0.129	0.313	0.016	0.035
Nase	β	7.984	-0.387	0.528	2.251	-0.042	0.182
	SE	0.895	0.068	0.149	0.361	0.017	0.034

Endurance was similar for both species in both prolonged and sprint modes. In prolonged mode barbel had a lower intercept than nase, but also a lower slope. The net effect of this was similar overall endurance in prolonged mode, and in any case the slope parameter difference was only marginally significant (slope: $P = 0.07$; intercept: $P < 0.0001$ Table 14 and Figure 40). Given the relatively sparse data for nase these negative results should be viewed with caution; further studies will be required to make definitive comparisons between these species.

Among barbel endurance differed between sexes. This was true only in sprint mode (males: $\ln T = 4.646 - 0.137 \cdot U_s$; females: $\ln T = 3.185 - 0.067 \cdot U_s$). Differences in both slope ($P = 0.02$) and intercept ($P < 0.0001$) were significant; the coefficients indicated that males had greater endurance than females, particularly at lower sprint speeds (e.g., 15–20 BL·s⁻¹).

Swimspeed (U_s ; $P = 0.69$) and groundspeed (U_g ; $P = 0.15$) were similar between species. For both species, however, groundspeeds were more than twice as fast when swimming against higher flow velocities (Table 15; $P < 0.0001$ for both species).

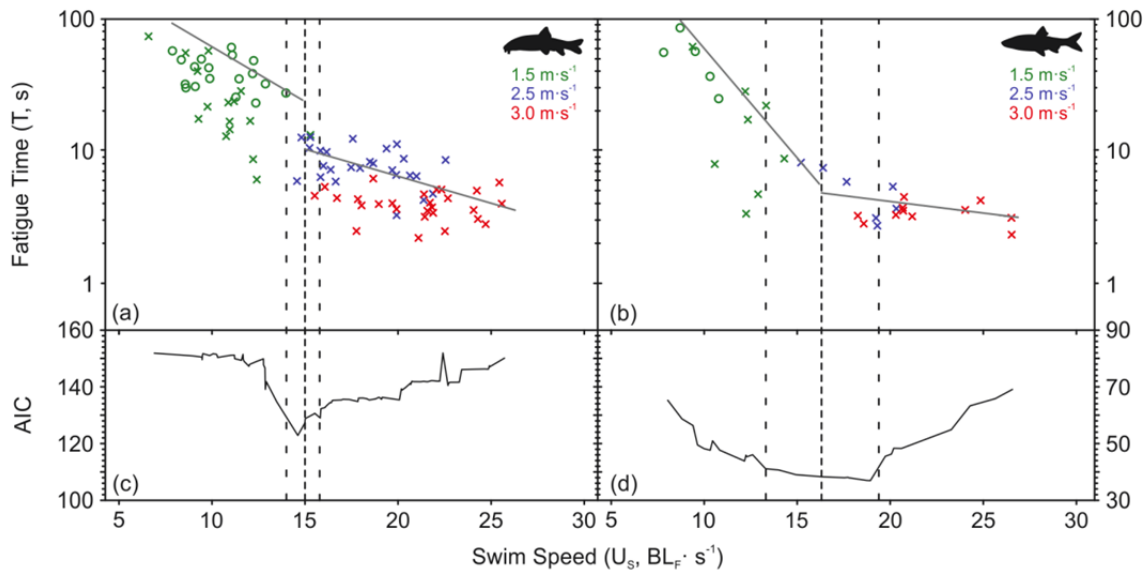


Figure 40.- Swim speed-fatigue time relationship for barbel (a) and nose (b). Data are for nominal velocities of $1.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (green), $2.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (blue) and $3.0 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (red); circles represent censored observations. Vertical short-dashed line indicates the breakpoint selected between the two swim modes. The range of likely values ($\Delta\cdot\text{AIC}$ of 4) is indicated by vertical long dashes. AIC values are shown for each species in panels (c) (barbel) and (d) (nose).

Table 15.- Median and quartiles (25% and 75%) of the observed and estimated (Equation (18)) maximum distance of ascent (D_{Max} , m), as well as measured swim speeds (U_s , $\text{BL}\cdot\text{s}^{-1}$), ground speeds (U_g , $\text{BL}\cdot\text{s}^{-1}$) and fatigue times (T , s) of barbel and nose swimming against different flow velocities (1.5 , 2.5 and $3.0 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$).

Species	Variable		Nominal flow velocity ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$)		
			1.5	2.5	3.0
Barbel	Maximum Distance (m)	Observed	14.5 (8.5 – 14.5 ^a)	6.3 (4.7 – 7.6)	3.4 (2.5 – 4.0)
		Estimated	16.3 (14.9 – 17.8)	5.8 (5.4 – 6.4)	4.4 (4.0 – 4.8)
	Speed ($\text{BL}\cdot\text{s}^{-1}$)	Swim Speed	11.0 (9.3 – 12.2)	18.3 (16.1 – 20.0)	21.6 (18.7 – 22.7)
		Ground Speed	2.1 (1.5 – 2.6)	4.4 (3.7 – 4.9)	4.7 (3.9 – 6.1)
	Fatigue Time (s)		31.6 (21.5 – 46.6)	7.6 (6.4 – 9.9)	4.2 (3.6 – 4.7)
Nase	Maximum Distance (m)	Observed	10.8 (6.5 – 14.5 ^a)	4.0 (3.0 – 4.0)	4.0 (3.3 – 4.0)
		Estimated	11.1 (7.8 – 12.9 ^a)	4.5 (4.9 – 5.8)	3.2 (2.8 – 3.7)
	Speed ($\text{BL}\cdot\text{s}^{-1}$)	Swim Speed	10.8 (9.5 – 12.4)	19.3 (16.4 – 20.2)	20.8 (20.3 – 24.9)
		Ground Speed	2.7 (1.4 – 3.7)	5.8 (3.0 – 6.5)	5.7 (5.3 – 7.3)
	Fatigue Time (s)		24.7 (8.7 – 55.0)	5.1 (3.2 – 7.6)	3.4 (3.1 – 3.8)

Note: ^a Fish that reached the upstream end of the flume (14.5 m) were included as censored observations.

Discussion

Both barbel and nase had greater endurance, swam at faster speeds, and swam greater distances than expected. Performance was similar to what has been observed for similar-sized brown trout (*Salmo trutta* Linnaeus 1758) and brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchell 1815) swimming at similar temperatures (Castro-Santos *et al.*, 2013). Interestingly, brown trout are also native to the Duero River, and are sympatric with both cyprinid species. The general body plan of barbel and nase is similar to that of salmonids, suggesting that morphology and swimming performance may be an important adaptive trait for species occupying this habitat. Nevertheless trout are generally assumed to be superior swimmers than cyprinids (Armstrong *et al.*, 2004; Santos *et al.*, 2014) and our results contradict widely-held perceptions that cyprinids are weaker swimmers (Larinier, 2002b).

The times at which fish switched from prolonged to sprint mode in our study were approximately 15 s (barbel) and 5 s (nase). Both of these values are less than the 20 s breakpoint suggested by Brett (1964). It is important to note, however, that the moving point regression method applied here (Castro-Santos, 2005; Castro-Santos *et al.*, 2013) explicitly accounts for censored observations and identifies a maximum likelihood range for these values, which was not the case for earlier studies (Bainbridge, 1978; Videler, 1993; Videler and Wardle, 1991). Moving-point regression provides a more accurate estimate of where the breakpoint actually occurs and explicitly recognizes the uncertainty and variability in the available data.

The speeds at which the prolonged-sprint transition occurred were much greater than has been described for many studies performed using enclosed swim chambers (Bainbridge, 1978; Videler, 1993). They are broadly consistent, however, with several species that have been studied using open-channel flumes (Castro-Santos, 2005; Castro-Santos *et al.*, 2013). More work is needed to understand the physiological processes that drive these changes, but it is possible that more than one transition occurs, e.g., as might be expected when fish transition from aerobic to anaerobic metabolism, as they deplete metabolic substrates, or where metabolites begin to limit rates of chemical reactions (Biewener, 2002; Goolish, 1991; Moyes and West, 1995).

Other authors have demonstrated that enclosed swim chambers underestimate U_{crit} (Peake and Farrell, 2006; Tudorache *et al.*, 2007). This appears to be in part because fish in enclosed chambers are unable to exhibit unsteady swimming behaviors such as bursting and coasting (Tudorache *et al.*, 2007). The differences described by Tudorache *et al.* (2007) are small though, compared with the increases in prolonged and sprinting performance that occur when fish are allowed to enter and swim volitionally against open-channel flow (Castro-Santos *et al.*, 2013).

In our study, fish consistently swam steadily, with no evidence of bursting-and-coasting behavior. This differs from observations by Peake and Farrell (2004) and Tudorache *et al.* (2007), but is consistent with other studies in open-channel flow (Castro-Santos, 2005; Castro-Santos *et al.*, 2013). Taken together, these observations suggests that performance in swim chambers may not only be restricted by limitations on unsteady swimming, but that there may be other important factors that contribute to elevated swimming ability in open-channel situations. One possibility may be that unsteady swimming represents an intermediate gait between steady aerobic swimming and steady swimming powered by anaerobic metabolism and muscle groups. This is consistent with electromyographic studies (Jayne and Lauder, 1996; see also Wardle, 1975), and was even suggested by Brett (1964) in his original observations of the phenomenon. If this is the case then steady sprinting behavior may not be possible in confined chambers, and only free-swimming fish can exhibit the behavior.

One reason for this might have to do with volitional selection of groundspeed. In order to maximize distance of ascent, fish must be able to switch to a higher groundspeed when swimming in sprint mode. This means that when confronted with high velocity flows, fish must swim even faster relative to that flow in order to maximize distance. This distance-maximizing behavior has been shown to occur for some species, but not for all (Castro-Santos, 2005; Weaver, 1963). The ability to select optimal groundspeeds may be under selective pressure, with anadromous alosines exhibiting the appropriate behaviors but not facultative migrants (Castro-Santos, 2005; Castro-Santos *et al.*, 2013).

In our study both species are riverine, and both exhibited a marked increase in groundspeed against higher velocity flows. In all cases, however, average groundspeeds were less than what would be required for distance maximization. Castro-Santos (2005) showed that distance is

maximized when fish swim at a groundspeed equal to $-b^{-1}$ within each mode, where b is the slope of the swim speed $-\ln$ (fatigue time) curve-. Thus barbel could maximize distance by swimming at groundspeeds of $5.0 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$ (prolonged mode) or $11.0 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$ (sprint mode) and nase could maximize distance by swimming at $2.6 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$ (prolonged mode) and $23.9 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$ (sprint mode). Although both species were capable of swimming at these speeds, only nase showed evidence of optimizing for distance, and that only at the lowest flow velocity. This means that both species are capable of traversing greater distances than they actually achieved in this study. This is similar to what has been observed for trout and other migratory species, but differs from anadromous herring (Castro-Santos, 2005; Castro-Santos *et al.*, 2013). This and further highlights the importance of both behavioral and physiological limits in driving distribution and swimming performance.

Barbel were able to swim greater distances up the flume than nase, mainly at high flow velocities. Although barbel are benthic and less streamlined than nase, they are more robust, having greater muscle mass per unit length (Doadrio, 2001 and our data: $CF = 1.5$ vs. 1.1 for nase). The interplay between muscle mass, morphology, and performance can be counterintuitive, however. In this study, larger nase actually swam less far than smaller ones, an effect that was apparently driven by the greater mass of the larger individuals: more streamlined nase swam further. This contrasts with earlier studies that observed the opposite pattern among nase (Romão *et al.*, 2012), but is consistent with other studies that have found that migratory forms of species are often more streamlined (Beamish, 1978; Walker, 1997).

Sex is another factor that might influence endurance. Among barbel, males had greater endurance than females, particularly at lower sprint speeds. This is not consistent with other reports for this species (Alexandre *et al.*, 2014). It is, however, consistent with what one would expect during the reproductive period, when developing ova create added mass and volume, causing females to have greater mass and volume, and hence drag relative to their propulsive musculature when compared with males (Castro-Santos, 2002; Crossin *et al.*, 2004; Leonard and McCormick, 1999). In the current study we were not able to sex nase. It is possible that females tended to have higher condition factor than males for the reasons described above. If so, then this may provide an alternative explanation for why we saw reduced performance among larger and heavier nase.

The algorithms developed in this study for estimating D_{Max} and T provided a substantial improvement over empirical methods. This may have been more true in our study than in previous ones (Castro-Santos *et al.*, 2013; Haro *et al.*, 2004), because although antenna spacing was similar, our loggers read at 3.5 Hz, compared with 14 Hz in the earlier studies. Even though the magnitude of error in the previous work was probably less than we describe here, it is likely that those studies underestimated D_{Max} .

Fatigue time (T) may have been overestimated by previous studies; but it is important to recognize that initiation of an attempt is measured from the first detection at the downstream antenna, and fish often spend considerable time downstream of this antenna before entering the flume. This suggests that in all these cases measures of T are conservative, and actually the method we developed here, although more precise, will still tend to underestimate actual endurance time. Future studies should consider either applying a similar approach or develop alternative methods like increasing number of PIT antennas.

The most immediately applicable result from the current study is the effect of flow velocity on D_{Max} . Both species traversed substantial distances against flow velocities of $1.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, with many individuals ascending the full length of the flume. Both species were also able to make progress against higher velocities. This greater-than-expected performance suggests that there is greater scope than previously thought for design of fishways (Larinier, 2002a; Puertas *et al.*, 2012; Santos *et al.*, 2014) and other structures that they may need to pass to access habitat. Important questions remain, however, including the extent of intraspecific variability in swimming performance. The Iberian Peninsula is home to many local endemic populations of these and other species, and it may be important to confirm these results with individuals from other rivers, particularly those with different hydrology.

Funding

This research has been supported by Castilla y León Regional Government: project VA299B11-2: "Swimming capacity evaluation in Iberian fish" and Itagra Foundation. Francisco Javier Bravo-Córdoba is supported by a Ph. D. grant from the University of Valladolid PIF-UVa 2011.

Acknowledgements

Any use of trade, firm, or product names is for descriptive purposes only and does not imply endorsement by the U.S. Government. Nuria Ramos-González- (GEA-Ecohidráulica) coordinated the fieldworks. José María Rubio-Polo and Arturo Prieto- Blanco (CHD) promoted the actions ending in this project. We specifically thank Juan Carlos Romeral de la Puente (SAVASA) for let us using his installations in Vadocondes.

References

- Alexandre, C. M., Quintella, B. R., Ferreira, A. F., Romão, F. A. & Almeida, P. R. 2014. Swimming performance and ecomorphology of the Iberian barbel *Luciobarbus bocagei* (Steindachner, 1864) on permanent and temporary rivers. *Ecology of Freshwater Fish*, 23: 244–258. <https://doi.org/10.1111/eff.12073>
- Allison, P.D. 1995. *Survival analysis using the SAS system: a practical guide*. SAS Institute, Cary, NC.
- Beach, M. H. 1984. *Fish pass design--criteria for the design and approval of fish passes and other structures to facilitate the passage of migratory fish in rivers*. Ministry of Agriculture, Fisheries, and Food; Directorate of Fisheries Research; Fisheries Research Technical Report 78. Lowestoft.
- Beamish, F.W.H. 1978. Swimming capacity. *In Fish Physiology, Vol. VII, Locomotion. Edited by W.S.Hoar and D.J.Randall*. Academic Press, London. pp. 101-187.
- Bell, M.C. 1991. *Fisheries Handbook of Engineering Requirements and Biological Criteria*. U.S. Army Corps of Engineers, Portland, OR. <http://www.dtic.mil/dtic/tr/fulltext/u2/a275026.pdf>
- Biewener, A.A. 2002. Future directions for the analysis of musculoskeletal design and locomotor performance. *J.Morph.* 252: 38-51. <https://doi.org/10.1002/jmor.10015>
- Brett, J.R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 21: 1183-1226. <https://doi.org/10.1139/f64-103>
- Brown, R.S., Cooke, S.J., Anderson, W.G. & McKinley, R.S. 1999. Evidence to Challenge the 2% Rule for Biotelemetry. *North Am. J. Fish. Manage.* 19 (199), 867–871. [https://doi.org/10.1577/1548-8675\(1999\)019<0867:ETCTRF>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8675(1999)019<0867:ETCTRF>2.0.CO;2)
- Castro-Santos, T. 2002. *Swimming performance of upstream migrant fishes: new methods, new perspectives*. Ph.D. thesis, University of Massachusetts, Amherst.

- Castro-Santos, T. 2004. Quantifying the combined effects of attempt rate and swimming capacity on passage through velocity barriers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(9), 1602-1615. <https://doi.org/10.1139/f04-094>
- Castro-Santos, T. 2005. Optimal swim speeds for traversing velocity barriers: an analysis of volitional high-speed swimming behavior of migratory fishes. *Journal of Experimental Biology*, 208(3), 421-432. <https://doi.org/10.1242/jeb.01380>
- Castro-Santos, T., 2006. Modeling the effect of varying swim speeds on fish passage through velocity barriers. *Trans. Am. Fish. Soc.* 135, 1230–1237. <https://doi.org/10.1577/T05-262.1>
- Castro-Santos, T. & Haro, A. 2006. Biomechanics and fisheries conservation. *In* Fish physiology volume 23: fish biomechanics. *Edited by* R.E.Shadwick and G.V.Lauder. Academic Press, New York. pp. 469-523. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(05\)23012-1](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(05)23012-1)
- Castro-Santos, T., Sanz-Ronda, F. J. & Ruiz-Legazpi, J. 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(2), 280-293. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0186>
- Castro-Santos, T. & Vono, V. 2013. Post-handling survival and PIT-Tag retention by alewives—a comparison of gastric and surgical techniques. *N.Am.J.Fish.Mgt.* 33: 790-794. <https://doi.org/10.1080/02755947.2013.811130>
- Clay, C.H. 1995. Design of Fishways and Other Fish Facilities. Lewis Publishers, Boca Raton.
- Crossin, G.T., Hinch, S.G., Farrell, A.P., Higgs, D.A., Lotto, A.G., Oakes, J.D., Healey, M.C., 2004. Energetics and morphology of sockeye salmon: effects of upriver migratory distance and elevation. *J. Fish Biol.* 65, 788–810. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00486.x>
- Doadrio, I. 2001. Atlas y Libro Rojo De Los Peces Continentales De España. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid. España.
- Goolish, E.M. 1991. Anaerobic swimming metabolism of fish: Sit-and-wait versus active forager. *Physiological Zoology (Physiol. Zool)* 64: 485-501. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1991.tb01134.x>

- Hammer, C. 1995. Fatigue and exercise tests with fish. *Comparative Biochemistry & Physiology* 112A: 1-20. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(95\)00060-K](https://doi.org/10.1016/0300-9629(95)00060-K)
- Haro, A., Castro-Santos, T., Noreika, J. & Odeh, M. 2004. Swimming performance of upstream migrant fishes in open-channel flow: a new approach to predicting passage through velocity barriers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(9), 1590-1601. <https://doi.org/10.1139/f04-093>
- Jayne, B.C. & Lauder, G.V. 1996. New data on axial locomotion in fishes: how speed affects diversity of kinematics and motor patterns. *Amer.Zool.* 36: 642-655. <https://doi.org/10.1093/icb/36.6.642>
- Larinier, M. 2002b. Biological factors to be taken into account in the design of fishways, the concept of obstructions to upstream migration. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture* 28-38.
- Larinier, M. 2002a. Fishways - General considerations. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture* 21-27.
- Leonard, J.B.K., McCormick, S.D. 1999. Effects of migration distance on whole-body and tissue-specific energy use in American shad (*Alosa sapidissima*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56, 1159–1171. <https://doi.org/10.1139/f99-041>
- Mateus, C., Quintella, B., & Almeida, P. 2008. The critical swimming speed of Iberian barbel *Barbus bocagei* in relation to size and sex. *J.Fish Biol.* 73: 1783-1789. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02023.x>
- Morita, K. & Yamamoto, S. 2002. Effects of habitat fragmentation by damming on the persistence of stream-dwelling charr populations. *Conserv.Biol.* 16: 1318-1323. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01476.x>
- Moyes, C.D. and West, T.G. 1995. Exercise metabolism of fish. *In Biochemistry and molecular biology of fishes. Edited by P.W.Hochachka and T.P.Mommsen.* Elsevier Science, Amsterdam. pp. 367-392.
- Ostrand, K.G., Zydlewski, G.B., Gale, W.L., and Zydlewski, J.D. 2012. Long term retention, survival, growth, and physiological indicators of juvenile salmonids marked with passive

integrated transponder tags. *In Advances in fish tagging and marking technology. Edited by J.McKenzie, B.Parsons, A.Seitz, R.K.Kopf, M.G.Mesa, and Q.Phelps.* pp. 135-145.

Peake, S. J. 2008a. Gait transition speed as an alternate measure of maximum aerobic capacity in fishes. *Journal of fish biology*, 72(3), 645-655. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01753.x>

Peake, S. J. & Farrell, A. P. 2004. Locomotory behaviour and post-exercise physiology in relation to swimming speed, gait transition and metabolism in free-swimming smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*). *Journal of Experimental Biology*, 207(9), 1563-1575. <https://doi.org/10.1242/jeb.00927>

Peake, S.J. & Farrell, A.P. 2006. Fatigue is a behavioural response in respirometer-confined smallmouth bass. *J.Fish Biol.* 68: 1742-1755. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.01052.x>

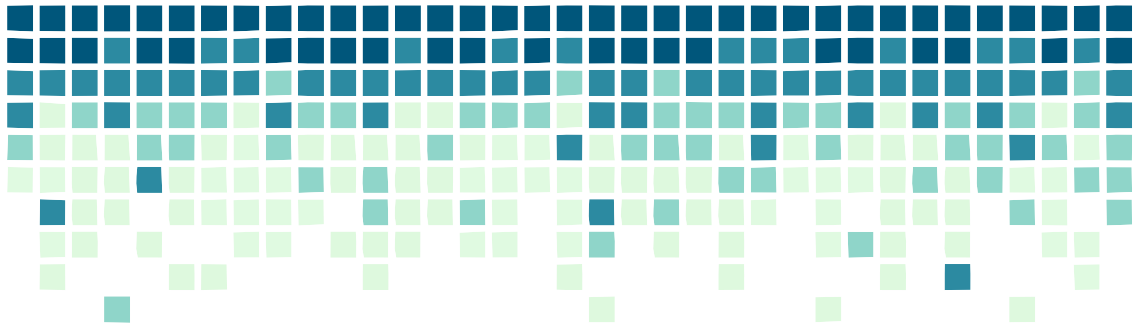
Puertas, J., Cea, L., Bermudez, M., Pena, L., Rodriguez, A., Rabunal, J.R., Balairon, L., Lara, A., and Aramburu, E. 2012. Computer application for the analysis and design of vertical slot fishways in accordance with the requirements of the target species. *Ecological Engineering* 48: 51-60. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2011.05.009>

Romão, F., Quintella, B.R., Pereira, T.J., & Almeida, P.R. 2012. Swimming performance of two Iberian cyprinids: the Tagus nase *Pseudochondrostoma polylepis* (Steindachner, 1864) and the bordallo *Squalius carolitertii* (Doadrio, 1988). *Journal of Applied Ichthyology* 28: 26-30. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01882.x>

Santos, J.M.; Branco, P.; Katopodis, C.; Ferreira, T.; Pinheiro, A. 2014. Retrofitting pool-and-weir fishways to improve passage performance of benthic fishes: Effect of boulder density and fishway discharge. *Ecological Engineering* 73: 335-344. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.09.065>

Sanz-Ronda, F. J., Bravo-Córdoba, F. J. & Martínez de Azagra-Paredes, A. 2010. Estaciones de aforo V-flat y peces migradores de la Península Ibérica: problemas y soluciones. *Ingeniería Civil*, 158, 111-119.

- Tudorache, C., O'Keefe, R.A., & Benfey, T.J. 2010. Flume length and post-exercise impingement affect anaerobic metabolism in brook charr *Salvelinus fontinalis*. J.Fish Biol. 76: 729-733. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.04.010>
- Tudorache, C., Viaenen, P., Blust, R., & De Boeck, G. 2007. Longer flumes increase critical swimming speeds by increasing burst and glide swimming duration in carp (*Cyprinus carpio*, L.). J.Fish Biol. 71: 1630-1638. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01620.x>
- Weaver, C.R., 1963. Influence of water velocity upon orientation and performance of adult migrating salmonids. Fish. Bull., 63, 24.
- Videler, J. J. & Wardle, C. S. 1991. Fish swimming stride by stride: speed limits and endurance. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 1(1), 23-40.
- Videler, J.J. 1993. Fish swimming. Chapman & Hall, London.UK.
- Vogel, S., 1994. Life in Moving Fluids: the Physical Biology of Flow. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Walker, J.A. 1997. Ecological morphology of lacustrine threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. (Gasterosteidae) body shape. Biol.J.Linn.Soc. 61: 3-50. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1997.tb01777.x>
- Wardle, C.S. 1975. Limit of fish swimming speed. Nature 255: 725-727. <https://doi.org/10.1038/255725a0>



CAPITULO 3

Influencia de factores ambientales u biométricos en la capacidad de nado del barbo ibérico (*Luciobarbus bocagei* -Steindachner, 1864), un ciprínido potamódromo endémico de la Península Ibérica

Limnetica

<http://doi.org/10.23818/limn.37.20>

Influencia de factores ambientales y biométricos en la capacidad de nado del barbo ibérico (*Luciobarbus bocagei* Steindachner, 1864), un ciprínido potamódromo endémico de la Península Ibérica

J. Ruiz-Legazpi¹, F.J. Sanz-Ronda¹, F.J. Bravo-Córdoba¹, J.F. Fuentes-Pérez^{1,2}, T. Castro-Santos³

Resumen

El presente trabajo analiza la capacidad voluntaria de nado del barbo ibérico (*Luciobarbus bocagei* Steindachner, 1864) en un canal abierto durante su época de migración, relacionándola con factores ambientales y biométricos. La temperatura del agua, la velocidad de flujo y la longitud del pez fueron los factores de mayor importancia que condicionaron la velocidad de nado de los barbos y su tiempo de fatiga. Dentro del rango de valores estudiado, el barbo ibérico pudo mantener velocidades de nado en sprint (>15 BL/s) durante 3-10 s, y de 17-117 s en el modo de natación prolongada (7-15 BL/s). Los resultados aportados pueden ser empleados como una herramienta útil para la gestión de sus poblaciones, principalmente para el diseño de pasos para peces.

Abstract

This paper analyzes the volitional swimming capacity of the Iberian barbel (*Luciobarbus bocagei* Steindachner, 1864) in an open flume during its migration period, in relation to environmental and biometric factors. Water temperature, flow velocity and fish length were the most important factors which affected the swimming speed of barbels and their fatigue time. Within the range of values studied, the Iberian barbel was able to maintain sprint swim speeds (> 15 BL/s) for 3-10 s, and 17-117 s in prolonged swim mode (7-15 BL/s). The results can be used as a tool for the management of barbel populations, mainly in the design of fishways.

¹ ETSIIAA de Palencia, Universidad de Valladolid, UD de Hidráulica e Hidrología, Avda. de Madrid, 57, 34004 Palencia.

² Centre for Biorobotics, Tallinn University of Technology, Akadeemia tee 15A-111, 12618 Tallinn, Estonia.

³ S.O. Conte Anadromous Fish Research Center, USGS-LSC, P.O. Box 796, One Migratory Way, Turners Falls, MA 01376, USA.

Introducción

El aprovechamiento de cursos fluviales en el desarrollo de las actividades humanas tiene un impacto en estos ecosistemas, fundamentalmente debido a la creación de barreras que alteran su conectividad longitudinal, causando, entre otros impactos, la fragmentación del hábitat (Cooke *et al.*, 2012b). Los peces migradores son los más afectados por esta problemática (Lucas & Baras, 2001), que puede bloquear o retrasar sus movimientos migratorios, tanto hacia aguas arriba como aguas abajo (Castro-Santos & Haro, 2003), reducir sus hábitats y amenazar la viabilidad de sus poblaciones, llegando incluso a su extinción (Lucas & Frear, 1997; Morita & Yamamoto, 2002; Tudorache *et al.*, 2008; Romão *et al.*, 2012). Algunas barreras son infranqueables (e.g. grandes presas), mientras que otras exigen un esfuerzo de natación importante para ser superadas (e.g. pequeñas presas, estaciones de aforo o algunos pasos piscícolas), pudiendo llevar a los peces al límite de sus capacidades fisiológicas (Haro *et al.*, 2004).

En el ámbito ibérico, el grado de alteración antropogénica en los ecosistemas fluviales es muy elevado, por ejemplo, en la parte española de la cuenca del Duero, se estima que existe una barrera aproximadamente cada 2.7 km de río (CHD, 2015).

La capacidad de nado de los peces es un factor crucial que determina el nivel de impacto de las obras hidráulicas y su conocimiento permite proponer soluciones para paliar los efectos de éstas (Sanz-Ronda *et al.*, 2015). Habitualmente, la capacidad de nado se ha venido cuantificando mediante el método propuesto por Brett (1964), usando respirómetros y estimando la velocidad crítica de nado (U_{crit}) en condiciones forzadas (Peake, 2008a).

U_{crit} es una categoría especial de velocidad prolongada (Beamish, 1978; Hammer, 1995), que se ha considerado en el diseño de pasos para peces y caños de drenaje (Mateus *et al.*, 2008; Santos *et al.*, 2012). U_{crit} ha recibido críticas por su ambigüedad ecológica, ya que puede subestimar la capacidad de nado (Tudorache *et al.*, 2007; Peake, 2008b; Castro-Santos *et al.*, 2013), derivando en diseños excesivamente conservadores que pueden llegar a imposibilitar el ascenso en lugar de facilitarlos (Castro-Santos, 2004).

Un sistema que permite determinar la capacidad de natación de los peces en condiciones más naturales son los canales de nado (Videler & Wardle, 1991; Haro *et al.*, 2004). Estos sistemas se basan en la natación voluntaria, a menudo contra velocidades de flujo elevadas, que reflejan

mejor las barreras de velocidad (Haro *et al.*, 2004) y que facilitan a los individuos desarrollar sus capacidades máximas, al permitir la natación en modo sprint (Weaver, 1963; Castro-Santos, 2005). Los canales de nado también posibilitan cuantificar la capacidad de nado de una manera más completa, definiéndola en base a tres métricas: distancia máxima que es capaz de recorrer un individuo, tiempo de fatiga que tarda en recorrer dicha distancia y velocidad de nado (absoluta-relativa) que puede desarrollar al recorrerla.

La capacidad de nado de los peces está condicionada por parámetros ambientales y biológicos. De todos ellos, se suelen considerar como los más importantes la temperatura del agua, la velocidad del flujo y el tamaño de los peces (Wardle, 1975; Videler, 1993; Lucas & Baras, 2001). La temperatura del agua afecta al metabolismo (Plaut, 2001), la velocidad de flujo determina el modo de nado (Pavlov *et al.*, 2002) y el tamaño de los individuos influye en su fortaleza y resistencia al movimiento (Boily & Magnan 2002).

La información sobre la capacidad de nado de los ciprínidos potamódromos ibéricos está en aumento. Durante la última década se han desarrollado estudios interesantes sobre ciprínidos, ayudando a comprender mejor su comportamiento natatorio (Mateus *et al.*, 2008; Romão *et al.*, 2012; Silva *et al.*, 2012; Branco *et al.*, 2013; Alexandre *et al.*, 2014; Sanz-Ronda *et al.*, 2015; Alexandre *et al.*, 2016; Bravo-Córdoba *et al.*, 2017). Dentro de este grupo destacan los barbos del género *Luciobarbus* (Tabla S19) (Doadrio *et al.*, 2011; Kottelat & Freyhof, 2007).

Por lo tanto, el objetivo de este trabajo es determinar la capacidad de nado voluntario del barbo ibérico (*Luciobarbus bocagei*) y cómo influyen en ella factores ambientales (temperatura del agua y velocidad del flujo) y biométricos (longitud y masa). Se ha considerado esta especie debido a que es uno de los ciprínidos potamódromos endémicos de mayor distribución y abundancia en la Península Ibérica y dada su similitud morfológica y biológica con sus congéneres ibéricos (Doadrio *et al.*, 2011). Esta información puede ser útil para desarrollar directrices técnicas y científicas adecuadas en el diseño de pasos para peces, que repercutan positivamente en la conservación de sus poblaciones.

Material y métodos

Canal de nado

El estudio se ha llevado a cabo en un canal de nado ubicado en las instalaciones de la central hidroeléctrica de Vadocondes (Burgos, España), en el río Duero (ETRS89 41° 38' 16.05" N; 3° 34' 17.37" W). El canal está construido en obra con hormigón armado, tiene pendiente cero y consta de tres módulos (Figura 41): cámara de carga, canal de nado y área de descanso. Un sistema de compuertas regula el caudal circulante, fijando la velocidad y profundidad del flujo.

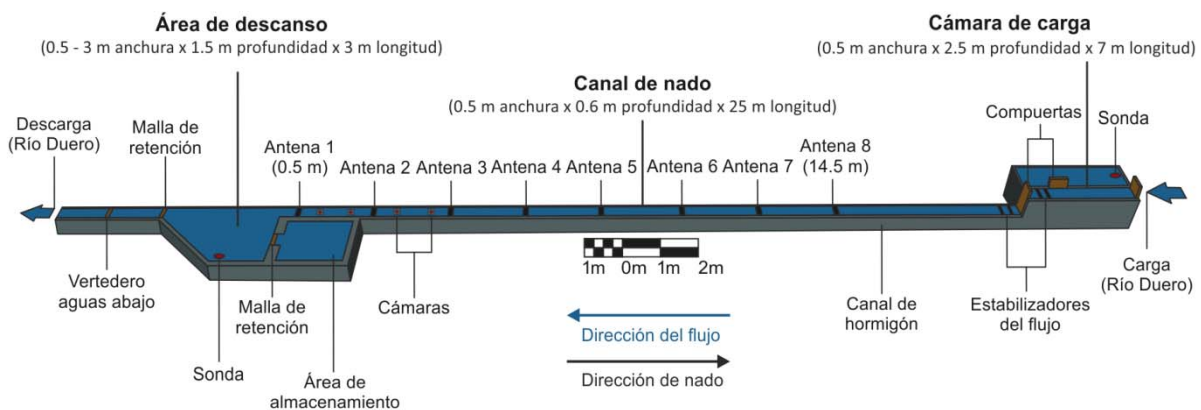


Figura 41.- Esquema del canal de nado utilizado para la experimentación con los tres módulos principales y los sistemas de control de peces (PIT y cámaras) y de control hidráulico (compuertas, vertederos y sondas).

Instrumentación

La distancia de natación recorrida por cada pez dentro del canal y el tiempo que emplearon para ello fueron determinados por la combinación de dos sistemas: telemetría y videocámaras. El equipo de telemetría está basado en transmisores electromagnéticos conocidos como *PIT* (*Passive Integrated Transponder*), y consta de un conjunto de ocho antenas equidistantes 2 m (la primera a 0.5 m del inicio del canal y la última a 14.5 m) y 2 lectores sincronizados (Multi-Antenna HDX Reader -wired synchronization Master/Slave with acknowledgement-, Oregon-RFID, Oregon, EE.UU.). El sistema de videocámaras (Sony 420TVL-CCD 36-IR-LED Day&Night CCTV; 15-fps, Sony, Tokio, Japón) consiste en cuatro cámaras cenitales entre las antenas 2 y 4, con un área de grabación individual de 0.8 m de largo y 0.5 m de ancho, que complementan la medición de la distancia en los espacios entre antenas.

La distancia máxima recorrida (D_{\max}) se estima como:

$$(20) \quad D_{\max} = 0.5 + D_j + D_{j+}$$

donde 0.5 es la distancia (m) entre el inicio del canal y la antena 1, D_j es la distancia (m) entre la última antena donde se detectó el pez (antena j) y la antena 1, y D_{j+} es la distancia (m) recorrida más allá de la última antena observada (antena j).

El tiempo de fatiga (T_f) puede estimarse mediante la expresión:

$$(21) \quad T_f = T_{0.5} + T_j + T_{j+}$$

donde $T_{0.5}$ se refiere al tiempo (s) empleado en ascender los primeros 0.5 m del canal (calculado como $\frac{1}{4}$ del tiempo transcurrido entre las antenas 1 y 2), T_j es el tiempo (s) necesario para recorrer la distancia D_j , y T_{j+} es el tiempo (s) de ascenso por encima de la última antena (antena j).

A partir de las ecuaciones (20) y (21) se define la velocidad de nado relativa (U_g) como:

$$(22) \quad U_g = \frac{D_{\max}}{T_f}$$

donde D_{\max} es la distancia máxima recorrida (m) y T_f es el tiempo de fatiga (s).

Finalmente, en base a la ecuación (22), se define la velocidad absoluta de nado (U_s) como:

$$(23) \quad U_s = U_g + U_f$$

donde U_f es la velocidad de flujo (m/s), definida como la velocidad media contra la cual cada pez nada (Sanz-Ronda *et al.*, 2015). Las velocidades de nado se expresan generalmente en cuerpos por segundo (BL/s), métrica que relativiza la velocidad de nado en función del tamaño del pez, facilitando la comparación entre individuos.

Durante la experimentación, se realizó una monitorización continua del canal: profundidad cada minuto (sonda Orfeo-Mini, OTT Hydromet GmbH, Kempten, Alemania; Precisión: 0.002 m), velocidad del flujo cada 30 minutos (velocímetro Modelo 2100, Swoffer Instruments Inc., Washington, EE.UU. Precisión: 0.01 m/s) y parámetros fisicoquímicos cada hora, cuyos valores se muestran en la Tabla S20.

Muestra de peces

Los peces fueron capturados mediante pesca eléctrica (ERREKA III, DC, 200 V, Acuitec S.L., Gipuzkoa, España) en el río Duero, en un radio de 2 km del canal. Las capturas se efectuaron en dos momentos (25-26 de mayo de 2012 y 5-6 de mayo de 2013), ambos dentro del periodo habitual de freza en esta región (mayo-junio) (Doadrio *et al.*, 2011). Se capturaron un total de 63 ejemplares de barbo ibérico cuyas características biométricas medias son: longitud furcal (L_F) 16.8 ± 2.9 cm, masa (M) 77.0 ± 41.6 g y Factor de forma (K) 1.53 ± 0.28 g/cm³. En la Figura 41 y en la Tabla S21 se muestran dichas características con más detalle.

Los ejemplares fueron transportados hasta las instalaciones en tanques oxigenados de 100 L. Una vez allí, fueron anestesiados con una solución de 25 mg/L de MS-222, dosis mínima recomendada para ciprínidos (Neiffer & Stamper, 2009), para obtener sus dimensiones ($L_F \pm 0.1$ cm y $M \pm 0.1$ g) e implantarles quirúrgicamente en la cavidad intraperitoneal la marca de telemetría PIT (TIRIS RI-TRP-WRHP, Texas Instruments, Dallas, Texas, USA: half-duplex, 23 mm de largo, 3.85 mm de diámetro y 0.6 g de peso -tamaños menores presentaban problemas de detección en las antenas-).

Tras la toma de medidas y el marcaje, los ejemplares se mantuvieron en una zona de aclimatación (2 estanques consecutivos de la escala de hendiduras verticales adyacente al canal, por donde circulaban 50 L/s procedentes del río Duero) durante más de 48 h, sin que se produjese mortalidad ni se detectasen comportamientos erráticos.

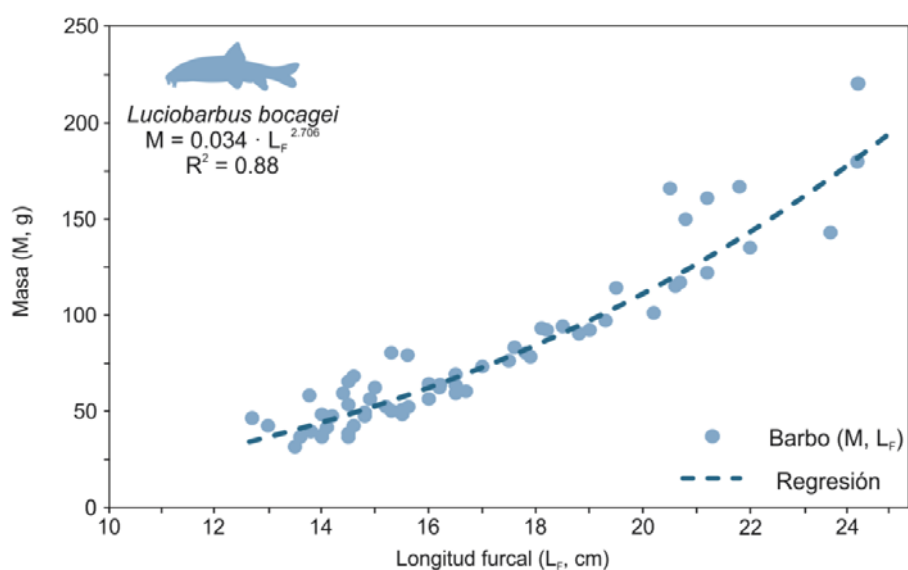


Figura 42.- Relación entre la longitud furcal y la masa para el barbo ibérico elaborada con el *software* DIMP 1.0. (<http://www.gea-ecohidraulica.org/Descargas.php>).

Ensayos

El estudio se dividió en 2 ensayos: Ensayo 1 -36 ejemplares- con una temperatura media del agua de 18.5 °C - del 27/05/2012 al 01/06/2012 coincidiendo con la época central de migración- y Ensayo 2 -27 ejemplares- con 13.5 °C -del 07/05/2013 al 09/05/2013 en la época inicial de la migración-. Cada ensayo consistió en 3 experimentos con velocidades de flujo nominales de 1.5 m/s (Exp. 1, n=36 y Exp. 4, n= 27), 2.5 m/s (Exp. 2, n=36 y Exp. 5, n=27) y 3.0 m/s (Exp. 3, n=36 y Exp. 6, n=27). En cada experimento, la muestra se dividió en 2 lotes de peces (Lote 1, n=18; Lote 2, n=18; Lote 3, n=14 y Lote 4, n=13) de tamaño similar (p -valor >0.72 -ANOVA, $\alpha=0.05$ -), cada uno de los cuales fue expuesto a la gama completa de velocidades de flujo (Tabla S22). La duración de los experimentos fue de 4 h y el tiempo de descanso de cada lote entre los experimentos fue superior a 12 h.

Análisis de datos

El estudio de datos se llevó a cabo mediante análisis de supervivencia, que incluye técnicas que permiten trabajar con líneas temporales, con datos que no presentan una distribución normal, con datos incompletos mediante la herramienta censura y con variables dependientes del tiempo. El análisis de supervivencia permite desarrollar modelos predictivos para la distancia máxima recorrida (D_{max}), el tiempo de fatiga (T_f) y la velocidad de nado (U_s) (Haro *et al.*, 2004; Castro-Santos, 2005; Sanz-Ronda *et al.*, 2015). Se consideró un único intento para cada pez por experimento, utilizando aquél en el que se alcanza la mayor distancia (pues es en el que se maximiza la capacidad de nado), y se incluyeron como covariables ambientales la temperatura del agua (T_a ; °C) y la velocidad de flujo (U_f ; m/s) y como covariables biométricas, la longitud furcal (L_F ; cm), la masa (M ; g) y el factor de forma (índice de Fulton; $K=100 \cdot M/L_F^3$). Los ascensos en los que los peces alcanzaron la última antena se consideraron como datos censurados, pues es posible que pudieran alcanzar distancias mayores, pero el sistema de registro está limitado y no es capaz de detectarlo (Hosmer & Lemeshow, 1999).

Los modelos paramétricos (ecuaciones 24 y 25) se ajustaron utilizando PROC LIFEREG (SAS® University-Edition), caracterizados porque los efectos de las covariables son multiplicativos, de manera que, para un aumento de la covariable como factor aislado en 1 unidad (o el paso de un nivel a otro en el caso de covariables binarias), la variable de estudio se verá modificada en una cantidad igual a $\exp(\beta)$. La selección del mejor modelo es automática mediante un proceso

escalonado, que va añadiendo sucesivamente covariables (nivel de significación máximo para su entrada $-p$ -valor = 0.25- y mínimo para formar parte del mismo $-p$ -valor = 0.05-). Por cada covariable añadida, se analiza si el ajuste mejora de manera estadísticamente significativa, realizando este proceso hasta que ninguna covariable mejora el modelo (Allison, 1995). Mediante el criterio de información de Akaike (AIC) se comprueba que el mejor modelo obtenido tiene el menor valor de AIC, entre todos los modelos generados.

Así, el modelo para la D_{\max} sigue la forma:

$$(24) \quad \ln(D_{\max}) = \beta_0 + \beta_k \cdot X$$

donde β son coeficientes de regresión y X son las k -covariables (L_f , M , K , U_f y T_a).

En base a las covariables que han resultado estadísticamente significativas en el modelo anterior, se analiza la relación entre T_f y U_s , para la determinación y diferenciación de los modos de nado (prolongado -velocidad que puede mantener un pez durante 20 s-200 min- y sprint -velocidad que puede desarrollar un pez durante menos de 20 s). El análisis se realiza con un modelo lineal generalizado, aplicando la técnica del punto móvil (Castro-Santos *et al.*, 2013), en la que mediante la iteración sucesiva de la U_s , se determina el cambio de pendiente en la propia regresión, y en consecuencia el punto de cambio de natación, a través del modelo que sigue la forma:

$$(25) \quad \ln(T_f) = \beta_0 + \beta_1 \cdot C_{ps} + \beta_2 \cdot U_s + \beta_3 \cdot C_{ps} \cdot U_s$$

donde β son coeficientes de regresión, C_{ps} es una variable binaria que toma el valor 0 para el modo prolongado y 1 para el modo sprint y U_s es la velocidad absoluta de nado ($U_s = (U_g + U_f) \cdot (L_f / 100)$) en cuerpos por segundo -BL/s-.

Posteriormente, se analiza la influencia de la covariable T_a en la relación T_f - U_s (PROC LIFEREG - SAS® University-Edition-) estudiando su efecto principal, así como el de la interacción entre T_a y U_s , en el T_f , en base a la comparación de las pendientes de las rectas de regresión.

Resultados

Distancia máxima

De las covariables biométricas, la única que afectó significativamente a D_{max} fue L_f (p -valor < 0.0061), con un efecto positivo, de manera que a mayor tamaño del pez, mayor distancia será capaz de recorrer, aumentando un 11 % ($e^{0.104} - 1 = 0.11$) por cada cm de longitud (Tabla 16 y Figura 43). Así, un barbo de 18.8 cm (Cuartil Q_3) recorrería un 32 % más de distancia que uno de 16.0 cm (Cuartil Q_2) manteniendo el resto de covariables constantes.

Por otro lado, las dos covariables ambientales analizadas inciden en D_{max} . Así, U_f tiene un efecto negativo, de manera que según aumenta su valor, los individuos ascenderán menores distancias, reduciéndose un 64 % ($e^{-1.022} - 1 = -0.64$) por cada m/s (Tabla 16 y Figura 43) manteniéndose el resto de covariables constantes. Esto significa que un barbo recorre una distancia un 78 % mayor frente a un flujo de 1.5 m/s que frente al de 3.0 m/s.

Por su parte, la temperatura del agua presenta un efecto positivo en D_{max} . Es decir, cuando la temperatura del agua baja de 18.5 °C a 13.5 °C, la distancia ascendida por un ejemplar de barbo se reduce un 33 % ($e^{-0.393} - 1 = -0.33$) (Tabla 16 y Figura 43).

Tabla 16.- Resumen del modelo de regresión con los efectos de las covariables sobre la distancia máxima (D_{max}). Los términos β son los coeficientes de la regresión y permiten estimar cuantitativa y cualitativamente el efecto de la covariable en la distancia. SE es el error estándar.

Parámetros		β	SE	$P > \chi^2$
Constante		2.893	0.451	< 0.0001
Longitud Furcal (cm)		0.104	0.038	0.0061
Masa (g)		-	-	0.1840
Factor forma K (g/cm ³)		-	-	0.8099
U_f (m/s)		-1.022	0.072	< 0.0001
Temperatura (°C)	13.5	-0.393	0.096	< 0.0001
Temperatura (°C)	18.5	0.000	.	.
Weibull-shape		0.339	0.029	
Distribución		Weibull		
N (Total)		108		
N (Censurados)		19		
AIC-modelo		136		
Modelo nulo		260		

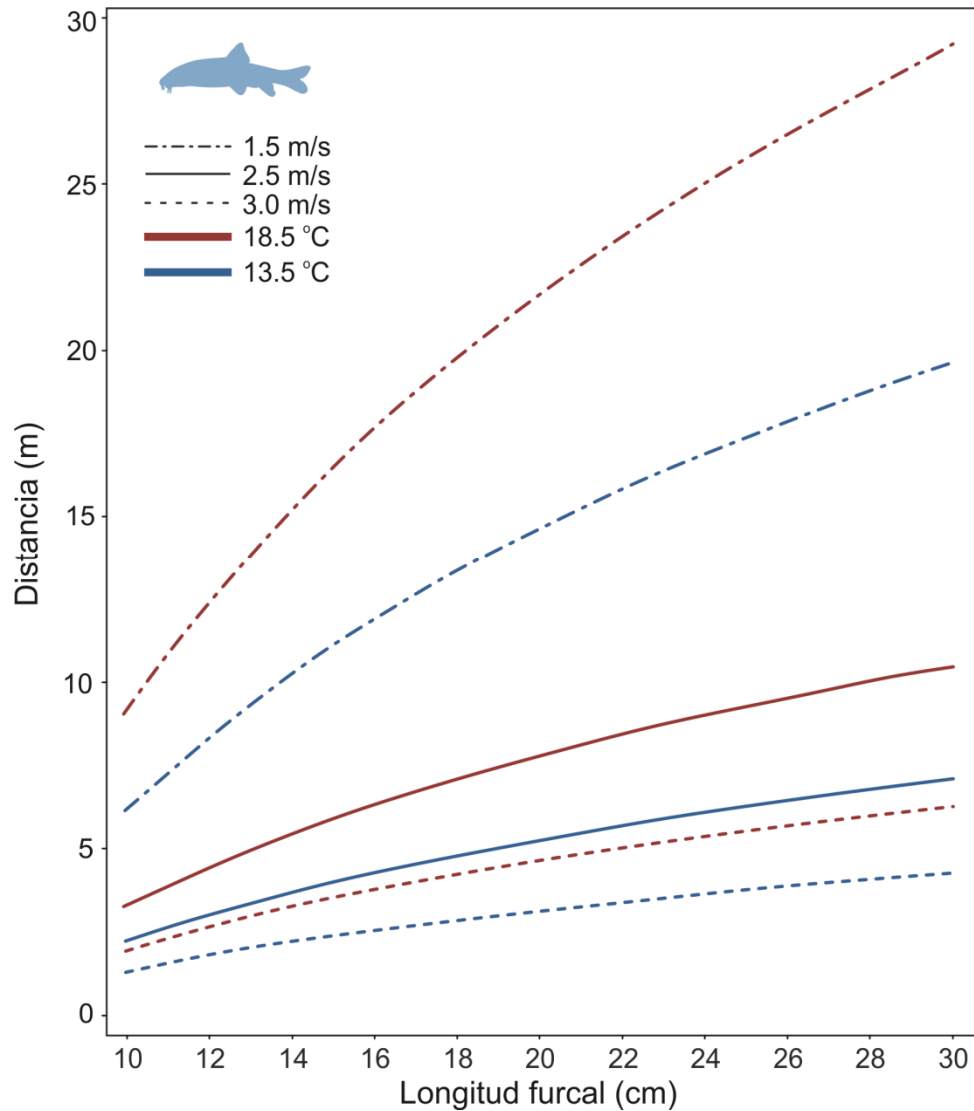


Figura 43.- Modelo predictivo de la distancia recorrida (D_{max}) para la longitud furcal de los individuos en función de la velocidad del flujo (1.5 m/s -líneas discontinuas punteadas-, 2.5 m/s -líneas continuas- y 3.0 m/s -líneas discontinuas cortas-) y de la temperatura del agua (13.5 °C -líneas azules- y 18.5 °C -líneas rojas).

A partir del modelo de regresión, se puede predecir qué proporción de una población será capaz de superar una distancia determinada de acuerdo con U_f a la que se enfrentan y a la temperatura del agua. Analizando la Figura 44 se puede establecer, por ejemplo, que a una temperatura del agua de 18.5 °C (línea roja en Figura 44) el 50 % de una población de barbos (L_F media de 18 cm) superaría distancias de 14.5, 6.1 y 3.7 m para U_f de 1.5, 2.5 y 3.0 m/s, respectivamente. A 13.5 °C (línea azul en Figura 44), para esas mismas velocidades, las distancias recorridas serían 11.4 m, 4.1 m y 2.5 m.

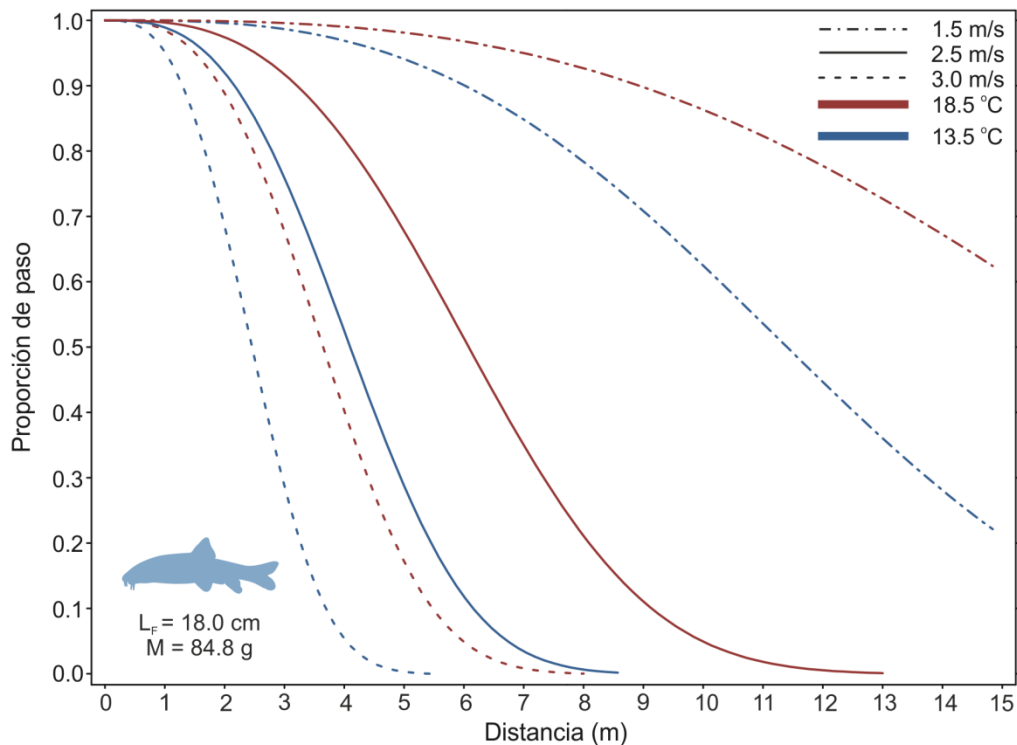


Figura 44.- Curvas de supervivencia del modelo predictivo de la distancia de ascenso (D_{max}) mostrando la proporción de individuos que ascienden una distancia dada frente a un rango de velocidades de flujo (1.5 m/s - línea discontinua punteada-, 2.5 m/s -línea continua- y 3.0 m/s -línea discontinua corta-) y para un rango de temperaturas del agua (13.5 °C -línea azul- y 18.5 °C -línea roja-). El resto de las covariables mantienen un valor de: longitud furcal = 18 cm y masa = 84.8 g.

Relación tiempo de fatiga-velocidad de nado (T_f-U_s)

La temperatura del agua influyó de forma positiva el T_f (p -valor = 0.002) y la U_s (p -valor = 0.028). Así, un descenso de 5 °C en la temperatura del agua desde 18.5 °C a 13.5 °C, supone una reducción del 53 % ($e^{-0,745} - 1 = -0.53$) de T_f y una disminución del 10 % ($e^{-0,109} - 1 = -0.10$) en U_s (Tabla 17).

Se observó un cambio evidente en el modo de nado (prolongado vs sprint) a velocidades de nado cercanas a 15 BL/s, un límite que apenas varió en función de la temperatura (14.9 BL/s a 18.5 °C y 15.6 BL/s a 13.5 °C) (Figura 45).

En el modo sprint, ni la temperatura por sí sola, ni el efecto conjunto de la temperatura y la velocidad de nado, tienen influencia en la relación T_f-U_s (Tabla 18). Sin embargo, en el modo de nado prolongado, sí influye el efecto conjunto de la temperatura con la velocidad de nado en dicha relación (p -valor = 0.045). Así, al aumentar U_s en 1 BL/s y pasar de 13.5 °C a 18.5 °C se

produce un aumento del 2.4 % ($e^{0.0237} - 1 = 0.024$) en T_f de los barbos, debido al efecto conjunto (Tabla 18).

A modo de resumen, dentro del rango de valores estudiado, el barbo ibérico pudo mantener velocidades de nado en sprint (>15 BL/s) durante 3-10 s, y de 17-117 s en el modo de natación prolongada (7-15 BL/s).

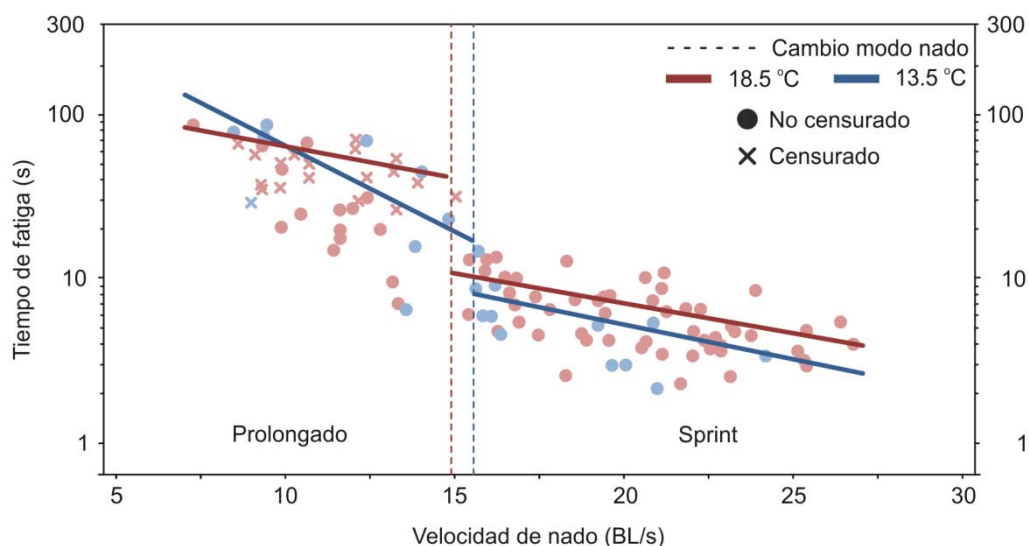


Figura 45.- Relación velocidad de nado – tiempo de fatiga. Datos para temperaturas de agua de 13.5 °C (azul) y 18.5 °C (rojo). Las líneas verticales discontinuas indican el punto de ruptura entre los dos modos de nado (a la izquierda el modo prolongado, y a la derecha el modo sprint). Los círculos muestran los datos no censurados y las cruces los censurados.

Tabla 17.- Relación tiempo de fatiga-velocidad de nado para la covariable temperatura del agua. Se muestran los parámetros de regresión (β son los coeficientes; SE es el error estándar) para las dos tipologías de modo de natación, prolongado y sprint.

Parámetros regresión	Tª agua (°C)	Modo de nado					
		Prolongado			Sprint		
		Constante	Velocidad nado	Escala	Constante	Velocidad nado	Escala
$\beta \pm SE$ (p-valor)	13.5	6.624 ± 0.865 (< 0.0001)	-0.24 ± 0.07 (0.0003)	0.447	3.44 ± 0.57 (< 0.0001)	-0.097 ± 0.03 (0.0012)	0.274
	18.5	5.076 ± 0.965 (< 0.0001)	-0.091 ± 0.09 (0.0136)	0.613	3.64 ± 0.30 (< 0.0001)	-0.085 ± 0.02 (0.0001)	0.338

Tabla 18.- Influencia de las covariables velocidad de nado y temperatura del agua (incluyendo su interacción) en la relación tiempo de fatiga-velocidad de nado para las dos modos de natación, prolongado y sprint. Se muestran los parámetros de regresión (β son los coeficientes; SE es el error estándar) así como los p-valores.

Parámetros regresión	Modos de nado									
	Prolongado					Sprint				
	Constante	Velocidad nado (BL/s)	T ^a (°C)	U _s *T	Escala	Constante	Velocidad nado (BL/s)	T ^a (°C)	U _s *T	Escala
$\beta \pm SE$	9.445	-0.529	-0.238	0.024		6.66	-0.304	-0.163	0.012	
(p-valor)	\pm	\pm	\pm	\pm	0.547	\pm	\pm	\pm	\pm	0.340
	4.656	0.392	0.277	0.023	\pm	2.27	0.120	0.129	0.007	\pm
	(0.003)	(0.012)	(0.207)	(0.045)	0.096	(0.043)	(0.176)	(0.391)	(0.314)	0.032

Discusión

Este estudio analiza la influencia de factores ambientales y biométricos relevantes sobre el comportamiento natatorio de *Luciobarbus bocagei*, la especie de barbo más ampliamente distribuida en la Península y de gran similitud morfológica y biológica con el resto de congéneres ibéricos (Kotellat & Freyhof, 2007; Doadrio *et al.*, 2011).

La velocidad absoluta de nado en sprint que los peces pudieron desarrollar durante un tiempo de 5 s superó los 20 BL/s (3.6 m/s para un ejemplar de $L_F = 18$ cm), mientras que en el modo prologando, alcanzaron 10 BL/s (1.8 m/s) manteniéndola durante 60 s, en las condiciones ambientales habituales durante la época de migración (Figura 45). Estos valores superan los datos de U_{crit} determinados mediante respirómetros para la misma especie, entre 2-3.5 BL/s (0.53-0.75 m/s), para una muestra de tamaños de 15-25 cm, y una temperatura del agua de 16-21 °C (Mateus *et al.*, 2008; Alexandre *et al.*, 2014). U_{crit} se aproxima al nivel más bajo de velocidad prolongada (Sanz Ronda *et al.*, 2015) pudiendo ser una orientación conservadora en el diseño de pasos para peces (Alexandre *et al.*, 2016), para zonas de transición entre flujos rápidos. Sin embargo, no parece razonable considerarla en el análisis de barreras de velocidad, pues subestima la capacidad de nado (Tudorache *et al.*, 2007; Peake, 2008b; Castro-Santos *et al.*, 2013).

El T_f en el modo de nado en sprint no superó los 11 s -18.5 °C- y 8 s -13.5 °C-, siendo ambos valores inferiores a los 20 s sugerido por Brett (1964).

De los factores ambientales considerados, U_f fue el que más influyó en la capacidad de nado, afectando negativamente a D_{max} y a T_f , en consonancia con estudios previos (Lucas & Frear, 1997; Tudorache *et al.*, 2010; Sanz-Ronda *et al.*, 2015).

El otro factor ambiental estudiado es la temperatura del agua, que Brett (1971) definió como “factor ecológico maestro” para los peces, pues regula los procesos fisiológicos (e.g., metabolismo, capacidad de nado, etc.). Los peces son organismos poiquiloterms, es decir, su temperatura interna varía considerablemente al modificarse la ambiental. La relación entre la temperatura del agua y el comportamiento de la fauna piscícola se puede representar mediante una curva con forma de campana, con una temperatura óptima que es variable entre especies (Claireaux *et al.*, 2006). Para el barbo ibérico, el aumento de la temperatura del agua en 5 °C dentro del rango de temperatura estudiado (13.5-18.5 °C) tuvo un efecto positivo en la capacidad de nado. Así, la distancia que es capaz de recorrer el barbo ibérico aumenta en 1.3 veces al incrementarse en 5 °C la temperatura. El tiempo de fatiga también se ve influenciado por esta diferencia de temperatura, fundamentalmente a velocidades de nado altas (> 10 BL/s), siendo 1.5 veces mayor con la temperatura más alta. Lo mismo sucede con la velocidad de nado, siendo 1.1 veces mayor. En este sentido, O'Steen & Bennett (2003) encontraron que al aumentar la temperatura del agua de 13 °C a 19 °C, se incrementaba 1.6 veces la velocidad de nado del barbo común europeo (*Barbus barbus* Linnaeus, 1758), ciprínido potamódromo de amplia distribución en Europa.

La reducción de la capacidad de nado al disminuir la temperatura del agua puede explicarse por la combinación de factores. Al enfriarse el agua, su viscosidad dinámica aumenta, incrementándose la fuerza de arrastre que han de superar los peces (Chow, 1959), de manera que, para mantener la misma velocidad, deberán desarrollar mayor potencia (Temple & Johnston, 1997). Además, cuando la temperatura del agua desciende, se reduce la función del sistema cardiorrespiratorio de los peces, principalmente la frecuencia cardíaca (Claireaux & Audet, 2000) y la tasa de consumo de oxígeno (Alexandre & Palstra, 2017), viéndose afectada la actividad metabólica. Sin embargo, esta relación general no siempre se ha detectado, existiendo casos en los que, o bien no hay correspondencia entre la capacidad de nado y el aumento de temperatura (*Alosa pseudoharengus* Wilson, 1811 -8.5 °C – 13.2 °C-; *Morone saxatilis* Walbaum, 1792 -10.7 °C – 24.3 °C-), o si existe, es negativa (*Barbatula barbatula*

Linnaeus, 1758; *Cottus gobio* Linnaeus, 1758 -10 °C – 20 °C en ambos casos-) (Haro *et al.*, 2004; Tudorache *et al.*, 2008), indicando que es necesaria más investigación a este respecto.

En el caso del barbo ibérico, el mayor rendimiento de nado dentro del rango de temperaturas estudiado sugiere que, en caso de existir un óptimo térmico, está por encima de los 18.5 °C.

En cuanto a los parámetros biométricos, es ampliamente conocido que la longitud es uno de los factores más importantes que influyen en la capacidad de nado (Beamish, 1978; Hammer, 1995; Plaut, 2001). Este trabajo también lo confirma, en consonancia con los resultados obtenidos para el barbo ibérico en los trabajos de Mateus *et al.* (2008) y Sanz-Ronda *et al.* (2015). Esta relación positiva tiene por un lado una base biomecánica, ya que los peces más grandes presentan sistemas propulsores mayores (Webb & Weihs, 1986), aumentando su potencia muscular (Goolish, 1989); y por otro lado una base bioquímica, pues a mayor tamaño se mejora su capacidad anaeróbica (Goolish, 1989, Ferguson *et al.*, 1993), permitiendo desarrollar una mayor capacidad de nado. Referente a la masa, no se ha detectado una influencia significativa. La variación en la masa para una longitud dada en la misma especie aumenta considerablemente para longitudes grandes (mayores a 20 cm), mientras que los ejemplares medianos y menores crecen en longitud en una proporción mucho mayor que en masa (Froese, 2006), siendo la muestra estudiada principalmente formada por ejemplares de estos dos últimos grupos (menores de 20 cm).

La capacidad de nado refleja un equilibrio entre factores físicos (fuerzas gravitatorias y resistencia hidrodinámica) y metabólicos (demanda energética) (Kieffer, 2000), que se escenifica como un sacrificio entre longitud y masa (Alexandre *et al.*, 2014). Al aumentar los niveles de reservas energéticas, que supondría incrementar la masa, se mejora el metabolismo anaeróbico, permitiendo desarrollar una mayor potencia y por tanto mejorar la capacidad de nado (Moyle & Cech, 1996). No obstante, esta acumulación de reservas podría reducir la capacidad de natación, al tener que desplazarse una mayor masa y modificar el aspecto fusiforme de los individuos hacia un perfil hidrodinámico menos eficiente, aumentando la fuerza de arrastre (Boily & Magnan, 2002). En este sentido, mediante el análisis del factor K, los individuos de barbo ibérico de mayor tamaño presentan valores más bajos de K que los de menor talla, sugiriendo que los primeros son menos fuertes y más esbeltos e hidrodinámicos. Por ello, el parámetro K por sí mismo no influyó en la capacidad de nado del barbo,

orientándonos hacia la búsqueda de otros factores morfométricos relacionados con la hidrodinámica del pez (Alexandre *et al.*, 2014).

Por lo tanto, los individuos más grandes tendrán más facilidad para superar las barreras de velocidad que ejemplares de tallas menores, como por ejemplo machos de 7 cm y hembras de 18 cm, talla mínima de maduración sexual (Lobón-Cerviá & Fernández-Delgado, 1984; Doadrio *et al.*, 2011). Por lo tanto, estos últimos tamaños también deberían considerarse en el diseño de sistemas de paso para peces.

A pesar de que todavía quedan algunas cuestiones importantes relativas al rendimiento de nado del barbo ibérico, la información aportada en este estudio sobre la influencia de factores como la velocidad del flujo, la temperatura del agua y las dimensiones de los individuos, puede ser utilizada como una herramienta para establecer criterios orientadores en el diseño de pasos para peces y para valorar potenciales impactos en barreras de velocidad.

Por ejemplo, los modelos desarrollados nos indican la distancia que los peces son capaces de recorrer frente a una velocidad de corriente, en función de su longitud y de la temperatura del agua. Así, en una estación de aforos del tipo V-flat (o sobre el paramento de cualquier azud, en una rampa para peces, en los vertederos de una escala, etc.), nos podríamos encontrar con velocidades medias que rondan los 3 m/s a lo largo de 3,5 m de paramento. Ello significa que en torno a un 15 % de los peces con $L_F=18$ cm serían capaces de superarla con una temperatura del agua de 13.5 °C, y sobre un 65 % lo conseguirían para la temperatura de 18.5 °C. Estos porcentajes aumentan para L_F mayores y disminuyen con L_F menores.

Por lo tanto, la aplicación directa de la información aquí aportada sobre la capacidad de nado del barbo ibérico, puede ayudar a una mejor gestión de sus poblaciones y al desarrollo de programas de mejora o restauración de la conectividad longitudinal en los hábitats que ocupa esta especie.

Agradecimientos

Esta investigación está financiada por la Junta de Castilla y León: Proyecto VA299B11-2 "*Evaluación de la capacidad de nado en peces ibéricos*" y enmarcada dentro del Proyecto Fishfriendly Innovative Technologies for Hydropower (FIThydro) -Programa H2020 (H2020-LCE-2016-RES-CCS-RIA-727830). Cofinanciado por la UE-. Nuria Ramos-González (GEA-Ecohidráulica) colaboró en los trabajos de campo. Leandro Fernandes-Celestino aportó su experiencia en los tratamientos estadísticos. José María Rubio-Polo y Arturo Prieto-Blanco (CHD) promovieron las acciones que hicieron posible este proyecto. Agradecemos especialmente a Juan Carlos Romeral-de la Puente (SAVASA) por permitirnos usar sus instalaciones en Vadocondes. Cualquier uso de marcas comerciales, de productos o de empresas tiene fines descriptivos únicamente y no implica el respaldo del gobierno de EE. UU.

Información adicional

Tabla S19.- Listado de especies del género *Luciobarbus* presentes en la Península Ibérica y su estado de conservación a nivel internacional y nacional (España y Portugal).

Especie	Categorías de Conservación		
	Lista Roja Especies Amenazadas	Catálogo Español de Especies Amenazadas	Livro Vermelho dos Vertebrados de Portugal***
	(IUCN, 2017)	(RD 139/2011 -4 Febrero-)	(DL 193/93 -24 Maio-)
<i>L. guiraonis</i> (Steindachner, 1866)	VULNERABLE (VU)	NO AMENAZADA *	NO EVALUADA (NE)
<i>L. microcephalus</i> (Almaça, 1967)	VULNERABLE (VU)	NO AMENAZADA **	CASI AMENAZADA (NT)
<i>L. comizo</i> (Steindachner, 1864)	VULNERABLE (VU)	NO AMENAZADA **	EN PELIGRO (EN)
<i>L. bocagei</i> (Steindachner, 1864)	PREOCUPACIÓN MENOR (LC)	NO AMENAZADA **	PREOCUPACIÓN MENOR (LC)
<i>L. graellsii</i> (Steindachner, 1866)	PREOCUPACIÓN MENOR (LC)	NO AMENAZADA **	NO EVALUADA (NE)
<i>L. sclateri</i> (Günther, 1868)	PREOCUPACIÓN MENOR (LC)	NO AMENAZADA *	EN PELIGRO (EN)

* Especies propuestas para su inclusión como CASI AMENAZADAS (NT). ** Especies sugeridas para su inclusión como VULNERABLES (VU). (Doadrio *et al.*, 2011). *** Cabral *et al.* (2005).

Tabla S20.- Valores de los parámetros fisicoquímicos del agua durante la experimentación.

Oxígeno disuelto (ppm)	pH	Sedimentos suspendidos (ppm)	Turbidez (NTU)
5.4 – 8.4	7.7	14 - 20	12 - 18

Datos Red SAICA (CHD, EAA: DU03750003).

Tabla S21.- Características biométricas de la muestra total de individuos empleados en el estudio y de las diferentes submuestras formadas para los ensayos y los lotes. N hace referencia al número de individuos. Entre paréntesis se muestran los percentiles 10 y 90.

Longitud furcal (cm)	Masa (g)	Factor de forma (K) (g/cm ³)	Ensayo	N	Longitud furcal (cm)	Masa (g)	Factor de forma (K) (g/cm ³)	Lote	N	Longitud furcal (cm)	Masa (g)	Factor de forma (K) (g/cm ³)
16.8±2.9	77.0±41.6	1.53±0.28	1	36	17.7±2.6	89.1±41.6	1.52±0.19	1	18	17.2±2.3	73.6±26.6	1.42±0.13
(13.8-21.2)	(37.0-143.0)	(1.27-1.98)	2	27	15.6±3.0	61.0±36.5	1.53±0.38	2	18	18.2±2.7	104.5±48.4	1.63±0.18
								3	14	15.3±2.5	89.1±41.6	1.52±0.19
								4	13	15.8±3.6	61.0±36.5	1.53±0.37

Tabla S22.- Descripción de los ensayos realizados en el canal de nado de Vadocondes a través de sus características temporales, hidráulicas y ambientales. Cada ensayo se dividió en 3 experimentos y cada experimento en 2 lotes de individuos. En cuanto a las características que definen el ensayo, *Fr* es el número de Froude para describir el flujo como subcrítico o supercrítico y *Re* es el número de Reynolds que define el flujo como laminar o turbulento.

Ensayo	Experimento	Lote	Fecha	Duración (h)	Velocidad nominal (m/s)	Velocidad flujo (m/s)	Profundidad (m)	Caudal (m ³ /s)	<i>Fr</i>	<i>Re</i>	Tª agua (°C)
1	1	1	27/5/12	4	3.0	2.83 ± 0.04	0.12	0.182	2.78 Supercrítico	145000 Turbulento	17.6 ± 0.6
		2	28/5/12	4	3.0	2.78 ± 0.10	0.13	0.181	2.47 Supercrítico	143000 Turbulento	18.4 ± 0.3
	2	1	29/5/12	4	1.5	1.49 ± 0.07	0.38	0.271	0.74 Subcrítico	154000 Turbulento	17.9 ± 0.8
		2	30/5/12	4	1.5	1.49 ± 0.07	0.38	0.271	0.74 Subcrítico	154000 Turbulento	18.6 ± 0.6
	3	1	31/5/12	4	2.5	2.49 ± 0.06	0.26	0.324	1.56 Supercrítico	212000 Turbulento	19.3 ± 1.1
		2	1/6/12	4	2.5	2.45 ± 0.05	0.27	0.325	1.47 Supercrítico	209000 Turbulento	18.3 ± 0.8
2	1	3	7/5/13	4	3.0	2.99 ± 0.02	0.14	0.209	2.55 Supercrítico	163000 Turbulento	13.6 ± 0.5
		4	7/5/13	4	3.0	2.87 ± 0.04	0.15	0.215	2.36 Supercrítico	165000 Turbulento	14.3 ± 0.4
	2	3	8/5/13	4	1.5	1.41 ± 0.03	0.41	0.289	0.70 Subcrítico	158000 Turbulento	13.6 ± 0.6
		4	8/5/13	4	1.5	1.37 ± 0.10	0.43	0.295	0.67 Subcrítico	158000 Turbulento	14.1 ± 0.5
	3	3	9/5/13	4	2.5	2.70 ± 0.11	0.24	0.324	1.76 Supercrítico	216000 Turbulento	13.9 ± 0.4
		4	9/5/13	4	2.5	2.59 ± 0.04	0.25	0.324	1.66 Supercrítico	214000 Turbulento	13.8 ± 0.5

Bibliografía

- Alexandre, C. M., Quintella, B. R., Ferreira, A. F., Romão, F. A. & Almeida, P. R. 2014. Swimming performance and ecomorphology of the Iberian barbel *Luciobarbus bocagei* (Steindachner, 1864) on permanent and temporary rivers. *Ecology of Freshwater Fish*, 23: 244–258. <https://doi.org/10.1111/eff.12073>
- Alexandre, C.M., Branca, R., Quintella, B.R. & Almeida, P.R. 2016. Critical swimming speed of the southern straight-mouth nase *Pseudochondrostoma willkommii* (Steindachner, 1866), a potamodromous cyprinid from southern Europe. *Limnetica*. 35 365-372.
- Alexandre, C.M. & Palstra, A. 2017. Effect of short-term regulated temperature variations on the swimming economy of Atlantic salmon smolts. *Conservation Physiology*. 5. <https://doi.org/10.1093/conphys/cox025>
- Allison, P.D. 1995. *Survival analysis using the SAS system: a practical guide*. SAS Institute, Cary, NC.
- Beamish, F.W.H. 1978. Swimming capacity. *In Fish Physiology, Vol. VII, Locomotion. Edited by W.S.Hoar and D.J.Randall*. Academic Press, London. pp. 101-187.
- Boily, P. & Magnan, P. 2002. Relationship between individual variation in morphological characters and swimming costs in brook charr (*Salvelinus fontinalis*) and yellow perch (*Perca flavescens*). *Journal of Experimental Biology*, 205(7): 1031-1036.
- Bravo-Córdoba, F.J., Sanz-Ronda, F.J., Ruiz-Legazpi, J., Makrakis, S., & Fernandes-Celestino, L. 2017. "Fishway with two entrance branches: understanding its performance for potamodromous Mediterranean barbels". *Fisheries Management and Ecology*. FME-17-005.R1. <https://doi.org/10.1111/fme.12260>
- Branco, P., Santos, J.M., Katopodis, C., Pinheiro, A., & Ferreira, M.T. 2013. Pool-type fishways: two different morpho-ecological cyprinid species facing plunging and streaming flows. *PLoS one*. 8 e65089. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065089>
- Brett, J.R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 21: 1183-1226. <https://doi.org/10.1139/f64-103>

- Brett, J.R. 1971. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *American Zoologist*: 99-113. <https://doi.org/10.1093/icb/11.1.99>
- Castro-Santos, T. 2004. Quantifying the combined effects of attempt rate and swimming capacity on passage through velocity barriers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(9), 1602-1615. <https://doi.org/10.1139/f04-094>
- Castro-Santos, T. 2005. Optimal swim speeds for traversing velocity barriers: an analysis of volitional high-speed swimming behavior of migratory fishes. *Journal of Experimental Biology*, 208(3), 421-432. <https://doi.org/10.1242/jeb.01380>
- Castro-Santos T. & Haro, A. 2003. Quantifying migratory delay: a new application of survival analysis methods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 60 986-996. <https://doi.org/10.1139/f03-086>
- Castro-Santos, T., Sanz-Ronda, F. J. & Ruiz-Legazpi, J. 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(2), 280-293. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0186>
- CHD. 2015. Plan Hidrológico de la parte española de la demarcación hidrográfica del Duero (2015-2021). Anejo 7: inventario de presiones. Confederación Hidrográfica del Duero. Valladolid. España.
- Claireaux, G. & Audet, C. 2000. Seasonal changes in the hypo-osmoregulatory ability of brook charr: the role of environmental factors. *Journal of fish biology*. 56 347-373. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02111.x>
- Claireaux G., Couturier, C., & Groison, A.L. 2006. Effect of temperature on maximum swimming speed and cost of transport in juvenile European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *The Journal of experimental biology*. 209 3420-3428. <https://doi.org/10.1242/jeb.02346>
- Cooke, S.J., Paukert, C., Hogan, Z. 2012b. Endangered river fish: factors hindering conservation and restoration. *Endanger. Species Res.* 17, 179–191. <https://doi.org/10.3354/esr00426>
- Doadrio, I., Perea, S., Garzón-Heydt, P. & González, J.L. 2011. Ictiofauna continental española. Bases para su seguimiento. DG Medio Natural y Política Forestal. MARM. Madrid. España.

- Ferguson, R.A., Kieffer, J.D. & Tufts, B.L. 1993. The effects of body size on the acid-base and metabolite status in the white muscle of rainbow trout before and after exhaustive exercise. *Journal of Experimental Biology*. 180 195-207.
- Goolish, E.M. 1989. The scaling of aerobic and anaerobic muscle power in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Journal of Experimental Biology*. 147 493-505.
- Hammer, C. 1995. Fatigue and exercise tests with fish. *Comparative Biochemistry & Physiology* 112A: 1-20. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(95\)00060-K](https://doi.org/10.1016/0300-9629(95)00060-K)
- Haro, A., Castro-Santos, T., Noreika, J. & Odeh, M. 2004. Swimming performance of upstream migrant fishes in open-channel flow: a new approach to predicting passage through velocity barriers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(9), 1590-1601. <https://doi.org/10.1139/f04-093>
- Hosmer Jr, D. W., Lemeshow, S. & Sturdivant, R. X. 2013. Applied logistic regression (Vol. 398). John Wiley & Sons.
- Kieffer, J.D. 2000. Limits to exhaustive exercise in fish. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 126 161-179. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(00\)00202-6](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(00)00202-6)
- Kottelat, M. & Freyhof, J. 2007. Handbook of European freshwater species. Cornol, Berlin: Published By Authors.
- Lucas, M. & Frear, P. 1997. Effects of a flow-gauging weir on the migratory behaviour of adult barbel, a riverine cyprinid. *Journal of fish biology*. 50 382-396. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb01366.x>
- Lucas, M.C. & Baras, E. 2001. Migration of Freshwater Fishes. Blackwell Science, Oxford, 420 pp.
- Lobón-Cerviá, J. & Fernández-Delgado, C. 1984. On the biology of the barbel (*Barbus barbus bocagei*) in the Jarama River. *Folia Zoologica*. 33 371-384.
- Mateus, C., Quintella, B., & Almeida, P. 2008. The critical swimming speed of Iberian barbel *Barbus bocagei* in relation to size and sex. *J.Fish Biol.* 73: 1783-1789. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02023.x>

- Morita, K. & Yamamoto, S. 2002. Effects of habitat fragmentation by damming on the persistence of stream-dwelling charr populations. *Conserv.Biol.* 16: 1318-1323. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01476.x>
- Moyle, P.B. & Cech, J.J. 1996. *Fishes: An Introduction to Ichthyology*. Prentice Hall Englewood Cliffs. NJ. USA.
- O'Steen, S. & Bennett, A.F. 2003. Thermal acclimation effects differ between voluntary, maximum, and critical swimming velocities in two cyprinid fishes. *Physiological and Biochemical Zoology: PBZ.* 76 484-496.
- Pavlov, D., Lupandin, A. & Kostin, V. 2002. Downstream Migration of Fish through Dams of Hydroelectric Power Plants. Oak Ridge National Laboratory. Oak Ridge. USA.
- Peake, S. J. 2008a. Gait transition speed as an alternate measure of maximum aerobic capacity in fishes. *Journal of fish biology*, 72(3), 645-655. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01753.x>
- Peake, S.J. 2008b. Swimming performance and behavior of fish species endemic to Newfoundland and Labrador: a literature review for the purpose of establishing design and water velocity criteria for fishways and culverts. Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences, Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2843: v, 52.
- Plaut, I. 2001. Critical swimming speed: its ecological relevance. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology.* 131 41-50. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(01\)00462-7](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(01)00462-7)
- Romão, F., Quintella, B.R., Pereira, T.J., & Almeida, P.R. 2012. Swimming performance of two Iberian cyprinids: the Tagus nase *Pseudochondrostoma polylepis* (Steindachner, 1864) and the bordallo *Squalius carolitertii* (Doadrio, 1988). *Journal of Applied Ichthyology* 28: 26-30. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01882.x>
- Santos, J.M., Silva, A.T., Katopodis, C., Pinheiro, P., Pinheiro, A.N., Bochechas, J. & Ferreira, M.T. 2012. Ecohydraulics of pool-type fishways: getting past the barriers. *Ecological Engineering.* 48 38-50. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2011.03.006>
- Sanz-Ronda, F. J., Ruiz-Legazpi, J., Bravo-Córdoba, F. J., Makrakis, S. & Castro-Santos, T. 2015. Sprinting performance of two Iberian fish: *Luciobarbus bocagei* and *Pseudochondrostoma*

- duriense* in an open channel flume. Ecological Engineering, 83, 61-70.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.05.033>
- Silva, A.T., Katopodis, C., Santos, J.M., Ferreira, M.T., & Pinheiro, A.N. 2012. Cyprinid swimming behaviour in response to turbulent flow. Ecological Engineering. 44 314-328.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.04.015>
- Te Chow, V. 1959. Open Channel Hydraulics. McGraw-Hill Book Company, Inc. New York. USA.
- Temple, G.K. & Johnston, I.A. 1997. The thermal dependence of fast-start performance in fish. Journal of thermal biology. 22 391-401. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(97\)00058-2](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(97)00058-2)
- Tudorache, C., Viaenen, P., Blust, R., & De Boeck, G. 2007. Longer flumes increase critical swimming speeds by increasing burst and glide swimming duration in carp (*Cyprinus carpio*, L.). J.Fish Biol. 71: 1630-1638. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01620.x>
- Tudorache, C., Viaene, P., Blust, R., Vereecken, H. & De Boeck, G. 2008. A comparison of swimming capacity and energy use in seven European freshwater fish species. Ecology of Freshwater Fish, 17(2), 284-291. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2007.00280.x>
- Tudorache, C., O'Keefe, R.A., & Benfey, T.J. 2010. Flume length and post-exercise impingement affect anaerobic metabolism in brook charr *Salvelinus fontinalis*. J.Fish Biol. 76: 729-733.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.04.010>
- Videler, J. J. & Wardle, C. S. 1991. Fish swimming stride by stride: speed limits and endurance. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 1(1), 23-40.
- Videler, J.J. 1993. Fish swimming. Chapman & Hall, London.UK.
- Wardle, C.S. 1975. Limit of fish swimming speed. Nature 255: 725-727.
<https://doi.org/10.1038/255725a0>
- Weaver, C.R., 1963. Influence of water velocity upon orientation and performance of adult migrating salmonids. Fish. Bull., 63, 24.
- Webb, P.W. & Weish, D. 1986. Functional locomotor morphology of early life history stages of fishes. Transactions of the American Fisheries Society. 115 115-127.

CONCLUSIONES

Conclusiones principales

A continuación, se exponen las principales conclusiones de la tesis, derivadas de los resultados de la experimentación:

- La capacidad de natación de las especies ibéricas estudiadas es considerablemente mayor a la establecida para estas mismas especies en las referencias científicas previas.
- La capacidad de natación de las especies de ciprínidos ibéricos estudiados es muy similar a la de la trucha y el salvelino.
- La longitud del pez, la velocidad del flujo y la temperatura del agua son los factores que tienen una mayor influencia en el comportamiento natatorio de los peces, y más concretamente en la capacidad de natación.
- La longitud del pez tiene un efecto positivo en la capacidad de natación, de manera que a mayor longitud, mayor será la distancia que puede recorrer, mayor la velocidad de nado que puede desarrollar y mayor su resistencia hasta la fatiga.
- La velocidad del flujo a la que se enfrenta un pez tiene un efecto negativo en la capacidad de natación, de modo que, a mayor velocidad del flujo, menor será la distancia que puede recorrer, menor la velocidad de nado que puede desarrollar y menor su resistencia hasta la fatiga.
- La temperatura del agua en la que realiza sus movimientos un pez, dentro del rango habitual durante la época de migración, tiene un efecto positivo en la capacidad de natación, de manera que a mayor temperatura del agua, mayor será la distancia que pueda recorrer, mayor la velocidad de nado que pueda desarrollar y mayor su resistencia hasta la fatiga.
- La experimentación con canales de nado, que permiten la natación voluntaria de los peces, ofrece resultados más cercanos a las capacidades de natación reales de los individuos que otros sistemas de ensayo.
- La motivación necesita de un estudio pormenorizado y debe ser considerada para comprender su influencia en la capacidad natatoria de la ictiofauna.

Otras consideraciones

Se ha considerado de interés exponer, además de las conclusiones estrictamente ligadas a los resultados obtenidos, otra serie de consideraciones referentes al material empleado y a la metodología aplicada en base a la experiencia obtenida tanto en el desarrollo del presente estudio como de los trabajos complementarios realizados.

En cuanto a la muestra de peces:

- En el diseño experimental se determinará un tamaño muestral teórico ideal para realizar los experimentos, pero dadas las diferentes variables que influirán en la captura de los individuos, que generalmente supondrán dificultades, es necesario ser flexible y adaptar los experimentos al tamaño muestral real obtenido.
- El proceso de captura, marcaje y estabulación genera en los individuos un elevado nivel de estrés (más marcado en especies como la trucha y la boga del Duero). Intentar minimizar los focos que generan esta circunstancia es esencial: reducir las distancias de transporte, optimizar los tiempos y las técnicas de marcaje y medición, adecuar las zonas de estabulación (aguas con renovación y oxigenadas, dimensiones adecuadas al tamaño de la muestra, naturalización del lecho con zonas de reposo), evitar la presencia humana continuada, etc.
- Es muy importante poder obtener la muestra de peces en las proximidades de las instalaciones de experimentación para minimizar los transportes que generan estrés a los peces. La presencia de zonas fácilmente vadeables mejora la obtención de la muestra.
- Para la obtención de la muestra es recomendable recurrir a una combinación de sistemas de captura. En caso de necesidad se puede recurrir a sistemas de trampeo en pasos para peces cercanos., y si es necesario, al uso de redes activas (tarrafas o atarrayas).

En cuanto al canal de nado:

- Hay que garantizar el suministro de un caudal suficiente para poder establecer las diferentes condiciones hidráulicas precisadas en el diseño experimental. Se deberán poder fijar condiciones tanto en régimen subcrítico como en régimen supercrítico.
- La cámara de carga ha de contar con un sistema de compuertas optimizado que permita modificar las condiciones hidráulicas dentro del canal en tiempo real. Así, en aquellas ocasiones, en las que por fluctuaciones de los niveles de agua en la toma, éstas se vean alteradas se podrán recuperar las condiciones originales.
- Es fundamental que, tanto las paredes como el suelo del canal sean lo más lisas y pulidas posible, pues cualquier mínima alteración provoca turbulencias y cambios en las condiciones hidráulicas que puedan afectar a los resultados.
- Es aconsejable que las paredes y el suelo del canal presenten una coloración que favorezca el contraste con los peces (se recomiendan tonos claros) para facilitar el seguimiento de sus movimientos mediante sistemas de videocámaras.
- El área de descanso, en la medida de lo posible, ha de estar naturalizada, pues reduce el estrés de los individuos, facilitando zonas de baja velocidad. Sin embargo, se ha de evitar la existencia de un excesivo número de refugios que puedan suponer una reducción en la movilidad de los individuos. Además ha de presentar un sistema de vaciado rápido y efectivo que permita la captura de los peces en el menor tiempo posible, para minimizar el estrés.

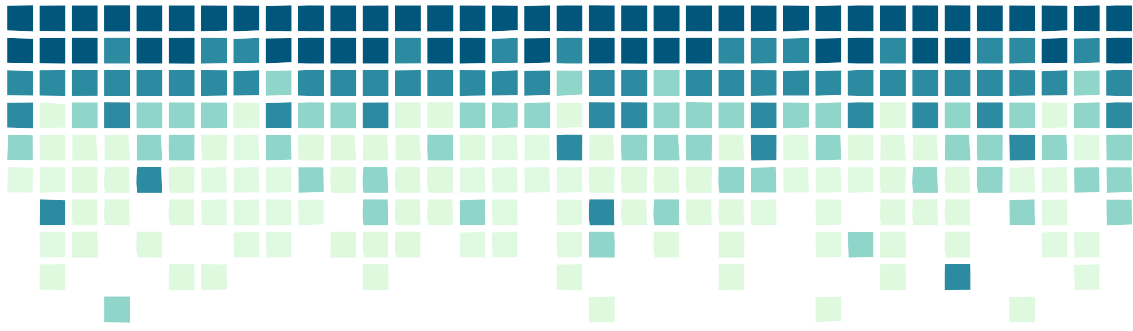
En cuanto a los sistemas de seguimiento:

- El sistema de videocámaras ha de ser un complemento a otro sistema de seguimiento, pues puede presentar algunos problemas para recoger imágenes con aguas turbias, con los brillos de la lámina de agua y con profundidades grandes del flujo.
- Es necesario adecuar perfectamente el tamaño de los dispositivos *PIT-Tag* utilizados al tamaño de los individuos de la muestra y al rango de detección de las antenas receptoras. La utilización de los tamaños más pequeños de *PIT-Tag* con antenas de gran tamaño genera numerosos problemas de detección.

- El sistema de telemetría presenta una serie de problemas asociados al trabajo en campo: sensibles a campos eléctricos (tendidos eléctricos, centrales hidroeléctricas, bombas de riego, etc.) y sensibles a variaciones del flujo (el campo de detección de las antenas varía en función de si su sección está ocupada completamente por agua o no).
- Trabajar con equipos multiplexer (cuatro antenas por receptor) facilita el montaje físico de las antenas, pero genera más problemas de configuración. Siempre que se trabaje con más de un multiplexer será necesario sincronizar para evitar interferencias (ruido), pérdida de información y sobrecalentamiento de los lectores.
- Las dimensiones de las antenas determinarán la separación a las que se pueden situar. Tamaños más grandes permitirán mayor equidistancia entre antenas pero el campo de detección se verá reducido.

En cuanto a la metodología:

- Es necesario tener en consideración la influencia del proceso de marcaje (captura, anestesia, tipo de marca) en los individuos de las especies de estudio, pues no todas las especies presentan la misma resistencia. Observar constantemente la evolución del comportamiento hasta la recuperación de los individuos marcados puede aportar valiosa información sobre lo adecuado del proceso.
- La estadística clásica presenta una serie de hipótesis de partida que, al trabajar con animales y comportamiento, en muchas ocasiones no se puedan cumplir (muestras balanceadas, normalidad de la muestra, homocedasticidad, etc.).
- El análisis estadístico mediante las técnicas de análisis de supervivencia es capaz de abordar las peculiaridades que presentan los trabajos con animales y su comportamiento gracias a una serie de herramientas propias (censura de datos, modelos no paramétricos, modelos semi-paramétricos, modelos paramétricos, etc.).
- El análisis de supervivencia requiere de un conocimiento profundo de sus técnicas para una aplicación correcta, siendo escasa la bibliografía existente sobre su aplicación a ecología de fauna piscícola. Además, son pocos los paquetes informáticos que puedan ejecutar este tipo de análisis (SAS® y StatGraphics®, R -*software* libre-).



APLICACIÓN PRÁCTICA

APLICACIÓN PRÁCTICA

La información que aporta este estudio sobre el comportamiento natatorio (distancia y velocidad de nado y resistencia hasta la fatiga) de algunas de las principales especies piscícolas de la Península Ibérica puede ser utilizada como una herramienta para establecer criterios orientadores en el diseño de pasos para peces. Actualmente, existen diversas recomendaciones de diseño para pasos naturalizados y escalas de artesas (Larinier, 1992; Martínez de Azagra, 1999; FAO/DVWK, 2002, etc.) que se basan en capacidades de nado con un carácter global, generalmente a nivel de familia (*Salmonidae/Cyprinidae*). Con los nuevos modelos desarrollados, se pueden optimizar diseños, con un carácter más específico, permitiendo que se adapten mejor a sus capacidades.

Otra utilidad de los resultados del estudio es la valoración de potenciales impactos en las barreras de velocidad existentes en los cursos fluviales (estaciones de aforo -White & Woods-Ballard, 2003-, obras de drenaje transversal -Fernández Yuste, 2015-, etc.). Se podrá establecer si un obstáculo es infranqueable o si por el contrario, es franqueable, determinando el grado de dificultad que supone y cómo afectará a los individuos en sus capacidades fisiológicas.

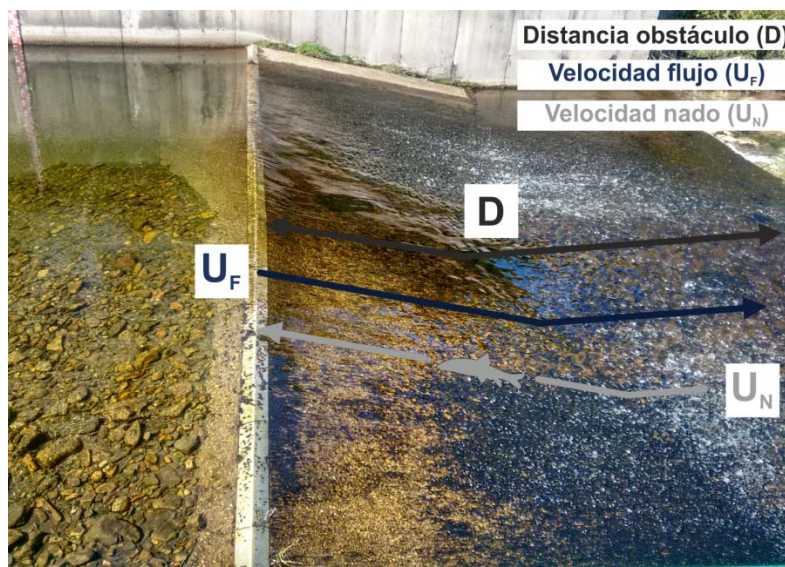
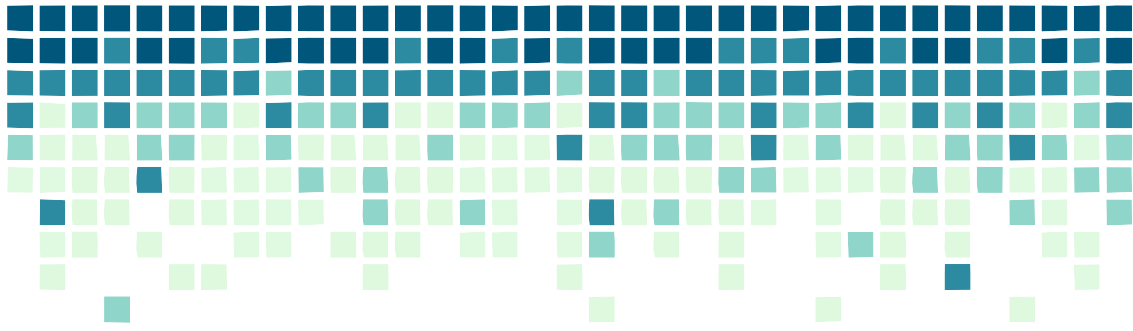


Figura 45.- Ejemplo de análisis de una estación de aforo V-Flat para estudiar su franqueabilidad en base al comportamiento natatorio de las especies piscícolas.

Por lo tanto, la aplicación directa de la información aportada sobre el comportamiento natatorio, ayudará a una mejor gestión de las poblaciones y al desarrollo de programas de mejora o restauración de la conectividad longitudinal en los hábitats que ocupan estas especies.



TRABAJOS FUTUROS

TRABAJOS FUTUROS

La presente tesis es una parte de un trabajo global relativo al comportamiento natatorio de la ictiofauna de la Península Ibérica. En este sentido, actualmente se está trabajando en una serie de nuevos artículos científicos que continúan la línea de investigación marcada por la tesis doctoral.

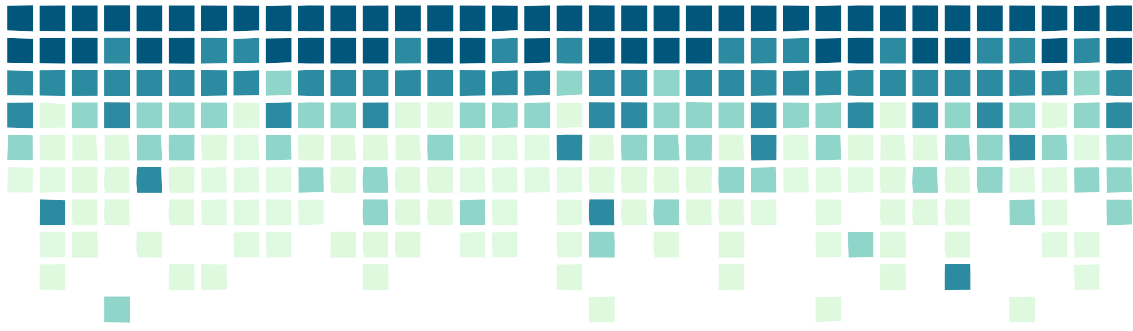
Por un lado se está estudiando la influencia de factores biométricos (longitud furcal, masa y factor de forma) y ambientales (temperatura del agua y velocidad de flujo) en la capacidad de natación de la boga del Duero (*Pseudochondrostoma duriense*).

Por otro lado, también se está desarrollando el estudio de la motivación del barbo ibérico (*Luciobarbus bocagei*) y de la boga del Duero (*Pseudochondrostoma duriense*).

Ambos trabajos complementan y dan continuidad al presente documento, aportando una valiosa información relativa a dos de las especies de ciprínidos potamódromos de mayor distribución y abundancia en la Península Ibérica.

Durante la ejecución de la tesis se ha adquirido experiencia en la elaboración de experimentos, se ha establecido una metodología concreta y se han implementado novedosos análisis estadísticos de los resultados. Todo ello deberá servir para continuar aportando información científica sobre el comportamiento natatorio (capacidad de natación y motivación) de las principales especies piscícolas ibéricas.

Considerando el vacío bibliográfico y documental existente, relativo a las especies de la familia *Cyprinidae* presentes en la Península Ibérica, es de especial interés centrar los esfuerzos de futuros estudios en las principales especies que la componen (Géneros: *Barbus*, *Luciobarbus*, *Parachondrostoma*, *Achondrostoma*, *Iberochondrostoma* y *Squalius* principalmente), con el objetivo de completar una base de datos que sirva para una mejor gestión de sus poblaciones.



REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alexandre, C. M., Quintella, B. R., Silva, A. T., Mateus, C. S., Romão, F., Branco, P., ... & Almeida, P. R. 2013. Use of electromyogram telemetry to assess the behavior of the Iberian barbel (*Luciobarbus bocagei* Steindachner, 1864) in a pool-type fishway. *Ecological engineering*, 51, 191-202. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.12.047>
- Allison, P. D. 2010. *Survival analysis using SAS: a practical guide*. Sas Institute.
- Almaça, C. & Banarescu, P. M. 2003. *Barbus bocagei* Steindachner, 1865. Pp. 99-112. En: Banarescu, P. M., Bogutskaya, N. G. (Eds.). *The Freshwater Fishes of Europe* . Vol. 5/II. Cyprinidae 2. Part II: *Barbus*. Aula Verlag, Wiebelsheim.
- Andreu-Soler, A. & Torralva, M. 2007. Peces continentales de la Península Ibérica. La ictiofauna ibérica es la más amenazada de Europa. *Ecologista, El*, (52), 36-40.
- Bainbridge, R. 1958. The speed of swimming of fish as related to size and to the frequency and amplitude of the tail beat. *J. Exp. Biol.* 35: 109–133.
- Barnard, C. J. 2004. *Animal behaviour: mechanism, development, function and evolution*. Pearson Education.
- Barnard, C. J. 2012. *Animal behaviour: ecology and evolution*. Springer Science & Business Media.
- Beach, M. H. 1984. Fish pass design--criteria for the design and approval of fish passes and other structures to facilitate the passage of migratory fish in rivers. Ministry of Agriculture, Fisheries, and Food; Directorate of Fisheries Research; Fisheries Research Technical Report 78. Lowestoft.
- Blanchfield, P. J. & Ridgway, M. S. 1999. The cost of peripheral males in a brook trout mating system. *Animal Behaviour*, 57(3), 537-544. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.1014>
- Blaxter, J. H. S. & Dickson, W. 1959. Observations on the swimming speeds of fish. *ICES Journal of Marine Science*, 24(3), 472-479. <https://doi.org/10.1093/icesjms/24.3.472>
- Branco, P., Amaral, S. D., Ferreira, M. T., & Santos, J.M. 2017. Do small barriers affect the movement of freshwater fish by increasing residency? *Science of The Total Environment*, 581, 486-494. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.12.156>

- Bravo-Córdoba, F.J., Sanz-Ronda, F.J., Ruiz-Legazpi, J., Makrakis, S., & Fernandes-Celestino, L. 2017. "Fishway with two entrance branches: understanding its performance for potamodromous Mediterranean barbels". Fisheries Management and Ecology. FME-17-005.R1. <https://doi.org/10.1111/fme.12260>
- Brett, J.R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. Journal of the Fisheries Board of Canada 21: 1183-1226. <https://doi.org/10.1139/f64-103>
- Brown, R.S., Cooke, S.J., Anderson, W.G. & McKinley, R.S. 1999. Evidence to Challenge the 2% Rule for Biotelemetry. North Am. J. Fish. Manage. 19 (199), 867–871. [https://doi.org/10.1577/1548-8675\(1999\)019<0867:ETCTRF>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8675(1999)019<0867:ETCTRF>2.0.CO;2)
- Castro-Santos, T. 2004. Quantifying the combined effects of attempt rate and swimming capacity on passage through velocity barriers. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 61(9), 1602-1615. <https://doi.org/10.1139/f04-094>
- Castro-Santos, T. 2005. Optimal swim speeds for traversing velocity barriers: an analysis of volitional high-speed swimming behavior of migratory fishes. Journal of Experimental Biology, 208(3), 421-432. <https://doi.org/10.1242/jeb.01380>
- Castro-Santos, T., & Vono*, V. (2013). Posthandling survival and PIT tag retention by Alewives—a comparison of gastric and surgical implants. North American journal of fisheries management, 33(4), 790-794. <https://doi.org/10.1080/02755947.2013.811130>
- Chow, V.T. 1959. Open Channel Hydraulics. McGraw-Hill Book Company, Inc, New York, NY.
- Clay, C.H. 1995. Design of Fishways and Other Fish Facilities. Lewis Publishers, Boca Raton.
- Clough, S.C. & Turnpenny, A.W.H. 2000. Swimming speeds in Fish: Phase 1. RandD Technical Report W2-026/TR1. Fawley Aquatic Research Laboratories LTD.
- Coelho, M. M. 1985. The straight mouth Portuguese *Chondrostoma* Agassiz, 1835. Taxonomic position and geographic distribution of *Ch. polylepsis* Steindachner, 1865 and *Ch. willkommi* Steindachner, 1866, with the description of a new subspecies *Ch. polylepsis duriensis*. *Arquivos do Museu Bocage Serie A* 3(2): 13-38.
- Cooke, S.J., Paukert, C., Hogan, Z. 2012b. Endangered river fish: factors hindering conservation and restoration. *Endanger. Species Res.* 17, 179–191. <https://doi.org/10.3354/esr00426>

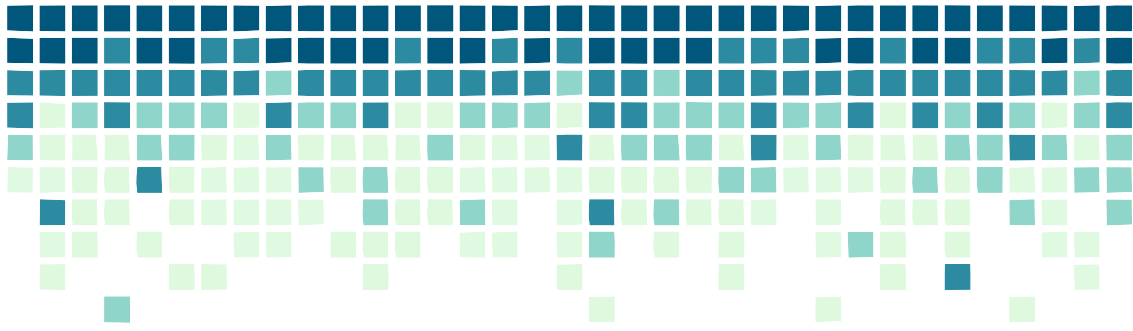
- Cooke, S. J. & Hinch, S. G. 2013. Improving the reliability of fishway attraction and passage efficiency estimates to inform fishway engineering, science, and practice. *Ecological Engineering*, 58, 123-132. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.06.005>
- Doadrio, I., Perea, S., Garzón-Heydt, P. & González, J.L. 2011. Ictiofauna continental española. Bases para su seguimiento. DG Medio Natural y Política Forestal. MARM. Madrid. España.
- Elvira, B. & Almodóvar, A. 2001. Freshwater fish introductions in Spain: facts and figures at the beginning of the 21st century. *Journal of fish Biology*, 59: 323-331. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb01393.x>
- Evans, W. A. & Johnston, F. B. 1980. Fish migration and fish passage: a practical guide to solving fish passage problems. Forest Service, Engineering Staff.
- FAO/DVWK. 2002. Fish passes: design, dimensions, and monitoring. Rome, Italy: FAO, 119 p.
- Fernández Yuste, J.A. 2015. "Conectividad fluvial, funcionamiento de los ríos bajo un nuevo paradigma". Ponencia en Jornada de Continuidad Fluvial, 29/1/2015.
- Fleming, I. A. 1996. Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 6: 379–416.
- Freyhof, J. & Brooks, E. 2011. European red list of freshwater fishes (p. 61). Luxembourg: Publications office of the European Union.
- Fulton, T. W. 1904. The rate of growth of fishes. 22nd Annual Report of the Fishery Board of Scotland 1904 (3):141-241.
- Hammer, C. 1995. Fatigue and exercise tests with fish. *Comparative Biochemistry & Physiology* 112A: 1-20. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(95\)00060-K](https://doi.org/10.1016/0300-9629(95)00060-K)
- Haro, A., Castro-Santos, T., Noreika, J. & Odeh, M. 2004. Swimming performance of upstream migrant fishes in open-channel flow: a new approach to predicting passage through velocity barriers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(9), 1590-1601. <https://doi.org/10.1139/f04-093>
- Helfrich, L. A., Liston, C., Hiebert, S., Albers, M. & Frazer, K. 1999. Influence of low-head diversion dams on fish passage, community composition, and abundance in the Yellowstone River, Montana.

- Hosmer, D. W., Lemeshow, S. & May, S. 2008. Model development. *Applied Survival Analysis: Regression Modeling of Time-to-Event Data*, Second Edition, 132-168.
- Hosmer Jr, D. W., Lemeshow, S. & Sturdivant, R. X. 2013. *Applied logistic regression* (Vol. 398). John Wiley & Sons.
- Katopodis, C. & Gervais, R. 1991. *Icthyomechanics*. Freshwater Institute. Central and Arctic Region. Department of Fisheries and Oceans Canada.
- Kolok, A.S. 1999. Interindividual variation in the prolonged locomotor performance of ectothermic vertebrates: a comparison of fish and herpetofaunal methodologies and a brief review of the recent fish literature. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(4), 700-710. <https://doi.org/10.1139/f99-026>
- Kottelat, M. & Freyhof, J. 2007. *Handbook of European freshwater species*. Cornol, Berlin: Published By Authors.
- Larinier M. 1992. Passes à bassins successifs, prébarrages et rivières artificielles. *Bull Fr Pêche Piscic 45-72*: 326-327.
- Lucas, M.C. & Baras, E. 2001. *Migration of Freshwater Fishes*. Blackwell Science, Oxford, 420 pp.
- Martínez de Azagra, A. 1999. *Escalas para peces*. Palencia, Spain: ETSIIAA, Universidad de Valladolid.
- Mateus, C., Quintella, B., & Almeida, P. 2008. The critical swimming speed of Iberian barbel *Barbus bocagei* in relation to size and sex. *J.Fish Biol.* 73: 1783-1789. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02023.x>
- McFarland, D.J. 2012. A single g factor is not necessary to simulate positive correlations between cognitive tests. *J. Clin. Exp. Neuropsychol.* 34, 378-384. <https://doi.org/10.1080/13803395.2011.645018>
- McKenzie, D. J. & Claireaux, G. 2010. The effects of environmental factors on the physiology of aerobic exercise. *Fish Locomotion: An Etho-Ecological Perspective*. CRC Press, Boca Raton. 296-332.
- Menard, S. 2002. *Applied logistic regression analysis* (Vol. 106). Sage.

- Morita, K. & Yamamoto, S. 2002. Effects of habitat fragmentation by damming on the persistence of stream-dwelling charr populations. *Conserv.Biol.* 16: 1318-1323. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01476.x>
- Morrow, J.E. 1980. The freshwater fishes of Alaska. University of B.C. Animal Resources Ecology Library. 248p
- Myrick, C. A. & Cech, J. 2000. Swimming performances of four California stream fishes: temperature effects. *Environmental Biology of Fishes*, 58(3), 289-295.
- Neiffer, D. L. & Stamper, M. A. 2009. Fish sedation, anesthesia, analgesia, and euthanasia: considerations, methods, and types of drugs. *ILAR journal*, 50(4), 343-360. <https://doi.org/10.1093/ilar.50.4.343>
- Nilsson, C., Lepori, F., Malmqvist, B., Törnlund, E., Hjerdt, N., Helfield, J. M., ... & Lundqvist, H. 2005. Forecasting environmental responses to restoration of rivers used as log floatways: an interdisciplinary challenge. *Ecosystems*, 8(7), 779-800.
- Northcote, T. G. 1978. Migratory strategies and production of freshwater fishes. *Ecology of freshwater fish production*, 326.
- Ojanguren, A. & Braña, F. 2003. Effects of size and morphology on swimming performance in juvenile brown trout (*Salmo trutta L.*). *Ecology of Freshwater Fish*. 12 241-246. <https://doi.org/10.1046/j.1600-0633.2003.00016.x>
- Ostrand, K.G., Zydlewski, G.B., Gale, W.L., and Zydlewski, J.D. 2012. Long term retention, survival, growth, and physiological indicators of juvenile salmonids marked with passive integrated transponder tags. *In Advances in fish tagging and marking technology. Edited by J.McKenzie, B.Parsons, A.Seitz, R.K.Kopf, M.G.Mesa, and Q.Phelps.* pp. 135-145.
- Page, L. M. & Burr, B. M. 1997. A field guide to freshwater fishes: North America north of Mexico. Houghton Mifflin Harcourt.
- Peake, S. J. 2008a. Gait transition speed as an alternate measure of maximum aerobic capacity in fishes. *Journal of fish biology*, 72(3), 645-655. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01753.x>
- Peake, S.J. 2008b. Swimming performance and behavior of fish species endemic to Newfoundland and Labrador: a literature review for the purpose of establishing design and

- water velocity criteria for fishways and culverts. Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences, Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2843: v, 52.
- Peake, S.J., McKinley, R.S., & Scruton, D.A. 1997. Swimming performance of various freshwater Newfoundland salmonids relative to habitat selection and fishway design. *J. Fish Biol.* 51: 710–723. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb01993.x>
- Peake, S. J. & Farrell, A. P. 2004. Locomotory behaviour and post-exercise physiology in relation to swimming speed, gait transition and metabolism in free-swimming smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*). *Journal of Experimental Biology*, 207(9), 1563-1575. <https://doi.org/10.1242/jeb.00927>
- Reidy, S. P., Kerr, S. R. & Nelson, J. A. 2000. Aerobic and anaerobic swimming performance of individual Atlantic cod. *Journal of Experimental Biology*, 203(2), 347-357.
- Rochard, E. & Elie, P. 1994. La macrofaune aquatique de l'estuaire de la Gironde. Contribution au livre blanc de l'Agence de l'Eau Adour Garonne. État des connaissances sur l'estuaire de la Gironde. Bordeaux, France: Agence de l'Eau Adour-Garonne, 115.
- Romão, F., Quintella, B.R., Pereira, T.J., and Almeida, P.R. 2012. Swimming performance of two Iberian cyprinids: the Tagus nase *Pseudochondrostoma polylepis* (Steindachner, 1864) and the bordallo *Squalius carolitertii* (Doadrio, 1988). *Journal of Applied Ichthyology* 28: 26-30. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01882.x>
- Sanz-Ronda, F. J., Bravo-Córdoba, F. J. & Martínez de Azagra-Paredes, A. 2010. Estaciones de aforo V-flat y peces migradores de la Península Ibérica: problemas y soluciones. *Ingeniería Civil*, 158, 111-119.
- Sanz Ronda, F. J., Bravo, F. J., Fuentes, J. F., Ruiz Legazpi, J., García Vega, A., Ramos, N., ... & Martínez de Azagra, A. 2013. Pasos para peces: escalas y otros dispositivos de paso. *Notas técnicas del CIREF*, 7, 17.
- Sanz-Ronda, F. J., Ruiz-Legazpi, J., Bravo-Córdoba, F. J., Makrakis, S. & Castro-Santos, T. 2015. Sprinting performance of two Iberian fish: *Luciobarbus bocagei* and *Pseudochondrostoma duriense* in an open channel flume. *Ecological Engineering*, 83, 61-70. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.05.033>

- Sanz-Ronda, F.J., Bravo-Córdoba, F.J., Fuentes-Pérez, J.F. & Castro-Santos, T. 2016. Ascent ability of brown trout, *Salmo trutta*, and two Iberian cyprinids – Iberian barbel, *Luciobarbus bocagei*, and northern straight-mouth nase, *Pseudochondrostoma duriense* – in a vertical slot fishway. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* (417) 10. <https://doi.org/10.1051/kmae/2015043>
- Savini, D., Occhipinti-Ambrogi, A., Marchini, A., Tricarico, E., Gherardi, F., Olenin, S., & Gollasch, S. 2010. The top 27 animal alien species introduced into Europe for aquaculture and related activities. *Journal of Applied Ichthyology*, 26(s2), 1-7. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01503.x>
- Standen, E. M., Hinch, S. G. & Rand, P. S. 2004. Influence of river speed on path selection by migrating adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(6), 905-912. <https://doi.org/10.1139/f04-035>
- Tinbergen, N. 1951. *The Study of Instinct*. Oxford University Press, New York.
- Tudorache, C., Viaene, P., Blust, R., Vereecken, H. & De Boeck, G. 2008. A comparison of swimming capacity and energy use in seven European freshwater fish species. *Ecology of Freshwater Fish*, 17(2), 284-291. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2007.00280.x>
- Videler, J. J. & Wardle, C. S. 1991. Fish swimming stride by stride: speed limits and endurance. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1(1), 23-40.
- Wardle, C.S. 1975. Limit of fish swimming speed. *Nature* 255: 725-727. <https://doi.org/10.1038/255725a0>
- Weaver, C.R., 1963. Influence of water velocity upon orientation and performance of adult migrating salmonids. *Fish. Bull.*, 63, 24.
- White, W.R. & Woods-Ballard, B.A. 2003. The investigation and specification of flow measurement structure design features that aid the migration of fish without significantly compromising flow measurement accuracy, with the potential to influence the production of suitable British Standards. Environment Agency, Bristol. Technical Report: W6-084/TR1



DECLARACIÓN COAUTORES



Universidad de Valladolid

ACEPTACIÓN DE LOS COAUTORES TESIS POR COMPENDIO DE PUBLICACIONES

(Art. 8.1.f de la Normativa para la presentación y defensa de la Tesis Doctoral en la Universidad de Valladolid)

D. **Francisco Javier Sanz-Ronda**, con DNI nº **15398294-R**, como coautor de las publicaciones:

- 1) Castro-Santos, T., Sanz-Ronda, F. J., & **Ruiz-Legazpi, J.** (2012). 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(2), 280-293. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0186>
- 2) Sanz-Ronda, F. J., **Ruiz-Legazpi, J.**, Bravo-Córdoba, F. J., Makrakis, S., & Castro-Santos, T. (2015). Sprinting performance of two Iberian fish: *Luciobarbus bocagei* and *Pseudochondrostoma duriense* in an open channel flume. *Ecological Engineering*, 83, 61-70. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.05.033>
- 3) **Ruiz-Legazpi, J.**, Sanz-Ronda, F. J., Bravo-Córdoba, F. J., Fuentes-Pérez J.F., & Castro-Santos, T. (2017). Influencia de factores ambientales y biométricos en la capacidad de nado del barbo ibérico (*Luciobarbus bocagei* Steindachner, 1864), un ciprínido potamódromo endémico de la Península Ibérica. *Limnetica*, 37(2).

doy mi consentimiento para que estas formen parte de la Tesis Doctoral, en la modalidad de “compendio de publicaciones”, presentada en la Universidad de Valladolid por D. **Jorge Ruiz-Legazpi** y titulada **Estudio de la capacidad de natación en peces ibéricos**.

Asimismo, informo de que la contribución del doctorando ha sido la siguiente: diseño y elaboración de ensayos y obtención, análisis y discusión de resultados. Renunciando a la presentación de las publicaciones como parte de otra tesis doctoral, sea en modalidad ordinaria o por compendio.

Palencia, 2 de mayo de 2018

Fdo.: Francisco Javier Sanz-Ronda



Universidad de Valladolid

ACEPTACIÓN DE LOS COAUTORES TESIS POR COMPENDIO DE PUBLICACIONES

(Art. 8.1.f de la Normativa para la presentación y defensa de la Tesis Doctoral en la Universidad de Valladolid)

D. **Theodore Castro-Santos**, con Pasaporte nº **S01576065**, como coautor de las publicaciones:

- 1) Castro-Santos, T., Sanz-Ronda, F. J., & **Ruiz-Legazpi, J.** (2012). 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(2), 280-293. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0186>
- 2) Sanz-Ronda, F. J., **Ruiz-Legazpi, J.**, Bravo-Córdoba, F. J., Makrakis, S., & Castro-Santos, T. (2015). Sprinting performance of two Iberian fish: *Luciobarbus bocagei* and *Pseudochondrostoma duriense* in an open channel flume. *Ecological Engineering*, 83, 61-70. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.05.033>
- 3) **Ruiz-Legazpi, J.**, Sanz-Ronda, F. J., Bravo-Córdoba, F. J., Fuentes-Pérez J.F., & Castro-Santos, T. (2017). Influencia de factores ambientales y biométricos en la capacidad de nado del barbo ibérico (*Luciobarbus bocagei* Steindachner, 1864), un ciprínido potamódromo endémico de la Península Ibérica. *Limnética*, 37 (2).

doy mi consentimiento para que estas formen parte de la Tesis Doctoral, en la modalidad de “compendio de publicaciones”, presentada en la Universidad de Valladolid por D. **Jorge Ruiz-Legazpi** y titulada **Estudio de la capacidad de natación en peces ibéricos**.

Asimismo, informo de que la contribución del doctorando ha sido la siguiente: diseño y elaboración de ensayos y obtención, análisis y discusión de resultados. Renunciando a la presentación de las publicaciones como parte de otra tesis doctoral, sea en modalidad ordinaria o por compendio.

Amherst (EE.UU.), 2 de mayo de 2018

Fdo.: Theodore Castro-Santos



Universidad de Valladolid

ACEPTACIÓN DE LOS COAUTORES TESIS POR COMPENDIO DE PUBLICACIONES

(Art. 8.1.f de la Normativa para la presentación y defensa de la Tesis Doctoral en la Universidad de Valladolid)

D. **Francisco Javier Bravo-Córdoba**, con DNI nº **12781544-F**, como coautor de las publicaciones:

- 1) Sanz-Ronda, F. J., **Ruiz-Legazpi, J.**, Bravo-Córdoba, F. J., Makrakis, S., & Castro-Santos, T. (2015). Sprinting performance of two Iberian fish: *Luciobarbus bocagei* and *Pseudochondrostoma duriense* in an open channel flume. *Ecological Engineering*, 83, 61-70. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.05.033>
- 2) **Ruiz-Legazpi, J.**, Sanz-Ronda, F. J., Bravo-Córdoba, F. J., Fuentes-Pérez J.F., & Castro-Santos, T. (2017). Influencia de factores ambientales y biométricos en la capacidad de nado del barbo ibérico (*Luciobarbus bocagei* Steindachner, 1864), un ciprínido potamódromo endémico de la Península Ibérica. *Limnética*, 37 (2).

doy mi consentimiento para que estas formen parte de la Tesis Doctoral, en la modalidad de “compendio de publicaciones”, presentada en la Universidad de Valladolid por D. **Jorge Ruiz-Legazpi** y titulada **Estudio de la capacidad de natación en peces ibéricos**.

Asimismo, informo de que la contribución del doctorando ha sido la siguiente: diseño y elaboración de ensayos y obtención, análisis y discusión de resultados. Renunciando a la presentación de las publicaciones como parte de otra tesis doctoral, sea en modalidad ordinaria o por compendio.

Palencia, 2 de mayo de 2018

Fdo.: Francisco Javier Bravo-Córdoba

UVa

Secretaría Administrativa. Escuela de Doctorado. Casa del Estudiante. C/ Real de Burgos s/n. 47011-Valladolid. ESPAÑA
Tfno.: + 34 983 184343; + 34 983 423908; + 34 983 186471 - Fax 983 186397 - E-mail: negociado.escola.doctorado@uva.es



Universidad de Valladolid

ACEPTACIÓN DE LOS COAUTORES TESIS POR COMPENDIO DE PUBLICACIONES

(Art. 8.1.f de la Normativa para la presentación y defensa de la Tesis Doctoral en la Universidad de Valladolid)

D. **Sergio Makrakis**, con Pasaporte nº **FB360490**, como coautor de la publicación:

1) Sanz-Ronda, F. J., **Ruiz-Legazpi, J.**, Bravo-Córdoba, F. J., Makrakis, S., & Castro-Santos, T. (2015). Sprinting performance of two Iberian fish: *Luciobarbus bocagei* and *Pseudochondrostoma duriense* in an open channel flume. *Ecological Engineering*, 83, 61-70. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.05.033>

doy mi consentimiento para que estas formen parte de la Tesis Doctoral, en la modalidad de “compendio de publicaciones”, presentada en la Universidad de Valladolid por D. **Jorge Ruiz-Legazpi** y titulada **Estudio de la capacidad de natación en peces ibéricos**.

Asimismo, informo de que la contribución del doctorando ha sido la siguiente: diseño y elaboración de ensayos y obtención, análisis y discusión de resultados. Renunciando a la presentación de las publicaciones como parte de otra tesis doctoral, sea en modalidad ordinaria o por compendio.

Toledo (Brasil), 2 de mayo de 2018

Fdo.: Sergio Makrakis



Universidad de Valladolid

ACEPTACIÓN DE LOS COAUTORES TESIS POR COMPENDIO DE PUBLICACIONES

(Art. 8.1.f de la Normativa para la presentación y defensa de la Tesis Doctoral en la Universidad de Valladolid)

D. **Juan Francisco Fuentes-Pérez**, con DNI nº **78880235-X**, como coautor de la publicación:

1) **Ruiz-Legazpi, J.**, Sanz-Ronda, F. J., Bravo-Córdoba, F. J., Fuentes-Pérez J.F., & Castro-Santos, T. (2017). Influencia de factores ambientales y biométricos en la capacidad de nado del barbo ibérico (*Luciobarbus bocagei* Steindachner, 1864), un ciprínido potamódromo endémico de la Península Ibérica. *Limnética*, 37 (2).

doy mi consentimiento para que estas formen parte de la Tesis Doctoral, en la modalidad de “compendio de publicaciones”, presentada en la Universidad de Valladolid por D. **Jorge Ruiz-Legazpi** y titulada **Estudio de la capacidad de natación en peces ibéricos**.

Asimismo, informo de que la contribución del doctorando ha sido la siguiente: diseño y elaboración de ensayos y obtención, análisis y discusión de resultados. Renunciando a la presentación de las publicaciones como parte de otra tesis doctoral, sea en modalidad ordinaria o por compendio.

Tallin (Estonia), 2 de mayo de 2018

Fdo.: Juan Francisco Fuentes-Pérez



Universidad de Valladolid