



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL
BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**



LUIS MATEUS CRISTALDO FONTES ROCHA

Biologia reprodutiva e alimentar de *Trigonectes balzanii* (Perugia, 1891) (Cyprinodontiformes: Rivulidae) em ambientes aquáticos temporários, Pantanal, Brasil.

**CAMPO GRANDE -MS 2025
BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

LUIS MATEUS CRISTALDO FONTES ROCHA

**Biologia reprodutiva e alimentar de *Trigonectes balzanii* (Perugia, 1891)
(Cyprinodontiformes: Rivulidae) em ambientes aquáticos temporários, Pantanal,
Brasil.**

Monografia apresentada ao curso de
Ciências Biológicas da Universidade
Federal de Mato Grosso do Sul, para
obtenção do título de bacharel em
Ciências Biológicas.

Orientador(a): Profa Dra. Karina K. Tondato de
Carvalho.

Co-orientador: Dr. Francisco de Paula Severo
da Costa Neto.

**CAMPO GRANDE -MS
2025**

AGRADECIMENTOS

A realização deste Trabalho de Conclusão de Curso só foi possível graças ao suporte institucional, técnico e acadêmico de diversas pessoas e instituições, às quais registro meus sinceros agradecimentos.

À Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (UFMS), pela estrutura oferecida ao longo da graduação e pelo compromisso com o ensino, a pesquisa e a extensão.

Ao Laboratório de Peixes de Água Doce da UFMS, pelo espaço cedido, infraestrutura laboratorial e apoio técnico imprescindíveis para a execução das atividades experimentais deste trabalho. Agradeço aos colaboradores e técnicos do laboratório, com um agradecimento especial ao Dr. Douglas Alves Lopes e o Dr. Francisco de Paula Severo Da Costa Neto, pelo auxílio nas etapas práticas e pelas contribuições ao desenvolvimento metodológico desta pesquisa.

À professora Karina K. Tondato de Carvalho, pela orientação científica, pela disponibilidade constante para discutir hipóteses, revisar resultados e propor soluções, além da condução rigorosa e comprometida com a qualidade acadêmica deste trabalho.

Aos colegas de laboratório e integrantes do grupo de pesquisa, Lívia Rayane Coxev Guimarães, Joyce Cutrim Loureiro e Alane Borges Brito Da Rocha pelo trabalho colaborativo, troca de conhecimento e suporte durante as etapas experimentais e analíticas.

Aos docentes do curso de Ciências Biológicas Bacharelado da UFMS, pelo conhecimento transmitido ao longo da graduação, o qual foi fundamental para a formação das bases conceituais e metodológicas deste estudo.

A todos os que contribuíram, direta ou indiretamente, para a viabilização deste trabalho, expresse meu reconhecimento e gratidão.

RESUMO

Este estudo descreve aspectos morfológicos, reprodutivos e tróficos de *Trigonectes balzanii*, um rivulídeo amplamente distribuído em ambientes aquáticos temporários do Pantanal brasileiro. Foram analisados 186 indivíduos coletados em ambientes temporários, com objetivo de caracterizar padrões populacionais, reprodutivos e alimentares. Não houve diferenças significativas em comprimento e peso entre os sexos, embora apenas machos tenham sido registrados nas maiores classes de comprimento e peso. A proporção sexual geral não diferiu de 1:1, com predominância de machos nas maiores classes de comprimento. As fêmeas apresentaram alta frequência de atividade reprodutiva ao longo do ano, com desova parcelada e contínua. O comprimento de primeira maturação (Cp_{50}) foi estimado em 19,77 mm. A fecundidade variou entre 54 e 77 ovócitos, sem correlação significativa com comprimento ou peso corporal. A dieta da espécie foi composta predominantemente por microcrustáceos, insetos aquáticos e terrestres e material vegetal, caracterizando *T. balzanii* como onívoro generalista. Foi observada ampliação trófica ontogenética, com maior consumo de microcrustáceos por indivíduos menores e diversificação alimentar em indivíduos maiores. Não foram detectadas diferenças significativas na composição da dieta entre machos e fêmeas. Os resultados obtidos contribuem para o conhecimento sobre a biologia de *T. balzanii* e ampliam as informações sobre Rivulidae em ambientes temporários do Pantanal.

Palavras-chave: Rivulidae; estratégia reprodutiva; guilda trófica; ambientes temporários.

ABSTRACT

This study describes morphological, reproductive, and trophic aspects of *Trigonectes balzanii*, a rivulid widely distributed in temporary aquatic habitats of the Brazilian Pantanal. A total of 186 individuals collected from temporary environments were analyzed to characterize population, reproductive and feeding patterns. No significant differences in length and weight were observed between sexes, although only males were recorded in the largest size and weight classes. The overall sex ratio did not differ from 1:1, with a predominance of males in the larger size classes. Females showed a high frequency of reproductive activity throughout the year, with partial and continuous spawning. The length at first maturation (L_{50}) was estimated at 19.77 mm. Fecundity ranged from 54 to 77 oocytes, with no significant correlation with body length or weight. The oocyte diameter distribution indicated a pattern of partial spawning. The diet was composed predominantly of microcrustaceans, aquatic and terrestrial insects, and plant material, characterizing *T. balzanii* as a generalist insectivore and omnivore. An ontogenetic trophic shift was observed, with smaller individuals consuming mainly microcrustaceans and larger individuals showing a more diversified diet. No significant differences in diet composition were detected between males and females. The results contribute to the knowledge of *T. balzanii* biology and expand information on Rivulidae inhabiting temporary environments of the Pantanal.

Keywords: Rivulidae; reproductive strategy; trophic guild; allometry; temporary environments.

SUMÁRIO

RESUMO	4
ABSTRACT	5
INTRODUÇÃO	7
METODOLOGIA	13
RESULTADOS.....	17
Biologia reprodutiva e estrutura populacional	17
Biologia Alimentar	24
DISCUSSÃO	28
Biologia reprodutiva e estrutura populacional	28
Biologia Alimentar	32
CONCLUSÃO	35
REFERÊNCIAS	36

INTRODUÇÃO

A Subordem Aplocheiloidei (Cyprinodontiformes) compreende peixes de água doce de pequeno porte comumente encontrados em ambientes aquáticos rasos permanentes ou sazonais. São reconhecidos pela presença de canais e poros na linha lateral da cabeça, além de acentuado dimorfismo sexual (Garcez, 2014; Cavalheiro & Fialho, 2016). A família Rivulidae (Myers, 1925) é a mais diversa do grupo, com cerca de 49 gêneros e 490 espécies válidas, agrupadas em três subfamílias (Kryptolebiatinae, Cynolebiatinae e Rivulinae), distribuídas do sul da Flórida ao centro da Argentina, onde habitam predominantemente corpos d'água lênticos temporários (Costa, 1998; Cassel et al., 2013; Guedes et al., 2020; Drawer & Osinaga, 2022; Gimênes & Rech, 2022; Fricke et al. 2025). No Brasil, onde se concentra aproximadamente 62% dessa diversidade, destacam-se 19 espécies registradas na bacia do Alto Paraguai (Gonçalves et al., 2011; Severo-Neto, 2022). Caracterizam-se pela ausência de nadadeira adiposa, linha lateral reduzida ou ausente e nadadeira dorsal em posição posterior (Costa, 2011; Gimênes & Rech, 2022), com forma do corpo variável de subcilíndrica a lateralmente comprimida, de pequeno porte, entre 50 a 80mm de comprimento total, com exceções em *Austrolebias* e *Cynolebias* que podem atingir entre 150 e 200mm, e algumas espécies de *Leptolebias*, *Plesiolebias* e *Simpsonichthys* que não ultrapassam 30 mm (Reis et al., 2003; Cavalheiro & Fialho, 2016; Garcez, 2014). Estudos filogenéticos corroboram o monofiletismo da família com base em sinapomorfias morfológicas e moleculares (Parenti, 1981; Costa, 2011; Loureiro et al., 2018).

O gênero *Trigonectes* Myers (1925) está inserido na tribo Rachovinii da subfamília Rivulinae e inclui seis espécies anuais: *T. aplocheiloides* Huber, 1995; *T. macrophthalmus* Costa, 1990; *T. rogoaguae* (Pearson & Myers, 1924); *T. rubromarginatus* Costa, 1990; *T. strigabundus* Myers, 1925; e *T. balzanii* (Perugia, 1891) (Costa, 2014a; Drawer & Osinaga, 1995, 2022). Ocorrem predominantemente nas bacias dos rios Paraguai, Iténez/Guaporé, Mamoré, Araguaia e Tocantins, abrangendo as ecorregiões do Chaco, Pantanal e sul da Amazônia (Loureiro et al., 2018), onde ocupam preferencialmente as zonas centrais e superficiais de poças temporárias (Costa, 2014). *Trigonectes balzanii* (Fig. 1) destaca-se por sua ocorrência em poças temporárias, planícies inundáveis, baías e corixos do Pantanal, onde frequentemente coexiste com outros rivulídeos anuais e não anuais, como *Moema heterostigma*, *Pterolebias phasianus* e *Stenolebias bellus* (Gimênes & Rech, 2022). Morfologicamente a espécie apresenta corpo alongado, linha lateral com 34 a 36 escamas, comprimento máximo de 120 mm e nadadeiras com número variável de raios: dorsal (9–11), peitoral (13–15), ventral (6–7) e anal (14–17) (Costa, 2003; Britski et al., 2007; Severo-Neto,

2022). Em vida, exibe coloração verde metálica com séries de manchas vermelho-escuras, nadadeiras peitorais hialinas e nadadeiras ímpares com tons alaranjados, rosados e esverdeados, frequentemente pontuadas por manchas avermelhadas. A desova dessa espécie ocorre por meio do enterramento dos ovos no substrato argiloso, onde permanecem em diapausa até a próxima estação chuvosa (Severo-Neto, 2022). Informações sobre sua história de vida, como biologia reprodutiva, populacional e dieta, ainda são escassas, e essa lacuna representa um entrave significativo para estratégias de conservação, sobretudo considerando os impactos antrópicos crescentes sobre seus habitats.



Figura 1. *Trigonectes balzanii*. Foto: Manoela Marinho.

A família Rivulidae destaca-se pela predominância de espécies anuais, que compõem aproximadamente 55% de seus representantes, que exibem adaptações singulares entre os vertebrados (Arenzon et al., 1999; Guedes et al., 2020; Weber et al., 2023). No geral espécies com estratégias anuais apresentam origens evolutivas independentes nos continentes sul-americano (Rivulidae e outros neotropicais) e africano (família Nothobranchiidae), colonizando preferencialmente habitats aquáticos temporários, onde o regime hidrológico atua como principal fator modulador de seus ciclos de vida (Costa, 1995; Nelson, 2006). A sobrevivência e o sucesso reprodutivo desses peixes estão intimamente ligados à ocorrência da diapausa embrionária — uma estratégia que envolve interrupções facultativas no desenvolvimento dos embriões, acompanhadas por uma redução significativa do metabolismo (Garcez, 2014; Lanés et al., 2014; Weber et al., 2023). Durante a estação seca, os ovos permanecem enterrados no sedimento, resistindo à dessecação por meio de estágios distintos de desenvolvimento embrionário (diapausas I, II e III), os quais conferem diferentes níveis de tolerância às condições ambientais adversas (Garcez, 2014; Weber et al., 2023). Essa plasticidade permite ajustes no ritmo de desenvolvimento embrionário em resposta a estímulos ambientais, possibilitando trajetórias alternativas como o desenvolvimento direto ou o prolongamento da diapausa (Podrabsky et al., 2010; Weber et al., 2023). Com o retorno das chuvas, os embriões eclodem e os juvenis crescem rapidamente, atingindo a maturidade

sexual em poucas semanas, completando o ciclo de vida antes da dessecação do ambiente (Costa, 1998; Gonçalves et al., 2011; Laufer et al., 2009; Lanés et al., 2014; Guedes et al., 2023; Weber et al., 2023). Essa estratégia, típica de espécies oportunistas segundo o modelo de Winemiller (1989), é particularmente vantajosa em ambientes instáveis e imprevisíveis, permitindo o estabelecimento rápido de populações a partir de poucos indivíduos fundadores. Adicionalmente, a precocidade na maturação sexual (entre 6 e 8 semanas), a ocorrência de comportamentos reprodutivos elaborados, desovas múltiplas no substrato, baixa fecundidade individual e adaptações como a inseminação interna em gêneros como *Cynopoecilus* e *Campellolebias* evidenciam a diversidade e o sucesso adaptativo do grupo (Garcez, 2014; Cavalheiro & Fialho, 2015). Em contraste, os rivulídeos não anuais habitam ambientes perenes e menos sazonais, apresentam maior longevidade e adotam estratégias reprodutivas contínuas e menos especializadas (Cavalheiro & Fialho, 2015).

Os rivulídeos estão entre os grupos de peixes com maior grau de ameaça no Brasil. No estado do Rio Grande do Sul, por exemplo, aproximadamente 40% das espécies de peixes de água doce classificadas como ameaçadas pertencem a essa família (Gonçalves et al., 2011). Essa elevada vulnerabilidade está associada, em grande parte, à distribuição geográfica restrita de suas espécies, frequentemente limitada a pequenas microbacias hidrográficas, alto grau de endemismo, populações naturalmente reduzidas e especializações biológicas marcantes (Cavalheiro, 2014; Lanés et al., 2014; Gonçalves et al., 2011; Volcan et al., 2018; Guedes et al., 2020). Esse padrão é particularmente evidente no bioma Cerrado, reconhecido como um dos 25 principais *hotspots* de biodiversidade mundiais, onde a compartimentação hidrográfica e a complexidade topográfica favorecem o isolamento geográfico e a especiação alopátrica, especialmente em organismos de baixa capacidade de dispersão, como os peixes anuais da família Rivulidae (Costa, 2017; Volcan et al., 2018). No entanto, a rápida conversão da vegetação nativa em áreas de pastagem e monoculturas tem provocado intensa fragmentação dos habitats aquáticos temporários — como veredas, pântanos e lagoas sazonais —, levando à perda contínua de áreas críticas para a manutenção dessas espécies (Costa, 2018). Diante desse cenário, torna-se urgente priorizar a conservação dos ambientes aquáticos temporários em políticas de proteção da biodiversidade, assim como promover o mapeamento da ocorrência de espécies, a identificação de áreas prioritárias para conservação e o aprofundamento de estudos voltados à ecologia trófica, às estratégias reprodutivas e à distribuição geográfica dos rivulídeos.

Apesar da elevada diversidade e da vulnerabilidade de muitas espécies, o conhecimento sobre aspectos biológicos permanece limitado, sobretudo no que se refere à

história de vida e ecologia dos peixes anuais (Gonçalves et al., 2011; Lanés et al., 2014). A escassez de informações é atribuída, em parte, à baixa frequência de levantamentos ictiológicos em ambientes temporários, que são habitats exclusivos de muitas dessas espécies (Gonçalves et al., 2011). Estudos recentes vêm abordando aspectos da biologia reprodutiva de rivulídeos anuais, como comportamento sexual, maturidade gonadal, fecundidade, ovogênese e espermatogênese, além da morfologia dos ovos (Guedes et al., 2023). Ainda assim, informações básicas sobre a dinâmica populacional, alimentação e resposta a parâmetros ambientais permanecem desconhecidas para a maioria das espécies (Laufer et al., 2009; Lanés et al., 2014). Tais lacunas comprometem a elaboração de estratégias de conservação eficazes, especialmente diante das restrições geográficas e baixa vagilidade desses peixes (Lanés et al., 2014).

Em ambientes aquáticos temporários, caracterizados pela heterogeneidade e variações hidrológicas cíclicas que afetam diretamente a disponibilidade de recursos e a estrutura das comunidades aquáticas, a distribuição dos rivulídeos é fortemente influenciada por fatores abióticos, como profundidade, temperatura, conectividade entre poças e duração do hidroperíodo, e interações bióticas, como predação e competição (Laufer et al., 2009; Loureiro et al., 2016; Guedes et al., 2020). Tais variações impõem exigências ecológicas que favorecem a elevada plasticidade fenotípica desses peixes, tornando-os modelos particularmente adequados para o estudo de processos ecológicos em ecossistemas efêmeros (Laufer et al., 2009; Loureiro et al., 2016). A capacidade de sobreviver a condições extremas, como variações acentuadas de temperatura, oxigenação e acidez, aliada à sua resposta rápida ao início das chuvas, os tornam modelos valiosos para investigações em ecologia, evolução e toxicologia e conservação de ecossistemas aquáticos continentais ameaçados, como os do bioma Cerrado (Arenzon et al., 1999; Lanés et al., 2014; Costa, 2018; Volcan et al., 2018; Guedes et al., 2020).

Peixes atuam como importantes elos entre as redes tróficas aquáticas e terrestres, consumindo alimentos que dependem direta ou indiretamente da mata ciliar, como insetos aquáticos e terrestres (Cavalheiro, 2014). Em ambientes temporários essas interações se tornam ainda mais complexas, dado que esses peixes apresentam adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais que refletem as dinâmicas ambientais extremas (Loureiro et al., 2016; Cavalheiro & Fialho, 2016). Nesse contexto, os rivulídeos anuais desempenham papéis ecológicos cruciais, funcionando como predadores de topo em ecossistemas temporários, contribuindo para o controle populacional de presas e para a ciclagem de energia dentro desses sistemas (Cavalheiro & Fialho, 2016). A dieta está intimamente associada a

atributos ecológicos e morfológicos, que se refletem no comportamento, abundância populacional e posição na teia trófica, e embora a diferenciação intraespecífica nos padrões alimentares seja relativamente baixa, evidências sugerem que esses peixes apresentam elevada plasticidade trófica, ajustando sua dieta em resposta às variações sazonais e espaciais na disponibilidade de recursos (Laufer et al., 2009; Arim et al., 2010; Cavalheiro & Fialho, 2016). Notavelmente, a dieta pode sofrer variações ontogenéticas ao longo do crescimento individual, resultando em alterações na diversidade e na riqueza de presas consumidas, bem como na posição trófica, o que indica possíveis mudanças na estratégia alimentar durante o desenvolvimento (Loureiro et al., 2016; Fernando & Suárez, 2021). A seleção de presas é modulada por diversos fatores, como necessidades energéticas, disponibilidade de alimento, comportamento social e condições ambientais, indicando um padrão alimentar que pode oscilar entre generalismo e especialização dependendo do habitat (Cavalheiro & Fialho, 2016).

Estudos destacam a complexidade do ciclo reprodutivo desse grupo, incluindo elaborados comportamentos de corte e o desenvolvimento embrionário atípico, marcado por fases temporais e espaciais distintas como a epibolia e múltiplas diapausas (Arezo et al., 2007). A análise histológica das gônadas tem sido empregada para elucidar padrões reprodutivos, maturação gonadal e fecundidade, fornecendo dados essenciais para a compreensão da história natural, dinâmica populacional e processos evolutivos desses peixes (Arezo et al., 2007; Volcan et al., 2011; Cassel et al., 2013). Além disso, o sucesso reprodutivo dos rivulídeos está relacionado ao investimento energético na produção de ovos maiores, os quais influenciam positivamente a sobrevivência e desenvolvimento dos filhotes, aspectos críticos para espécies que enfrentam ambientes efêmeros e de alta variabilidade (Volcan et al., 2011; Guedes et al., 2023).

A investigação das dinâmicas reprodutivas e alimentares dos rivulídeos é essencial para compreender a complexidade biológica e ecológica desses peixes, especialmente em face das condições ambientais singulares dos seus habitats fragmentados e temporários (Loureiro et al., 2016). Esses estudos fornecem subsídios para o entendimento da estrutura populacional, dinâmica de comunidades e processos evolutivos, além de apoiar a conservação de um grupo amplamente ameaçado no Brasil e em outros países (Volcan et al., 2011). Ademais, a integração dos aspectos reprodutivos e tróficos contribui para a definição de estratégias de manejo sustentável e para a avaliação dos impactos ambientais, incluindo os efeitos de poluentes na reprodução e saúde populacional (Arezo et al., 2007; Gonçalves et al., 2011).

Os rivulídeos anuais se destacam como modelos experimentais em estudos sobre envelhecimento e senescência, reforçando sua relevância científica (Lanés et al., 2014). A importância desses peixes também se estende às áreas de controle biológico e aquarismo, o que evidencia a necessidade urgente de investigações integradas sobre sua biologia e ecologia para subsidiar ações conservacionistas e ampliar o conhecimento sobre a biodiversidade neotropical (Garcez, 2014). Portanto, a pesquisa sobre esse grupo envolve temas fundamentais para a ecologia evolutiva, conservação e gestão de ecossistemas aquáticos temporários.

Sabendo que essas espécies de peixes apresentam plasticidade, com respostas específicas ao ambiente para manter populações viáveis, este estudo teve como objetivo caracterizar aspectos reprodutivos e alimentares de *Trigonectes balzanii* (Cyprinodontiformes: Rivulidae), visando produzir um conhecimento pioneiro que elucida sua estratégia reprodutiva em ambientes temporários do Pantanal. Especificamente, buscou-se: (1) analisar a distribuição de tamanho e peso corporal nas amostras, além de verificar dimorfismo sexual nestes parâmetros; (2) estimar a proporção sexual geral e entre classes de comprimento; (3) verificar a atividade reprodutiva das fêmeas analisadas, através da frequência dos estádios de desenvolvimento gonadal; (4) estimar o comprimento de primeira maturação das fêmeas; (5) estimar a fecundidade; (6) verificar a relação entre fecundidade e variáveis morfométricas das fêmeas; (7) determinar o tipo de desova (se total ou parcelada); (8) determinar a guilda trófica da espécie; (9) verificar variações ontogenéticas na composição da dieta; e (10) avaliar diferenças na composição da dieta entre sexos.

METODOLOGIA

Foram analisados exemplares de *Trigonectes balzanii* ($n = 186$), depositados e devidamente tombados, da coleção zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (ZUFMS), provenientes de coletas entre janeiro de 1998 e abril de 2023 em áreas centrais e superficiais de poças temporárias, lagoas marginais e alagados situados no Pantanal Sul-mato-grossense (Fig. 2).

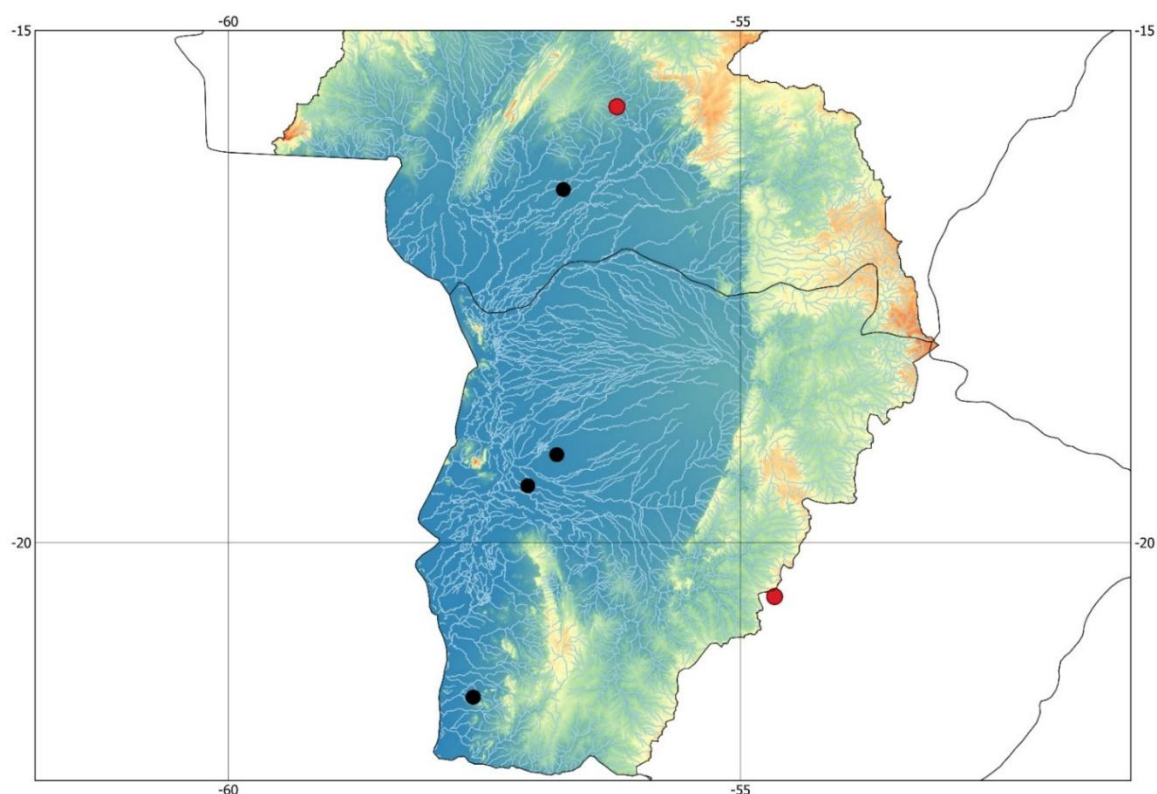


Figura 2. Mapa de localização dos pontos de coleta de *Trigonectes balzanii* no Pantanal, Brasil. Os círculos pretos indicam os locais de coleta: (1) lagoas marginais em Corumbá, MS (ZUFMS-PIS07535, $n=8$); (2) poça próxima à estrada de acesso à Fazenda Estrela, Porto Murtinho, MS (ZUFMS-PIS07002, $n=18$); (3) alagado à margem esquerda da Rodovia Transpantaneira, Poconé, MT (ZUFMS-PIS06884, $n=55$); (4) poça próxima à estrada de acesso à Fazenda Estrela, Porto Murtinho, MS (ZUFMS-PIS06997, $n=15$); (5) Base de Estudos do Pantanal - UFMS, Corumbá, MS (ZUFMS-PIS02285, $n=64$); (6) lagoas marginais em Corumbá, MS (DZSJRP-PISCES 20280, $n=24$). Os círculos vermelhos indicam as capitais estaduais de Mato Grosso (Cuiabá) e Mato Grosso do Sul (Campo Grande).

Os exemplares foram identificados taxonomicamente, e as seguintes medidas biométricas foram registradas ($n=186$): comprimento padrão (Cp), comprimento total (Ct),

peso total (Pt) e índice gonadosomático (IGS), que é a razão entre o peso das gônadas e o peso total, expressa em porcentagem. Uma parcela aleatória (número variável de indivíduos) de todas as amostras fornecidas foram dissecadas. O procedimento de dissecação seguiu protocolo adaptado de Caramaschi & Brito (2021), com corte ventral da abertura urogenital até a cabeça e abertura lateral da cavidade celômica. As gônadas e estômagos de todos os indivíduos foram removidas para determinação do sexo, classificação dos estádios de maturação sexual (fêmeas) e análise da dieta, respectivamente. Gônadas e estômagos foram armazenados separadamente em álcool 70%. Os estádios de maturação sexual seguiram a classificação de Brown-Peterson et al. (2011), como segue: imaturo, em desenvolvimento, apto para desova I e apto para desova II. Essa classificação macroscópica foi verificada por meio de cortes histológicos de gônadas em diferentes estágios de maturação. Para isso, cortes de 5 µm, retirados de fragmentos de gônadas incluídos em parafina, foram corados com Hematoxilina-Eosina, seguindo Tolosa et al. (2003). Os cortes foram observados individualmente em microscópio óptico.

O conteúdo dos estômagos extraídos foram analisados sob estereomicroscópio, após dilaceração. A identificação dos itens alimentares seguiu referências especializadas (Higuti & Franco, 2001; Mungai et al., 2010). A quantificação seguiu o método do Escore Visual (método volumétrico semi-quantitativo), atribuindo-se a cada item um valor entre 0 e 1 conforme sua ocupação estimada na área visível sob um aumento padronizado (zoom de 45× no estereomicroscópio). Os itens foram agrupados nas seguintes categorias tróficas: insetos aquáticos, insetos terrestres, aracnídeos, anelídeos, peixes, vegetal, algas e microcrustáceos.

A composição alimentar foi avaliada por meio da frequência de ocorrência (FO). As diferenças na dieta entre classes de comprimento (ontogenia) e sexos foram analisadas por PERMANOVA two-way, com 999 permutações, baseada na matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis (Legendre & Legendre, 1998), com uso do pacote *vegan* (Oksanen et al., 2019) no software R (R Core Team, 2019). Uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA; Gower, 1966) foi realizada para reduzir a dimensionalidade da composição alimentar dos peixes e visualizar a dispersão entre as classes de comprimento e sexos. A PCoA foi baseada nos índices de dissimilaridade de Bray-Curtis (Legendre & Legendre, 2012) e executada por meio da função *cmdscale*, após o cálculo da matriz de dissimilaridade com a função *vegdist*, disponível no pacote *Vegan* (Oksanen et al., 2019). A relação entre os eixos da ordenação e os itens alimentares foi avaliada por meio da função *envfit*, também do pacote *Vegan*, utilizando 999 permutações. Apenas os vetores com significância estatística ($p < 0,05$) foram considerados para interpretação e representados graficamente. A visualização dos resultados

foi realizada com o pacote *ggplot2* (Wickham, 2016).

A amplitude do nicho alimentar foi estimada pelo índice de Levins (B) e sua forma padronizada (Bs), calculados a partir das frequências relativas dos itens alimentares. As análises foram realizadas considerando os grupos de sexo e classes de tamanho definidas em intervalos de 5mm de comprimento padrão (Cp), a fim de avaliar possíveis variações ontogenéticas na amplitude do nicho. A normalidade dos dados foi avaliada com o teste de Shapiro-Wilk, e as diferenças na largura de nicho entre os grupos foram testadas utilizando o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis, seguido de pós-teste de Dunn com correção de Bonferroni, quando aplicável.

A estrutura populacional foi avaliada por meio de histogramas de frequência para Cp e Pt. As diferenças nas distribuições de comprimento e peso entre sexos foram testadas pelo teste de Kolmogorov-Smirnov. A proporção sexual foi verificada pelo teste do qui-quadrado (χ^2), tanto para a população geral quanto para classe de tamanho, agrupadas a cada 5mm.

A relação peso-comprimento foi ajustada pela equação potencial: $Pt = a \cdot Cp^b$. Os parâmetros *a* (constante) e *b* (coeficiente de alometria) foram estimados via regressão não linear, e a forma de crescimento foi determinada por análise do intervalo de confiança de *b*. Para analisarmos a atividade reprodutiva do conjunto de fêmeas foi realizada a inspeção gráfica dada frequência relativa dos estádios de maturação gonadal.

A estimativa do comprimento de primeira maturação (Cp50) e do comprimento para 99% de maturidade (Cp99) foi realizada por meio de um modelo de regressão logística binomial, ajustando a proporção de fêmeas maduras em função do comprimento, com obtenção dos intervalos de confiança via função *dose.p* do pacote MASS (Roa et al., 1999), considerando indivíduos classificados como reprodutivos (1) e não reprodutivos (0). A diferença entre sexos foi avaliada pela sobreposição dos intervalos de confiança.

A fecundidade absoluta foi estimada pela contagem de ovócitos vitelogênicos em fêmeas maduras (n=7) com altos valores de IGS. A fecundidade relativa foi obtida dividindo-se o número de ovócitos pelo peso corporal (mg). As relações entre fecundidade e Cp, Pt e Peso das gônadas foram verificadas por correlações de Sperman.

O tipo de desova foi inferido com base na distribuição de frequências dos diâmetros de ovócitos de fêmeas maduras. Com auxílio de um estereomicroscópio Zeiss

Discovevery.V20 foram realizadas fotografias das gônadas selecionadas e medidos os diâmetros de 150 ovócitos aleatórios por indivíduo. A distribuição gráfica dos tamanhos foi utilizada para caracterização visual do padrão de desova.

RESULTADOS

Biologia reprodutiva e estrutura populacional

Os machos ($n=97$) apresentaram uma variação de comprimento padrão (Cp) entre 12,21 a 64,68 mm (mediana = 22,88), e Peso Total (Pt) entre 0,04 a 4,91 g (mediana = 0,20). As fêmeas ($n=87$) tiveram uma variação de comprimento padrão de 16,51 a 51,15 mm (mediana = 24,03) e peso total entre 0,04 a 2,73 g (mediana = 0,28). Dois indivíduos, um macho (Cp = 81,09 e Pt = 18,90 g) e uma fêmea (Cp = 90,15 e Pt = 17,73) foram desconsiderados nas análises de distribuição e relação entre comprimento e peso, por serem considerados *outliers*.

A proporção sexual total na amostra foi de 1,11:1 (macho: fêmea), não diferindo significativamente da razão esperada de 1:1 (Qui-quadrado = 0,54; $gl = 1$; $p = 0,46$). No entanto, foi observada diferença significativa na proporção sexual ao longo das classes de comprimento, com maior número de machos a partir da classe de 35mm (Qui-quadrado = 19,85; $gl = 9$; $p = 0,01$) (Fig. 3).

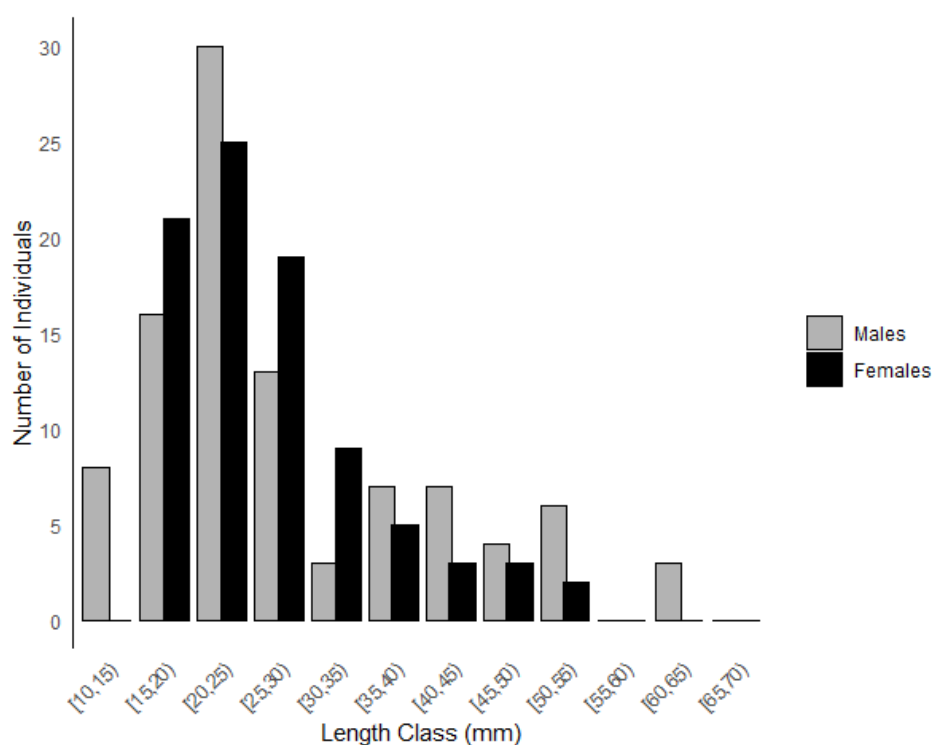


Figura 3. Número de indivíduos distribuídos ao longo das classes de comprimento de *T. balzanii* em ambientes aquáticos temporários, Pantanal, Brasil.

A comparação das distribuições de comprimento padrão entre fêmeas e machos não

indicou diferença significativa ($D = 0,13$; $p = 0,37$), sugerindo que a estrutura em comprimento não diferem substancialmente entre sexos na amostra analisada. É observada ocorrência somente de machos a partir de 55mm, mas sem evidências de dimorfismo sexual em tamanho (Fig. 4).

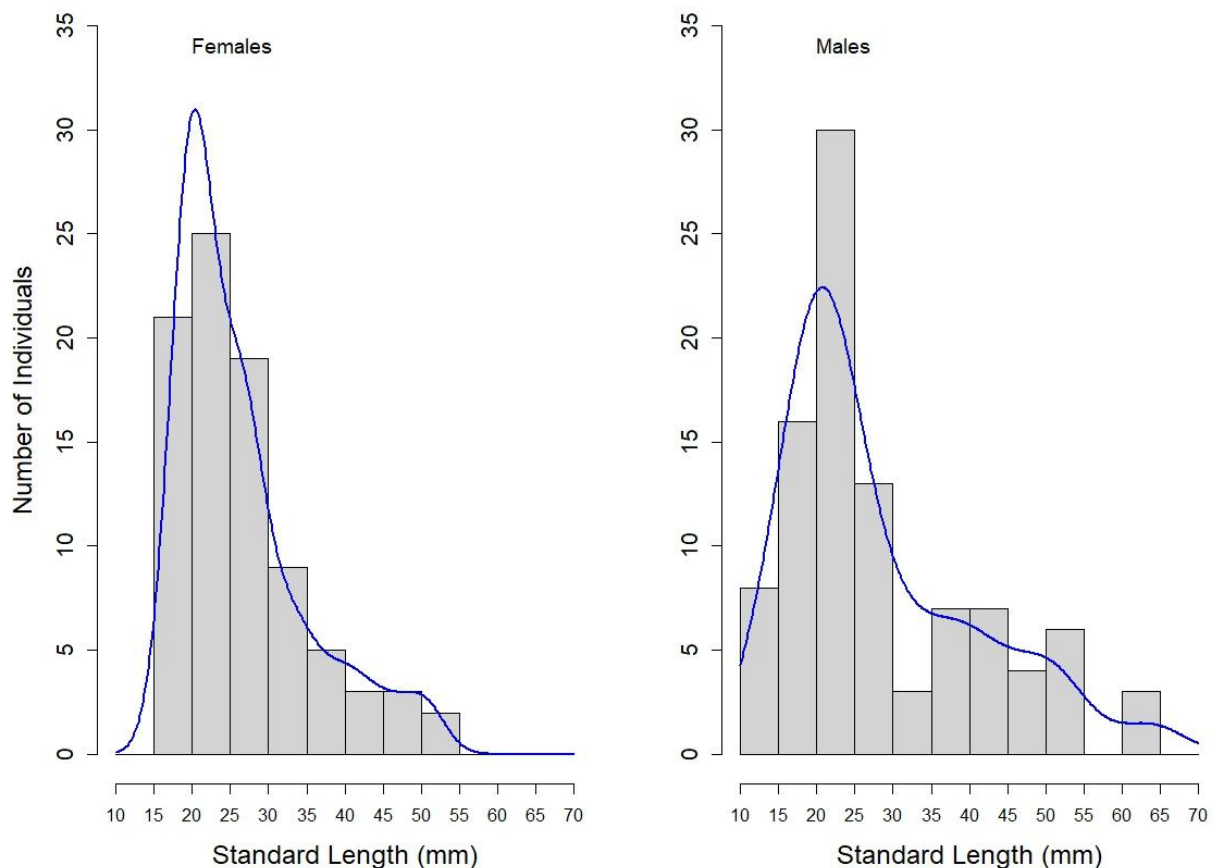


Figura 4. Distribuições do comprimento padrão de fêmeas e machos de *T. balzanii* em ambientes aquáticos temporários, Pantanal, Brasil.

As distribuições de peso total entre fêmeas e machos também não revelaram diferença estatística entre os sexos ($D = 0,14$; $p = 0,28$), indicando que a frequência de pesos observados em ambos os grupos não difere de forma substancial, apesar de serem registrados apenas machos a partir de 3g (Fig. 5).

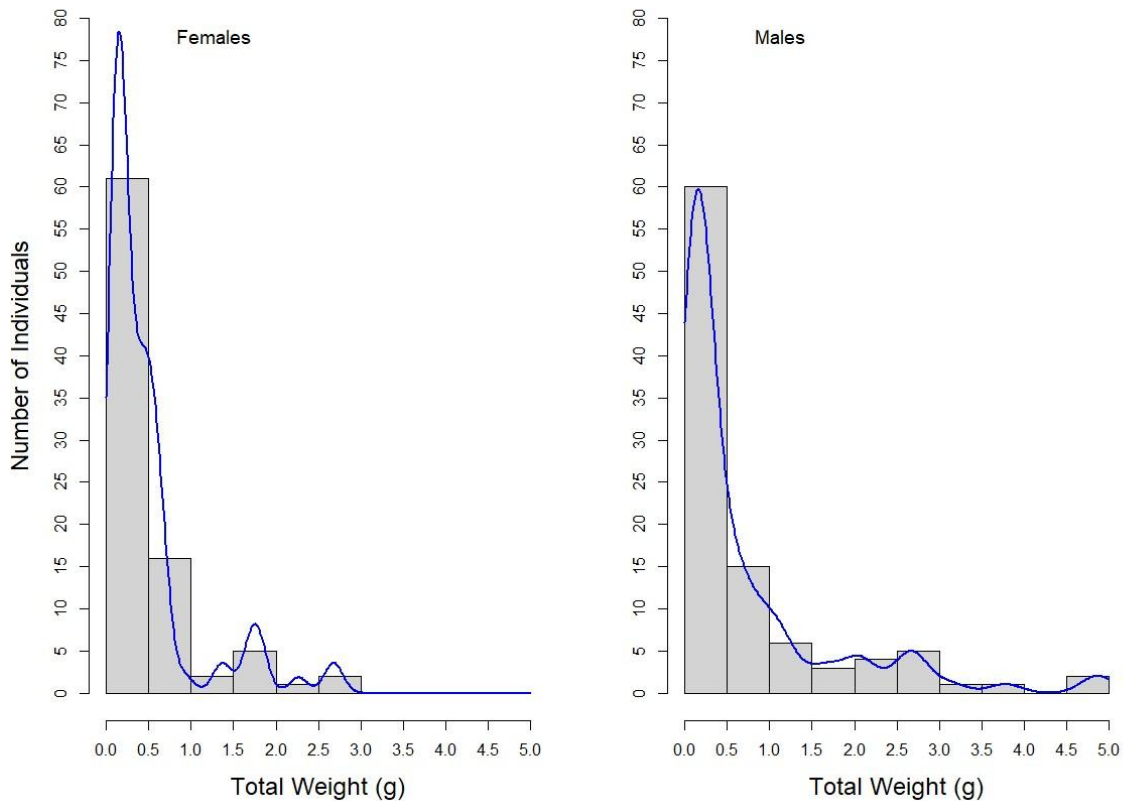


Figura 5. Distribuições do peso total de fêmeas e machos de *T. balzanii* em ambientes aquáticos temporários, Pantanal, Brasil

A análise da relação entre o comprimento padrão (Cp) e o peso total (Pt) das fêmeas revelou associação positiva significativa entre as variáveis ($R^2 = 0,94$; $F_{1,86} = 1396$, $p < 0,001$). O modelo indicou que o peso total aumenta de forma alométrica em relação ao comprimento, conforme demonstrado pelo coeficiente angular ($b = 3,17 \pm 0,08$), (IC 95%: 3,00–3,34), indicando um padrão de crescimento alométrico positivo nas fêmeas (Fig. 6). Para os machos, a regressão também foi altamente significativa ($R^2 = 0,89$; $F_{1,96} = 788,7$, $p < 0,001$), com coeficiente angular (b) de 2,85 (IC 95%: 2,65–3,05). Embora o modelo masculino também apresente forte relação entre as variáveis, o coeficiente b é inferior ao das fêmeas sugerindo um padrão de crescimento alométrico negativo (Fig. 6).

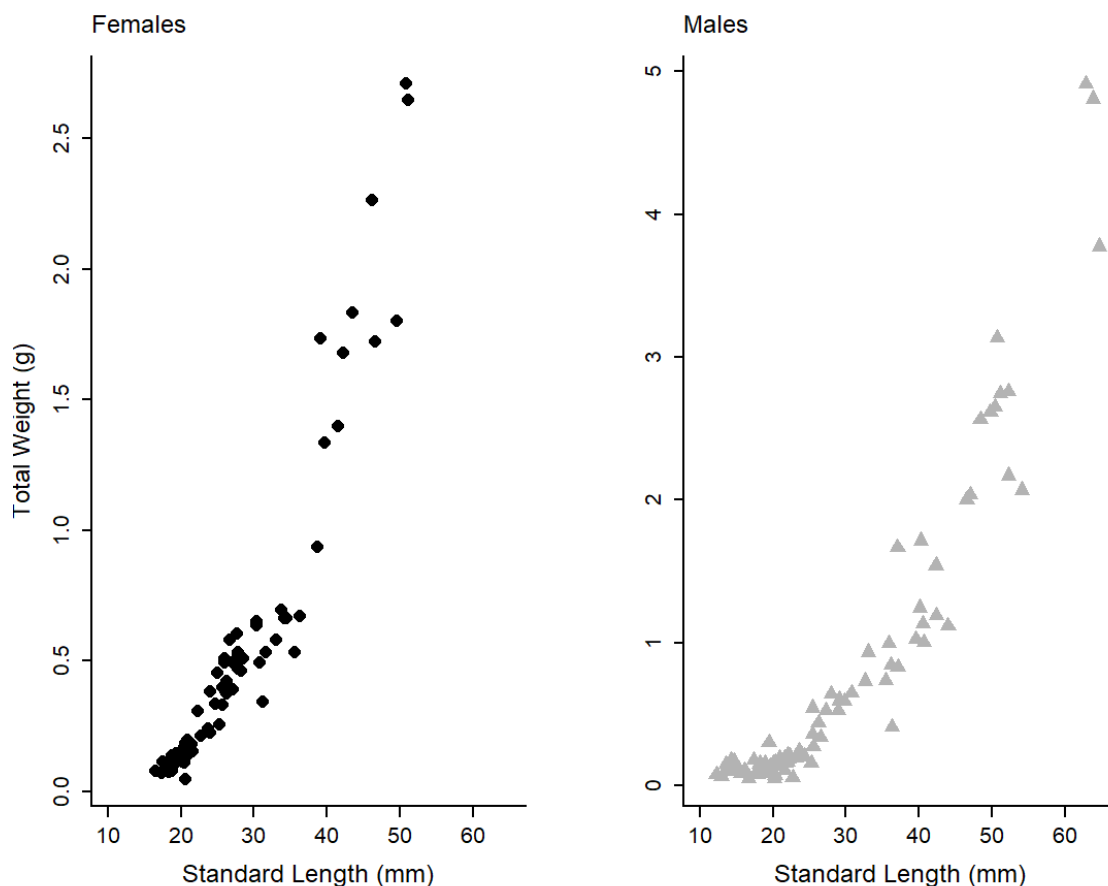


Figura 6. Relação entre o comprimento padrão (ls) e o peso total (pt) de fêmeas e machos de *T. balzanii* em ambientes aquáticos temporários, Pantanal, Brasil.

As observações histológicas confirmaram a classificação macroscópica, sendo: Em desenvolvimento, ovários com presença de ovócitos primários, vitelogênicos primários e secundários; Apto para Desova I, ovócitos vitelogênicos secundários e terciários, presentes em grandes lotes, visível macroscopicamente; Apto para Desova II, ovócitos vitelogênicos secundários e terciários ou folículos pós-ovulatórios, além de atresias. A figura 8 demonstra o corte longitudinal em ovários aptos a desova II. **A.** Ausência de ovogônias, poucos ovócitos em crescimento primário, alguns folículos com alvéolos corticais (*) e ovócitos vitelinados (V). É possível observar a presença de folículos atrésicos (AT) em diversas fases do desenvolvimento sendo absorvidos. **B-D.** Lúmen amplo (L), folículos atrésicos (AT) e o complexo folicular pós-ovulatório (PO) constituído pelas células foliculares, juntamente com a membrana basal e células da teca foi observado em todos os ovários analisados histologicamente, indicando que ocorreu a desova dos ovócitos vitelinados (V).

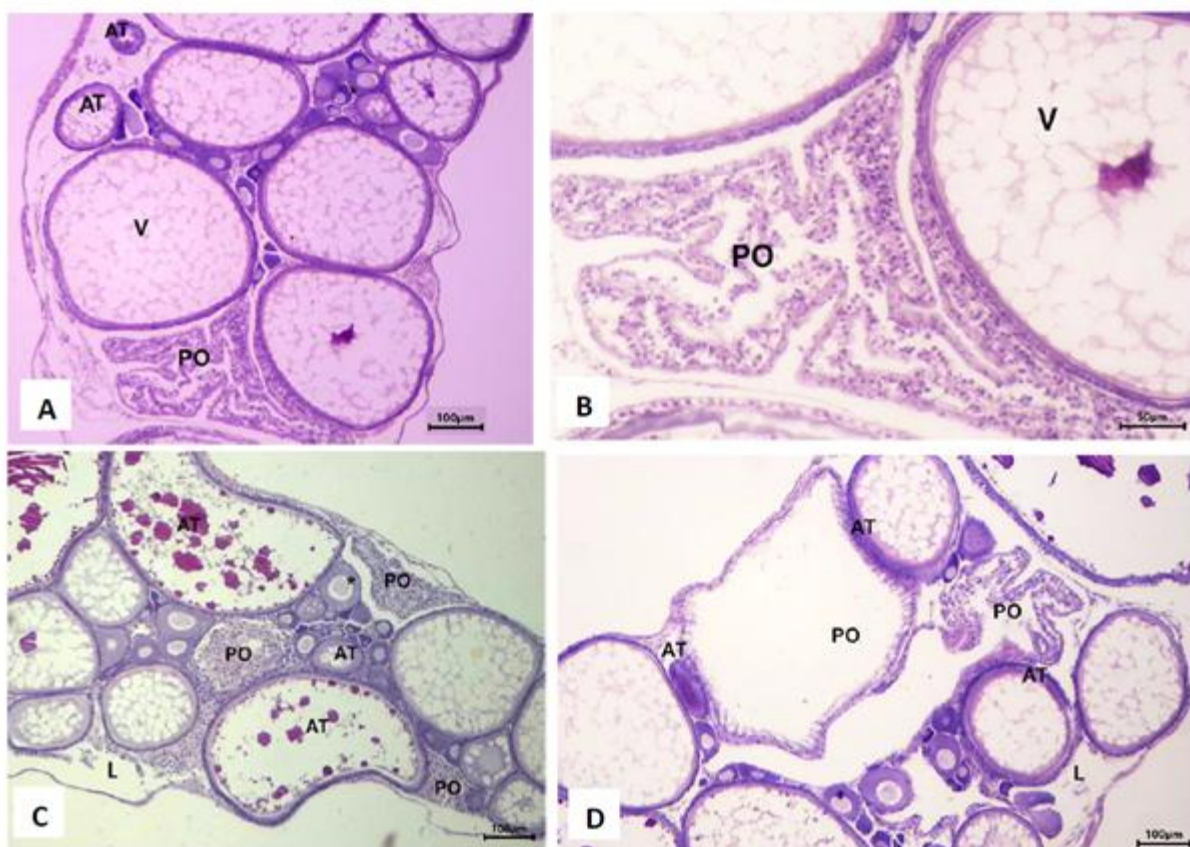


Figura 8. Cortes histológicos de ovários de fêmeas de *T. balzanii* coletadas em poças temporárias na Bacia do Alto Rio Paraguai. (A) Presença de poucos ovócitos em crescimento primário, ovócitos vitelinados (V), folículos com alvéolos corticais (*) e folículos atrésicos (AT) em diferentes estágios de reabsorção. (B–D) Presença de lúmen amplo (L), folículos atrésicos (AT) e complexo folicular pós-ovulatório (PO) formado pelas células foliculares, membrana basal e células da teca, indicando que ocorreu a desova dos ovócitos vitelinados (V). Coloração: Hematoxilina-Eosina (HE).

A distribuição da frequência dos estádios de maturação gonadal demonstra uma alta frequência de fêmeas (77,2%) em atividade reprodutiva, com gônadas em desenvolvimento, aptas para desova I e aptas para desova II. Fêmeas em estágio Apto para Desova I, estão prontas para desovarem, enquanto as Aptas para desova II, já liberaram um ou mais lotes de ovócitos. Entre as 88 fêmeas analisadas, 22,7% são jovens (imaturas), sugerindo um alto investimento reprodutivo na população analisada (Fig. 7).

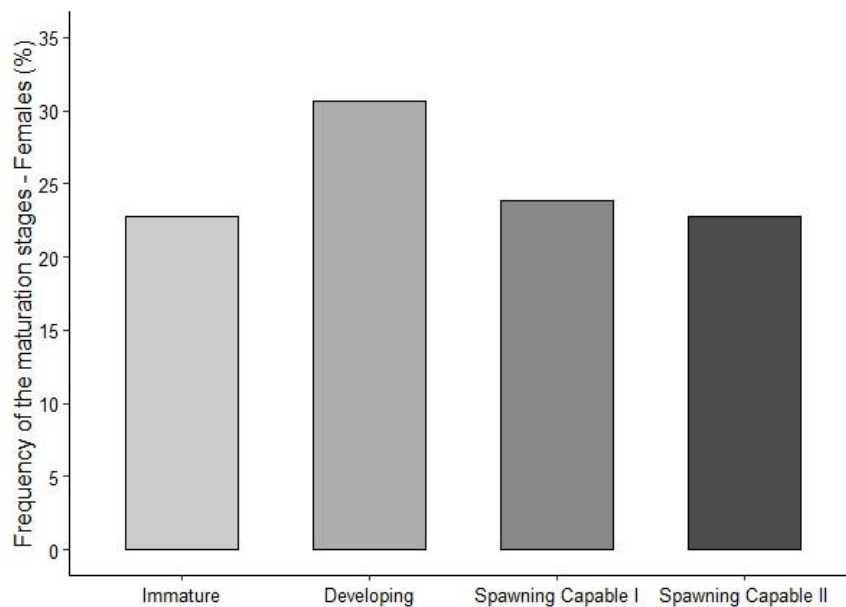


Figura 7. Frequência dos estádios de maturação gonadal das fêmeas de *T. balzanii* em ambientes aquáticos temporários, Pantanal, Brasil.

A estimativa do comprimento de primeira maturação sexual (Cp_{50}) para fêmeas é de 19,77 mm (IC 95%: 18,87–20,67 mm). Esse resultado indica que a maioria das fêmeas inicia a maturação sexual a partir de aproximadamente 19,8 mm de comprimento padrão. Além disso, o comprimento no qual praticamente todas as fêmeas (99%) estão maduras (Cp_{99}) foi estimado em 25,90 mm, com intervalo de confiança variando entre 22,24 e 29,56 mm (Fig. 9).

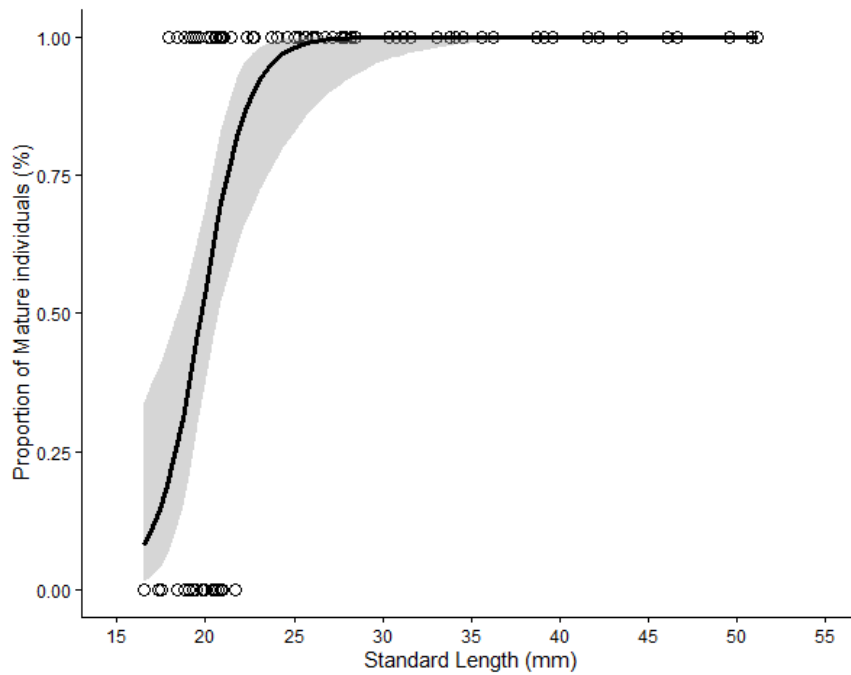


Figura 9. Relação entre a proporção de fêmeas de *T. balzanii* sexualmente maduras e o comprimento padrão (mm) de em ambientes aquáticos temporários, Pantanal, Brasil.

A fecundidade variou entre 54 e 77 ovócitos vitelinados por fêmea ($n=7$), com média de $67,4 \pm 8,3$. A fecundidade relativa média foi de 0,05 ovócitos/mg. Não houve correlação significativa entre fecundidade e comprimento padrão ($\rho = 0,41$; $p = 0,35$), assim como entre fecundidade e peso total ($\rho = 0,11$; $p = 0,81$). Esses resultados sugerem que a fecundidade média absoluta não se relaciona de forma direta com o tamanho e peso corporal das fêmeas analisadas (Fig. 10).

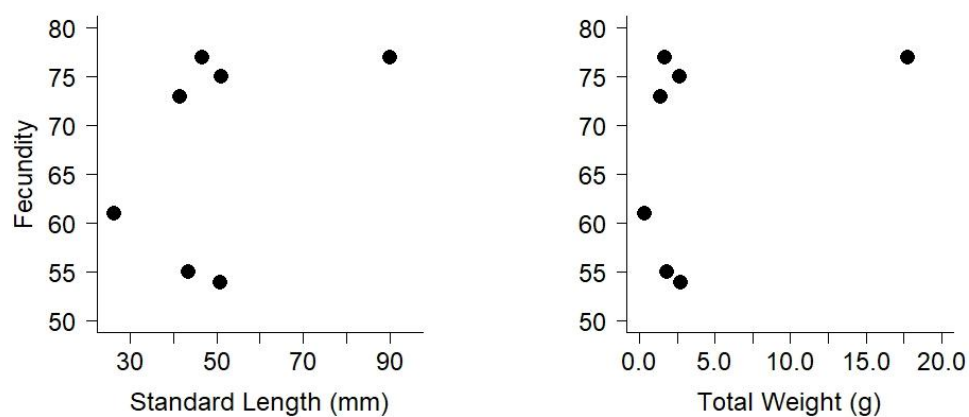


Figura 10. Relação entre a fecundidade e comprimento total/peso de fêmeas sexualmente maduras de

O diâmetro dos ovócitos variou entre 0,005 mm e 1,329 mm (média = 0,35 mm; mediana = 0,33 mm; $DP= 0,25$). A distribuição de frequência dos diâmetros de ovócitos evidenciou um padrão multimodal, com maior concentração de ovócitos em classes de tamanho reduzido (diâmetros $\leq 0,33$ mm), indicando a presença predominante de ovócitos em estágios iniciais de desenvolvimento. Também foram observadas frequências menores, porém consistentes, de ovócitos com maiores diâmetros (0,5 a 1,0 mm), sugerindo a ocorrência simultânea de diferentes estágios de desenvolvimento folicular no ovário (Fig. 11). Essa ampla variação no tamanho dos ovócitos é indicativa de um padrão de desova parcelada, característica comum entre rivulídeos anuais.

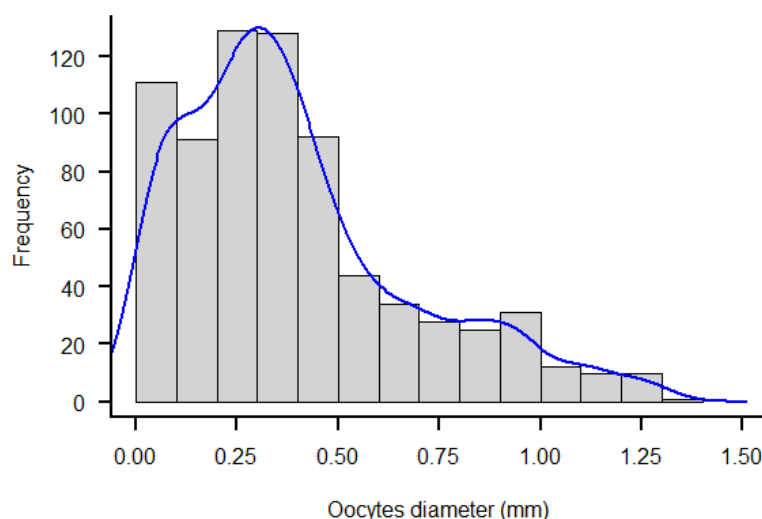


Figura 11. Distribuição da frequência do diâmetro dos ovócitos de fêmeas de *T. balzanii* em ambientes aquáticos temporários, Pantanal, Brasil.

Biologia Alimentar

A análise dos conteúdos estomacais revelou que a maioria dos indivíduos apresentava estômagos parcialmente cheios ($n = 152$), enquanto um número reduzido encontrava-se com estômagos vazios ($n = 35$). A dieta foi dominada por microcrustáceos (47,59%), que representaram o item alimentar mais frequente, seguidos por material vegetal (40,11%), insetos aquáticos (25,13%) e insetos terrestres (21,39%). Entre os insetos aquáticos, destacaram-se Hemipteros e Coleópteros, com ênfase para as famílias Dytiscidae e

Hydrophilidae. Formicidae e Dípteros constituíram um grupo relevante dos insetos terrestres. Outros itens alimentares incluíram algas, ostrácodos e exúvias de aranhas, os quais, embora em menor proporção, apresentaram contribuição significativa para a dieta. Presas de origem não aquática, como Collembola e Aranea foram registradas com frequências relativamente baixas. Lepidofagia foi registrada apenas na dieta de um macho, e o consumo de peixe em apenas uma fêmea (Tab. 1).

Tabela 1. Categorias e itens alimentares e suas frequências de ocorrência consumidos por indivíduos de *T. balzanii* em ambientes aquáticos temporários, Pantanal, Brasil.

Categorias Alimentares	Itens Alimentares	Frequência de Ocorrência
Inseto Aquático	Trichoptera Larvae	1,6
	Hemiptera	3,74
	Coleoptera Larvae	2,14
	Coleoptera Elmidae	2,67
	Coleoptera Ptilodactylidae Larvae	0,53
	Coleoptera Dytiscidae	6,95
	Larvae Coleoptera Dytiscidae	1,07
	Coleoptera Noteridae	0,53
	Coleoptera Gyrinidae	2,67
	Coleoptera Gyrinidae Larvae	0,53
	Coleoptera Hydrophilidae	0,53
	Coleoptera Hydrophilidae Larvae	4,28
	Diptera Larvae	2,14
	Odonata	2,14
	Larvae Odonata	1,07
	Total: 25,13	
Inseto Terrestre	Siphonaptera	2,14
	Collembola	1,6
	Formicidae	11,23
	Hymenoptera	0,53
	Diptera	6,42
	Psocoptera	1,07
	Pleocoptera	0,53
	Orthoptera	1,6
	Total: 21,39	
Aracnídeo	Exúvia de aranha	11,23
	Aranha	0,53
	Acari	1,07
	Total: 12,83	
Anelídeo	Hirudinea	2,14
	<i>Psellogrammus kennedy</i>	0,53

Peixe	Escamas cicloides	0,53
Total: 1,07		
Vegetal	Material Vegetal	28,88
	Flor	0,53
	Alga	9,09
	Semente	1,07
Total: 40,11		
Indeterminado	Casulo de Coleoptera Aquático	1,07
	Cabeças de Coleoptera	1,07
	Material Desconhecido	7,49
Alga		9,09
Microcrustáceos	Cladocera	41,18
	Ostracoda	22,46
	Copepoda	10,7
	Amphipoda	4,88
Total: 47,59		
Vazio		18,72

A análise do índice de amplitude do nicho alimentar (Levins B) mostrou valores médios maiores em fêmeas ($B = 10,02$; $B_s = 0,21$) do que em machos ($B = 7,05$; $B_s = 0,14$), e em indivíduos maiores ($B = 11,54$; $B_s = 0,25$) comparados aos menores ($B = 4,56$; $B_s = 0,08$). Contudo, não ocorreu diferenças significativas entre sexos ($W = 2944$, $p = 0,95$) e classes de tamanho ($W = 2915$, $p = 0,99$). Esses resultados sugerem que a amplitude do nicho alimentar não difere significativamente entre os grupos analisados, apesar das variações médias observadas. Fêmeas e indivíduos maiores apresentam maior largura de nicho, porém o resultado não foi significativo (Kruskal-Wallis chi-squared = 41, $DF = 41$, $p = 0,47$).

A composição da dieta foi significativamente influenciada pelas classes de comprimento dos indivíduos ($R^2 = 0,097$; $F = 15,55$; $p = 0,001$), indicando variação na utilização dos itens alimentares consumidos ao longo de sua ontogenia. A composição da dieta não apresentou variação significativa entre fêmeas e machos ($R^2 = 0,01$; $F = 2,03$; $p = 0,07$), embora tenha se aproximado do limiar de significância estatística. A interação entre classe de comprimento e sexo não foi significativa ($R^2 = 0,004$; $F = 0,68$; $p = 0,66$), sugerindo que o efeito da ontogenia sobre a dieta é similar entre machos e fêmeas.

A análise de ordenação (PCOA), baseada na composição da dieta em diferentes classes de comprimento, revelou essa distribuição diferenciada no espaço multivariado, com sobreposições parciais entre os grupos ontogenéticos (Fig. 12). Os dois primeiros eixos explicaram conjuntamente 55,6% da variação nos dados (PCoA1 = 29,3%; PCoA2 = 26,3%). Os microcrustáceos ($r^2 = 0,973$; $p = 0,001$), material vegetal ($r^2 = 0,791$; $p = 0,001$), insetos

aquáticos ($r^2 = 0,623$; $p = 0,001$) e insetos terrestres ($r^2 = 0,132$; $p = 0,001$) foram os principais responsáveis pela variação na composição alimentar entre os grupos, com forte correlação com os eixos da ordenação (Fig. 12). Deste modo, essas categorias foram as principais responsáveis pela variação da dieta entre as classes de comprimento observadas na análise PERMANOVA. A distribuição dos indivíduos no espaço multivariado sugere que os indivíduos de menor comprimento (ex.: 14,5 mm e 19,5 mm) estão agrupados predominantemente em regiões distintas daquelas ocupadas com maior comprimento (e.g., 49.5 mm e 54.5 mm). Assim, indivíduos das menores classes estão mais associados com o consumo de microcrustáceos, enquanto indivíduos maiores tendem a incorporar uma proporção crescente de insetos aquáticos e terrestres.

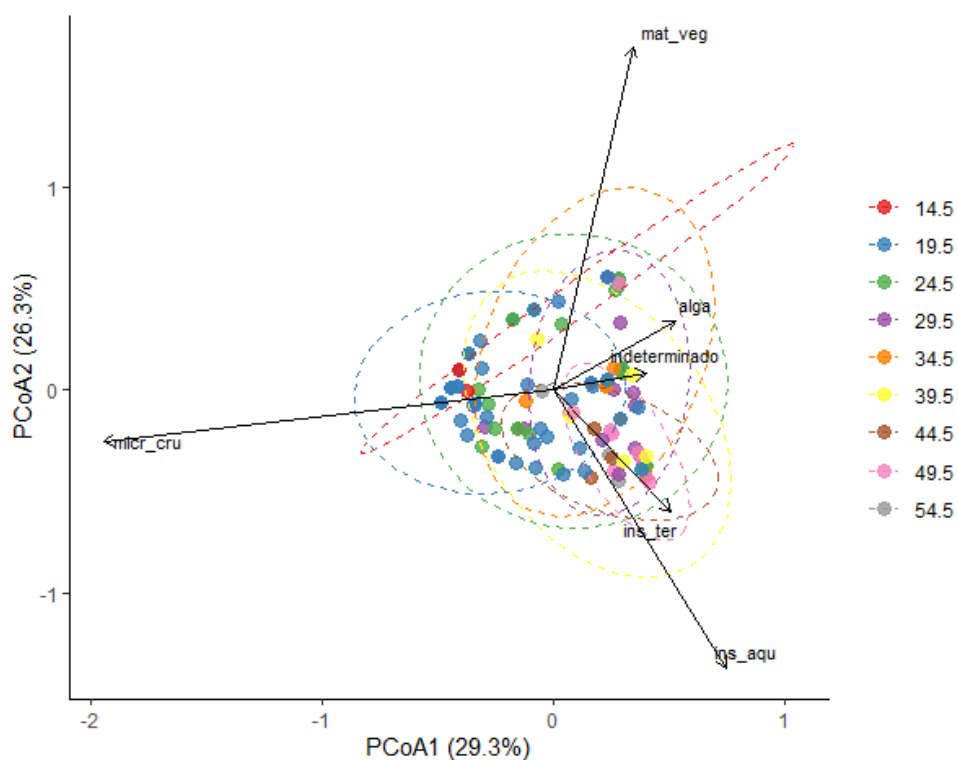


Figura 12. Ordenação (PCoA) da composição alimentar de *Trigonectes balzanii* em diferentes classes de comprimentos, associada a vetores que representam as principais categorias alimentares consumidas em ambientes aquáticos temporários, Pantanal, Brasil.

DISCUSSÃO

Biologia reprodutiva e estrutura populacional

A distribuição em comprimento e peso semelhante entre fêmeas e machos encontrada nessa pesquisa é um padrão comum em muitos grupos taxonômicos de peixes que não apresentam dimorfismo sexual evidente nesses fatores (Tondato et al., 2014; Tondato-Carvalho et al., 2025). No entanto, essa ausência de diferenças significativas entre fêmeas e machos de *T. balzanii* contrasta com o padrão mais frequente de dimorfismo sexual morfométrico observado em diversas espécies de Rivulidae, nas quais os machos tendem a apresentar maior tamanho corporal. Em *Austrolebias wolterstorffi* e *A. nigrofasciatus*, por exemplo, machos apresentaram maior comprimento total e peso corporal em determinados meses do ciclo anual, enquanto nos demais meses essas diferenças não foram significativas (Garcez, 2014). Em *Cynopoecilus melanotaenia* os machos apresentaram tamanho maior que as fêmeas (Laufer et al., 2009). Em *T. balzanii* exemplares de machos alcançaram o maior comprimento e peso, o que sugere variação na sobrevivência entre os sexos, mas sem dimorfismo sexual em tamanho. Esses registros sugerem que, embora o dimorfismo sexual seja amplamente documentado em rivulídeos, há variações temporais em sua expressão, visto que a ampla distribuição da espécie em locais com padrões distintos de inundação poderiam ter influenciado a homogeneização dos resultados de dimorfismo. Assim, os resultados obtidos para *T. balzanii*, reforçam que a equivalência morfométrica entre os sexos pode ocorrer em diferentes contextos dentro da família Rivulidae.

A proporção sexual semelhante, observada neste estudo, já foi descrita para algumas espécies de Rivulidae, como *Austrolebias cheradophilus*, *A. riograndensis* e *Cynopoecilus melanotaenia* (Laufer et al., 2009; Cavalheiro, 2014). Por outro lado, estudos sobre outras espécies da família evidenciaram diferenças nas proporções sexuais, com predominância de fêmeas em *Austrolebias arachan*, *A. viarius*, *A. riograndensis* e *Simpsonichthys boitonei* (Shibatta, 2005; Laufer et al., 2009; Lanés et al., 2012, 2013), e predominância de machos em *Austrolebias luteoflammulatus* e *C. melanotaenia* (Laufer et al., 2009; Gonçalves et al., 2011). Adicionalmente, neste estudo, foi observada variação na proporção sexual ao longo das classes de comprimento, com maior representatividade de machos nas classes superiores. Padrão semelhante foi relatado por Tondato-Carvalho et al. (2025) para a espécie *Pyrrhulina australis* (Lebiasinidae), sendo sugerido menor mortalidade de machos em maiores comprimentos, o que também pode estar ocorrendo com *T. Balzanii*, mas não há outros relatos publicados para Rivulidae.

O padrão de crescimento sexualmente dimórfico registrado para *T. balzanii*, com alometria positiva em fêmeas e alometria negativa em machos, representa um registro relevante para a compreensão das variações intraespecíficas no crescimento de rivulídeos, visto que não há, até o momento, descrições explícitas de diferenças no tipo de crescimento entre os sexos em outras espécies dessa família. Em *Leptopanchax opalescens*, Guedes et al. (2020) relataram crescimento alométrico positivo para a espécie, mas sem distinção do tipo de crescimento entre machos e fêmeas, embora tenham observado maior tamanho corporal nos machos, em consonância com o padrão de dimorfismo sexual comum em rivulídeos. De forma semelhante, Lanés (2014) reportou crescimento alométrico positivo em *Austrolebias minuano* e *Cynopoecilus fulgens*, mas as análises também foram realizadas com os sexos agrupados, impossibilitando comparações intraespecíficas. Ainda dentro de Rivulidae, Cavalheiro (2009) cita crescimento alométrico positivo em *Atlantirivulus riograndensis*, associado ao dimorfismo sexual de tamanho e coloração, sem, contudo, avaliar o crescimento separadamente por sexo. Seguindo estes resultados, adquirir proporcionalmente mais peso do que comprimento parece ser um padrão comum entre espécies da família Rivulidae.

Fêmeas com crescimento alométrico positivo é relatado em outras famílias, como para *Ancistrus multispinis* (Loricariidae) e *Megalampodus eques* (Acestorhamphidae), padrão interpretado como reflexo de maior necessidade das fêmeas em acumular energia para reprodução em ambientes com vulnerabilidade (Santana et al. 2018; Lampert et al., 2022). Em machos, o crescimento alométrico negativo também é observado, como por exemplo, em *Pyrrhulina australis* (Lebiasinidae), com padrão indicando maior investimento em comprimento, estratégia associada ao rápido crescimento e recrutamento em ambientes sob forte predação (Tondato-Carvalho et al., 2025). Os resultados obtidos sugerem que os machos de *T. balzanii* investem preferencialmente no aumento do comprimento corporal, o que se reflete na predominância de indivíduos do sexo masculino nas maiores classes de comprimento e no maior comprimento e peso máximos registrados para a população. Esse padrão pode estar relacionado a comportamentos associados à exibição sexual presentes em Rivulidae. Machos maiores, com coloração mais intensa e nadadeiras alongadas, tendem a ser favorecidos em disputas por recursos críticos, como locais de desova e acesso às fêmeas. Nesse grupo machos apresentam forte territorialidade, comportamento agressivo e realizam exibições características, mantendo as nadadeiras abertas e o corpo distendido em uma espécie de “dança”, na qual indivíduos maiores, mais robustos e intensamente coloridos parecem levar vantagem. O maior sucesso reprodutivo dos indivíduos com essas características sugere uma influência relevante da seleção sexual. Assim, o padrão diferencial de crescimento identificado em *T. balzanii* amplia o conhecimento sobre estratégias morfológicas associadas ao dimorfismo sexual em peixes de ambientes temporários e destaca

a importância de análises específicas entre os sexos no estudo do crescimento em rivulídeos.

Os resultados obtidos para *T. balzanii*, com elevada frequência de fêmeas em atividade reprodutiva e presença frequente de indivíduos aptos à desova, indicam um padrão de reprodução contínua, similar ao descrito para peixes de pequeno porte em planície de inundação (Tondato et al., 2014; Santana et al., 2018; Santos et al., 2019), e outras espécies de Rivulidae, compatível com as estratégias reprodutivas observadas em ambientes temporários. A presença simultânea de fêmeas prontas para a desova ou que já liberaram pelo menos um lote de ovócitos, observada em *T. balzanii*, corrobora o padrão de desova parcelada e contínua descrito para *Austrolebias charrua*, espécie em que ovócitos em diferentes estágios de desenvolvimento foram observados nos ovários de fêmeas ao longo do período reprodutivo (Arezo et al., 2007). Da mesma forma, as fêmeas de *Leptopanchax opalescens* também apresentaram desova parcelada, caracterizada pelo desenvolvimento ovocitário síncrono modal e presença de diferentes fases de desenvolvimento ovocitário simultaneamente nos ovários (Guedes et al., 2023). Em *Atlantirivulus riograndensis*, o padrão de desova múltipla e a presença de ovócitos em diferentes estágios, além da longa duração do período reprodutivo, evidenciam outra estratégia reprodutiva associada à liberação parcelada de gametas em ambientes sazonais (Cavalheiro & Fialho, 2015). Resultados similares foram relatados por Volcan et al. (2011) para *Austrolebias nigrofasciatus*, cuja oviposição contínua e parcelada foi observada em cativeiro, assim como em *Cynopoecilus melanotaenia*, espécie que apresenta desova contínua ao longo do período reprodutivo, sem padrão sazonal definido (Arenzon et al., 1999). Ainda, a presença de desova contínua e parcelada em *Austrolebias nigrofasciatus* e *Austrolebias wolterstorffi* em ambiente natural, interrompida apenas pela morte dos adultos ao final do hidroperíodo, reforça o papel dessa estratégia reprodutiva na persistência de populações em ambientes temporários (Garcez, 2014). Por outro lado, em *Melanorivulus punctatus*, o padrão de desova parcelada também foi observado, porém com ciclo reprodutivo descontínuo e maior intensidade de reprodução durante o período chuvoso, indicando que o aumento do nível de água na estação chuvosa pode ser um "gatilho" para um processo reprodutivo mais intenso nessa espécie (Cassel et al., 2013). Dessa forma, os dados obtidos para *T. balzanii* ampliam o conhecimento sobre as estratégias reprodutivas de Rivulidae em ambientes temporários e estão em concordância com os padrões de desova parcelada e contínua descritos para outras espécies anuais do grupo, destacando a importância da liberação fracionada de ovócitos ao longo do ciclo de vida como uma característica recorrente entre rivulídeos de habitats sujeitos a flutuações ambientais.

Também relatamos uma maturação precoce observada em fêmeas de *T. balzanii*, com comprimento de primeira maturação em $Cp_{50} = 19,76$ mm. Vale destacar que a menor fêmea observada apresentou $Cp = 16,5$ mm. A precocidade reprodutiva já é relatada para outros rivulídeos, como *A. riograndensis* (13,59 mm) e *C. multipapillatus* (8,2–14,2 mm) (Cavalheiro, 2014; Lanés et al., 2012), reforçando o alto investimento reprodutivo das espécies com ciclo de vida adaptado à ambientes efêmeros.

A fecundidade absoluta observada para *T. balzanii*, variando entre 54 e 77 ovócitos por fêmea (média = $67,4 \pm 8,3$), assim como a fecundidade relativa (média = 0,05 ovócitos/mg) e o diâmetro dos ovócitos de 0,005 a 1,329 mm (média = 0,35 mm, DP = 0,25) corroboram o padrão geral observado em espécies de Rivulidae de ambientes temporários. Para *Austrolebias nigrofasciatus*, Volcan et al. (2011) relataram fecundidade absoluta semanal de $21,5 \pm 12,0$ ovócitos por fêmea, com ovócitos de diâmetro médio de $1,51 \pm 0,12$ mm, enquanto Fonseca (2011) observou fecundidade relativa de $0,25 \pm 0,02$ ovócitos/mg a 16°C e maior fertilidade ($1,18 \pm 0,49$ ovos/mg) a 24°C para *Austrolebias wolterstorffi*, embora sem estimativas de fecundidade absoluta. Nascimento (2014) reportou fecundidade média de $30 \pm 3,9$ ovócitos vitelogênicos por lote para *Hypsolebias antenori*, espécie com padrão de desova parcelada. Em *Atlantirivulus riograndensis*, Cavalheiro & Fialho (2015) relataram fecundidade absoluta média de $19,33 \pm 6,18$ ovócitos e fecundidade relativa de $0,06 \pm 0,01$ ovócitos/mg. Schalk et al. (2014) descreveram fecundidade absoluta média de $47 \pm 31,6$ ovócitos e diâmetro médio de ovócitos maduros de $1,49 \pm 0,21$ mm para *Austrolebias vandenbergi*, e fecundidade absoluta de $206 \pm 131,2$ ovócitos e diâmetro médio de $1,67 \pm 0,74$ mm para *Neofundulus ornatipinnis*. Em *Cynopoecilus melanotaenia*, o diâmetro máximo dos ovócitos maduros foi de 1,37 mm (Arenzon et al., 1999). O padrão de desova contínua e parcelada, como observado em *T. balzanii* também é comum em Rivulidae (Volcan et al., 2011; Cassel et al. 2013).

As espécies de rivulídeos descritas acima (com exceção de *N. ornatipinnis*) apresentam um diâmetro de ovócito médio maior associada a uma menor fecundidade absoluta a observada em *T. balzanii*. Deste modo, *T. balzanii*, entre os rivulídeos analisados até o momento, apresenta uma característica reprodutiva diferente, com um aumento na fecundidade média composta de ovócitos de menor diâmetro. Entretanto, quando analisamos a fecundidade relativa em rivulídeos, *T. balzanni* apresentou um investimento reprodutivo semelhante à *A. riograndensis* (Cavalheiro e Fialho, 2015) e menor quando comparado a *A. wolterstorffi* (Fonseca, 2011).

Dessa forma, os dados de fecundidade e diâmetro ovocitário de *T. balzanii* corroboram o padrão descrito para outras espécies de Rivulidae de ambientes temporários, caracterizado pela produção de lotes reduzidos de ovócitos, com predominância de ovócitos de pequeno diâmetro e padrão de desova parcelada. A baixa fecundidade e o reduzido diâmetro dos ovócitos observados em *T. balzanii* parecem ser compensados por um conjunto de características reprodutivas que favorecem o sucesso reprodutivo da espécie em ambientes temporários. O reduzido tamanho de primeira maturação das fêmeas possibilita o início precoce da reprodução, enquanto o padrão de desova parcelada e a elevada frequência de fêmeas em atividade reprodutiva indicam uma estratégia de reprodução contínua. Esse conjunto de características permite que as fêmeas realizem múltiplos eventos reprodutivos ao longo do ciclo de vida, com lotes reduzidos de ovócitos de pequeno diâmetro, maximizando o número total de descendentes produzidos antes do término do hidroperíodo. Tal estratégia pode influenciar na distribuição mais ampla e abundância dessa espécie.

O conjunto de atributos observados em *T. balzanii* — maturação precoce, desova parcelada e reprodução contínua — posiciona a espécie dentro da estratégia oportunista definida por Winemiller (1989), típica de espécies de ambientes efêmeros e instáveis. Essa estratégia permite que *T. balzanii* colonize rapidamente novos ambientes temporários e maximize sua reprodução durante a curta janela hidrológica.

Biologia Alimentar

A dieta de *Trigonectes balzanii*, caracterizada pela predominância de microcrustáceos, insetos aquáticos e terrestres, além de material vegetal, revela um padrão trófico onívoro generalista, com dependência de itens autóctones, compatível com o observado para outros representantes da família Rivulidae que exploram ambientes com disponibilidade sazonal e imprevisível de recursos alimentares. Em *Atlantirivulus riograndensis*, Cavalheiro (2014) e Cavalheiro & Fialho (2016) descreveram dieta composta majoritariamente por insetos aquáticos, especialmente larvas de Chironomidae, além de microcrustáceos, com variação ontogenética e sazonal no espectro alimentar, padrão que se assemelha à composição trófica registrada para *T. balzanii*. Da mesma forma, *Cynopoecilus melanotaenia* apresenta dieta generalista, baseada principalmente em microcrustáceos, insetos aquáticos e outros invertebrados, incluindo registro de lepidofagia nos machos, o que reforça a plasticidade alimentar da espécie (Gonçalves et al., 2011; Laufer et al., 2009). Em *Austrolebias cheradophilus* e *Austrolebias viarius*, a dieta também é predominantemente composta por microcrustáceos e insetos aquáticos, com ampliação do espectro alimentar em indivíduos maiores (Laufer et al., 2009), padrão semelhante ao observado em *T. balzanii*. A presença

simultânea de itens de origem animal e vegetal na dieta de *T. balzanii* caracteriza a espécie como onívora, padrão descrito para outros Rivulidae em ambientes temporários e perenes (Cavalheiro & Fialho, 2016). Com base na variedade de itens consumidos, nos índices de amplitude de nicho alimentar moderadamente altos e na incorporação gradual de diferentes presas ao longo do crescimento, *T. balzanii* pode ser caracterizado como uma espécie generalista, que amplia seu espectro alimentar ao longo do desenvolvimento ontogenético. Essa interpretação é reforçada pela presença consistente de vários grupos alimentares importantes (microcrustáceos, material vegetal e insetos), indicando que a espécie não depende exclusivamente de um único recurso ou das flutuações imediatas na oferta, como seria mais típico de um oportunista estrito.

O padrão ontogenético de ampliação trófica observado em *Trigonectes balzanii*, caracterizado pelo maior consumo de microcrustáceos por indivíduos menores e pela diversificação da dieta em indivíduos maiores, corrobora com os resultados descritos para outras espécies de Rivulidae. Em *Atlantirivulus riograndensis*, Cavalheiro (2014) e Cavalheiro & Fialho (2016) relataram que indivíduos juvenis apresentam dieta mais restrita, com predominância de microcrustáceos, enquanto indivíduos maiores ampliam o espectro alimentar, com maior consumo de insetos aquáticos, especialmente larvas de Diptera, o que evidencia padrão ontogenético semelhante ao de *T. balzanii*. Da mesma forma, em *Cynopoecilus melanotaenia*, Gonçalves et al. (2011) e Laufer et al. (2009) descreveram que o aumento do tamanho corporal está associado à inclusão de presas maiores e maior diversidade alimentar, enquanto indivíduos menores consomem predominantemente microcrustáceos e outros itens de pequeno porte. Laufer et al. (2009) também relataram ampliação trófica associada ao crescimento corporal em *Austrolebias cheradophilus* e *Austrolebias viarius*, evidenciada pelo aumento da diversidade alimentar em indivíduos maiores. Dessa forma, os resultados de *T. balzanii* corroboram o padrão ontogenético trófico descrito para Rivulidae, no qual a ampliação da dieta com o crescimento corporal reflete mudanças na capacidade de captura e processamento de presas, provavelmente em função da amplitude do tamanho da boca e do aparato bucal.

Embora a composição da dieta tenha sido semelhante entre os sexos, fêmeas apresentaram maior amplitude de nicho alimentar, o que pode refletir exigências energéticas adicionais ligadas ao processo reprodutivo, como já observado em *Simpsonichthys boitonei* e *Atlantirivulus riograndensis* (Cavalheiro et al., 2016). O crescimento alométrico positivo aqui observado também corrobora o investimento em reservas energéticas. A ausência de diferenciação alimentar significativa reforça a ideia de uma sobreposição trófica ampla entre

os sexos, esperada para espécies de pequeno porte com hábitos generalistas. O comportamento lepidófago observado exclusivamente em machos de *T. balzanii* sugere possíveis interações agressivas relacionadas à competição intraespecífica ou territorialidade, como já relatado em *A. luteoflammulatus* e *C. melanotaenia* (Gonçalves et al., 2011). Esse comportamento pode estar associado a estratégias reprodutivas, conferindo vantagem em disputas por fêmeas ou território.

Esses padrões alimentares indicam que *T. balzanii* explora eficientemente diferentes níveis tróficos, com possível aumento da posição trófica com o crescimento, conforme sugerido por Arim et al. (2010). A flexibilidade dietética e a exploração de recursos de origem alóctone, como insetos terrestres, reforçam a importância ecológica da espécie na interligação entre os compartimentos aquáticos e terrestres.

Apesar dessa notável plasticidade adaptativa, *T. balzanii* permanece altamente vulnerável às alterações ambientais provocadas por ações antrópicas, como a fragmentação e destruição de poças sazonais, planícies de inundação e veredas (Lanés et al., 2014; Guedes et al., 2023). A baixa vagilidade, a curta expectativa de vida e a dependência de ciclos hidrológicos regulares aumentam sua susceptibilidade a mudanças no regime de chuvas e no uso do solo — fatores especialmente críticos no Pantanal. Além disso, o conhecimento ainda limitado sobre aspectos fundamentais da biologia de *T. balzanii* e de outros rivulídeos compromete a elaboração de estratégias de conservação eficazes (Gonçalves et al., 2011). A integração dos dados populacionais, reprodutivos e tróficos deste estudo fornece subsídios importantes para o manejo conservacionista de ecossistemas aquáticos temporários.

A conservação de *T. balzanii* exige a proteção de habitats específicos e sazonalmente inundáveis, que são frequentemente negligenciados por políticas ambientais voltadas para grandes corpos hídricos. A inclusão desses ambientes em zonas prioritárias de conservação, aliada ao mapeamento das populações remanescentes e à realização de estudos contínuos sobre sua história de vida, são medidas essenciais para mitigar os efeitos da degradação ambiental.

CONCLUSÃO

Os resultados obtidos demonstraram que *Trigonectes balzanii* apresenta distribuição unimodal de tamanho e peso corporal, sem diferenças significativas entre os sexos, embora análises de crescimento indiquem padrão sexualmente dimórfico ao longo do desenvolvimento. A proporção sexual geral não diferiu de 1:1, contudo, nas maiores classes de comprimento, foi observada predominância de machos. A análise dos estádios de desenvolvimento gonadal evidenciou alta frequência de fêmeas em atividade reprodutiva. O comprimento de primeira maturação (Cp50) das fêmeas foi estimado em 22,49 mm de comprimento padrão. A fecundidade absoluta variou entre 54 e 77 ovócitos por fêmea, com média de $67,4 \pm 8,3$ ovócitos e fecundidade relativa média de 0,05 ovócitos/mg. Não foram detectadas correlações significativas entre fecundidade e comprimento padrão ou peso corporal das fêmeas. Os dados indicaram desova parcelada, com presença simultânea de ovócitos em diferentes estágios de desenvolvimento nas gônadas. As características reprodutivas observadas, incluindo maturação precoce, fecundidade reduzida e desova parcelada e contínua, caracterizam a espécie como estrategista reprodutiva oportunista. A análise da dieta revelou que *T. balzanii* pertence à guilda dos onívoros, com consumo predominante de microcrustáceos, insetos aquáticos e terrestres, além de material vegetal. Foi observada ampliação trófica ontogenética, com indivíduos menores consumindo principalmente microcrustáceos e indivíduos maiores apresentando dieta mais diversificada. Não foram detectadas diferenças significativas na composição da dieta entre machos e fêmeas.

REFERÊNCIAS

A formatação das citações, figuras e referências bibliográficas seguiu as regras de formatação da revista *Neotropical Ichthyology* (disponível em [Neotropical Ichthyology – Official journal of the Sociedade Brasileira de Ictiologia \(SBI\)](#)).

Arenzon A, Peret AC, Bohrer MBC. Reproduction of the annual fish *Cynopoecilus melanotaenia* (Regan, 1912) in a temporary water body in Rio Grande do Sul, Brazil (Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Hydrobiologia*. 1999; 411:65–70. <https://doi.org/10.1023/A:1003868711295>

Arezo MJ, Porta LM, Gutiérrez V, López-Carro B, Guimarães M. Sex differentiation pattern in the annual fish *Austrolebias charrua* (Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Tissue Cell*. 2007; 39(2):89–98. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2007.01.004>

Arim M, Abades SR, Laufer G, Loureiro M, Marquet PA. Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos*. 2010; 119(1):147–153. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17768.x>

Britski HA, Silimon KZS, Lopes BS. Peixes do Pantanal: manual de identificação, 2. ed. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica; 2007.

Brown-Peterson NJ, Wyanski DM, Saborido-Rey F, Macewicz BJ, Lowerre-Barbieri SK. A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Mar Coast Fish*. 2011; 3(1):52–70. <https://doi.org/10.1080/19425120.2011.555724>

Cassel M, Oliveira CLM, Peret AC. Gametogenesis and reproductive cycle of *Melanorivulus* aff. *punctatus* (Boulenger, 1895) (Cyprinodontiformes: Rivulidae) in Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brazil. *Neotrop Ichthyol*. 2013; 11(1):179–192. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252013000100021>

Cavalheiro LW. Biologia alimentar e reprodutiva de *Atlantirivulus riograndensis* (Costa & Lanés, 2009) (Cyprinodontiformes: Rivulidae) no Refúgio da Vida Silvestre Banhado dos Pachecos, Rio Grande do Sul, Brasil. [Dissertação de Mestrado]. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul; 2014.

Cavalheiro LW, Fialho CB. Reproductive strategy of a non-annual rivulid in a perennial wetland. *Iheringia Ser Zool.* 2015; 105(3):288–296. <https://doi.org/10.1590/1678-476620151053288296>

Cavalheiro LW, Fialho CB. Trophic strategy of *Atlantirivulus riograndensis* (Cyprinodontiformes: Rivulidae), a non-annual rivulid threatened by extinction, in a perennial environment, Brazil. *Neotrop Ichthyol.* 2016; 14:e150068. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20150068>

Costa WJEM. Systematics and distribution of the neotropical annual fish genus *Trigonectes* (Cyprinodontiformes: Rivulidae), with description of two new species. *Ichthyol Explor Freshw.* 1990; 1(2):135–150.

Costa WJEM. Phylogeny and classification of Rivulidae revisited: origin and evolution of annualism and miniaturization in rivulid fishes (Cyprinodontiformes: Aplocheiloidei). *Journal of Comparative Biology*. 1998; 3:33–94.

Costa WJEM. Family Rivulidae (South American annual fishes). In: Reis RE, Kullander SO, Ferraris Jr CJ, editores. Checklist of the freshwater fishes of South and Central America. Edipucrs. Porto Alegre; 2003. p. 526–548.

Costa WJEM. A new killifish genus and species from the coastal plains of northeastern Brazil (Teleostei: Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Zootaxa.* 2004; 642(1):1–10. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.642.1.1>

Costa WJEM. Relationships and redescription of *Fundulus brasiliensis* (Cyprinodontiformes: Rivulidae), with description of a new genus and notes on the classification of the Aplocheiloidei. *Ichthyol Explor Freshw.* 2004; 15(2):105–120.

Costa, WJEM. Phylogenetic position and taxonomic status of *Anablepsoides*, *Atlantirivulus*, *Cynodonichthys*, *Laimosemion* and *Melanorivulus* (Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Ichthyol Explor Freshw.* 2011; 22(3):233.

Costa, WJEM. Phylogeny and evolutionary radiation in seasonal rachovine killifishes: biogeographical and taxonomical implications. *Vertebr Zool.* 2014; 64:177–192.

<https://doi.org/10.3897/vz.64.e31478>

Costa WJEM. Three new species of the killifish genus *Melanorivulus* from the central Brazilian Cerrado savanna (Cyprinodontiformes: Aplocheilidae). *ZooKeys*. 2017; 645:51–70. <https://doi.org/10.3897/zookeys.645.10920>

Costa WJEM. Three new species of the killifish genus *Melanorivulus* from the Rio Paraná Basin, central Brazilian Cerrado (Cyprinodontiformes: Aplocheilidae). *Zoosyst Evol*. 2018; 94(1):17–27. <https://doi.org/10.3897/zse.94.21321>

Drawert H, & Osinaga K. Presencia de *Trigonectes aplocheiloides* Huber, 1995 (Teleostei: Cyprinodontiformes) en la cuenca amazónica de Bolivia. *Kempffiana*. 2022; 18(2): 34–44.

Fricke R, Eschmeyer WN, Van der Laan R. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references [Internet]. San Francisco: California Academy of Science; 2019. Available from: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>

Fernando AME, Suárez YR. Resource use by omnivorous fish: Effects of biotic and abiotic factors on key ecological aspects of individuals. *Ecol Freshw Fish*. 2021; 30(2), 222-233. <https://doi.org/10.1111/eff.12578>

Fonseca, A. P. D. Crescimento e reprodução do peixe anual *Austrolebias wolterstorffi* (cyprinodontiformes: rivulidae) em diferentes temperaturas [Dissertação de Mestrado]. Rio Grande: Universidade Federal do Rio Grande; 2011.

Furness AI. The evolution of an annual life cycle in killifish: adaptation to ephemeral aquatic environments through embryonic diapause. *Biol Rev*. 2016; 91(3):796–812. <https://doi.org/10.1111/brv.12194>

Garcez, D. K. Reprodução dos peixes anuais *Austrolebias nigrofasciatus* e *Austrolebias wolterstorffi* (Cyprinodontiformes: Rivulidae) em seu ambiente natural no sul do Brasil. [Monografia de graduação não publicada]. Pelotas: Universidade Federal de Pelotas; 2014.

García G. Chromosome evolution, divergent meiotic pathways, and speciation in the family Rivulidae. In: Berois N, García G, de Sá RO, editores. *Annual Fishes: Life History Strategy*,

Diversity, and Evolution. CRC Press, Boca Raton; 2016. p. 275–287.

Gimênes Junior H, Rech R. Guia ilustrado dos peixes do Pantanal e do entorno. Campo Grande, MS: Julien Design; 2022.

Gonçalves CS, Souza UP, Volcan MV. The opportunistic feeding and reproduction strategies of the annual fish *Cynopoecilus melanotaenia* (Cyprinodontiformes: Rivulidae) inhabiting ephemeral habitats in southern Brazil. *Neotrop Ichthyol.* 2011; 9:191–200. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252011000100019>

Guedes GH, Gomes I, Nascimento A, Azevedo M, Souto-Santos I, Buckup P, Araújo F. Reproductive Strategy of the Annual Fish *Leptopanchax Opalescens* (Rivulidae) and Trade-Off Between Egg Size and Maximum Body Length in Temporary Wetlands. *Wetlands.* 2023; 43:29. <https://doi.org/10.1007/s13157-023-01680-9>

Guedes GHS, Lanés LEK, Maltchik L. The recapture of *Leptopanchax opalescens* (Aplocheiloidei: Rivulidae), a critically endangered seasonal killifish: habitat and aspects of population structure. *Zoologia* (Curitiba). 2020; 37:e54982. <https://doi.org/10.3897/zoologia.37.e54982>

Hertwig ST. Phylogeny of the Cyprinodontiformes (Teleostei: Atherinomorpha): the contribution of cranial soft tissue characters. *Zool Scr.* 2008; 37(2):141–174. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2007.00314.x>

Higuti J, Franco GMS. Identificação de invertebrados para análise de conteúdo estomacal de peixes. Maringá: Universidade Estadual de Maringá, Núcleo de Pesquisa em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura (Nupélia); 2001.

Lampert, V.R.; Tondato-Carvalho, K.K.; Fialho, C.B. Correction to: Reproductive traits of two species of suckermouth armored catfishes (Siluriformes: Loricariidae) from a coastal drainage in the southern limits of the Atlantic Forest, Brazil. *Environ Biol Fishes.* 2022; 105:903. <https://doi.org/10.1007/s10641-022-01305-w>

Lanés, LEK., Gonçalves ÂC, Volcan MV. *Austrolebias arachan* Loureiro, Azpelicueta & García 2004 (Cyprinodontiformes: Rivulidae) in Rio Grande do Sul, Brazil: occurrence, length–

weight relationships and condition factor. *J Appl Ichthyol.* 2013; 29: 252–256.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2012.02052.x>

Lanés LEK, Keppeler FW, Maltchik L. Abundance variations and life history traits of two sympatric species of Neotropical annual fish (Cyprinodontiformes: Rivulidae) in temporary ponds of southern Brazil. *J Nat Hist.* 2014; 48(31–32):1971–1988.
<https://doi.org/10.1080/00222933.2013.862577>

Lanés LEK, Keppeler FW, Maltchik L. Abundance, sex-ratio, length–weight relation, and condition factor of non-annual killifish *Atlantirivulus riograndensis* (Actinopterygii: Cyprinodontiformes: Rivulidae) in Lagoa do Peixe national park, a Ramsar site of southern Brazil. *Acta Ichthyol Piscat.* 2012; 42: 247–252. <https://doi.org/10.3750/AIP2011.42.3.09>

Laufer G, Arim M, Loureiro M, Piñeiro-Guerra JM, Alonso T. Diet of four annual killifishes: an intra and interspecific comparison. *Neotrop Ichthyol.* 2009; 7:77–86.
<https://doi.org/10.1590/S1679-62252009000100010>

Loureiro M, Duarte A, Zarucki M, Berois N. *Austrolebias* in space: scaling from ponds to biogeographical regions. In: Berois N, García G, de Sá RO, editores. *Annual Fishes: Life History Strategy, Diversity, and Evolution*. CRC Press, Boca Raton; 2016. p. 111–132.

Loureiro M, Duarte A, Zarucki M, Malabarba LR, Berois N. Review of the family Rivulidae (Cyprinodontiformes: Aplocheiloidei) and a molecular and morphological phylogeny of the annual fish genus *Austrolebias* Costa, 1998. *Neotrop Ichthyol.* 2018; 16(3):e180007.
<https://doi.org/10.1590/1982-0224-20180007>

Mungai R, Nessimian JL, Baptista DF. Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do estado do Rio de Janeiro: Technical Books, Rio de Janeiro; 2010.

Nascimento, WS. Estratégia de vida do peixe anual *Hypsolebias antenori* (Cyprinodontiformes: Rivulidae) do semiárido brasileiro [Tese de doutorado]. Natal: Universidade Federal do Rio Grande do Norte; 2014.

Nelson JS, Grande TC, & Wilson MVH. *Fishes of the world* John Wiley and Sons. Inc., Hoboken, New Jersey. 2006.

Reis RE, Kullander SO, Ferraris CJ, Jr., editores. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Porto Alegre: Edipucrs; 2003.

Santana CA, Tondato KK, Suárez YR. Reproductive biology of *Hyphessobrycon eques* (Characiformes: Characidae) in Southern Pantanal, Brazil. *Braz J Biol.* 2018; 79:70-79. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.176273>

Santos BKM, Vicentin W, Suárez YR, Tondato KK. Population aspects and recruitment of *Odontostilbe paraguayensis* (Characiformes: Characidae) in the Paraguay River, Pantanal, Brazil. *Oecologia Australis.* 2019; 23(4):1012-1026. <https://doi.org/10.4257/oeco.2019.2304.24>

Schalk CM, Montaña CG, Libson ME. Reproductive strategies of two Neotropical killifish, *Austrolebias vanderbergi* and *Neofundulus ornatipinnis* (Cyprinodontiformes: Rivulidae) in the Bolivian Gran Chaco. *Rev Biol Trop.* 2014; 62(1), 109-117.

Severo-Neto F. Rivulidae. In: Gimênes Junior H, Rech R, editores. Guia ilustrado dos peixes do Pantanal e do entorno. Campo Grande, MS: Julien Design; 2022. Pág. 442- 462.

Shibatta OA. Reprodução do pirá-brasília, *Simpsonichthys boitonei* Carvalho (Cyprinodontiformes, Rivulidae), e caracterização de seu habitat na Reserva Ecológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Brasília, Distrito Federal, Brasil. *Rev Bras Zool.* 2005; 22: 1146-1151.

Tondato KK, Fialho CB, Suárez YR. Reproductive ecology of *Odontostilbe pequirá* (Steindachner, 1882) (Characidae, Cheirodontinae) in the Paraguay River, southern Pantanal, Brazil. *Environ Biol Fishes.* 2014; 97, 13-25. <https://doi.org/10.1007/s10641-013-0119-5>

Tondato-Carvalho KK, Lampert VR, dos Passos Dias F. et al. Life history traits of the pencil fish *Pyrrhulina australis* (Characiformes), an ornamental species from southern Pantanal wetlands, Brazil. *Environ Biol Fish.* 2025; 108:1063–1077. <https://doi.org/10.1007/s10641-025-01707-6>

Vazzoler, AEAM. Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática. Maringá: EDUEM. 1996.

Volcan MV, Fonseca AP, Robaldo RB. Reproduction of the threatened annual killifish *Austrolebias nigrofasciatus* (Cyprinodontiformes: Rivulidae), confined in a natural environment. J Threat Taxa. 2011; 3(5):1864-1867. <https://doi.org/10.11609/JoTT.o2575.1864-7>

Volcan MV, Severo-Neto F, Lanés LEK. Unrecognized biodiversity in a world's hotspot: three new species of *Melanorivulus* (Cyprinodontiformes: Rivulidae) from tributaries of the right bank of the Rio Paraná basin, Brazilian Cerrado. Zoosyst Evol. 2018; 94(2):263–280. <https://doi.org/10.3897/zse.94.24406>

Weber V, Godoy RS, Hoffmann PHO, Lanés LEK, Volcan M, Maltchik L. A preliminary approach to embryonic development of *Austrolebias wolterstorffi*, an endangered Neotropical annual fish species. Braz J Biol. 2023; 83:e271218. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.271218>

Winemiller, K.O. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. Oecologia. 1989; 81:225–241. <https://doi.org/10.1007/BF00379810>