

# NOTAS SOBRE CRANEO, OTOLITOS Y BIOLOGÍA DE *Lepidosiren paradoxa* (PISCES, DIPNOI)

M. J. GONZALEZ NAYA<sup>1</sup>, A. VOLPEDO<sup>2</sup>, S. E. GÓMEZ<sup>1</sup>, L. A. CARIGNANO<sup>1</sup> Y M. V. SANCHEZ<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia» Av. Angel Gallardo 470 (1407) Buenos Aires, Argentina

<sup>2</sup>Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, FCEyN-UBA  
gonzaleznaya@macn.gov.ar

**RESUMEN.** Lungfishes are a singular group of Sarcopterygii which in the Neotropics is represented by *Lepidosiren paradoxa*. They present anatomical and physiological features that allow them to survive under adverse conditions. Here we described and illustrated the otoliths and determinate their composition. *L. paradoxa* skull is also described and illustrated with emphasis in the jaw morphology. This skull was compared with the skull of the other extant lungfishes *Neoceratodus* (Australian lungfish) and *Protopterus* (African lungfish). Experimental observations were included on the behavior in aquarium and on the construction of galleries under laboratory conditions. *L. paradoxa* otoliths presented subcircular shape with a convex internal face, a narrow sulcus of regular edges, marginal and parallel to the dorsal edge. The external face presented calcareous concretions and heterogeneously distributed undulations. The otolith chemical composition differs from most of marine and freshwater teleost, but resembles to other dipnoos. The skull streamlined presents numerous bones fusions in the occipital and parietal region and exhibits a significant sagittal crest. The jaw suspension showed fusion of superior jaw with the skull. Both jaws have dental plates with prominent crests. The distance between the first and the second crest in the inferior jaw increases in relation to total length. Overall, skull and otolith showed great similarities with the African genus.

**Keywords:** Lungfish, otoliths, skull, experimental biology, behaviour.

**Palabras Clave:** Peces pulmonados, otolitos, cráneo, biología experimental, comportamiento.

## INTRODUCCIÓN

Los peces pulmonados son un grupo singular de sarcopterigios, y actualmente en América Neotropical sólo existe *Lepidosiren paradoxa*, con una amplia distribución en la cuenca del río Paraná (Fig. 1). Habita en esteros y bañados de poca profundidad con vegetación flotante, donde el agua presenta baja conductividad, menor a 100  $\mu\text{S}/\text{cm}$ , con un pH neutro o ligeramente ácido (Menni, 2004).

Los dipnoos presentan características anatómicas y fisiológicas singulares como mecanismos de respiración aérea, que han sido descritos por Carter y Beadle (1930) y la excavación de galerías que les permiten sobrevivir en los periodos de condiciones desfavorables. También construyen galerías con fines reproductivos para depositar sus huevos.

Las características anatómicas particulares de las quijadas de *L. paradoxa* fue-

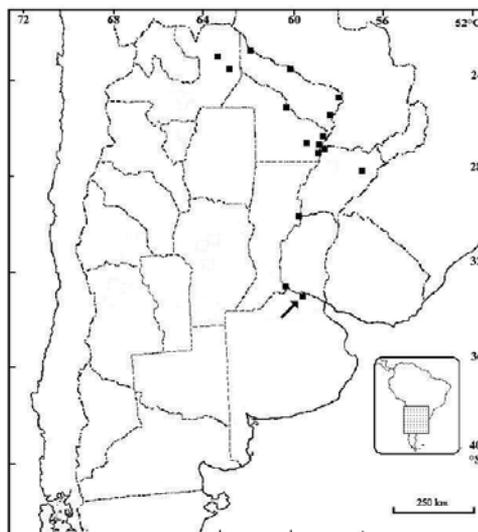


Figura 1. Distribución de *L. paradoxa* en la Argentina (modificado de Liotta, 2006), la flecha indica la localidad más austral conocida.

ron estudiadas por Bondesio y Pascual (1977) en un único ejemplar procedente de Brasil para su comparación con ejemplares fósiles y existe una somera descripción del cráneo realizada por Martínez Achenbach (1970).

*L. paradoxa* es uno de los peces argentinos utilizados en acuarismo, y es muy requerido como pez ornamental a nivel internacional (Gómez *et al.*, 1994). Aspectos biológicos relevantes de esta especie fueron presentados por Ringuelet *et al.* (1967), Menni (2004) y Bemis *et al.* (1984). Algunas observaciones sobre emisión de sonidos y comportamiento agresivo fueron señaladas por Barrio (1943).

En este trabajo se estudia por primera vez la morfología y composición de los otolitos de *L. paradoxa*, además se describe su cráneo con énfasis en la morfología de las quijadas, y se realizan algunas observaciones experimentales sobre el comportamiento en acuario y la construcción de galerías.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se estudiaron catorce ejemplares entre 152 y 1020 mm de Longitud total (LT), 2 ejemplares procedentes de Loreto (Corrientes), 10 de Iberá (Corrientes), 1 de río Pilcomayo (Formosa) y uno sin localidad. Para cada ejemplar se registró la LT, ancho cuerpo (AC: mm), peso (P: gr) y distancia entre crestas mandibulares (dc: mm). La descripción de cráneo y otolitos se basa en 5 ejemplares (LT: 276 a 1020 mm) los cráneos fueron limpiados y acondicionados, extrayéndose los otolitos de las cámaras óticas. Se describió e ilustró los otolitos por primera vez utilizando la nomenclatura propuesta por Volpedo y Echeverría (2000). Los otolitos fueron ilustrados mediante la utilización de un microscopio estereoscópico con cámara clara.

Las determinaciones de la composición de los otolitos fueron realizadas previo tratamiento de digestión ácida y analizadas con un Espectrómetro de absorción atómica (EAA) (Shimadzu, AA-6501 con automuestreador). Se describió y fotografió el cráneo de *L. paradoxa* con énfasis en la morfología de sus quijadas, comparándose con cráneos de los géneros existentes de dipnoos, *Neoceratodus* (australiano) y *Protopterus* (africano).

Se analizó la existencia de relaciones y correlaciones entre LT vs P y LT vs AC, las variables fueron transformadas logarítmicamente.

Se realizaron dos experiencias, a fin de estudiar las condiciones en que esta especie excava las galerías. Una de las experiencias se realizó con cuatro individuos en simultáneo (LT 276 a 311 mm), y la otra experiencia con un solo individuo (LT=465 mm). Se utilizó un recipiente cilíndrico de 20 litros con un sustrato homogéneo de 32 centímetros de altura, compuesto por una mezcla homogénea y finamente tamizada de arena cuarzosa fina, arcilla caolínica y tierra orgánica, en proporciones de 60, 20 y 20 % respectivamente. Se lo saturó con agua destilada hasta completar una columna de agua de 5 cm, mediciones posteriores indicaron que el agua se tornó oligohalina y se registró la temperatura, manteniéndola entre 23 y 25 °C.

## RESULTADOS

### Caracteres Anatómicos

*L. paradoxa* presenta, como todos los dipnoos, dos pares de otolitos, ubicados en las cámaras utricular y saculolagenar. Los otolitos de la cámara saculolagenar presentan forma subcircular, la cara interna es convexa, con el *sulcus* estrecho, marginal y paralelo al borde dorsal y los bordes son regulares. La cara externa presenta concreciones calcáreas y ondulaciones distribuidas heterogéneamente (Fig. 2). Los resultados de EAA muestran que los otolitos saculolagenares están compuestos por carbonato polimórfico, altamente hidrosoluble, siendo el 83% de vaterita y el 17% de aragonita.

El cráneo de *L. paradoxa* es estilizado presentando numerosas fusiones de hue-

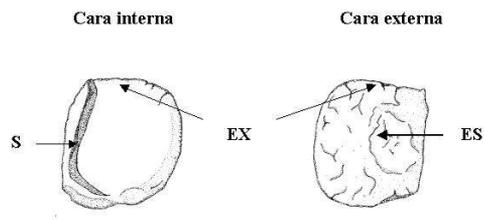


Figura 2. Morfología del otolito saculolagenar de *L. paradoxa*. S: *sulcus*; EX: extremo anterior romo; ES: estrías y ondulaciones. Escala : 2 mm.

so tanto en la región occipital como en la parietal (Fig., 3). En la región anterior del cráneo se observa en posición medial al postrostral que es impar y que recubre el rostro. Situados detrás de las órbitas están los dermoesfenoticos (postorbitales) y los infraorbitales. El maxilar y el premaxilar no están desarrollados, en la cara inferior del cráneo esta el paraesfenoides (hueso impar), y anteriormente los dos prevómeres. Detrás de los prevómeres están los pterigoideos.

*L. paradoxa* al igual que otras especies de dipnoos presenta palatoc cuadrado fusionado al neurocráneo, siendo la suspensión mandibular autostilíca variante holostilíca. La quijada inferior está suspendida sobre la parte posterior del palatoc cuadrado. En las quijadas están presentes los huesos prearticular y angular. Los pterigoideos, los prevómeres y el prearticular están dentados. Una notoria cresta sagital se presenta en el cráneo para la inserción de la fuerte musculatura de las quijadas. Ambas quijadas tienen placas dentarias con prominentes crestas. La

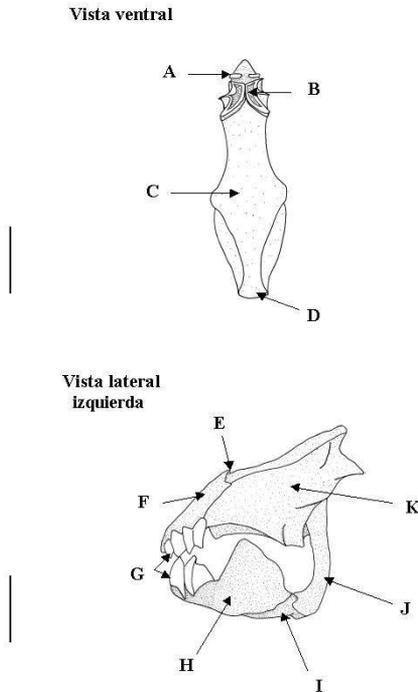


Figura 3. Cráneo de *L. paradoxa*. Vista ventral, A: placa dentaria I° derecha; B: placa dentaria II° izquierda; C: paraesfenoides; D: basioccipital. Vista lateral izquierda, E: frontoparietal; F: ectemoides; G: placas dentarias; H: prearticular; I: articular; J: hiomandibular; K: fusión del palatoc cuadrado con el neurocráneo. Escala: 2 cm.

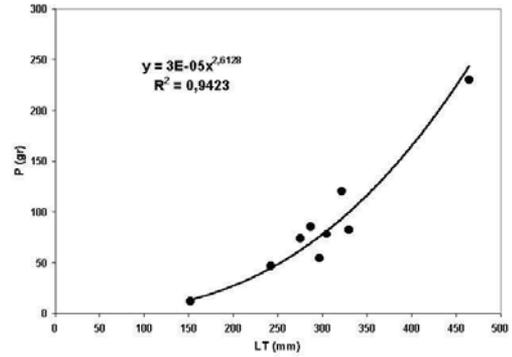


Figura 4. Diagrama de dispersión y curva de regresión multiplicativa entre peso (P en gramos) y Longitud total (LT en milímetros) para *L. paradoxa* (n= 9; r=0,9707).

distancia entre la 1° y 2° cresta (dc) de la hemimandíbula inferior aumenta con el largo total (LT) del individuo (dc: 3,2 y 7,4 mm correspondieron a un LT de 276 y 1020 mm respectivamente).

Las quijadas son muy fuertes, con cuatro crestas en la hemimandíbula superior y 3 en la inferior, el primer par de crestas de la mandíbula superior es pequeño, un ejemplar de 55 gramos de peso puede sostenerse colgando fuera del agua con su potente mordida. *L. paradoxa* utiliza sus quijadas no sólo para capturar su alimento sino también para diferentes usos como excavar galerías, estridular y agredir a otros ejemplares. Las heridas más frecuentes que producen con estas quijadas son en forma de «V», provocando amputación total o parcial de aletas pares, mordeduras en la aleta caudal y lesiones en el vientre. Esto se pudo observar en los ejemplares mantenidos en cautiverio para este trabajo.

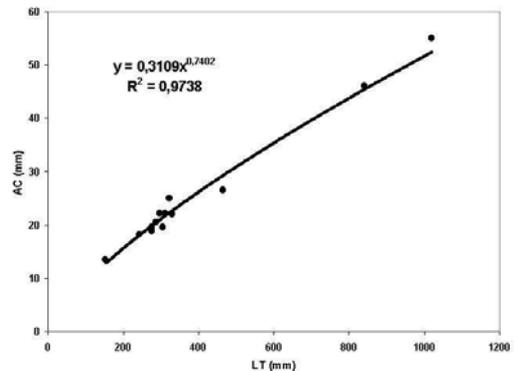


Figura 5. Diagrama de dispersión y curva de regresión multiplicativa entre Ancho del Cuerpo (AC en milímetros) y Longitud Total (LT en milímetros) para *L. paradoxa* (n= 13; r=0,9738).

Los análisis de correlación LT-P (n=9) y LT-AC (n=13), con las variables logarítmicas, resultaron significativas ( $p < 0,005$ ) con  $r = 0,9707$  y  $r = 0,9868$  respectivamente. Las regresiones multiplicativas son  $P = 0,000031$ .  $LT^{2,6128}$  y  $AC = 0,2676$ .  $LT^{0,7402}$  con un valor de  $R^2$  de 83,56 y 97,24% respectivamente. (Fig. 4 y 5).

### Observaciones experimentales

Los animales se inducen a excavar extrayendo rápidamente el agua superficial del recipiente, aún cuando la intensidad de luz sea fuerte. En todos los casos los especímenes se sepultaron completamente en menos de 5 minutos. El mecanismo de excavación consiste en un «mordisco» sobre el sedimento saturado, con la cabeza en posición oblicua y una expulsión de sedimento y agua por las aberturas branquiales. Todo este proceso se acompaña por movimientos ondulatorios de la porción caudal.

La primera experiencia se dio por finalizada a los 14 días (temperatura media 23°C). Durante su desarrollo una sola galería permaneció semiabierta, se recuperaron dos individuos vivos con una pérdida de peso significativa de aproximadamente el 10%. Los otros dos individuos se recuperaron muertos y se evidencia que sus galerías se interceptaron por lo que probablemente se hayan agredido cuando se cruzaron sus galerías.

En la segunda experiencia el ejemplar permaneció con la cueva semiabierta, parcialmente obturada por un trozo de sedimento de forma subcircular, y enterrado a 15 cm de profundidad durante 24 días, momento en que se dio la experiencia por finalizada. En ese periodo el individuo disminuyó su peso de 230 a 220 gr.

En ambas experiencias las galerías que excavaron los ejemplares eran de forma sinuosa, con orientación horizontal u oblicua. Las galerías en corte transversal son de sección subcircular, no predominando ninguna dimensión, el diámetro de las galerías es un 10% mayor al ancho del cuerpo (AC).

En cautividad los individuos de *L. paradoxa* muestran un comportamiento sedentario y pacífico en horas diurnas, pasando el tiempo inmóviles sobre el sustrato o en un refugio con poca luminosidad, la actividad es prácticamente nula y se reduce a la respiración aérea. Los

ejemplares de 300 mm realizan un ascenso respiratorio por hora ( $T = 23^\circ\text{C}$ ) aproximadamente. En cautividad y en condiciones experimentales el comportamiento agonístico es muy fuerte, con muerte de individuos o lesiones diversas, sin embargo las heridas en la aleta caudal se regeneran rápidamente. Este comportamiento y la alimentación la realizan sin luz.

### DISCUSIÓN

La presencia de dos pares de otolitos (un par saculagénar y un par utricular) en *L. paradoxa* es una característica similar a la de los otros géneros de dipnoos. Sin embargo los otolitos saculolagénares de *L. paradoxa* se diferencian del resto de los dipnoos en su morfología y composición. *L. paradoxa* presenta carbonato de calcio polimórfico compuesto por vaterita y aragonita, los mismos componentes que *Protopterus*. En cambio en *Neoceratodus* el carbonato de calcio polimórfico está compuesto por aragonita y calcita que se encuentra también en las estructuras cálcicas del oído interno de lagartos y anfibios (Marmo *et al.*, 1981, 1983). La similar composición del carbonato polimórfico de *L. paradoxa* con *Protopterus* podría deberse a que estos taxones poseen una relación más estrecha filogenéticamente que con *Neoceratodus*.

En relación al cráneo de los tres géneros de dipnoos, estos son similares en su estructura general y en las interrelaciones óseas. Los caracteres comunes que presentan son la suspensión autostilica primitiva y la presencia de importantes placas dentarias al igual que la fusión y estilización del cráneo que se manifiesta en la fusión de parietales y frontales que forman el frontoparietal y en la fusión del palatoc cuadrado con el neurocráneo.

La estructura del cráneo como las fuertes quijadas les permite entre otras cosas, la excavación rápida de galerías, lo cual es una estrategia para prevenir la predación y la deshidratación. Las galerías se desarrollan a poca profundidad, menor a 60 cm, tanto en el ambiente natural como en cautiverio (Quintana *com. pers.*). Carter y Beadle (1930) indican una profundidad de 60 a 91 cm verticales o a veces oblicuas con abertura parcialmente cubierta por un terrón de sedimento. Las observa-

ciones experimentales indican que aparentemente no comparten las galerías. Las galerías excavadas atribuidas a peces pulmonados son conocidas en el registro fósil, y recientemente se han encontrado en Vinchina (La Rioja), estas excavaciones presentan un relleno masivo y no se han encontrado fósiles en su interior (Gómez *et al.*, 2007).

Los registros de esta especie indican que esporádicamente su distribución se extiende hasta el Delta del Paraná, la localidad más austral conocida es San Pedro (33°50'S) (Fig. 1), donde la temperatura media anual del aire es de 17 °C. Los factores limitantes para su distribución son las bajas temperaturas, aguas profundas o tormentosas y los sedimentos gruesos.

*L. paradoxa* es uno de los peces ornamentales del litoral fluvial argentino que son objeto de comercialización sin claras regulaciones ni controles, frecuentemente se comercializan exclusivamente ejemplares juveniles y de reducido tamaño como especies ornamentales provenientes de Corrientes. López *et al.* (2003, 2005) lo consideran «especie vulnerable», siguiendo el criterio de Chebez (1994) y Liotta (2006).

No hay registro de criaderos de esta especie, por lo que los ejemplares que se comercializan para acuarismo en la Argentina son extraídos del sistema del Ibera (Corrientes), Chaco y Formosa. Se indican centros de distribución en Corrientes y Clorinda, y un número desconocido sería exportado al Paraguay. En la Ciudad de Buenos Aires, donde la demanda de esta especie es baja, el precio unitario varía con la estación del año y el tamaño del animal, un ejemplar de LT de 307 mm tiene un costo de 7 pesos, uno de 465 mm 20 pesos y uno de 900 mm cuesta 70 pesos (datos 2006).

La situación de alta vulnerabilidad por la extracción de ejemplares de poblaciones naturales sin control sumado a la escasa información sobre la historia de vida de *L. paradoxa*, hacen que esta especie única de dipnoo sudamericano esté en una situación de riesgo. En futuros trabajos se deberían incorporar estudios morfo-métricos de cuerpo y cráneo, a los estudios integrales de las características anatómicas, fisiológicas, aspectos ecológicos y filogenéticos de *L. paradoxa* para tener herramientas utilizables en el manejo de las poblaciones naturales y asegurar la

conservación de la especie.

## BIBLIOGRAFÍA

- Barrio, A.** 1943. Observaciones sobre *Lepidosiren paradoxa* y fijación de material argentino. Revista Argentina de Zoogeografía, Argentina, III(1-2): 9-20.
- Bemis, W. E., W. W. Burggren y N. E. Kemp.** 1984. The Biology and Evolution of Lungfishes. New York. 383 pp.
- Bondesio, P. y R. Pascual.** 1977. Restos de Lepidosirenidae (Osteichthyes, Dipnoi) del grupo Honda (Mioceno Tardío) de Colombia. Sus denotaciones paleoambientales. Revista de la Sociedad Geológica Argentina, 32(1): 34-43.
- Carter, G. S. y L. C. Beadle.** 1930. Note on the habits and development of *Lepidosiren paradoxa*. Journal of the Linnean Society Zoology, 37: 197-203.
- Chebez, J.C.** 1994. Los que se van. Especies Argentinas en peligro. Editorial Albatros, Bs. As., 604 pp.
- Gómez, S. E., H. Cassará, y S. Bordone.** 1994. Producción y comercialización de los peces ornamentales en la República Argentina. Revista de Ictiología, 2/3 (1/2): 13-20.
- Gómez, S. E., R. N. Melchor, J. F. Genise, L. Carignano, M. J. González Naya y M. V. Sánchez.** 2007. Excavaciones de *Lepidosiren paradoxa* (Dipnoi): experimentos Neocnológicos y posibles ejemplos fósiles de Argentina. En libro de Resúmenes: Quinta Reunión Argentina de Icnología Tercera Reunión de Icnología del Mercosur. Ushuaia. 28 al 30 de Marzo Tierra del Fuego. Argentina. pag 52.
- Liotta, J.** 2006. Distribución geográfica de los peces de aguas continentales de la República Argentina. ProBiota, 701 pp.
- López, H. L., R. C. Menni y A. M. Miquelarena.** 2003. Lista comentada de los peces continentales de la Argentina. Serie Técnica y Didáctica n° 5, ProBiotA. La Plata, Bs. As., 85 pp.
- López, H. L., A. M. Miquelarena y J. P. Gómez.** 2005. Biodiversidad y distribución de la ictiofauna mesopotámica. Aceñolaza F.G., (Ed) Temas de la biodiversidad del Litoral fluvial argentino II, INSUGEO (Tucumán) Miscelanea 14:311-354.
- Marmo, F., G. Balsamo y E. E. Franco.** 1981. Scanning EM and x-ray diffraction studies of otoconia in the lizard *Podarcis s. sicula*. Cell and tissue research, 218: 265-270.
- Marmo, F., G. Balsamo y E. E. Franco.** 1983. Calcite in staconia of amphibians: a details analysis in the frog *Rana esculenta*. Cell and tissue research, 233: 35-43.
- Martínez Achenbach, G.** 1970. Aspectos salientes en el comportamiento de dos ejemplares cautivos de *Lepidosiren paradoxa* Fitzinger, 1837 (Osteichthyes, Dipnoi, Lepidosirenidae). Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales «Florentino Ameghino», Zoología, Santa Fe, Argentina, 4: 1-14
- Menni, R. C.** 2004. Peces y ambientes en la Argentina continental. Monografías del Museo Argenti-

- no de Ciencias Naturales, N°5, 316 pp.
- Platt, C., J. M. Jørgensen y A.N. Popper.** 2004. The inner ear of the lungfish *Protopterus*. *Journal of Comparative Neurology*; 471: 277-288.
- Ringuelet, R. A., A. A. Arámburu y R. H. Arámburu.** 1967 a. Los peces de agua dulce de la República Argentina. Comisión de Investigaciones Científicas, La Plata, 602 pp.
- Volpedo, A. V. y D. D. Echeverría.** 2000. Catálogo y claves de otolitos para la identificación de peces del Mar Argentino. 1. Peces de importancia comercial. Editorial Dunken, Buenos Aires 90 pp.