

COMPORTAMENTO E METABOLISMO RESPIRATÓRIO DA LEPIDOSIREN PARADOXA DURANTE A VIDA AQUÁTICA E EM ESTIVAÇÃO *

M. D. PÉREZ-GONZALES

C. N. GRINKRAUT**

** Departamento de Fisiologia Geral do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

I — Introdução	139
II — Material e método	139
III — Parte experimental	140
1. Comportamento e hábitos da <i>Lepidosiren</i> em vida aquática	140
2. Estivação experimental:	142
Pirambóia do Chaco	142
Pirambóia do Amazonas	146
3. Metabolismo respiratório, consumo de oxigênio: .	147
em vida aquática	147
e ritmo diurno	148
em ar hipóxico	151
durante a estivação	151
IV — Discussão e conclusões	155
V — Resumo	160
VI — Summary	161
VII — Bibliografia	163

RESUMO — *Lepidosiren paradoxa* parece ser essencialmente carnívora. Em cativeiro alimenta-se pouco e apresenta grande

* Trabalho realizado com o auxílio da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo.

** Bolsista da Fundação para o Amparo à Pesquisa, do Estado de São Paulo.

capacidade de resistência ao jejum. Os resultados da estivação de *Lepidosiren* em condições experimentais confirmam as observações feitas "in situ" por outros autores. O comportamento de *Lepidosiren* na estivação foi comparado com o do *Protopterus*. As diferenças encontradas: período mais curto ou mais longo de estivação, formação ou não de um "cocoon", são adaptações às condições do ambiente.

A taxa respiratória de *Lepidosiren* é baixa, fato que está de acordo com a habitual pouca atividade deste peixe. *Lepidosiren* mantém a taxa respiratória quando o teor de oxigênio do ar respirado diminui até 10%. A deficiência de oxigênio é superada por aceleração do ritmo respiratório; abaixo deste teor de oxigênio *Lepidosiren* apresenta sinais de asfixia. Durante a estivação o consumo de oxigênio diminui. O decréscimo observado foi maior para as *Lepidosiren* do Amazonas que para as do Chaco. Interrompendo-se a estivação, a taxa respiratória volta imediatamente ao nível da vida aquática anterior.

Behaviour and respiratory metabolism of *lepidosiren paradoxa* under aquatic and aestival life

ABSTRACT — *Lepidosiren paradoxa* seems to be essentially carnivorous. In captivity it eats very little. A noteworthy feature is its capacity to resist a long time without food. The results of the aestivation of *Lepidosiren* in experimental conditions confirm and extend field observations by other authors. The behaviour of *Lepidosiren* and *Protopterus* during aestivation are compared. The differences: longer ou shorter periods of aestivation, production or not of a cocoon are adaptations to the environmental conditions.

The metabolic rate of *Lepidosiren* is very low. The oxygen consumption of these lungfishes appears to be independent of the oxygen content of respired air down to 10% of oxygen. The deficiency of oxygen in these conditions is compensated by an acceleration of the respiratory rhythm. During aestivation oxygen consumption falls. The decrement is greater for *Lepidosiren* from Amazon than for these from the Chaco. When

Lepidosiren are removed from aestivation its oxygen consumption increases immediately to the one at the aquatic life level.

I

INTRODUÇÃO

Desde a descoberta do *Protopterus annectens* na África, por Weir em 1835 (JARDINE, 1841) e da *Lepidosiren paradoxa* na Amazônia em 1836, por Natterer (BISCHOFF, 1840), os Dipnóicos despertaram grande interesse devido as suas características especiais. Vivendo em águas pobres em oxigênio, estes peixes além de mostrarem notável adaptação às condições do ambiente, oferecem também um exemplo de modificações fundamentais nos sistemas respiratório e circulatório, as quais possibilitaram respiração aérea e a migração para a terra. Por isso são animais de grande interesse para o estudo da evolução, dos vertebrados.

Dos três gêneros que representam os Dipnóicos de hoje, o *Neoceratodus* da Austrália é exclusivamente aquático, embora respire também o ar atmosférico; o *Protopterus da África*, e a *Lepidosiren* da América do Sul, habitando águas tropicais com baixo teor de oxigênio, além da respiração exclusivamente aérea, na fase adulta, apresentam a capacidade de passar a vida estival enterrados na lama, quando sujeitos à dissecação no estio.

SAWAYA (1946-47), no estudo sobre peixes de respiração aérea, típicos da região neotrópica, realizou observações sobre a biologia e o metabolismo respiratório da *Lepidosiren paradoxa*. O presente trabalho constitui uma continuação dessas pesquisas e nele se relatam os resultados de estudos sobre o comportamento e o metabolismo respiratório durante a vida aquática e durante a estivação da *Lepidosiren* do Gran Chaco e do Amazonas.

II

MATERIAL E MÉTODO

Para este trabalho dispusemos de oito espécimens de *Lepidosiren paradoxa*, todos adultos: quatro provenientes do Chaco argentino,

da região de Corrientes, e quatro provenientes do Amazonas, dos arredores de Belém. Os primeiros foram obtidos graças a gentileza do Prof. Dr. Barrio, da Universidade de Buenos Aires, a quem expressamos aqui os nossos agradecimentos, e os do Amazonas foram trazidos pessoalmente pelo Prof. Dr. Paulo Sawaya.

As *Lepidosiren*, conhecidas por Pirambóias ou Trairambóias, na denominação popular, foram mantidas no laboratório em aquários de vidro com um fundo de lama. A temperatura foi mantida ao redor de 23°C, por meio de aquecedores colocados ao redor dos aquários. Durante a vida aquática, as pirambóias foram alimentadas com minhocas (*Pheretima hawaiiana*). Para a observação da estivação experimental foram empregados os mesmos aquários, apenas com maior quantidade de lama no fundo, o suficiente para permitir a construção do ninho pelas pirambóias.

Para o estudo do metabolismo respiratório adaptamos o respirômetro volumétrico de Krogh (SHOLANDER e EDWARDS, 1942) ao tamanho das pirambóias. Com este tipo de respirômetro, que possibilita a medida do consumo de oxigênio de animais aquáticos e terrestres, foi possível determinar a taxa respiratória das pirambóias em vida aquática e em estivação. Os experimentos foram realizados a 25°C de temperatura. Como absorvente de CO₂ foi empregado ascárite, hidróxido de sódio comercial com asbesto. Após a montagem do aparelho contendo o animal, esperava-se de meia a uma hora para a estabilização e só então se iniciavam as experiências que se prolongavam por duas ou mais horas. Pormenores técnicos serão fornecidos no decurso das experiências.

III

PARTE EXPERIMENTAL

1. Comportamento e hábitos da *Lepidosiren* em vida aquática

ATIVIDADE E TOMADA DE AR — Nos aquários, as pirambóias exibem pouca atividade, passando o tempo todo pousadas na lama do fundo. A única movimentação desses peixes se resume às subidas periódicas à superfície, cada 15 ou 20 minutos, para a tomada de ar. As pirambóias do Amazonas mostraram-se um pouco mais ativas; algumas vezes observamos uma ou outra nadando no

fundo do aquário, explorando a lama do fundo com o focinho, como à cata de alimento.

Quando o nível de água no aquário é baixo, cerca de 15 cm., para a tomada de ar as pirambóias, num movimento lento, levantam a porção anterior do corpo até a superfície, expondo o focinho ao ar. Nesta posição permanecem de alguns segundos até dois ou três minutos, voltando depois lentamente à posição de repouso no fundo, sem que tenha havido deslocamento do restante do corpo. Enquanto mantêm o focinho exposto ao ar, executam três a quatro fortes movimentos gulares, às vezes também abrem e fecham a boca, e ao abaixarem à posição inicial soltam bolhas de ar pelos opérculos. As trocas de gases com o ar se fazem através da boca. O lábio superior menos desenvolvido medianamente, como já observara KERR (1910), dá à pirambóia a aparência de ter a boca permanentemente aberta. Por essa abertura se dão as trocas gasosas. As coanas externas parecem não terem função respiratória. KERR (1910), BROMAN (1939, ap. BERTIN, 1958) já partilhavam desta opinião por terem observado escassez de glândulas mucosas nas fossas nasais de *Lepidosiren*.

TOMADA DE ALIMENTO — GOELDI (1897-1898) e SAWAYA (1946-1947) mantiveram pirambóias em cativeiro, alimentando-as com carne, farelo e mandioca. Inicialmente oferecemos às pirambóias, mandioca crua e minhocas. Nunca observamos que a mandioca fosse tomada pelas pirambóias; passamos pois, a alimentá-las apenas com minhocas vivas. Aliás, o tipo de dentição com ausência de facetas molares nos dentes, já sugeriu à BISCHOFF (1840) que a *Lepidosiren* fosse carnívora.

Em cativeiro, as pirambóias não se alimentam muito, contudo tivemos oportunidade de observar diversas tomadas de alimento, tanto pelas pirambóias do Chaco, como pelas do Amazonas. A pirambóia não se move em direção ao alimento, mas assim que a presa se aproxima dela ou toca uma de suas nadadeiras, ela se volta rapidamente e com forte sucção aspira a presa. Com este movimento, água e lama também penetram na cavidade bucal e são logo a seguir expelidas pelos opérculos. A presa permanece parcialmente fora da boca enquanto a parte abocanhada é triturada. A mastigação é interrompida por várias regorgitações da presa ou parte dela, com sucessivas apreensões, até que toda a presa seja triturada; só então se dá a deglutição. Este comportamento lembra o que ocorre com o *Pro-*

topterus aethiopicus, que segundo CURRY LINDAHL (1956) utiliza apenas a parte anterior da placa dental na mastigação. Tal procedimento deve decorrer da dentição reduzida dos Dipnóicos, que perderam os pré-maxilares e maxilares, possuindo dentes apenas no vômer e nos pterigóides (PARKER-HASWELL, 1940; BRIEN, 1959-1964).

2. Estivação experimental.

PIRAMBÓIAS DO CHACO — Três pirambóias aqui designadas por P_2 , P_3 e P_4 foram utilizadas nos experimentos de estivação, efetuados de fevereiro de 1962 a março de 1963. P_2 tomada como testemunho foi mantida em aquário com cerca de 20 cm de lama no fundo e água a altura de 40 cm. P_3 e P_4 foram colocadas num segundo aquário, nas mesmas condições, mas do qual se foi gradativamente retirando água até restar apenas lama.

Durante o período em que duraram as nossas observações, P_2 exibiu comportamento normal: pouca atividade, subidas periódicas à superfície para respirar, alimentou-se regularmente mantendo o seu peso (340 grs.) e em nenhuma ocasião procurou se enterrar na lama.

No mesmo período de observação. P_3 e P_4 passaram à estivação quando a lama secou.

A estivação seguiu uma série progressiva de passos.

As pirambóias se enterraram na lama quando ainda havia certa quantidade de água no aquário (nível da água cerca de 5 cm de altura). Nestas condições, permaneceram enterradas deixando na superfície da lama orifícios de diâmetros correspondentes aos dos próprios corpos, pelos quais assomavam as cabeças de vez em quando, alcançando a superfície da água para respirar. (Fig. 1. *a* e *b*).

Tais orifícios apareciam em lugares diferentes, indicando que as pirambóias se movimentavam cavando galerias na lama.

Um mês mais tarde retirou-se toda a água do aquário, mas manteve-se a lama umidecida. As pirambóias se enterraram mais profundamente e desde então passaram a permanecer no mesmo local. Dois orifícios pequenos de cerca de 0,5 cm de diâmetro indicavam as entradas dos locais onde se encontravam as pirambóias. Cavando-se a lama, seguindo o percurso de um dos orifícios, encontrou-se logo abaixo, uma câmara de mais ou menos 5 cm de diâmetro, onde asso-

mava a cabeça de uma pirambóia. Esta se encontrava alojada numa câmara mais profunda, em fundo de saco, na posição clássica dos Dipnóicos em estivação, isto é: enrodilhada, com a cauda cobrindo a cabeça (Fig. 2).

A câmara inicial mais ampla talvez corresponda ao chamado "buraco de ar" a que se refere KERR (1897) ao descrever o ninho da pirambóia do Chaco paraguaio. Ao ser tocada, no seu ninho, a pirambóia soltou um som gutural. Esta resposta da pirambóia ao ser perturbada no seu ninho também já foi mencionada por CARTER e BEADLE (1930) ao descreverem a "caça" da pirambóia pelos indígenas do Chaco paraguaio. Neste dia, esta pirambóia (P_3) foi retirada do ninho para uma medida do consumo de oxigênio, e após o experimento, ao ser recolocada no "terrário", enterrou-se imediatamente na lama.

A seguir deixou-se a terra secar completamente. Um mês mais tarde, ambas as pirambóias foram retiradas dos seus ninhos para mais uma medida do consumo de oxigênio. Nesta ocasião pudemos observar que as pirambóias se encontravam numa letargia mais profunda: pareciam mortas, não reagiram ao toque. O corpo encontrava-se todo recoberto por espessa camada de muco, mas mesmo nestas condições mais secas não havia "cocoon" ou casulo circundando o corpo, como ocorre com o *Protopterus* em estivação. Neste estado de letargia profunda se mantiveram todo o tempo em que o ambiente foi conservado seco. P_3 morreu depois de nove meses de estivação. P_4 resistiu treze meses nesse estado, depois dos quais recolocada em aquário voltou a se alimentar e viveu mais três meses.

Durante o prolongado jejum na estivação, a perda de peso por estas duas pirambóias foi relativamente pequena, principalmente nos primeiros meses enquanto as condições do ambiente eram úmidas. (Figura 3).

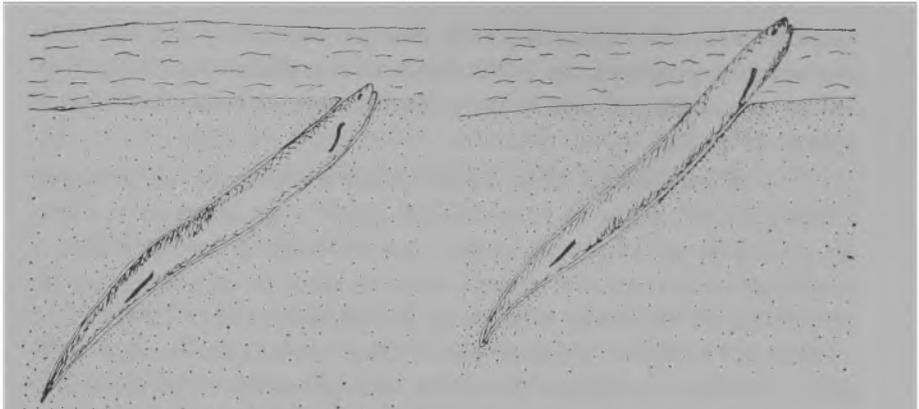


Fig. 1 (a) (b)

Fig. 1 — *Lepidosiren paradoxa*: a) recolhida no seu ninho; b) com o focinho exposto à superfície da água, para respirar.

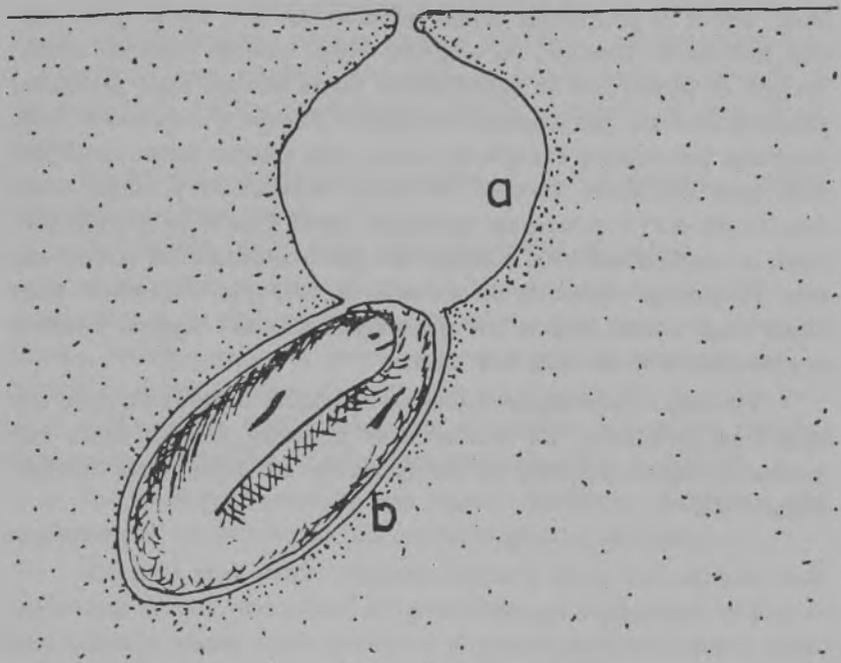


Fig. 2

Fig. 2 — *L. paradoxa* do Chaco no ninho de estivação: a) câmara de ar; b) câmara do animal.

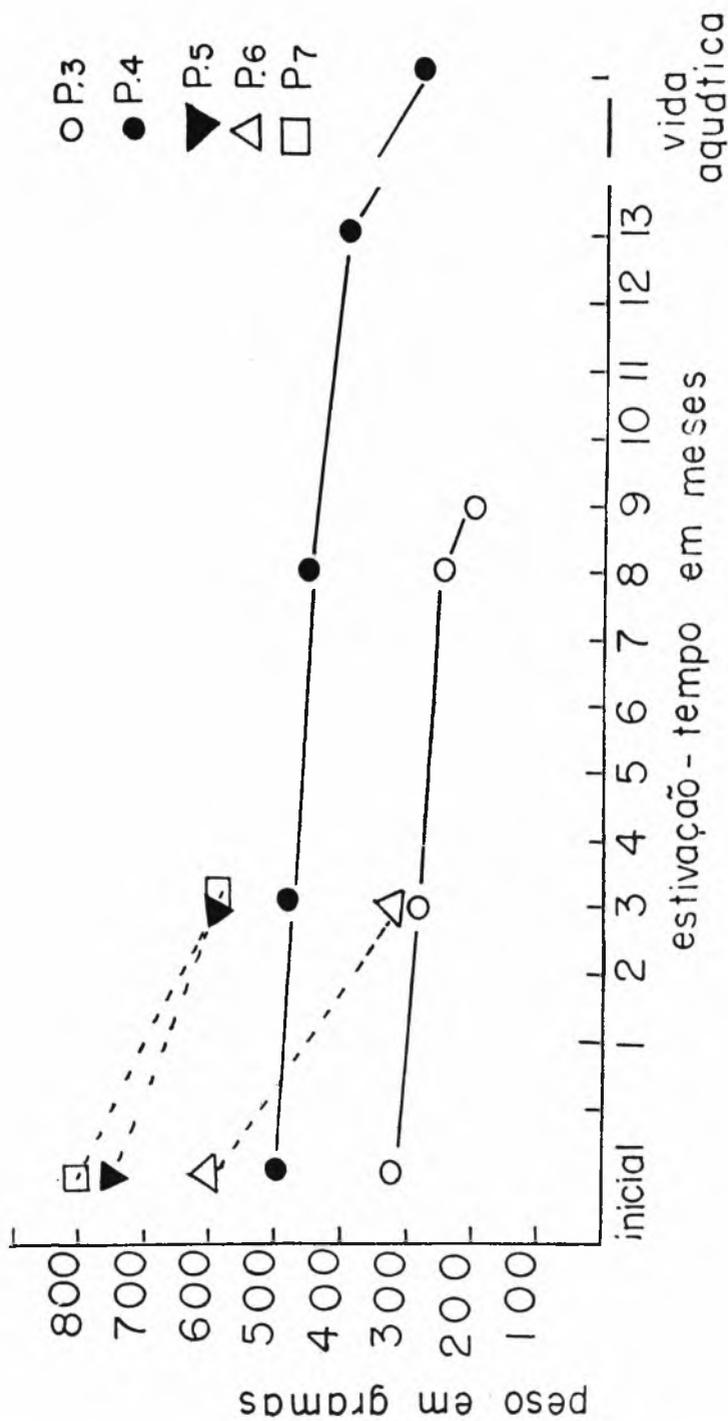


Fig. 3 — Perda de peso de *L. paradoxa*, em estivação. P₃ e P₄ piramöbias do Chaco; P₅, P₆ e P₇ piramöbias do Amazonas.

Ao voltar à vida aquática, P_4 apesar de se alimentar, não se recuperou, continuou perdendo peso até a morte. Ao morrer ambas as pirambóias tinham 60% do seu peso inicial.

PIRAMBÓIAS DO AMAZONAS — Em julho de 1967, quatro pirambóias do Amazonas (P_5 , P_6 , P_7 e P_8) foram submetidas à estivação experimental. Sendo de porte maior que as do Chaco, foram colocadas num aquário maior com cerca de 50 cm de altura de lama no fundo. Da mesma maneira que as pirambóias do Chaco, as do Amazonas se enterraram quando ainda havia água no aquário (nível de água cerca de 10 cm de altura) e se mantinham em galerias de onde surgiam periodicamente, alcançando a superfície da água com o focinho, para tomar ar. Só quando toda a água foi retirada, as pi-

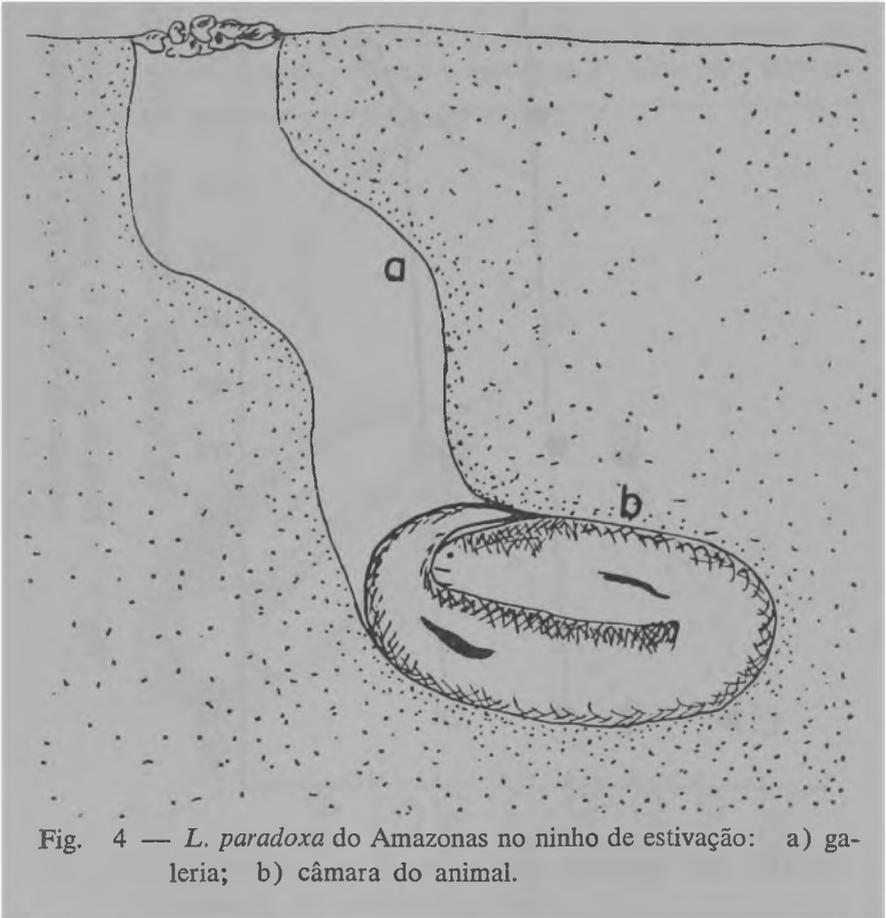


Fig. 4 — *L. paradoxa* do Amazonas no ninho de estivação: a) galeria; b) câmara do animal.

rambóias se recolheram mais para o fundo da lama, aí construindo seus ninhos. Três meses mais tarde foram retiradas três pirambóias (P_5 , P_6 e P_7) e observados seus ninhos. Estes compreendiam uma galeria mais ou menos longa, de 20 a 30 cm de comprimento, com o diâmetro da pirambóia correspondente. A entrada da galeria estava recoberta com pequenos blocos de terra e interiormente a galeria terminava numa câmara de diâmetro um pouco maior, onde se alojava a pirambóia (Fig. 4), na posição de estivação, como normalmente é encontrada na natureza: a cabeça próxima à entrada da câmara, o corpo recurvado em U, com a ponta da cauda protegendo os olhos. Nestes casos também não observamos a presença de um casulo, apenas o corpo se encontrava todo recoberto por espessa camada de muco. As paredes da galeria e da câmara estavam completamente lisas, como se tivessem sido amassadas pelo corpo da pirambóia. Nestes ninhos não havia o chamado "buraco de ar" descrito para as pirambóias do Chaco. Interessante notar que estes ninhos lembram o desenho apresentado por HUNT (1898) para as pirambóias do Chaco paraguaio.

Após três meses de estivação, estas pirambóias tinham perdido mais peso que as do Chaco no mesmo período de tempo (Fig. 3). P_8 deixada em estivação período mais longo, morreu um mês mais tarde. P_5 , P_6 e P_7 , dois meses depois da volta ao aquário, ainda se mantinham enrodilhadas e recusando alimento.

3. *Metabolismo respiratório*

CONSUMO DE OXIGÊNIO DURANTE A VIDA AQUÁTICA — Nas experiências com as pirambóias em vida aquática, procedeu-se da seguinte maneira: o animal era colocado na câmara respiratória com pequena quantidade de água, suficiente apenas para cobrir o corpo. Depois de realizar alguns movimentos, a pirambóia permanecia imóvel, levantando apenas a parte anterior do corpo, de quando em quando, para respirar. Após meia a uma hora de estabilização com a temperatura do banho (25°C), o aparelho era fechado e iniciavam-se as leituras que se prolongavam por duas ou mais horas. Depois do experimento, a pirambóia era pesada e devolvida ao aquário.

Na Tabela I são apresentados os resultados do consumo de oxigênio dos oito espécimens. Como se vê, o QO_2 (ml de O_2 /Kg/

/hora)) das pirambóias do Amazonas é maior que o das do Chaco. Nos animais do mesmo grupo não se pôde estabelecer uma relação entre peso do animal e QO_2 ; as variações encontradas no QO_2 poderiam ser explicadas pelas condições diferentes em que se encontravam as diversas pirambóias na ocasião das experiências. Os QO_2 mais baixos (11,1 e 11,2) foram os das P_2 e P_1 , respectivamente, que por ocasião das experiências já se encontravam há seis meses no laboratório, alimentando-se pouco. Os dados de P_3 e P_4 (assim como os das pirambóias do Amazonas, foram obtidos logo após a chegada dos animais ao laboratório.

TABELA I

LEPIDOSIREN PARADOXA — MEDIDA DO CONSUMO DO OXIGÊNIO DURANTE A VIDA AQUÁTICA — T° 25°C

Animal	ml O_2 /animal/hr.	QO_2 ml O_2 /Kg/hr.	peso gramas
P_1	3,7	11,2	310
P_2	3,8	11,1	340
P_3	4,8	15,2	320
P_4	9,0	18,0	500
P_5	12,3	16,2	750
P_6	16,2	26,3	620
P_7	19,3	24,1	800
P_8	16,0	13,8	1200

Os números representam as médias de todos os resultados obtidos para cada animal, em vida aquática, antes de submetê-los à estivação experimental.

CONSUMO DE OXIGÊNIO E RITMO DIURNO — Ao analisarmos os dados de consumo de oxigênio das pirambóias do Amazonas, verificamos que os obtidos nas horas da tarde eram mais elevados que os obtidos pela manhã (Figura 5). Estas observações poderiam sugerir um ritmo diurno no metabolismo dessas pirambóias. O mesmo não observamos em relação às pirambóias do Chaco (Figura 6).

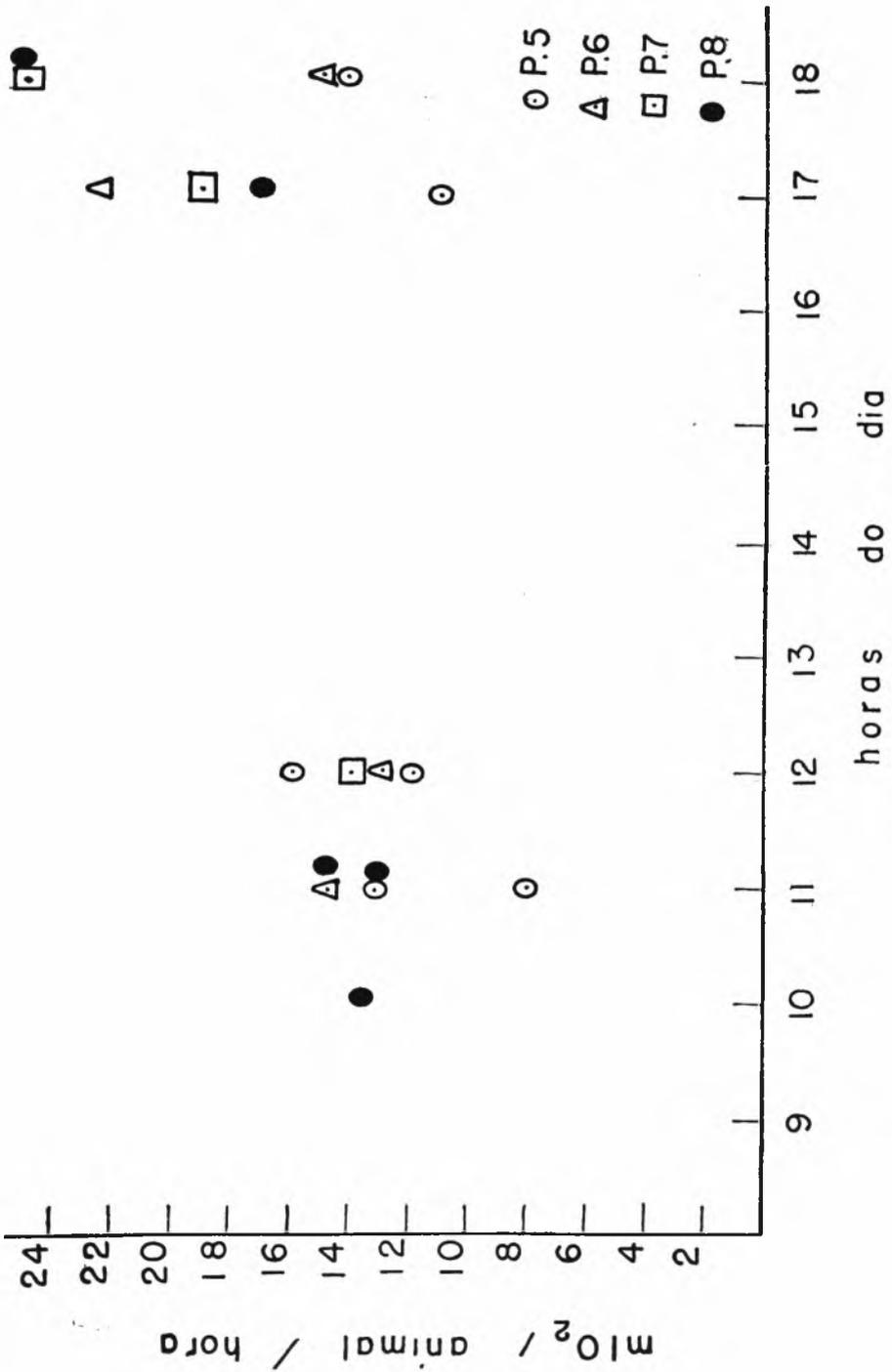
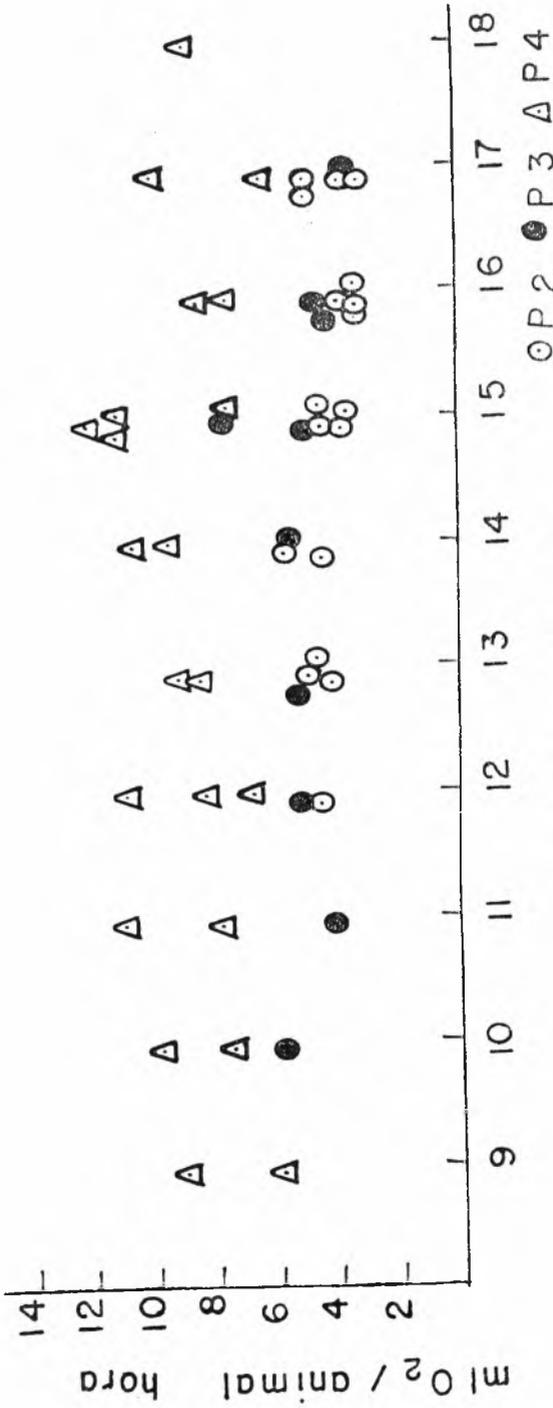


Fig. 5 — Consumo de oxigênio de *L. paradoxa* do Amazonas, nas diferentes horas do dia.



horas do dia

Fig. 6 — Consumo de oxigênio de *L. paradoxus* do Chaco nas diferentes horas do dia.

CONSUMO DE OXIGÊNIO EM AR HIPÓXICO — As pirambóias quando impedidas de subir à superfície para respirar dão mostras de asfixia dentro de 30 a 40 minutos (SAWAYA, 1946/1947). Para observar o comportamento das pirambóias em ambiente com deficiência de oxigênio, fizemos as seguintes experiências: mediu-se o consumo de oxigênio durante uma hora em condições normais, a seguir perfundi-se o respirômetro com uma mistura de nitrogênio/oxigênio na proporção 90/10%, durante uma hora, e nesta nova condição determinou-se o consumo de oxigênio por mais uma hora. Como indicam os dados da Tabela II, numa atmosfera com apenas 10% de oxigênio, com exceção de um caso (P_6)₁ a taxa respiratória se manteve no mesmo nível da taxa normal. As pirambóias

TABELA II

LEPIDOSIREN PARADOXA — INFLUÊNCIA DA TENSÃO DO OXIGÊNIO NA RESPIRAÇÃO

Animal	Consumo de oxigênio em condições normais	ml O ₂ /animal/hora N ₂ /O ₂ = 90/10
P ₅	8,0	7,5
P ₇	14,0	9,5
^o d	16,5	17,5
P ₈	14,6	16,0

nestas condições mantêm a taxa respiratória à custa de uma super ventilação dos pulmões. Em condições normais as pirambóias sobem 4 a 5 vezes por hora à superfície para respirar; numa atmosfera com 10% de oxigênio as subidas se processavam cada 3 a 4 minutos. Nas experiências em que a tensão de oxigênio foi baixada para 5%, já durante a perfusão, as pirambóias deram sinais de asfixia: mostravam-se agitadas, procurando sair do respirômetro. Não pudemos medir o consumo de oxigênio nestas condições, com receio de os animais morrerem.

CONSUMO DE OXIGÊNIO DURANTE A ESTIVAÇÃO — Nas primeiras experiências para determinação do consumo de oxigê-

nio das pirambóias em estivação, P_3 e P_4 foram retiradas dos seus ninhos e colocadas nos respirômetros com água suficiente para manter o ambiente úmido. Com a manipulação, as pirambóias se excitavam, soltavam o som característico de quando perturbadas no seu sono estival, e nos primeiros momentos mostravam-se agitadas dentro da câmara respiratória. Os dados assim obtidos foram da mesma ordem e até mais elevados que os dos mesmos animais em vida aquática (Figura 7) (dados entre parêntesis). Nas experiências que se seguiram, tanto as pirambóias do Chaco, como as do Amazonas foram retiradas cada uma dentro do seu ninho e dentro do ninho mantidas em estivação na própria câmara respiratória. Para medida do consumo de oxigênio, em tais condições, precisava-se apenas colocar o absorvente de CO_2 , fechar o aparelho, esperar o tempo suficiente para a estabilização e então iniciar as leituras. Terminada a experiência, o aparelho era aberto, retirado o absorvente de CO_2 , sem que o animal fosse perturbado. Os resultados assim obtidos mostraram um decréscimo no consumo de oxigênio durante a estivação. Para as pirambóias do Chaco as experiências foram realizadas durante o 7.º, 8.º e 9.º mês de estivação (Figura 7). P_3 , que mostrou maior queda no consumo de oxigênio, e também perdeu mais peso, morreu depois de 9 meses de estivação. P_4 , com um QO_2 inicial maior, sofreu menor diminuição no metabolismo durante a estivação e resistiu 13 meses nesse estado. Ao voltar à vida aquática, a taxa respiratória desta pirambóia retornou ao nível anterior à estivação. (Figura 7).

As pirambóias do Amazonas, P_5 , P_6 e P_7 , num período mais curto de estivação, 3 meses, mostraram uma maior diminuição no consumo de oxigênio. (Figura 8)

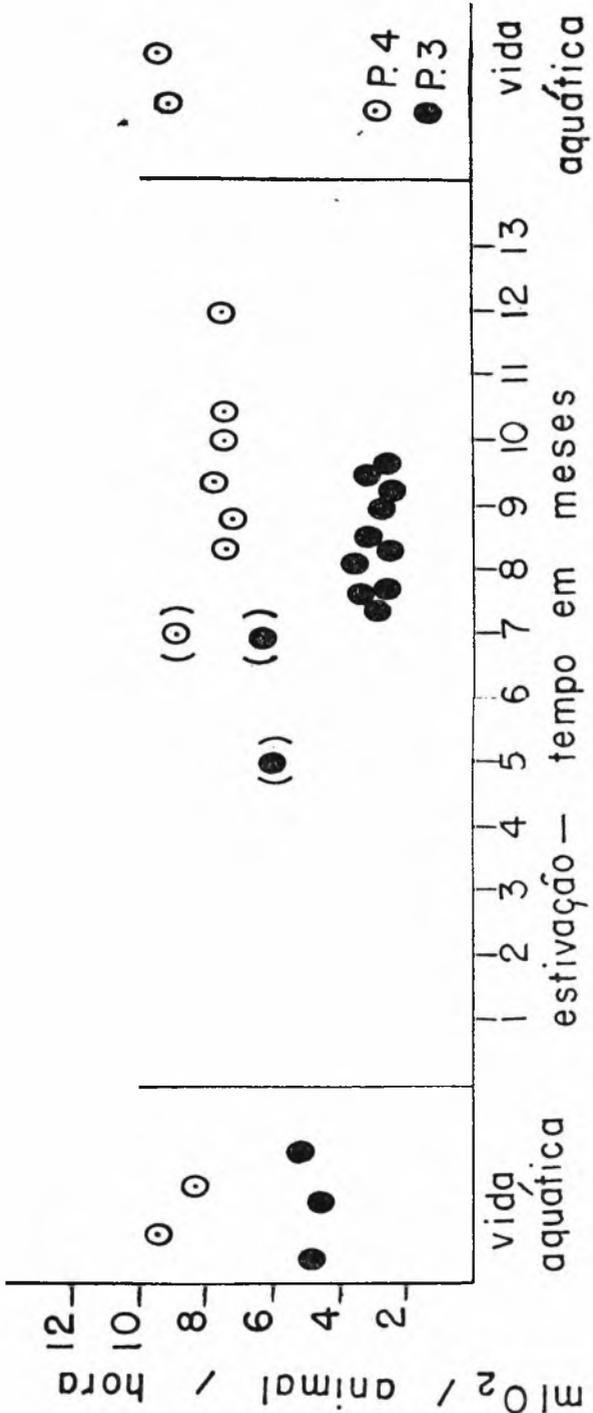


Fig. 7 — Consumo de oxigênio de *L. paradoxa* do Chaco, durante a vida aquática e em estivação.

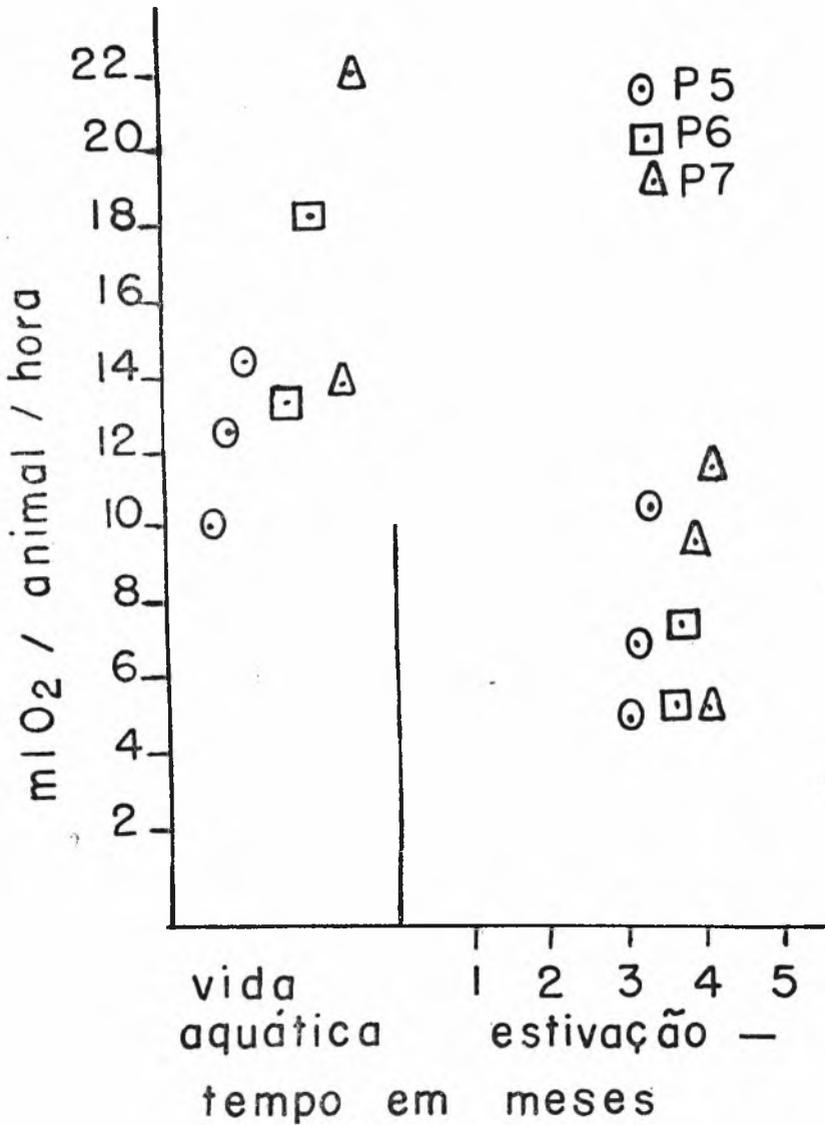


Fig. 8 — Consumo de oxigênio de *L. paradoxa* do Amazonas durante a vida aquática e estival.

IV

DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Lepidosiren mostra-se quase inativa quando mantida no laboratório em pequenos aquários. É possível que este seja seu comportamento no "habitat" natural, pois tanto as *Lepidosiren* do Chaco paraguaio (KERR, 1897), como as do Amazonas (GOELDI, 1897) são conhecidas como peixes de hábitos vagarosos e pequena atividade. O mesmo comportamento é descrito para o *Dipnóico* africano por CURRY LINDAHL (1956), que salienta o fato de o "território" do *Protopterus aethiopicus* se restringir ao seu lugar de pouso.

Tanto as pirambóias do Amazonas (GOELDI, 1897) como as do Chaco paraguaio (KERR, 1897; CARTER e BEADLE, 1930), na estação seca enterram-se na lama, passando a uma vida estival. As experiências de estivação reproduzidas em laboratório indicam que tal comportamento é uma resposta às condições do ambiente. Em qualquer época do ano, a falta de água no ambiente induz a pirambóia a cavar galerias na lama e aí viver em estivação. O "aviso" para que o animal se enterre é o abaixamento do nível da água. A relação nível da água e tamanho do animal é importante. As pirambóias do Chaco, de menor porte (320 a 500 grs.), só se enterraram quando o nível de água baixou para 5 cm de altura; as pirambóias do Amazonas, maiores (620-1.200 grs.), enterraram-se quando o nível da água era cerca de 10 cm. Em ambos os casos, as pirambóias se enterraram quando a altura da água era mais ou menos o dobro do diâmetro do corpo. JOHNELS e SVENSSON (1954) observaram o mesmo comportamento em *Protopterus annectens*. Espécimens maiores começam a se enterrar quando o nível da água é de 10 cm; espécimens menores só se enterram quando o nível da água chega a 3,5 cm de altura.

Ao se enterrarem, as pirambóias não entram imediatamente em letargia; enquanto existe água sobre a lama, as pirambóias movimentam-se em galerias cavadas na lama, das quais emergem periodicamente, vindo à superfície para respirar. Somente quando a lama seca, as pirambóias se retiram para zonas profundas, construindo o seu ninho e nele permanecendo inertes.

Em todas as experiências efetuadas não se verificou a formação de um casulo, mas apenas uma espessa camada de muco revestia o

corpo da pirambóia em estivação, mesmo nos casos em que a terra chegou a ficar bem seca. A falta de casulo talvez explique o fato das pirambóias se ressentirem da seca a que foram submetidas, pois apesar de resistirem vários meses em tais condições, não se recuperaram ao voltarem à vida aquática. P_4 que voltou a se alimentar, continuou perdendo peso e morreu 3 meses depois de tornar à vida aquática. P_5 , P_6 e P_7 ao voltarem à vida aquática, continuaram inertes, recusando alimento durante todo o período em que observamos o seu comportamento: 2 meses. Parece que no período de estio, nas condições normais, tanto no Amazonas como no Chaco, as pirambóias se enterram na lama mas nunca são sujeitas à completa dessecação, como pode ocorrer com o *Protopterus* da África.

É interessante notar que CARTER e BEADLE (1930) ao estudarem a pirambóia no seu habitat natural, no Chaco paraguaio, também notaram a falta de um casulo no animal em estivação. Explicaram o fato devido ao solo no Chaco ter uma camada de argila a uns 40 cm abaixo da superfície, argila essa impermeável à água. Dessa maneira ao secar o Chaco, essa camada de argila mantém certa quantidade de água na profundidade. As pirambóias ao se recolherem no ninho, têm ambiente suficientemente úmido, não necessitando um casulo de proteção contra a seca. É interessante registrar essa adaptação do peixe ao ambiente. Os mesmos autores observaram também que nos anos em que os pântanos não secam, a *Lepidosiren* não entra em estivação. Não é pois indispensável o período de estivação no ciclo de vida deste animal.

O mesmo comportamento foi observado em *Protopterus*. POLL (1961) afirma que *P. aethiopicus* e *P. annectens* que vivem em pântanos que secam, se encistam formando casulo, enquanto que *P. dolloi*, de região que nunca chega a secar, não se encista. *P. dolloi* conserva porém a capacidade de se enterrar na lama e entrar em estivação, no caso das condições do meio serem adversas. O fenômeno inverso também ocorre. *P. annectens* que normalmente se encista durante 6 a 7 meses ao ano (JOHNELS e SVENSSON, 1954), pode não se encistar se não houver seca, ou se esta não for muito pronunciada, pode se enterrar na lama sem formar casulo. BLANC D'AUBENTON e PLESSIS (1956) conservaram *P. annectens* 6 meses encistado e relatam que poderiam continuar por mais tempo com a estivação. Além disso, observaram que *P. annectens* na época da estivação,

mesmo quando as condições são favoráveis, mostra comportamento estranho. JOHNELS e SVENSSON (1954) também observaram que há períodos do ano em que *P. annectens* mantido em tanques se mostram mais inativos e recusam qualquer alimento. Estes fatos indicam que para *P. annectens* a estivação é parte integrante no ciclo de vida.

CURRY — LINDAHL (1956) em Rizizi, ao norte de Tanganyika, não encontrou *P. aethiopicus* em estivação durante a seca. BRIEN, (1959-1964); BRIEN, POLL, e BOUILLON (1959) observaram que *P. dolloi*, vivendo em terreno com água permanente no subsolo, é justamente na época do estio que se reproduz. No ninho há água no fundo, e aí são colocados os ovos e se desenvolve a ninhada.

Como se vê, no que se refere a capacidade de estivação nas épocas da seca, *Lepidosiren* comporta-se de maneira semelhante ao *Protopterus*. As variações encontradas, como formação ou não de casulo, épocas diferentes de estivação, períodos mais ou menos prolongados da estivação, são condicionadas pelas variações do ambiente.

METABALISMO RESPIRATÓRIO

Todos os autores que se preocuparam com a anatomia e a histologia dos órgãos respiratórios da *Lepidosiren* (BISCHOFF, 1840; ROBERTSON 1913, FURLATON, 1931, BRIEN e BOUILLON, 1959; CHARDON, 1961) mostraram que as brânquias deviam ter pequeno papel na respiração. Todos confirmam ausência de brânquias nos dois primeiros arcos branquiais, e salientam que os filamentos existentes nos restantes arcos são muito reduzidos e com pouca capilarização sanguínea. SMITH (1935) e SAWAYA (1946) mediram o consumo de oxigênio da água, por *Protopterus* e *Lepidosiren* e concluíram que a respiração branquial ou cutânea é muito reduzida em relação à aérea.

À vista disto, medimos a taxa do consumo de oxigênio total, sem nos preocupar com as porcentagens devidas à respiração branquial ou cutânea.

Recentemente, JUNQUEIRA, STEEN e TINOCO (1967), estudando a área respiratória das brânquias de peixes telósteos da Amazônia, verificaram que nas brânquias de *Lepidosiren* não existe área lamelar. JOHANSEN e LENFANT (1967), medindo a PO_2 de artérias e veias da *Lepidosiren*, mostraram que pelo estado de saturação

em oxigênio, dos diferentes vasos, a pirambóia é fundamentalmente um respirador aéreo.

Os valores por nós obtidos para o consumo de oxigênio das pirambóias em vida aquática variaram de 11,1 a 18,0 ml/Kg/hora, para os exemplares do Chaco, e de 13,8 a 26,3 ml/Kg/hora para as pirambóias do Amazonas. Não foi possível estabelecer uma relação QO_2 e peso entre os animais de cada um dos grupos. As variações encontradas no QO_2 poderão, entretanto, ser explicadas pelas diferentes condições em que se encontravam as diversas pirambóias na ocasião dos experimentos. Os valores mais baixos foram os observados para as pirambóias que já se encontravam há vários meses no laboratório e alimentando-se pouco.

Os mais elevados foram os das pirambóias recém-chegadas ao laboratório. É possível que em melhores condições alimentares o consumo de oxigênio dessas pirambóias fosse mais elevado, como os observados por SAWAYA (1946-47), JOHANSEN e LENFANT (1967).

SMITH (1935) observou que em tanques grandes o *Protopterus aethiopicus* se alimenta bem, mas em aquários pequenos recusa alimentação e o seu metabolismo respiratório cai logo nos primeiros dias. Interessante notar a correspondência entre os dados para *Lepidosiren* e os para *Protopterus*. Para um *Protopterus* de 464 gramas, em bom estado alimentar, SMITH (1935) encontrou um QO_2 de 38 ml/Kg/hr. e SAWAYA (1946) trabalhando em Belém do Pará encontrou um QO_2 médio de 41,9 ml/Kg/hr para uma pirambóia de 450 grs. Os nossos dados para as pirambóias recém-chegadas ao laboratório correspondem aos dados de *Protopterus* entre 10 e 30 dias de jejum, e os mais baixos das pirambóias, há seis meses no laboratório, correspondem aos de *Protopterus* também aos seis meses de jejum (SMITH, 1935 a).

Chamamos a atenção para o fato de que para um animal que resiste jejuns muito prolongados, abaixando o seu metabolismo, como é o caso de *Protopterus* e *Lepidosiren*, é importante conhecer o estado alimentar ao se determinar a taxa metabólica.

No caso das pirambóias do Amazonas, observamos maior taxa respiratória nas horas da tarde (17-18 horas). Tal fato pode refletir maior atividade desses peixes nessa hora do dia. Qualquer afirmação, entretanto, dependerá de mais observações dos peixes no seu

ambiente natural. Vale a pena lembrar que CURRY-LINDAHL observou que o *P. aethiopicus* desenvolve maior atividade nas horas do crepúsculo. JOHNELS e SVENSSON (1954) também verificaram que *P. annectens* é mais ativo à noite.

Uma tomada de ar cada 10 ou 15 minutos é suficiente para as necessidades de uma pirambóia em repouso. JOHANSEN e LENFANT (1967) registraram que o ar tomado numa respiração por uma pirambóia em repouso é suficiente para manter quase completa saturação de O₂ nas veias pulmonares, durante todo o período de submersão. Corroborando a eficiência dos pulmões como órgãos respiratórios, observamos que *Lepidosiren* mantém certa independência da tensão do oxigênio no ar. A taxa respiratória se mantém quase inalterada, mesmo quando a tensão do oxigênio baixa para 10%. O animal supera a falta de oxigênio no ambiente, arejando os pulmões num ritmo mais acelerado, tomando ar cada 3 ou 4 minutos. JOHANSEN, LENFANT, PETERSEN e SCHMITH — NIELSEN (1967) também demonstraram que *Lepidosiren* em ar hipóxico apresenta um aumento no ritmo respiratório e um abaixamento da taxa de O₂ nos vasos sanguíneos.

Durante a estivação o consumo de oxigênio diminui. Para as duas pirambóias do Chaco, o decréscimo foi de 13 e de 25% em relação ao consumo em vida aquática. A pirambóia que apresentou maior decréscimo foi também a que perdeu peso mais rapidamente e resistiu a um período menor de estivação. As pirambóias do Amazonas mostraram uma diminuição de 20 a 36% no consumo de oxigênio e perderam mais peso num período de estivação (3 meses) mais curto que o das pirambóias do Chaco. Serão as pirambóias do Amazonas mais sensíveis à dessecação que as do Chaco? Talvez este comportamento demonstre uma adaptação ao ambiente, pois é provável que na Amazônia a estiagem seja menos prolongada e menos rigorosa que no Chaco.

Ao ser interrompida a estivação, o QO₂ das pirambóias se eleva rapidamente a níveis iguais ou até mais elevados que os do animal em vida aquática. Tais resultados podem traduzir um consumo de compensação da pirambóia ao ser despertada do sono estival, ou uma elevação do metabolismo por excitação do animal. De qualquer maneira revela a capacidade de despertar rapidamente da estivação e rapidamente elevar seu metabolismo. Segundo JOHANSEN e LEN-

FANT (1967), a simples exposição da pirambóia ao ar faz baixar o seu QO_2 , o que indica que esse peixe tem também a capacidade de diminuir rapidamente o metabolismo para o nível de estio.

V

RESUMO

Foi estudado o comportamento e o metabolismo respiratório de 8 exemplares de *Lepidosiren paradoxa* (pirambóia); 4 provenientes do Chaco argentino da região de Corrientes, e 4 provenientes da Amazônia.

Descreveu-se a “tomada de ar”, a tomada de alimento e discutiu-se o tipo de alimentação das pirambóias. Observou-se que em cativeiro elas se alimentam pouco e apresentam grande capacidade de resistência ao jejum.

Foi obtida a estivação das pirambóias em condições experimentais. Tanto as do Chaco como as do Amazonas entram em estivação como resposta direta às condições do meio. Foram descritos os tipos de ninho das duas pirambóias e assinalada a ausência de um casulo em ambos os casos. As pirambóias do Chaco parecem apresentar maior resistência à estivação prolongada. O comportamento da *Lepidosiren* quanto à estivação foi comparado com o do *Protopterus* da África. As variações encontradas, como período mais ou menos longo de estivação e a formação ou não do casulo são condicionadas pelas variações do ambiente.

As taxas respiratórias de *Lepidosiren* mostram uma variação de 11,1 a 18,0 ml O_2 /Kg/hr, para as pirambóias do Chaco, e de 13,9 a 26,3 ml O_2 /Kg/hr., para as pirambóias do Amazonas. Notou-se que as menores taxas foram apresentadas pelos exemplares que se encontravam há mais tempo no laboratório e as mais elevadas pelas recém-chegadas. Esta observação, como a comparação dos nossos dados com os de SAWAYA (1946) e os de JOHANSEN e LENFANT (1967) obtidos com *Lepidosiren paradoxa*, e mais com os dados de SMITH (1955-35a) para *Protopterus aethiopicus*, nos leva a concluir que *Lepidosiren*, como o *Protopterus*, em laboratório se resente, reduzindo o metabolismo.

As pirambóias do Amazonas mostraram maior taxa metabólica nas horas da tarde. Qualquer afirmação a respeito de um ritmo diurno do metabolismo dependerá de observação de maior número de animais.

As pirambóias mantêm a taxa respiratória quando o teor de oxigênio do ambiente baixa para 10%. O animal supera a deficiência do oxigênio arejando os pulmões num ritmo mais acelerado. A 5% de oxigênio já dão mostras de asfixia.

Durante a estivação, o consumo de oxigênio diminui. As pirambóias do Amazonas, em menor tempo de estivação, mostraram maior diminuição no consumo de oxigênio e maior perda de peso que as do Chaco. Ao ser interrompida a estivação, a taxa respiratória se eleva rapidamente ao nível da vida aquática.

VI

SUMMARY

The experiments reported here concern to the habits and the oxygen consumption of *Lepidosiren paradoxa* from the Argentinean Chaco and the Amazon, during active and aestival states.

1. *Lepidosiren paradoxa* is a sluggish fish. It remains quietly at the bottom of the aquarium, moving up to the surface every fifteen to twenty minutes in order to breathe. The way by which *Lepidosiren* takes air is described.
2. In our experiments *Lepidosiren* were fed on earthworms. It seems to be essentially carnivorous. In captivity it eats very little. A noteworthy feature is its capacity to resist a long time without food. The mode of feeding of *Lepidosiren* is described.
3. The results of the aestivation of *Lepidosiren* in experimental conditions confirm and extend field observations by other authors. *Lepidosiren* goes into aestivation as a response to the lack of environmental water. In these conditions, *Lepidosiren* sinks down and digs galleries in the mud, when the water level over the mud is more or less twice the diameter of the fish. From the galleries, the fish comes now and then to the water's surface to gain air. (Fig. 1) When the clay dries out, *Lepidosiren* sinks deeply into the mud and remain quietly in its sleeping nest.

The sleeping nests of both *Lepidosiren* are described. (Fig. 2 and 4). In both cases it was noticed the lack of a real cocoon. Nevertheless, in the sleeping nest the lungfishes are curled up in the classical position of a Dipnoi in aestivation.

The behaviour of *Lepidosiren* and *Protopterus* during aestivation are compared. The small differences found like: longer or shorter periods of aestivation, the production or not of a cocoon, are adaptations to the environmental conditions.

4. The metabolic rate of *Lepidosiren* is very low. This fact agrees with the habitual quiescence of this fish even during aquatic life. The oxygen consumption of *Lepidosiren* from the Amazon is a little higher than that of the specimens from the Chaco. (Tab. I). When the experiments on respiration were carried on, the *Lepidosiren* from the Chaco had been already a long period in the laboratory (six months), while the ones from the Amazon were just arrived. The latter were also a little more active in the aquarium. From these observations and the comparison of our data to those from SAWAYA (1946) and JOHANSEN and LENFANT (1967) we gathered that *Lepidosiren* in captivity decreases its metabolism.
5. The lungfishes from the Amazon showed greater oxygen consumption at evenings (Fig. 5). Any conclusion about a daily rhythm, however, depends upon observations of a greater number of animals.
6. The oxygen consumption of *Lepidosiren* appears to be independent of the oxygen content of respired air down to 10% of oxygen (Tab. II). The deficiency of oxygen is compensated by an acceleration of the respiratory rhythm. In this hypoxic conditions the lungfish takes air every 3 to 4 minutes.
7. During aestivation oxygen consumption falls. The decrement is greater for *Lepidosiren* from the Amazon than for those from the Chaco. (Fig. 7 and 8. Gráf. 4 and 5). It seems that the *Lepidosiren* from the Chaco are more resistant to the dessication than the others.
8. When *Lepidosiren* are removed from aestivation its oxygen consumption increases immediately to the one at the aquatic life level.

BIBLIOGRAFIA

- BERTIN, L. — 1958 — Poissons. Traité de Zoologie. P. Grassé. T. XIII fasc. II. Paris 1958.
- BISCHOFF, M. — 1840 — Description anatomique du *Lepidosiren paradoxa*. Ann. Sci. Nat. Sér II, v. 14: 116-159.
- BLANC, M.F. D'AUBENTON et Y. PLESSIS — 1965 — Mission Blanc D'Aubenton 1954. IV étude de L'enkystement de *Protopterus annectens* (Owen 1839). Bull. I. F.A.N. n.º 3, sér. A.v. 18: 834-854.
- BRIEN, P. — 1959 — Éthologie du *Protopterus dolloi* (Blgr.) et de ses larves. Ann. Soc. R. Zool. de Belgique, v. 89, 1: 9-48.
- BRIEN, P. — 1964 — Éthologie des Dipneustes en rapport avec les Vertébrés primitifs. Bull. Soc. Zool. de France, v. 89, n.º 4: 271-310.
- BRIEN, P. et J. BOULLON — 1959 — Éthologie des larves de *Protopterus dolloi* (Blgr.) et étude de leurs organes respiratoires. Ann Mus. Roy. du Congo Belge, Tervuren, v. 71: 24-74.
- BRIEN, P.M. Poll et J.K. Bouillon — 1959 — Éthologie de la reproduction de *Protopterus dolloi* (Blgr.) Ann. Mus. R. du Congo, Tervuren v. 71: 1-21.
- CARTER, G.S. and C.C. BEADLE — 1930 — Notes on the habits and development of *Lepidosiren paradoxa*. Jour. Linn. Soc. Zool. 37: 197-203.
- CHARDON, M. — 1961 — Contribution à L'étude du système circulatoires lié à la respiration des Protopteridae. Ann. M.R. de l'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique. S. 8.º Soc. Zool. n.º 103: 50-98.
- CURRY-LINDAHL, K. — 1956 — On the ecology, feeding behavior and territoriality of the african lungfish *Protopterus aethiopicus* Heckel. Ark. f. Zool. v. 9, n.º 6: 479-497.
- FULLARTON, M.H. — 1931 — Notes on the respiration of *Lepidosiren*. Proc. Zool. Soc. London 1931: 1301-1306.
- GOELDI, E.A. — 1897 — Notice of a Memoir on the *Lepidosiren paradoxa* of the Amazonas. Proc. Zool. Soc. 1897:921.
- GOELDI, E.A. — 1898 — Further notes on the Amazonian *Lepidosiren*. Proc. Zool. Soc. 1898:852.
- HUNT, R.J. — 1898 — Notes on the dry season habits of *Lepidosiren*. Proc. Zool. Soc. 1898:41.
- JARDINE, W. — 1841 — Remarks on the structure and habits of *Lepidosiren annectens* Ann. Nat. History 7: 21-26.
- JOHANSEN, K. and C. LENFANT — 1967 — Respiratory function in the South American lungfish *Lepidosiren paradoxa* (Fitz) J. Exp. Biol. 46: 205-218.
- JOHASEN, K.C. LENFANT, J. PETERSEN and K. SCHMIDT-NIELSEN 1967 — Respiration in the South American lungfish *Lepidosiren paradoxa* (Fitz). Progress Report R/V Alpha Helix Amazon expedition 1967.
- JOHNELS, A.C. and G.S.O. SVENSSON — 1954 — On the biology of *Protopterus annectens* (Owen). Ark. f. Zool. 7, n.º 7: 131-164.
- JUNQUEIRA, L.C.J.B. STEN and R.M. TINOCO — 1967 — The respiratory area of the fishes of Teleosts. Progress Report R/V Alpha-helix Amazon Expedition 1967.
- KERR, G.J. — 1897 — *Lepidosiren* Proc. Zool. Soc. 61: 921-923.
- KERR, G.J. — 1910 — On certain features in the development of the alimentary canal in *Lepidosiren* and *Protopterus*. Quart. Jour. Micr. Science 54: 483-516.

- PARKER and HASWELL — 1940 — A text book of Zoology. Macmillan and C. Lmdt. London 1940.
- POLL, M. 1961 — Revision systématique et ración géographique des Protopteridae de l'Afrique Centrale. Ann. Mus. Roy. Tervuren, Belgique, n.º 103: 1-50.
- ROBERTSON, J. I. — 1913 — The development of the heart and vascular system of *Lepidosiren paradoxa*. Quar. Jour. Micr. Science 59: 53-132.
- SAWAYA, P. — 1946 — Sobre a biologia de alguns peixes de respiração aérea Bo. Fac. Fi. C. e Letras, U.S.P. Zoologia 11: 255-285.
- SAWAYA, P. — 1947 — Metabolismo respiratório de peixes de respiração aérea Bo. Fac. Fil. C. e Letras, U.S.P. Zoologia 12: 43-49.
- SCHOLANDER, P. F. and G.A. EDWARDS — 1942 — Volumetric respirometer for aquatic organisms. Rev. Sci. Inst. 14: 48-51.
- SMITH, H. — 1935 — The metabolism of the lungfish. I. General considerations of the fasting metabolism on active fish. Jour. Cell and Comp. Phys. 6: 43-67.
- SMITH, H. — 1935 — a-The metabolism of the lungfish. II Effect of feeding meat on metabolic rate. Jour. Cell. and Comp. Phys. 6: 335-349.