

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
CONTRIBUCIONES CIENTIFICAS

Pseudobranquia en *Fitzroyia lineata*
(Cyprinodontiformes; Fitzroyidae)

POR

ELVIRA M. SICCARDI y MIGUEL F. SORIA

BUENOS AIRES

1965

SERIE ZOOLOGIA

VOLUMEN 1

NUMERO 5

I N D I C E

English summary.....	253
Introducción	255
Material y métodos	256
Reseña sobre el conocimiento de la pseudobranquia en los Cyprinodontiformes	258
Descripción anatómica macroscópica	263
Descripción microscópica	272
Descripción histológica	275
Circulación pseudobranquial	281
Consideraciones	288
Bibliografía	293

PSEUDOBANCHIA OF *FITZROYIA LINEATA*
(Cyprinodontiforms; Fitzroyidae)

BY

E. M. SICCARDI and M. F. SORIA

S U M M A R Y

In this work the authors make an anatomical study (macro and microscopical) of the pseudobranchia of *Fitzroyia lineata* a South American Cyprinodontiform. They give also a functional interpretation of the observed structures and in this connection some inter-organic correlations between the pseudobranchia and certain biological aspects of the fish are indicated.

About 3000 individuals, some from the ichthyological collection of the Museo Argentino de Ciencias Naturales (Buenos Aires) and others from special expeditions, have been observed but only 134 choice specimens were employed in the study.

Biological, ecological and zoogeographic data are given.

Current anatomical methods (dissection, measurement, weighing, etc.) and common histological techniques (haematoxylin-eosin, Azan, Gallegos, Mallory) have been applied and several drawings and photomicrographs are added for explanation.

The authors present previously an historical account about the knowledge on the pseudobranchia of Cyprinodontiforms.

As a complement of this study the original finding of the pseudobranchia in the following Argentine species: *Cynolebias bellotii*, *C. elongatus*, *Rivulus* sp., *Neofundulus paraguayensis*, *Cnesterodon decemmaculatus*, *Phalloceros caudimaculatus*, *Phalloptychus januarius* and *Poecilia vivipara* and also in the foreign *Mollienesis* sp., is informed.

Macroscopically the pseudobranchia of *F. lineata* seems a small gland deeply located in the retro-ocular region (figs. 3,4) showing a flabellate or trapezoid form and constituted by a series of lobulations (figs. 2,5 to 7, 9, 10) which the authors denominate *lobules* (= *plume*

of Granel, 1926) arranged in two principal groups (external lobe an internal lobe). On this basic pattern quantitative variations appear (figs. 6, 7) well correlated with other characters. After the microscopical description of the isolated lobule, its microanatomical constitution into two hemilobules (figs. 8, 9, 10) is given and the histological reference of the *pseudobranchial lamella*, considered by the authors as the anatomofunctional unity of the organ, is made.

The structural elements of this lamella are: 1) the *pseudobranchial epithelium*; 2) the *sanguineous labyrinth*; 3) the *Granel's subepithelial layer* and 4) the *perilobular membrane*.

Some standards of the pseudobranchial epithelium cells and of the pillar-formed cells of the labyrinth are given, together with a hypothetical reconstruction of the lamella (fig. 11) and a description of the blood circulation in the organ, the afferent and efferent pseudobranchial arteries, their branches (figs. 12, 13) and the intralobular circulation.

About the particular characteristics of the lobules the authors think that the pseudobranchia of *F. lineata* belong to the type IV of Granel's classification on the basis of its depth, but, it also agrees with Granel's type II because of the individuality of the lobules. Finally the authors compare the structure of branchia and pseudobranchia, criticizing the current appraisal on their structures with the aim to contribute to a more rational classification of this peculiar organ of fishes.

PSEUDOBANQUIA EN *FITZROYIA LINEATA* (Cyprinodontiformes; Fitzroyidae)

POR

ELVIRA M. SICCARDI Y MIGUEL F. SORIA *

La pseudobranquia es un órgano descubierto por Broussonet en 1782, en algunos Teleósteos y considerado por los primeros investigadores, como de función respiratoria, hasta que en 1838, Hyrtl determinara que su circulación es exclusivamente arterial y luego, Müller en 1840, estableciera que no interviene en el proceso respiratorio. Desde entonces ha sido estudiado con interés por distintos autores hasta el presente, en que se admite que su actividad, en la biología de los peces, está relacionada: 1) con la regulación de la presión sanguínea cefálica, en particular con la correspondiente al circuito ocular; 2) con los fenómenos de la homeostasis, por medio de la producción de anhídrido carbónico y 3) en la concepción de funcionar como glándula endocrina, aspecto que continúa aun en discusión y si bien, es hipotéticamente aceptado por algunos, esto no ha podido demostrarse de un modo plausible. En este momento, lo que es admitido de manera indiscutible es el papel, directo o indirecto, que tiene en la regulación de la cromos-ornamentación tegumentaria.

Esta contribución, que se circunscribe a la descripción anatómica macro y microscópica de la pseudobranquia de un Cyprinodontiforme argentino, *Fitzroyia lineata* (Jen.), se ha elaborado con un criterio funcional en la interpretación de las estructuras observadas, de tal manera que nos ha permitido entrever ciertas correlaciones interorgánicas entre esta formación y diversos aspectos biológicos del pez.

Si bien nuestro mayor interés se ha dirigido al estudio de la pseudobranquia en una determinada especie, con el fin de asegurar la validez de las observaciones hechas en un número apreciable de ejem-

* Trabajo realizado en el Museo Argentino de Ciencias Naturales y en la División Biología Animal y Vegetal (Dpto. C. Biol. Fac. de C. Exactas y Naturales). Bs. Aires.

plares, también las hemos efectuado en otras especies dadas para el género y comparadas además en otros géneros del Orden, que existen en nuestro país y para los cuales señalamos la presencia de este órgano por vez primera: *Cynolebias*, *Rivulus*, *Neofundulus*, *Cnesterodon*, *Phalloptychus*, *Phalliceros* y *Poecilia*. Asimismo la hemos observado en especies exóticas como *Heterandria formosa*, *Mollienesia* sp. y *Xiphophorus helleri*; este hecho, referido a tal presencia en representantes de distintos grados evolutivos del Orden, nos ha sugerido la posibilidad de aplicar —también en relación con las variaciones morfológicas que hemos hallado para cada grupo y otros caracteres biológicos propios de cada uno— este elemento anatómico y sus rasgos diferenciales, a consecuencias de importancia filogenética.

Por otra parte, las correlaciones interorgánicas a que se alude antes para el caso de *Fitzroyia lineata*, están referidas a una serie de condiciones anatómicas y funcionales que por su estado y constancia en lo observado, ha permitido registrarlas, ordenarlas, confrontarlas e interpretarlas adecuadamente en tal sentido, y que a nuestro entender ofrecen alternativas para aplicarlas en futuras indagaciones experimentales, como ayuda en la aclaración del papel fisiológico de la pseudobranquia.

AGRADECIMIENTOS: Nos es grato testimoniar nuestro reconocimiento al Dr. Rogelio B. López, Jefe de la Sección Ictiología del Museo y a su auxiliar, señor Eduardo Grancelli; al Prof. Dr. José M. Cei, del Instituto de Biología de la Facultad de Ciencias Médicas de la Universidad de Cuyo, Mendoza; al Dr. Abraham Willink, Director del Instituto Lillo, Tucumán; al Dr. Argentino A. Bonetto, de la Dirección de Recursos Naturales, Santa Fe; al Prof. Alberto Nani, del Instituto de Biología Marina (Mar del Plata) y al Dr. Axel Bachmann, de Buenos Aires, por la facilitación de parte del material utilizado.

Asimismo, lo hacemos presente al Dr. Jorge M. De Carlo, Jefe de la Sección Histología del Museo y al Sr. Alberto Da Fonseca, Encargado del Gabinete Fotográfico del mismo; al primero por su cooperación en el estudio histológico y al segundo por las fotografías y fotomicrografías que ilustran este trabajo.

MATERIAL Y MÉTODOS

El material utilizado lo han constituido ciento treinta y cuatro ejemplares, seleccionados entre los numerosos de que hemos podido

reunir (más de tres mil), de *Fitzroyia* (= *Jenynsia*) *lineata* (Jen.), procedentes de diversas localidades de nuestro país, en especial de la provincia de Buenos Aires, parte de los mismos —en su mayoría— de la colección de la Sección Ictiología del Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires y otros, producto de varias excursiones realizadas a tal efecto; además, varios especímenes de *Jenynsia maculata* Regan, 1906 y de *J. pygogramma* Boulenger, 1902, existentes en la misma Sección y que provienen respectivamente de zonas del noroeste y del centro de la Argentina.

Los ejemplares de la colección ictiológica del Museo, se hallan conservados, unos en solución de alcohol común y los otros en solución formolada; aquellos que fueron capturados «ex-profeso» para este estudio, fueron mantenidos vivos hasta el momento de las observaciones y los que se necesitó sacrificar de inmediato, fueron colocados en solución standard de formol y algunos de ellos, en líquidos fijadores usados corrientemente en técnica histológica.

Todos estos especímenes corresponden a distintos grados evolutivos de desarrollo en ambos sexos, con tallas que van entre 25 mm. y 92 mm. de largo total para las hembras y de 25 mm. a 45 mm. para los machos de *F. lineata*; en el caso de las formas típicas del Noroeste, las hembras nunca alcanzan tallas tan largas, lo que hace que las diferencias de tamaño entre los dos sexos sean menos notables (por ej., las hembras hasta 58 mm. y los machos, 44 mm.), mientras que en las formas del centro del país, estas variaciones son tan acentuadas como ocurre con las del litoral. Se hace notar que por debajo de los 25 mm. de largo total, corresponden a estados muy juveniles aunque bien diferenciados sexualmente, que poco han podido aprovecharse en la disección directa por su reducido tamaño y que junto con los estados larvales y neonatos (de 11 a 18 mm.), servirán a los estudios microscópicos.

MÉTODOS: La visualización de la pseudobranquia «in situ», como primer paso de la observación, se ha conseguido mediante la disección por planos, bajo lupa estereoscópica y distintos aumentos dado el pequeño tamaño de los ejemplares, desarticulando el opérculo de sus conexiones con el hyomandibular y luego, levantando y seccionando este hueso hasta poner en descubierto la «loge» pseudobranquial.

En otros casos se ha practicado la decapitación en el plano vérticohorizontal que rasa el borde libre opercular y desde allí, sepa-

rando los tejidos blandos, progresar hacia adelante hasta encontrar la pseudobranquia por su cara posterior.

Para extraer el órgano se ha procedido generalmente como en el primer caso o si no, levantando y rebatiendo bien el opérculo hacia adelante; luego, siguiendo los planos subyacentes hasta llegar a la región pseudobranquial y abordar la glándula por su cara anterior o hiliar, donde seccionando el pedículo vascular se la puede liberar sin dificultad.

Una vez extraída, se la ha observado a distintos aumentos con ayuda de una lupa binocular (10x a 30x), tomando las medidas sobre papel milimetrado, donde bien apoyada se ha hecho una lectura correcta; para determinar el peso, efectuado en seguida de su exéresis y medición, se ha utilizado balanza de precisión tratando de evitar cualquier merma por desecación ambiental, mediante el leve humedecimiento que mantuviera la turgencia natural del órgano.

De la gran mayoría de pseudobranquias extraídas (de ambos lados), se hicieron dibujos esquemáticos o semiesquemáticos con el fin de elegir luego los más demostrativos, así como fotografías de aquellas que sirvieran como ilustración, de cuyo total se incluyen algunas en este trabajo.

En cuanto al estudio anátomo-microscópico e histológico, ha sido efectuado con las técnicas corrientes de fijación y de coloración más usuales (Hematoxilinaeosina, Mallory, Azan, Gallegos), dejando las especiales (sobre todo de impregnación argéntica) para un próximo trabajo de detalles; de esos preparados se han tomado varias fotomicrografías, algunas de las cuales, por ser de interés para el tema, también se agregan al presente escrito.

RESEÑA SOBRE EL CONOCIMIENTO DE LA PSEUDOBANQUIA EN LOS CYPRINODONTIFORMES

Corresponden a J. Müller, en 1839, las primeras investigaciones sobre la existencia de la pseudobranquia en este Orden, haciéndolo en los géneros *Orestias*, *Lebias* y *Poecilia* —que él mismo incluye en la familia Cyprinidae— y llegando a la conclusión de que estos peces no la poseen.

Y es muy probable que su opinión debe haber influenciado en la mayoría de los sistemáticos de la segunda mitad del siglo pasado

y otros de comienzo del actual, pues una autoridad como Günther, en 1866, niega la existencia de la pseudobranquia en Cyprinodontidae, así como Boulenger, en 1904, no la menciona en sus trabajos y C. Eigenmann, en 1907, tampoco la refiere en su estudio sobre Poeciliidae.

En cambio S. Garman, en sus trabajos de 1895 a 1897, sin aludir a que fuente de información recurre para utilizar la presencia de la pseudobranquia como órgano de valor taxonómico, dice que «se halla en unos pocos Cyprinodontes», dato que aplica en la descripción y al hacer la clave sistemática en el caso de *Aplocheilichthys* y de *Nóthobranchius*, a los que distingue de los otros Cyprinodontiformes por poseerla.

Por su parte, Mazza, en 1906, de acuerdo con lo dicho antes por Günther considera que este órgano falta en todos los Cyprinodontini, motivo que lo lleva, al estudiar *Lebias calaritanus* a describirlo como una formación particular que denomina «branquia suplementaria», la que está en comunicación con la cavidad branquial —según lo expresa— a través de una abertura muy pequeña, parecer que a la vez extiende este autor para el caso de *Gambusia*.

Poco después, T. Regan, en 1911, en su estudio sobre Poeciliidae —que hace con un criterio sistemático muy amplio, más bien panorámico— incluye en dicha familia a la mayor parte de los Cyprinodontiformes actuales, desde las formas ovíparas hasta las víparas; al considerar la subfamilia Fundulinae (dentro de la cual encuadra no sólo las tribus actuales Rivulini y Fundulini en conjunto, sino también a géneros que al presente ya no corresponden a la misma), se refiere al grupo que abarca las especies sudamericanas de los géneros *Rivulus* y *Cynolebias*, no mencionando para ellos la existencia de pseudobranquia. En cambio, sí la indica al tratar las formas asiáticas del género *Panchax*, estableciendo, para esas formas una división entre las que la tienen y aquéllas en que falta la pseudobranquia.

En 1926, M. Vialli retomó el estudio de *Lebias calaritanus*, sobre lo hecho antes por Mazza y de sus observaciones llega a la conclusión de que el órgano descrito por este último, es en realidad una verdadera pseudobranquia, no hallando esa pequeña comunicación con la cavidad branquial señalada por su antecesor, lo que dá en pensar en que pudiera tratarse (en el caso de Mazza) de una anomalía. Tal apreciación podría extenderse a *Gambusia hollbrooki*, también revi-

sada por Vialli, en la que encuentra una pseudobranquia bien constituida y manifestando que en lugar de la comunicación orificial aludida por Mazza, existe una pequeña cavidad en fondo de saco ciego en contacto con una pseudobranquia envuelta por tejido adiposo.

De este modo, esta demostración de Vialli y el valor sistemático asignado por Garman y Regan, en el sentido de un carácter positivo taxonómico para los géneros *Aplocheilichthys*, *Nothobranchius* y *Panchax*, queda desvirtuado el antiguo concepto de la falta de ese órgano en estos representantes del Orden. En un trabajo de Ferrari, de 1927, confirma el hecho para *Gambusia hollbrooki*, incluyendo la pseudobranquia en el Tipo IV de Granel.

Al año siguiente, Nichita estudia la pseudobranquia en *Gyrardinus guppyi* y la describe como compuesta por dos lóbulos principales, reniformes y con tres a cuatro lóbulos secundarios que convergen a un pequeño hilio por el que entran y salen los vasos pseudobranquiales, considerándola por su situación en el Tipo IV de Granel y muy evolucionada por carecer de un sostén cartilaginoso, constituido en su caso por un conjunto muy rudimentario de células cartilaginosas pequeñas.

En 1931, Myers da a publicidad un trabajo en el que aprovecha la presencia o la ausencia de la pseudobranquia como un carácter de valor sistemático y en su revisión de los Cyprinodontes ovíparos primarios o primitivos —como los llama— compone a la familia Cyprinodontidae en cuatro subfamilias, de las que Fundulinae se halla integrada por cuatro tribus. Para distinguir la tribu Fundulini de la tribu Rivulini, establece como dilema: «Sin dientes y vomerinos ni pseudobranquia: Fundulini; con dientes vomerinos y con pseudobranquia: Rivulini». *

Ese mismo año, Scatizzi que en 1930 se había ocupado de la pseudobranquia de *Aequidens*, amplió sus indagaciones sobre el tema analizando el valor sistemático de la misma al pasar revista a las clasificaciones de Granel y de Vialli, haciendo la catalogación de 87 especies diversas de acuerdo con los tipos de Granel. Para el caso de Cyprinodontidae cita las siguientes: *Heterandria formosa*, *Xiphopho-*

* En nuestras observaciones hallamos la pseudobranquia en *Neofundulus paraguayensis*, de la tribu Fundulini. También hemos visto que Copeland y Dalton (1959), hacen el estudio de la pseudobranquia de *Fundulus heteroclitus*.

rus montezumae, *X.helleri*, *Platipoecilia* sp., *Belonesox belizanus* más las ya estudiadas por Vialli: *Cyprinodon* (= *Lebias*) *calaritanus* y *Gambusia hollbrooki* y por Nichita: *Gyrardinus guppyi*.

Tiempo después, Paes (1952) vuelve a ocuparse de la pseudobranquia de *Gambusia hollbrooki*, haciendo de ella una descripción detallada y diciendo que se halla constituida por 4 lóbulos intensamente pigmentados, en los que encuentra un eje cartilaginoso que por su variabilidad considera en estado regresivo e incluyendo al órgano por su topografía en el tipo IV de Granel.

Contemporáneamente, Pflügfelder (1952, cit. Paes) efectúa algunos experimentos sobre la acción que tiene la extirpación del ojo, uni o bilateral, sobre la pseudobranquia de *Lebistes*, obteniendo efectos de alteración regresiva en la misma, resultado de importancia para la interpretación fisiológica.

A comienzos de 1959, Copeland y Dalton han publicado sus observaciones sobre la ultraestructura pseudobranquial en *Fundulus heteroclitus*, deduciendo que por el ordenamiento de las mitocondrias y el sistema canalicular de las células acidófilas y su relación con la formación lacunar sanguínea de la laminilla, debe existir una función activa e importante, aunque no aventuren parecer alguno en tal sentido.

De lo que antecede, se demuestra la presencia de pseudobranquia en las siguientes especies de Cyprinodontiformes: *Lebias calaritanus*, *Gambusia hollbrooki*, *Gyrardinus guppyi*, *Lebistes reticulatus*, *Heterandria formosa*, *Xiphophorus montezumae*, *X.helleri*, *Platipoecilia* sp., *Belonesox belizanus*, y *Fundulus heteroclitus*, agregando a esto lo dicho por los distintos autores para los géneros *Rivulus*, *Panchax*, *Aplochilichthys* y *Nothobranchius* — cuyas especies no detallan ni dan la fuente correspondiente a tal información, pero que han utilizado este órgano como elemento de diferenciación taxonómica.

En resumen, puede decirse que el conocimiento sobre la existencia de la pseudobranquia en los Cyprinodontiformes, se extiende desde que Müller (1839) la niega y su opinión prevalece por años entre los sistemáticos, excepción hecha de Garman y Regan, hasta los trabajos de Myers (1931), en los que este autor la destaca como un factor de evidente valor taxonómico.

Sin embargo, parece no habersele dado toda la importancia que merece en tal sentido, ya que autores modernos, de la valía de Jordan (1923) y Berg (1940), por ejemplo, no la mencionan en sus listas como

un carácter diferencial, omisión que —es cierto— no conduce a error en lo esencial de la obra realizada por ellos o como sucede, en cambio, con Fowler (1936), que al tratar la familia Cyprinodontidae, dice textualmente y de modo absoluto (pág. 145): «Pseudobranchiae none», ateniéndose sin duda a conceptos anticuados.

Durante el estudio que hemos realizado con la especie *Fitzroyia lineata*, tomada en un sentido amplio, efectuamos además observaciones comparativas en otras especies de Cyprinodontiformes argentinos y en algunos pocas exóticas que pudimos disponer, hallando la pseudobranquia en las que se mencionan a renglón seguido:

a) Especies argentinas:

1. — *Cynolebias bellotii* Steind.
2. — *Cynolebias elongatus* Steind.
3. — *Rivulus* sp.
4. — *Neofundulus paraguayensis* (Eigen. & Kenn.)
5. — *Cnesterodon decemmaculatus* (Jen.)
6. — *Phalloceros caudimaculatus* (Hensel).
7. — *Phalloptychus januarius* (Hensel).
8. — *Poecilia vivipara* Bloch y Schneider.

b) Especies exóticas:

1. — *Mollienesia* sp.
2. — *Heterandria formosa* Agassiz *
3. — *Xiphophorus helleri* Heckel *

Salvo las que se hallan marcadas con * (*H. formosa*, ya indicada por Scatizzi (1931) y *X. helleri*, también señalada por la misma autora italiana y después por Vervoort (1958) en un trabajo que no pudimos consultar), las demás especies no habían sido observadas hasta el presente respecto de su pseudobranquia.

Con esto, creemos estar en condiciones de afirmar que la pseudobranquia puede servir no sólo a su simple descripción, sino que constituye un elemento valioso para la diferenciación taxonómica de carácter específico y si ello se extiende comparativamente al grado evolutivo de un grupo amplio, como puede apreciarse en los impor-

N. B. — Vervoort W. — (Arch,néerl.zool., 13 (supplem.): 210-224, 1958) se aplica al estudio de las enzimas de la pseudobranquia de *X. helleri*, único dato que hasta ahora conocemos.

tantes trabajos de conjunto como los de Müller, Granel y Vialli, consideramos que adquiere un valor significativo en lo filogenético y cuyo estudio profundizado en un taxón limitado —como puede ser una determinada especie— tal vez permita llegar a establecer categorías de carácter intraespecífico.

DESCRIPCIÓN ANATÓMICA

La pseudobranquia de *Fitzroyia lineata*, es un pequeño órgano glanduloso, par, de situación simétrica y colocado profundamente en la región cefálica, en el espacio comprendido entre la región post-orbital que se halla por delante, la cavidad branquial por detrás, la región preopercular por fuera y la esfenótica por dentro, teniendo por arriba la rama horizontal del hyomandibular y por debajo el techo faríngeo, separado de todo este conjunto por una almohadilla conjuntivograsosa que la envuelve por completo. En el animal recientemente muerto (sobre todo en los que sacrificamos por decapitación «in vivo»), luego de despejar los tejidos que la aíslan, se ve aparecer la pseudobranquia como un cuerpo turgente y de color rosado, mientras que en los ejemplares conservados en las soluciones corrientes de alcohol o formol, se la ve levemente aplanada, con una coloración blanquiza o marfilina salpicada de máculas negruzcas más o menos notables y abundantes.

Extraída de su nicho anatómico, presenta una forma en general *flabeloide*, *palmada* o también *trapezoide*, de bordes romos, engrosados e irregulares; su eje mayor es transversal en las dos primeras formas mientras que en la última predomina el vertical, hallándose constituida por un número variable de lobulaciones digitiformes, alargadas, que se agrupan en conjuntos o series a partir de un centro del que irradian o al cual confluyen según se quiera interpretar tal disposición.

En cuanto al tamaño de la pseudobranquia (variable muchas veces de un lado y otro), corresponde con la talla y el desarrollo del ejemplar, midiendo en su diámetro transversal entre 0 mm 8 y 4 mm y en el vertical, de 0 mm 5 hasta 2 mm. para el caso de las formas *flabeloide* o *palmada*, mientras que en la *trapezoide*, tiene de 0 mm 6 hasta 1 mm 5 en el eje vertical y de 0 mm 4 hasta 1 mm en el trans-

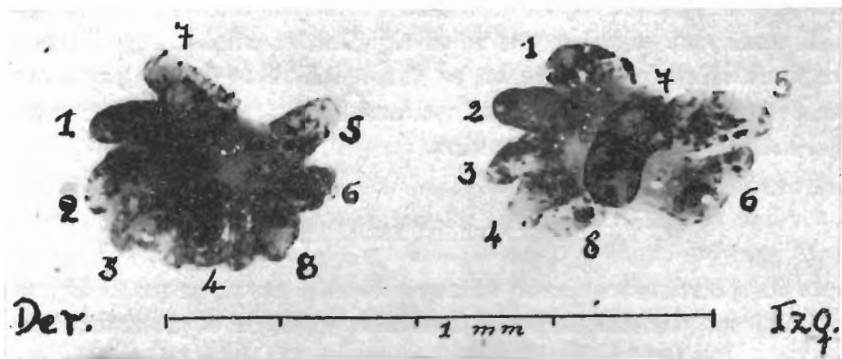


FIG. 1. — Pseudobranchias de *Fitzroyia lineata*, de un mismo ejemplar, formadas por ocho lobulillos cada una. La derecha, vista por su cara anterior superior, muestra el séptimo lobulillo levantado; la izquierda, se la vé por su cara pósteroinferior.

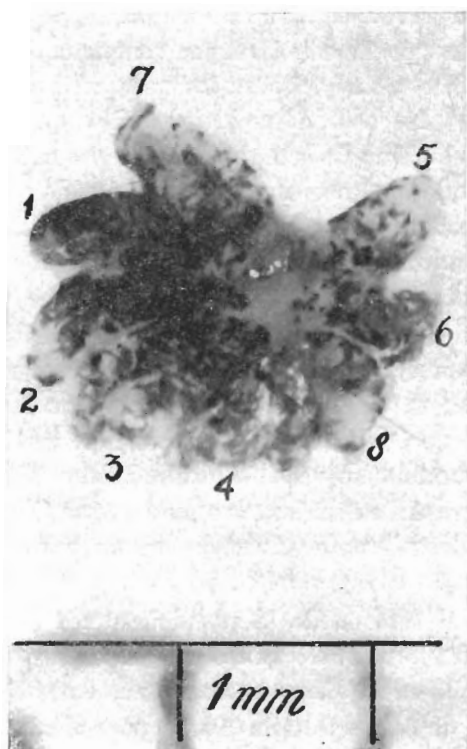


FIG. 2. — Vista de la pseudobranchia derecha, con mayor aumento.

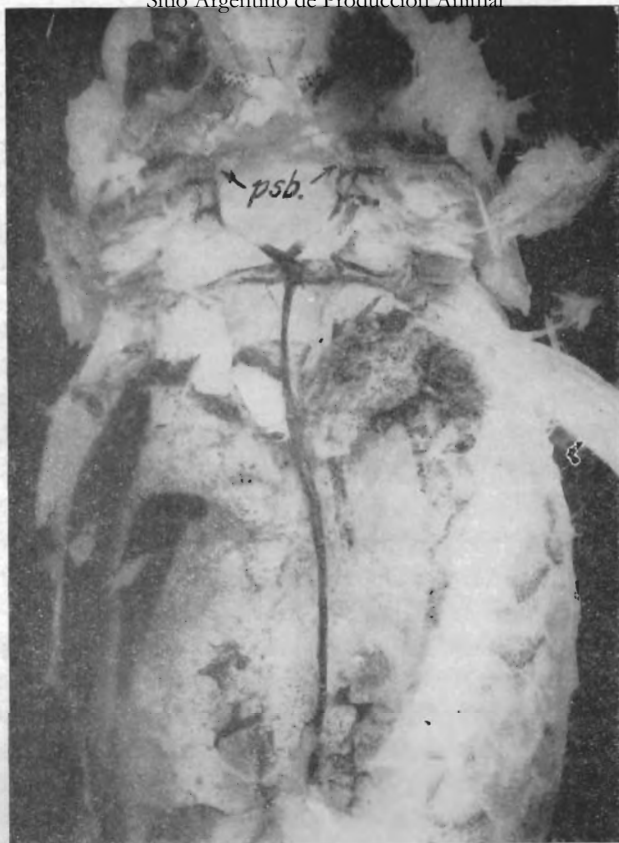


FIG. 3. — Disección de *F. lineata*, mostrando la topografía de la pseudobranquia y sus relaciones anatómicas.

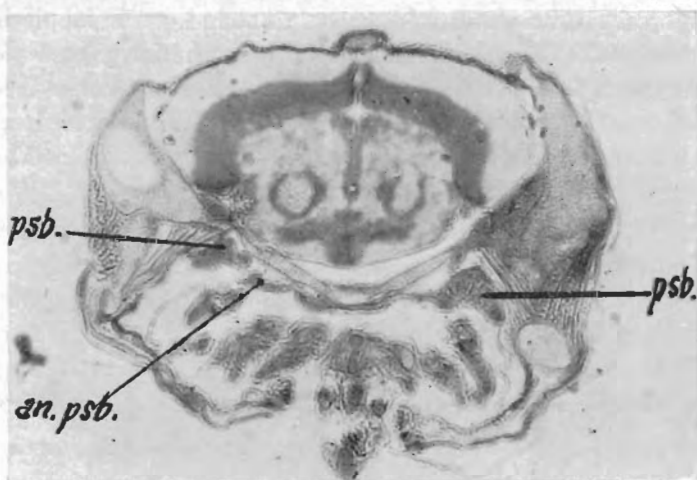


FIG. 4. — Corte transversal de la cabeza de *F. lineata*, a nivel de la región pseudobranquial.
psb.-pseudobranquia; an.psb.-anastomótica interpseudobranquial.

versal, registrándose en todas un espesor casi uniforme que va de 0 mm 8 a 1 mm, en general.

Este órgano ofrece para su estudio, dos caras y cuatro bordes: La cara *anterior* o *hiliar*, orientada hacia adelante, afuera y abajo, se presenta como una superficie plana, triangular o trapezoidal, regular, casi lisa y muy pigmentada por melanocitos que se disponen en series lineales o agminadas; cercano a su borde superior y en un punto equidistante de los laterales aparece una formación cónica alargada en sentido vertical, con aspecto membranáceo y resistente, cuya base se expande sobre esta cara confundiendo con la cubierta transparente de las lobulaciones, mientras su ápice lo hace insensiblemente con las vainas del pedículo vascular del órgano.

Esta cara anterior se relaciona con un músculo plano, que a modo de un tabique la separa de la pared posterior de la región orbitaria.

La cara *posterior*, que entonces mira hacia atrás, adentro y ligeramente hacia arriba, es por el contrario irregularmente globular por el relieve que hacen en ella los distintos lobulillos, los que así se destacan visiblemente y toman un aspecto arracimado; se halla casi desprovista de melanocitos y toma relación con el polo anterior de la cavidad branquial, aislada por una lámina conectiva que tapiza el *antrum branchialis*.

De los bordes, el *superior* o *dorsal*, casi rectilíneo, más delgado que los restantes, mira hacia la porción horizontal del hyomandibular, del que lo separa parte de la almohadilla conjuntivograsosa que envuelve el órgano y toma relación con el pedículo hiliar de modo indirecto; el *externo* corresponde en su totalidad con el lóbulo homónimo y se presenta variablemente festoneado por los polos o vértices lobulillares; el *interno*, más corto que el anterior, pertenece al lóbulo de igual nombre y aparece, en general, más escotado que el externo hasta formar, en ciertos casos, una incisura interlobular notable, en el punto en que se encuentra con el borde inferior.

Por último, el borde *inferior* o *ventral* es curvilíneo a concavidad superior, también festoneado irregularmente por la diversa proyección de los vértices lobulillares más aparente cuando se agregan otros supernumerarios a los principales y forman relieves agregados o sino cuando se confunde en su trayecto con el externo y el interno formando un solo recorrido que contacta por ambos extremos con el superior.

Por lo común el espesor de estos tres bordes es casi uniforme y mucho más apreciable que en el superior; sus relaciones corresponden con las dadas anteriormente para el órgano.

Referida la conformación general de la pseudobranquia, diremos que la observación de más de dos centenares de ellas una vez aisladas, muestra que cada una se halla constituida por la agrupación de varias y pequeñas lobulaciones alargadas, como ya se ha dicho, digitiformes (*lobulillos pseudobranquiales*) que, a partir de un centro común que corresponde con el hilio orgánico y el pedículo vascular, se disponen en dos grupos principales, uno externo y otro interno. Esta disposición, constante en especial para las formas *flabeloide* o *palmada* y que por cierta semejanza puede extenderse para la *trapezoide* (en la que los lobulillos se arraciman en planos superpuestos) permite considerar a cada uno de esos grupos constituyendo verdaderamente, dos *lóbulos pseudobranquiales*, uno externo más notable y el otro interno.

En una pseudobranquia considerada «tipo», el *lóbulo externo* está formado por cuatro lobulillos, mientras que el *interno* sólo cuenta con dos, todos los cuales aparecen ya diferenciados en los ejemplares inmaduros. Debe añadirse que en las formas adultas, se agrega de manera constante un séptimo lobulillo el que aparece sobrepuesto entre ambos lóbulos, bien desarrollado y con su eje mayor longitudinal orientado hacia el borde externo. Como esta disposición «tipo» corresponde a la pseudobranquia de estados maduros, debemos hacer notar que aunque no frecuentemente, se observan casos que exceden o reducen este número «standard» de lobulillos, originando así variaciones cuantitativas y de topografía lobulillar, las que según nuestras indagaciones se hallan vinculadas al estado del desarrollo individual, al dimorfismo sexual y a la distribución geográfica de los ejemplares a la vez que a cuestiones de la sistemática de este pez y su ecología, temas que conceptuamos de mucho interés y deseamos tratar oportunamente.

Ese aumento de los lobulillos, en número, parece producirse —por una parte— a expensas de los ya existentes o en otros casos, neoformados a partir del hilio, constituyendo en estos casos un tercer grupo ubicado en la escotadura interlobular del borde inferior o también, sobre todo en los que aparecen como neoformados, lo hacen agrupa-

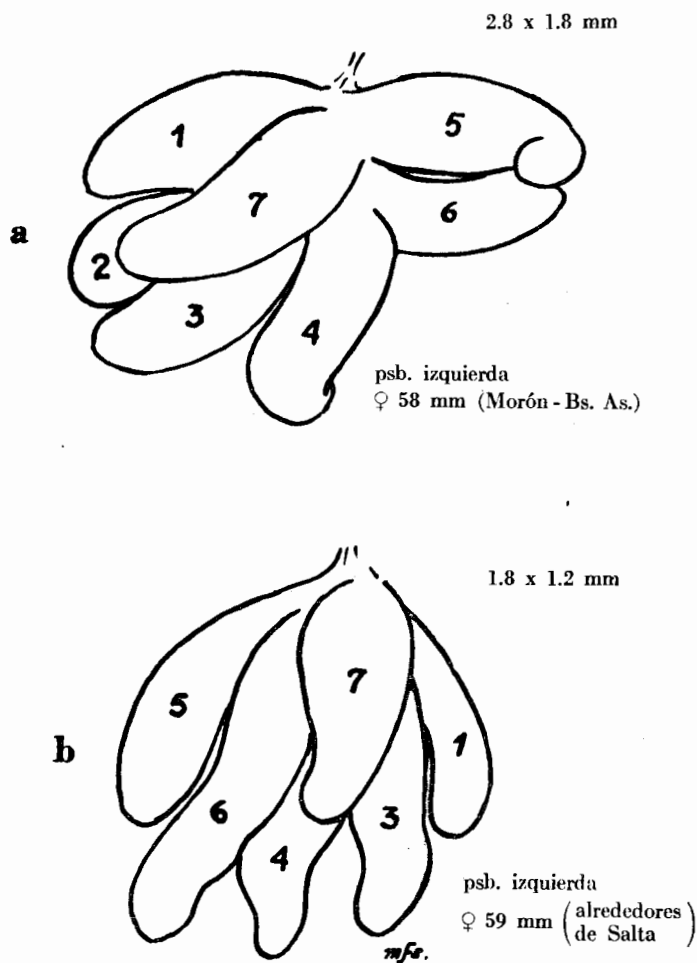


FIG. 5. — Formas "tipo" de pseudobranquia.

a. — Palmada o flabeliforme.

b. — Trapezoide o arracimada.

1 a 7. — Lobulillos pseudobranquiales.

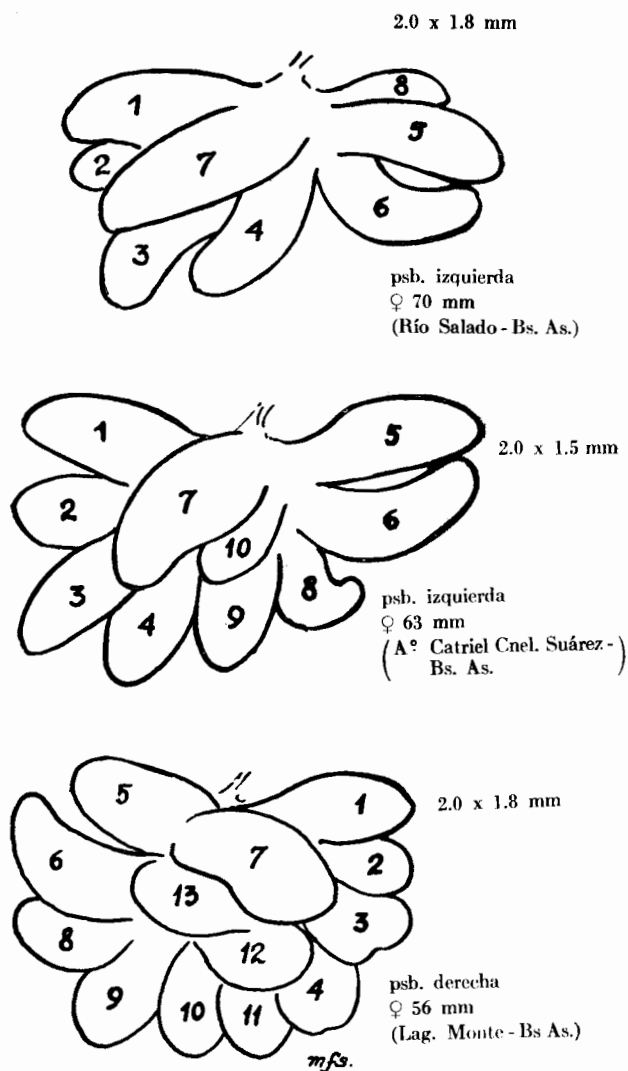


FIG. 6. — Formas de pseudobranchia con mayor número de lobulillos.

- a. — Con 8 lobulillos (psb.izq. 2.0 x 1.8 mm, en una hembra de 70 mm de longitud, procedente del Río Salado, provincia de Buenos Aires).
- b. — Con 10 lobulillos (psb.izq. 2.0 x 1.5 mm, en una hembra de 63 mm de longitud, procedente del Arroyo Catriel, Coronel Suárez, provincia de Buenos Aires).
- c. — Con 13 lobulillos (psb.der. 2.0 x 1.8 mm, en una hembra de 56 mm de longitud, procedente de la Laguna Monte, San Miguel del Monte, provincia de Buenos Aires).

dos en el espacio de la cara posterior, correspondiente con el hilio y por debajo del séptimo lobulillo, formando una roseta.

En determinado sentido podría considerarse este tercer grupo de lobulillos (que hasta ahora sólo hemos observado en las pseudobranquias flabeloides o palmadas) como un tercer lóbulo propio de los individuos maduros de distribución litoral, en nuestro país, cuyo potencial biótico parece haber alcanzado su más alta significación. En tales casos se llegan a contar hasta 12 y 13 lobulillos totales, es decir que se suman 5 ó 6 a los principales y en algún ejemplar, hasta 15 lobulillos, presentándose este tercer grupo con un tamaño menor en relación a los que componen el núcleo primordial.

Cuando se trata de reducción numérica, la misma está condicionada por la ausencia del séptimo lobulillo o de alguno del lóbulo externo (en general, el segundo), que ocurre siempre en adultos con pseudobranquia flabeloide o palmada, proceso que también es común observar en la forma trapezoide, en la que casi nunca se encuentra multiplicación de lobulillos.

Un rasgo que hemos visto, aunque mucho menos frecuente, es la bifidez del ápice lobulillar en pseudobranquias morfológicamente bien constituidas, de ejemplares procedentes de localidades del interior (por ej. de la provincia de San Luis) de nuestro territorio.

MORFOLOGÍA DEL LOBULILLO PSEUDOBANQUIAL: Cada lobulillo se presenta como un cuerpo digitiforme, succulento, con una base adherente que se implanta en conjunto con las demás en una zona que corresponde con el hilio del órgano, dejando el resto del lobulillo libre que termina en un extremo cónico y romo, el vértice o ápice lobulillar. La longitud de cada lobulillo es variable y esta entre 0 mm 5 y 0 mm 8 por un ancho de 0 mm 2 a 0 mm 3 e idéntico en el espesor.

Ofrece para su estudio, dos caras, dos bordes y dos extremidades: La cara superficial, lisa, de color rosado en fresco o marfilina en los ejemplares conservados, se halla comúnmente tapizada por melánóforos aislados o dispuestos en hileras, que bordean una franja clara mediana y rectilínea, la que parece coincidir con el recorrido vascular de la rama correspondiente. Esta cara corresponde con la cara posterior pseudobranquial y toma las relaciones que tiene el conjunto orgánico, en ese plano.

La cara profunda —que por lo tanto pertenece a la anterior pseudobranquial— es más difícil de caracterizar puesto que se halla cu-

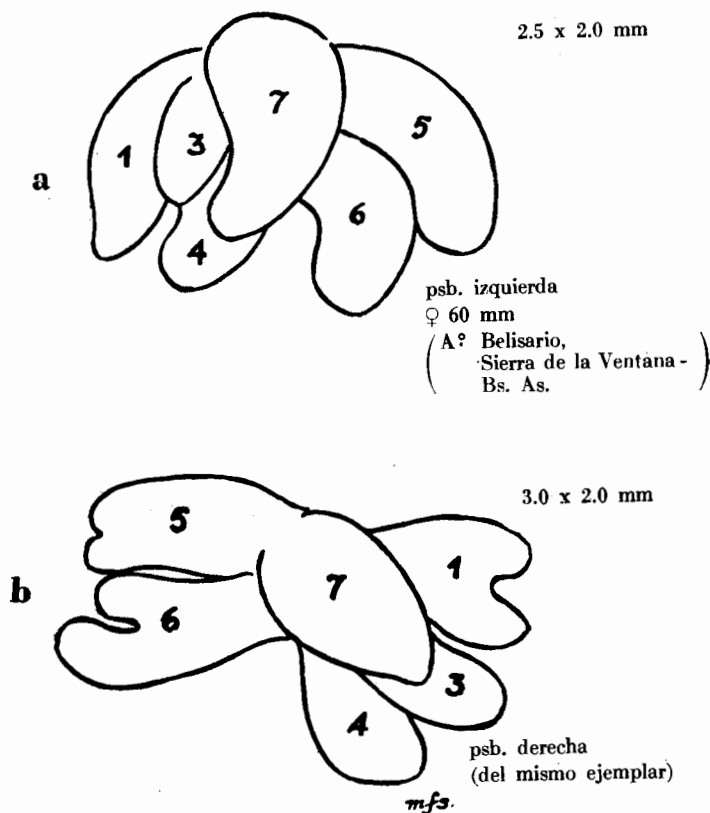


FIG. 7. — Formas de pseudobranchia con reducción del número de lobulillos, y otras modificaciones.

a. — Reducción por ausencia del lobulillo 2.

b. — Ausencia del lobulillo 2 y bifidez del extremo lobulillar.

Ambas pseudobranchias corresponden a un mismo ejemplar hembra de 60 mm de longitud, procedente del Arroyo Belisario (Sierra de la Ventana, provincia de Buenos Aires).

bierta por una membrana (perilobular), que forma una capa continua, engrosada a nivel del hilio y revestida por melanóforos agrupados que ocultan los planos subyacentes, salvo a nivel del vértice donde se despejan; este detalle es más notable en los ejemplares conservados en solución alcohólica o formolada.

Cuando se trata de pseudobranquias con número mayor de lobulillos a los de la forma «tipo», el grupo accesorio a que nos hemos referido antes, presenta por lo general, la cara superficial desprovista de melanóforos, lo mismo que la cara profunda, carácter que es más visible en las pseudobranquias de forma trapecoide por la disposición que tienen los lobulillos.

Los bordes del lobulillo, forman en realidad una carilla, desde que son gruesos y romos, reconociéndose así uno externo y otro interno; ordinariamente se hallan cubiertos por melanóforos más o menos abundantes.

Los extremos lobulillares corresponden en el proximal o basal, con la implantación hiliar del mismo, formando un conjunto con los de los lobulillos vecinos del mismo lóbulo; el distal o libre, constituye el *ápice lobulillar*, cónico romo, a veces bífido, tapizado por melanóforos que alternan con pequeñas zonas desnudas. Este *ápice*, flota por así decir en la almohadilla conjuntivograsosa que envuelve el órgano y presta un aspecto que hace tan particular la pseudobranquia.

ANATOMÍA MICROSCÓPICA: La observación a bajo aumento (20 x) de cortes muy delgados, preparados para estudio histológico y coloreados con técnicas corrientes, muestra en las secciones tanto longitudinales como transversales, que se halla constituido por *hemilobulillos* netamente diferenciables, simétricos aunque no iguales forzosamente uno y otro, contenidos dentro de una delgada membrana transparente que los reviste a modo de una vaina compuesta por una sucesión —difícil de seguir en los preparados— de células muy planas cuyo núcleo de perfil lenticular y muy escaso relieve permite reconocer su presencia.

En sección transversal, el conjunto lobulillar muestra una superficie elipsoide, en la que se destacan ambos hemilobulillos separados uno del otro por un delgado tabique de tejido conectivo, el *septum intralobulillar*. Cada hemilobulillo, ofrece entonces dos carillas, una exterior convexa que abarca los dos tercios del perímetro lobuli-

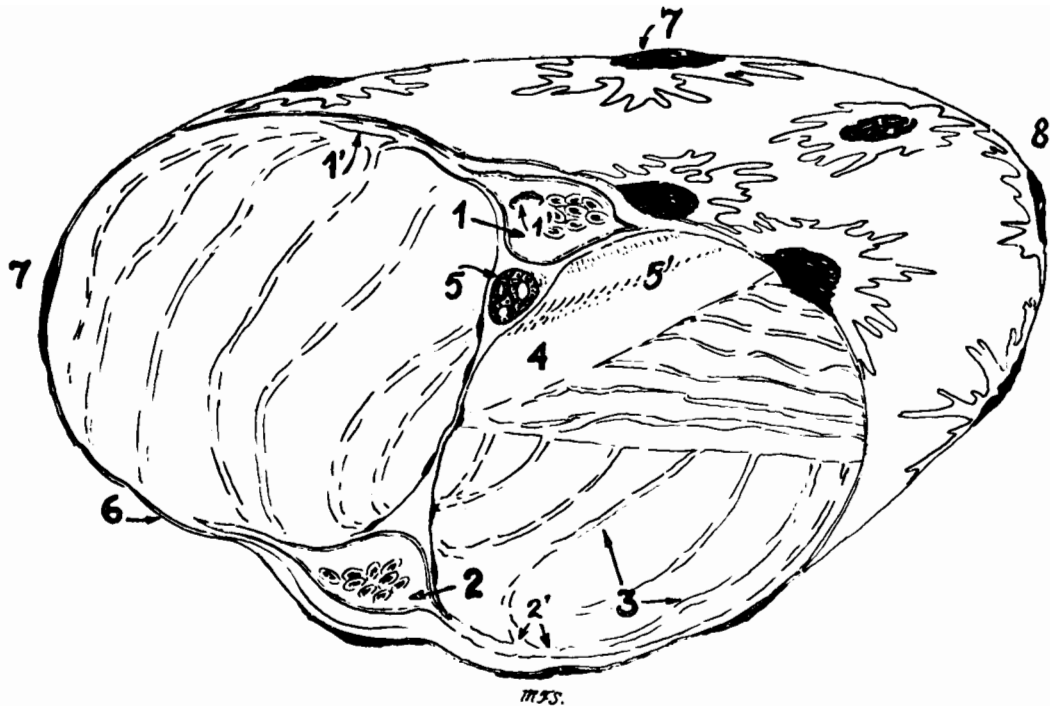


FIG. 8. — Reconstrucción (hipotética) del segmento distal de un lobulillo, en corte transversal.
 1. — Rama arterial aferente, con 1' ramo aferente que se desprende de la misma; 2. — Rama eferente arterial; con 2' desembocadura de ramos de la laminilla; 3. — Laminillas pseudobranquiales; 4. — Septum intralobulillar; 5. — Corte del axostilo cargilaginoso, con 5' relieve del mismo en su porción distal; 6. — Membrana perilobulillar; 7. — Melanóforo; 8. — Apice lobulillar.

llar (y que por tanto corresponde con parte de la cara superficial, el borde externo o interno y parte de la cara profunda del lobulillo) y una carilla interior, aplanada, rectilínea, que se relaciona con la similar del hemilobulillo opuesto.

El *septum intralobulillar* se halla constituido por la reunión de dos hojuelas muy delgadas y transparentes, cada una de las cuales se origina en un desdoblamiento, al parecer, de la membrana perilobulillar, que tapizando el ángulo romo formado por las carillas hemilobulillares al encontrarse sigue el plano de dicha carilla interior, quedando entre ambas hojuelas un espacio estrecho ocupado por un tejido laxo. En ningún caso nos ha dado la impresión de que llegara a fusionarse, dando al tabique como formado por una única hojuela.

Los extremos de este *septum intralobulillar*, dan lugar a la constitución de espacios triangulares de base externa lobulillar, cuyos vértices opuestos entre sí corresponden con dichos extremos; el espacio que se relaciona con la cara superficial del lobulillo aparenta ser mayor que el contrario y contiene —cercano a la base— un importante vaso sanguíneo de paredes tenues —la rama lobulillar aferente— y poco por debajo, hacia el vértice, una estructura elipsoide u ovalada, compuesta por la íntima aposición de dos a tres células cartilaginosas hialinas. Si se hace la revisión seriada de cortes, puede seguirse desde la base lobulillar hasta muy cerca del ápice, de donde puede reconstruirse la existencia de un elemento de sostén, en forma de tallo cilindroide, el *axostilo cartilaginoso*.

En el espacio opuesto, que se relaciona con la cara profunda del lobulillo y cuyo tamaño es algo menor que el antes descrito, se encuentra solamente un vaso sanguíneo de calibre e importancia semejante al otro, pero con la diferencia que allí no se ve ninguna otra formación adyacente; este vaso sanguíneo, es la rama eferente lobulillar.

Las medidas de ambos vasos, en esta sección transversal es —término medio— de 60 micrones y para el axostilo, en su porción proximal (hacia la base lobulillar) de 6μ por 5μ , mientras que en lo distal (casi apical) es de 1.6μ por 1.2μ .

Los cortes longitudinales del lobulillo, difícil de lograr en modo perfecto, muestran los hemilobulillos segmentariamente, aunque siempre bien distintos uno del otro, por el tabique ya descrito, el que en algunos sitios casi desaparece; cuando la sección resulta oblicua,

puede verse bien el vaso sanguíneo de uno u otro espacio, reconociéndose por observarse —a veces, por trechos más o menos largos— el *axostilo cartilaginoso*, que así puede seguirse desde la base lobulillar, aguzándose progresivamente, hasta el polo apical.

Como en conjunto, estos cortes longitudinales tienen un aspecto penniforme, justifica la denominación que Granel (1927) les diera de *pluma*, aceptable si se toma esta expresión como representativa de la figura plana del corte, al observarse que a cada lado del *septum intralobulillar* se disponen en forma paralela y seriada, estructuras que recuerdan las barbas de una pluma de ave. Esto, determina que hagamos una descripción de la composición anatómica hemilobulillar.

Cada hemilobulillo está compuesto a su vez, por una serie numerosa y variable de estructuras laminares, las *laminillas pseudobranquiales* de Granel —cada una de las cuales, constituye a nuestro entender una unidad anatómofuncional de la pseudobranquia— dispuestas en capas paralelas entre sí, que en los cortes longitudinales se orientan perpendicularmente al *septum intralobulillar*, haciendo algunas inflexiones en su recorrido de lado a lado y que en el conjunto, con las del hemilobulillo opuesto, toman ese característico aspecto en pluma de ave. (fig. 9).

En cambio, en los cortes transversales, estas laminillas se disponen formando arcadas flexuosas, concéntricas o plegadas sinuosamente, superponiéndose unas y otras, apoyadas por sus extremos hacia los espacios que limitan el septum, de tal manera que las externas resultan o aparecen más largas que las internas.

Haciendo un recuento de laminillas en las secciones longitudinales, nos ha dado entre 32 y 65 según los preparados, mientras que en las secciones transversales sólo se cuentan entre 6 y 10 para cada hemilobulillo.

Con mayor aumento, puede verse que cada laminilla pseudobranquial está constituida por dos hileras de células que se enfrentan por sus bases, separadas —una hilera de otra— por un espacio estrecho moniliforme y que la sucesión de laminillas, se halla limitada entre cada una por un espacio lineal, casi virtual, en el que se alcanza a descubrir una tenue capa conectiva que sirve a separar cada una de las entidades anatómofuncionales pseudobranquiales.

HISTOLOGÍA: En el estudio de la laminilla pseudobranquial, pueden distinguirse los siguientes elementos: 1) el epitelio pseudobran-



FIG. 9. — Cortes longitudinales de la pseudobranchia, a distinto nivel, donde se aprecia la constitución anatómica microscópica de los lobulillos.

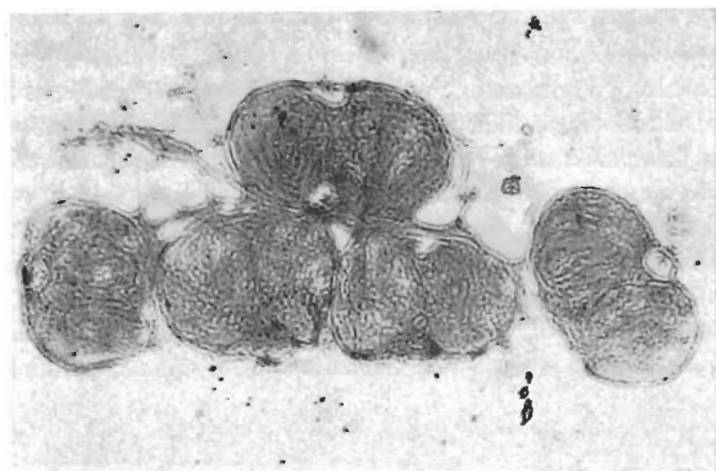


FIG. 10. — Corte transversal de la pseudobranchia, en el que puede verse la disposición y la estructura anatómica microscópica de los lobulillos. La sección abarca $\frac{2}{3}$ de los lobulillos.

quial, 2) el laberinto sanguíneo, 3) la capa subepitelial de Granel y 4) la membrana perilobulillar.

El epitelio pseudobranquial está constituido por un estrato simple de grandes células cuboides, dispuestas en hilera continua, con el citoplasma acidófilo, finamente granuloso y en el que se diferencian dos zonas: una basal, que se colorea ordinariamente de modo más intenso hasta casi la mitad de la altura celular y otra, correspondiente al polo libre, más clara donde se halla el núcleo.

Este núcleo, grande, esférico, cuyo diámetro —a la simple observación— equivale a la mitad de la altura de la célula, presenta en su periferia, acúmulos marginales de gránulos muy pequeños y oscuros, que delinear una estrecha faja casi continua, de la que parten a trechos diversos, cordones delgados muy teñidos que van a reunirse —a manera de los rayos de una rueda en torno de un nucléolo circular, bien visible y de posición excéntrica.

Las medidas de las células, tomadas en un lote de 50 al azar —de distintas laminillas— son las que siguen: En la base: de 11.4μ a 25.7μ , de largo; de 5.7μ a 8.5μ de altura, correspondiendo al núcleo un diámetro entre 4.3μ y 5.5μ (microscopio Reichert, ocular micrométrico y objetivo 6 (=factor 2.86)).

La observación de esta capa epitelial muestra a la serie celular en distinto grado de actividad, apareciendo algunas células bien turgentes, hasta aumentadas de tamaño y con el núcleo bien destacado, en tanto que otras aparecen más aplanadas, con su núcleo fuertemente cromático de aspecto picnótico; la coloración citoplásmica varía también según este presunto estado funcional, siendo homogénea en aquellas en plena actividad y mucho menos, casi opaca en las que no lo están. Si se sigue la disposición celular hacia la periferia de la laminilla, puede verse que la célula situada más exteriormente presenta una prolongación citoplásmica relativamente corta y poco gruesa que se incurva hasta contactar con otra similar de la célula limitante exterior de la hilera opuesta, cerrando en este sitio —aparentemente— el espacio plano-moniliforme sanguíneo que por su aspecto cavernular, hemos llamado laberinto sanguíneo.

El *laberinto sanguíneo*, constituye el otro componente fundamental de la laminilla pseudobranquial y está formado por un espacio lacunar sanguíneo, plano y estrecho, intermedio entre las dos hileras celulares antedichas con las que entra en íntimo contacto por su línea

basal. En los cortes lobulillares, se ve este espacio seguir las flexuosidades de la laminilla a que pertenece, interrumpido, a trechos más o menos regulares, por unas células dispuestas perpendicularmente al mismo, con el aspecto de columnas o pilares que forman un sistema de soporte. La observación a mayor aumento de estas células, las muestra con un cuerpo celular cilíndrico algo más estrechadas en su parte media —perfil que recuerda la figura de un «diávolo»— con el núcleo bien coloreado, esférico o ligeramente alargado en el sentido del eje mayor celular.

En ambos extremos, el citoplasma se extiende en una superficie aplanada que se adelgaza progresivamente hacia los bordes hasta quedar como una membrana y que por el aspecto que presenta en los preparados, se los llama *procesos* o *expansiones alariformes*.

La similitud que hay entre estas células y las descritas por Bietrix como *células en pilar*, para las branquias hace que los distintos autores las denominen de igual manera. Aunque no hayamos podido ver estas células en proyección basal que hubiera permitido apreciar la conformación y extensión de las expansiones alariformes antedichas, si nos remitimos a la descripción hecha por el mismo Bietrix veríamos que tales expansiones representan un plano de apoyo, los que al articularse por sus bordes irregularmente ondulados con los adyacentes van a componer una especie de membrana continua.

Esta disposición que se encuentra a uno y otro lado, convierte al laberinto sanguíneo en un sistema lacunar multicolumnado que conecta en cada laminilla, la rama aferente con la eferente (la circulación es exclusivamente arterial) haciendo entonces que la sangre curse de modo suficientemente lento lo que proporciona un mayor tiempo de contacto e intercambio con el epitelio pseudobranquial.

La observación de cortes delgados (6 micrones) permite ver bastante bien que cada una de las células en pilar, se halla situada de tal modo que parece sostener los ángulos de dos células del epitelio pseudobranquial contiguas, es decir que resultan verdaderas columnas esquineras y que por deducción, es probable que sirvan de soporte a cuatro células pseudobranquiales, repartiendo así su función condicionada por la amplitud de apoyo en las expansiones alariformes y centrándolo en el cuerpo celular. (fig. 11), Así representado, el laberinto sanguíneo ofrecería al observador un «techo» y un «piso»,

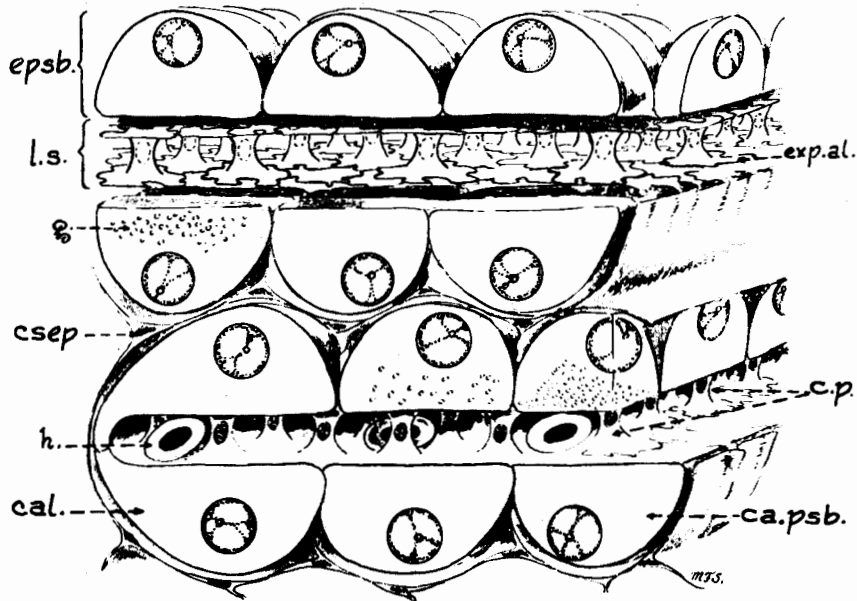


FIG. 11. — Reconstrucción (hipotética) de un sector de laminilla pseudobranquial, en proyección estereoscópica.

epsb. — Epitelio pseudobranquial; *ca.psb.* — Célula acidófila; *cal.* — Célula acidófila limitante; *l.s.* — Laberinto sanguíneo; *c.p.* — Célula en pilar; *exp.al.* — Expansión alariforme; *csep.* — Capa subepitelial; *g.* — Granulaciones; *h.* — Hematie.

y un espacio circulatorio que mantiene su forma por la existencia de las células en pilar.

Ahora bien, en el laberinto quedan espacios variables en forma y tamaño, entre célula y célula en pilar, cuyo conjunto da ese aspecto moniliforme a que nos hemos referido antes, en los que se ven alternadamente algunos hematíes orientados según su eje mayor, dando la sensación de que pasan por ellos ajustadamente, como reptando. Si se hace una reconstrucción esteroscópica de esta formación laberíntica, podría verse la sucesión de espacios y pilares limitada a cada lado por la capa epitelial correspondiente y que en el conjunto de laminillas superpuestas recuerdan la aposición de las capas de hojaldras.

La medida de la altura del cuerpo celular de los pilares de Bietrix, generalmente constante, es de 3 a 4 μ , teniendo a nivel de la parte angosta, más o menos 1 μ , y para el núcleo un eje mayor entre 1.5 μ y 1.8 μ ; los espacios intercolumnares, más alargados miden entre 18 y 30 μ y por su parte los hematíes tienen en su diámetro mayor 11.4 μ y ca el menor, 7.1 μ con un núcleo que mide término medio 3.4 μ .

En el conteo de las células en pilar, hemos hallado que existen —también término medio— de 14 a 16 para cada laminilla.

Desde un punto de vista topográfico, las laminillas pseudobranquiales se disponen en capas que contactan con las que le siguen, relacionándose por los polos libres de las células del epitelio ya descrito y de modo que alternan éstos como en pared de ladrillos. Entre laminilla y laminilla se insinúa una capa muy delgada, de límites no muy precisos, constituida por una serie de células muy planas y extendidas en las que el citoplasma laminado sólo se engrosa en el lugar del núcleo, también plano, lenticular y alargado, bien coloreado; el citoplasma muy claro, puede decirse trasparente, envía unas prolongaciones laminares tenues que se insinúan como tabiques entre célula y célula pseudobranquial de tal modo que parecen separarlas unas de otras a semejanza de las celdas de un panal. A esta capa aislante, de una laminilla con otra, Granel la denominó *capa subepitelial*.

Además debemos recordar que cada lobulillo y por consiguiente, el límite externo de cada laminilla, se halla recubierto por una capa de aspecto epitelial plano, muy delgada también, sobre la que se destacan de trecho en trecho, melanóforos medianos o grandes que la tachonan variadamente y a la que nos hemos referido antes como *membrana perilobulillar*. Debemos agregar que en los espacios exis-

tentes entre lobulillo y lobulillo se ve una malla conjuntiva laxa que rodea oquedades esféricas o poliédricas correspondientes a lipocitos que han desaparecido con el tratamiento histológico.

CIRCULACIÓN PSEUDOBANQUIAL: La circulación sanguínea de la pseudobranquia de *Fitzroyia* está constituida exclusivamente por un circuito arterial (por su origen y desarrollo) que nace en la *arteria aferente pseudobranquial* y desde el hilio, se distribuye por una serie de *ramas lobulillares aferentes* que van a abastecer el laberinto sanguíneo de cada laminilla y retorna del mismo modo, por las *ramas lobulillares eferentes* que se reúnen en el hilio para formar las raíces de la *arteria eferente pseudobranquial*.

ARTERIA AFERENTE: Rama de la hioidea eferente, cuyo arco recibe una participación del primer arco branquial, se desprende de ella en un punto cercano a su desembocadura en la carótida anterior e inmediatamente antes de la emergencia de un ramo recurrente mandibular. (Este ramo, más o menos importante, dirigiéndose hacia abajo y afuera luego de describir una curva cerrada, cruza la cara anterior de la pseudobranquia en diagonal en sitio próximo al borde externo de la glándula y en algún momento ha hecho confundirlo como una rama eferente pseudobranquial).

Poco después de su origen, esta arteria se dirige hacia afuera y abajo, trazando una curva amplia pero corta para ir en procura del hilio orgánico, cruzando en su tramo final y por detrás el tronco de la arteria eferente, para colocarse en seguida por dentro del mismo, casi adosado y penetrar juntos en el hilio pseudobranquial. De calibre semejante al de la eferente, muestra las paredes cubiertas por series de melanóforos de tamaño mediano que en ciertos puntos se apretan unos a otros hasta formar un tapiz continuo que presta a la arteria una coloración negruzca.

Desde el hilio, se distribuye en el interior de los lobulillos por medio de ramas —una para cada lobulillo— que se disponen longitudinalmente en el espacio, antes descrito, que corona el *septum intralobulillar* y donde se encuentra el axostilo cartilaginoso; de ese modo surgen de cada rama comunicaciones con cada laberinto sanguíneo, desde la base hasta el vértice lobulillar, donde esta rama aferente se incurva para rodear ese ápice y casi sin disminuir de calibre, pasa insensiblemente a convertirse en la iniciación de la rama eferente lobulillar.

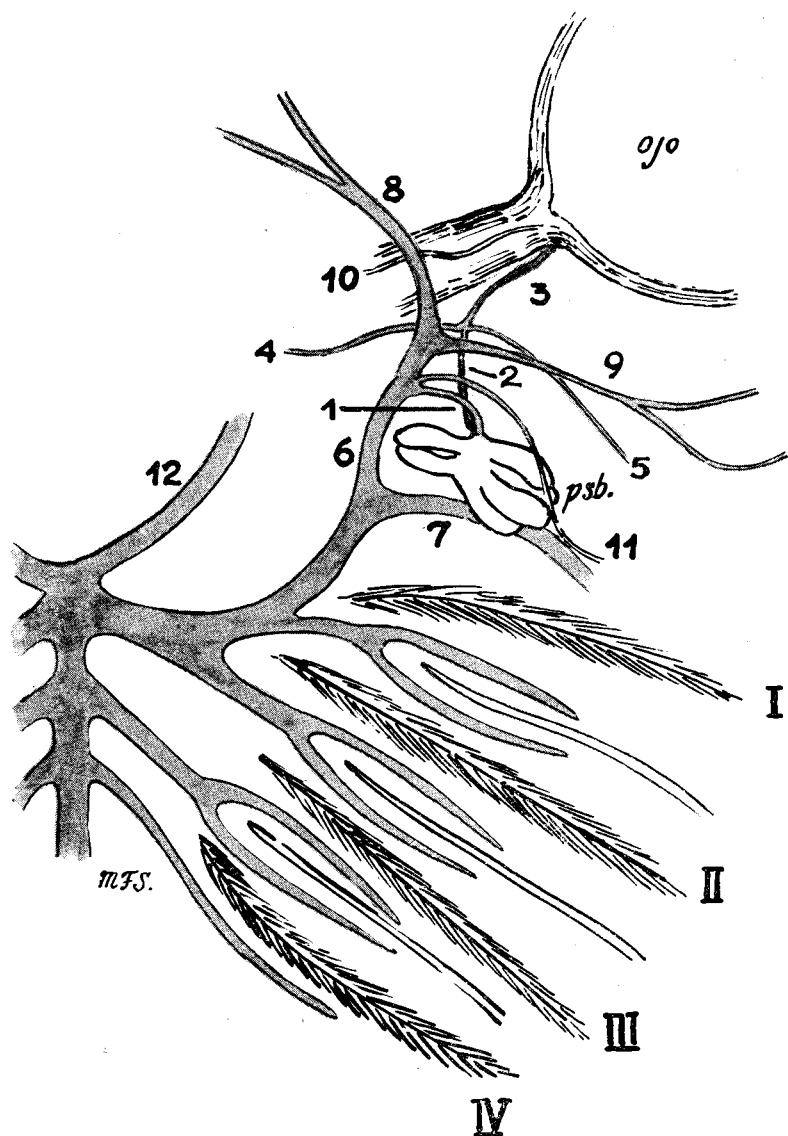


FIG. 12. — Esquematzación de la circulación pseudobranquial.

I a IV. — Branquias; 1. — Arteria aferente pseudobranquial; 2. — Arteria eferente pseudobranquial; 3. — Oftálmica magna; 4. — Anastomótica interpseudobranquial; 5. — Rama mandibular; 6. — Carótida posterior; 7. — Hyomandibular; 8. — Carótida externa; 9. — Carótida interna; 10. — Óptica; 11. — Rama recurrente; 12. — Círculo arterial cefálico interno.

ARTERIA EFERENTE: El cambio del recorrido que sufre la corriente sanguínea a nivel del polo apical del lobulillo, origina el retorno de la misma por la rama eferente que sigue a la aferente sin solución de continuidad, ocupando entonces el espacio opuesto al antes descrito y que, como se recordará, se distingue por la ausencia de axostilo y su relación con la cara profunda lobulillar.

Del mismo modo que la aferente, toma íntimo contacto con cada uno de los laberintos sanguíneos recibiendo su caudal sanguíneo, desde el vértice a la base del lobulillo, en donde va a reunirse con las demás ramas eferentes para constituir las raíces de la arteria eferente, cuyo tronco se origina en el hilio glandular. Así formada la arteria eferente, cuyo calibre es similar al de la aferente, emerge del hilio situándose por dentro y adosada a aquélla hasta el punto en que se cruzan; luego, sigue un trayecto casi rectilíneo hacia adelante y ligeramente hacia adentro, en cuyo curso se profundiza en la región describiendo un amplio arco cóncavo hacia arriba, para pasar por debajo de la carótida anterior y a poco de esto, se trifurca dando 1) una rama externa, *rama muscular*, delgada, que se dirige casi perpendicularmente hacia abajo y afuera; 2) otra rama, que también se desprende en sentido perpendicular a la eferente, pero opuesta a la rama anterior, que dirigiéndose hacia adentro corre en el plano extracraneal junto a base del cráneo, para reunirse en el punto mediano con una rama igual procedente de la eferente pseudobranquial del lado contrario, constituyendo la *anastomótica interpseudobranquial* y que muy probablemente se conecta con un círculo cefálico secundario (extracraneal, como se ha descrito para otras especies) y 3) una tercera rama, la más importante, que nace en el mismo punto de ramificación y que yendo directamente hacia adelante en procura del polo posterior del ojo, constituye la *arteria oftálmica* u *oftálmica magna*, que penetra en el globo ocular en un punto vecino al de entrada del nervio óptico luego de cruzar diagonalmente y de fuera adentro, la vena oftálmica, para resolverse —en el interior del ojo— en la «rete mirabilis» de la glándula o cuerpo vascular coroides.

CIRCULACIÓN INTRALOBULILLAR PROPIAMENTE DICHA: Como ya se ha explicado antes, cada laminilla pseudobranquial está compuesta por dos capas epiteliales que limitan entre sí un espacio plano en cuya conformación entran las denominadas células en pilar o de Biatrix —por su similitud con las células de igual nombre existentes en la

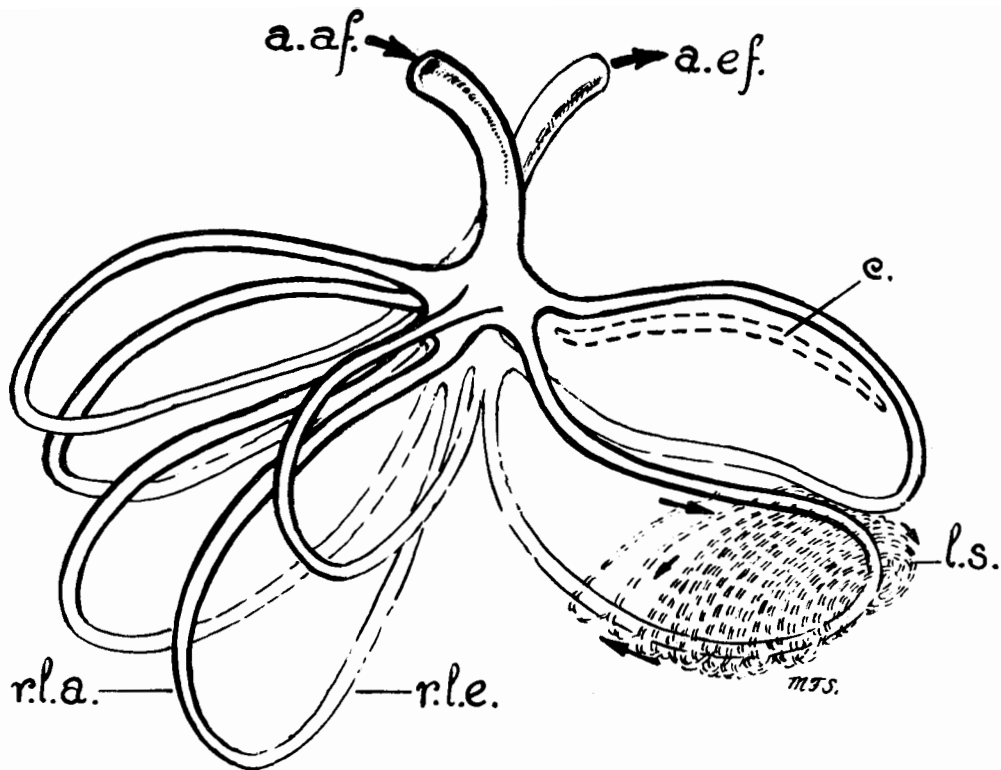


FIG. 13. — Esquematación de la circulación lobulillar de la pseudobranquia.
a.af. — Arteria aferente pseudobranquial; *a.ef.* — Arteria eferente pseudobranquial; *r.l.a.* — Rama lobulillar aferente; *r.l.e.* — Rama lobulillar eferente; *l.s.* — Ramos intralobulillares (laberinto sanguíneo); *c.* — Axostilo cartilaginoso.

laminilla branquial— y cuya disposición columnar alternante da un aspecto cavernoso a dicho espacio, al que llamamos *laberinto sanguíneo*.

En cada laminilla pseudobranquial, el laberinto se inicia en una evaginación simple de la rama aferente lobulillar, que deriva así la sangre hacia el espacio laberíntico correspondiente; pero, en algunos preparados nos ha parecido ver que en ciertos tramos de la aferente se forma un pequeño tronco, muy corto del que se desprenden los vasos iniciales de los laberintos que van a abastecer. Idéntica interpretación vale para la desembocadura de los distintos laberintos en la rama eferente lobulillar.

Recordando que el laberinto sanguíneo está limitado por las dos hileras de células acidófilas que al enfrentarse por la base constituyen las paredes de ese espacio, cuya luz está mantenida por las células en pilar que a la vez, de esa manera sirven de soporte del epitelio pseudobranquial y que estas células epiteliales se apoyan por sus ángulos límites en las expansiones alariformes de los pilares, se puede reconstruir en proyección tridimensional la imagen correspondiente (fig. 11).

De acuerdo con la descripción de Bietrix, el citoplasma de las células en pilar, cilindroide en el cuerpo, forma en ambos extremos unas expansiones laminares, que se ha dado en llamarlas alariformes por su aspecto en el perfil; cuyos bordes son festoneados si se observan según su eje mayor en el plano frontal, y que permite pensar que a semejanza de un endotelio vascular, se articulan «por encaje recíproco» (a la manera de un juego de «puzzle») constituyendo así un manto continuo sobre el que reposa a un lado y otro la capa epitelial pseudobranquial.

La observación de cortes longitudinales y transversales de las laminillas, nos ha permitido contar entre 14 y 16 células en pilar y otros tantos espacios, desde el *septum intralobulillar* hasta la periferia de las laminillas, haciendo notar lo dicho antes, de que al llegar a esta extremidad externa el laberinto aparece como cerrado por sendas prolongaciones de las células acidófilas limitantes, cuyo citoplasma emite una lengüeta que se incurva hasta reunirse con la del lado opuesto, como también que la iniciación o terminación del sistema cavernoso se efectúa mediante la confluencia de dos o más laberintos sanguíneos, en un pequeño tronco o delta generalmente muy corto, que

se aboca a la rama lobulillar correspondiente dando una imagen que recuerda las figuras de H. Elías (1955) sobre su moderno concepto de la constitución microscópica del hígado de mamíferos.

Así dicho, si se hace una reconstrucción estereoscópica de la laminilla pseudobranquial, (fig. 11), podría verse el espacio lacunar sanguíneo con el aspecto de un verdadero laberinto columnado, bastante estrecho, por el que circulan los eritrocitos reptando apretadamente entre los pilares y rozando el techo y el piso de ese laberinto. Concebido así, la sangre circulante se halla en íntimo contacto con el plano basal del epitelio pseudobranquial a través de la membrana basal y el tapiz endotelial del laberinto, donde el intercambio metabólico se ve facilitado por la necesaria lentitud de la «vis a tergo» sanguínea, en ambos sentidos.

Inervación de la pseudobranquia: En este sentido no hemos tenido la suerte de individualizar elementos nerviosos en el seno de este órgano como tampoco en el hilio o fuera del mismo, desechando hasta una mejor demostración las imágenes presuntas entrevistas y relacionando hechos, nos remitimos a los estudios de Vialli (1926) que con la impregnación argéntica pudo demostrar la presencia de filetes dispuestos en pequeños haces o de trayecto libre intraorgánicos en la pseudobranquia de *Esox lucius*.

El interés que nos ha significado la existencia de la pseudobranquia y la inferencia de algunas correlaciones de su morfología con estados evolutivos de *Fitzroyia*, nos llevó a comparar su presencia y desarrollo en otras especies de Cyprinodontiformes, para luego poder establecer para el caso de la especie que nos ocupa qué grado de evolución podría corresponderle dentro del Orden. Para ello hicimos una revisión del material existente en la colección ictiológica del Museo, con lo que hemos podido determinar la presencia de pseudobranquia en las siguientes especies argentinas: *Cynolebias bellotii* (Steind.) *Cetongatus* Steind., *Rivulus* sp., *Neofundulus paraguayensis* (Eigen & Kenn.), *Cnesterodon decemmaculatus* (Jen.) *Phalloceros caudimaculatus* (Hensel) *Phalloptychus januaris* (Hensel) y *Poecilia vivipara* Bloch y Schneider; además en la especie exótica *Mollienesia* sp. y confirmar la en *Heterandria formosa* Agassiz y en *Xiphophorus helleri* Heckel.

Adelantándonos a un trabajo de corte filogenético, que deseamos abordar «in extenso», nos permitimos anticipar como evidencia aprio-

rística la observación de grados crecientes de complicación morfológica que desde ese punto de vista presenta la pseudobranquia en las diversas especies estudiadas por nosotros, lo que permite ordenarlas con un criterio sistemático desde aquellas que son más primitivas como es el caso de *Cynolebias* que es ovípara y ofrece una pseudobranquia sencilla constituida por dos únicos lobulos (equivalentes a lobulillos) constantes, hasta las más evolucionadas como sucede en *Fitzroyia* que es vivípara y tiene una pseudobranquia formada por la reunión de siete a quince lobulillos, como se ha descrito antes.

Otras manifestaciones de este creciente progreso están: 1) en la distinta situación topográfica de la glándula, que siendo en todos estos casos del tipo «cubierta» de Müller se halla más superficializada, es decir vecina a la cavidad branquial en las especies más primitivas, mientras que en aquellas otras más evolucionadas se aleja profundizándose cada vez más; 2) otro tanto ocurre con la pigmentación de su película de revestimiento, que siguiendo igual línea se hace cada vez más densa y 3) en que la protección por tejido conjuntivo grasoso aumenta también con la progresión señalada. En *Fitzroyia*, atendiendo a los dos primeros puntos antedichos, permitiría catalogarla como respondiendo al tipo II de Granel, es decir, con individualidad lobulillar bien definida, pero situada profundamente en la región cefálica posterior como sucede con las del tipo IV de Granel.

Respecto de algunas de las especies exóticas que estudiamos, nos resulta interesante destacar que para el caso de *Heterandria formosa*, catalogada desde el punto de vista sistemático en una sub-Familia primitiva de Poecilidae, como es Gambusinae, presenta por su morfología pseudobranquial una conformación que correspondería con otra más evolucionada como es Poecilinae, hecho que coincide con la opinión de Turner (1940), para quien *H. formosa* tiene una ovoviviparidad con notorio adelanto sobre especies del mismo grupo desde que se ha visto que posee pseudoamnios y pseudoplacentación, caracteres que consentirían ubicarla entre los Poecilidae más perfeccionados.

También corresponde hacer notar que otra cuestión se nos ha presentado al descubrir la pseudobranquia en *Neofundulus paraguayensis*, perteneciente a la tribu *Fundulini*; tomando en cuenta la clave propuesta por Myers (1931) para distinguir sistemáticamente a *Fundulini* de *Rivulini*, ese autor fija como carácter diferencial la

ausencia de pseudobranquia y de dientes vomerinos en la primera, mientras que los da como presentes en la segunda.

Nuestro hallazgo de pseudobranquia en *Neofundulus*, invalida el dilema de clave propuesto por dicho investigador.

Esta sencilla presentación, que hacemos a título de primera información sobre esta interesantísima cuestión nos prueba la necesidad de efectuar estudios comparativos no sólo anatómicos (macro, microscópicos) y de la histología detallada de la pseudobranquia, cuanto más de su citología, como elementos importantes en la elaboración de estudios sistemáticos y filogenéticos.

DENOMINACIÓN DE LOS ELEMENTOS CONSTITUTIVOS
DE LA PSEUDOBANQUIA

Granel (1926)	Nichita (1928)	Paes (1952)	Siccardi y Soria (1959)
//	//	//	Lóbulo
Pluma	Lóbulo	Lóbulo	Lobulillo
Laminilla pseudobranquial	Laminilla pseudobranquial	Laminilla pseudobranquial	Laminilla pseudobranquial
Lámina vascular	Lámina vascular	Lámina vascular	Laberinto sanguíneo

CONSIDERACIONES GENERALES

Muchos de los errores cometidos en la interpretación del conocimiento sobre la pseudobranquia —desde el original que corresponde a Broussonet (1782) al darle ese nombre creyendo que está en presencia de una branquia limitada o rudimentaria en su desarrollo— han continuado sucediéndose, precisamente por insistir en la idea de que hay que asimilar o cuando menos comparar la pseudobranquia con una hemibranquia normal.

Y este es el criterio que aun sigue privando cuando se trata de hacer una clasificación tendiente a encuadrar los distintos tipos de pseudobranquia.

Por nuestra parte, creemos que hay que considerar el grado de evolución pseudobranquial, respecto de sus propias funciones especiales, como órgano que pudiendo tener con la hemibranquia el común de algunos de sus elementos constitutivos y en ciertos casos conservar un notorio parecido el mayor número de laminillas y su posición superficial (en la forma llamada libre), es notable que otros componentes —de igual o distinto origen— van a desarrollar funciones muy específicas y bien distintas, que sirven para destacar las genuinas diferencias que caracterizan a cada uno de dichos órganos. El carácter común de parte de las estructuras está dado por la laminilla como formación vásculosanguínea tanto en su contenido hemático como en sus constituyentes canaliculares (pilares de Biatrix, capa subepitelial, elementos de sostén cartilagosos o como específica Granel para ciertos casos, con refuerzo óseo); pero, fuera de ello, existen componentes estructurales netamente diferentes, que van a dar los caracteres específicos de las mismas en razón de su destino funcional glandular (epiteliode) en la pseudobranquia y respiratorio (epitelial) en la branquia y la hemibranquia.

Para los órganos branquiales, el epitelio a la vez que sirve de revestimiento cumple la función respiratoria; en cambio en la pseudobranquia, el epitelio que podría ser equivalente al branquial, sólo existe como una membrana de revestimiento que pierde todo contacto con el conjunto orgánico cuando este se profundiza, quedando la función especial a cargo de una nueva capa celular (epitelio pseudobranquial). Por otra parte, la capa subepitelial (de Granel), aunque también tiene idéntico origen para ambos órganos, se halla íntimamente reunida con el epitelio de superficie y a la vez ligada estrechamente a la laminilla vascular en las branquias; en la pseudobranquia, esta capa está aislada de la laminilla sanguínea por la aparición de otra capa, constituida por las células acidófilas, que son las que entran en contacto con el sistema sanguíneo, restando a la capa subepitelial comportarse como aislante entre las hileras de células acidófilas.

Además, es evidente que por su disposición definitiva, esta capa subepitelial va a cumplir dos funciones bien distintas: en la branquia, como membrana permeable de los fenómenos de intercambio entre el medio acuático y la sangre, mientras que en la pseudobranquia se reduce a un revestimiento aislador de las laminillas pseudobranquiales

entre sí y de éstas con el epitelio de superficie (membrana perilobulillar), cambiando entonces fundamentalmente su destino funcional. Hasta aquí, podríamos hallar componentes de la pseudobranquia que permitirían la comparación con una hemibranquia normal.

Pero lo que ha de marcar el destino propio de la pseudobranquia llevándola al grado de diferenciación que más importa, son los elementos específicos —las células acidófilas de Granel— cuyo papel resulta valioso en la fisiología del individuo y en la que del mayor número (de células) y su perfeccionamiento, depende —según nos parece— la importancia de este singular órgano. Cuando toda la evolución en los aspectos antes considerados se efectúa armónicamente, en un proceso que parece lógico en su desarrollo, queda configurado como un órgano que no admite disparidad de criterio para su clasificación, según sea la manera de interpretarla que han tenido los distintos autores.

Una pseudobranquia con células acidófilas bien desarrolladas, sin epitelio de revestimiento o de superficie, con vestigios de cartílago y situada profundamente en relación con la cavidad branquial, rodeada de abundante tejido adiposo que mejor la aísla del resto, corresponde al tipo IV de Granel. Vialli lo aceptaría así, pese a su criterio algo distinto del autor francés, especialmente en lo que se refiere a sujetarse tan estrictamente a la relación con el epitelio de superficie para establecer una clasificación, que no por ello la contraría aún en lo más elemental y por lo tanto menos discutible, al ser menos los elementos tomados en consideración, como sucedería con la de Müller (1839) que comparada con la dicha de Granel, permite incluir su tipo IV en el concepto de «cerrada» del autor alemán.

Para nuestro caso particular, en todos aquellos Cyprinodontiformes que hemos estudiado, consideramos que la pseudobranquia correspondería al tipo II de Granel, atendiendo a la relación del epitelio de superficie (membrana perilobulillar) que tapiza cada lobulillo en forma individual. En las formas más primitivas observadas por nosotros y que presentan sólo dos lobulillos muy desarrollados (cada uno de los cuales puede asimilarse a un lóbulo de las que presentan un número mayor apreciablemente de lobulillos, como es el caso de *Fitzroyia* que nos ocupa) observables en *Cynolebias*, *Rivulus* y *Neofundulus* por ejemplo, aunque son «cubiertas o cerradas» conservan una posición vecina a la cavidad branquial, estando poco rodeadas

por tejido conjuntivograso y a la vez escasamente pigmentadas. A medida que a los lobulillos fundamentales se van agregando otros accesorios, complicando cada vez más la configuración pseudobranquial y que en ciertos casos llegan a conformar un tercer lóbulo (como sucede en *Fitzroyia* según lo hemos detallado antes, alcanzando en total hasta 15 lobulillos como ejemplo máximo), se vé que el órgano se aleja cada vez más de la cavidad branquial hasta llegar a situarse profundamente; en estos casos, cada lobulillo conserva su revestimiento epitelial de superficie, tal como ocurre en los casos anteriores, por lo que nos encontramos que al catalogarla de acuerdo con la clasificación topográfica de Granel, pertenecería al tipo IV por su ubicación profunda, pero al mismo tiempo en el grupo II del mismo autor, dada la manera de disponerse su epitelio de superficie respecto de cada lobulillo.

Si se continúa con el criterio de que la pseudobranquia es más evolucionada cuanto más se aleja de una hemibranquia, por el número de láminas equivalente a lobulillo, que cuentan desde 74 como máximo hasta 3 como mínimo para el caso de la pseudobranquia libre según Bertin y otros autores y que tal reducción numérica es exponente de un progreso evolutivo, es interesante anotar que aplicado a nuestras observaciones en las distintas especies que hemos estudiado, llevaría a admitir que en el caso de *Fitzroyia* donde los lobulillos varían desde 7 como mínimo (en el adulto) hasta 15 como máximo, sería entonces menos evolucionada que en el caso de *Cynolebias* donde sólo se cuentan 2, añadiendo por otra parte que el volumen comparado de la masa pseudobranquial en ejemplares de uno y otro género, teniendo idéntica talla corporal es siempre menos en *Cynolebias* y aquellos otros géneros que presentan escaso número lobulillar.

El *phyllum* que corresponde a los Cyprinodontiformes en sí, estaría de acuerdo con el concepto corrientemente aceptado para el grado de profundización topográfica de la pseudobranquia, pero lo contraría en lo relativo al número de lobulillos, por su aumento progresional desde las formas menos a la más evolucionadas, es decir que en nuestro caso, el menor número significaría un estado más primitivo, base de un posterior y progresivo perfeccionamiento. Si se tiene en cuenta el número de lobulillos de la pseudobranquia y se lo compara con el de las láminas (como equivalente) de la hemibranquia, el menor número pseudobranquial, establecería una condición

regresiva de este órgano, admitiendo que lo sería menos cuanto más parecido tenga, en situación y en el número de lobulillos, con la hemibranchia.

Insistimos en que estas contradicciones se obviarían si se dejan de lado las semejanzas que provienen sólo de la comparación de los elementos comunes de ambos órganos y por el contrario valoramos en su justa importancia, las diferencias que van a marcar el destino funcional propio a cada uno. Creemos que para efectuar una clasificación racional de la pseudobranchia es menester dar más valor a las estructuras específicas, de significación funcional, que divergen tanto más cuanto que la hemibranchia y por tanto el conjunto branquial cumplen su cometido en el intercambio (ósmosis gaseosa y balance homeostático) con el ambiente externo, mientras que la pseudobranchia alcanza su importancia como órgano glandular, lo que la aleja de su primitiva posibilidad de conexionarse con el medio exterior al individuo, adecuándose a una fisiología de interrelación como sucede en el caso de las glándulas endocrinas y sin duda, apartándose de esa contribución embrionaria, referida por algunos autores, como órgano de la hematosis. Como prueba definitiva de lo antedicho, valga el conocido ejemplo de la probranchia de los Murenoideos que se comporta durante el período embrionario como órgano de hematosis, desapareciendo como tal en el adulto en el que no existe tampoco una pseudobranchia verdadera y que tal ejemplo servirá para deducir como probanza de que en aquellos estados adultos donde existe la pseudobranchia, este órgano nunca cumple una función respiratoria.

BIBLIOGRAFIA

1. AHL, E. VON. 1924. *Über einige neue fische aus Sudamerika*. Zool. Anz., 58: 358-361.
2. — 1934. *Ein Revision der Zahnkarpfengattung Cynolebias*. Zool. Anz., 108: 304-310.
3. — 1938. *Beschreibung neuer Zahnkarpfen aus dem Zoologische Museum Berlin*. Zool. Anz., 124: 256-270.
4. ALLIS, E. P. 1900. *The pseudobranchial circulation in Amia calva*. Zool. Jahrb., 14: 107-134.
5. — 1908. a. *The pseudobranchial and carotid arteries in Polypterus*. Anat. Anz., 33: 217-227.
6. — 1908. b. *The pseudobranchial and carotid arteries in Ameiurus*. Anat. Anz., 33: 256-270.
7. — 1908. c. *The pseudobranchial and carotid arteries in the gnathostome fishes*. Zool. Jahrb., 27: 103-134.
8. — 1911. a. *The pseudobranchial and carotid arteries in Polyodon spatula*. Anat. Anz., 39: 257-262; 282-293.
9. — 1911. b. *The pseudobranchial and carotid arteries in Chlamydoselachus anguineus*. Anat. Anz., 39: 511-519.
10. — 1912. a. *The pseudobranchial and carotid arteries in Esox, Salmo and Gadus, together with a description of the arteries in the adult Amia*. Anat. Anz., 41: 113-142.
11. — 1912. b. *The branchial, pseudobranchial and carotid arteries in Heptanchus (Nolidanus) cinereus*. Anat. Anz., 41: 478-492.
12. — 1912. c. *The branchial, pseudobranchial and carotid arteries in Raja radiata*. Anat. Anz., 41: 579-589.
13. — 1912. d. *The branchial, pseudobranchial and carotid arteries in Chimaera (Hydrolagus) collieti*. Anat. Anz., 42: 10-18.
14. — 1914. *The pseudobranchial and carotid arteries in Ceratodus forsteri*. Anat. Anz., 46: 638-648.
15. BARNETT, C. H. 1951. *The structure and function of the choroidal gland in teleostean fishes*. J. Anat. (London), 85: 113-119.
16. BERG, C. 1895. *Sobre peces de agua dulce, nuevos o poco conocidos, de la República Argentina*. An. Mus. Nacional, Bs. Aires, IV (ser. 2), 1: 121-165.
17. — 1897. *Contribuciones al conocimiento de los peces sudamericanos, especialmente de la República Argentina*. An. Mus. Nacional, Bs. Aires, V (ser. 2), 3: 283-302.
18. BERG, L. 1940. *Classification of fishes both recent and fossil*. Trav. Institut. Zool. Acad. Scie. U.R.S.S., 5 (2): 346-517.
19. BERTIN, L. 1958. in GRASSE P.P., *Traité de Zoologie*, t. XIII, fasc. 2, pp. 1321-1326, 1413-1424. ed. Masson, Paris.
20. BIETRIX, E. 1895. *Etude de quelques faits relatif a la morphologie du système circulatoire. A propos du réseau branchial des poissons*. Thèse de Médecine, Paris. (cit. GRANEL, 1927).
21. BOULENGER, G. A. 1902. *List of Fishes, Batrachians and Reptiles collected by the late Mr. P. O. Simons in the Province of Mendoza and Cordova, Argentine*. Ann. Magaz. Nat. Hist., (7) 19: 336-339.
22. BUEN, F. F. DE. 1950. *El Mar de Solís y su fauna de peces*. Publ. Cient. Serv. Ocean. Pesca, S.O.Y.P. (Montevideo), N.º 2, parte 2a.: 47-144.
23. COPELAND, D. E. y DALTON, A. J. 1959. *An association between mitochondria and the endoplasmic reticulum in cells of the pseudobranchia of a Teleost. J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 5 (3): 393-396.

24. DORHN, A. 1886. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkorps. XI Spritzlochkieme die Selachien, Kiemendeckelkieme der Ganoiden, Pseudobranchie der Teleostier*. Mittel. Zool. Stat. Neapel, 1882/1906. (cit. VIALLI 1926).
25. EIGENMANN, C. A. 1907. *The poeciliid fishes of Rio Grande do Sul and the La Plata basin*. Proc. Unit. St. Natur. Mus., 32: 425-433.
26. ELIAS, H. 1949. *A re-examination of the structure of the mammalian liver*. Amer. J. Anat., 85: 379-427.
27. — 1955. *Origin and early development of the liver in various vertebrates*. Act Hepatol., Hamburg, 3 (3/4): 1/1-56.
28. FOWLER, H. W. 1936. *The marine fishes of West Africa*. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 70 (part 1), en pp. 415-417 (Cyprinodontidae, *Fundulus*).
29. GARMAN, S. 1895/97. *The Cyprinodonts*. Mem. Mus. Comp. Zool., Harvard, 19 (1): 1-179.
30. GOODRICH, E. S. 1958. *Studies on the structure and development of vertebrates*. t. II, pp. 519-521. ed. Dover Publ. Inc., N.Y.
31. GRANEL, M. F. 1922. a. *Structure et développement de la pseudobranchie des Téléosteens*. C. R. Acad. Scie., Paris, 175 (2): 322-324.
32. — 1922. b. *Signification morphologique de la pseudobranchie des Téléosteens*. C. R. Acad. Scie., Paris, 17 (2): 349-351.
33. — 1923. *Sur la présence d'oxydases dans les cellules spécifiques de la pseudobranchie des Téléosteens*. C. R. Soc. Biol., Paris, 88 (1): 591-593.
34. — 1924. *Sur la branchie de l'évaul (pseudobranchie des Selaciens)*. C. R. Acad. Scie., Paris, 178 (1): 2003-2005.
35. — 1926. *Signification morphologique et fonctionnelle de la pseudobranchie des Poissons*. C. R. Acad. Scie., Paris, 182 (1): 284-286.
36. — 1927. *La pseudobranchie des Poissons*. Arch. d'Anat. Microsc., 23 (7): 175-317.
37. GUEYSSÉ-PELLISSIER, A. 1945. *Les appareils respiratoires dans la série animale*. 1 vol., Payot, Paris.
38. GÜNTHER, A. 1866. Catalogue of the fishes in the British Museum (Physostomi). t. VI, pp. 1-368, ed. Trustees, Lond.
39. HASEMAN, J. D. 1910/11. *Some new species of fishes from the Rio Iguassú*. Ann. Carnegie Mus., 7: 374-387.
40. HENN, A. W. 1916. *On various South-American Poeciliid fishes*. Ann. Carnegie Mus., 10: 92-142.
41. HUBBS, C. R. 1924. *Studies on the fishes of the Order Cyprinodontes*. Miscel. Publ. Zool. Univ. Michigan, N.º 13 pp. 3-31.
42. — 1926. *Studies on the fishes of the Order Cyprinodontes VI*. Miscel. Publ. Zool. Univ. Michigan N.º 16 pp. 1-86.
43. IHERING, R. VON. 1931. *Cyprinodontes brasileiros (Peixes guarús)*. Sistemática e informações biológicas. Arch. Inst. Biol. Def. Agr. Anim., Sao Paulo, 4: 243-280.
44. MAZZA, F. 1907. *Sulle branchie supplementari di alcune Cyprinodonti*. Atti Congr. Natur. Ital., pp. 615-621 (cit. VIALLI, 1926).
45. MAZZI, V. e AGOSTINI, O. 1955. *Prime osservazioni citologiche e istochimiche sulla pseudobranchia spiracolare di Cyprinus carpio*. Atti Accad. Nazion. Lincei, ser. 8a., 18: 100-103.
46. MYERS, G. S. 1927. *An analysis of the genera of neotropical Callifishes allied to "Rivulus"*. Ann. Magaz. Natur. Hist., (9) 19: 115-129.
47. — 1931. *The primary group of oviparous Cyprinodont Fishes*. Stanford Univ. Publ. Biol. Scie., 6: 247-254.
48. NICHITA, G. 1928. *La pseudobranchie de Girardinus guppyi*. C. R. Acad. Scie., Paris, 186 (1): 1571-1573.
49. PAES M. DE L. 1952. *Algumas observações sobre a pseudobranchia de Gambusia holbrooki*. Rev. Fac. Cienc. Lisboa (2C) 2: 305-316.
50. PARKER, T. J. 1887. *On the blood vessels of Mustelus antarcticus*. A contri-

PSEUDOBANQUA EN *Fitzroyia lineata* (CYPRINODONTIFORMES; FITZROYIDAE) 295

- tribution to the morphology of the Vascular System in the Vertebrata. Philos. Trans. Roy. Soc. London, 177: 685-732.
51. POZZI, A. y BORDALE, L. 1945. *Sistemática y distribución de los peces de agua dulce de la República Argentina*. Anal. Soc. Arg. Estud. Geogr., 6 (2a.): 239-292.
 52. REGAN, C. T. 1906. *Description of a new Cyprinodont fish of the genus Jenynsia from Argentina*. Ann. Magaz. Natur. Hist., (7); 18: 154.
 53. — 1911. *The osteology and classification of the Teleostean Fishes of the Order Microcyprini*. Ann. Magaz. Natur. Hist., (8) 7: 320-327.
 54. — 1913. a. *The Poeciliid fishes of the genus Jenynsia*. Ann. Magaz. Natur. Hist., (8) 9: 232-234.
 55. — 1913. b. *A classification of the Cyprinodont Fishes of the Subfamily Poeciliinae*. Proc. Zool. Soc. London, 2: 977-1018.
 56. RIDWOOD, W. G. 1899. *On the relations of the Efferent Branchial Blood-vessels to the "Circulus Cephalicus" in Teleostean Fishes*. Proc. Zool. Soc. London, N.º 60: 939-956.
 57. SCATIZZI, I. 1930. *La pseudobranchia di Aequidens*. Atti Soc. Ital. Scie. Natur., Milano, 69: 169-173.
 58. — 1931. *Nuovi materiali per la conoscenza delle pseudobranchie nei Teleostei*. Pubbl. Staz. zool. Napoli, 11 (1): 31-61.
 59. TURNER, C. L. 1940. *Pseudoammonion, Pseudochorion and follicular pseudoplacenta in poeciliid fishes*. J. Morphol., 67 (1): 59-89.
 60. VIALI, M. 1924. *Ricerche sulle pseudobranchia dei pesci*. Atti Soc. Ital. Scie. Natur., Milano, 3: 10-20.
 61. — 1925. *La pseudobranchia di Amia calva e di Lepidosteus osseus*. Atti Soc. Ital. Scie. Natur., Milano, 64: 85-86.
 62. — 1926. *La pseudobranchia dei pesci*. Arch. Ital. Anat. Embriol., Firenze, 23: 49-117.

ProBiota

(Programa para el estudio y uso sustentable de la biota austral)

Museo de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP
Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina

Directores

Dr. Hugo L. López
hlopez@fcnym.unlp.edu.ar

Dr. Jorge V. Crisci
crisci@fcnym.unlp.edu.ar

Dr. Juan A. Schnack
js@netverk.com.ar

Versión Electrónica

Diseño, composición y procesamiento de imágenes

Justina Ponte Gómez

**División Zoología Vertebrados
FCNyM, UNLP**

jpg_47@yahoo.com.mx

<http://ictiologiaargentina.blogspot.com/>

<http://raulringuelet.blogspot.com.ar/>

Indizada en la base de datos ASFA C.S.A.