

Laboratorio de Fisiología animal de la Facultad de Ciencias
Universidad de Barcelona.
(Prof. F. Ponz)

Sobre la fisiología de la locomoción de *Blatta orientalis* (L) *

I. — Función de los ganglios extratorácicos

por Miguel Estartús y Francisco Ponz

(Recibido para publicar el 20 de diciembre de 1950)

Se conoce de antiguo la sucesión de los movimientos de las patas para la locomoción de los insectos. Algunas referencias antiguas sobre el tema (11, 12, 13, 22, 24, 28, 29, 46, 15) coinciden en la misma mecánica en la marcha de los insectos: la primera y tercera pata derechas, con la media izquierda, se mueven a la vez y alternan regularmente con las extremidades primera y tercera izquierdas y segunda derecha, que constituyen el otro grupo locomotor. El insecto descansa sobre un triángulo de sustentación, formado por las dos patas extremas de un mismo lado y la pata media del opuesto, en tanto que lleva hacia adelante las otras tres patas. La actividad mecánica de las patas, anatomía de las articulaciones y función de cada artejo en el movimiento locomotor en *Blatta orientalis* han sido debidamente estudiadas por Baldi (4).

Numerosos estudios han investigado los factores que determinan este tipo característico de locomoción; la coordinación de los movimientos de las patas en la marcha de los insectos es un capítulo importante dentro de las funciones del sistema nervioso central y para su investigación se ha debido atender a la parte que pueden tomar en ella los diferentes ganglios y los conectivos y comisuras entre los mismos. Atenderemos en esta primera nota a la función que desempeñan los ganglios supra e infraesofágicos y los abdominales.

Dujardin (17) decapitó diferentes insectos y pudo comprobar que podían mover las alas, marchar, efectuar movimientos de defensa, de limpieza, etc. Faivre (19, 20) encuentra que *Dytiscus*,

* La parte experimental corresponde a la memoria doctoral de don Miguel Estartús, Universidad de Madrid, 1950.

después de la extirpación de los ganglios supraesofágicos, puede avanzar, aunque los movimientos de las extremidades se hacen más débiles; por el contrario, la extirpación de los ganglios infraesofágicos anula el movimiento progresivo, tanto en tierra como en el agua, aunque las extremidades no están paralizadas y responden a los estímulos. Para él, los ganglios supraesofágicos son el asiento de la «voluntad» y dirección de movimiento, mientras que los infraesofágicos actuarían como centros de estímulo y coordinación. Yersin (47), a diferencia de Faivre, sostiene que también los ganglios torácicos tienen parte en la «voluntad» y regulación del movimiento, puesto que *Blatta* decapitada aún puede andar y limpiarse, aunque estos movimientos son más lentos e inseguros. Dubois (16), en un trabajo sobre los Piróforos de las Antillas (Coleopt.), observa que la destrucción de los ganglios cerebroides, la de los ganglios subesofágicos o la decapitación no suprimen la marcha del insecto, si bien es algo insegura.

Bethe (7) considera que los ganglios supraesofágicos de los Artrópodos, no son asiento de la coordinación de movimientos, ni de la espontaneidad, así como tampoco de la dirección (Faivre) ni de un centro general de movimiento (Steiner). Ninguno de los complicados reflejos que se observan en el animal normal (con excepción de aquellos que únicamente pueden darse por una correlación entre el cerebro o ganglios supraesofágicos y la cadena nerviosa ventral) desaparece por aislamiento del cerebro (movimientos de marcha, de natación, vuelo, giro, limpieza, copulación, etc.). Los movimientos, sin embargo, resultan alterados, puesto que el tono de los músculos es anormal. El cerebro es también en los Artrópodos un inhibidor de reflejos, puesto que en el animal descerebrado se manifiestan reacciones ante estímulos ineficaces en el animal normal; por otra parte, los animales operados están casi continuamente en movimiento, haciendo pausa sólo muy raramente, mientras que los que están en estado normal presentan largos ratos de calma y sólo realizan movimientos cuando hay una causa para ello.

Para Steiner (38), *Blatta orientalis* y *Carabus auratus*, después de la extirpación de los ganglios cerebroides, al igual que después de la decapitación, pueden seguir efectuando movimientos locales perfectamente regulares. Análogos resultados obtiene Pompilian (31) en *Dytiscus marginalis*. En varios coleópteros, mosca común, avispas y hormigas rojas de los bosques, Prowaezak (33) observó que después de la extirpación de los ganglios infraesofágicos hay dificultad e inseguridad en la marcha, por lo que les atribuye cierto papel en la locomoción.

Ewing (18), en distintos Acrídidos, encuentra que los ganglios subesofágicos no contienen ningún centro de correlación del mo-

vimiento, puesto que después de su extirpación así como por decapitación se conservan los reflejos de giro, marcha, salto y vuelo, aunque parece ser poseen cierta influencia sobre el sentido del equilibrio. En las Libélulas decapitadas no se presentan movimientos de marcha (Uexküll, 45), sino que se les desarrolla un reflejo activo de fijarse al substrato, que normalmente es inhibido por el cerebro; la iniciativa y dirección de la marcha parece depender del cerebro, mientras que la coordinación de los movimientos de la misma correrían a cargo de interrelaciones musculares reguladas por los ganglios de la cadena ventral. Sasse (37) en larvas de *Lucanus cervus*, Col, llega a resultados parecidos a los descritos por Bethe. De sus observaciones en imagos de varios lepidópteros Kopec (26) concluye que los ganglios infraesofágicos no son ningún centro de coordinación para los movimientos normales de la marcha, ni para el vuelo; representan, sin embargo, un órgano inhibidor reflejo; la irritabilidad y los movimientos reflejos en las mariposas sin ganglios subesofágicos son mucho más intensos que en las normales. Rabaud (34) haciendo experiencias de inmovilización refleja en insectos, pudo comprobar después de la decapitación de los mismos, que se mueven e incluso vuelan. Otros, por el contrario, quedan inmóviles. En la mosca común y en *Blatta orientalis*, Comes (14) ve que después de la decapitación se conservan los movimientos espontáneos e igual ocurre en la última después de la sección de la cadena ganglionar antes del primer par de ganglios torácicos; de aquí deduce que en la coordinación de los movimientos locomotores no incumbe a los ganglios cefálicos ninguna hegemonía. Lo mismo opina Baldi (3) respecto a los supraesofágicos, aunque observa que la ablación de los ganglios subesofágicos si no suprime la motilidad refleja y espontánea de cada uno de los artejos del cuerpo, sí hace imposible la coordinación enteramente normal de sus movimientos; supone Baldi, que estos ganglios son una especie de puente nervioso por el cual deben pasar las corrientes nerviosas que se dirigen a la musculatura de los artejos y determinar allí los fenómenos de la locomoción. En otro trabajo (4) con *Blatta orientalis*, encuentra, en abierta oposición a Comes (14), una ausencia de actividad después de la decapitación. Sólo se producen movimientos en las extremidades cuando se las estimula, pero son totalmente irregulares, no son coordinados y de ninguna forma pueden compararse a una locomoción normal, aunque pueden conducir a un desplazamiento del animal. La locomoción de una *Blatta* no lesionada se distingue, según Baldi, por su continuidad, regularidad y dirección fija, produciéndose por una acción coordinada de todas las extremidades y a una velocidad prefijada, no interrumpiéndose por ninguna reacción circunstancial, o movimiento de las distintas patas. Después de

la decapitación, ya sea espontáneamente, o por irritación, se producen movimientos de temblor y de limpieza en las extremidades. El autor, después de la extirpación de los ganglios subesofágicos, observa estos mismos fenómenos, llegando a la conclusión de que estos ganglios, en *Blatta*, tienen la misma importancia para la locomoción que en los Coleópteros, en los que según él (3), no es posible una verdadera locomoción si faltan los mencionados ganglios. Sus resultados son, pues, claramente discrepantes de los de otros autores. La coordinación de movimientos para la marcha (5) no sería afectada por sección de un solo conectivo entre los ganglios infraesofágicos y primer par torácico; sólo hay ligeras alteraciones en el tono muscular.

V. Buddenbrock (9), en sus importantes experimentos sobre el *Dixippus morosus*, sostiene que los ganglios cerebroides, aparte de su función sensitiva, tendrían un papel inhibitor, como se deduce del llamado reflejo de rigidez o inmovilidad. Los ganglios faríngeos obrarían de un modo contrario a los cerebroides, puesto que si se secciona la cabeza a *Dixippus* queda éste sin movimiento. Para él estos ganglios carecen de actividad coordinadora y se comportan como un centro de excitación; por corte de una de las dos comisuras que unen los ganglios faríngeos con el primer par torácico, no hay alteración en la coordinación y sólo hay cierta debilidad de la parte operada; es decir, los ganglios sub-esofágicos ejercerían una influencia excitadora sobre los ganglios torácicos, quizá por facilitación refleja. Más recientemente (10), describe que la mayoría de los insectos quieren andar y volar después de la decapitación y que la coordinación de la marcha depende, no de los ganglios superiores, sino solamente de los torácicos. Lo mismo encuentra Baldus (6) en larvas e imagos de libélulas y a resultados semejantes llegaron posteriormente Lang (27), Roeder (36) y Holst (23).

Distinto comportamiento refiere Alverdes (2), en la larva de *Cloëon*, ya que después de la destrucción de los ganglios infraesofágicos nunca se produce un movimiento coordinado de locomoción, que aquí estaría dominado por éstos. Tirelli (43) en diversos Coleópteros, observa que la extirpación de los ganglios supraesofágicos o su lesión bilateral, si bien no altera la coordinación, provoca modificaciones en la posición y el movimiento; por el contrario, la decapitación o la extirpación de los ganglios infraesofágicos produce parálisis de las extremidades (44). Considera a los ganglios infraesofágicos (43) como centro de coordinación y armonización de las sensaciones extero y propioceptivas y como punto de partida de los impulsos motores. También supone que para la locomoción normal tienen importancia los supraesofágicos, debido a que recogen los estímulos sensitivos más importantes y los coordinan, además de tener acción inhibitoria.

Ten Cate (40) informa que después de la decapitación la *Periplaneta americana* puede correr durante varios días como si se tratara de un animal normal, no alterándose para nada la coordinación de la marcha. Seccionando las comisuras que unen los ganglios torácicos con los subesofágicos, en los mismos insectos, amputados de patas medias (42), hace análogas observaciones, es decir, la marcha a pasos cruzados, característica de los insectos a los que faltan las patas medias, no es alterada aunque se hayan seccionado aquellas comisuras. De esto deduce que el fundamento de la coordinación de los movimientos locomotores tiene que estar en los ganglios torácicos. A Portier (32) los insectos decapitados, unas veces se le desplazan sin cesar (coleópteros, hemípteros), y otras le quedan completamente inmóviles (lepidópteros), siendo la locomoción casi siempre alterada en el insecto decapitado. En *Hydrophilus* y *Dystiscus* se han referido (8) alteraciones características en la coordinación cuando se extirpan los ganglios supraesofágicos o los supra e infraesofágicos.

Como se deduce de lo expuesto las opiniones sobre la influencia de los ganglios supra e infraesofágicos en la locomoción son discordantes, bien por tratarse de experiencias en especies distintas, bien por diferir entre sí los resultados obtenidos en una misma especie por diversos investigadores. El acuerdo es general, en cambio, respecto a que los ganglios abdominales no influyen en la coordinación de los movimientos para la marcha de los imagos. Segmentos torácicos aislados de *Periplaneta* (*Blatta orientalis*) pueden continuar sus movimientos de locomoción (14), y en el mismo Ortóptero (4) la extirpación del abdomen sólo provoca una marcha algo oscilante debido a la ausencia del peso normal del abdomen. Ten Cate (42), en *Periplaneta americana* amputada de patas medias, observa también que la marcha no es alterada después de la sección de los conectivos que unen el último par de ganglios torácicos con el primer par abdominal.

Métodos

Se ha practicado la decapitación, descerebración y sección de conectivos entre el tercer par de ganglios y primer par abdominal.

La técnica de *decapitación* es sencillísima : con unas tijeras finas se separa de un corte la cabeza del resto del cuerpo del animal.

La *descerebración* requiere más cuidado : sobre una placa de corcho se fija al insecto con la ayuda de tres alfileres finos de entomólogo, al objeto de causar el menor daño al animal. Con dos de los citados alfileres fijos a los lados del penúltimo segmento abdominal y con el otro en la parte superior y central del labro se sujeta al insecto en posición normal sobre la placa. La operación se prac-

tica bajo lupa (6X). Mediante tres cortes efectuados con un bisturí de lámina muy delgada y estrecha, se limita una región triangular, cuya base se encuentra entre la porción más elevada de las láminas epicraneales y su ápice o vértice en la distancia media de ambas antenas. Al separar con unas pinzas dicha pieza triangular se extirpa casi todo el clipeo posterior y la parte anterior de las citadas láminas, lo que deja el cerebro al descubierto. Estas operaciones dañan la parte superior de los ojos que también es extirpada. La salida de hemolinfa, entorpece la visión neta de los ganglios supraesofágicos por lo que es aconsejable secar la herida, con un poco de algodón o papel de filtro. Con un bisturí de oftalmólogo se cortan los nervios antenales y ópticos, acabando de resecar el cerebro ayudados, en su caso, de unas pinzas finas. Se quitan los alfileres y puede pasarse a la observación de los resultados algunos minutos más tarde. La operación en sí no requiere mucha práctica y las dificultades son mínimas, pero al objeto de perturbar en el menor grado posible el sistema nervioso del animal, conviene hacerla lo más rápidamente posible.

La *sección de conectivos* ha sido hecha por nosotros de la siguiente forma: el animal era fijado sobre el dorso mediante pez algo caliente (en estado pastoso) encima de un soporte de corcho (por ejemplo un tapón de cabeza lo bastante ancha para permitir asentar sobre ella el cuerpo del animal). Conviene tantear el grado de temperatura de la pez, pues si es muy caliente puede dañar el cuerpo del insecto y si es fría no permite fijarlo bien. Si se tiene cuidado en este detalle, la fijación del insecto es muy buena y dura lo suficiente para operar bien con él, a pesar de los desesperados esfuerzos que realiza para liberarse. Más tarde, cuando la operación está realizada, es fácil desprender el insecto, haciendo presión con la ayuda de una espátula, entre el cuerpo de aquel y la capa de pez ya reseca, cuidando no herirlo. Usamos y aconsejamos la pez porque de todos los «mastic» probados es el que dió mejores resultados. Una vez dispuesto el animal, se separa el tercer par de patas hacia adelante, mediante un hilo unido a dos alfileres que pueden clavarse a un soporte de corcho que a su vez sirve de base de fijación al tapón sobre el que está el insecto. Aquí se requiere algo de paciencia, pues no estando el insecto narcotizado, mueve las patas, alterándose a veces la posición en que habíamos colocado el tercer par de patas, que puede caer hacia atrás, molestando en el campo operatorio. Se hace una pequeña herida, con un bisturí fino, en la membrana intersegmental que separa el tercer segmento torácico del primero abdominal. Es fácil entonces, previo secado con un papel de filtro de la pequeña cantidad de líquido que sale por la herida, introducir en la misma un pequeño ganchito de metal o de vidrio, y con él elevar la parte de los conectivos que hay entre

el tercer par de ganglios torácicos y el primer par abdominal; ahora es ya fácil desgarrarlos, o, como hemos preferido siempre, para evitar posibles lesiones en los ganglios, cortar los colectivos con tijeras finas, mientras se sostienen suavemente con el ganchito mencionado. Estas operaciones se hacen bajo lupa (6X) y si están bien realizadas la pérdida de hemolinfa es muy pequeña, los insectos la resisten bien y se puede pasar a las experiencias algunos minutos más tarde.

Resultados

a) *Decapitación*

Las múltiples experiencias realizadas en *Blatta* decapitada, o, en las que se les habían aislado los ganglios esofágicos, por sección de los conectivos que unen éstos con el primer par torácico, han permitido las siguientes observaciones:

El insecto puede andar espontáneamente, aunque sus movimientos son más lentos e inseguros y con frecuencia son interrumpidos por fuertes reflejos tónicos que afectan a las patas y al cuerpo. La coordinación de la marcha es normal, aunque a veces es difícil observarla, dados los movimientos de las patas ya mencionados y las inclinaciones del cuerpo hacia un lado prefijado, que pueden hacer perder el equilibrio al animal, hasta quedar invertido, con su cara ventral al aire. Los desplazamientos espontáneos los realizan de tarde en tarde, duran poco tiempo y son débiles. Por estímulo mecánico, ya sea tocando el abdomen, o por suave pinzamiento, se observa una coordinación normal en la marcha, que al poco tiempo se interrumpe por los movimientos irregulares ya citados. El animal presenta espontáneamente reflejos de limpieza, sobre todo con el tercer par de patas, con las que con frecuencia se limpia los bordes del abdomen; su intensidad aumenta si previamente el insecto ha sido excitado. El reflejo de inversión se conserva, mas no es tan rápido como en los animales normales. El reflejo de prensión o agarrarse a un objeto estando el insecto en posición invertida, es normal, y se realiza con las seis patas. Por espontaneidad *Blatta* puede ir hacia la derecha o hacia la izquierda y se desvía de los obstáculos interpuestos en su camino, aunque muy lentamente. Casi siempre al intentar cogerlas presentan movimientos reflejos bruscos como sacudidas, en los que el tercer par de patas juega un papel principal. Es muy interesante hacer notar el predominio de tono de los músculos flexores sobre los extensores en el animal decapitado, el cual es más perfecto y visible cuando se desplazan; esto

da lugar a una elevación del cuerpo sobre el substrato mayor que lo normal y a una pronunciada rigidez de las patas.

La supervivencia a la decapitación es bastante larga: generalmente más de 24 horas, habiéndose dado un caso de 108 horas (a 27° C). Raffy (35), daba como dato de supervivencia de algunas horas a un día.

b) *Descerebración*

El insecto descerebrado puede andar espontáneamente siendo la coordinación de los movimientos de las patas normal. Sin embargo, la espontaneidad se halla algo disminuída aunque no tanto como en el caso de decapitación. Al cabo de poco tiempo quedan en reposo, apareciendo a veces movimientos irregulares de las extremidades, posiciones anormales del cuerpo que se levanta sobre sus patas posteriores y temblores. Presentan, ya sea de manera espontánea, o, por estímulo mecánico, reflejos de limpieza sobre los bordes del abdomen con el tercer par de apéndices locomotores. Todos estos movimientos no son tan acusados como en el animal decapitado y facilitan, por lo tanto, una mejor observación de la coordinación. Si cuando están en reposo, se las excita por estímulo mecánico, andan en seguida, bastando a veces un ligero estímulo; desde luego, la coordinación es normal. Si se intenta cogerlas o bien se las excita con estímulos mecánicos fuertes, suelen presentar los movimientos bruscos, como sacudidas, que de manera especial afectan al tercer par de patas y que también se veían en *Blatta* decapitada. Los reflejos de inversión, apartarse de un objeto y de prensión o agarrado, estando el insecto invertido, cara ventral al aire, son normales; aunque no presentan la rapidez de los observados en los intactos, son más rápidos que en el insecto decapitado. El reflejo de inversión es el que parece ser más perfecto. En todos los casos hallamos fuerte predominio del tono flexor sobre el extensor, siendo la posición del cuerpo más elevada que en los animales normales. Esta alteración del tono muscular es mucho más pronunciada cuando el insecto se desplaza. *Blatta* descerebrada puede también apartarse durante la marcha hacia la derecha o izquierda, espontáneamente o por estímulo.

La supervivencia a la descerebración es mucho menor que a la decapitación, siendo de 12-16 horas.

c) *Aislamiento de la cadena abdominal*

Después de la sección de conectivos entre el tercer par de ganglios torácicos y primer par abdominal, no se observa ninguna alteración en la coordinación de movimientos para la marcha de

estos insectos. La espontaneidad y todos los movimientos reflejos (inversión, limpieza, prensión, apartarse de un obstáculo, etc.) son normales. Quizá haya poca precisión y rapidez en el reflejo de inversión, pero esto no hemos podido determinarlo con exactitud. No hay tampoco variación en el tono muscular ni movimientos irregulares de ninguna clase. Lo único apreciable es la pérdida de la reactividad locomotora por excitación abdominal, como lógica consecuencia de la sección de las vías; aunque se excite el abdomen del insecto, éste no da ni un paso. Si la excitación es muy fuerte, pinzando por ejemplo con fuerza un cerco o los bordes del abdomen, éste se inclina ligeramente hacia el lado opuesto, por ser reflejo puramente abdominal.

Discusión

1. — *Coordinación*

Las observaciones realizadas en *Blatta* decapitada y descebrada prueban que tanto la ausencia de los ganglios supra e infraesofágicos como de los suproesofágicos sólo, no impide la coordinación de los movimientos para la marcha, que se consigue por tanto plenamente por los ganglios torácicos. Estos resultados coinciden con los de Steiner (38), en *B. orientalis* y con los de otros en diferentes Artrópodos (6,7,9,10,27,32,36). Iguales resultados a los de nuestras experiencias de decapitación o extirpación de los ganglios infraesofágicos, habían sido referidos (14,18,23,26,35,40,42,45,47), probando que la coordinación de los movimientos para la marcha no depende de éstos. Respecto a los supraesofágicos nuestras conclusiones coinciden con otras anteriores (3,26,37,43).

Por el contrario, algunos han atribuído a los ganglios infraesofágicos un papel decisivo en la coordinación de movimientos para la marcha (2,3,4,19,20,25,26,30,43,44). En nuestras experiencias de decapitación hemos comprobado ciertamente inseguridad y lentitud de la marcha (7,33,47); frecuentes irregularidades en los movimientos de las patas (4,6,7,31); fuertes reflejos tónicos que afectan al cuerpo inclinándole de tal modo que a veces el animal pierde el equilibrio (4), pudiendo quizás suponerse, con Ewing (18), que los ganglios subesofágicos tendrían cierta influencia sobre el sentido del equilibrio; y poca duración y debilidad de movimientos (6,7,32,36), pero no pérdida de la coordinación precisamente. Los ganglios infraesofágicos no son necesarios para mantener la coordinación en la marcha, aunque sí, junto con los supraesofágicos ejercen cierta influencia excitadora y tónico-reguladora sobre el sistema torácico de coordinación locomotora del

insecto, facilitando los movimientos de la marcha normal. Quizás se trate de una influencia semejante a la de los reflejos laberínticos, cerebelo y sistema extrapiramidal en la locomoción de los mamíferos.

2. — *Espontaneidad*

Ya hemos indicado que la espontaneidad de la marcha en nuestro blátido se hallaba más afectada por decapitación que por descerebración, sin que se llegue a anular, sin embargo, como se había afirmado (4,6,9,23,27,32,36). Si bien es cierto que en *B. orientalis* decapitada se halla alterada la espontaneidad, lo que supone su marcada dependencia de los ganglios infraesofágicos, el hecho de haber visto andar espontáneamente al insecto en muchas ocasiones, nos prueban que también los ganglios torácicos pueden asumir tal función en cierto grado. Este criterio prevalecía también en otras experiencias (7,14,18,32,33,34,40,42,47). Por ablación de los ganglios supraesofágicos, al contrario de lo que suponen Faivre (19,20) y Uexküll (45), no se había encontrado alteración de la espontaneidad (3,6,7,9,26,27,32,36,37,43). En *B. orientalis*, no investigada por ellos, encontramos cierta influencia, aunque débil, de los ganglios supraesofágicos sobre la espontaneidad, si bien la acción de los ganglios infraesofágicos sobre aquélla es mucho mayor. Nuestro punto de vista estaría de acuerdo con las experiencias de Bethe (7), en el *Pachytilus cinerascens*, ortóptero como *B. orientalis*, en el que, de todos los artrópodos investigados, fué más difícil comprobar la espontaneidad, tras descerebración.

3. — *Inhibición refleja*

En las experiencias de descerebración de nuestro blátido no observamos tan claramente la acción inhibitoria refleja del cerebro defendida por algunos (7,9,27,36,37) en otros artrópodos, aunque los frecuentes movimientos de limpieza que especialmente afectan al tercer par de patas, y las exageradas respuestas reflejas de sacudidas del mismo par al intentar cogerlas o excitarlas por estímulos mecánicos fuertes, indicarían cierta acción de inhibición de reflejos, mantenida por los ganglios supraesofágicos. Advertamos que Tirelli (44), también cree que las patas posteriores tienen, tras descerebración, una actividad refleja mayor que los otros dos pares, atribuyendo al cerebro acción inhibitoria.

Contrariamente a lo observado por Bethe (7) en sus experiencias con diferentes artrópodos, *Blatta* descerebrada no está siempre en movimiento, sino que presenta largos ratos de pausa. Es

interesante que el mismo autor no observe tan claramente sus resultados en *Pachytilus*, ortóptero como el nuestro.

La inhibición supratóricica no está limitada a los ganglios supraesofágicos sino que también es ejercida por los infraesofágicos. Las experiencias de decapitación de nuestro blátido ponen de manifiesto un aumento de las respuestas reflejas del mismo tipo que las que presentan los animales descerebrados, pero en grado mucho más acusado. Lo mismo se deducía de otros trabajos (2,4,7,17,26,31,39,47).

4. — *Coordinación de reflejos*

El reflejo de inversión, el de evitar obstáculos interpuestos en su camino y reconocidos por las patas y la presión de objetos con las mismas cuando éstas no tocan el suelo, son esencialmente torácicos y no desaparecen por descerebración ni por decapitación. Sin embargo, se aprecia un entorpecimiento de los mismos, con movimientos más lentos e inseguros, más acusado por la falta de los ganglios infraesofágicos que por la mera descerebración. Hay pues una influencia de los ganglios superiores en la ejecución de tales reflejos torácicos, más marcada por parte de los infraesofágicos que por los cerebroides. Esta conclusión en nuestro insecto se apoya también en los resultados de Bethe (7), en *Pachytilus* y otros (6,18,26).

5. — *Dirección de la marcha*

Como se ha dicho, se ha atribuído a los ganglios esofágicos superiores un papel preponderante en la dirección del movimiento (Faivre, 1857), suponiendo sean el órgano de la dirección (43,45). *Blatta* descerebrada puede ir espontáneamente o por estímulo, hacia la derecha o izquierda y si encuentra un obstáculo se aparta igualmente. Aunque todos estos movimientos no acusan la rapidez y precisión de los observados en los blátidos normales, no creemos que el cerebro en estos insectos sea órgano imprescindible para la dirección. Coincidimos pues con Bethe (7) que se basa principalmente en sus observaciones en *Hydrophilus* y con Balduş (6). Las observaciones en *Blatta* decapitada prueban que tampoco la falta de los ganglios infraesofágicos suprime la dirección, aunque ésta queda mucho más limitada que en los animales descerebrados.

6. — *Tono inhibitor*

Las irregularidades y rigidez de las patas, las posiciones anormales del cuerpo que se observan a veces y el frecuente predominio

de los músculos flexores sobre los extensores, vistos tanto en el animal descerebrado como decapitado, prueban que los ganglios supraesofágicos tienen efectivamente una acción permanente inhibitoria sobre el tono muscular (6,7,30). Este predominio de los músculos flexores sobre los extensores no puede atribuirse al «fototono» (1,21), puesto que no se manifiesta, después de haber cegado con pez, uno o los dos ojos compuestos de *Blatta orientalis*, así como tampoco cegando la totalidad de los simples y compuestos. Las anomalías de la marcha que frecuentemente aparecen en *Blatta* descerebrada y decapitada tendrían pues su explicación en la alteración del tono muscular de las patas ejercido desde los ganglios supraesofágicos (7).

Hemos observado, aunque no podemos precisarlo con exactitud, que el predominio de los flexores sobre los extensores y por lo tanto la elevación del cuerpo, es algo mayor en nuestro blático descerebrado que decapitado. A base de esta experiencia podríamos admitir que los ganglios infraesofágicos tendrían una acción excitadora sobre el tono muscular de las patas, reduciendo algo, al mismo tiempo, el tono inhibitorio supraesofágico. Kopec (26), en sus experiencias con orugas de mariposas a las que había extirpado los ganglios subesofágicos, atribuye también a éstos el papel de centro inhibitorio, respecto de la influencia que posee el cerebro y los ganglios de la cadena nerviosa ventral sobre el tono, capacidad de contracción y excitabilidad de la musculatura.

Las discordancias halladas en *B. orientalis* decapitada entre Comes (14) y Baldi (4), se pueden explicar teniendo en cuenta que este último entiende la «coordinación», como «aquellos movimientos oportunos y determinados que colaboran para instituir una cierta acción de conjunto de todas y cada una de las patas», criterio sumamente restringido y distinto del generalmente aceptado de «ordenación cronológica estable de movimientos de las patas, normal o instaurada experimentalmente, que posibilita una progresión eficaz del animal». Las variaciones de tono provocadas por las operaciones y los cambios de orden de movimientos que se instauran con ello, son muy a menudo causas de diferencias de comportamiento locomotor que nunca pueden considerarse rigurosamente *normal*.

También Baldi (4) niega la espontaneidad en *Blatta* decapitada, en oposición a Comes (14). Como ya hemos dicho, aunque la espontaneidad se conserva algo, se halla, sin embargo, muy afectada en la mayoría de estos bláticos decapitados, lo que supone una notable influencia de los ganglios subesofágicos sobre ella.

7. — *Cadena abdominal*

Nuestras experiencias prueban, de acuerdo con Comes (14), Baldi (4) y Ten Cate (42), que los ganglios abdominales no influyen en absoluto la coordinación de los movimientos para la marcha, la que dependería únicamente de los ganglios torácicos. Tampoco tendrían acción ni en la espontaneidad ni en el tono muscular. La menor rapidez y precisión en el reflejo de inversión, que a veces nos pareció observar, se explicaría por la pérdida de la colaboración del abdomen.

Resumen

Se estudia en la cucaracha *Blatta orientalis* la influencia de ganglios supra e infraesofágicos y abdominales sobre la locomoción y algunos reflejos que afectan a los apéndices locomotores, mediante la observación de los efectos de la decapitación, descerebración y sección de conectivos que unen los ganglios torácicos de los infraesofágicos y abdominales.

La coordinación de los movimientos para la marcha se conserva con los ganglios torácicos solamente. *Blatta* decapitada presenta inseguridad, lentitud, a veces pérdida del equilibrio, debilidad de movimientos pero no pérdida de la coordinación en la marcha. Las irregularidades citadas son, en general, menos intensas si los animales conservan los ganglios subesofágicos.

La espontaneidad se disminuye por la descerebración y aún más por la decapitación, sin que se pierda totalmente.

Los ganglios supraesofágicos ejercen una acción inhibitoria de reflejos, de la que el animal se libera por descerebración con lo que se observa una exaltación de las respuestas reflejas que afectan, sobre todo, al tercer par de patas. Esta exageración de respuestas es todavía mayor si se extirpan también los ganglios infraesofágicos.

Ni la descerebración ni la decapitación suprimen los reflejos de inversión, prensión de objetos cuando las patas no se apoyan, reconocimiento y evitación de obstáculos que así aparecen como esencialmente torácicos y sólo se hacen algo más torpes e inseguros. Los centros superiores y especialmente los infraesofágicos deben ejercer cierto control de los reflejos torácicos.

Los ganglios abdominales no influyen sobre la coordinación locomotora.

El control que ejercen los ganglios superiores sobre los movimientos de las patas, hace pensar en que su acción sea hasta cierto punto, comparable a la ejercida por el sistema extrapiramidal y el cerebelo en la locomoción de los mamíferos.

Summary

Information on the influence of suprathoracic ganglions in the locomotion of insects are rather discordant. Many differences may be considered systematical, but even within the *Blatta* species opposing results were found. The question is therefore revised in the present paper.

In the cockroach *Blatta orientalis*, the influence of supra- and infra-esophagic and abdominal ganglions on locomotion and some reflexes affecting locomotors apendices are studied observing the effects of decapitation, descerebration and section of connections uniting the mentioned ganglions.

Coordination in the walking movements is possible with only thoracic ganglions. The beheaded *Blatta* shows insecurity, slowness, some times lose of equilibrium, weakness of movements, but not lose of coordination in walking. The mentioned irregularities are in general less intense if the animals conserve the sub-esophagic ganglions.

Spontaneity is diminished by descerebration and still more by decapitation, without being totally lost.

The supra-esophagic ganglions exercise an inhibiting effect on the reflexes, from which the animal is freed by descerebration, an exaltation of reflex responses being observed, which affects above all the third pair of legs. This exaggeration of responses is still greater if the infra-esophagic ganglions are also sectioned.

Neither descerebration nor decapitation abolish the reflexes of inversion, seizing of objects when the legs are free and recognizing and avoiding of obstacles, this reflexes appearing to be essentially thoracic and becoming only some what more awkward and insecure. The superior and specially the infra-esophagic centers must exercise a certain control on the thoracic reflexes.

The abdominal ganglions have no influence on locomotor coordination.

The control exercised by the superior ganglions on the movements of the legs suggest that their action may be to a certain point comparable to that exercised by the extra-pyramidal system and cerebellum in the locomotion of mammals.

Bibliografía

- (1) ALVERDES, Fr.: *Biol. Zbl.*, 45. 1925.
- (2) ALVERDES, Fr.: *Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, 3, 558. 1926.
- (3) BALDI, E.: *Atti della Soc. Ital. Sc. Nat.*, 60, 11. 1921.
- (4) BALDI, E.: *Boll. Ist. Zool. Univ. Roma*, 2. 1924.
- (5) BALDI, E.: *Boll. di Zool. pubblicato dall'Unione Zool. Ital.*, 9, 65. 1938.
- (6) BALDUS, K.: *Zeitschr. j. wiss. Zool.*, 121, 557. 1924.
- (7) BETHE, A.: *Pflügers Arch.*, 68, 449. 1897.
- (8) BETHE, A. y WOITAS, E.: *Arch. ges. Physiol.*, 224, 821. 1930.
- (9) BUDDENBROCK, W. von: *Biol. Zbl.*, 41, 41. 1921.
- (10) BUDDENBROCK, W. von: *Grundriss der vergleichenden Physiologie*. 2.^a ed. T. I. Verlag von Gebrüder Borntraeger. Berlin, 1937.
- (11) BURMEISTER: *Handbuch der Entomologie*. T. 1. 1832.
- (12) CARLET: *C. r. Acad. sc. de Paris*, 89, 1124. 1879.
- (13) CARLET: *C. r. Acad. sc. de Paris*, 117, 565. 1888.
- (14) COMES, S.: *Boll. Sedute. Accad. Sci. natur. Catania*, 49. 1921.
- (15) DEMOOR, J.: *Arch. de Biol.*, 10, 567. 1890.
- (16) DUBOIS, R.: *Bull. de la Soc. Zool. de France*, 11, 1. 1850.
- (17) DUJARDIN, F.: *Ann. des Sci. Natur.*, III, s. 14, 1850. Ref.: TEN CATE, J. 1931
- (18) EWING, H. Z.: *Kansas Univ. Sci. Bull.*, 2, núm. 11. 1904. Ref.: TEN CATE, J., 1931.
- (19) FAIVRE, E.: *C. r. Acad. des Sc.*, 44, 271. 1857.
- (20) FAIVRE, E.: *C. r. Acad. des Sc.*, 45. 1857.
- (21) GARREY, W. E.: *J. Gen. Physiol.*, 1, 101. 1918.
- (22) GRABER: *Die Insekten*. München. 1877. Ref.: DEMOOR, J., 1890.
- (23) HOLST, E. von: *Pflügers Arch.*, 234. 1934.

- (24) KIRBY y SPENCE: *An introduction to Entomology*. Ref.: DEMOOR, J., 1890.
- (25) KOPEC, S.: *Zool. Anz.*, 40, 1912.
- (26) KOPEC, S.: *Zool. Jb.*, 36, 1919.
- (27) LANG, J.: *Biol. Zbl.*, 52, 1932.
- (28) MULLER: *Eléments de Physiologie*. Ref.: DEMOOR, J., 1890.
- (29) NEWPORT: *Insecta. The Cyclopaedia of Anatomy and Physiology*. Robert B. Todd. Ref.: DEMOOR, J., 1890.
- (30) POLIMANTI, O.: *Arch. ital. Biol.* 47, 1907.
- (31) POMPILIAN, M.: *C. R. Soc. Biol. Paris.*, 51, 1899.
- (32) PORTIER, P.: *C. R. Soc. Biol. Paris.*, 105, 441, 1930.
- (33) PROWAZEK, S.: *Zool. Garten.*, 4, 1900. Ref.: TEN CATE, J., 1931.
- (34) RABAUD, E.: *Bull. Soc. Zool. France.*, 42, 158, 1917.
- (35) RAFFY, A.: *C. R. Soc. Biol. Paris.*, 104, 657, 1930.
- (36) ROEDER, K. D.: *J. Exp. Zool.*, 76, 353, 1937.
- (37) SASSE, E.: *Zeitschr. f. Allgemeine Physiol.*, 13, 69, 1912.
- (38) STEINER, J.: *Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese. III. Abt. Die Wirbtlosen Tiere*. Braunschweig, 1898. Ref.: TEN CATE, J., 1931.
- (39) SZYMANSKI, J. S.: *Arch. ges. Physiol.*, 170, 1, 1918.
- (40) TEN CATE, J.: *Arch. néerland. Physiol.* 12, 327, 1928.
- (41) TEN CATE, J.: *Ergebn. der Physiol.*, 33, 137, 1931.
- (42) TEN CATE, J.: *Arch. néerland. Physiol.* 25, 401, 1941.
- (43) TIRELLI, M.: *Boll. dell'ist. Zool. Uni. Roma.*, 5, 84, 1927.
- (44) TIRELLI, M.: *Boll. Ist. Zool. Uni. Roma.*, 6. *Atti Accad. naz. Lincei.*, 8, 520, 1928.
- (45) UENKÜLL, J. von: *Z. Biol.*, 50, 168, 1908.
- (46) WEISS, E.: *Acta Helvetica Phys. med.*, 3, 378. Ref.: DEMOOR, J., 1890.
- (47) YERSIN, A.: *Bibliothèque Universelle de Genève.*, 34. *C. R. Acad. Sci. Paris.*, 44, 1857.

