

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)*

II. — Importancia de las patas en la coordinación nerviosa de la marcha

por Miguel Estartús y Francisco Ponz

(Recibido para publicar el día 20 de diciembre de 1950)

Los estímulos periféricos que se producen en los mismos apéndices locomotores y la presencia o ausencia de la función mecánica que cada uno de ellos ejerce, son de mucha importancia en la regulación nerviosa de la actividad locomotora.

Como demostró Carlet (5), los insectos a los que se extirpa el par de patas de un segmento, cualquiera que sea éste, se desplazan con las cuatro patas restantes avanzando simultáneamente las que están opuesta en cruz, y alternando las que están al mismo lado o en el mismo segmento; lo compara a la marcha de dos hombres, uno detrás del otro, con el paso cambiado, desplazamiento análogo al de los reptiles y batracios con aún mayor movimiento de vaivén que en éstos, ya que el cuerpo del insecto es rígido. La ablación del par medio puede provocar, sin embargo, frecuentes caídas (7). Bethe (1), von Uexküll (17), von Buddenbrock (3, 4) y Kuhl (12) han estudiado las consecuencias de la extirpación de las patas en diferentes artrópodos.

En *Hydrophilus* y *Dytiscus*, Bethe y Woitas (2), observan los efectos de la extirpación o inmovilización mecánica de las patas en la natación y la marcha, encontrando que la amputación no es equivalente a la inmovilización mecánica; por la primera aparece un nuevo tipo de movimiento perfectamente coordinado aunque diferente de la que presenta el animal con las seis patas,

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

mientras que en la inmovilización mecánica sólo se inhiben algo los movimientos de las patas libres sin que se instaure una nueva coordinación.

En ortópteros Ten Cate (15, 16) ha investigado más recientemente las consecuencias de la extirpación de patas, confirmando esencialmente los resultados de Buddenbrock (3).

Hemos querido analizar más detalladamente en *Blatta orientalis* hasta qué punto la presencia o ausencia de las patas condiciona las diferentes formas de coordinación de la actividad locomotora y cuáles pueden ser los factores implicados en estas influencias de los apéndices en la regulación nerviosa de la locomoción. Para ello, junto con experiencias en las que se extirpan diferente número de patas se practican otras de anestesia, fijación y curarización de los apéndices.

Métodos

La *amputación* de las patas se hizo entre la coxa y el trocanter, tal como describe Ten Cate (16), con tijeras. Si la amputación está bien hecha, apenas hay pérdida de hemolinfa y puede pasarse inmediatamente a la observación de los resultados. Se dejaba correr a los insectos, primero por una superficie lisa (placa de vidrio, papel satinado, plancha metálica pulida) y después, por otra rugosa (papel de filtro de grano grueso), al objeto de observar posibles diferencias en el comportamiento locomotor.

La *anestesia* se hizo en el fémur inyectando con una aguja de inyecciones, muy fina, una pequeña cantidad de clorhidrato de cocaína en solución acuosa al uno por mil. Esta concentración, buscada por tanteo, fué la que daba mejores resultados, ya que las superiores, producían fuertes convulsiones tóxicas que, terminaban con la muerte del insecto y las inferiores no daban resultados prácticos rápidos. Usando la concentración señalada, podía pasarse a la observación de los resultados pocos minutos más tarde. Como en el caso precedente, también fué observado el comportamiento locomotor de los insectos en superficie lisa y rugosa.

La *fijación* de las patas se hizo con pez. Basta aplicar una pequeña porción de pez, algo caliente, sobre la parte del cuerpo que sea más favorable para fijar la pata, de manera que la extremidad no puede tocar al substrato, cuando el insecto está en posición normal. La fijación de la pata al cuerpo es lo suficientemente fuerte para permitir pasar inmediatamente a la observación de los resultados.

Para la *curarización* se usaba solución de curare al uno por mil. Con una aguja de inyecciones muy fina, se inyectaba en la coxa una pequeña cantidad de solución de curare. La valoración

de la experiencia se hacía en los pocos minutos en que la pata era el único órgano afectado, ya que a la completa curarización de una pata, seguía, poco después, un efecto más general por difusión lenta de la droga.

En la fijación y en la curarización también fué observado el comportamiento locomotor sobre substrato liso y rugoso.

Resultados

Las figuras 1 a 18 resumen esquemáticamente las diferentes experiencias realizadas y los resultados obtenidos. Los círculos negros representan las patas normales; los círculos blancos las patas anestesiadas, fijadas o curarizadas; y las cruces las patas que faltan por amputación. Las líneas unen las patas que se mueven simultáneamente o con muy poca diferencia de tiempo. Los números expresan la sucesión de movimientos: las patas señaladas con el número 1 se mueven a la vez alternando con las que tienen el número 2. Si se desplazan despacio, pueden moverse las patas sucesivamente y el orden de movimientos se indica también por los números.

Los movimientos del animal intacto están representados en la figura 1. Como allí se indica, las patas primera y tercera derechas y segunda izquierda forman un grupo locomotor sincrónico que alterna con el otro grupo constituido por las otras tres patas de forma que el insecto se apoya en el substrato al menos por un trípode constituido por dos patas extremas de un lado y la media del opuesto.

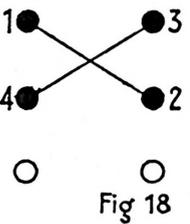
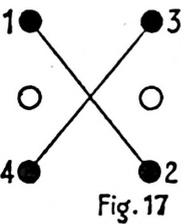
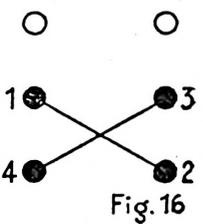
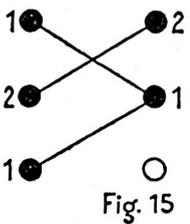
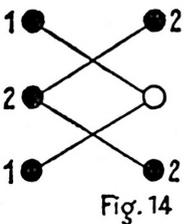
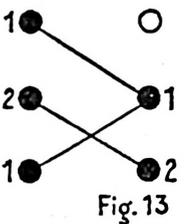
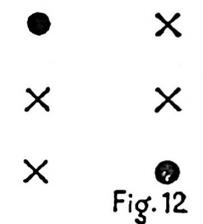
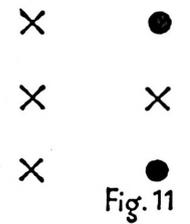
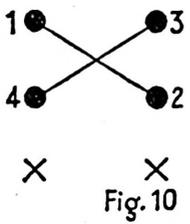
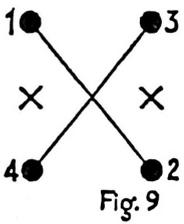
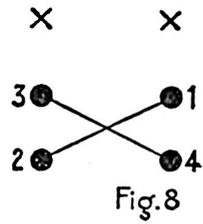
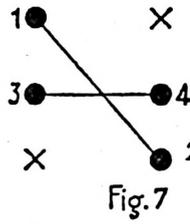
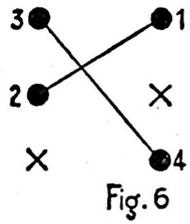
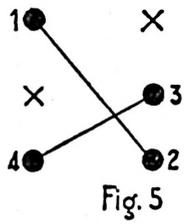
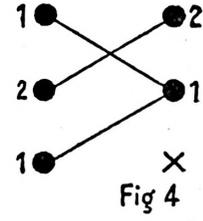
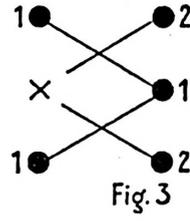
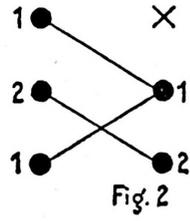
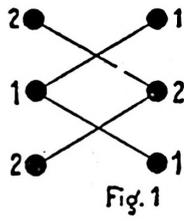
I. — Amputación

a) Amputación de una sola pata

Cualquiera que sea la pata extirpada (figs. 2, 3 y 4) el resto de las patas se mueve con la misma coordinación que en el animal normal de seis patas, tanto al desplazarse sobre superficie lisa como rugosa. Únicamente se entorpece la marcha, especialmente sobre substrato liso, en el caso de que se haya extirpado una pata del segundo par, conservándose, sin embargo, la coordinación.

b) Amputación de dos patas de distinto par

Se planearon las experiencias según se indica en los esquemas (figs. 5, 6 y 7). El insecto con cuatro patas puede desplazarse y correr con seguridad tanto sobre substrato liso como rugoso. Los movimientos de las patas se verifican según un



principio de coordinación diferente al del animal normal. Si la marcha es rápida las patas opuestas en cruz se mueven simultáneamente alternando los dos pares opuestos. Las patas que ahora se mueven simultáneamente pueden corresponder o no a las que lo hacían en la coordinación normal. Lo importante es que se consiga esta coordinación de la marcha a «pasos cruzados» con independencia de la anterior a la amputación.

Si el desplazamiento es lento los movimientos de las patas opuestas no son estrictamente simultáneos y las cuatro patas se mueven sucesivamente; sin embargo, el orden de sucesión corresponde, como se ve en las figuras, al mismo principio de la coordinación cruzada.

c) Amputación de dos patas de un mismo par

Después de la amputación (figs. 8, 9 y 10) los animales se comportan de acuerdo con el mismo principio señalado en el apartado anterior, y con la misma distinción, según corran o avancen despacio. En la carrera se establece la coordinación a «pasos cruzados» con movimientos simultáneos de las patas opuestas sea cual sea el par extirpado. Cuando marchan despacio sigue la coordinación cruzada pero con movimientos sucesivos. Únicamente ha de señalarse que las *Blatta* sin segundo par de patas suelen sufrir caídas frecuentes.

d) Amputación de más de dos patas

Si a *Blatta* se le amputa además de las patas medias una anterior y otra posterior del mismo lado (fig. 11), o bien, las patas medias y una anterior y otra posterior del lado opuesto (fig. 12), se observa durante los desplazamientos del animal, a veces bastante activos, que la tracción de la pata anterior facilita extraordinariamente el movimiento de la posterior y que incluso en el caso del insecto que sólo tiene intactas las patas anterior y posterior del mismo lado, es la tracción ejercida por la pata anterior la que estimula a la posterior provocando su avance. Aún más clara aparece la importancia que tiene la tracción ejercida por la pata anterior para estimular los movimientos de la posterior cuando se hace desplazar al animal sobre substrato liso.

e) Importancia del grado de amputación

Las variaciones de coordinación que se observan por amputación de dos patas sólo se presentan cuando afectan la casi totalidad de los apéndices.

Amputando solamente los tarsos del segundo par de patas

no se instaura la coordinación de la marcha a «pasos cruzados». Tampoco cuando la sección alcanza las tibias, aunque en este caso la marcha es ya algo balanceante. Incluso cuando la amputación alcanza el nivel medio del fémur puede observarse la coordinación normal de movimientos en las seis patas. Sólo al alcanzar la porción más proximal del fémur, casi en la coxa, se instaura claramente la coordinación cruzada; en estas últimas condiciones los muñones de las patas, a diferencia de los casos de amputación más distal, muy raras veces tocan el suelo.

2. — Anestesia

Se intentaba averiguar si el efecto de la amputación difería o no del resultado de la anestesia. Por ello se planearon los mismos tipos de experiencias que en la serie de amputaciones. La identidad de resultados en todos los casos estudiados nos hizo considerar superfluas algunas de las proyectadas. Las figuras 13 a 18 que corresponden a anestésias de una o dos patas expresan efectivamente que el anestésiar un apéndice ejerce la misma influencia sobre la coordinación de la marcha que la amputación del mismo. La pata anestesiada queda inmóvil y sin posibilidad de desempeñar ninguna función en la locomoción y ni tan siquiera proporciona al animal un apoyo pasivo mecánico. La pata cuelga o se arrastra sin participar en la locomoción.

3. — Fijación

Estas observaciones se hicieron para comprobar si la mera inmovilización mecánica de una o dos patas, tendría alguna influencia sobre el comportamiento locomotor. Se realizaron varias experiencias, fijando, o bien una pata, o bien dos, y en todos los casos y tanto sobre substrato liso como rugoso, pudimos comprobar análogos resultados a las experiencias de amputación y anestesia, ya mencionadas. Las mismas figuras 2 a 10 sirven para describir los resultados obtenidos.

4. — Curarización

Al objeto de ver las diferencias locomotoras entre la anestesia de una pata y la simple supresión de la transmisión motora en la placa motriz, por efecto del curare, emprendimos las mencionadas experiencias. La curarización se hizo, o bien en una pata o bien en dos, repitiéndose las principales experiencias hechas ya anteriormente. La observación de los resultados, tanto sobre superficie lisa como rugosa, nos dió análogas conclusiones, a las de las experiencias anteriormente citadas.

Discusión

La fisiología de coordinación de reflejos en los insectos parece responder a las características generales propias de los animales superiores, revelándose por ejemplo, fenómenos de convergencia, divergencia y cadenas de reflejos, como demostró Fraenkel (8). En lo que sigue haremos así uso de los conceptos fundamentales admitidos en la Fisiología General del Sistema Nervioso.

La amputación de una pata no modifica la coordinación primitiva de movimientos, ni la manera y orden de mover las restantes. Sólo en el caso de amputar una pata del par medio se observa cierta dificultad en los movimientos de las patas, quizá porque en una fase del movimiento el insecto tenía que apoyarse sobre las dos extremas (anterior y posterior) de un mismo lado. Por el contrario, la amputación de dos patas de distinto lado, ya del mismo segmento, de segmentos contiguos o del primer y tercer segmento, hace cambiar la coordinación normal de movimientos para la marcha, instaurándose una nueva modalidad locomotora llamada marcha a «pasos cruzados», en la que las patas sincrónicas son las opuestas en cruz cualquiera que sea el segmento a que correspondan y con entera independencia de la coordinación normal con seis patas. Este comportamiento de nuestro blátido concuerda con el de otros insectos (2, 3, 4, 5, 7, 15, 16). Demoor (7), a diferencia de Carlet (5), observó que la estabilidad del animal es mucho menor suprimiendo el par medio, que el primer o tercer par de patas; en *Blatta* se confirma este hecho y se generaliza respecto a cualquier otra doble amputación. Por el contrario, la estabilidad de *Blatta* es sensiblemente la misma por amputación del primer o del tercer par de patas, siendo la rapidez de la marcha mayor en el insecto provisto de patas anteriores y medias que en el que sólo tiene las patas medias y posteriores, punto de vista que coincide con las experiencias de Demoor (7), para quien la mecánica de la marcha normal permite prever estos resultados. puesto que el primer par de apéndices locomotores, dirigido hacia adelante, desarrolla durante la progresión una fuerza que actúa como tracción, y que repetidamente hemos podido comprobar en nuestras experiencias. Como las patas medias, aunque colaboran a la impulsión del cuerpo hacia adelante, son fundamentalmente patas de apoyo, se explica la menor estabilidad de los insectos a los que se les ha amputado dicho par, lo que está de acuerdo con el razonamiento de Demoor (7).

Se ha querido averiguar cuál es el determinante del cambio de coordinación en los insectos a los que se les amputan dos patas. Von Buddenbrock (3), considerando el caso del insecto al que

le faltan las patas medias, y que como sabemos anda a «pasos cruzados», se pregunta: «¿Cuál es el determinante de este cambio regulador? ¿El mecánico? Si por ejemplo la pata anterior de un lado, al adelantar, recibe todo el peso del cuerpo, el centro de gravedad pasará a gravitar sobre ella. La pata opuesta posterior quedará descansada. Y esto podría ser el determinante del cambio.» Sus experiencias en *Dixippus* restan mucha importancia a este factor: Amputa las patas medias de *Dixippus*, dejando un muñón hasta la mitad del fémur y mediante un corcho pegado al cuerpo dispone una pequeña plataforma sobre la que los muñones pueden apoyarse. En estas condiciones las patas intactas se mueven de acuerdo con la coordinación normal de un animal con seis patas: la sensación de apoyo de las patas en el suelo ha sido sustituida por el apoyo en el corcho, mientras los factores mecánicos de apoyo efectivo del cuerpo son naturalmente los mismos que en el caso de amputación total de dichas patas medias; luego la sensación de contacto de la pata parece determinar la coordinación locomotora y no la falta de su función mecánica. La falta de contacto entre el miembro amputado y el suelo podría ser pues uno de los factores de la coordinación de movimientos para la marcha. En nuestras experiencias hemos visto que por corto que sea el muñón, si éste toca el suelo el insecto conserva la coordinación normal. Ha de alcanzarse las proximidades de la coxa para que se establezca la marcha a «pasos cruzados». Bethe y Woitas (2), estudiando las alteraciones de los movimientos de las patas en la natación de *Dytiscus*, al amputar por trozos una o ambas patas nadadoras (posteriores) de este coleóptero, Kühl (12) en Braquiuros, y Ten Cate (15) en *Locusta viridissima*, llegaron a análogos resultados. Es curioso el caso de *Dytiscus* (2). En este coleóptero, que normalmente nada con las patas posteriores y si éstas faltan con las medias, no empieza a participar en los movimientos de natación la pata media del mismo lado que la posterior amputada, hasta que la amputación de esta última alcanza el fémur, y únicamente la pata media se extiende por completo en sentido horizontal, participando eficazmente en la natación, cuando la amputación de la pata posterior ha llegado a la articulación entre el fémur y la coxa. Esto prueba que en la natación de este díptero, la masa de pata perdida debe tener una cierta magnitud para que se produzcan alteraciones en la coordinación y que al no responder suficientemente el muñón a los impulsos nerviosos del ganglio, la excitación se dirija a otra pata. Por lo tanto, los estímulos periféricos son factor importante en la coordinación.

Además de los estímulos periféricos es a todas luces importante para la coordinación de movimientos que componen la marcha, la *tracción* que las patas anteriores ejercen sobre las medias

y posteriores. Ya veremos en un trabajo ulterior la gran importancia de este factor en experiencias de sección de conectivos en nuestro blático. Pero también se manifiesta especialmente en las experiencias en que extirpábamos cuatro patas, que confirman los resultados de Ten Cate (15) en *Locusta viridissima*. En *Blatta orientalis* amputada de patas medias y que anda a pasos cruzados, la falta de los estímulos de las extremidades locomotoras medias y la tracción ejercida por el primer par de apéndices locomotores sobre el tercero, combinado con los estímulos periféricos que reciben las patas intactas, es lo que determina la nueva coordinación cruzada; este punto de vista, de acuerdo con nuestras experiencias, puede generalizarse a todos los casos de amputación de dos patas.

Los resultados de anestesia de patas comprobaron que la supresión de la sensibilidad periférica daba los mismos resultados que la amputación y que aunque las extremidades locomotoras anestesiadas tocaban al substrato, al no transmitir las excitaciones periféricas a los ganglios, ni responder a los impulsos nerviosos procedentes de éstos, el comportamiento locomotor de los insectos era igual que si tuvieran las patas amputadas. Esta influencia de la supresión de la sensibilidad periférica sobre los movimientos de las patas es también la que condiciona el reflejo de inversión en *B. orientalis* (11).

Las experiencias de fijación de patas en *B. orientalis*, enseñan que la mera inmovilización mecánica de una o dos extremidades locomotoras tiene el mismo efecto locomotor que la amputación o anestesia de las mismas. La identidad de resultados entre la amputación y fijación de las patas observados por Von Buddenbrock (3,4) y Köhl (12) este último en Braquiuros, está pues de completo acuerdo con nuestras experiencias y no con las observaciones de Bethe y Woitas (2). Hay que tener en cuenta sin embargo que los movimientos de pataleo desordenados y la inhibición locomotora observada en las patas intactas por estos autores, después de la fijación de uno o dos apéndices, son notablemente mayores en el agua que en tierra, pues en este último caso los animales están todavía en condiciones de andar y precisamente de la misma forma que si se hubiera hecho la amputación de las patas; únicamente los movimientos son más torpes presentándose a veces, en los apéndices locomotores, movimientos de pataleo incoordinados.

Desde el punto de vista de la coordinación resultan equivalentes, según hemos demostrado, una serie de intervenciones experimentales marcadamente diversas: la amputación en extensión suficiente, la anestesia, la curarización y la fijación de las patas. Cualquiera de estas intervenciones cuando afectan a una sola pata no modifican la coordinación normal, mas si son dos de

distinto lado, se instaura la coordinación de la marcha a pasos cruzados. Esta equivalencia puede deberse a que las diferentes alteraciones provocadas en cada caso causen independientemente iguales efectos, o a que por cada una de ellas se produzca una variación común a todas, aparte de las específicas, que sea fundamentalmente responsable de las repercusiones en la coordinación motora. Es mucho más verosímil que la coordinación se consiga por un mismo tipo de influencia periférica sobre los ganglios. Analizando las consecuencias de cada una de estas alteraciones experimentales, nos encontramos con que pueden repercutir sobre el sistema ganglionar torácico la supresión de la sensibilidad periférica superficial o profunda de la extremidad afectada; y, además, el factor mecánico de obtener o no apoyo con la pata y tenerla hábil, o no para el movimiento y colaboración en la marcha. Estamos de acuerdo con Buddenbrock (3) en que el factor mecánico no debe ser lo fundamental: de serlo, se instauraría la marcha a pasos cruzados cuando los animales con las dos patas medias amputadas apoyan los muñones de éstas sobre una placa de corcho sujeta a su abdomen; en este caso aún siendo las patas medias enteramente ineficaces para un apoyo real del cuerpo que modifique el reparto de la carga entre las seis patas, el animal tiene los movimientos de las cuatro patas enteras y de los dos muñones de acuerdo con la coordinación normal. Cuando falta el contacto de los muñones con la placa, aparece la marcha a pasos cruzados.

La curarización permite la conducción de estímulos periféricos táctiles desde las patas a los centros. A pesar de ello, se instaura la coordinación cruzada. Lo que ha de faltar, precisamente por la ausencia de respuesta efectora debida al bloqueo de la conducción por la placa motriz es la sensibilidad propioceptiva cinestésica. Esto nos permite atribuir a esta sensibilidad propioceptiva la importancia de condicionar periféricamente la coordinación locomotora, por la influencia que ejercen sobre el sistema ganglionar torácico los impulsos nerviosos que a ella corresponden y que continuamente llegan por los nervios crurales de las seis patas.

El hecho de que la fijación de dos patas, sin otra acción experimental alguna, modifique asimismo la coordinación normal, se explica porque al quedar fijadas las articulaciones, los impulsos motores que lleguen a los músculos no pueden provocar contracciones isotónicas ni auxotónicas; se producirán a lo sumo estados de contracción isométrica, pero no repercutirán en estimulación de las terminaciones nerviosas sensitivas de articulaciones, apodemas, músculos, etc.

Mientras en los animales superiores está claramente diferenciada la sensibilidad propioceptiva al movimiento — cinestésica —

de la sensibilidad de tensión, incluso con receptores propios (terminaciones libres, y corpúsculos de Pacini en articulaciones, músculos, tendones, etc., para la primera y órganos de Golgi en los tendones para la segunda), en los insectos sólo se citan terminaciones libres en músculos, articulaciones (18), sensilas cordotonales y campaniformes subcuticulares y que habría que homologar a la sensibilidad cinestésica (6,10), y la naturaleza particular de los apodemas, que substituyen a los tendones, hace poco probable pueda haber en ellos receptores de tensión.

Pringle (13), ha registrado en *Periplaneta americana*, las corrientes de acción de los impulsos motores que llegan a los músculos de las patas; por estimulación de las sensilas campaniformes de las extremidades locomotoras se provoca el «reflejo depresor» y se obtiene una respuesta elevadora por contacto del lado superior de la pata. Ha demostrado la existencia de la inhibición recíproca de flexores y extensores así como el antagonismo entre músculos similares de patas opuestas en el mismo segmento. Todo esto confirma la existencia objetiva de mecanismos propioceptivos análogos a los de los Vertebrados, desencadenados más por variaciones de posición, de movimiento, que de tensión muscular.

También Kijlant (14) había demostrado en el *Hydrophilus* en preparaciones de una o dos patas de un segmento, que hay un tono flexor y extensor permanente y que cuando se provoca una flexión se estimula el tono extensor y recíprocamente. Este reflejo de inhibición recíproca entre flexores y extensores fué también estudiado por Friedrich (9).

Aunque los receptores de tensión en las patas fijadas fueran estimulados por contracciones isométricas, no serían capaces de influir por sí solos eficazmente en la coordinación: ésta ha de ser pues condicionada más que por la sensibilidad de tensión, por la más puramente cinestésica. En cambio, el que los muñones se apoyen en las ya citadas experiencias de Buddenbrock hace que al encontrar un substrato rígido, los músculos correspondientes desarrollen mucha más tensión y presenten un movimiento bien acusado, lo que repercute en la llegada a los ganglios de impulsos propioceptivos mucho más intensos que cuando el apoyo falta, en cuyo caso, si alguna vez los muñones se mueven, es sólo muy débilmente y sin desarrollo de tensión. Además la posición forzada de una pata que inicialmente provoca descargas motoras sobre los músculos que tiende a devolverla a la natural, dejan de presentarse por «adaptación» al nuevo estado (13,14); esto explicaría que la fijación de las extremidades locomotoras, tal como se realiza en nuestras experiencias, no cause influjos propioceptivos en los ganglios y por tanto se comporte a este respecto como si se las hubiera amputado.

Al anestesiar dos patas y suprimir la conducción de la sensibi-

lidad periférica, dejan de llegar a los centros los impulsos de los propioceptores cinestésicos y se establece asimismo la marcha a pasos cruzados.

Resumen

La amputación, anestesia, fijación o curarización de una sola pata no modifica en absoluto la coordinación de los movimientos de las patas restantes para la locomoción de *Blatta*.

Las mismas acciones indistintamente al afectar a dos patas cualesquiera de distinto lado provoca la aparición de un nuevo tipo de coordinación para la marcha con las cuatro patas restantes, por lo que el animal mueve sincrónicamente en la carrera y con poco intervalo al avanzar despacio, las patas opuestas en cruz, con completa independencia de la coordinación del animal intacto.

Para que se modifique la coordinación por amputación de dos patas, la sección del apéndice ha de realizarse a niveles proximales del fémur, muy cerca ya de la coxa.

Teniendo en cuenta la analogía de resultados con la amputación, anestesia, fijación o curarización de las patas, se discuten los factores que pueden influir, condicionando los diferentes tipos de coordinación, y se concluye que los impulsos periféricos, que alcanzan a los ganglios torácicos, procedentes de la sensibilidad cinestésica, deben ser, con mucho, los más importantes.

Summary

The importance of the mechanical and nervous factors depending on the legs with regard to the nervous coordination of locomotion, is studied in the cockroach *Blatta orientalis*.

Amputation was made at different appendix levels; anaesthesia by injection of cocaine chlorhydrate in the femur; fixing with pitch, and curare injection in the coxal region.

Amputation, anaesthesia, fixing and curare injection of one leg does not modify in any way movement coordination of the remaining legs for locomotion of the *Blatta*.

The same procedures, on affecting any two legs of different side, provoke the appearance of a new type of coordination for the progress with the four remaining legs; the animal moves the legs opposed crosswise, synchronically in running and with scarce interval on advancing slowly, completely independent of coordination in the normal animal.

In order to modify the coordination by amputation of two legs, the section has to be carried out at levels near the femur, close to the coxal.

Taking into account the analogy of the results by the different procedures above named, the factors which may influence conditioning the different types of coordination are discussed. It is concluded that the most important factors must be the peripheric impulses reaching the thoracic ganglions starting from kinetic receptors.

Bibliografía

- (1) BETHE, A.: *Pflügers Arch.*, 68, 449. 1897.
- (2) BETHE, A. y WOITAS, E.: *Arch. ges. Physiol.*, 224, 821. 1930.
- (3) BUDENBROCK, W. von: *Biol. Zbl.*, 41, 41. 1921.

- (4) BUDENBROCK, W. von: *Grundriss der Vergleichenden Physiologie*. 2.^a edición. T. I. Verlag von Gebrüder Bcrntraeger. Berlín, 1937.
- (5) CARLET: *Comptes-rendus Acad. Sc. Paris*, 117, 565. 1888.
- (6) DEMOLL, R.: *Die Sinneorgane der Arthropoden ihr Bau und ihre Funktion*. Braunschweig. 1917.
- (7) DEMOOR, J.: *Arch. de Biol.*, 10, 567. 1890.
- (8) FRAENK, G.: *Zeitsch. f. vergl. Physiol.*, 16, 444. 1932.
- (8) FRAENKEL, G.: *Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, 16, 444. 1932.
- (9) FRIEDRICH, H.: *Zeitschr. f. verg. Physiol.*, 18, 536. 1933.
- (10) HERTWECK, H.: *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 139, 559. 1931.
- (11) HOFFMANN, R. W.: *Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, 18, 741. 1933.
- (12) KÜHL, H.: *Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, 14, 450. 1931.
- (13) PRINGLE, J. W. S.: *J. Exp. Biol.*, 17, 8. 1940.
- (14) RIJLANT, P.: *C. R. Soc. Biol. Paris*, 111, 636. 1932.
- (15) TEN CATE, J.: *Arch. néerland. de Physiol. de l'homme et des animaux*, 21, 562. 1936.
- (15) TEN CATE, J.: *Arch. néerland. de Physiol.*, 21, 562. 1936.
- (16) TEN CATE, J.: *Arch. néerland. de Physiol. de l'homme et des animaux*, 25, 401, 1941.
- (16) TEN CATE, J.: *Arch. néerland. de Physiol.* 25, 401, 1941.
- (17) UEKÜLL, J. von: *Z. Biol.*, 50, 168. 1908.
- (18) ZAWARZIN, A.: *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 100, 245. 1912. *Ibid.* 100. 447. 1912.

