

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) *

III. — Importancia del sistema ganglionar torácico

por Francisco Ponz y Miguel Estartús

(Recibido para publicar el 23 de marzo de 1951)

En trabajos previos (10, 11), hemos estudiado la influencia del sistema nervioso extratorácico y de la sensibilidad periférica en los apéndices locomotores sobre la coordinación de movimientos y otros aspectos de la locomoción de la cucaracha *Blatta orientalis* (L). En el presente, se investiga el papel desempeñado por el sistema nervioso torácico, tanto por lo que se refiere a los centros nerviosos (ganglios) como a las vías interganglionares (conectivos longitudinales y fibras comisurales transversas).

Asimismo se relacionan estos resultados con los previamente publicados, con el intento de dar una hipótesis sobre el control nervioso de la locomoción.

Varios autores han estudiado el efecto de la extirpación, destrucción y lesión de *ganglios torácicos* sobre la coordinación de movimientos para la marcha. Ya Binet (5) probó que la lesión de la parte dorsal de un ganglio torácico en *Dytiscus* causaba parálisis motora sin pérdida de la sensibilidad; la lesión de la parte ventral tiene efectos totalmente contrarios. Estos experimentos demuestran que la parte dorsal de los ganglios torácicos es motora y la ventral sensitiva. En orugas de Lepidópteros (*Lymantria dispar*, L y otras), Kopec (12, 13) prueba que la extir-

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

pación de cualquier par de ganglios torácicos o abdominales, conduce a la suspensión de los movimientos coordinados por detrás del punto operado con dilatación de estos segmentos por disminución del tono. Rabaud (17), lesionando los ganglios torácicos de varios insectos, halla en algunos cierta pérdida de sensibilidad en la extremidad dependiente del ganglio afectado, si bien la motilidad no parece alterada; en otros, se produce una parálisis total. Alverdes (2) demuestra en la larva de *Cloëon*, que la destrucción de un par cualquiera de ganglios torácicos paraliza el par de extremidades correspondiente. Las patas más activas para la marcha son siempre las anteriores al segmento operado. Tirelli (30), en la hormiga *Camponotus ligniperdus*, vió que la lesión de un par de ganglios torácicos provoca una parálisis del par de patas correspondiente y del que se encuentra localizado en sentido caudal.

Desde hace tiempo se viene estudiando la influencia del aislamiento o extirpación de los segmentos torácicos sobre los movimientos de las patas y de la marcha en general. Duges (9), en *Mantis religiosa*, aísla un segmento torácico, el cual responde a los estímulos con movimientos de ambas extremidades. Extirpando el protórax a *Carabus auratus*, Steiner (24) observa que el escarabajo puede aún avanzar con los pares de patas restantes, e incluso después de extirpar el mesotórax, el resto del cuerpo con su único par de extremidades, efectúa movimientos locales. Análogamente, Comes (8) en *Blatta orientalis*, observa que después de la extirpación del primer segmento continúa moviéndose el resto del cuerpo.

Ten Cate (25) ha estudiado más a fondo esta cuestión. Aislando dos segmentos torácicos, en animales decapitados, y excitando una de las patas vió movimientos de locomoción muy limpios, aunque desordenados. Aislando un sólo segmento, el par de patas correspondiente presentaba una serie de reflejos también observables en un animal normal, en uno decapitado, o en una preparación compuesta de dos segmentos torácicos. Así, excitando el fémur o la coxa el insecto retira la pata; la extiende si se pinza el tarso. Si con ayuda de unas pinzas se cogen uno o dos segmentos torácicos por el tergo y haciendo que las extremidades toquen el suelo rugoso, se adelanta lentamente la preparación, se ven movimientos de las patas. En la preparación compuesta de cuatro patas, se observa, a veces, una cierta actividad casi coordinada de los dos pares de apéndices. Esto prueba, según el autor, que la tracción juega papel importante en la coordinación y producción del movimiento en los pares de patas. Este efecto de la tracción es aún más visible en la preparación compuesta de un par de extremidades, las que realizan movimientos alternados muy regulares. Ten Cate incluso fué más lejos: seccionó longitudinalmente un segmento torácico en dos mitades, cortando el tergo, el par de ganglios y la pared

abdominal, llegando a resultados parecidos a los anteriores. Registró sus experimentos cinematográficamente, demostrando que la coordinación de los movimientos de locomoción de cada par de patas, está localizado en los ganglios correspondientes y que estos movimientos pueden ser provocados de una manera refleja, a partir de la periferia, por una tracción hacia adelante.

La sección de conectivos se ha practicado también por muchos. Ya Rengger (18), seccionando la cadena nerviosa ventral en orugas, comprueba que la parte del cuerpo posterior al corte está paralizada y es arrastrada por la parte anterior. El efecto del corte de los conectivos sobre varios reflejos (marcha, giro, natación, limpieza y defensa) fué estudiado por Bethé (4), en *Astacus e Hydrophilus*. Polimanti (15), seccionando en distintos puntos la cadena ganglionar ventral de la oruga del *Bombyx mori*, obtiene resultados parecidos a los de Rengger. Este efecto, según Schleip (23), es pasajero en *Dixippus*. En la larva de *Lucanus cervus* (Sasse, 22), la sección de ambos conectivos interganglionares provoca el cese de la coordinación entre las mitades anterior y posterior; por el contrario, ésta no era afectada cuando sólo se cortaba uno. Los segmentos paralizados por completa sección de sus nervios no tomaban parte en el movimiento, pero, en cambio, la onda de contracción coordinada no era impedida. En orugas de varios Lepidópteros, Kopeck (12, 13) llega a resultados parecidos y sostiene que la progresión totalmente normal de las orugas, aún después de la sección de un conectivo, indica que las vías a través de las cuales transcurren los impulsos de los ganglios subesofágicos a los de la cadena nerviosa ventral experimentan en cada par de estos últimos un cruce parcial. La disposición anormal de las patas posteriores a la sección y la torsión de la parte posterior del cuerpo hacia el lado intacto son las únicas alteraciones que observa por corte de un conectivo. Los relevantes experimentos de von Buddenbrock (6) en *Dixippus morosus* demuestran que la sección de un solo conectivo no altera el movimiento normal del insecto; por el contrario, el corte de ambos conectivos entre dos pares de ganglios torácicos anula por completo la coordinación normal. Las patas anteriores, en el caso de la sección de los conectivos entre el primer y el segundo par de ganglios, intentan ciertamente iniciar el movimiento de locomoción, pero las otras dos, sin conexión nerviosa, quedan más bien inertes, de tal manera que el animal no consigue desplazarse. Basándose en estas y otras observaciones, supone que los ganglios torácicos deben estar unidos por alguna red nerviosa.

Baldi (3), en *Blatta orientalis*, después de la sección de la cadena ganglionar ventral en distintos puntos, también observa la no coordinación entre los distintos pares de patas. Análogos resultados obtuvieron Alverdes (2) en larva de *Cloëon*, Tirelli (29) en diversos coleópteros y Roeder (20) en *Mantis*.

A diferencia de von Buddenbrock (6), Ten Cate (25), demuestra en *Periplaneta americana* que si bien el corte de ambos conectivos, entre dos pares de ganglios torácicos, altera la coordinación, ésta aún es posible, especialmente cuando los animales se dejan correr por una superficie rugosa. Recientemente, Ten Cate (28), hizo nuevas experiencias en *Periplaneta americana* amputada de patas medias a las que cortaba uno o dos conectivos. La marcha a pasos cruzados (marcha en diagonal), característica de los insectos a los que faltan las patas medias, sólo se alteraba por la sección de ambos conectivos entre dos pares de ganglios, aunque le pareció ver, algunas veces, un desplazamiento aproximadamente coordinado (pasos cruzados), cuando dejaba que las *Periplaneta* recorrieran una cierta distancia sobre una superficie rugosa. Resultados análogos obtiene el mismo autor (27) en *Locusta viridissima* amputada de patas medias a las que secciona los dos conectivos entre el primer y el segundo par de ganglios torácicos o entre el segundo y el tercer par. En iguales condiciones que en el caso anterior el autor llega a tener la impresión de coordinación cruzada entre los dos pares de patas que quedan. Intenta explicar este desplazamiento coordinado por los impulsos que partiendo del tercer par de ganglios podrían ayudar a las patas de ese segmento a moverse en coordinación cruzada con el primer par de patas.

La significación de las fibras *comisurales transversas* que unen cada par de ganglios torácicos, en la coordinación de los movimientos para la marcha ha sido menos estudiada. Según Bethe (4), el corte transversal de uno o varios pares de ganglios torácicos en *Carcinus* y *Asiacus* no da lugar a ninguna paralización, concluyendo que los elementos motores para cada mitad del cuerpo residen en la mitad ganglionar del mismo lado o, por lo menos, que las fibras motoras a los músculos no experimentan un cruce total en los ganglios. En insectos la única referencia que poseemos es la de Ten Cate (28) en *Periplaneta americana*. Con las patas medias amputadas y un conectivo seccionado, el autor ensayó hacer una sección sagital entre los dos ganglios del mesotórax, lo que sólo consiguió en un animal; más fácil le resultó extirpar el ganglio mesotorácico correspondiente al conectivo seccionado. Por corte transversal o extirpación, demostró que la coordinación de los movimientos de cuatro patas característicos de los insectos sin patas

medias, no se alteraba; deduciendo que los impulsos que proceden de los ganglios del protórax pueden ser conducidos a los del metatórax por las vías nerviosas homolaterales.

En nuestras experiencias hemos practicado diversas secciones de los conectivos longitudinales, combinando esta operación con las de decapitación, extirpación de patas, etc. Asimismo hemos visto el comportamiento de los segmentos torácicos aislados. En otros casos se ha estimulado eléctricamente diferentes puntos de los conectivos manteniendo éstos intactos o habiendo practicado diferentes secciones.

Métodos

La *sección de conectivos, amputación de patas y decapitación* se han practicado como se indicaba en otros trabajos (10, 11).

El *aislamiento de uno o dos segmentos torácicos* se hacía con tijeras, cuidando ajustarse lo más posible al plano intersegmental. Para la sección de un segmento torácico aislado en sus dos mitades se cortaba primero el tergo con tijeras finas y luego, con hoja de afeitar y bajo lupa (6 X), el par de ganglios correspondiente y la pared abdominal, cuidando que la sección de aquéllos se hiciera exactamente por su línea media.

Para la *estimulación eléctrica de los conectivos* la *Blatta* era fijada, en posición normal, sobre un soporte de corcho, mediante tres alfileres de entomólogo: uno en la parte antero-superior de la cabeza y dos en el penúltimo segmento abdominal. Al objeto de valorar las sacudidas provocadas por los estímulos eléctricos en las diferentes patas, conviene que el soporte de corcho sea algo elevado y aproximadamente tan ancho como el cuerpo del insecto; de esta forma las patas sobresalen del soporte y es fácil observar en ellas la menor sacudida. Seguidamente, con tijeras finas se separa la región tergal empezando por el abdomen y terminando en la parte superior del tórax, cuidando de no dañar las patas o alguna de sus conexiones nerviosas. Con pinzas se separa luego el tubo digestivo y parte de la grasa hasta tener la cadena nerviosa al descubierto.

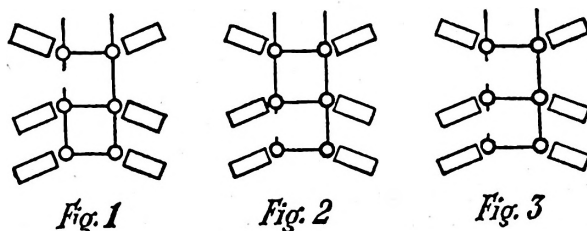
La estimulación se hizo mediante electrodos de plata, utilizando las descargas de condensadores proporcionadas por un cronaxímetro «Belc» y otras veces con choques de inducción. Los electrodos se colocaban bajo un solo conectivo entre los distintos pares de ganglios torácicos, con la cadena nerviosa intacta o cortada en uno o varios puntos, tal como se precisará en la descripción de las experiencias. También se hicieron algunas, con los electrodos

en ambos conectivos abdominales a la vez, porque su separación resultaba muy difícil, teniendo en cuenta su menor longitud y diámetro y la mayor proximidad entre los mismos.

La operación se seguía bajo lupa (6X) y el corte de los conectivos se practicaba con tijeras o bisturí muy finos. La preparación se mantenía humedecida con solución fisiológica de Ringer, procurando antes de estimular, que el Ringer no formara gota entre los dos electrodos, al objeto de no disminuir la intensidad del estímulo. Los electrodos se dejaban perfectamente aislados del resto del cuerpo, es decir, sólo en contacto con el conectivo a excitar. En todos los casos se empieza por intensidades (voltajes) infra-umbrales y se va elevando la intensidad mientras se aprecian las sacudidas provocadas por los distintos estímulos en las diferentes patas.

Resultados

A cada una de las experiencias acompaña un esquema en el que los círculos representan los ganglios torácicos: superiores, del protórax; medios, del mesotórax, y posteriores, del metatórax. Las comisuras intactas, entre los ganglios, son representadas por líneas rectas: horizontales, las de las comisuras transversales, y verticales, las de las comisuras longitudinales o conectivos. Los conectivos



cortados aparecen interrumpidos en las figuras. Se exagera extraordinariamente la distancia entre los ganglios del mismo par, que de hecho están fusionados, para representar las secciones con mayor claridad. Los cuadriláteros representan las patas intactas.

A) Sección de conectivos

A. 1. — *Sección entre los ganglios protorácicos y mesotorácicos* (fig. 1)

En todos los casos, independientemente de que se seccionen el conectivo derecho o izquierdo, se observa coordinación normal

entre los tres pares de patas. Casi siempre, la primera pata izquierda si se ha seccionado el conectivo izquierdo, o la primera pata derecha, si se ha hecho la sección del conectivo derecho, no se mueve con la soltura debida, lo que determina una ligera inclinación del insecto hacia el lado dañado, a consecuencia de la cual, la coordinación de movimientos no alcanza la perfección que presenta en los individuos normales. No hemos observado diferencias entre substrato liso y rugoso así como tampoco entre carrera y marcha.

A. 2. — *Sección entre los ganglios mesotorácicos y metatorácicos*
(fig. 2)

Como en el caso precedente y cualquiera que sea el conectivo seccionado se prueba la coordinación normal entre los tres pares de patas. Análogamente, la tercera pata del lado del conectivo seccionado no se mueve con la debida soltura. Como consecuencia, al correr o al andar, el cuerpo del insecto se inclina ligeramente hacia el lado dañado, y la coordinación de movimientos locomotores no alcanza la perfección observada en los individuos intactos. Los resultados pueden compararse en superficie lisa y rugosa, en la carrera o en la marcha.

A. 3. — *Sección entre los ganglios pro y mesotorácicos y entre los meso y metatorácicos.*

Se operaron muchos insectos, ya seccionando los conectivos del lado derecho, ya los del lado izquierdo. El ejemplo que presentamos, es el de la sección de los conectivos del lado izquierdo, entre los pares de ganglios mencionados (fig. 3). Los distintos individuos operados de esta manera presentaban coordinación normal con todas sus patas, excepto en la segunda del lado de los conectivos operados, tanto sobre substrato liso como rugoso. En efecto, esta segunda pata presenta un movimiento menos preciso respecto de las demás: no sostiene al cuerpo con la fuerza debida y no se flexiona totalmente hacia adelante al moverse. Parece, no obstante, que esta flexión es algo mayor sobre una superficie rugosa y que incluso llega a coordinarse, pero, sobre substrato liso, se desplaza francamente retrasada de las demás.

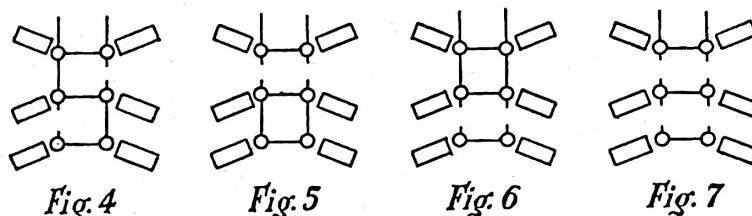
Como en los casos precedentes, tanto a la carrera como a la marcha y sobre cualquiera de los dos substratos, el cuerpo se inclina ligeramente hacia el lado dañado.

La coordinación es pues perfecta en cinco patas, manifestándose defectuosa sólo en la segunda del lado lesionado.

A. 4. — *Sección entre los ganglios pro y mesotorácicos de un lado y los meso y metatorácicos del opuesto (fig. 4).*

Se operaron numerosos animales seccionando el conectivo izquierdo entre los ganglios pro y mesotorácicos y el derecho entre los meso y metatorácicos o bien inversamente.

La impresión general, resultado de la observación de las precisadas experiencias, es la de una perfecta coordinación entre los dos primeros pares de patas y retraso del tercer par respecto a los demás. Desde luego, sobre substrato liso, el retraso del tercer par de patas es muy acentuado, llegando incluso el insecto, al correr por dicha superficie, a prescindir de las mencionadas extremidades,



aunque al andar las mueve, tal como hemos dejado entendido. Sobre una superficie rugosa, puede apreciarse a veces, cuando el insecto anda, cierta coordinación entre los tres pares de patas, la que es frecuentemente interrumpida por el retraso del tercer par que no es tan acentuado como cuando el animal anda sobre substrato liso. Además, la coordinación entre los dos primeros pares de patas, alcanza una mayor perfección sobre substrato rugoso. Sobre una superficie lisa, en la mayoría de los casos estudiados, y tomemos el ejemplo de la figura 4, la coordinación entre la primera pata derecha y la segunda izquierda era mejor que entre la primera izquierda y la segunda derecha, ocurriendo a la inversa en los casos en que la sección del conectivo entre los ganglios pro y mesotorácicos y los meso y metatorácicos eran del lado opuesto; esta anomalía no se presenta sobre substrato rugoso. Mencionemos por último, que sobre superficie rugosa y durante la carrera, hemos podido comprobar, a veces, coordinación entre los tres pares de patas.

A. 5. — *Sección de ambos conectivos entre los ganglios protorácicos y mesotorácicos (fig. 5).*

Sobre superficie lisa o rugosa, el insecto avanza con el primer par de patas que se mueven alternadamente y ejerciendo fuerte

tracción permiten la progresión del animal. El segundo y el tercer par de patas, se mueven coordinadamente entre sí, en algunos casos, pero en general esta coordinación es muy imperfecta o no existe, siendo por lo tanto los movimientos de las mencionadas extremidades totalmente irregulares. No hay coordinación entre los movimientos del primer par y los de los restantes. Cuando el insecto corre, debido a una excitación, ya sea sobre superficie rugosa o lisa. Prescinde del segundo y tercer par de patas que son arrastradas. Obligado a andar sobre el quimógrafo recubierto de papel de filtro rugoso, hemos podido observar, en algunos casos, coordinación entre el segundo y el tercer par de patas, pero nunca entre los tres pares. En todos los insectos operados, hemos comprobado, además, las alteraciones siguientes: los animales presentan largos ratos de pausa, durante los cuales ejecutan frecuentes movimientos de limpieza, que afectan especialmente al tercer par de patas, que son frotadas contra los bordes del abdomen. Por efecto de la sección de la cadena ventral, el abdomen del animal se alarga de una manera característica, pudiéndose observar perfectamente las porciones membranosas intersegmentales. El abdomen además aparece como hinchado y distendido. Este efecto debe atribuirse seguramente a una relajación de los músculos que normalmente mantienen unidos los segmentos abdominales. Por otra parte, si un insecto operado se coloca sobre el dorso, no consigue enderezarse, a pesar de los vivos movimientos que ejecuta con las patas, al revés de lo que ocurre en el animal intacto, en el que el reflejo de inversión es perfecto. El reflejo de prensión es, sin embargo, normal con las seis patas.

A. 6. — *Sección de dos conectivos entre los ganglios mesotorácicos y metatorácicos* (fig. 6).

Tanto sobre substrato liso como rugoso, los movimientos del primer y segundo par de patas, son francamente coordinados. Los movimientos del tercer par, aunque son alternantes, no coordinan con los de las otras patas yendo retrasados. Sin embargo, en algunos casos sobre substrato rugoso y especialmente al cabo de algún tiempo post-operatorio, nos ha parecido observar cierta coordinación entre los tres pares de patas, la que es continuamente interrumpida por la manifiesta lentitud del tercer par. Análogos resultados hemos apreciado sobre el quimógrafo. El insecto al correr por una superficie lisa prescinde del tercer par de extremidades, las que a veces sobre substrato rugoso realizan algunos movimientos. El resultado general es, pues, la no coordinación entre los movimientos de los dos primeros pares de patas y los del tercer par. Este último par, si bien presenta el reflejo prensor, no colabora en el de inversión, con lo que éste resulta ineficaz.

A 7. — *Sección de dos conectivos entre los ganglios pro y mesotorácicos y los meso y metatorácicos (fig. 7).*

Sobre substrato liso o rugoso, e inmediatamente después de la operación, se observa que el insecto mueve solamente las patas anteriores alternadamente. Este movimiento puede llegar a ser muy vivo si el animal es excitado. Los tarsos de estas patas, apoyándose fuertemente al substrato, determinan la progresión del animal, que es, por cierto, con mucho balanceo, puesto que el segundo y el tercer par de patas quedan casi inmóviles. Sin embargo, estos últimos pares de patas se mueven desordenadamente en algunos casos. Estos movimientos son mucho más intensos en el tercer par que, a veces, cuando el insecto avanza, se mueve alternadamente; mas es evidente, que tales movimientos son provocados por la tracción ejercida por el primer par de patas. Desde luego, la progresión del animal es mucho mejor sobre substrato rugoso que liso.

Al cabo de dos o tres días los movimientos ya descritos son mucho más claros. Obligando a los insectos a andar sobre el quimógrafo recubierto de papel de filtro, se ve mueven a la perfección y de una manera alternada el primer par de patas y tanto más deprisa cuanto mayor sea la velocidad del quimógrafo. En este caso los pares de patas restantes permanecen inmóviles, si bien, ocasionalmente, se ha observado como si iniciaran algún movimiento de progresión, que nunca hemos visto se coordinara con los movimientos alternantes y perfectamente regulados del primer par.

En los frecuentes y largos ratos de pausa que presentan los insectos operados, hemos comprobado frecuentes movimientos desordenados del tercer par de patas, que también parece reaccionar por excitación con más violencia que el segundo par.

RESUMEN DE LAS EXPERIENCIAS A. 1 - A. 7

Los resultados de estas experiencias prueban de una manera general, que la mera supresión de una vía nerviosa entre los pares de ganglios torácicos, no altera la coordinación de movimientos para la marcha. Por el contrario, la falta completa de conexión nerviosa entre los mencionados pares de ganglios, suprime totalmente la coordinación locomotora normal entre los tres pares de patas, instaurándose nuevas modalidades de movimientos locomotores totalmente distintos.

Sin embargo, en los casos de la sección de un solo conectivo entre los ganglios pro y mesotorácicos y meso y metatorácicos simultáneamente, ya sea en un mismo lado, o conectivos de lados opuestos, hemos podido comprobar alteraciones características en la coor-

dinación de los movimientos locomotores. En el primer caso la coordinación sólo era perfecta en cinco patas, manifestándose defectuosa en la segunda del lado operado, la que sólo parecía coordinar con las demás sobre una superficie rugosa, desplazándose por el contrario francamente retrasada sobre substrato liso. Aún mayor alteración de la coordinación entre los tres pares de patas pudimos apreciar en el segundo caso, en el que únicamente los dos primeros pares de patas coordinaban entre sí, existiendo un retraso bien manifiesto del tercer par con respecto a los demás; sólo algunas veces, cuando el insecto se desplazaba sobre substrato rugoso, parecía existir cierta coordinación momentánea entre los tres pares

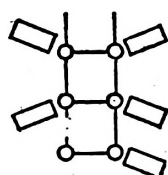


Fig. 8

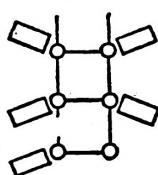


Fig. 9

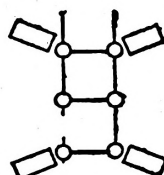


Fig. 10

de patas. Incluso la coordinación entre los dos primeros pares de patas, era algo anómala sobre substrato liso, lo que contribuía a una mayor alteración de aquélla.

En los casos de la sección de los dos conectivos entre dos segmentos consecutivos, únicamente nos pareció apreciar algunas veces cierta coordinación entre los tres pares de patas, cuando la sección era entre los pares de ganglios meso y metatorácicos. Sin embargo, esta coordinación era continuamente interrumpida por el manifiesto retraso del tercer par de patas con respecto a las demás y sólo fué posible observarla sobre substrato rugoso.

B) Amputación de patas y sección de conectivos sin aislar los pares de ganglios entre sí

B. 1. -- Sección del conectivo izquierdo entre los ganglios meso y metatorácicos y amputación de la tercera pata.

Si la pata amputada es la del lado izquierdo (tercera izquierda) (fig. 8) todos los insectos operados, tanto sobre substrato liso como rugoso y durante la carrera presentan movimientos perfectamente coordinados de las cinco patas restantes, sin variación de la coordinación normal.

Si se amputa la tercera pata del lado derecho (fig. 9), los insectos al correr por un substrato rugoso, presentan también coordina-

ción normal de movimientos locomotores con las cinco patas. Sin embargo, al andar por la mencionada superficie, la tercera pata izquierda se retrasa a veces algo, no se flexiona tan rápidamente como las otras, estirándose por completo antes de volverse a flexionar. Comparando, por ejemplo, las flexiones de esta pata con las de la primera izquierda, se observa que esta última ya vuelve a flexionarse cuando aún no ha empezado a hacerlo la tercera izquierda. Si se deja correr a los insectos sobre un substrato liso, se aprecia coordinación normal de movimientos locomotores con las cinco patas, aunque ésta no es tan perfecta como en el mismo caso sobre superficie rugosa, debido seguramente al ligero retraso de la tercera pata izquierda, que es algo más acentuado. Advuértase que cuando se habla de coordinación normal en este caso, nunca se alcanza la perfección propia de los animales intactos.

Los resultados con sección del conectivo derecho entre los ganglios meso y metatorácicos y amputación de una pata del tercer par son en un todo coincidentes.

B. 2. — *Sección de un conectivo entre los ganglios meso y metatorácicos y amputación del segundo par de patas* (fig. 10).

La experiencia prueba que, tanto sobre substrato liso como rugoso, los insectos se desplazan a pasos cruzados: mueven simultáneamente la primera pata izquierda y tercera derecha por un lado, y la primera pata derecha y tercera izquierda por otro. Al correr sobre una superficie rugosa es donde mejor se observa la coordinación mencionada. Sobre substrato liso y al andar, se ha visto una ligera alteración en la tercera pata del lado del conectivo seccionado, que se flexiona algo menos que las demás, lo que también ocurre en la carrera.

B. 3. — *Sección de un conectivo entre los ganglios pro y mesotorácicos y amputación del segundo par de patas* (fig. 11).

También los insectos se desplazan en este caso a pasos cruzados, ya sea sobre una superficie lisa o rugosa.

B. 4. — *Amputación de una pata media y de la posterior del otro lado, con sección del conectivo entre el ganglio protorácico y mesotorácico del lado de la pata media intacta* (fig. 12).

Se observa un desplazamiento del insecto a pasos cruzados con la cuatro patas que le quedan, Pero hay una diferencia según sea el substrato liso o rugoso; sobre el primero, la pata media, situada detrás de la sección del conectivo, no hace toda la flexión al moverse e incluso a veces es arrastrada; en cambio, sobre el segundo

flexiona bien, aunque no se consiga la perfección de las normales. La tracción mecánica ejercida sobre esta pata por el movimiento del insecto debe obrar como estímulo sobre ella.

B. 5. — *Sección de los conectivos entre los ganglios pre y mesotorácicos y los meso y metatorácicos y amputación del segundo par de patas (fig. 13).*

La experiencia prueba también aquí, el desplazamiento de los insectos a pasos cruzados. Esta coordinación se ve especialmente

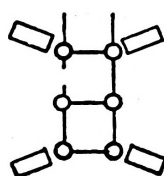


Fig. 11

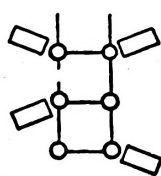


Fig. 12

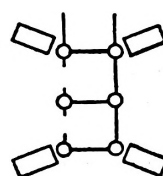


Fig. 13

bien sobre substrato rugoso y al correr. Iguales características ofrece el desplazamiento de los insectos sobre un substrato liso, aunque no parecen tan claros por ligera torpeza de la tercera pata del lado operado. En todas las experiencias observamos cierta inclinación del cuerpo hacia este lado operado.

B. 6. — *Sección del conectivo derecho entre los ganglios pro y mesotorácicos, del izquierdo entre los meso y metatorácicos y amputación del segundo par de patas (fig. 14).*

Los insectos se desplazan a pasos cruzados, pero la coordinación cruzada no es perfecta, puesto que las patas anteriores se mueven a un ritmo mayor que las posteriores. Casi siempre, a cada movimiento de avance de la pata posterior derecha, por ejemplo, corresponden dos de la pata anterior izquierda. Estas observaciones han sido comprobadas sobre substrato rugoso, y tanto durante la carrera como en la marcha. Sin embargo, nos ha parecido comprobar en todos los casos que en el momento en que se mueven las patas posteriores hay coordinación cruzada con las anteriores, es decir, primera pata izquierda simultánea con tercera derecha; y primera pata derecha con tercera izquierda; pero inmediatamente después, se observa el retraso de las patas posteriores respecto de las anteriores.

Sobre substrato liso, la mayoría de las veces no hemos podido observar la coordinación cruzada y, especialmente al correr, las

patas posteriores son arrastradas y ejecutan pocos movimientos de flexión.

Las experiencias análogas, pero seccionando el conectivo izquierdo entre los ganglios pro y mesotorácicos y el derecho entre los meso y metatorácicos han dado, *mutatis mutandi*, resultados semejantes a los descritos.

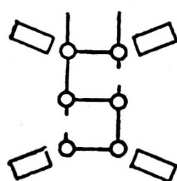


Fig. 14

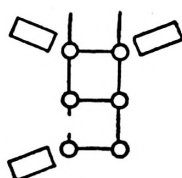


Fig. 15

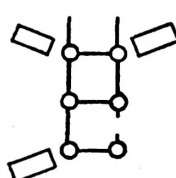


Fig. 16

B. 7. — *Sección del conectivo izquierdo entre los ganglios meso y metatorácicos y amputación del segundo par de patas y de la tercera pata derecha (fig 15).*

Tanto sobre substrato liso como rugoso las patas primera derecha y tercera izquierda se desplazan simultáneamente. La primera pata izquierda va sola. Este desplazamiento del insecto se aprecia mejor sobre substrato rugoso. A veces, durante la marcha, se tiene la impresión de que la primera pata derecha se mueve algo más deprisa que la tercera izquierda.

B. 8. — *Sección del conectivo derecho entre los ganglios meso y metatorácicos y amputación del segundo par de patas y de la tercera pata derecha (fig. 16).*

La experiencia, como en el caso anterior, prueba la simultaneidad de movimientos entre la primera pata derecha y la tercera izquierda, sea liso o rugoso el substrato sobre el que los insectos se desplazan. La primera pata izquierda va sola. A veces, sin embargo, nos ha parecido comprobar un movimiento algo más rápido de la primera pata derecha que el de la tercera izquierda, lo que parece acentuarse si la marcha del blático es sobre substrato liso.

En otra serie de experiencias, seccionando el conectivo izquierdo entre los ganglios meso y metatorácicos y amputando el segundo par de patas y la tercera pata izquierda, observamos perfecta simultaneidad de movimientos, entre la primera pata izquierda y la tercera derecha. En estos casos, es la primera pata derecha la que va sola.

RESUMEN DE LOS RESULTADOS DE LAS EXPERIENCIAS B 1 A B 3

Del conjunto de las experiencias mencionadas podemos resumir lo siguiente :

1.° — La sección de un conectivo entre los ganglios meso y metatorácicos, combinada con la amputación de una pata del tercer par, no altera la coordinación normal entre las cinco patas restantes del insecto. Sólo en el caso en que la sección del conectivo es del mismo lado que la pata intacta del tercer par, se ha visto algún retraso de ésta que es algo más acentuado cuando el insecto se desplaza sobre una superficie lisa.

2.° — La sección de un conectivo entre los ganglios pro y mesotorácicos, o entre los meso y metatorácicos, con amputación de las patas del par medio, no altera la coordinación a pasos cruzados característica de los insectos a los que les faltan las patas medias. No obstante, cuando la sección de un conectivo era entre los ganglios meso y metatorácicos llegamos a apreciar una ligera alteración en la pata del tercer par del mismo lado de la sección.

3.° — La coordinación cruzada también se mantiene en los insectos sin par medio de patas, cuando se seccionan los conectivos izquierdos o los derechos entre los ganglios pro y mesotorácicos y los meso y metatorácicos, aunque no se pudo observar con tanta claridad cuando el desplazamiento de los insectos era sobre substrato liso.

4.° — En las experiencias de sección de un conectivo entre los ganglios pro y mesotorácicos, en los insectos privados de patas medias, la coordinación cruzada, aunque a veces se manifiesta, no es perfecta, pues se altera frecuentemente. Esta coordinación es muy difícil de observar cuando los insectos se desplazan sobre una superficie lisa, pues en este caso, y especialmente al correr, las patas posteriores son arrastradas ejecutando pocos movimientos de flexión.

5.° — La sección de un conectivo entre los ganglios meso y metatorácicos, con amputación del segundo par de patas y de la tercera pata derecha, tanto si la sección es del lado de la tercera pata izquierda intacta, como del opuesto, prueba que la coordinación cruzada de los movimientos locomotores de las tres patas intactas no es alterada. Sólo en el caso en que la sección del conectivo es del mismo lado que la pata intacta del tercer par, se ha visto algún retraso de ésta.

C) Sección de ambos conectivos entre los distintos pares de ganglios torácicos con amputación de un par de patas.

C 1. Amputación del primer par de patas.

C. 1 a. — Sección de los conectivos entre los ganglios pro y mesotorácicos (fig. 17).

Los insectos, tanto si se desplazan sobre substrato liso o rugoso, como si se les obliga a andar sobre el quimógrafo recubierto de papel de filtro rugoso, mueven alternadamente el segundo y el tercer par de patas. Estos movimientos son algunas veces coordinados entre sí, es decir, mueven simultáneamente la segunda pata izquierda y la tercera derecha por una parte, y la segunda pata derecha y la tercera izquierda por otra, pero con frecuencia son

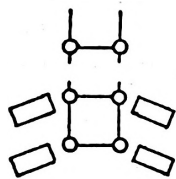


Fig. 17

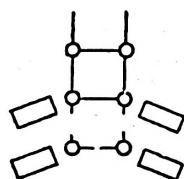


Fig. 18

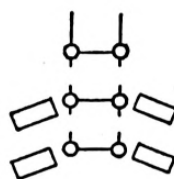


Fig. 19

alterados, observándose movimientos desordenados del segundo y tercer par de patas. Sobre el quimógrafo es donde mejor se apreció la coordinación entre los pares de patas intactas y aun ésta no era perfecta. En todos los casos pudo comprobarse que los insectos podían tener períodos de coordinación, alternados con otros de incoordinación.

C. 1 b. — Sección de los conectivos entre los ganglios meso y metatorácicos (fig. 18).

Cuando el blático se desplaza aprisa sobre substrato rugoso o liso, mueve a la vez, o casi a la vez, levantando el cuerpo, el segundo par de patas. El tercer par de patas, al correr el insecto sobre substrato rugoso presenta algunos movimientos retrasados respecto del segundo par de apéndices, siendo arrastrado pasivamente cuando el desplazamiento rápido del insecto es sobre substrato liso. Estas observaciones prueban la no coordinación entre el segundo y el tercer par de patas.

Cuando *Blatta* avanza despacio sobre una superficie lisa, mueve

alternadamente, aunque con poco intervalo, el segundo par de patas. El tercer par apenas se mueve. Al andar sobre substrato rugoso, mueve alternadamente el segundo y el tercer par de apéndices locomotores, mas no existe coordinación cruzada entre ambos, ya que el segundo par es más rápido en sus movimientos.

Moviendo rápidamente el quimógrafo recubierto de papel de filtro rugoso y obligando a los insectos a andar sobre el mismo, da la impresión de que las dos patas medias se mueven a la vez. El tercer par queda inmóvil.

C. 1 c. — *Sección de los conectivos entre los ganglios pro y mesotorácicos y los meso y metatorácicos (fig 19.)*

Los insectos, tanto sobre substrato liso como rugoso, apenas avanzan. Mueven el tercer par de patas en ademán de empujarse con ellas y se desplazan un poco. Los movimientos de este par de patas unas veces son alternados y otras desordenados, lo cual ha podido comprobarse haciendo desplazar al insecto sobre el quimógrafo recubierto de papel de filtro rugoso. El segundo par de patas se mueve muy poco, aunque tratan de apoyarse en el substrato para avanzar. Sobre el quimógrafo, apenas hemos visto movimiento de este par de patas. La experiencia nos prueba, pues, la no coordinación entre el segundo y el tercer par de patas.

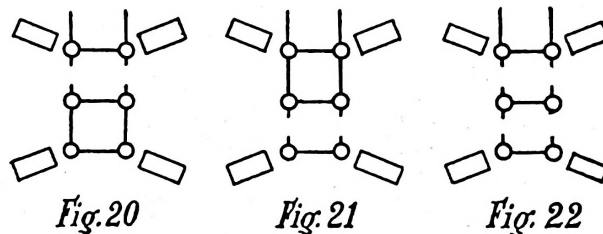


Fig. 20

Fig. 21

Fig. 22

C. 2. — *Ampulación del segundo par de patas.*

C. 2 a. — *Sección de los conectivos entre los ganglios pro y mesotorácicos (fig. 20).*

Los blátidos sobre substrato liso o rugoso, mueven alternadamente el primer y el tercer par de patas. No obstante, los movimientos del primer par, son mucho más vivos. Es decir, en ocasiones se observa un desplazamiento que parece a pasos cruzados, pero en el que no hay una sucesión regular de movimientos, porque con mucha frecuencia se retrasan las patas posteriores, respecto de las anteriores. Sobre substrato rugoso, es donde mejor puede apreciarse, a veces, el paso cruzado. En todos los casos se observa fuerte balanceo del cuerpo al desplazarse el insecto.

C. 2 b. — *Sección de los conectivos entre los ganglios meso y metatorácicos (fig. 21).*

En este caso los insectos mueven el primer par de patas alternando. El tercer par inicia pocos movimientos. No ha sido posible observar la coordinación cruzada entre los dos pares de patas intactos. Los blátidos presentan en todos los casos un característico balanceo que, como veremos, es a veces muy acentuado.

Sobre substrato liso, el primer par de patas se mueve alternadamente, teniendo, a veces, los insectos mucha dificultad para el avance. En estos casos se ayudan para la progresión con las dos patas delanteras a la vez; es decir, avanzan primero una pata anterior, luego la otra, se apoyan fuertemente al substrato y progresan arrastrando el cuerpo. Raras veces se mueven aquí las patas posteriores y cuando inician algún movimiento, no vemos haya coordinación cruzada con el primer par. El movimiento de balanceo del cuerpo es muy acentuado, siendo a veces causa de la pérdida del equilibrio, quedando los insectos cara ventral al aire.

Sobre substrato rugoso, mueven las patas anteriores alternando, haciendo servir muy pocas veces el tercer par, el que, no obstante, cuando se mueve, ayuda empujando el cuerpo hacia adelante; pero incluso en este caso, no hemos podido comprobar la coordinación cruzada entre los dos pares de patas mencionados. Si se asusta a los blátidos, prescinden de las patas posteriores al avanzar con rapidez. Esto también fué comprobado en las experiencias realizadas sobre substrato liso. En todos los casos, hemos observado el balanceo característico del cuerpo mas no es tan acentuado como cuando los insectos se desplazan por una superficie lisa.

En las experiencias sobre el quimógrafo el primer par de patas avanza alternadamente, observándose pocos movimientos del tercer par, siempre independientes de los del primero.

C. 2 c. — *Sección de los conectivos entre los ganglios pro y mesotorácicos y los meso y metatorácicos (fig. 22).*

Sobre substrato liso, las patas anteriores se mueven alternando, mientras los movimientos del tercer par son prácticamente nulos. Los insectos presentan bastante dificultad para progresar y balancean fuertemente su cuerpo durante la marcha. Si se les obliga a moverse desplazando el substrato mientras están fijos, se observa que mueven el primer par de patas alternadamente y apenas se mueve el tercero. No hay, pues, coordinación cruzada entre los dos pares de patas intactas.

Los resultados de las experiencias sobre substrato rugoso, demuestran también los movimientos alternados del primer par de patas y los escasos movimientos del tercer par, que es arrastrado

pasivamente cuando los insectos se desplazan con viveza. No hemos podido observar la coordinación cruzada entre los dos pares de patas mencionados, en los escasos períodos de movimiento del tercer par. También se presenta aquí el característico balanceo del cuerpo durante la progresión de los insectos, aunque no es tan acusado como sobre substrato liso. Por otra parte la dificultad para el avance es menor.

Parecidos resultados se han comprobado sobre el quimógrafo. Sin embargo, el tercer par de patas presenta aquí más movimiento, lo que ha servido para confirmar la no coordinación cruzada entre el primer y el tercer par de patas.

C. 3. — *Ampulación del tercer par de patas.*

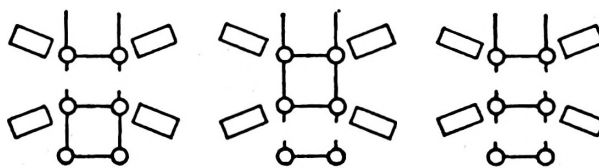


Fig. 23

Fig. 24

Fig. 25

C. 3 a. — *Sección de los conectivos entre los ganglios pro y meso-lorácicos (fig. 23).*

Los insectos sobre substrato liso o rugoso, mueven el primer par de patas alternando y con bastante viveza. Los movimientos del segundo par son también alternados, pero van retrasados respecto a los del primero y no hay coordinación entre estos dos pares de patas. Los insectos, en la mayoría de los casos, al avanzar cada pata del segundo par, la proyectan extraordinariamente hacia adelante e inmediatamente después, la apoyan sobre el substrato y haciendo presión con ella dan el paso. Los movimientos de avance del segundo par de patas, nos han parecido condicionados por la tracción ejercida por el primer par.

C. 3 b. — *Sección de los conectivos entre los ganglios meso y meta-lorácicos (fig. 24).*

Esta experiencia prueba la coordinación de movimientos locomotores a pasos cruzados entre el primer y el segundo par de patas. La comprobación de estos resultados se hizo sobre substrato liso, rugoso y sobre el quimógrafo recubierto, como siempre, de papel de filtro rugoso. Los movimientos coordinados de las patas

mencionadas son mucho más perfectos al cabo de dos o tres días de la operación, pero la comprobación de los mismos ya puede hacerse a la media hora de haberla practicado.

C. 3. c. — *Sección de los conectivos entre los ganglios pro y mesotorácicos y los meso y metatorácicos* (fig 25).

Los insectos, tanto sobre substrato liso como rugoso, mueven el primer par de patas alternadamente y con rapidez. Tal movimiento se ha observado muy bien cuando se hace desplazar a los blátidos sobre el quimógrafo. Los movimientos del segundo par de patas son poco acentuados; van retrasados respecto a los del primer par y sólo han sido observados bien sobre substrato rugoso, pudiéndose decir que no participan prácticamente en la marcha de los insectos, puesto que sus movimientos de avance, parecen condicionados por la tracción ejercida por el primer par de patas.

RESUMEN DE LOS RESULTADOS DE LAS EXPERIENCIAS C. 1a A C. 3c

En los insectos a los que se amputa el primer par de patas y se seccionan los dos conectivos entre los distintos pares de ganglios torácicos, sólo fué posible observar movimientos coordinados entre los dos pares de patas intactas, cuando la sección de los conectivos era entre los ganglios pro y mesotorácicos. Sin embargo, aun en este caso, la coordinación entre los pares de patas citados se altera con mucha frecuencia. Cuando los tres pares de ganglios quedan aislados los movimientos son mucho más débiles y alterados.

Las experiencias de amputación del segundo par de patas y sección de los conectivos entre los distintos pares de ganglios torácicos, prueban que únicamente ha sido posible observar la coordinación cruzada entre las patas intactas cuando la sección de los conectivos era entre los ganglios pro y mesotorácicos. No obstante, dicha coordinación se altera frecuentemente por el manifiesto retraso de movimientos de las patas posteriores, respecto de los de las anteriores y sólo se observó alguna vez y precisamente sobre substrato rugoso. En los otros casos, la progresión del animal se consigue prácticamente por el esfuerzo de tracción que ejercen las patas anteriores en su movimiento alternado, puesto que los movimientos del tercer par son muy escasos y raras veces ayudan empujando al animal. Sin el segundo par de patas, todos los insectos presentan un fuerte balanceo del cuerpo durante la marcha, mucho más acusado cuando se desplazan sobre substrato liso.

Por último, los resultados de amputación del tercer par de patas, con sección de los dos conectivos entre los distintos pares de ganglios torácicos, prueban que sólo hay coordinación entre las patas intactas cuando la sección de los conectivos es entre los ganglios

meso y metatorácicos, coordinación perfectamente comprobada sobre substrato liso, rugoso y sobre quimógrafo recubierto de papel de filtro rugoso. En los otros casos, los insectos mueven alternadamente el primer par de patas y con bastante viveza; en cambio, el segundo par presenta continuamente un manifiesto retraso de movimientos respecto a los del primero e incluso, si quedan aislados los tres pares de ganglios, apenas son activos y sólo se mueven sobre substrato rugoso.

D) Decapitación simultánea a amputaciones o secciones de conectivos

Al objeto de discutir con mayor certeza algunos de los resultados anteriores se emprendieron, en nuestro blático, las experiencias siguientes:

- 1.° — Decapitación y amputación de un par de patas.
- 2.° — Decapitación y sección de dos conectivos entre los distintos pares de ganglios torácicos.

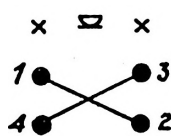


Fig. 26

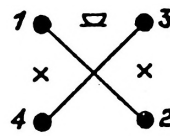


Fig. 27

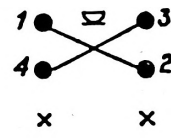


Fig. 28

- 3.° — Decapitación combinada con la amputación de un par de patas y la sección de dos conectivos entre los distintos pares de ganglios torácicos.

Al objeto de apreciar posibles diferencias en el comportamiento locomotor se hicieron las experiencias sobre substrato liso, rugoso y sobre quimógrafo recubierto de papel de filtro rugoso, tal como actuamos en las experiencias anteriores. Dado el descenso de la espontaneidad en los insectos decapitados, la mayor parte de las experiencias sólo pudieron ser estudiadas sobre quimógrafo. Los resultados se observaban a la media hora de la operación y se comprobaban de 12 a 24 horas más tarde.

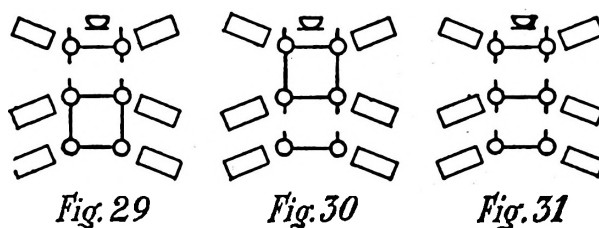
D. 1 — Decapitación y amputación de un par de patas.

Los esquemas adjuntos a cada experiencia indican la coordinación existente después de la ablación de un par de extremidades. Los círculos negros representan las patas intactas y las cruces las que faltan. La señal situada delante de cada esquema indica que se trata de un insecto decapitado. Las líneas expresan la coordinación existente entre las extremidades.

Como puede observarse en las figuras adjuntas (figs. 26, 27, 28), los insectos, ya sea sobre substrato liso, rugoso, o sobre quimógrafo, presentan la coordinación cruzada con las cuatro patas restantes. Excepto la menor espontaneidad y las alteraciones tónicas y reflejas características de los insectos decapitados con todas las patas, ya indicadas al hablar de la influencia de los ganglios supra e infraesofágicos sobre la locomoción normal (10), no hemos hallado diferencias en la coordinación locomotora entre estas experiencias y las realizadas en los mismos insectos no decapitados y sin un par de apéndices locomotores.

D. 2. — *Decapitación y sección de ambos conectivos entre los distintos pares de ganglios torácicos.*

D. 2 a. — *Decapitación y sección de los conectivos entre los ganglios pro y mesotorácicos (fig. 29).*



La espontaneidad de estos blátidos se halla muy disminuída, puesto que dejándoles en libertad se mueven muy poco, aunque en algunos casos se observa cómo el primer par de patas tiende a avanzar. Mas si se excita mecánicamente a los insectos por detrás del protórax, se desplazan moviendo alternadamente el segundo y el tercer par de patas, movimientos locomotores que si bien algunas veces son coordinados entre sí, son continuamente interrumpidos por frecuentes irregularidades. En este caso, el primer par de extremidades queda inmóvil. Estas observaciones se hicieron sobre substrato liso y rugoso.

Diferente comportamiento observamos sobre el quimógrafo o bien si se les obligaba a moverse desplazando el substrato mientras estaban fijos. Al obligarles a andar, el primer par de patas se mueve alternadamente. El segundo y el tercer par también presentan movimientos, que algunas veces parecen coordinados entre sí y otras, por el contrario, son totalmente irregulares. Desde luego, no hemos visto nunca coordinación entre los movimientos del primer par y los de los restantes. Si se desplaza rápidamente el substrato sobre el cual se apoyan los blátidos, tal como hemos

indicado, o bien si se hace lo mismo con el quimógrafo, los insectos sólo mueven alternadamente los apéndices locomotores del primer par. El segundo y tercero son arrastrados.

D. 2 b. — *Decapitación y sección de los conectivos entre los ganglios meso y metatorácicos.* (fig. 30).

Dada la pérdida de espontaneidad de los insectos es muy difícil observar su comportamiento locomotor cuando están en libertad de movimientos; pero si se excitan mecánicamente puede verse que se mueven el primer y segundo par de patas de una manera alternada, aunque a veces, con poca claridad. Los movimientos del tercer par unas veces son alternados y otras no. Son bastante débiles y sólo son algo más acusados cuando falla el primer par. Entre el primer y el segundo par de patas, hemos observado en algunos casos coordinación de movimientos locomotores, que sin embargo, era frecuentemente interrumpida por manifestas irregularidades de los pares de patas citados. Desde luego, no hay coordinación entre los movimientos de los dos primeros pares y los del tercer par. Estas comprobaciones se hicieron sobre substrato liso y rugoso.

Sobre el quimógrafo o substrato que se desplaza en sentido contrario al de avance de los blátidos, hemos podido llegar a ver, en algunos casos, coordinación entre los dos primeros pares de patas. El tercer par permanece prácticamente inmóvil.

D. 2 c. — *Decapitación y sección de los conectivos entre los ganglios pro y mesotorácicos y los meso y metatorácicos* (fig. 31).

Sobre substrato liso o rugoso, tras excitación mecánica, los insectos mueven alternadamente las patas posteriores cuando se desplazan, lo que hacen muy de tarde en tarde; ya que prácticamente quedan inmóviles. Estos movimientos alternantes son a menudo interrumpidos por frecuentes irregularidades del par de patas citado. Los movimientos del tercer par de apéndices locomotores son pocos y débiles, francamente irregulares y no participan en la locomoción. El segundo par queda casi inmóvil y cuando se mueve sus movimientos son desordenados.

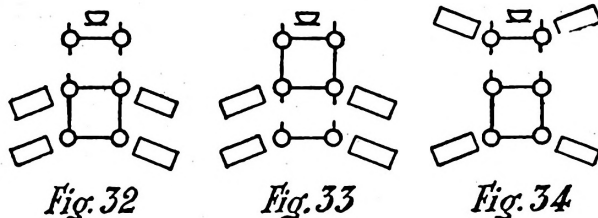
Análogo comportamiento se ha visto sobre el quimógrafo.

D. 3. — *Decapitación combinada con la amputación de un par de patas y la sección de ambos conectivos entre los distintos pares de ganglios torácicos*

D. 3 a. — *Decapitación, amputación del primer par de patas y sección de los conectivos entre los ganglios pro y mesotorácicos* (fig. 32).

Presentan los insectos operados una falta casi total de espontaneidad y movimientos locomotores muy débiles tras excitación mecánica; la experiencia sólo pudo así ser valorada sobre el quimógrafo; se observó, a veces, coordinación de movimientos locomotores entre el segundo y el tercer par de patas, pero en muchos otros no fué posible apreciarla claramente.

D. 3 b. — *Decapitación, amputación del primer par de patas y sección de los conectivos entre los ganglios meso y metatorácicos* (fig. 33).



La observación de los resultados sólo pudo ser valorada sobre el quimógrafo. Aquí mueven las patas del segundo par alternadamente, pero estos movimientos son alterados puesto que a veces avanzan ambas patas medias a la vez. También mueven el tercer par de apéndices locomotores, a veces alternadamente y otras no. Estos movimientos suelen ser menos frecuentes que los del segundo par, presentándose más acusados cuando fallan los movimientos de este último. En ningún caso hemos podido observar coordinación cruzada de movimientos locomotores entre los dos pares de patas intactos.

D. 3 c. — *Decapitación, amputación del segundo par de patas y sección de los conectivos entre los ganglios pro y mesotorácicos* (fig. 34).

Sobre el quimógrafo, los insectos mueven a veces débilmente y de una manera alternada el primer par de patas. También desplazan alternadamente el tercer par con movimiento más acusado. Nunca hemos apreciado coordinación cruzada entre los dos pares de patas citados. Al cabo de dos días de la operación los blátidos sólo presentan movimientos alternantes débiles con el tercer par de patas: el primer par queda inmóvil.

RESUMEN DE LAS EXPERIENCIAS D. 1 A D. 3 c.

Las experiencias de decapitación y amputación de un par de patas, cualquiera que sea éste, prueban que el insecto con cuatro patas avanza a pasos cruzados. Estos resultados coinciden con los

obtenidos en los mismos blátidos no decapitados (11), salvo la menor espontaneidad y las alteraciones tónicas y reflejas características que describimos como consecuencia de la decapitación (10). Podemos pues decir que: 1.º La amputación de una pata en el insecto decapitado no modifica la coordinación de los movimientos para la marcha; 2.º, la amputación de dos patas tiene por efecto el crear una nueva modalidad de marcha coordinada: *la marcha a pasos cruzados*.

La decapitación y sección de ambos conectivos entre los distintos pares de ganglios torácicos, prueba que la supresión total de la conexión nerviosa entre dos pares de ganglios, suprime totalmente la coordinación entre los tres pares de patas, tal como habíamos observado en las mismas experiencias en blátidos no decapitados. Incluso entre los dos pares de extremidades locomotoras cuyos ganglios conservan íntegras las comunicaciones nerviosas recíprocas, nos fué difícil apreciar aquí coordinación: solamente cuando la sección de los conectivos era entre los ganglios meso y metatorácicos; llegamos a ver, en algunos casos, coordinación entre los dos primeros pares de patas, la que sin embargo se veía muy claramente en la misma experiencia realizada en los mismos blátidos antes de su decapitación. Nos ha parecido observar, a diferencia de los animales no decapitados, cierta preponderancia del tercer par de apéndices locomotores en relación con los demás, especialmente cuando fallaba el primer par, fenómeno mucho más acusado en las experiencias en que el primer par de ganglios torácicos estaba totalmente aislado. Las patas de los insectos, en todas estas experiencias, presentan las fuertes alteraciones tónicas y reflejas características de los insectos decapitados, lo que dificulta mucho la observación de los resultados, dificultad que viene acrecentada por la acusada pérdida de espontaneidad.

La decapitación, combinada con la amputación de un par de patas y la sección de ambos conectivos entre los distintos pares de ganglios torácicos, sólo atestigua cierta coordinación entre el segundo y tercer par de patas, en la experiencia de amputación del primer par y sección de los conectivos entre los ganglios pro y mesotorácicos, resultados que, excepto la falta casi total de espontaneidad, concuerdan bastante con la misma experiencia realizada en los mismos insectos no decapitados. También hay concordancia de resultados entre estos blátidos decapitados y no decapitados por lo que respecta a la experiencia de amputación del primer par de patas y sección de los conectivos entre los ganglios meso y metatorácicos, es decir, no se observa coordinación cruzada entre los dos pares de extremidades locomotoras intactas. La única diferencia es la espontaneidad, casi totalmente perdida en las observaciones con insectos decapitados. La experiencia de amputación del segundo par de apéndices locomotores y sección de los conectivos entre

los ganglios pro y mesotorácicos acusa fuerte diferencia con la misma en los insectos no decapitados. En los insectos decapitados nunca hemos visto la menor traza de coordinación cruzada entre el primer y tercer par de patas; en cambio, en los insectos no decapitados se podría apreciar, siquiera fuera ocasionalmente y sin seguridad, cierto desplazamiento a pasos cruzados. Además, en este último caso, las patas anteriores tenían movimientos mucho más vivos que las posteriores, fenómeno totalmente inverso en las experiencias con insectos decapitados. Volvemos pues a comprobar que cuando el primer par de ganglios está totalmente aislado, las patas del primer par realizan movimientos débiles, mientras son mucho más acusados en el tercer par de apéndices locomotores.

E) Experiencias en segmentos torácicos aislados

A fin de valorar la acción propia de los ganglios torácicos sobre los movimientos de locomoción de las patas y comprobar con más certeza los resultados de las observaciones anteriores, se emprendieron experiencias en *Blatta* aislando dos segmentos torácicos, uno sólo e incluso la mitad de uno de ellos.

E. 1. — Experiencias con preparación de dos segmentos torácicos. — Preparación de protórax y mesotórax.

De manera espontánea e inmediatamente después de la operación, se presentan movimientos acusados y alternantes de las cuatro extremidades locomotoras. Estos movimientos de marcha, si bien no son coordinados, a veces dan esta impresión y cesan en seguida. En algunos casos los movimientos de las patas mesotorácicas parecen ser más enérgicos que los de las protorácicas. La preparación abandonada a sí misma llega a sostenerse sobre papel de filtro rugoso con las cuatro patas. Si se excita mecánicamente una extremidad mesotorácica, la opuesta protorácica responde moviéndose. A veces, al cabo de algún tiempo post-operatorio se observa como las patas protorácicas hacen ademán de avanzar ejerciendo tracción sobre el substrato; en tal caso las extremidades mesotorácicas responden con movimientos débiles. Si esta preparación se fija por el dorso y se le obliga a ejecutar movimientos locomotores sobre quimógrafo, se llega a reconocer, en algunos casos, una actividad casi coordinada de los dos pares de patas a pasos cruzados, pero en seguida se altera. En la preparación, cara ventral al aire, se presenta claramente el reflejo de prensión en las cuatro patas que se fijan a un objeto cualquiera.

Preparación de mesotórax y metalórax.

Esta experiencia da resultados muy parecidos a los anteriores.

Aquí se observan con frecuencia, espontáneamente o por estímulo mecánico, movimientos como sacudidas del tercer par de apéndices locomotores. Por otra parte, los movimientos alternantes de este par son más enérgicos que los de las extremidades mesotorácicas.

II. 2. — *Experiencias con preparación de un segmento torácico.*

Inmediatamente después de la operación pueden observarse, en la preparación cara ventral al aire, una serie de movimientos alternantes de las patas, a veces bastante activos. El reflejo de prensión es bien manifiesto cualquiera que sea el segmento aislado. Si se obliga a las patas a realizar movimientos sobre quimógrafo, se aprecian con claridad movimientos alternantes de las mismas aunque se alteran fácilmente, pues no es raro observar movimientos repetidos de una sola extremidad locomotora, mientras permanece inmóvil la opuesta. Cuando se trata del primer segmento torácico, se ven muy bien movimientos de carácter prensor, mientras que si es el segundo o el tercero, las extremidades locomotoras presentan más bien movimientos de empuje. Se dan en las patas algunos reflejos que también pueden ser observados en un animal, normal o decapitado, o en una preparación compuesta de dos segmentos torácicos aislados: por estímulo mecánico del tarso la pata se extiende; por el contrario, ésta se retira cuando se excita el fémur o la coxa.

II. 3. — *Experiencias con preparación de la mitad de un segmento torácico.*

Si se secciona en dos mitades un segmento torácico aislado, cortando primero el tergo y luego, con hoja de afeitar, el par de ganglios y la pared abdominal, se pueden apreciar en cualquiera de las extremidades locomotoras, aunque débilmente, los movimientos de extensión o flexión de las mismas tras excitación respectiva del tarso o del fémur o coxa. Si se sujeta con pinzas por el tergo una mitad de uno de estos segmentos torácicos y manteniendo a la pata en posición normal sobre substrato rugoso, se mueve lentamente la preparación hacia adelante, puede verse, si se trata de la mitad del primer segmento torácico, como la pata a veces se adelanta ejecutando un típico movimiento de avance, aunque muy poco acentuado. Si se hace la misma operación con la mitad del segundo segmento torácico, la pata hace cierta resistencia tratando de sujetarse al substrato. Igual ocurre con la pata de una mitad del tercer segmento torácico, en cuyo caso aún es más acusado este esfuerzo de sujeción. La actividad de las patas solo puede ser provocada si la extremidad toca al substrato por el tarso y se hace tracción hacia adelante y no hacia atrás, tal como com-

probó Ten Cate (25) en *Periplaneta americana*; y sólo es posible observarla bien cuando la incisión se ha hecho exactamente en la mitad del par de ganglios de cada segmento, que en *Blatta* están fusionados. Si la incisión se hace de manera que quede una pata inervada por una porción de ganglio menor a la que le corresponde, o no responde o lo hace muy débilmente ante estímulos de tracción o de excitación mecánica.

F) Estimulación eléctrica de los conectivos interganglionares

En los esquemas representan: los círculos negros mayores, los ganglios torácicos; los menores, los ganglios abdominales. Las líneas horizontales, las comisuras; las verticales, los conectivos. Los pares de ganglios y conectivos intermedios, entre el segundo par torácico y primero o segundo abdominal, no cortados, se señalan con líneas de puntos (esquemas 50-53). Los conectivos cortados ya aparecen así en las figuras. Se indica la posición de los electrodos (E). Las figuras 35 a 49 sólo se refieren a ganglios torácicos.

En cada experiencia se observaba la gradación de la respuesta en función de la intensidad de los estímulos.

Los resultados obtenidos no se describen en detalle aunque los esquemas dan idea clara de los diferentes tipos de experiencias practicadas. Por otra parte los resultados de un mismo tipo de experiencia en diferentes *Blatta* no son exactamente coincidentes. Incluso tampoco es el mismo el comportamiento de una misma preparación en momentos distintos. Indudablemente la respuesta viene afectada por el especial estado de excitabilidad de los distintos centros en cada momento, dependiendo de la propia autoexcitación de los ganglios (1), de los estímulos de lesión, del ciclo de excitabilidad de las neuronas, etc.

Sin embargo, pueden hacerse algunas observaciones generales:

F. 1. (figs. 35, 36, 37). — Cuando se excita por *delante de los ganglios protorácicos*, las patas que responden a estímulos más bajos son las del primer par, luego lo hacen las del tercero y por último las del segundo par. Unas veces responden a estímulos mínimos las patas del mismo lado del conectivo estimulado; pero en otros casos son las del lado opuesto las que se mueven con los estímulos más bajos. La sección de un conectivo entre el primer par torácico y los subesofágicos o entre el primer y segundo par de ganglios torácicos no altera el comportamiento de la preparación.

F. 2 (figs. 38 a 42). — Desde un conectivo entre el primer y segundo par de ganglios torácicos también se consigue excitar todas las patas; sin embargo, las patas que responden a los estímulos más bajos son las del tercer par o a veces el segundo; pero siempre se requieren estímulos mucho mayores para que respondan las del

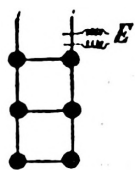


Fig. 35

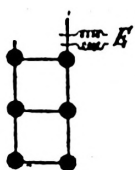


Fig. 36

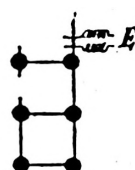


Fig. 37

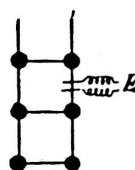


Fig. 38

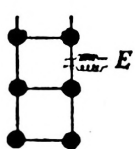


Fig. 39

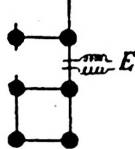


Fig. 40

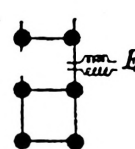


Fig. 41



Fig. 42

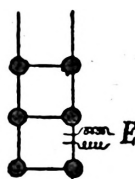


Fig. 43

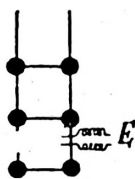


Fig. 44

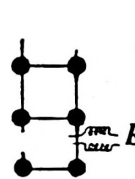


Fig. 45

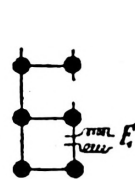


Fig. 46

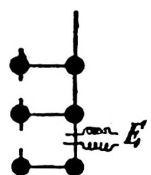


Fig. 47

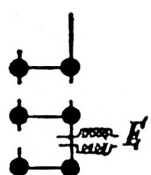


Fig. 48

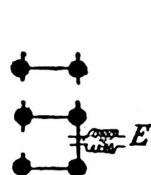


Fig. 49

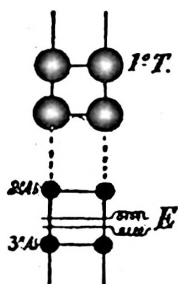


Fig. 50

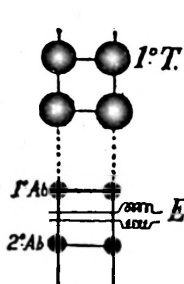


Fig. 51

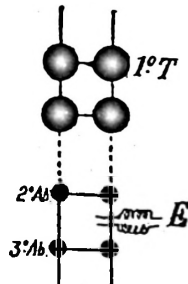


Fig. 52

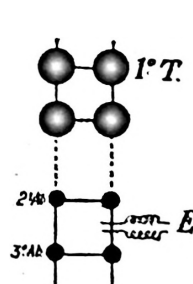


Fig. 53

primer par. No es raro ver cómo en ocasiones, después de observar la respuesta de una pata del tercer par con una determinada intensidad de estímulo, deja de responder al repetir la excitación y en su lugar lo hace la opuesta del segundo par. Parece como si hubiera una cierta relación entre las opuestas, con posibles efectos de inhibición recíproca.

Las secciones de conectivos con los ganglios subesofágicos no modifican las respuestas; a lo más, parece más frecuente que respondan con los estímulos umbrales las patas medias en lugar de las del tercer par. Cortando conectivos interganglionares torácicos se observa asimismo que las patas que responden a los estímulos más bajos suelen ser las del segundo par, habiendo, por lo general, mayor dificultad en la excitación de las patas del lado operado.

F. 3. (figs. 43 a 49). — Con los electrodos entre el segundo y tercer par de ganglios torácicos, son las patas del tercer par las que responden a más bajos estímulos; con mayores intensidades responde asimismo el segundo par y todavía se precisan excitaciones más altas para que alcance la respuesta al primer par.

La sección de conectivos entre los ganglios hace más difícil la excitación de las patas del lado operado. También se dificulta la respuesta del primer par por aislar los ganglios torácicos de los supratórácicos.

Si se cortan ambos conectivos entre el primer y el segundo par de ganglios torácicos, la excitación entre el segundo y tercero es naturalmente incapaz de provocar respuesta en el primer par; mas también se requieren menores excitaciones para que responda el tercer par que para que lo haga el segundo.

F. 4. (figs. 50 a 53). — Desde los conectivos entre los ganglios abdominales pueden provocarse movimientos de todas las patas. En general, el orden de respuesta a estímulos crecientes es primer par, tercero y segundo.

Discusión

Sección de conectivos

Las experiencias de sección de un solo conectivo entre dos pares de ganglios torácicos, independientemente del lado de la sección, no altera la coordinación normal de movimientos de las distintas patas del insecto, lo que concuerda perfectamente con las experiencias de Sasse (22) en larvas, Kopec (12, 13) en orugas, von Buddenbrock (6), Ten Cate (25) en *Periplaneta americana* y Roeder (20). Únicamente pudimos apreciar cierta debilidad en el lado operado, lo que se manifestaba por una ligera inclinación del cuerpo hacia este lado, pero el ritmo locomotor permanecía prácticamente normal. Luego la conducción de impulsos relacionados con la loco-

moción, a través de fibras que corren por un solo conectivo interganglionar, puede verificarse también cuando éste se secciona, mediante las vías intactas que le substituyen funcionalmente en alto grado.

Entre las fibras que cursan por los conectivos de ambos lados ha de haber, sin duda, relación anatómica y fisiológica para que la substitución pueda tener lugar; a través de las comisuras entre las masas ganglionares de cada par han de existir vías que permitan el cruce de impulsos de uno a otro lado, como también se deduce de otras experiencias (12,13) en orugas. Esto ha de ser cierto, tanto para los impulsos de origen torácico, central o periférico, como para los que desde los ganglios superiores alcanzan a los torácicos.

Cuando el primer par de ganglios torácicos comunica con el segundo y éste con el tercero por sólo un conectivo longitudinal, se perturba notablemente la coordinación normal. Si quedan intactos los dos conectivos del mismo lado, la segunda pata del opuesto apenas colabora en la marcha; el correspondiente ganglio no tiene comunicación con los otros más que a través de la comisura transversal. Si la sección afecta a un conectivo de cada lado, la perturbación es mucho mayor por retraso del tercer par e imperfecta coordinación de los dos primeros. Esto permite deducir que, *si bien puede substituirse un conectivo seccionado, por las vías que cruzan al otro lado por las comisuras, si son dos los conectivos afectados, resultan ya tales vías insuficientes; la mayor gravedad al seccionar los de distinto lado se comprende, ya que toda la relación entre los pares primero y tercero se ha de hacer exclusivamente a través de la comisura del segundo par, mientras en otro caso queda toda una línea homolateral de conectivos intacta. Indudablemente, la vía cruzada por la comisura supone un retraso en la conducción que si bien en el caso de substitución de un solo conectivo seccionado no llega a alterar la coordinación, cuando se convierte en vía obligada y exclusiva de paso, se producen retrasos más generales que imposibilitan la locomoción normal.*

Las experiencias en que se veía la influencia de las mismas secciones de conectivos en *Blatta* con una, dos o tres patas amputadas, confirman las anteriores deducciones. La sección de un conectivo entre segundo y tercer par con amputación de una pata de este último, no altera la coordinación normal; sólo se aprecia cierto retraso en el movimiento de la tercera pata intacta, cuando por estar seccionado el conectivo de su lado, toda relación nerviosa ha de hacerse a través de la comisura transversal del mismo par.

La importancia relativa de los conectivos, se pone también de manifiesto en los casos de coordinación de la marcha a pasos cruzados por amputación del segundo par de patas. Al igual que en la coordinación normal con seis patas, la sección de un solo conectivo entre sólo dos pares de ganglios no altera la coordinación cru-

zada, salvo un ligero retraso en el movimiento de la extremidad locomotora del tercer par, que por sección del conectivo de su lado, queda sólo en comunicación con los otros ganglios por la comisura transversal. Lo mismo ocurre cuando se amputa además del par medio una pata del tercer par.

La sección de un conectivo entre primer y segundo par y otro entre segundo y tercero, permite la marcha coordinada a pasos cruzados, si es homolateral, con el consiguiente retraso del tercer apéndice locomotor del lado lesionado; si los dos conectivos intactos son, en cambio, de distinto lado, se dificulta mucho la marcha, apreciándose raras veces el paso cruzado; aquí también las relaciones entre los seis ganglios se han de hacer exclusivamente a través de la comisura transversal del segundo par. Observaciones coincidentes había hecho Ten Cate (28), en *Periplaneta americana* sin patas medias; él no refiere, sin embargo, el retraso de la tercera pata que apreciamos en *Blatta*, en todos los casos en que se ha seccionado el conectivo entre los ganglios segundo y tercero del mismo lado.

Las secciones de los dos conectivos, entre dos pares de ganglios torácicos, provocan la supresión de la coordinación normal. Kengger (18), en orugas; Bethe (4), en *Astacus* e *Hidrophilus*; Polimanti (15), en orugas; Schleip (23); Sasse (22), en larvas; Kopeck (12, 13), en orugas e imagos de Lepidópteros; Buddenbrock (6); Baldi (3), en *Periplaneta orientalis*; Alverdes (2), en larva de *Cloëon*; Tirelli (29, 30); Ten Cate (25), en *Periplaneta americana* y Roeder (20), observaron lo mismo.

También la coordinación a pasos cruzados queda suprimida en *Blatta*, al igual que demostró Ten Cate en *Locusta viridis* (27) y en *Periplaneta americana* (28), realizando las mismas secciones en insectos sin patas medias.

Sin embargo, los animales así operados pueden progresar mostrando características peculiares en cada caso.

Con las seis patas, si es el primer par de ganglios el aislado, el primer par de extremidades locomotoras es el más eficaz para la progresión; las cuatro restantes, o se arrastran pasivamente o se mueven irregularmente, sin coordinación con las anteriores y sólo alguna vez se observa una imperfecta coordinación entre sí. En cambio, si es el tercer par el aislado de los otros dos, las cuatro patas anteriores son las eficaces para la marcha coordinando entre sí perfectamente; las dos patas posteriores se mueven alternadamente pero van retrasadas respecto de las anteriores. *La persistencia de las relaciones nerviosas normales entre dos pares de ganglios inmediatos, basta por tanto para la coordinación de las correspondientes patas, sólo cuando uno de ellos es el primero.* Si se cortan todos los conectivos, quedando los tres pares de ganglios torácicos sin conexión nerviosa, sólo el primer par es eficaz

para la marcha, mientras los otros dos apenas se mueven o lo hacen con desorden; el tercero es el que con más frecuencia colabora a la progresión conseguida por el primer par.

El movimiento coordinado de las seis patas desaparece, pues, por la falta de vías nerviosas entre los seis ganglios; la relativa coordinación que Ten Cate (25) encuentra en *Periplaneta americana*, cuando el animal disponía de una superficie bastante extensa y rugosa, explicable por la tracción ejercida por las patas anteriores a la sección sobre el resto del cuerpo, sólo se aprecia en *Blatta* en iguales condiciones de substrato, en el caso de que sólo quede aislado el tercer par. Estos movimientos de las patas posteriores a la sección contribuyen indudablemente a facilitar el desplazamiento del animal que de lo contrario tendría que arrastrar al tercer par y a su abdomen, y no sólo de modo pasivo, sino ejerciendo con frecuencia un positivo esfuerzo de empuje hacia adelante, a diferencia de lo citado por Baldi (3) probablemente por utilizar substratos lisos.

Las consecuencias de la sección de ambos conectivos interganglionares sobre la coordinación de la marcha a pasos cruzados, en animales a los que se amputa un par de patas, son particularmente interesantes: Si falta el primer par de patas y se aísla el primer par de ganglios de los posteriores, la coordinación a pasos cruzados de las cuatro patas intactas es bastante más defectuosa que cuando hay conexión nerviosa de los seis ganglios. En cambio, si falta el tercer par de patas y es el tercer par de ganglios el que queda aislado, la coordinación de las cuatro patas anteriores es perfecta. Esto parece indicar que los ganglios no son equipotenciales: *dos pares de ganglios torácicos unidos por los correspondientes conectivos son capaces de coordinar bien los movimientos de las cuatro patas de ellos dependientes, sólo cuando entre ellos está el primero, que precisamente está unido a los superiores.*

Aislando el segundo par de ganglios del tercero (primer par de patas amputadas), no hay coordinación y el animal progresa gracias, casi exclusivamente, al segundo par que se mueve alternando o incluso simultáneamente; pero si se seccionan los conectivos que le unen al primero, el segundo par pierde su primacía y ahora la locomoción se realiza, casi exclusivamente, por el tercer par. Indudablemente el primer par de ganglios influía eficazmente para condicionar la actividad principal del segundo par de patas. Esta misma *influencia beneficiosa para la eficacia de los movimientos de las patas de un par, cuando el par gangliopar correspondiente está en relación con otro par de ganglios*, ha sido demostrada en otros casos en nuestras experiencias (compárese la experiencia C.2 a (fig. 20), con las C. 2 b y C. 2 c (figs 21 y 22), respecto a la actividad del tercer par de apéndices locomotores; y la experiencia C. 3 a (fig. 23), con la C. 3 c (fig. 25), por

lo que hace referencia a la actividad del segundo par de patas .

En *Blatta* sin patas medias, al cortar los conectivos entre primer y segundo o entre segundo y tercer par de ganglios, la locomoción se hace fundamentalmente gracias al primer par de patas.

La coordinación a pasos cruzados desaparece en todo caso, cuando los ganglios correspondientes a las patas intactas quedan aislados entre sí por sección de los conectivos. Únicamente se ha visto alguna coordinación, aunque imperfecta, en el caso de amputación de patas medias y sección entre primer y segundo par de ganglios, producida indudablemente por los efectos mecánicos de los movimientos del primer par sobre las patas posteriores (extensión pasiva al adelantar el cuerpo). Ten Cate vió también en *Periplaneta americana* (28) y en *Locusta veridissima* (27), esta coordinación en determinadas condiciones.

Decapitación

Las experiencias de decapitación en *Blatta* con un par de patas amputado, sin sección de conectivos torácicos, muestran que la coordinación cruzada se establece también en estas condiciones, es decir, cuando los seis ganglios torácicos, aunque aislados de los superiores, conserven las normales conexiones nerviosas entre ellos. Sin embargo, se acusa la menor espontaneidad y las alteraciones tónicas y reflejas típicas en estos insectos decapitados.

Por el contrario, si la decapitación se efectúa en animales con sección de ambos conectivos entre ganglios torácicos, el comportamiento difiere bastante del que presentan los no decapitados en iguales condiciones, y esto tanto en las experiencias sin amputación de patas, como en las de amputación. Por de pronto, se hace más difícil la locomoción en todos los casos, lo que perturba la observación de la posible coordinación. Las diferencias se encuentran fundamentalmente en la actividad del primer par de patas: en los casos en que, con cabeza, la progresión se conseguía preferente o casi exclusivamente por los movimientos del primer par, por decapitación perdía este predominio y pasaba a un papel unas veces pasivo, otras secundario y a lo sumo de paridad con los otros; suele pasar a primer plano, en cambio, el tercer par. Y, respecto de la coordinación a pasos cruzados, que era buena entre las cuatro patas anteriores, aun cuando quedara aislado el tercer par de ganglios, al decapitar los animales se pierde o sólo se ve defectuosamente. Esto significa que *los ganglios superiores influyen sobre el primer par de ganglios torácicos facilitando el movimiento activo del primer par de patas siempre que se haya aislado un par de ganglios torácicos de los otros. La buena coordinación a pasos cruzados parece exigir la integridad del sistema ganglionar torácico y sólo es posible con sólo dos pares de*

ganglios torácicos si uno de ellos es el primero y no ha perdido su conexión con los superiores.

La débil actividad del primer par de patas como consecuencia de la decapitación, con sección de los conectivos entre dos pares de ganglios, repercute incluso en que jamás se haya podido observar coordinación entre las seis patas, o las cuatro patas, al forzar al insecto para la marcha sobre quimógrafo y substrato rugoso, cosa que se consiguió en ocasiones en experiencias semejantes pero con insectos no decapitados.

Preparaciones de segmentos aislados

Los preparados de sólo dos segmentos torácicos (protórax y mesotórax o meso y metatórax), muestran una exaltada e irregular actividad inicial que hay que atribuir a la intensa excitación de la lesión. En cuanto cesa tal estado no es posible ver coordinación a pasos cruzados de las cuatro patas más que muy rara vez y fugazmente forzándolas a moverse sobre quimógrafo. El predominio motor corresponde al par de patas posterior en cada preparación, siendo más acusada la diferencia cuando se trata del tercero. Así, *la coordinación no es posible con sólo cuatro ganglios torácicos unidos.* Y el predominio del primer par de patas observado en animales no decapitados desaparece también en este caso, al faltar la influencia de los ganglios superiores.

Buddenbrock (6) sugirió la hipótesis de que cada par de ganglios torácicos debe ser considerado como fuente de energía para el par inmediatamente posterior. De nuestras experiencias no se deduce nada abiertamente en contra de esta idea; incluso en los preparados de dos segmentos aislados, el segundo par de patas es más activo si está acompañado del primero que cuando lo está del tercero, lo que parece apoyar tal hipótesis. Sin embargo, *nuestra interpretación es más la de considerar la actividad locomotora como determinada por el «sistema de ganglios» todavía en conexión nerviosa, en el que mutuas influencias establecerían el modo concreto de producirse el movimiento, potenciando en todo caso con la posibilidad de gobierno propia de cada ganglio aislado.*

En los segmentos aislados, sobre quimógrafo, se observa el movimiento alternado de las patas aunque con irregularidades, así como su especialización dentro de la locomoción normal. El primer par avanza y realiza luego esfuerzo de tracción que obliga a llevar el cuerpo hacia adelante. El tercer par, una vez avanzada la pata, ejerce un trabajo de empuje. El segundo tiene menos actividad y realiza un trabajo de empuje. El segundo tiene la simple misión de apoyo que desempeña en el animal normal.

Un par de ganglios aislado en su segmento, es, pues, capaz de condicionar por sí solo los movimientos de las patas que de él

dependen, poseyendo las neuronas motoras correspondientes a los músculos de ambos apéndices. Lo mismo se deduce de las experiencias en que se aislaba en el animal un par de ganglios por sección de los conectivos. Confirmamos, pues, los resultados de Duges (9); Bethe (4), en *Hydrophilus*; Steiner (24); Polimanti (15), en orugas; Kopec (13), en orugas e imagos; Comes (8), en *Blatta orientalis*; Alverves (2), en larva de *Cloëon* y Tirelli (30).

Las preparaciones de medio segmento torácico, separando así los dos ganglios, permiten apreciar respuestas de la única pata a la extensión pasiva, del tipo del movimiento que ejecutan normalmente, aun cuando sea mucho más débil e impreciso. Esto supone que cada ganglio es precisamente el centro motor de la pata de igual lado y segmento e incluso asiento de reflejos para la citada pata, de acuerdo con las deducciones de Matula (14), en larvas de *Aeschna*; Ten Cate (25), en *Periplaneta americana* y Rijlant (19). La sección de una parte del correspondiente ganglio impide ya los movimientos de la pata.

El movimiento a pasos alternados de las dos patas de cada par depende claramente del par de ganglios correspondientes, lo mismo que vió Ten Cate (25), en *Periplaneta americana*, entre los que se conseguirán todos los reflejos necesarios a tales movimientos, incluidos, naturalmente, los de inhibición recíproca.

Influencia del substrato. Factor mecánico

En la parte experimental se refieren con frecuencia diferencias observadas en el comportamiento locomotor de los insectos, según se desplazaran sobre substrato liso (placa de vidrio, papel satinado, plancha metálica pulida, etc.), o sobre substrato rugoso (papel de filtro de grano grueso), a veces aplicado al quimógrafo para forzar a moverse las patas del insecto.

Tales diferencias pueden resumirse como sigue:

Los animales normales y los que han sufrido amputación, anestesia, curarización o fijación de patas, no presentan otra variación en su marcha (11) debida a la clase de substrato, que la mayor facilidad de sujeción y apoyo de sus tarsos sobre el rugoso que se manifiesta por una marcha más segura. Las diferencias son más marcadas cuanto a mayor número de patas afecte la operación.

En las experiencias de sección de conectivos, con o sin amputación de patas, suele observarse siempre una mejor locomoción, incluso una mejor coordinación de las distintas patas, y aun, a veces, presentar coordinación cuando sobre substrato liso no la había nunca.

Resulta evidente que la diferencia de substrato no puede influir en la locomoción del animal más que por la distinta facilidad que las patas encuentren para sus funciones de apoyo, su-

jección para tirar del cuerpo hacia adelante y para que las posteriores no resbalen al ejercer su empuje. *Estos factores mecánicos no sólo hacen más eficaces los movimientos sino también más enérgicos; la causa de esto último hay que buscarla en que las extensiones y flexiones pasivas de las patas son más fáciles, con lo que los impulsos cinestéticos son mayores y, en definitiva, los impulsos motores provocados por vía refleja en los ganglios serán también mayores.*

Las mejoras observadas en la coordinación, en experiencias de secciones de conectivos que no aislen unos de otros totalmente los distintos pares de ganglios, han de encontrar una explicación semejante. La progresión del animal, conseguida por algunas de las patas con más eficiencia que sobre substrato liso, hace que las que no se movían apenas entonces, sean pasivamente extendidas o flexionadas, lo que desencadena una respuesta activa motora en los ganglios respectivos, que hace participen en la locomoción en más alto grado que antes y en momento poco retrasado respecto de la coordinación enteramente normal.

Así adquiere importancia para la coordinación, además del factor de conexión anatómica entre los ganglios, el de la influencia que los cambios de posición del cuerpo, provocados por movimientos de unas patas ejercen sobre el estado de extensión o flexión de las demás.

En *Dixiphus*, realizó Buddenbrock (6) una curiosa experiencia que hemos repetido en *Blatta* (ver B. 4, fig. 12), obteniendo los mismos resultados en líneas generales, que permiten apreciar también la influencia del substrato. Al amputar una pata media y otra posterior de distinto lado y seccionar el conectivo por delante del ganglio correspondiente a la pata media intacta, ésta participa muy defectuosamente en la locomoción a pasos cruzados sobre substrato liso, mientras que mejora mucho su movimiento sobre substrato rugoso. La posibilidad de fijarse que tiene el tarso de esta pata media sobre substrato rugoso, hace que al adelantarse el cuerpo por las otras patas se produzca una acusada tracción que se traducirá en aumento de los impulsos periféricos procedentes de esa pata, lo que facilita su participación en la marcha; en suelo liso, al no haber punto de apoyo, en vez de ser estirada, resbala sobre el substrato, falta el estímulo cinestésico y la pata no se flexiona bien.

La sección de los dos conectivos que separan los distintos pares de ganglios, hemos visto provocaba la independencia de movimientos de las patas correspondientes a los ganglios situados a uno y otro lado de la sección, en la locomoción sobre substrato liso. En rugoso, raras veces se ha observado una aparente coordinación de las seis patas y sólo cuando era el tercer par el aislado. Se comprende que al llevar el cuerpo hacia adelante por las cuatro patas ante-

riores, se produzca extensión pasiva de las posteriores y se desencadene la flexión por vía refleja con centros en el tercer par de ganglios que, de acuerdo con el principio de inhibición recíproca que ya el segmento aislado presenta, dará como resultado el movimiento alternado de las dos patas y precisamente con un ritmo que, al depender en su origen de la tracción que los movimientos de las patas anteriores provocan, podrá coincidir aproximadamente con el que presentan estas últimas, lo que puede dar la impresión de coordinación del conjunto.

En todo caso *nunca se llega a compensar el factor nervioso con el mecánico*. Cuando la coordinación es defectuosa se mejora algo si el substrato es rugoso; y si no lo hay, sólo se llega a una primera aproximación en los casos más favorables. Por el contrario, las ventajas conseguidas por la condición del substrato desaparecen, si una nueva interrupción en las vías nerviosas viene a reducir la capacidad de coordinación del sistema ganglionar que permanece unido.

En las experiencias en que además se decapitaba al insecto, el primer par de patas, que prácticamente desempeña un papel secundario sobre substrato liso, se mueve menos pasivamente sobre rugoso, al forzarlas a andar sobre quimógrafo, lo que es explicable por todo lo dicho anteriormente.

La influencia de la tracción mecánica en la coordinación de movimientos es desde luego importante y más especialmente en la coordinación cruzada, como observa Ten Cate (25, 27 y 28). Mas es sólo un factor auxiliar y no uno determinante; es decir: para que la influencia de la tracción mecánica sea valorable se precisa del sistema ganglionar torácico; los estímulos cinestéticos provocados, actuando precisamente sobre él, pueden desencadenar la producción de impulsos motores que conduzcan a movimientos coordinados. La pata o las patas que tengan anatómicamente aislados los ganglios de que dependen, aunque sean capaces de moverse, por la tracción que el avance del cuerpo ejerce sobre ellas, sólo conseguirán aproximarse a la actividad que suelen presentar normalmente, de manera pasiva y, por tanto, retrasada; y aun esto, en los casos en que haya suficiente número de patas con los correspondientes ganglios unidos.

Reflejos torácicos

Las experiencias de sección de ambos conectivos en *Blatta* no decapitada, y en segmentos torácicos, han demostrado por otra parte, de acuerdo con Bethe (4), en *Astacus* e *Hydrophilus*; Alverdes (2), en larva de *Cloëon* y Baldi (3), en *Blatta orientalis*, que *el reflejo de limpieza de cada par de patas es segmentario, pudiendo darse con sólo el par de ganglios correspondiente. Igual hemos com-*

probado, de acuerdo con Alverdes (2) y en oposición a lo observado por Baldi (3), *respecto al reflejo de prensión*, incluso en segmentos aislados. El reflejo de inversión, por el contrario, de acuerdo con las observaciones de Baldi (3) y de Kopeck (13) en orugas, se pierde cuando se aíslan los ganglios torácicos entre sí. Bethe (4), en cambio, en *Hydrophilus* dedujo que en cada par de ganglios torácicos se encuentra el reflejo de giro del segmento correspondiente. *Para que se produzca el reflejo de inversión en Blatta, es pues necesaria la correlación nerviosa de los tres pares de ganglios torácicos, mas no la influencia de los ganglios supra e infraesofágicos* como vimos en las experiencias de descerebración y decapitación de nuestro blátido. Kopeck (13) también observó en orugas de Lepidópteros, que para este reflejo eran necesarios varios ganglios de la cadena nerviosa ventral. Quizá, sin embargo, los movimientos a veces muy vivos observados en las patas de un segmento torácico aislado, cara ventral al aire, movimientos parecidos a los que hace el animal normal o decapitado para enderezarse, y que también fueron comprobados por Ten Cate (25) en *Periplaneta americana*, indicarían que cada par de ganglios torácicos tienen su parte en el citado reflejo, pero que la falta de coordinación entre los ganglios por sección de los conectivos, impide que los movimientos de los distintos apéndices sean eficaces para invertir el cuerpo del insecto.

Excitación eléctrica de conectivos

Estas experiencias muestran que cualquiera que sea el punto de excitación, se puede provocar respuestas de todas las patas, si bien responden unas antes que otras. Por el conectivo excitado han de pasar fibras que establezcan sinapsis con neuronas motoras o intercalares; lo más probable es que haya fibras de ambas clases o que lo hagan con ambos tipos de neuronas. Las intercalares, establecerán sinapsis a su vez, con las intercalares o motoras de otros ganglios. Y así podrán llegar los impulsos hasta las motoras de todas las patas. La conducción se transmite en sentido descendente con preferencia. Quizá esto sea porque las fibras más excitables conducen en este sentido y establecen sinapsis directa con las motoras de las patas que primero responden. En sentido ascendente, los impulsos pueden ir por las vías aferentes de la excitabilidad periférica; bien conocidas son las fibras gigantes ascendentes del reflejo de huida ante estímulos eléctricos y mecánicos sobre los cercos (16,21). No puede excluirse la posibilidad de que la excitación de los ganglios torácicos posteriores por los electrodos afecte a neuronas intercalares, que a su vez envíen fibras de asociación a otras neuronas en los ganglios anteriores, y aun que se estimulen estas mismas fibras de asociación.

El que a veces respondan más fácilmente las patas del lado opuesto a la excitación, podría explicarse admitiendo que haya fibras que desde un conectivo pasen a los ganglios del lado opuesto a través de las comisuras transversales.

Lo que sí es evidente, es el que *entre los seis ganglios torácicos hay una indiscutible e intrincada red de fibras*, que establecen conexiones recíprocas entre las neuronas de todos ellos y posibilitan la extensión de los estímulos extratorácicos, así como la coordinación de movimientos locomotores. *La supresión parcial de vías, por sección de conectivos, no impide la respuesta de las patas, si bien al alargar las vías con indudable aumento de sinapsis, se retrasa la conducción e incluso puede llegar a resultar impermeable tal vía al impulso, si no alcanza intensidades máximas. Esto explica la gran dificultad de coordinación que se observa cuando son varios los conectivos seccionados.*

Conclusiones

1.^a — Cada ganglio torácico es centro motor y reflejo de su pata, condicionando incluso la forma típica de movimiento del apéndice.

2.^a — El par de ganglios determina que los movimientos de las dos patas dependientes sean alternados.

3.^a — La coordinación normal es independiente de los ganglios superiores. Estos sólo ejercen influencias sobre la espontaneidad, inhibición refleja, tono inhibitor y otras características. Pero se precisa la conexión de los tres pares de ganglios torácicos.

4.^a — La conducción de impulsos relacionados con la locomoción por fibras que corren por un sólo conectivo, puede verificarse también cuando éste se secciona, mediante las vías intactas que le substituyen funcionalmente en alto grado, no alterándose la coordinación normal.

5.^a — Si se seccionan dos conectivos de distintos segmentos las vías comisurales transversas resultan ya insuficientes para la substitución funcional de aquéllos. Si son homolaterales, la pata media del mismo lado se retrasa; si heterolaterales pocas veces se observa coordinación. La vía cruzada por las fibras comisurales transversas supone un retraso en la conducción que llega a imposibilitar la coordinación normal cuando por sección de conectivos se la convierte en vía obligada y exclusiva de paso.

6.^a — En el animal con seis patas el sistema integrado por sólo cuatro ganglios torácicos, aislados de los otros dos por sección de conectivos, conduce a lo sumo a coordinación cruzada (sincronismo de patas opuestas de distinto segmento) de las cuatro patas correspondientes, con independencia de la actividad del otro par, igual por tanto, que si se amputa éste. Tal coordinación cruzada es constante sólo en el caso de que los cuatro ganglios asociados sean los

primeros y mantengan las conexiones con los superiores. Sólo en ocasiones puede haber coordinación normal pasajera entre las seis patas por influencia del factor mecánico (substrato rugoso).

7.^a — Los ganglios superiores influyen sobre el primer par de ganglios torácicos facilitando el movimiento activo del primer par de patas, siempre que se haya aislado un par de ganglios torácicos de los demás.

8.^a — La coordinación cruzada (con sólo cuatro patas) exige la conexión de los seis ganglios torácicos. Los dos primeros pares, sin embargo, bastan si hay conexión con los ganglios superiores. La preparación de dos segmentos aislados con sus cuatro patas no muestra coordinación a pasos cruzados.

9.^a — La coordinación, aunque es central, es dependiente de la sensibilidad periférica: son necesarios los impulsos propioceptivos que alcanzan al ganglio correspondiente e influyen sobre el sistema ganglionar torácico. La inhibición recíproca determina los movimientos alternados dentro de un mismo par. La falta de los impulsos cinestéticos de sus dos patas (amputación, anestesia, fijación y curarización), es lo que determina la nueva modalidad de coordinación a pasos cruzados.

10.^a — Por excitación eléctrica de cualquier conectivo pueden provocarse movimientos de todas las patas, aunque se precisen intensidades distintas para conseguirlo y las patas respondan en cierto orden, a medida que se aumenta el estímulo, dependiente del punto estimulado. La excitación es, en general, más eficaz sobre las patas posteriores al punto excitado.

11.^a — La supresión parcial de vías entre los ganglios, por sección de conectivos, no impide la respuesta de las patas, si bien al alargar las vías con indudable aumento de sinapsis, se retrasa la conducción e incluso puede llegar a resultar «impermeable» tal vía al impulso, si no alcanza intensidades máximas. Esto explica la gran dificultad de coordinación que se observa cuando son varios los conectivos seccionados.

12.^a — La coordinación normal con seis patas es así resultante de la integración funcional de los seis ganglios torácicos, ante los estímulos propioceptivos cinestésicos que reciben de los apéndices y requiere la suficiente interrelación ganglionar por los conectivos y comisuras.

Si se suprime la sensibilidad propioceptiva de dos patas, conservando las conexiones entre los seis ganglios, se instaura la coordinación cruzada; pero si se reduce también el número de ganglios en mutua conexión, no es posible tal coordinación, con la excepción de que los todavía unidos mantengan sus relaciones con los ganglios superiores.

13.^a — Es así como se llega a deducir que la coordinación de

movimientos locomotores se determina de acuerdo con la naturaleza del *sistema ganglionar* que el animal posee, entendiéndose por tal «la unidad fisiológica que se alcanza por asociación de los ganglios que conservan suficientes conexiones entre sí». Y que con un mismo «sistema ganglionar» hay diferencias de comportamiento según la intensidad de la sensibilidad propioceptiva desde los apéndices y según el número de éstos capaces de influir sobre los ganglios con tal sensibilidad.

Resumen

Como continuación a otros trabajos (*R. esp. Fisiol.*, 7, 33 y 49, 1951), los autores investigan en la cucaracha *B. orientalis* (L.) la importancia del «Sistema ganglionar» torácico en la coordinación de los movimientos de locomoción de los insectos.

Se han practicado experiencias de sección de conectivos longitudinales entre los ganglios, sección de las fibras comisurales transversales, amputación de patas, decapitación, preparaciones de dos, uno o medio segmento torácico aislado y estimulación eléctrica de conectivos.

Se discuten los resultados que, en unión de los obtenidos previamente, sirven para elaborar una serie de conclusiones acerca de la fisiología de la coordinación nerviosa de la locomoción de estos animales.

Summary

As a continuation to other papers (*R. esp. Fisiol.* 7, 1951) the authors investigate in the cockroach *Blatta orientalis* (L.) the importance of the «thoracic ganglionic system» in the co-ordination of walking of insects.

By means of experiments sectioning the longitudinal interganglionic connectives, amputation of legs, decapitation, preparation of two, one or half an isolated thoracic segments and electric stimulation of connectives, the following conclusions are come to:

1. Each thoracic ganglion is a motor and reflex center of the corresponding leg, conditioning even the typical form of movement of the appendix.

2. The pair of ganglia determines that the movements of the two depending legs be alternate.

3. The normal co-ordination is independent of the upper ganglia. These latter only exercise influences on the spontaneity, reflex inhibition, inhibitory tonus and other features. But the connection of the three pairs of thoracic ganglia is necessary.

4. The conduction of impulses related to locomotion, by fibres running through a single connective, can take place also, when the latter is sectioned, through the remainder ways that substitute same functionally in a high degree, without alteration of the normal co-ordination.

5. When two connectives of distinct segments are cut, the fibre tracts of transversal commissures become already insufficient for the functional substitution of the former. If they are homolateral, the middle leg of the same side becomes slower; if heterolateral, co-ordination is rarely observed. The cross way passing through the transversal fibre tracts supposes a delay in the conduction, making co-ordination impossible if, by section of the connectives, becomes the necessary and exclusive pass-way.

6. In the insect with six legs, the system composed of only four thoracic ganglia, which are isolated from the other two by section of the con-

nectives, leads at the most to a «crosswise co-ordination» (synchronism of opposite legs of distinct segments) of the four corresponding legs, independently of the activity of the other pair, therefore the same as if the latter were amputated. Such a crosswise co-ordination is constant only in the case of the four associated ganglia being the first and second pairs, maintaining the connections with the upper ones. Only occasionally can there be a transitory normal co-ordination among the six legs by influence of the mechanical factors (rough substrate).

7. The upper ganglia have influence on the first pair of thoracic ganglia facilitating the active movements of the first pair of legs, whenever a pair of thoracic ganglia has been isolated from the rest.

8. The crosswise co-ordination (with only four legs) requires the connections of the six thoracic ganglia. However the first two pairs are sufficient if there be a connection with the upper ganglia. The preparation of two isolated segments with their four legs shows no co-ordination in crosswise walking.

9. Co-ordination, although central, is dependent on the peripheral sensitiveness, there being necessary kinaesthetic impulses starting from proprioceptors, which reach the corresponding ganglia and influence on the «thoracic ganglionic system». The reciprocal inhibition determines the alternate movements of legs in the same pair. The lack of the kinaesthetic impulses starting from two legs after amputation, anaesthesia, fixing or immobilization by curarization what determines the new mode of co-ordination in crosswise walking.

10. By electric excitation of any connective movements of all the legs may be provoked, although distinct intensities are necessary, the legs responding in a certain order as the strength of stimulus is increased, depending on the point stimulated. Stimulation is in general more effective on the legs situated behind the point excited.

11. The partial suppression of ways between ganglia by section of the connectives does not prevent the response of the legs; although considering lengthening the ways, with the corresponding increase of synapsis, the conduction is delayed and such a way can even come to be blocked to the impulse, if it does not reach maximum intensities. This explains the great difficulty of co-ordination observed when several connectives are sectioned.

12. Normal walking co-ordination with six legs results thus from the functional integration in the six thoracic ganglia of the kinaesthetic impulses starting from proprioceptors of the appendages, requiring sufficient ganglionic interrelation through longitudinal and transversal fibres.

If kinaesthetic sensitiveness of two legs is suppressed, while keeping up the connections between the six ganglia, crosswise walking co-ordination is adopted; but if the number of thoracic ganglia mutually connected is reduced, such a co-ordination is not possible, excepting when those are the two first pairs and retain the connectives with the upper ganglia.

13. In consequence, the conclusion is come to that co-ordination of walking is determined according to the nature of the «ganglionic system» of the insect, it thereby being understood as «the physiological unity obtained by the association of the ganglia that maintain sufficient connections among each other». Besides with the same «ganglionic system» there are differences of behaviour according to the degree of kinaesthetic sensitiveness from the appendages and according to the number of the latter which may have influence on the ganglia through the impulses starting from their proprioceptors.

Bibliografía

- (1) ADRIÁN, E. D.: *J. Physiol.*, **72**, 132. 1931.
- (2) ALVERDES, Fr.: *Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, **3**, 558. 1926.
- (3) BALDI, E.: *Boll. Ist. Zool. Uni. Roma.*, **2**, 1924.
- (4) BETHE, A.: *Pflügers Arch.*, **68**, 449. 1897.
- (5) BINET, A.: *J. Anat. et Physiol. norm. et path.*, **30**, 449. 1894.
- (6) BUDDENBROCK, W. von: *Biol. Zbl.*, **41**, 41. 1921.
- (7) BUDDENBROCK, W. von: *Grundriss der Vergleichenden Physiologie*, Verlag von Gebrüder Borntraeger. Berlin, 1937.
- (8) COMBS, S.: *Boll. Sedute. Accad. Sci. natur. Catania.*, **49**. 1921.
- (9) DUGES, A.: *Mémoires sur la conformité organique dans l'échelle animale*. A. Ricard. Montpellier, 1832. Ref.: TEN CATE, J., 1931. ..
- (10) ESTARTÚS, M., y PONZ, F.: *R. esp. Fisiol.*, **7**, 33, 1951.
- (11) ESTARTÚS, M., y PONZ, F.: *R. esp. Fisiol.*, **7**, 40, 1951.
- (12) KOPEC, S.: *Zool. Anz.*, **40**. 1912.
- (13) KOPEC, S.: *Zool. Jb.*, **36**. 1910.
- (14) MATULA, J.: *Pflügers Arch.*, **138**. 1911.
- (15) POLIMANTI, O.: *Arch. Ital. Biol.*, **47**, 1907.
- (16) PUMPHREY, R. J., y RAWDON-SMITH, A. F.: *Proc. Roy. Soc., ser. B.*, **122**, 106. 1937. ..
- (17) RABAUD, E.: *Bull. Soc. Zool. France.*, **42**, 158. 1917.
- (18) RENGGER, J. R.: *Physiologische Untersuchungen über die tierische Haushaltung der Insekten.*, Diss. Tübingen. 1817. Ref.: TEN CATE, J. 1931.
- (19) RIJLANT, P.: *C. R. Soc. Biol.*, **111**, 636. 1932.
- (20) ROEDER, K. D.: *J. Exp. Zool.*, **76**, 353. 1937.
- (21) ROEDER, K. D.: *J. Exp. Zool.*, **108**, 245. 1948.
- (22) SASSE, E.: *Zeitschr. f. Allgemeine Physiol.*, **13**, 69. 1912.
- (23) SCHLEIP, W.: *Zool. Jb.*, **30**. 1911.
- (24) STEINER, J.: *Die Funktionen des Zentrainerkennsystems und ihre Phylogeneese. III. Abt. Die Wirbellosen Tiere*. Braunschweig. 1898. Ref.: TEN CATE, J. 1931.
- (25) TEN CATE, J.: *Arch. néerland. Physiol.*, **12**, 327. 1928.
- (26) TEN CATE, J.: *Ergebn. der Physiol.*, **33**, 157. 1931.
- (27) TEN CATE, J.: *Arch. néerland. Physiol.*, **21**, 562. 1936.
- (28) TEN CATE, J.: *Arch. néerland. Physiol.*, **25**, 401. 1941.
- (29) TIRELLI, M.: *Boll. Ist. Zool. Univ. Roma*, **5**, 84. 1927.
- (30) TIRELLI, M.: *Boll. Ist. Zool. Univ. Roma*, **6**. 1928, y *Atti Accad. naz. Lincei.*, **8**, 520. 1928.