

SÔBRE A LOCOMOÇÃO E A NEUROFISIOLOGIA DE NEMERTINOS

por Diva Diniz Corrêa

(Com 2 estampas)

As observações e experiências seguintes foram realizadas na Estação Zoológica de Nápoles (Itália), onde trabalhei durante os meses de abril a outubro de 1952. Agradeço ao Snr. Diretor da Estação Zoológica, Professor Dr. REINHARD DOHRN, aos Cientistas, especialmente aos Snrs. Drs. GUIDO BACCI e BRUNO BATTAGLIA e aos Técnicos pela hospitalidade cordial que me ofereceram. Gratamente lembro ainda os Fundadores e Administradores da "Borsa GABRIELLA ZUCCARI" da Universidade de Pádua (Itália) e o Conselho Nacional de Pesquisas (Rio de Janeiro) que me proporcionaram os recursos para a viagem e estadia na Itália. Para controlar algumas das minhas experiências recorri à minha Companheira de sala, Srta. D. ULRIKE WILKE, cand. rer. nat., à qual agradeço também a atitude amistosa durante as nossas excursões em comum. Ao meu Professor, Dr. ERNESTO MARCUS (São Paulo), devo o preparo para êste trabalho, em cuja interpretação participou com vivo interesse.

Índice

- 1 — Taxonomia das espécies estudadas.
- 2 — Habitat de *Emplectonema gracile* (Johnst.) e de *Lineus lacteus* (Rathke) nos arredores de Nápoles.
- 3 — Locomoção e reações de *E. gracile* no aquário.
 - a) Vermes intactos.
 - b) Vermes operados.
 - b1) Decapitação.
 - b2) Interrupção dos cordões nervosos.
- 4 — Locomoção e reações de *L. lacteus* no aquário.
 - a) Vermes intactos.
 - b) Vermes operados.
 - b1) Decapitação e Fragmentação.
 - b2) Interrupção dos cordões nervosos.
 - b3) Secções do cérebro.
- 5 — Conclusões principais.

6 — Summary.

7 — Bibliografia.

8 — Estampas.

1 — Taxonomia das espécies estudadas.

O trabalho foi realizado com o Hoplonemertino monostilífero *Emplectonema gracile* (Johnst.) (Bürger 1895, p. 543-544) e o Heteronemertino *Lineus lacteus* (Rathke) (l.c., p. 620-622).

2 — Habitat de *Emplectonema gracile* (Johnst.) e de *Lineus lacteus* (Rathke) nos arredores de Nápoles.

E. gracile vive principalmente nos interstícios existentes entre os indivíduos de *Mytilus*, mas também entre *Balanus* e algas. No mesmo biótopo ocorre abundantemente o muito mucoso Polieladido *Stylochus neapolitanus* (Chiaje). O material foi retirado em profundidades de 1 a 2 metros, de pedras situadas nas visinhanças do porto de Mergellina, em Nápoles. Vivem em água poluída e no verão, calma.

L. lacteus habita areia relativamente grossa, sob pedras e em cavidades das mesmas. No mesmo biótopo encontram-se representantes do gênero *Ototyphlonemertes* (Hoplonemertini), do gênero *Procerodes* (Tricladida Maricola) e da família Otoplanidae (Turbellaria Proseriata). O material foi colhido na pequena praia de Cenito, no golfo de Nápoles. Esta é constituída por um estrato denso de areia, com meio metro de espessura, fechado no lado da terra por paredões e uma faixa subjacente de areia solta. A praia é atingida pelas marés que deixam principalmente sobre o estrato uma camada solta de algas e detritos marinhos.

Ambas as espécies formam tubo mucoso, a primeira com finas partículas que recobrem os mariscos e a segunda com grãos de areia e pequenos fragmentos de conchas.

3 — Locomoção e reações de *E. gracile* no aquário.

a) Vermes intactos.

As colônias de *Mytilus* e *Balanus*, trazidas para o laboratório, eram colocadas em bacias com água do mar. O grande comprimento dos vermes (até 20 cms.), a pequena largura (1 mm.) e a situação entrelaçada com os vários elementos do seu substrato costumeiro, impossibilitavam a retirada manual dos mesmos, sem rompimento, por separação dos mariscos. Esta era obtida com facilidade à noite, quando os vermes deslisavam livremente. Nestas ocasiões transferi-os com pipetas largas para outras bacias e ofereci como substrato alguns fragmentos de algas, de preferência de folhas largas, para evitar novo entrelaçamento com os fios ou ramificações de algas arbustiformes. Aí eles enovelavam-se. Destas bacias os vermes eram facilmente retirados aplicando-se no novelo um estímulo de pressão o que conduz ao deslização (Eggers 1924, p. 580). Devido à mucosidade intensa deve-se evitar para a retirada e transferência dos vermes o uso de pincéis, em cujos fios eles facilmente se colam. Quando fora de experiência eram conservados em câmara de temperatura constante (20°C), para preservá-los da alta temperatura da água (23-26°C), nos meses de trabalho.

Colocados com pipetas largas, em grandes e rasas placas de vidro, contendo água do mar, os vermes desenrolam-se e deslisam. Quando não tocados realizam um movimento calmo e uniforme, normalmente sem contrações musculares visíveis. O tubo mucoso resta caudalmente como um fio frouxo mas resistente. Pode-se com êle levantar fora da água a metade posterior do corpo do verme (10 cms.). Os vermes enrolam-se comumente entre si, produzindo nesta ocasião grande quantidade de muco que é deixado como glóbulo caudal quando há separação e novo deslissamento. Ocasionalmente retraem a cabeça sem que haja na placa qualquer obstáculo. A extremidade anterior realiza movimentos tipo farejador, para ambos os lados e ondas musculares percorrem-na de trás para diante com palpitação ulterior da cauda. Ondas e palpitação caudal são respostas típicas a estímulos aplicados na extremidade anterior.

E. gracile possui fototaxia negativa. Vermes colocados no ponto da placa mais próximo à entrada da luz (Fig. 1) e com o terço anterior voltado para esta, giram-no e deslisam em linha reta na mesma direção dos raios luminosos até atingirem os bordos da placa que circundam.

As reações a estímulos mecânicos, aplicados na extremidade anterior, na posterior e na região média de vermes completos, foram descritas na mesma espécie por Eggers (l.c., p. 581-586).

Toque fraco de pincel, aplicado na extremidade anterior, não conduz a outras respostas visíveis além de pequena retração da cabeça. Com estímulos fortes notou-se retração imediata da cabeça, por engrossamento da musculatura post-cefálica e concomitante adiantamento rápido da cauda. O engrossamento muscular post-cefálico desloca-se como onda, de trás para diante, em sentido anti-peristáltico. Atrás dêle forma-se uma série de novas ondas, que correm na mesma direção da primeira, sendo sucessivamente mais longas e mais finas e as do último terço do corpo quase imperceptíveis. Entre duas ondas grossas anteriores pode haver um fino dobramento intermediário (l.c., f. 4). Quando as ondas posteriores atingem a cauda, forma-se nela uma série de engrossamentos esféricos, pequenos, que se dissolvem em ondas póstero-anteriores. Concomitantemente a estas a região caudal alonga-se, em palpitação, 3 a 5 vezes seguidas (Fig. 2), e o verme reinicia a sua locomoção para a frente. Surge assim o "comportamento paradoxal" (Buddenbrock 1937, p. 382), de se adiantar a cabeça, simultaneamente ao retroceder da cauda. Mostra isto, segundo Buddenbrock, a independência locomotora das várias partes do corpo dos Nemertinos. A palpitação da cauda talvez possa ser entendida como um excesso de energia, conseqüente de estímulos anteriores fortes, que se acumula posteriormente produzindo o fenômeno.

Ao lado da locomoção do corpo "por partes", lembro ainda o adiantamento rápido, imediato, da cauda, provocado por estímulos aplicados na extremidade anterior. Este fenômeno, se bem que passageiro, mostraria a existência de vias nervosas, fibras comprimidas, neurocórdios, que percorreriam a totalidade dos cordões nervosos. Seria uma reação do organismo inteiro, não uma sucessão de reações parciais e mostra não ser total a falta de centralização do corpo dos Nemertinos.

Algumas vezes estímulos fortes levaram a enrolamento de toda a metade anterior do corpo, acompanhado de ondas anti-peristálticas grossas e

desordenadas que penetram no trecho enrolado distendendo-o. Pode ocorrer também relaxamento de quase todo o corpo com formação instantânea de uma linha ondulada.

Estímulos fracos, aplicados na extremidade posterior, causam deslissamento mais rápido desta. Estímulos mais fortes produzem enrolamento da parte caudal e ondas posteriores grossas que se deslocam de diante para trás, em sentido peristáltico.

A parte média do corpo pode ser estimulada intensa e continuamente sem resposta na extremidade anterior. A cauda enrola-se ou desloca-se para trás em palpação.

b) Vermes operados.

b1) Decapitação.

Para as decapitações e interrupções dos cordões nervosos usei fragmentos de lâmina de barbear talhados em ponta.

As decapitações foram feitas a 1 cm. da extremidade anterior. Os fragmentos cefálicos, vistos ao microscópio, continham sempre o cérebro e continuavam a deslissar normalmente como animais completos, como nas experiências de Eggers (1924, p. 588). Nos vermes acéfalos notaram-se enrolamentos, convulsões e deslissamento apenas incipiente.

Estímulos mecânicos fracos, aplicados na extremidade anterior dos fragmentos cefálicos, levaram à retração rápida da mesma, encurtando-se e achatando-se todo o fragmento. Estímulos mais fortes produziram retração da cabeça, duas a três ondas anti-peristálticas e engrossamento da parte seccionada, que se desloca para trás, realizando movimento palpitante. Estímulos leves, na extremidade posterior dos mesmos fragmentos, não levaram a respostas perceptíveis. Quando muito fortes conduziram a dobramentos e contrações.

A estimulação de vermes acéfalos era dificultada pela atitude enovelada que os mesmos assumiam após a decapitação. Estímulos de pressão levaram a fortes convulsões, produção de ondas grossas, palpação da cauda e alargamento momentâneo do novelo.

A palpação da cauda, em vermes acéfalos, mostra que a mesma independe do cérebro e pode realmente ser entendida como um movimento do corpo por partes, pois as ondas do trecho precedente estimulam o sucessivo.

Distensões artificialmente conseguidas eram incompletas, pois as extremidades sempre se mantinham enoveladas e de curta duração, devido aos seguidos enrolamentos.

Após 3-4 horas de observação os fragmentos cefálicos, quando estimulados, deslissaram, mas os vermes acéfalos perderam sua pequena capacidade locomotora, reagindo ainda a estímulos de pressão.

A locomoção também acabou em vermes decapitados de *E. gracile*, nas experiências de Eggers (l.c., p. 588), mas uma lenta locomoção foi provocada novamente, por ele, em vários dias consecutivos, toda vez que trocou a água. Com isto desenvolve-se além do estímulo químico, ainda o mecânico de agitar a água, cujo efeito conheço das minhas experiências em *L. lacteus*. Tão pouco quão Eggers possuo dados a respeito da duração da locomoção em vermes acéfalos de *E. gracile*, evocada pela troca de água. Os resultados

até agora disponíveis permitem tirar as conclusões seguintes: o comportamento de vermes acéfalos e completos mostra ser o movimento ciliar influenciado pelo cérebro e modificável pelas excitações que saem do sistema nervoso. É um movimento do tipo cílio-regulador. Existe diferença entre o limiar de excitação do cérebro e o do sistema nervoso restante, sendo o primeiro menor. Eggers salientou a possibilidade da locomoção sem cérebro, que êle, de fato, mostrou, e Friedrich (1933, p. 539), no seu relatório do trabalho de Eggers, coloca em primeiro lugar o fim do movimento espontâneo, nos vermes sem cérebro. Êstes últimos dizeres passaram para os Tratados de Buddenbrock (1937, p. 383) e Hyman (1951, p. 522), mas, ao que me parece, a análise poderia ir mais longe. O confronto dos resultados que obtive com *L. lacteus* e os de Friedrich permitirão estabelecer uma gradação quanto às diferenças entre os limiares de excitação do cérebro e do sistema nervoso periférico. Nesta ordem *E. gracile* ocupa uma posição intermediária entre *L. lacteus* e as espécies estudadas por Friedrich.

A comparação, mesmo no campo restrito da locomoção, evidenciará como espécies pertencentes à mesma Classe, de configuração do corpo em termos gerais semelhantes, todos "Bodentiere" rastejadores, e com a mesma atividade noturna, se comportam diferentemente.

Vermes acéfalos, observados ao microscópio, mostraram intenso batimento ciliar. Esta observação, várias vezes controlada e confirmada, ainda não invalida a contrária de Friedrich (l. c., p. 541). Êle verificou, em outras espécies, parada de cílios nos vermes decapitados. Também em *E. gracile* deve acontecer o mesmo a julgar pela cessação da locomoção espontânea em vermes decapitados. Se agora entre lâmina e lamínula reaparecem os batimentos dos cílios, trata-se evidentemente do mesmo efeito mecânico que se conhece de estímulos exercidos sobre vermes acéfalos.

b2) Interrupção dos cordões nervosos.

Secções do cordão nervoso esquerdo ou do direito, a 1 cm. da extremidade anterior, levaram a enovelamento da parte posterior e reinício do deslissamento normal, depois de alguns minutos de parada.

Secções dos cordões, em ambos os lados, aproximadamente ao mesmo nível, no terço anterior, levaram a choque post-operatório muito forte. O deslissamento tornou-se desorientado e os vermes voltavam-se frequentemente com a face ventral para cima. É sabido que vermes não operados corrigem logo a posição invertida. A parte posterior manteve-se enrolada durante alguns minutos. Quando apliquei, nos vermes voltados à locomoção normal, estímulos anteriores, levaram êstes à retração da cabeça e formação de ondas anti-peristálticas em toda a extensão do corpo.

Secções do mesmo tipo, aplicadas no segundo terço do corpo, conduziram a enovelamento quase total. Um pequeno trecho anterior (1 cm.) procura deslissar; realiza movimentos farejadores, cessando logo porém toda movimentação ou locomoção espontâneas. Os vermes mantiveram-se enovelados durante 3-4 horas. Com troca de água a parte anterior desenovelou-se, recomeçou a deslissar, mas voltou à posição de novelo. Com estímulo de pressão esboçaram desenrolamento e início de deslissamento, com orientação diminuída.

Cortes aplicados nos dois lados de um verme tão pouco largo (1 mm.) transformam-no quase em dois fragmentos, cujas ligações no plano mediano parecem dificultar a locomoção.

A escassez do material, grande irritabilidade, produção intensa de muco e volta muito lenta ao deslissamento normal impediram-me de realizar um estudo mais pormenorizado da presente espécie.

Material mais abundante, de fácil manutenção no aquário, onde vive bem de 3-4 semanas, com reações mais rápidas e numerosas, mucosidade menor e volta rápida ao deslissamento normal é *Lineus lacteus*, espécie ainda não pesquisada com respeito à locomoção.

4 — Locomoção e reações de *L. lacteus* no aquário.

a) Vermes intactos.

Os vermes trazidos para o laboratório em água do mar e areia mantinham-se durante o dia dentro desta e à noite perambulavam. *L. lacteus*, espécie com 15-20 cms. de comprimento, é facilmente retirada da areia, por separação dos grãos. Quando pipetados, os vermes enrolam-se, mas ao encontrarem a água nova da placa de vidro desenrolam-se e deslissam deixando atrás de si um grumo mucoso com grãos de areia. O tempo empregado para o desenrolamento é muito variável, mas em geral após 5-10', em água de 23-26°C., os vermes deslissam normalmente em toda a sua extensão. Antes da distensão completa, que se realiza com formação de ondas grossas, os vermes deslissam carregando atrás de si a metade posterior do corpo enovelada. A extremidade anterior executa movimentos farejadores para ambos os lados e para cima, retraindo a cabeça e tentando várias direções. Algumas vezes enovelam-se. O muco secretado nestas ocasiões parecia impedir o deslissamento. Durante êste notam-se achatamento, enrugamento, grande anti-peristáltica e contrações que reduzem o verme à metade do seu comprimento. Fora da areia, após 1 hora de deslissamento, param e se enrolam. Com nova permanência na areia recomeçam a locomoção normal.

O principal tipo de locomoção é o deslissamento calmo e uniforme, sem contrações musculares visíveis, com batimento ciliar dirigido para trás e dentro de um envoltório mucoso que resta caudalmente como um fio. Êste é menos visível e menos resistente que o de *E. gracile*.

Para verificar a atuação do Lítio e do Magnésio sôbre os cílios e músculos, respectivamente (Friedrich 1933, p. 540), procedi da maneira seguinte: vermes colocados em solução de Lítio (125 c.c. de água do mar + 1 grama de LiCl) entravam em convulsões, depois deslissavam calmamente e se contraíam sob estímulos e espontaneamente. Após 15' o deslissamento normal continuava, alternado com fortes contrações. Paulatinamente observava-se uma diminuição do deslissamento e os vermes contraídos e dobrados realizavam apenas alguns movimentos farejadores. O pequeno deslissamento cessou aos 30' de observação. A cabeça e o corpo restante enrolaram-se e os cílios batiam fracamente. Distensões artificiais levaram a batimento ciliar, principalmente na extremidade anterior, e consequente deslocamento do trecho correspondente. A parte restante permaneceu imóvel e levemente ondulada. Aos 60' de observação não havia mais nenhum movimento ciliar e nenhuma atividade locomotora.

Com estímulos aplicados na extremidade anterior houve forte contração e formação de grossas ondas anti-peristálticas; quase nenhuma resposta, além de ondas peristálticas muito caudais, foi obtida com estímulos aplicados na extremidade posterior.

Vermes colocados em solução de Magnésio (125 c.c de água do mar + 2 gramas de $MgCl_2$), após fortes contrações, com formação de ondas, deslissaram calmamente. Estímulos leves aplicados na extremidade anterior conduziram a enrolamento, anti-peristáltica e pequena palpitação da cauda. Depois de 20' o deslissamento normal continuava e mesmo com estímulos fortes, aplicados na extremidade anterior, não houve formação de ondas que havia no início da experiência. O corpo enrolou-se, achatou-se e enrugou-se. Estímulos fortes aplicados na extremidade posterior produziram enrolamento desta e quando ainda mais fortes, também pequena peristáltica. Aos 50' de observação os cílios batiam intensamente em toda a extensão do corpo e a locomoção normal continuava. Havia cessado quase toda atividade muscular.

Os cílios são destarte os responsáveis pela locomoção do tipo de deslissamento calmo e uniforme.

Os vermes, além disso, podem executar movimentos por ondas de contração, espontaneamente e sob a influência de estímulos mecânicos.

Na locomoção de outras espécies (Coe 1943, p. 197) atuam também ondulações peristálticas da musculatura.

O Bdellemertino, *Malacobdella grossa* (O. F. Müll.) (Eggers 1936, p. 104 e seg.) locomove-se à maneira das sangue-sugas, alternando fixação da face adesiva anterior e disco adesivo. A direção do batimento dos cílios, que é diferente no dorso e no ventre, em oposição aos outros Nemertinos, até agora examinados, não pode ser nervosamente modificada (l.c., p. 123).

Entre os Turbelários há igualmente os dois tipos locomotores, por cílios e por músculos (Bresslau 1933, p. 177; Hyman 1951, p. 198-199).

Vermes de *L. lacteus*, colocados no ponto da placa mais próximo à entrada da luz (Fig. 4), desenrolam-se, deixam o envoltório mucoso com grãos de areia e deslissam paralelamente aos rários luminosos. Vermes totais não caminham na direção da entrada da luz, a não ser quando presos tigmotacticamente aos bordos da bacia os quais contornam.

As reações a estímulos aplicados na extremidade anterior em geral são homogêneas e constantes. Estímulos fracos produzem levantamento e ligeira retração da cabeça. Quando mais fortes a retração é mais pronunciada e todo o corpo achata-se com formação de ondas anti-peristálticas. Estas começam anteriormente e se deslocam sempre para a frente. Como em *E. gracile*, as ondas anteriores são curtas e grossas, sendo também difícil acompanhar o deslocamento das longas e finas ondas posteriores. As últimas destas não vão muito para a frente. Ao a anti-peristáltica atingir a cauda forma-se nela um glóbulo esférico, que se dissolve em onda pósterio-anterior. Simultaneamente a cauda alonga-se em palpitação (Fig. 2). O fenômeno repete-se até 25 vezes seguidas sob a influência de um só estímulo. O deslocamento é geralmente de 1 cm. em cada palpitação. A palpitação caudal de *L. lacteus* é idêntica à de *E. gracile*, em oposição à de *Lineus ruber* (O. F. Müll.) (Friedrich 1933, p. 543) onde ela se manifesta como achatamento

da metade posterior do corpo. Estímulos ainda mais fortes conduzem a enrolamento dos 3/4 anteriores do corpo e ondas anti-peristálticas percorrem o trecho reto penetrando na parte enrolada desenrolando-a.

As reações a estímulos aplicados na extremidade posterior são menos uniformes. Estímulos fracos produzem ligeira contração da cauda e deslizamento mais rápido de toda a parte posterior. Quando mais fortes e continuados levam a enrugamento e contração rápida da extremidade caudal com formação de ondas peristálticas. Pode ocorrer ainda enrolamento em espiral de todo o corpo, ou apenas da parte posterior. O desenrolamento processa-se durante o deslizamento do verme, por ondas que nascem no meio e progridem para trás.

Estímulos no centro do corpo conduzem a achatamento e enrugamento da parte tocada, com anti-peristaltismo dêste ponto para trás e palpitação da cauda. Outras vezes a parte posterior ondula-se rápida e momentaneamente acelerando-se em seguida o seu deslizamento.

A parte médio-anterior, quando estimulada, achata-se ou enrola-se em espiral. O trecho posterior, que é percorrido por ondas anti-peristálticas, deslisa mais rapidamente.

Na parte médio-posterior também se observam achatamento do ponto tocado e da região anterior e posterior a êle, ou enrolamento da metade posterior e achatamento simultâneo de quase todo o trecho restante, com excepção da extremidade anterior.

A parte média do corpo é muito sensível a estímulos e as respostas são rápidas, numerosas e heterogêneas.

b) Vermes operados.

b1) Decapitação e Fragmentação.

As decapitações, assim como as experiências seguintes, foram realizadas com vermes de 15 cms. de comprimento e em água de 24-26°C. de temperatura.

O corte foi feito a 15 mm. da extremidade anterior. Os fragmentos cefálicos, inicialmente um pouco desorientados, contraíram-se, realizaram movimentos farejadores e deslisaram normalmente. Estimulados reagem com fortes contrações. Estímulos anteriores, fracos e continuados, conduziram à retração da cabeça. Quando mais fortes reagiram com violentas contrações, anti-peristaltismo e palpitação da extremidade seccionada. Estímulos posteriores, do mesmo tipo, levaram a deslizamento mais rápido da parte seccionada, achatamento, contrações e fortes ondas peristálticas. Cessados os estímulos os fragmentos cefálicos enrolam-se e contraem-se levemente. Com troca de água recomeçam o deslizamento normal.

Os fragmentos cefálicos, com 1 cm. de comprimento, que contêm o cérebro, funcionam como um animal completo. A capacidade de regeneração total, dos fragmentos com cérebro e órgãos cerebrais, ocorre em todas as espécies de *Lineus* examinadas a respeito (Coe 1949, p. 463).

Os vermes acéfalos entraram em convulsões, enrolaram-se no meio e realizaram movimentos farejadores com a extremidade seccionada. Em seguida iniciaram um movimento giratório, em círculo perfeito, em torno de si mesmos, tomando o aspecto de uma corda de pescador quando posta

sôbre o barco para secar (Fig. 3). Êste movimento de picadeiro ("Manègebewegung" Friedrich 1933, p. 548) é seguido por lento deslissamento retilinear, mesmo na direção da entrada da luz. Os vermes acéfalos apresentam alternância de deslissamento retilíneo, sem ondas, como se verifica em vermes totais, com movimento de picadeiro (Fig. 5).

Os cílios batem intensa e demoradamente em toda a extensão dos vermes acéfalos. Não sômente em vermes desprovidos de cabeça, mas também em pequenos fragmentos acéfalos de *L. lacteus*, constatei locomoção por cílios. Isto contrasta com as observações que Eggers e eu realizámos em *E. gracile*, assim como com as de Friedrich em *Oerstedia dorsalis* (Abildg.), *Amphiporus lactifloreus* (Johnst.) e *Lineus ruber*. Em todos êstes Nemertinos os cílios pararam nos vermes sem cérebro, e, por isso, não havia mais a locomoção chamada expontânea. Apenas estímulos artificiais provocaram o deslissamento em vermes acéfalos e fragmentos sem cérebro. Friedrich (l. c., p. 541) explica isto do modo seguinte: "elementos do sistema nervoso periférico breçam o batimento dos cílios. O cérebro, quando presente, levanta ou regula êste breque. Os impulsos que saem normalmente do cérebro podem ser substituídos por estímulos mecânicos, cujo efeito porém dura pouco tempo". De fato, o movimento ciliar dos Nemertinos é regulado pelo sistema nervoso, afora o de *Malacobdella grossa*. Na vida normal, estímulos internos ou externos atuam sôbre o cérebro que reage a certos estímulos, p. e. luz, fome, escassez de oxigênio, falta de contacto, etc. impulsionando os cílios. Realiza-se destarte a chamada "locomoção expontânea", a qual, em verdade, é resposta a estímulos. Centros periféricos que brequem os cílios não precisam ser supostos. Em *E. gracile* e nas espécies de Friedrich não se realiza locomoção expontânea sem cérebro, porque as partes nervosas periféricas são menos irritáveis que o cérebro. Sômente estímulos artificiais levam-nas a impulsionar os cílios. Entre o cérebro e o sistema nervoso periférico existe grande diferença do limiar de excitação, nas espécies de Friedrich. Êle precisa de um "estímulo não fraco demais" para obter locomoção sem cérebro. Em *E. gracile* a diferença é menor, pois troca de água, já evoca na parte acéfala, o impulso nervoso para o deslissamento. Em *L. lacteus* não existe diferença entre o limiar de excitação do cérebro e pelo menos o de ~~certas~~ partes do sistema periférico. Por isso, vermes acéfalos e fragmentos acéfalos locomovem-se "expontaneamente", isto é, os seus cílios recebem impulsos dos elementos nervosos periféricos, os quais, com tais impulsos, respondem a estímulos, por enquanto não analisados e, em parte, provavelmente internos.

Como se vê pela Fig. 4 a orientação da locomoção depende do cérebro e dos órgãos sensoriais cefálicos. Certa influência do cérebro sôbre o tonus depreendo dos movimentos de picadeiro executados por vermes acéfalos e fragmentos acéfalos de *L. lacteus*. Convém porém notar que ambos podem também deslissar retilinearmente e em curvas para os dois lados. Evidentemente sâe, com constância, excitação nervosa do cérebro que mantém normalmente o tonus. Na ausência do cérebro falta êste fluxo excitante. Não sendo grande a diferença entre a atividade do cérebro e a do sistema nervoso periférico, também o último, nomeadamente o do terço anterior, pode, pelo menos parcialmente, exercer a influência estimuladora do tonus.

As reações a estímulos aplicados na extremidade seccionada, de vermes acéfalos, são mais heterogêneas que em vermes completos. Conduzem a

violenta contração, enrugamento de todo o corpo, enrolamento em espiral da região anterior, achatamento da parte desenrolada e rápidas e grossas ondas anti-peristálticas com forte palpitação da cauda. Quando se estimula fracamente a extremidade posterior, há apenas leve retração da cauda com algumas ondas peristálticas. Com estímulos mais fortes obtêm-se encurtamento e achatamento da mesma com peristaltismo. Estímulos médios e continuados levam à formação de espiral e peristaltismo.

A espécie por mim examinada, *L. lacteus*, não difere das estudadas por Friedrich apenas com respeito à capacidade de locomoção por cílios depois da decapitação. Não existe nela a “peristáltica desimpedida” notada por Friedrich (l. c., p. 544-545). Trata-se neste fenômeno, de contrações rítmicas que percorrem o terço anterior do verme e assim continuam até à morte deste. Fragmentos privados do primeiro terço não mostraram este “marcar passo”. Friedrich supõe a existência de centros situados no sistema nervoso periférico, cujos impulsos provocam a peristáltica descrita e atribue à atividade cerebral normal a anulação destes impulsos. É difícil explicar o “porque” de não ocorrer peristáltica desimpedida em *L. lacteus*. Pode-se porém imaginar que os seus elementos nervosos periféricos, de função “cerebróide” quando impulsionam os cílios, também funcionariam da mesma forma para inibir a peristáltica descrita.

Para ver se reagem diferentemente os vários trechos do corpo dividi vermes acéfalos em cinco partes.

As reações post-operatórias foram numerosas e variadas nos fragmentos caudais de 1 cm. de comprimento. Estímulos aplicados na extremidade anterior destes fragmentos levaram a anti-peristaltismo e palpitação da extremidade posterior. Estímulos nesta produziram pequeno peristaltismo.

Os fragmentos pré-caudais, com 3 cms. de comprimento, enovelaram-se fortemente e iniciaram lento movimento de picadeiro em torno do novelo central. Reagiram a estímulo de pressão, com rápida distensão, voltando ao movimento de picadeiro.

Os fragmentos médio-posteriores e médio-anteriores, ambos com 3,5 cms. de comprimento, também realizaram movimento de picadeiro, muito uniforme.

Os fragmentos post-cefálicos, com 3 cms. de comprimento, movimentaram-se em picadeiro mais aberto, com distensões e enrolamentos mais nítidos que nos três fragmentos anteriormente descritos.

Estímulo mecânico em qualquer das extremidades, ou troca de água, produzem aumento de velocidade no movimento de picadeiro.

Após 3 horas de observação os fragmentos médio-posteriores, médio-anteriores e post-cefálicos deslisaram retilinearmente, sem estímulo externo, alternando este movimento com o de picadeiro. O deslissamento realizava-se com encurvamentos, achatamentos e modificações do ritmo.

Os fragmentos pré-caudais, no mesmo tempo, continuaram os movimentos de picadeiro.

Os trechos mais capazes de locomoção retilinear ou em picadeiro, com ritmo e constância quase normais, maior resposta a estímulos, são os fragmentos post-cefálicos, médio-anteriores e médio-posteriores, havendo toda-

via um decréscimo, de diante para trás, da capacidade de deslissamento retilinear.

Êstes três fragmentos conteriam a zona nervosamente mais ativa e, na terminologia comum, dir-se-ia : o limiar de excitação do terço acéfalo anterior é mais próximo ao da cabeça que o da região seguinte. Existe um gradiente ântero-posterior da "sensibilidade". Quanto às reações também a cauda possui limiar de excitação baixo, quer dizer, o gradiente de sensibilidade aumenta aí novamente. Todavia não é igual ao do terço post-cefálico anterior e ainda menos ao da cabeça, pois não ocorre locomoção da cauda.

b2) Interrupção dos cordões nervosos.

Seccionei transversalmente o cordão nervoso direito, ou o esquerdo, a 1 ou a 3 cms. da extremidade anterior e combinei êstes dois cortes, sempre apenas num dos lados.

Os vermes apresentaram enrolamentos e contrações, reações imediatas à operação, também observadas nas experiências seguintes. O primeiro terço do corpo, depois de alguns segundos, passa a deslissar normalmente, seguido por desenrolamento do trecho restante. A extremidade céfalica realiza movimentos farejadores para ambos os lados e, após 30', o deslissamento torna-se mais lento e menos retilinear. Colocando os vermes durante algum tempo na areia a locomoção normaliza-se.

Êstes tipos de interrupção dos cordões nervosos não acarretam modificações na condução nervosa, visto que as respostas a estímulos tácteis, aplicados na extremidade anterior, na posterior e na região média são as mesmas observadas em vermes não operados. Friedrich (1933, p. 548) obteve os mesmos resultados em interrupções unilaterais dos cordões nervosos de *Amphiporus lactifloreus* e *Lineus ruber*. Basta um cordão nervoso lateral para transmitir impulsos do cérebro para a periferia. Isto poderia ser possibilitado pela rede e comissuras nervosas da f. 2a (l. c., p. 550) que transmitiriam os impulsos de um cordão para o outro. Em *Oerstedtia dorsalis* (idem, p. 548-551) estas operações levaram a encurvamento para o lado operado, efetuando-se o deslissamento sob a forma de picadeiro. As tentativas de Friedrich, para explicar esta modificação unilateral do tonus, por ausência de ligações entre os cordões nervosos laterais (f. 2b) por subordenação de cada lado do corpo a uma das metades do cérebro, não posso aproveitar para os movimentos de picadeiro por mim obtidos, constantemente, não apenas em vermes acéfalos mas também em fragmentos acéfalos.

Seccionei, em outra série de experiências, ambos os cordões nervosos, a 2 cms. da extremidade anterior, aproximadamente ao mesmo nível ou com desnível alternado de 1 cm.

Estímulos fracos, aplicados na extremidade anterior, levaram apenas a leve retração da cabeça. Quando mais fortes, também a achatamento total, antiperistáltica e palpitação da cauda. Estímulos muito fortes, além de retração rápida e pronunciada da cabeça, produziram ainda enrolamento em espiral do primeiro terço do corpo e anti-peristáltica no trecho restante que desfaz o trecho em espiral. Estímulos fracos aplicados na extremidade posterior levaram a contração e achatamento do trecho posterior aos cortes.

Com estímulos mais fortes houve enrolamento em espiral e peristaltismo também apenas no trecho atrás dos cortes.

Todos os estímulos aplicados na extremidade anterior conduzem a resultados idênticos aos observados em vermes não operados, em oposição aos estímulos aplicados na extremidade posterior.

Os meus resultados nestas experiências, assim como nas seguintes, concordam também com os obtidos por Friedrich em *A. lactifloreus* e *L. ruber*. Cortes nos dois cordões nervosos não interrompem a passagem dos impulsos de diante para trás (p. 556, f. 5 a). Também secções com desnível não alteram os resultados obtidos com estímulos aplicados na extremidade anterior de vermes intactos. É desnecessária, segundo estas últimas experiências, a transmissão direta de um cordão para o outro, bastando que a comissura que sae de um tronco, atinja a rêde, e assim, estabeleça a comunicação com os elementos nervosos que suprem os músculos do outro lado.

Seccionei em outros animais ambos os cordões, a 2 ou a 5 cms. da extremidade posterior, aproximadamente ao mesmo nível, e combinei êstes cortes com outros realizados 1 cm. mais para a frente e ainda seccionei ambos os cordões nervosos próximo à extremidade posterior com um desnível alterado de 1 cm.

O trecho anterior aos cortes passou a deslizar normalmente mantendo contraído e enrolado todo o trecho posterior aos cortes. Estímulos fracos, aplicados na extremidade anterior, levaram a contração cefálica e achatamento até ao nível dos cortes. Com estímulos mais fortes houve retração pronunciada da cabeça e anti-peristaltismo também apenas antes da região operada. Estímulos muito fortes produziram convulsões, contrações e enrolamento do trecho anterior com anti-peristaltismo entre êste e o nível operado.

O trecho posterior aos cortes, permaneceu a princípio contraído e enrolado, depois distendido, mas imóvel e evidentemente nervosamente isolado. Estímulos fracos aplicados na extremidade posterior levaram a contração caudal e peristáltica transmitida além dos cortes.

Em vermes com cortes feitos em ambos os lados, no último terço do corpo, as disposições surgem invertidas em relação a aqueles com cortes, também nos dois lados, no terço anterior. Os impulsos surgidos com estímulos aplicados na extremidade posterior propagam-se normalmente além dos cortes, enquanto que as respostas a estímulos aplicados na extremidade anterior ficam interrompidas pelos cortes posteriores.

Haveria, segundo Friedrich, uma diferença entre o terço anterior e posterior quanto à função da rêde existente entre os cordões nervosos laterais (f. 5 a). Os impulsos responsáveis pela anti-peristáltica e palpitação da cauda seriam transmitidos pelos cordões laterais até à região dos cortes e aí aproveitariam o desvio oferecido pela rêde. Êste desvio não funcionaria em impulsos vindos de trás para diante, impedindo a passagem da peristáltica dos cortes para a frente.

Em vermes com cortes no terço posterior (f. 5 b), o desvio oferecido pela rêde funcionaria no sentido póstero-anterior, mas não no ântero-posterior, interrompendo a anti-peristáltica e palpitação caudal e deixando passar livremente a peristáltica.

Buddenbrock (1937, p. 383) conclue, ao que me parece um pouco sumariamente, em condução com forte decremento no plexo. Cortes duplos, no primeiro terço do corpo e estímulo aplicado anteriormente, não mostram decremento algum. No mesmo ponto, porém, o estímulo vindo de trás somente passa se for muito forte. O plexo atrás do primeiro terço conduz bem estímulos vindos de trás e muito mal os da frente. Querendo conservar a idéia do decremento deveríamos admiti-lo também para a condução nos troncos principais e dizer : quanto mais distante a interrupção dupla, do lugar da aplicação do estímulo, tanto mais difícil a passagem do mesmo além da interrupção. Creio, porém, que os fatos se entendem melhor, se supuzermos certa polarização do plexo. Este conduziria no primeiro terço, facilmente, de diante para trás, quase nulamente de trás para diante. O plexo atrás do primeiro terço conduz mal, de diante para trás e bem de trás para diante. O julgamento da capacidade condutora do plexo não possui, é verdade, ainda base exata. Gradação segura de “estímulo fraco”, “estímulo regular”, “forte” e “muito forte” não é possível com o método até agora usado, de estímulos mecânicos aplicados com um pincel, na mão do experimentador.

b3) Secções do cérebro.

Secções medianas e horizontais do cérebro foram tentadas. Devido à pequena largura dos vermes e grande sensibilidade a estímulos aplicados na extremidade anterior, as operações ofereceram grande dificuldade técnica. O entrelaçamento das várias partes do cérebro e com isso a evidente impossibilidade de completa separação dextro-sinistral ou dorso-ventral das metades cerebrais, sem lesões ou permanência de resíduos de uma na outra, constatados nos cortes, diminuem muito o valor destas operações (Friedrich 1933, p. 546).

Separações transversais de duas metades cerebrais foram mais facilmente conseguidas, mas também de uma forma incompleta. As pequenas partes anteriores que continham as comissuras dorsais e ventrais e parte dos gânglios dorsais não deslisaram após a operação. As partes posteriores, com os gânglios ventrais, órgãos e canais cerebrais e cordões laterais entraram em convulsões, enovelaram-se, a cauda alongou-se fora do novelo com palpação e só com estímulo de pressão apresentaram locomoção.

5 — Conclusões principais.

Fragmentos da extremidade anterior de *Emplectonema gracile* (Johnst.), que contem cérebro, comportam-se como animais completos na locomoção e nas respostas a estímulos mecânicos. Vermes decapitados não deslisam espontaneamente, mas dão respostas normais a estímulos mecânicos. Reconhece-se nisto certa independência nas reações das partes do corpo (v. Buddenbrock 1937).

A fraca locomoção evocada por estímulos, em vermes decapitados (Eggers 1924), mostra : a) a dependência do deslissamento espontâneo, nesta espécie, do cérebro ; b) o limiar de excitação mais alto das regiões post-cefálicas. Seus elementos nervosos, quando estimulados artificialmente, podem com os impulsos que dão aos órgãos locomotores, os cílios, substituir os normais, cerebrais.

Fragmentos cefálicos de *Lineus lacteus* (Rathke) comportam-se como os de *E. gracile*. Os vermes, quando sem cérebro e sem olhos, perdem a orientação negativamente fototáctica, mas não a capacidade de locomoção. Os cílios continuam batendo e assim o verme acéfalo locomove-se (Fig. 3). O tonus acha-se parcialmente modificado, como se vê pelo movimento em picadeiro, mas deslisamento retilinear também ocorre (Fig. 5).

Quanto aos elementos nervosos, cujos impulsos regulam o movimento dos cílios, causa principal da locomoção dos Nemertinos, estabelece-se em *L. lacteus* a seriação seguinte: os elementos nervosos da região post-cefálica têm um limiar de excitação tão baixo quanto os da parte cefálica, sendo o mesmo válido para a região médio-anterior. Na médio-posterior já se nota pequena diferença, pois fragmentos desta região locomovem-se menos intensamente e na região pré-caudal a diferença acentua-se mais.

Em *E. gracile* a diferença entre o limiar cefálico e o periférico é maior que em *L. lacteus*, pois partes sem cérebro somente deslisam como reação a estímulos artificiais. Por outro lado, a diferença aludida é menor em *E. gracile* que nas espécies de Friedrich. Em *E. gracile* troca de água constitui estímulo suficiente para que os elementos periféricos de vermes acéfalos impulsionem os cílios a bater. Nas espécies de Friedrich, a diferença entre os limiares de excitação indicados é tão grande que apenas estímulos mecânicos fortes são respondidos pelos elementos nervosos periféricos com impulso para os cílios.

6 — Summary

Fragments of the anterior part of the body of *Emplectonema gracile* that contain the brain behave like complete animals with regard to locomotion and responses to mechanical stimuli. Decapitated worms do not glide spontaneously, but give normal responses to mechanical stimulation. This shows a certain independence of the reactions in the various parts of the body (v. Buddenbrock 1937).

The feeble progressive movement of decapitated worms of *E. gracile* produced by stimulation (Eggers 1924) show: a) that in this species spontaneous gliding depends of the brain; b) that the threshold of stimulation of the nervous elements in the post-cephalic parts is higher than that of the brain. If these elements are stimulated artificially, their impulses sent to the locomotory organs, the cilia, can substitute the normal cerebral ones.

Head fragments of *Lineus lacteus* behave like those of *Emplectonema gracile*. Worms without brain and eyes lose their negatively phototactic orientation, not the capacity for locomotion. The cilia continue to beat and therefore the headless worm glides forwards (Fig. 3). Its tonus is partially modified, as is shown by clockwise or anticlockwise gliding in a circular path. However retilinear gliding occurs too (Fig. 5).

The nervous elements, the impulses of which regulate the movements of the cilia, the principal agent of locomotion in Nemertines, exhibit the following graduation in *L. lacteus*: the nervous elements in the post-cephalic region have a threshold of stimulation as low as those in the cephalic part, and the same is valid for the middle-anterior region. In the middle-

posterior part this threshold is already a little higher: fragments of this region move a little less intensely. The difference between the threshold of stimulation of the anterior and the pre-caudal region is still more accentuated.

In *Emplectonema gracile* the difference between the cerebral and the peripheric thresholds of stimulation is greater than in *Lineus lacteus*, as headless parts only glide in reaction to artificial stimuli. But already by the renewing of the water the peripheric nervous elements of decapitated *Emplectonema gracile* are sufficiently stimulated to bring about locomotion. Therewith the difference between the cerebral and the peripheric thresholds proves to be smaller in *E. gracile* than in the species studied by Friedrich. In the latter that difference is considerable. Their peripheric elements only respond to strong mechanical stimuli with impulses sent to the cilia and subsequent locomotion.

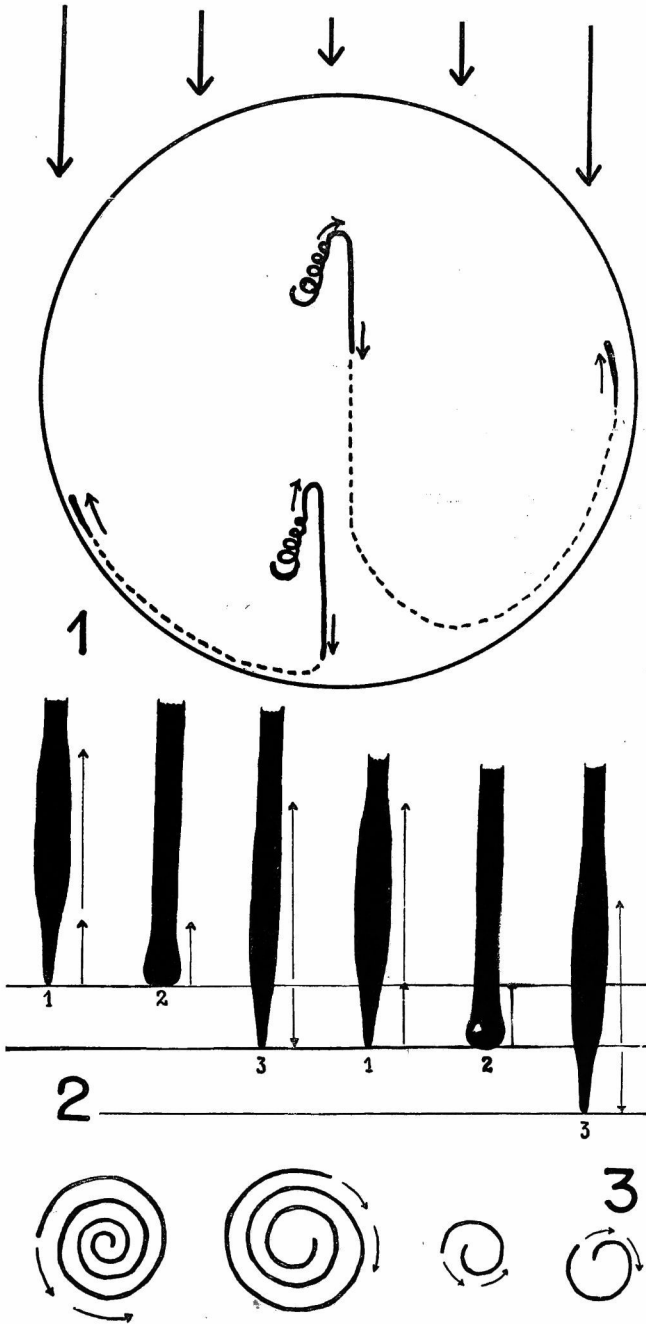
7 — BIBLIOGRAFIA

- Bresslau, E. 1933**, Turbellaria. W. Kükenthal & Th. Krumbach, Handb. Zool. v. 2, 1.^a metade, p. 52-293, 310-320. Berlin & Leipzig (W. de Gruyter). **Buddenbrock, W. v. 1937**, Grundriss der vergleichenden Physiologie, 2.^a ed. v. 1, VIII+567 p. 355 f. Berlin (Gebr. Borntraeger). **Bürger, O. 1895**, Die Nemertinen. Fauna & Flora d. Golfes v. Neapel. Monogr. 22, XVI+743 p. 31 t. Berlin (R. Friedländer & Sohn). **Coe, W. R. 1943**, Biology of the Nemerteans of the Atlantic Coast of North America. Transact. Conn. Acad. Arts & Sciences, v. 35, p. 129-328, t. 1-4. New Haven, Conn. **Coe, W. R. 1949**, Regeneration in Nemerteans. XIII. Congrès Internat. Zool. (21-27, VII., 1948), p. 463-464. Paris. **Eggers, F. 1924**, Zur Bewegungsphysiologie der Nemertinen. I. Emplectonema. Ztschr. vergl. Physiol. v. 1, p. 579-589. Berlin. **Eggers, F. 1936**, Zur Bewegungsphysiologie von Malacobdella grossa Müll. Ztschr. Wiss. Zool. v. 147, p. 101-131. Leipzig. **Friedrich, H. 1933**, Vergleichende Studien zur Bewegungs- und Nervenphysiologie bei Nemertinen. Zool. Jahrb. Allg. Zool. v. 52, p. 537-560. Jena. **Hyman, L. H. 1951**, The Invertebrates. Platyhelminthes & Rhynchocoela. V+550 p. 208 f. New York, etc. (Mac Graw-Hill Company, Inc.).

3 — ESTAMPAS

ESTAMPA 1

- Fig. 1 — Percurso fototático negativo realizado por dois vermes de *Emplectonema gracile* (Johnst.).
- Fig. 2 — Esquema da palpitação caudal realizada por *Emplectonema gracile* (Johnst.) e *Lineus lacteus* (Rathke).
- Fig. 3 — Movimento de picadeiro realizado por vermes acéfalos e fragmentos acéfalos de *Lineus lacteus* (Rathke).



ESTAMPA 2

- Fig. 4 — Percurso fototático negativo realizado por três vermes de *Lineus lacteus* (Rathke).
- Fig. 5 — Alternância da locomoção em picadeiro e retilinear executada por vermes acéfalos e fragmentos acéfalos de *Lineus lacteus* (Rathke).

