

Contribuição para a Fisiologia dos sistemas respiratório e circulatório de *Siphonops annulatus* (*Amphibia-Gymnophiona*) *

por ERASMO GARCIA MENDES

1.º Assistente

1. Introdução	25
2. Posição dos problemas	27
3. Métodos de pesquisa	31
4. Parte experimental:	
a) Consumo de O ₂ , eliminação de CO ₂ e quociente respiratório de <i>Siphonops annulatus</i> : integros, com supressão da respiração pulmonar por traqueoectomia parcial e com apenas respiração cutânea	32
b) Mecanismo do enchimento dos pulmões e papel das oscilações gulares	47
c) Mecanismo da circulação intracardiaca	54
5. Resumo e resultados	58
6. Summary	60
7. Bibliografia	62
8. Estampas	64

1. INTRODUÇÃO.

Alto grau de especialização atingiram as investigações relativas ao funcionamento dos diferentes sistemas orgânicos nos Anuros e nos Urodelos, principalmente na primeira dessas duas ordens de Anfíbios. De fato, as pesquisas realizadas em algumas espécies européias do gênero *Rana*, tornaram-n'as de longa data animais tradicionalmente usados nos cursos de fisiologia. Nos países em que elas não ocorrem, encontram-se ainda nos Anuros seus melhores substitutos. E' precisamente o que se dá entre nós, onde espécies dos gêneros *Bufo* e *Leptodactylus* têm sido objeto de inúmeros trabalhos fisiológicos principalmente executados nos laboratórios dos professores A. e M. Ozório de Almeida e F. Moura Campos.

Tese inaugural para a obtenção do grau de Doutor em Ciências.

Bem diverso é o caso dos *Gymnophiona*, ordem ainda muito mal conhecida fisiologicamente. E' Werner (1931, p. 202) quem o afirma, na última resenha publicada sôbre êstes interessantes Anfíbios, ao assinalar que "sôbre a fisiologia dos *Gymnophiona* muito pouco se sabe, em virtude de terem sido pesquisados muito raramente animais vivos". Os hábitos singulares, a distribuição geográfica especial e, particularmente, a não ocorrência dos mesmos nas proximidades dos grandes centros zoológicos concorreram sobremaneira para dificultar a aplicação dos métodos adequados à solução dos vários problemas fisiológicos que nêstes, como nos demais Anfíbios, tão valiosos são para a Fisiologia Comparativa. Morfológicamente, no entanto, foram os Ginofíônos bastante estudados, numerosas tendo sido as publicações que vieram a lume, principalmente a partir de 1879, data do trabalho fundamental de Wiedersheim. De passagem, poderiam ser citadas as obras de P. e F. Sarasin (1887-1889) sôbre *Ichthyophis glutinosus*; de Fuhrmann (1912) e de Baer (1937) sôbre *Typhlonectes*; de Seshachar (1939) e Rasmawami (1941) sôbre *Uraeotyphlus*, e, finalmente, os exaustivos estudos que, em várias ocasiões, Harry Marcus e seus colaboradores fizeram em *Hypogeophis*. O pouco que se conhece sôbre o funcionamento dos vários órgãos dos Ginofíônos e que consta dos tratados de Fisiologia Comparativa (Winterstein 1921; Bethe e outros 1927; Jordan 1927; Rogers 1931; Buddenbrock 1937, etc.) ou das publicações referentes aos Anfíbios em geral, tais como a de Noble (1931), tem sido mais propriamente fruto de considerações teóricas com base em estudos morfológicos executados em material nem sempre bem fixado.

Ocorrendo *Siphonops annulatus* (*S. an.*), dentre os Ginofíônos que caracterizam a região neotrópica, com relativa abundância em vários pontos do Brasil, foi escolhido, desde 1937, no Laboratório de Fisiologia Geral e Animal do Departamento de Zoologia da Universidade de S. Paulo, para o estudo regular e sistemático de alguns pontos de sua biologia. Para tanto foi estabelecido um programa de pesquisas que abrange, principalmente, a ecologia e a fisiologia dêste Anfíbio. Dentro do programa referido, coube-me, por sugestão do Prof. Paulo Sawaya, o estudo de alguns pormenores relativos ao funcionamento dos aparelhos respiratório e circulatório do *S. an.*, tendo já, em trabalho anterior (Mendes 1941), abordado questões referentes a órgãos respiratórios acessórios e à respiração cutânea. As informações conseguidas nessa pesquisa e os novos problemas que a mesma deixou entrever forneceram-me o ensejo de prosseguir na análise experimental da respiração e, também, da circulação do *S. an.*, tanto mais que se me apresentava a oportunidade de dispor de animais vivos em abundância.

No presente trabalho, uma vez admitida a possível existência de órgãos respiratórios acessórios (Mendes 1. c., p. 297), à

vista de pronunciados indícios de respiração cutânea em *S. an.* (Sawaya 1941, p. 221-223; Mendes 1. c., p. 297) e, finalmente, com base em dados de Sawaya (1940 e 1941) sôbre a morfologia e a fisiologia do coração dêste Ginofião, tive em mira principalmente as seguintes questões:

1. Verificar o comportamento dos *S. an.* submetidos à traqueotomia parcial, determinando as alterações operadas no consumo de O₂, eliminação de CO₂ e quociente respiratório motivadas por êsse método de supressão da respiração pulmonar.
2. Determinar, mediante paralisação por anestesia dos movimentos da região gular, a intensidade da respiração cutânea.
3. Análisar o mecanismo de enchimento dos pulmões e o significado das oscilações gulares.
4. Estudar o mecanismo da circulação intracardiaca relacionado com as possibilidades respiratórias do *S. an.*

2. POSIÇÃO DOS PROBLEMAS

Excetuando-se os representantes do gênero *Typhlonectes*, que habitam permanentemente a água (Fischer 1880, p. 217; Fuhrmann 1912, p. 112), os Ginofíons são animais que vivem em geral no sub-solo. Devem ser considerados (Hesse 1924, p. 27), por via de regra, como “animais aéreos”, na sub-categoria dos “animais de ar húmido”. O *habitat* dêsses Anfíbios, pouco freqüente entre os representantes dessa classe de Vertebrados, constitue, naturalmente, motivo para se indagar se são aqui aplicáveis, no que concerne à respiração, os fatos já estabelecidos, com certo rigor, nos Urodelos e Anuros. Numerosos trabalhos experimentais provaram, nos Anuros principalmente, ser a respiração pela pele muitíssimo mais importante que a respiração pulmonar. As clássicas pesquisas de Krogh (1904, pp. 358, 361, 416) indicaram que a respiração cutânea na rã européia é aproximadamente constante durante todo o ano, apenas aumentando consideravelmente a eliminação de CO₂ durante o período da desova. Pelo contrário, a troca de gases pelos pulmões é muito variável, dando-se no inverno diminuta eliminação de CO₂. Esses dados foram posteriormente confirmados por Dolk e Postma (1927), os quais, além disso, chegaram à conclusão (1. c., p. 440) de que o funcionamento dos pulmões em *Rana temporaria* se acha inteiramente subordinado à respiração cutânea. Dada a grande permeabilidade dos pulmões ao oxigênio, a tomada dêsse elemento torna-se função da sua tensão no sangue que circula pelas paredes dos alvéolos. Já a velocidade de difusão do oxigênio pela pele depende da tensão do gás no meio exterior. Dêste modo, baixando esta última, menos oxigênio é tomado ao nível do integumento e, como consequência, o sangue que circulará pelos alvéolos terá uma menor tensão do elemento em questão, o qual será então absorvido em maior escala do ar alveolar e vice-versa. Assim, o consumo de oxigênio pelos pulmões depende, evidentemente, da respira-

Bem diverso é o caso dos *Gymnophiona*, ordem ainda muito mal conhecida fisiologicamente. E' Werner (1931, p. 202) quem o afirma, na última resenha publicada sobre estes interessantes Anfíbios, ao assinalar que "sobre a fisiologia dos *Gymnophiona* muito pouco se sabe, em virtude de terem sido pesquisados muito raramente animais vivos". Os hábitos singulares, a distribuição geográfica especial e, particularmente, a não ocorrência dos mesmos nas proximidades dos grandes centros zoológicos concorreram sobremaneira para dificultar a aplicação dos métodos adequados à solução dos vários problemas fisiológicos que nêstes, como nos demais Anfíbios, tão valiosos são para a Fisiologia Comparativa. Morfológicamente, no entanto, foram os Ginofiônos bastante estudados, numerosas tendo sido as publicações que vieram a lume, principalmente a partir de 1879, data do trabalho fundamental de Wiedersheim. De passagem, poderiam ser citadas as obras de P. e F. Sarasin (1887-1889) sobre *Ichthyophis glutinosus*; de Fuhrmann (1912) e de Baer (1937) sobre *Typhlonectes*; de Seshachar (1939) e Rasmawami (1941) sobre *Uraeotyphlus*, e, finalmente, os exaustivos estudos que, em várias ocasiões, Harry Marcus e seus colaboradores fizeram em *Hypogeophis*. O pouco que se conhece sobre o funcionamento dos vários órgãos dos Ginofiônos e que consta dos tratados de Fisiologia Comparativa (Winterstein 1921; Bethe e outros 1927; Jordan 1927; Rogers 1931; Buddenbrock 1937, etc.) ou das publicações referentes aos Anfíbios em geral, tais como a de Noble (1931), tem sido mais propriamente fruto de considerações teóricas com base em estudos morfológicos executados em material nem sempre bem fixado.

Ocorrendo *Siphonops annulatus* (*S. an.*), dentre os Ginofiônos que caracterizam a região neotrópica, com relativa abundância em vários pontos do Brasil, foi escolhido, desde 1937, no Laboratório de Fisiologia Geral e Animal do Departamento de Zoologia da Universidade de S. Paulo, para o estudo regular e sistemático de alguns pontos de sua biologia. Para tanto foi estabelecido um programa de pesquisas que abrange, principalmente, a ecologia e a fisiologia deste Anfíbio. Dentro do programa referido, coube-me, por sugestão do Prof. Paulo Sawaya, o estudo de alguns pormenores relativos ao funcionamento dos aparelhos respiratório e circulatório do *S. an.*, tendo já, em trabalho anterior (Mendes 1941), abordado questões referentes a órgãos respiratórios acessórios e à respiração cutânea. As informações conseguidas nessa pesquisa e os novos problemas que a mesma deixou entrever forneceram-me o ensejo de prosseguir na análise experimental da respiração e, também, da circulação do *S. an.*, tanto mais que se me apresentava a oportunidade de dispor de animais vivos em abundância.

No presente trabalho, uma vez admitida a possível existência de órgãos respiratórios acessórios (Mendes l. c., p. 297), à

vista de pronunciados indícios de respiração cutânea em *S. an.* (Sawaya 1941, p. 221-223; Mendes l. c., p. 297) e, finalmente, com base em dados de Sawaya (1940 e 1941) sôbre a morfologia e a fisiologia do coração dêste Ginofião, tive em mira principalmente as seguintes questões:

1. Verificar o comportamento dos *S. an.* submetidos à traqueectomia parcial, determinando as alterações operadas no consumo de O_2 , eliminação de CO_2 e quociente respiratório motivadas por êsse método de supressão da respiração pulmonar.
2. Determinar, mediante paralisação por anestesia dos movimentos da região gular, a intensidade da respiração cutânea.
3. Análisar o mecanismo de enchimento dos pulmões e o significado das oscilações gulares.
4. Estudar o mecanismo da circulação intracardíaca relacionado com as possibilidades respiratórias do *S. an.*

2. POSIÇÃO DOS PROBLEMAS

Excetuando-se os representantes do gênero *Typhlonectes*, que habitam permanentemente a água (Fischer 1880, p. 217; Fuhrmann 1912, p. 112), os Ginofíonos são animais que vivem em geral no sub-solo. Devem ser considerados (Hesse 1924, p. 27), por via de regra, como “animais aéreos”, na sub-categoria dos “animais de ar húmido”. O *habitat* dêsses Anfíbios, pouco freqüente entre os representantes dessa classe de Vertebrados, constitue, naturalmente, motivo para se indagar se são aqui aplicáveis, no que concerne à respiração, os fatos já estabelecidos, com certo rigor, nos Urodelos e Anuros. Numerosos trabalhos experimentais provaram, nos Anuros principalmente, ser a respiração pela pele muitíssimo mais importante que a respiração pulmonar. As clássicas pesquisas de Krogh (1904, pp. 358, 361, 416) indicaram que a respiração cutânea na rã européia é aproximadamente constante durante todo o ano, apenas aumentando consideravelmente a eliminação de CO_2 durante o período da desova. Pelo contrário, a troca de gases pelos pulmões é muito variável, dando-se no inverno diminuta eliminação de CO_2 . Esses dados foram posteriormente confirmados por Dolk e Postma (1927), os quais, além disso, chegaram à conclusão (l. c., p. 440) de que o funcionamento dos pulmões em *Rana temporaria* se acha inteiramente subordinado à respiração cutânea. Dada a grande permeabilidade dos pulmões ao oxigênio, a tomada dêsse elemento torna-se função da sua tensão no sangue que circula pelas paredes dos alvéolos. Já a velocidade de difusão do oxigênio pela pele depende da tensão do gás no meio exterior. Dêste modo, baixando esta última, menos oxigênio é tomado ao nível do integumento e, como consequência, o sangue que circulará pelos alvéolos terá uma menor tensão do elemento em questão, o qual será então absorvido em maior escala do ar alveolar e vice-versa. Assim, o consumo de oxigênio pelos pulmões depende, evidentemente, da respira-

ção cutânea, executando êsses órgãos nos Anuros, no dizer de Dolk e Postma, o que esta última lhes permite.

Exceção feita de alguns indícios experimentais de um intenso desprendimento de CO_2 pela pele em *S. an.* (Mendes 1941, p. 297), não foram encontrados na literatura à mão dados experimentais sobre a respiração cutânea nos Ginofiônos. O que se lhes tem atribuído neste particular, baseia-se nos dados fornecidos exclusivamente pela morfologia. Os Sarasin (1. c., p. 66-70) descreveram na larva de *Ichthyophis glutinosus* complicados canaliculos em comunicação, de um lado, com o exterior e, do outro, com capilares subcutâneos, a que atribuíram significado respiratório. Não conseguiram, porém, descobrir no adulto a comunicação dos mesmos com a rede capilar subepidérmica. Fuhrmann (1. c., p. 128-129) informa existir em *Typhlonectes natans* capilares dispostos em rédes intra-epidérmicas muito serradas. Marcus (1923, p. 332), por sua vez, negando grande eficiência à respiração pulmonar em *Hypogeophis* afirmou que a “pele representa importante fator na troca de gases” Mais tarde, todavia, negou terminantemente a respiração cutânea (1925, p. 99), à vista da espessura do tegumento. No tocante a *S. an.*, também os dados da morfologia forneceram indícios da existência de respiração pela pele. Assim é que Sawaya (1941, p. 222) descreveu neste animal intensa rede capilar cutânea.

A preponderância da respiração cutânea sobre a pulmonar nos Anfíbios, modernamente fundamentada em dados experimentais quantitativos, já tinha sido há muito entrevista por vários autores (Winterstein 1921, p. 201), os quais, pelas mais diversas técnicas conseguiram provar a sobrevivência, de Anuros principalmente, à supressão da respiração pulmonar. A descoberta, no fim do século passado, de Urodelos apulmonados ou com apenas vestígios de sacos pulmonares, veio reforçar a convicção dos pesquisadores de que nos Anfíbios cabe, principalmente, ao tegumento a função da troca de gases. A tal ponto foi levada essa crença que, recentemente, Vandervael (1933, p. 606) admitiu que, na rã européa, os pulmões seriam mais propriamente órgãos destinados à reserva de ar, que seria utilizada, principalmente, como corrente aérea na produção do coaxo. Todavia, como se verá, a análise quantitativa da troca de gases, embora mantendo a preponderância da respiração cutânea sobre a pulmonar, com um certo rigor tem já demonstrado que a pele sobretudo elimina CO_2 , cabendo aos pulmões absorver mais O_2 do que o CO_2 que desprendem.

Os Ginofiônos, por via de regra, possuem o pulmão esquerdo atrofiado. Apenas em *Typhlonectes natans* (Fuhrmann 1912, p. 117) são os dois órgãos igualmente desenvolvidos. Sobre a eficiência dos pulmões destes Anfíbios como órgãos respiratórios, é de se mencionar a opinião de Marcus (1923, p. 332) de que os pulmões de *Hypogeophis* não devem ser particularmente aptos para a res-

piração, por ser mediocre a superfície dos mesmos confrontada com a da pele.

Dada a possibilidade de imobilisar os animais por destruição da medula ou do encéfalo, tem sido viável nos Anuros a medida isolada e concomitante das respirações cutânea e pulmonar. A introdução e fixação de uma cânula na laringe, através da qual se fazem insuflações rítmicas de ar nos pulmões, assegura nesses casos o funcionamento destes órgãos. Razões muito variadas mostram que essa técnica de lesar as vias nervosas não é aplicável a muitos Anfíbios. Em tais casos, recorre-se a outros processos, entre os quais se destaca a anestesia não muito profunda que, suprimindo os movimentos da região gular ou paralisando os próprios pulmões, principalmente pelo primeiro dos motivos apontados, deixa ao animal apenas a possibilidade de utilizar o integumento como superfície respiratória. A escolha de um anestésico conveniente torna, por vezes, esse processo talvez até mais vantajoso do que os de supressão cruenta da respiração pulmonar (extirpação dos pulmões, ligadura da traquéa ou das aa. pulmonares, etc.) ou da introdução da cânula na laringe em animal espinal ou descerebrado. De fato, nestes dois últimos casos, à medida da respiração cutânea poderia objetar-se que inclui também as trocas possivelmente realizadas pelas mucosas buco-esofágica (cf. por exemplo, o aparelho de Dolk e Postma l. c., p. 425 e segs.). A supressão dos movimentos da região gular pela anestesia anula o mecanismo de homba aspirante-premente, mediante o qual os Anfíbios enchem os pulmões, evitando qualquer entrada de ar através das narinas. Criticável, todavia, é a técnica, sobretudo pela toxidez sempre existente do anestésico e pelo fato de não permitir a medida concomitante de ambos os tipos de respiração. Além disso, a supressão da respiração pulmonar por tal método, como se verá, levaria, segundo alguns autores, a um funcionamento compensativo da respiração cutânea, o que diminuiria o significado das medidas desta última.

A mecânica da respiração pulmonar nos Anfíbios e o significado das chamadas "oscilações gulares" (*Kehloscillationen*) constituem assuntos já amplamente debatidos no que respeita aos Anuros e Urodelos. Ainda aqui, a Rã européa tem, de preferência, servido como objeto de estudo e o que tem sido estabelecido sobre o modo por que os Anfíbios enchem os pulmões deve-se, sobretudo, às pesquisas de Gaupp (1896).

Ocupou-se este autor principalmente da elucidação da atividade muscular que proporciona os movimentos gulares e a abertura e fechamento do ádito laríngeo durante as várias fases do processo respiratório pulmonar. Outros pesquisadores efetuaram, por variadas maneiras, o registro gráfico do enchimento dos

pulmões (Bábak 1921, p. 707). Particular atenção foi voltada às oscilações gulares que se executam durante a pausa respiratória dos Anuros e Urodelos, surgindo a propósito das mesmas acesa controvérsia. Admitem uns que as referidas oscilações serviriam também para o enchimento dos pulmões, ao passo que outros negam tal asserção, alegando que apenas proporcionariam, durante a pausa respiratória, a ventilação da cavidade bucal e da faringe, cujas mucosas seriam séde de intensa respiração. A favor desta última hipótese foi invocado o fato de que as formas apulmonadas de Urodelos possuem acentuadíssimas oscilações gulares, a par de riquíssima vascularização das mucosas mencionadas. Todavia, não foi demonstrada experimentalmente a função respiratória da boca e do trecho inicial do esôfago.

Devem-se a Harry Marcus e colaboradores, principalmente, os dados até agora existentes sobre a mecânica da respiração pulmonar dos Ginofionos. Com base sobretudo nas verificações de Gehwolf (1923) sobre a laringe de *Hypogeophis* e nas suas próprias, Marcus (1923) forneceu para esse Apodo uma descrição do modo como enche os pulmões. Não dispondo de material vivo, confessa que seguiu principalmente o clássico trabalho de Gaupp (ap. Marcus 1923, p. 331) sobre *Rana* para as deduções que foi tirando acerca do papel e funcionamento dos vários músculos e demais órgãos que lhe pareceram de importância no mecanismo da ventilação pulmonar. O processo por êle descrito assemelha-se fundamentalmente ao dos Anfíbios em geral. Todavia, ressaltou dois pontos de grande interesse para a compreensão do fenômeno os quais até então não tinham sido focalizados com precisão. O primeiro refere-se à maneira pela qual o ar aspirado do exterior é impedido, na inspiração, de sair pelas narinas, descrevendo uma válvula na altura da desembocadura das coanas. O outro diz respeito ao modo por que na inspiração se oclue o esôfago, ficando assim de todas as aberturas da cavidade bucal, visto que a boca está fechada, apenas aberta a fenda laringea, por onde o ar pode escoar-se. O problema da oclusão do esôfago na inspiração, como observa Auersbach (1930, p. 113), até a época do trabalho de Marcus, tinha sido um tanto descuidado por parte dos que se interessaram pelo mecanismo da ventilação pulmonar nos Anfíbios. Cuidou igualmente Marcus (p. 339) do mecanismo de abertura e fechamento da rima laringea. Finalmente, quanto às oscilações gulares (p. 341), expressa-se o autor um tanto especulativamente, porquanto não observou animais vivos. Diz apenas que a grande importância que tem sido admitida para as mesmas carece de sentido. A ser provada sua existência em *Hypogeophis*, serviriam, afirma, analogamente a uma faixa ciliada que descreveu colocada medianamente no pulmão, para produção de um movimento de ar para dentro do órgão.

Intimamente correlacionados são, nos Anfíbios, a respiração difusa, realizada por várias superfícies do organismo, e o sistema circulatório, em particular, a estrutura do coração. Pela presença de uma válvula espiral no truncus arteriosus e de um septo endatrial completo, pretende-se, principalmente em Rã, explicar a separação dos sangues no percurso intracardiaco. Tal o fundamento da teoria clássica de Brücke, modificada principalmente por Sabatier. Em outros Anfíbios, a ausência por vezes notada de válvula espiral no truncus ou de outro mecanismo equivalente impossibilita a aplicação dessa teoria, para explicar a circulação cardíaca. Porém, mesmo com relação à Rã, recentemente Vandervael (1933) demonstrou, experimentalmente, a ineficiência da válvula espiral como selecionadora das duas qualidades de sangue oriundas do ventrículo. Além disso, por uma ampla análise do conjunto das relações circulatórias, deixou patente ser o coração desse Anuro atravessado desde o ventrículo por sangue misto.

Quanto aos Ginofiônos, segundo vários autores, existem em muitas espécies septação entre os átrios e, no truncus, formações que, como tem sido admitido para a Rã, dirigiriam as duas qualidades de sangue para as rampas respectivas. Assim é que Acolat (1939, p. 7) as menciona em *Ichthyophis glutinosus*, *Siphonops paulensis* e *Chthonerpton indistinctum*. Marcus (1935, p. 97) aponta igualmente septação endatrial em *Hypogeophis* e uma prega espiral no truncus. É interessante ainda ter esse autor descoberto uma divisão parcial no ventrículo, pretendendo ter encontrado em *Hypogeophis* a transição entre o coração dos Dipnóicos e o dos Répteis. A estrutura e o coração de *S. an.* foi estudada recentemente por Sawaya (1940 e 1941), o qual confirmou as observações de Wiedersheim (1879, p. 78) quanto à incompleta septação endatrial. Além disso, anota aquele autor que no truncus é ausente qualquer formação que lembre morfológica ou funcionalmente uma prega espiral (1940, p. 237). Tais disposições morfológicas sugerem nitidamente, de um lado, a impossibilidade de se manter isolado nos átrios o sangue que foi arterializado nos pulmões e, de outro, que uma mesma qualidade de sangue é distribuída aos vasos que se originam no truncus. Todavia, somente com uma técnica experimental análoga à de Vandervael poder-se-ia comprovar esse fato. É o que se terá a oportunidade de ver no decurso deste trabalho.

3. MÉTODOS DE PESQUISA.

Os *S. an.* são provenientes de Terezópolis, Estado do Rio. No laboratório foram mantidos em terrários periodicamente umedecidos ou soltos pelo jardim, em cujos canteiros era fácil reencontrá-los. Para as experiências de determinação de troca de gases, como estes estudos abrangeram os meses de verão, época em que se dá a cópula e a desova (Sawaya 1937, p. 251), os animais foram selecionados de modo a evitar o quanto possível

a utilização de fêmeas fecundadas. Como se sabe, os *S. an.* não apresentam dimorfismo sexual externo. Em certos casos apenas, pelo número de pregas anelares e pelo comprimento (Sawaya 1937, p. 252), torna-se possível distinguir os machos. Todavia, na época mencionada, as fêmeas apresentavam-se nitidamente mais volumosas. Com base nesse pormenor, selecionei para as experiências, animais que na sua maioria eram machos. Tal fato ficou comprovado na quasi totalidade dos casos, ao sacrificar posteriormente os animais. Nos resultados, foram rejeitados os casos referentes a animais grávidos.

S. an. nos terrários do laboratório, ao que parece, permanece em jejum, porquanto até o momento não consegui estabelecer alimentação adequada. Para obtenção de exemplares o mais possível uniformes para as experiências, de um modo geral, os animais recém-chegados do seu *habitat* natural não eram logo utilizados. Estagiavam um certo tempo nos terrários. O mesmo proceder foi empregado com os exemplares retirados dos canteiros do jardim, pois, possivelmente, estes se achavam em condições melhores de nutrição. Desta maneira, os animais das experimentações estavam todos em condições de jejum semelhantes.

Os pormenores da técnica empregada para cada grupo de experiências serão relatados nos respectivos capítulos.

4. PARTE EXPERIMENTAL.

- a) Consumo de O_2 , eliminação de CO_2 e quociente respiratório de *S. an.*: íntegros, com supressão da respiração pulmonar por traqueectomia parcial e com apenas respiração cutânea.

Experiências:

- 1) Troca de gases de animais íntegros.

Descrição do aparelho: Consta de um tubo de vidro munido de duas tubuladuras laterais e aberto nas duas extremidades. A uma das tubuladuras fixou-se solidamente uma pera de borracha munida de camara deformavel, à outra uma tomada de borracha para a conexão com o coletor das amostras de gases. O bulbo de um termômetro foi colocado dentro do tubo, atravessando o instrumento uma das roldas que obturaram as extremidades do aparelho. *S. an.* é lucífugo e de pele úmida, por essa razão o tubo foi envolvido por papel preto e umidecido internamente.

Colocado o animal no interior do tubo, esperava-se um certo tempo até que ficasse em repouso, o que se verificava através de uma janela existente no envoltório. Por repetidas insuflações renovava-se então o meio aéreo interno, afim de que no interior do tubo inicialmente reinasse mesma pressão que externamente. Nesse momento, colhia-se a amostra inicial da experiência por meio do frasco coletor de Bailey, calafetando-se em seguida completamente o aparelho. Com um aparelho de Haldane-Henderson-Bailey analisava-se a amostra colhida. O tempo de duração de cada experiência foi de 1 hora. Ao cabo desse período, com o frasco de Bailey, colhia-se nova amostra do ar contido no tubo. A existência de uma câmara deformavel intercalada entre a pera e o tubo impedia, nessa ocasião, que o ar retirado viesse para o coletor sob tensão, pois à aspiração exercida por este abatiam-se as paredes da referida câmara. Dêste modo, o ar coletado constituia uma amostra bem homogênea, para o que aliás também contribuía o fato de que, antes da coleta, era o tubo movido em vários sentidos.

Afim de que o aparelho, durante o tempo da experiência, ficasse em local onde fossem mínimas as oscilações de temperatura, foi êle colocado em lugar sombreado, dentro de um aquário atravessado por água corrente,

TABELA 1

Eliminação de CO₂, consumo de oxigênio e quociente respiratório de *S. an.* íntegros (valores reduzidos a 0°C e 760 mm)

DETERMINAÇÕES

Animais	Pesos (g.)	1.º			2.º			3.º			4.º			5.º		
		% CO ₂	% O ₂	Q. R.	% CO ₂	% O ₂	Q. R.	% CO ₂	% O ₂	Q. R.	% CO ₂	% O ₂	Q. R.	% CO ₂	% O ₂	Q. R.
S ₂₃	28	0.540	0.852	0.632	0.367	0.396	0.926	0.257	0.448	0.575	0.401	0.719	0.557	0.675	1.072	0.629
S ₂₄	20	0.802	1.106	0.725	0.173	0.422	0.409	0.349	0.667	0.523	0.418	0.628	0.665	0.413	0.506	0.816
S ₂₅	23	0.591	0.928	0.636	0.543	0.717	0.757	0.396	0.574	0.689	0.488	0.794	0.614	0.337	0.717	0.470
S ₂₆	30	0.680	0.850	0.800	0.860	1.430	0.601	0.484	1.190	0.406	0.710	0.910	0.780	0.380	0.840	0.452
S ₂₇	27	1.240	2.440	0.508	0.640	1.050	0.609	0.540	0.950	0.578	0.672	1.120	0.842	0.370	0.540	0.687
S ₂₈	25	0.710	1.410	0.503	0.500	0.820	0.609	0.460	0.910	0.509	0.430	0.480	0.957	0.440	1.068	0.411
S ₂₉	30	0.460	0.780	0.598	0.870	2.070	0.420	0.369	0.420	0.587	0.380	0.890	0.428	0.360	0.450	0.800
S ₃₀	32	0.640	0.980	0.653	0.660	1.890	0.329	0.280	0.310	0.903	0.270	0.640	0.421	0.610	0.460	1.320
S ₃₁	25	0.630	1.310	0.480	0.330	0.450	0.773	0.370	0.560	0.650	0.500	0.580	0.862	0.590	0.780	0.756
S ₃₂	22	0.714	1.440	0.495	0.515	0.739	0.696	0.360	0.532	0.626	0.363	0.484	0.750	0.278	0.434	0.640
S ₄₁	45	0.387	0.577	0.670	0.350	0.445	0.786	0.411	0.634	0.648	1.156	1.840	0.622	0.978	1.743	0.561
S ₄₂	42	0.590	0.984	0.588	0.503	0.512	0.982	0.611	1.089	0.561	0.699	1.193	0.585	0.510	0.510	1.000
S ₄₃	40	0.693	1.129	0.614	0.535	0.786	0.680	0.664	1.009	0.658	0.478	0.596	0.802	0.892	1.175	0.759
S ₄₄	39	0.769	1.103	0.696	0.683	1.018	0.670	0.532	0.561	0.948	0.370	0.496	0.745	0.285	0.628	0.453
S ₄₅	38	0.525	0.654	0.802	0.504	0.607	0.830	0.870	0.899	0.977	0.731	0.919	0.795	0.429	0.611	0.702

TABELA 2

Eliminação de CO₂, consumo de oxigênio e quociente respiratório de *S. an.* traqueotomizados (val. reduzidos a 0°C e 760 mm.)

DETERMINAÇÕES

N.º Ani- mais	1.º			2.º			3.º			4.º			5.º			6.º			7.º			8.º		
	%CO ₂	%O ₂	Q.R.																					
S ₂₄	0.239	0.341	0.700	0.297	0.263	1.129	0.179	0.196	0.913	0.271	0.366	0.740	0.303	0.376	0.806	0.180	0.240	0.750	—	—	—	—	—	—
S ₂₅	0.181	0.227	0.797	0.354	0.447	0.791	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S ₂₆	0.259	0.292	0.887	0.312	0.320	0.975	0.278	0.261	1.065	0.264	0.341	0.774	0.362	0.477	0.758	0.314	0.356	0.882	0.290	0.230	1.260	0.213	0.281	0.758
S ₂₇	0.259	0.326	0.794	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S ₂₈	0.309	0.409	0.755	0.244	0.278	0.881	0.326	0.244	1.336	0.298	0.298	1.000	0.451	0.596	0.750	0.339	0.297	1.141	0.127	0.145	0.875	0.358	0.384	0.934
S ₃₀	0.351	0.284	1.235	0.351	0.351	1.000	0.522	0.725	0.718	0.439	0.456	0.962	0.547	0.370	1.478	0.298	0.315	0.949	0.232	0.266	0.872	0.851	0.282	1.244
S ₃₁	0.299	0.256	1.167	0.225	0.309	0.728	0.395	0.481	0.821	0.303	0.370	0.818	0.426	0.604	0.705	0.292	0.378	0.772	0.428	0.368	1.168	—	—	—
S ₃₂	0.256	0.222	1.153	0.187	0.179	1.044	0.179	0.130	1.376	0.274	0.283	0.932	0.313	0.349	0.896	0.315	0.443	0.711	0.271	0.367	0.738	—	—	—

NOTA: Os pesos dos animais acham-se mencionados na Tab. 1.

de tal modo que o tubo ficasse a uns 20 cms acima do nível d'água. Foi possível, assim, a obtenção dentro do aparelho de uma temperatura no máximo 3°C superior àquela do fundo dos terrários à mesma hora.

Como se vê, constitue o aparelho empregado um tipo mixto de partes rígidas e deformáveis, podendo ser catalogado entre os "sistemas fechados". De um certo modo, lembra o dispositivo usado por Goulston (1931, p. 56).

Dosagens: Foram escolhidos 15 *S. an.* (S_{23} - S_{30} e S_{41} - S_{45}), entre os que me pareceram em boas condições, para esta série de experiências. O comprimento dos animais variou de cms. 29,5-37,5. Cada animal foi submetido a 5 experimentações. Os resultados estão expressos na tabela n. 1.

2) Sobrevivência de *S. an.* à supressão da respiração pulmonar. Medida da troca de gases nêsse estado.

Uma vez conhecidos os valores médios para o consumo de O_2 , eliminação de CO_2 e quociente respiratório de *S. an.* integros, procurei, em alguns dêstes, verificar as modificações induzidas na troca de gases pela supressão da respiração pulmonar. A supressão consistiu na eliminação do acesso de ar ao pulmão por traqueoectomia parcial.

As diferentes técnicas, preconizadas por diversos autores para suprimir a respiração pulmonar, geralmente dizem respeito à Rã. Das mesmas fornece Winterstein (1921, p. 195 e seg.) extenso resumo. Em geral não são aplicáveis a *S. an.* O fechamento artificial da glote é nêsse animal de difícil obtenção, em virtude de sua localização (Fig. 1) e suas diminutas dimensões. Além disso, tal obturação nunca é tão completa, o que torna o método inseguro. A secção do vago foi afastada por ser quasi impraticável sem causar grande dano ao animal. A ligadura das artérias pulmonares, ao nível de sua origem no truncus ou a extirpação dos pulmões oferece em *S. an.* sérias dificuldades. Como é sabido, *S. an.* possui o pulmão esquerdo atrofiado (Fig. 8), mas, em compensação, o direito é bastante longo, de tal modo que dificulta sobremaneira a exeresse, ainda mais por estar dorsalmente fixado por um meso.

Em animais anestesiados com uretana a 5%, na dose de cm^3 1-2, processou-se a traqueoectomia, através de uma pequena incisão da pele mediãna ventral, do 3.º ao 6.º anel em média, sendo a traquéia ligada em dois pontos distantes de cerca de cms. 0.5-1.0, antes da extirpação do trecho compreendido entre as duas ligaduras.

Os *S. an.* operados eram colocados em recipientes com fundo revestido por algodão banhado com Ringer para Anfíbios e os próprios animais recobertos com algodão igualmente umidécido. Com isso procurei estabelecer condições de assepsia que não poderiam ter nos terrários. De tempo em tempo (nunca em intervalo superior a 12 horas), a ferida era desinfectada com líquido de Dakin, com o que consegui evitar a gangrena que, nas primeiras experiências, vitimou a totalidade dos operados. Os animais mantidos nas condições descritas sobreviveram até o término dêste trabalho, cicatrizando-se a ferida. Operados entre 28 a 30 de janeiro do corrente ano, até esta data (30-9-44) alguns são mantidos. Outros foram sacrificados 2 meses após, para avaliação dos efeitos da traqueoectomia. À autópsia, apresentaram-se os pulmões abatidos, murchos e com apenas traços de isquemia.

Na verdade, esta não era de se esperar em grande escala, porquanto a circulação foi mantida.

Cessada a ação da anestesia, procurei ver como se comportavam alguns traqueoectomizados no terrário. Intentavam, de início, enterrar-se, mas, posteriormente, retornavam à superfície, onde ficavam enrolados sobre si próprios. Comportam-se também desse modo os sobreviventes que ainda conservo, já com a ferida completamente cicatrizada. Ficam, no máximo, semi-enterrados. Posteriormente à operação, sobrevêio intensa descamação da epiderme, verdadeira muda. Que isso não foi consequência do emprego do anestésico prova o fato de outros animais, anestesiados para outros fins, não terem apresentado o fenômeno. Notável foi o aumento dos movimentos inspiratórios que, normalmente, se intercalam com menor frequência entre as chamadas oscilações gulares. O animal operado como que se esforçava para vencer o obstáculo à passagem de ar pela traquéia. Tão forte era a pressão do ar dentro do trecho cranial do órgão, que se ouvia perfeitamente um forte estalido. Tal não ocorre no normal. Neste, nem mesmo nos mais acentuados movimentos inspiratórios, percebe-se vibração sonora como resultado da entrada do ar que se dirige aos pulmões. Considero este fato mais um indicio do êxito da operação. Outro pormenor a assinalar refere-se à grande diminuição de peso nos animais sobreviventes, em média 10 grs em dois meses. Tal pareceu-me, porém, não se atribuir exclusivamente à supressão da respiração pulmonar. Por certo ela deve ter contribuído, mas o trauma operatório, o fato de o animal ter permanecido em jejum e em condições ambientais diferentes das do natural, a meu vêr, foram talvez fatores preponderantes nesse emagrecimento. Além disso, uma boa parte dos sobreviventes foi usada amiúde nas experiências para determinação da troca de gases, tendo assim sofrido as inconveniências da manipulação, geralmente nociva aos *S. ar.*

Dos 15 *S. ar.* empregados na determinação de valores médios da troca normal de gases, oito foram destinados à redeterminação da referida troca após traqueoectomia, 10 dias após o encerramento das experiências da primeira série. Operados, uma vez cessada a ação do anestésico, foram deixados dois dias em descanso e, ainda com a ferida não completamente cicatrizada, foram colocados no aparelho para a determinação de valores médios para a troca de gases.

Não obstante o cuidado em introduzir os animais no tubo, inicialmente havia forte agitação dos operados e, em consequência das contorsões, a ferida novamente se abria. Em dois casos isso foi fatal aos animais.

Assim é que S_{27} veio a sucumbir após uma única determinação e S_{25} após duas. Os demais resistiram bem e puderam ser colocados no aparelho um número suficiente de vezes de modo a permitir um confronto entre os estados pré e post-operatórios. Os resultados das determinações vão consignados na tabela n. 2.

3) Avaliação da respiração cutânea pela técnica da supressão, por anestesia, dos movimentos da região gular.

Como é do conhecimento geral, a anestesia afeta acentuadamente o funcionamento respiratório. Nos Anfíbios tem sido utilizada como modificadora da respiração no sentido de paralisar a respiração pulmonar ou, melhor ainda, impedir da parte do ani-

mal qualquer aspiração do ar exterior pelas narinas. Dêste modo, com seu auxílio, evita-se igualmente chegada de ar ao contato das mucosas bucal, faríngea e esofágica, às quais se tem atribuído, nos Anfíbios, papel respiratório. O animal anestesiado disporá então sómente de integumento para o desempenho da função. Constitue, pois, a anestesia, um dos processos para a avaliação, isoladamente, da respiração cutânea. Não apenas êsse, mas outros métodos têm sido aventados para tal propósito. Dêles encontra-se em Winterstein (1921, p. 201) longa resenha crítica. Krogh (1904, pp. 338-344, 352) utilizou-se de um aparelho em que o animal, colocado numa câmara, se põe, por meio de uma cânula solidamente fixada na laringe, em posição de se medir a troca de gases pulmonar, ao passo que os demais tipos de respiração são avaliados por análises do ar retirado da câmara. Tal aparelho, mesmo com os aperfeiçoamentos posteriormente introduzidos por Dolk e Postma (1927, p. 422), é inadequado para o *S. an.* Por isso, preferí, a exemplo do que fez Goto (1934, p. 186 e seg.) na Salamandra, o emprego da anestesia para avaliar a respiração cutânea.

Desde logo evitei os anestésicos inalantes, os quais, especialmente o éter, como foi demonstrado por Sawaya (1940, p. 215), provocam grande excitação do animal com forte secreção glandular cutânea. O mesmo se dá com imersão do *S. an.* em soluções anestésicas, e daí a preferência da via intraperitoneal, de que me valí com êxito.

S. an., recebendo intraperitonealmente de 1 a 2 cm³ de uma solução de uretana a 5%, apresenta relaxamento do tonus muscular depois de 20 minutos, mostrando, ainda por êsse tempo, movimentos da região gular. Estes, aos poucos, vão diminuindo, não se acelerando nem mesmo à excitação com picada de agulha. Ao cabo de 3 horas, em média, cessam êles completamente. Os batimentos cardíacos, perceptíveis na região pré-cordial, também diminuem de intensidade e de freqüência, apresentando, no entanto, de tempo em tempo, certos períodos de aceleração. Sendo a aspiração do ar pelas narinas, em *S. an.* como nos demais Anfíbios (ver o cap. seg.), condicionada pelos movimentos do assoalho da boca, cessados tais movimentos não mais se dá a entrada de ar na cavidade bucal. Nessa hipótese, *S. an.* em tais condições, apenas tem em atividade a respiração pela pele. À parte as inconveniências próprias da anestesia, penso que os resultados sobre as trocas de gases aqui obtidos, servirão para avaliar bastante aproximadamente, a intensidade da respiração cutânea.

Dos 15 *S. an.* empregados na primeira série de experiências dêste trabalho, foram escolhidos 5 (S_{41} - S_{54}) para a determinação da troca de gases através do integumento. Todos suportaram bem as sucessivas doses de uretana com que foram injetados durante o decurso das várias experiências.

Voltaram à normalidade dois dias após. Em alguns casos, foi um mesmo período de anestesia aproveitado para sucessivas medidas de troca de gases. A tabela n. 3 fornece os resultados das experiências.

Discussão dos resultados.

1. A idéia de medir as trocas gasosas nos *S. an.* foi consequência do êxito obtido com a traqueoectomia dos animais e a sobrevivência destes a essa técnica de suprimir funcionalmente a respiração pulmonar. Pretendi, desse modo, avaliar comparativamente as alterações sobrevindas no consumo de O_2 e eliminação de CO_2 , após a eliminação do funcionamento de órgãos tão importantes para a respiração, quais sejam os pulmões. Bastava-me, para tanto, a obtenção de termos médios para a troca de gases em condições normais e post-operatórias, afim de confrontá-los. Dada a simplicidade do dispositivo empregado para obtê-los, não constituem êles, é óbvio, dados absolutos sobre a respiração de *S. an.* Foram, no entanto, suficientes para permitir avaliar, e até quantitativamente, as consequências da traqueoectomia parcial e, também, da extinção dos movimentos da região gular pela anestesia.

Sob determinados aspectos, porém, corresponde o aparelho aqui empregado às condições relativamente próximas do natural. Não era possível manter isento de vapor d'água o interior do tubo-câmara, porquanto *S. an.*, animal de pele úmida, é muitíssimo sensível ao ar seco. O ambiente de ar confinado a que foi submetido está de acordo com o tipo de vida de *S. an.*, Animal endógeo, nas galerias onde vive no sub-solo não deve existir grande circulação pelo menos as do terrário do laboratório não mantém comunicação direta com o exterior. As temperaturas reinantes no interior do aparelho durante as experiências estão dentro dos limites das oscilações suportáveis pelo animal na natureza: $16^{\circ}C$ - $28^{\circ}C$. Envolvendo com papel preto o tubo-câmara, foram também evitados os prejuízos respiratórios que, segundo vários autores (Merker 1926, Kalmus, 1933, etc.) a luz causa em animais de pele úmida.

As experiências se iniciaram reinando no interior do tubo uma concentração de CO_2 praticamente igual à do ar do laboratório. Tratando-se de um método de confinamento, no decurso da pesquisa, essa concentração tendia a aumentar constantemente. O CO_2 eliminado pelo animal não foi absorvido por qualquer das técnicas usadas para êsse fim (sol. de KOH, cal sodada, etc.). Quiz, desta maneira, aproximar-me das condições que penso serem as naturais nas galerias onde vivem os animais.

A amostra final, como disse, dada a deformabilidade da câmara da pèra à aspiração exercida pelo coletor, era formada por ar retirado sem variação de tensão.

Constitue, naturalmente, matéria a ser pesquisada, determinar, com maior precisão, de que fatores realmente depende a medida rigorosa da troca de gases em *S. an.* Neste trabalho houve a intenção de não se afastar do que a observação revelou parecerem as condições próximas do natural. Não deixa de ser um tanto artificial o dispositivo usualmente empregado pelos autores para

a medida da respiração dos Anfíbios, sobretudo porquê geralmente é enviado a êsses animais de pele úmida, ar isento de vapor d'água. Por certo, em tais casos, altera-se sensivelmente a respiração cutânea, tão importante nêsses Vertebrados. O proprio Winterstein, à vista desta e de outras artificialidades dos métodos modernos de pesquisa da troca de gases nos Anfíbios, atribue valor muito relativo aos dados fornecidos por Krogh, um dos mais famosos pesquisadores nêsse campo.

2. Não obstante a finalidade primordial da medida das trocas de gases de *S. an.*, íntegros ou não, visar essencialmente dar uma idéia em termos quantitativos das conseqüências da experimentação, é interessante analisar os resultados das medidas, mesmo porquê, ao que parece, constituem elas as primeiras relativas aos Ginofiônos.

Da interpretação dos dados da Tab. 1 revela-se que, entre indivíduos ou num mesmo indivíduo, é grande a variação da quantidade de O_2 consumida num mesmo periodo de tempo. Não se pode dizer que, como era de se esperar, tenha variado o consumo proporcionalmente com o peso dos animais, porquanto em diversas ocasiões tal não se observou. E' interessante notar, porém, que S_{41} , o *S. an.* de maior peso, mostrou, correspondentemente, o maior consumo médio e S_{24} , o menos pesado, acusou o menor consumo médio. Também quanto à eliminação do CO_2 observa-se que houve grandes variações entre indivíduos ou num mesmo indivíduo, não sendo aqui possível igualmente relacionar os pesos dos animais com os valores obtidos. Acredito, porém, que tal se deva, em primeiro lugar, ao número talvez pequeno de dosagens com um mesmo animal. Somente um número maior forneceria uma média realmente significativa para a avaliação da proporcionalidade entre peso de um lado e consumo e eliminação de outro. E' possível também que os animais, por circunstâncias não controladas, diminuíram certas vezes a intensidade da respiração pulmonar, aumentando-a outras. Sabe-se que nos Anfíbios o funcionamento dos pulmões sofre acentuadas oscilações sob a influência de inúmeros fatores. Este fenômeno parece ocorrer também em *S. an.* Como será visto, após a supressão da respiração pulmonar, observou-se uniformidade bem maior nos valores para a troca de gases, de um modo geral sendo mais elevados os referentes aos animais mais pesados (cf. Tab. 2 e 3).

Analise-se, agora, os quocientes respiratórios obtidos em condições normais. Mínimo 0,329 e máximo 1,32. Ainda aqui se nota grande variação de valores entre indivíduos e num mesmo indivíduo. Todavia, como valores médios para cada animal, as cifras encontradas oscilam dentro de limites bem mais estreitos (máximo 0,821 e mínimo 0,597), predominando os valores entre 0,6 e 0,7. O predomínio de valores inferiores a 0,7 tido como de significação metabólica, requer uma consideração especial. Dontcheff e Kayser (1935), entre outros, estudando nos poiquiloter-

mos o significado dos Q.R. inferiores a 0,7, forneceram importantes dados sobre seu valor. Na Rã européa determinaram que é possível a obtenção de valores superiores, iguais ou inferiores a 0,7, segundo se equilibra o animal antes da experiência com uma atmosfera onde a concentração de CO₂ seja superior, igual ou inferior àquela reinante no fim da mesma. Já na Tartaruga não oscilou o Q.R. numa experiência em que a concentração final de CO₂ foi bem superior à inicial. Analisando as relações entre as concentrações iniciais de CO₂ e os Q.R. obtidos com *S. an.*, tirei a conclusão de que este Ginofíono se comporta de certo modo como a Rã, visto que, de um modo geral, quando obtinha um Q.R. superior a 0,7, era o fato conseqüência de um maior acúmulo de CO₂ inicialmente dentro do aparelho. Como já foi referido, nas experiências, antes de introduzir o animal no tubo-câmara, por repetidas insuflações à custa da përa era o meio aéreo interno renovado. Com isso iniciava-se a experiência oferecendo ao animal uma atmosfera onde a baixa concentração do CO₂ só tendia a aumentar, por se tratar de um método de confinamento. Èste, pois, a meu ver, o fator preponderante que determinou o predomínio de Q.R. inferiores a 0,7 no decurso da medida da troca de gases de *S. an.* íntegros.

3. A sobrevivência de *S. an.* à supressão da respiração pulmonar prova nos Ápodos esta capacidade dos Anfíbios, há muito tempo conhecida nos Anuros e Urodelos. A resistência dëste Ginofíono à traqueoectomia parcial, por outro lado, demonstra a importância do íntegumento e, possivelmente, das mucosas bucoesofágica e traqueal na respiração.

A extirpação de um trecho da traquéa constitue por si só prova cabal do impedimento de acesso de ar aos pulmões, o que foi corroborado pela análise da troca de gases dos traqueoectomizados que demonstrou profunda alteração no processo respiratório. Do mesmo modo, o exame posteriormente realizado (dois meses após) do estado dos pulmões indicou a eficiência dessa técnica de eliminaçã, funcionalmente, estes últimos órgãos.

A resistência à supressão da respiração pulmonar tem sido considerada prova, embora indireta, da existência da respiração cutânea nos Anfíbios. È passível todavia da objeção de que, desde que a supressão seja conseguida por oclusão ou destruição das vias respiratórias a partir da laringe, não afeta a respiração que, possivelmente, se efetua pelas mucosas da bôca, faringe, esôfago e traquéia. Deste modo, a medida da troca de gases incluiria também a das referidas superficies internas. A traqueoectomia parcial praticada em *S. an.* não impediu que o animal continuasse, ao voltar da anestesia, a aspirar pelas narinas o ar do exterior que, inutilmente tentava insuflar nos pulmões. Assim, não foi perturbada a renovação do meio aéreo da cavidade bucal, dos trechos craniais da traqueia e, provavelmente, do esôfago. Em *S. an.* (Mendes 1941, p. 293) estes dois últimos órgãos são irrigados am-

plamente com sangue oriundo das aa. pulmonares, tendo sido determinado no vivo o sentido da corrente sanguínea. Substância corada injetada no truncus, ligadas as raízes aórticas, vai ter a capilares subepiteliais do esôfago e da traquéa. Estes dados da morfologia e da observação tornam provavel funcionarem o esôfago e a traqueia em *S. an.* como órgãos respiratórios acessórios. Desta maneira, a sobrevida dêste *Ginofônio* à traqueoectomia parcial também poderia ser atribuída à respiração esofágica e à traqueal, cuja existência, todavia, carece ainda de prova experimental.

A modificação operada pela traqueoectomia parcial no consumo de oxigênio, eliminação de CO_2 e quociente respiratório de *S. an.* foi bem pronunciada. Pela Tab. 2 verifica-se que a supressão funcional dos pulmões operou notavel abaixamento na absorção do oxigênio. O maior consumo aqui registrado (0,725) é equivalente aos menores valores médios obtidos com os normais (cf. Tab. 1 e 4). De um modo geral, assemelham-se os valores máximos dos traqueoectomizados aos mínimos dos íntegros. A Tab. 4 confronta os valores médios das duas séries. E' muito nítido o decréscimo no consumo, assumindo as diferenças para menos valores iguais ou claramente superiores aos registrados com os *S. an.* de respiração pulmonar abolida. Chama também a atenção nêstes serem as diferenças de consumo entre indivíduos ou num mesmo indivíduo muito menos amplas de que nos íntegros; é o que se pode deduzir dos desvios padrões de ambas as séries. Esta tendência à uniformização do consumo está de acôrdo com o que aludí à p. 40 sôbre estar a intensidade do funcionamento dos pulmões em *S. an.* como nos demais Anfíbios, condicionada a uma série de fatores muito maior que a da pele. Eliminados funcionalmente os pulmões, descontado o decréscimo de consumo motivado pela perda dêsses órgãos, o resultado foi a observação de valores mais uniformes para o consumo de O_2 . O fato de, após a traqueoectomia, o consumo ter-se reduzido de metade ou até menos, poderá indicar que, em *S. an.*, como nos Anuros (Bohr, Krogh, etc. cit. seg. Winterstein 1921, p. 202), pelos pulmões sobretudo absorve-se o oxigênio, veiculando a pele, de preferência, o CO_2 .

Vê-se pelas Tab. 1, 2 e 5 que, embora haja grande decréscimo na eliminação de CO_2 pelos traqueoectomizados, as diferenças para menos são menos dilatadas que no caso do consumo de O_2 . Só em dois casos (S_{26} e S_{27}) assumem as diferenças grandes valores. Ressalta também da análise dos desvios padrões ter sido muito menor a flutuação, nos traqueoectomizados, dos valores para a eliminação observados entre indivíduos ou num mesmo indivíduo. Pode-se dizer, desta forma, que a supressão da respiração pulmonar redundou igualmente em tendência à regularização da eliminação de CO_2 .

TABELA 4

Variações no consumo de oxigênio (% per hora) por *S. an.* como consequência da traqueoectomia

Animais	Consumo médio		Diferença	Desvio padrão	
	Íntegro	Traqueot.		Íntegro	Traqueot.
S ₂₄	0,665 (5) *	0,297 (6) *	-0,368	0,380	0,092
S ₂₅	0,746 (5)	0,337 (2)	-0,409	0,115	0,104
S ₂₆	1,045 (5)	0,319 (8)	-0,726	0,236	0,067
S ₂₇	0,780 (5)	0,326 (1)	-0,454	0,336	
S ₂₈	0,937 (5)	0,332 (8)	-0,605	0,304	0,125
S ₃₀	0,856 (5)	0,381 (8)	-0,475	0,563	0,142
S ₃₁	0,714 (5)	0,395 (7)	-0,319	0,306	0,106
S ₃₂	0,725 (5)	0,281 (7)	-0,444	0,372	0,103

Número de determinações indicado entre parêntesis.

TABELA 5

Variações na eliminação de CO₂ (% per hora) por *S. an.* como consequência da traqueoectomia

Animais	Eliminação média		Diferença	Desvio padrão	
	Íntegro	Traqueot.		Íntegro	Traqueot.
S ₂₄	0,431 (5) *	0,244 (6) *	-0,187	0,205	0,015
S ₂₅	0,471 (5)	0,267 (2)	-0,204	0,093	0,086
S ₂₆	0,627 (5)	0,286 (8)	-0,341	0,170	0,043
S ₂₇	0,696 (5)	0,259 (1)	-0,437	0,293	..
S ₂₈	0,508 (5)	0,306 (8)	-0,202	0,103	0,086
S ₃₀	0,492 (5)	0,386 (8)	-0,106	0,177	0,101
S ₃₁	0,485 (5)	0,334 (7)	-0,151	0,117	0,072
S ₃₂	0,446 (5)	0,256 (7)	-0,190	0,144	0,050

Número de determinações indicado entre parêntesis.

TABELA 6

Variações do Q. R. de *S. an.* em consequência da traqueoectomia parcial

Animais	Q. R. médio		Diferença	Desvio padrão	
	Íntegro	Traqueot.		Íntegro	Traqueot.
S ₂₄	0.627 (5)	0.839 (6)	0.212	0.144	0.140
S ₂₅	0,633 (5)	0.794 (2)	0.161	0.095	0.03
S ₂₆	0.607 (5)	0.919 (8)	0.312	0.161	0.164
S ₂₇	0.644 (5)	0.794 (1)	0.150	0.114	
S ₂₈	0.597 (5)	0.959 (8)	0.362	0.190	0.254
S ₃₀	0.725 (5)	1.056 (8)	0.331	0.360	0.256
S ₃₁	0.704 (5)	0.882 (7)	0.178	0.130	0.218
S ₃₂	0.641 (5)	0.978 (7)	0.337	0.085	0.222

Entre parêntesis indica-se o número de determinações.

Como mostra a Tab. 2, assumiram os Q. R. da série dos traqueoectomizados valores acentuadamente maiores do que os dos íntegros: máximo 1,478 e mínimo 0,7. Os desvios padrões em ambas as séries mais ou menos se equivalem (Tab. 6). Winterstein (1921, p. 201) afirma que os Q. R. elevados obtidos após o impedimento da respiração pulmonar, devem-se sobretudo à qualidade da pele de ser essencialmente veiculadora de CO₂. Tal se afigura o caso presente.

4. A análise das Tabs. 1, 3 e 7 indica que os anestesiados, como os traqueoectomizados, passaram a consumir menos O₂, apresentando aquela mesma tendência à uniformização. Na verdade, essa tendência é até mais acentuada, como pode ser apreciado do exame dos desvios padrões (Tab. 7). Em comparação com os traqueoectomizados, passaram os anestesiados a consumir geralmente mais oxigênio (Tab. 5 e 7). Talvez isso tenha acontecido em virtude da anestesia ter causado menos prejuízo às condições gerais dos animais do que a traqueoectomia.

Os números das Tab. 1, 3 e 8 revelam que os anestesiados eliminaram, em média, menos CO₂ que no estado normal, mas a eliminação é bem mais acentuada que a dos traqueoectomizados. Ainda neste caso, podem as melhores condições físicas dos anestesiados ser apontadas como causa do fenômeno. A uretana teria permitido que a pele manifestasse mais nitidamente seu papel na

TABELA 7

Variações no consumo de oxigênio (% per hora) por *S. an.* como consequência da anestesia

Animais	Consumo médio		Diferença	Desvio padrão	
	Íntegro	Anestes.		Íntegro	Anestes.
S ₄₁	1,047 (5)	0,511 (4) *	-0,536	0,611	0,031
S ₄₂	0,857 (5)	0,475 (6)	-0,382	0,290	0,063
S ₄₈	0,939 (5)	0,475 (4)	-0,464	0,218	0,024
S ₄₄	0,761 (5)	0,392 (5)	-0,369	0,246	0,065
S ₄₅	0,730 (5)	0,359 (6)	-0,371	0,224	0,071

Número de determinações indicado entre parêntesis.

respiração, i. é, de veiculadora de CO₂. Sobre a ação da uretana na respiração, apenas encontrei a informação de Wieland (1915, p. 117) de que a mesma na pomba opera um incremento da eliminação de CO₂. Tratando-se, todavia, de um dado para um homeotermo de respiração exclusivamente pulmonar, é pouco provável que em Anfíbios a uretana atue semelhantemente, ainda mais sobre a respiração cutânea. Também, com relação à eliminação de CO₂, mostraram os anestesiados, maior tendência à uniformização.

TABELA 8

Variações na eliminação de CO₂ (% per hora) por *S. an.* como consequência da anestesia

Animais	Eliminação média		Diferença	Desvio padrão	
	Íntegro	Anestes.		Íntegro	Anestes.
S ₄₁	0,656 (5) *	0,530 (4) *	-0,126	0,347	0,086
S ₄₂	0,582 (5)	0,537 (6)	-0,045	0,072	0,093
S ₄₃	0,652 (5)	0,630 (4)	-0,022	0,143	0,081
S ₄₄	0,527 (5)	0,493 (5)	-0,034	0,157	0,071
S ₄₅	0,611 (5)	0,441 (6)	-0,170	0,163	0,080

Número de determinações indicado entre parêntesis.

TABELA 9

Variações no Q. R. de *S. an.* como consequência da anestesia

Animais	Q. R. médio		Diferença	Desvio padrão	
	Íntegro	Anestes.		Íntegro	Anestes.
S ₄₁	0.657 (5) *	1.237 (4)	0.580	0.073	0.195
S ₄₂	0.743 (5)	1.126 (6)	0.553	0.204	0.089
S ₄₃	0.702 (5)	1.336 (4)	0.634	0.068	0.236
S ₄₄	0.702 (5)	1.281 (5)	0.578	0.156	0.218
S ₄₅	0.821 (5)	1.202 (6)	0.381	0.088	0.262

Número de determinações indicado entre parêntesis.

Os valores médios para a troca de gases observada nas experiências dos animais traqueoectomizados ou anestesiados diminuem. Isso indica que, se é possível a sobrevivência dos *S. an.* após a supressão da respiração pulmonar, todavia, quando funcionando, possuem os pulmões papel sem dúvida importantes. Nem mesmo a hiperfunção da respiração cutânea que era de se esperar (Klug 184, p. 183) pela supressão da ventilação pulmonar, foi suficiente para contrabalançar a perda dos órgãos.

A eficiência da uretana, como eliminadora total dos movimentos gulares, foi previamente determinada por observações do tempo em que cessavam definitivamente aqueles movimentos. Esse tempo revelou-se ao redor de 3 horas. Depois desse período, os *S. an.* não mais moviam a região gular, nem mesmo na frequência de 1 movimento por hora. Goto (1934, p. 187) imergindo Salamandras em soluções de cloretona, conseguiu efeito semelhante. Instrutivo é confrontar os resultados desse autor com os aqui obtidos. Observou êle, também, nos narcotizados, um abaixamento no consumo de O₂ e na eliminação de CO₂. Todavia, os Q. R. referentes à série narcotizada são inferiores aos normais, o que não sucede com o *S. an.* A meu vêr, deve-se êsse resultado discordante obtido por Goto, a uma imprecisão experimental, pois, o consumo de O₂ nas Salamandras narcotizadas continuou, contrariamente ao que se dá nos Anfíbios, a ser mais elevado do que a eliminação de CO₂. Talvez o modo de anestésiar os animais tenha preponderantemente influido no funcionamento da pele como órgão respiratório, prejudicando o seu papel de veiculadora de CO₂ por excelência

No caso de *S. an.* a anestesia por injeção intraperitoneal teria causado menos dano à troca de gases pelo integumento. A circulação, visível através dêste último, foi mantida.

Os Q. R. dos anestesiados (Tab. 3 e 9) são muito mais elevados do que no estado normal e mesmo superiores aos dos traqueotomizados (Tab. 6). Geralmente (Tab. 3), assumiram valores elevados (mínimo igual a 0,946 e máximo 1,686). Nas experiências de Dolk e Postma (1927, p. 437), produziram-se no "sistema cutâneo" Q. R. superiores (máximo: 2,15) até aos verificados com os *S. an.* anestesiados, de modo que o máximo obtido nesta série não é tão alto.

b) Mecanismo do enchimento dos pulmões e oscilações gulares.

Observações e experiências:

1. Como na Rã européa, pode-se, em *S. an.*, dizer com Bábak (1921, p. 718) que "O típico ato respiratório pulmonar fundamenta-se numa grande série de movimentos que se realizam de um lado, concomitantemente e, de outro, numa sequência determinada nos diferentes trechos da via respiratória"

Naquêlê Anuro êsse processo foi exaustivamente estudado, como se viu à p. 29 entre outros, por Gaupp (1896, p. 200). Três fases distintas são aí perceptíveis. Numa primeira, estando ocluidas anteriormente a boca e posteriormente a faringe, por movimentos de abaixamento do assoalho da boca e conseqüente aumento da cavidade desta, é o ar aspirado do exterior através dos dutos nasais (aspiração). Quase ao findar essa fase, abre-se a fenda laringea e o ar aí mantido sob pressão corre dos pulmões à cavidade bucal, o que contribue, agora passivamente, para um maior abaixamento do assoalho da mesma. Sobrevem, então, a segunda fase, na qual se observa diminuição da cavidade bucal em virtude de um rápido levantamento do assoalho. Mecanismo especial oclue então a entrada das coânas, impedindo a evasão do ar. Concomitantemente, abre-se ainda mais a fenda laringea e o ar é premido para os pulmões (inspiração). Reiniciam-se então os movimentos oscilatórios gulares ("*Kehloscillationen*"), mantendo-se a fenda laringea fechada e abertos os dutos nasais. Na terceira fase (expiração), talvez desempenhe a elasticidade dos pulmões um papel importante. Igualmente contribue a pressão intra-abdominal, pois, os pulmões cheios premem as visceras, deslocando-as. Estas tendem a voltar à posição primitiva, originando-se daí a referida pressão. A abertura da fenda laringea, que durante o tempo das oscilações gulares permanece fechada, dá-se por atividade muscular especial. Na verdade, durante a aspiração, a laringe é repuxada fortemente para trás, depois move-se para diante simultaneamente com a abertura da fenda laringea, seguindo-se finalmente um retrocesso à posição primitiva, o que redonda no fechamento da rima referida.

Nos Urodelos e nos Apodos, como foi indicado no capítulo 2, p. 29, tudo se processa de modo semelhante. Quanto aos últimos, Marcus (1923), baseado em trabalho anterior (cf. l. c.) e no de Gehwolf (1923), ambos morfológicos, formulou uma série de considerações acêrca do mecanismo de enchimento dos pulmões no *Hypogeophis*, não lhe tendo sido possível observar animais vivos. Para Marcus (l. c.), também em *Hypogeophis* se observam as 3 fases mencionadas acima. Poderosa musculatura pode afastar ou aproximar os arcos branquiais. Quando êstes se aproximam, todo

o aparelho hio-branquial, como consequência, se levanta e, com elle, o assoalho da boca e a laringe. Dêste modo, pode a cavidade bucal de *Hypogeophis* ser aumentada ou diminuída, esclarecendo-se assim a aspiração e a inspiração. Nesta última, como foi acenado à p. 30, dá-se o fechamento dos dutos nasais por meio de duas pregas localizadas nas coanas, impedindo-se, pois, o refluxo do ar aspirado para o exterior. A passagem do ar para os pulmões está naturalmente condicionada à abertura da laringe. Esta é suspensa a uma presilha óssea transversal, imediatamente situada sob o epitélio do esôfago. Ao ser repuxada para cima e para diante, abre-se durante a inspiração a fenda laringea e, assim, torna-se ella a única das 4 aberturas da cavidade bucal através da qual o ar comprimido pode escoar-se, porquanto a boca está também fechada. Resta, porém, explicar a oclusão sob o epitélio do esôfago. Ao ser repuxada para cima e para diante, abre-se durante a inspiração a fenda laringea e, assim, torna-se ella a única das 4 aberturas da cavidade bucal através da qual o ar comprimido pode escoar-se, porquanto a boca está também fechada. Resta, porém, explicar a oclusão sob o epitélio do esôfago. Marcus demonstrou um curioso mecanismo oclisor do ádito esofágico durante a inspiração. A mencionada presilha óssea transversal à que está suspensa a laringe, quando esta é repuxada para cima e para frente, preme contra a luz do esôfago, operando a aproximação da parede ventral à parede dorsal do referido órgão. Musculatura especial intervem no deslocamento da presilha. O fechamento da laringe durante a pausa respiratória que succede à inspiração, é proporcionado por um esfincter situado à entrada desta, o qual se relaxa na expiração ativamente e sob a pressão da elasticidade da laringe. Um músculo dilatador intervem igualmente na abertura da rima laringea. O esvasiamento dos pulmões se processa principalmente pelo tecido elástico, possivelmente também influido uma pressão intra-abdominal, como no caso da Rã. Pagenstecher (cf. Marcus 1923, p. 339) admitiu que as compridas e bem desenvolvidas costelas, em sua movimentação, favoreceriam a inspiração, fato contra o qual se insurge decididamente Marcus.

2. Sendo os *S. an.* animais excitáveis ao tacto e de fototacismo negativo, não é fácil collocá-los em posição propícia à observação dos movimentos respiratórios que seja, ao mesmo tempo, próxima da natural. Utilizei-me de dois métodos. No primeiro, depusitei-os em cápsulas de vidro, enchendo-as em seguida com terra. Os animais mantiveram-se no fundo com a região ventral acolada à superfície de vidro. Levantando tais dispositivos de modo a poder observá-los por debaixo, foi possível verificar os movimentos da região gular por tempo suficiente. Noutra ocasião, envolvi completamente os *S. an.* em panos umedecidos. Ao cabo de algum tempo, desembaraçavam a região anterior das dobras do pano, e, com a cabeça de fóra, collocavam-se em posição favoravel à observação. Esse último método, todavia, era de emprego menos duradouro, pois os animais freqüentemente se recolhiam, dado o fototactismo negativo.

Como pude observar, as oscilações gulares são constantemente executadas pelos animais e apenas cedem lugar, de quando em quando, a movimentos incomparavelmente mais acentuados da região respectiva, os quais são os que propriamente se destinam ao enchimento dos pulmões (movimentos inspiratórios). Cessados estes últimos, sem intervalo perceptível, reiniciam-se as oscilações gulares.

No animal anestesiado, ainda que ligeira a anestesia, cessam os movimentos gulares. Somente se os *S. an.* forem excitados (picada de agulha, éter sobre a pele) é que, nessas leves aneste-

sias, se reiniciam os referidos movimentos respiratórios. Normalmente, porém, os movimentos inspiratórios em média, se intercalam de 1,5-2 minutos entre as oscilações gulares, numa frequência média de 18 movimentos. Na seguinte Tab. 10, foi registrada a alternância de oscilações gulares com os movimentos inspiratórios.

TABELA 10

Verificação da frequência dos movimentos inspiratórios e do modo por que se intercalam entre as oscilações gulares. (Animal S₅₀)

Tempo (mins.)	Tipo de movimento verificado	
0- 1	<i>oscilações gulares</i>	
1- 2	”	”
2- 3	”	”
3- 4	”	”
4- 5	”	”
5- 6	18 movimentos	inspiratórios a partir do 30º seg.
6- 7	<i>oscilações gulares</i>	
7- 8	”	”
8- 9	18 movimentos	inspiratórios a partir do 1º seg.
9-10	18 movimentos	inspiratórios a partir do 40º seg.
10-11	<i>oscilações gulares</i>	
11-12	19 movimentos	inspiratórios a partir do 30º seg.
12-13	<i>oscilações gulares</i>	
13-14	18 movimentos	inspiratórios a partir do 30º seg.
14-15	19 movimentos	inspiratórios a partir do 30º seg.
15-16	<i>oscilações gulares</i>	
16-17	18 movimentos	inspiratórios a partir do 20º seg.
17-18	<i>oscilações gulares</i>	
18-19	”	”
19-20	17 movimentos	inspiratórios a partir do 1º seg.

3. Afim de estudar o mecanismo do enchimento dos pulmões, submeti vários *S. an.* à anestesia pouco profunda.

Colocados sobre a prancheta em decúbito dorsal, incisei a linha mediana ventral de um ponto ao nível do extremo posterior do fígado até o situado na altura da origem externa das aa. pulmonares e raízes aórticas. Rebatidas lateralmente as paredes do corpo e fixadas sobre a prancheta, foram expostos em toda sua extensão ambos os pulmões. Todos os órgãos à vista foram umedecidos constantemente com Ringer para Anfíbios. Como foi há pouco mencionado, os *S. an.*, mesmo em condições de leve anestesia, deixam de movimentar a região gular, o que só fazem se for a mesma excitada. Deste modo, afim de observar a influência dos dois tipos de movimentos gulares (oscilações e movimentos inspiratórios), sobre o enchimento dos pulmões, foi necessário excitar os animais na referida região com uma agulha.

Nestas condições, verifiquei que as oscilações gulares não tiveram a mínima repercussão sobre os pulmões, que continuaram murchos como nas condições iniciais da observação. Sobrevie-

ram, então, os movimentos inspiratórios. A cada um destes adquiriam, agora, os pulmões um grau cada vez maior de enchimento, até um máximo, caracterizado pela elevação da ponta do pulmão direito, que é livre. Cessavam, então, os movimentos inspiratórios, reiniciando-se, por sua vez, as oscilações gulares. Nessa pausa respiratória, mantiveram-se os pulmões permanentemente cheios, durante um certo tempo. Subitamente, esvaziavam-se e decorria de novo certo período para que, com novos movimentos inspiratórios, tornassem a se encher. Deve-se observar que, nas condições operadas, foi eliminada na expiração a pressão intrabdômica, que, provavelmente em *S. an.*, deve igualmente contribuir para o esvaziamento dos pulmões. Não obstante essa e outras circunstâncias desfavoráveis (por ex., anestesia do animal, exposição dos pulmões), as observações aqui realizadas, se não esclarecem na totalidade o mecanismo de enchimento dos pulmões de *S. an.*, pelo menos dão certas indicações interessantes, como a verificação de que as oscilações gulares não servem para o enchimento, o qual se processa apenas em virtude dos movimentos inspiratórios.

Não se percebem em *S. an.* intátos, externamente, sinais do enchimento dos pulmões, tais como o abobadamento dos flancos durante a inspiração e volta à posição primitiva na expiração, como se dá com os Anuros.

4. Quanto à ventilação pulmonar, em sua maioria, os fatos estabelecidos por Marcus (1923) sobre o mecanismo respiratório em *Hypogeophis* se aplicam ao *S. an.*, revelando notar que neste último Ginofônio, ao lado da pesquisa morfológica, foram juntadas a observação e a experimentação. Pequenas diferenças de pormenores da estrutura são, no entanto, de se observar entre ambos os Apódos, as quais, porém, não vêm alterar os fatos fundamentais do mecanismo respiratório.

Em *S. an.*, as coânas (Fig. 2, c) situam-se anteriormente, sendo seus bordos ósseos constituídos inteiramente pelo palatino (Wiedersheim 1879, p. 13). O mecanismo do fechamento das coânas faz-se em *S. an.*, também por uma válvula mucosa, que é no entanto, única (Fig. 3, v). Tal válvula foi bem evidenciada numa série de cortes sagitais e transversais e na figura está representada num corte paramediano sagital. Dada sua disposição, esta válvula permite a aspiração do ar exterior, mas, quando se eleva o assoalho da boca na inspiração, preme contra os bordos internos da coâna, impedindo o refluxo. Digno de nota é o fato de o epitélio que reveste a prega, diferir nitidamente do que lhe é contíguo. Na região da prega não se notam cílios, mas queratinização. Outro pormenor revelado pela Fig. 3 e que diz respeito agora à obturação da boca durante a inspiração e, também, a aspiração é o referente à ponta da língua (l) que, como mostra a figura, tem tal configuração que se ajusta perfeitamente ao teto da cavidade bucal. Para certificar-me da eficiência da válvula descrita, procurei experimentalmente demonstrar sua capacidade em obturar a coâna durante os movimentos de levantamento do assoalho da cavidade bucal. Com êsse fim, em animal recém-sacrificado foi a mandíbula removida e a cabeça imersa em Ringer. Com auxílio de uma cânula de vidro de ponta bem fina, foi possível a in-

suflação de ar através das narinas, de que resultou a produção de borbulhas no líquido. Operada a insuflação em sentido retrógrado, i. é, cânula introduzida na coana, o ar não saiu pelas narinas.

A rima laringea (Fig. 1, r. l.), está envolvida, em *S. an.*, pelo último arco branquial, medianamente situada, logo abaixo do ponto de junção das duas peças que compõem o arco. No animal morto, quando o assoalho da boca está em posição intermédia entre aspiração e inspiração, apresenta-se ela semi-aberta. Para a elucidação do mecanismo de abertura e fechamento da laringe nas várias fases do processo respiratório, tornou-se necessária a confecção de preparados histológicos transversais e longitudinais ao nível de sua região. A análise das preparações microscópicas proporcionou-me elementos para esclarecer o mecanismo de abertura e fechamento da glote. No corte transversal das Figs. 6 e 7, o esôfago (e) situa-se sobre os dois processos laterais do último arco branquial (a) e a laringe (l) O epitélio desta última é ladeado pelas cartilagens laterais (c). Superiormente nota-se um músculo (s), cujas fibras se dispõem aneladamente, envolvendo quasi por inteiro a laringe e, mais ventralmente, as próprias cartilagens laterais. No seu aspecto, mostra ser um típico esfíncter. Entre este músculo e os processos laterais do último arco branquial (a), de cada lado, localisa-se dorsalmente um outro que, seguido através dos cortes seriados, revela originarse (Fig. 7, d), na extremidade caudal dos referidos processos e inserir-se nas partes aritenas das cartilagens laterais. Pelo seu encurtamento, repuxa lateralmente essas cartilagens, operando a abertura da rima laringea. Finalmente, em posição ventro-lateral, limitando com fibras do ocluser, encontra-se um músculo (Fig. 7, v) repuxador da laringe.

Procurei, pela dissecação, certificar-me da topografia dos músculos mencionados e a sua função no intuito de comprovar os dados obtidos da análise microscópica. Na Fig. 4, que mostra a vista dorsal da laringe após a remoção da mucosa, estão representadas as relações entre a rima laringea e a musculatura constrictora e dilatadora do órgão, a saber, o musculus laryngeus dorsalis (d), e o sphincter aditus laryngis (s). O esfíncter contorna a porção caudal das cartilagens laterais. Toma sua origem ventralmente numa linha mediana, como pode ser observado na Fig. 5 (s). Suas fibras, ao contornarem o duto laringeo, espalham-se em leque caudal e cranialmente, reunindo-se na linha mediana dorsal, caudalmente à rima laringea. O m. laringeo dorsal origina-se ventralmente (Fig. 5, d) nas extremidades laterais do último arco branquial (a) e dirige-se no sentido cranial, em percurso nitidamente oblíquo, indo inserir-se dorsalmente na porção anterior dos flancos das cartilagens laterais. A vista ventral da Fig. 5 foi obtida após rebatimento dos mm. thoraxico-hyoidei para os lados. Mostra ela um músculo (v) que, como o laringeo dorsal, se origina da face ventral das extremidades dilatadas do último arco branquial. Fá-lo, porém, mais internamente, dirigindo-se cranialmente em percurso quasi horizontal, indo inserir-se próximo à linha mediana ventral das cartilagens laterais, mais cranialmente que o laringeo dorsal. Ao passo que este último (d), pela sua posição, está em condições de operar a abertura da laringe, sendo, pois, um antagonista do esfíncter, o outro (v) é nitidamente um repuxador do órgão. Pode, assim, ser assemelhado com o descrito por Gehwolf (1923, p. 446), de *Hypogeophis*, como musculus brachiopararytaenoideus = m. retractor laryngis. Este autor, descrevendo embriões ou formas muito jovens, assinalou ainda em *Hypogeophis* a ocorrência de um outro dilatador, o musculus laryngeus ventralis, o qual não pode ser consignado em *S. an.*, pelo menos no estado adulto. Esta ressalva é muito importante, porquanto é sabido (Wilder 1896; Drüner 1902) que, com frequência, se altera profundamente a musculatura na passagem ao estado adulto. Assim, por exemplo, Drüner (l. c. p. 531), em *Salamandra*, menciona que a musculatura da laringe nessa fase de vida é muito reduzida, sendo apenas o m. constrictor aditus laryngis, equivalente ao esfíncter presente, o músculo que ocorre em regra em posição e forma correspondentes às da vida larval. Dos mus-

culi laryngei dorsalis et ventralis, apenas ficam vestígias. Somente um confronto com fases muito jovens poderá esclarecer, em *S. an.*, o destino possível do m. laringeo ventral, bem como ratificar ou negar as denominações aqui aplicadas ao dilatador e ao repuxador da laringe, feitas em analogia ao quanto foi descrito por Gehwolf em *Hypogeophis*.

5. *Mecanismo oclisor do esôfago.* Como ressalta do exame das figuras 6 e 7, não se encontra em *S. an.*, entre o duto laringeo e o esôfago, aquela presilha óssea transversal (*Knochenquerpange*) que, segundo Gehwolf (1923, p. 437, 448 e 452) e Marcus (1923, p. 336 e 337), em *Hypogeophis*, impede na inspiração a entrada de ar no esôfago. A ausência dessa formação em *S. an.*, de um lado está de acordo com as observações por mim realizadas em trabalho anterior (1941), segundo as quais o esôfago teria função respiratória, porquanto é provido de capilares intraepiteliais oriundos das aa. pulmonares. Procurei, não obstante, verificar se, em substituição à referida presilha óssea, ocorria uma outra formação ou dispositivo especial que, durante a inspiração, operasse a oclusão do esôfago. Nada, porém, me pareceu eficazmente apto para a realização de tal função. Quando muito as extremidades posteriores do último arco branquial que, como já observou Wiedersheim (1879, p. 33), são "muito fortemente dilatada, poderiam, no movimento de ascensão do assoalho da boca, obturar a entrada do esôfago. As superfícies de tais extremidades são suficientemente grandes para atuarem com eficiência nesse sentido.

6. *Fases da ventilação pulmonar* Elucidadas a obturação das fossas nasais e a projeção, com conseqüente abertura, da rima da laringe para diante, durante o levantamento do assoalho da boca; explicada a função dos músculos laringeos e, finalmente, pesquisada a possibilidade de oclusão do esôfago durante a inspiração, poder-se-á agora entender como se processa em *S. an.* a ventilação pulmonar

Seguindo-se à pausa respiratória, quando a entrada da laringe está impedida pela contração do esfíncter, os pulmões estão cheios de ar e o assoalho da boca executa as oscilações gulares, inicia-se a expiração. O animal, por um mais acentuado levantamento do assoalho bucal, opera o relaxamento do esfíncter e os pulmões esvaziam o seu conteúdo, sob a ação da própria elasticidade e, possivelmente, de uma pressão intra-abdominal. Sobrevem, então, o abaixamento até posição média do assoalho bucal e reinício das oscilações gulares por um certo tempo. Novamente executa o animal repetidos e acentuados levantamentos e abaixamentos do assoalho, pelo que o ar é sucessivamente aspirado do exterior (fase que corresponde ao abaixamento, quando se acha ocluída a rima laringea) e inspirado para os pulmões (fase que corresponde ao levantamento, quando se abre a rima, impossibilitando a válvula da coâna o refluxo para o exterior), que se

enchem gradualmente. Ocorre então uma nova pausa respiratória com as características oscilações gulares.

7 *Registro gráfico da ventilação pulmonar* Como complemento final ao estudo do mecanismo de enchimento dos pulmões em *S. an.*, procurei efetuar o registro gráfico deste fenômeno. Não houve, todavia, aqui, possibilidade de emprêgo dum método que dispensasse a anestesia do animal, o que veio prejudicar um tanto o registro.

Coloquei a ponta caudal do pulmão direito em ligação com diminuta cápsula de Marey e prendi, por um fio, a pele da região gular à alavanca de um quimógrafo. Por especial disposição do conjunto, foi possível o registro concomitante dos movimentos da referida região com o enchimento gradual dos pulmões. Dada a anestesia a que se submeteram os animais experimentados, tornou-se aqui igualmente necessário estimular mecanicamente a região gular, afim de que se puzessem a executar oscilações gulares e movimentos inspiratórios. Como, porém, a anestesia foi pouco profunda, às vezes os animais, espontaneamente, executaram movimentos respiratórios.

O gráfico da fig. 9 é elucidativo de como as oscilações gulares se executam permanentemente entre duas séries de movimentos inspiratórios e, também, da concordância destes últimos com o enchimento gradual dos pulmões. Infelizmente, porém, a cápsula de Marey empregada no caso foi de grandes dimensões, de modo que o registro do enchimento dos pulmões foi prejudicado por não ter o ar insuflado no pulmão pressão suficiente para mover a alavanca. Todavia, no caso do gráfico da fig. 10, onde foi usada uma cápsula menor (2 cm diam.) é nítida a coincidência dos movimentos inspiratórios, e do enchimento gradual do pulmão. Vê-se também que as oscilações gulares não contribuem para esse enchimento, o que, aliás, também se deduz do gráfico da fig. 9. No gráfico da fig. 10 notam-se inicialmente as pequenas oscilações gulares, que são sucedidas por movimentos mais acentuados de enchimento do pulmão. Somente não foi possível o registro da pausa respiratória com o pulmão cheio. Tal é de se atribuir às condições em parte artificiais da experiência. Bem significativo, por outro lado, é o registro nos gráficos de um número médio de movimentos inspiratórios, aproximado ao obtido na contagem dos mesmos quando da observação do animal em posição de repouso. Em ambos os gráficos, isso é observado. No da fig. 9 podem-se contar nitidamente 18 movimentos e no da fig. 10, sucessivamente, 19, 20 e 21.

Conclusões — A análise do mecanismo de ventilação pulmonar em *S. an.* foi realizada com base em dados morfológicos aliados à observação e à experimentação.

Contornada a dificuldade de colocar os *S. an.* em posição favorável à visão dos movimentos do assoalho da boca, pude ava-

liar externamente as particularidades e o ritmo do referido mecanismo. Em *S. an.* as oscilações gulares são muito nitidas e contínuas entre duas séries de movimentos inspiratórios. Tais oscilações, como ficou demonstrado, não servem para o enchimento dos pulmões. Talvez se relacionem com uma respiração bucofaringea, pois em Anuros e Urodelos, com base na sua existência, tem-se pretendido funcionar a mucosa da boca e da faringe como órgãos respiratórios. *S. an.*, com uma média de 200 oscilações gulares por minuto, coloca-se entre *Spelerpes* (189) e *Salamandrina perspicillata* (300) (Winterstein 1921, p. 214), ambos esses Urodelos apulmonados, nos quais se atribue realmente papel respiratório às mucosas referidas. A elucidação do problema em *S. an.* demandaria um cuidado especial, fóra dos propósitos deste trabalho. Fica, por isso, aqui apenas acenada a questão.

Não consegui registrar graficamente o possível enchimento do esôfago durante a inspiração (gráfico da fig. 10). A análise das preparações microscópicas não revelou, no entanto, quaisquer órgãos indubitavelmente capazes de ocluir o esôfago durante essa fase do processo respiratório pulmonar. Possivelmente, como assinalai, as extremidades posteriores do último arco branquial possam contribuir nêsse sentido.

No que se refere aos fatos fundamentais do processo da tomada e envio de ar aos pulmões, preocupei-me nêste trabalho sobretudo com dois pontos: a oclusão das coânas e a abertura da rima laringea. Não foi tomada em consideração a atividade muscular que opera o levantamento e abaixamento do assoalho da boca.

Considero dêste modo, em parte, esclarecido o mecanismo respiratório pulmonar de *S. an.* Estudos posteriores poderão dirimir certas dúvidas ainda existentes e, além disso, pôr à prova o mecanismo de levantamento e abaixamento do assoalho bucal. Êste, de resto, não deve ser muito diferente do que ocorre em *Hypogeophis*, o qual, por sua vez, pode ser assemelhado ao dos demais Anfíbios.

c) Mecanismo da circulação intracardiaca em *Siphonops annulatus*.

Morfologicamente, o coração de *S. an.* apresenta algumas peculiaridades, das quais menciono um sêio venoso sinistro descoberto por Sawaya (1940, p. 228), e a comunicação entre os átrios (Wiedersheim 1879, p. 78; Sawaya 1940, p. 231 e 1941, p. 216) como já foi referido. Este último carater é de importância fisiologica, porquanto além de ser livre o bordo do septo endatrial ao nível da porção mediana, sua parede é provida de inúmeros orificios que dão passagem ao sangue de um para outro átrio. No truncus falta, como foi apontado, a prega espiral. Como se vê, torna-se obvio que nenhuma estrutura existe no coração de *S. an.* que possa ser responsável por uma separação do sangue venoso

do arterial. À vista disso, procurei verificar experimentalmente, pelo emprêgo da técnica de Vandervael (1933) em *Rana*, se de fato, no coração do *S. an.*, o sangue chegado ao átrio esquerdo se mistura já aí com o do átrio direito e se a massa sanguínea que do ventrículo passa ao truncus é ou não igualmente distribuída pelas raízes aórticas e aa. pulmonares.

Antes do trabalho do autor belga mencionado, admitiu-se geralmente que, na circulação intracardiaca dos Anfíbios, especialmente nos Anuros, sangue venoso do átrio direito e sangue arterial do esquerdo chegassem alternadamente ao ventrículo. A contração dêste último, iniciando-se da direita para a esquerda, impeliria primeiramente o sangue venoso e depois o arterial para o truncus. Nêste, como foi referido à p. 31, a prega espiral se encarregaria de dirigir as duas qualidades de sangue para o destino respectivo. Tal o fundamento, como se viu, da teoria de Brücke-Sabatier. Inúmeras teem sido as críticas a essa concepção do mecanismo da circulação cardíaca que foi, sobretudo, proposta para a Rã. Entre nós, favorável a ela manifestou-se Ozorio de Almeida (1923, p. 1019). Em *Leptodactylus ocellatus*, fazendo insuflações rítmicas dos pulmões, observou que "o ventrículo se apresenta a cada diástole dividido em duas partes: a direita continua negra e a esquerda se mostra com a cor vermelha do sangue oxigenado". Essas partes são completamente separadas por uma linha nítida, não se misturando as duas ondas. Tem-se a impressão, diz o autor, que há dois ventrículos separados por um septo. Todavia, Vandervael (l. c.), procurando em *Rana temporaria* e *Rana esculenta*, por técnica nova, mais uma vez a confirmação da teoria de Brücke, concluiu ao cabo de suas pesquisas, pela negativa, porquanto nada observou ou experimentou indicativo de uma separação, a partir do ventrículo, dos sangues oriundos dos dois átrios. Além disso, pôs em relevo um fato já ressaltado por vários autores alemães de que o sangue do átrio direito não pode ser tido somente como venoso, porquanto contem todo aquêle que foi arterializado ao nível do integumento, órgão por excelência respiratório nos Anfíbios. A própria válvula espiral, diz o autor, nao serve como mecanismo selecionador. Em ambas as fases da sístole ventricular não conseguiu distinguir mudança de posição da referida válvula que tendesse a enviar ora o sangue para uma rampa ora para outra. A válvula, a cada jacto de sangue proveniente do ventrículo, manteve-se rigorosamente paralela à parede do truncus, enviando às aortas ou aos troncos pulmo-cutâneos a mesma qualidade de sangue. Aliás, como observa, ainda que funcionasse como se tem pretendido, enviaria à rampa pulmonotânea sangue mixto e não venoso, vindo do átrio direito.

Vandervael utilizou-se preferencialmente de dois métodos: a) transluminação das várias partes do coração por meio de uma lâmpada oftalmoscópica; b) injeção de pequenas quantidades de uma solução de Ringer-nankin nos vasos que levam ao coração, observando, a seguir, o percurso dessa solução dentro do órgão.

Dada a existência, em *S. an.*, de átrios comunicantes, essa verificação, como disse, por si só bastaria para levar à conclusão de que o sangue que vem ter ao ventrículo já é misturado. Além disso, carece o truncus de válvulas ou pregas tendentes a dar ao sangue uma determinada direção. Não obstante, achei interessante verificar se, pelos métodos de Vandervael, chegaria a justificar a opinião decalcada dos resultados de Sawaya (1940) de que o coração de *S. an.* é um órgão meramente propulsor do sangue.

Experiências:

S. an. selecionados entre os de maiores dimensões foram anestesiados e operados de modo a expor o coração e os órgãos circunjacentes, os quais foram constantemente banhados com Ringer. Com o auxílio de uma lâm-

pada oftalmoscópica introduzida entre a face dorsal cardíaca e a coluna vertebral, pode observar o seguinte:

1. A cada sistole ventricular enchem-se, ao mesmo tempo, as raízes aórticas e as aa. pulmonares, que, pelo regorgitamento, chegam a mudar de posição. As raízes aórticas deixam de ser paralelas, tornando-se convexas para os lados. As aa. pulmonares elevam suas cristas rostralmente, re-puxando para os lados a porção que se dirige aos pulmões. Neste trecho das artérias pulmonares nota-se nítida ondulação à passagem do fluxo sanguíneo. Igualmente se distendem todos os grandes ramos oriundos das aa. pulmonares que se dirigem ao esôfago e à traqueia.

2. Átrio direito e átrio esquerdo pulsam simultaneamente, sucedendo à pulsação dos seios após curtíssimo intervalo. Esse sincronismo de batimentos dos átrios pôde ser observado com maior facilidade quando afastado convenientemente o truncus para o lado esquerdo.

3. Nenhuma diferença de coloração foi notada entre as duas metades do ventrículo. Essa verificação é válida, seja para o caso do animal cuja ventilação pulmonar foi suprimida pelo anestésico, seja para o em que, dada a anestesia pouco profunda, os pulmões se enchiam e se esvaziavam em ritmo quase normal durante a observação. Também os átrios não se mostraram diferentemente corados durante qualquer das fases do seu ritmo. Com auxílio da lâmpada oftalmoscópica, pude com segurança notar que, no interior do truncus, não se distinguem pela côr duas correntes de sangue aí progredindo. Finalmente, são da mesma côr aa. pulmonares e raízes aórticas.

4. O truncus é percorrido por uma só onda sanguínea. O sangue premido pela sistole ventricular, penetra no conus, de onde é impedido de refluir pela válvula sigmóide descrita por Sawaya (1940, p. 236-237) como válvula ventral, situada no orifício de passagem cono-ventricular. Sobre-vem, então, a sistole do conus que impele o sangue para o truncus; duas válvulas sigmóides do orifício de passagem impedem o refluxo. Contraindo-se, finalmente, o truncus, o sangue penetra ao mesmo tempo nas aa. pulmonares e raízes aórticas. À pressão da onda sanguínea, cede o bordo ventral do orifício inicial da a. pulmonar direita de tal sorte que executa um movimento perfeitamente visível quando a lâmpada oftalmoscópica é colocada por baixo da origem da referida artéria. Transiluminado o truncus, ao nível de sua aparente quadrifurcação externa, pode-se mais uma vez observar que os 4 vasos são percorridos por ondas síncronas. O tamanho relativamente grande das hemácias de *S. an.* constitue ótimo ponto de reparo para a identificação da corrente sanguínea.

5. Pinçada firmemente a v. pulmonar impar, logo após sua origem, diminui de modo considerável a quantidade de sangue que aflue ao átrio esquerdo, que se torna um tanto esbranquiçado, denotando aí chegar sangue também por outra via. Isso se confirma quando se obstrue a v. jugular sinistra: o átrio esquerdo empalidece visivelmente.

6. Impedindo-se a v. cava posterior, a v. jugular dextra e a v. renal de lançarem sangue no seio principal e, ao mesmo tempo, pinçando a v. jugular sinistra, torna-se muito pálido o coração. Como nesta manobra fica apenas livre a v. pulmonar impar, no truncus, a cada sistole, eleva-se uma débil coluna sanguínea que, não obstante, continua a penetrar pelas cavidades à disposição.

7. Solução de Ringer-nankin foi injetada na v. pulmonar dextra, um pouco antes de sua confluência com a sinistra. A cada leve pressão do êmbolo da seringa, uma pequena quantidade de solução negra caiu na circulação, sendo levada sucessivamente à veia pulmonar impar, ao átrio esquerdo, ao átrio direito, ao ventrículo, ao truncus e dêste distribuída tanto às raízes aórticas como às aa. pulmonares.

8. A mesma solução injetada no vaso esquerdo do segundo par apical das veias hepáticas foi levada pela cava inferior aos seios, átrios, ventrículo, truncus e dêste, como no caso anterior, distribuiu-se tanto às aa. pulmonares como às raízes aórticas.

Discussão: De todas essas observações e experimentações, pode-se deduzir que o coração de *S. an.*, como o de muitos Urodela é um órgão em que, dada a ausência de um completo septo endatrial, se misturam os sangues. que veem ter aos dois átrios, conforme sugeriam os pormenores morfológicos.

Vandervael (1933) analisou qualitativa e quantitativamente as massas de sangue que chegam aos dois átrios de *Rana temporaria* e *R. esculenta*. Ao direito chega uma quantidade de sangue incomparavelmente maior e misturado, como foi mencionado à p. 55, ao passo que ao esquerdo chega sangue puramente arterial. Dada a ineficiência da válvula espiral, uma mesma qualidade de sangue é impelida para a rampa aórtica e a pulmo-cutânea. Em *S. an.*, a quantidade de sangue que a veia pulmonar ímpar, um vaso de dimensões exíguas, traz ao átrio esquerdo é bem menor ainda, relativamente à que chega ao átrio direito. O sangue que sai do coração pelas aa. pulmonares, além disso, distribue-se em grande parte pelo esôfago e traqueia (Mendes 1941). Por outro lado, dada a existência de uma respiração cutânea em *S. an.*, o sangue arterializado ao nível do integumento deve regressar ao átrio direito, o que torna o sangue dessa cavidade misturado. Dada a inexistência de completa septação endatrial, o sangue do ventrículo é sem dúvida mais misturado ainda. Seria inútil, desta maneira, a existência no truncus de um mecanismo separador de duas qualidades de sangue.

O emprêgo do método de Vandervael permitiu-me determinar experimentalmente aquilo que considerações baseadas em dados morfológicos levavam a admitir. A simultaneidade de enchimento e pulsação, a identidade de coloração dos átrios e a igualdade das duas metades do ventrículo quanto à côr confirmam ser de uma só qualidade o sangue que atravessa o coração. Mesmo mantida a insuflação de ar nos pulmões, não se distinguiram duas metades no ventrículo quanto à côr. As experiências de injeção de solução de Ringer-nankin mostraram, também, a mistura dos sangues dos dois átrios e a distribuição de uma mesma qualidade de sangue a partir do truncus às aa. pulmonares e raízes aórticas.

À vista do exposto, poder-se-á concluir relativamente a *S. an.*, como Bethge (1897, p. 704) para o Urodela apulmonado que estudou (*Spelerpes*), que no Ginofião em questão, exceção feita das vv. pulmonares, não se podem distinguir as artérias das veias essencialmente pela qualidade de sangue. No coração não se dá a separação das duas qualidades de sangue, porquanto a parede interatrial é incompleta e perfurada. Destina-se, pois, o órgão à função de regular a circulação do sangue no corpo. Sòmente a ocorrência de uma função respiratória bastante difusa (pulmões, pele e, possivelmente, cavidade buco-faríngea, esôfago e traqueia), tornaria a existência compatível com um tal aparelho circulatório.

5. RESUMO E RESULTADOS

No presente trabalho foram realizadas observações e experiências sôbre os aparelhos respiratório e circulatório de *Siphonops annulatus*. Três foram suas finalidades principais: a) determinar a sobrevivência de *S. an.* à supressão da respiração pulmonar, bem como a importância da respiração cutânea neste Ginofiono; b) analisar o mecanismo da respiração pulmonar, e o papel das chamadas oscilações gulares; c) estudar o mecanismo da circulação intracardiaca.

Afim de avaliar quantitativamente os efeitos da supressão da respiração pulmonar, foram determinados previamente pelo método do confinamento e análise de gases com o aparelho de Haldane, valores médios para o consumo de oxigênio, eliminação de CO₂ e quociente respiratório de um determinado número de *S. an.* em condições normais.

A supressão da respiração pulmonar foi conseguida por traqueoectomia parcial ou anestesia. No primeiro método, foi a traquéia exposta e ligada em dois pontos, sendo extirpado o trecho entre as duas ligaduras. Os *S. an.* sobreviveram a esta técnica de impedir a respiração pulmonar. No segundo, com a anestesia por meio da uretana, conseguiu-se a paralização dos movimentos da região gular. Como conseqüência, cessaram os movimentos de levantamento e abaixamento do assoalho da boca que, à maneira de bomba aspirante-premente, em *S. an.*, como em outros Anfíbios, aspira o ar do exterior através das narinas, insuflando-o em seguida nos pulmões. Impediu-se assim a renovação do meio aéreo de qualquer das cavidades internas de papel respiratório demonstrado (pulmões) ou provavel (boca, faringe, esôfago e traquéia). Como restasse ao animal nestas condições apenas o integumento para a respiração, por esta técnica avaliou-se a troca de gases através do mesmo.

A medida da troca de gases em traqueoectomizados ou anestesiados forneceu valores para o consumo de O₂, eliminação de CO₂ acentuadamente menores que os de mesmos indivíduos em condições normais. Além disso, revelou que em *S. an.*, tal como nos Anuros e Urodelos, a pele sobretudo elimina CO₂, fato que se traduziu pelo aumento dos quocientes respiratórios observados nos traqueoectomizados e anestesiados.

Não se impõe, senão sob aspectos gerais, o confronto dos resultados obtidos na medida da troca de gases de *S. an.*, como os dos Anuros e Urodelos em virtude das particulares condições de vida dêste Ginofiono. Entre os Anuros, somente *Ceratophrys* se aproxima pelos hábitos aos Ginofionos. Todavia, pelo que foi verificado na bibliografia disponível, ainda não foi objeto de estudos visando a troca de gases. A seu respeito pude encontrar

apenas as pesquisas de Willem (1924) sobre a mecânica da respiração pulmonar

Quanto a este último problema em *S. an.*, foram feitas neste trabalho observações e experiências *in vivo* em animais íntegros ou com exposição dos pulmões, bem como registro gráfico. Cortes histológicos e disseções em vários trechos das vias respiratórias pulmonares elucidaram certas minúcias referentes ao processo respiratório. Em *S. an.* o ar aspirado é, na inspiração, impedido de refluir pelas narinas em virtude de uma válvula situada no início da coana, que é formada por só uma prega mucosa. A rima laringea, na inspiração, abre-se principalmente por meio de um músculo (m. laryngeus dorsalis) e à custa da elasticidade das cartilagens laterais. Na pausa respiratória mantém-se ela fechada pela ação de um esfínter (sphincter aditus laryngis). De um modo geral concordam os fatos da mecânica respiratória de *S. an.* com os estabelecidos por Marcus (1923) em *Hypogeophis*. Carece, porém aquele Ginofiono do mecanismo oclisor do esôfago descrito neste último. A observação e o registro gráfico demonstraram que as oscilações gulares em *S. an.* não contribuem para o enchimento dos pulmões, o qual é operado por movimentos muitíssimo mais acentuados do assoalho da boca. O ritmo e a frequência destes últimos foram estudados e registrados.

O septo endatrial incompleto e perfurado e a ausência de um mecanismo seletivo no truncus do coração de *S. an.* permitem deduzir que se misturam os sangues dos átrios e uma mesma qualidade de sangue é distribuída às raízes aórticas e aa. pulmonares. Neste trabalho deu-se prova fisiológica do fenômeno. Os métodos da observação das várias partes do coração transluminado, de pinçamento dos vasos que levam sangue ao órgão e da injeção de sol. de Ringer-nankin nestes últimos confirmaram ser o órgão central da circulação de *S. an.* mero propulsor da corrente sanguínea.

Os resultados das experiências realizadas conduzem, em suma, às seguintes conclusões:

1. *Siphonops annulatus* sobrevive à supressão da respiração pulmonar

2. Diminuem acentuadamente o consumo de O_2 e eliminação de CO_2 como conseqüência da supressão.

3. Aumentam os quocientes respiratórios nos *S. an.* de respiração pulmonar abolida, fato que traduz aumento relativo da produção de CO_2 e que permite concluir que a pele neste Ginofiono elimina mais CO_2 do que absorve O_2 .

4. As oscilações gulares em *S. an.* não servem para o enchimento dos pulmões.

5. Uma válvula formada por uma só prega mucosa da coana impede o refluxo do ar na inspiração.

6. Na inspiração, a laringe é repuxada dorsalmente sob ação do levantamento do assoalho bucal e de um músculo retractor (m. retractor) A rima laringea abre-se em virtude do afrouxa-

mento de um esfíncter (sphincter aditus laryngis), da elasticidade própria das cartilagens laterais e de um dilatador (m. laryngeus dorsalis)

7 De um modo geral, os fatos estabelecidos por Marcus para a mecânica da respiração pulmonar em *Hypogeophis* se aplicam a *S. an.*

8. Em *S. an.* não foi encontrado o mecanismo esfago ocluser descrito em *Hypogeophis*.

9. O coração de *S. an.* é incapaz de manter separados os sangues que chegam aos átrios. Uma mesma qualidade de sangue é distribuída aos vasos que se originam do truncus. Essas conclusões foram obtidas pelo emprego de técnica análoga à de Vandervael (1933)

6. SUMMARY

STUDIES ON THE PHYSIOLOGY OF THE RESPIRATORY AND CIRCULATORY SYSTEMS OF *Siphonops annulatus* (*Amphibia-Gymnophiona*).

Observations and experiments were performed concerning the respiratory and circulatory systems of *Siphonops annulatus* (*S. an.*), *Amphibia-Gymnophiona*, aiming at the following principal questions: a) The survival of *S. an.* after suppression of pulmonary respiration and the importance of cutaneous respirations; b) the mechanism of pulmonary respiration and the meaning of the rythmical throat movements; c) the mechanism of intracardiac circulation.

1. In order to appraise quantitatively the effects of the suppression of pulmonary respiration mean values for oxygen consumption, CO₂ elimination and respiratory quotient in normal conditions were previously determined, analysing with a Haldane Apparatus the gas-interchanges of animals confined in a closed tube.

2. The suppression of pulmonary respiration was obtained by partial tracheoectomy or anesthesia. In the first case, the trachea was exposed and tied in two different points and the segment between the two ligatures was extirpated. In the second, intraperitoneal injections of 1 or 2 cm³ of a 5 % aqueous solution of urethane produced the paralysis of the movements of lifting and lowering of the floor of the mouth and, in consequence, the aspiration of external air through the nares and its inspiration into the lungs. This procedure prevented also the renewing of the aerial medium of any other internal cavity with a presumable part in respiration (mouth, pharynx, esophagus or trachea). As in these conditons the animais could only use the integument for the gas interchanges, by this method it was possible to value the cutaneous respiration.

3. The measure of the gas interchanges in partially tracheoectomized and in anesthezed individuals provided values for the oxygen consumption and CO₂ elimination markedly inferior to those (See tables 1, 2, 4, 5, 7 and 8) of the same animais in normal

conditions. Besides it showed that in *S. an.*, as in Anurans and Urodeles, CO₂ is principally eliminated through the skin. As a result of this fact, the R. Q. registered with tracheoectomized and anesthetized animals are considerably higher than those of normal individuals (See tables 3, 6 and 9)

4. The study of the mechanism of pulmonary respiration and the meaning of the rythmical throat movements was based on observations *in vivo* on normal animals or on anesthetized ones with the exposure of the lungs. Table 10 furnishes the results of numbering of the frequency of the inspirating movements between the rythmical throat movements. In *S. an.*, during the inspiration, an one-folded valve stops the reflux of the air aspired through the nares (Fig. 3, v) The laryngeal rima in this phasis of the respiratory process is opened principally by the action of a muscle (*m. laryngeus dorsalis*; Figs. 4, 5 and 7: d) and the elasticity of the *cartilagine laterales*. During the respiratory rest a sphincter (*sphincter aditus laryngis*; Figs. 4, 5 and 7: s) closes the glottis. The facts established by Marcus (1923) for the respiratory mechanism of *Hypogeophis* generally agree with those here described for *S. an.*, but the latter does not possess the mechanism of esophagus-occlusion of *Hypogeophis*.

5. The observations and the graphic register (Figs. 9 and 10) showed that the rythmical throat movements cannot fill the lungs. The rythm and frequency of this kind of throat movements were studied. They are possibly related to some bucco-pharyngeal respiration just like in Anurans and Urodeles where such movements, principally in lungless forms, are one of the strongest reasons for accepting the existence of this type of respiration. *S. an.*, with its 200 rythmical throat movements per min. can be interserted between lungless *Sperlerpes* (180) and *Salamandrina perspicillata* (300), both Urodeles regarded as effectively possessing buccopharyngeal respiration.

6. *S. an.* has an incomplete and fenestrated auricular septum (Wiedersheim 1879 and Sawaya 1940) and no spiral valve (Sawaya 1940) On account of these two morphological features the heart of *S. an.* has been considered as not in conditions to maintain the two kinds of blood that arrive to the auricles separated from each other. The heart is a mere blood-impeller. In this work the following physiological arguments are adduced in behalf of this thesis:

a) At each ventricular systole, the pulmonary arches and the aortic or systemic arches fill themselves simultaneously with blood.

b) Right and left auricles contract simultaneously, soon after the sinus systole.

c) The two halves of the ventricle have the same colour, even when the pulmonary ventilation is maintained.

d) The truncus is crossed by a single blood wave at each ventricle systole.

e) When the v. pulmonalis impar is firmly clamped next to its origin, the quantity of blood that arrives to the left auricle diminishes considerably, but this part of the heart does not fade completely, what denotes that it receives blood from other vessels. In fact principally when the v. jugular sinistra is clamped, the left auricle becomes still paler.

f) When the vv. cava posterior, jugulares dextra et sinistra and renalis are clamped, the heart becomes very pale. Notwithstanding that in these conditions only the v. pulmonalis impar can send blood to the heart, at each ventricular systole, the truncus is crossed by a single weak blood flood which penetrates in both aortic and pulmonary arches.

g) If a Ringer-nankin solution is injected through the v. pulmonalis dextra, immediately before its confluence with the v. pulmonalis sinistra, the black liquid is seen crossing successively the v. pulmonalis impar, left and right auricles, ventricle and truncus. From there it is distributed to both aortic and pulmonary arches.

h) When the same solution is injected in the left vessel of the second cranial pair of vv. hepaticae, the black liquid runs successively through cava, sinus, auricles, ventricle, truncus and from there to the aortic as well as to the pulmonary arches.

These experiments were carried on, according to the technique used by Vandervael (1933), with help of an opthalmoscopic lamp which transilluminated the parts of the heart that were in observation under the Greenough's microscope.

* * *

B I B L I O G R A F I A

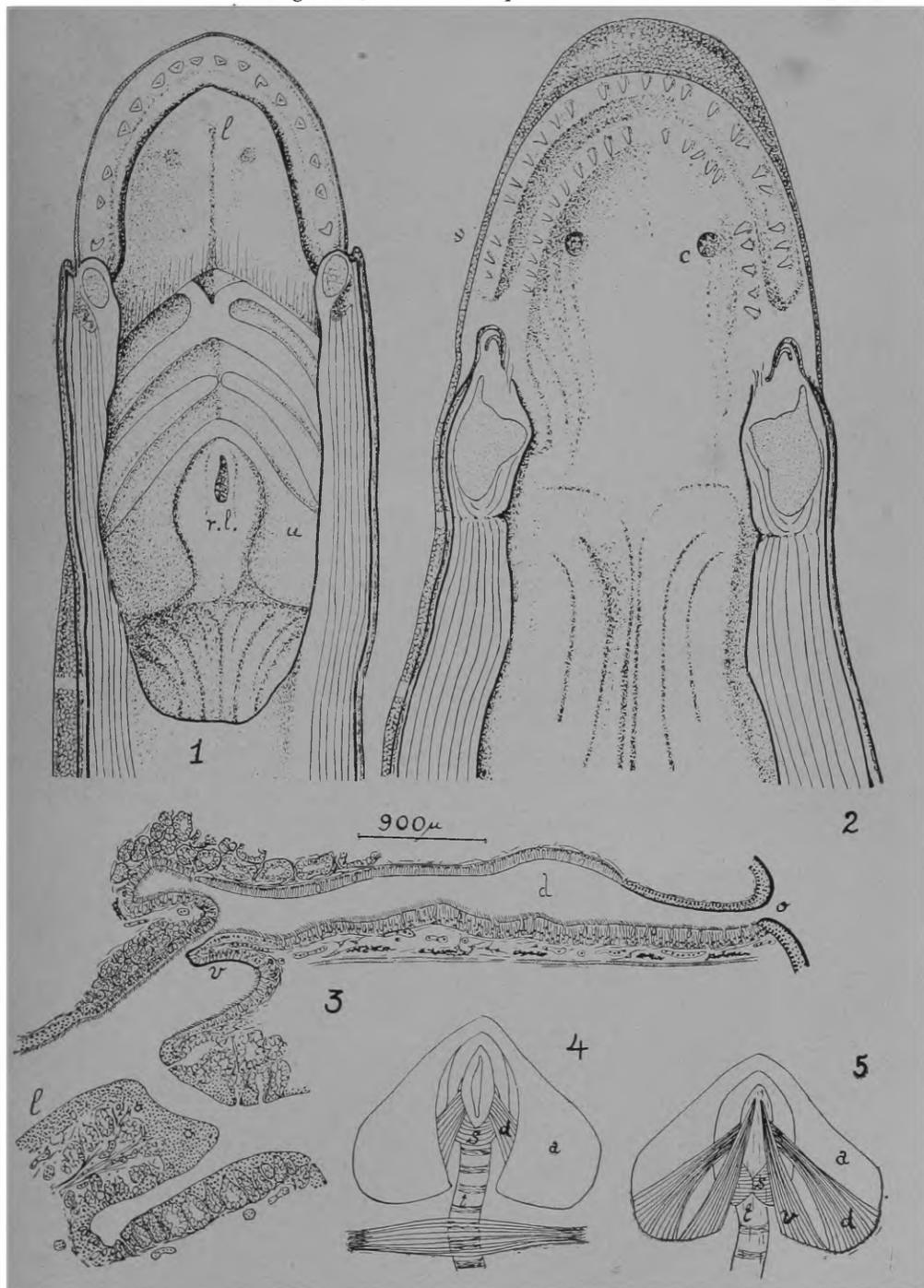
- ACOLAT, L. 1938, Variations de l'appareil respiratoire et de l'appareil circulatoire central chez quelques Gymnophiones. C. R. Ass. Anat. Réun. de Budapest, pp. 3-15. Nancy. AUERSBACH, K. 1930, Beobachtungen über den Ösophagusverschluss einiger Anuren, während der Inspiration. Biol. Zentralbl., v. 50, pp. 113-116. Leipzig. BÄBAK, E. 1921, Die Mechanik u. Innervation der Atmung. Winterstein's Handb. vergl. Physiol., v. 1, 2.º p., pp. 265-1027. Jena. BAER, J. G. 1937, -L'appareil respiratoire des Gymnophiones. Rev. Suisse de Zool., n. 19, v. 44, pp. 353-358. Genève. BETHE, A., BERGMANN, G., EMBDEN, G., e ELLINGER, A. 1928, Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, c. 5, 1325 pp. Berlin. BETHGE, E. 1897, Das Blutgefäßsystem von Salamandra maculata, Triton taeniatus und Spelerpes fuscus, mit Betrachtungen über den Ort der Atmung beim lungenlosen Spelerpes fuscus. Zeitsch. f. wiss. Zool., v. 63, pp. 681-707, t. 42-43. Leipzig. v. BUDDENBROCK, W. 1937, Grundriss der vergleichenden Physiologie. IV + 830 pp., 2 t. Berlin. DOLK, H. e POSTMA, N. 1927, Über die Haut-und-Lungenatmung von Rana temporaria. Zeitschr. f. vergl. Physiol., v. 5, pp. 417-444. Berlin. DONT-CHEFF, L. e KAYSER, C. 1933, Signification des quotients respiratoires inférieurs à 0,7 chez certains poecilothermes. C. R. Acad. Sci., v. 201, f. 9, pp. 474-476. Paris. DRÜNER, L. 1902, Studien zur Anatomie der Anatomie der Zungenbein-Kiemenbogen-und-Kehlkopfmuskeln der Urodelen, I. Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog., v. 15, pp. 435-622, t. 25-31, Jena. FISCHER, J. G. 1880, Neue Amphibien und

Reptilien. Arch. Naturgeschichte, v. 46, pp. 215-227, t. 8-9. Berlin. **FUHRMANN, O.** e **MAYOR, E.** 1912, Le genre *Typhlonectes*. Mém. Soc. Neuchâtel. Sc. Nat., v. 5, pp. 11-138. Neuchâtel. **GAUPP, E.** 1896, Zur Lehre von dem Athmungsmechanismus bei Frosch. Arch. f. Anat. u. Entwickl., pp. 239-268. Leipzig. **GEHWOLF, S.** 1923, Der Kehlkopf bei *Hypogeophis*. Zeitschr. f. Anat., v. 68, pp. 433-454. Berlin-München. **GOTO, G.** 1934, Über die Hautatmung bei der Salamander. Journ. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., ser. VI, Zool., v. 2, f. 4, pp. 179-195. Sapporo. **GOULSTON, D.** 1932, On the metabolism of cold blood animals. Journ. and Proc. Roy. Soc. N. S. Wales, v. 65, f. 1, pp. 51-58. Sydney. **HESSE, R.** 1924, Tiergeographie auf Ökologischer Grundlage. XII + 613 pp. Jena. **JORDAN, H. J.** 1927, Übungen aus der vergleichenden Physiologie. 272 pp. Berlin. **KALMUS, H.** 1933, Lichttod und Atmung. Biol. Zentralbl. v. 53, f. 3-4, pp. 148-152. Leipzig. **KLUG, F.** 1884, Über die Hautatmung des Frosches. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., v. 2, pp. 183-190. Berlin e Leipzig. **KROGH, A.** 1904, On the cutaneous and pulmonary respiration of the frog. Skand. Arch. f. Physiol., v. 15, pp. 328-419. Berlin und Leipzig. **MARCUS, H.** 1923, Über den Übergang von der Wasser-zur-Luftatmung mit besonderer Berücksichtigung des Atemmechanismus von *Hypogeophis*. Beitr. VI. Zeitschr. f. Anat. und Entwicklung., c. 69, f. 69, 4-6, pp. 328-343. Berlin-München. 1935, Zur Stammesgeschichte des Herzens. Beitr. XXI. B. Morphol. Jahrb., v. 76, f. 1, pp. 92-103. Leipzig. **MENDES, E. G.** 1941, Sobre a respiração (esofágica, traqueal e cutânea) do *Siphonops annulatus*. Bol. Fac. Fil. Sci. e Letras Univ. S. Paulo, XXII, Zool. n. 5, pp. 283-304. S. Paulo. **MERKER, E.** 1926, Die Empfindlichkeit feuchthäutiger Tiere im Lichte. Zool. Jahrb. Allg. Zool. u. Physiol., v. 42, pp. 1-174. Jena. **NOBLE, G. K.** 1931, The Biology of the Amphibia. 577 pp. N. York-London. **OZORIO DE ALMEIDA, M.** 1923, Sur la séparation des ondes artérielle et veineuse dans l'appareil circulatoire de la grenouille. C. R. Soc. Biol., v. 89, pp. 1019-1021. Paris. **ROGERS, C. G.** 1931, Textbook of Comparative Physiology 635 pp. New York. **RASMAWAMI, L. S.** 1941, Some Aspects of the cranial morphology of *Uraeotyphlus narayani* Seshachar (*Apoda*). Rec. Ind. Mus., v. 43, 2.º p., pp. 143-208. Calcutá. **SARASIN, P. & F.** 1887-1889, Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonischen Blindwühle etc. Ergebn. Naturwissens. Forsch. Ceylon., v. 2, f. 3-4, 263 pp., 24 t. Wiesbaden. **SAWAYA, P.** 1937, Sobre o gênero *Siphonops* (Wagler 1828) - Amphibia *Apoda*, com descrição de duas variedades novas: *S. annulatus* Mikán, var. *marmoratus* e *S. paulensis* Boett., var. *maculatus*. Bol. Fac. Fil. Sci. e Letras Un. S. Paulo, IV, Zool. n.º 1, pp. 225-257, t. 30-32. S. Paulo. 1940, Sobre o veneno das glândulas cutâneas, a secreção e o coração de *Siphonops annulatus*. Bol. Fac. Fil., Sci. e Letras da Univ. S. Paulo, XIX, Zool. n.º 4, pp. 207-270, t. 18-19. S. Paulo. 1941, Sobre a presença de um segundo seio venoso no coração de *Amphibio, S. annulatus* (Mikán) Arch. Mus. Paranaense, v. 1, pp. 131-136. Curitiba. 1941, Contribuição para o estudo da fisiologia do sistema circulatório do Anfíbio *Siphonops annulatus* (Mikán) Bol. Fac. Fil., Sci. e Letras da Univ. S. Paulo, XXII, Zool. n. 5, pp. 209-233, S. Paulo. **SESHACHAR, B. R.** 1939, On a new species of *Uraeotyphlus* from South India. Ind. Acad. Sci., v. 9, pp. 213-217. Bangalore. **VANDERVAEL, F.** 1933, Recherches sus le mécanisme de la circulation du sang dans le coeur des Amphibiens Anoures. Arch. Biol., v. 44, pp. 577-606. Paris-Liège. **WERNER, F.** 1931, *Apoda-Gymnophiona*. In Kükenthal-Krumbach's Handb. d. Zool., v. 6, f. 2, Lief. 2, pp. 143-208. Berlin-Leipzig. **WIEDERSHEIM, R.** 1879, Die Anatomie der Gymnophionen. 101 pp., 9 t. Jena. **WIELAND, H.** 1915, Pharmakologischen Untersuchungen am Atemzentrum. Arch. Exper. Pathol. u. Pharmak., v. 79, pp. 96-117. Berlin. **WILDER, H. H.** 1896, The Amphibian Larynx Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog., v. 9, pp. 273-318, t. 19-21. Jena. **WILLEM, L.** 1924, IV Recherches sur la respiration aérienne des Amphibiens. Bull. Class. Sc., v. 10, 5.º sér., pp. 31-37. Bruxelles. 1924, V. Recherches sur la respiration aérienne des Amphibiens. Bull. Class. Sci., v. 10, 5.º sér., pp. 201-218. Bruxelles. **WINTERSTEIN, H.** 1921, Die physikalisch-chemischen Erscheinungen der Atmung. In Winterstein's Handb. der vergl. Physiol., v. 1, 2.º p., pp. 1-264. Jena.

8. ESTAMPAS

ESTAMPA I

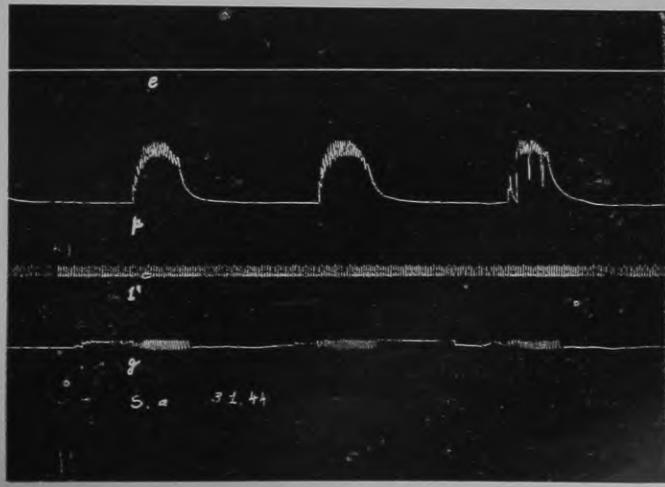
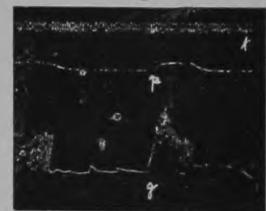
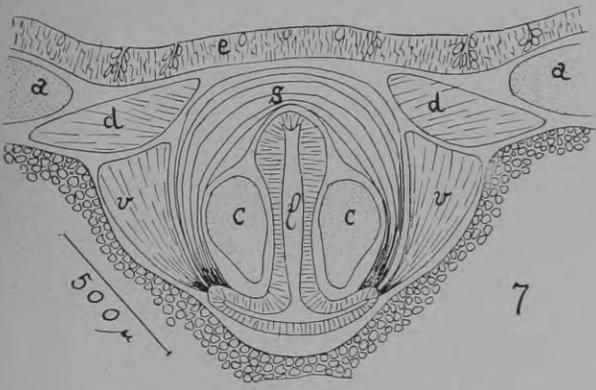
- Fig. 1 — Vista interna do assoalho da boca de *S. an.* *l*: língua; *r l*: rima laringea; *u*: último arco branquial.
- Fig. 2 — Vista interna do teto da boca de *S. an.* *c*: coâna.
- Fig. 3 — Corte sagital paramediano, mostrando em *S. an.* o duto nasal (*d*), o orifício nasal (*o*), a válvula da coâna (*v*) e a língua (*i*).
- Fig. 4 — Vista dorsal esquemática, obtida por dissecação, da laringe e sua musculatura. *a*: último arco branquial; *d*: m. laryngeus dorsalis; *s*: sphinter aditus laryngis; *t*: trachea.
- Fig. 5 — Vista ventral esquemática, obtida por dissecação da laringe e sua musculatura. *a*: último arco branquial; *d*: m. laryngeus dorsalis; *s*: sphincter aditus laryngis; *t*: trachea; *v*: m. retráctor.



E. G. Mendes del.

ESTAMPA II

- Fig. 6 — Microfotografia de um corte transversal passando pela laringe de *S. an.* *a*: extremidades do último arco branquial; *e*: esôfago.
- Fig. 7 — Esquema, retirado da microfotografia da fig. 6, das relações entre a laringe e sua musculatura em *S. an.* *a*: último arco branquial; *c*: cartilagens laterais; *d*: m. laryngeus dorsalis; *e*: epitélio do esôfago; *l*: luz da laringe; *s*: sphincter aditus laryngis; *v*: m. retractor
- Fig. 8 — Fotografia dos pulmões em *S. an.* em vista ventral. Nota-se a redução do pulmão esquerdo. Tamanho natural.
- Fig. 9 — Registro gráfico simultâneo do enchimento do pulmão (*p*) e dos movimentos da região gular (*g*). Note-se a correspondência entre os movimentos inspiratórios e o enchimento dos pulmões. Tempo: 1”
- Fig. 10 — O mesmo, quando também foi tentado o registro de enchimento do esôfago durante a ventilação pulmonar. *e*: traçado do esôfago; *p*: traçado do pulmão; *g*: traçado dos movimentos da região gular. Aqui é bem mais nitida a coincidência entre o início dos movimentos inspiratórios e o início do enchimento dos pulmões.



E. G. Mendes del.

