

MECANISMO DA RESPIRAÇÃO DE *TRICHODACTYLUS PETROPOLITANUS* (GOELDI)*

por Domingos Valente

(Estampas I — V)

ÍNDICE

	PG.
A — Introdução	260
B — Mecânica e regulação respiratórias	261
I — Morfologia das brânquias e dos órgãos secundários	263
a) Câmara brânquial	264
b) Brânquias e fórmula brânquial	266
c) Epípódios	269
d) Escafognatitos	270
II — Fisiologia da ventilação	271
a) Direção da corrente da água respiratória	275
b) Batimentos dos escafognatitos	279
1 — Influência da temperatura	281
2 — Influência de excitações mecânicas indiretas	282
3 — Influência de excitações mecânicas diretas	282
4 — Influência da água	282
5 — Influência das tensões de oxigênio	282
6 — Influência das tensões do gás carbônico	283
7 — Influência do pH	284
C — Metabolismo respiratório	289
I — Respiração aquática	289
a) Consumo do oxigênio na água	290
b) Determinação do Q. R. em meio aquático	295
II — Respiração aérea	295
D — Discussão e crítica dos resultados	303
E — Resumo	305
F — Summary	306
G — Bibliografia	312
H — Estampas	317

(*) *Crustacea-Deapoda-Brachyura-Potamonidae-Trichodactylinae.*

A.

INTRODUÇÃO

Numerosos Crustáceos Decápodos caracterizam-se pela particularidade de poderem viver tanto na água como no ar. Apresentam, por isso, aspectos morfo-fisiológicos importantes, relativos ao aparelho respiratório, que são de grande valor para a elucidação da questão da conquista do meio aéreo, problema dos mais interessantes tanto ecológica como filogeneticamente. Tais animais são considerados os verdadeiros “anfíbios”, no sentido próprio do termo. Essa capacidade de viver em dois meios, típica de muitos Decápodos, é mais acentuada nas formas que vivem nas regiões tropicais. De fato, as características físico-químicas das águas de tais regiões induzem os animais a procurar o meio aéreo de modo muito mais acentuado do que o fazem os que vivem nas regiões frias ou nas temperadas.

É sabido que os lagos e os cursos d'água tropicais e subtropicais são manifestamente pobres de oxigênio (CARTER e BEADLE 1930; WILLMER 1934; CARTER 1934; WRIGHT 1934, 1936, 1937, 1938; KLEEREKOPER 1939, 1940, 1941, 1945; SAWAYA 1946 e outros) e, não obstante, povoados por uma fauna muito rica, principalmente de Brachyuros (MARCUS 1933, p. 122). Não poucos destes últimos são, mesmo, capazes de viver em águas com teor ínfimo de oxigênio. A esse respeito, v. BRAND (1946, p. 99 e seguintes), em seu livro sobre a “Anaerobiose nos Invertebrados” trás recentíssima resenha, enumerando várias espécies desses Crustáceos. Dos Decápodos, todavia, apenas menciona *Eupagurus*, *Gelasimus*, *Palaemonetes* e *Panopeus*, estudados por PACKARD (1905) e, dos Isópodos, *Porcellio* por POPOVICI (1932) e por REINDERS (1933).

Essa resistência ao baixo teor de oxigênio pelos Decápodos anfíbios é devida à possibilidade de regularem os movimentos respiratórios, tal como ficou bem demonstrado para o caso do *Astacus*, o decápodo d'água doce mais comum na Europa (PETERS 1938, p. 591 e outros). Acredita-se, geralmente, que os movimentos dos órgãos respiratórios se tornam mais frequentes à medida que a taxa de oxigênio da água decresce. von BRAND (l. c., p. 104), porém, em tais circunstâncias, não exclue a possibilidade de, no caso de tensões muito baixas desse gás, o referido mecanismo respiratório ser inadequado, o que força o animal a operar oxidações incompletas. Isto constitui, aliás, um dos pontos abertos à pesquisa, como bem o assinala WINTERSTEIN (1921, p. 96).

Essa questão está diretamente relacionada com fatores diversos, dos quais a tensão dos gases da respiração é um dos mais importantes. Para este estudo, os Crustáceos Decápodos, principalmente os que frequentam as águas doces tropicais, prestam-se de modo especial. À vista disso, e tendo sido efetuadas já algumas pesquisas sobre o comportamento desses animais quando submetidos a tensões diversas de oxigênio, e medido o consumo desse gás para avaliar o conhecido *efeito do número*, resolvi, por sugestão do Professor PAULO SAWAYA, prosseguir neste campo de investigações, estudando vários aspectos da respiração de um dos Caranguejos mais comuns dos cursos d'água do Sul do Brasil e bastante frequente nos dos arredores de São Paulo. Trata-se de *Trichodactylus petropolitanus*

(GOELDI) que se presta às pesquisas que tive em mira, por ser, realmente, um Decápodo de vida anfíbia.

No presente trabalho procurei abordar questões que me pareceram de interesse imediato, como sejam a da mecânica e a da regulação respiratórias, e a do metabolismo respiratório. Tratando-se de Crustáceo ainda muito pouco estudado, mesmo sob o ponto de vista toxonômico, assunto abordado principalmente por GOELDI (1886, p. 33), por RATHBUN (1893, p. 649), por ZIMMER (1912, p. 7) e por MOREIRA (1913, p. 19), não pude dispensar o estudo prévio da morfologia dos órgãos respiratórios, especialmente dos que se acham intimamente ligados ao mecanismo da respiração. Tendo aqui em vista essencialmente a fisiologia da respiração, limitei ao indispensável a descrição das partes do sistema respiratório que intervêm nos fenômenos físicos e químicos.

Nos capítulos que se seguem apresento, primeiramente, a descrição da morfologia das brânquias e dos órgãos respiratórios secundários, e, a seguir, a fisiologia da ventilação; estudo, depois, o metabolismo respiratório.

Na técnica das dosagens e na captura do material agradeço sinceramente o auxílio prestado pela Lic. Srta. ANTONIETA BRUNO, pelo Sr. JOÃO EUFROSINO e pelo Sr. GERALDO BATISTA. Para a análise do CO₂ da água serviu-me, grandemente, o aparelho de VAN SLYKE e NEILL, que obtive por empréstimo do Instituto Butantan. Ao Exmo. Sr. Diretor dêste estabelecimento e, especialmente, ao Dr. FRANCISCO BERTI extendo aqui os meus agradecimentos. Ao Dr. RUBENS SALOMÉ PEREIRA também agradeço pela revisão do manuscrito. A parte referente aos gráficos esteve ao cuidado do hábil desenhista Sr. ANTONIO MONTE, do Departamento de Geologia e Paleontologia, que é também credor de minha gratidão. Pelo trabalho exaustivo da dactilografia dêste trabalho sou bastante grato à Srta. ELZA FARAH.

B.

MECÂNICA E REGULAÇÃO RESPIRATÓRIAS

A questão da respiração aérea dos Crustáceos suscitou inúmeros problemas, muitos dos quais, ainda não resolvidos, mereceram a atenção de vários pesquisadores.

Já em 1863, F. MÜLLER (p. 272) preocupou-se com o assunto, referindo-se à capacidade que tem *Sesarma pisonii* de respirar o ar quando sôbe sobre as Rhizophoras para comer as fôlhas. O mesmo acontece com *Grapsus messor* que, ao sair da água, eleva a parte posterior da carapaça de modo a formar uma larga fenda acima das bases dos 4. e 5. pares de patas, pondo em comunicação a cavidade brânquial com o meio aéreo, enquanto a abertura inalante anterior quase se fecha completamente. Dos dois orifícios inalantes existentes, um seria destinado exclusivamente à respiração aquática, e o outro, à aérea. Ainda, segundo o mesmo autor em *Eriphia gonagra* e em outros Brachyuros (*Sesarma*, *Cyclograpsus*, etc.) que se vêm na contingência de respirar o ar durante várias horas (no período de baixa maré), pode-se formar ao lado das bases das patas do 5. par um pequeno orifício que iria desembocar abaixo da base

do abdômem. Essas observações de F. MÜLLER originam-se dos comentários que julgou oportuno fazer aos estudos de MILNE-EDWARDS (1857, v. II) efetuados em *Ocypoda* que possui o orifício inhalante situado atrás das brânquias.

Além disso, descreve MILNE-EDWARDS (l. c., p. 139) certos pormenores da respiração aérea de alguns crustáceos da família *Gecarcinidae*, e indica disposição especial da câmara brânquial. Esta é guarnecida por uma camada epidérmica espessa, de modo a proporcionar extensa superfície mole e úmida que é séde de sudação mais ou menos abundante. A disposição da parede da câmara é tal que esta forma uma espécie de calha, na qual o animal retém certa quantidade de líquido de reserva. A água assim armazenada, diz o autor (l. c.), não serve diretamente para a respiração, mas, ao evaporar-se lentamente, satura de úmidade o ar que está em contato com as brânquias e impede, por consequência, a dessecação destes órgãos.

Estas referências, baseiam-se, aliás, nas observações de AUDOUIN e MILNE-EDWARDS, realizadas em 1828 (p. 89), como se vê: — “ l'eau est mise en réserve et se trouve retenue de manière à maintenir la surface des branchies constamment humides ”

Bem conhecido é o caso da respiração aérea de *Birgus latro*, provido de uma espécie de pulmão (SEMPER 1878, p. 285; RAFFY 1935, p. 1), o que confirma as observações de GEOFFROY-ST. HILAIRE sobre a ocorrência de vasos na câmara brânquial. As observações deste autor não foram publicadas por êle, mas reproduzidas por MILNE-EDWARDS (1934, t. 1, p. 91).

A presença de orifícios inhalantes nestes animais, possibilitando um dêles a respiração aérea, encontra-se tanto nos representantes marinhos como nos d'água doce. Daqueles, ORTMANN (1901, p. 1.032-1.043) dá extensa resenha dos órgãos respiratórios, e, relativamente à fisiologia, o que se conhece é, em geral, deduzido da morfologia de tais órgãos. Neste particular, WINTERSTEIN (p. 95-97) resume as principais observações até 1921, efetuadas, na maioria, em espécies marinhas.

As investigações sobre a respiração aérea dos crustáceos, feitas em material brasileiro, não se restringiram às de FRITZ MÜLLER, pois, em 1876, JOBERT (p. 2) teve oportunidade de tratar do assunto, tomando como material adequado *Uca una*, que conseguiu manter vivo em “ambiente privado de tôda a úmidade” De seus estudos, especialmente sobre a anatomia do sistema respiratório, conclue JOBERT corresponderem as brânquias a um verdadeiro pulmão, e propõe dar aos crustáceos dêle providos o nome de “brânquio-pulmonados”

Também BALSS (1927, p. 899), ao sumariar os casos particulares das formas que podem habitar a terra, apenas se refere aos crustáceos marinhos, resumindo o que já foi dito acima quanto aos da água salôbra: Nova resenha sobre o assunto foi publicada por CARTER em 1931 (p. 15), que pouco adianta sobre o ponto de vista fisiológico. O autor apenas diz que, de regra, a câmara brânquial dos Decápodos de respiração aérea contém ar e não água. A água aí retida é devida, provavelmente, à necessidade de manter úmidas as superfícies vasculares. Diz ainda mais que em *Astacus*, — uma das formas menos modificada — talvez sirva o ar dentro da câmara para arejar a água sobre a superfície respiratória. Se a superfície é coberta por uma camada espessa de água, a respiração

permanece aquática, sendo porém impossível traçar uma linha que delimite este tipo de respiração da verdadeira respiração aérea. Além disso, mesmo na respiração verdadeiramente aérea, o epitélio é sempre coberto por uma delgada camada de água e nunca está exposto diretamente ao ar. Estas afirmações de CARTER são apenas considerações em torno do assunto, e não se fundamentam, em estudo experimental. Tal não acontece com ZONN e CHARLES (1931, p. 252) que verificaram experimentalmente que *Potomanantes perlatus* pode viver tão bem na água como no ar e estudaram o seu mecanismo respiratório. RAFFY (l. c., p. 2) por outro lado, conseguiu relacionar uma série de Brachyuros que têm a mesma peculiaridade de vida aérea, e dosou-lhes o consumo de oxigênio retirado da água e do ar. Em sua maioria, estes animais apresentam o chamado tipo de "respiração de emergência" com o qual KROGH (1941, p. 44) designa a respiração dos animais que habitam zonas em que há deficiência de oxigênio.

Como se vê, boa parte dos autores mais antigos apenas observou o fenômeno da respiração aérea e procurou explicá-lo à luz de dados morfológicos; os mais recentes dedicaram-se quase exclusivamente ao estudo das trocas de gases e procuraram, na interpretação dos dados analíticos obtidos, a explicação do fenômeno.

I.

Morfologia das brânquias e dos órgãos secundários

Antes de rever, rapidamente, a morfologia das partes principais de que se compõe o sistema respiratório dos Tr., devo salientar que a estrutura de tal sistema é reconhecidamente complexa, e, além disso, que a nomenclatura dessas peças varia de um para outro carcinólogo. Para facilitar as descrições que se seguem, julguei necessária uma "explicação dos termos usados" na qual se encontram (p. 263) tôdas as peças referidas e a significação apropriada dos respectivos termos.

Por se relacionarem elas com os somitos e por divergirem entre si as nomenclaturas dos dois principais autores que se ocuparam da sua morfologia, achei conveniente incluir também (p. 265) o quadro dos somitos do cephalon e do pereion e suas correspondências no cefalotorax apresentado por BATE (1888, p. VI). Além desta tentativa de facilitar as descrições da morfologia dos órgãos respiratórios, o pequeno dicionário dos termos aqui usados visa também harmonizar as diversas nomenclaturas dos mesmos.

EXPLICAÇÃO DOS TERMOS USADOS

ARTROBRANQUIA — Brânquia ligada à articulação membranosa entre a coxa e o corpo do animal. (HUXLEY).

BASIS — Articulo terminal do protopódio ou 2. articulo dos pereiópedes ou dos maxilípedes.

BRANQUIOSTEGITO — Porção dorsal e infletida da região lateral da carapaça que inclui a cavidade brânquial.

CARPUS — Quinto articulo da perna ou do maxilípede.

CHELA — Os dois últimos articulos do chelípede.

CHELÍPEDE — Perna torácica imediatamente atrás do maxilípede ou seja, o 1. pereiópede. (*Brachyura*).

COXA ou **COXOPÓDIO** — Artícuo proximal ou 1. de uma perna ou de um maxilípede.
DACTYLO — O sétimo e último artícuo da perna ou do maxilípede. O dactylo é o dedo móvel do chelípede.

ENDÍTO — Apêndice ou prolongamento, com orientação para dentro, de um membro basal de uma das extremidades.

ENDOPLEURITO — Placa saliente no epímero.

ENDOPÓDIO — Ramo interno dos dois que saem do protopódio.

ENDOSTÓMIO — Teto da cavidade bucal.

EPÍMERO ou **PLEURA** — Cobertura da quitina proveniente da reunião do esternito com o tergito.

EPIPÓDIO — Êxito da coxa de uma extremidade.

EPISTÓMIO — Placa quitínica que fica anteriormente à abertura bucal.

ESCAFOGNATITO — Exopódio da 2. maxila.

ESTERNITO — Porções ventrais da carapaça de um segmento.

ÊXITO — Apêndice ou prolongamento, com orientação para fóra, da porção basilar de uma das extremidades.

EXOPÓDIO — Ramo externo dos dois que saem do protopódio.

FLABELLUM — O mesmo que epipódio.

ISCHIUM — Terceiro artícuo da perna ou do maxilípede.

MAXILAS — 1. e 2. pares de extremidades que seguem à mandíbula.

MAXILÍPEDES — Três pares de extremidades que seguem às maxilas.

MERUS — Quarto artícuo da perna ou maxilípede.

PÉ FENDIDO ou **SCHIZÓPEDE** — Uma extremidade que consiste de uma porção basilar (protopódio) e dois ramos que dela se originam (exopódio e endopódio).

PEREÍÓPEDE — Têrmo aplicado ao chelípede e às quatro pernas locomotôras.

PLACA RESPIRATÓRIA — O mesmo que escafognatito.

PLEURA — Veja epímero.

PLEUROBRÂNQUIA — Brânquia localizada entre os somitos do pereion (HUXLEY).

PODOBÂNQUIA — Brânquia ligada à coxa (HUXLEY).

PROPODUS — Sexto ou penúltimo artícuo da perna ou do maxilípede. Num chelípede, o propodus consiste da porção palmar ou mão.

PROTOPÓDIO — Porção basilar do esquizópede.

PTERIGOSTÓMIO — Superfície triangular na face ventral da carapaça em cada lado da cavidade bucal.

TERGITO — Porções dorsais da carapaça de um segmento.

a) Câmara branquial (Est. I, Figs. 2-3)

As brânquias dos Tr. acham-se localizadas numa ampla cavidade branquial de forma trapezoidal, cuja base se volta para o rostro. Dois terços caudais dessa cavidade são ocupados pelo conjunto das brânquias, e o terço restante constitui o que se denomina “câmara aérea branquial”. A parede medial é formada pelos epímeros; a parede dorsal e a látero-ventral são constituídas pela carapaça. Com exceção da medial, as demais paredes são forradas por uma membrana ricamente pigmentada. Retirada a parede lateral (branquiostégito), verifica-se que o conjunto das brânquias dispõe de amplo espaço, o que lhes permite certa mobilidade ocasionada pelos movimentos dos flabella dos maxilípedes e também pelos movimentos do 1. pereiópede.

Esta cavidade espaçosa comunica-se com o exterior por meio de uma fenda que mede 1 mm (animal de 7,5 grs) localizada ao nível da artícu-

QUADRO DOS TERMOS SISTEMÁTICOS (seg. SPENCE BATE)

<i>Somitos</i>	<i>Apendices</i>	<i>Sistemática</i>	<i>Popular</i>	<i>Dana</i>	MILNE-EDWARDS
I	1	Oftalmopódio	Olho	Oculus	Olho
CEFALON	2	1. ^a antena	Pedúnculo	Antena I	Anténula
	3	2. antena	1. ^a antena	Antena II	Antena
	4	Siagon	2. ^a antena	Mandíbula	Protognato
	5	1. Siagnopódio	Mandíbula	Maxila I	Deutognato
	6	2. Siagnopódio	1. ^a maxila	Maxila II	Tritognato
	7	3. Siagnopódio	2. ^a maxila	Maxilípede I	Tetartognato
				3. ^a maxila ou 1. maxilípede	
VIII	8	1. Gnatopódio	2. maxilípede	Maxilípede II	Protosomito
PEREION	9	2. Gnatopódio	3. maxilípede	Maxilípede III	Deutosomito
	X	1. Pereiopede	1. ^a perna ou braço	Pé preensil	1. Tritosomito
XI	11	2. Pereiopede	2. ^a perna	Pé preensil	2. Tetarsomito
XII	12	3. Pereiopede	3. ^a perna	Pé preensil	3. Pemptosomito
XIII	13	4. Pereiopede	4. ^a perna	Pé preensil	4. Hectosomito
XIV	14	5. Pereiopede	5. ^a perna	Pé preensil	5. Hebdosomito
					Patas ambulatórias

lação da coxa no 1. pereiópede. Esta fenda denomina-se abertura inhalante e tem forma semilunar, de concavidade voltada para baixo. A borda, que a delimita pelo lado do dorso, está guarnecida de tufos de cerdas e é constituída exclusivamente pelo branquiostégito, enquanto a ventral o é pela coxa do 1. pereiópede ou chelípede.

A parte da coxa do chelípede que se adapta à borda dorsal é também revestida por uma fileira de tufos cerdosos. No ângulo dorso-caudal desta fenda, a márgem do branquiostégito saliente, forma um debrum que se prolonga até o ângulo rostral na articulação do exopódio do 3. maxilípede. À medida que se adeanta, êsse debrum se vai atenuando até desaparecer, ao nível do ângulo rostral. Para o fechamento dessa abertura, a coxa do 1. pereiópede faz um movimento de trás para diante, de baixo para cima, de maneira que, na maior extensão, o tufo de cerdas que guarnece a face ântero-dorsal dessa coxa se adapta exatamente à márgem semilunar acima referida. Assim, os tufos de cerdas do branquiostégito e da coxa se entrelaçam. Além disso, concorre para êsse fechamento também a márgem lateral do coxopódio e a do artículo intermediário entre o coxopódio e o flabellum (pré-epipódio ou precoxa) do 3. maxilípede.

Quando a coxa do 1. pereiópede basculeja e adapta as suas cerdas às do branquiostégito, o 3. maxilípede move-se medialmente, de modo que a precoxa e o coxopódio se intercalam na fenda.

Os tufos de cerdas de tôdas essas estruturas, além de fecharem hermeticamente a abertura inhalante, servem também de aparelho de filtração da água que penetra na cavidade brânquial.

Esta abertura inhalante tem essa posição aqui descrita em todos os Tr. que examinei e chegam a mais de um milhar. Tal disposição é a mais freqüente nos Brachyuros, dentro da grande variabilidade que nêles ocorre (GARSTANG 1898, p. 213).

A câmara brânquial também se comunica com o exterior por meio da abertura exhalante, localizada na porção mais rostral da cavidade bucal, atrás do epistômio. É constituída por orifício de fórmula triangular, que se comunica com a câmara pré-brânquial localizada lateralmente à bôca e simètricamente ao plano mediano do animal. A abertura limita-se ao lado do dorso com o epistômio, lateralmente com o endostômio. Os lados restantes, o mediano e o ventral são constituídos pelas márgens livres do endopódio do 1. maxilípede. O ápice do triângulo, que forma a abertura, é voltado lateralmente, e constituído pela coaptação do ângulo lateral da márgem ventral com a márgem do epistômio. Na câmara pré-brânquial vem-se intrometer o exopódio da 2. maxila — o escafognatito.

A câmara pré-brânquial acima referida é um pequeno espaço situado ao lado da bôca, o qual se comunica, posteriormente com a câmara brânquial e anteriormente com o epistômio. É formada à custa de uma saliência interna da carapaça que, na parte anterior da região sub-brânquial, forma o seu assoalho. Na sua porção anterior a câmara pré-brânquial continúa com a abertura exhalante.

b) Brânquias e fórmula brânquial (Est. I, Fig. 3; Est. II, Figs. 4-5-6)

Apesar de as pesquisas que formam a base dêste trabalho não se referirem essencialmente ao estudo da anatomia do sistema respiratório,

tornou-se necessário investigar certas partes que lhe são integrantes, porquanto, ao mecanismo da respiração estão ligados os movimentos de apêndices complicados, tais como os epipódios dos maxilípedes, os escafognatitos, etc.

Os primeiros conhecimentos sôbre a estrutura dêstes apêndices e outros órgãos do sistema respiratório decorrem de estudos efetuados em Decápodos que, nesse campo, são animais intensamente pesquisados. Entre os autores antigos cita-se SWAMMERDAMM que, 1752, publicou minucioso relatório sôbre as chamadas filobrânquias (p. 88, 89) encontradas em *Eupagurus*. MILNE-EDWARDS (1834, p. 84; 1839, p. 130) e outros, preocuparam-se também com o número de brânquias que podem possuir êstes crustáceos. Sôbre êsse assunto, aliás, AUDOUIN e MILNE-EDWARDS já haviam elaborado um estudo, repetidamente mencionado na bibliografia, cujas principais conclusões constam apenas do relatório de CUVIER e DUMÉRIL (1828, p. 85); nesse trabalho relatam-se as íntimas correlações entre os aspectos diversos das brânquias e o seu funcionamento. Especialmente quanto aos crustáceos capazes de viver em meio aéreo, a contribuição de AUDOUIN e MILNE-EDWARDS (p. 86) é bastante valiosa.

Já na segunda metade do século passado, em pleno apogeu dos estudos morfológicos, apareceu a obra fundamental de HUXLEY (1878, 1881) sôbre a anatomia dos Decápodos, em que se resumiram, por assim dizer, os conhecimentos sôbre o assunto. Na procura de pontos de referência precisos, calcados em caracteres anatômicos, para fundamentar a taxonomia da ordem, foi HUXLEY levado ao estudo do sistema respiratório, detendo-se particularmente no número e na distribuição das brânquias dos crustáceos, da qual dou apenas o seguinte sumário:

1. Podobrânquia (brânquia conjugada com a coxa das extremidades);
2. Artrobrânquia (brânquia inserida na membrana da articulação entre a coxa e a parede do corpo);
3. Pleurobrânquia (brânquia de porção inicial, presa à parte saliente do epímero, i. é, endopleurito). De maneira geral, a cada segmento torácico corresponde uma podobrânquia ou uma pleurobrânquia; quase sempre, quando no mesmo segmento ocorrem duas brânquias, são elas artrobrânquias, e, neste caso, denominam-se a. anterior e a. posterior. De qualquer modo, a distribuição dêstes diferentes tipos de brânquias sômente se efetua entre os somitos VII e XIV, aos quais se prendem os maxilípedes e os pereiópedes.

O maxilípede 1. (Fig. n. 4) não possui brânquia, no sentido fisiológico do termo; em lugar dela, porém, aparece um apêndice que é, indubitavelmente, o homólogo das podobrânquias das outras extremidades torácicas. Êste apêndice é uma placa delicada, com expansões na sua extremidade, que enviam, para baixo, um processo curto que ultrapassa a articulação com o coxopódio. A placa é ligeiramente dobrada longitudinalmente, e de concavidade dirigida para frente. Não possui papilas brânquiais e nem pregas longitudinais, mas, na face posterior e ao longo da borda interna, apresenta tubérculos em forma de gancho, como o das lâminas das podobrânquias. Esta estrutura, que fica imediatamente atrás do escafognatito e paralela a êle, é uma podobrânquia modificada, reduzida ao que nas outras podobrânquias é representado pela base, pela haste e pela lâmina. Por conseguinte, cada extremidade torácica, exceto a última é provida de um apêndice, que no maxilípede 1. esta estrutura toma

parte no processo respiratório, e o faz simplesmente em virtude de sua textura delgada e mole, e não por causa de filamentos branquiais especiais. A podobrânquia do primeiro apêndice torácico é, de fato, reduzida a um mero epipódio.

Esta descrição, reproduzida de HUXLEY (1878, p. 759-761), é relativa aos Decápodos, e, os *Tr.* não fazem exceção. Pela presença ou pela ausência desse epipódio nos diferentes somitos torácicos, concorrente ou não com as brânquias, e pela distribuição dos diversos tipos de brânquias, determina-se a fórmula branquial que seria fixa para cada espécie. Segundo esse critério, a fórmula branquial de *Tr. petropolitanus* é a seguinte :

Fórmula branquial do *Trichodactylus petropolitanus* (GOELDI)

SOMITOS E SEUS APÊNDICES	PODO-BRÂNQUIA	ARTRO-BRÂNQUIA ANT.	ARTRO-BRÂNQUIA POST.	PLEURO-BRÂNQUIA	RESUMO
VII ; 1. Maxilípede	Ep.	0	0	0	Ep.
VIII ; 2. "	1+Ep.	1	0	0	2+Ep.
IX ; 3. "	1+Ep.	1	1	0	3+Ep.
X ; 1. Pereiópede	0	1	1	0	2
XI ; 2. "	0	0	0	1	1
XII ; 3. "	0	0	0	1	1
XIII ; 4. "	0	0	0	0	0
XIV ; 5. "	0	0	0	0	0
RESUMO	2+3Ep.	3	2	2	9+3Ep.

Como se vê, *Tr. petropolitanus* possui nove brânquias e três epipódios, tôdas elas piramidais, das quais sete se dirigem para o ápice da câmara branquial e se apoiam na parede medial dessa câmara. Destas sete brânquias (Fig. 3) as duas posteriores (Pl. per. 2 e Pl. per. 3) são pleurobrânquias e acham-se ligadas aos epímeros do XI e do XII somito; as cinco restantes (Ar. max. 2 — Ar. p. max. 3) são artrobrânquias, sendo três a. anteriores (Ar. a. max. 2, Ar. a. max. 3, Ar. per. 1) e duas a. posteriores (Ar. p. max. 3 e Ar. per. 1), e se conjugam com os VIII a X. Ainda nos somitos VIII e IX prendem-se as duas podobrânquias (Pod. max. 2 e pod. br. da Fig. n. 6) conjuntamente com dois epipódios (Fig. 4-6 ep.). Além destes nove pares de brânquias e dos dois epipódios apontados, há ainda mais um epipódio (Ep) no VII somito. O epipódio do maxilípede 3. é muito longo (Fig. 3 ep. max. 1; Fig. 6 flab.), e serve de válvula para a abertura inhalante da cavidade branquial. Articula-se êle com a precoce que suporta uma podobrânquia (Fig. 6, pod. br.) muito curta. A podobrânquia do maxilípede 2. estende-se horizontalmente sôbre a base das três artrobrânquias anteriores, até a do 1. pereiópede (Fig. 3, Pod. max. 2).

Não encontrei na bibliografia compulsada referência alguma à fórmula branquial de *Tr. petropolitanus*, e nem mesmo outras indicações

sobre a morfologia desses órgãos, além das mencionadas por F. MÜLLER (1892, p. 125). Comparando a referida fórmula com as indicadas por HUXLEY (1878, p. 784) e por PEARSON (1908, p. 132), a dêste último, reproduzida por BALSS (1927, p. 895), para *Cancer pagurus*, noto serem idênticas, pelo menos se levarmos em conta a fórmula apresentada por PEARSON. Não deixa de ser extranha a discordância entre as indicações de HUXLEY e as de PEARSON para o mesmo animal, pois, enquanto o primeiro menciona 9+Ep, o epipódio localizado apenas no VII somito (1. maxilípede), o segundo dá 9+3Ep, ocorrendo os três epipódios inseridos nos VII, VIII e IX somitos, tal como acontece com os Tr.

As brânquias dos Tr. pertencem ao tipo das filobrânquias, i. é, são brânquias folhiiformes, cuja estrutura não difere das dos demais Brachyuros, como é descrito e figurado por PEARSON (l. c., p. 134, Figs. 65-67) para *Cancer*.

Quanto à estrutura interna das brânquias, não encontrei outros elementos, além do que já foram descritos por êste autor. Parece-me de certo modo importante salientar que as lâminas brânquiais de Tr., como as de *Cancer*, são recobertas por uma delgada camada de quitina, como evidenciei nos cortes corados com o método de BETHE.

Finalmente, cumpre acentuar que em Tr. não encontrei na membrana que reveste a câmara, as formações do tipo de bolsas ou bexigas, cheias de massas esponjosas com a função de reter água, indicadas por AUDOUIN e MILNE-EDWARDS (l. c., p. 89) em *Carcinus* e *Ocypoda*.

c) Epipódios (Est. I, Fig. 3; Est. II, Fig. 4-6)

Como vimos, os Tr. possuem três epipódios nos maxilípedes, cuja disposição é a seguinte:

O do 1. maxilípede, o mais interno, é o maior de todos (Fig. 4), possuindo a forma de ancinho alargado na base, pela qual se insere no ângulo látero-caudal do exopódio respectivo. A sua lâmina, ou "flabellum", é estreitada em forma de espátula, tendo as bordas guarnecidas de cerdas filiformes e alongadas. O epipódio estende-se para os lados da cauda, dentro da câmara brânquial, até a última pleurobrânquia do XII somito. Nos seus movimentos, o epipódio cobre as duas artrobrânquias do 1. pereiópede (X somito), as duas pleurobrânquias do 2. e 3. pereiópedes (XI e XII somitos respetivamente) e a podobrânquia do 2. maxilípede (VIII somito) (Fig. 3, ep. max. 1).

O seu movimento corresponde ao de um limpador de parabrisas combinado com o movimento de retração da ponta, o que faz com que a extremidade livre dêsse apêndice alcance os ápices das brânquias. Durante a retração, as cerdas perpassam sobre a superfície superior das brânquias, retirando daí os detritos que por ventura tenham sido levados pela água. Pelo exame do material vivo, verificou-se que a base alargada do flabellum, nos seus movimentos, não alcança as artrobrânquias, a posterior e a anterior do 3. maxilípede (no IX somito), e não executa, portanto, êsse serviço de limpeza. Essa tarefa cabe ao flabellum do 3. maxilípede, que é menor que o primeiro e também espatuliforme (Fig. 6), inserindo-se no ângulo látero-caudal do exopódio do maxilípede respectivo. A sua dis-

posição é tal que, nos movimentos ântero-posteriores, semelhantes também ao do limpador de parabrisa, limpa, com as cerdas que guarnecem as suas bordas, a face exopleural das artrobrânquias — posterior e anterior do 3. maxilípede — a face endopleural das artrobrânquias e pleurobrânquias da chela, as do 2. e as do 3. pereiópedes. Na limpeza da face exopleural da artrobrânquia do 2. maxilípede (no VIII somito) e da face endopleural das artrobrânquias posteriores e anteriores do 3. maxilípede, intervem o flabellum do 2. maxilípede (Fig. 5), que é menor que os dois outros acima mencionados e também espatuliforme, possuindo bordas com cerdas.

ZOOND e CHARLES (1931, p. 252) descrevem essas mesmas formações em *Potamonautes*, *Brachyuro* da região da Península do Cabo, na África do Sul. Para êsses autores, os flabella do 2. e 3. maxilípedes são de menor importância que o do 1. É possível que isso seja realmente assim em *Potomonautes*, mas em *Tr.*, não obstante a diferença de tamanho entre os três epipódios, cada qual tem a função peculiar de livrar as superfícies exo- e endo-pleurais de detritos que por ventura alí se depositem. É verdade que o flabellum do 3. maxilípede, sendo mais longo, tem, com seus movimentos, campo de ação maior, mas deixa ainda outras superfícies brânquiais, como as endopleurais das artrobrânquias do chelípede das pleurobrânquias do 2. e 3. pereiópedes, as exopleurais das artrobrânquias posteriores e anteriores do 3. maxilípede, etc., completamente fóra do seu alcance. A limpeza destas, como já foi dito, é feita pelos outros dois flabelos.

Além disso, dadas as relações das lâminas basais dos flabella com a câmara pré-brânquial e o escafofnatito, cooperam elas, em seu movimento de flexão e extensão, com o escafofnatito na progressão da corrente d'água. Também o exopódio do 3. maxilípede auxilia a evasão da água pobre em O_2 que deve ser eliminada da câmara brânquial o que concorda com a opinião de BORRADAILE (1922, p. 134). O mesmo parece não ocorrer em *Potomonautes*, à vista do que dizem ZOOND e CHARLES (p. 252) — “.. the only function that can reasonably be ascribed to it is that of “cleaning the surface of the gills, a function which it quite obviously “performs when any foreign particles are placed on the gills of an animal “whose branchiostegite has been removed to expose them”.

d) Escafofnatitos (Est. II, Fig. 7)

É um par de placas localizadas nas maxílas internas (2. maxíla). Quando em posição normal, dispõe-se paralelamente à porção anterior do epipódio do primeiro maxilípede e fica situado entre êsse epipódio e a região pterigostômica. Está ligado ao coxopódio (cx) da segunda maxíla, e, nessa região, é orientado para cima e para trás, alargando-se bastante na parte contida na câmara brânquial. No animal adulto esta placa mede ca. de cm 0,7 de diâmetro ântero-posterior. A porção anterior e a central, têm ca. cm 0,2 de largura; dessa região central para a proximal, a lâmina alarga-se assim que se aproxima da câmara brânquial, alcançando a extremidade posterior ca. de cm. 0,35 de largura.

Apresenta a superfície rostral côncava, sendo convexa a oposta. Visto de perfil o escafofnatito tem a forma aproximada de um S de curvas suaves.

Na parte anterior, cada escafognatito é provido de numerosos e longos cílios (ci), que lhe cobrem totalmente a borda. Ao longo da margem lateral externa, também encontram-se cílios menores e mais escassos, orientados para a parte mediana da peça. Cílios, ainda menores, encontram-se na margem posterior, aí também dirigidos para a parte central da peça. A extremidade medial dessa margem é guarnecida por um tufo de cílios bem maiores, dirigidos para o interior da câmara brânquial.

No lado ventral da placa nota-se um sulco profundo e estreito que vai diminuindo de diâmetro desde a porção central até a extremidade lateral da peça. Na região mediana desta, próximo à inserção ao coxopódio, inserem-se os músculos flexores dos escafognatitos (M. fl.), bastante numerosos e estriados, que formam largos feixes. Músculos isolados e esparsos encontram-se em tôda a peça.

Os escafognatitos de *Tr.* cuja descrição acabo de resumir acima, têm forma que, confrontada com a dos escafognatitos de *Potamobius astacus* e de *Cancer pagurus*, dela se aproximam.

Os escafognatitos de *P. astacus* são mais alongados, sendo a borda posterior guarnecida com cerdas mais longas e mais densas. A extremidade anterior é delgada e a posterior alongada, ao contrário do que se dá com os de *Tr.*, os quais têm conformação mais próxima dos de *C. pagurus*, como se pode bem ver pela figura publicada por PEARSON (l. c., t. 4, figs. 27 e 28). A diferença mais visível entre ambos está na distribuição das cérduas. Estas revestem totalmente as bordas dos escafognatitos de *Tr.* e não apenas parcialmente a mesma região, como em *C. pagurus*.

Deixo de lado, por se afastar dos limites dêste trabalho, a questão da origem dos escafognatitos que deu margem a discussões (ORTMANN 1901, p. 1.026).

Pelo que acabo de relatar sôbre a morfologia das principais peças do sistema respiratório de *Tr.*, verifica-se que, na sua conformação geral, muito se assemelha êle ao de *Cancer*. Apenas as formas da câmara brânquial, a da câmara pré-brânquial e a dos escafognatitos são diferentes. Tais diferenças, todavia, não são de molde a sugerir qualquer peculiaridade que pudesse explicar a propriedade que *Tr.* tem de permanecer longo tempo fóra d'água. Tal asserção baseia-se sômente no estudo sumário que ora faço da anatomia das aludidas peças. É possível que a pesquisa da histologia das mesmas traga algo de interessante, como por ex., a distribuição de quitina sôbre as lamelas brânquiais, a vascularização da membrana que reveste a parede superior e lateral da câmara, etc. Estas pesquisas, porém, excedem os limites do presente trabalho.

II.

Fisiologia da ventilação

A passagem de água pela cavidade brânquial efetua-se pela abertura inhalante e pela exhalante. Ambas comunicam-se amplamente pela câmara brânquial, de que a abertura exhalante é, por assim dizer, a continuação.

A movimentação do fluido dentro das câmaras — a brânquial e a pré-brânquial — fenômeno a que se dá o nome de ventilação — é bastante complexa e nela tomam parte salientes os escafofnatitos. Esse fato já foi reconhecido desde há muito por MILNE-EDWARDS (1834, p. 88; 1839, p. 136) que pôs em relêvo a importância dos escafofnatitos como causadores da corrente de água respiratória. As conclusões a que MILNE-

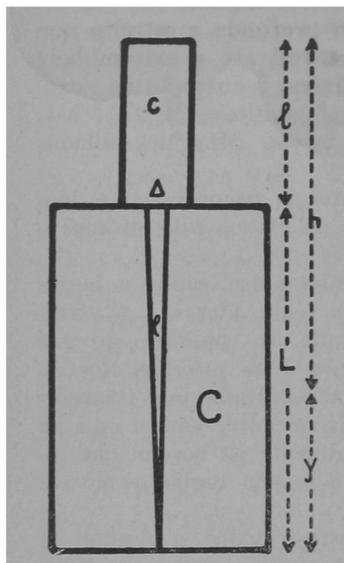


FIG. 1 — Esquema do aparelho respiratório (Bohn).

EDWARDS chegou com suas experiências, em *Maia squinado*, foram todavia, muito posteriormente (1903) julgadas inexatas por BOHN (p. 70), o qual pretendeu dar outra explicação para o fenômeno. Este autor imaginou a câmara brânquial e a goteira expiratória (câmara pré-brânquial) semelhantes a dois cilindros superpostos *C* e *c* (Fig. I ao lado); o cilindro inferior, *C*, de comprimento *L* e de diâmetro largo e o superior, *c* de comprimento *l* e de diâmetro estreito, comunicam-se. A água pode entrar por uma fenda praticada ao longo de uma geratriz e sair pelo orifício superior do cilindro menor. A circulação da água dar-se-ia pela ação de uma lâmina ondulante, o escafofnatito, que se move no interior do cilindro *c*, retendo cada batimento uma quantidade de água, *u*, para rejeitá-la em seguida pelo orifício superior; o número de batimentos da lâmina motora sendo *n* por minuto, o volume de água rejeitada durante êsse tempo será:

$$v = n.u.$$

À medida que a água é assim subtraída para a parte superior, entra quantidade igual para fenda inhalante ou pelos orifícios que a substituem.

Em um ponto qualquer, a quantidade de água que entra é proporcional à largura da fenda, ou ao diâmetro do orifício. Se, com efeito, se considerar um tempo, *t*, bastante curto para que a massa d'água contida no aparelho possa ser suposta imóvel, poder-se-á aplicar a essa massa líquida o princípio de PASCAL. A diminuição de pressão exercida pelo escafofnatito sobre a unidade de superfície ao nível da secção do cilindro pequeno, *-p*, transmite-se integralmente em todos os pontos da superfície limite do líquido e, em particular, a todos os pontos da fenda inhalante. É a pressão, *-p*, assim transmitida, que é a causa da entrada da água. As pressões sendo iguais sobre superfícies iguais, a entrada de água, calculada por unidade de superfície, é uniforme.

Supondo-se que a fenda seja de diâmetro constante, a quantidade de água que entra em um ponto por minuto será:

$$\frac{v}{L} = \frac{n.u}{L}$$

Naturalmente, esta interpretação de BOHN refere-se aos órgãos que produzem a ventilação como se formassem um sistema rígido, o que não

acontece no animal vivo. É preciso não esquecer que o escafognatito é um órgão vivo, susceptível de fortalecimento ou de enfraquecimento e, portanto, de fatigar-se. Mesmo assim, a fórmula proposta por BOHN dá uma idéia bem nítida de como o fenômeno se processa.

O autor referido (p. 72) procurou ainda calcular a força do escafognatito, que é proporcional a $-p$, e, por conseqüência, a $v = n.u.$ Esta força é bastante variável e se altera de acôrdo com a espécie, com a idade, com os detritos tóxicos que por ventura aparecem no meio externo ou no meio interno. O CO_2 parece aumentar, pelo menos durante limitado tempo, a força do órgão; os álcalis, como o NH_3 , ao contrário, diminuem-se sensivelmente.

Com os dados acima, BOHN tentou determinar o trabalho realizado pelo escafognatito, nos seguintes casos que aqui resumo:

1. A água entra por um único ponto (ponto limitado; a fenda suposta obliterada no resto de sua extensão) ou por um orifício único. Se h fôr a distância vertical dêste ponto ao orifício exhalante, o trabalho efetuado por minuto será (não incluídos os atritos):

$$T = n.u.r.h.$$

sendo r a densidade da água (1 para a água doce; valor um pouco mais elevado para a água do mar);

2. A água entra por uma fenda de largura uniforme e de comprimento L . A quantidade de água que entra em um ponto qualquer é

$$\frac{n.u}{L}$$

e o trabalho correspondente:

$$T = \frac{n.u.r.h}{L}$$

Isto supondo-se os cilindros verticais; se êstes forem inclinados e essa inclinação sôbre a horizontal se medir por um ângulo, w , a fórmula, então, será:

$$T = \frac{n.u.r.h \text{ seno } w}{L} + F$$

BOHN ainda figura muitos outros casos que deixo de citar porque, tratando êle do funcionamento do escafognatito nos Decápodos em geral, portanto com variações por assim dizer ilimitadas, suas fórmulas levam apenas a conceitos teóricos, pois o autor não as aplicou a nenhum dos casos que estudou. O que acabo de resumir de BOHN serve para dar uma idéia da extensão do problema proposto: o funcionamento dos escafognatitos. Além disso, visto os Tr. possuírem um único orifício inhalante, e poder a água penetrar, eventualmente, pelos pertuitos da articulação da borda ventral do branquiostégito com as superfícies articulares das coxas dos pereiópedes, também seriam aqui aplicáveis as fórmulas propostas

por BOHN. Apenas desejo ainda lembrar o caso em que BOHN figura a possibilidade da emersão dos crustáceos, o que dá em resultado a penetração, ao mesmo tempo, de ar e de água na câmara brânquial.

Muitos Decápodos marinhos habitualmente emigram para as águas doces (BRUES 1927, p. 566; SAWAYA 1944, p. 151 e outros) e alguns podem vir respirar o ar atmosférico. Em ambos os casos há sensível diminuição da densidade dos fluidos, provocando-se, por consequência, modificações do trabalho do escafnatito. BOHN examina, a êste respeito, sobretudo o caso de emersão parcial, fenômeno que é habitual nos Tr. Supondo-se que a parte anterior da fenda inhalante saia da água em uma extensão e , o escafnatito passa a aspirar, ao mesmo tempo, ar e água. O trabalho relativo ao deslocamento de ar é negligenciável em relação ao necessário para a circulação da água; além disso, o ar, misturando-se com a água, tem por finalidade arejá-la, o que é uma segunda vantagem. Por outro lado, o ar entra em maior quantidade que a água; vê-se, então, que o trabalho total se encontra consideravelmente diminuído, e a experiência mostra que a intensidade respiratória não se enfraqueceu, e que, bem ao contrário, aumentou.

De suas experiências BOHN concluiu que o trabalho do escafnatito se compõe de dois elementos: o primeiro correspondente aos atritos, e o segundo, à elevação da água. O trabalho que corresponde à elevação da água depende do comprimento da câmara brânquial da densidade da água e da quantidade de líquido que circula por unidade de tempo. Êstes elementos são variáveis, a saber: 1. Os atritos dependem das disposições orgânicas; 2. a diminuição do comprimento da câmara brânquial pode ser obtida de maneiras diferentes: pela atitude do crustáceo (oblíqua ou horizontal), pelas variações de amplitude das fendas in- e exhalante, etc.; 3. a emersão parcial produz mistura de ar e de água, o que diminui o trabalho do escafnatito; 4. diminuição da quantidade de fluido respiratório, o que levará, evidentemente, a decréscimo das trocas respiratórias.

Indiscutível, pois, é a influência dos escafnatitos na movimentação dos fluidos na câmara brânquial. Até a publicação do trabalho de BOHN, aceitava-se a opinião de MILNE-EDWARDS, de que a água entrasse somente pelo orifício anterior (orifício de MILNE-EDWARDS) embora essa concepção não pudesse explicar como as brânquias situadas mais para trás haveriam de receber água renovada. Essa opinião tornou-se clássica, e foi mesmo adotada por CLAUS (1885, p. 56), embora tenha êste autor ressaltado que, se assim fôsse, deveria haver outros dispositivos dentro da câmara brânquial encarregados de levar a água para cima e para trás. Essa função seria realizada pelo epipódio do 3. maxilípede. BOHN, criticou tal opinião, e, baseando-se nas observações de BELL, GIARD e BONNIER (ap. BOHN, l. c. p. 87), demonstrou que o orifício de MILNE-EDWARDS não é senão parte insignificante da verdadeira porta de entrada, a qual compreende tôda a fenda látero-posterior da carapaça. BOHN efetuou uma série de experiências, valendo-se do método dos pós ou dos líquidos corados preconizados por outros autores, e, assim, verificou que tôda a corrente que se origina ao nível da borda do branquiostégito vai diretamente para diante, mesmo quando os epipódios se movem, e jamais se dirige para trás (l. c. p. 90).

Durante estas experiências o autor teve oportunidade de verificar que, freqüentemente, a matéria corante refluía para o ponto de penetração, ou para outro posterior àquele. É o caso da chamada reversão. Em *Portunus puber*, por exemplo, o carmim depositado perto da abertura inalante anterior, aos poucos por aí penetra; ocasiões há, porém, em que êle se projeta acima do orifício, em jato, à semelhança de fogo de artifício, e êsse fenômeno se prolonga por um ou dois segundos, e se repete duas ou três vêzes num minuto. Essa reversão é explicada pela fadiga do escafognatito. Haveria, nesse caso, uma reversão do sentido dos batimentos do escafognatito: em vez de elevar a água, êle a abaixaria. Nesse caso, a parte do trabalho correspondente ao deslocamento da água tomaria um valor negativo. Assim sendo, teríamos:

$$T = F - n.u.r.h. \text{ seno } w$$

As pesquisas de BOHN sôbre o funcionamento do escafognatito são consideradas fundamentais. Se bem que BOCK (1925, p. 86) afirme terem sido os movimentos dos escafognatitos estudados por BOHN e BABAK, êste último, na excelente resenha que apresenta no tratado de WISTERSTEIN (1921), apenas se limita a transcrever opiniões dos autores que cuidaram do assunto. Por mais de 30 anos as pesquisas de BOHN prevaleceram, e foram aceitas pela maioria dos autores.

Algumas das idéias dêste autor, aqui sumariadas, ainda prevalecem e constituem, muitas delas, a fonte de informações mais usualmente consultada. O que me parece interessante para o presente trabalho, é ter BOHN concluído de suas experiências, haver vantagens quando o ar circula nas camadas branquiais conjuntamente com a água, e o fato de haver diminuição do trabalho dos escafognatitos tôdas as vêzes que o animal emerge da água. Destas idéias valer-me-ei, oportunamente, no decorrer dêste trabalho.

a) Direção da corrente da água respiratória

Sabe-se que a direção da corrente de água é imprimida exclusivamente (GARSTANG 1896, p. 230) pelos movimentos do escafognatito. MILNE-EDWARDS (1939, p. 136) sempre foi de opinião que a direção da corrente respiratória era absolutamente constante, i. é, sempre de trás para diante, em todos os Decápodos. Assim, em *Maia*, *Cancer*, *Carcinus*, *Astacus*, etc., a corrente que banha as brânquias entraria na câmara por baixo do branquiostégito, e surgiria na frente, pela abertura lateral do lado da bôca. A corrente peribrânquial normal nos Crustáceos Decápodos seria, pois, dirigida de trás para diante (GARSTANG 1896, p. 229).

A explicação de GARSTANG, assim como as de MILNE-EDWARDS e de BOHN, relativa à corrente peribrânquial, é satisfatória. Resta, porém, saber como o líquido atinge as brânquias na região posterior da câmara brânquial. A êsse respeito, o que melhor se conhece refere-se aos *Macrura*, segundo os estudos de BOCK (1925) que, ao pesquisar o funcionamento dos escafognatitos em *Potamobius astacus*, demonstrou o mecanismo de seus movimentos e o comportamento da corrente d'água dentro da câmara

brânquial. O movimento dos escafnatitos nesse *Macrura*, diz Bock (p. 86), pode ser comparado ao de uma gangorra, das usadas para as crianças brincarem. O movimento é feito ao redor do ponto de apoio; quando a porção rostral se eleva, a porção oposta abaixa-se, e vice-versa. Na primeira fase, a abertura exhalante é fechada pela porção anterior do escafnatito; quando a gangorra se abaixa, o que faz energeticamente, a abertura exhalante fica livre, e dá-se o abaixamento da porção rostral do escafnatito. Ao mesmo tempo, a água localizada sobre o escafnatito é jogada para frente pela porção terminal que se eleva e sai da câmara brânquial pela abertura exhalante, que nesse instante se torna livre. Antes que nova água possa penetrar, o escafnatito volta à posição primitiva. Esta operação, que se dá em fração de segundo, repete-se quatro vezes por segundo. A água que, desse modo, foi jogada para fóra, segundo BOHN (1903, p. 168), ainda é levada mais para adiante pelos batimentos rítmicos das maxilas e dos maxilípedes. O mesmo acontece com os Tr.

A questão da direção da água dentro da câmara brânquial não se acha, porém, resolvida unicamente pelo esclarecimento do papel dos escafnatitos. O próprio Bock (l. c.) reconhece isso. Em *Potamobius astacus*, compreende-se que a água, penetrando pelas aberturas inhalantes, alcance tôdas as brânquias. Todavia, mesmo aí, a posição longitudinal das brânquias está em sentido transversal à direção do fluxo considerado. As brânquias, por conseguinte, oporiam resistência considerável à corrente de água, resistência essa bastante aumentada pela disposição das lamelas brânquiais e de seus lobos que se distendem para trás. Por êste motivo, as brânquias ficariam desordenadas, os canais brânquiais se tocariam e seriam comprimidos uns contra os outros, e, assim, se reduziria bastante a superfície respiratória. O curso d'água, portanto, não poderia ser êsse. Para determiná-lo, Bock (l. c. p. 87) fez a seguinte experiência: abriu janelas de 1 cm² no branquiostégito, e com uma pipeta fina colocou, na frente da abertura inhalante, uma solução fisiológica corada com nankim. O animal aspirava a água cujo percurso, dentro da câmara, era seguido pela janela. Verificou, assim, que a água penetrava inicialmente nas fendas, entre as bases das podobrânquias, e daí seguia, paralelamente a estas, elevando-se para a parte caudal.

A corrente não fica superficialmente, logo abaixo do conjunto brânquial, mas é conduzida quasi instantaneamente para as regiões mais profundas, através de uma espécie de canal que é limitado para fóra pela base da podobrânquia que o precede e, na altura mediana, pelos canais brânquiais distais das podobrânquias. Isto repete-se em cada segmento. Mais tarde, do lado dorsal, a água respiratória chega a um compartimento em forma de canal que assim se delimita: no lado externo, pela podobrânquia do segmento consecutivo e pelo lóbulo interno da respetiva lâmina; no lado interno rostral, pelo lóbulo interno da lâmina anterior e, para trás, pelas duas artobrânquias intermediárias. A direção da corrente é, afinal, orientada para frente, em direção ao rostrum, e a água coletada na parte dorsal das brânquias, juntamente com a que penetrou pelas aberturas inspiratórias vizinhas, forma uma corrente comum, que vai para a parte anterior, em direção à abertura expiratória.

Esta parte final da corrente respiratória, que atinge a abertura exhalante, não pode ser observada diretamente, porque, cortando-se um pedaço de branquiostégito da respectiva região, o canal que ao mesmo tempo serve como “canal aspirador” é destruído e, portanto, a ação aspiradora nas partes mais caudais é enfraquecida, de modo que a água não pode mais ser absorvida. Se pingarmos, na região da abertura posterior de inspiração, uma solução de nankim, o líquido corado não se expelirá pela abertura exhalante. Isso prova que o líquido tem que passar por êste canal, que é destruído pela intervenção operatória que anula, assim, o efeito aspirador. Em região situada em ponto anterior ao da intervenção, continua a haver ação inspiradora muito forte, o que é provado pelo fato de solução de nankim trazida à região de abertura em forma da janela, ser absorvida energeticamente e expelida pela abertura expiratória. Sendo *Potamobius astacus* provido de mais de uma abertura inhalante, compreende-se, facilmente, como a água atinge rapidamente as brânquias nas regiões mais distantes da câmara brânquial.

A explicação para os Brachyuros, além do que é relatado por MILNE-EDWARDS — e recusado, aliás, por BOHN — o que se tem estudado mais particularmente se refere a tipos marinhos ou dos manguesais e resulta das observações e das experiências, respectivamente de GARSTANG (1896, p. 209) e de VERWEY (1930, p. 238).

As observações daquele autor, em *Corystis*, confirmaram a opinião de MILNE-EDWARDS. Quando a corrente normal entra em atividade, observa-se a propulsão da água provocada por impulso firme e rápido, determinado pelo lobo posterior do escafnatito, a que se segue um movimento ondulatório de trás para diante, na parte restante desse órgão.

Quando se dá reversão da corrente, acrescenta GARSTANG, a ação do lobo anterior é muito diferente: golpeia a água de frente, por meio de impulso rápido, o que é seguido de movimento ondulatório do resto do escafnatito, dirigido de diante para trás. A água que fica entre a válvula e o teto da câmara é, então, dirigida para trás, na cavidade brânquial. A ação do escafnatito é bem rápida, mas, depois de breve observação, com o auxílio de água corada para verificar a corrente, torna-se muito fácil anotar, com certeza, a direção da corrente, pelos movimentos do escafnatito sozinho. Segundo o autor citado, a ação dos palpos dos maxilípedes na produção da corrente, é meramente accessória. Como se vê, o curso d'água dentro da câmara brânquial ainda não se acha perfeitamente elucidado, pelo menos nos Brachyuros. Acontece, porém, que nos animais estudados (*Maia*, *Cancer*, etc.) a ocorrência do segundo orifício inhalante na base do quinto pereiópede (BUDDENBROCK, p. 329, fig. 166B), até certo ponto permite que se explique a direção do curso d'água na região posterior da câmara. O que se sabe a respeito, como vimos, é o que vem mencionado por GARSTANG, em relação a *Corystes cassivelanus* (1896), a *Portunus nasutus* (1897), etc.

Os Tr. diferem destes Brachyuros, por não possuírem um segundo orifício inhalante e, principalmente, por terem o único orifício inhalante localizado na articulação da coxa da chela com o branquiostégito, como que prolongado na direção da cauda até a articulação da coxa do último pereiópede. A borda do branquiostégito, nesse percurso, é sinuosa e guar-

neceida de densas cerdas. É possível conjecturar a possibilidade de a água atravessar essas cerdas e a fina fenda existente entre a borda do branquióstégito e as coxas dos pereiópedes. Quero crêr, porém, que isso se dê apenas excepcionalmente, à vista dos resultados das experiências que passarei a relatar.

Nesta série de experiências vali-me de animais jovens e de adultos, recentemente capturados no ribeirão que margeia a estrada de Cotia, bem alimentados, e, portanto, em boas condições. Prefери corar o líquido com Aquadag (*), que é uma solução coloidal de grafite em água, e forma com água destilada um sistema bastante fluido e homogêneo. As experiências são as seguintes:

1.º — Colocando-se um Tr. imerso em água dentro de um cristalizador e injetando-se, na abertura inalante, o líquido corado, o animal de pronto expele uma série de bôlhas de ar pela abertura exhalante e, a seguir, jatos contínuos do líquido corado. Isto é compreensível porquanto a comunicação das duas aberturas se faz por meio de um canal, como já foi visto. Deve-se notar, porém, que a água corada não passa diretamente da abertura inalante para a exhalante: ela invade tôda a câmara brânquial e inunda as brânquias, o que é demonstrado pelo fato de estas aparecerem imediatamente coradas. Além disso, as brânquias do lado oposto não são atingidas pelo líquido, pois se mostram incolores, o que prova não haver comunicação entre as duas câmaras brânquiais.

2.º — Depositando-se ao nível de abertura inalante algumas gotas de solução corada, antes de elas se difundirem pela água em que o animal está imerso, a solução corada é aspirada e o fenômeno se repete como na primeira experiência. Colocando-se, porém, as gotas ao nível da articulação dos outros pereiópedes, a solução difunde-se na água e não se observa a sua passagem através da fenda referida, entre a borda do branquióstégito e a raiz das coxas dos pereiópedes.

3.º — Em Tr. imersos na água, fiz um pequeno orifício na região brânquial da carapaça e nêle fixei um pequeno manômetro de vidro, com água destilada nos ramos comunicantes. Imediatamente se estabeleceu um desnível e a água se elevou no ramo livre. Esse desnível foi de ca. de 8 mm indicando certa pressão dentro da câmara brânquial. O líquido no ramo livre oscilava continuamente. No animal nessas condições, fiz a injeção de líquido corado pela abertura inalante, sendo o mesmo expulso imediatamente, como de hábito. Digno de nota é o fato de o líquido corado não aparecer no manômetro.

4.º — Em um Tr. perfurei a carapaça na região brânquial, e deixei o animal fóra d'água por alguns minutos. A seguir, inseri no orifício o manômetro, e mantive o animal ainda fóra d'água. Neste caso, não se observa o desnível no líquido manométrico. Colocando-se o Tr., nestas condições, dentro do cristalizador com água, de modo a ficar completamente imerso, imediatamente se deu o desnível nos ramos do manômetro, e a água se elevou no ramo livre.

5.º — Em Tr. retirei tôda a parte da carapaça da região dorsal, e expuz as brânquias e a câmara aérea. Estando o animal imerso na água,

(*) Quero aqui deixar os meus agradecimentos à Acheson Colloids Corporation de Port Huron, Michigan, pelo fornecimento do Aquadag.

o exame à lupa Greenough, permite que se vejam perfeitamente os movimentos de escafnatito, especialmente os do lobo posterior que aflora na abertura de comunicação da fenda inalante com a câmara pré-brânquial. Tais movimentos, vão removendo a água, o que dá motivo à entrada de novo líquido na câmara.

As experiências efetuadas indicam que, também em Tr., a corrente respiratória da água é dirigida de trás para diante e, normalmente, o animal armazena uma certa quantidade dela na câmara, a qual é periodicamente expelida, como se vê quando se injeta o líquido corado (exp. 1). A aspiração d'água é feita principalmente pela abertura inalante. Na câmara brânquial há pressão interna, mantida pela água que nela penetra para banhar as brânquias. As modificações dessa pressão operam-se por via dos movimentos do escafnatito ao remover a água da câmara (exp. 5).

Pelo que ficou dito, ao meu vêr, quando o Tr. se acha imerso, a água entra na câmara brânquial, e permanece no mesmo nível, dentro e fóra da câmara, como se dá nos vasos comunicantes. Aí, a água, banha as brânquias, cede o oxigênio de que o animal necessita, e, conseqüentemente, se empobrece. À vista disso, o escafnatito entra em ação, removendo a água pobre de oxigênio, e dando azo à penetração de água fresca. Visto a abertura inalante achar-se localizada na base das brânquias, a água vai se elevando na câmara à medida que o animal fica imerso n'água. Isto quer dizer que, na semi-imersão, apenas metade das brânquias é coberta pela água e da altura da água na câmara decorre o aumento ou a diminuição do volume do gás na câmara aérea brânquial.

Tr. sendo habitantes de águas pobres de oxigênio, como já foi dito, afluem à superfície, emergindo para respirar ar. Nas suas excursões fóra d'água, graças às cerdas da abertura exhalante e da inalante, consegue manter na câmara brânquial uma atmosfera suficientemente úmida para possibilitar as trocas gasosas. A renovação do ar faz-se também à custa dos movimentos dos escafnatitos, mas somente quando se dá a semi-emersão, pois, fóra d'água, o escafnatito não funciona regularmente.

Como se vê, pois, o trabalho principal do escafnatito em Tr. é o de remover a água empobrecida pela respiração. O estudo dos movimentos dêsse órgão é o que se passará a relatar.

b) Batimentos do escafnatitos (Est. III-V)

Sendo os escafnatitos, como vimos, órgãos reguladores da respiração dos Decápodos, o registro de seus batimentos mereceu a atenção de vários pesquisadores. BOHN (1903, p. 94) foi dos primeiros a obter, pela observação direta, os gráficos da direção da corrente de água respiratória, que se dá à custa dos movimentos dêsse órgão. Mais recentemente, KALMUS (1930), FOX e JOHNSON (1934) e SEGAAR (1935) empregaram o método gráfico e conseguiram registrar os movimentos, tanto no ambiente natural como em determinadas condições previamente estabelecidas. Nas minhas experiências, vali-me também dêsse método e registrei em um quimógrafo os batimentos de um ou de ambos os escafnatitos. Removendo-se pequena porção da região pterigostômica da carapaça, os esca-

fognatitos são expostos. Com auxílio de ganchos delicadíssimos (alfinetes entomológicos 000) foi a sua borda anterior transfixada e o gancho ligado por um fio de cabelo a uma leve alavanca inscritôra. Por tratar-se de órgãos tão pequenos, nem sempre é possível colocar os ganchos em pontos simetricamente dispostos, e disto resulta, frequentemente, a falta de simetria dos respectivos registros, como se pode notar nos gráficos n. 8 e 13-16. O animal foi antes imobilizado numa placa, em decúbito dorsal, e em seguida colocão num aquário, onde permanecia o tempo suficiente para se reanimar do choque operatório. Depois de algum tempo (em geral 15 minutos), tendo já voltado à normalidade, vêm-se os escafognatitos trabalharem sincronicamente. Ajustada a alavanca ou as alavancas, ao quimógrafo, obtêm-se os gráficos de um escafognatito isolado, ou de ambos conjuntamente, nas condições desejadas.

O método não é isento de críticas. As principais provêm de OLTHOF (1935, p. 543), SCHLIEPER (1937, p. 301) e SCHLIEPER e PETERS (1937, p. 95), que julgam inadequadas as condições em que se colocam os crustáceos para a obtenção do registro, pois um animal operado, atado a uma prancheta, com o escafognatito preso a um gancho, não está, realmente, em condições normais. À vista disso, afirmam êsses autores, os resultados das experiências sôbre a influência do CO_2 , ou de O_2 , não correspondem à realidade. Para obviarem tais inconvenientes, SCHLIEPER e PETERS propõem nova técnica, segundo a qual os movimentos dos escafognatitos são registrados pela vibração que transmitem a uma membrana de borraça estendida sôbre um funil. Essa vibração é anotada com auxílio de um estetoscópio. Não obstante terem usado técnica diferente, os resultados dêstes autores não são melhores do que os dos demais que empregaram o método gráfico. Tanto uns como outros concluíram de suas experiências haver uma regulação respiratória em *Astacus*, sendo visíveis as influências de O_2 e CO_2 sôbre os batimentos dos escafognatitos. Além disso, tentei empregar a técnica dêstes autores para obter o registro dos batimentos dos escafognatitos dos Tr., nada tendo conseguido, seja por serem êstes órgãos muito pequenos, seja pela interferência dos movimentos dos maxilípedes e das mandíbulas, provocando ruídos diferentes, impossíveis de se distinguirem dos dos escafognatitos.

À vista disto, preferi empregar o método preconizado por KALMUS, por FOX e JOHNSON e por SEGGAAR, etc., tanto mais que os Tr. sendo animais de águas calmas, depois de operados e postos nas condições para se registrarem os batimentos dos escafognatitos, não dão, habitualmente sinais de excitação.

Primeiramente obtive o registro dos batimentos de um escafognatito, depois de ambos e, a seguir, estudei a influência da falta d'água, a da temperatura, a da excitação das antenas e dos olhos, a das vibrações, a das tensões do oxigênio e do gás carbônico e o pH.

Os Tr. foram mergulhados em água de torneira, num pequeno aquário de 2000 cm^3 mantidos à temperatura de 22°C. O gráfico n. 1 mostra a regularidade dos movimentos, os quais não são, porém, tão simples como parecem à primeira vista. Como se vê no n. 2, o abaixamento do escafognatito faz-se rapidamente, descrevendo a alavanca do quimógrafo uma linha reta inclinada, ao passo que o levantamento do órgão se faz lentamente, havendo uma ligeira pausa logo no início e, depois, uma

longa pausa antes de dar-se o abaixamento. Quero crer que a menor rapidez no levantamento corra por conta do movimento ondulatório que percorre tôda a lâmina do escafofnatito, no sentido postero-anterior, como foi assinalado por Bock (l. c., p. 86). Nos gráficos n. 3 e 4 nota-se que, nas condições normais, os movimentos dos escafofnatitos são rítmicos, da mesma intensidade e da mesma freqüência. Esses gráficos mostram, porém, que, de tempos em tempos, o órgão pára durante cêrca de 1 a 3 segundos. Muitas vêzes, essa pausa é precedida — ou seguida — de alguns (3 ou 4) movimentos de menor intensidade. Êstes fenômenos devem ser normais, porquanto durante todo o tempo da experiência, as condições se conservaram as mesmas, sendo a temperatura constante e a tensão do oxigênio mantida entre 5-6 mg por litro.

Acham-se indicadas nos gráficos 5 e 6 as características já apontadas no registro dos batimentos de um só escafofnatito, isto é, a ritmicidade, as pausas, etc. Aqui também a tensão do oxigênio esteve sempre entre 5-6 mg por litro. Ê digna de nota a diferença na freqüência dos batimentos entre os escafofnatitos direito e o esquerdo (gráfico n. 5), pois, enquanto o esquerdo apresenta freqüência de 138 batimentos por minuto, o direito bate apenas 66 vêzes no mesmo espaço de tempo, o que indica um assincronismo.

I — Influência da temperatura

Os animais foram submetidos a temperaturas que oscilavam entre 10°C e 31°C. O gráfico n. 7 registra as variações dos movimentos do órgão sob a influência de tais condições. Entre 27-28 e 31°C é sensível o aumento da freqüência (42 por min.) e da intensidade.

À medida que a temperatura cai, uma e outra vão diminuindo gradativamente. As pausas são cada vez mais longas, de modo que a 11° e a 12° elas duram cêrca de 30 segundos. No gráfico n. 8 foram registrados os batimentos a temperaturas que variam de 10°C (entre 22 e 32°C). Embora tenham sido registrados sob velocidades diversas do quimógrafo, ainda é bem visível a diferença de ritmicidade dos movimentos.

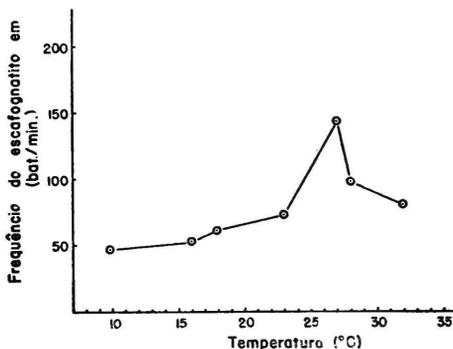


FIG. 2 — Influência da temperatura sôbre os batimentos do escafofnatito.

Foi calculado, pelo gráfico n. 8, o coeficiente de *Van t'Hoff*, a saber :

$$Q_{10} = \frac{EF + 10^0}{EF} = \frac{180}{30} = 6$$

o que indica uma reação de ordem química.

Examinando-se ainda o gráfico n. 7 e comparando-se com os demais, nota-se que o ótimo da temperatura é de 27°, o que também é evidente na Fig. n. 2.

2 — Influência de excitações mecânicas indiretas (Est. IV, gráfico 10)

A parada dos movimentos dos escafnatitos pode dar-se por vários motivos: falta de água, vibrações exteriores, etc. Em algumas experiências verifiquei que a simples batida no aquário em que o animal se achava, provocava pausas nos movimentos do órgão. É o que se vê no gráfico n. 10. Bastava percutir com uma pinça a parede do aquário, para cessarem os movimentos. Esta experiência foi muito útil para se tomarem as precauções necessárias para o registro gráfico dos movimentos, especialmente nas condições normais.

3 — Influência de excitações mecânicas diretas (Est. IV, gráfico 11)

Um órgão de função tão importante na regulação dos fenômenos respiratórios trabalha, sem dúvida, sob a ação direta do sistema nervoso. As experiências dos autores anteriormente citados, especialmente SEGARR (l. c., p. 496) demonstram-no muito bem em *Astacus*. Infelizmente, não me foi possível estudar ainda, com pormenores, as reações do sistema nervoso sobre os movimentos dos escafnatitos de Tr. Neste particular, somente me foi dado analisar a influência da excitação mecânica das antenas e dos olhos.

Quando se tocam as antenas com um estilê, os escafnatitos páram imediatamente durante cerca de 30 segundos, e retomam em seguida o mesmo ritmo. O fenômeno tanto se dá com a excitação da antena direita como com a da esquerda. Perturbações idênticas verificam-se quando se pincelam os olhos. Tais modificações são bem visíveis no gráfico n. 11.

4 — Influência da água

É mostrada no gráfico n. 9. Em um Tr. registraram-se, primeiramente, os batimentos nas condições do ambiente: temperatura (23°) e tensão do oxigênio entre 5-6 mg/l. A seguir foi retirada a água do cristalizador: verificou-se longa pausa, de cerca de 70 segundos. Imergindo o animal os batimentos voltaram a normalizar-se.

5 — Influência das tensões de oxigênio (Est. IV, gráficos 12-16 e Est. V, gráficos 17-23)

Como se viu, em tôdas as experiências anteriores mantiveram-se constantes as condições de temperatura e de tensão de oxigênio. Na presente série foram os animais submetidos a diferentes tensões dêste gás. Nos gráficos 12-21 evidencia-se que êste fator interfere acentuadamente, tanto na freqüência como na intensidade. Nos de n. 12-16 registraram-se os batimentos de ambos os escafnatitos e o tempo em $\frac{1}{2}$ segundos, sendo de notar-se que as diferenças entre os registros dos batimentos dos

escafognatitos direito e esquerdo correm por conta da falta de simetria na posição dos ganchos.

Quando se duplica a tensão de oxigênio (de 5,5 mg/l para 11,5 mg/l) ambos os escafognatitos (gráficos n. 12-15) elevam a frequência (84 para 96 por minuto). Dobrando-se ainda a tensão (elevando-se para 20,8 mg/l) há aceleração, e o número de batimentos passa para 106 por minuto, sendo bem nítido o aumento da intensidade (gráfico n. 16).

Uma elevação gradativa (Fig. n. 3) da tensão do oxigênio de 6,7 a 18 mg/l não provoca modificações sensíveis (gráficos 17-20), mas uma queda brusca e intensa para 3,1 mg/l, tem efeitos evidentes, acelerando os batimentos (234 por min.) e aumentando a intensidade. Em todos os casos a temperatura se manteve entre 22 e 23°C, e apenas no último (gráfico n. 21), tendo sido usada água fervida, a temperatura no momento do registro foi de 26°. É possível que a aceleração, verificada corra por conta do aumento da temperatura, de 3°C, mas a diminuição da intensidade é, sem dúvida, decorrente do baixo teor do oxigênio, porquanto, como se nota nos gráficos n. 22 e 23, essa diminuição da intensidade é evidente a 30°.

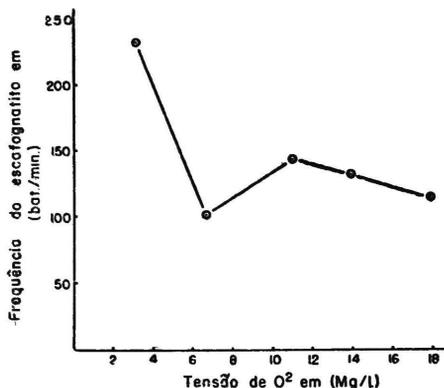


FIG. 3 — Influência da tensão do oxigênio sobre o escafognatito.

6 — Influência das tensões do gás carbônico (Est. V, gráficos 24-30)

A tensão do gás na água foi determinada pelo método de Van SLYKE e NEILL (1924, p. 543). Os Tr. devidamente preparados para o registro gráfico dos escafognatitos, foram colocados num pequeno aquário de vidro com 1.500 cm³ de água de torneira, previamente fervida, com baixa tensão de oxigênio e protegida contra o ar atmosférico por uma camada de 3-4 cms de óleo de parafina, conforme indicação de SAWAYA (1945, p. 148).

Obtidos os registros nestas condições, saturava-se depois, periodicamente, a água com CO₂, e periodicamente, também, se registravam os batimentos e colhiam-se amostras da água para a determinação da tensão dos gases. A temperatura foi constantemente mantida a 25°C. Os gráficos n. 24-30 indicam os registros nas diferentes fases de saturação dos referidos gases. Ao registrar os batimentos no início das experiências (O₂ = 9mg/l e CO₂ = 15,2 mg/l), a velocidade dos batimentos foi de 120 por minuto, e a intensidade normal. Logo a seguir, com água de O₂ = 1,1 mg/l e CO₂ = 172 mg/l, os batimentos passaram à frequência de 150 por minuto, sendo de se notar pausas intermitentes (gráfico n. 25). Estas pausas de cinco segundos, em média, foram-se alongando, pelo que resolvi reiniciar as experiências com o mesmo animal, saturando mais

lentamente a água com o CO_2 . A água, já saturada, foi então substituída, em parte, por nova água de torneira com 9 mg/l de O_2 e 71,14 mg/l de CO_2 . O gráfico n. 26, comparado com o n. 24 mostrou terem voltado os batimentos à normalidade, mas as pausas anteriormente citadas continuaram a produzir-se. Em virtude da persistência destas últimas, renovei a água completamente (9 mg/l de O_2 e 15 mg/l de CO_2). Houve diminuição da intensidade e da frequência (120 por minuto, gráfico n. 27).

Ao saturar-se novamente a água com CO_2 ($\text{CO}_2 = 116,88$ mg/l e $\text{O}_2 = 2$ mg/l), os batimentos, após leve aceleração, passaram a ser irregulares (gráfico n. 28). Recolocada a água de $\text{O}_2 = 9$ mg/l e $\text{CO}_2 = 15$ mg/l, os batimentos voltavam a ser regulares (gráfico n. 29). Devo observar que as irregularidades neste gráfico (menor amplitude), correm por conta da interferência do maxilípede. Normalizados assim os batimentos, voltei a saturar a água ($\text{O}_2 = 2$ mg/l e $\text{CO}_2 = 188$ mg/l) e houve evidente inibição dos escafognatitos (gráfico n. 30) que durou cerca de 44 segundos. Repetida a experiência com nova água, os batimentos normalizaram-se.

7 — Influência do pH

Em tôdas as experiências da série 6 o pH variou de 8,0 a 5,0. Sendo possível que as deformações observadas nos gráficos derivassem desta

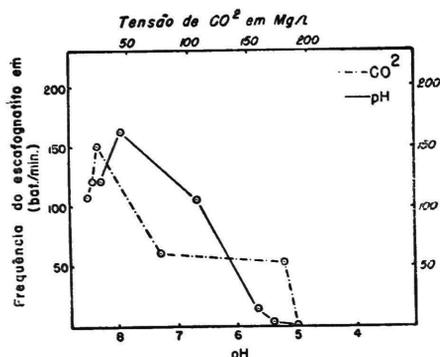


FIG. 4 — Influência do pH e do gás carbônico sobre o escafognatito.

variação do pH, na tentativa de verificar as relações entre o pH e o funcionamento do escafognatito, fiz várias experiências, em que apenas alterei o pH. Notei que, a $\text{pH} = 8,0$ os batimentos são normais e que, à medida que as modificações ocorrem pelo abaixamento do pH, os movimentos dos escafognatitos se modificam no sentido da diminuição da frequência e da intensidade, até que a $\text{pH} = 5,0$ os batimentos cessam. Na mesma experiência foi elevado gradativamente o pH, voltando os batimentos à normalidade, a $\text{pH} = 7,95$. Nestes casos a taxa inicial de CO_2 foi de 67,92 mg/l.

Os resultados das experiências acima relatadas mostram, com clareza, que os batimentos dos escafognatitos se efetuam em função de vários fatores, dentre os quais se distinguem, como preponderantes, a temperatura, o teor de oxigênio e do gás carbônico, o pH da água, etc. Quando êsses elementos se mantêm constantes, ambos os escafognatitos pulsam com ritmo e frequência determinados, variando entre 110 e 125 por minuto. Nem sempre as duas peças respiratórias são sincrônicas no funcionamento. Às vezes, apenas uma delas efetua a ventilação e, em outras, ambas trabalham, mas com velocidade diferentes, como se notou no gráfico n. 5. Tendo sido os Tr. mantidos no laboratório em água da tor-

neira, durante muito tempo, a ela se adaptaram, e, porisso, tomei como elementos "normais", as condições físicas e químicas dêsse meio.

Os dados relativos à temperatura coincidem com os de KALMUS (1930, p. 725) e de SEGAAR (1935, p. 494), i. é, a elevação da temperatura provoca aumento da freqüência, e o ótimo de temperatura é 27-28°C. A partir dêsse nível, há diminuição gradativa da freqüência até a morte do animal. O aumento de 10°C de temperatura possibilita o cálculo de van t'HOFF, o que habitualmente se denomina regra R.G.T (Reaktionsgeschwindigkeits-Temperaturregel). O Q_{10} de Tr., como se vê, é bastante elevado, fato aliás não raro entre os Invertebrados conforme os dados de DIRKEN (1922, p. 130) sôbre a *Periplaneta*; mesmo nos Vertebrados, como ANDERSEN (1929, p. 206) notou em embriões de *Lacerta*, o Q_{10} é alto.

POTONIÉ (1924, p. 16) publicou uma extensa resenha crítica sôbre os resultados da aplicação da regra de van t'HOFF nos poiquiloterms. Relativamente aos crustáceos baseia-se em dados colhidos de experiências feitas com *Gammarus*, animais não comparáveis com Tr.

Para verificar a influência da água sôbre o trabalho do escafognatito, fiz as experiências da série 2. Contrariamente ao que afirmou BOHN (l. c.), êstes órgãos não funcionam regularmente na ausência da água. Raros batimentos se dão, e, assim mesmo, bastante irregulares.

Para avaliar a sobrevivência dos Tr. no ar e na água, efetuei a seguinte experiência: tomei 6 grupos compostos de seis Tr. cada um e mantive 3 grupos no ar e 3 na água. Dos normais, cinco resistiram mais de três dias no ar; a remoção das pinças (chelas) não modificou o comportamento; e a dos escafognatitos provocou a morte de dois no 1.º, dois no 2.º e um no 3.º dia. Apenas um sobreviveu mais de três dias após a remoção dos escafognatitos. A morte de um Tr. normal no segundo dia pode ter sido ocasional. A hemorragia ocasionada pela retirada das

T A B E L A N.º 1

SOBREVIVÊNCIA DOS CARANGUEJOS NO AR E DENTRO D'ÁGUA

TRATAMENTO	N.º DE ANIMAIS	TEMPO DE SOBREVIVÊNCIA			
		MENOS DE 1 DIA	2 DIAS	3 DIAS	MAIS DE 3 DIAS
a) meio aéreo :					
normal	6	0	1	0	5
pinças removidas	6	0	0	0	6
escafognatitos removidos	6	2	2	1	1
b) meio aquático :					
normal	6	0	0	0	6
pinças removidas	6	0	0	0	6
escafognatitos removidos	6	4	2	0	0

chelas não altera a resistência do crustáceo e, é evidente que os escafognatitos têm influência, sendo gradativa a sua resistência.

Nos três grupos mantidos na água, também a ausência das pinças não pareceu alterar a vida do animal, pois todos os seis resistiram mais que três dias. Isto quer dizer que a sangria ocasionada pela fratura desses apêndices é, de certo modo, inócua. A presença dos escafognatitos parece ser indispensável ao animal, pois, retiradas essas peças, os Tr. morrem no primeiro ou, no máximo, no segundo dia. Estas experiências foram efetuadas com o fim de se saber qual a função dos escafognatitos na respiração aérea e na aquática. O mesmo foi feito por ZOOND e CHARLES (1931, p. 253), em *Potamonautes*. Comparando os meus resultados com os desses autores, noto que tanto o *Potamonautes* como o Tr., quando dentro da água, não prescindem dos escafognatitos, e que no meio aéreo, a função dessas peças é bastante reduzida, senão nula. Devo acrescentar que, como fez ZOOND e CHARLES, a remoção das pinças teve por objeto mostrar a resistência destes animais à hemorragia. Realmente como se sabe, muitos Decápodos autotomizam freqüentemente as pinças, do que resulta hemorragia acentuada, mas que logo estanca, devido à coagulação do sangue. Isto também se dá quando se removem os escafognatitos. Como se nota no quadro, os Tr. resistiram bem melhor à hemorragia que os *Potamonautes*, pois os seis Tr. operados sobreviveram mais que três dias, enquanto dos seis *Potamonautes*, dois morreram: um no primeiro, e o outro no segundo dia. Como quer que seja, pode-se concluir que a perda dos escafognatitos dos Tr. é fatal para os animais cuja respiração é aquática, mas não são indispensáveis totalmente à respiração aérea para sua sobrevivência.

A influência das excitações externas indiretas, pela percussão do aquário, ou diretas, pela excitação mecânica das antenas e dos olhos (exp. 3 e 4), indicam a grande sensibilidade dos escafognatitos. O limiar máximo e o mínimo desta sensibilidade, infelizmente, não puderam ser determinados.

Dos fatores que influem sobre o funcionamento dos escafognatitos, sobressai, pela sua importância, a tensão do oxigênio.

Já foi demonstrado anteriormente (VALENTE 1945, p. 95) que os Tr., dentro de certos limites, dependem das tensões do oxigênio da água. O comportamento dos animais, nestas condições se relaciona com os batimentos dos escafognatitos. A julgar pela freqüência das pulsações, à medida que a tensão do gás vai diminuindo, a freqüência aumenta. Na Fig. n. 3 é evidente que, baixando-se as tensões de 18 para 10 mg/l, o número dos batimentos cresce rapidamente de 110 para 150. Continuando a tensão a baixar até 6 mg/l, há decréscimo da freqüência, que cai para 100, para logo se elevar abruptamente até 234, sendo a tensão apenas de 3 mg/l. Tendo trabalhado nesta série de experiências (n. 6) sempre com o mesmo animal, é possível que entre as tensões 10 e 6 mg/l tenha havido certa fadiga do escafognatito, e assim diminuído o movimento da água dentro de respectiva câmara brânquial, o que se compenhou pelo aumento do trabalho do escafognatito do lado oposto. Além desta hipótese, outra pode ser aventada. Como foi dito, os Tr. permanecem habitualmente no laboratório, antes de serem submetidos às experiências, sendo conservados, em jejum, em aquários supridos com água da torneira, cujo teor de oxigênio é quasi sempre de 5 a 6 mg/l. Nos gráficos das experiências 1. e 2., em que se registraram os batimentos dos

escafognatitos em condições chamadas normais, a frequência notada foi de 110 a 120 por minuto, sendo de 5-6 mg/l o teor do oxigênio na água. Qualquer alteração da taxa do gás, para mais ou para menos, provoca aumento da frequência, como se pode notar na Fig. 3. Como quer que seja, é fóra de dúvida que, na frequência dos batimentos dos escafognatitos, interferem as tensões do oxigênio da água em que o Tr. habita. Poder-se-á dizer que, à medida que as tensões baixam, aumenta o número dos batimentos, com exceção do caso em que as primeiras ficam ao redor de 6 mg/l e os batimentos se mantêm no nível normal, isto é, entre 110 e 120 por minuto. KALMUS (l. c. p. 758), trabalhando com *Potamobius astacus*, afirma que tensão baixa de oxigênio não causa dispnéia. Submetendo os *Potamobius* a tensões altas e conservando os animais apenas em meio aéreo, êsse autor anotou não ocorrerem modificações respiratórias também nas tensões altas de oxigênio. A resultados idênticos chegou HAZELHOFF (1938, p. 327) em suas experiências com *Calappa granulata*, Decápodo marinho que também ocorre nas regiões tropicais. Como se acaba de vêr, o contrário se dá com o Tr. Por sua vez, os resultados de SEGAAR (1935, p. 503) com material idêntico, embora diferentes dos de KALMUS, não são conclusivos quanto à frequência dos batimentos dos escafognatitos. A tensão muito baixa de oxigênio, diz êle (p. 514), causa inibição homolateral reflexa da respiração. Pelo seu gráfico 11a (p. 503), nota-se uma parada dos escafognatitos. "Inibição reflexa" é a designação que dá o autor à parada dos movimentos respiratórios dos escafognatitos. Ainda SEGAAR (l. c., p. 509) submeteu os Caranguejos a tensões elevadas de oxigênio, e ora observou aumento da frequência, ora, apnéa. Nos Tr. houve, regularmente, e de modo particular a partir da tensão de 10 mg/l até 18 mg/l, gradativa diminuição dos batimentos dos escafognatitos.

Essas modificações do funcionamento dos referidos órgãos acham-se, sem dúvida, sob a influência do sistema nervoso central e do periférico. Infelizmente, não me foi possível estabelecer a correlação que deve existir entre êles, tal como o fez SEGAAR com o *Astacus*. É assunto de certo modo complexo, que ultrapassa os limites que tive em mira, ao estudar o mecanismo da respiração dos Tr.

Durante as experiências acima comentadas, sôbre a influência do oxigênio, procurou-se manter no limite do normal a taxa de CO₂. É sabida a influência acentuada que êste gás pode exercer sôbre a respiração, tanto dos Vertebrados como dos Invertebrados. O modo de ação é, porém, diferente, pois, nestes últimos, é bastante variável a atividade do gás no território do sistema respiratório. Pelo menos os Tr. reagem de modo peculiar, pois a elevação das tensões do CO₂ no meio externo tem como consequência gradativa diminuição dos batimentos dos escafognatitos (Fig. n. 4), até que à concentração de 188 mg/l, os movimentos cessam completamente. Isto ao considerarmos as tensões acima de 45 mg/l. Abaixo dêste nível, porém, a frequência dos escafognatitos também diminui, e cai para 120, i. é, fica ao nível normal. A zona de excitação está, portanto, abaixo de 50 mg/l. Daí por diante, a queda é gradativa, i. é, os batimentos diminuem à medida que o CO₂ se eleva no meio externo, isto é, na água em que se depositou o animal. As relações entre as quantidades de O₂ e CO₂ nesse meio e a frequência dos batimentos,

dão margem a alguns comentários. No início, com $O_2 = 9 \text{ mg/l}$ e $CO_2 = 15,2 \text{ mg/l}$, o número de batimentos foi de 120 por minuto. A elevação rápida de CO_2 para 172 mg/l , fez cair a O_2 a $1,1 \text{ mg/l}$; houve, portanto, aumento de CO_2 de 1.132% e diminuição de O_2 , de 12,2% e o número de batimentos elevou-se apenas a 150. Parece, pois, que nem aumento tão rápido e elevado de CO_2 e nem diminuição correspondente de O_2 provocam perturbações sensíveis dos batimentos dos escafognatitos. A questão, é a ocorrência de pausas, i. é, os órgãos deixam de funcionar durante períodos que se vão alongando cada vez mais (gráficos n. 26, 28 e 30). Ao repetir esta experiência, obtive resultados idênticos. É difícil dizer se as perturbações apresentadas correm por conta do excesso de CO_2 ou se se devem à falta de O_2 . Se compararmos as Figs. n. 3 e 4, veremos que, em tensões muito baixas de O_2 , há acentuado aumento das pulsações do escafognatito, ao passo que o crescente teor de CO_2 na água não provoca tão rapidamente o decréscimo das pulsações. Parece, pois, ser mais efetiva a diminuição do O_2 que o aumento do CO_2 . Isso concorda com a opinião de certos autores, que julgam ineficiente a elevação do CO_2 no meio externo, no caso dos Crustáceos. Sem querer entrar na discussão desse ponto, embora seja êle importante, por me faltarem dados que permitam conclusões seguras, lembro que FOX e JOHNSON (1934, p. 4), ainda em *Astacus*, verificaram que as alterações do teor do CO_2 na água não tinham efeito acelerador sobre o ritmo dos escafognatitos. Êstes mesmos autores anotam em seguida que, ao saturarem a água de CO_2 o pH passou de 8.1 a 6.1. Nas minhas experiências (série 7), as variações do pH estiveram entre 8.0 e 5.0. Para me certificar do grau de interferência do pH no funcionamento dos escafognatitos, efetuei nova série de experiências em que apenas se modificou o pH do meio. À medida que o pH desce, diminui o ritmo dos batimentos até cessarem à altura de pH 5. A elevação gradativa faz voltar o ritmo ao normal (pH = 8). Não me foi possível acompanhar, nesse movimento de aumento e de diminuição do pH, a variação da taxa de CO_2 , mas tendo-se iniciado a experiência (n. 7) com água de $CO_2 = 67,97 \text{ mg/l}$, o fato de conseguir voltar ao normal a frequência dos batimentos, mostra que as possíveis alterações do teor do CO_2 , decorrentes das mudanças do pH, são sem efeito sobre o funcionamento destes órgãos.

Esta correlação entre CO_2 e pH é um dos pontos ainda abertos à investigação, que me parece de grande importância. A intensa discussão havida sobre o mesmo, no que tange aos Vertebrados e, particularmente, ao homem (HALDANE e PRIESTLEY 1935, p. 71; EVANS 1945, p. 735; HOUSSAY, et. alt. 1945, p. 373) demonstra o interesse despertado pela questão. Nos poiquilótermos, a importância não é menor (RAFFY 1933, p. 332). Pelo menos nos Crustáceos, é discutível a ação do CO_2 na regulação da respiração. SEGAAR (l. c. p. 497), como foi dito, não verificou nenhum aumento do ritmo dos escafognatitos de *Astacus* pela elevação gradual da taxa de CO_2 (gradativamente elevada) no meio externo, ao passo que BOHN (l. c. p. 158) em vários Crustáceos Decápodos, MATULA (1912, p. 109) em *Squilla mantis* e mais recentemente JOHNSON (1936, p. 469) em *Pandalus borealis* e em *Carcinus maenas* obtiveram resultados diferentes. Especialmente em *Carcinus maenas* JOHNSON notou (p. 474)

que os batimentos dos escafognatitos são muito irregulares e aparentemente independentes do gás contido no meio respiratório.

Mesmo OLTHOF (1936, p. 297) ao tratar da respiração aérea de *Eriocheir sinensis*, computou dados relativos ao pH da água circulante através da câmara aérea, mas apenas se refere à presença dos elementos do ar nessa água para demonstrar a ocorrência da respiração aérea nesse Decápodo. No Tr., segundo foi visto, o optimum do pH está ao redor de 8, o que condiz com os resultados obtidos por FONTAINE (1933, p. 3) em *Portunus*, *Carcinus* e *Grapsus*.

C.

METABOLISMO RESPIRATÓRIO

Em trabalho anterior (VALENTE 1945, p. 87) medi o consumo do oxigênio pelos Tr. para avaliar o grau de dependência dêste animal às tensões do gás. O metabolismo respiratório, em geral, costuma ser determinado unicamente pelo consumo de oxigênio pelo animal, (HELFF 1928, p. 76; HIESTAND 1931, p. 246 e outros) dadas as dificuldades reconhecidas da determinação do CO₂. Essa avaliação, embora aproximada, é incompleta, preferindo-se, sempre que possível obter-se também o quociente respiratório. Foi o que resolvi fazer agora, em prosseguimento aos estudos já citados, e, dados os recursos postos à minha disposição, consegui calcular o Q.R. tanto dos animais conservados dentro d'água como dos mantidos em meio aéreo. Tratarei, a seguir, da respiração aquática e, depois, da aérea.

I.

Respiração aquática

O ambiente natural em que os Tr. vivem é o aquático. Preferem êles os cursos d'água de volume médio, os córregos, que apresentam remansos em que a velocidade da correnteza é pequena. O teor de oxigênio dessas águas reduz-se mais ainda durante o verão, época em que êstes crustáceos saem d'água e respiram o oxigênio do ar. Sendo animais noturnos, aproveitam a obscuridade para captura de alimento que consiste, não raro, de pequenos animais mortos, que caem em tais cursos d'água. Esta particularidade levou alguns autores a incluir os Tr. entre os animais devoradores de cadáveres, assunto de relevância para a Medicina Legal (FREIRE e REBELLO NETTO 1921, p. 122; FREIRE 1923, p. 27; COSTA JR. 1942, p. 118).

Embora frequentadores dos remansos, são os Tr. animais ativos, que exigem oxigênio, relativamente em quantidade de certo modo elevada, para manter o seu ritmo de vida. Não contando com êsse elemento sempre à disposição, pelo menos no mínimo necessário, lançam mão de recursos vários para obtê-lo, dos quais a respiração direta do ar é o mais comum.

Pelas relações que se estabelecem, portanto, entre êstes animais e o meio, podemos enquadrá-los no primeiro tipo de HIESTAND (1931, p. 247), i. é, o em que ocorre um mecanismo regulador, por meio do qual o consumo do oxigênio pelo animal se mantém constante dentro de certos limites de variação da tensão. HYMAN (1929) catalogou uma série de

animais segundo a independência ou dependência das tensões de oxigênio, e dentre êles, os Crustáceos Decápodos (p. 507) contam-se no primeiro. Os Tr. fazem exceção, mas os limites da dependência são muito restritos. As experiências que efetuei em 1945, foram preliminares, visto dispôr eu, então, de material escasso e poucos recursos de laboratório. Os resultados agora obtidos, como adiante se verá, conformam-se em parte com os anteriores e trazem novos subsídios para o estudo da respiração aquática.

Tratarei, primeiramente, do consumo do oxigênio na água, depois do CO₂ libertado e, finalmente, do Q.R.

a) Consumo do oxigênio na água

Aparelho : O usado (Fig. 5) para a determinação do consumo de oxigênio na água foi aquele adotado por MERKER (MERKER e BRÄUNIG 1927, p. 297) com modificações que serão dadas a seguir. A técnica usada, porém, foi a de KALMUS (1930, p. 726) de acôrdo com o que descreverei adiante.

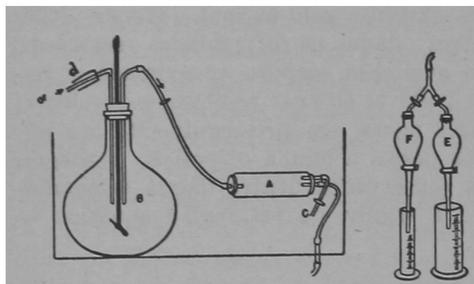


FIG. 5 — Aparelho usado para determinação do consumo de oxigênio e do quociente respiratório.

O respirômetro (Fig. 5) consta de uma câmara formada por um cilindro de vidro (A), de capacidade de 300 cm³, cujas extremidades se fecham por meio de rolhas de borracha. Uma delas acha-se em conexão com o reservatório de água (B), constituído por um balão de 8 litros. A outra extremidade da câmara conjuga-se com dois funis de separação, de 300 cm³ cada um, por via de um tubo de borracha provido de um tubo em forma de Y. Para eliminar o ar da câmara, vali-me de um tubo de vidro (C) que a faz comunicar com o exterior. O depósito de água (B) recebe também um agitador e um tubo-

sifão de vidro (D) ligado a uma bomba compressora, ambos para o arejamento da água.

O conjunto é colocado dentro de um aquário de cerca de 30 litros, o qual recebe a água mantida à temperatura constante de 25°C.

Técnica : O reservatório (B) recebe água de fonte, filtrada, que é agitada e arejada durante 15 minutos. Na câmara (A) coloca-se o animal que, pelo menos durante 24 horas, ficou em jejum. À custa de pinças de Hoffmann e diferenças de níveis, enche-se a câmara com água do balão. As bolhas de ar que por ventura se encontrem na câmara, retiram-se com auxílio do tubo C. Aguarda-se o tempo necessário para que o animal fique em repouso, o que acontece, em média, ¼ de hora após. A colheita das amostras faz-se em quatro etapas: 1. por meio de pinças de Hoffmann regula-se a entrada de água no funil (E) com uma velocidade tal a escoar 500 cm³ num minuto (1.ª amostra); 2. depois dirige-se o escoamento para o funil F de modo a se obterem 300 cm³ numa média de 29,5 minutos (2.ª amostra); 3. repete-se esta última operação e assim tem-se a 3.ª amostra; 4. a 4.ª amostra é colhida, de novo do funil E como foi feito para a 1.ª amostra.

Transporta-se a água dos funis rapidamente para frascos de WINKLER de cerca de 250 cm³. Determina-se, então, a taxa de oxigênio de cada frasco pelo método de WINKLER, de acôrdo com o "Standard Methods for Examination of Water and Sewage" (1936, p. 143).

O consumo de O₂ (x) por animal e por hora, foi calculado pela seguinte fórmula de KALMUS (l. c., p. 727):

$$x = \frac{C_1 y_1 - C_2 y_2}{t_{300}} = [\text{mg}]$$

$$\text{em que } C_1 \text{ e } C_2 = \frac{T \times 300 \times 60'}{V - 2}$$

sendo T o título do tiosulfato expresso em miligramas de O_2 ; V o volume de água da dosagem (no caso: 201,6 cm^3); y, y_2 quantidade de tiosulfato dispendido e, finalmente, t_{300} o tempo em segundos, i. é, o tempo de escoamento da água para encher 300 cm^3 da proveta.

Registraram-se também os seguintes dados: peso e sexo do animal, pressão barométrica e temperatura do ambiente. O respirômetro foi mantido dentro do laboratório, de modo a evitar a formação de imagens pelo reflexo nas paredes de vidro, impedindo-se assim o chamado "efeito de grupo" a que êstes crustáceos são sensíveis, conforme já foi demonstrado por VALENTE (1943, p. 307).

O mesmo aparelho serviu para a determinação do Q.R. na água, sendo o CO_2 calculado pelo método de TILLMANS e HEUBLEIN modificado por WINKLER e KOLTHOFF (ap. WERESKAGIN, ANICKOVA e FORSCH 1931, p. 21), com substituição da água de fonte pela água destilada arejada, afim de permitir a dosagem do CO_2 .

Crítica: O método descrito tem sobre os demais as seguintes vantagens: a) utilização de água corrente, o que evita os inconvenientes que se originam do emprego da água parada (KALMUS l. c., p. 726) e permite que se ponha o animal em ambiente mais próximo do seu "habitat" natural; b) evitar-se a relativa proteção da água por uma camada de óleo mineral que, na realidade, apenas retarda a difusão do oxigênio do ar atmosférico na mesma (LALLEMAND 1932, p. 720; SAWAYA 1945, p. 148); c) permitir colher quantidades apreciáveis (201,6 cm^3) de água para as determinações; d) aplicar-se a fórmula de KALMUS, pela qual se obtém diretamente o O_2 em mg/hora; e) possibilitar a regulação da velocidade da água; f) fornecer ao animal volume de água de cerca de 100 vêzes o seu próprio volume, o que lhe permite manter equilíbrio respiratório (GEYER e MANN 1939, p. 443).

As modificações por mim introduzidas no aparelho de MERKER residem principalmente no seguinte: 1. ter incluído no aquário com água à temperatura constante o reservatório alimentador do respirômetro e 2. ter-me valido de dois funis de separação (Fig. 5, E, F) para a colheita das amostras. É óbvia a vantagem de manter-se todo o conjunto do respirômetro dentro do aquário a temperatura constante, o que não foi feito nem por MERKER e nem por KALMUS. Por outro lado, MERKER e BRÄUNIG colhiam a água fazendo-a gotejar num frasco de WINKLER, o que, sem dúvida, alterava tanto o teor do O_2 como o do CO_2 . Êste sério inconveniente foi corrigido por KALMUS (l. c.) ao captar as amostras de água em pipetas graduadas, o que eu substituí pelos funis de separação.

A velocidade de 500 cm^3 por minuto é dada por KALMUS (l. c.) como sendo a em que o oxigênio não é praticamente absorvido pelo animal. Para demonstrar isso, resolvi fazer uma série de medidas do teor do gás de água reservatório B e da do funil E recolhida àquela velocidade. Os resultados expressos na tabela n.2 demonstram que, a 500 cm^3 por minuto, realmente, o oxigênio não é aproveitado pelo animal, pois a quantidade do gás, tanto na água do reservatório como na do funil, é praticamente a mesma.

As provas testemunhas demonstraram ser o método bastante sensível, permitindo erro menor que 0.7%. Realmente, segundo a tabela n. 3, as dosagens do teor do O_2 efetuadas na água do respirômetro na ausência

TABELA N.º 2
PROVA TESTEMUNHA
 Determinação da taxa de Oxigênio na água do reservatório e do funil F.
 (valor Y_2 da fórmula)

EXPERI- ÊNCIA N.º	VOLUME DA AMOSTRA		QUANTIDADE DE TIOSULFATO p/100 cm ³		Mg/O ₂ /L	
	FUNIL	RESERV.	FUNIL	RESERV.	FUNIL	RESERV.
1	296,59	294,11	0,42	0,42	2,524	2,524
2	302,98	293,85	0,42	0,42	2,524	2,524
3	304,26	290,50	0,45	0,42	2,704	2,524
4	302,98	294,11	0,42	0,42	2,524	2,524
5	296,59	290,50	0,42	0,42	2,524	2,524
6	304,26	293,85	0,42	0,42	2,524	2,524

Temperatura : Aquário 25°C
 Ambiente 24,6°C
 Pressão barométrica 700,6 mm Hg
 Animal : Peso 7 grs
 sexo — fêmea
 Data : 23/1/1948

TABELA N.º 3
PROVA TESTEMUNHA
 Teor de oxigênio da água que passou pela câmara respiratória sem o animal.

PIPETA	QUANTIDADE DE ÁGUA DOSADA	TIOSULFATO GASTO	CÁLCULO POR LITRO cm ³
1.	295,11	14,00 cm ³	47,46
2.	290,50	13,45 "	46,30
3.	293,85	13,72 "	46,73
4.	296,59	14,15 "	47,70

M É D I A! 47,05
 ± 0,647% (provável erro médio menor que 1%)

TABELA N.º 4
PROVA TESTEMUNHA
 Consumo de oxigênio na água pelo *Trichodactylus petropolitanus* (GOELDI) - fêmea - 7,3 grs
 Velocidade da corrente. Tempos medidos sucessivamente relativos a 300 cm³

PIPETA	TEMPO DE ESCOAMENTO
1	29'7"
2	30'5"
3	31'6"
4	25'9"
5	27'1"
6	29'4"
7	27'3"
8	28'8"
9	29'4"
10	30'6"
11	30'2"
12	30'7"
13	30'0"
14	30'9"
15	31'4"

Média 29'30"
 Erro médio 1,56%

do animal, mostraram ser de 0.647% o erro do método. Por sua vez, o tempo gasto para o escoamento de 300 cm³ de água pelo funil F variou de 31'4" a 25'9", com um erro médio de 1,56% (Tab. n. 4), resultado, como se vê, bastante razoável, dada a extensão da variação do consumo de oxigênio pelo animal. Os resultados dos calculos do CO₂ para obtenção do Q.R. são aproximativos, dada a relativa exatidão do método empregado, pois foi-me impossível usar, ao tempo em que efetuei essa parte dos estudos, o aparelho de van SLYKE e NEILL, realmente recomendável pela sua exatidão.

Experiências: Escolhidos o método e a técnica, dispus-me a verificar o consumo do O₂ pelos Tr. normais, isto é, recentemente capturados nos cursos d'água afluentes do rio Pinheiros, que atravessa um dos bairros da Capital. Os animais mantiveram-se em jejum pelo menos durante as primeiras 24 horas que antecederam ao início da pesquisa. Foram efetuadas várias experiências, e os resultados acham-se indicados na Tabela n. 5. Nas três séries empreguei três animais. Comparando-se os resultados obtidos em cada uma das séries, verifica-se que: na 1.^a série o animal consumiu em média 0,010 cm³/gr/h, tendo uma variação apenas de $\pm 0,02$; na 2.^a série não houve variação tendo o animal consumido em média 0,014 cm³/gr/h com uma variação de $\pm 0,05$. Já na 3.^a série houve uma variação de certo modo sensível sendo o maior consumo de 0,027 e o menor de 0,008 dando como média 0,016, ainda comparável com as duas séries precedentes. Tais resultados indicam, pois surpreendente regularidade do consumo.

A pequena variação ocorrida nas três séries levou-me a pesquisar mais profundamente o fenômeno e, com o prosseguimento desses estudos, pude verificar, como adiante será mencionado, que ela se origina principalmente do fato de se tratar de animal de maior peso. KALMUS (l. c., p. 729) encontrou também irregularidade do consumo de O₂ pelos *Astacus* normais, e atribui-a ao fato de os crustáceos se moverem durante a experiência. Consegui eliminar êsse inconveniente, colocando o animal num tubo estreito. Diz o autor que o *Astacus* fica assim imobilizado, graças à reação da musculatura do tronco e das extremidades em contato com as paredes de vidro do respirômetro. Isso teria, segundo êle, o mesmo efeito que a chamada hipnose, ou catatonia, do crustáceo, obtida por REISINGER (1927). Tal não é, a meu vêr, o caso dos Tr. visto em tôdas as minhas experiências, êles haverem permanecido sempre quietos, movendo apenas, as peças bucais e os escafognatitos. Parece-me que a forma do tubo não tem, aqui, influência, pois, em experiências anteriores (VALENTE 1943, p. 305) em que empreguei simples aquários retangulares de três litros de capacidade, os Tr. ficaram sempre imóveis no fundo do recipiente.

A pequena irregularidade no consumo de O₂ pelos Tr. de maior peso (Tabela n. 5) levou-me a pesquisar o consumo de O₂ por Tr. de pesos diferentes, não obstante já ter verificado, um trabalho anterior (VALENTE 1945, p. 96), que os pesos dos animais não influem sobre o consumo do oxigênio.

A tabela 6 sumaria os resultados obtidos em 36 experiências condensadas em cinco séries. Os pesos dos Tr. variaram de 7,3 a 19,0 gramas.

TABELA N.º 5

Consumo do oxigênio por *Trichodactylus petropoltanus*, em água de torneira a 25° C.
(valores do O₂ em mg)

EXPERIÊNCIA		PESO gts	FATOR DO TIOSULFATO EM mg/O ₂	TIOSULFATO GASTO							Velocidade de escoamento							OXIGÊNIO CONSUMIDO				
SÉRIE	N.º			A M O S T R A S							A M O S T R A S							AMOSTRAS			MÉDIA anim./hora	cm ³ /gr/h
		1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1.2	3.4	mg/an/h						
I	1	7,3	0,13	8,20	7,72	7,75	8,10	r	30,1	30,7	r	r	r	0,17	0,12	0,14 - 0,02	0,011					
	2	7,3	0,13	9,60	9,20	9,30	9,60	r	31,3	32,3	r	r	r	0,14	0,10	0,12 - 0,02	0,009					
	3	7,3	0,13	5,80	5,40	5,70	6,20	r	37,7	38,1	r	r	r	0,11	0,14	0,12 - 0,01	0,010					
II	4	9,5	0,69	1,95	1,85	1,80	1,95	r	31,5	31,8	r	r	r	0,19	0,29	0,24 - 0,05	0,015					
	5	9,5	0,69	2,00	1,90	1,85	2,00	r	31,7	31,9	r	r	r	0,19	0,29	0,24 - 0,05	0,014					
III	6	19,0	0,69	1,85	1,66	1,70	1,90	r	39,0	38,8	r	r	r	0,30	0,32	0,31 - 0,01	0,009					
	7	19,0	0,69	1,80	1,70	1,75	1,85	r	31,5	32,4	r	r	r	0,23	0,28	0,25 - 0,02	0,008					
	8	19,0	0,69	1,90	1,55	1,53	1,92	r	31,0	30,3	r	r	r	0,70	0,80	0,75 - 0,05	0,023					
	9	19,0	0,69	1,70	1,35	1,23	1,64	r	27,1	26,8	r	r	r	0,80	0,95	0,87 - 0,07	0,027					
	10	19,0	0,69	1,95	1,70	1,70	2,00	r	31,6	32,0	r	r	r	0,49	0,58	0,53 - 0,04	0,016					

MÉDIA.

... 0,35

0,015

NOTA — Série I e II — Tr. ♀

" III — Tr. ♂

t — tempo em minutos

r — tempo rápido (500 cm³/minuto).

Verifica-se que os animais de maior peso (os mais velhos) consomem mais oxigênio, o que se pode bem ver pela ascensão das médias de consumo correspondentes a $\text{cm}^3/\text{an.}/\text{hora}$. Convém notar que em tôdas as análises correspondentes a estas experiências, a tensão do oxigênio permaneceu constante, i. é, entre 5 e 6 mg/l e a temperatura sempre esteve a 25°C . Calculando-se o consumo do oxigênio por grama e por hora observa-se variação nos resultados, sendo 0.0139 e 0.0198 $\text{cm}^3/\text{gr}/\text{h}$ as médias dos valores mínimo e máximo encontrados. A média geral é de 0.0167 $\text{cm}^3/\text{gr}/\text{h}$.

b) Determinação do Q.R. em meio aquático

Para calculá-lo efetuei 16 experiências agrupadas em duas séries. Não me foi possível aproveitar os dados das tabelas anteriores, n. 5 e 6, visto elas se referirem a experiências em que o O_2 consumido pelo animal estava dissolvido em água da torneira, na qual não pude avaliar o teor de CO_2 pelo método usado, dada a elevada taxa nela existente.

A substituição da água da torneira por água destilada possibilitou a determinação do teor de CO_2 e, conseqüentemente, do Q.R. aquático.

A variação tanto no caso de um só animal, como no de ambos, foi sensível. Realmente, na 1.^a série o valor do Q.R. (Tab. n. 7) oscilou entre 0,435 e 0,968 e na 2.^a série entre 0,468 e 0,779 permanecendo porém a média no limite razoável de 0,654. Nem mesmo se pode dizer que se trata de confinamento do animal em ambiente de CO_2 porque os Tr. eram mantidos sempre em água corrente, previamente arejada e, portanto, com baixo teor de CO_2 , o qual inicialmente oscilava entre 1,0-2,2 mg .

II.

Respiração aérea

O fato de ter conseguido manter, no laboratório, durante trinta dias os Tr. fóra d'água, induziu-me a investigar o consumo do oxigênio do ar atmosférico pelo animal, a produção do gás carbônico e o conseqüente Q.R. nesse meio.

Método: Para a determinação do quociente respiratório em meio gasoso usei o respirômetro de SAWAYA (1947, p. 44) para animais anfíbios, com as necessárias adaptações para os Tr.

Conforme descrição original, o respirômetro consta de "um vaso de vidro de três tubuladuras, que serviu de câmara respiratória. A abertura central dá passagem: 1. à haste de um agitador do ar, conjugado com um motor; 2. ao tubo que põe a câmara em conexão com um aparelho de HALDANE-HENDERSON-BAILEY; 3. ao tubo sifão para coleta de água. Uma das aberturas laterais conjuga-se com um manômetro de água para a verificação da pressão no interior da câmara e a outra abertura lateral por meio de um tubo de vidro, põe a câmara em comunicação com um frasco de Erlenmayer de 250 ml. Este, por sua vez, comunica-se com uma proveta que contém óleo mineral. A disposição do aparelho é tal que permite o pronto restabelecimento da pressão no interior da câmara, pela introdução do óleo no Erlenmayer". As modificações do aparelho para o fim especial de determinar o Q.R. dos Tr. em meio aéreo consistiram no seguinte: 1) no emprego de uma câmara respiratória menor, de 500 cm^3

TABELA N.º 6

Relação entre o Pêso e o Consumo de Oxigênio no meio Aquático, pelo
Trichodactylus petropolitanus t=25°C

EXPERIÊNCIA		ANIMAL		CONSUMO DE O ₂			MÉDIA
SÉRIE	N.º	PESO gr	SEXO	cm ³ /h/an	MÉDIAS	cm ³ /gr/h Oº—760	
I	1	7,3	f	0,102		0,0139	0,0139
	2	7,3	f	0,208		0,0271	
	3	7,3	f	0,072		0,0098	
	4	7,3	f	0,144		0,0197	
	5	7,3	f	0,084		0,0115	
	6	7,3	f	0,060		0,0082	
	7	7,3	f	0,065		0,0089	
	8	7,3	f	0,083	0,102	0,0113	
II	9	8,0	m	0,199		0,0248	0,0180
	10	8,0	m	0,096		0,0120	
	11	8,0	m	0,110		0,0137	
	12	8,0	m	0,254		0,0317	
	13	8,0	m	0,074		0,0092	
	14	8,0	m	0,133	0,144	0,0166	
III	15	9,5	f	0,114		0,0120	0,0156
	16	9,5	f	0,164		0,0172	
	17	9,5	f	0,174		0,0183	
	18	9,5	f	0,147		0,0154	
	19	9,5	f	0,111		0,0116	
	20	9,5	f	0,168		0,0176	
	21	9,5	f	0,170	0,149	0,0178	
IV	22	11,0	f	0,451		0,0410	0,0198
	23	11,0	f	0,264		0,0240	
	24	11,0	f	0,101		0,0091	
	25	11,0	f	0,089		0,0080	
	26	11,0	f	0,185	0,218	0,0168	
V	27	19,0	m	0,202		0,0106	0,0164
	28	19,0	m	0,383		0,0201	
	29	19,0	m	0,189		0,0099	
	30	19,0	m	0,419		0,0215	
	31	19,0	m	0,188		0,0098	
	32	19,0	m	0,140		0,0073	
	33	19,0	m	0,476		0,0250	
	34	19,0	m	0,171		0,0090	
	35	19,0	m	0,479		0,0252	
	36	19,0	m	0,565	0,312	0,0297	
MÉDIAS					0,185		0,0167

de capacidade; e 2) na eliminação do sifão para a coleta de água. Todo o conjunto, excepto o Erlenmayer, fica mergulhado num aquário, cheio de água, cuja temperatura é mantida constantemente a 25°C.

A marcha das experiências foi a seguinte: anotados previamente o peso, a pressão barométrica, o volume e o sexo, é o animal introduzido na câmara respiratória pela tubuladura central. Espera-se até que o Tr. fique imóvel no fundo do balão, o que acontece em ca. de 15 minutos. Retira-se, então, a 1.ª amostra de ar, ainda com o aparelho aberto, para as dosagens de O₂ e CO₂ iniciais. A seguir, o aparelho é fechado, e as conexões das rolhas se protegem por uma substância impermeável. Uma hora depois, retira-se a 2.ª amostra, com certo cuidado para evitar a aspiração do líquido de Brodie do manômetro. Restabelece-se o equilíbrio das pressões no interior da câmara pela introdução de óleo mineral no Erlenmayer. No intervalo entre a colheita das amostras, da mesma maneira, corrige-se qualquer desnível do manômetro, indicativo do desequilíbrio da pressão interna. Com esta precaução o Tr., dentro da câmara, fica submetido a pressão constante de oxigênio. Antes de cada coleta de ar, registram-se a temperatura ambiente e a pressão barométrica. No fim da colheita da amostra, uma hora, portanto, após o fechamento do aparelho, é o mesmo aberto e 15 minutos depois inicia-se outra experiência. Durante esse intervalo, os gases contidos no balão são renovados pela agitação rápida, com o que consegui evitar o acúmulo de CO₂ dentro da câmara. Algumas vezes foi o balão retirado do aquário, lavado e seco, para impedir a influência do vapor de água em excesso.

T A B E L A N.º 7

Consumo de O₂ e eliminação de CO₂ por *Trichodactylus petropolitanus* em água destilada (0° — 760 mm Hg)

EXPERIÊNCIA		ANIMAL	CONSUMO DE O ₂		ELIM. DE CO ₂		Q. R.
SÉRIE	N.º	PESO	cm ³ /h/an	mg/h/an	cm ³ /h/an	mg/h/an	
I	1	19,0	0,536	0,646	0,418	0,701	0,779
	2	19,0	0,987	1,190	0,889	1,491	0,900
	3	19,0	0,536	0,646	0,519	0,871	0,968
	4	19,0	0,564	0,680	0,457	0,768	0,810
	5	19,0	0,338	0,408	0,264	0,443	0,781
	6	19,0	0,323	0,510	0,184	0,310	0,435
	7	19,0	0,366	0,442	0,202	0,339	0,552
	8	19,0	0,338	0,408	0,166	0,280	0,491
	9	19,0	0,987	1,190	0,484	0,812	0,495
	10	19,0	1,100	1,326	0,502	0,842	0,456
II	11	9,5	0,705	0,850	0,528	0,886	0,739
	12	9,5	0,846	1,020	0,532	0,893	0,628
	13	9,5	0,282	0,340	0,189	0,317	0,670
	14	9,5	0,282	0,340	0,220	0,369	0,779
	15	9,5	0,423	0,510	0,198	0,332	0,468
	16	9,5	0,423	0,510	0,224	0,337	0,529
MÉDIAS			0,570	0,688	0,373	0,627	0,654
DESvio PADRÃO							0,231

NOTA — Série I — Tr. ♂
Série II — Tr. ♀

Metabolismo respiratório: Consumo de O₂ e eliminação de CO₂ por *Trichodactylus petropolitanus* em início aéreo
(valores a 0° e 760 mm Hg)

EXPERIÊNCIA N.	ANIMAL		CONDIÇÕES		CONSUMO DE O ₂			ELIMINAÇÃO DE CO ₂			Q. R.
	VOLUME cm ³	PESO gr	PRESSÃO mm Hg	TEMP. AMB.	%	cm ³ /h/an	cm ³ /gr/h	%	cm ³ /h/an	cm ³ /gr/h	
1	7,0	8,0	705,2	17,8	0,12	1,234	0,154	0,087	0,894	0,111	0,72
2	7,0	8,0	705,4	18,5	0,10	1,028	0,128	0,073	0,750	0,093	0,73
3	9,0	10,0	705,0	19,2	1,55	15,941	1,594	1,033	10,624	1,062	0,66
4	4,0	4,7	706,6	18,5	0,17	1,748	0,571	0,091	0,935	0,198	0,53
5	4,0	4,7	706,0	18,8	0,10	1,828	0,218	0,087	0,894	0,190	0,87
6	4,0	4,7	704,8	21,0	0,18	1,851	0,391	0,093	0,956	0,203	0,51
7	5,0	5,2	705,8	18,5	0,10	1,028	0,197	0,098	1,007	0,193	0,98
8	5,0	5,8	704,7	21,0	0,40	4,114	0,709	0,279	2,869	0,494	0,69
9	6,0	6,7	704,5	21,5	0,21	2,159	0,322	0,152	1,563	0,233	0,72
10	6,0	6,7	704,9	20,0	0,17	1,748	0,260	0,112	1,151	0,171	0,65
11	6,0	6,7	702,0	22,1	0,28	2,879	0,420	0,212	2,180	0,325	0,76
12	6,0	6,7	704,6	20,5	0,23	2,365	0,352	0,122	1,254	0,187	0,53
Médias					0,30	3,085	0,343	0,203	2,087	0,288	0,67

NOTAS — a) Todos os animais eram fêmeas, com exceção dos das experiências n.º 3 e 7.
b) Os Q. R. foram calculados na base dos valores expressos nas colunas das %.

Pelos números indicados na Tabela n. 8, vemos que as trocas gasosas pelo Tr. colocados em meio exclusivamente aéreo, são bem intensas. O consumo médio do oxigênio foi de 0.30%, ou seja, de 0.343 cm³/gr/h, e o gás carbônico eliminado elevou-se, em média, a 0.203%, o que corresponde a 0.283 cm³/gr/h. O Q.R. médio é de 0.67.

Comparando-se os resultados sumariados na Tab. n. 5 (consumo do oxigênio retirado da água) com os obtidos em experiências anteriores (VALENTE 1945, p. 92 tab. 1), verifica-se que as médias do consumo do oxigênio são aproximadamente iguais. Naturalmente, aqui se consideram, apenas, os casos em que os Tr. foram submetidos às tensões médias, i. é, as que mais se avizinham da taxa normal do oxigênio na água em que vivem os animais. Além disso, nesta comparação, somente se computam os resultados da 1.^a hora, na qual os valores médios foram de 0.253 cm³/h em 1945 e 0.350 cm³/h atualmente. Ainda em outras experiências realizadas em 1943 (p. 307), o consumo médio horário pelo Tr. foi um pouco mais elevado: 0.384 cm³ por hora.

Em comparação com outros Crustáceos Decápodos, o consumo pelos Tr. em meio aquático é relativamente baixo. Assim, enquanto que *Homarus*, *Astacus* e *Palaemon* absorvem, respectivamente 0.07, 0.04 e 0.12 cm³/gr/h (HEILBRUN 1943, p. 259) os valores médios encontrados para os Tr. estão entre 0.010 e 0.016 cm³/gr/h. Parece ser esta uma particularidade dos Brachyuros, pois, também RAFFY (1934, p. 2; 1935, p. 2) verificou baixo consumo de oxigênio em Decápodo desta subordem (de 0.004 a 0.053 para os marinhos e de 0.027 a 0.053 cm³/gr/h para as Telphusas, que são Brachyuros água doce).

Quanto à influência do peso no consumo de oxigênio, encontro uma ligeira discordância entre os resultados agora obtidos e os anteriores (1945, p. 90 e 96). Enquanto naquela época somente pude obter animais de peso entre 7 e 11 grs agora os consegui com peso entre 7,3 e 19,0 e, além disso, pude fazer número mais elevado de medidas do consumo de oxigênio (36 ao todo). Na tabela n. 6 nota-se que, realmente, entre 7,3 e 11 grs, a variação do consumo de oxigênio pelos Tr. é pequena — cerca de 0.102 e 0.218 cm³/h por animal — ao passo que animais de 19 grs chegaram a consumir, em média, cerca de 0.312 cm³/h. Mas se levarmos em conta apenas os resultados médios do consumo de oxigênio medido em cm³/gr/hora, notaremos ser pequena a diferença entre os diversos Tr. de pesos variáveis: o menor consumo foi de 0.0139 para o menor animal (7,3 gr) e o maior, foi de 0.0198 para o Tr. de 11,0 gr.

Acontece, porém, ainda de acôrdo com a tabela n. 6 que os Tr. de 9,5 e de 19,0 grs consumiram menos oxigênio que os de 11,0 e os de 8 grs. Não obstante esta falta de concordância dos resultados, é nítida a influência do peso sobre o consumo de oxigênio. É possível que, com material mais abundante e maior número de experiências, especialmente, se referidas ao peso sêco do animal, se consiga esclarecer esta relação. No momento apenas posso dizer que os meus resultados não concordam com os obtidos por EDWARDS e IRVING (1943, p. 181), e EDWARDS (1946, p. 56), por ex. em *Emerita talpoida* e outros Artrópodos que mostram a grande variação que ocorre nas medidas do metabolismo dos crustáceos, especialmente se levamos em conta o meio diverso, a latitude e as diferenças específicas. Esta questão do consumo de oxigênio em relação à unidade

de peso é bastante complexa e, infelizmente, são escassíssimos os dados da bibliografia a respeito dos animais de climas tropicais. Sob este ponto é de indicar-se o trabalho de GALVÃO (1942, p. 36) que concluiu não ser o metabolismo, nas condições climáticas da cidade de S. Paulo, proporcional à área cutânea, mas bastante proporcional à unidade de peso. Talvez o que GALVÃO verificou para cães na zona tropical, seja aplicável aos crustáceos, o que somente estudos futuros poderão confirmar.

De modo geral poder-se-á dizer que, nos poiquilothermos, o consumo de oxigênio diminui com o aumento do peso, conforme se nota nas referências de MORGULIS (1915) e RAFFY (1933, p. 292) para os peixes; de ALLEN (1919), CHILD (1919), para as planárias; HINO (1929) para a *Pheretima*, etc. Quanto aos crustáceos, além do trabalho de EDWARDS e IRVING já citado, lembro apenas que FOX e WINGFIELD (1937, p. 281) notaram que em *Pandalus*, os indivíduos maiores consomem menos oxigênio, mas FOX (1936, p. 950) e FOX e WINGFIELD (1937, p. 281) não encontraram correlação neste mesmo animal entre tamanho individual e consumo de oxigênio. O metabolismo por unidade de peso é, às vezes, relativo à idade e ao tamanho do indivíduo, e, em geral, as trocas metabólicas decrescem com o aumento de peso corpóreo. Os dados por mim colhidos indicam haver nos Tr. sensível variação entre o peso e o consumo de oxigênio. Isso acontece, aliás, com outros invertebrados, como por ex. *Pectinaria auricoma* e *P. koreni* (WINGFIELD, 1939, p. 106). Infelizmente, não me é possível analisar aqui os fatores que determinariam esta variação. Talvez, nas condições da região tropical se encontrem as causas determinantes do fenômeno. Aliás, mesmo nos homeotermos que têm sido intensamente pesquisados sob este ponto de vista, o assunto ainda está sujeito à intensa discussão (KLEIBER 1947, p. 511).

Os resultados das determinações dos valores das trocas gasosas no meio exclusivamente aéreo em comparação com a das trocas no meio aquático, indicam que os Tr. em ambos possuem um nível metabólico bem definido. Quanto ao consumo médio do oxigênio, os valores médios respectivos mostram que na água o animal, por assim dizer, economiza o oxigênio. Como se notam nas tabelas n. 5 e 8, a 0,343 cm³/gr/h de consumo médio de oxigênio no ar, correspondem 0,015 cm³/gr/h na água. Essa diferença é ainda sensível, quando se consideram os dados da tabela n. 7 em que o consumo médio do oxigênio é de 0.570 cm³/1/h ou sejam 0.0365 cm³/gr/h. Note-se que, neste último caso, o animal foi mantido em água destilada, sendo nítida a influência da falta de elementos minerais que ocorrem na água da torneira. Além disso, os Tr. que serviram para as experiências indicadas na tabela n. 8 eram quasi todos jovens, de pequeno peso, enquanto os demais (Tab. 7) tinham, na maioria, o duplo do peso destes. Como já foi visto à p. 293, os Tr. apresentam a característica singular de, contrariamente a muitos outros invertebrados, consumirem tanto mais oxigênio quanto mais pesados forem.

À parte estes fatores agora considerados, poder-se-á notar que a falta de elementos minerais, que são elementos osmo-reguladores, é nítida. Se tomarmos, por ex., o mesmo Tr. em ambas as experiências (na água da torneira e na água destilada), o consumo do oxigênio pelo animal mantido na água destilada é bem mais alto que o do colocado na água da torneira (0.042 cm³/gr/h na primeira e de 0.014 cm³/gr/h na última, Tr. de

grs 9,5). Sabe-se que a instabilidade da água destilada concorre grandemente para grande variação do teor dos gases. Talvez seja esta a causa da diferença aqui apontada. Por outro lado, o pH da água destilada anda ao redor de 5.5, ao passo que o da água da torneira fica próximo de 8. Já vimos à p. 284, a influência do pH sobre os batimentos dos escafognatitos. É fóra de dúvida ser este um fator de importância no estabelecimento da diferença mencionada. Na água da torneira utilizada, o conteúdo mineral era o seguinte:

CONTEUDO MINERAL DA ÁGUA DA TORNEIRA

Valores em mg per 100 cm³

D I A S	Mg	P	Ca	K	Na	Fe
18 ...	0.432	0.00480	4.320	0.1810	—	—
28 ...	0.195	0.00639	2.396	0.0536	0.201	0.00365
30 ...	0.270	0	5.245	0.1260	0.239	0.00550
MÉDIA ...	0.299	0.00559	3.987	0.1203	0.220	0.00457

Idênticas diferenças encontram-se quanto à eliminação do gás carbônico. Para 0.288 cm³/gr/h eliminados em média pelo Tr. no meio aéreo, encontram-se 0.374 cm³/h, ou seja, em média, 0.024 cm³/gr/h pelos animais em água destilada.

A relativa uniformidade que se verifica nos Q.R. em meio aéreo (0.67) e em meio aquático (0.65), mostram, evidentemente, que os Tr., ao abandonarem seu "habitat" natural, não obstante aumentarem o consumo de oxigênio e a eliminação do gás carbônico, conservam o Q.R. Isto é tanto mais interessante se lembrarmos ser o ar muito mais rico em oxigênio que a água, o que vale dizer, embora os Tr. encontrem maior quantidade de oxigênio à sua disposição, absorvendo-o por mecanismo ainda não perfeitamente elucidado, mantém aproximadamente o mesmo quociente respiratório nos dois meios. O exame da tabela n. 8 mostra que o Q.R. em meio aéreo sempre esteve abaixo da unidade, sendo 0.98 e 0.51 os valores máximo e mínimo alcançados, e a média 0.67. O fato do Q.R. em meio aquático aproximar-se tanto do Q.R. em meio aéreo indica que, naquele meio, os Tr. não ficaram em ambiente confinado, o que justifica a preferência dada aos métodos desta pesquisa. Não fóra o uso da água corrente, a agitação do ar e a manutenção dos animais sob tensão constante de oxigênio, o que se conseguiu graças às modificações introduzidas nos aparelhos empregados, certamente a taxa de gás carbônico seria mais elevada, modificando, consequentemente o Q.R. Isto concorda com a asserção de JOLYET E REGNARD (1877, p. 632) segundo a qual, em meio confinado o oxigênio gradualmente se esgota, do que resulta uma elevação da taxa de gás carbônico e, portanto, o Q.R. tende a aproximar

e superar a unidade. Tal fato aqui não ocorreu pois a água foi continuamente renovada.

Já foi anotado à p. 286 que, no ar, os escafnatitos quasi não pulsam, muito irregularmente, e que, portanto, não servem para a renovação do ar na câmara brânquial. Ainda mais, já foi visto que nos Tr., em meio aéreo, o oxigênio do ar deve ser absorvido por difusão. Em tais condições vale o quanto afirma KROGH (1941, p. 60) que os animais portadores habitualmente de sistema respiratório desta natureza apresentam o que êle denomina de respiração de emergência. É o que acontece com os Tr.

Contrariamente aos resultados a que chegou KALMUS (l. c., p. 756) com o *Astacus*, os Tr. em meio aéreo podem viver tempo relativamente longo, ao passo que a resistência do *Astacus* nesse meio é bem curta. Aquele autor julgou serem patológicas as condições do meio aéreo para o *Astacus*, e, mesmo assim, êste crustáceo é capaz de conservar seu balanço metabólico bem equilibrado por curto tempo, durante o qual êle mistura, por meio de movimentos normais dos escafnatitos, ar e água no espaço da cavidade brânquial, enquanto a eliminação do CO₂ se modifica um pouco (p. 59).

Além do trabalho de KALMUS tantas vêzes citado, encontrei outro importante publicado por BRUNOW (1911), que contem os resultados de suas investigações sôbre o metabolismo basal de *Astacus*, sendo clássicas as curvas que apresenta sôbre as relações do consumo do oxigênio com a temperatura. Os dados relacionados por êste autor, tanto quanto ao oxigênio do ar e da água consumido como ao gás carbônico eliminado em ambos os meios, embora referentes a *Astacus*, têm aproximadamente as mesmas características dos que acabo de apresentar relativos aos Tr., i. é, no ar o metabolismo é mais ativo (p. 245). Embora em suas conclusões BRUNOW (l. c. p. 263) adverte não serem adequadas as pesquisas sôbre a respiração no ar por darem valores completamente discordantes, em particular às relativas ao consumo do oxigênio, os meus resultados com Tr. não corroboram esta afirmação de BRUNOW como se pode notar na tabela n. 8, o que julgo ser devido à diferença do material, i. é, entre *Astacus* e Tr.

Certamente, não permite comparação o quanto é referido para *Astacus* como o que disse sôbre os Tr. O meio naturalmente habitado pelo *Astacus* são águas frias em zona temperada, ao passo que os Tr. ocorrem em águas de elevadas temperaturas, em zonas tropicais, de condições completamente diversas, portanto. Mas ambos podem resistir fóra d'água durante certo tempo, que é muito curto para os *Astacus*, e bastante longo no caso dos Tr.

Idênticas experiências fez RAFFY (1935, p. 2) com *Brachyuros* marinhos das zonas frias e das temperadas (*Grapsus*, *Carcinus* e *Portunus*), os quais também podem respirar o oxigênio do ar atmosférico. Os resultados de RAFFY indicam que êsses crustáceos absorvem quasi tanto de oxigênio da água como do ar: de 0.051 a 0.074 cm³/gr/h na água para 0.004 a 0.053 cm³/gr/h no ar. Os Tr., como se pode ver nas tabelas 5 e 8, apresentam valores diferentes.

Resta saber o funcionamento do sistema brânquial em meio aéreo. Sendo as brânquias de Tr. recobertas por delgada camada de quitina,

parece ser difícil a passagem de oxigênio do ar diretamente, através dessa lâmina. Quero crêr que se poderia aplicar aqui o que diz CARTER a respeito (1931, p. 15 e 16), e que já foi mencionado à p. 263.

D.

DISCUSSÃO E CRÍTICA DOS RESULTADOS

O mecanismo regulador da respiração dos Tr. reside principalmente no funcionamento dos escafognatitos. Como se sabe, consideram-se três tipos de regulação respiratória nos crustáceos que, com certeza, a possuem: movimentação dos escafognatitos, movimentação dos chamados "pedes spurii" (patas abdominais) e fechamento rítmico do anus, o que promove a entrada e a saída de água pelo intestino. Nos Tr. ocorre o primeiro tipo, se bem que não deva ser êsse o único meio de que se serve o animal para regular a respiração. Realmente, dotado da peculiaridade de retirar o oxigênio diretamente do ar, nesse fenômeno não intervêm os escafognatitos. A regulação aqui deve operar-se por difusão. Nos pulmões de difusão (FRAENKEL 1930, p. 661) geralmente ocorrem certos movimentos das paredes pulmonares, mas é bem duvidoso que êles promovam ventilação, e, esta, se existe, sem dúvida não se compara à que se opera nos pulmões de ventilação (KROGH 1941, p. 57). Nos animais providos tipicamente de pulmões de difusão, como por ex., os Escorpiões, admite-se a ocorrência de ligeiros movimentos das lamelas pulmonares, a provocar ventilação que é também auxiliada pela circulação do sangue nas lamelas respiratórias (ZOOND 1931b, p. 266). Isto, possivelmente, acontece com os Tr. quando expostos ao meio exclusivamente aéreo. A riqueza de vascularização das lamelas brânquiais pode concorrer para auxiliar a ventilação. Acompanhando, porém, a opinião de ZOOND (l. c.), teoricamente, pelo menos, o processo de difusão não exige a existência de mecanismo ventilador. Êsse autor, juntamente com CHARLES (1931, p. 256), verificou que *Potamonautes* escafognatitoectomizados se comportam no ar como os não operados ao passo que, na água, os primeiros reduzem extremamente seu metabolismo e acabam morrendo. A idênticos resultados também cheguei com os Tr. (vêr p. 285). Resta ainda, todavia, por explicar, o processo de difusão do oxigênio através das lamelas quitinizadas. Que elas sejam permeáveis ao oxigênio da água, é fóra de qualquer dúvida; mas a permeabilidade ao oxigênio do ar, deve ser ainda provada. Talvez se possa admitir, neste caso, a opinião de CARTER (1931, p. 16), que julga que o oxigênio do ar não atravessa diretamente as lamelas brânquiais, mas que se dissolve primeiramente na água aí imobilizada, e a respiração aérea se transforma assim, em aquática. Como se vê, trata-se apenas de hipóteses que requerem outras experiências para serem fundamentadas. Ultrapassaria os limites do presente trabalho abordar esta questão, mesmo porque tive em mira, antes estudar alguns aspectos do mecanismo da respiração de um crustáceo tipicamente anfíbio do que penetrar a fundo na questão da permeabilidade das brânquias ao oxigênio atmosférico.

Ainda quanto à difusão do oxigênio do ar através das brânquias convem lembrar que por ocasião do exame dos Tr. com as brânquias expostas pela retirada de uma parte da carapaça para estudo da circulação da água na câmara, verifiquei inúmeras vêzes, movimentos de ascensão e de descensão das brânquias. Formando, como se viu, em conjunto um cône de base ventral, nota-se sob a lupa a subida e o abaixamento do ápice do cône. Tais movimentos aumentam e diminuem, naturalmente, o volume da câmara, provocando, como consequência, ventilação. Julgo que a movimentação das brânquias corra por conta da movimentação das patas, visto serem quasi tôdas essas brânquias, artrobrânquias.

Os resultados das determinações dos gases durante a fase aquática e a aérea, podem explicar porque os Tr. são capazes de resistir tanto tempo fóra d'água. Como se viu (p. 300) o animal conserva o quociente respiratório, não obstante consumir mais oxigênio e eliminar mais gás carbônico. Isto parece-me ocorrer por conta do poder que os Tr. devem ter de regular a taxa glicêmica, tal como acontece com *Cancer pagurus*, segundo se lê nas informações de FLORKIN (1939, p. 204). Não pude medir a taxa glicêmica dos Tr., mas o seu comportamento, neste particular, lembra o de *Cancer*, i. é, como êste, os Tr. são crustáceos de temperamento calmo, "dormeur", como diz FLORKIN.

Por outro lado, se o mecanismo da passagem do oxigênio do ar para o sangue dos Tr. ainda não está esclarecido, é fora de dúvida que a resistência dêstes animais em meio aéreo se deve à sua capacidade de reter certa quantidade de ar dentro da câmara brânquial. Neste particular, os Tr. podem ser incluídos entre os animais higrófilos, na nomenclatura de HESSE (1924, p. 385).

A disposição da quitina nas brânquias dos Tr. faz-se de tal modo que deixa livre a face dorsal e a ventral das lamelas, o que, além de dar-lhes a rigidez necessária, permite a existência de uma superfície epitelial por onde a difusão do oxigênio se pode dar. Como quer que seja, tais estruturas parecem-me condição suficiente para tornar possível que o animal viva tão longo tempo no meio aéreo. O fato de o Tr. resistir durante 30 dias no laboratório, fóra d'água, pode ter explicação na alta percentagem do estado higrométrico que existe em São Paulo na maioria dos meses do ano (ca. de 95%), isto é, no fato de haver úmidade suficiente para deixar sôbre as lamelas brânquiais o delgado filme de água de que fala CARTER (l. c.), para possibilitar a dissolução do oxigênio e sua consequente passagem para o sangue.

Pelo estudo do funcionamento dos escafognatitos verifica-se serem essenciais à respiração aquática. Promovem êles a renovação do meio na câmara brânquial. Os resultados a que cheguei com os Tr., neste particular, são concordantes com os de ZOOND e CHARLES (1931, p. 257) em *Potamonautes*. Nota-se que a elevação da tensão de oxigênio da água altera pouco a frequência, ao passo que a queda da tensão dêsse gás, determina forte aceleração dos batimentos, o que está de acôrdo com os resultados obtidos por KALMUS (1930, p. 758), FOX e JOHNSON (1934, p. 10), SEGAAR (1935, p. 503) e LINDROTH (1937, p. 3) em *Astacus*. A mesma peculiaridade foi pesquisada por v. HEERDT e KRIJGSMAN (1939, p. 39) em *Eriocheir sinensis*, também Brachyuro, que invadiu a Europa,

e seus resultados não diferem, em essência, dos aqui mencionados para Tr. Quanto ao gás carbônico, notou-se que os Tr. são sensíveis à influência deste elemento, a saber: pequenas elevações da taxa do gás na água provocam aumento da frequência dos batimentos dos escafnatitos. Na água saturada com gás carbônico os Tr. são narcotizados. Aliás, esta reação dos Crustáceos Decápodos ao excesso de anidrido carbônico é, de há muito conhecida, pelo menos em *Cambarus*, conforme os trabalhos de POWERS (1914, p. 178). Esta reação também se observa em vários outros animais aquáticos (SHELFORD 1918, p. 39).

Resta, finalmente, comentar os resultados da influência da temperatura sobre os órgãos da ventilação. A Fig. n. 2 mostra o aumento da frequência em relação com a elevação da temperatura. Como foi dito, o optimum é atingido a 27°C.

E.

RESUMO

O estudo que acabo de fazer sobre o "Mecânismo da Respiração de *Trichodactylus petropolitanus* (GOELDI)", conduz a vários resultados que poderão ser assim resumidos:

1. As brânquias de Tr. são rígidas, quitinosas, e de fórmula $9 + 3$ Ep.

2. A câmara brânquial de Tr. é provida de duas fendas: a inalante localizada na articulação do chelípede com o brânquiostégito e a exhalante no epistômio. Eventualmente a água póde, também, penetrar pelos pertuitos da articulação do brânquiostégito com os esternitos.

3. As superfícies endopleural e a exopleural do sistema brânquial são libertadas dos detritos pela ação dos epipódios (flabella).

4. Os órgãos reguladores da ventilação da câmara brânquial são os escafnatitos, os quais são imprescindíveis à respiração em meio aquático.

5. Os escafnatitos batem com a frequência de 120 por minuto em média, o Tr. achando-se em água de 5-6 mg/l de oxigênio por litro e a 23°C.

6. A frequência e a intensidade dos batimentos dos escafnatitos variam de acôrdo com a temperatura, com a presença da água, com as excitações mecânicas diretas e indiretas, com as tensões de O_2 e as de CO_2 e com o pH.

7. O optimum de temperatura é de 27°C e o do pH 8.

8. No meio aquático a frequência dos batimentos dos escafnatitos aumenta com a diminuição da tensão do oxigênio; a elevação desta tensão acima de 6 mg/l não tem efeito sensível sobre a frequência.

9. No meio aquático a elevação da taxa de gás carbônico provoca, quando pequena, aumento da frequência e diminuição da amplitude dos batimentos dos escafnatitos; e, quando em excesso, determina a narcose do animal.

10. O consumo de oxigênio pelos Tr., em meio aquático varia com a idade do animal (indicada pelos pesos) mas não em relação à unidade de peso.

11. O Q. R. em meio aquático é, em média 0.654, e em meio aéreo é, em média 0.67.

12. A discussão destes resultados é feita no presente trabalho.

13. O fato dos *Trichodactylus* resistirem durante muito tempo fóra d'água indica que, no ar, os Tr. têm uma respiração de emergência.

14. Não obstante ser o Q. R. em meio aéreo igual ao Q. R. em meio aquático, as trocas de gases naquele meio são mais intensas que neste.

15. É evidente a influência do pH sobre a ventilação. Os batimentos dos escafnatitos cessam quando o Tr. é mantido em água a pH 5.

16. A direção da corrente da água dentro da câmara brânquial foi estudada e determinada experimentalmente. Quando os Tr. se acham imersos na água, há na câmara brânquial, uma diminuição de pressão que provoca a entrada da água até as regiões posteriores da câmara.

F.

SUMMARY

Respiratory mechanism of *Trichodactylus petropolitanus* (Goeldi).

Trichodactylus petropolitanus (Tr.) [*Crustacea-Decapoda-Brachyura*] living in the creeks and rivers of the outskirts of São Paulo, is able to absorb oxygen from fresh-waters and from air, as many characteristic amphibian crustaceans of tropical waters do. These are poor oxygenated waters (CARTER and BEADLE 1930; WILLMER 1934; CARTER 1934; WRIGHT 1934, 1936, 1937, 1938; KLEEREKOPER 1939, 1940, 1941 and 1945; SAWAYA 1946 and others), and many crustaceans live in them (v. BRAND 1946, p. 99). The ability to grow up in such poor oxygenated waters depends on several factors, one of the most important being the capacity of regulation of respiratory mechanism. The scope of this paper is to present the results of several experiments performed in order to elucidate this mechanism in its two principal points: 1. ventilation of the respiratory system and 2. respiratory metabolism.

The bibliography of the so called air-breathing land and fresh-water crabs has been largely reviewed and criticised in the present paper. It is well known that many of those crabs have some peculiarities in their respiratory system, as, for example, reduction of the number of gills, several inhalant apertures, etc. A detailed description of the respiratory system of Tr. is presented and it is demonstrated that Tr. possess: 1. only two respiratory apertures one posterior (inhalant), between the branchiostegite and the coxa of the first chelipede, and one anterior (exhalant) located in the region of the stoma; 2. the branchial formula is $9 + 3$ Ep, which means nine gills and three epipodites. That formula is very close that of *Cancer* (HUXLEY 1878, p. 759-761; PEARSON 1908, p. 132). These epipodites are used to clean the branchial surface. All flabella of those epipodites have the same purpose, as has been seen in operated Tr., in which the gill-chamber was open. Flabellum of the

3. maxillipede is longer than those of the 2. and 1. ones, but they have the same importance because the first one cleans the exo-pleural surface of the gills and the others do the same in the endopleural surface. The scaphognathites are described. They are peculiar in Tr. (Est. II, Fig. 7).

1. Ventilation

The branchial chamber of Tr. communicates with the environment by two respiratory apertures above referred to. Sometimes, however, that communication may be done through holes in the articulation of the branchiostegite and the coxae of pereopods. The current of water flowing in through the inhalent aperture crosses the branchial chamber from back to forward and is expelled by the exhalent aperture. The scheme (Fig. 1) and the formulae proposed by BOHN (1903, p. 70) to explain the movement of the current of water for *Brachyura* are discussed (see p. 272).

To study the direction of the current of water in the gill chamber the following experiments have been made:

1. Tr. placed in a dish full of water was injected with water colored by Aquadag (*), the needle being introduced through the inhalent aperture. Immediately after the injection some bubbles of air appeared in the exhalent aperture and were followed by the colored fluid.

2. Some drops of the colored solution, which were placed near the inhalent aperture (Tr. under water) were promptly drawn in and expelled by the anterior aperture. There is evidently an aspiration of the colored fluid by the gill chamber.

3. A small glass manometer (2 mm inner diameter) is fixed tightly in the dorsal carapace in such a manner that one end opens into the aero-branchial-chamber. Immediately after the introduction of the manometer in this chamber, the water was raised in the other branch. This indicated clearly that in the chamber a higher pressure exists than outside. In Tr. under these conditions, a colored liquid which had been injected in the same way as in (1) flowed at the exhalent aperture, but did not appear in the manometer.

4. With Tr. out of water the same manometer was fixed through a small hole in the dorsal carapace. The level of water at both branches was not affected, but if the animal was maintained under water, a difference of level of water in the manometric branches was observed immediately: the water raised in the free branch, indicating the difference of pressure mentioned above.

5. Tr. under water was freed from its dorsal carapace and examined under microscope. Water was removed by both scaphognathites and passed through the canal to the exhalent aperture. A small quantity of water is stored in the gill-chamber, and periodically removed by the movements of the scaphognathites.

(**) Aquadag has been provided by Acheson Colloids Corporation — Port Huron, Mich., to whom we present our thanks.

These experiments show that: 1. the current of water flows through the gill-chamber from back to forward; 2. the stored water became less oxygenated and is removed to the exterior by the movements of the scaphognathites; 3. the movements of these organs cause a new flow of oxygenated water sucked through the inhalent aperture; 4. the flowing of water into the branchial chamber produces a rising of the internal pressure; 5. Tr. out of water does not show difference between internal and external pressure. In this case, a thin film of water remains on the branchial surfaces and the air circulate through the branchial chamber. When Tr. is laying out of water, both scaphognathites practically do not work; 6. Tr. semi-plunged under water shows both scaphognathites beating regularly. By these movements water and air circulate in the gill chamber.

To study the beating of both scaphognathites the graphic method has been used as described by KALMUS (1930), FOX and JOHNSON (1934) and SEGAAR (1935). This method has been severely criticised by OLTROFF (1935), SCHLIEPER (1937, p. 301), SCHLIEPER and PETERS (1937, p. 95) and they tried to record the beating of both scaphognathites by the so called acoustic method. The results of the cited authors are not better than those of the former. Notwithstanding, we tried this acoustic method to detect the movements of the scaphognathites of Tr. This method failed, probably because the noises of the scaphognathite beats are hardly heard through the sthetoscope. On the other hand, the movements of the maxillipedes and mandibles interfere strongly. By the graphic method several good records have been obtained. Tr. were plunged under 2000 ml of tap water at 22°C in a 3000 ml aquarium, and the scaphognathites connected with the level of a kymograph. Graph n. 1 (Est. III) shows normal beating and n. 2 indicates the phases of the movements of the scaphognathite recorded at high speed of the drum. The straight line corresponds to the lowering of the scaphognathite which is much more rapid than rising. It seems that this fact is related to the undulatory motion of these organs, as BOCK (l. c., p. 86) pointed out in *Astacus*. Graphs n. 3 and 4 show both organs at the same intensity and rythm. Sometimes, however, assynchronism occurs (Graph n. 5). In all cases mentioned above, the temperature was maintained at 23°C and the tension of oxygen in water oscillated between 5 to 6 mg/liter.

Rising the temperature determines an acceleration of the beats (Graphs n. 7-8 and Text-Fig, n. 2). Q_{10} was very high (= 6).

Both scaphognathites are affected in their movements by several stimuli. Lack of water, mechanical stimulation, etc. provoke stopping of beating (Graph n. 10). Direct stimuli applied to the antennae give to the same results (Graph n. 11).

If water is removed from the aquarium, both scaphognathites beating ceases, but continues when water is added.

The tensions of oxygen in water interfere strongly with the movements of those organs. Gradually rising of tension of oxygen in water (from 6.7 to 18 mg/O₂/liter does not determine evident modification in the beating, but if the tension of this gas is lowered (to 3.1 mg/liter) beating increases to 234 minute (Graphs n. 12 to 23 and Text-Fig. n. 3).

Influence of carbonic dioxide on the movements of the scaphognathites is a question still open to discussion. Increase of CO₂ tension of water

has been obtained by bubbling the gas through water protected against the atmospheric gas by a thick layer of mineral oil, as indicated by SAWAYA (1945, p. 148). Before bubbling CO₂, records of normal scaphognathites movements and quantity of CO₂ and O₂ of water were noted. At O₂ = 9 mg/ liter and CO₂ = 15,2 mg/ liter the velocity of the beats was 120 per minute (Graphs n. 24-30). By rising CO₂ to 172 mg/liter (O₂ = 1.1 mg/liter) the number of beats reached to 150 per minute (Graph n. 25). These records shows several pauses. By lowering of CO₂ content in water (71.14 mg/liter and O₂ = 9 mg/liter) the movements returned (Graph n. 26) to the normal frequency. Graphs n. 28-30 indicates some different phases of the scaphognathite beating, respectively to CO₂ = 116,88 mg/l and O₂ = 2 mg/l; CO₂ = 15 mg/l and O₂ = 9 mg/l and CO₂ = 188 mg/l and O₂ = 2 mg/l. On record n. 29 the irregularities are due to interference of the maxillipedes movements.

pH influences also the movements of the scaphognathites. In all experiments described above water pH varied between 8,0 and 5,0. When pH lowers to below 5,0, frequency and intensity of the scaphognathites beat decrease until ceasing. Text Fig. 4 shows the relation between the influence of CO₂ and that of pH of water on the frequency of the scaphognathites beats.

It is quoted by BOHN (l. c.) that the scaphognathites do not function regularly out of water. The results of the experiments carried on here agree with those of BOHN and those ZOOND & CHARLES (1931, p. 253) on *Potamonautes*. When plunged under water, Tr. with both scaphognathites removed, dies quickly; and, in air, they are able to live for a long time deprived from scaphognathites.

2. Respiratory metabolism

Attempt has been made to determine the respiratory metabolism of Tr. In other paper (VALENTE 1945, p. 87) it has been stated that within certain limits, Tr. is independent of the oxygen tensions of water. On the other and Tr. can live 30 days out of water in dry air. Preliminary trials soon showed that the oxygen consumption in air would be not less than that absorbed in aquatic phase. To prove this, some experiments have been carried on to determine 1) the amount of oxygen consumed in water and in air; 2) the amount of carbonic dioxid eliminated in both instances and 3) the aerial and aquatic RQ.

Oxygen consumption has been calculated using a modified respirometer of MERKER (MERKER and BRÄUNIG 1927, p. 297). Formulae proposed by KALMUS (1930, p. 276) are used to calculate the respiratory rate. A 300 cm³ glass cylinder of 5 cm of diameter and closed at both extremities rubber corks was used as respirometer chamber (Fig. 5, A). Through these corks the chamber is connected 1) with the reservoir (B) of 8000 ml full of water and 2) with two funnels (E and F) each one having a capacity of 300 ml. Any bubble of air in the chamber is dropped out by tube C, after introducing of the animal and filling with water. Reservoir B contains an agitador and is connected with a compressor by tube d for aerification. All assembly is put in a large aquarium filled with water at constant temperature of 25°C.

The animal is introduced in the respiratory chamber and after 15 minutes it remains calm and motionless in the bottom. Samples of water are withdrawn by the following manner: 1. Dropping of water from the chamber to the first funnel E is regulated by a Hoffmann forceps, in order to obtain flowing of 500 ml per minute — this is the 1st. sample; 2. after collecting 1st. sample, water is permitted to flow from the chamber to the 2nd. funnel F at the rate of 300 ml in 29,5 minutes — this is the 2nd. sample; 3. this latter operation is repeated once again and the 3. sample is drawn; 4. finally, the first operation is repeated and the 4th. sample is withdrawn.

From the funnels the water pass to a WINKLER flask of about 250 ml (It was used 206,6 ml of Water). Oxygen has been determined by WINKLER method. Oxygen consumption (x) per animal and per hour is calculated by Kalmus' formula:

$$x = \frac{C_1 y_1 - C_2 y_2}{t_{300}} = \text{mg}$$

in which C_1 and $C_2 = \frac{T \times 300 \times 60'}{V - 2}$

(T = titre of thiosulfate solution corresponding to O_2 ; V = volume of water used, that is, 206, 6 ml; y_1 = quantity of thiosulfate; t_{300} = time in second, that is, time in which water has been withdrawn from the chamber to the funnel F).

All Tr. fastened 24 hours previously of each experiment. Weight of each animal, barometric pressure and temperature of air have been also recorded before and just after each experiment. The respirometer was placed in the laboratory room in such a manner as not to permit reflex in the glass tube and in aquarium, in order to avoid the so called effect of number, as has been demonstrated in these crustaceans by VALENTE (1943, p. 307).

Samples were obtained also to know the carbonic dioxide eliminated, using the method of TILLMANS and HEUBLEIN modified by WINKLER and KOLTHOFF (ap. WERESKAGIN, ANICKOVA and FORSCH 1931, p. 21).

The advantages of the method described above are the following: 1) use of current water which is the normal habitat of Tr.; 2) avoiding mineral oil to protect water against atmospheric gas; 3) collecting of large quantity of water for determination of oxygen and carbonic dioxide, 4) use of simply formulae by which direct results are obtained, 5) supplying the respiratory chamber with large volume of water, that is more than 100 times its own volume to maintain the respiratory equilibrium, as recommended by GEYER and MANN (1939, p. 443).

Preliminary tests with the apparatus showed that the mean error is never higher than 0.7 per cent. In order to know at what velocity water has to run through the respiratory chamber without oxygen intake by Tr., some experiments were run and measures of the quantity of this gas in samples withdrawn at the same time from reservoir B and funnel F

were made. Results recorded in Table 2 indicate that at a velocity of 500 cm³ per minute there is no consumption of oxygen.

This interval of flowing has been calculated also by collecting samples from both funnels *E* and *F* from 29'7" to 31'4", that is, the time during which 300 cm³ of water flow through the respiratory chamber. Fifteen samples were collected (Table n. 4) at this interval.

Results of several experiments performed to know the oxygen consumption by Tr. are registred in Table n. 5. The mean value is 0.015 cm³/gr/hour. Other experiments has been made to relate the weight of the animals with oxygen consumption. Table 6 summarises these results. The oxygen consumed increases as the weights of the animals augments. The aquatic RQ is indicated in table 7 and values oscillate between 0.435 and 0.779 (mean = 0.654).

To determine the oxygen consumption from air the respirometer of SAWAYA (1947, p. 44) for amphibians has been adopted to the purpose. Results of these experiments are recorded in Table 8. The consumption of oxygen was of 0.30% or 0.343 cm³/gr/hour and the value of the carbonic dioxide eliminated is higher, a mean of 0.203% or 0.283 ml/gr/hour having been found. The mean of RQ is 0.67. The mean values of the aereal and aquatic RQ are very close. In comparison with other *Brachyura*, as for example *Homarus*, *Astacus*, and *Palaemon* (HEILBRUN 1943, p. 259) oxygen consumption of Tr. is lower in water.

Discussion of the results

The regulation of respiratory mechanism in Tr. is dependent on the function of both scaphognathites, one of the well known types of this mechanism. Ventilation of the gill-chamber is caused, chiefly, by the movements of the scaphognathites. During the aereal phase, absorption of oxygen through the gill surface is made by diffusion. As has been admitted by CARTER (1931, p. 15) these *Brachyura* have, during that phase, the gill surface covered with thin film of water in which the oxygen of atmospheric air has to be dissolved to reach the internal medium. In this case, the gills of Tr. would function like the so-called lungs of diffusion (KROGH 1941, p. 44). It is possible, sometimes to see some movements of the gills, movements of the same kind as those described by ZOOND (1931b, p. 266) in Scorpions. These movements may facilitate the diffusion of air in the gill-chamber. In the aquatic phase it is evident that the aeration of the gill-chamber is promoted by the movements of the scaphognathites, in the same way as has been pointed out by ZOOND & CHARLES (1931, p. 257) in *Potamonantes*. Lowering of tensions of oxygen in water determines acceleration of the beats of those organs, as have been asserted by KALMUS (1930, p. 758), FOX & JOHNSON (1934, p. 10), SEGGAAR (1935, p. 503) and LINDROTH (1937, p. 3) in *Astacus* and by v. HEERDT and KRIJGSMAN (1939, p. 39) in *Eriocheir sinensis*.

Tr. is very sensitive to the variations of the quantity of carbonic dioxide in water. When this fluids is saturated with the gas, Tr. will be narcotised.

Finally, the several experiments performed seem to lead to the following conclusions:

1. Tr. possess hard, chitinous gills and its formula is $9 + 3 \text{ Ep.}$
2. Endo- and exopleural surfaces of the gills are cleaned by the movements of the epipodites.
3. Ventilation of the gill-chamber is promoted by the movements of the scaphognathites. These organs are of vital importance for the animal living in water.
4. Frequency of the scaphognathites beating is, in mean, 120 per minute, Tr. in water of 5-6 mg/liter of oxygen at 23°C.
5. Temperature, direct and indirect mechanical stimulation, tensions of oxygen, and of carbonic dioxide and pH of water affect strongly the frequency and rythm of both scaphognathites beatings.
6. Optimum of temperature is 27°C and of pH is 8 (Text-Figs. n. 2 and 4).
7. In aquatic phase, the frequency of the scaphognathites movements increases when the tension of oxygen of water decreases. Increasing of this tensions is effective only when its value is less than 6 mg/liter.
8. Small increasing of tension of carbonic dioxide in water determine rising of the frequency of beating of the scaphognathites. High tensions of this gas narcotise the animal.
9. Oxygen consumption of Tr., in water, varies with the age of the animals (indicated by the weight) but not in relation with the weight unity.
10. RQ, aerial and aquatic, has aproximately the same value which is, in mean, 0.67.
11. Tr. is able to live long time (30 days) out of water. In this case, they have the so called "emergency respiration"

G.

BIBLIOGRAFIA

- Allen, G. D. 1919** — The Rate of Oxygen Consumption during Starvation, Growth and Cyanide in Relation to the Method of Susceptibility to Potassium cyanide as a Mesure of Rate of Metabolism. Amer. J. Physiol., v. 49, pp. 420, ap. **WING-FIELD, C. A. 1939.** **Andersen, K. Th. 1928** — Die Abhängigkeit der Herzschlagzahl bei Eidechsenembryonen (*Lacerta agilis* L.) von der Keimlingsgrösse und der Temperatur. Zs. vergl. Physiol., v. 9, p. 178-211. Berlin. **Audouin, V. e Milne-Edwards, H. 1828** — De la respiration aérienne des Crustacés et des modifications que l'appareil branchial présente dans les Crabes terrestres. Ann. Sc. Nat., Sér. Zool., v. 15, pp. 85-91, Paris. **Babák, E. 1921** — Die Mechanik und Innervation der Atmung. em: **WINTERSTEIN** Handb. vergl. Physiol., v. 1, n. 2, XII+1052 pp. Jena. **Balss, H. 1927** — Decapoda, em: **KÜKENTHAL e KRUMBACH** Handb. Zool., v. 3, 1 pt., pp. 840-1038. W. Gruyter, Berlin e Leipzig. **Bate, C. S. 1888** — Report on the Crustacea Macrura. Voyage Challenger, Zool., v. 24, XC+942 pp., 150 t. London. **Bock, F. 1925** — Die Respirationsorgane von *Potamobius astacus* Leach. Ein Beitrag zur Morphologie der Decapoden. Z. wiss. Zool., v. 124, pp. 51-117. Leipzig. **Bohn, G. 1903** —

Les mécanismes respiratoires chez les Crustacés Décapodes. Essai de physiologie évolutive, éthologique et phylogénique. Bull. Sc. France et Belgique, v. 36, 374 pp. Paris.

Borradaile, L. A. 1922 — On the Mouth parts of the Shore Crab. Journ. Linnean Soc., London, v. 35, pp. 115-142. London.

v. Brand, T. 1946 — Anaerobiosis in Invertebrates. Biodyn. Monogr. n. 4, 328 pp., Normandy, Mo.

Brues, C. 1927 — Occurrence of the marine Crab, *Callinectes ornatus*, in brackish and fresh-water. Amer. Nat., v. 61, pp. 566-568, New York.

Brunow, H. 1911 — Der Hungerstoffwechsel des Flusskrebsses. Zeit. allg. Physiol. v. 12, pp. 215-276. Jena.

v. Buddenbrock, W. 1928 — Grundriss der vergl. Physiologie. VII+830 pp., ed. Borntraeger, Berlin.

Carter, G. S. 1931 — Aquatic and aerial respiration in animals. Biol. Rev., v. 6, pp. 1-35. Cambridge.

1934 — Results of the Cambridge Expedition to British Guyana 1933. The fresh-waters of the rain-forest to British Guyana. Journ. Linn. Soc., v. 39, pp. 147-193, t. 1-2. London.

Carter, G. S. e Beadle, L. C. 1930 — The fauna of the swamps of the Paraguayan Chaco in relation to its Environment. I. Physicochemical nature of the Environment. Ibidem, 37, pp. 205-258.

Child, C. M. 1919 — A Comparative Study of Carbon Dioxide Production during Starvation in Planaria. Amer. J. Physiol., v. 48, pp. 231, ap. WINGFIELD, C. A. 1939.

Claus, C. 1885 — Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen. Arb. Zool. Inst. Wien. v. 6, pp. 1-108. Wien.

Costa Jr., J. B. C. 1942 — Caranguejos necrófagos. Arq. Soc. Md. Legal e Criminologia, v. 13, n. 1-3, pp. 113-124. São Paulo.

Cuvier, G. e Duméril, A. M. C. 1828 — Rapport fait à l'Académie Royale des Sc. sur un Mémoire de MM. Audouin et Milne-Edwards: la respiration aérienne des Crustacés et des modifications que l'appareil branchial présente dans les Crabes terrestres. Ann. Sc. Nat. Sér. Zool., v. 1, pp. 85-91. Paris.

Dirken, N. J. 1922 — La relation entre les changements de température et la consommation d'oxygène par les animaux à sang froid. Arch. Néerl. Phys. L'Hom. & Anim., v. 7, pp. 126-131. Haye.

Edwards, G. A. 1946 — The Influence of Temperature upon the Oxygen Consumption of several Arthropods. J. Cell. Comp. Physiol., v. 27, n. 1, pp. 53-64. Philadelphia, Pa.

Edwards, G. A. e Irving, L. 1943 — The Influence of Temperature and Season upon the Oxygen Consumption of the Sand Crab, *Emerita talpoida* Say. Ibidem, v. 21, pp. 169-182.

Evans, C. L. 1945 — Principles of Human Physiology. X+1155, pp., 9, ed., J. & A. Churchill, London.

Florkin, M. 1939 — Relations entre physiologie de la glycémie et caractères anatomiques, ou éthologique, chez différents Invertébrés Livro Homenag. Profs. Alvaro e Miguel Ozorio de Almeida, pp. 203-204, R. de Janeiro.

Fontaine, M. 1933 — Sur une relation entre la tension en gaz carbonique libre et combiné du milieu intérieur et le niveau moyen de l'habitat chez quelques Décapodes Brachyrrhynques. Bull. Inst. Océan. n. 639, 4 pp. Monaco.

Fox, H. M. 1936 — The Activity of Poikilothermal Animals in different Latitudes. I. Proc. Zool. Soc. London, A., v. 108, n. 4, pp. 945-955. London.

Fox, H. M. e Johnson, M. L. 1934 — The Control of Respiratory Movements in Crustacea, by Oxygen and Carbon Dioxide. Jour. exp. Biol., v. 11, pp. 1-10. Cambridge.

Fox, H. M. e Wingfield, C. A. 1937 — The Activity and Metabolism of Poikilothermal Animals in different Latitudes. II. Proc. Zool. Soc. London, A. v. 107, pp. 275-282. London.

Fraenkel, G. 1930 — Der Atmungsmechanismus des Skorpions. Z. vergl. Physiol., v. 11, pp. 656-661. Berlin.

Freire, O. 1923 — Fauna cadaverica brasileira. Rev. Med., v. 4 n. 24, pp. 27-41. São Paulo.

Freire, O. e Rebello Netto, J. 1921 — Das lesões produzidas por animais em cadáveres submersos. Ann. Paulista Med. Cir., v. 9, n. 7/8, pp. 122-141. São Paulo.

Galvão, P. E. 1942 — Sobre a aplicação intraespecífica da lei da superfície nas regiões tropicais 41 pp., trabalho do Instituto Biológico, S. Paulo.

Garstang, W. 1896 — Contribu-

tions of Marine Bionomics. I. The habits and respiratory mechanism of *Corystes cassivellanus*, Journ. Mar. Biol. Ass., n. s. v. 4 n. 3, pp. 223-232. Plymouth. **1896a** — Idem. III — The Systematic Features, Habits and Respiratory Phenomena of *Portunus nasutus* (Latreille). Ibidem, n. 4 pp. 402-407. **1898** — On some Modifications of Structure subvenient to Respiration in Decapod Crustacea which burrow in Sand; with some remarks on the Utility of Specific Characters in genus *Calappa*, and the description of a New species of *Albunea*. Quart. Jour. Micr. Sc., n. s., v. 40, pp. 211-233. London. **Ceyer, F. e Mann, H. 1939** — Beiträge zur Atmung der Fische. IV. Die Bedeutung der Grösse der Atemkammer für den Sauerstoffverbrauch im fliessenden Wasser. Zeit. vergl. Physiol., v. 27, n. 3, pp. 443-444. Berlin. **Goeldi, E. 1886** — *Sylviocarcinus petropolitanus*, spec. nov. Arch. Naturg., v. 52, pp. 33-37. Berlin. **Haldane, J. S. e Priestley, J. G. 1935** — Respiration. XII+493 pp. ed. Clarendon Press. Oxford. **Hazelhoff, E. H. 1938** — Über Ausnutzung des Sauerstoffs bei verschiedenen Wassertieren. Zeit. vergl. Physiol., v. 26, f. 3, pp. 306-327. Berlin. **v. Heerdt, P. F. e Krijgsman, B. J. 1939** — Die Regulierung der Atmung bei *Eriocheir sinensis* Milne Edwards. Ibidem, v. 27, pp. 29-40. **Heilbrun, L. V. 1943** — On Outline of General Physiology. XII+748 pp., 2. ed., W. B. Saunders Co., Philadelphia, Pa. **Heilff, C. M. 1928** — The respiratory regulation of the Crayfish, *Cambarus immunis* (Hagen). Physiol. Zool., v. 1, pp. 76-96, Chicago. **Hesse, R. 1924** — Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. XII+613 pp. Gustav Fischer, Jena. **Hiestand, W. A. 1931** — The Influence of varying Tensions of Oxygen upon the respiratory Metabolism of certain aquatic Insects and the Grayfish. Physiol. Zool., v. 4, pp. 246-270, Chicago. **Hino, T. 1929** — Carbon Dioxide Production in Relation to the Growth of Body of *Pheretima communissima*. Sci. Rep. Tohoku Univ. (d), v. 4, p. 617, ap. WINGFIELD, C. A. 1939. **Houssay, B. A. et alt. 1945** — Fisiologia Humana, XXIX+1343 pp. ed. El. Ateneo, Buenos Aires. **Huxley, T. H. 1878** — On the Classification and Distribution of the Crayfishes. Proc. Zool. Soc. London. 1878, pp. 753-788. London. **1881** — Der Krebs. X+313 pp. ed. F. A. Brockhaus Leipzig. **Hyman, L. H. 1929** — The Effect of Oxygen Tension on Oxygen Consumption in Planaria and some Echinoderms. Physiol. Zool., v. 2, pp. 505-534. Chicago. **Jobert 1876** — Recherches sur l'appareil respiratoire et le mode de respiration de certains Crustacés Brachyures (Crabes terrestres). Ann. Sc. Nat., Ser. 6, Zool., v. 4, n. 3, pp. 1-5. Paris. **Johnson, M. L. 1936** — The Control of Respiratory movements in Crustacea by Oxygen and Carbon Dioxide. II. Jour. exp. Biol., v. 13, pp. 467-475. Cambridge. **Jolyet, F. e Regnard, P. 1877** — Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques. Arch. Physiol. norm. path., v. 4, n. 2, pp. 584-633. Paris. **Kalmus, H. 1930** — Untersuchungen über die Atmung des Flusskrebse *Potamobius astacus* Leach. Zeit. vergl. Physiol., v. 12, n. 3-4, pp. 725-759. Berlin. **Kleerekoper, H. 1939** — Estudo limnológico da Represa de Santo Amaro em São Paulo. Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. Univ. São Paulo, XVIII, Botanica n. 2, pp. 10-151. São Paulo. **1940** — Um caso de mortalidade de peixes e sua causa. Ser. Inf. Agric. Min. Agric. 25 pp., 2 t., Rio de Janeiro. **1941** — Estudo limnológico da Bacia do Rio Mogi-Guaçu. I. Observações limnológicas, etc. Ibidem, 53 pp., 4 t. Rio de Janeiro. **1945** — O Peixe-Rei. Ibidem, 98 pp. **Kleiber, M. 1947** — Body Size and Metabolic Rate. Physiol. Rev., v. 27, n. 4, pp. 511-541. Baltimore. **Krogh, A. 1941** — The Comparative Physiology of Respiratory Mechanisms. 172 pp. Univ. Pennsylv. Press. Philadelphia, Pa. **Lallemand, S. 1932** — Sur l'efficacité d'une couche d'huile de paraffine utilisée comme agent de protection contra l'oxygène de l'air. C. R. Soc. Biol. Paris. v. 110, pp. 719-721. Paris. **Lindroth, A. 1937** — Atmungsregulation

- bei *Astacus fluviatilis*. Ark. Zool., v. 30 B, n. 3, pp. 1-7. Stockholm. **Marcus, E. 1933** — Tiergeographie, em: Handb. Geogr. Wiss. v. 2, pp. 81-166, t. 7-11. ed. Akad. Verlg. Athenaiion. Potsdam. **Matula, J. 1912** — Arch. ges. Physiol., v. 114, ap. v. HEERDT, P. F. e KRIJGSMAN, B. J. 1939. **Merker, E. e Bräunig, Gg. 1927** — Die Empfindlichkeit feuchthäutiger Tiere im Lichte. III. Die Atemnot feuchthäutiger Tiere im Lichte der Quarzquecksilberlampe. Zool. Jb. Abt. Zool. u. Physiol., v. 43, pp. 275-338. Jena. **Milne-Edwards, H. 1834** — Histoire Naturelle des Crustacés, v. 1, XXXV+468 pp., v. 2, 531 pp., ed. de Roret, Paris. **1839** — Recherches sur le mécanisme de la respiration chez les Crustacés. Ann. Sc. Nat. Sér. 2, Zool., v. 11, pp. 129-142. Paris. **1867** — Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie Comparée., v. 2, 655 pp., ed. Victor Masson, Paris. **Morgulis, S. 1915** — The Body Surface of Flounders and its Relation to the Gaseous Metabolism. Amer. J. Physiol., v. 36, p. 207, ap. WINGFIELD, C. A. 1939. **Moreira, C. 1913** — Crustáceos em Historia Natural, Anexo n. 5, Com. Linhas Telegraf. Estr. Matto-Grosso-Amazonas, 21 pp., 7 t. Rio de Janeiro. **Müller, F. 1863** — Observations sur la Respiration des Oeypodiens. Ann. Nat. Sér. Zool., v. 20 p. 272. Paris. **1892** — *Trichodactylus*, siri de agua doce sem metamorphose. Arch. Museu Nac., v. 8, pp. 125-133, t. 5-6, Rio de Janeiro. **Olthof, H. J. 1935** — Die Kohlensäure als Atemreiz bei Wassertieren, insbesondere bei Süßwasserfischen. Zeit. vergl. Physiol., v. 21, pp. 534-544. Berlin. **1936** — Über die Luftatmung von *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards. Ibidem., v. 23, pp. 293-300. **Ortmann, A. E. 1901** — Crustacea-Decapoda, em GERSTAECKER, A. e ORTMANN, A. E. 1881-1901. Bronn, Klassen u. Ord. Tierreichs., v. 5, n. 2, pp. VIII+1319. Leipzig. **Pearson, J. 1908** — Cancer, Liverpool Mar. Biol. Com. Memoir VIII+209 pp., 13 t. London. **Peters, F. 1938** — Über die Regulation der Atembewegungen des Flusskrebse *Astacus fluviatilis* Fabricius. Zeit. vergl. Physiol., v. 25, pp. 591-611. Berlin. **Potonié, H. W. 1924** — Experimentell-kritische Untersuchung über die biologische Bedeutung des Umkehrpunktes in der Atmungsintensität kaltblütiger Tiere bei steigender Temperatur. Biol. Zentbl., v. 44, pp. 16-54. Leipzig. **Powers, E. B. 1914** — The Relations of Grayfishes to Gradients of Dissolved Carbon Dioxide and Acetic and Hydrochloric Acids. Biol. Bull., v. 27, pp. 177-200. Woods Hole, Mass. **Raffy, A. 1933** — Respiration des Poikilothermes aquatiques. Ann. Inst. Océan., n. s., v. 13, n. 7, pp. 259-393. Paris. **1934** — Recherches physiologiques sur la respiration de la Telpouse. Comparaison avec l'écrevisse. Bull. Inst. Océan., n. 649, 7 pp. Monaco. **1935** — Physiologie des Amphibies. L'intensité respiratoire de quelques Crabs de différents niveaux en milieu aérien et aquatic. Ibidem. n. 662, 4 pp. **Rathbun, M. J. 1893** — Descriptions of new species of American Fresh-water Crabs. Proc. U. S. Nat. Mus., v. 16, p. 469. Washington. **Reisinger, L. 1927** — Hypnose des Flusskrebse. Biol. Zentralbl. v. 47, p. 722, ap. KALMUS, H. 1930. **Sawaya, P. 1944** — Solução perfusora para *Callinectes danae* Smith (Crustacea-Decapoda). Biol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. Univ. São Paulo. Zoologia n. 8 pp. 151-162. S. Paulo. **1945** — Sobre a proteção da água contra o oxigênio do ar com o auxílio de óleos minerais e vegetais. Ibidem, Zoologia n. 10, pp. 135-151. **1946** — Sobre o consumo de oxigênio por alguns peixes fluviais neotrópicos (Cichlidae gen. *Cichla* e *Astronotus*). Ibidem. Zoologia n. 11, pp. 333-355. **1947** — Metabolismo respiratório de peixes de respiração aérea (*Lepidosiren paradoxa* Fitz.). Ibidem, Zoologia n. 12, pp. 43-49. **Schlieper, C. 1937** Stoffwechsel der Organe und Gesamtstoffwechsel. Fortschr. Zool., v. 1, pp. 293-310 Jena. **Schlieper, C. e Peters, F. 1937** — Über den Einfluss der O₂ und CO₂ Spannungen des Aussenmediums auf die Atembewegungen von *Astacus fluviatilis* Fabricius. Zool. Anz., v. 120, pp. 95-99. Leipzig. **Segaar,**

J. 1935 — Die Atmungsbewegungen von *Astacus fluviatilis*. Zeit. vergl. Physiol. v. 21, pp. 492-515. Berlin. **Semper, C. 1878** — Ueber die Lungen von *Birgus latro*. Zeit. w. Zool., v. 30, n. 2, pp. 282-287. Leipzig. **Shelford, V. E. 1918** — Conditions of Existence, em **WARD, H. B.** e **WHIPPLE, G. C.**: Fresh-water Biology. VIII+1111 pp., ed. John Wiley & Sons, Inc., New York. **van Slyke, D. D. e Neill, J. M. 1924** — The Determination of gases in blood and other solutions by vacuum extraction and and manometric measurement. Jour. Biol. Chem., v. 61, pp. 523-573. Baltimore.

Standard Methods for the Examination of Water and Sewage, 1936, 309 pp., ad. Amer. Publ. Health Ass., New York. **Swammerdamm, J. 1752** — Bibel der Natur. XII+425 pp., 52 t., ed. Johann Friedrich Gleditschens Buchh. Leipzig.

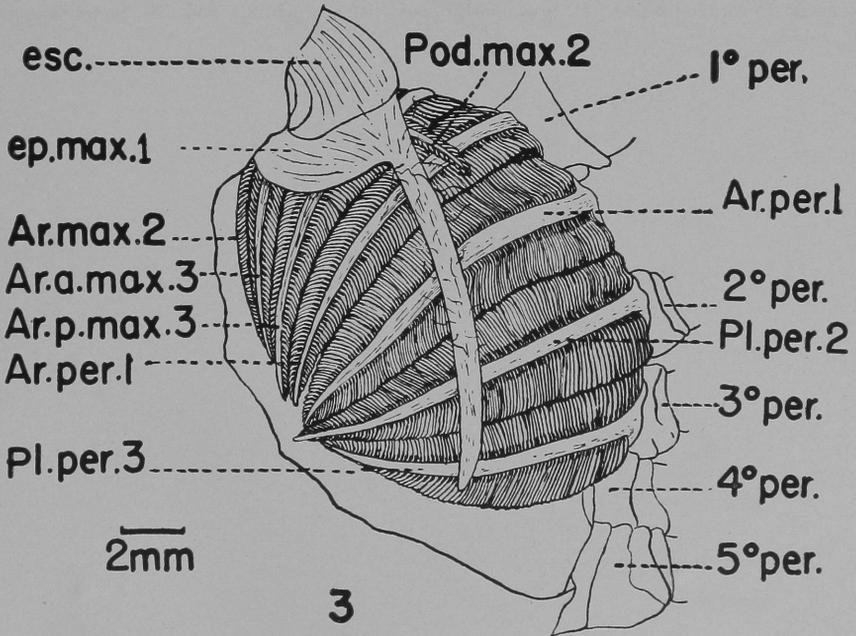
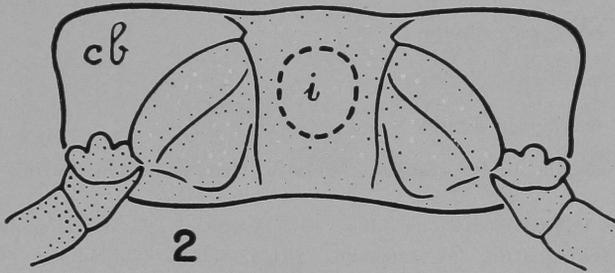
Valente, D. 1943 — O efeito de número sôbre o consumo do oxigênio por Crustáceos Decápodos. Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. Univ. São Paulo Zoologia n. 7, pp. 305-310. São Paulo. **1945** — Consumo de oxigênio, em diferentes tensões, por *Trichodactylus petropolitanus* Goeldi (Crustacea-Brachyura). Ibidem, Zoologia n. 9, pp. 86-97. S. Paulo. **Verwey, J. 1930** — Einiges über die Biologie ost-indischer Mangrovekrabben, *Treubia*, v. 12, n. 2, pp. 167-261, t. 6-14 Buitenzorg. **Werescagin, G. J., Anickova, N. J. e Forsch, T. B. 1931** — Methoden der hydrochemischen Analyse in der limnologischen Praxis. 230 pp. Stuttgart. **Willmer, E. N. 1934** — Some Observations on the Respiration of certain Tropical Fresh-water Fische Jour. exp. Biol., v. 11, n. 3, pp. 283-306, Cambridge. **Wingfield, C. A. 1939** — The activity and Metabolism of Poikilothermal Animals in different Latitudes. IV. Proc. Zool. Soc. London, v. 109, n. 1, pp. 103-108. London. **Winterstein, H. 1921** — Die physikalish-chemischen Erscheinunger der Atmung, em: **WINTERSTEIN, H.**: Hand. vergl. Physiol., v. 1, n. 2, XII+1052 pp. Jena. **Wright, S. 1934** — Alguns dados da fisica e da chimica das aguas dos Açudes Nordestinos. Bol. Mens. Insp. Fed. Obras contra Secas, n. 4, pp. 164-169, Fortaleza. **1936** — Relatório sôbre uma investigação preliminar. Limnologia das aguas de São Paulo. Arq. Inst. Biol., v. 7, pp. 65-73, São Paulo. **1937** — Da Physica e da Chimica das águas do Nordeste do Brasil. II. Condições thermicas. Bol. Mens. Insp. Fed. Obras contra Secas, v. 8, n. 2, pp. 179-186, Rio de Janeiro. **1938** — Idem. VI. Condições quimicas. Ibidem. v. 10, n. 1, pp. 37-54, 6 t. **Zimmer, C. 1912** — Beitrag zur Kentniss der Süsswasserdekapoden Kolumbiens. Mém. sc. Neuchâteloise des Sc. Nat., v. 5, 8 pp. 1 t. Neuchâtel. **Zoond, A. 1931** — Studies in the Localisation of Respiratory Exchange in Invertebrates. III. The book lungs of the Scorpion. Journ. exp. Biol., v. 8, pp. 263-266. Cambridge. **Zoond, A. e Charles, E. 1931** — Idem. I. — The respiratory mechanism of the fresh-water crab *Potamonautes*. Ibidem, pp. 250-257. Cambridge.

H.
ESTAMPAS

ESTAMPA I

Trichodactylus petropolitanus (GOELDI)

- Fig. 1 — Animal visto de frente. (Tamanho natural).
- Fig. 2 — Corte transversal de Tr., eb, câmara brânquial; i, intestino.
- Fig. 3 — Vista dorsal das brânquias direitas; Ar. a. max. 3, artrobrânquia anterior 3.^o maxilípede; Ar. max. 2, artrobrânquia do 2.^o maxilípede; Ar. p. max. 3, artrobrânquia posterior do 3.^o maxilípede; Ar. per. 1, artrobrânquia do 1.^o pereiópede; ep. max. 1, epipódio (flabellum) do 1.^o maxilípede; esc, escafognatito; 1.^o-5.^o per., cinco pares de pereiópedes. Pl. per. 2, pleurobrânquia do 2.^o pereiópede. Pl. per. 3, pleurobrânquia do 3.^o pereiópede; Pod. max. 2, podobrânquia do 2.^o maxilípede.



ESTAMPA II

Trichodactylus petropolitanus (GOELDI)

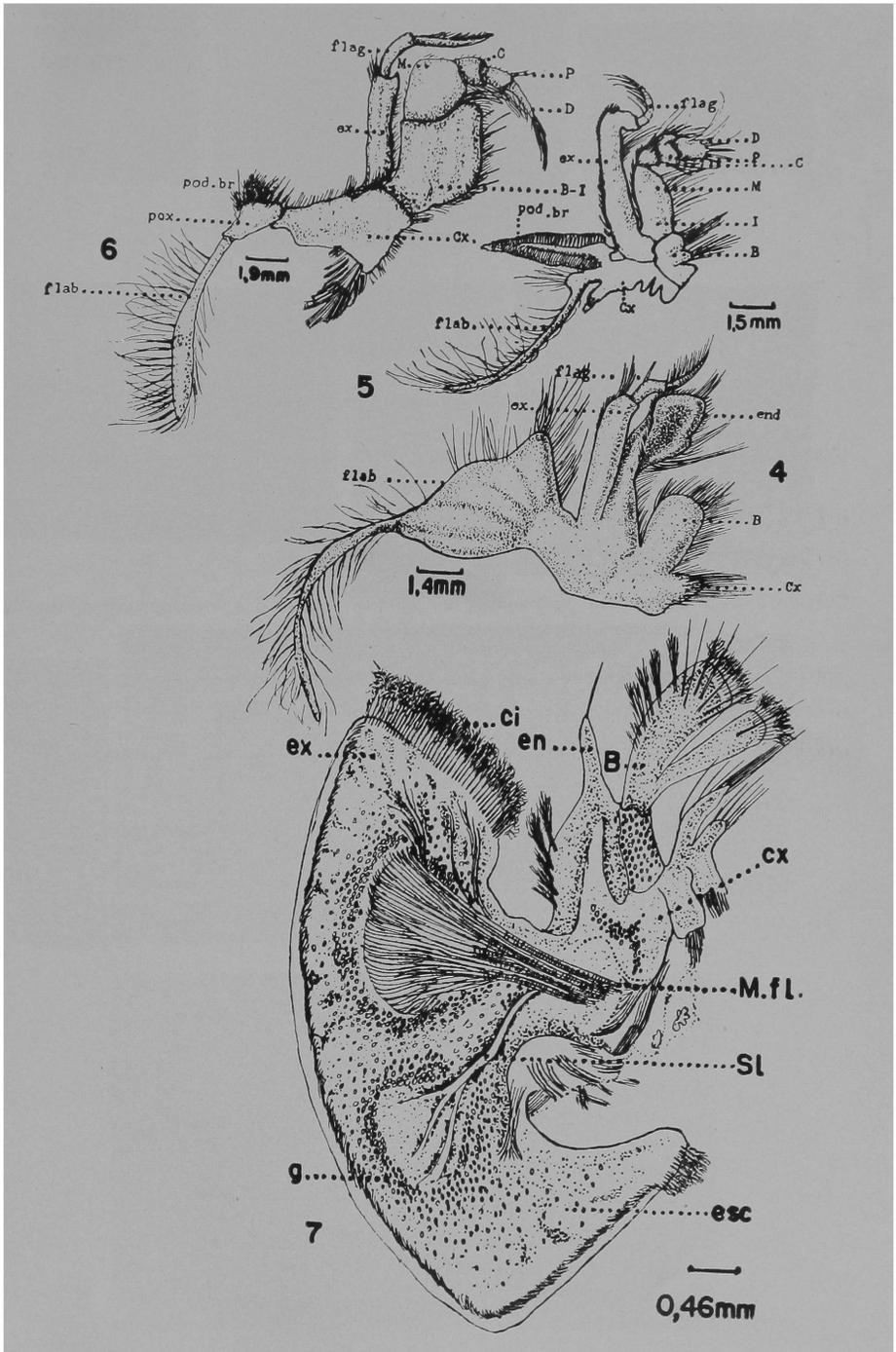
Fig. 4 — 1.^o maxilípede direito.

Fig. 5 — 2.^o maxilípede direito.

Fig. 6 — 3.^o maxilípede direito.

Fig. 7 — 2.^a maxila direita com escafofnatito, visto pelo lado ventral.

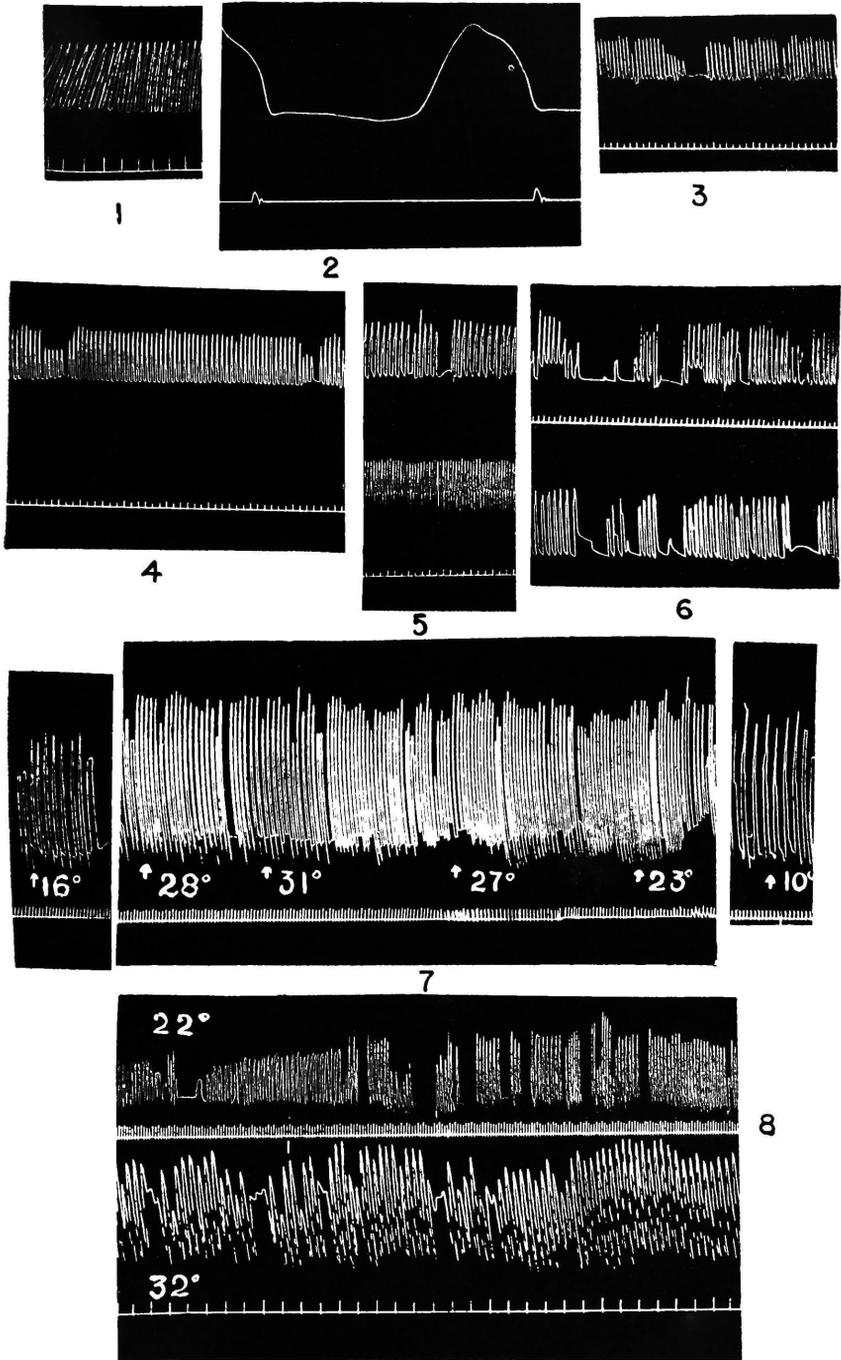
B, basipódio. C, carpopódio. ci, cilios. Cx, coxopódio. D, dactylopódio. en, endopódio. esc, escafofnatito. ex, exopódio. flb, flabellum (epipódio). flg, flagellum. g, gotículas de substância graxa. I, ischiopódio. M, meropódio. M, fl. músculos flexôres do escafofnatito. P, protopódio. pex, pré-coxopódio. pod. br., podobrânquia. Sl, sulco.



ESTAMPA III

Trichodactylus petropolitanus (GOELDI)

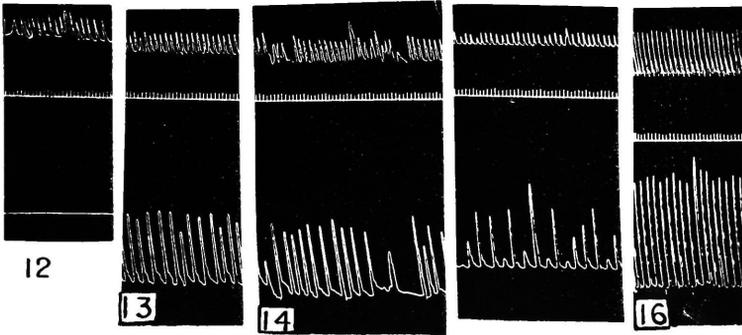
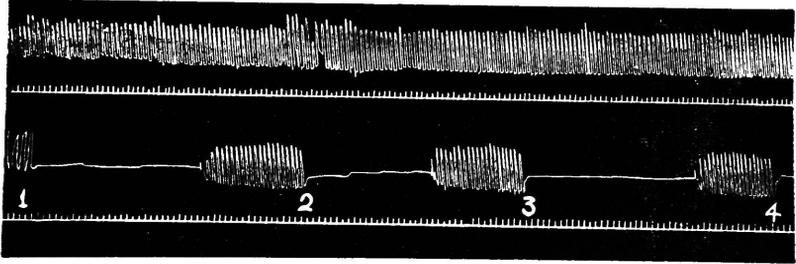
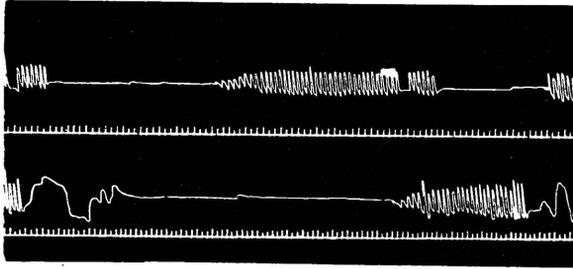
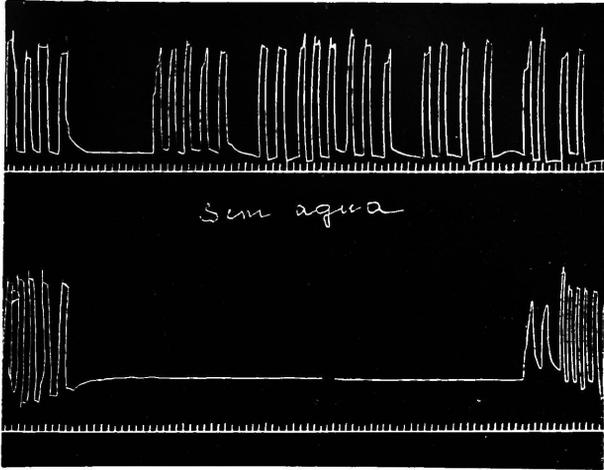
- Gráfico 1 — Batimentos normais do escafognatito mostrando a regularidade de seus movimentos. (tempo = 1 segundo).
- Gráfico 2 — O mesmo registrado com velocidade maior.
- Gráficos 3-4 — Batimentos normais mostrando as pausas.
- Gráfico 5 — Registro dos batimentos ao mesmo tempo dos escafognatitos, direito (superior) e do esquerdo, mostrando assineronismo.
- Gráfico 6 — Idem indicando as pausas.
- Gráfico 7 — Influência da temperatura sôbre o escafognatito.
- Gráfico 8 — Registro dos batimentos do escafognatito esquerdo submetido a 22° e a 32°C.



ESTAMPA IV

Trichodactylus petropolitanus (GOELDI)

- Gráfico 9 — Registro dos batimentos do escafnatito esquerdo: a) gráfico superior — a 5-6 mg/l de oxigênio e a 23°C dentro d'água; b) gráfico inferior — em ausência d'água.
- Gráfico 10 — Influência de excitações mecânicas indiretas provocando paradas do escafnatito.
- Gráfico 11 — Influência de excitações mecânicas diretas: a) gráfico superior: registro normal. b) gráfico inferior: 1) excitação antena direita; 2) excitação da antena esquerda; 3) excitação do olho e 4) excitação do olho direito.
- Gráficos 12-16 — Influência das tensões de oxigênio sobre ambos os escafnatitos (explicação no texto p. 282).



ESTAMPA V

Trichodactylus petropolitanus (GOELDI)

Gráficos 17-23 — Influência da tensão de oxigênio. (Explicação do texto p. 282).

..Gráficos 24-30 — Influência das tensões aéreas carbônico. (Explicação no texto p. 283).

