

VIRGINIA TORRES SCHALL

COMPORTAMENTO DO CARAMUJO
Biomphalaria glabrata
EM UM GRADIENTE LUMINOSO

BELO HORIZONTE
MINAS GERAIS - BRASIL
1980

VIRGINIA TORRES SCHALL

COMPORTAMENTO DO CARAMUJO
BIOMPHALARIA GLABRATA
EM UM GRADIENTE LUMINOSO

Tese apresentada à Universidade Federal de Minas Gerais no Departamento de Fisiologia e Biofísica do Instituto de Ciências Biológicas como requisito parcial para obtenção do Grau de Mestre em Ciências Biológicas (Fisiologia)

BELO HORIZONTE

1980

EXAMINADORES

Fernando Pimentel de Souza

FERNANDO PIMENTEL DE SOUZA (Orientador)

José Rabelo de Freitas

JOSÉ RABELO DE FREITAS

Paulo Coelho

PAULO MARCOS ZECH COELHO

Ao Roberto, pais e irmãs
pela compreensão e apoio.

A G R A D E C I M E N T O S

Ao Professor Fernando Pimentel de Souza pelo estímulo, incentivo e dedicação na orientação desta tese, pela amizade e pelo modelo de uma formação científica honesta e criteriosa.

Aos Coordenadores do Curso de Pós-Graduação, Chefes do Departamento de Fisiologia e Biofísica, UFMG e professores, que, durante a realização do mestrado, me proporcionaram ajuda, ensino e incentivo.

Aos colegas de trabalho Nãdia, Rodolfo, Mauro e Norma pela participação, amizade e ajuda constantes. À memória do colega Milton Loureiro Filho, que iniciou com grande dedicação.

A todos que, de alguma forma, deram sua contribuição para que este trabalho fosse concluído.

Esta tese foi realizada no Laboratório de Neurofisiologia e Comportamento do Departamento de Fisiologia e Biofísica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, e graças ao apoio das seguintes Instituições:

1) Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq):

- pelos auxílios PDE - 03-2-01 e 2222.1645/77.

- pelas bolsas de Aperfeiçoamento (2 anos) e bolsas de iniciação científica (2 anos) processo número 1111.0149/75

2) Sub-Prefeitura do Campus da Saúde da UFMG:

- pelas modificações das instalações do Laboratório no prédio da Avenida Alfredo Balena 190.

INDICE

1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1. Aspectos da neurobiologia e interesse social de <i>Biomphalaria glabrata</i>	1
1.2. Relação entre o cérebro e o comportamento.....	5
1.3. Reações motoras em função do estímulo e do tempo.....	8
1.4. Adaptação.....	13
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	16
2.1. Animais.....	16
2.2. Condições experimentais.....	17
2.3. Períodos de observação e esquemas de iluminação.....	19
2.4. Itens de comportamento.....	21
2.5. Definições e conceitos sobre adaptação.....	23
2.6. Planejamento, registro do experimento e teste de fide- dignidade das observações.....	24
3. RESULTADOS.....	27
3.1. Localização do caramujo no aquário.....	27
3.2. Tamanho da massa cefalopodal exposta do caramujo.....	28
3.3. Movimentação.....	29
3.4. Comportamento de um sobre o outro.....	30
3.5. Fotocinesia.....	32
3.5.a) Estabilização, Inatividade, Adaptação e Pré-adap- tação no ciclo diário.....	33
3.5.b) Estabilização, Inatividade, Adaptação e Pré-adap- tação no ciclo anual.....	34
3.5.c) Fotocinesia propriamente dita.....	35
4. DISCUSSÃO.....	36
5. RESUMO.....	42
6. REFERÊNCIAS.....	44
7. FIGURAS.....	55

1. INTRODUÇÃO

1.1. Aspectos da neurobiologia e interesse social de Biomphalaria glabrata.

O caramujo B.glabrata é uma espécie de molusco bastante disseminado por quase todo o território brasileiro (REY, 1956; PARAENSE, 1970; MACHADO, 1977), sendo encontrado sobretudo nas regiões nordeste e leste do Brasil. Devido ao fato de ser um vetor intermediário na transmissão o Shistosoma mansoni, parasito responsável pela esquistossomose, vem sendo estudado intensivamente. No Brasil, os primeiros pesquisadores a se interessarem pela investigação destes moluscos transmissores desde 1912, fizeram inicialmente identificações taxonômicas (REY, 1956). Mas durante muito tempo ainda existiram controvérsias a respeito da classificação do molusco. Em 1920, a maioria dos autores já adotavam a classificação segundo a qual a espécie B.glabrata (SAY,

1818) pertence a ordem dos Pulmonata, sub-ordem Basomatófora e família Planorbidae. Em 1934, PILSBRY distingue o gênero Australorbis que mais tarde é posto em sinonímia com Bicmphalaria, segundo revisão de RANSON (1953). Devido ao fato de muitos autores serem levados a dar nomes diferentes a populações de mesma espécie, quando se apoiam nas variações das características das conchas para identificá-las, prefere-se hoje a classificação por outros critérios anatômicos. Assim, o que distingue melhor o B.glabrata de outras espécies próximas é uma crista pigmentada que se estende ao longo da superfície ventral do tubo renal (PARAENSE, 1970). As suas características morfológicas secundárias são variáveis segundo influências de temperatura, luz, composição química do meio, aeração, etc (MARTINS, 1938), sendo seu tamanho de caráter mais ecológico (SCOTT, 1940), além do genético.

Em uma breve descrição geral de sua morfologia, distinguimos a divisão do corpo em cabeça, pé e colo (figura 1). A cabeça é mais globosa, suporta um par de tentáculos longos e finos, em cuja base de implantação estão medialmente os olhos, e em sua face inferior está a boca, que abre e fecha ritmicamente em T, descobrindo alternadamente a rádula. O pé, de forma oblonga, tem uma superfície ventral lisa, revestida de cílios vibráteis que permite ao animal deslizar para se locomover. O colo se reúne ao pé em forma de T invertido, e continua até o nível de implantação do manto. Em seu lado esquerdo, cada indivíduo possui dois orifícios genitais, um masculino e outro feminino. Assim, é possível haver a autofecundação mas segundo PARAENSE (1955) há preferência de fecundação cruzada.

Sobre seu sistema nervoso central são conhecidos gânglios em cinco pares e um isolado. O par de gânglios cerebral inerva várias estruturas além dos órgãos visuais. Os olhos são formados por invaginação exodérmica onde há contato com as fibras nervosas. Uma camada de bastonetes recobre a cavidade onde se forma o cristalino (REY, 1956; LEVER, de VRIES, JAGER, 1965). Outros aspectos do sistema nervoso do caramujo B.glabrata já foram bastante estudados em seus detalhes anatômicos (LEVER, de VRIES, JAGER, 1965), histológicos (PARAENSE & DESLANDES, 1955; FAN, 1958; LEVER, de VRIES, JAGER, 1965), histoquímicos (MACHADO & MACHADO 1974; CHIANG, BOURGEOIS, BUEDING, 1974; SILVA, 1976) e ultra-estruturais (MAGALHÃES, 1977).

Quanto a seu sistema respiratório, predomina a respiração atmosférica, pela cavidade pulmonar, podendo também o animal respirar em meio aquático, através de pseudobrânquia, e do tegumento. A pseudobrânquia se apresenta do lado esquerdo, estando incluída em seu interior a porção terminal do reto.

O ambiente natural em que se encontram esses caramujos caracteriza-se por coleções de água doce, rasas, de leito lodoso ou rochoso, fixando-se próximos às margens, entre a vegetação enraizada ou flutuante. Não são encontrados em água de grande correnteza, preferindo as lagoas, pântanos, canais de irrigação e alagados em geral. São conhecidas algumas características comuns aos habitats favoráveis à sobrevivência de B.glabrata, como riqueza de microflora, pouca turbidez, boa insolação, pH entre 6 a 8, teor de Na Cl abaixo de 3 por 1000 e temperatura média de 20 a 25°C (PARAENSE, 1970).

A esquistossomose é uma doença que se introduziu no Brasil há séculos, provavelmente na época do tráfico escravagista,

quando havia aqui péssimas condições higiênicas. Essa endemia continuou ainda sua expansão até nossos dias, atingindo mais de uma dezena de milhões de habitantes atualmente (MACHADO, 1977). Devido serem os tratamentos nem sempre adequados aos indivíduos e às demora e insuficiência dos programas de saneamento muitas pesquisas se voltam ao combate do molusco transmissor que poderia ser uma forma mais eficiente de diminuir a incidência do problema, conforme acentuam MALEK e CHENG (1974). Segundo REY (1956), para que se chegue a esse fim é necessário investigar intensivamente as peculiaridades de sua biologia. Dentro desta perspectiva, nos últimos anos, tem-se acumulado vasta literatura sobre a morfologia, fisiologia, habitat e situação geográfica do animal, porém pouco se estudou sobre seu comportamento e suas relações com os parâmetros físicos do meio como temperatura, luminosidade, etc, que melhor conhecidos, poderiam ser utilizados em seu combate. Foi, portanto, nessa área que concentramos a nossa pesquisa. Em termos de estudo do comportamento específico de B.glabrata, só encontramos na literatura os trabalhos de WILLIAMS e COELHO, 1973; CHERNIN, 1967; SIMPSON, THOMAS e TOWNSEND, 1973 e o de TOWNSEND, 1974. Além desses, temos nossas publicações anteriores, (FERNANDES-SOUZA, SCHALL, PIMENTEL-SOUZA e RODRIGUES, 1974, PIMENTEL-SOUZA, FERNANDES-SOUZA, SCHALL, ROSELLI e COELHO, 1975; SCHALL, NOVAES, LAUTNER-JÚNIOR, FERNANDES-SOUZA e PIMENTEL-SOUZA, 1976; PIMENTEL-SOUZA, FERNANDES-SOUZA, SCHALL e COELHO, 1976; PIMENTEL-SOUZA, SCHALL, FERNANDES-SOUZA e COELHO, 1976, PIMENTEL-SOUZA, 1977; SCHALL, LAUTNER-JÚNIOR, SCETTINO-SOUZA, FERNANDES-SOUZA e PIMENTEL-SOUZA, 1977; SHALL, BARBOSA, SCETTINO-SOUZA; LAUTNER-JÚNIOR, FERNANDES-SOUZA e PIMENTEL-SOUZA, 1978; PIMENTEL-SOUZA, BARBOSA, SCHALL, SCETTINO-SOUZA e LAUTNER-JÚNIOR, 1979; SCHALL, BARBOSA,

SCHETTINO-SOUZA, LAUTNER-JÚNIOR, PAIVA e PIMENTEL-SOUZA, 1979, SCHALL, LAUTNER-JÚNIOR, FERNANDES, SCHETTINO, BARBOSA PIMENTEL-SOUZA, 1980).

1.2. Relação entre o cérebro e o comportamento

A associação dos conhecimentos sobre o comportamento dos animais visto pela neuroanatomia, neurofisiologia, psicologia experimental e etologia tem trazido grandes proveitos ao entendimento da participação do sistema nervoso central (SNC) na conduta, apesar da incapacidade dessas relações em explicar certos fenômenos subjetivos e de armar esquemas explicativos mais gerais sobre o funcionamento do cérebro e comportamento. (HOAR, 1966; PIMENTEL-SOUZA, em impressão). Enquanto a etologia descreve o comportamento do organismo como um todo, a psicologia experimental o trata como um sistema relacionando com certos parâmetros do ambiente. Por isso, podemos alcançar uma integração mais completa a partir da investigação do comportamento do ponto de vista da etologia. Por outro lado, a etologia permite decompor o comportamento em uma seqüência mais ou menos constante de atos molares compatíveis ou, pode ser visto de outro modo, como um fenômeno biológico, que é ativamente determinado, e que não pode ser explicado como mero resultado de aplicação passiva de energia externa (HUTT & HUTT, 1970; EIBL-EIBESFELDT, 1974; CUNHA, 1974 e em impressão). Vamos nos ater neste trabalho mais à primeira abordagem mais descritiva, procurando evitar as dificuldades de uma con-

ceituação que possa incluir processos não passivos. Uma primeira classificação separa as categorias mais gerais de comportamentos elementares de um animal, como estados, posturas e movimentos. Os estados são tidos como atributos químicos ou físicos, transitórios, que se revelam nos aspectos como cor, luminosidade, maciez, tamanho, etc. As posturas se referem a disposições constantes das partes articuladas; e os movimentos a variações cíclicas dos pontos de articulação. Por sua vez, a preocupação básica da neurofisiologia é descobrir os mecanismos neurais controladores da atividade comportamental, emitindo muitas vezes hipóteses simplificadoras com base físico-química e/ ou matemática. Mas, o fascínio da precisão dos modelos não nos deve fazer perder de vista a qualidade dos dados biológicos registrados (PIMENTEL-SOUZA, em impressão).

Diversos autores concluíram que existe uma estreita relação entre os padrões de comportamento e a estrutura do cérebro (HESS, 1962; BOLES 1972; EIBL-EIBESFELDT, 1974; JENKINS, 1975). A evolução do sistema nervoso na diferenciação dos filós deve ter transcorrido com interações mútuas entre o desenvolvimento do cérebro e o repertório de comportamento dos animais. Portanto, o estudo do comportamento do animal íntegro é mais interessante para este tipo de correlação (YOUNG, 1964), porque são capazes de revelar os repertórios que traduzem os "estados espontâneos ou naturais" dos animais (BINDRA, 1961; BULLOCK, 1965), relacionando-os com estímulos internos e externos. (figura 2) (SMITH, 1954; HOAR, 1966, PRIBAM, 1969; EIBL-EIBESFELDT, 1974; TIMO-IARIA, 1977). Assim, a menor complexidade da estrutura nervosa e do repertório de comportamento é evidente nos invertebrados, onde seria mais fácil alcançar esta correlação cérebro-comportamento, justificando

mais o esforço interdisciplinar para a compreensão da biologia do caramujo B.glabrata. Vamos lembrar que entre animais de espécies diferentes, de uma mesma família de mamíferos, foi mostrado existirem especializações do sistema nervoso correspondentes a determinados padrões de comportamentos (WELKER e CAMPOS, 1963), assim como entre mamíferos da mesma classe (PIMENTEL-SOUZA, COSENZA, CAMPOS, JOHNSON, em impressão) e em espécies de diferentes ordens de animais (TINBERGEN, 1963).

Tanto estímulos externos como internos podem ativar o SNC e desencadear um comportamento. Os externos são de maior interesse aqui. Assim, uma determinada atividade comportamental deve estar ligada ao meio em que ocorre, podendo haver correspondência com um certo estado fisiológico e ter eventualmente uma função social. Os estímulos eficazes, que provocam reações no organismo como um todo, deve passar sempre por uma análise de integração central no SNC. É também importante levar-se em conta a capacidade sensorial do animal, que limitará de início as informações que seriam apresentadas ao SNC. Entretanto, na percepção de um aspecto do ambiente, não basta possuir receptores sensíveis, é preciso também que as estruturas internas de integração do SNC possam aproveitar as informações realmente relevantes biologicamente para seu comportamento. A análise objetiva do alcance dos padrões motores poderá dar uma indicação do grau de excitação do SNC e da profundidade das estruturas envolvidas. Nos invertebrados, os órgãos motores fazem poucas integrações novas restringindo-se às ordens emanadas do SNC e restabelecendo respostas compatíveis com o seu equipamento anatômico-fisiológico. Entre os estímulos capazes de provocar respostas comportamentais em animais estão os estímulos agentes: calor, luz e umidade. Estes

estímulos eliciam reações de orientação (taxias) ou de locomoção (cinesias) nos animais. (FRAENKEL & GUNN, 1961; ELBL-EIBESFELDT, 1974).

1.3. Reações motoras em função do estímulo e do tempo.

Os órgãos sensoriais permitem o contato do animal com o meio ambiente, orientando-os e assim possibilitando que eles evitem os ambientes desfavoráveis e/ou permaneçam nos favoráveis (EIBL-EIBESFELDT, 1974). Em vários experimentos têm sido demonstrado ocorrer em espécies de vários grupos de animais uma escolha de localização, correspondente ao parâmetro preferido, quando os indivíduos são colocados em gradientes de temperatura, luz ou umidade. KUHN (1919) mostrou em seus trabalhos com daphnias que dois estímulos são decisivos para a reação de nadar até a superfície, o dióxido de carbono como desencadeador e a luz como estímulo de direção. Deste modo o animal pode encontrar o oxigênio que necessita. Em suma, a distribuição de animais num ambiente pode ser determinada pelo compromisso entre vários fatores físicos e químicos preferidos desse meio e ainda pelas relações com os outros animais e plantas (CARTHY, 1969; ELBL-EIBESFELDT, 1974). No laboratório é possível estudar melhor o tipo de reação de orientação de um animal a um determinado estímulo, pois este pode ser isolado e manipulado, mantendo sob controle os demais parâmetros.

A revisão cuidadosa sobre as diversas reações de orientação estudadas até 1960, elaborada por FRAENKEL e GUNN (1961).

ênfatiza a influência das variações dos fatores externos como luz, calor, aromas e correntes sobre o comportamento de orientação do animal. Esses autores apontam STRASBURGER (1878) como primeiro a usar a palavra foto-taxia para distinguir as reações de locomoção de organismos livres e foto-tropismo para reações de plantas sedentárias. A partir daí descreveram-se outras reações de orientação e criaram-se novos termos como quimo-taxias, geo-taxias e outros. KUHN (1919) publica uma classificação de reações elementares de orientação, fazendo uma revisão das idéias correntes. Esta é a base da classificação moderna usada também por FRAENKEL e GUNN (1961) e por nós, neste trabalho. Atualmente o termo taxaia é usado apenas para reações cujos deslocamentos são retos em direção a origem do estímulo. Para as reações de locomoção, nas quais a velocidade do movimento ou a freqüência dos desvios depende da intensidade da estimulação e não da direção do estímulo, usa-se o termo cinesia. Existem ainda as orientações transversas, que se caracterizam pela locomoção não em direção a origem do estímulo, mas guardando um ângulo constante em relação a fonte de estimulação. Estão incluídas nesta categoria a reação de "circunferência" à luz, a reação dorsal à luz e a orientação transversa à gravidade.

Tanto as cinesias como as taxias são reações que conduzem a agregações dos animais em determinadas regiões. Nas cinesias, os animais, movendo-se lentamente de forma aleatória em meio favorável, tornam-se agregados, e movendo-se rapidamente em meio desfavorável, tornam-se mais dispersos. Nas taxias, os animais podem se reunir como que convergindo para a fonte de estimulação. Em suma, o fator agregador é a fonte de estimulação nas taxias e uma certa intensidade do estímulo nas cinesias. Enquanto

se supõe ser necessário o progresso anatômico do olho nas taxias, as cinesias requererem um simples receptor de intensidade. Outras modalidades de taxias requerem receptores um pouco mais complexos como na clino-taxia. Para este tipo de orientação o receptor não deve ser igualmente acessível à estimulação em todas as direções.

Várias formas de reação de orientação têm sido bem estudadas em muitas espécies animais, principalmente nos insetos. Em termos de moluscos, encontramos um razoável número de trabalhos nesta área, destacando-se a investigação das reações ao estímulo luz. Utilizando a técnica de cegueira unilateral, BUDDENBROCK (1919) estudou o comportamento de orientação do caramujo comestível Helix pomatia, em relação à luz. Há o aparecimento de movimentos circulares no animal cego de um olho e exposto à luz. Mostrou-se que o raio da circunferência dos movimentos era cada vez menor com o aumento da intensidade de luz. Estes animais, quando colocados sob o foco de uma luz horizontal, fazem a curva para um mesmo lado por um tempo indefinido. Um efeito "foto-trófico" foi demonstrado por CROZIER e COLE (1929) na lesma Limax maximus. Quando cegas unilateralmente, as lesmas mostraram também um efeito de "fazer voltas" ao serem expostas a luz. Essas voltas eram devidas aos músculos parietais, enquanto a locomoção é devida aos músculos da sola do pé, sendo este um exemplo de que a reação de dar voltas deve-se a uma contração tônica mantida fixamente. O grau angular de curvatura era proporcional ao logaritmo da intensidade de luz (CROZIER, 1929). O caramujo marinho Littorina neritoides é sempre foto-negativo quando fora e dentro da água, exceto ao ser colocado de cabeça para baixo (posição invertida) quando ele se torna foto-positivo (FRAENKEL, 1927).

Este é um exemplo onde outro tipo de taxia está presente, a geotaxia, pois o animal também responde à gravidade, que interfere na foto-taxia. Outros fatores que podem interferir nas reações em relação a luz são a temperatura e a estimulação química, como cheiro de alimentos. COPELAND (1918) demonstrou a existência de ortocinesia para cheiro de alimentos em 2 moluscos: Alectrion obsoleta e Busycon canaliculatum. Outros fatores interferentes nas reações de orientação são a idade do animal e o processo de aprendizagem. Por exemplo, um animal pode ter taxia positiva a algum estímulo na infância e esta tornar-se negativa quando adulto, ou vice-versa. Algumas reações se tornam mais visíveis na época da maturidade sexual, iniciadas algumas vezes por fatores internos como os hormônios, os quais, por sua vez, dependem de fatores externos como alimento disponível, temperatura e duração do dia para serem secretados em níveis adequados. Por outro lado, alguns resultados de mudança de comportamento podem ser vistos na dependência do tipo de aprendizagem por experiência. Os fatores externos que afetam o comportamento são porque: a) eles têm um efeito transitório e imediato no sistema neuro-muscular ou b) agem indiretamente pela ação na maquinária fisiológica do corpo ou c) têm um efeito duradouro no comportamento, portanto levando à aprendizagem, o que não é considerado de natureza apenas fisiológica. Assim, uma espécie de caramujo normalmente retira seus tentáculos se a luz é focada neles, mas se o "flash" é repetido um número de vezes e a intervalos regulares, eventualmente os tentáculos não são retirados em resposta. O animal habitua-se ao estímulo (GRINDLEY, 1937). Outro exemplo, sendo a foto-cinesia uma reação que envolve locomoção, após muitos treinos em um dia com o estímulo luz, o animal pode cessar de dar

respostas; a foto-cinesia foi inibida (HOVEY, 1929). Portanto, numa investigação cuidadosa de reações de orientação, todos esses fatores interferentes devem ser bem conhecidos, como a idade do animal, temperatura ambiente, repetição e duração da exposição ao estímulo. Entretanto, as respostas à luz geralmente são determinantes de atividades de movimento ou repouso (CARTHY, 1969).

A sucessão do dia e da noite, maré baixa e cheia, mudanças de fase da lua são fenômenos regulares que podem influir direta ou indiretamente no comportamento do animal. Assim, alguns animais apresentam ciclos endógenos de atividade e repouso que estão relacionados a variações periódicas do meio ambiente. Algumas espécies podem ser ativas durante o dia, repousando à noite, ou vice-versa, ou ainda terem atividade só no período crepuscular. Há mesmo casos de mudanças do período de atividade durante o desenvolvimento da vida animal. Os ritmos circadianos indicam correspondência com o período decorrente de cerca (circa) de um dia (diano). Supõe-se a existência de um mecanismo central compensador, o relógio interno do ciclo endógeno, que funciona no animal mantendo seu ritmo cíclico mesmo em ambiente artificialmente mantido constante (KRAMER, 1952). Porém, este relógio interno pode ser deslocado ou invertido por um esquema artificial de luz-obscuridade ou variar com a temperatura. O ritmo circadiano interno pode ser sincronizado com o ritmo do meio ambiente através de estímulos externos com a luz, a temperatura e os ruídos. O coeficiente de atividade de um animal, medido pela razão do tempo de atividade no período, pode depender tanto do ritmo de iluminação e da intensidade da luz. A intensidade de iluminação pode determinar também a frequência de alternância.

1.4. Adaptação

A visão clássica de adaptação dos biólogos correlaciona, sem o rigor de uma quantificação estatística, características morfológicas, fruto de uma herança genética, com propriedades do ecossistema onde vivem estes animais. Neste estágio, ao longo da ontogenia existem variações ambientais em que o indivíduo suporta com atividade fisiológica normal ou apenas sobrevive. Diremos então, que o animal aclimatizou ou aclimou, segundo se passe em ambiente natural ou artificial (HOAR, 1966).

Do ponto de vista fisiológico interessa ver como este processo dinâmico se desenvolve dentro do organismo. Há necessidade para a sobrevivência do animal que se mantenha uma certa constância interna ou homeostasia, pois as funções celulares, assim como as propriedades dos meios líquidos, sólidos e outras substâncias são limitadas a faixas relativamente estreitas de variações físico-químicas. Desta forma a adaptação fisiológica admite quatro hipóteses básicas. A primeira e a segunda implicam respectivamente em variações ontogenéticas ou filogenéticas. Algumas vezes as primeiras esclarecem as segundas. A terceira considera o organismo como um sistema aberto (termodinâmico) e passivo. A quarta como um sistema fechado, capaz de um tipo de resposta ativa, que vai além das simplesmente passivas e seguidoras do agente estimulador da terceira hipótese. Embora todas as duas admitam explicações físico-químicas, a última emprega os novos conceitos de retro-alimentação (ADOLPH, 1964; HOAR, 1966; PROSSER, 1973). Em suma, à luz da teoria da evolução emergente, ao longo de um de-

morado processo, chegaremos à especiação através de processos adaptativos.

A adaptação olhada sob o ponto de vista fisiológico, isto é, da 3a e 4a hipóteses, é uma resposta " R" do organismo incluindo aquelas de natureza celular ou comportamental, em função de uma variação de um agente estimulador externo " E". A resposta de um animal aclimatado ou aclimado termicamente é no sentido de provocar uma variação compensatória, agindo primeiramente ou sobre a temperatura corporal para animais homeotérmicos, ou sobre o metabolismo para animais pecilotérmicos (ADOLPH, 1964; PROSSER, 1973;). Mas, em suma, tem como resultante uma maior regularidade da atividade animal. Entretanto se a resposta não for suficiente para regular a variável em questão dentro dos limites compatíveis com a manutenção da função, sobretudo do sistema nervoso central, o animal poderá entrar em choque ou em fase de perigo letal. Esta ocorrência é muito comum entre os pecilotérmicos quando expostos principalmente às variações bruscas da temperatura ambiente (PROSSER, 1973). Num determinado sistema ecológico nem todas as variáveis são as ótimas e deve existir uma série de respostas adaptativas que permitam ao animal manter sua atividade normal. Portanto, estudando o animal no seu nicho ecológico, podemos achar parâmetros ecológicos diferentes dos valores ótimos, criando uma situação de compromisso para o indivíduo. A capacidade para aclimatação à temperatura deve ser maior em animais residentes em ambientes onde as flutuações de temperatura são mais consideráveis. A reação adaptativa de um sistema orgânico gerador de energia é perfeita, segundo PRECHT quando no calor há concentração e baixa utilização de substrato e contrário no

frio (PROSSER, 1973).

Neste experimento investigamos o valor preferido de iluminação, mantendo as outras variáveis sob certo controle. Assim, quando se apresenta ao animal um gradiente de iluminação, ele poderá apresentar uma resposta adaptativa buscando a sua faixa de melhor tolerância à luz. No local de estabilização, o estímulo luminoso deve estar mais próximo do valor ótimo, uma vez que as respostas compensatórias deverão estar favorecendo a manutenção das atividades normais do animal (ADOLPH, 1964; PROSSER, 1973). No laboratório há ainda a vantagem de não haver compromisso entre gradientes contrários de outras variáveis como muitas vezes ocorre na natureza.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Animais

Em toda a pesquisa, foram estudados caramujos adultos, da espécie Biomphalaria glabrata. No início do período de observação estacional, durante a primavera de 1976, foi utilizada uma amostra de 6 animais com cerca de 140 dias de idade, aproximadamente 5 meses, não infectados com trematódeos, todos provenientes da mesma geração criada em laboratório, cujas conchas tinham em média $21 \times 17,5 \text{ mm}^2$ de diâmetro. Os animais nos eram fornecidos pelo GIDE - Grupo Interdepartamental de Estudos de Esquistossomose - UFMG, onde eram criados sob condições controladas para um crescimento biológico normal, provenientes de uma linhagem que é mantida há 20 anos nestas condições. Ao serem trazidos para nosso laboratório, eram mantidos sob controle, no que se refere a parâmetros físicos (luz,

temperatura e aeração da água) e sociais (número de indivíduos por aquário). Os animais escolhidos para a experiência eram marcados com araldite, com a finalidade de serem reconhecidos individualmente pelos observadores. Eram feitas pequenas marcas redondas sobre a parte superior da concha. Desta forma os animais eram registrados como caramujo 1, caramujo 2, caramujo 3, etc, de acordo com o número de marcas que possuíam. Em cada estação, os animais eram substituídos por outros ingênuos, semelhantes aos anteriores em idade e diâmetro médio da concha. Os novos animais tinham mesma origem, mesma geração e controle, eram também marcados individualmente.

2.2. Condições experimentais

A sala experimental foi isolada de som e vibração por meio de forração das paredes com eucatex, pintado de preto com finalidade de evitar reflexão de luz. Desta maneira, a sala se mantinha obscurecida, possibilitando uma iluminação inferior a 10^{-2} lux. Os caramujos foram colocados em um aquário de $30 \times 30 \times 60 \text{ cm}^3$ com água de torneira deixada em repouso por mais de 1 semana para perder o cloro, no nível de 14 cm no meio da sala.

A alimentação constituía-se de ração para cobaias (30%), alfafa seca pulverizada (33%), germe de trigo pulverizado (10%), leite em pó integral (7%) e CaCO_3 (20%), sendo fornecida nas segundas, quartas e sextas-feiras às 22 horas, em compartimentos

do aquário sorteados ao acaso, no período anual de experimento. A medida diária, padronizada por uma pequena concha de plástico, oferecia cerca de uma grama de pó de alimentação pulverizada.

O aquário foi repartido em 11 compartimentos por 10 placas de vidro fumê alternadas, que absorviam cerca de 57% da iluminação incidente de uma fonte de luz horizontal, (figura 3). Esse foco luminoso, colocado à frente do aquário, era formado por duas lâmpadas fluorescentes Philips, cor 54, chamada pelo fabricante "luz do dia". A escolha destas lâmpadas se deu por possuírem um espectro de frequência relativamente próximo do espectro da luz natural, entre as que se encontram disponíveis no comércio (figura 4). Estas luzes eram acesas durante as horas de observação e registro, quando se criava no aquário um gradiente horizontal de luz com variações decrescentes até 10^{-4} do valor inicial. A intensidade de iluminação ao longo do aquário, à medida que se mudava para compartimentos mais distantes, caía numa lei logarítmica (figura 5). Nos intervalos entre as observações, a iluminação provinha de 2 lâmpadas semelhantes às anteriores, presas ao teto, que iluminavam verticalmente o aquário com um valor medido da ordem de 100 lux. A esse foco de luz vertical foi acoplada uma célula fotoelétrica com interruptor automático que podia acendê-la ou apagá-la ao nascer e pôr do sol. Assim, a variação do tamanho do dia ou do período de iluminação do ambiente externo podia ser reproduzido no laboratório. A intensidade de iluminação em cada um dos 11 compartimentos do aquário podia ser também medida diretamente por um fotômetro direcional, à prova d'água, com detetor LDR, fabricado em nosso laboratório pelo Professor Fernando Pimentel de Souza, e calibrado fotometricamente a partir de um padrão WESTON.

Foram também utilizados um termômetro para anotação de temperatura da água, no início e final de cada hora de observação; e um barômetro para conhecimento da umidade relativa do ambiente experimental.

Antes de cada período de experimentação era feita a limpeza do aquário, para manter certa transparência da água e evitar fermentação antecipada de sobras de alimento. Durante a fase de registro, para evitar quaisquer alterações no comportamento dos caramujos, não se manipulava nenhuma parte do aquário. A água era constantemente aerada por um borbulhador, que era trocado aleatoriamente de compartimento junto com a alimentação, evitando assim possíveis preferências de fixação do animal num determinado compartimento.

2.3. Período de observação e esquemas de iluminação

Da primavera de 1976 à primavera de 1977, os dados foram coletados no meio de cada estação, durante três semanas consecutivas, denominadas semana anterior (SA), semana definitiva (SD) e semana posterior (SP). O período de SA servia de adaptação dos animais às condições experimentais. Durante SD eram feitos os registros definitivos e SP servia de controle das variáveis experimentais. Aproveitou-se SA para medir os valores de iluminação inicial e final em cada hora de leitura para evitar possíveis perturbações no comportamento dos animais provocadas pela imersão do fotômetro na água durante SD, quando tal procedimento não foi realizado. As

leitura eram feitas nas segundas, quartas e sextas-feiras em 8 horários alternados das 7 às 22 horas. Em cada hora eram feitas 6 leituras de 10 em 10 minutos.

Durante SA e SD utilizou-se, no período diurno, o esquema de iluminação intermitente e na SP foi usado o sistema contínuo. Estes esquemas são descritos a seguir.

O esquema intermitente, empregado no período diurno de SD e SA, estabelecia-se acendendo-se o gradiente de iluminação horizontal intercalado de luz vertical, em períodos de uma hora, quando eram feitas as observações. No período noturno o gradiente de iluminação horizontal era aceso alternado com a obscuridade.

O esquema contínuo foi utilizado em SP, sendo a luz vertical acesa durante todo o período diurno, controlada pela célula fotoelétrica que permitia a reprodução da extensão do período de iluminação natural do ambiente externo. No período noturno, as observações dos animais foram possíveis na obscuridade com a ajuda de um foco de luz vermelha, conforme usado por WESTBY (1975). A intensidade de iluminação vertical foi estimada ao longo dos compartimentos do aquário utilizando-se o fotômetro, colocado ao lado das paredes laterais, distante cerca de 5cm destas e nivelado com o fundo.

2.4. Ítems do comportamento

Estudos anteriores, durante 1974 e 1975 permitiram o levantamento de algumas variáveis a serem observadas, já definidas em publicações anteriores (PIMENTEL-SOUZA, FERNANDES - SOUZA, SCHALL, COELHO, 1976; PIMENTEL-SOUZA, SCHALL, FERNANDES-SOUZA, COELHO, 1976; PIMENTEL-SOUZA, 1977). Faremos aqui, uma breve descrição destes ítems de comportamento anteriormente definidos e suas respectivas convenções utilizadas na folha de registro.

- 1) Localização do animal no aquário:

Convencionamos algumas localizações tomando como referência a posição da sola do molusco em diferentes locais no aquário:

- F - a sola em contato com o fundo do aquário.
- P - a sola em contato com uma das paredes do aquário
- PF - a sola na junção de uma parede do aquário com o fundo.
- S - a sola na superfície, boiando ventralmente.
- PS - a sola na junção de uma parede do aquário com a interface água-ar.

- 2) Tamanho da massa cefalopodal do molusco fora da concha:

Foram convencionados 5 ítems principais tomando-se como referência o tamanho máximo do corpo do animal que poderia estar exposto fora da concha, denominado "área total". A partir dessa "área total" foram ponderados os demais (figura 6), sendo:

- 100%: o animal expõe sua "área total", estando visíveis a cabeça, o pé e parte do colo, que formam um T invertido em conexão com a massa cefalopodal; o contorno da abertura da concha (perístoma) está ao menos 2mm afastado da ponta da cabeça.

O animal pode estar ou não se locomovendo;

- 70%: O animal expõe cerca de 70% de sua "área total", havendo intro-
versão do colo, que não está visível, achatamento longitudinal e
alargamento transversal do pé e aproximação do perístoma da ponta
da cabeça;
- 30%: O animal expõe cerca de 30% de sua "área total" estando a cabe-
ça encaixada no perístoma e o pé bastante contraído, quase arre-
dondado;
- 0%: O animal expõe no máximo 15% de sua "área total", estan-
do aparente apenas a cabeça ou ainda uma fração minúscula do pé,
ou - o animal se recolhe inteiramente à concha, ficando o perísto-
ma visível e um aro mais externo da concha pode ficar translúcido.

- 3) Comportamento social e sexual

Em nossas observações anteriores, verificamos que os caramujos costumam passar muito tempo amontoados em grupos, geralmente de dois e raramente de três, nas amostras de 6 ani-
mais por aquário. Esta situação, desenvolve-se geralmente assim:
um prende a sola na concha do outro, pelo lado esquerdo. A
seguir, podem dar início ao ato de copular, que é definido pe-
lo aparecimento visível do órgão sexual em contato com o ou-
tro. Eventualmente pode ocorrer cópula em grupo de três (REY, 1956).
Para esses comportamentos adotamos a seguinte notação:

- *: A sola de Um animal fica Sobre a concha de Outro (USO)
- 0: A sola de um animal fica sobre a concha do outro além de haver cópula.
- 0: Há cópula, sem um animal estar sobre a concha do outro. Ocorrência rara.

2.5. Definições e conceitos sobre Adaptação.

O conceito de adaptação apresenta dois sentidos principais. Um primeiro, ligado à constância do meio interno ou dos parâmetros fisiológicos (LEAKE, 1964; HENSEL e HILDEBRANT, 1964, HOAR, 1966). Entretanto foi observado que muitos parâmetros fisiológicos não voltam a estabilizar-se nos valores iniciais, mas provocam uma resposta reguladora que busca compensar a ação do agente estimulador (ADOLPH, 1964; HENSEL e HILDEBRANDT, 1964; HOAR, 1966). Por outro lado, em muitos casos em que se julgava manter a constância fisiológica, esta não passava de uma mudança comportamental que restabelecia os níveis de funcionamento do meio interno, pela procura de estímulos externos diferentes. Temos então, um caso de adaptação comportamental. Baseado nesse último conceito, estudamos a localização dos caramujos em 11 compartimentos do aquário, os quais possibilitavam opções para valores maiores e menores da intensidade preferida de iluminação. De fato, a procura da luz fez-se não direcionalmente, mas por caminhos aleatórios, o que é conhecido como comportamento de fotocinesia (FRAENKEL e GUNN, 1961). Estamos considerando que, o animal livre para se movimentar, ao estabilizar-se em algum compartimento, tenha encontrado um estado de normalização interna em relação à determinada intensidade de luz.

Desta forma, os dados de localização foram transportados para gráficos de seqüência temporal, com 6 leituras em cada horário de 10 em 10 minutos. A medida da movimentação (M) foi feita pelo número de mudanças de compartimentos. Assim, foram definidos os seguintes parâmetros (figura 7):

- Estabilização (E) - Tomando-se como referência as 3 últimas leituras de cada hora (30 minutos finais), existe estabilização se não se registra movimento do animal além de dois compartimentos. Assim, a variação de localização poderá alcançar no máximo duas mudanças de compartimento.

- Adaptação (A) - para que haja adaptação são necessárias duas condições: 1º) haver "E" e 2º) se a diferença de localização entre a média em "E" e a primeira leitura da hora considerada for maior que dois compartimentos. Entretanto, se nesta segunda condição a diferença de localização for igual ou menor do que dois compartimentos, podemos considerar dois casos:

- Inatividade (I) - quando a movimentação total anterior a "E" perfaz valor menor ou igual a dois compartimentos;

- Pré-Adaptação (PA) - quando a movimentação total anterior a "E" perfaz valor maior do que dois compartimentos.

2.6. Planejamento, registro do experimento e teste de fidedignidade das observações.

Para as observações e registro empregou-se a folha de marcação, em sessões amostradas no tempo usando as convenções acima. Algumas sessões preliminares foram realizadas para identificar um repertório observável de comportamento do animal, antes de se estabelecer as manipulações experimentais

necessárias (CUNHA, 1975, 1976; ADES, 1976). Além disso, é necessário conhecer os padrões de comportamento de que um organismo dispõe, como ponto de referência, antes de se concluir sobre os efeitos da ação de estímulos físicos externos (HUTT & HUTT, 1974). Na presente pesquisa, estudamos o estímulo luz como variável independente e seus parâmetros como intensidade e direção foram controlados, a fim de investigar sua ação sobre o comportamento do caramujo B.glabrata. Não é fácil estabelecer uma relação causal direta entre o estímulo e a resposta, pois há outros fatores intermediários como o tipo de órgão sensitivo e o modo de funcionamento do sistema nervoso, que nem sempre são conhecidos (CARTHY, 1969) ou estímulos internos (figura 2). Mas, contamos com a simplicidade do sistema nervoso do molusco, que em geral já está sendo bastante estudado em algumas espécies (BULLOCK e HORRIDGE, 1965; HYMAN, 1967; MAGALHÃES, 1977). Assim, esperamos contribuir para uma correlação futura entre o comportamento em relação à luz com aspectos de seu sistema nervoso.

Estivemos ainda atentos às normas do planejamento experimental a fim de diminuir as possíveis fontes de erro. Visando ao maior controle das variáveis, tanto do animal, como do ambiente, procuramos usar indivíduos bastante semelhantes, sob condições bem controladas (FARLEY, 1964). Planejamos também uma semana para teste, quando os animais eram estudados sob duração de iluminação semelhantes às da natureza, após serem estudados de modo intermitente com gradiente horizontal. Assim, o comportamento de mesmo grupo de animais era observado, medido e comparado entre duas situações, que serviam para estabelecer uma referência como linha de base (SIDMAN, 1960).

preliminarmente, os valores de iluminação do gradiente foram estabelecidos ajustando-se, no meio do aquário, o valor de uma média das posições dos indivíduos sob um gradiente inicial.

A folha de marcação permitia registrar as seguintes informações:

- o número de identificação do animal;
- sua localização no aquário, conforme descrito no item 2.4-a;
- o tamanho da massa cefalopodal exposta, descrito no item 2.4-b;
- o número do compartimento em que se encontrava cada animal;
- a temperatura inicial e final da água e a umidade relativa do ambiente experimental;
- o(s) nome(s) do(s) observador(es).

O verso da tabela era destinado a observações adicionais.

Durante as observações de todo um ciclo anual, as leituras eram feitas por dois observadores simultânea e independentemente implicando um total de 7 observadores que se revezavam entre si. A fidedignidade das observações foi avaliada através do "Índice de Acordo" (I.A.) calculado pela seguinte fórmula: $I.A. = \frac{O}{T} \times 100\%$, sendo O= número de observações comuns entre os dois observadores; e T= número máximo de observações anotadas para aquele item por um, considerando os dois observadores (BIJOU, PETERSON e AULT, 1968). Durante um ano de experimento, só ocorreram 24 casos em 2.376 índices em que I.A. foi inferior a 70%, sendo a média portanto bem próxima a 100% de acordo.

3. RESULTADOS

3.1. Localização do caramujo no aquário.

A posição do caramujo no aquário foi estudada em diferentes estações do ano. Verificou-se que estes moluscos são encontrados com maior frequência, em torno de 50% dos casos, tanto em contato com o fundo ou com a parede do aquário, em detrimento da superfície, em torno de 12% (figura 8). Entretanto há variações importantes a assinalar nos casos de maior incidência. A média anual da frequência de ocorrência de localização no fundo em SA + SD é maior do que a em SP (P menor do que 0,005) e maior do que a média na Parede em SP (P menor do que 0,005). A diferença entre as ocorrências na parede entre SA + SD e SP foi significativa ao nível de 0,02. Em suma, com maior iluminação vertical o caramujo abandona o fundo procurando as paredes, fixando-se pouco mais na superfície,

onde a diferença entre SA + SP não foi significativa.

Ao se comparar as variações de localização do caramujo na primavera em relação as outras estações do ano, verifica-se:

- maior ocorrência:

- a) no fundo em SP (com diferença não significativa em relação as outras estações) e
- b) na superfície (com diferença significativa, P menor do que 0,05 em SA + SD e em SP, exceto em relação ao outono).

- menor ocorrência:

- a) na parede, em SP (P pelo menos menor do que 0,02, exceto para o outono que não foi significativa);
- b) no fundo em SA + SD (com diferenças não significantes).

3.2. Tamanho da massa cefalopodal exposta do caramujo

O tamanho do caramujo é indicado pelos ítems 100%, 70%, 30% e 0% da massa cefalopodal fora da concha (figura 6). O tamanho predominante do caramujo nas condições experimentais é de 100% fora da concha, com cerca de 70% das ocorrências totais do ano (figura 9). Apresenta variações anuais, com máximo no outono e inverno, ao se considerar tanto as semanas com esquema intermitente com gradiente horizontal, SA + SD, quanto aquela com esquema de iluminação contínua, SP. Os outros ítems de tamanho 70%, 30%, 0% variam de maneira semelhante e de certa forma oposta ao ítem 100%. Por outro lado, o ítem 100% está correlacionado inversamente com a tempera-

tura de maneira significativa (P menor do que 0,005 para SD e SP) e parece não ser influenciado pelo esquema de iluminação (figura 10). Os outros itens da variável tamanho, a saber, 70%, 30% e 0%, comportam-se como variáveis complementares a 100%, variando portanto de maneira inversa. Particularmente os itens 30% e 0% apresentam um máximo no verão, em SA + SD e um máximo na primavera em SP.

3.3. Movimentação (M)

"M" foi estudada em duas semanas descritas SD e SP, desde o inverno de 76 até o de 77, inclusive. Em geral há um aumento de "M" na direção do verão para o inverno (figura 11). Na passagem do período diurno para os dois primeiros horários noturnos, tanto na luz contínua (SP) quanto com luz intermitente (SD), houve uma tendência de queda de "M", exceto para SD no inverno e verão, onde o aumento circadiano nos horários noturnos parece retardado (figura 11, 12, 13, 14 e 15). Comparativamente "M" com luz contínua (SP) tende a ser menor do que no esquema intermitente (SD) durante o período diurno (P menor do que 0,02 e 0,05 para primavera e inverno figuras 11 e 16) e só havendo diferença significativa no período noturno para o outono (P menor do que 0,005, figura 17). Observando-se melhor a variação circadiana de "M" no verão e no inverno, o aspecto geral das variações de "M" foram muito semelhantes (figuras 12 e 13), a saber, houve um aumento de "M" após o nascer do sol, seguido de uma certa queda durante cerca de 8 horas, quan-

do volta a crescer. A variação de iluminação parece produzir um efeito estimulador nos crepúsculos, uma vez que "M" tende a crescer tanto após o nascer do sol, quanto após o pôr do sol. Notam-se variações mesmo quando sob iluminação constante, no esquema SP, não parecendo haver uma estabilização da movimentação, em função de um valor de iluminação. Nas estações de maiores mudanças no comprimento do período de iluminação diurno, outono e primavera, "M" parece ser mais estável mostrando um efeito depressivo sob um período de iluminação maior, tanto comparando no outono os períodos diurno e noturno (figura 14), quanto comparando na primavera, o período diurno mais iluminado em SP com SD (figura 15).

O estudo de "M" média horária por caramujo em 4 estações do ano foi feito durante uma parte do ciclo diário (figura 18). Observa-se um pico de atividade por volta das 11 horas e uma queda pelas 15-17 horas, tanto no esquema de SD como de SP. Houve uma queda significativa de movimentação em SP sob esquema de luz contínua, em relação a SD, maior durante o dia e tendendo a diminuir nos dois primeiros horários noturnos, não sendo mais significativa às 21 horas. Nota-se um aumento significativo da movimentação após o sol poente nos dois esquemas de iluminação, sendo mais marcante em SP.

3.4. Comportamento de "Um Sobre o Outro" (USO)

A média circadiana de USO ao longo de um ano parece seguir variações horárias preferidas (figura 19): assim no es-

quema contínuo, SP, há maior ocorrência em torno do sol poente (17 horas), mas sem diferença significativa. Não há também diferença significativa entre o início do período noturno (19 e 21 horas) e durante todo o dia (das 7 às 17 horas). No esquema intermitente, SD, as variações circadianas são diferentes, com um pico ao nascer do sol (7 horas), mas com diferença quase significativa ao nível de 0,05 do restante do dia, onde as diferenças são menores entre si. Nota-se pelo estudo da normalidade das populações que o comportamento USO é muito instável, só estabilizando em SP perto do sol poente e em SD depois do sol nascente noutra forma de análise.

A variação circadiana de USO em cada estação confirma haver um pico por volta do sol poente em SP. Em SD mostra que o pico em torno do sol poente aparece só no inverno e verão, é inexistente na primavera e é substituído por um mínimo no outono. Isso explica a pouca variação da média anual neste horário.

Por outro lado certas variações médias de USO seguem a correlação inversa de Movimentação:

- ao longo do ano (correlação negativa e significativa, P ao nível de 0,01 para SD e quase significativa ao nível de 0,08 para SP),
- no inverno (correlação significativa, P menor que 0,005 para SD e P =0,02 para SP),
- no outono (correlação significativa, P menor que 0,05 para SP) e
- na primavera (correlação significativa, P menor que 0,05 para SP).

Todas populações implicadas são normais, exceto para USO em SP do inverno quando P menor que 0,2. Nos casos em que não se achou correlação significativa correspondeu também a não normalidade da população de USO, devido particularmente a alta dispersão numa média baixa.

considerando que USO geralmente dá-se aos pares de indivíduos, nota-se no estudo dos indivíduos acoplados uma certa dessincronização entre M e USO, apesar dos baixos valores destes últimos dados, confirmando a correlação negativa em estudos em grupos maiores.

Quando se verificar a média de USO por estação, nota-se um crescimento expressivo no inverno e no outono em SD, na primavera e outono em SP (figura 20). Há uma tendência de queda de USO em SP em relação a SD em cada estação, exceto na primavera. Entretanto, observa-se que a média de USO começa a crescer muito no outono para decair no final do inverno e parece também crescer um pouco na primavera com queda no verão (figura 21).

Por outro lado, quando se verificar a localização no aquário onde ocorre USO, nota-se maior ocorrência na sua parte central em SP e nos primeiros compartimentos em SD (figura 22).

3.5. Fotocinesia

Para estudar a fotocinesia ou o comportamento de busca de preferência do valor de iluminação preferida, introduzimos os parâmetros, definidos em Material e Métodos, e dos quais os resultados obtidos são os que seguem:

3.5.a) Estabilização (E), Inatividade (I), Adaptação (A)
e Prê-Adaptação (PA) no ciclo diário.

Esses parâmetros foram estudados numa parte do ciclo diário, das 7 às 22 horas, nos esquemas intermitente (SD), e contínuo (SF), durante 4 estações do ano. Entretanto, devido à falta de dados à noite na primavera, examinamos a seguir só os dados de 3 estações do ano:

- 1º) A variação de iluminação no horário do sol poente, no laboratório, pode ser tomada como um estímulo discriminativo para "A" em SF, considerando a diferença significativa (P menor do que 0,005) entre as médias de dois horários das atividades diurnas e noturnas de todos os caramujos, com as populações normais (figura 23). Para "E" e "I" em SF só há uma tendência de ser diferente. Entretanto, essa variação de iluminação para SD não pôde ser considerada discriminativa em nenhum caso (figuras 23, 24 e 25).
- 2º) Depois do sol poente, os níveis de "E" e "I" caem em SF. O nível médio de ocorrência de "E" e "I" em SD, sob o esquema de luz intermitente, foi pouco diferente daquele de SF, sob luz contínua (figuras 24 e 25), mas geralmente maior;
- 3º) O nível de ocorrência de "A" em SF é quase zero durante o dia, indicando grande dificuldade de adaptação sob luz contínua, mas crescendo nos dois primeiros horários noturnos. Em SD, apesar de não haver diferença significativa entre os horários diurnos e da noite e os dois últimos do dia, durante o pôr do sol, há uma sensível queda de adaptação em relação ao resto

do dia (figura 23);

49) Os níveis absolutos de "PA" parecem semelhantes aos de "A", a saber são muito baixos, sem no entanto mostrarem diferenças significantes antes e depois do pôr do sol.

3.5.b) Estabilização (E), Inatividade (I), Adaptação (A)
e Pré-Adaptação (PA) num ciclo anual.

Os níveis absolutos de "E" são geralmente altos, tanto durante o dia, quanto à noite, e ao longo do ano (figura 26). Entretanto, durante a noite, observam-se mais variações do nível de "E" em SD: da primavera (84%) e verão (100%), caindo para outono e inverno (cerca de 75%); em SP, mantém mais constante em nível mais baixo (cerca de 79%) ao longo de três estações: verão, outono e inverno. Quanto a "I", verificam-se geralmente menores valores à noite em SD e SP nas quatro estações, exceto no inverno e verão de SD. Geralmente há uma queda do nível do verão para o inverno em SD e SP. Durante o dia em SP o nível de ocorrência médio nas quatro estações é maior do que SD. Em suma, geralmente verifica-se maior inatividade quando há maior iluminação, tanto em SP em relação a SD, tanto sob períodos de maior iluminação contínua durante o dia, quanto em relação a estação mais iluminada e também mais quente do ano. A ocorrência de estabilização é geralmente maior no verão em SD, tanto de dia quanto à noite (figura 26). Quanto a "A" permanece em níveis baixos, aproximadamente constante ao longo do ano, exceto nas primeiras horas do período noturno no outono e inverno em SP, quando aumenta. "PA" também permanece reduzido durante o ano sem maiores va-

riações (figura 27).

3.5.c) Fotocinesia propriamente dita

Consideramos só haver eliciado o comportamento de fotocinesia quando foi verificada anteriormente a ocorrência de adaptação ou pré-adaptação. O valor médio do compartimento de estabilização é considerado o valor preferido de iluminação. O número de vezes em que em determinado compartimento encontrou-se esta estabilização foi colocado em um gráfico semi-logarítimo (Figura 28). Nota-se que a fotocinesia começa a ocorrer a partir do compartimento 6 na soma de todos os casos de um ano e a partir do compartimento 5 só durante o inverno, principal responsável desse comportamento. Confrontando-se com a figura 5, constatamos que a energia irradiante na superfície era de 1 a 2% da fonte luminosa, correspondendo a uma densidade espectral indicada na figura 4 inferior.

4. DISCUSSÃO

Comprovou-se (figura 28) a fotocinesia do caramujo já observada para diferentes tipos de luz (WILLIAMS & COELHO, 1973; PIMENTEL-SOUZA, SCHALL, FERNANDES-SOUZA, COELHO, 1976). O comportamento de busca de maior iluminação começou no compartimento 5. Esta inflexão na figura é indicativa sem dúvida que outro fenômeno esteja a ocorrer a partir deste ponto. Especulamos então se não seria aí o limiar discriminativo de intensidade de iluminação. Por outro lado, estávamos esperando achar a preferência de iluminação que corresponderia ao valor de um máximo no gráfico, o que ainda não foi encontrado. Temos condição de replanejar o experimento procurando colocar o valor de iluminação do compartimento 5 correspondendo ao 11, o que significaria um aumento de iluminação da ordem de 100 vezes. Como já vimos, este experimento deverá ser feito no inverno para ser mais efetivo. Por outro lado, o deslocamento do animal do fundo para a parede e mesmo superfície durante esquema de maior

iluminação vertical, SP, comprova também a fotocinesia (figura 8). Entretanto, essas duas condições são ligeiramente diferentes. No primeiro caso há uma provável coincidência entre a direção da luz e dos eixos óticos do animal (figura 1), o que já não parece ocorrer quando o caramujo está no fundo e a luz é vertical. Assim, a mudança de localização pode implicar também num comportamento de orientação, pois houve realmente um deslocamento significativo para a parede, onde o aparelho visual do caramujo pode encontrar-se em melhor postura anatômica para receber diretamente os feixes de luz vertical. Essa hipótese é também corroborada pela não significância do aumento da ocorrência na superfície. De maneira análoga, o mesmo raciocínio pode justificar também a maior ocorrência da localização no fundo em SA + SD. Entretanto, o controle de voltar a expor o animal ao esquema intermitente com gradiente horizontal após o esquema com iluminação vertical para verificar a reversão do fenômeno reforçaria a hipótese anterior.

A diferença de ocorrência anual do caramujo em SP entre parede e fundo não é significativa, embora predomine na parede durante a maior parte do ano. Este fato confirma parcialmente dados anteriores (PIMENTEL-SOUZA, SCHALL, FERNANDES-SOUZA, COELHO, 1976; PIMENTEL-SOUZA, 1977). No entanto, sob iluminação intermitente com gradiente horizontal, a localização no fundo foi nitidamente superior à parede (P menor do que 0,005). Além da atração pelo gradiente de luz, sabemos que seu sistema de alimentação é de raspar detritos depositados sobre superfícies. Se as áreas de apoio da sola do animal são horizontais, os caramujos têm mais chance de colher mais quantidade de substratos. O com-

portamento de deslocamento para o fundo já apareceu relacionado ao depósito de alimentação sobre a superfície horizontal (PIMENTEL-SOUZA, 1977). Questionava-se naqueles trabalhos se o aumento do deslocamento subsequente para a superfície depois não estaria ligado à necessidade de captar oxigênio. Mas agora o tempo de deslocamento para a superfície é muito maior, o que não justifica esta necessidade. Na comparação anual, há um aumento significativa da localização na superfície só na primavera em relação às outras estações. Aí não há ligação aparente com outros comportamentos como sexuais ou de movimentação que aparecem mais aumentados no outono e inverno, e alimentar, procedido aleatoriamente no tempo para evitar reações circadianas estabilizadas. Assim, podemos valorizar em SP a variação da ocorrência maior na parede do que no fundo, apesar de não significativa, mas importante comparativamente a esta ocorrência ser menor no fundo e maior na parede em relação a SA + SD, ambas altamente significantes. De fato, as diferenças de localização foram significantes entre SA + SD e SF na parede (P da ordem de 0,02) e no fundo (P menor do que 0,005).

A fotocinesia parece estar ligada a maior atividade de movimentação do caramujo, a saber, durante o inverno, quando realmente a fotocinesia se manifesta, é também quando ocorre maior movimentação (figura 11). Ainda nas estações primavera e verão não houve praticamente fotocinesia, coincidindo com menor movimentação e maiores temperaturas (figura 9 e 11). Entretanto, no outono aparece uma contradição: sendo a movimentação menor do que na primavera, a fotocinesia deveria ser menor do que nesta estação, portanto nula. Mas se encontrou uma ligeira tendência à fotocinesia. Porém se notarmos que durante as duas horas de leitura noturna no

outono houve um grande aumento da movimentação (figura 14), superando os níveis correspondentes da primavera (figura 15), constatamos de novo a coerência, pois, nestes horários é que ocorre maior fotocinesia, compensando os seis horários diurnos.

Por outro lado, surpreendeu-nos a baixa ocorrência do comportamento de adaptação e pré-adaptação, frequência de ocorrência de 9,58% de média anual. Entretanto, se considerarmos simplifadamente o caramujo localizado no centro de um comportamento do aquário podendo se dirigir aleatoriamente em qualquer sentido num círculo de 360 graus e calcularmos a probabilidade de coincidir a parte frontal do eixo longitudinal do animal com a abertura oferecida pelo compartimento mais claro, encontramos só 6,4% de ocasiões favoráveis (ângulo de visão de 23 graus). Quando se considerar ainda que a abertura do campo visual do caramujo é limitada lateralmente por dois tentáculos (REY, 1956; PARAENSE, 1970 e figura 1); devemos concluir que os dois valores tendem a se aproximar, além de já serem da mesma ordem de grandeza. Aplicando esta observação para a projetada armadilha baseada na fotocinesia (PIMENTEL-SOUZA, 1977), chegamos à conclusão que este dispositivo deve oferecer uma superfície luminosa mais longa possível na horizontal para aumentar seu poder de atração ao molusco.

A frequência do comportamento USO parece muito instável, apresentando várias vezes uma distribuição não normal. Entretanto, deve-se assinalar que em torno do por do sol e nascer do sol há um certo aumento de ocorrência (figura 19), demonstrando terem estes fatores um certo efeito como estímulo discriminativo. Por outro lado, em SD, nota-se a correlação inversa entre USO e movimentação no período circadiano anual (P da ordem de 0,002) e só no inverno (P menor do que 0,005).

Entretanto, no ciclo anual verifica-se uma tendência de variação direta entre movimentação e USO, pois cresceram nas estações frias e diminuíram nas estações quentes (figuras 11, 20 e 24). Esta contradição parece encontrar explicação no fato de que o USO, embora dependente de movimentação de uma maneira geral, pois este propicia maior probabilidade de encontro entre os indivíduos; a curto prazo, no período circadiano, reflete-se inversamente na movimentação por paralisá-los. Este aumento de USO nas estações frias parece refletir na postura de ovos conforme dados preliminares de outros experimentos em curso no laboratório. O compartimento de ocorrência de USO parece favorecer, na hipótese de aleatoriedade, a ocorrência nos compartimentos do meio do aquário (figura 22), exceto sobre a influência da fotocinesia quando favorece o encontro em compartimentos mais claros.

O tamanho do caramujo fora da concha correlaciona-se com a temperatura: o ítem 100% inversamente (figura 10) e os ítems 70%, 30% e 0% provavelmente direta (figura 9). Entretanto, havíamos encontrado para o ítem 100% correlação direta (PIMENTEL-SOUZA, SCHALL, FERNANDES-SOUZA, COELHO, 1976; PIMENTEL-SOUZA, 1977). Esta diferença parece-nos devida às diversas reações do animal às variações de temperatura, a saber, em períodos longos e mais frios, assumidos em variações lentas, há possibilidade de adaptação ativa do animal, pois há maior ocorrência do ítem 100% fora da concha e maior movimentação, contrabalançando, e queda de temperatura ambiente pela maior produção calórica e vice-versa. Entretanto, observado a intervalos menores com va-

riações de temperaturas relativamente bruscas, comporta-se passivamente, parecendo em estado de choque (PROSSER, 1973). Corrobora o fato haver correlação inversa de movimentação com temperatura tomando-se as médias das semanas por estação ao longo do ano (P menor do que 0,02) e não ser significativa quando calculada com movimentação média por caramujo por horário em cada estação.

A escolha da luz fluorescente número 54, luz do dia, pareceu-nos a mais indicada por se aproximar mais do espectro da luz natural (figura 4). No catálogo do fabricante, Philips, ainda havia dois tipos mais aproximados que seriam as variantes especial, número 57, e de luxo, número 55. Mas estas não se encontram disponíveis no mercado brasileiro. O espectro da luz natural, tomado como referência na figura 4, é o de um ângulo de inclinação de 60° do sol (BLUM, 1961). Se o ângulo de incidência do sol é menor, o espectro tende mais para o azul, entretanto, se o ângulo de incidência é maior, o que ocorre cada vez mais em maiores latitudes, ou durante o luar, o espectro tende cada vez mais para o vermelho (McFARLAND e MUNZ, 1975). Ora, todas as luzes fluorescentes artificiais são muito deficientes no comprimento de onda de 700nm, mas a escolha do vidro fumê pode recompor consideravelmente esta parte do espectro na medida em que deixava a componente de 650 passar melhor para os compartimentos seguintes, além de corrigir a deficiência relativa do componente de 480 em face do de 580 (figura 4). Além disso, num lago de água doce aqueles autores demonstraram que a faixa de 500 a 630 nm é a mais penetrante.

5. RESUMO

A localização do caramujo B. glabrata em SD predominou nas paredes (58% das ocorrências) e no fundo (43%) e em SP, parede e fundo ficaram com percentual semelhante (48%). A localização na superfície (S) foi menor em ambos esquemas (10%), entretanto na primavera seu percentual subiu (20%) nos dois esquemas e em SP o caramujo deslocou-se do fundo (30%) para parede (62%). O tamanho 100% fora da concha predominou (69% das ocorrências), crescendo da primavera (SP) ou verão (SD) para o inverno, quando atingiu cerca de 82%. Sua correlação com a temperatura foi significativamente inversa em variações lentas, mas pareceu direta em variações bruscas. Os outros itens de tamanho variavam de maneira inversa. A movimentação cresceu também do verão para o inverno; parecendo correlacionar-se inversamente com a temperatura em variações lentas. Houve uma tendência de queda de movimentação logo após os crepúsculos, crescendo após, no período diurno. O comportamento "Um Sobre o Outro" (USO)

cresceu também do verão para o inverno; parecem correlacionar inversamente com a temperatura com variações lentas. As variações circadianas apesar de instáveis tendem a sincronizar um valor maior nos crepúsculos. Quanto à iluminação, notou-se uma busca da intensidade preferida no inverno e apenas uma tendência no outono, os animais deslocando para o primeiro compartimento (intensidade de 10 W/m^2 na faixa do visível), mas não sendo possível determinar a preferência ainda. Entretanto viu-se que a fotocinesia parece correlacionada com a movimentação e com o tamanho 100% fora da concha e inversamente com a temperatura.

6. REFERÊNCIAS

ADES, C., 1976- A observação do comportamento em situações experimentais. Ci. e Cult., 28: 25-34.

ADOLPH, E. F., 1964- Perspectives of adaptation: some general properties. In: DILL, D. B.; ADOLPH, E. F.; WILBER, C. G., eds. Adaptation to the environment. Washington, American Physiological Society. (Handbook of physiology; sec. 4) p. 27-35.

BIJOU, S. W.; PETERSON, R. F.; AULT, M. H., 1968- A method to integrate descriptive and experimental fields studies at the level of data and empirical concepts. J. Appl. Behav. Anal. I: 175-191.

BINDRA, D., 1961. Components of general activity and the analysis of behavior. Psychol. Rev. 68: 205-215.

- BLUM, H. F., 1961. Does the melanin pigment of human skin have adaptive value? Quart. Rev. Biol. 36: 50-63.
- BOLLES, R. C., 1972. Reinforcement, expectancy and learning. Psychol. Rev. 79: 394-409.
- BUDDENBROCK, W. Von, 1919. Versuch einer Analyse der Lichtreaktionen der Heliciden. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. Physiol. 37: 313-360.
- BULLOCK, T. H., 1965. Mechanisms of Integration. In Structure and Function in the Nervous Systems of Invertebrates, BULLOCK e HORRIDGE (eds.), FREEMAN. San Francisco, p. 257-351.
- BULLOCK, T. H. & HORRIDGE, G. A. (eds.) 1965. Structure and Function in the Nervous Systems of Invertebrates, Volume I, FREEMAN. San Francisco, 798 p.
- CARTHY, J. D., 1969. O estudo do comportamento. Trad. Fernando Leite Ribeiro. São Paulo, Companhia Editora Nacional, 109 p.
- CHERNIN, E., 1967. Behavior of Biomphalaria glabrata and other snails in a thermal gradient. J. Parasitol. 53: 1233-1240.
- CHIANG, P. K.; BOURGEOIS, J. G.; BUEDING, E., 1974. 5-hydroxytryptamine and dopamine in Biomphalaria glabrata. J. Parasitol. 60: 264-271.
- COPELAND, M., 1918. The olfactory reactions and organs of the marine snails, Alectrion obsoleta and Busycon canaliculatum. J. exp. Zool. 25: 177-228.

CROZIER, W. J., 1929. The study of living organisms. In: The Foundations of Experimental Psychology, Ch.II, Worcester, 45-127.

Crozier, W. J. & Cole W. H.; 1929. The phototropic excitation of Limax. J. Gen. Physiol. 12: 669-674.

Cunha, W. H. A., 1974. Acerca de um curso de pós-graduado, destinado ao treino de observação científica no domínio das ciências do comportamento. Ci. e Cult. 26 (9): 846-853.

Cunha, W. H. A., 1975. O estudo etológico do comportamento animal. Ci. e Cult. 27: 262-268.

Cunha, W. H. A., 1976. Alguns princípios de categorização, descrição e análise do comportamento. Ci. e Cult. 28: 15-24.

Cunha, W. H. A., em impressão. O comportamento e o problema de sua organização vistos de uma perspectiva etológica e de uma perspectiva psicológica. Livro de SIMPÓSIOS-III, Ci. e Cult., 29a Reunião anual da SBPC, S. Paulo, 1977.

EIBL-EIBESFELDT, I., 1974. Etologia, Ediciones Omega, Barcelona, 643 p.

FARLEY, B. G., 1964. Use of computer technics in neural research. Em Neural theory and modeling, Reiss (ed.), Stanford, Stanford University Press, 43-72

- FERNANDES-SOUZA, N.; SCHALL, V. T.; PIMENTEL-SOUZA F.; RODRIGUES; C. J. T., 1974. Análise de postura e localização de uma espécie de caramujo, Biomphalaria glabrata. Programa da IVa. Reunião Anual de Psicologia, Sociedade Psicologia Ribeirão Preto, 7-8.
- FRAENKEL, G., 1927. Beitrage Zur Geotaxis und Phototaxis von Littorina. Z. vergl. Physiol. 5: 585-597.
- FRAENKEL, G. & GUNN, D. L., 1961. The Orientation of Animals. New York, Dover Publications, 376 p.
- GRINDLEY, G. C., 1937. The Intelligence of Animals. London. 70 p.
- HENSEL, H. & HILDEBRANT, G., 1964. Organ Systems in Adaptation the Nervous System. In: DILL, D. B.; ADOLPH, E. F.; WILBER, C. G. (eds), Adaptation to the Environment. Washington, American Physiological Society. (Handbook of Physiology, sec. 4) p.55-72.
- HESS, E. H., 1962. Etology - an approach toward the complete analysis of behavior. In: Readings in Animal Behavior, New York, McGill, ed., HOLT, RINEHART e WINSTON. p. 15-34
- HOAR, W. S., 1966. General and Comparative Physiology. Englewood Cliffs, Prentice-Hall, 815 p.
- HOVEY, H. B., 1929. Associative hysteresis in flatworms. Physiol. Zool. 2: 322-333.

HUTT, S. J. & HUTT, C., 1974. Observação direta e medida do Comportamento. EPU e EDUSP, São Paulo, 279 p.

HYMANN, L. H., 1967. The Invertebrates, Vol. VI, Mollusca I, New York, McGRAW-HILL, 792 p.

JENKINS, H. M., 1975. Behavior Theory Today: a return to fundamentals. Rev. Mex. Anal. Cond. 1: 39-54.

KRAMER, G., 1952. Die Sonnenorientierung der Vögel. Zool. Anz. Suppl., 16: 72-84

KUHN, A., 1919. Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena, 71 p.

LEAKE, C. D., 1964. Perspectives of adaptation: historical backgrounds. In: DILL, D. B.; ADOLPH, E. F.; WILBER, C. G.; eds, Adaptation to the Environment: Washington, American Physiological Society, (Handbook of Physiology, sec. 4), p. 1-9.

LEVER, J.; de VRIES, C. M.; JAGER, J. C., 1965. On the Anatomy of the Central Nervous System and Location of Neurosecretory Cells in Australorbis glabratus. Malacologia, 2: 219-230

MACHADO, C. R. S. & MACHADO A., 1974. Monoaminas no Sistema Nervoso de Biomphalaria glabrata. Ci e Cult., 26: 289

MACHADO, P. A. (Coord.), 1977 - Painel Programa Especial de controle de Esquistossomose. IVª Conferência Nacional de Saúde, Ministério da Saúde, Brasília, 216 p.

MAGALHÃES, M. J., 1977. Ultraestrutura dos gânglios bucais e visceral de Biomphalaria glabrata. Departamento de Morfologia, ICD, UFMG. Tese.

MALLEK, E. A. & CHENG T. C., 1974. Medical and Economic Malacology. Academic Press, New York. 398 p.

MARTINS, A. V., 1938. Contribuição ao estudo do gênero Australorbis (Pilsbry, 1934). Belo Horizonte. Fac. Med. (UFMG). Tese. 66 pp.

McFARLAND, W. N. & MUNZ, F. W., 1975. The visible spectrum during twilight and its implications to vision. In: EVANS, C. G.; BAINBRIDGE, R.; RACKHAM, O., eds., Light is an Ecological Factor: II. Oxford, Blackwell, p. 249-270

PAN, C. I., 1958. The general histology and topographic microanatomy of Australorbis glabratus. Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard College, 119: 237-299.

PARAENSE, W. L., 1955. Autofecundação e fecundação cruzada Australorbis glabratus. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 53: 277-284.

PARAENSE, W. L., 1970. Planorbídeos hospedeiros intermediários do Shistosoma mansoni. In: Esquistossomose mansoni, SALES DA CUNHA (ed.), Editora da Universidade de São Paulo, 13-30

PARAENSE, W. L. & DESLANDES, N., 1955. Observations on the morphology of Australorbis glabratus. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 53: 87-103.

PIMENTEL-SOUZA, F., 1977. Alguns aspectos do comportamento elementar do caramujo Biomphalaria glabrata. Departamento de Fisiologia e Biofísica, ICE, UFMG. Tese. 79 pp.

PIMENTEL-SOUZA, F., em impressão. Os autômatos, a cibernética e os modelos biológicos. Livro de SIMPÓSIOS-III, Ci e Cult., 29a. Reunião Anual da SBPC, São Paulo, 1977.

PIMENTEL-SOUZA, F.; BARBOSA, N. D. C.; SCHALL, V. T.; SCHETTINO-SOUZA M.; LAUTNER-JÚNIOR, R., 1979. Influência da iluminação na movimentação e em aspectos do comportamento sexual do caramujo B.glabrata em aquário. In: CONGRESSO DA SOCIEDADE DE FISIOLOGIA, 109, São Paulo, 1979. Resumos. São Paulo, SBFis p. 121-122.

PIMENTEL-SOUZA, F.; COSENZA, R; CAMPOS, G. B. e JOHNSON J. I., em impressão. Somatic sensory cortical regions of the agouti, Dasyprocta agouti. Brain Behav. Evol.

PIMENTEL-SOUZA, F.; FERNANDES-SOUZA, N; SCHALL, V. T.; ROSELLI, A.; COELHO, P. M. Z., 1975. Comportamento elementar de D.glabrata em um aquário. Sociedade de Biologia de Minas Gerais, em 12 de junho.

PIMENTEL-SOUZA, F.; FERNANDES-SOUZA, N.; SCHALL, V. T.; COELHO, P. M.Z., 1976a. Comportamento elementar do caramujo B.glabrata:
I) Disposição espacial da concha. Rev. Bras. Pesq. Med. Biol., 9
(2): 117-122

PIMENTEL-SOUZA, F.; F.; SCHALL, V. T.; FERNANDES-SOUZA, N.; COELHO, P.M.Z., 1976b. Comportamento Elementar do caramujo Biomphalaria glabrata. II) Localização e tamanho da massa cefalopodal exposta. Rev. Bras. Pesq. Med. Biol. 9: 123-127.

PILSBRY, H. A., 1934. Review of the Planorbidae of Florida with notes on other members of the family. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, 86: 29-66.

PRIBAN, K. H. (ed.), 1969. Introduction. In: The Brain and Behavior. Bungay, Penguin Books, V. 1, 1-10.

PROSSER, C. L., 1973. Comparative Animal Physiology, Philadelphia, Saunders. 966 p.

RANSON, G., 1953. Observations sur les Planorbidae africains. Bull. Soc. Path. Exot., 46 (5): 783-810.

REY, L., 1956. Contribuição para o conhecimento da morfologia, biologia e ecologia dos planorbídeos brasileiros transmissores da Esquistossomose. Rio de Janeiro, S.N.E.S., 217 p.

SCHALL, V. T.; BARBOSA, N. D. C.; SCHETTINO-SOUZA; M.; LAUTNER-JÚNIOR, R.; FERNANDES-SOUZA, N.; PIMENTEL-SOUZA, F., 1978. Fotocinesia do caramujo Biomphalaria glabrata. Ci e Cult., 30 (7): 654.

SCHALL, V. T.; BARBOSA, N. D. C.; SCHETTINO-SOUZA, M.; LAUTNER-JÚNIOR, R.; PAIVA, E. G.; PIMENTEL-SOUZA, F., 1979. Influência do esquema de iluminação sobre o comportamento do caramujo B.glabrata. Ci. e Cult., 31 (7): 753.

SCHALL, V. T.; LAUTNER-JÚNIOR, R.; FERNANDES, N.; SCHETTINO, M.;
BARBOSA, N. D. C.; PIMENTEL-SOUZA, F., 1980. Fotocinesia e ou-
tros comportamentos do caramujo B.glabrata. In: CONGRESSO DA SO-
CIEDADE BRASILEIRA DE FISILOGIA, 12ª, Ribeirão Preto, 1980.
RESUMOS. Ribeirão Preto, SBFis p. 54.

SCHALL, V. T.; NOVAES, G.; LAUTNER-JÚNIOR, R.; FERNANDES-SOUZA N.;
PIMENTEL-SOUZA, F.; 1976. Comportamento de locomoção em relação
à luz do caramujo Biomphalaria glabrata. Ci. e Cult. 28 (7): 350.

SCHALL, V. T.; LAUTNER-JÚNIOR, R.; SCHETTINO-SOUZA, M.; FERNANDES-
-SOUSA, N.; PIMENTEL-SOUZA, F., 1977. Comportamento do caramu-
jo B.glabrata num gradiente luminoso. Ci e Cult., 29 (7):
667-668.

SILVA, M., 1976. Acetilcolinesterase e Acetilcolina dos tecidos
de B.glabrata. Departamento de Morfologia ICB, UFMG. Tese.

SIDMAN, M., 1960. Tactics of scientific research. New York,
Basic Book.

SIMPSON, A. W., THOMAS J. D.; TOWNSEND C. R., 1973. Social
behavior in the fresh water pulmonate snail B.glabrata. Behav.
Biol., 9: 731 - 740.

- SCOTT, J. A., 1940. Venezuelan snails of the genus Australorbis-
Notular Naturae, Philadelphia Acad. Nat. Sc. 54:13
- SMITH, H. W., 1954. The philosophic limitations of physiology.
In: VEITBG, ed., Perspectives in physiology, American
Physiological Society, Washington. p. 31-43.
- TINEERGEN, N., 1963. On aims and methods of ethology. J.
Tierpsychol. 20: 410-433
- TIMO-IARIA, C., 1977. Organização do comportamento pelo siste-
ma nervoso. Trabalho apresentado no simpósio: "A Estrutura do
Cérebro e os padrões de comportamento", 29a. Reunião Anual da
S.B.P.C. em 9 de julho, São Paulo.
- TOWNSEND, C. R. 1974. Mucus trail following by the snail
B. glabrata. Anim. Behav., 22: 170-177.
- WEIKER, W. I. & CAMPOS, G. B., 1963. Physiological significance
of sulci in somatic sensory cerebral cortex in mammals of the
family Procyonidae. J. comp. Neurol., 120: 19-36
- WESTBY, G. W. M., 1975. Comparative studies of the aggressive
behaviour of two gymnotid electric fish (G. carapo and H. artedi).
Anim. Behav., 23:

WILLIAMS, P. & COELHO, P. M. Z., 1973. The attraction of snails to beta lights. Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg., 67: 616-617.

YOUNG, J. Z., 1964. The model of the Brain. Oxford, Clarendon Press. 348 p.

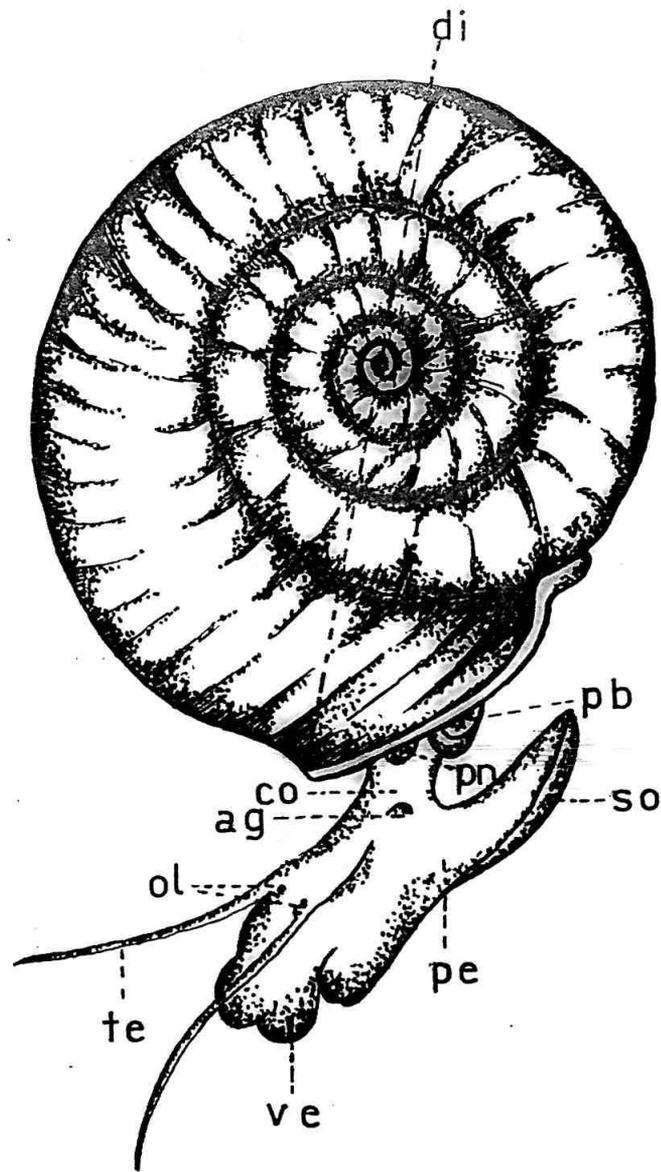


Figura 1: Biomphalaria glabrata, mostrando sua concha pela esquerda e aspectos da massa cefalopodal: ag, abertura genital masculina; co, colo; di, diâmetro da concha; ol, olho; pe, pé; pn, pneumostoma; pb, pseudobrânquia; so, sola; te, tentáculo; ve, vêu bucal.

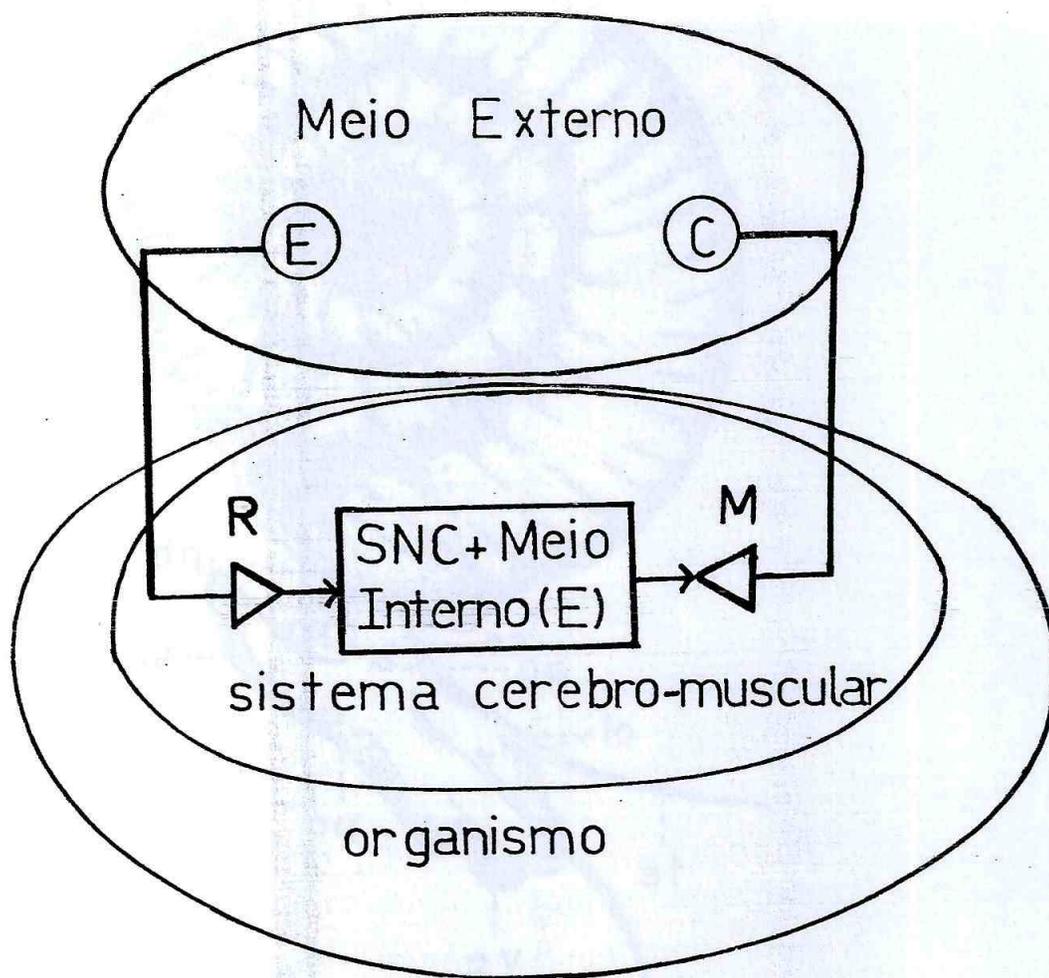
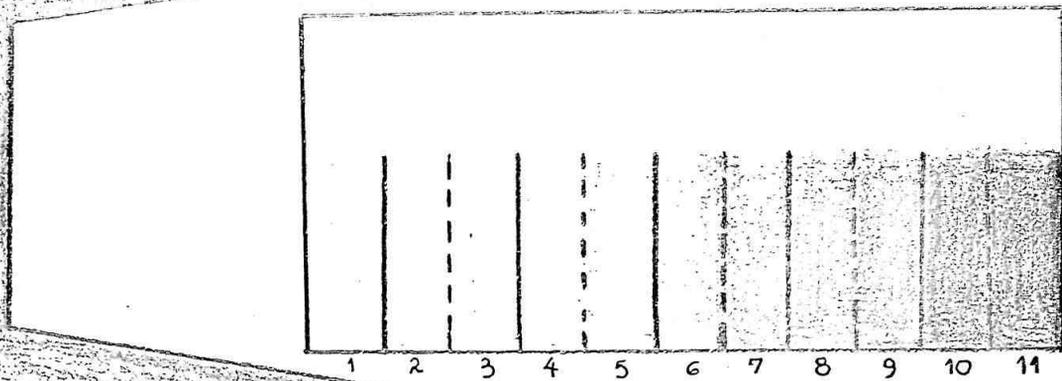


Figura 2: Esquema da interação organismo com meio ambiente. Salienta-se a ação do meio externo sobre o sistema cérebro-muscular, mostrando a intermediação do sistema nervoso central (SNC). Quanto a vida de relação: receptores neurofisiológicos (R), aparelho motor (M) e comportamento (C). Estímulos (E) nos meios externo e interno.



VISTA SUPERIOR

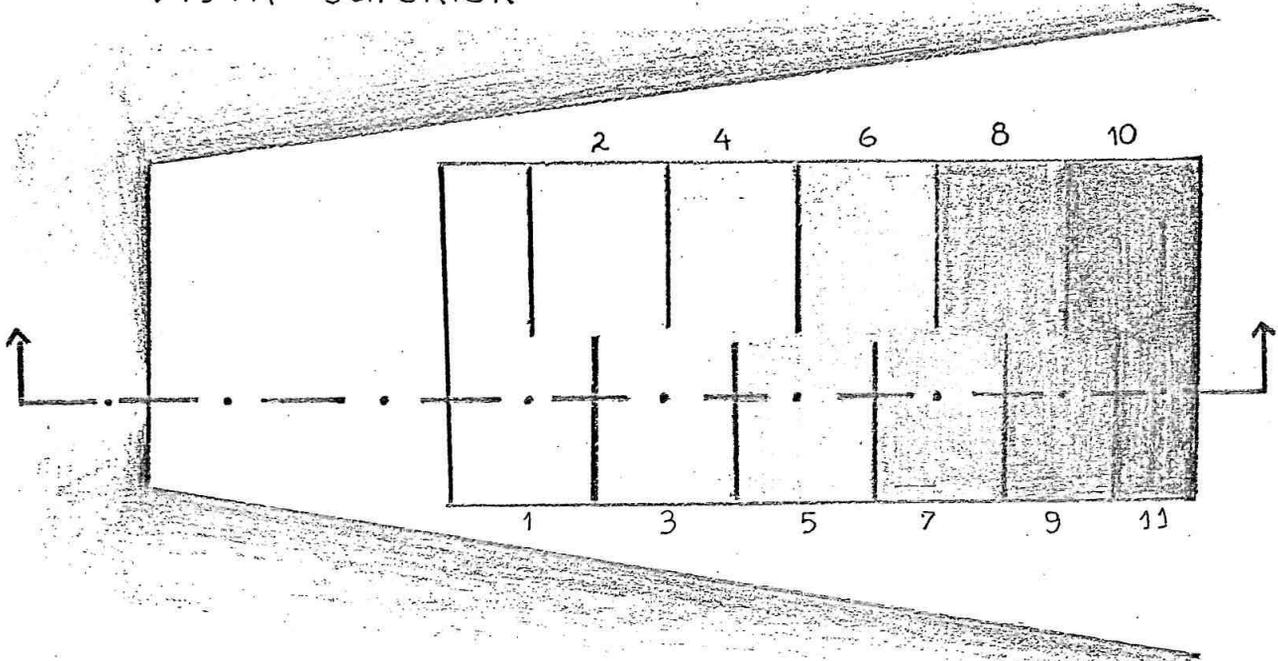


Figura 3: Vista superior do aquário de experimento contendo 10 placas de vidro fumê, formando 11 compartimentos de iluminação decrescente, quando aceso um foco de luz horizontal.

Vista lateral é uma apresentação do esquema anterior em corte no plano indicado.

ENERGIA IRRADIANTE

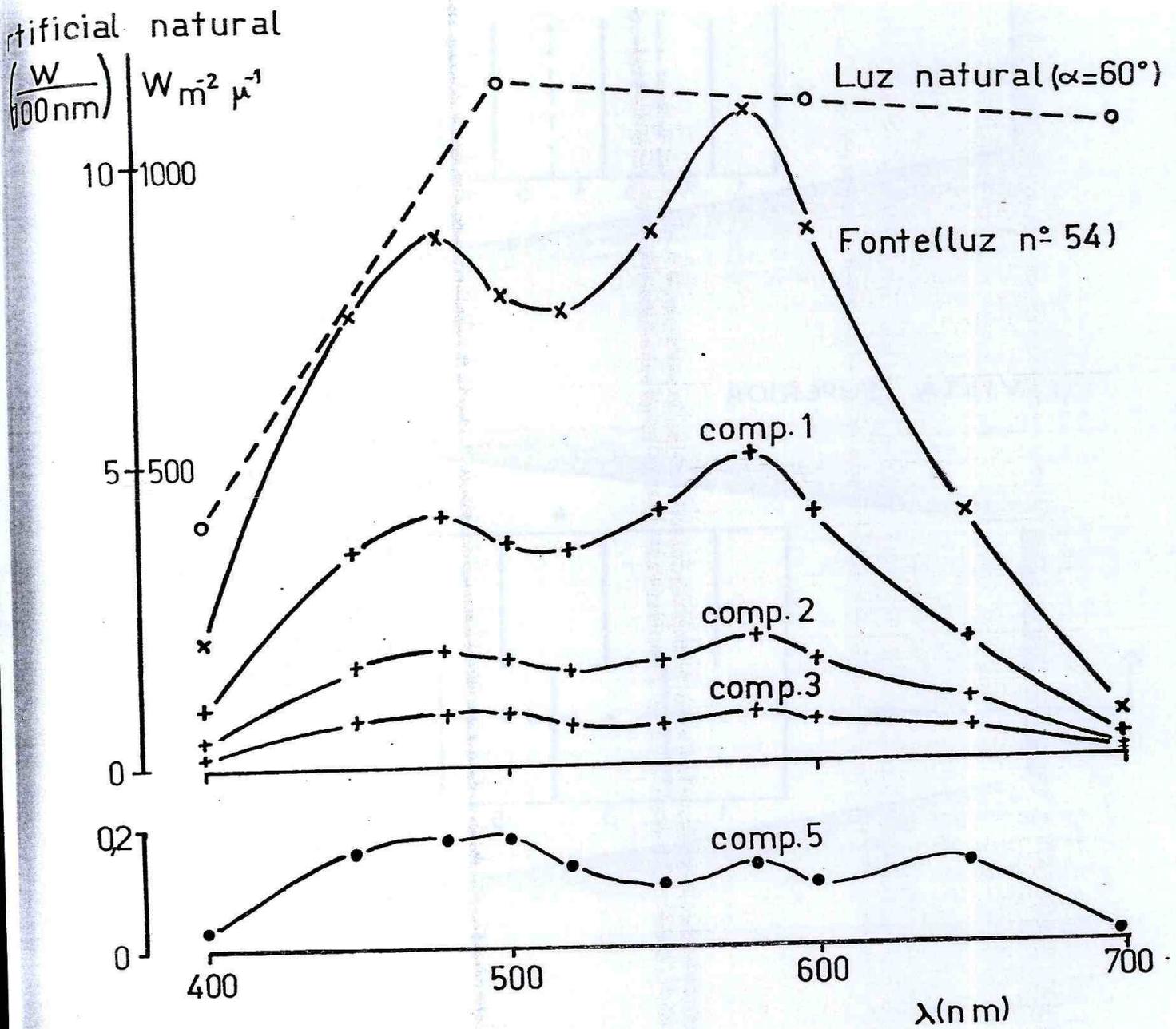


Figura 4: Variação da densidade de energia irradiante por faixa luminosa no visível, mostrando os valores da luz natural (linha interrompida, BLUM, 1961) e da luz artificial (linha cheia) indicando uma fonte de 20W e a iluminação dos compartimentos 1, 2, 3 e 5 (parte inferior do gráfico).

ILUMINAÇÃO (%)

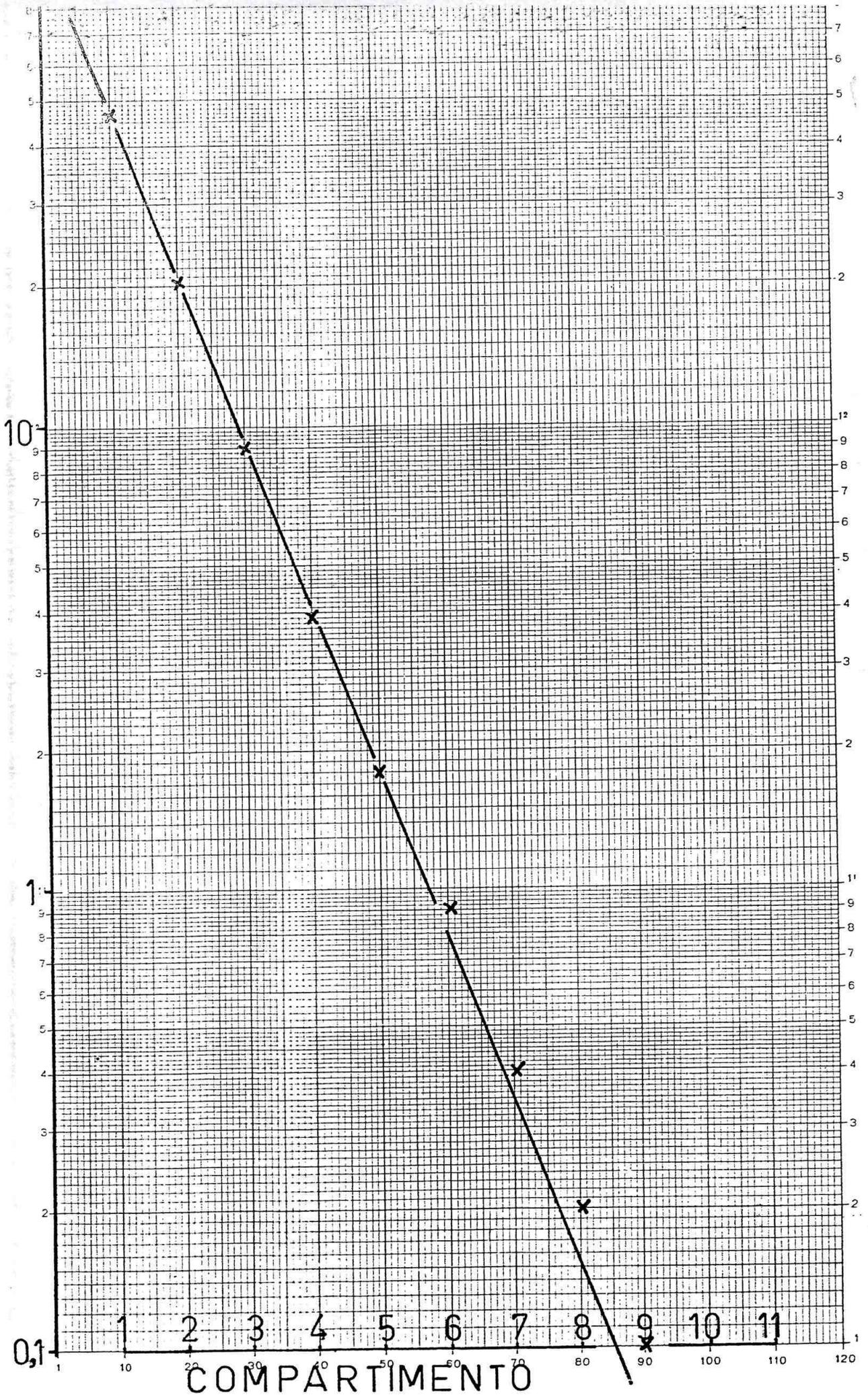


Figura 5: Variação da iluminação dos 11 compartimentos do aquário em porcentagem da energia irradiante por superfície na fonte (100%).

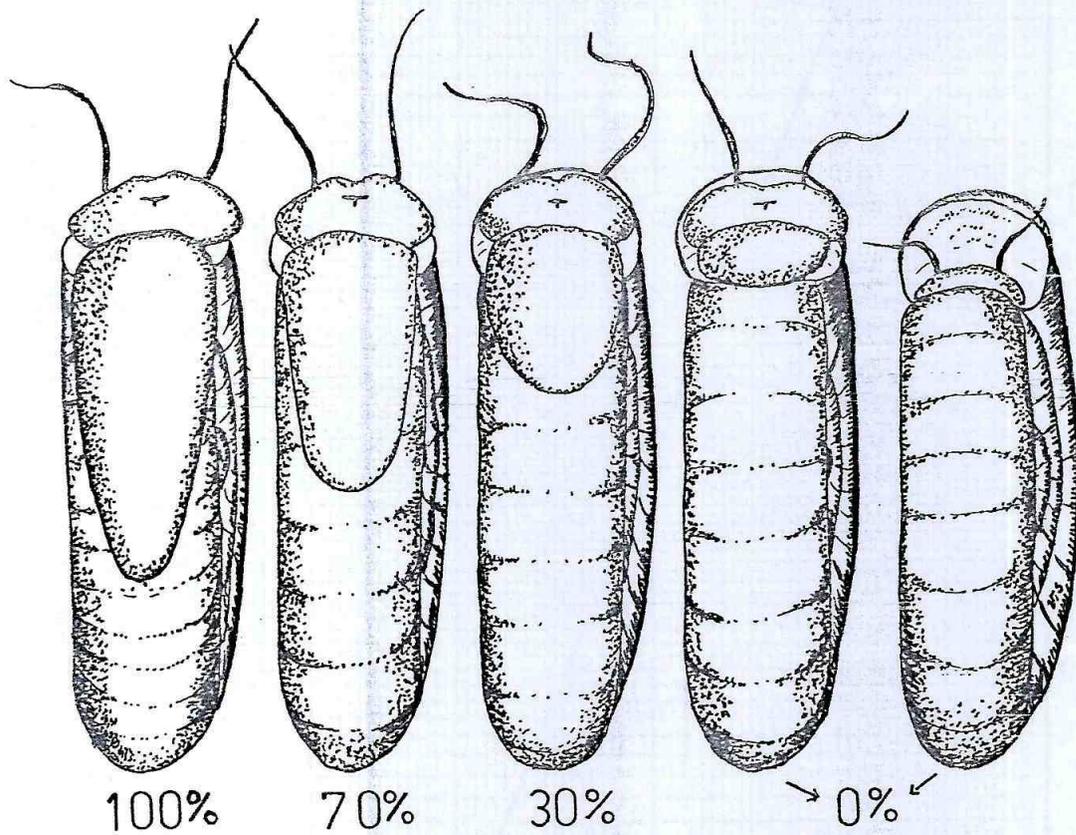


Figura 6: Esquema das variações do tamanho da massa cefalopodal de B.glabrata fora da concha, observado em vista inferior, com as respectivas notações.

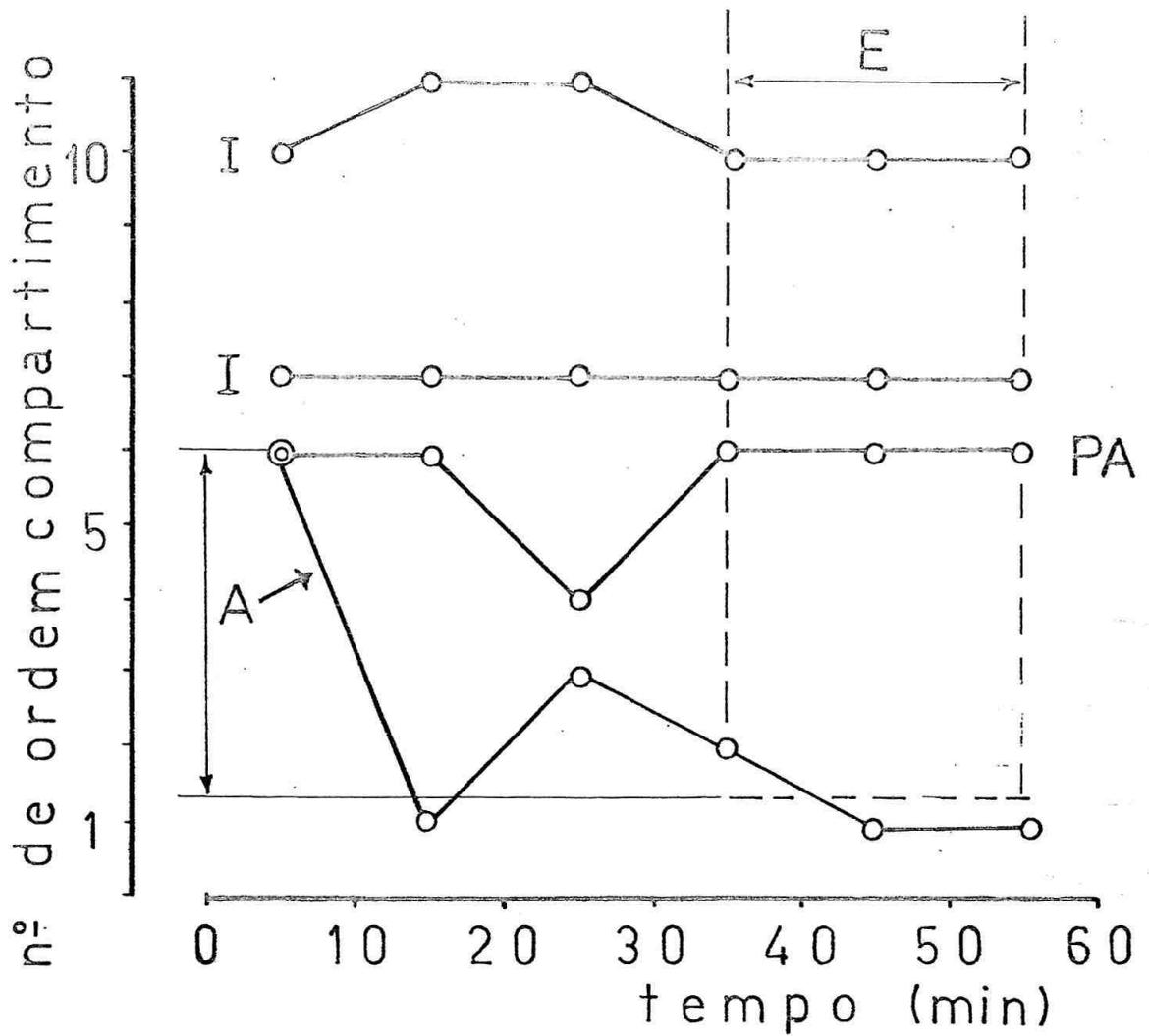


Figura 7: Seqüência temporal da posição de 4 caramujos no gradiente luminoso formado em 11 compartimentos. As letras E, PA, I e E indicam respectivamente os casos quando ocorrem adaptação, pré-adaptação, inatividade e estabilização.

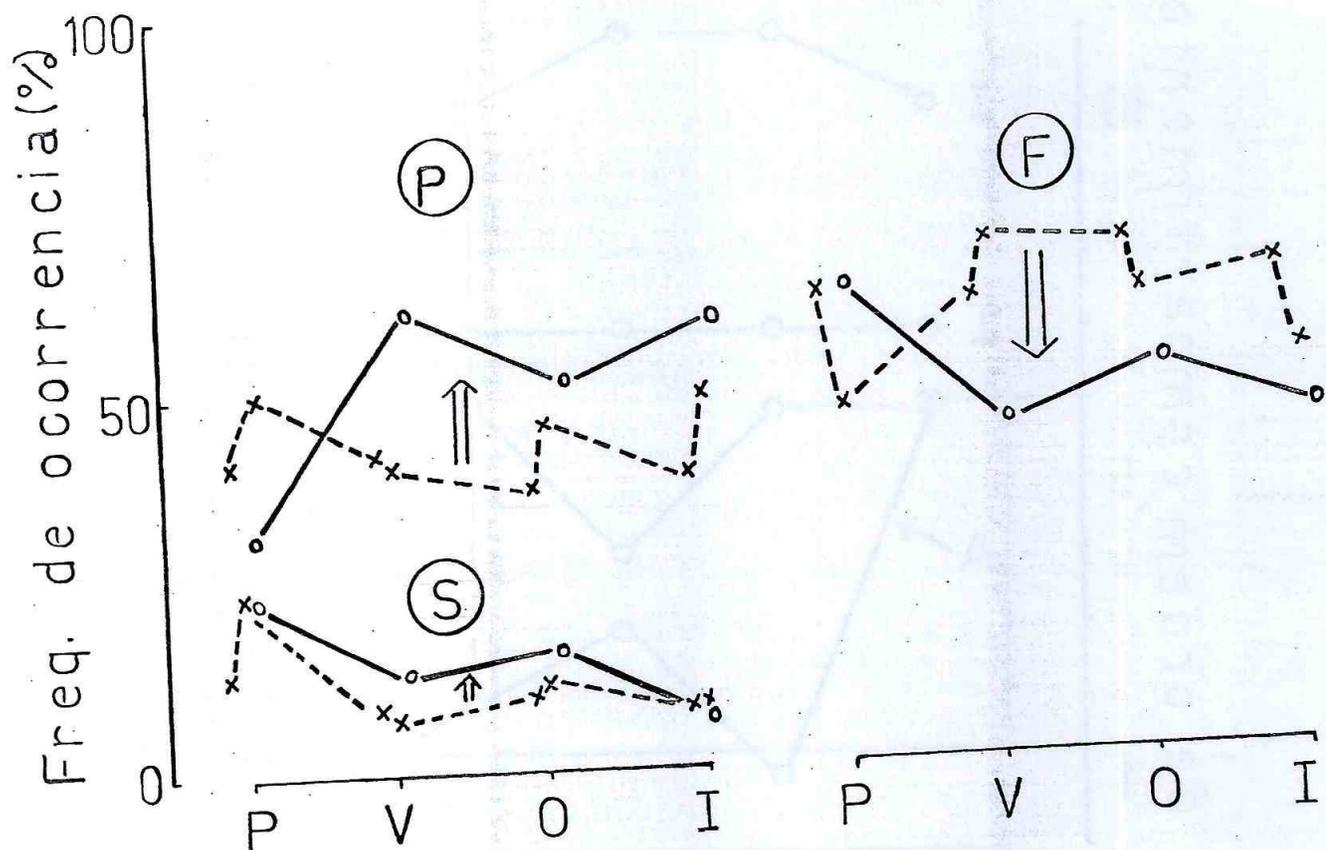


Figura 8: Localização do caramujo ao longo das estações do ano, indicando sua permanência em diferentes sítios do aquário (Fundo (F), Parede (P) e Superfície (S)) durante as semanas Anteriores (SA), Definitivas (SD) e Posteriores (SP) nas quatro estações do ano (Primavera (P), Verão (V), Outono (O) e Inverno (I)) em frequência de ocorrência (%) durante um dia e média na Semana. SA + SD linha interrompida e SP linha cheia.

Frequência de ocorrência (%)

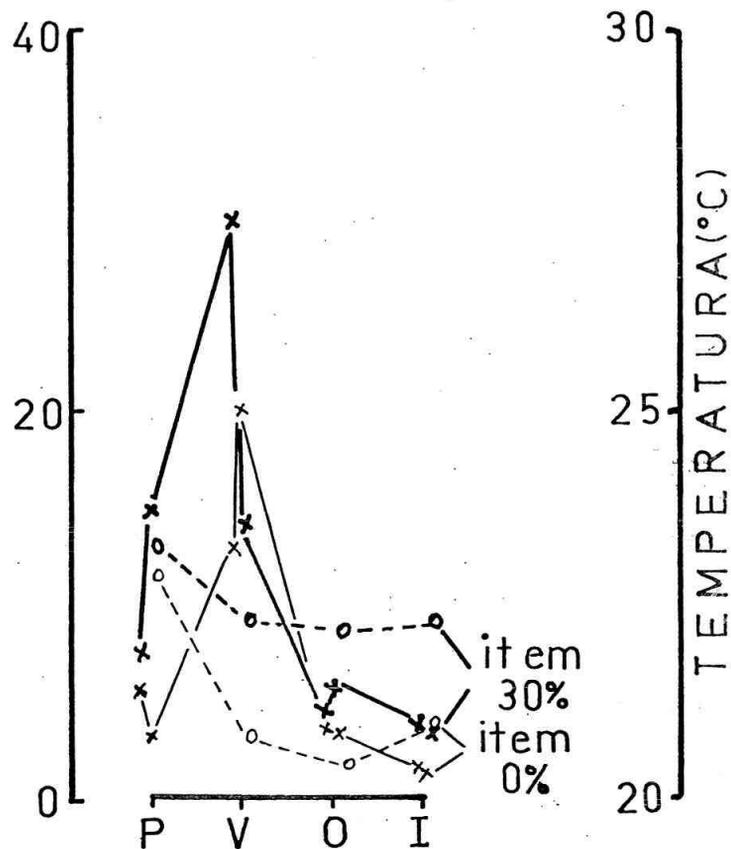
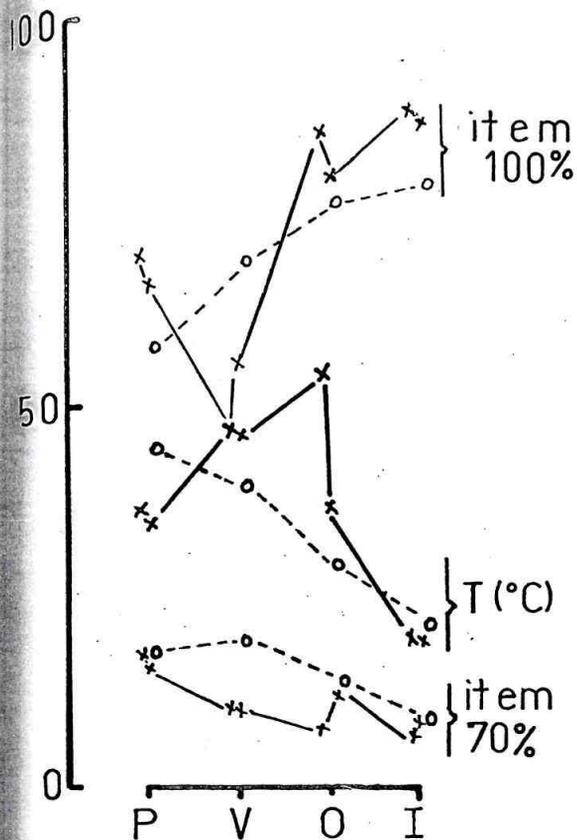


Figura 9: O tamanho da massa cefalopodal exposta do caramujo, indicado pelos itens 100%, 70%, 30% e 0% da massa cefalopodal fora da concha, juntamente com a temperatura ($T^{\circ}\text{C}$), ao longo das estações do ano, durante as semanas anterior e definitiva (x—x) e posterior (o---o) nas quatro estações do ano (Primavera (P), Verão (V), Outono (O) e Inverno (I)) em frequência de ocorrência (%) durante um dia e média na semana.

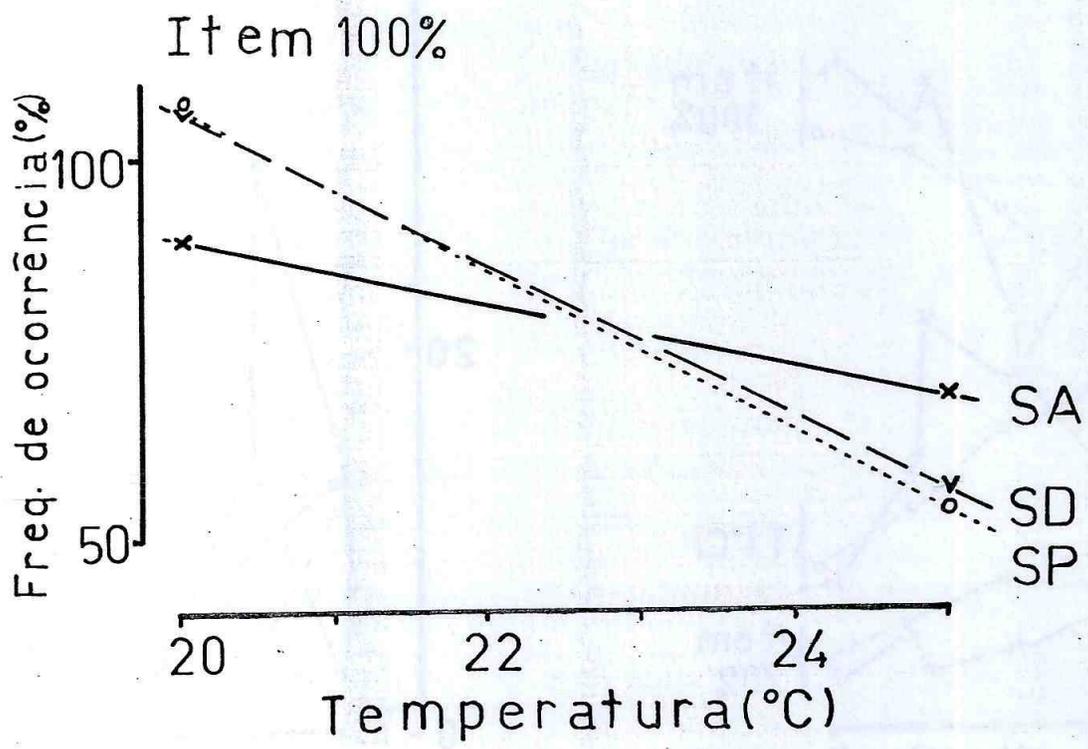


Figura 10: O tamanho do caramujo, indicado pelo ítem 100% fora da concha, é representado em função da temperatura ($^{\circ}\text{C}$), durante as semanas Anterior (SA, regressão não significativa: linha cheia) Definitiva (SD, P da regressão menor do que 0,005: linha interrompida) e Posterior (SP, P da regressão menor do que 0,005: linha pontilhada) sendo as populações de todos pares normais.

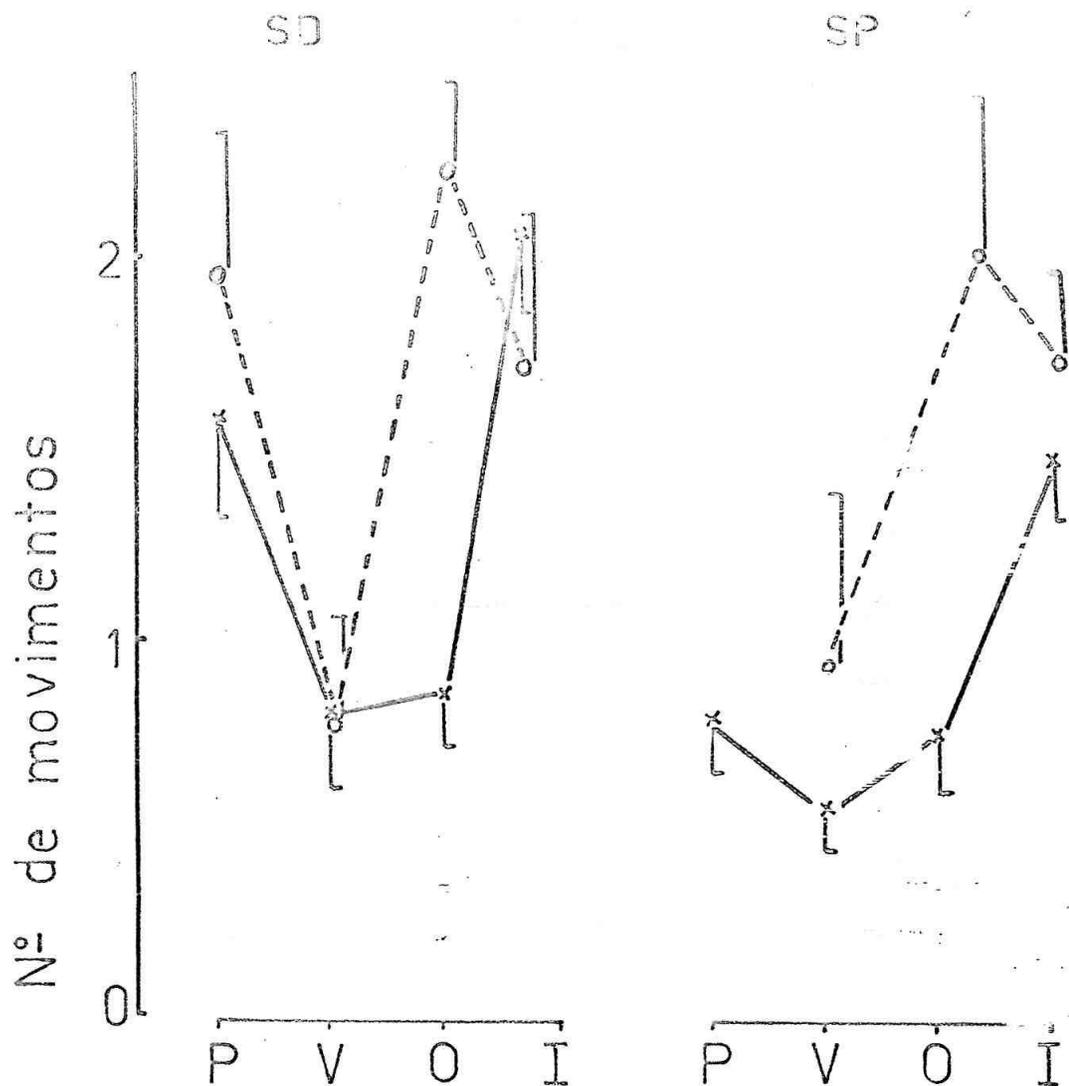


Figura 11: Movimentação anual por caramujo: Variação da média horária em 3 dias de leitura das estações primavera de 1976 ao inverno de 1977, nos esquemas intermitente (SD) e contínuo (SP) durante os períodos noturno (o---o) e diurno (x—x). P (primavera), V (Verão), O (outono) e I (inverno). As barras verticais indicam os erros padrões. As distribuições de todas populações são normais, teste t-Student.

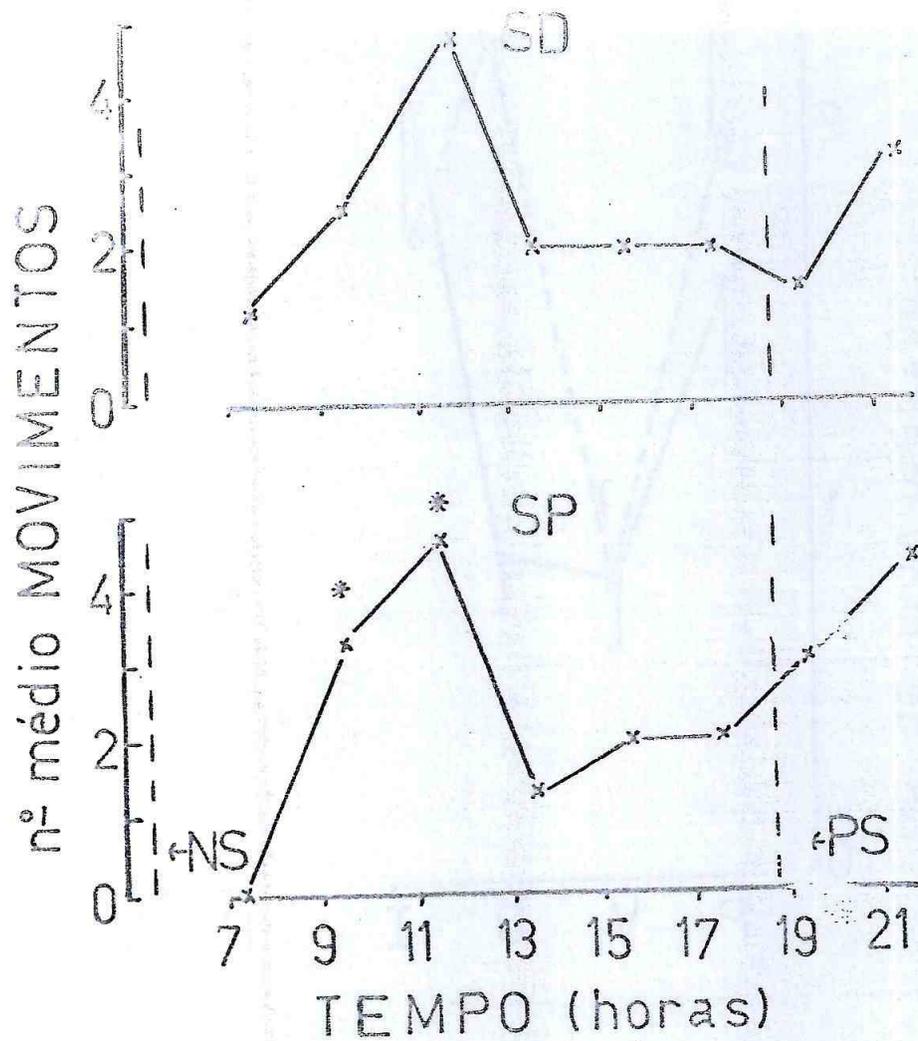


Figura 12: Movimentação circadiana por caramujo no verão: variação média horária em 3 dias de leitura num período do ciclo diário, nos esquemas intermitente (SD) e contínuo (SP). Nascer do sol (NS) e pôr do sol (PS). * indica distribuição normal, teste t-Student.

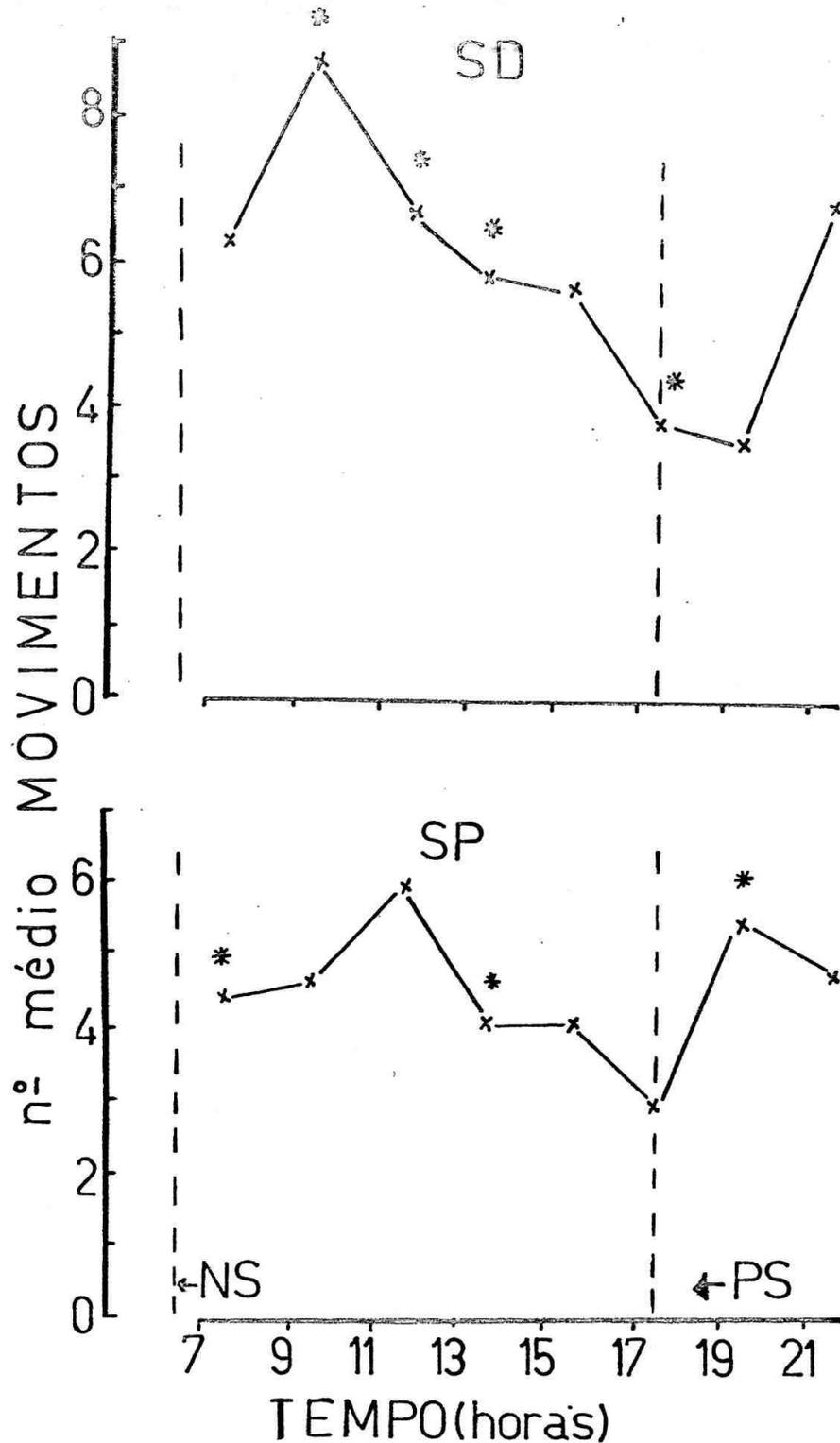


Figura 13: Movimentação circadiana por caramujo no inverno: variação média horária em 3 dias num período do ciclo diário, nos esquemas intermitente (SD) e contínuo (SP). Nascer do sol (NS) e pôr do sol (PS). * indica distribuição normal, teste t-Student.

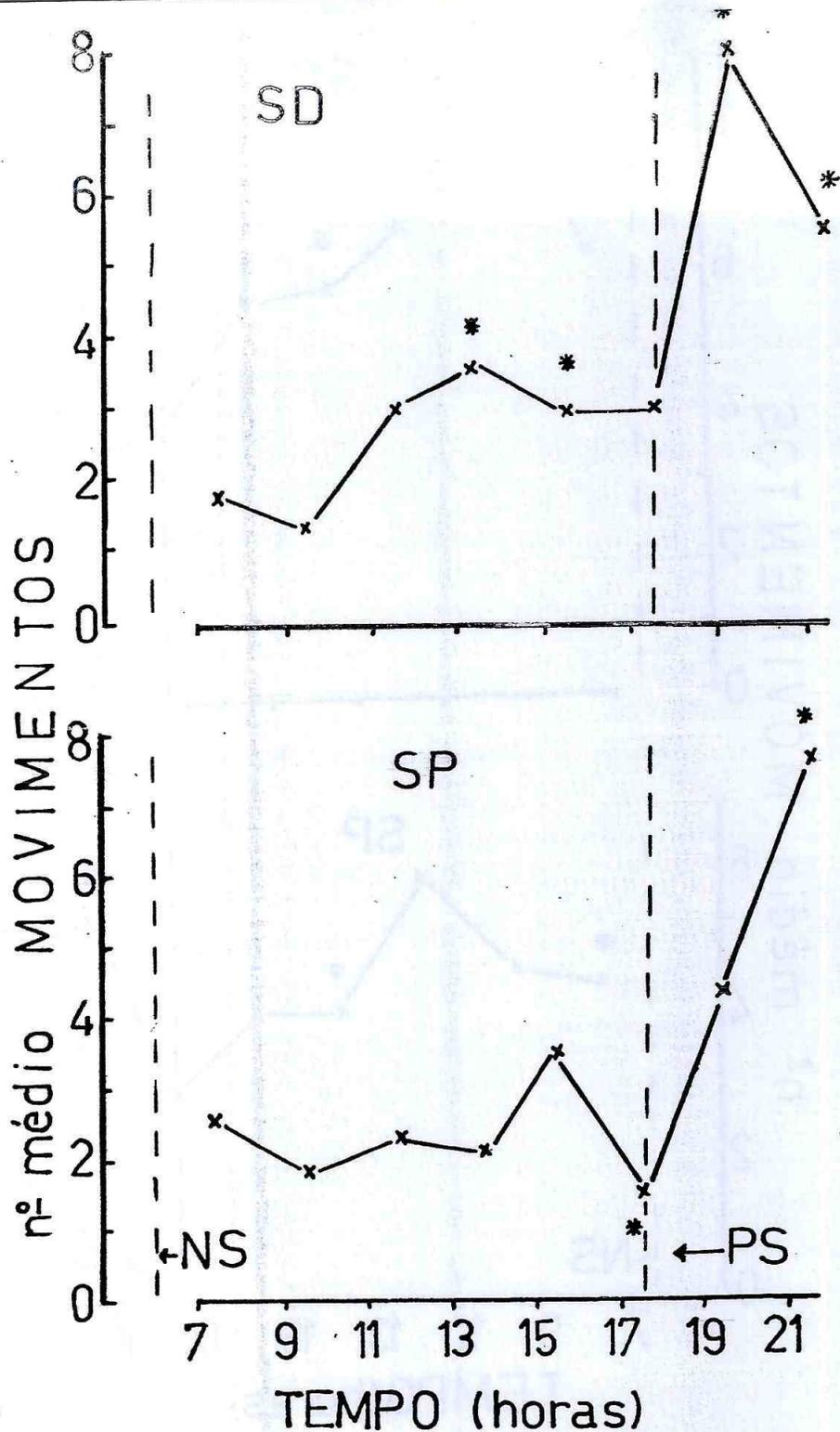


Figura 14: Movimentação circadiana por caramujo no outono: variação média horária em 3 dias num período do ciclo diário, nos esquemas intermitente (SD) e contínuo (SP). Nascer do sol (NS) e pôr do sol (PS) * indica distribuição normal, teste t-Student.

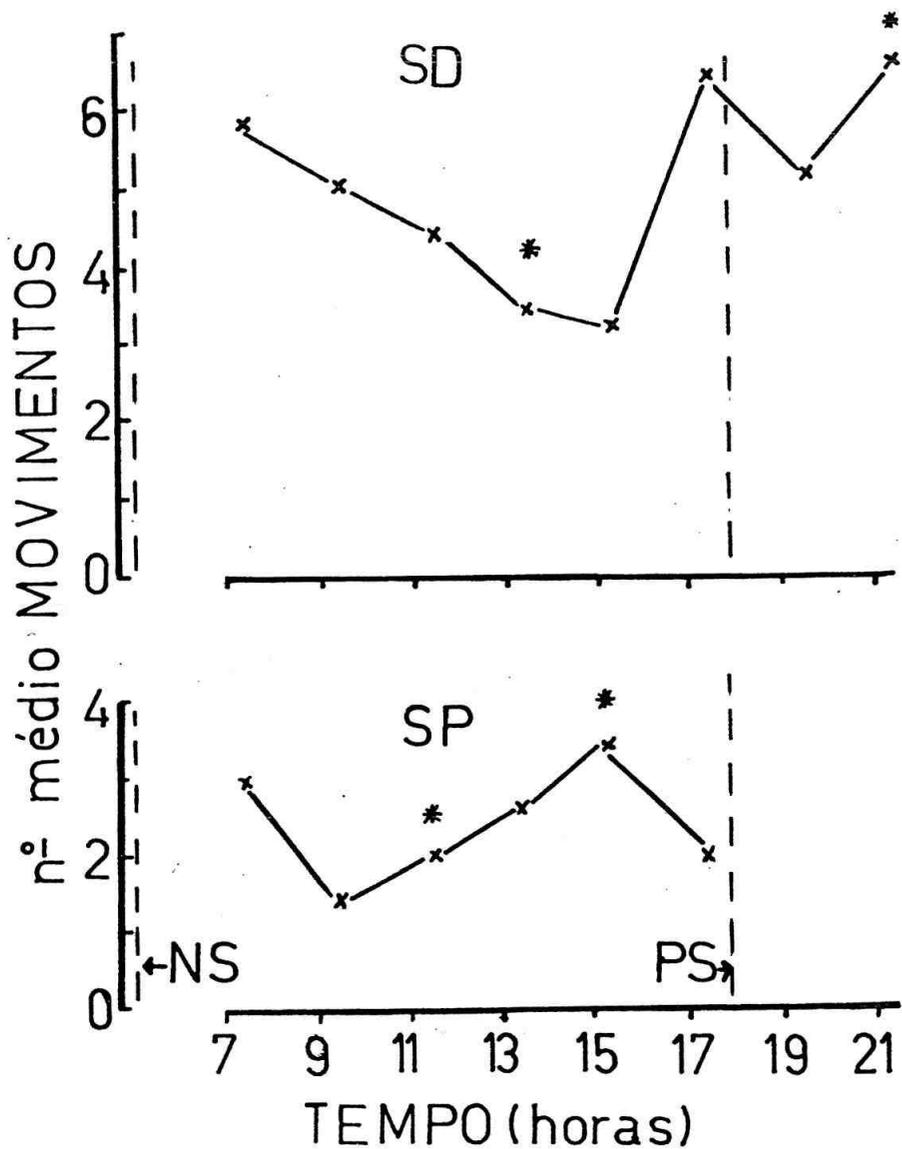


Figura 15: Movimentação circadiana por caramujo na primavera: variação média horária em 3 dias num período do ciclo diário, nos esquemas intermitente (SD) e contínuo (SP). Nascer do sol (NS) e pôr do sol (PS). * indica distribuição normal, teste t-Student.

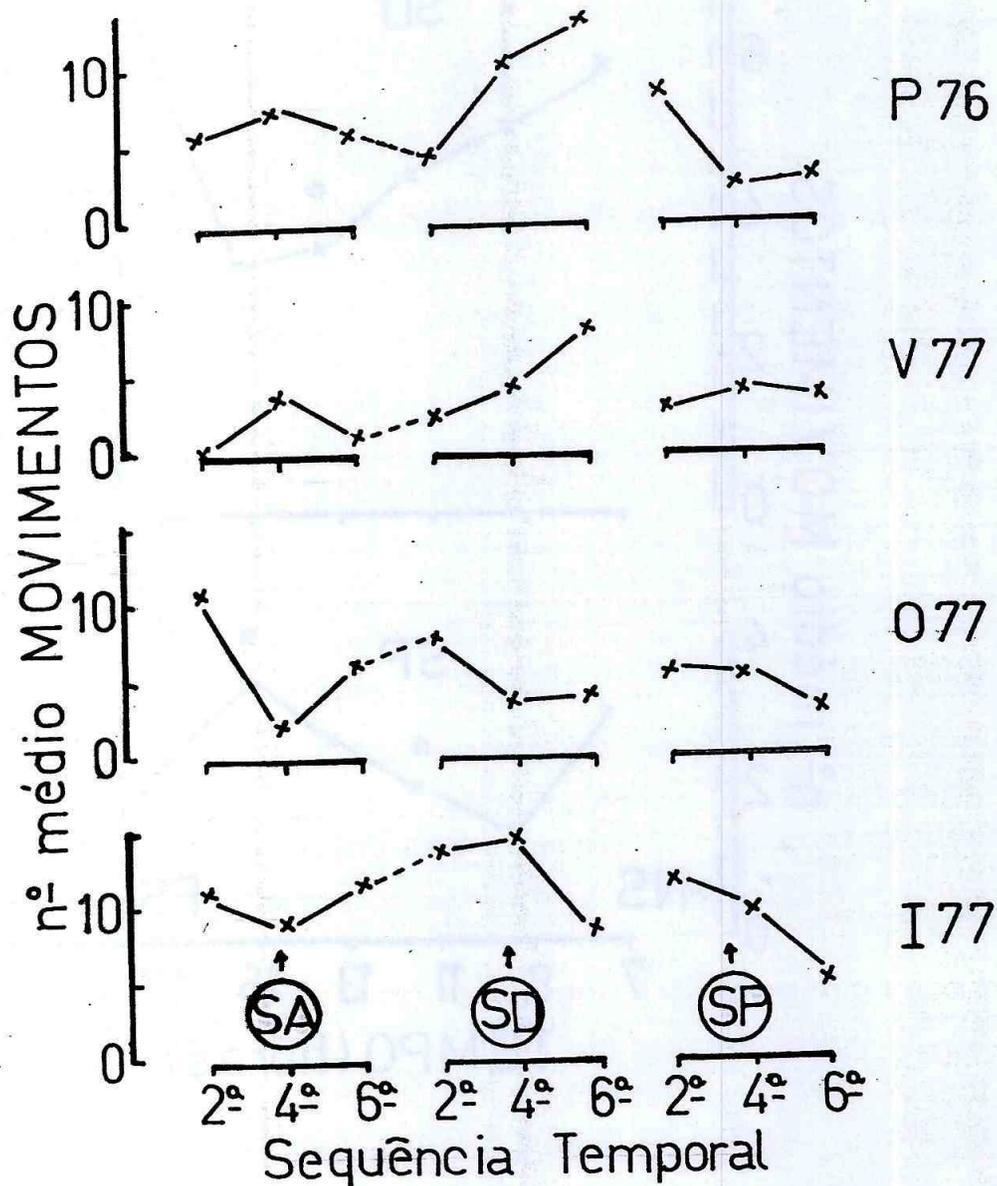


Figura 16: Movimentação durante cada estação do ano por caramujo: variação média horária em cada dia nos esquemas intermitentes (SA+SD) e contínuo (SP) durante o período diurno (7 às 18 horas). 2º, segunda-feira, 4º, quarta-feira; 6º, sexta-feira; P, primavera; V, verão; O, outono; I, inverno.

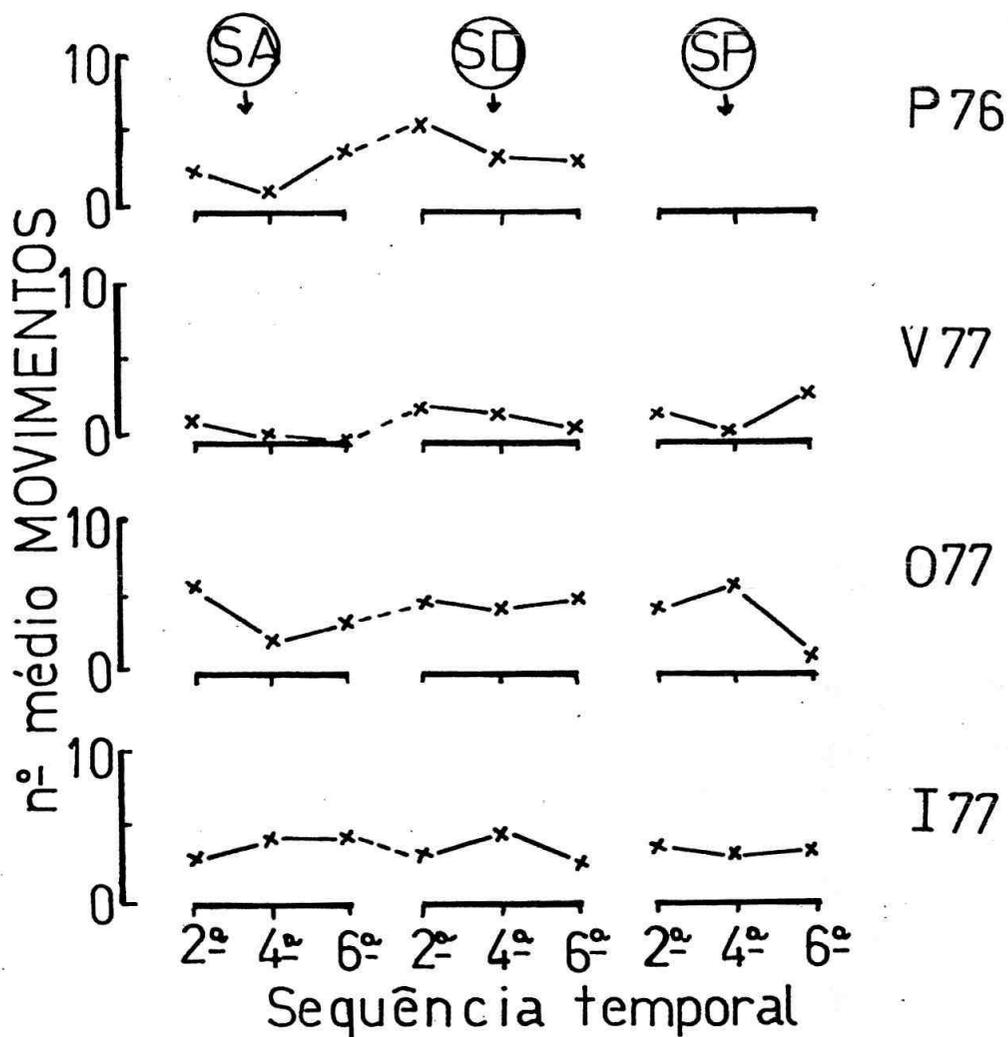


Figura 17: Movimentação durante cada estação do ano por caramujo: variação média horária por caramujo em cada dia nos esquemas intermitentes (SA e SD) e contínuo (SP) durante as primeiras horas do período noturno (18 às 22 horas). 2a, segunda-feira; 4a; quarta-feira; 6a, sexta-feira; P, primavera; V, verão; O, outono; I, inverno.

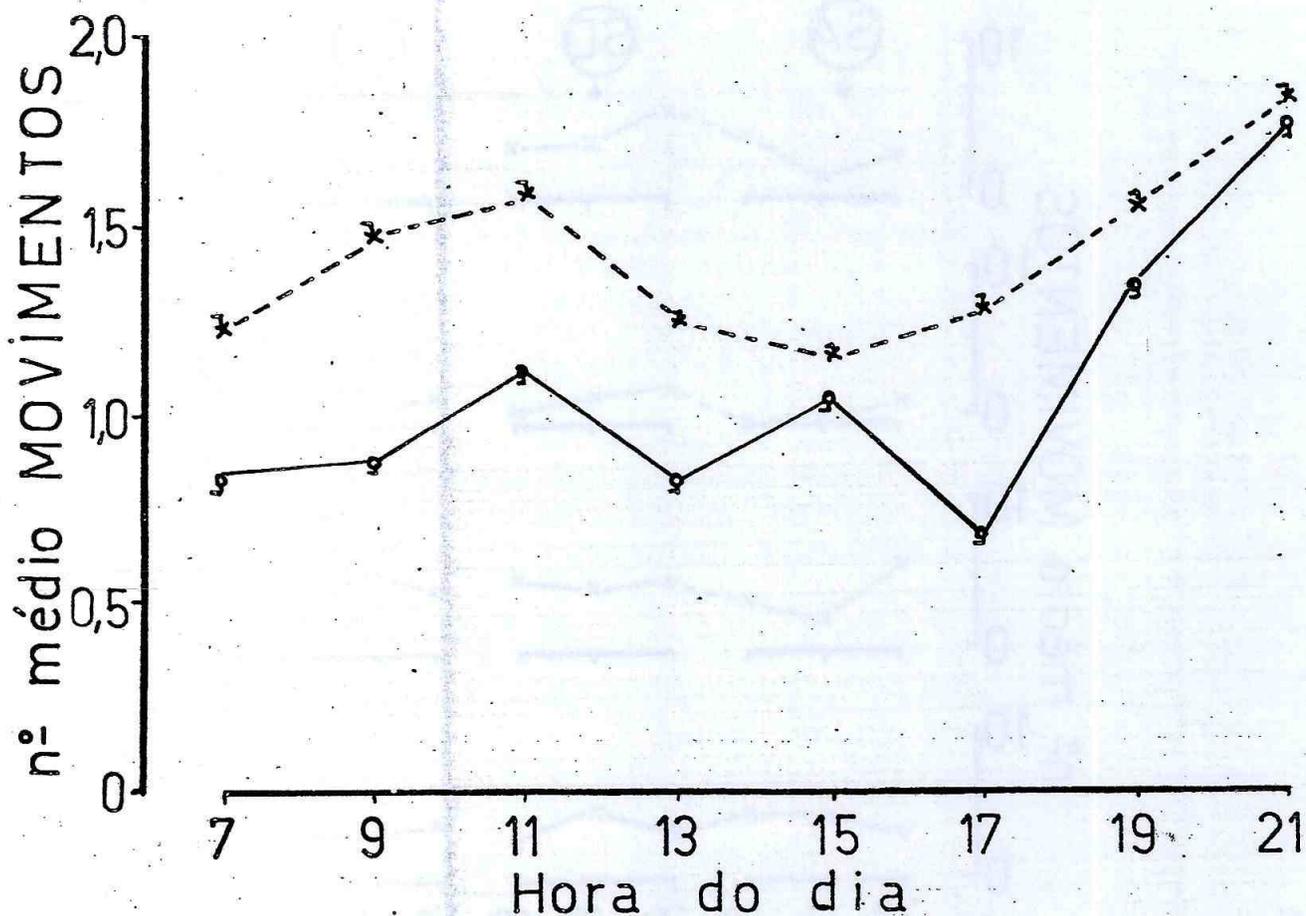


Figura 18: Movimentação circadiana anual por caramujo: variação média horária em 3 dias e em quatro estações num período do ciclo diário ao longo de um ano entre 1976 e 1977, nos esquemas intermitente, SD, (x---x) e contínuo SP (o---o), exceto às 19-21 horas na primavera em SP. As barras verticais indicam o erro padrão. A distribuição de todas populações horárias são normais a um nível pelo menos inferior a 0,02, teste t-Student.

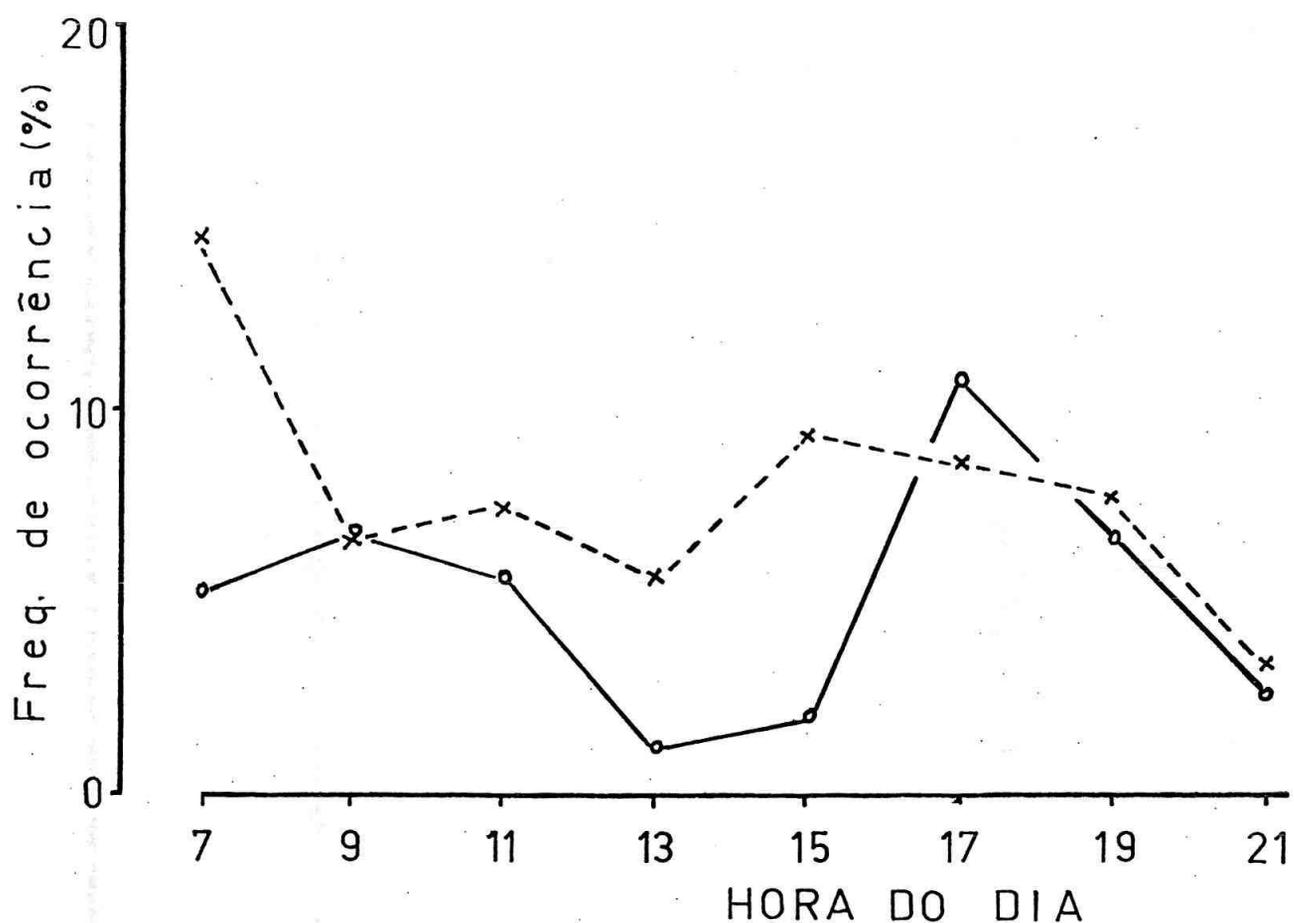


Figura 19: Comportamento circadiano de "Um sobre o Outro": variação média horária por caramujo em 3 dias da semana amostradas em 4 estações do ano, em frequência de ocorrência, nos esquemas intermitente, SD (x---x) e contínuo, SP (o—o), exceto às 19-21 horas da primavera em SP. Não houve distribuição normal.

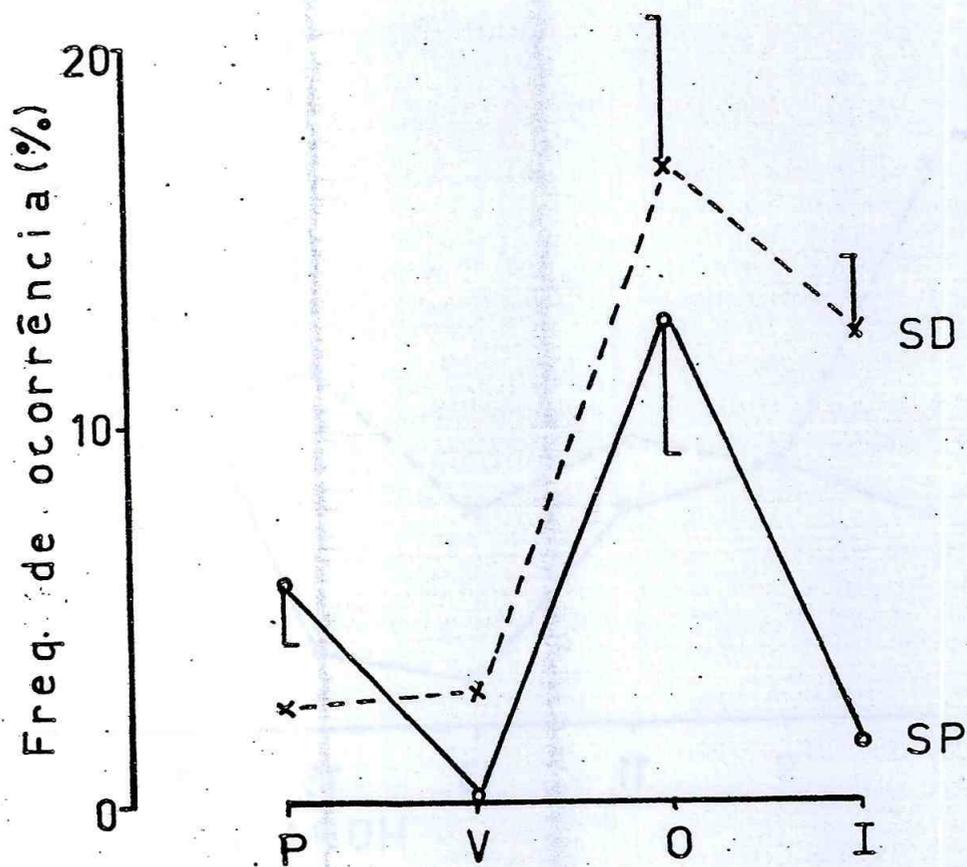


Figura 20: Comportamento "Um Sobre o Outro" nas quatro estações do ano: primavera (P), Verão (V), Outono (O) e Inverno (I) nos esquemas intermitente, SD (x---x) e contínuo, SP (o—o), em frequência de ocorrência média horária em 3 dias da semana amostrados nas 4 estações do ano, exceto para às 19 e 21 horas da primavera em SP. As barras verticais indicam erro padrão só das populações normais, teste t-Student.

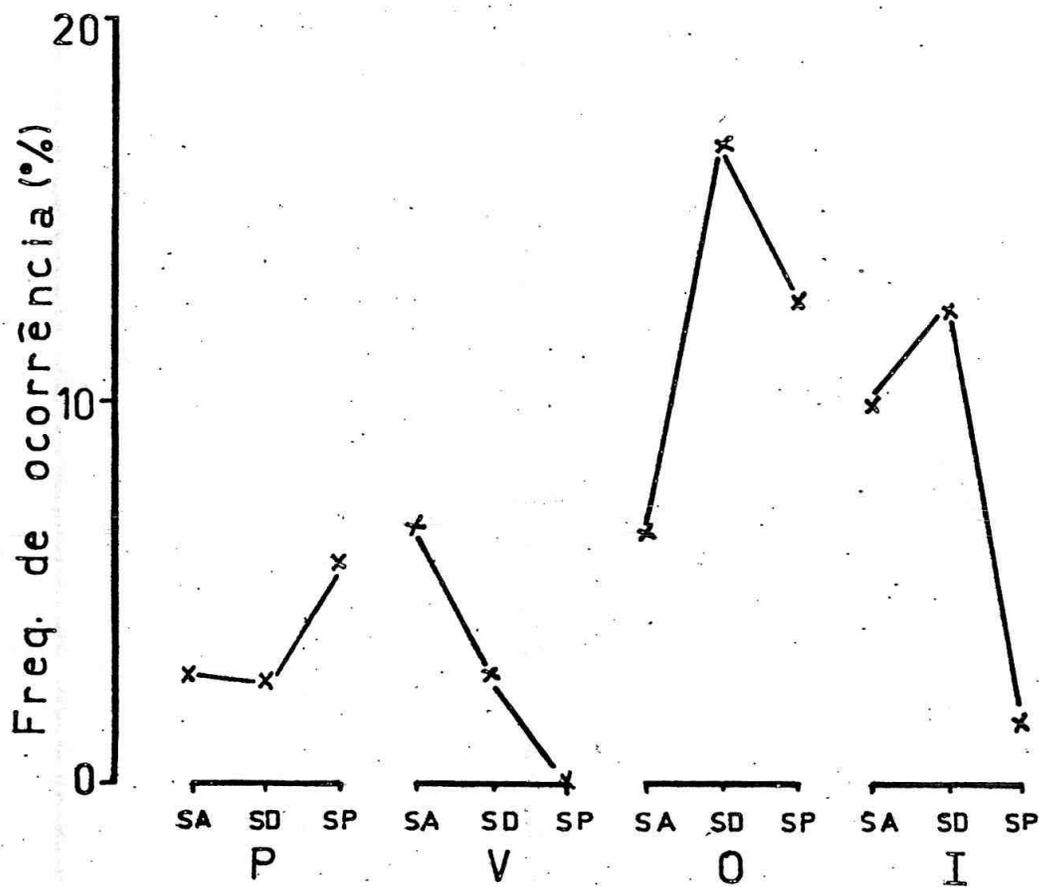


Figura 21: Seqüência anual do comportamento "Um Sobre o Outro": variação em freqüência de ocorrência média horária em 3 dias da semana, amostradas nas 4 estações do ano, durante as semanas anterior (SA), definitiva (SD) e posterior (SP); exceto na primavera (P) quando foram lidos 2 dias em SA e saltados 19 e 21 horas em SP. Verão (V), outono (O), inverno (I).

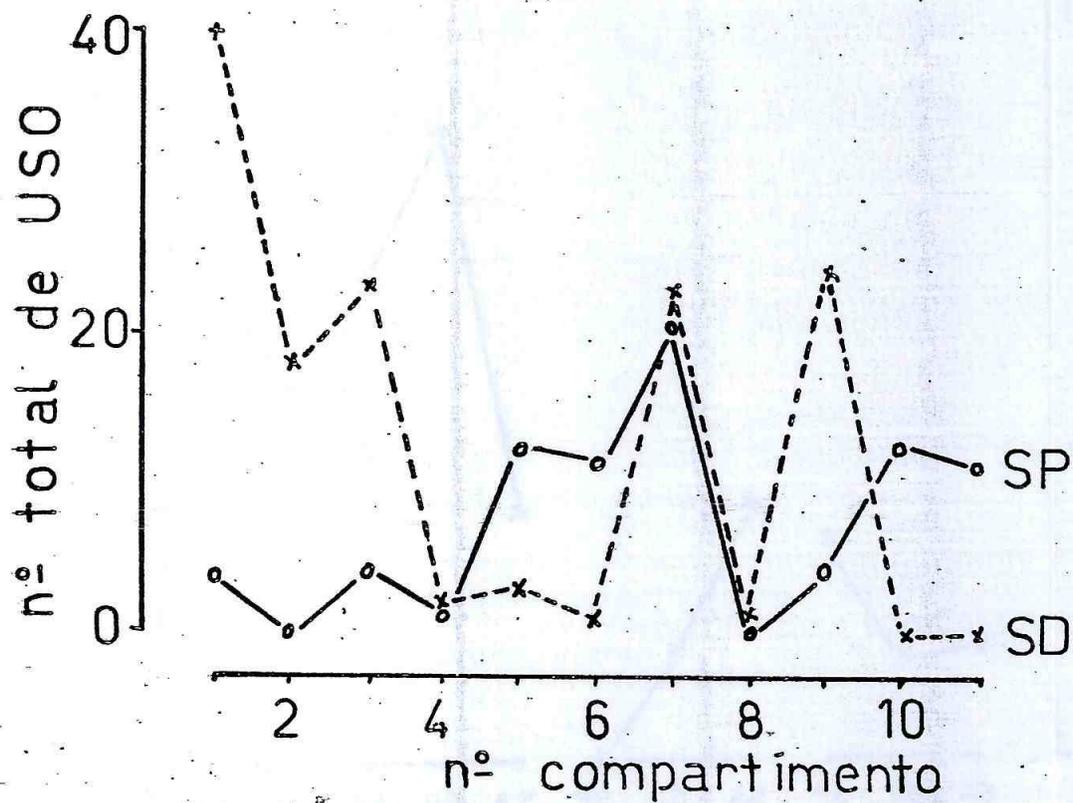


Figura 22: Variação do número total durante um ano do comportamento "Um Sobre o Outro" ao longo das divisões do aquário nos esquemas intermitente, SD (x---x) e contínuo, SP (o—o).

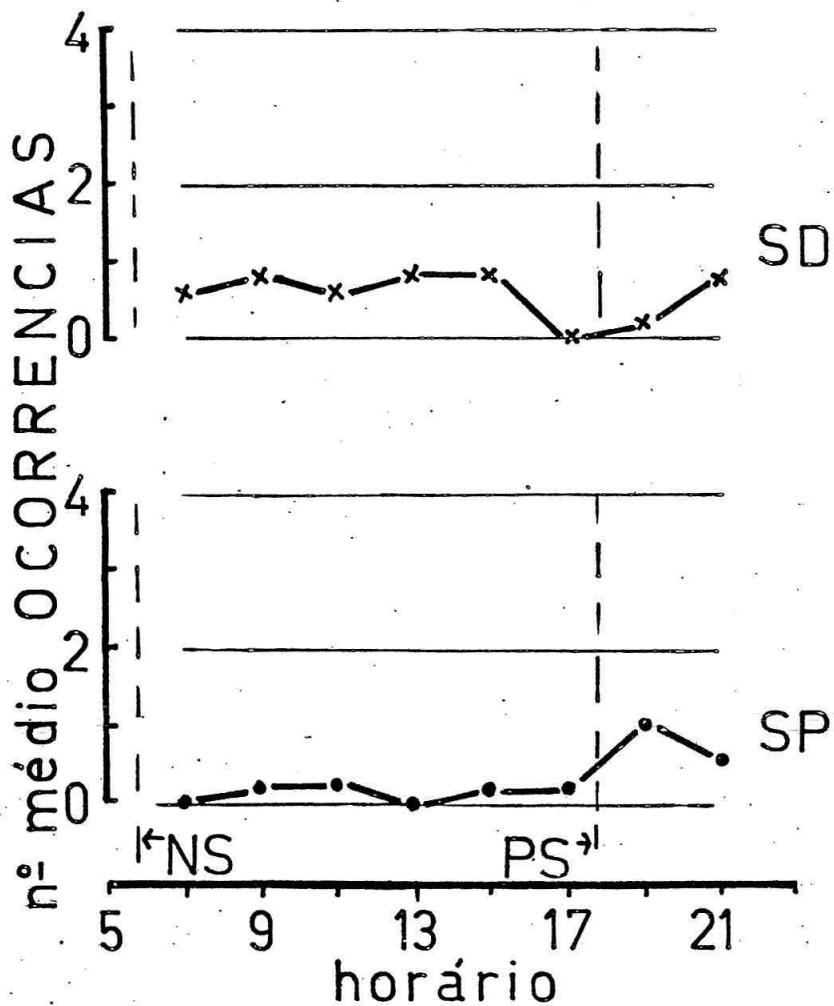


Figura 23: Variação do número médio de adaptação num período do ciclo diário nos esquemas intermitente (SD) e contínuo (SP), média de 3 estações do ano por horário e por caramujo. Nascer do sol (NS) e pôr do sol (PS).

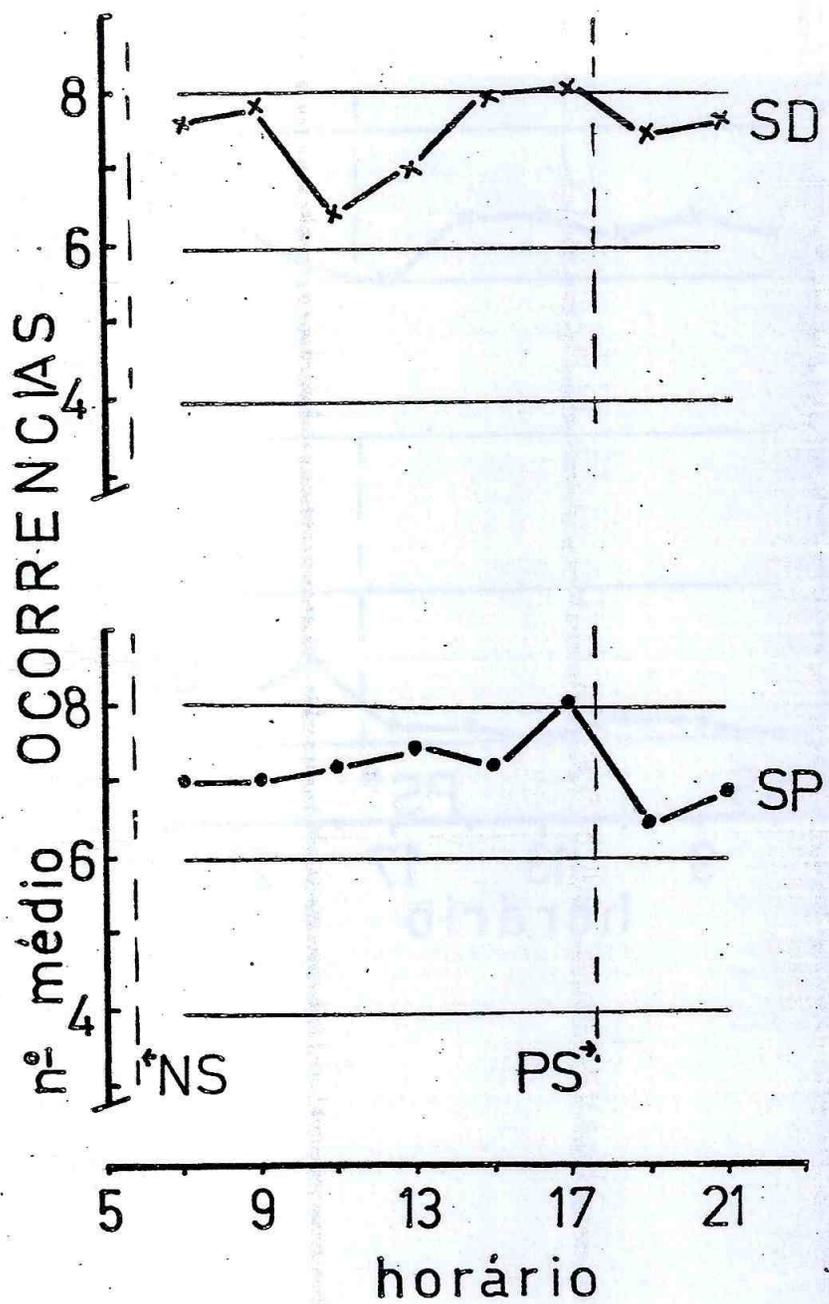


Figura 24: Variação do número médio de estabilização num período do ciclo diário, nos esquemas intermitente (SD) e contínuo (SP), média de 3 estações do ano por horário e por caramujo. Nascer do sol (NS) e pôr do sol (PS).

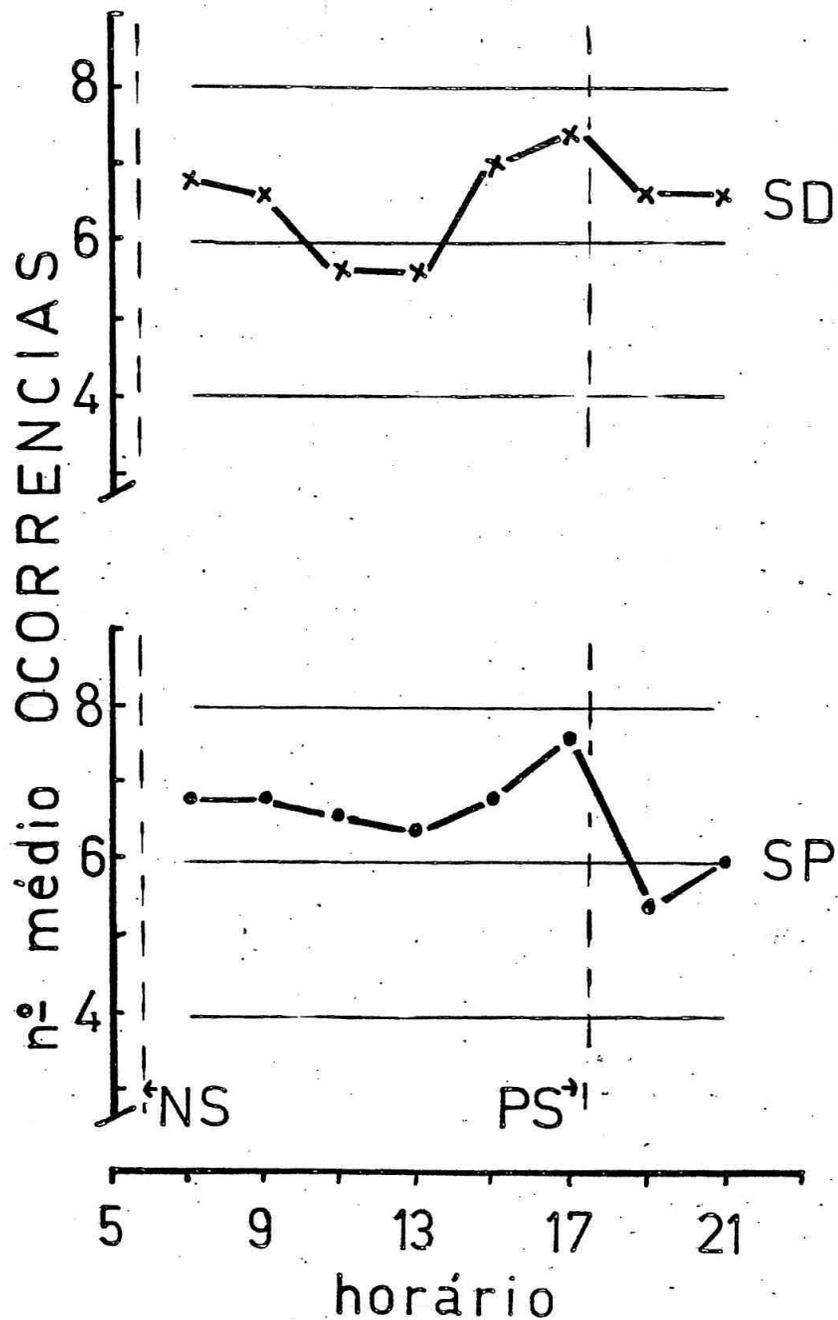


Figura 25: Variação do número médio de inatividade num período do ciclo diário nos esquemas intermitente (SD) e contínuo (SP), média de 3 estações do ano por horário e por caramujo. Nascer do sol (NS) e pôr do sol (PS).

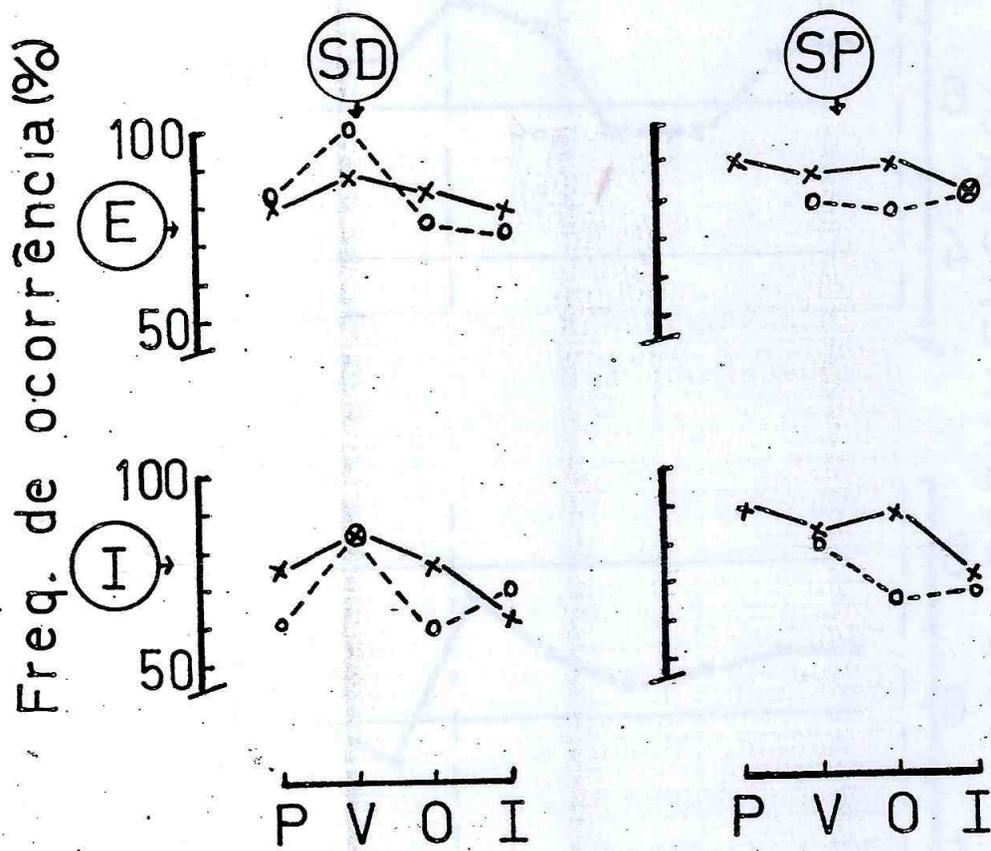


Figura 26: Variação do número de estabilização (E) nos gráficos superiores e inatividade (I) nos gráficos inferiores ao longo do ano nas estações: primavera (P), verão (V), outono (O) e inverno (I), considerando a frequência de ocorrência nos esquemas intermitente (SD) e contínuo (SP) durante o período diurno (x) e noturno (o).

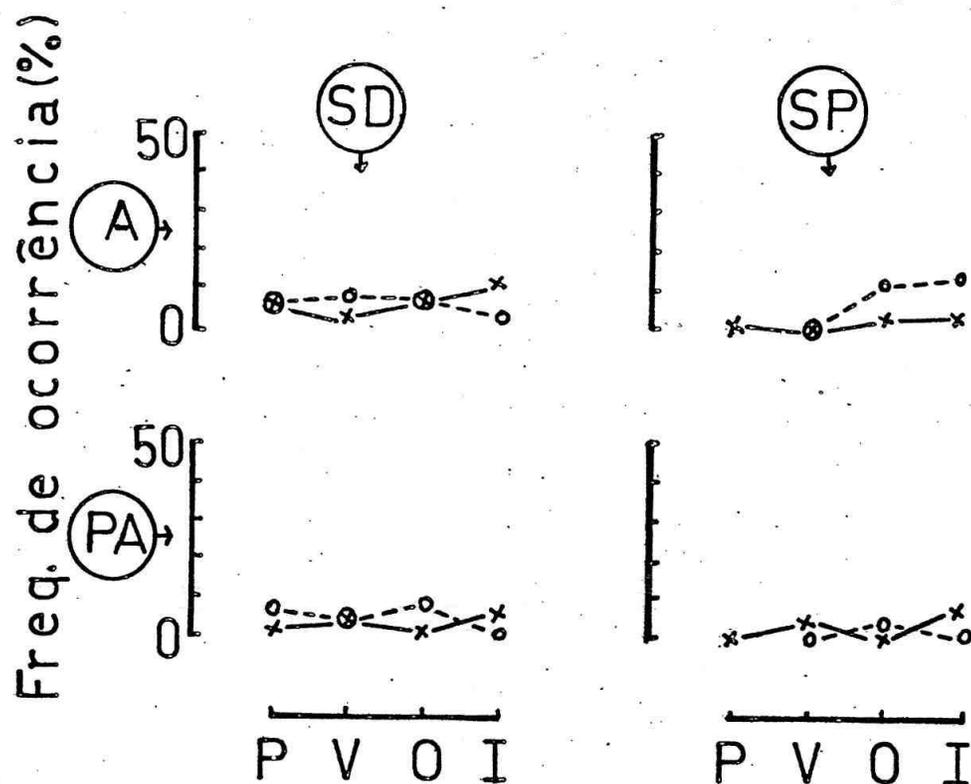


Figura 27: Variação do número de adaptação (A) e pré-adaptação (PA) ao longo do ano nas estações: primavera (P), verão (V), outono (O), inverno (I), considerando a frequência de ocorrência nos esquemas intermitente (SD) e contínuo (SP) durante o período diurno (x) e noturno (o).

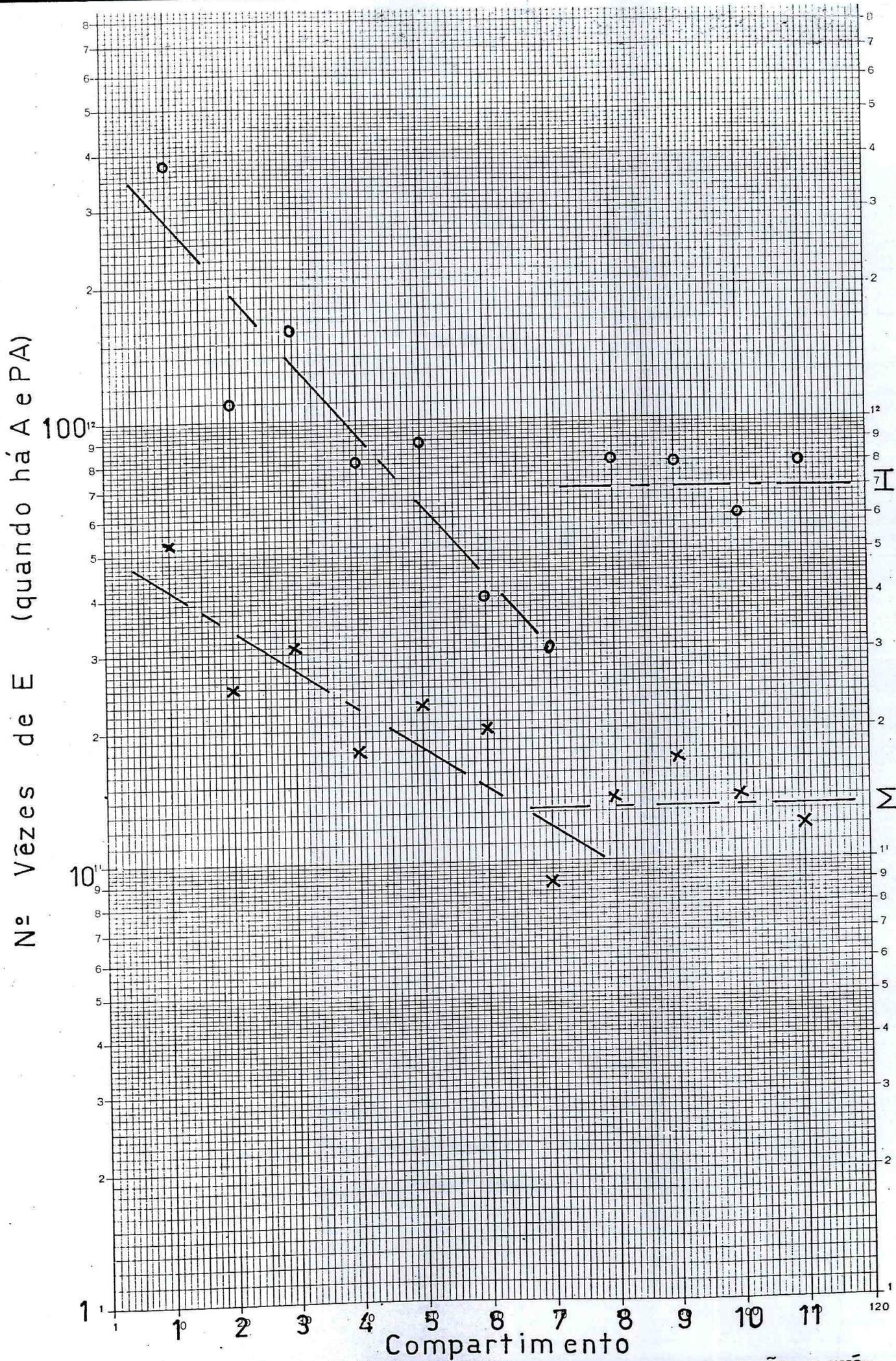


Figura 28: Fotocinesia. Na ordenada o número de vezes em que ocorreu adaptação e pré-adaptação e na abscissa o número de ordem dos compartimentos no gradiente luminoso, sendo os primeiros os mais iluminados I (inverno com escala diurna de 10¹¹ e Σ (suma de todo o ano))