

Sistema nervioso y receptores en la cholga, *Aulacomya atra atra* (Bivalvia: Mytilidae)

Nervous system and receptors in the ribbed mussel, *Aulacomya atra atra*
(Bivalvia: Mytilidae)

Héctor E. Zaixso

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Universidad Nacional de la Patagonia S. J. Bosco
Km 4, 9000 Comodoro Rivadavia, Chubut, Argentina
hzaixso@uolsinectis.com.ar

Resumen.- Se estudió la anatomía e histología del sistema nervioso del mitílido, *Aulacomya atra atra* (Molina 1782) (Mytilidae), con énfasis en sus órganos receptores. La anatomía del sistema nervioso de *A. atra atra* es en líneas generales, similar a la descrita por diferentes autores para el género *Mytilus*. La diferencia más importante consiste en la ausencia, en *A. atra atra*, de un tronco común para los conectivos cerebro-visceral y cerebro-pedales de cada lado. Los ojos branquiales, estatocripto, “osfradio” y “órgano sensorial abdominal” en *Aulacomya* son asimismo, en sus características más importantes, semejantes a los descritos para el género *Mytilus*. Se ha observado en la cholga un “órgano sensorial paleal” par ubicado en la cámara suprabranquial de la cavidad paleal, asociado al eje branquial y que va desde aproximadamente la base del pie hasta el ano sobre el músculo aductor posterior; este órgano no ha sido descrito para *Mytilus*. Los órganos sensoriales de la cámara suprabranquial de la cholga son semejantes a los descritos para otras familias de bivalvos; su parecido en morfología y ubicación sugiere que estos órganos pueden cumplir funciones equivalentes.

Palabras clave: Mollusca, sistema nervioso, receptores nerviosos, anatomía, histología, Argentina

Introducción

Los mitílidos se hallan entre los moluscos marinos más comunes y son los organismos dominantes en muchos ecosistemas litorales y sublitorales de aguas someras; su importancia económica, ecológica, biológica y evolutiva ha llevado a que la familia sea una de las mejores estudiadas entre los bivalvos.

Aulacomya atra atra (Molina 1782) es una especie típica del infralitoral rocoso de las costas patagónicas de la Argentina, donde forma bancos extensos (Zaixso 1999). Estos bancos son el asiento de una comunidad altamente diversa, donde la cholga actúa como sustrato de numerosas especies de algas y animales y es

Abstract.- The anatomy and histology of the nervous system and the histology of the sensory organs were studied on *Aulacomya atra atra* (Molina 1782) (Mytilidae). The anatomy of the nervous system of *A. atra atra* is similar to that of *Mytilus edulis*, the most studied species of the family, but they differ in that a common trunk to the cerebro-visceral and cerebro-pedal connectives is absent in *A. atra atra*. The sensory organs of *Aulacomya*, branchial eyes, statocrypt, “osphradium” and an “abdominal sense organ”, are similar to those of *Mytilus*. A main difference is the presence in *Aulacomya* of a paired “pallial sense organ”, located in the supra-branchial chamber of the pallial cavity; this organ extends from the base of the foot, associated to the branchial axis, to the anus, on the posterior adductor muscle; an equivalent organ has not been described in *Mytilus*. The sensory organs of the supra-branchial chamber in *Aulacomya* are similar to those described in other bivalve families, their similarity in morphology and location suggest that these organs may have equivalent functions.

Key words: Mollusca, nervous system, nervous receptors, anatomy, histology, Argentina

alimento de gasterópodos, asteroideos y aves marinas y hospedador de varias especies de organismos parásitos, comensales y perforantes (Zaixso 2003)¹.

A pesar que la morfología funcional de la cholga es parte significativa en la comprensión del papel que tiene la especie en estos sistemas, no se han hallado en la bibliografía referencias a su anatomía y morfología. En contraste, otras especies de mitílidos, como los mejillones *Mytilus edulis* L. y *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, han sido estudiados detalladamente hace ya muchas décadas (List 1902, Field 1922, White 1937).

¹ Zaixso HE. 2003. Ecología de la cholga, *Aulacomya atra atra*. XXIII Congreso de Ciencias del Mar. Punta Arenas, Chile, p. 51, resumen.

En este trabajo se estudia la anatomía e histología del sistema nervioso de *Aulacomya atra atra* y en particular, de sus órganos receptores, iniciando una serie de estudios dedicados a esta especie cuyo objetivo final es el conocimiento de aquellos aspectos funcionales que hacen de la cholga una especie básica en la ecología de las costas rocosas de aguas someras del extremo sur de Sudamérica.

Materiales y Métodos

Los ejemplares de *Aulacomya atra atra* fueron obtenidos de: 1, poblaciones submareales del golfo Nuevo (Chubut, Argentina: 42°46'S; 65°02'W), ubicadas a unos siete metros de profundidad en marea baja común; 2, poblaciones submareales del golfo San Jorge (45°52'S; 67°29'W), ubicadas a dos metros por debajo en marea baja; 3, poblaciones submareales de la ría Deseado (Santa Cruz, Argentina: 47°45'S; 65°55'W), ubicadas a dos metros de profundidad en marea baja.

La anatomía gruesa del sistema nervioso y de los receptores se estudió mediante la disección, bajo lupa binocular, de ejemplares adultos frescos o fijados con solución de formol al 10%. Preferentemente se trabajó con individuos en situación de post-desove para evitar la interferencia producida por el desarrollo de los folículos gonadales. En el caso particular del estatocripto, se trabajó con ejemplares adultos vivos, disecándose un sector rectangular del área de ubicación junto con una capa del tejido subyacente (conectivo, divertículos digestivos y/o gónada); el bloque obtenido se limpió cuidadosamente bajo lupa y la pieza se montó en agua de mar para su observación en un microscopio provisto de contraste interferencial diferencial.

Para el análisis histológico se fijaron, en líquido de Bouin, ejemplares juveniles de unos 8 mm de longitud total (hasta la descalcificación total de la concha) y órganos de individuos adultos; el material deshidratado fue incluido en parafina y seccionado en cortes seriados de 5 µm de espesor. Los preparados fueron teñidos con hematoxilina-eosina y montados con bálsamo de Canadá sintético.

Otros aspectos del estudio fueron llevados a cabo sobre individuos adultos vivos (de 7 a 14 cm de longitud total), mantenidos en acuarios plásticos pequeños para observar bajo agua y lupa binocular, el comportamiento de los lóbulos del manto ante estímulos mecánicos y suspensiones de arena fina en agua de mar.

En este trabajo se ha aceptado la propuesta de Cazzaniga (1994), quien indica el cambio de *Aulacomya ater* por *A. atra*, para que ambos componentes del nombre concuerden en género.

Las abreviaturas utilizadas en las figuras son las siguientes:

Abreviaturas

AM, amebocitos; AN, ano; AP, músculo aductor posterior; B, branquia; C, cilios del órgano sensorial abdominal; CC, comisura cerebral; CCP, conectivo cerebro-pedal; CCV, conectivo cerebro-visceral; CGV, células del ganglio visceral; CO, células del osfradio; CP, cresta posbranquial; CV, comisura visceral; DD, divertículos digestivos; E, estatocripto; EB, eje branquial; EC, canal del estatocripto; ECB, epitelio ciliado branquial; EG, esófago; EN, pseudoestatoconias; EP, epitelio pigmentado del ojo; FAP, fibras del músculo aductor posterior; FNB, filete nervioso branquial; FNP, filete nervioso del órgano sensorial paleal; FNPP, filete del nervio paleal posterior; GC, ganglio cerebral; GP, ganglio pedal; GV, ganglio visceral; L, lente; LM, lóbulo del manto; LM-V, lóbulo del manto y valva; ME, mesosoma; NA, nervio del músculo aductor posterior; NB, nervio branquial; NBU, nervio bucal; NO, nervio óptico; NP, nervio circumpaleal; NPA, nervio paleal anterior; NPD, nervio paleal dorsal; NPE, nervio pedal; NPP, nervio paleal posterior; NPPD, nervio paleal posterior dorsal; NPPV, nervio paleal posterior ventral; NRA, nervio renal anterior; NRP, nervio renal posterior; NS, nervio sifonal; O, ojo; OP, órgano plicado; OS, osfradio; OSA, órgano sensorial abdominal; OSP, órgano sensorial paleal; PFB, primer filamento branquial; RA, músculo retractor anterior del biso; VS, vaso sanguíneo.

Abbreviations

AM, amebocytes; AN, anus; AP, posterior adductor muscle; B, gill; C, cilia of the abdominal sense organ; CC, cerebral commissure; CCP, cerebro-pedal connective; CCV, cerebro-visceral connective; CGV, visceral ganglion cells; CO, osphradium cells; CP, post-branchial crest; CV, visceral commissure; DD, digestive diverticula; E, statocrypt; EB, branchial axis; EC, statocrypt canal; ECB, branchial ciliated epithelium; EG, oesophagus; EN, pseudostatoconia; EP, pigmented epithelium of eye cup; FAP, posterior adductor muscle fibers; FNB, fibers of the branchial nerve; FNP, fibers of the pallial sense organ; FNPP, fibers of the posterior pallial nerve; GC, cerebral ganglion; GP, pedal ganglion; GV, visceral ganglion; L, lens; LM, mantle lobe; LM-V, mantle lobe and valve; ME, mesosoma; NA, posterior adductor muscle nerve; NB, branchial nerve; NBU, buccal nerve; NO, optic nerve; NP, circumpallial nerve; NPA, anterior pallial nerve; NPD, dorsal pallial nerve; NPE, pedal nerve; NPP, posterior pallial nerve; NPPD, dorsal posterior pallial nerve; NPPV, ventral posterior pallial nerve; NRA, anterior renal nerve; NRP, posterior renal nerve; NS, syphonal nerve; O, eye; OP, plicate organ; OS, osphradium; OSA, abdominal sense organ; OSP, pallial sense organ; PFB, first gill filament; RA, anterior retractor muscle of the byssus; VS, blood vessel.

Resultados

El sistema nervioso de *Aulacomya atra atra*, al igual que en otros bivalvos, es simétrico respecto del plano sagital y comprende tres pares de ganglios: cerebrales, pedales y viscerales (Fig. 1). Una comisura cerebral relativamente corta une a los ganglios cerebrales por encima del esófago. Los ganglios cerebrales se hallan unidos, a cada costado, a los ganglios pedales y viscerales por un conectivo cerebro-pedal y un conectivo cerebro-visceral, respectivamente. Una comisura visceral une a los ganglios viscerales entre sí. Los ganglios pedales se hallan fusionados entre sí.

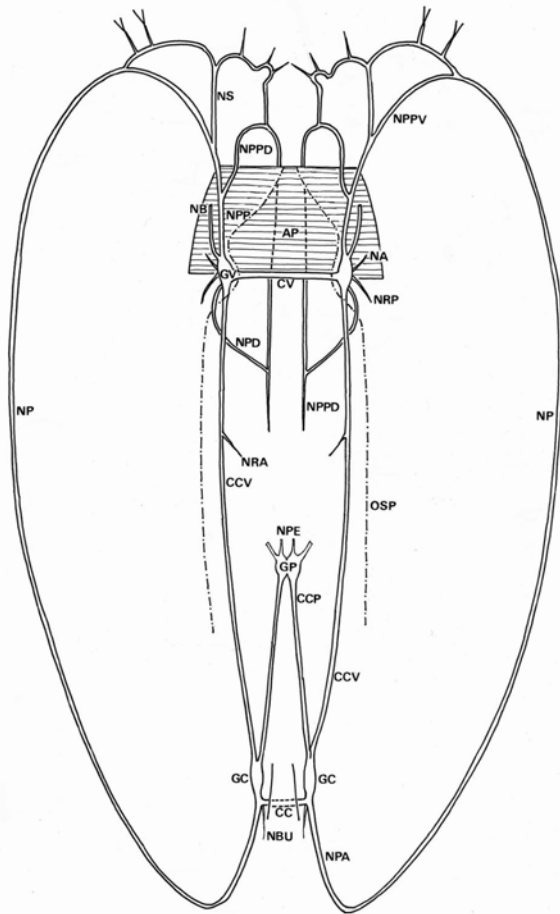


Figura 1

Esquema del sistema nervioso de *Aulacomya atra atra*, vista ventral. Para abreviaturas ver Materiales y Métodos

Diagrammatic representation of the nervous system of *Aulacomya atra atra*, ventral view. For abbreviations see Materials and Methods

Los ganglios cerebrales se presentan como un par de cuerpos ovales alargados, fácilmente distinguibles a simple vista a cada lado del esófago (Figs. 1 y 2a). Cada ganglio produce un tronco nervioso anterior, el nervio paleal anterior, que se dirige hacia el umbo, para luego dirigirse hacia atrás y unirse al nervio paleal ventral posterior para formar el nervio circumpaleal. El nervio paleal anterior produce en su curso numerosas ramas laterales que inervan al borde del manto. De los ganglios cerebrales nace el nervio bucal, que es un pequeño filete nervioso destinado a los palpos.

Del extremo posterior de cada ganglio cerebral nacen dos cordones nerviosos, el conectivo cerebro-pedal y el conectivo cerebro-visceral, libres y no fusionados en un tronco común (Fig. 1).

El conectivo cerebro-pedal corre en su comienzo adosado a la cara latero-ventral del músculo retractor anterior para pasar gradualmente a su cara dorsal y terminar en el ganglio pedal. El conectivo cerebro-visceral, prácticamente superficial en todo su recorrido, se mantiene por un tramo corto, adosado a la cara latero-superior del músculo retractor anterior para luego separarse, desprendiéndose hacia atrás, bajo el epitelio que recubre lateralmente a los divertículos digestivos y cruzando las caras laterales de los músculos retractores posteriores, para terminar en el ganglio visceral respectivo; durante su recorrido proporciona pequeñas ramas nerviosas de las cuales la más importante es el nervio renal anterior.

Los ganglios pedales, ubicados en la base del pie, por encima de los músculos retractores anteriores, se hallan fusionados en una única masa en la que se advierten signos de su doble origen (Fig. 2 b y 2 c). De cada ganglio parten nervios que van a los músculos retractores anteriores y posteriores del biso, al músculo retractor posterior del pie y al pie propiamente dicho, siendo los que llegan a éste último los más conspicuos (Fig. 1).

Los ganglios viscerales se ubican en la cara anterior y ventral del músculo aductor posterior, por debajo del epitelio y por dentro de la línea de inserción de las branquias y se hallan unidos por una comisura visceral (Figs. 2d, 2e, 3 y 5f). Cada ganglio visceral recibe en su cara anterior al conectivo cerebro-visceral, produciendo diversos troncos y filetes nerviosos (Fig. 3).

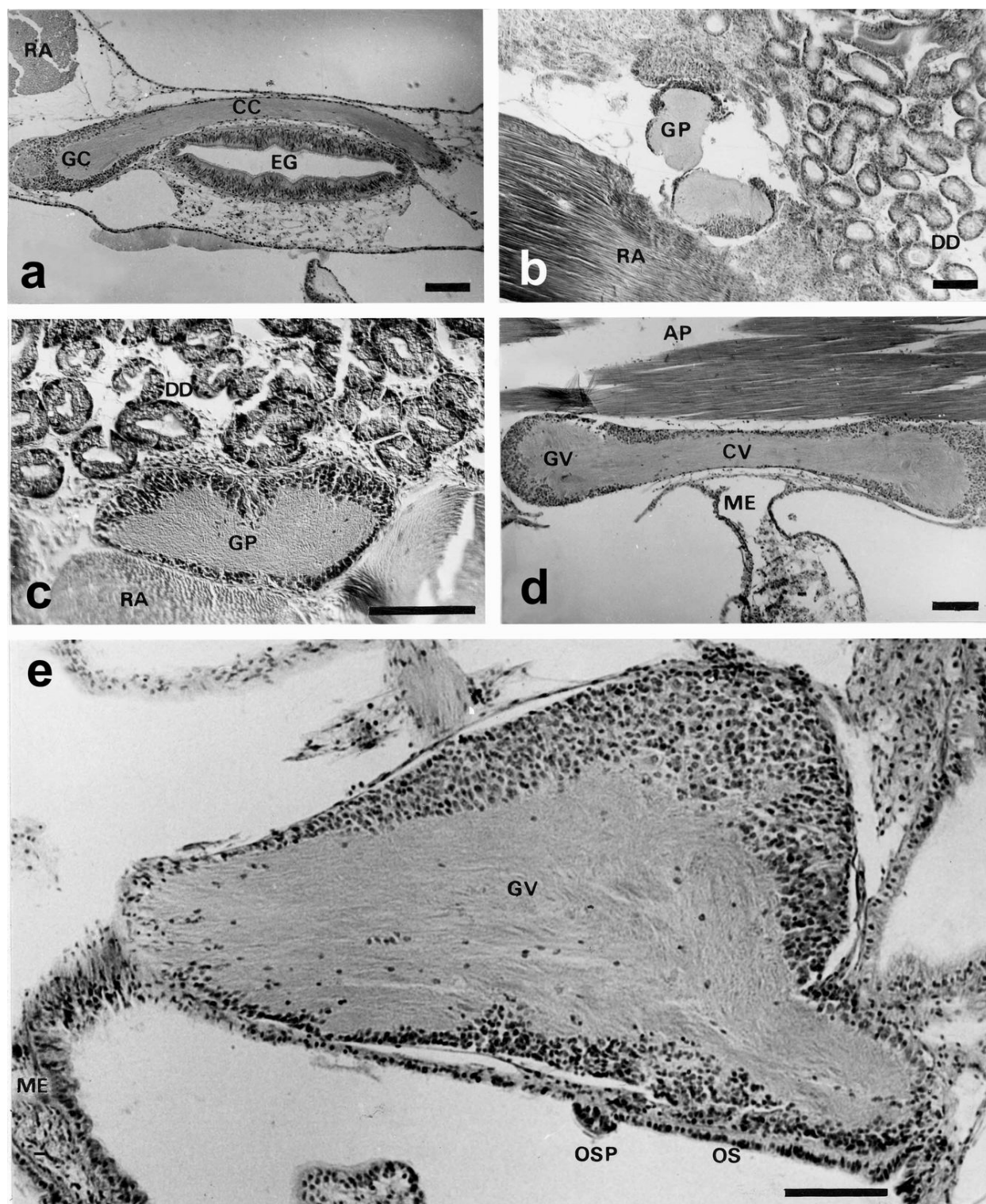


Figura 2

A. atra atra. Ganglios. a, ganglio cerebral; b y c, ganglio pedal; d y e, ganglio visceral. Bouin, hematoxilina eosina; 2 c en contraste interferencial diferencial. Barra = 100 μ m. Para abreviaturas ver Materiales y Métodos

A. atra atra. Ganglia. a, cerebral ganglion; b and c, pedal ganglion; d and e, visceral ganglion. Bouin, hematoxylin eosin; c in interferential differential contrast. Scale bar = 100 μ m. For abbreviations see Materials and Methods

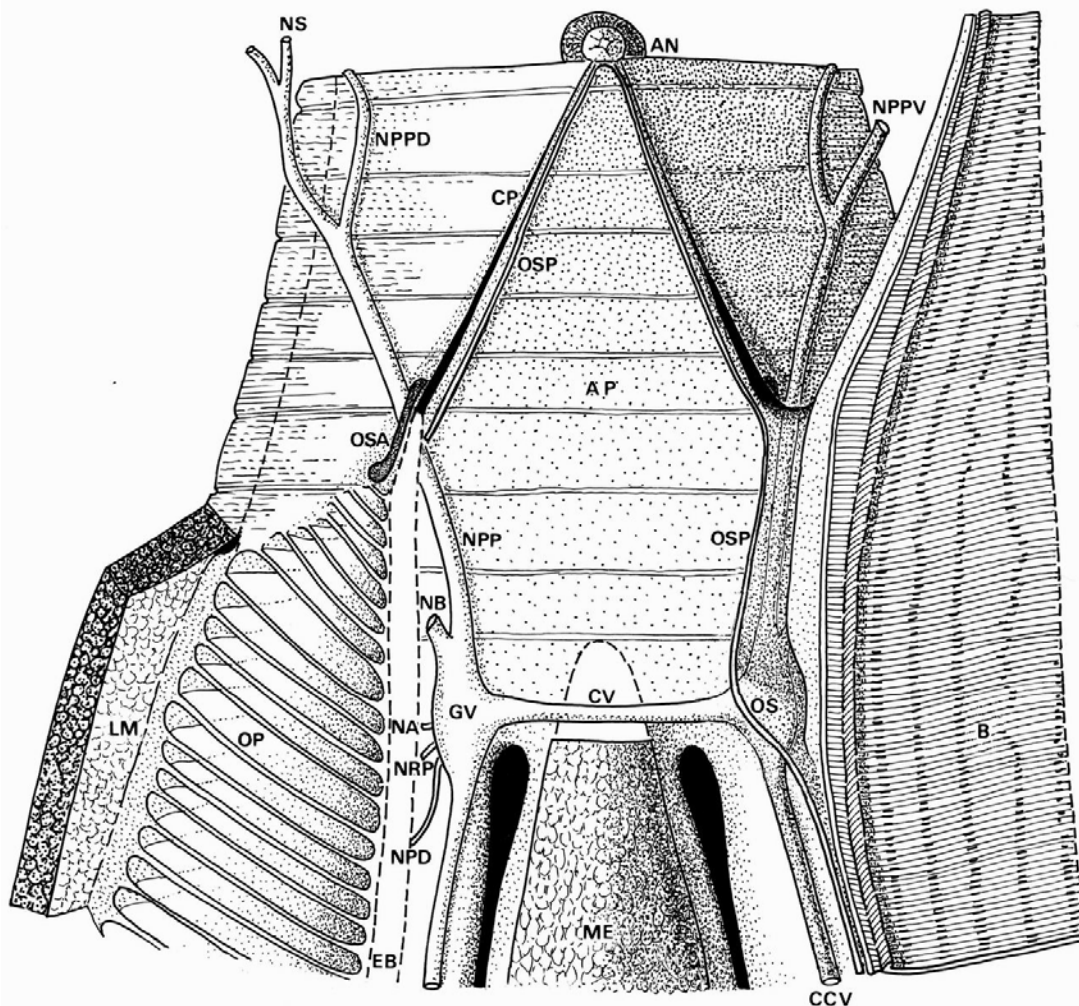


Figura 3

***A. atra atra*. Principales estructuras nerviosas ubicadas sobre la cara inferior del músculo aductor posterior; se ha quitado la branquia derecha. La barra representa 1 cm. Para abreviaturas ver Materiales y Métodos**

A. atra atra. Ventral view of the main nervous structures on the posterior adductor muscle. Right gill removed. Scale bar = 1 cm. For abbreviations see Materials and Methods

El nervio paleal posterior nace del extremo posterior del ganglio visceral, corre por la superficie ventral del músculo aductor posterior y en la zona posterior de éste se divide en dos ramas, el nervio paleal posterior dorsal y el nervio paleal posterior ventral. El nervio dorsal penetra en el manto y corre por su borde dorsal,

recibiendo en su trayecto al nervio paleal dorsal, que nace del lado externo del ganglio visceral. El nervio paleal posterior ventral penetra en el lóbulo del manto y se dirige hacia atrás y abajo y, luego, hacia delante, hasta unirse con el nervio paleal anterior para formar el nervio circumpaleal (Figs. 1, 3 y 4).

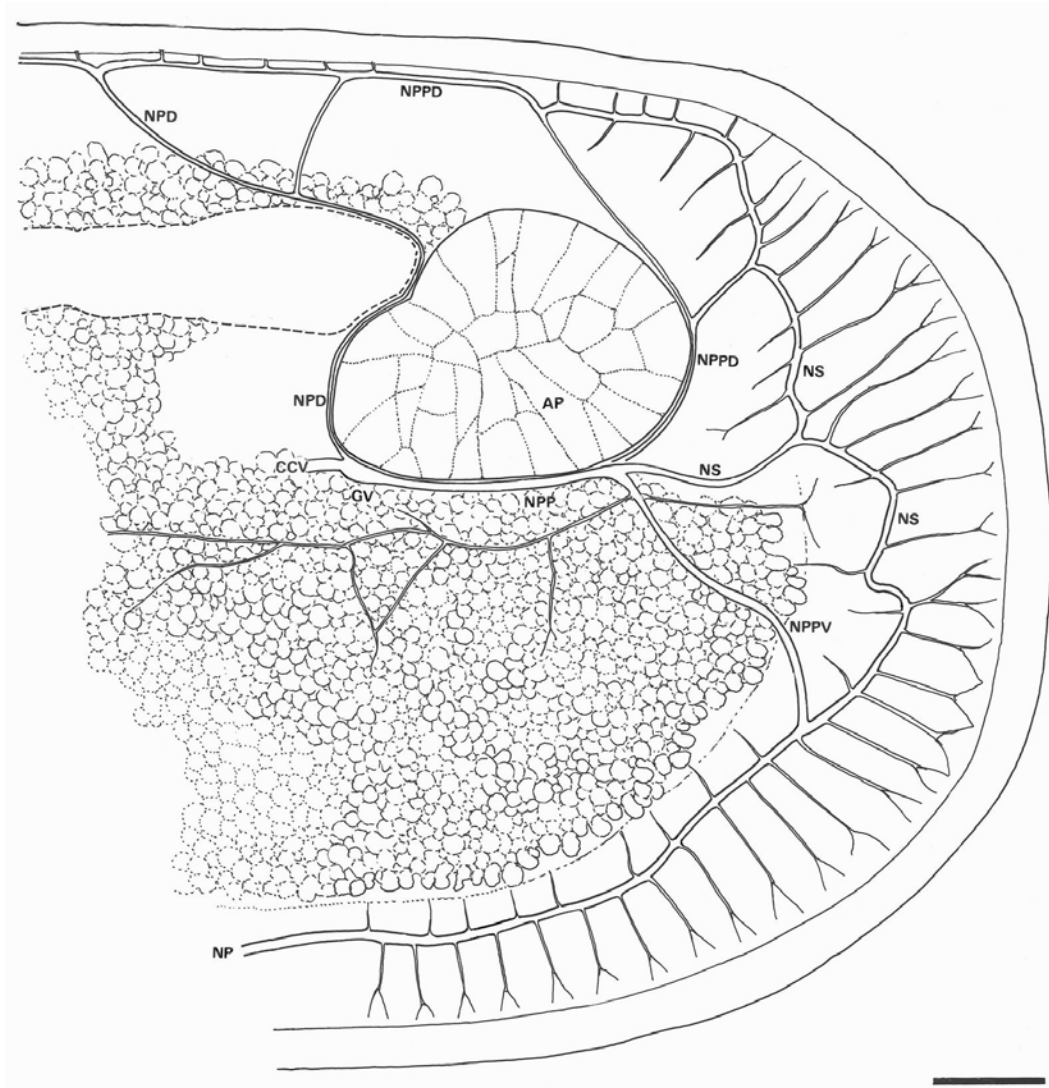


Figura 4

A. atra atra. Vista esquemática de la zona posterior del lóbulo izquierdo del manto, donde se aprecia el recorrido de los nervios paleal dorsal y paleal posterior y sus ramas. Para mayor claridad del dibujo se han omitido los músculos paleales radiales.

Barra = 0,5 cm. Para abreviaturas ver Materiales y Métodos

A. atra atra. Diagrammatic lateral view of the posterior area of the left mantle lobe showing distribution of pallial dorsal and pallial posterior nerves and his branches. Radial pallial muscles omitted. Scale bar = 0.5 cm. For abbreviations see Materials and Methods

El nervio sifonal nace del nervio paleal posterior ventral y penetra en el borde del manto dividiéndose en dos ramas; una de ellas se une nuevamente con el nervio paleal posterior ventral, en tanto que la otra se reúne con el nervio paleal posterior dorsal (Figs. 1 y 4).

El nervio renal posterior nace de la cara externa del ganglio visceral e inerva a la zona posterior del riñón (Figs. 1 y 3).

El nervio branquial nace de la parte posterior externa del ganglio visceral y se dirige hacia la base de la branquia a la que sigue hasta su extremo posterior. El nervio branquial produce gran número de fibrillas que corren en masa anteriormente a lo largo del eje de la branquia (Figs. 1 y 3).

El nervio paleal dorsal nace del lado externo anterior del ganglio visceral y corre hacia arriba entre los músculos retractores posteriores y el aductor posterior,

hasta el borde del manto donde se une al nervio paleal posterior dorsal (Figs. 1, 3 y 4).

El nervio aductor posterior es un pequeño filete nervioso que nace de la cara lateral del ganglio visceral y que inerva al músculo aductor posterior (Figs. 1 y 3).

Los ganglios, de color amarillento en el material fresco, están formados por un núcleo central, denominado neuropilo, de apretados haces de fibras nerviosas y un cortex externo constituido por varias capas de células nerviosas, cuyo grosor no es uniforme (Fig. 2). En el ganglio visceral de la cholga se observaron dos tipos celulares, el primero formado por células grandes, con citoplasma abundante, forma redondeada a triangular alargada, de entre 10,6 y 21,3 μm de largo, con un núcleo oval de 7 a 7,8 μm ; y el segundo formado por células redondeadas de citoplasma escaso, de unos 7 μm de largo, con un núcleo oval de cromatina laxa, de unos 5,7 μm de largo. En el neuropilo por lo general se hallan células nerviosas dispersas. Por fuera de los ganglios hay una capa fina de tejido conectivo laxo. Las comisuras, conectivos y nervios tienen una estructura semejante a la de los ganglios, es decir, una capa más o menos gruesa de células nerviosas rodeando al neuropilo, que se halla dividido en haces de fibras.

A diferencia del sistema nervioso central, del que existen descripciones detalladas para varias especies de bivalvos, la información referente a la estructura y función de los receptores sensoriales es menor. En la cholga hemos podido confirmar la presencia de diversos tipos de órganos sensoriales los que son descritos a continuación.

La cholga posee un par de ojos branquiales, ubicados respectivamente en la base del primer filamento branquial interno de cada lado, sobre su cara externa y se presentan como una invaginación abierta de unos 57 μm de largo y unos 53 μm de ancho. Las paredes y el fondo de ojo consisten en una capa de células pigmentadas, de unos 25 μm de largo (en el fondo del ojo), fuertemente cargadas de gránulos de color pardo amarillento, de unos 0,5 a 1,07 μm de diámetro, en su mitad apical; en la mitad basal se encuentran los núcleos, de forma redondeada u oval redondeada, con cromatina laxa, de unos 5 a 5,7 μm de largo; la transición entre las células epiteliales y las ópticas es abrupta (Fig. 5a y 5b). La cavidad está parcialmente llena de una masa transparente de aspecto fibrilar, y posee una cutícula en su superficie distal, de unos 12 μm de espesor, denominada en ocasiones lente; esta estructura pudiera ser la continuación de las células pigmentadas hacia el centro del ojo, ya que el límite

entre los gránulos y el lente es poco marcado. En algunos cortes se observaron las fibrillas del nervio óptico inervando la porción basal de las células pigmentadas.

Respecto de la sensibilidad dérmica de la cholga a la luz, los resultados que hemos obtenido no han sido conclusivos. Cuando se iluminaron con fuentes puntuales de luz los bordes del sifón exhalante de animales íntegros, las respuestas a los cambios bruscos de intensidad fueron por lo general nulas, no diferenciándose las escasas respuestas positivas (retracción del sifón), de reacciones similares bajo condiciones de luz uniforme.

La cholga posee un par de órganos estatorreceptores ubicados lateralmente a la masa visceral, inmediatamente por debajo del tegumento. En los juveniles se ubican algo por delante de los ganglios pedales y por debajo del conectivo cerebro-visceral. En los adultos pueden visualizarse, con alguna dificultad, como pequeños sacos transparentes con un minúsculo punto central refringente, ubicados por debajo de la epidermis. Se hallan al mismo nivel que el conectivo cerebro-visceral de cada lado o algo por debajo de éste (raramente por encima), aproximadamente a la mitad del recorrido que este conectivo realiza sobre la cara externa de los divertículos digestivos.

En los cortes de individuos juveniles los estatorreceptores presentan el aspecto de un saco oval de extremo ciego anterior, conectado al exterior por un canal corto que desemboca algo por detrás (Fig. 5d). El saco está formado por lo que aparenta ser una capa de unos 7 a 10,7 μm de espesor, de células ciliadas de contornos imprecisos, cuyos núcleos ovoidales se disponen en uno o dos niveles y tienen unos 5 μm de largo. En adultos de 60 a 70 mm de largo total, los estatorreceptores observados en material vivo tienen el aspecto de una vesícula oval redondeada de unos 220 μm de diámetro promedio (Fig. 5c). La pared de la vesícula, constituida por células ciliadas, tiene entre 17 a 27 μm de espesor, siendo en los extremos anterior y posterior algo más gruesa (unos 45 μm). La vesícula está rodeada de una cápsula de aspecto homogéneo de unos 4 a 7 μm , que es más gruesa y puntiaguda en el extremo anterior. En la cavidad se observaron, tanto en juveniles como adultos, partículas transparentes de 1 a 7 μm de largo, que tienen el aspecto de granos de arena o trozos de espículas y que se hallan en permanente movimiento por acción de la ciliatura. El canal de comunicación con el exterior, de difícil observación, nace del extremo posterior de la vesícula y tiene unos 62 μm de diámetro, y unos 370 μm de largo; el canal termina en el exterior por un poro ubicado en el centro

de un área circular. El canal tiene una luz interna de unos 5 a 9 μm de diámetro, en la que pueden observarse cilias que baten en dirección a la vesícula.

En la cholga, así como en otros bivalvos, existe un conjunto de órganos sensoriales ubicados en la cámara suprabranquial de la cavidad paleal, que han sido designados por diferentes autores con nombres diversos. Para mayor confusión, a algunos de estos órganos se los ha equiparado con estructuras sensoriales presentes en los gasterópodos. En las descripciones que siguen, hemos mantenido en lo posible los nombres propuestos por Field (1922) para *Mytilus edulis*. Corresponde aclarar, sin embargo, que la aplicación de esta nomenclatura no pretende homologar estructuras y sólo tiene un carácter indicativo, hasta tanto se clarifique la fisiología y función de cada uno de los órganos encontrados.

En la cholga, el "osfradio" se presenta como un par de pequeñas áreas de epitelio especializado ubicadas por debajo de los ganglios viscerales, por dentro del eje branquial del lado respectivo y entre éste y el cordón del "órgano sensorial paleal" (ver más adelante), siendo su superficie algo menor que la del ganglio (Figs. 2e, 3 y 6a). El "osfradio" está formado por una capa de células no ciliadas, de forma cilíndrica baja de unos 7,8 a 10,7 μm de alto, cuyo citoplasma presenta vacuolas en la zona basal y pequeños gránulos transparentes en la zona apical; los núcleos son entre ovales y esféricos de 4,3 a 6,4 μm de largo, y las células se hallan provistas de una gruesa cutícula de aspecto groseramente estriado, de unos 2,8 μm de espesor (Figs. 2e y 6a). Hacia el eje branquial, el epitelio se va plegando suavemente y termina por confundirse con el epitelio branquial. El "osfradio" está apoyado sobre el ganglio visceral, del que se halla separado por una fina capa de fibrillas.

El denominado "órgano sensorial abdominal" es una estructura par, ubicada en la región posterior y ventral del músculo aductor posterior, sobre el lado externo del extremo de la base de fijación de las branquias. Su aspecto es el de una cresta pigmentada de color pardo claro de unos 70 μm de espesor en su zona central (Figs. 3, 5g y 6b), la que en algunos cortes presenta una sección reniforme. Está formado por células de contornos imprecisos ubicadas aparentemente en una única capa, cuyos núcleos de forma oval alargada miden entre 7 y 11,4 μm de largo, y se disponen superpuestos en varios niveles de unos cuatro a ocho núcleos de ancho. Las células presentan gránulos de color pardo amarillento cerca de su extremo distal (desprovisto de núcleos) y poseen una cutícula estriada gruesa (1,4 μm) a partir de la cual se proyectan algunas prolongaciones

con aspecto de cilias largas, difíciles de ver en cortes histológicos (Fig. 6b).

Un tercer órgano sensorial ubicado en la cámara suprabranquial es el que denominamos "órgano sensorial paleal". Es una estructura par que va desde algo más adelante de la base del pie hasta el ano y en la cholga es la estructura receptora sensorial más conspicua. Comienza su recorrido sobre el lado interno de la base de las branquias como varias crestas bajas que se transforman rápidamente en una cresta principal, acompañada o no de crestas menores; a la altura del ganglio visceral se aparta del eje branquial y se dirige hacia adentro sobre la cara ventral del ganglio, delimitando internamente al "osfradio"; luego corre paralelo a la base de unión de la branquia al aductor hasta que el eje termina; finalmente se dirige por la cara ventral del músculo, oblicuamente hasta el ano, junto a una cresta pigmentada oscura que continúa al eje branquial hacia atrás (Figs. 1, 2e, 3, 5e, 5f, 5g, 5h y 6c). A la altura del "osfradio" la cresta del "órgano paleal" tiene unos 27 μm de alto y está formada por células ciliadas de límites imprecisos, cuyos núcleos, ovales a redondeados, tienen entre 5,7 y 9,2 μm de largo y se disponen a diferentes alturas; en el extremo distal de las células son visibles los cuerpos basales de las cilias. Cuando corre a lo largo de la base branquial, la cresta principal contiene un filete del nervio branquial, paralelo a los filetes nerviosos branquiales que corren por debajo del órgano; puede contener asimismo un pequeño vaso sanguíneo (Fig. 6c).

La cresta pigmentada (cresta posbranquial) que continúa al eje branquial y llega hasta el ano, se asemeja al "órgano sensorial paleal" al que acompaña en esta parte de su recorrido (Fig. 5h), y es probable que ésta forme parte del "órgano sensorial paleal" en el sector posterior. La cresta tiene unos 34 a 35,4 μm de alto, sus células tienen núcleos ovales, algo más pequeños que los del "órgano sensorial paleal" (entre 5 y 5,7 μm de largo), carecen de cilias y presentan una cutícula estriada. En las células de la mitad externa de la cresta se pueden observar numerosos gránulos pardo amarillentos; estas células se continúan con las células del epitelio pigmentado que reviste las caras anterior y posterior del músculo aductor posterior.

Existen en el cuerpo de *Aulacomya atra atra* varias áreas locamente sensibles a estímulos de tipo mecánico como por ejemplo los bordes del manto y el sifón exhalante.

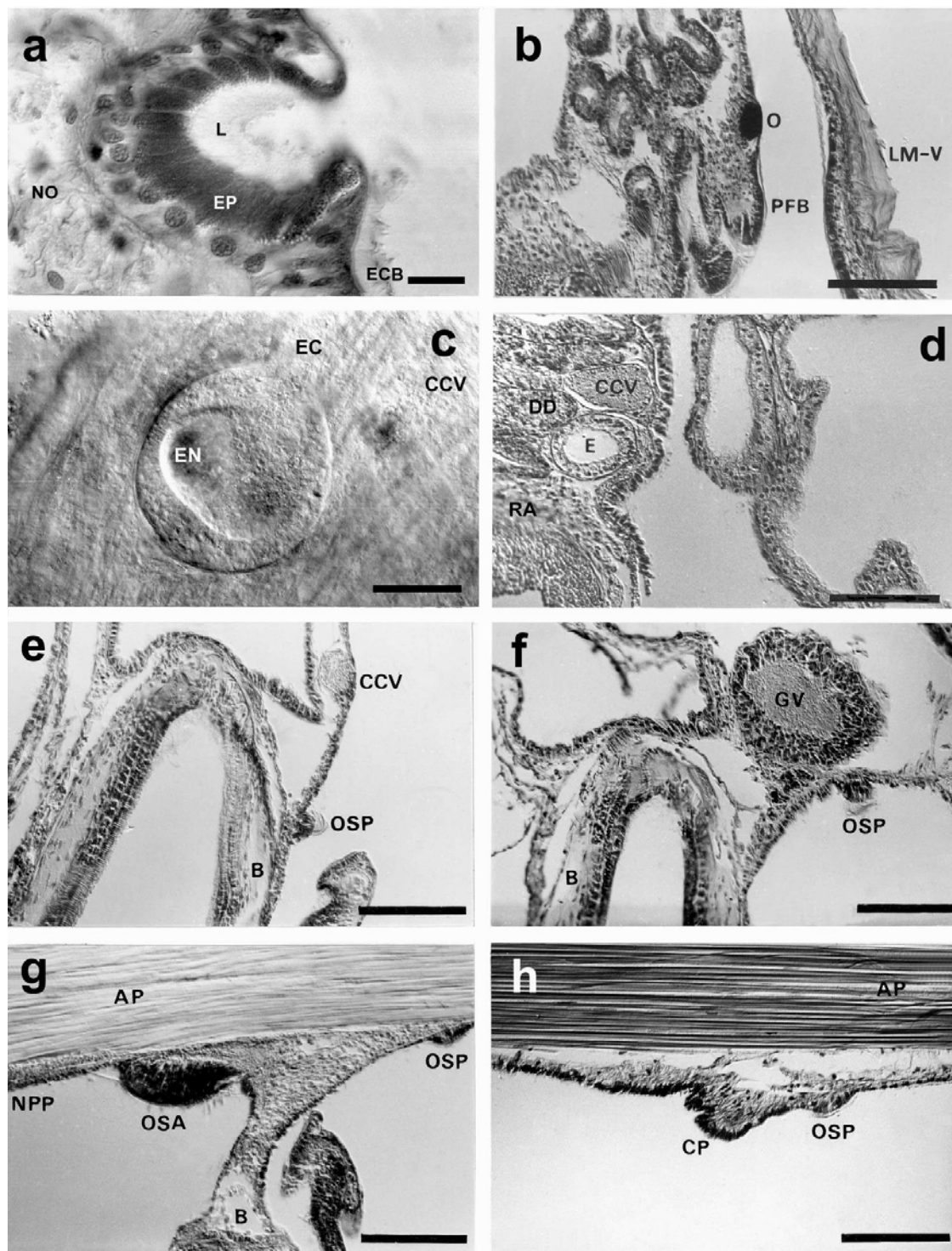


Figura 5

A. atra atra. Receptores. a y b, ojo branquial; c, estatocripto de adulto (material vivo); d, corte transversal de estatocripto (individuo juvenil); e, f y h, órgano sensorial paleal; g, órgano sensorial paleal y órgano sensorial abdominal. Bouin, hematoxilina eosina. Excepto b, con contraste interferencial diferencial. Barra = 100 μ m, excepto en a = 10 μ m. Para abreviaturas ver Materiales y Métodos

A. atra atra. Receptors. a and b, branchial eye; c, adult statocrypt; d, transverse section of statocrypt (young mussel); e, f and h, pallial sense organ; g, pallial sense organ and abdominal sense organ. Bouin, hematoxilin eosin. Except b, interferential differential contrast. Scale bar = 100 μ m, except a (= 10 μ m). For abbreviations see Materials and Methods

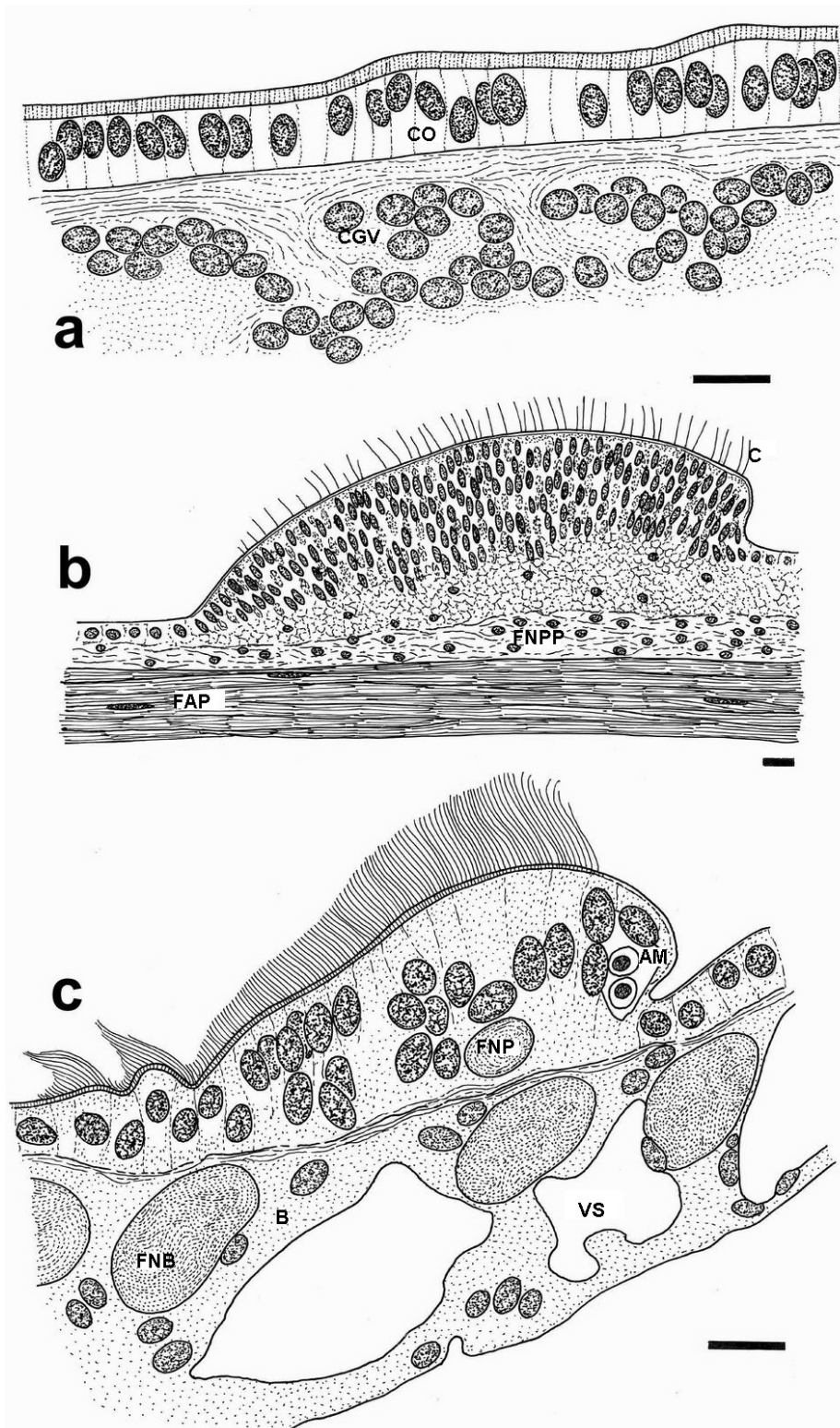


Figura 6

A. atra atra. Receptores. a, corte transversal del osfradio; b, corte transversal del órgano sensorial abdominal; c, corte transversal del órgano sensorial paleal. Barra = 10 μ m. Para abreviaturas ver Materiales y Métodos

A. atra atra. Receptors. a, cross section through osphradium; b, cross section through an abdominal sense organ; c, cross section through a pallial sense organ. Scale bar = 10 μ m. For abbreviations see Materials and Methods

El borde del manto, cuando se aplica una suave presión sobre los pliegues externo o interno menor, contrae localmente el sector implicado, al tiempo que el pliegue interno mayor se expande sobre esta zona, protegiéndola. Una estimulación mecánica suave del pliegue interno mayor o de sus tentáculos marginales o internos produce la contracción brusca de la membrana sifonal inferior (en animales seccionados por la mitad) y la aposición localizada de los pliegues de ambos lóbulos del manto (en animales completos); ante estímulos mecánicos fuertes se produce la contracción completa de ambos pliegues internos mayores y el cierre de las valvas. En las observaciones llevadas a cabo sobre la cholga en agua de mar con finos granos de arena en suspensión, éstos fueron detectados en primer lugar por los tentáculos marginales, provocando oclusiones localizadas de la abertura de ingreso de agua por parte de los márgenes de los pliegues internos mayores y la eliminación de los granos por parte de los mismos. Los granos de arena que sobrepasaron a los tentáculos marginales fueron detectados por los tentáculos internos de ambos lóbulos del manto, lo que condujo a la oposición de los pliegues internos mayores y en algunos casos a la expulsión de agua por el sector de ingreso. Esta expulsión sería posiblemente debida a la contracción brusca de la membrana sifonal interior para evitar su ingreso a la cavidad paleal. Luego de un breve lapso, estos granos fueron eliminados por el margen de los pliegues, posiblemente por la acción de tractos ciliados menores que se ubican sobre la cara interna de los pliegues internos mayores, o bien fueron englobados en cordones mucosos para salir por el punto de expulsión de las pseudoheces.

En la cholga, los bordes del manto, incluyendo a los tentáculos del pliegue interno mayor, están inervados por las numerosas ramas laterales que producen los nervios paleales y los nervios sifonales.

Discusión y Conclusiones

La ubicación y distribución de los ganglios, comisuras, conectivos y nervios principales en *Aulacomya atra atra* es semejante a la que Field (1922) observa para *Mytilus edulis*. En la cholga no se ha encontrado evidencia de una comisura ventral subesofágica uniendo a los ganglios bucales, la que subsiste en cambio en *Musculus* y *Mytilus* (Bayne *et al.* 1976). También, a diferencia de lo observado para *Mytilus* (List 1902, Field 1922, White 1937), los conectivos cerebro-pedal y cerebro-visceral no se hallan fusionados en un tronco común, luego de su nacimiento de los ganglios cerebrales.

Field (1922) indica que en *Mytilus edulis* el nervio branquial produce gran número de fibrillas que corren

en masa anteriormente a lo largo del eje de la branquia; igual disposición ha sido encontrada en la cholga. Aiello & Guideri (1965), observan que, en *M. edulis*, una parte de las fibrillas nace directamente del ganglio visceral, pero tal disposición no ha podido ser confirmada para la cholga. No se ha encontrado en los ganglios de la cholga una organización espacial particular de las células nerviosas, más allá de su estructura general de cortex y neuropilo, en lo que se asemeja a *M. edulis* (Zwaan & Mathieu 1992).

La mayoría de los mitílidos, con excepción de algunas especies abisales, conserva en los adultos los ojos branquiales presentes en las larvas (Bayne *et al.* 1976). La estructura del ojo en la cholga es semejante a la que señala List (1902) para *Mytilus galloprovincialis*. Según Franc (1960) los ojos branquiales percibirían variaciones en la intensidad luminosa; sin embargo, estos órganos no han sido objeto de estudios fisiológicos. Los ojos branquiales han sido encontrados también en otros bivalvos de las familias Arcidae, Glycymeridae, Anomiidae, Pteriidae e Isognomonidae (Franc 1960).

Field (1922) atribuye al epitelio fuertemente pigmentado de *Mytilus*, ubicado en el borde del manto y pie, el cual se encuentra también en la cholga, la capacidad de ser estimulado por la luz; White (1937) hace una observación semejante respecto del epitelio del borde ventral del manto del mejillón. Bayne *et al.* (1976) reconocen en *Mytilus* la capacidad de reaccionar a cambios bruscos en la intensidad de la luz a partir de la estimulación de fotorreceptores dérmicos, estimando que se trataría de neuronas fotorreceptoras provistas de pigmentos fotosensibles; al respecto debe indicarse sin embargo, que no se han hecho estudios específicos en mitílidos. Como fuera indicado, en la cholga no hemos podido obtener resultados concluyentes referidos a la sensibilidad dérmica a los cambios de luz, ya que las escasas respuestas positivas no difirieron de reacciones semejantes obtenidas bajo condiciones de luz uniforme. Lamentablemente, cualquier intento de ablación de los ojos branquiales, para separar la estimulación ocular de la del borde del manto, implica una fuerte alteración de la integridad de los animales experimentales y en consecuencia, de los resultados observables.

La morfología general del estatorreceptor de la cholga es semejante a la descrita para diferentes especies de *Mytilus* por List (1902), Field (1922) y White (1937). Franc (1960) distingue dos tipos de estatorreceptores en bivalvos: vesículas cerradas (estatorcistos) y vesículas que comunican con el exterior (estatorcriptos); los órganos de la cholga y los mejillones pertenecen a este último tipo. Las partículas contenidas

en el interior de la vesícula corresponden al tipo de las pseudoestatoconias (Franc 1960), ya que son de origen exógeno. La función de los estatocriptos no ha sido estudiada en los mitílidos y, en general, en los bivalvos, con excepción de algunas experiencias de ablación, que muestran su función en la orientación de los individuos (Barber 1968, según Bayne *et al.* 1976).

El presunto “osfradio”, ha sido identificado en pocos bivalvos, posiblemente debido a sus pequeñas dimensiones (Franc 1960); se presenta por lo general como manchas de epitelio especializado, ventrales a los ganglios viscerales (Bayne *et al.* 1976). La estructura del “osfradio” descrita en este trabajo, es semejante a la que señalan List (1902), Field (1922) y White (1937) para el “osfradio” del género *Mytilus*. No existe información sobre la fisiología del “osfradio” de los mitílidos; trabajos referidos al osfradio de los gasterópodos sugieren que éste no constituye una estructura homóloga en las diferentes especies estudiadas ya que reaccionan a diferentes tipos de estímulo e incluso no presentan reacciones (Bayne *et al.* 1976). Se proponen para el osfradio de los gasterópodos las funciones de quimiorrecepción, osmorrecepción, mecanorrecepción y secreción (Franc 1968, Stinnakre & Tauc 1969, Crisp 1973, Bayne *et al.* 1976, Hughes 1986). Dado que en los gasterópodos el osfradio se ubica sobre el trayecto del flujo respiratorio inhalante que se dirige hacia las branquias, es poco probable que este órgano sea homólogo entre gasterópodos y bivalvos, ya que en estos últimos, el presunto “osfradio” se halla siempre en la cavidad suprabranquial, donde el agua circulante se halla en vías de abandonar al animal. Su probable función en los bivalvos ha dado origen a una considerable especulación, siendo una de las sugerencias más aceptables que el osfradio constituye un sitio sensorial para regular el flujo de agua en la cavidad paleal (Beninger & Le Pennec 1991).

El denominado “órgano sensorial abdominal”, de función desconocida, presenta una estructura bastante semejante a la que encuentran Field (1922) y White (1937) para *Mytilus edulis*, si bien en la cholga se observa un mayor número de núcleos al corte y la ubicación en *M. edulis* pareciera ser más anterior (Field 1922: Fig. 169). Field (1922) señala que el “órgano sensorial abdominal” es inervado por una rama del nervio paleal posterior, que se divide en numerosos filetes que toman contacto o rodean a los núcleos, mientras que otros atraviesan la cutícula y se proyectan como pelos táctiles.

Órganos equivalentes al “órgano sensorial abdominal”, pequeños pliegues de tejido ubicados sobre el músculo aductor y cerca del ano, se describen para los pectínidos (Dakin 1909, Moir 1977, Ciocco 1985) y

algunas especies de ostras (Elsey 1935, Galtsoff 1964), sugiriéndose su actuación en la detección de vibraciones como las que produciría un depredador al aproximarse, o, dada su ubicación en la vía del flujo exhalante, en la regulación del flujo de agua (ver revisión en Beninger & Le Pennec 1991). No hay descripción en *Mytilus edulis* una estructura equivalente al “órgano sensorial paleal” de la cholga. Field (1922) define para esta especie a los “órganos sensoriales paleales”, como pequeños cúmulos de células ciliadas, ubicadas por lo general en el epitelio ventral del músculo aductor posterior, rodeadas de un epitelio no ciliado de células cúbicas.

Se describen en diferentes especies de pectínidos, generalmente con el nombre de “osfradios”, diversos tipos de crestas ciliadas asociadas al eje branquial. Setna (1930) las describe para *Pecten* y Beninger *et al.* (1995) para *Placopecten magellanicus* y *Pecten maximus*. Dakin (1909), a diferencia de estos autores, ubica al osfradio de *Pecten* a nivel del ganglio visceral, describiéndolo como una capa epitelial especializada, tal como se observa en la cholga.

Se desconoce la función del “órgano sensorial paleal”, aunque se supone que por su ubicación en contacto con el flujo exhalante, interviene, al igual que el “osfradio” y el “órgano sensorial abdominal”, en la regulación del flujo de agua que penetra en el animal. Beninger *et al.* (1995) presumen para este órgano (denominado como osfradio) un papel en la recepción de señales químicas asociadas a la emisión de gametos y en la sincronización de su evacuación.

Si bien existen en el cuerpo de *Aulacomya atra atra* varias áreas locamente sensibles a estímulos de tipo mecánico como por ejemplo los bordes del manto y el sifón exhalante, no hemos podido encontrar células equivalentes a “Pinselzellen” descritas por Field (1922) para el epitelio que recubre la cavidad paleal de *Mytilus edulis*.

Las reacciones del borde del manto ante estímulos mecánicos, posiblemente estén relacionadas con la entrada junto con el agua, de partículas groseras que pueden llegar a dañar a los filamentos branquiales. Los bordes del manto, incluyendo a los tentáculos del pliegue interno mayor, están inervados en la cholga por las numerosas ramas laterales que producen los nervios paleales y los nervios sifonales. Es posible que las reacciones locales ante estímulos suaves resulten de arcos reflejos en los que no interviene el sistema nervioso central, tal como fue demostrado por Prior (1972 a, 1972 b) en sus estudios sobre la contracción de los sifones de la almeja *Spisula solidissima*; estos reflejos están a cargo de neuronas ubicadas en los puntos de bifurcación periféricos de los nervios sifonales que son

eferentes hacia la musculatura del sifón y que reciben información sináptica de receptores ubicados en los sifones y el manto.

Respecto del sistema nervioso de la cholga y sus órganos receptores, se concluye que:

- La anatomía del sistema nervioso de *Aulacomya atra atra* es en líneas generales, similar a la descrita por diferentes autores para el género *Mytilus*. La diferencia más importante consiste en la ausencia en la cholga de un tronco común para los conectivos cerebro-visceral y cerebro-pedales de cada lado.
- Los ojos branquiales, estatocripto, “osfradio” y “órgano sensorial abdominal” son asimismo, en sus características más importantes, semejantes a los descritos para el género *Mytilus*.
- Como diferencia puede indicarse la presencia en la cholga de un “órgano sensorial paleal” par ubicado en la cámara suprabranquial de la cavidad paleal y asociado el eje branquial y que va desde aproximadamente la base del pie hasta el ano sobre músculo aductor posterior, y que no ha sido descrito para el género *Mytilus*.
- Los órganos sensoriales de la cámara suprabranquial de la cholga son semejantes a los descritos para otras familias de bivalvos; su parecido en morfología y ubicación, sugiere que estos órganos pueden cumplir funciones equivalentes.

Agradecimientos

Se desea dejar constancia del agradecimiento del autor a los comentarios y correcciones de los dos revisores anónimos, los cuales contribuyeron eficazmente al mejoramiento de este manuscrito.

Literatura citada

- Aiello EL & G Guideri. 1965.** Distribution and function of the branchial nerve in the mussel. *The Biological Bulletin* 129: 431-438.
- Bayne BL, J Widdows & RJ Thompson. 1976.** Physiology: II. En: Bayne BL (ed). *Marine Mussels: their ecology and physiology*: 207-260. Cambridge University Press, Cambridge.
- Beninger PG & M Le Pennec. 1991.** Functional anatomy of scallops. En: Shumway SE (ed), *Scallops: Biology, ecology and aquaculture*: 133-223. Elsevier, Amsterdam.
- Beninger PG, A Donval & M Le Pennec. 1995.** The osphradium in *Placopecten magellanicus* and *Pecten maximus* (Bivalvia, Pectinidae): Histology, ultrastructure and implications for spawning synchronization. *Marine Biology* 123: 121-129.
- Cazzaniga NJ. 1994.** A concern for grammar: The name of the magellanic mussel (Bivalvia: Mytilidae). *Malacological Review* 27: 110.
- Ciocco NF. 1985.** Biología y ecología de *Chlamys tehuelchus* d'Orbigny en el golfo San José (Provincia del Chubut, República Argentina) (Pelecypoda, Pectinidae), 406 pp. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de La Plata.
- Crisp M. 1973.** Fine structure of some prosobranch osphradia: *Marine Biology* 22: 231-240.
- Dakin WJ. 1909.** *Pecten*, the edible scallop. (L.M.B.C. Mem. N° 17) *Proceedings and Transactions of the Liverpool Biological Society* 23: 333-468.
- Elsley CR. 1935.** On the structure and function of the mantle and gill of *Ostrea gigas* (Thunberg) and *Ostrea lurida* (Carpenter). *Transactions of the Royal Society of Canada, 3rd Series, Section 5, Biological Sciences* 29: 131-160.
- Field IA. 1922.** Biology and economic value of the sea mussel *Mytilus edulis*. *Bulletin of the Bureau of Fisheries of the United States* 38: 127-259.
- Franc A. 1960.** Classe des bivalves. En: PP Grassé (ed), *Traité de Zoologie, Anatomie, Systematique, Biologie*, 5 (2): 1845-2133. Masson et Cie, París.
- Franc A. 1968.** Classe des gastéropodes. Généralités et definitions. En: PP Grassé (ed), *Traité de Zoologie, Anatomie, Systematique, Biologie*, 5 (3): 2-39. Masson et Cie, París.
- Galtsoff PS. 1964.** The american oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. *Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service* 64, 480 pp.
- Hughes RN. 1986.** A functional biology of marine gastropods, 245 pp. Croom Helm, Londres.
- List T. 1902.** Fauna und Flora des Golfes Neapel und der angrenzenden Meeres- Abschnitte. I. Die Mytiliden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres- Abschnitte. *Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel* 27: 1-312.
- Moir AJG. 1977.** On the ultrastructure of the abdominal sense organ of the giant scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin). *Cell Tissue Research* 184: 367-380.
- Prior DJ. 1972a.** Electrophysiological analysis of peripheral neurones and their possible role in the local reflexes of a mollusc. *Journal of Experimental Biology* 57: 133-145.

Prior DJ. 1972b. A neural correlate of behavioural stimulus intensity discrimination in a mollusc. *Journal of Experimental Biology* 57: 147-160.

Setna SB. 1930. Neuro-muscular mechanism of the gill of *Pecten*. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 73: 365-391.

Stinnakre J & L Tauc. 1969. Central neurone response to the activation of osmoreceptors in the osphradium of *Aplysia*. *Journal of Experimental Biology* 51: 347-361.

White KM. 1937. *Mytilus*. En: RJ Daniel (ed), Liverpool Marine Biological Committee M.B.C. Memoirs on typical British marine plants and animals, 31: 1-117 (+ 10 láminas). The University Press of Liverpool.

Zaixso HE. 1999. Distribución submareal del mitílido *Aulacomya atra atra* (Molina) en el golfo San José (Argentina) en relación con la profundidad, características del fondo y condiciones hidrográficas. *Physis* (Buenos Aires) Sección A 57: 1-10.

Zwaan A de & M Mathieu. 1992. Cellular biochemistry and endocrinology. En: E. Gosling (ed), *The mussel Mytilus edulis: ecology, physiology, genetics and culture*: 223-307. Elsevier, Amsterdam.

Recibido en mayo de 2003 y aceptado en octubre de 2003