

Anatomía de la "vieira tehuelche", *Aequipecten tehuelchus* (d'Orbigny, 1846) (= *Chlamys tehuelcha*). IV. Sistema nervioso y estructuras sensoriales (Bivalvia, Pectinidae)

Anatomy of the "Tehuelche scallop", *Aequipecten tehuelchus* (d'Orbigny, 1846) (= *Chlamys tehuelcha*). IV. Nervous system and sensory structures (Bivalvia, Pectinidae)

Néstor F. Ciocco

Centro Nacional Patagónico, (9120) Puerto Madryn, Chubut, Argentina
ciocco@cenpat.edu.ar

RESUMEN

Se incluye una detallada descripción de la morfología e histología de los ganglios cerebrales, pedales, visceroparietal, estatorreceptores, osfradios, órgano sensitivo abdominal y ojos de *A. tehuelchus*. El sistema nervioso y las estructuras sensoriales de esta especie son similares a los de otros Pectinidae. La disposición de los ganglios cerebrales y pedales en *A. tehuelchus* (comunicados entre sí por conectivos cerebropedales) es similar a la de *Pecten maximus* y *Chlamys varia* y difiere respecto a *Pecten ziczac* (ganglios cerebrales y pedales contiguos). Los lóbulos laterales del ganglio visceroparietal de *A. tehuelchus* son de tamaño similar, tal como ocurre en *Aequipecten irradians* (en *Pecten maximus* el lóbulo izquierdo es mayor). Los estatorreceptores de *A. tehuelchus* son del tipo "estatocistos", como los de *Pecten maximus*, *Chlamys opercularis* y *Chlamys varia*. Contrariamente a lo que sucede en la mayoría de los pectínidos (estatorreceptores asimétricos y separados del ganglio cerebral), los estatocistos de *A. tehuelchus* son simétricos (tamaño similar) y contiguos al ganglio cerebral. La posición y la estructura de los osfradios del órgano abdominal y de los ojos de la vieira tehuelche son similares a las de otros pectínidos. *A. tehuelchus* posee de 86 a 98 ojos distribuidos equitativamente en ambos lóbulos del manto. Se discuten las probables relaciones entre simetría o asimetría del número de ojos por lóbulo del manto y del tamaño de los lóbulos laterales del ganglio visceroparietal y de los estatorreceptores, con la forma de las valvas, la posición relativa de las mismas respecto al fondo y la natación.

Palabras clave: morfología, histología, vieiras, Mollusca, Argentina.

ABSTRACT

A detailed description of the morphology and histology of the cerebral and pedal ganglia, parietal-visceral ganglion, statoreceptors, osphradia, abdominal sense organ and eyes of *A. tehuelchus* is given. Nervous system and sensory structures of this species are similar to those of other Pectinidae. The location of the cerebral and pedal ganglia in *A. tehuelchus* (linked to each other by a pair of cerebro-pedal connectives) is similar to that of *Pecten maximus* and *Chlamys varia* (in *Pecten ziczac*, cerebral and pedal ganglia are contiguous structures). The lateral lobes of the *A. tehuelchus* parietal-visceral ganglion have similar size, as in *Aequipecten irradians* (in *Pecten maximus* the left lobe is larger than the right one). The statoreceptors of *A. tehuelchus* are of the type "statocysts", as those observed in *Pecten maximus*, *Chlamys opercularis* and *Chlamys varia*. In contrast to the general pattern observed in Pectinidae (asymmetric statoreceptors separated from the cerebral ganglia), the statocysts of *A. tehuelchus* are symmetric (similar size) and contiguous to the cerebral ganglia. The location and structure of the osphradia, the abdominal sense organ and eyes in *A. tehuelchus* are similar to those of other scallops. *A. tehuelchus* has from 86 to 98 eyes equitably distributed in both mantle lobes. The probable relationships between symmetry or asymmetry in the number of eyes per mantle lobe, the size of lateral lobes of parietal-visceral ganglion and the size of statoreceptors with the valves shape, the relative position of the valves on the bottom and swimming, are discussed.

Key words: morphology, histology, scallops, Mollusca, Argentine.

INTRODUCCION

Beninger & Le Pennec (1991) recopilaron abundante información sobre la morfología de pectínidos, especialmente *Pecten maximus* L., 1758, *Chlamys opercularis* (L., 1758), *Placopecten magellanicus* (= *Pecten tenuicostatus*) (Gmelin, 1791), *Aequipecten* (= *Argopecten*) *irradians* Lamarck, 1819, *Patinopecten yessoensis* Jay, 1857 o *Hinnites multirugosus* (Gale, 1928). La información disponible comprende meticulosas descripciones anatómicas provenientes de fines del siglo pasado e inicios del actual (Kellogg 1892, 1915; Drew 1906; Dakin 1909, 1910a, 1910b), descripciones generales de la anatomía de varios pectínidos aportadas en las décadas siguientes (Gutsell 1931; Pierce 1950; Yonge 1951; Bourne 1964, entre otros), y estudios especializados recientes sobre aspectos particulares de la anatomía y la fisiología del grupo (Thompson 1977; Gruffydd 1977; Overnell 1981; Carmichael & Fowler 1981; Usheva 1983; Auffret 1988; Beninger *et al.* 1988; Le Pennec *et al.* 1988; Dorange & Le Pennec 1989, entre otros).

Además de las descripciones de Drew (1906), Dakin (1909, 1910a, 1910b, 1928a, 1928b) y Gutsell (1931), el sistema nervioso y las estructuras sensoriales (en particular los ojos) de los pectínidos han sido abordados, entre otros, por Buddenbrock (1915), Bullock & Horridge (1965), Moir (1977a, 1977b), Stephens (1978), Wilkens (1981, 1991), Spagnolia & Wilkens (1983), Chang *et al.* (1984), Zhadan & Semenov (1984), Zhadan & Doroshenko (1985), Matsutani & Nomura (1984, 1986) y Beninger & Le Pennec (1991).

La información sobre anatomía de especies del Atlántico Sudoccidental resulta, por el contrario, escasa. De *Aequipecten*

tehuelchus (= *Chlamys tehuelcha*), por ejemplo, sólo se han publicado con anterioridad a esta serie, datos generales y fragmentarios sobre su morfología (Olivier *et al.* 1970; Christiansen & Olivier 1971; Lasta & Calvo 1978). Zamponi (1976) describió la estructura histológica de las formaciones oculares de la "vieira tehuelche". Ciocco (1992a, 1992b, 1995) publicó la descripción detallada de las valvas, del ligamento, del manto, de las branquias, del pie, del aparato bisal y de los sistemas digestivo, cardio-vascular y excretor. La presente contribución versa sobre el sistema nervioso y las estructuras sensoriales.

MATERIALES Y METODOS

El material y la técnica general utilizada para las observaciones anatómicas son los mismos descritos en una contribución anterior (Ciocco 1992b). Previa narcotización durante 24 horas en solución diluida de glicerina en agua de mar, el material destinado a histología fue fijado en solución de Bouin, deshidratado mediante baños sucesivos de alcohol 96° y alcohol 100°, incluido en parafina y teñido con hematoxilina-eosina, tricrómico de Gómori y Ramón y Cajal (picro-índigo-carfén) (Lillie & Fullmer 1976).

RESULTADOS Y DISCUSION

SISTEMA NERVIOSO

El sistema nervioso de *Aequipecten tehuelchus* está conformado por los tres pares de ganglios característicos de los lamelibranquios: cerebrales, pedales y visceroparietales.

Los ganglios cerebrales (g.c., Fig. 1) están situados por debajo y a los lados del esófago, más cerca del estómago que de la boca, a la altura del límite entre la glándula digestiva y la porción masculina (proximal) de la gónada. Ambos ganglios (g.c., Figs. 2 y

3) tienen aspecto piriforme, con la base hacia abajo y una ligera constricción central que los hace parecer bilobulados. Los ganglios cerebrales están conectados entre sí por la

comisura cerebral supraesofágica (com.c.se., Figs. 1 a 3), de aspecto semicircular, y la subesofágica (com.c.sbe., Figs. 2 y 3), que contiene los estatocistos (est., Figs. 3 y 6).

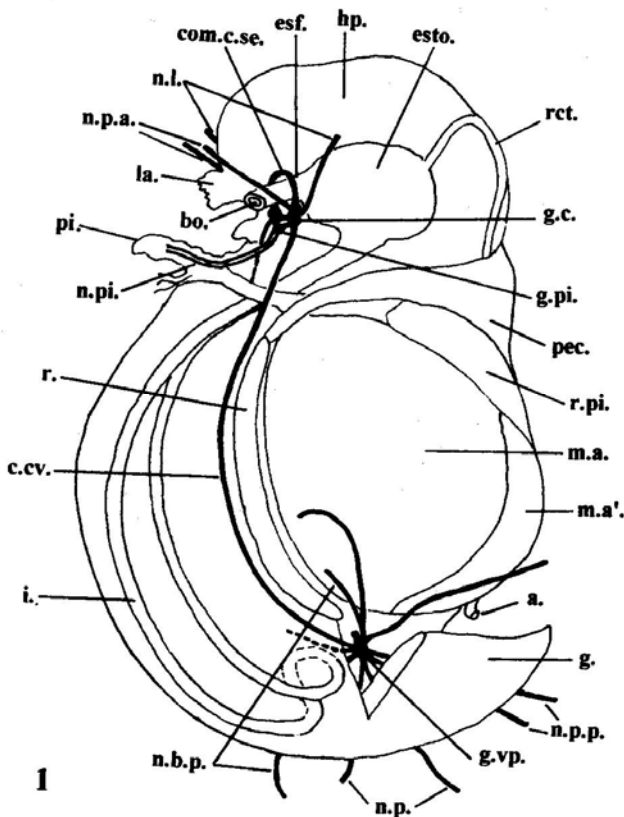


Figura 1. *Aequipecten tehuelchus*. Situación del sistema nervioso respecto a las partes blandas, excluyendo branquias y manto (esquemático). (Abreviaturas en lista adjunta al final del trabajo).

Figure 1. *Aequipecten tehuelchus*. Location of the nervous system respecting the soft body parts (gills and mantle removed; schematic). (References in list below).

Del lado externo de cada ganglio, levemente hacia adelante y más cerca del tercio basal que del comienzo de la comisura supraesofágica, surge un nervio paleal anterior (n.p.a., Figs. 1 a 3). Los nervios paleales (uno de cada ganglio) se dirigen hacia adelante, atraviesan la glándula digestiva por los lados del esófago y pasan al manto, donde se bifurcan antes de alcanzar el nervio circumpaleal (n.cp., Fig.2).

Inmediatamente debajo del inicio de los nervios paleales anteriores, comienzan los nervios laterales (n.l., Figs. 1 a 3) que inervan la región de los palpos labiales. Cerca de los

ganglios cerebrales, equidistantes de los mismos y delante de la comisura subesofágica, se observan los ganglios pedales (g.pi., Figs. 1 a 3) fusionados entre sí. Se trata de ganglios externos al pie, conectados con los ganglios cerebrales mediante delgados nervios conectivos cerebropedales (con. cpi., Figs. 2 y 3) que se inician a los lados y dorsalmente al ganglio pedal, y finalizan en la base de los ganglios cerebrales. Desde la porción anterior del ganglio pedal dos nervios pedales (n.pi., Figs. 1 a 3) pasan al pie, donde se dividen en numerosas ramificaciones que inervan la musculatura intrínseca del mismo.

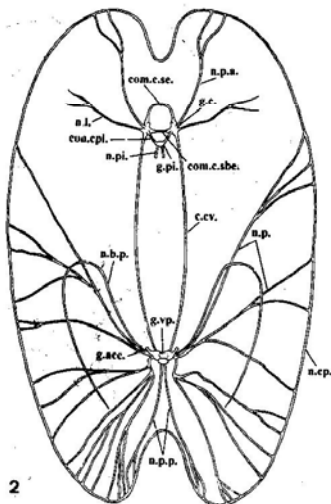


Figura 2. *Aequipecten tehuelchus*. Sistema nervioso. (Abreviaturas en lista adjunta al final del trabajo).

Figure 2. *Aequipecten tehuelchus*. Nervous system. (References in list below).

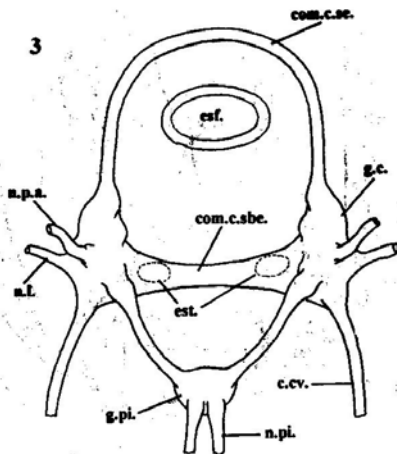


Figura 3. *Aequipecten tehuelchus*. Ganglios cerebropedrales y pedales. (Abreviaturas en lista adjunta al final del trabajo).

Figure 3. *Aequipecten tehuelchus*. Pedal and cerebro-pleural ganglia. (References in list below).

La disposición de los ganglios cerebrales y pedales detectada en *A. tehuelchus* (separados entre sí y conectados por conectivos cerebropedales) es similar a la descrita en *Pecten maximus*, *Chlamys varia* (L., 1758) y *Placopecten magellanicus* por Drew (1906) y Dakin (1909, 1928a). Por el contrario, Wilkens (1991) en *Pecten ziczac* (L., 1758) y Beninger & Le Pennec (1991) en *Placopecten magellanicus* describieron a los ganglios cerebrales y pedales como estructuras contiguas.

Los ganglios cerebrales de *A. tehuelchus* están conectados con el ganglio visceroparietal (g.v.p., Figs. 1, 2 y 4) mediante dos conectivos cerebroviscerales (c.cv., Figs. 1 a 5). Se trata de conectivos largos que co-

mienzan en la base de los ganglios cerebrales y se dirigen hacia la porción ventral del aductor por los costados de la masa visceral, adosados a uno y otro lado de la cara anterior de dicho músculo (Figs. 1 y 4).

El ganglio visceroparietal (g.v.p., Figs. 1 y 4) se ubica sobre la cara ventral del aductor, a la altura de la última porción de la gónada adherida a dicho músculo, es decir, ligeramente por detrás del extremo distal de los riñones. En vista ventral y previa remoción de la porción distal de la gónada, el ganglio visceroparietal se observa amarillento y conspicuo sobre la superficie blanca del aductor, ligeramente desplazado hacia la derecha del animal (Fig. 4).

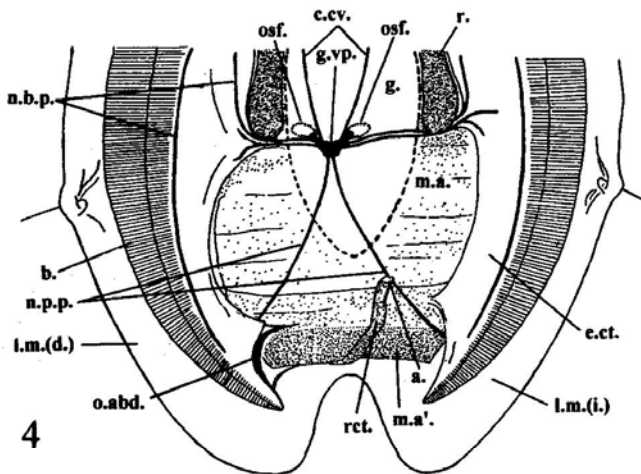


Figura 4. *Aequipecten tehuelchus*. Vista ventral del músculo aductor extraída la gónada (líneas punteadas), mostrando la posición del ganglio visceroparietal, los osfradios y el órgano sensible abdominal (esquemático). (Abreviaturas en lista adjunta al final del trabajo).

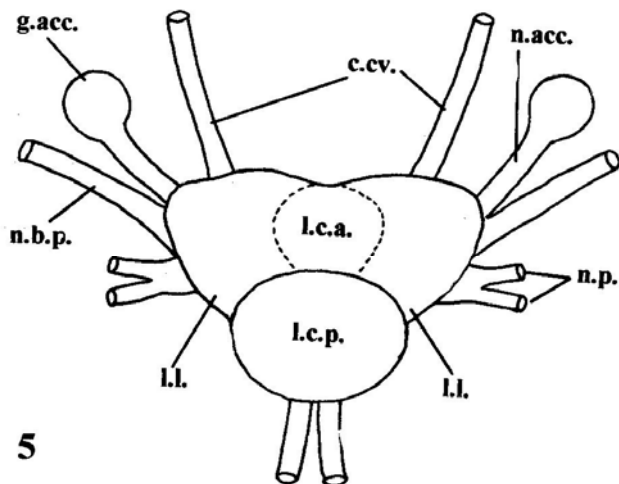
Figure 4. *Aequipecten tehuelchus*. Ventral view of the adductor muscle (gonad removed: dashed line), showing the location of the parietal-visceral ganglion, the osphradia and the abdominal sense organ (schematic). (References in list below).

En los pectínidos, los ganglios viscerales pares característicos de otras familias de bivalvos se han fusionado en un voluminoso y complejo ganglio visceroparietal que inerva la mayoría de las vísceras, el músculo aductor, el manto y sus estructuras sensoriales, las branquias y los osfradios. Esta concentración nerviosa está en relación directa con la hipertrofia de los órganos posteriores característica del grupo. El ganglio visceroparietal (g.v.p., Figs. 2 y 5) de *A. tehuelchus* responde al patrón general citado. Tiene forma triangular, con la base orientada hacia adelante; en la

porción media del mismo es posible distinguir dos lóbulos centrales, uno anterior amarillento y menor, y otro posterior blanquecino y ligeramente bilobulado (Fig.5, l.c.a. y l.c.p., respectivamente). A los lados del lóbulo central anterior se distinguen dos lóbulos laterales (l.l., Fig.5) también blanquecinos. Los lóbulos laterales del ganglio visceroparietal de *A. tehuelchus* son de tamaño similar entre sí, tal como ocurre en *Aequipecten irradians* (Stephens 1978). Contrariamente, en *Pecten maximus* el lóbulo izquierdo es mayor (Dakin 1910b). El tamaño relativo de

los lóbulos laterales del ganglio visceroparietal de los pectínidos ha sido relacionado con el número de estructuras visuales presentes en cada lóbulo del manto. *Pecten maximus* tiene mayor número de ojos en el lóbulo izquierdo del manto (Dakin 1910b); en *Aequipecten irradians* hay similar número de ojos en ambos lóbulos del manto (Stephens

1978). De hecho, Wilkens (1991) ha discutido en detalle la función de los lóbulos laterales en la visión de los pectínidos. El desarrollo simétrico de los lóbulos laterales del ganglio visceroparietal de *A. tehuelchus* responde a la relación descrita (43 a 49 ojos en cada lóbulo del manto; Ciocco 1992a).



5

Figura 5. *Aequipecten tehuelchus*. Ganglio visceroparietal. (Abreviaturas en lista adjunta al final del trabajo).

Figure 5. *Aequipecten tehuelchus*. Parietal-visceral ganglion. (References in list below).

Anteriormente y próximo a la inserción de los conectivos cerebroviscerales o cerebrovisceroparietales, se ubican dos pequeños ganglios accesorios esféricos (g.acc., Figs. 2 y 5), comunicados con el ganglio visceroparietal mediante cortos nervios (n.acc., Fig.5). Los ganglios accesorios son considerados por algunos autores como parte

integrante del ganglio visceroparietal (Spagnolia & Wilkens 1983) y, por otros, como estructuras independientes del mismo (Matsutani & Nomura 1986). En *Aequipecten irradians*, los ganglios accesorios están ubicados entre el nacimiento de los nervios viscerales y la base del nervio branquial principal (Bullock & Horridge 1965).

Inmediatamente por debajo de la inserción de los nervios de los ganglios accesorios en el ganglio visceroparietal, surgen de éste último los nervios branquiales principales (n.b.p., Figs. 2 y 5), justo a los lados de la porción media de los lóbulos laterales. Los nervios branquiales principales atraviesan la superficie del músculo aductor hasta alcanzar los ejes ctenidiales primero (Fig. 4), y luego la región anterior de las branquias, torciendo finalmente hacia el margen posterior de las mismas. Nervios branquiales secundarios y el nervio branquio-osfradial aparecen con frecuencia asociados a los nervios branquiales principales (Beninger & Le Penne 1991).

Inmediatamente por debajo del nacimiento de los nervios branquiales, surgen del ganglio visceroparietal de *A. tehuelchus* los nervios paleales (n.p., Figs. 2 y 5) que inervan los lóbulos del manto, en particular la musculatura del borde del mismo. El recorrido de los nervios paleales difiere entre ambos lóbulos del manto (Fig. 2). Luego de bifurcarse varias veces, los nervios paleales se ponen en contacto con el nervio circumpaleal (n.c.p., Fig. 2), que bordea cada lóbulo del manto e inerva mediante delgados filetes la musculatura del velo y los órganos sensitivos del borde del manto.

Aproximadamente desde el centro del lóbulo central posterior dos nervios paleales posteriores (n.p.p., Figs. 1, 2, 4 y 5) se dirigen hacia el manto. En éste, luego de bifurcarse, entran en contacto con el nervio circumpaleal (n.c.p., Fig. 2), filete nervioso comunicado, a su vez, con el ganglio cerebral mediante el nervio paleal anterior (n.p.a., Fig. 2).

Histológicamente, el ganglio visceroparietal y los ganglios cerebrales de *A. tehuelchus* son semejantes (Figs. 6 y 7). Ambos presentan una banda externa de cuerpos neuronales (córtez o capa gangliónica, c.x) y una porción fibrosa central (región neuropila,

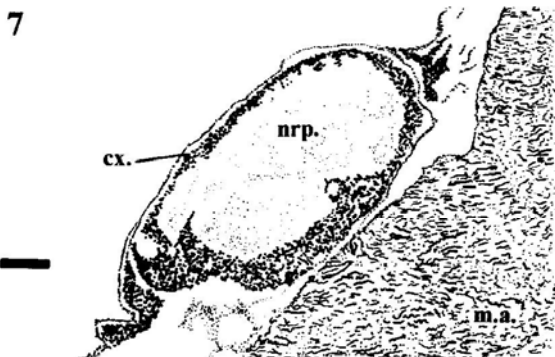
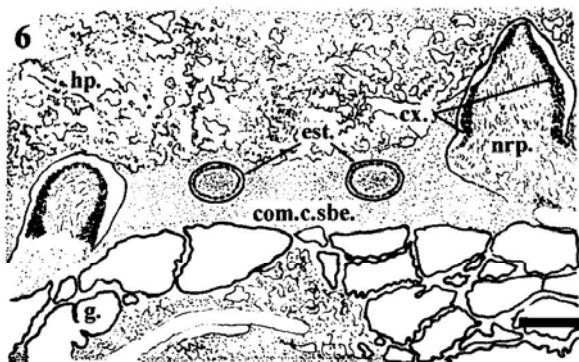
nrp.). En *Aequipecten irradians* se han descrito diferencias histológicas entre el lóbulo central posterior (= ventral) del ganglio visceroparietal y los lóbulos anteriores (= dorsales) del mismo ganglio. Mientras el ventral es similar a la estructura hallada en *A. tehuelchus* (capa gangliónica periférica y región neuropila central), los lóbulos dorsales del ganglio visceroparietal de *Aequipecten irradians* están formados casi exclusivamente por grandes células ganglionares, cuyas fibras nerviosas se ramifican hacia otras regiones del ganglio (Stephens 1978). La diferencia citada entre ganglios centrales no se detectó con las técnicas usadas en *A. tehuelchus*.

ESTRUCTURAS SENSORIALES

Los pectínidos están particularmente dotados de órganos sensitivos. Sin contar las células sensitivas y ciliadas distribuidas en el epitelio de la mayoría del animal, particularmente en los tentáculos largos, *A. tehuelchus* tiene cuatro tipos de estructuras sensoriales: un par de estatocistos, un par de osfradios, un órgano sensitivo abdominal y alrededor de 90 ojos distribuidos en ambos lóbulos del manto.

ESTATOCISTOS

Los estatorreceptores de *A. tehuelchus* son estatocistos (no se encontró comunicación de los mismos con el exterior). En la mayoría de los pectínidos, un par de nervios comunican los estatorreceptores con la porción anterior del ganglio cerebral. En *A. tehuelchus*, los estatocistos (est., Figs. 3 y 6) aparecen contiguos a la masa ganglionar cerebral, rodeados de tejido conectivo y en estrecha vinculación con la comisura cerebral subesofágica (com.c.sbe., Figs. 3 y 6). Se trata de estatocistos ovalados y delimitados por una cápsula consistente probablemente conjuntiva (cp., Fig. 8). Internamente, la cápsula está revestida por una capa de células sensitivas ciliadas (c.s., Fig. 8). La estatoconia (estc., Fig. 8) ocupa buena parte del espacio interno, contactando por sus lados con la capa sensorial.



Figuras 6 y 7. *Aequipecten tehuelchus*. Histología de los ganglios (escala: 200 μ m). 6: cerebropleurales. 7: visceroparietal. (Abreviaturas en lista adjunta al final del trabajo).

Figures 6 and 7. *Aequipecten tehuelchus*. Histology of the ganglia (scale: 200 μ m). 6: cerebro-pleural. 7: parietal-visceral. (References in list below).

En los pectínidos se han mencionado estatocistos semejantes a los descritos (*Pecten maximus* y *Chlamys opercularis*, Dakin 1909; *Chlamys varia*, Buddenbrock 1915) y estatocriptas (comunicación externa y estatoconia exógena; *Pecten inflexus* (L., 1758); Buddenbrock 1915). Para ambos tipos de estatorreceptores se reportaron casos de desarrollo asimétrico (mayor desarrollo del izquierdo; Buddenbrock 1915). Esta asimetría se ha vinculado con el hábito de vida sedentario de los pectínidos marcadamente inequivalvos que se apoyan siempre sobre una misma valva (usualmente la derecha). Mas aún, se ha especulado acerca de la probable función del estatorreceptor izquierdo en el reflejo de natación característico del grupo (Buddenbrock 1915; Wilkens 1991). En *A. tehuelchus* (valva derecha ligeramente más plana; valva izquierda con mayor frecuencia cenital; inequivalvia leve; orientación relativa de las valvas respecto al fondo poco marcada; Ciocco 1992a) no se detectó asimetría en el desarrollo de los estatocistos. Con respecto a la innervación, los estatocistos de la "veira tehuelche" parecen directamente relacionados con los ganglios cerebrales a través de fibras incluidas en la comisura subesofágica.

OSFRADIOS

Inconclusa aún la discusión referida a la localización exacta y función de los osfradios de los bivalvos (Beninger & Le Pennec 1991), y vigente todavía la indefinición sobre la probable ausencia de homología entre osfradios de gasterópodos y bivalvos (Kraemer 1979), la mayoría de los autores coinciden en señalar que los osfradios de los bivalvos son pequeños y difíciles de hallar (Drew 1906; Bullock & Horridge 1965; Charles 1966). Los osfradios de *A. tehuelchus* son indistinguibles a simple vista. Se trata de un cúmulo de células sensitivas, prismáticas y considerablemente más altas que las del epitelio circundante (Fig. 11), ubicadas a modo de cresta epitelial (osf. Fig. 4) entre el epi-

lio inmediatamente superior a los ganglios accesorios (g.acc., Figs. 2, 5 y 11) y la base de la porción adyacente de los ejes ctenidiales (e.ct., Fig. 4), sobre la cara ventral del músculo aductor, a los lados y delante del ganglio visceroparietal (g.vp., Fig. 4). Los osfradios de la "veira tehuelche" están formados por células ciliadas (c.osf., Fig. 11) con núcleos grandes y ovalados (nu., Fig. 11) situados hacia la mitad del citoplasma. Dakin (1909), sostuvo que las células osfradiales presentan una cutícula y parecen carecer de cilias; Setna (1930) y Beninger & Le Pennec (1991) mencionaron células sensitivas ciliadas y neuronas bipolares. Por su base las células osfradiales parecen estar en contacto con los ganglios accesorios y el nervio branquial principal.

ORGANO SENSITIVO ABDOMINAL

Es una estructura impar, bien desarrollada en los pectínidos, descrita por primera vez en *Pecten maximus* y *Chlamys opercularis* (Dakin 1909) y abordada en detalle con enfoque estructural y ultraestructural en *Placopecten magellanicus* (Moir 1977b) y desde el punto de vista electrofisiológico en *Patinopecten yessoensis* (Zhadan & Semenov 1984; Zhadan & Doroshenko 1985). En *A. tehuelchus* (o.abd., Fig 4), se presenta como un espesamiento ubicado sobre un pliegue conectivo que va desde el eje ctenidial derecho al músculo aductor, aproximadamente a la altura del ano. Se trata de un cojín de células sensitivas ciliadas sostenido por un pedúnculo de naturaleza muscular (p.m., Fig. 9). Las células sensitivas (c.s., Fig. 9) son prismáticas y las cilias (c.c.s., Fig. 9), conspicuas, duplican en longitud a las propias células. Los núcleos (nu., Fig. 9) se manifiestan en forma nítida a diferentes niveles del citoplasma. Probablemente existan mucocitos entre las células sensitivas. Por la base, las células sensitivas se contactan con delgados filamentos nerviosos provenientes de las fibras nerviosas que recorren por el centro el pedúnculo muscular (f.n., Fig 9). La

inervación del órgano abdominal se ha atribuido a los nervios paleales posteriores (Zhadan & Semenkov 1984; Beninger & Le Pennec 1991). La función más probable de este órgano es mecanorreceptora, contribuyendo a regular el flujo de agua en la porción exhalante de la cavidad paleal (Galtsoff 1964; Charles 1966; Moir 1977b).

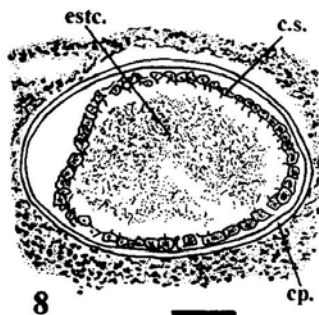
NUMERO Y LOCALIZACION DE LOS OJOS

Los ojos de los pectínidos se ubican en el pliegue medio u oftálmico del manto sobre pequeños pedúnculos oculares de estructura similar a los tentáculos del pliegue externo o tentacular del manto, acompañando la forma semicircular de las valvas. *A. tehuelchus* posee entre 86 y 98 ojos (por lo general alrededor de 90), distribuidos equitativamente en ambos lóbulos del manto según el siguiente detalle referido a las regiones del manto definidas por Ciocco (1992a): región suprabisal, 6 a 8 ojos; región bisal: sin ojos; región comisural: 32 a 34 ojos; región exhalante: sin ojos; región supraexhalante: 5 a 7 ojos.

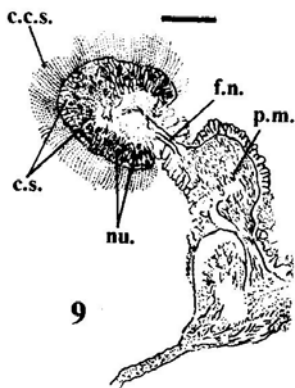
Pecten maximus tiene algo más de 40 ojos distribuidos mayoritariamente sobre el lóbulo izquierdo del manto; *Chlamys opercularis* presenta alrededor de 100 ojos distribuidos más equitativamente en ambos lóbulos del manto (Dakin 1909). Por un lado, la asimetría de los lóbulos laterales del ganglio visceroparietal de ciertos pectínidos se ha vinculado con la asimetría en el número de ojos presentes en ambos lóbulos del manto (Stephens 1978). Por otro, la asimetría detectada en los estatorreceptores de algunos pectínidos se ha relacionado con el hábito de vida relativamente sedentario de las vieiras marcadamente inequivalvas que se apoyan casi exclusivamente sobre una misma valva (usualmente la derecha) (Buddenbrock 1915; Wilkens 1991). Podría suponerse entonces que en los pectínidos existen dos patrones respecto a la simetría o asimetría del número de ojos por lóbulo del manto, de los lóbulos

laterales del ganglio visceroparietal y de los estatorreceptores. El primero comprendería los casos en los que diferencias notorias en el tamaño relativo de los lóbulos laterales del ganglio visceroparietal y de los estatorreceptores (izquierdos mayores) se corresponden con asimetría en el número de ojos por lóbulo del manto, tal es el ejemplo de especies marcadamente inequivalvas con posición definida de las valvas respecto al fondo como *Pecten maximus* (valva derecha convexa sobre el fondo, izquierda plana y cenital; manto izquierdo: 35 ojos, derecho: menos de 10; Dakin 1909). El segundo patrón comprendería los casos en los que las diferencias menos pronunciadas en el tamaño de los lóbulos laterales del ganglio visceroparietal y de los estatorreceptores se corresponden con ausencia de asimetría notoria en el número de ojos por lóbulo del manto, tal es el ejemplo de especies relativamente equivalvas con posición indefinida de las valvas respecto al sustrato como *Chlamys opercularis* (ambas valvas convexas, izquierda algo más que la derecha; manto izquierdo: 52-61 ojos, derecho: 37-52 ojos; Dakin 1909). La distribución simétrica del número de ojos por lóbulo del manto detectada en *A. tehuelchus* responde al segundo patrón: valva derecha ligeramente más plana; valva izquierda con mayor frecuencia cenital, inequivalvia leve, orientación relativa de las valvas respecto al fondo poco marcada, simetría en el tamaño de los lóbulos laterales del ganglio visceroparietal y de los estatorreceptores.

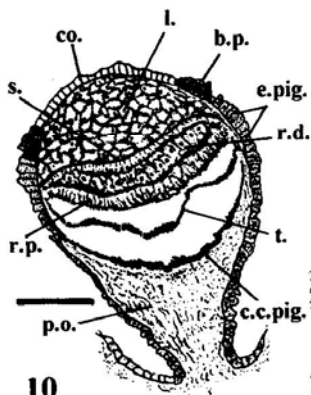
Los pectínidos marcadamente inequivalvos como *Pecten maximus* o *Pecten jacobaeus* (L., 1758) están menos adaptados a nadar que los relativamente equivalvos como *A. tehuelchus* o *Chlamys opercularis*. La asimetría o simetría del número de ojos por lóbulo del manto se correspondería entonces, respectivamente, con la orientación más o menos frecuente de los animales respecto al fondo.



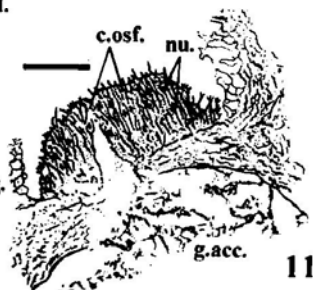
8



9



10



11

Figuras 8, 9, 10 y 11. *Aequipecten tehuelchus*. Organos sensitivos. 8: estatocisto (escala: 50 μ m). 9: órgano sensitivo abdominal (escala: 100 μ m). 10: ojo (escala: 100 μ m). 11: osfradio (escala: 50 μ m). (Abreviaturas en lista adjunta al final del trabajo).

Figures 8, 9, 10 and 11. *Aequipecten tehuelchus*. Sensitive organs. 8: statocyst (scale: 50 μ m). 9: abdominal sense organ (scale: 100 μ m). 10: eye (scale: 100 μ m). 11: osphradium (scale: 50 μ m). (References in list below).

Se ha reportado capacidad de regeneración en los ojos de los pectínidos (Butcher 1930), variaciones intraespecíficas y ausencia de correlación entre número de ojos y tamaño del ejemplar (Dakin 1910a).

ESTRUCTURA DE LOS OJOS

Los ojos de *A. tehuelchus* (Fig. 10) tienen color azul claro e iridiscente y miden alrededor de 1 mm de diámetro en vieiras adultas. Se localizan en el pliegue oftálmico del manto, ocupando la cúspide de los pedúnculos oculares (p.o.), pequeñas columnas retráctiles de conjuntivo laxo y fibras musculares, revestidas por epitelio pigmentado similar al de los tentáculos del borde externo del manto (e.pig.). Alrededor del ojo, la pigmentación del epitelio del pedúnculo ocular se acentúa formando una banda periocular oscura ("iris" para la literatura antigua) (b.p.) que rodea la córnea apigmentada (co.). La banda periocular y el epitelio pigmentado lateral del pedúnculo ocular impiden la entrada de haces lumínicos laterales al globo ocular.

En corte, desde la cara externa del ojo hacia el interior del mismo se distinguen: la córnea (co.), capa epitelial simple y traslúcida; el lente (l.), estructura biconvexa conformada por células poliédricas; el septum o membrana basal (s.) que separa el lente de la retina subyacente; la porción distal de la retina (r.d.); la porción proximal de la misma (r.p.); la argentea o tapetum (t.) y la capa de células pigmentarias (c.c.pig.) que tapiza el fondo de la cápsula ocular (Fig. 10).

La córnea está formada por epitelio simple y prismático similar al de la banda periocular, pero carente de pigmento. Beninger & Le Pennec (1991) reportaron microvellosidades en la superficie externa de la córnea de otros pectínidos. Zamponi (1976) informó en *A. tehuelchus* una membrana conjuntiva y otra basal internas al epitelio de la córnea y una elevación cupuli-

forme externa. Las membranas correspondían a la delgada prolongación conjuntiva que rodea la porción superior del globo ocular a modo de membrana basal del epitelio de la córnea y de la banda periocular (pseudocórnea en la terminología antigua; Dakin 1909); la elevación cupuliforme y las microvellosidades no fueron detectadas.

El lente (l., Fig. 10) ocupa la mitad superior de la cápsula ocular; es un cuerpo biconvexo formado por células de forma irregular y poliédrica (las cercanas a la córnea algo más planas que las restantes), con el eje mayor por lo general orientado en sentido transversal al ojo, núcleos excéntricos y gránulos citoplasmáticos acidófilos. Zamponi (1976) señaló además reacciones argentófilas para los gránulos citoplasmáticos de las células del lente.

A diferencia de lo que describiera Dakin (1909) en *Pecten maximus* y *Chlamys opercularis*, y tal lo reportado para pectínidos en general por Beninger & Le Pennec (1991) y Wilkens (1991), en los ojos de *A. tehuelchus* (Fig. 10) no se detectó un espacio amplio entre retina y lente ("humor sanguíneo" de la terminología antigua). De hecho, el aparato fotosensible se ubica inmediatamente debajo del lente. Se trata de una estructura ligeramente convexa, que ocupa la porción central e inferior de la cápsula óptica y está formada básicamente por dos capas conspicuas de células fotosensibles (retina distal, r.d., y retina proximal, r.p.). El aparato fotosensible de *A. tehuelchus* está limitado: a) dorsalmente, por el septo o septum (s.) que la separa del lente; b) a los lados, por el tejido conjuntivo que delimita la cápsula ocular; c) en la porción inferior, por el tapetum (= argentea) (t.) y la capa de células pigmentadas (c.c.pig.) que tapiza el fondo del ojo.

El septum (s.) es una membrana delgada (probablemente continuación directa del tejido conjuntivo que rodea la cápsula ocular) que recubre dorsalmente la retina distal (r.d.)

y se corresponde con la "membrana basal" de Barber *et al.* (1976), estructura no descrita por Zamponi (1976).

La retina distal (r.d.) de los ojos de *A. tehuelchus* (Fig. 10) está formada por células prismáticas con ciliatura hacia el septum y núcleos grandes en la mitad inferior. Axones distales se ubican a los lados de estas ciliarias y en la porción dorsal de la retina distal, hasta alcanzar la rama distal del nervio óptico a la altura del septum (Beninger & Le Penneec 1991).

La retina proximal (r.p.) está formada por células prismáticas de altura considerable, con núcleos grandes orientados hacia la mitad distal y una porción conspicua con aspecto de empalizada hacia el tapetum. Esta última porción ordenada paralelamente en sentido vertical a la cápsula óptica corresponde a la capa bastoniforme o bastones propiamente dichos de otros autores (Dakin 1909, 1910a; Zamponi 1976). Según Beninger & Le Penneec (1991), la mitad de las células de la retina proximal orientada hacia el tapetum se caracteriza por la posesión de microvellosidades, estructuras ausentes en la retina distal. La serie de núcleos ordenados en la mitad de las células de la retina proximal orientadas hacia la retina distal ha sido interpretada por otros autores como células independientes de los bastones "propiamente dichos" (células bastones, Dakin 1909, 1910a, 1928b; capa granular externa, Zamponi 1976). Células intersticiales o de sostén se distribuyen entre las células de la retina distal y, especialmente, a la altura de la mitad distal de las células de la retina proximal (intersticiales internas, Dakin 1910a, 1928b; capa plexiforme, Zamponi 1976; glía, Beninger & Le Penneec 1991).

En los cortes aparece un espacio entre la retina y el fondo de la vesícula ocular (Fig.10) atribuible, según Dakin (1909, 1910a), a artificios de la fijación; "in vivo" la retina proximal, el tapetum y la capa de células pigmentadas que recubre el fondo de la vesícula óptica serían contiguos. El tapetum (t.) es una capa conspicua y de aspecto rojizo con la tinción utilizada en el presente trabajo, que no fue descrita en *A. tehuelchus* por Zamponi (1976). Se trata de una capa simple de células portadoras de cristales de guanina, responsable de la iridiscencia característica de los ojos de los pectínidos, y que actúa como capa reflectora (Land 1978). Debajo del mismo y recubriendo el fondo de la vesícula óptica aparece una capa de células fuertemente pigmentadas (c.c.pig.), con núcleo central y numerosos gránulos en el citoplasma.

Los ojos están inervados por los nervios ópticos que parten del nervio circumpaleal, atraviesan por el centro los pedúnculos oculares, y se dividen en las cercanías de la base de la cápsula óptica en dos ramas: la distal que pasa a un lado de la vesícula ocular y penetra en la misma a la altura del septum, y la proximal, que continúa por el centro del pedúnculo hasta el fondo de la cápsula óptica. La rama distal del nervio óptico se introduce en la cápsula óptica entre el lente y la retina (debajo del septum), e inerva las células de la retina distal desde la porción distal de las mismas. La rama óptica proximal, por su parte, entra en contacto con la porción homónima de las células de la retina proximal, en la porción inferior y a los lados de la cápsula óptica. Barber *et al.* (1976) señalaron la ausencia de sinapsis en la retina, por lo que cada receptor está representado por su propio axón en el nervio óptico.

ABREVIATURAS

a.	: ano		visceroparietal
b.	: branquia	l.c.p.	: lóbulo central posterior del ganglio
bo.	: boca		visceroparietal
b.p.	: banda periocular	l.l.	: lóbulo lateral del ganglio
c.c.pig.	: capa de células fuertemente pigmentadas		visceroparietal
c.c.s.	: cilias de las células sensitivas del órgano abdominal.	l.m.(d.)	: lóbulo del manto (derecho)
c.cv.	: conectivo cerebrovisceral	l.m.(i.)	: lóbulo del manto (izquierdo)
co.	: córnea	m.a.	: músculo aductor (porción principal)
com.c.sbe.	: comisura cerebral subesofágica	m.a'	: músculo aductor (porción complementaria)
com.c.se.	: comisura cerebral supraesofágica	n.acc.	: nervio del ganglio accesorio
con.cpi.	: conectivo cerebropedal	n.b.p.	: nervio branquial principal
c.osf.	: células ciliadas del osfradio	n.cp.	: nervio circumpaleal
cp.	: cápsula del estatocisto	n.l.	: nervio lateral
c.s.	: células sensitivas	n.p.	: nervios paleales
cx.	: córtex	n.p.a.	: nervio paleal anterior
e.ct.	: eje ctenidial	n.pi.	: nervio pedal
e.pig.	: epitelio pigmentado	n.p.p.	: nervios paleales posteriores
esf.	: esófago	nrp.	: neurópila
est.	: estatocistos	nu.	: núcleos
estc.	: estatoconia	o.abd.	: órgano sensitivo abdominal
esto.	: estómago	osf.	: área de localización de los osfradios
f.f.c.	: formación fibrosa central	pec.	: cavidad pericárdica
f.n.	: fibra nerviosa	pi.	: pie
g.	: gónada	p.m.	: pedúnculo muscular del órgano sensitivo abdominal
g.acc.	: ganglio accesorio	p.o.	: pedúnculo ocular
g.c.	: ganglio cerebral	r.	: riñón
g.pi.	: ganglios pedales	ret.	: recto
g.vp.	: ganglio visceroparietal	r.d.	: retina distal
hp.	: glándula digestiva o hepatopáncreas	r.p.	: retina proximal
i.	: intestino	r.pi.	: retractor del pie
l.	: lente	s.	: septum
la.	: labio	t.	: tapetum
l.c.a.	: lóbulo central anterior del ganglio		

LITERATURA CITADA

- Auffret M. 1988. Bivalve hemocyte morphology. En: WS Fisher (ed.), Disease Processes in Marine Bivalve Molluscs. American Fisheries Society, Special Publication No 18: 169-177.
- Barber VC, E Evans & MF Land. 1976. The fine structure of the eye of the mollusc *Pecten maximus*. Zeitschrift für Zellforschung 76: 295-312.
- Beninger PG & M Le Pennec. 1991. Functional anatomy of scallops. En: S. Shumway (ed.), Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture: 133-223. Elsevier Publ. Co., Amsterdam y Nueva York.

- Beninger PG, M Le Pennec & M Salaun. 1988. New observations on the gills of *Placopecten magellanicus* (Mollusca, Bivalvia), and implications for nutrition. *Marine Biology* 98: 61-70.
- Bourne N. 1964. Scallops and offshore fishery of the Maritimes. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* 45: 1-60.
- Brand AR & D Roberts. 1973. The cardiac responses of the scallop *Pecten maximus* (L.) to respiratory stress. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 13: 29-43.
- Buddenbrock WV. 1915. Untersuchungen über die Schwimmbewegungen und die Statocysten der Grattung *Pecten*. *Sitzungsbericht der Heidelberg Akademie Wissenschaft* 28: 1-24.
- Bullock TH & GA Horridge. 1965. Mollusca: Pelecypoda. En: T.H. Bullock & G.A. Horridge (eds.), *Structure and Function in the Nervous Systems of Invertebrates*: 1390-1431. W.H. Freeman & Company, San Francisco.
- Butcher EO. 1930. The formation, regeneration and transplantation in *Pecten (gibbus, borealis)*. *The Biological Bulletin* 59: 154-164.
- Carmichael NG & BA Fowler. 1981. Cadmium accumulation and toxicity in the kidney of the Bay Scallop *Argopecten irradians*. *Marine Biology* 65: 35-43.
- Chang JG, T Matsutani, K Mori, & T Nomura. 1984. Enzyme histochemical localization of monoamine oxydase and acetylcholinesterase in the central nervous system of the scallop, *Patinopecten yessoensis*. *Marine Biological Letters* 5: 335-345.
- Charles GH. 1966. Sense organs (less cephalopods). En: K.M. Wilbur and C.M. Yonge (eds.), *Physiology of Mollusca*, Vol. II: 465-521. Academic Press, Nueva York.
- Christiansen HE & SR Olivier. 1971. Sobre el hermafroditismo de *Chlamys tehuelcha* (d'Orb. 1846). *Anales de la Sociedad Científica Argentina CXCI*: 115-127.
- Ciocco NF. 1992a. Anatomía de la vieyra tehuelche, *Chlamys tehuelcha* (d'Orb.): valvas, ligamento y manto (Pelecypoda, Pectinidae). *Neotrópica (La Plata, Argentina)* 38(99): 21-34.
- Ciocco NF. 1992b. Anatomía de la vieyra tehuelche, *Chlamys tehuelcha* (d'Orbigny, 1846). II. Organización general, branquias, pie y aparato bisal (Bivalvia, Pectinidae). *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 27: 17-35.
- Ciocco NF. 1995. Anatomía de la "vieyra tehuelche", *Aequipecten tehuelchus* (d'Orbigny, 1846) [= *Chlamys tehuelcha*]. III. Sistemas digestivo, cardio-vascular y excretor. (Bivalvia, Pectinidae). *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 30: 135-153.
- Dakin WJ. 1909. *Pecten*. The edible scallop. *Transactions of the Liverpool Biological Society XVII*: 333-473.
- Dakin WJ. 1910a. The eye of *Pecten*. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 55: 49-112.
- Dakin WJ. 1910b. The visceral ganglion of *Pecten*, with some notes on the physiology of the nervous system, and an inquiry into the innervation of the osphradium in Lamellibranchia. *Mitteilung der Zoologische Station der Neapel* 20: 1-40.
- Dakin WJ. 1928a. The anatomy and phylogeny of *Spondylus*, with a particular reference to the lamellibranch nervous system. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Science* 103: 337-354.
- Dakin WJ. 1928b. The eyes of *Pecten*, *Spondylus*, *Amusium* and allied lamellibranchs, with a short discussion on their evolution. *Proceedings of the Royal Society of London* 103(725): 355-365.
- Dorange G & M Le Pennec. 1989. Ultrastructural study of oogenesis and oocytic degeneration in *Pecten maximus* from the Bay of St. Brieuc. *Marine Biology* 103: 339-348.
- Drew GA. 1906. The habits, anatomy and embryology of the giant scallop (*Pecten tenuicostatus* Mighels). *The University of Maine Studies* 6: 1-71.

- Galtsoff PS. 1964. The american oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. Fish Bulletin of the United States Fish and Wildlife Service 64: 1-480.
- Gruffydd LID. 1977. The byssus and byssus glands in *Chlamys islandica* and other scallops (Lamellibranchia). Zoologica Scripta 7: 277-285.
- Gutsell JS. 1931. Natural history of the bay scallop. Bulletin of the United States Bureau of Fisheries 46: 569-632.
- Kellogg JL. 1892. A contribution to our knowledge of the morphology of the lamellibranchiate molluscs. Bulletin of the United States Fisheries Commission 10: 389-434.
- Kellogg JL. 1915. Ciliary mechanisms of lamellibranchs with descriptions of anatomy. Journal of Morphology 26: 625-701.
- Kraemer LR. 1979. Suprabranchial and branchial shelves of bivalved molluscs: structural/functional context of visceral ganglion, osphradium and branchial nerves. American Zoologist 19: 950-959.
- Land MF. 1978. Animal eyes with mirror optics. Scientific American 239: 126-134.
- Lasta ML & J Calvo. 1978. Ciclo reproductivo de la vieyra (*Chlamys tehuelcha*) del golfo San José. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay 5(35): 1-42.
- Le Pennec M, PG Beninger & A Herry. 1988. New observations of the gill of *Placopecten magellanicus* (Mollusca: Bivalvia), and implications for nutrition. II. Internal anatomy and microanatomy. Marine Biology 98: 229-238.
- Lillie RD & HM Fullmer. 1976. Histologic technic and practical histochemistry, 942 p. McGraw-Hill Inc., Nueva York.
- Matsutani T & T Nomura. 1984. Localization of monoamines in the central nervous system and gonad of the scallop *Patinopecten yessoensis*. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries 52: 425-430.
- Matsutani T & T Nomura. 1986. Serotonin-like immunoreactivity on the central nervous system and gonad scallop, *Patinopecten yessoensis*. Cell & Tissue Research 244: 515-517.
- Moir AJG. 1977a. Ultrastructural studies on the ciliated receptors of the long tentacles of the giant scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin). Cell & Tissue Research 184: 367-380.
- Moir AJG. 1977b. On the ultrastructure of the abdominal sense organ of the giant scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin). Cell & Tissue Research 184: 359-366.
- Olivier SR, HE Christiansen & R Capitoli. 1970. Notas preliminares sobre la vieyra tehuelche del golfo San Matías. Boletín informativo del Instituto de Biología Marina de Mar del Plata (Argentina) 2: 1-30.
- Overnell J. 1981. Protein and oxalate in mineral granules from the kidney of *Pecten maximus* (L.). Journal of Marine Biology and Ecology 52: 173-183.
- Pierce ME. 1950. *Pecten irradians*. En: FA Brown (ed.). Selected Invertebrate Types: 321- 324. John Wiley and Sons Inc., Nueva York.
- Setna SB. 1930. Neuro-muscular mechanism of the gill of *Pecten*. Quarterly Journal of Microscopical Science 73: 365-391.
- Spagnolia T & LA Wilkens. 1983. Neurobiology of the scallop. II. Structure of the parietovisceral ganglion lateral lobes in relation to afferent projections from the mantle eyes. Marine Behavior Physiology 10: 23-55.
- Stephens PJ. 1978. The sensitivity and control of the scallop mantle edge. Journal of Experimental Biology 75: 203-221.
- Thompson RS. 1977. Blood chemistry, biochemical composition, and the annual reproduction cycle in the giant scallop *Placopecten magellanicus*, from Southeast Newfoundland. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 34: 2104-2116.

- Usheva LN. 1983. Cell histomorphology and proliferation of the posterior intestine epithelium in the Yezo scallop *Patinopecten yessoensis*. *Biologiya Morya* 3: 17-24.
- Wilkens LA. 1981. Neurobiology of the scallop. I. Starfish-mediated escape behaviors. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Science* 211: 241-372.
- Wilkens LA. 1991. Neurobiology and behaviour of the scallop. En: S. Shumway (ed.), *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture*: 429-469. Elsevier Publ. Co., Amsterdam y Nueva York.
- Yonge CM. 1951. Studies on Pacific coast mollusks. III. Observations on *Hinnites multirugosus* (Gale). *University of California Publications of Zoology* 56: 409-420.
- Zamponi M. 1976. Estructuras histológicas de las formaciones oculares de *Chlamys tehuelcha* (d'Orb. 1846). *Revista del Museo de La Plata* XII (117): 157-165.
- Zhadan PM & PG Semenov. 1984. An electrophysiological study of the mechanoreceptor function of the abdominal sense organ of the scallop *Patinopecten yessoensis* (Jay). *Comparative Biochemistry and Physiology* 78A: 865-870.
- Zhadan PM & PA Doroshenko. 1985. Cyclic AMP-dependent processes and mechano-sensitivity of the abdominal sense organ of the scallop *Patinopecten yessoensis* (Jay). *Biologicheskie Membrany* 2: 285-291.

Recibido en junio de 1997 y aceptado en noviembre de 1997