

EL SISTEMA NERVIOSO DE LOS GASTERÓPODOS

Eréndira Gorrostieta Hurtado, Andrés Falcón Alcántara, Manuel Benigno Aguilar Ramírez y Edgar Philip Heimer de la Cotera. Laboratorio de Neurofarmacología Marina, Instituto de Neurobiología (INB), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM),

Introducción

Los gasterópodos se extienden desde la zona tropical hasta las regiones árticas; ocupan todos los climas aunque son más abundantes y vistosos, tanto en forma como en colores, los habitantes de las zonas cálidas. Su historia evolutiva y el desarrollo del grupo de los gasterópodos durante el transcurso de los periodos geológicos son muy interesantes, ya que se encuentran fósiles de especies ya diversificadas en el Cámbrico, lo que indica que provenían de un antecesor evolucionado en épocas anteriores. Un aspecto importante que presentaron los gasterópodos durante los cambios evolutivos fue la torsión del cuerpo, el cual se lleva a cabo durante el desarrollo larval de los gasterópodos actuales; durante dicho proceso, el sistema nervioso también sufre una torsión y los ganglios que estaban en la parte posterior del organismo pasan hacia la parte anterior. El modelo general del sistema nervioso de los gasterópodos es semejante al resto de los moluscos, los cuales presentan pares de ganglios cerebrales, ganglios bucales, ganglios pedios, ganglios pleurales, ganglios parietales y ganglios viscerales. Estos ganglios se encuentran conectados entre sí mediante nervios o comisuras que adquieren una estructura triangular y varían en posición y forma de acuerdo a la especie y su grado evolutivo. Las células nerviosas de algunos gasterópodos son fáciles de ubicar por lo que han sido utilizadas para estudios de electrofisiología y de conducta.

¿Qué son los gasterópodos?

Los gasterópodos comúnmente conocidos como caracoles, pertenecen a los moluscos. Su característica principal es que, durante su desarrollo, la masa visceral (en donde se encuentra la parte posterior del aparato digestivo, el aparato reproductor y otros órganos) gira de 90° a 180° sobre el pie de tal manera que la parte posterior del tubo digestivo desemboca en la parte anterior y la parte posterior del sistema nervioso también gira y queda en la parte anterior del caracol. Por lo general los gasterópodos son asimétricos con una concha enrollada en espiral, dentro de la cual pueden retraer el cuerpo. Algunas especies se invierte parcial o totalmente el giro de la masa visceral ocurrido en etapa de larval y da por resultado una detorsión y gasterópodos con una simetría bilateral secundaria como se observa en las babosas o liebres de mar [1, 2]

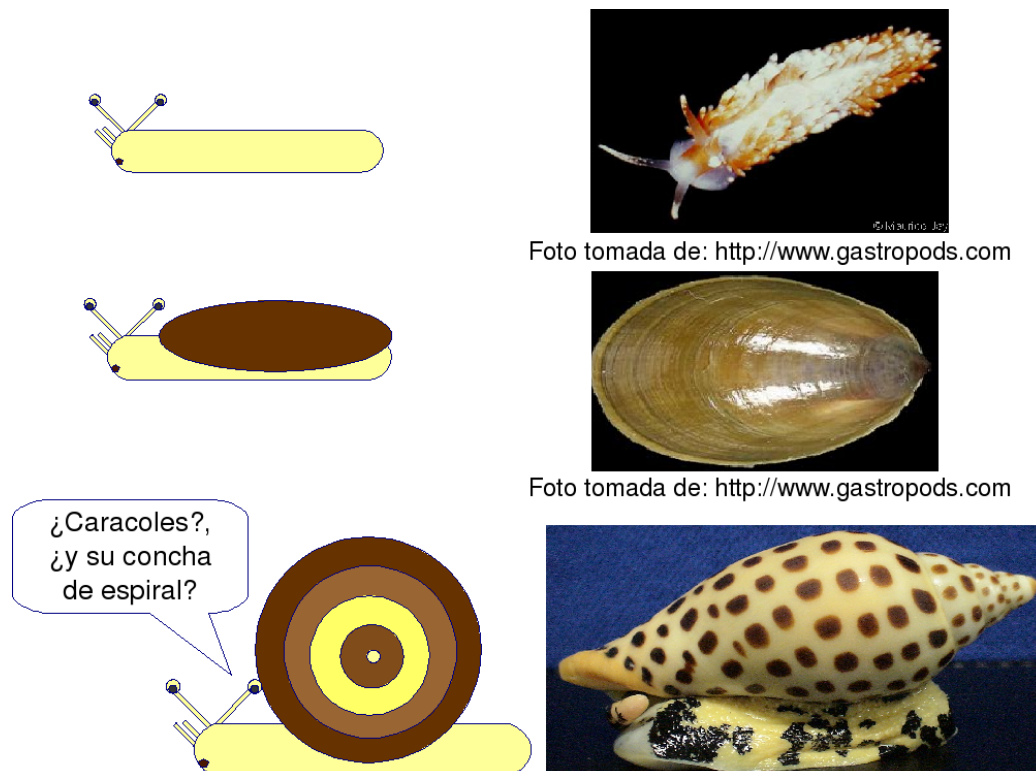


Figura 1. Formas de gasterópodos, en donde se muestran aquellos que presentan concha en forma de espiral, lapas y aquellos que carecen de concha.

Grupos de gasterópodos

De acuerdo al grado de torsión y al desarrollo o presencia de diferentes órganos los algunos autores clasifican a los gasterópodos en tres grandes grupos [1]:

1. Prosobranchia. Estos gasterópodos generalmente tienen una concha enrollada en espiral. Los prosobranquios se dividen en tres grupos principales:

a) *Arqueogastropoda*, son caracoles con una capa de nácar en la concha y de hábitos herbívoros. Un ejemplo de ellos es el abulón *Haliotis spp.*

b) *Mesogastropoda*, gasterópodos con concha no nacarada que presentan un opérculo córneo no calcificado (estructura ovalada ó redonda adherida al pie con la que cierran la concha total o parcialmente); estos caracoles tienen diferentes hábitos alimenticios. Un ejemplo de ellos son *Distorsio spp.* y *Littorina spp.*, que se encuentran con frecuencia en la zona intermareal.

c) *Neogastropoda*, la concha de estos gasterópodos carece de la capa nácar y el opérculo es quitinoso; tienen hábitos carnívoros. Un ejemplo de ello es el caracol *Conus sp.*, el cual presenta un sistema venenoso que le ayuda en la captura de sus presas.

2. Opisthobranchia. En este grupo se encuentran las babosas de mar; el cuerpo ha sufrido una detorsión y son de hábitos marinos y dulceacuícolas.

3. Pulmonados. Este grupo comprende a los caracoles y babosas terrestres y algunas formas marinas, y presenta varios grados de detorsión.

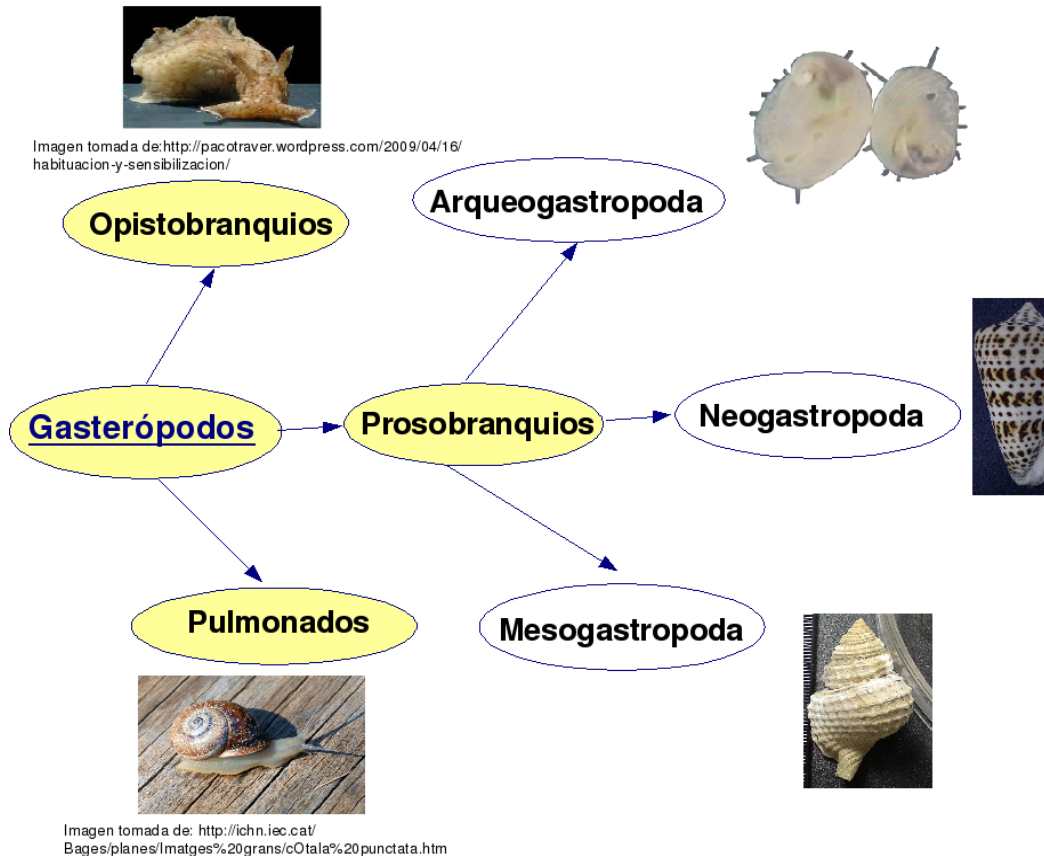


Figura 2. Principales grupos de gasterópodos.

El sistema nervioso

Como resultado de la torsión la parte posterior del sistema nervioso se dobla para adoptar una forma de 8; esta forma es conocida como estreptoneuria y la presentan principalmente los prosobranquios. De esta forma la torsión hace que los ganglios (conjunto de neuronas) posteriores se desplacen a la parte anterior; en los gasterópodos más evolucionados se presenta la fusión de algunos ganglios en la parte anterior y el acortamiento de algunos nervios. Los gasterópodos con detorsión presentan los nervios viscerales en forma más o menos rectilínea y paralela; a esta forma se le conoce como eutineria y la presentan los opistobranquios y pulmonados [1].

Debido a la torsión, el sistema nervioso de los gasterópodos presenta una forma retorcida como característica primitiva, así como la separación de los ganglios por medio de cordones nerviosos. El sistema nervioso de los gasterópodos consta principalmente de 6 tipos de ganglios interconectados entre sí por medio de cordones nerviosos [1, 2]:

1. Los ganglios cerebroideos que se ubican en la parte posterior del esófago; de aquí salen diferentes cordones nerviosos que van a los ojos, tentáculos, estatocistos y otros ganglios.
2. Los ganglios bucales ubicados en la parte anterior de los gasterópodos, adelante de los ganglios cerebroideos. Los ganglios bucales inervan la rádula (dientes) y otras estructuras próximas.
3. Los ganglios pedios presentes en la zona media del pie y que están conectados con el ganglio cerebral por medio de cordones nerviosos que van a cada lado del esófago. Los ganglios pedios se encargan de inervar el músculo del pie.
4. Los ganglios pleurales se ubican en la parte anterior del caracol y están conectados con el ganglio cerebral por medio de cordones nerviosos. Los ganglios pleurales inervan el manto (tejido que recubre la parte dorsal de la masa visceral y que se encarga de la formación de la concha) y músculo columelar que es el encargado de sujetar el cuerpo del animal a la concha.
5. Los ganglios viscerales que están conectados por medio de cordones nerviosos con los ganglios pleurales y generalmente se encuentran en uno de los lados de los gasterópodos, principalmente en los prosobranquios. En los gasterópodos que tienen una detorsión, este par de ganglios se encuentran de forma rectilínea y paralelos entre sí. Los cordones nerviosos que salen de los ganglios viscerales inervan los órganos de ésta región.
6. Los ganglios parietales se localizan entre los ganglios pleurales y viscerales. Estos ganglios inervan branquias y osfradios.

Este esquema lo presentan muchos prosobranquios, pero se presentan modificaciones en el sistema nervioso de acuerdo a dos tendencias evolutivas diferentes [1, 2]:

1. Tendencia a la concentración y fusión de los ganglios con el correspondiente acortamiento de los diferentes cordones nerviosos conectivos [1]. Un ejemplo de ello son los gasterópodos más avanzados en donde los ganglios cerebroideos y pleurales están fusionados [2].
2. Tendencia hacia la adopción de una simetría bilateral secundaria por parte de los ganglios y nervios [1].

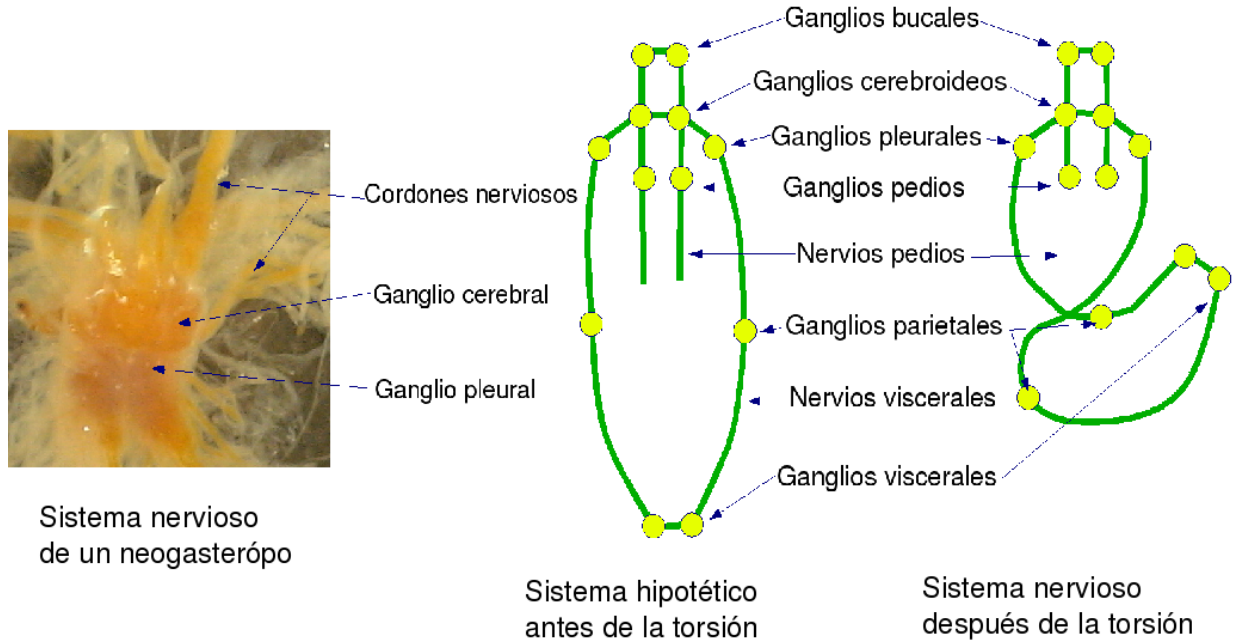


Figura 3. Sistema nervioso de los gasterópodos, antes y después de la torsión.

Órganos de los sentidos

El sistema nervioso presenta numerosos ganglios los cuales tienen sus terminaciones en diferentes estructuras; algunas de ellas se dirigen hacia los órganos de los sentidos por medio de los cuales obtienen información del medio en el que habitan, y a la cual responden por medio de acciones que les permite su sobrevivencia.

Los gasterópodos presentan órganos de los sentidos que les permiten sentir al tacto, percibir la luz, detectar sustancias químicas y tener una posición basada en el equilibrio. De esta manera ellos cuentan con tentáculos, ojos, osfradios y estatocistos desarrollados en diferentes grados dependiendo de la especie [3].

Los tentáculos cefálicos se presentan como dos prolongaciones en la parte anterior de la cabeza; son táctiles y son usados por el animal como una guía para sus movimientos en el ambiente en el cual vive. Los tentáculos cefálicos pueden llevar ojos, células táctiles o quimiorreceptores [1, 2, 3].

Algunos gasterópodos presentan otro tipos de tentáculos o prolongaciones cefálicas; un ejemplo de ellos son algunas especies de Arqueogasterópodos que presentan numerosos tentáculos en el borde del pie o del manto los cuales reciben el nombre de tentáculos epipodiales. Muchos Opisthobranchios tienen en la parte anterior de la cabeza un par de quimiorreceptores anteriores ramificados o plegados llamados rinóforos. En general los tentáculos de los gasterópodos reciben estímulos principalmente táctiles, aunque también pueden detectar sustancias químicas en algunas especies.

Los ojos de los gasterópodos actúan como un simple detector de luz y la dirección de donde proviene [3]. La mayoría de los gasterópodos tienen un pequeño ojo en la base de cada tentáculo cefálico, aunque en algunas especies los ojos están agrandados y se presentan en el extremo de un largo pedúnculo. Los pulmonados tienen los ojos situados en los extremos de tentáculos ópticos especiales. Existe variación en la morfología de los ojos dependiendo de la especialización que se fue dando a lo largo del tiempo; de esta manera los gasterópodos primitivos tienen ojos simples en una copa pigmentaria y algunos gasterópodos más avanzados tienen ojos complejos con córnea y cristalino [2].

El osfradio es una zona de epitelio sensorial localizado cerca de la branquia; puede no estar presente o presentarse en número de 1 o 2. [2]; su papel es detectar sustancias químicas, funcionando así como un

quimiorreceptor [1, 2, 3]; posiblemente detecte también la cantidad de sedimento en la corriente inhalada. Los osfradios están reducidos o ausentes en los gasterópodos pelágicos y están mejor desarrollados en los gasterópodos depredadores o carroñeros bentónicos, como los neogastropodos; algunos de ellos pueden detectar sus presas incluso a 2 m de distancia [1, 2].

Los estatocistos son órganos del equilibrio; por lo general se ubica un par en la región anterior del pie, situados cerca de los ganglios pedios [1, 2, 3]. Los estatocistos son un conjunto de células sensoriales, acompañado de una capa de células ciliadas; en el interior de este conjunto de células se encuentra un estatolito (estructura sólida generalmente de naturaleza calcárea), el cual de acuerdo al movimiento provee información a las células adyacentes de la posición en la cual se encuentra.

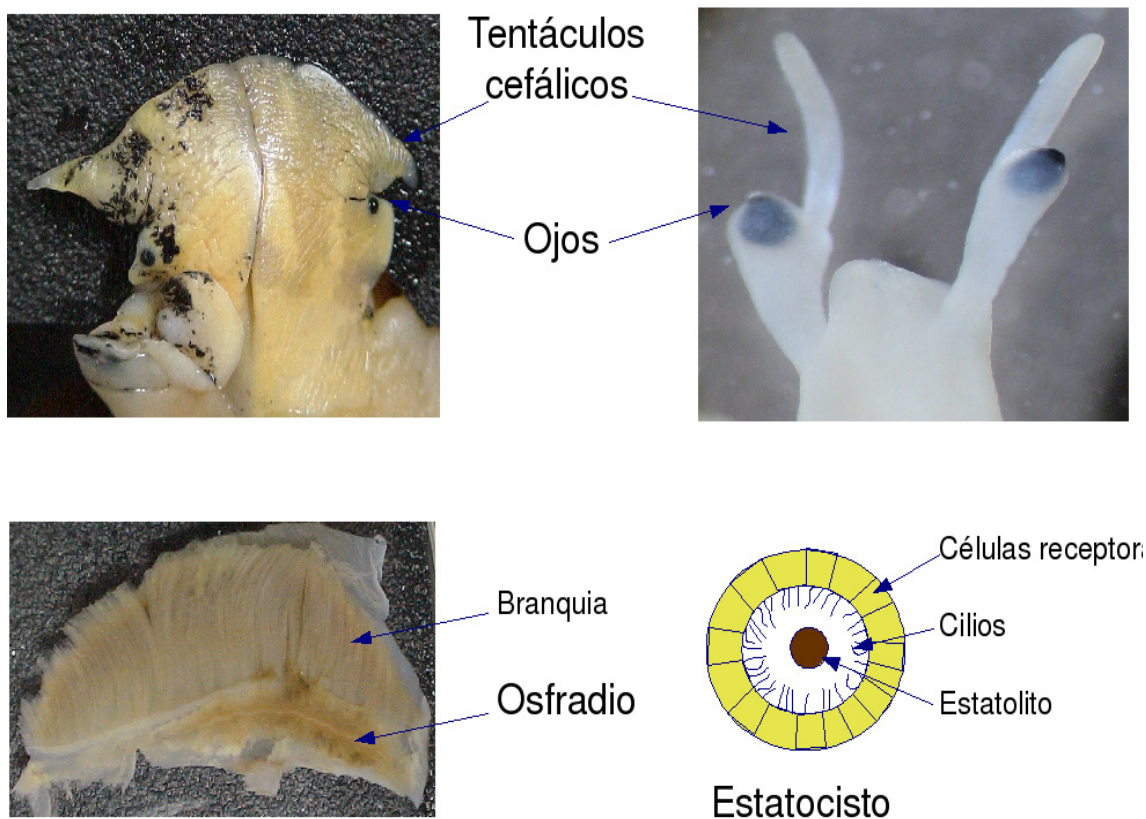


Figura 4. Principales órganos de los sentidos en gasterópodos.

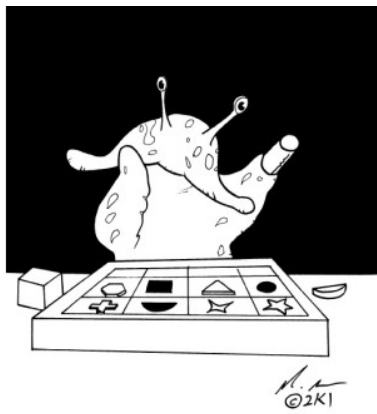
Avances en neurobiología

El sistema nervioso de los gasterópodos contiene células nerviosas agrupadas en ganglios; estas neuronas varían en tamaño de varios micrómetros a un milímetro de diámetro. Las neuronas por lo general son localizadas en posiciones estereotipadas dentro de cada ganglio y son comúnmente pigmentadas. Estas características permiten identificar a neuronas específicas por medio de criterios anatómicos y fisiológicos, haciendo que el sistema nervioso de los gasterópodos sea atractivo para la experimentación en neurobiología; también se han realizado investigaciones en electrofisiología *a nivel de una sola célula como son* [4]:

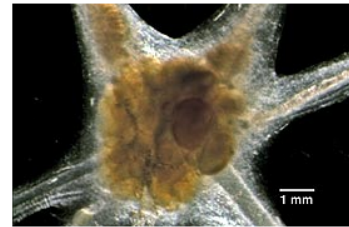
- a) la inserción de electrodos intracelulares para la grabación y manipulación de la actividad eléctrica, así como la introducción de agentes farmacológicos.
- b) la aplicación de técnicas de fijación de voltaje ("voltage clamp") para la especificación de corrientes sinápticas.
- c) el análisis bioquímico de neurotransmisores.

Las investigaciones se han realizado principalmente con liebres de mar (*Aplysia* spp. principalmente) y otros opisthobranchios, debido al tamaño de sus neuronas. Los experimentos que se han llevado a cabo manejan circuitos neuronales concretos y su control sobre sus actos reflejos [1]. El estudio del aprendizaje y la memoria, con *Aplysia* proporciona un ejemplo de la relación entre el aprendizaje y la capacidad que tiene el sistema nervioso para modificar sus patrones de conexión sináptica (plasticidad), así como de los mecanismos de la plasticidad que se conservan a través de la historia evolutiva. Las conclusiones de los estudios realizados con *Aplysia* probablemente se pueden extrapolar a las sinapsis de mamíferos para los distintos tipos de almacenamiento de memoria [5]. Uno de los estudios recientes muestra cómo la liberación específica de serotonina exógena puede contribuir a la sensibilización para inhibir un comportamiento a corto o largo plazo. El estudio fue realizado con *Aplysia* sp. que presenta neuronas serotoninérgicas muy activas durante el entrenamiento de sensibilización [7].

Otros estudios se han realizado con gasterópodos pulmonados, específicamente con el caracol acuático (*Cepaea nemoralis*) y el terrestre (*Helix aspersa*), los cuales presentan una conducta aversiva, cuando se colocan sobre una plancha a 40-45 °C, la cual consiste en levantar el pie; esta respuesta es similar a la de mamíferos (roedores), los cuales levantan las patas y tratan de escapar. Esta respuesta cambia en los dos animales al aplicarse pequeñas dosis de opioides (analgésicos que actúan sobre el sistema nervioso), por lo que se ha llegado a la conclusión de que la respuesta de las neuronas (registradas por técnicas electrofisiológicas) de estos caracoles presentan respuestas específicas al exponerse a diferentes opioides [7].



Tomado de: <http://brembs.net/learning/aplysia/>



Ganglio de *Aplysia*

Tomado de: <http://aplysia.miami.edu/scientific-importance.html>

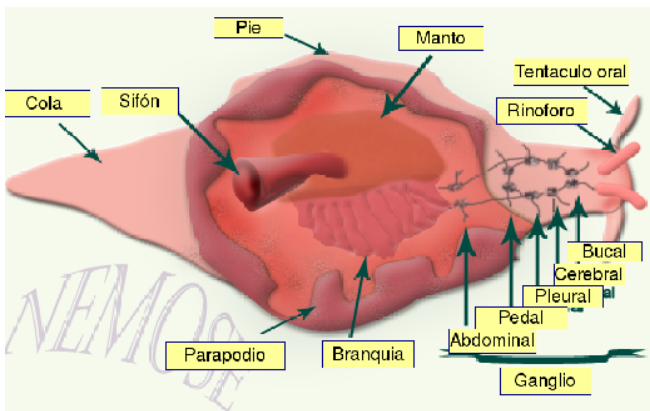
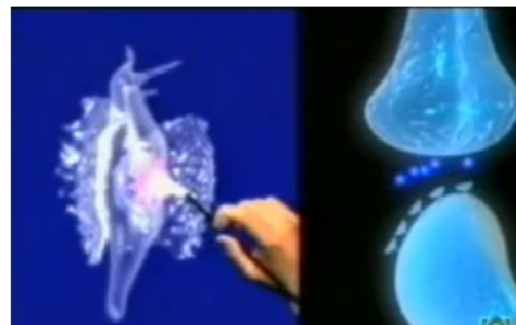


Imagen tomada de: <http://www.geochembio.com/biology/organisms/aplysia/>



Tomado de: <http://www.youtube.com/watch?v=6zBAA49InJU>

Figura 5. *Aplysia* sp., un ejemplo de gasterópodo útil para los estudios en Neurobiología.

Conclusiones

La morfología y función del sistema nervioso de los gasterópodos permite realizar estudios que contribuyen de manera importante al conocimiento de las propiedades celulares y subcelulares de las neuronas y su papel en el comportamiento [3]. Existe un campo de investigación abierto para los estudios del sistema nervioso de los gasterópodos y la extrapolación de sus resultados a los mamíferos.

Bibliografía

- [1] Barnes R. 1995. Zoología de los invertebrados. Sexta edición. McGraw Hill Interamericana. México 1114 pp.
- [2] Brusca R. C. y G. J. Brusca. 2005. Invertebrados. Segunda edición. McGraw-Hill Interamericana. México. 1005 pp.
- [3] Fretter V. y A. Grahamm. 1994. British Prosobranch Molluscs. Their functional Anatomy and Ecology. The Ray Society. 820 pp.
- [4] Getting P. A. 1985. Neural Control of Behavior in Gastropods. En: Willows D. A. (Editor). 1985. The Mollusca. Neurobiology and Behaviour. Part 1. Vol 8. Academic Press, Inc. pp. 269-333.
- [5] Christopher P. y E. R. Kandel. 2003. In search of general mechanisms for long-lasting plasticity: Aplysia and the hippocampus. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 358:757-763.
- [6] Stephane M., W. Nimalee y J. C. Thomas. 2006. Regulation of behavioral and synaptic plasticity by serotonin release within local modulatory fields in the CNS of Aplysia. The Journal of Neuroscience. 26:12682–12693.
- [7] León-Olea M. 2002. Evolución filogenética del dolor. Elementos 46:19-23.

Video recomendado: <http://www.youtube.com/watch?v=6zBAA49InjU>