



Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

ESTUDIO DEL SISTEMA NERVIOSO DEL CARACOL: Helix aspersa

TESIS PROFESIONAL

Que para obtener el título de:

B I O L O G O

P r e s e n t a :

Víctor Javier Romero Díaz

México, D. F.

1982



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

I N D I C E

1. INTRODUCCION
- 1.1. OBJETIVO DEL ESTUDIO
2. GENERALIDADES
3. MATERIAL Y METODOS
4. RESULTADOS
- 4.1. Sistema Nervioso Profundo
- 4.1.1. Descripción de los Ganglios Nerviosos
- 4.1.2. Descripción de cada Ganglio Nervioso
 - a) Bucales
 - b) Cerebral
 - c) Subesofágico
 - d) Pleural
 - e) Pedal
 - f) Visceral
 - g) Parietal
- 4.1.3. Fibras Nerviosas Gruesas
- 4.1.4. Plexos Viscerales e Inervación de las Mucosas
- 4.1.4.1. Plexos Nerviosos Intersticiales
 - a) Plexos Nerviosos Interviscerales
 - b) Plexos Nerviosos Paraviscerales
 - c) Plexo Nervioso Lateral
 - d) Plexo Nervioso Pedal
 - e) Plexo Nervioso del Manto
- 4.1.4.2. Plexos Nerviosos Intraviscerales
- 4.2. Paraganlio y Sistema Argentafín
(elaboradores de catecolaminas y serotonina)
- 4.3. Sistema Nervioso Superficial
- 4.3.1. Inervación del tentáculo y su plexo
- 4.3.2. Inervación Cutánea de la masa visceral encorvada y Pared lateral
- 4.3.3. Inervación del Pie y de sus Glándulas
5. CONCLUSIONES
6. BIBLIOGRAFIA

1. INTRODUCCION

El sistema nervioso de Helix aspersa o "caracol de jardín" ha sido estudiado intensamente desde hace varias décadas por varios autores. Los estudios que se han realizado en este molusco con respecto al sistema nervioso comprenden los anatómicos, los histológicos y los fisiológicos. Siempre en todos ellos se ha mencionado que dicho sistema es netamente ganglionado y algo complejo, que está formado por la concentración y fusión de pares de ganglios (pleurales, parietales y pedales) y un simple ganglio visceral. Existe otro ganglio pareado, llamado cerebral, que se localiza dorsalmente al esófago y se une a la masa gangliónica (fusionada) por gruesos cordones nerviosos y conjuntivos, formando un anillo circunesofágico.

También se menciona (aunque muy poco) a los pequeños ganglios bucales que se unen y comunican con el ganglio cerebral a través de fibras nerviosas.

La mayoría de los autores que han reportado un estudio biológico de este caracol, involucran el efecto de la torsión que sufre el animal durante su desarrollo, ya que debido a éste fenómeno se invierten las posiciones originales de los ganglios y nervios, provocándose una concentración, fusión y acortamiento de los mismos respectivamente (Andrew, 1959; Barnes, 1977; Bullock 1965; Fernández, 1966; Grassé y col., 1976; Hyman, 1967; Kai-Kai, 1979; Leake, 1975 y Purchon, 1977).

Respecto a la estructura de los ganglios nerviosos (Bullock, 1965; -- Fernández, 1966 y Leake, 1975) describen la presencia de una vaina de tejido conjuntivo que rodea y protege a los ganglios y que por debajo de la vai

na, se encuentran muchas células esferoidales llamadas células gliales, rodean a las neuronas y se entremezclan con las fibras nerviosas, las cuales forman un corazón central fibrilado llamado neuropilo.

Bullock (1965), menciona la existencia de un pigmento intracelular con propiedades neurohormonales en las células nerviosas de algunas especies de caracoles. Mas recientemente Kai-Kai (1979), describe que los ganglios de H. aspersa presentan células neurosecretoras que contienen la 5-Hidroxitriptamina (serotonina), demostrada mediante estudios de autorradiografía y de fluorescencia. Además se ha identificado la presencia de Dopamina (el precursor de las catecolaminas).

En trabajos anteriores realizados por Costero y Barroso-Moguel (1964 y 1977), en donde por medio de las sales de plata y las sales de cromo, demostraron que las células elaboradoras de catecolaminas son intensamente cromafines y débilmente argentafines, mientras que las almacenadoras de serotonina son, al contrario, débilmente cromafines e intensamente argentafines. Descifrando así la estructura y función del sistema argentafín.

Con respecto a la inervación de los órganos, pared del cuerpo y de la superficie del caracol Helix aspersa, existen muy pocos datos, la información que hay sobre este tema es en base a otras especies, en donde se describen los plexos subepidérmicos en el molusco Limax, los plexos nerviosos del tentáculo en Helix aspersa, así como los plexos del pie de estos moluscos (Andrew, 1959 y Hyman, 1967). Sólo se ha descrito un plexo visceral (en la pared del estómago) de Helix sp. y que fue llamado "plexo estomato-gástrico", éste último reportado por Bullock (1965).

Se conoce una estructura llamada paraganglio (identificado y estudiado sólo en organismos vertebrados) en donde se agrupan muchas acumulaciones

irregulares de células, las cuales parecen tener mucho en común con las células de la médula de la glándula adrenal. Las células de estos pequeños acúmulos están dispuestos en masa y cordones y tienen un rico riego sanguíneo. Como estos pequeños acúmulos están asociados a ganglios, se han denominado paraganglios. La médula suprarrenal y los paraganglios crómicoargéntinos, son órganos endocrinos formados por células neurogénicas especializadas en elaborar y almacenar catecolaminas y serotonina (Costero y Barroso - Moguel, 1964, 1977; Ham, 1975 y Maximow y Bloom, 1944).

1.1. OBJETIVO DEL ESTUDIO

El objetivo que perseguimos al realizar este tema es estudiar microscópicamente y mediante métodos histoquímicos y con las técnicas de impregnación argénto-aúrica de la escuela hispano-mexicana, el sistema nervioso de Helix aspersa en su estado adulto, para analizar los elementos ganglionares, con las neuronas y la neuroglía que los constituyen, así como las fibras nerviosas que los unen entre sí, integrando cadenas y sus terminaciones nerviosas sensitivas cutáneas y viscerales y la densa inervación motora muscular, así como la formación de plexos nerviosos, de los cuales existen pocos datos morfológicos en la literatura.

Además, analizar una glándula llamada suprapedal de la cual existe poca información respecto a su estructura y función.

2. GENERALIDADES

EL Helix aspersa es un molusco terrestre conocido con el nombre de caracol de jardín. Su clasificación taxonómica es la siguiente y fue tomada de Hyman, L.H. (1967):

Phylum Mollusca

Clase Gastrópoda

Subclase Pulmonata

Orden Stylommatophora

Familia Helicidae

Género Helix

Especie aspersa

En 1975 Leake publicó su libro titulado Comparative Histology : An Introduction to the Microscopic Structure of Animals, en donde nos dice que - los moluscos son el segundo Phylum más grande de los invertebrados y que - sus individuos están adaptados a una extensa variedad de medioambientes. - Los moluscos son celomados, no segmentados, con una cabeza generalmente - bien desarrollada, una musculatura ventral en el pie, una masa visceral dor - sal y encorvada, cubierta por una delicada piel (el manto), sobre la cual -- forma una cubierta calcárea en espiral, llamada por algunos autores concha.

Observando un caracol o Helix aspersa se nota que la cabeza no está -- claramente separada del pie. Presenta dos pares de tentáculos invaginables, los ojos están situados en las puntas del par posterior. La región dorsal - del cuerpo ha sufrido una flexión, un enrollamiento y una torsión, aumentán - dose el tamaño del animal en sentido ventrodorsal y acercando el ano a la -

cabeza; las vísceras se sitúan en una bolsa dorsal o masa visceral, que se enrolla sobre sí misma hacia delante y quedan recubiertas por la concha.

La cabeza y el pie del gastrópodo son introducidos en la concha por acción de un músculo retractor, llamado columelar, éste músculo se inserta en la columela de la concha.

El pie de estos moluscos semeja una suela reptante plana, adaptada para la locomoción en gran variedad de substratos. Como carácter típico, se presenta una glándula mucosa pedal encima de la superficie anterior dorsal o ventral del pie, encargada de elaborar un moco lodoso para rastro.

El manto rodea la masa visceral densamente enrollada; está enfundado anteriormente para formar un collar, el cual se extiende bordeando al cuerpo y secreta la concha. El espacio encerrado por el manto constituye la cavidad del manto que se extiende atrás del collar sobre la espiral visceral.

El manto está muy vascularizado y en el canal se pueden ver los órganos de la masa visceral dorsal.

En su margen el manto secreta la concha calcárea y está extendido afuera de la masa visceral para rodear la cavidad del manto dentro de la cual el intestino y los riñones descargan sus desechos. Los restos del celoma constituyen la interconexión de las cavidades pericárdica, renal y gonal.

El corazón está formado por una aurícula y un ventrículo, tiene una entrada al aparato sanguíneo: el sistema arterial, tanto éste como el sistema venoso se expanden internamente en un hemoceloma. Muchos moluscos usan el gran volumen de sangre en el hemocele como un órgano hidrostático.

La glándula digestiva tiene color café oscuro, con una vuelta de intestino en su superficie, está generalmente provisto con un abundante moco y una distribución de mecanismos ciliares o de una masa bucal muscular y

una lengua cubierta de quitina (rádula). En la disección siempre es fácil ver el estómago.

La glándula de albumen es de color café claro y tiene forma alargada, contiene en su extremo a la cámara fertilizante, es vecina a la gónada que ocupa la totalidad del extremo posterior y forma el ovotestis.

Removiendo la masa bucal y disecándola en el plano sagital, se encuentra dorsalmente la mandíbula; la rádula lleva ventralmente un odontóforo. Al remover la rádula y examinada bajo el microscopio de luz, aparece cubierta por una hilera de innumerables dientes finos.

En la boca se identifican dos labios laterales y un labio ventral. Atrás y por arriba del labio lateral, se localiza la abertura genital.

La clase gasterópoda o gasterópoda es la más grande de los moluscos. - Sus miembros muestran una variación considerable, muchas de sus características están asociadas con el hecho de que todos ellos presentan una torsión en alguna etapa de su desarrollo. Inicialmente la larva es de simetría bilateral con una masa visceral encorvada anterior y una cavidad del manto que se abre posterior y ventralmente. La torsión es de 180° en sentido contrario a las manecillas del reloj; la rotación de la cavidad del manto y las vísceras está en relación con la cabeza y el pie, así que todas las estructuras atrás del cuello están invertidas. Esto es debido a la contracción asimétrica de los músculos retractores de la concha que van de la cabeza al pie y éste músculo es completamente independiente de cualquier espiramiento de la concha y de la masa visceral. La cavidad del manto está de éste modo torcida para encarar las corrientes del agua y suponen funciones respiratorias y sensoriales. La distorsión puede ocurrir secundariamente (en algunos Opisthobranchios). También hay crecimiento desigual de la masa visceral

del lado derecho, la cual está generalmente cubierta por una simple concha, aunque la concha puede estar secundariamente ausente. En gasterópodos acuáticos la cavidad del manto tiene típicamente branquias pareadas aunque la simetría bilateral de otros órganos del manto está a menudo perdida debido a la torsión. En especies terrestres pulmonados, el manto está convertido en un "pulmón" vascularizado de respiración aérea y las branquias están perdidas.

El hecho de sufrir torsión, nos ha permitido asegurar el hallazgo original de que la mayor parte de sus estructuras nerviosas son asimétricas.

Se retrae dentro de la concha usando su muy desarrollado músculo columelar, que al mismo tiempo es retractor de la faringe. Además, puede cerrar la entrada de la concha con un epifragma de moco endurecido con calcio, el cual es secretado por las glándulas mucosas situadas en el borde del manto. De este modo la concha puede estar efectivamente sellada por fuera durante los períodos de sequía o de frío.

La locomoción se ejecuta por ondas de contracción en los músculos longitudinales del pie, el cual está lubricado por las glándulas mucosas pedales, situadas en su porción inferior y se abren por un conducto ya sea por debajo de la boca o por otros más cortos a lo largo del pie a diferentes niveles.

La cabeza y el pie del caracol están cubiertos por una piel rica en glándulas y células mucosas, muy pigmentada, elástica, compuesta de epidermis, fibras musculares lisas y fibras conectivas, así como profusamente inervada.

El manto limita la llamada cavidad del manto siguiendo todas las anfractuosidades de la concha. El manto es una delgada capa epidérmica, húme

da, con numerosos vasos capilares sanguíneos pulmonares en su superficie interna y actúan como la superficie respiratoria. Su borde anterior está aumentado de grosor para formar como ya se dijo, el collar glandular.

Diferentes autores se han ocupado del estudio del Helix aspersa desde distintos puntos de vista, unos lo han abordado para ocuparse de su estructura anatómica general; y a otros les ha llamado particularmente la atención la constitución de su sistema nervioso, correlacionando este sistema con sus funciones específicas y sus reacciones a diferentes estímulos.

3. MATERIAL Y METODOS

Los ejemplares de Helix aspersa fueron colectados en número de treinta en los jardines de la ciudad de México. Se seleccionaron para su estudio veinticinco los cuales tuvieron un peso promedio de 7.4 grs. y una longitud de 43 mm. Se introdujeron en recipientes que contenían agua de la llave en donde estuvieron 24 hrs., con el objeto de que el caracol se muriera y quedara extendido; ya que de otra manera el caracol, al contacto con cualquier sustancia se retrae completamente en su concha impidiendo su manipulación. Después de que los caracoles murieron ahogados se cambiaron a otro recipiente con una solución de formaldehído al 10%, donde se fijaron durante 15 días.

Pasado este tiempo se incluyó en gelatina el animal completo, previo lavado abundante en agua corriente, removiendo la concha para facilitar el manejo posterior. Los caracoles se embebieron en tres soluciones de gelatina: empezando con una solución al 10 % durante 24 hrs., luego en una segunda solución al 20 % en un tiempo de 24 hrs. y por último en una solución al 25 % durante un tiempo de 48 hrs., manteniéndose, a una temperatura de 38°C cada una de las concentraciones. Terminado el tiempo de la inclusión, se enfrió la gelatina hasta que se solidificó; se hizo un bloque de consistencia gomosa que se introdujo al fijador (formol al 10 %) durante 24 hrs. para que se endureciera el bloque en el refrigerador. Posteriormente se lavó durante 45 min. y se hicieron cortes por congelación de 10 a 12 micras de espesor. Los caracoles se estudiaron abarcando todo el cuerpo del animal mediante cortes hechos en los tres sentidos: transversal, horizontal y longitudinal.

Método Histológico. Los cortes fueron teñidos con anilinas, bicromato de potasio y con algunos de los métodos de impregnación argéntica de Río-Hortega y Barroso-Moguel, que consisten en las de: carbonato simple en caliente, doble impregnación simple en caliente con y sin permanganato que nos demuestra al tejido conectivo; la variante para fibras nerviosas y sistema argentafín. Una vez elaboradas las preparaciones, se montaron con bálsamo del Canadá, se cubrieron y se secaron en la estufa durante 10 días.

Las 615 laminillas obtenidas fueron examinadas con el microscopio de luz donde se identificaron las estructuras que constituyen el sistema nervioso, así como otros órganos y tejidos; se fotografiaron a distintos aumentos para obtener imágenes topográficas o con detalle a mayor aumento, tanto en blanco y negro como en color.

4. RESULTADOS

En el estudio que hemos llevado a cabo se encontró que el sistema nervioso de Helix aspersa muestra ganglios nerviosos asimétricos. Está constituido, como se ve en las figuras 1, 2 y 3 por ganglios nerviosos, llamados en conjunto por algunos autores como " ganglio cerebroide o cerebral " y por cordones de fibras nerviosas que los unen entre sí y por delicadas fibrillas nerviosas que inervan tanto el epitelio superficial del pie y del manto. Existen además plexos nerviosos intersticiales y en la pared de las distintas vísceras constituyendo un sistema nervioso profundo y un plexo nervioso superficial que determinan la intensa inervación de este animal. Además, con la presencia de un paraganglio integramos la existencia de un " sistema cromo-argentafín ", elaborador de catecolaminas y serotonina.

4.1. Sistema Nervioso Profundo

4.1.1. Descripción de los Ganglios Nerviosos.

El sistema nervioso profundo está principalmente representado por ganglios nerviosos que en dirección anteroposterior son los siguientes (figs. 1 y 2):

- a) Cuatro pequeños ganglios nerviosos peribucales.
- b) Un ganglio cerebral o supraesofágico, doble, medio, lobulado, situado detrás y abajo de los tentáculos e inmediatamente por debajo de la piel y tejido conectivo que lo cubre.
- c) Un ganglio infraesofágico o subesofágico, asimétrico, lobulado, que se halla situado a la derecha del esófago, entre las fibras musculares

CARACOL. (*Helix aspersa*)

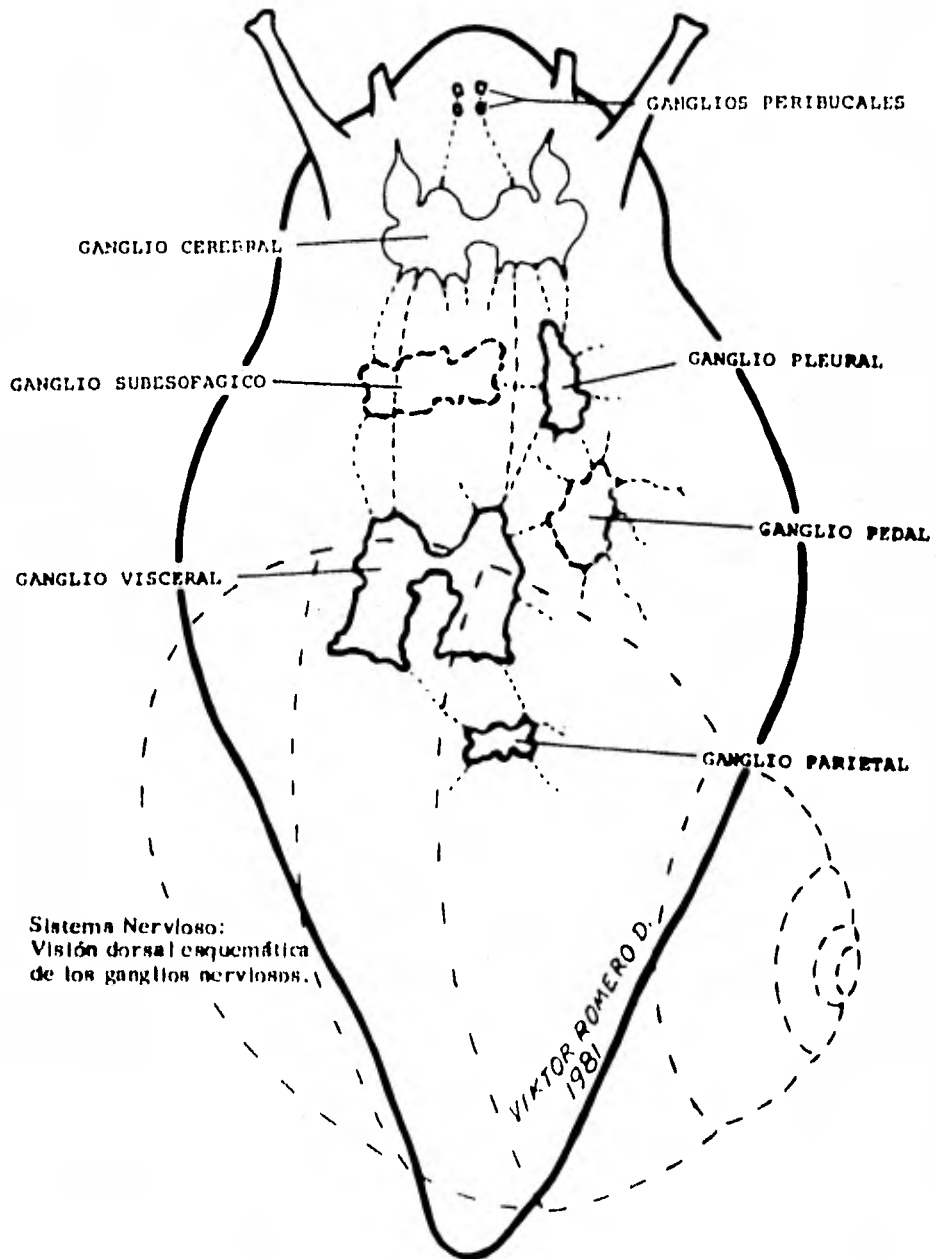
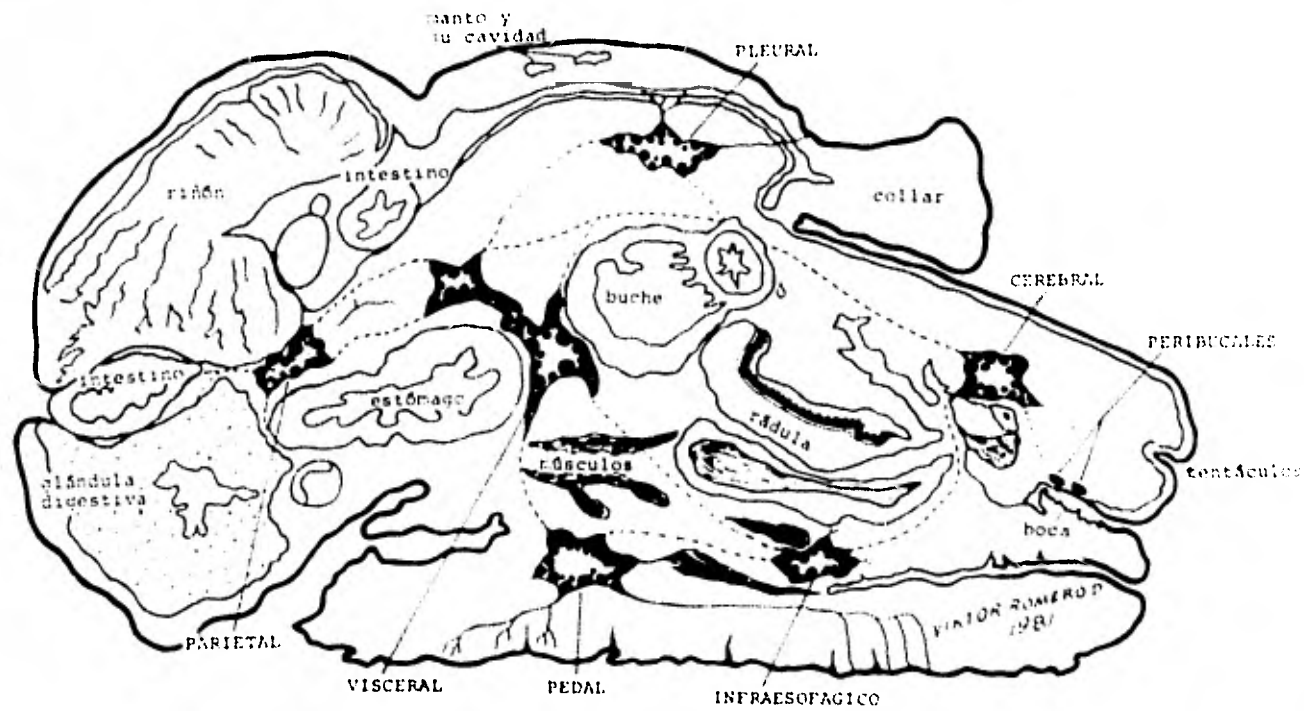


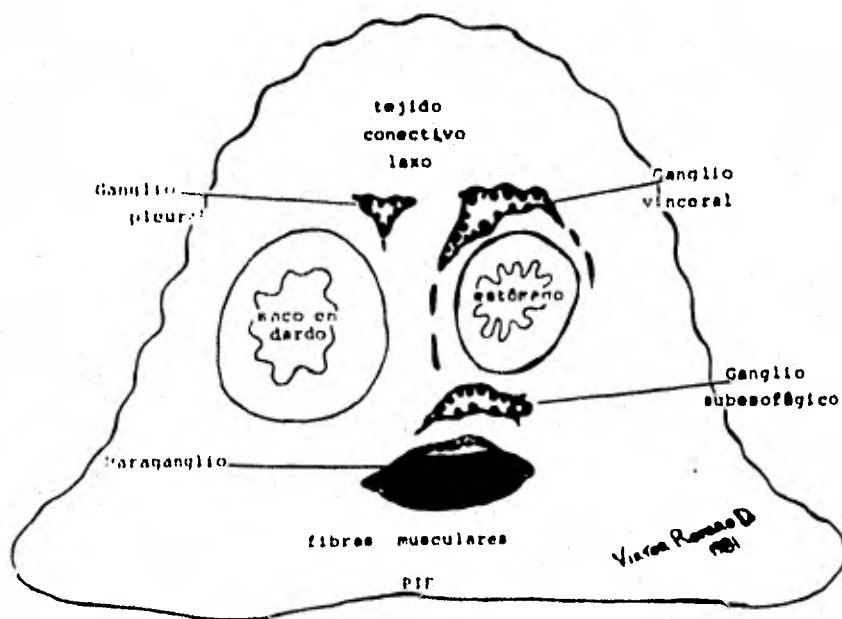
FIG. 1. Esquema en que se muestra la situación dorsal de los ganglios nerviosos, unidos entre sí por fibras nerviosas gruesas y delgadas.

CARACOL (*Helix aspersa*)



Situación longitudinal esquemática de los ganglios nerviosos.

FIG. 2. Esquema de los ganglios nerviosos vistos en un corte sagital y unidos por fibras nerviosas (líneas de puntos).



Visión transversal esquemática de los Ganglios Nerviosos.

FIG. 3. Esquema de un corte transversal que muestra la ubicación de algunos ganglios nerviosos y su relación con otros órganos.

lisas que son abundantes, de importante grosor e inervadas por el ganglio.

d) Un ganglio pleural, también asimétrico y lobulado que aparece orientado ligeramente a la derecha del animal, en la parte superior de la masa visceral dorsal e inmediato al piso de la cavidad del manto, cuya delgada pared lo recubre por encima. Hacia afuera colinda con fibras musculares lisas y más afuera con la pared muscular del saco en dardo.

e) Un ganglio pedal, asimétrico, orientado hacia la derecha de la "línea media", más atrás que el anterior, en la porción inferior, cerca de los músculos del pie y vecino al repliegue que éste forma hacia la parte posterior y a las glándulas mucosas, del cual salen múltiples fibrillas -- formando el "plexo pedal" que inervan profusamente a toda esta zona.

f) Un ganglio visceral, multilobulado, que sigue en tamaño al cerebral, tiene forma de H, está constituido por dos lóbulos unidos por una comisura de tejido conectivo; está entre el buche, la primera porción del estómago, un asa del intestino terminal, el saco en dardo, el corazón y otras estructuras vecinas. Aparece ligeramente desplazado hacia la izquierda de la "línea media" del caracol.

g) Y un ganglio parietal, vecino al anterior y a la glándula digestiva, al intestino terminal, al corazón y al riñón, colocado en la línea media y en la porción incipiente de la espiral del caracol o concha.

Estos siete ganglios nerviosos están unidos todos entre sí por largas y gruesas fibras nerviosas y constituyen una especie de circuito cerrado. Además, de cada uno de los ganglios parten fibras nerviosas que inervan sus respectivas áreas vecinas, las estructuras regionales y las vísceras correspondientes a través de relevos en los plexos nerviosos, y así forman parte del sistema nervioso profundo.

Tanto los ganglios como las gruesas fibras nerviosas aparecen cubiertos por capas de tejido conectivo fibroso que los aíslan del tejido adiposo vecino.

A continuación describimos los caracteres comunes a los ganglios nerviosos y luego en detalle, la estructura microscópica de cada uno de los ganglios, los cuales muestran diferencias entre sí, lo que facilita su identificación topográfica.

El grado de diferenciación histológica de los ganglios nerviosos es moderado con respecto a otros organismos más evolucionados. Las neuronas ganglionares muestran diferentes tamaños que varían desde 10 hasta 120 micras, están agrupadas en tres categorías : grandes, medianas y pequeñas. Son monopolares y su prolongación axil sale del polo, se dirige hacia la porción central del ganglio y forma parte del neuropilo. Las inclusiones de las células ganglionares comprenden núcleos, mitocondrias, aparato de Golgi, vacuolas, cuerpos de Nissl, neurofibrillas y en algunas neuronas gigantes y medianas hay granulaciones argirófilas, de las cuales nos ocuparemos con detalle más adelante (Cottrell y Powel, 1971).

En las células grandes, sobre todo en las gigantes, es posible distinguir el exoplasma donde según Loh y Gainer (1975b) hay proteínas de poco peso molecular, y el endoplasma, éste último es más oscuro por encontrarse ahí los grumos de Nissl; tienen forma piriforme y son escasas. El núcleo es ovoide y alcanza hasta 2/3 partes del diámetro celular. El núcleo es visible la mayor parte de las veces. El citoplasma es abundante y transparente pero en algunas de ellas existen granulaciones argentafines. Miden en su longitud mayor entre 70 y 120 micras (fig. 4) y forman la mayor parte de los ganglios cerebral, subesofágico y visceral; existen también, aun

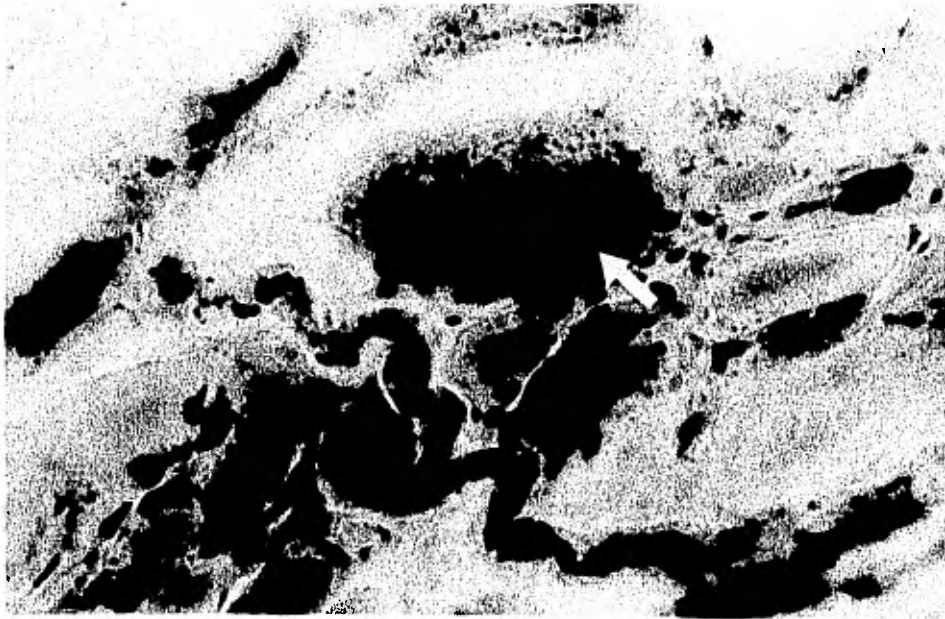


FIG. 4. Microfotografía de un ganglio que muestra una neurona gigante (flecha) con gránulos argentafines. Método de Barroso-Moguel. (25x).

que en menor número, 3 a 4 en los ganglios pleural y pedal.

Las células nerviosas medianas u ordinarias son abundantes. Miden entre 40 y 80 micras, son también monopolares. Tienen núcleo claro de forma ovoide y citoplasma visible. Forman la mayor parte de los ganglios cerebral, subesofágico, visceral y pedal. Entre las que existen en los ganglios visceral y pedal, muchas de ellas también contienen granulaciones intracitoplásmicas argentafines (fig. 5), (Berlinda, 1977; Benjamín, 1978).

Y el tercer tipo de neuronas muestran elementos pequeños unipolares - que miden entre 10 y 20 micras, se encuentran en prácticamente todos los ganglios, pero en los ganglios bucales y porción anterior del ganglio cerebral, son prácticamente los únicos elementos existentes. Aparecen constituidas por un núcleo oscuro rico en cromatina de forma ovalada que ocupa toda la célula, la cual es pobre en citoplasma; su prolongación nerviosa es muy delgada, se agrupa con sus vecinas y forma el neuropilo (fig. 6).

Además existen células gliales que rodean la superficie neuronal y forman parte de la vaina que envuelve a las fibras nerviosas, al segmento inicial del axón y en el neuropilo. Tienen núcleo oval y cromático con diámetro de 6 a 8 micras. En los axones forman varias cubiertas que se inician alrededor del soma neuronal y se continúan con el axón al que envuelven formando varias capas, cuyo número depende del calibre del axón, (figs. 7 y 8 del ganglio pedal y visceral respectivamente).

Hay también células gliales limitantes localizadas en el límite de la corteza del neuropilo, que mandan prolongaciones o "pies" hacia la corteza del ganglio y abrazan a algunos axones del neuropilo (Fernández, 1966).

Los ganglios y nervios están rodeados por una capa gruesa de tejido conectivo. Esta capa es más gruesa en los ganglios cerebral, subesofágico,



FIG. 5. Microfotografía de un ganglio nervioso constituido por células nerviosas medianas con y sin granulaciones argentafines (señaladas por flechas). Método de Barroso-Moquel (10x).



FIG. 6. Microfotografía que muestra las abundantes células nerviosas pequeñas del ganglio bucal. Al centro se forma el neuropilo (señalado con flecha). Método de Río-Hortega (40x).

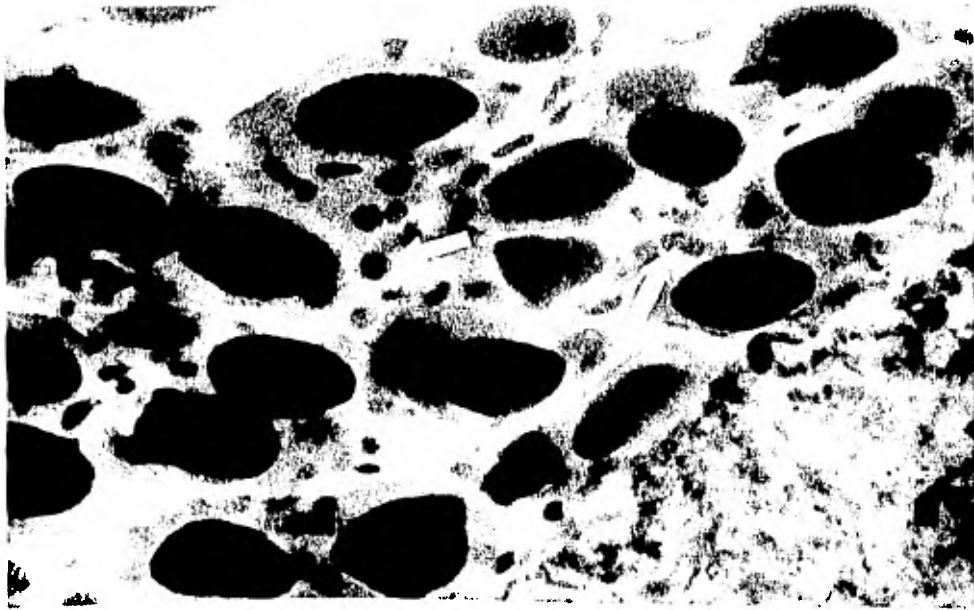


FIG. 7. Se observan las células gliales (flechas) que rodean la superficie del ganglio y a las neuronas. En el ángulo inferior derecho se observan parte de la cápsula conjuntiva. Mét. Río-Hortega (40x).

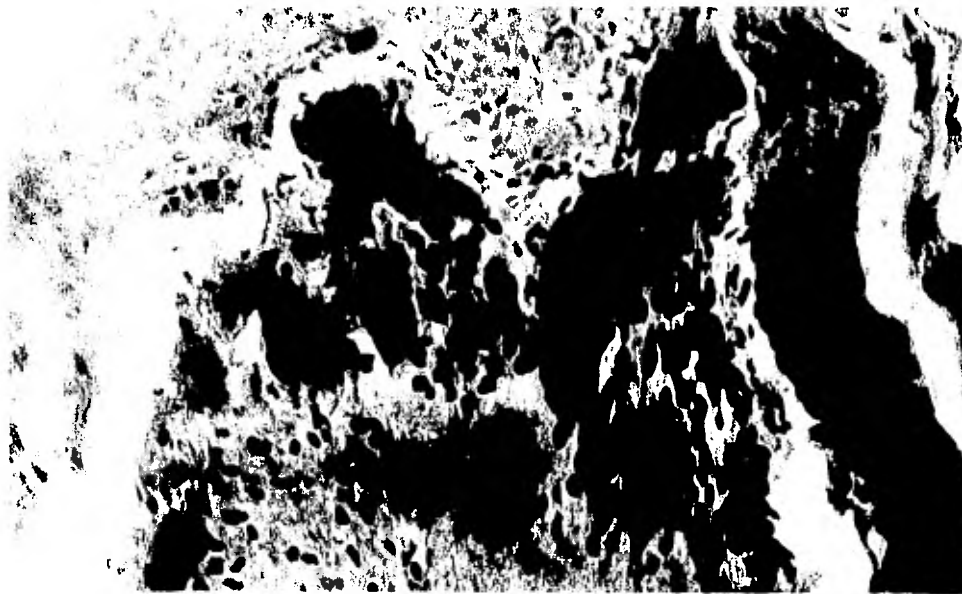


FIG. 8. Microfotografía del ganglio visceral mostrando las neuronas rodeadas por células gliales. Al centro se ubica el neuropilo. Método de Río-Hortega (25x).

pedal y parietal a los que rodea por completo; en cambio, en el ganglio -- visceral y pleural es muy laxa y delgada y en los ganglios bucales no existe.

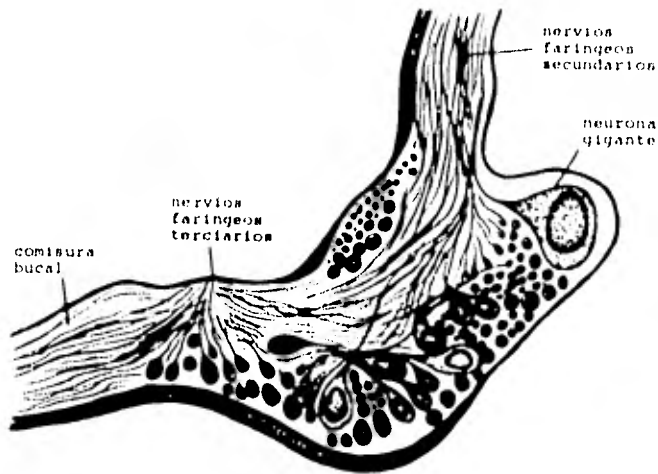
Tanto los ganglios como los nervios se encuentran rodeados por abundante tejido adiposo que los separa de las vísceras, de los músculos, del tejido fibroso vecino y verosímilmente sirve como almohadillado, jugando papel muy importante en los movimientos de contracción y desenrollamiento en espiral, que realiza el caracol, bien sea de manera lenta al salir o entrar en la concha o de contracción brusca producida por un estímulo externo protegiendo así a las fibras nerviosas y a los ganglios.

4.1.2. Descripción de de Cada Ganglio.

a). Ganglios nerviosos peribucales.

Fueron descritos por Kunze en 1921 (fig. 9). Existen cuatro ganglios nerviosos, están situados dos a cada lado en la porción superior o techo del tercio anterior de la boca, son muy pequeños, miden cada uno entre 50 y 60 micras (fig. 10). Aparecen constituidos por neuronas pequeñas en número de 40 a 60, piriformes, monopolares de 10 a 12 micras de longitud, situadas en la periferie del ganglio, que unen sus prolongaciones y forman abundante y claro neuropilo, no presentan cápsula (figs. 11 y 12). La fig. 10 nos muestra su aspecto microscópico panorámico, ahí se ve que tienen un límite correcto, determinado por tejido conectivo muy laxo que los separa de las glándulas mucosas vecinas. De estos ganglios salen numerosas fibras nerviosas delgadas que inervan tanto la pared de la boca como el tejido labial superficial, las glándulas salivales, los músculos de la rádula y -- otras estructuras vecinas. Mediante una gruesa fibra horizontal se conec-

CARACOL.



Corte frontal del ganglio bucal derecho de *Helix* sp. (Kunze, 1921).

FIG. 9. Esquema del ganglio bucal de una especie diferente al caracol estudiado.



FIG. 10. Microfotografía que muestra a los ganglios bucales de *H. aspersa* en corte sagital (señalados por flechas). Por debajo se observan las glándulas mucosas cercanas a la boca. Método de Río-Hortega - (6.3x).

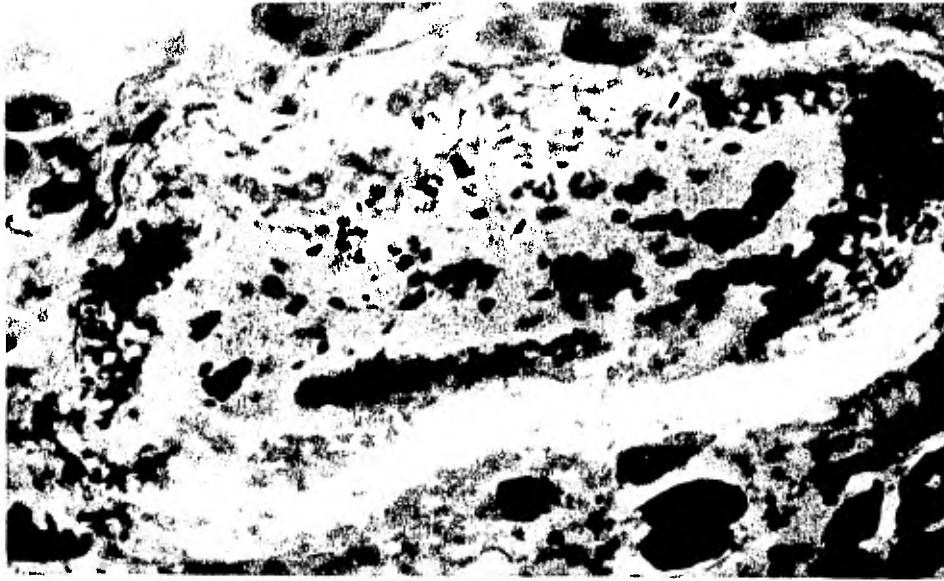


FIG. 11. Aspecto del ganglio bucal mayor, distinguiéndose las neuronas pequeñas. Método de Río-Hortega (25x).

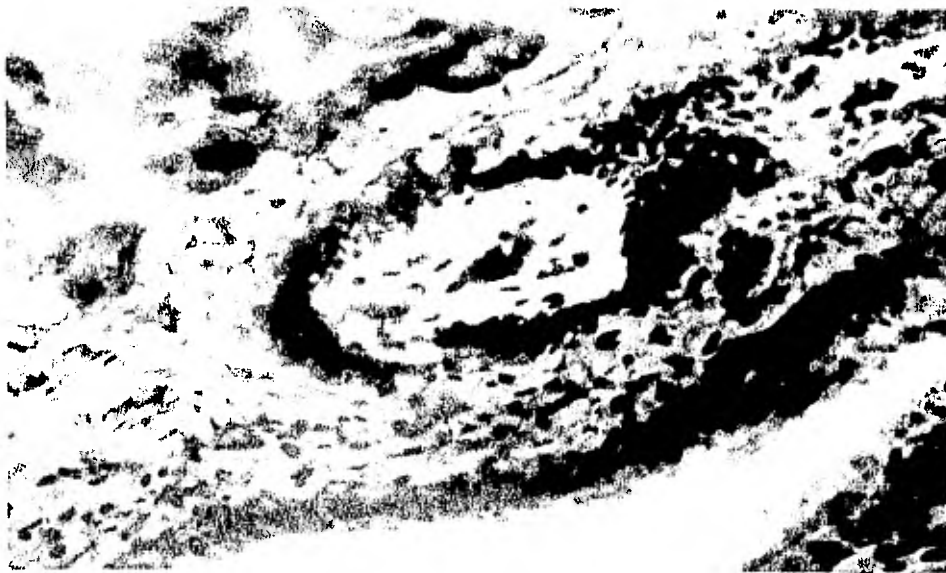


FIG. 12. Aspecto del ganglio bucal menor. Método de Río-Hortega (25x).

tan con el ganglio cerebral.

b). Ganglio nervioso cerebral.

El ganglio cerebral, descrito por Hanström en 1925 y estudiado más tarde en 1965 por Bullock, es un importante centro de coordinación; tiene además a su cargo la sensibilidad del tentáculo, está en coordinación con el ganglio pleural e interviene así en la ventilación y se conecta con el ganglio pedal regulando la locomoción. Según algunos fisiólogos (Martínez 1978), es probable que del ganglio cerebral dependa el control de los tipos de la "conducta compleja".

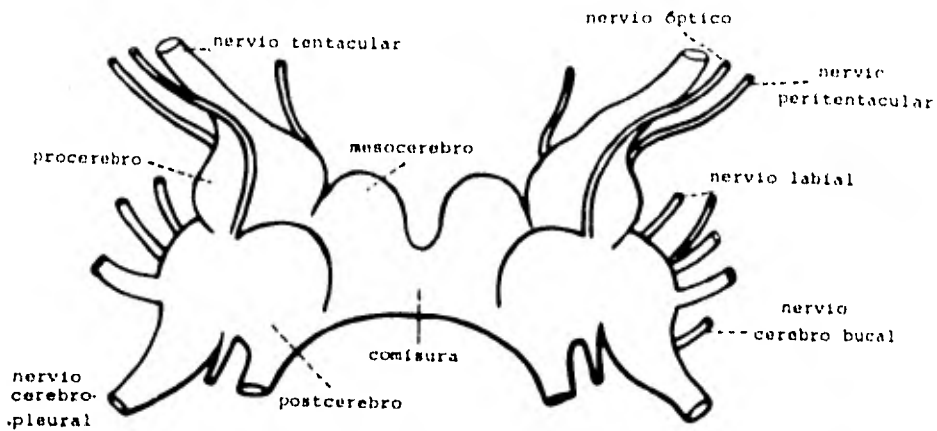
Aparece constituido por la fusión de dos ganglios simétricos unidos por una comisura media. Mide horizontalmente entre 3 y 4 mm. y de 1 a 2 mm. en sentido anteroposterior. Está situado en la porción dorsal de la parte anterior y superior de la boca y por arriba y delante de la rádula. Tiene aspecto abollonado por la presencia de varios lóbulos que reciben el nombre de procerebro, mesocerebro y postcerebro, separados por surcos poco profundos (figs. 13, 14 y 15) y que a continuación se describen:

- El procerebro (fig. 16) es bilateral, contiene células pequeñas piriformes, cuyos núcleos están situados perpendicularmente a la periferie del ganglio formando un área compacta dispuesta en dos hileras. Tiene núcleo oscuro ovoide, citoplasma escaso; sus prolongaciones axónicas son muy delgadas y se agrupan formando el neuropilo.

El procerebro envía lateralmente un grueso nervio a cada ojo, así como a los tentáculos y por medio de otras fibras se conecta con los ganglios bucales. Una delgada rama nerviosa que sale de la porción anterior del nervio antes mencionado, inerva la piel de la cabeza.

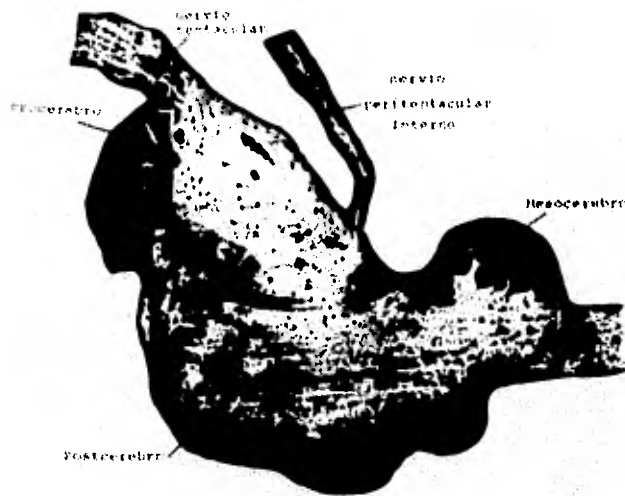
La inervación de los tentáculos está determinada por un nervio mixto

CARACOL.



El cerebro de *Helix* sp. (Modificado por Hanström, 1925).

FIG. 13. Esquema del ganglio cerebral con sus tres lóbulos principales.

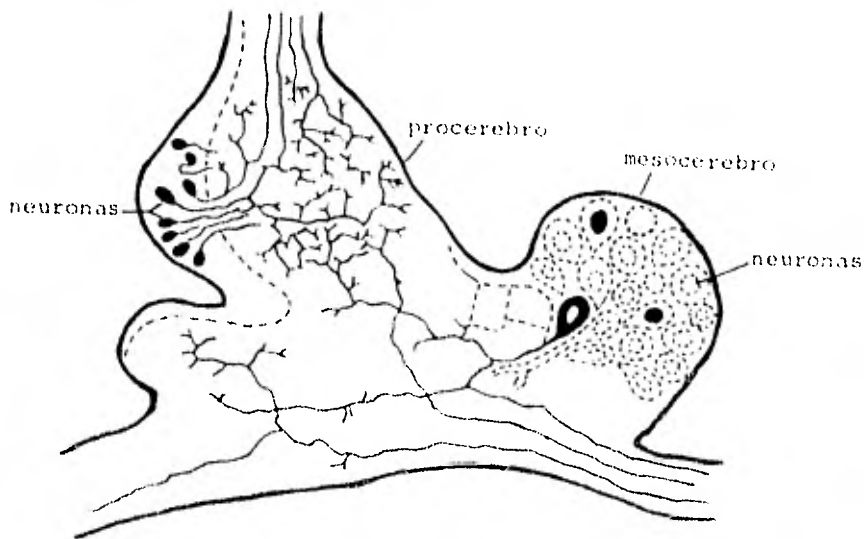


Microfotografía esquemática de la sección frontal izquierda del cerebro de *Helix* sp. (Hanström, 1925.).

FIG. 14. Esquema de una sección del ganglio cerebral con sus tres lóbulos, hacia el centro del ganglio se ubica el neuropilo.



FIG. 15. Microfotografía del ganglio cerebral en corte sagital mostrando sus típicas lobulaciones y el neuropilo (flecha pequeña). Hacia arriba se observa una parte del ojo retraído (flecha más grande). Advértase la cápsula fibrosa envolvente que lo protege. Método de Río-Hortegá (6.3x).



Corte horizontal del lado izq. del cerebro de *Helix* sp.
Método de Göbl (Hanström, 1925).

FIG. 16. Esquema de una sección del ganglio cerebral que muestra la estructura interna.

sensitivo motor que proviene del procerebro (Hanström, 1925). Las fibras sensitivas se inician en células sensitivas primarias y terminaciones nerviosas libres muy esparcidas sobre el tentáculo (fig. 17). Las fibras motoras empiezan en las neuronas del procerebro y terminan en la punta, transmitiendo así los impulsos que determinan la contracción del órgano (figs. 16 y 17). Existen neuronas motoras de asociación al mesocerebro del mismo lado o pasando por la comisura con el mesocerebro contralateral y se conecta así por una gruesa fibra nerviosa con el ganglio pedal (Loker y col., 1975).

- El mesocerebro es el segundo lóbulo que integra el ganglio cerebral. Es el más interno y cercano a la línea media. Forma parte del postcerebro. Contiene un pequeño racimo de 4 grandes neuronas con diámetros somáticos - de 100 a 150 micras localizadas en la superficie dorsal y con granulaciones argentafines. Además hay cerca de 30 neuronas pequeñas que envían sus axones hacia el nervio que lo conecta con el ganglio pedal y neuronas que los envían hacia la comisura para conectarse con el mesocerebro del lado opuesto (Hanström, 1925; Cottrell y Powell, 1971; Kai-Kai, 1979). Forman así un denso paquete de fibrillas que integran el neuropilo que se ve delicadamente teñido con los métodos argento-aúricos (figs. 14 y 15).

Los núcleos de las células neuróglícas son escasos.

- El postcerebro es la parte más grande del cerebro. Muestra en la periferie de su porción superior y medial neuronas grandes y medianas con los somas orientados perpendicularmente. Está integrado por tres áreas : la pleural, externa; una media inferior, la pedal y una interna media, la comisural. Está conectado con el mesocerebro mediante fibras nerviosas que forman un denso neuropilo (figs. 18 y 19), bien sea que vayan al mismo lado

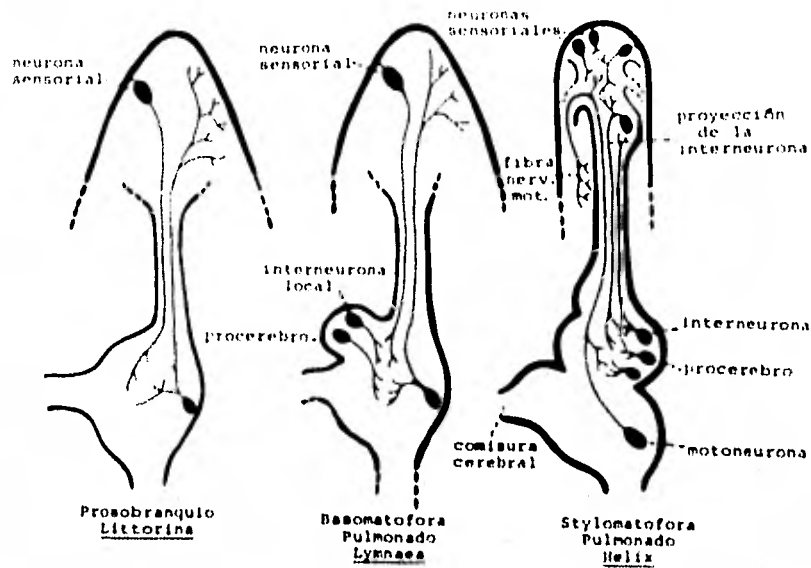


FIG. 17. Esquema de la inervación sensitiva-motora de los tentáculos, en tres órdenes de gastrópodos (tomado de Bullock, 1965).

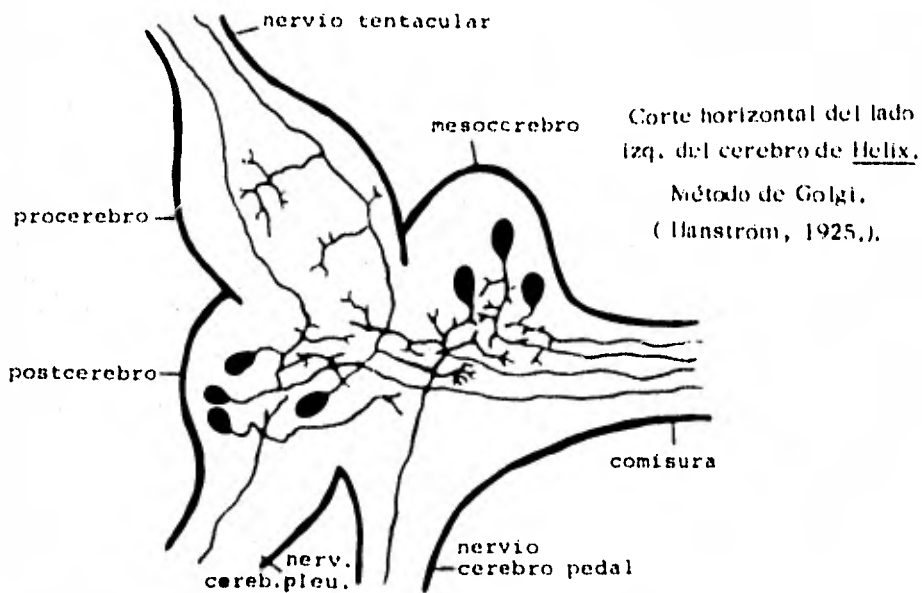


FIG. 18. Esquema de una sección del ganglio cerebral para ilustrar las lobulaciones y sus conexiones por medio de fibras nerviosas que forman el neuropilo. (Bullock 1965)

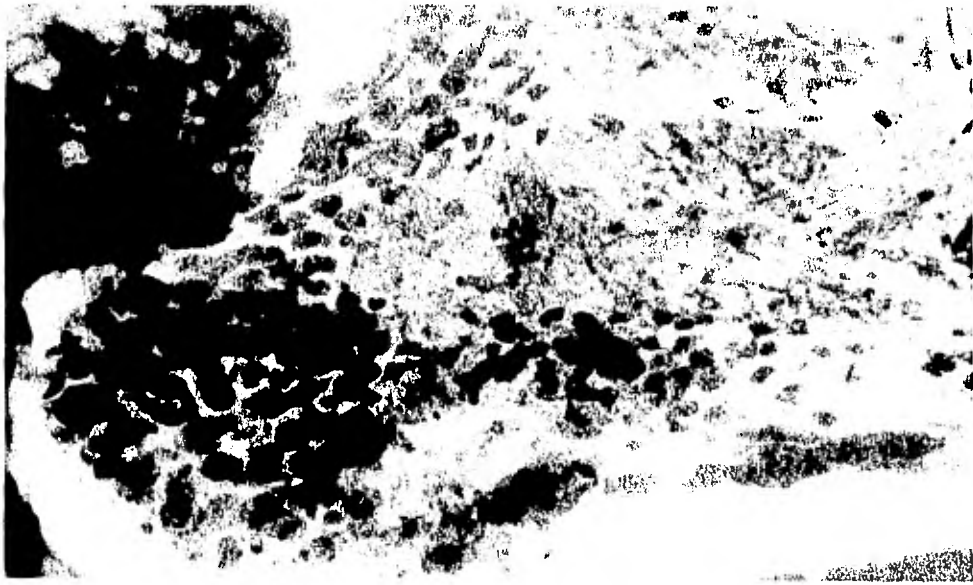


FIG. 19. Microfotografía de una zona del ganglio cerebral, observándose a la izquierda la lobulación correspondiente al postcerebro de *H. aspersa* con sus neuronas, a la derecha en la parte central, se localiza el neuropilo. Método de Río-Hortega (25x).

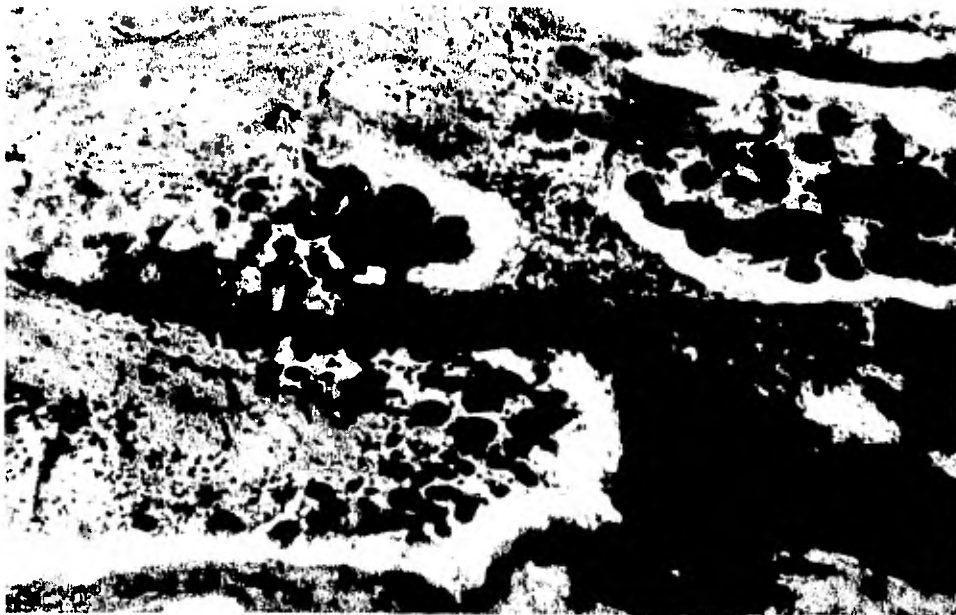


FIG. 20. Microfotografía del ganglio infraesofágico mostrando los tabiques conjuntivos que provienen de la capsula, dividiéndolo en lóbulos. Se distinguen las células condrocíticas entre las neuronas y el neuropilo. Método de Río-Hortega (10x).

o que crucen la comisura hacia el lado opuesto a zonas, que algunos autores como Haller piensan que ésta es el área de asociación sensitiva. También se ven fibras en el neuropilo que van al procerebro ascendiendo en el mismo lado, para unirse con las del nervio tentacular y otras laterales, - forman un importante nervio que desciende al ganglio pedal y otras que parten del lóbulo pleural formado por neuronas de 10 a 20 micras, ascienden - para formar el nervio que conecta con el ganglio pleural.

c). El ganglio subesofágico.

Poco citado por la mayor parte de los investigadores (Kerkut y col., - 1975), está colocado por debajo y detrás de la rádula entre las gruesas fibras musculares subesofágicas. Es también multilobulado y sólo visible microscópicamente, aunque puede disecarse mediante una lupa y se le ve entonces de color blanco-nacarado y del tamaño de la cabeza de un alfiler. Tiene cápsula densa, fibras nerviosas que lo conectan con los ganglios cerebral y visceral. Al microscopio se le ve constituido por neuronas grandes y medianas, cuyos núcleos aparecen en la periferia; en su citoplasma algunas contienen granos argentafines. Sus prolongaciones forman un denso neuropilo (figs. 20, 21 y 22). Existen numerosas células gliósicas.

d). El ganglio pleural.

Es único, está por encima y a la izquierda del ganglio visceral, vecino a la cavidad del manto, junto al collar. Tiene una delgada cápsula fibrosa y significado funcional diferente al de los demás. Está subdividido en tres lóbulos. Aparece unido al ganglio cerebral por gruesas fibras nerviosas que provienen de la parte posterosuperior del postcerebro. Además intercambia conexiones a través de fibras nerviosas con el ganglio parietal y visceral. Las neuronas se disponen en una o dos capas en la superfi



FIG. 21. Corte transversal del ganglio infraesofágico o subesofágico que muestra la disposición periférica de las células nerviosas, por arriba se observa la cápsula conjuntiva fibrosa, abajo de las neuronas se distinguen el neuropilo y las células gliósicas. Método de Río-Hortega (25x).

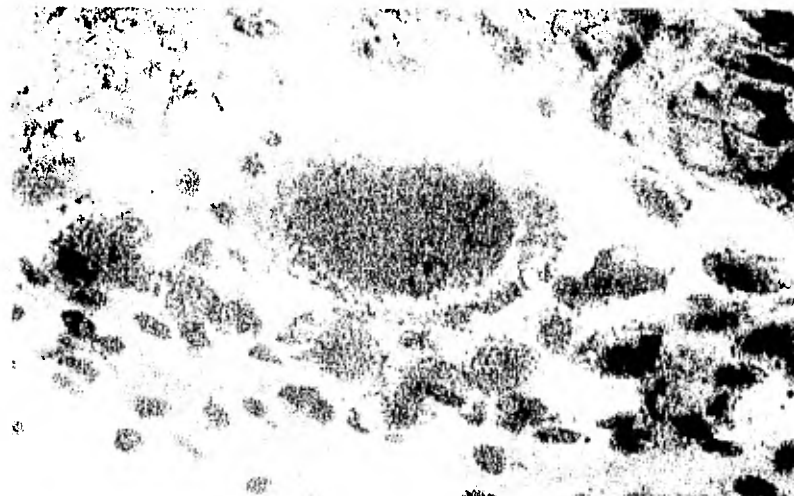
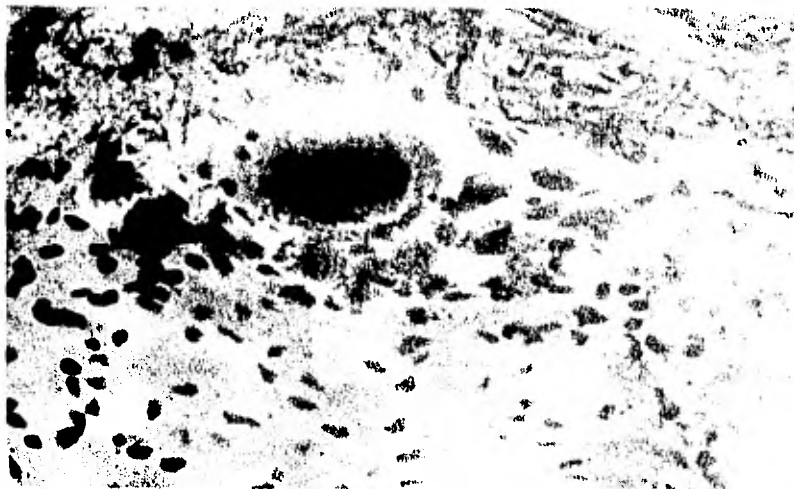


FIG. 22. Microfotografías sucesivas del ganglio subesofágico. En la primera fotografía, se observa la topografía general del ganglio, con su cápsula, sus neuronas (se aprecia una célula gigante), el neuropilo y las células gliales. En la segunda fotografía se distinguen las neuronas medianas rodeando a la neurona gigante, hacia abajo, hay células gliales en el neuropilo. En la última fotografía a gran aumento, se advierten granulaciones intracitoplásmicas argentafines. Método de Río-Hortega (10, 20 y 40x respectivamente).

cie del ganglio, son unipolares. Hay sólo 4 ó 5 células grandes y las demás son casi todas de mediano tamaño, miden entre 60 y 90 micras. Las más grandes se sitúan cerca de la superficie. Algunas de ellas muestran en su citoplasma granulaciones argentafines y tienen abundante neuropilo (figs. - 23 y 24).

e). El ganglio pedal.

También único en el caracol, sólo es visible microscópicamente. Se ve lobulado y se encuentra en la parte inferior y a nivel de la "línea media - del pie", por debajo y adelante del ganglio visceral y por detrás y abajo - del ganglio subesofágico. Está colocado por encima de los músculos pedales y es vecino al repliegue del collar.

Esta constituido por neuronas medianas y pequeñas, monopolares, cuyas prolongaciones forman el neuropilo. Algunos autores describen en otras especies de caracol dopamina en algunas de sus neuronas (Pentreath y Cottrell, 1974). Gruesos cordones de fibras nerviosas lo conectan con el postcerebro del ganglio cerebral. De sus porciones laterales salen fibras nerviosas - que se orientan hacia los lados y hacia abajo, hacen relevo en el plexo pedal para inervar sus músculos. Kerkut y Taylor han demostrado, en 1956, la sensibilidad del ganglio pedal a los cambios de la presión osmótica. Se encuentra rodeado de una densa cápsula fibrosa de grosor irregular (fig. 25).

f). El ganglio visceral.

Es único, muy lobulado, alcanza en su porción más larga hasta 1 mm. de longitud. Está detrás y a un lado del ganglio pleural, con el que tiene - múltiples conexiones a través de delgadas fibras nerviosas, está orientado ligeramente a la izquierda de la "línea media", en la unión del tercio medio con el tercio posterior del caracol, entre el tejido adiposo y un espa-



FIG. 23. Microfotografía del ganglio pleural situado entre fibras musculares lisas. Se observa la cápsula fibrosa delgada, separada del ganglio, se distinguen las lobulaciones, las neuronas periféricas y una gran cantidad de células gliales en el neuropilo. Método de Río-Hortega (10x).

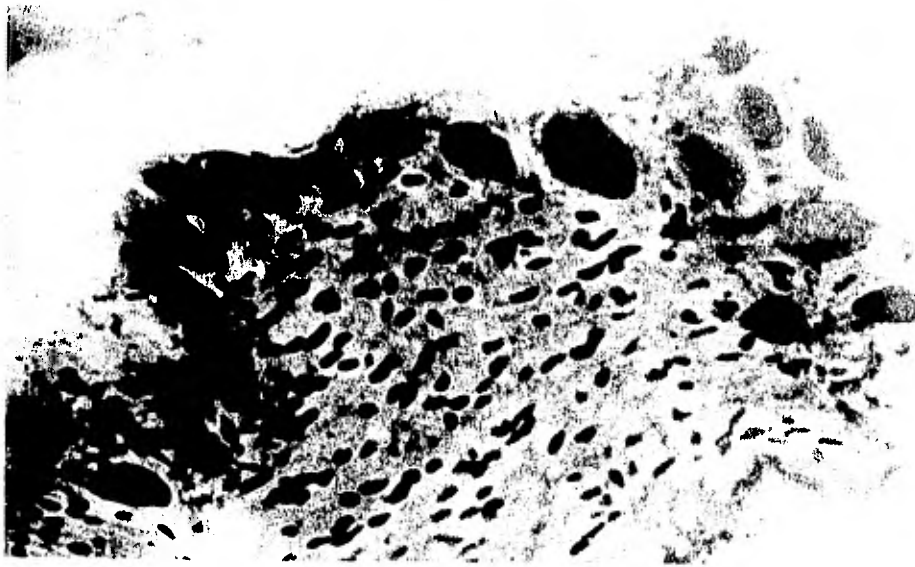


FIG. 24. (a).

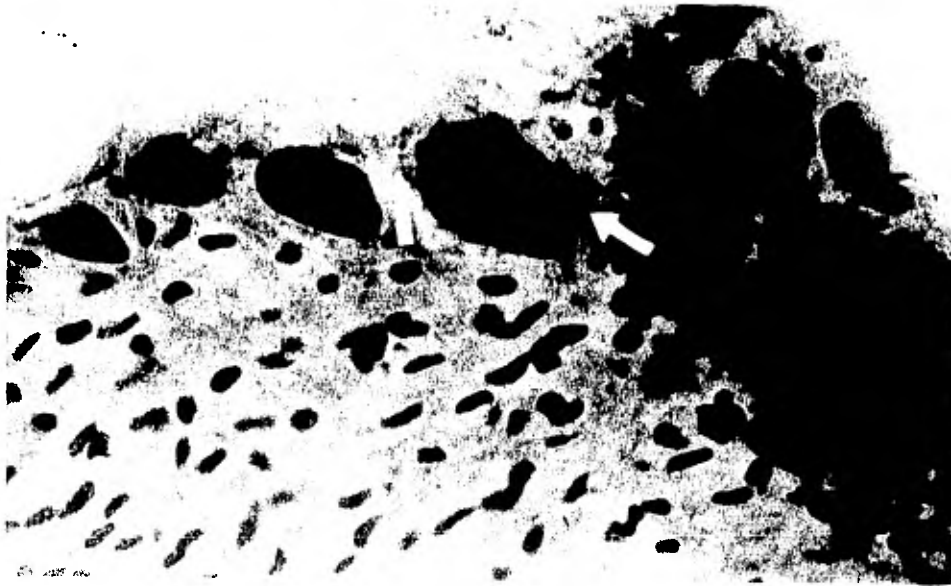


FIG. 24. (b).

FIG. 24. (a y b). Se observa un lóbulo del canalio pleural con sus neuronas periféricas de núcleo grande y ovalado, muy cromático, el citoplasma es apenas visible, en una neurona se aprecian tenues granulaciones argentafinas (flechas), también abundantes células gliales. Método de Río-Hortega (25 y 40x).

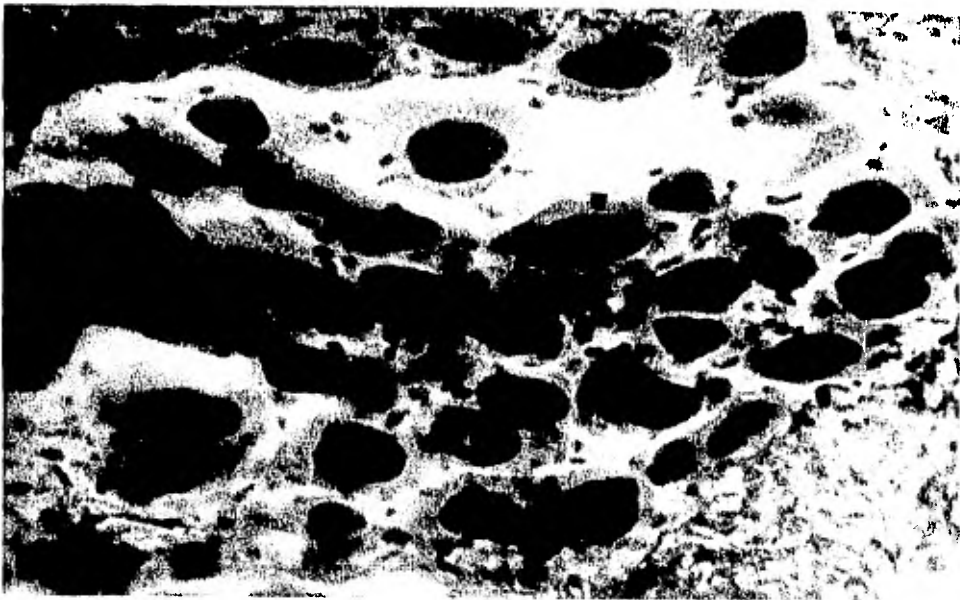
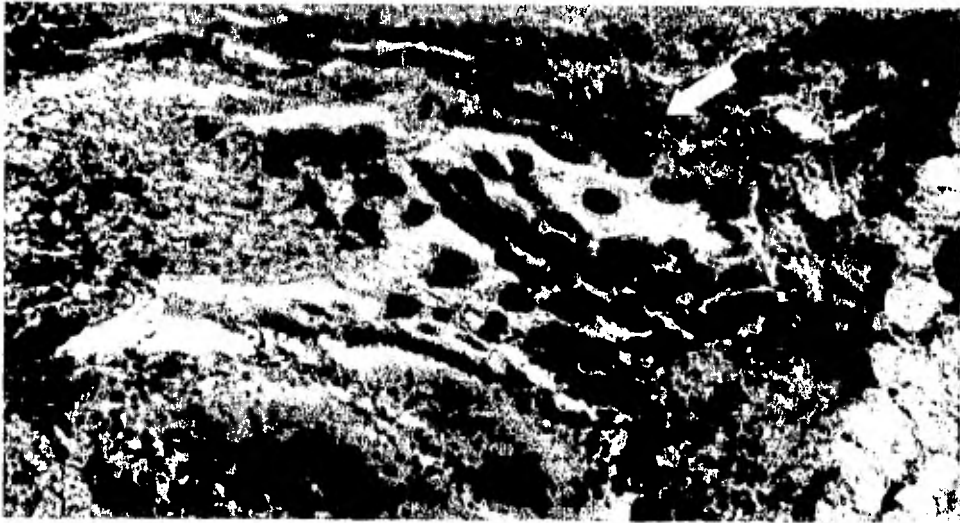


FIG. 25 (a y b). Corte transversal del ganglio podali en donde se observa la gruesa cápsula de tejido conectivo que lo rodea (flecha) y las neuronas multipolares y algunas pequeñas rodeadas por células glíósicas. Método de Río-Hortega (10 y 25x).

cio que limita el buche por delante, al estómago por detrás, al corazón y al ganglio parietal por arriba con el que se conecta mediante gruesas fibras nerviosas y por debajo con la porción terminal de los músculos subesofágicos.

Este ganglio visto en cortes seriados hechos en las tres dimensiones (horizontal, vertical y transversal) se ve formado por cinco lóbulos. Su cápsula es muy escasa, muestra fibras delgadas de tejido conectivo laxo (Kupfermann y Kandel, 1970), (figs. 26 y 27).

Contiene los tres tipos de neuronas. Las más grandes son pocas, están en número de 20 a 22, que aparecen con núcleo voluminoso y escaso citoplasma claro. Muchas de las neuronas medianas, que forman la mayor parte del ganglio, contienen en su citoplasma abundantes granulaciones argentafines (fig. 28), semejantes a las descritas desde 1962 por Costero y Barroso-Moguel en los ganglios simpáticos, así como en las neuronas de los plexos de Meissner y Auerbach del intestino de los vertebrados, como granulaciones de catecolaminas y serotonina, hecho que ha sido estudiado en Aplysia californica por Frazier y col. en 1967 y comprobado mediante fluorescencia por los mismos autores y por Kai-Kai en 1979.

Las neuronas pequeñas son proporcionalmente escasas, aunque en algunas de ellas también se ven granulaciones argentafines.

En este ganglio la orientación subcapsular de las neuronas es muy marcada. Son también piriformes y de su extremo interno se desprende la fibra nerviosa hacia el centro formando un denso neuropilo del que parten o llegan fibras hacia los otros lóbulos que están separados entre sí por delgados tabiques de tejido conjuntivo.

Del ganglio visceral parten gruesos nervios que lo comunican por arri-

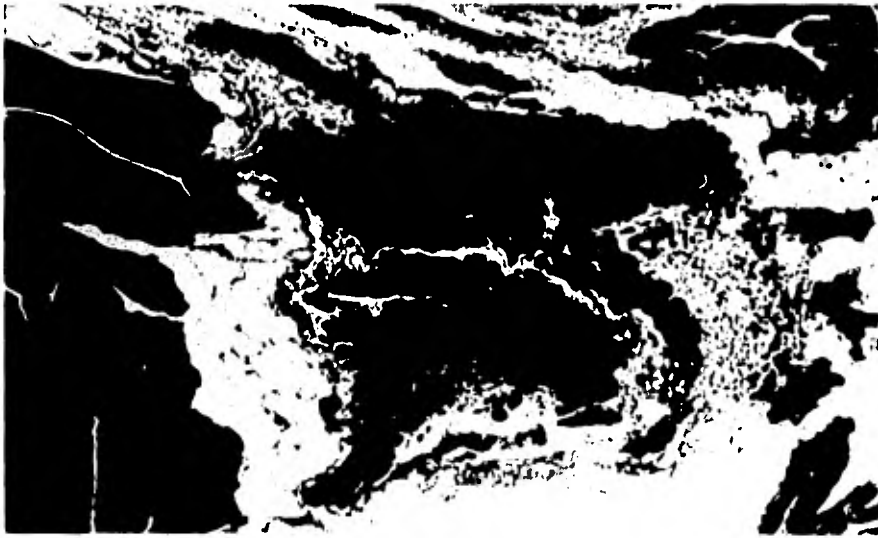


FIG. 26. Corte horizontal del ganglio visceral para mostrar sus lobulaciones y su cápsula conjuntiva delgada. Método de Río-Hortega. (20x).

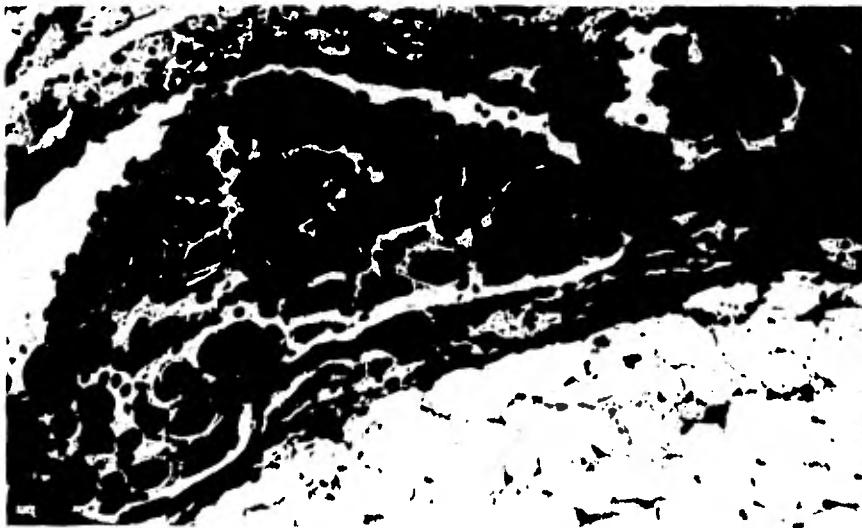


FIG. 27. Corte transversal del ganglio visceral en donde se observa neuronas grandes, medianas y pequeñas, entre ellas algunas células gliales, por fuera está la cápsula y hacia el ángulo inferior derecho, se distingue el tejido adiposo. Método de Río-Hortega (40x).



FIG. 28. Microfotografía de una parte del ganglio visceral para -
mostrar las granulaciones argentafines en el citoplasma de varias neuro-
nas, incluso en algunas pequeñas también se observan. Método de Río-Hor-
tega (25x).

ba con los ganglios parietal y pleural para colaborar en las funciones respiratorias; hacia adelante con los ganglios cerebral y subesofágico ayudan a la deglución y hacia abajo, mediante uno más delgado, con el ganglio pedal. Además existen fibras más delgadas que inervan directamente el corazón y los vasos sanguíneos, así como el aparato genital (saco en dardo) contribuyendo a la puesta de los huevos y parte de la cavidad del manto, completando la inervación del ganglio pleural principalmente frente a un estímulo imprevisto (Kandel, 1979).

Las neuronas con granulaciones argentafines, al inervar las vísceras huecas, influyen en la contracción de las fibras musculares lisas presentes en su pared y en su mucosa, como lo demuestra la figura 52 donde se ve tanto la inervación de la pared como de las vellosidades.

Las células gliales en este ganglio son muy visibles. Se ven en la lámina basal rodeando al cuerpo neuronal, son llamadas por algunos autores - gliocitos subcapsulares, así como al segmento inicial del axón (fig. 29); también se ven en el límite de la corteza y del neuropilo y dentro del neuropilo. También hay algunas células gliales periaxoniales y su delgado citoplasma envuelve a las fibras nerviosas más gruesas, existen en el trayecto de las fibras nerviosas extraganglionares formando una especie de vaina miélica muy tenue e inconstante que no se ve en todos los nervios (fig. 30).

g) Ganglio parietal.

Por último describimos el ganglio parietal (figs. 31 y 32). El tamaño de este ganglio es muy pequeño y está alejado de los otros ganglios descritos anteriormente. Aparece formado por varios lóbulos ganglionares, los cuales se separan y se rodean de una gruesa envoltura de tejido conectivo fibroso. El ganglio se halla localizado en la región posterosuperior del

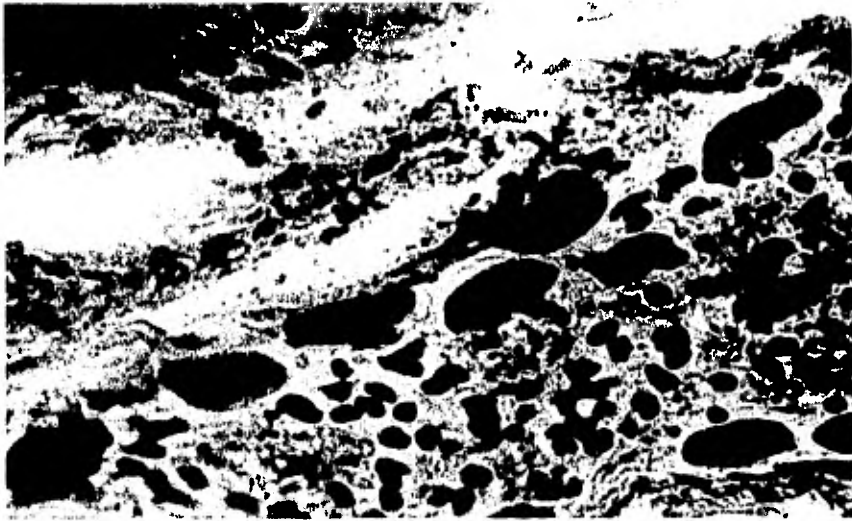


FIG. 29. Se observan las células gliales rodeando a los cuerpos neuronales y al neuroplasma. Método de Río-Hortega (100x).



FIG. 30. Corte transversal del ganglio visceral en donde se muestra una porción lateral conteniendo neuronas de las cuales salen las fibras nerviosas, distinguiéndose fácilmente. Método de Río-Hortega (25x).

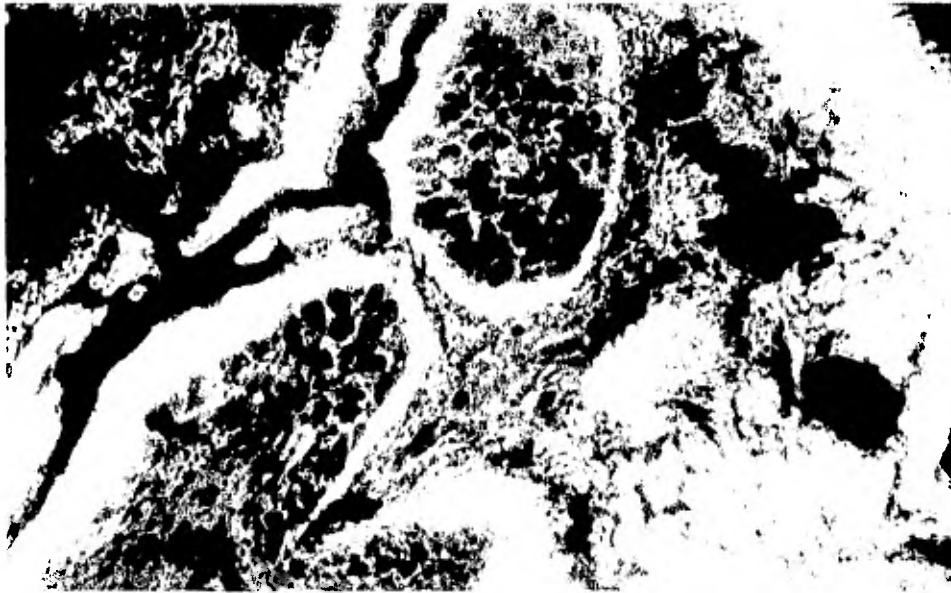


FIG. 31. Microfotografía del canalio parietal que nos muestra las lobulaciones separadas y rodeadas por una envoltura de tejido conectivo fibroso. Método de Barroso-Manuel. (16x).

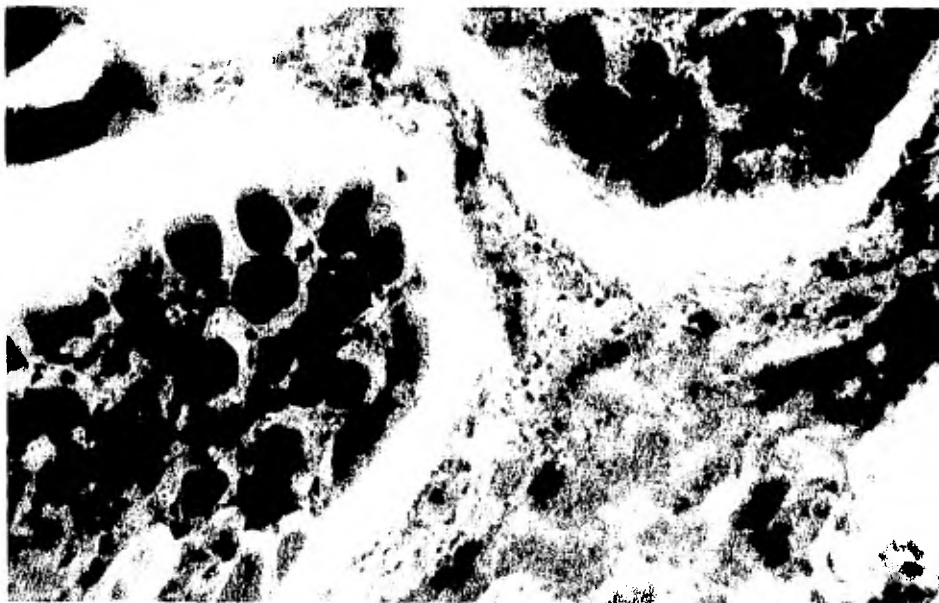


FIG. 32. A mayor aumento se observan las células medulares con granulación argéntafina, se aprecian algunas células oscuras. Método de Barroso-Manuel. (25x).

caracol, entre el segundo y el tercer tercio, al inicio de la masa visceral dorsal, es decir, en la parte más superior o dorsal a 2 mm de distancia de la cavidad del manto teniendo hacia arriba del ganglio sólo el tejido conectivo laxo-adiposo y el epitelio superficial; hacia abajo se halla localizado entre una porción de estómago y otra de una asa inicial del intestino, también se observa una porción extrema del riñón.

Las neuronas son de mediano tamaño y escasas, la mayor parte la constituye la presencia de neuronas pequeñas entre las que se ven abundantes - células gliales. El neuropilo forma la mitad de la superficie del ganglio. También se ven algunas células nerviosas medianas con granulaciones argentafines. De este ganglio parten gruesos tractos nerviosos que inervan las vísceras más profundas localizadas en la espiral de la concha.

4.1.3. Fibras Nerviosas Gruesas

Están constituidas por fibras nerviosas agrupadas en densos fascículos entre las que se ven núcleos alargados de células neuróglícas, semejantes a las de Schwann de los vertebrados. Pero no se ven entre ellas fibras mielinizadas (figs. 33 y 34).

Grandes tramos de fibras nerviosas están rodeados por tejido fibroso - dispuesto en capas que varían en número de 4 a 20, según la longitud y grosor de la fibra nerviosa, que las aíslan del tejido adiposo vecino o del tejido conjuntivo laxo que las rodea.

4.1.4. Plexos Viscerales e Inervación de las Mucosas.

Los ganglios nerviosos antes descritos, además de estar conectados entre sí por gruesas fibras, se unen a otras estructuras nerviosas bien individualizadas, que integran todas juntas lo que hemos denominado sistema ner



FIG. 33. Corte longitudinal de un fascículo de fibras nerviosas longitudinales (flecha), está rodeado por tejido conectivo fibroso y adiposo. Método de Río-Hortega (40x).



FIG. 34. Corte de grandes tramos de fibras nerviosas, dentro de ellas se aprecian los núcleos ovales de las células neuroglicas. Método de Río-Hortega (40x).

vioso profundo.

Esta inervación profunda complementaria, aparece principalmente constituida por plexos nerviosos que podemos dividirlos en:

Plexos intersticiales y plexos intraviscerales.

Los plexos intersticiales comprenden a los

- a) interviscerales
- b) paraviscerales
- c) lateral
- d) pedal y
- e) del manto.

4.1.4.1. Plexos Nerviosos Interticiales.

Los consideramos como un hallazgo original, no descritos para Helix aspersa en la bibliografía revisada al respecto. Sólo se mencionan y describen algunos plexos nerviosos en otras especies de gasterópodos.

Se encuentran en el tejido conjuntivo laxo cerca de los ganglios visceral, subesofágico, pedal y pleural. Como su nombre lo indica están entre las vísceras o cerca de los tejidos superficiales de la "piel", del pie y del manto (fig. 35).

Sólo son visibles microscópicamente. Están constituidos por cúmulos de células y fibras nerviosas que se agrupan de manera irregular, sin estar limitados por una cápsula fibrosa y en pleno tejido conjuntivo (figs. 36 y 37). Las células nerviosas que los constituyen están en número de 8 a 15, tienen forma irregular, miden entre 40 y 60 micras; su citoplasma tiene bordes abollonados, es oscuro y está totalmente ocupado por granulaciones que se tiñen sólo con las sales de plata y oro, y dan intensamente positiva la

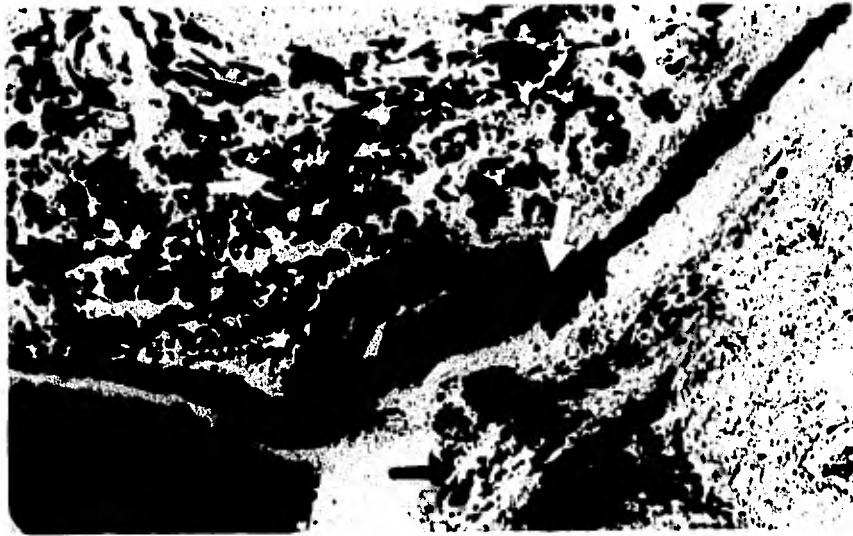


FIG. 35. Microfotografía que muestra algunos de los plexos intersticiales relacionados con el ganglio visceral (flecha negra) y con una glándula (flechas blancas). Método de Barroso-Moguel (20x).

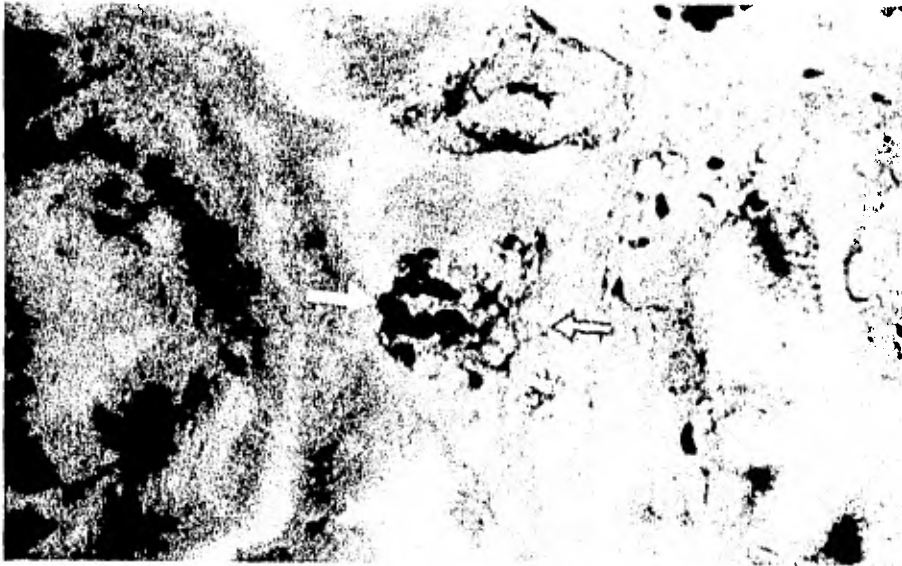


FIG. 36. Vista panorámica de un plexo nervioso situado en pleno tejido conectivo laxo, entre las vísceras (flechas). Método de Barroso-Moquel (10x).

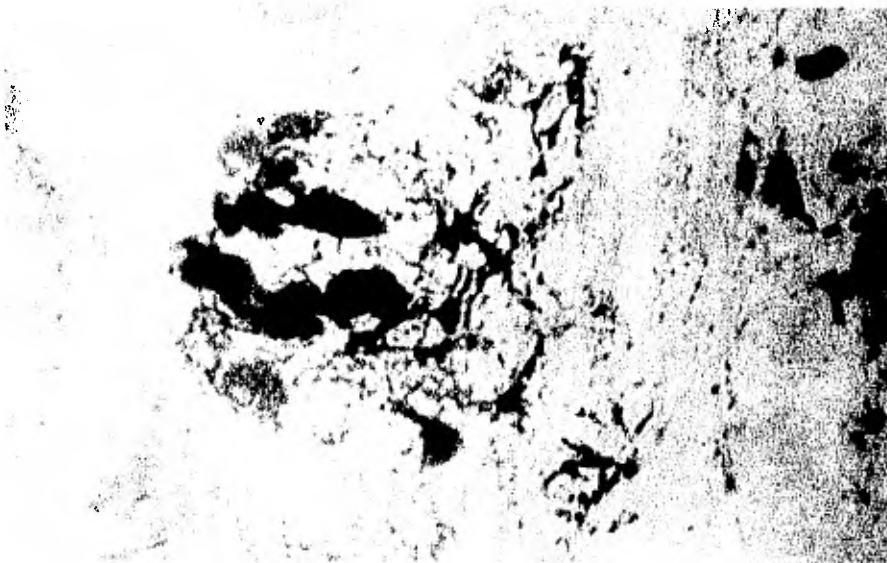


FIG. 37. Aspecto general del plexo nervioso con sus células y fibras agrupadas irregularmente. El citoplasma (argirófilo) es oscuro y el núcleo es claro. Método de Barroso-Moquel (25x).

reacción argentafín con el método de Barroso-Moguel, desde nuestro punto de vista pensamos que verosímilmente pertenecen al sistema argentafín (Costero y Barroso-Moguel, 1964). Su núcleo neuronóide es pequeño, claro y redondeado. De ellas parten fibras nerviosas muy gruesas que se cruzan irregularmente entre sí y forman un plexo antes de inervar las estructuras vecinas o conectarse con los ganglios nerviosos regionales.

Analizaremos por separado a cada uno de los plexos.

a) Plexos nerviosos interviscerales. Existen en escaso número. Se encuentran en el tejido conjuntivo laxo que rodea las asas intestinales y el buche. No aparecen limitados por cápsula fibrosa y tanto sus 8 ó 10 neuronas que los integran, como sus fibras nerviosas, sólo son visibles con los métodos de plata por su gran argentafinidad y desde nuestro punto de vista pensamos que verosímilmente por este tipo de argentafinidad y por pertenecer, como ya hemos dicho, al sistema argentafín, son elaboradoras de catecolaminas o de serotonina.

Sus fibras nerviosas tienen contacto, por una parte, con el ganglio -- visceral y por otra con los plexos nerviosos intraviscerales, que describiremos más adelante, situados en el espesor de la capa muscular del intestino, estómago, buche y glándulas genitales anexas.

En las figs. 38, 39 y 40, tomadas en imagen panorámica o topográfica, podemos ver su situación y en las de mediano y gran aumento, sus relaciones y constitución intrínseca.

Las neuronas miden de 40 a 60 micras, su núcleo neuronóide es pequeño y claro, tienen citoplasma oscuro rico en granulaciones argirófilas, bordes abollonados de los que parten numerosas fibras nerviosas que se cruzan entre sí formando un plexo del que salen fibras que se van a unir con las del ple

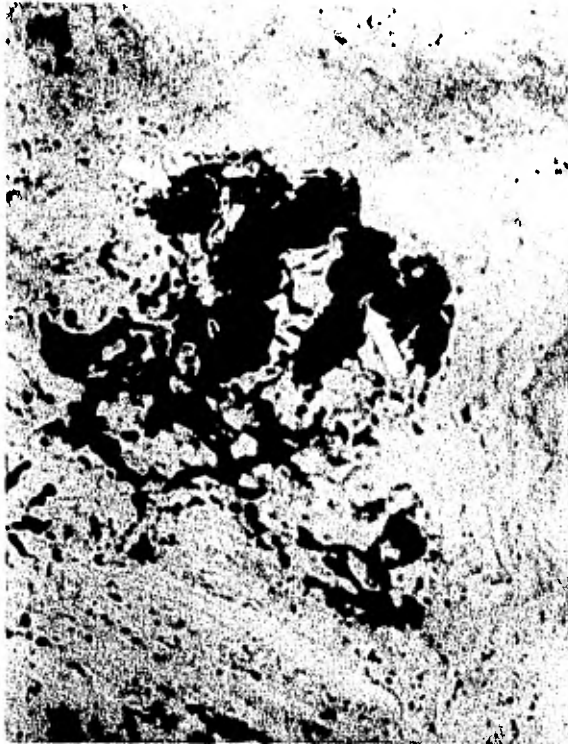


FIG. 38.



FIG. 39.

FIGS. 38 y 39. Se observa el plexo nervioso inter - visceral, a pequeño y gran aumento. Se observan las neuronas de forma irregular, el citoplasma está completamente ocupado por gránulos argirófilos, el núcleo es redondo y claro (flechas). También se distinguen las fibras nerviosas entrecruzadas. Método de Barroso-Moxuel (25 y - 40x).



FIG. 40. Plexo nervioso intervisceral, tomado a gran aumento para hacer notar la estructura y constitución de dicho plexo. Método de Barroso-Moguel (100x).

xo paravisceral y luego con el intravisceral del estómago.

b) Plexos nerviosos paraviscerales. Constituyen pequeños cúmulos de 6 a 8 neuronas y largas fibras nerviosas que rodean la pared de las asas intestinales, del estómago, del buche y de la glándula paragenital anexa. De estos plexos parten fibras nerviosas que se unen al plexo intravisceral situado en la capa muscular de estos órganos, estableciendo así un circuito de inervación que parte de los ganglios nerviosos, hace un primer relevo en los plexos intersticiales, después un segundo relevo en los plexos paraviscerales y por último un tercer relevo en los plexos intraviscerales de la capa muscular de las vísceras huecas de las que parten las fibras nerviosas que inervan su mucosa y contribuyen tanto a la contracción como a la secreción.

La fig. 41 nos muestra el plexo paravisceral que rodea al estómago en las 3/5 partes de su circunferencia.

Las figs. 42 y 43 tomadas a pequeño y gran aumento nos muestran la red externa del conducto glandular genital, con un plexo situado en uno de sus extremos del que parten fibras nerviosas y envían delgados filetes que inervan los tallos conjuntivos de los repliegues mucosos.

c) Plexo nervioso lateral. Aparece situado, sin límites precisos, en el tejido conjuntivo laxo de la vertiente lateral derecha, del tercio medio del caracol, aproximadamente a 200 micras de la superficie (fig. 44) entre las glándulas mucosas cutáneas y el piso del saco en dardo. Está constituido por 6 a 8 neuronas que varían en tamaño de 30 a 80 micras, tienen citoplasma oscuro y bordes angulosos de los que parten fibras delgadas y gruesos filamentos muy rígidos (fig. 45), que se entrecruzan, al parecer desordenadamente, para formar un plexo que envía fibras ascendentes y laterales.

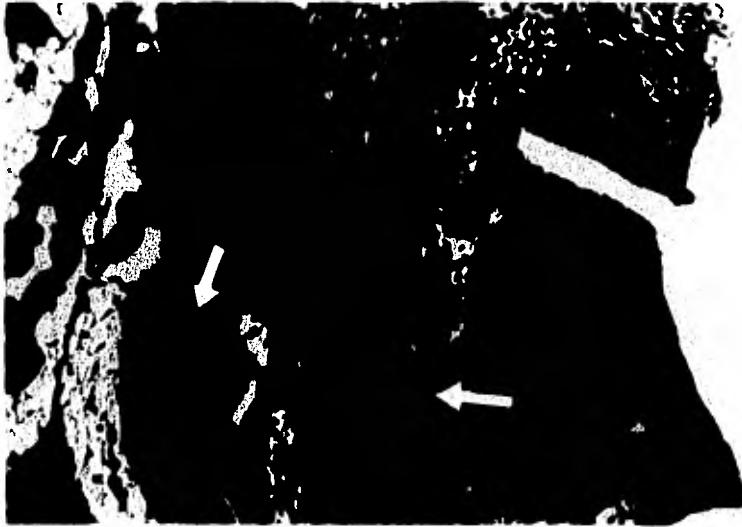


FIG. 41. Fotografía que muestra el plexo paravisceral rodeando al estómago por medio de sus largas fibras nerviosas - (flechas). Método de Río-Hortega (20x).



FIG. 42.



FIG. 43.

FIGS. 42 y 43. Microfotografías tomadas a pequeño y gran aumento para mostrar el plexo paravisceral, situado en un extremo de la glándula genital. Del plexo parten fibras nerviosas que inervan el tallo conjuntivo del repliegue mucoso. Método de Barroso-Moquel (40 y 100x).



FIG. 44. En estas fotografías tomadas a pequeño y a gran aumento se muestra el plexo nervioso lateral, está situado en tejido conectivo laxo y presenta gran afinidad por las sales de plata y oro. Método de Barroso-Moguel (6 y 10x).



FIG. 45. A mayor aumento se muestra la estructura del plexo lateral. con sus neuronas (flechas) y fibras argirófilas. Método de Barroso-Moguel (25x).

Antes de inervar las glándulas y células mucosas de la pared del caracol, sus fibras se adelgazan hasta alcanzar la superficie. Además se ven fibras que lo relacionan con el plexo pedal (que a continuación describimos) y con los ganglios visceral, subesofágico y pedal.

d) Plexo nervioso pedal. Este plexo aparece relacionado por fibras nerviosas con el ganglio pedal. Se encuentra situado en el espesor de las fibras musculares de los 2/3 posteriores del pie, inmediatamente por debajo del paraganglio del cual hablaremos más adelante. Está constituido por escasas neuronas dispersas de pequeño tamaño y por gruesas fibras nerviosas bien individualizadas que muestran un calibre entre 15 y 20 micras, que con los métodos de anilinas no se tiñen y sólo son visibles con los métodos argento-aúricos y de manera específica con la variante de Barroso-Moguel (figs. 46, 47 y 48), mediante la cual presentan en todo su trayecto abundantes granulaciones argentafines que en muchos sitios sueltan entre las fibras musculares del pie, a las que suponemos excitan o ayudan a su contracción. Además, se ven intercaladas con estas gruesas fibras granulosas, fibras delgadas que conectan los botones sensitivos de la superficie del pie, con el ganglio pedal. Se describe un plexo intraepitelial de terminaciones libres en la glándula pedal de H. pomatia (Bullock, 1965 tomado de Smidt, 1902).

e) Plexo nervioso del manto. Está situado a todo lo largo de la pared externa o bóveda de la cavidad del manto, por debajo del epitelio superficial (figs. 49 a, b y c). Aparece como una hilera continua de neuronas estrelladas y fibras nerviosas gruesas y cortas que se unen formando cadenas de una sola capa. Las neuronas miden aproximadamente de 20 a 30 micras, son estrelladas, tienen bordes irregularmente espinosos; sus núcleos son pequeños poco visibles y su citoplasma es densamente argirófilo. Sus prolonga -



FIG. 46. Se observa el plexo nervioso pedal situado entre las fibras musculares del pie. Método de Barroso-Moxuel (6x).



FIG. 47. Microfotografía del plexo pedal a mayor aumento, para mostrar las escasas neuronas pequeñas y las gruesas fibras nerviosas dispersas. Método de Barroso-Moxuel (10x).



a



b

FIG. 48 (a y b). Se observan secciones de las gruesas fibras - nerviosas bien individualizadas, las cuales presentan abundantes granu-
laciones argentafines. Método de Barroso-Masuel (40 y 100X).



a



b



c

FIG. 49. (a, b y c). Secuencias del plexo nervioso del manto, en donde se muestra una hilera continua de neuronas estrelladas (flechas) y fibras nerviosas cortas. Método de Río-Hortega (10 y 20x).

ciones, muy abundantes, son cortas y de bordes irregulares. Se entrelazan tanto con las fibras regionales como con las neuronas vecinas. Las fibras nerviosas de las células (fig. 50) inervan directamente el epitelio superficial y a las células que recubren la cavidad del manto subyacente, cruzando el tejido conectivo laxo en el que se ven algunos vasos sanguíneos de tipo capilar. Además, existen fibras nerviosas bien constituidas y más gruesas (fig. 51), envueltas por una delgada capa de tejido conjuntivo que conectan al plexo nervioso con el ganglio pleural vecino.

4.1.4.2. Plexos nerviosos intraviscerales.

En la mayor parte de las vísceras huecas, en cuya pared existe una capa intermedia de fibras musculares lisas, hay plexos nerviosos y fibras nerviosas que constituyen un plexo, distribuido en toda la circunferencia de la víscera. Este plexo nervioso recuerda al que existe en el estómago e intestino de los vertebrados superiores y en el hombre descrito por Meissner y Auerbach y estudiado minuciosamente desde 1964 por Costero y Barroso-Moguel. Forma parte del sistema argentafín y es elaborador de serotonina, como lo demuestran las reacciones histoquímicas de argentafinidad, evidentes con la variante de Barroso-Moguel, con la que se ven claramente y de manera específica (Dahl y col. 1966). Estos plexos nerviosos, formados por neuronas de 20 a 30 micras de tamaño, están a veces agrupadas y otras están puestas aisladamente, se comunican entre sí por delgadas fibrillas nerviosas entrelazadas que excitan a las fibras musculares lisas de la pared, favoreciendo su contracción y desde donde se desprenden delgados filamentos nerviosos que inervan profusamente al epitelio mucoso y a sus vellosidades; se produce así la secreción digestiva y mucosa.



FIG. 50. Se observan las neuronas estrelladas con núcleos pequeños y poco visibles, de citoplasma densamente argirófilo. Algunas fibras nerviosas inervan el epitelio superficial del manto. (40x).



FIG. 51. Se muestran fibras nerviosas gruesas, envueltas por una delgada capa de tejido conectivo. Método de Río-Hortega (40x).

En el caso del plexo intravisceral del intestino (figs. 52 y 53) las neuronas claramente visibles por su tamaño y forma, se sitúan junto con sus fibras en dos niveles, uno en pleno espesor de la capa muscular, a la que sin duda inervan y otro submucoso, con menor número de neuronas, pero de las que salen gran profusión de fibras nerviosas que alcanzan las vellosidades y terminan en botones bien definidos en la superficie del epitelio - (fig. 54), favoreciendo la secreción.

El buche, órgano con capa muscular muy gruesa y potentes células musculares, presenta un plexo nervioso muy denso y desarrollado, constituido por abundantes neuronas de pequeño tamaño (fig. 55), agrupadas en toda la circunferencia del órgano, en pleno espesor de la capa muscular. Miden de 15 a 25 micras. Tienen citoplasma densamente argirófilo y ocupado totalmente por granulaciones argentafines, elaboradoras de serotonina, que dan positiva la reacción histoquímica a esta substancia. Su núcleo, muy pequeño, es claro (fig. 56). Sus prolongaciones, unas son cortas e inervan la capa muscular y otras, muy largas alcanzan la superficie del epitelio mucoso y forman ahí numerosos botones sensitivos bien individualizados (figs. 57 y 58).

En el pene el plexo nervioso visceral está más localizado a la capa muscular; está formado por una sola hilera de neuronas pequeñas (figs. 59 y 60) que miden de 10 a 20 micras también argirófilas y que elaboran serotonina, y se encadenan formando un plexo muy laxo del que parten prolongaciones gruesas que alcanzan a corta distancia la superficie epitelial del órgano. En su trayecto sueltan grumos de serotonina, muy argirófila en las fotografías, que por un lado excita a las fibras musculares del órgano y su desperdicio se vierte en la luz del pene en forma de granulaciones que se -



FIG. 52. Corte transversal del intestino en donde se observa el - plexo nervioso intravisceral formado por neuronas y fibras (flechas). Método de Barroso-Moguel (10x).

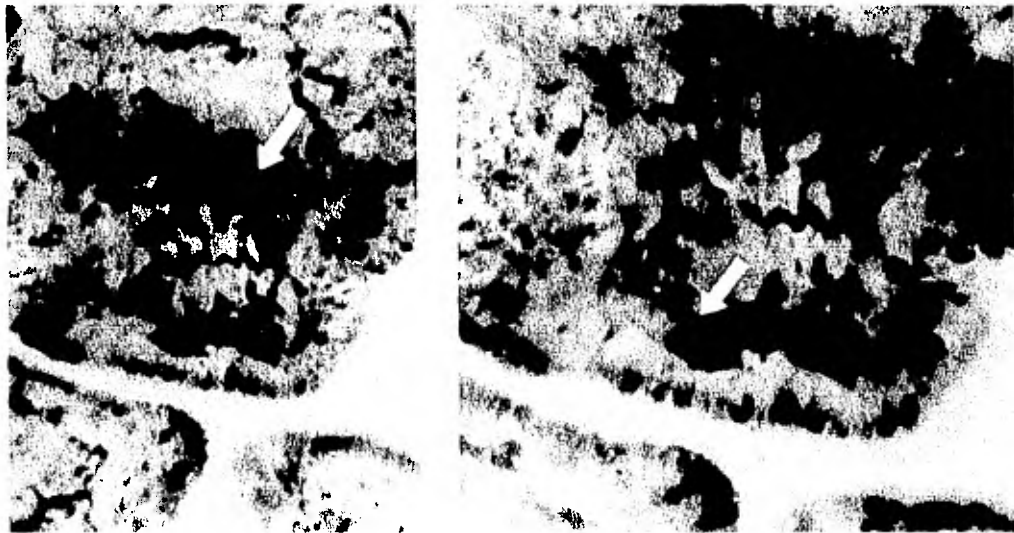


FIG. 53. (a y b). Fotografías del asa intestinal a mediano y gran aumento, para mostrar las células nerviosas y las fibras que forman el plexo (flechas). Método de Barroso-Moguel (25 y 40x).

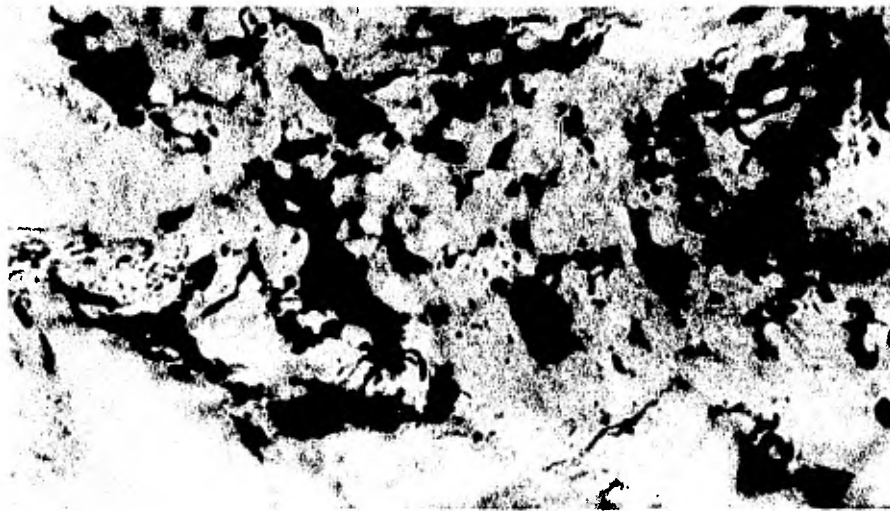
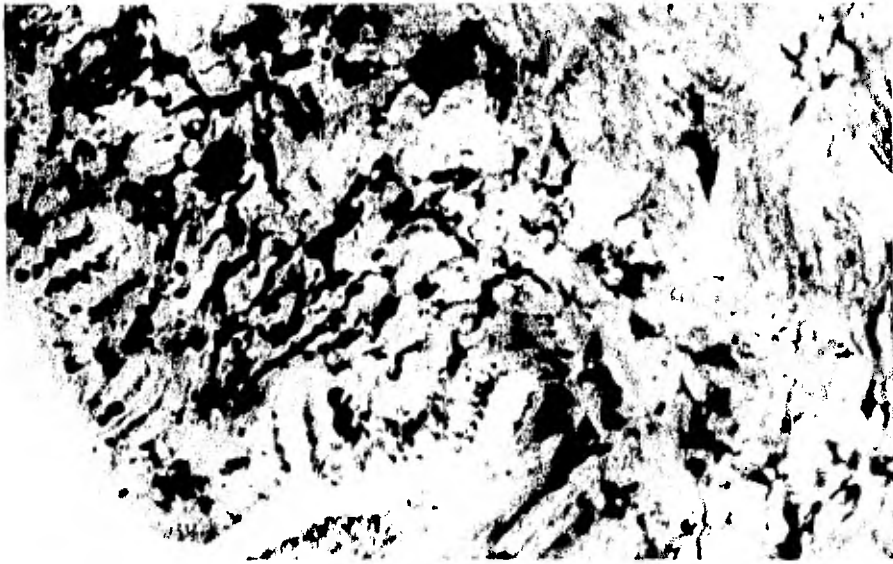


FIG. 54. (a y b). Corte de una parte del intestino. Se distinguen claramente las neuronas de las cuales salen fibras nerviosas que invaden la vellosidad y terminan en botones en la superficie epitelial. Método de Barroso-Moguel (25x).

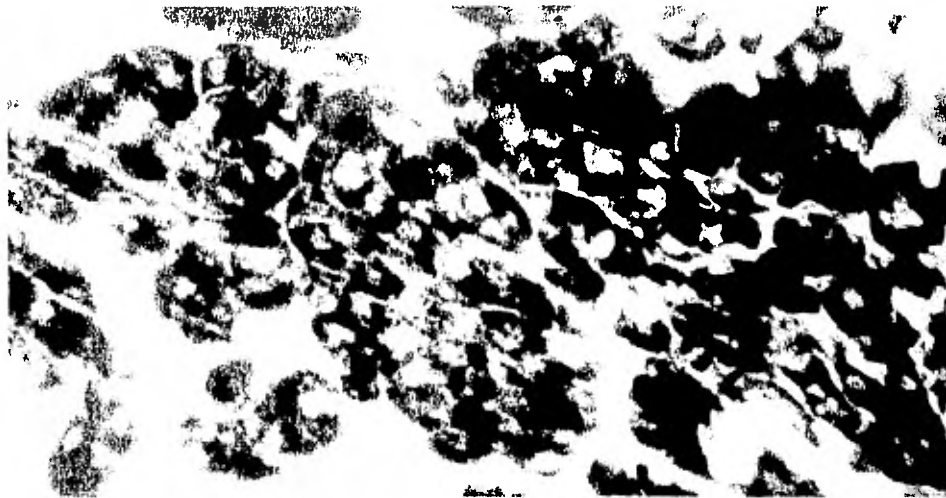


FIG. 55. En el buche se presenta un plexo nervioso con abundantes células nerviosas. Método de Barroso-Mexuel (25x).



FIG. 56. A mayor aumento observamos con detalle las neuronas con su citoplasma lleno de granulaciones argentafines y su núcleo es claro y pequeño. Método de Barroso-Mexuel (40x).

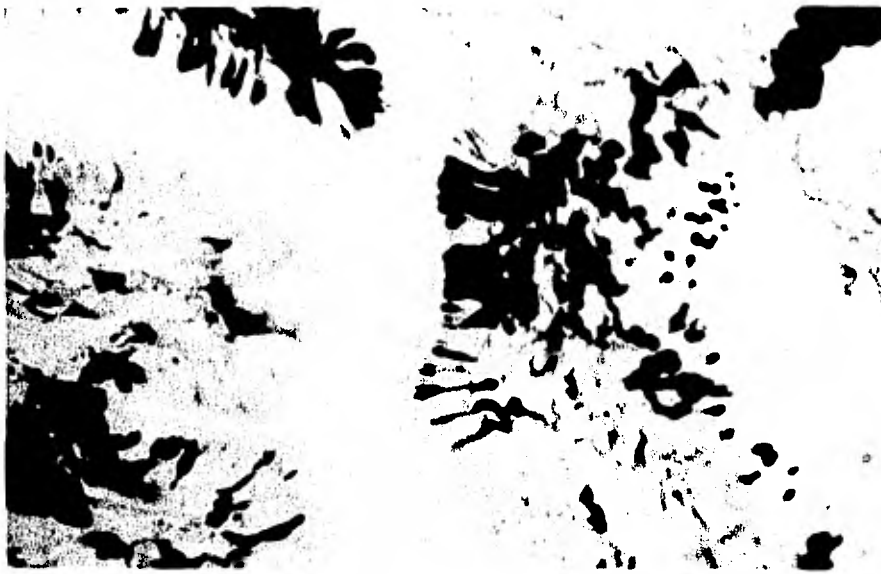


FIG. 57. Corte de una porción del buche en donde se observan los pliegues con su plexo nervioso. Método de Barroso-Moguel (25x).



FIG. 58. Parte del pliegue del buche en que se aprecian las prolongaciones nerviosas que alcanzan la superficie del epitelio para formar los botones sensitivos. Método de Barroso-Moguel (40x).



FIG. 59. Parte del pene en que se observa el plexo visceral situado en la capa muscular, hacia arriba se observa el epitelio con grumos argirófilos. Método de Barroso-Moguel (25x).

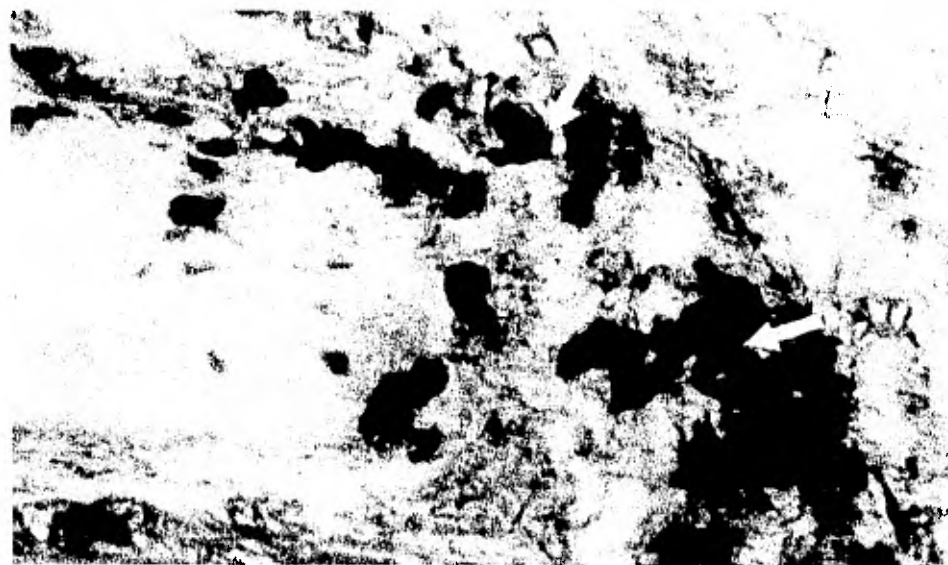


FIG. 60. Detalle de las células nerviosas argirófilas (flechas) del plexo intravisceral, y a la izquierda apenas es visible el epitelio. Método de Barroso-Moguel (25x).

ven entre las células y que recuerdan a las llamadas células de Kultschitzky de los batracios, aves y mamíferos (Costero y Barroso-Moguel, 1965; por Masson en 1966; Geraerts, 1976b).

La glándula genital anexa al saco en dardo, presenta también una inervación prominente. Está rodeada en la mitad de su pared externa por un plexo nervioso intervisceral (fig. 61) con cúmulos de 5 a 8 neuronas unidos por gruesas fibras nerviosas argentafines, ricas en serotonina, de las que parten fibrillas nerviosas que cruzan la capa muscular y alcanzan el tallo de las vellosidades del epitelio mucoso (fig. 62) a las que inervan hasta su extremo distal donde acaban en forma de bolas terminales. Este trayecto se ve acompañado por pequeños vasos capilares. En el epitelio mucoso no se ven elementos argentafines y su luz anfractuosa está vacía.

Para terminar con algunos de los ejemplos que hemos dado para explicar la inervación intravisceral, describiremos el saco en dardo, órgano que también presenta en su constitución una gruesa capa muscular. Aparece parcialmente rodeado por un plexo nervioso intervisceral, donde las neuronas y fibras nerviosas se agrupan en cadena y del que parten fibras nerviosas que lo conectan con los plexos nerviosos intraviscerales situados, uno en la parte más externa del órgano constituido principalmente por neuronas pequeñas, agrupadas en cúmulos y otro plexo más interno, profusamente distribuido tanto entre las fibras musculares como en la submucosa a la que inervan a nivel de todos sus repliegues (fig. 63).

4.2. Paraganglio y Sistema Argentafín

Otro hallazgo original que hemos visto al estudiar el sistema nervioso de Helix aspersa y que no hemos encontrado citado en ninguno de los traba-



FIG. 61. Corte de una parte de la glándula genital en donde se muestra una gruesa fibra nerviosa que la rodea, además parten fibrillas nerviosas que flexan hasta el extremo distal de la vellosidad. Método de Barroso-Moxuel (100x).

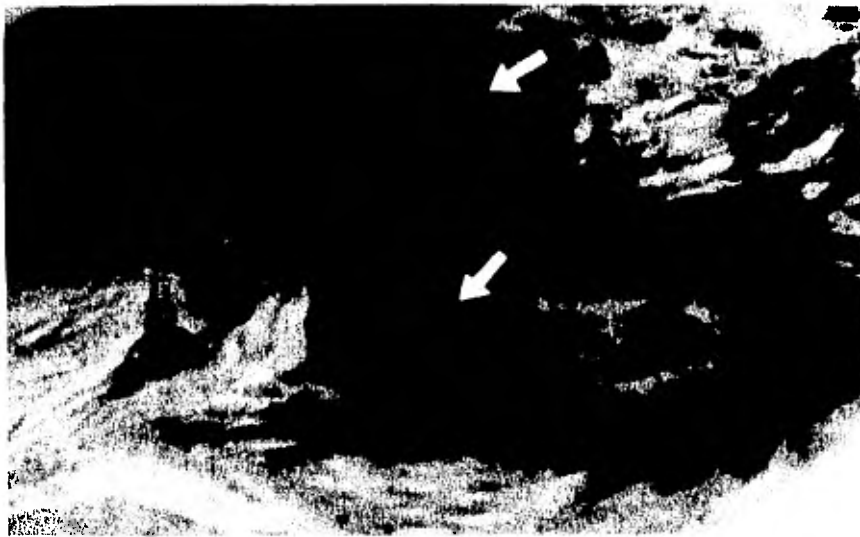


FIG. 62. A mayor aumento se aprecian las fibrillas nerviosas - (flechas) dentro de la vellosidad, formando las bolas terminales. Método de Barroso-Moxuel (250x).

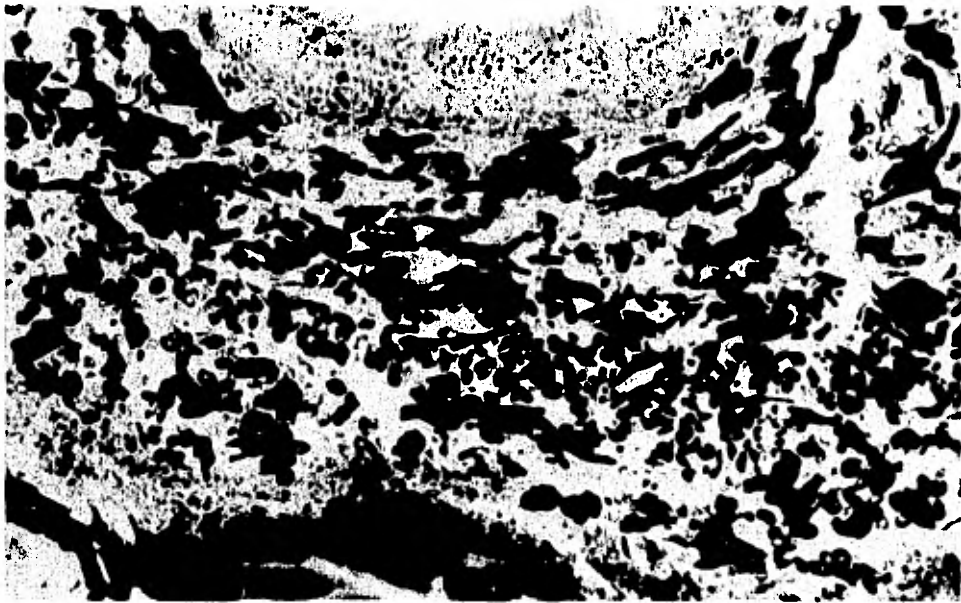


FIG. 63. Aspecto general del saco en dardo para mostrar la inervación del plexo intravisceral. Por arriba tenemos el tejido conectivo laxo y por encima de éste se localiza el epitelio, hacia el extremo opuesto, - se observa una parte de la glándula genital. Método de Barroso-Moguel (- 10x).

jos publicados, sólo Hyman en 1967 lo describe como "glándula suprapedal" - (de secreción mucosa exocrina), nos referimos a la presencia de una estructura que consideramos única y que corresponde a un paraganglio, elaborador de catecolaminas, como el que existe en los vertebrados y tan acuciosamente estudiado por el Maestro Costero y la Dra. Barroso-Moguel, desde 1962. Consideramos que forman parte de un sistema, el sistema argentafín, en su mayor parte ya descrito en páginas anteriores, y está representado por las -- neuronas con granulaciones, de los ganglios nerviosos cerebral, subesofágico, pleural, visceral, parietal y pedal, que elaboran catecolaminas y serotonina (Eranko, 1955b; Costero y Barroso-Moguel, 1962, 1963; por Kai-Kai, - 1979), así como por los plexos intersticiales, los interviscerales y los intraviscerales que elaboran serotonina (Dahl y col. 1966).

Le hemos dado el nombre de paraganglio teniendo como base tanto su ar - quitectura, como la afinidad histoquímica de las granulaciones por los metales de plata y oro y por las sales de cromo, (fig. 64).

Se trata de una estructura maciza "glandular neuroendocrina", única, - de forma alargada, que ocupa las dos terceras partes anteriores de la línea media de la base del caracol, colocada sobre los músculos del pie y por encima del plexo nervioso pedal y en un tramo situado por debajo del ganglio pedal (figs. 65 y 66). Muestra una vecindad inmediata con el conducto ex - cretor de la glándula genital que presenta numerosos repliegues anfractuo - sos. En los cortes longitudinales (fig. 67) anteroposteriores se ve que se extiende, desde el nivel de los músculos subesofágicos, hasta por debajo y por detrás del ganglio pedal. Tiene forma irregularmente cilíndrica que -- termina adelgazándose en su porción posterior.

En los cortes transversales (figs. 68 y 69) el paraganglio tiene forma de abanico extendido. No está limitado por una cápsula definida.



FIG. 64. Corte longitudinal del paraganglio donde se muestra la afinidad argento-africa de las células neurogénicas. Método de Barroso-Moguel (25 y 40x).

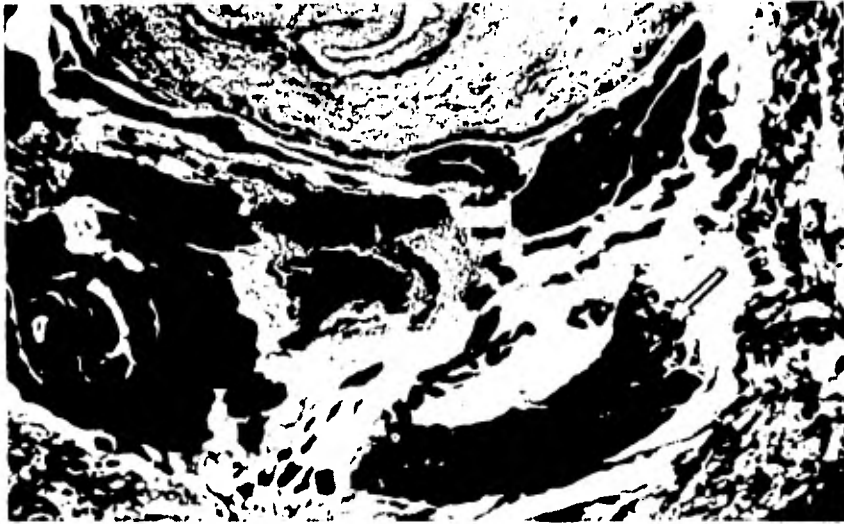


FIG. 65. Corte transversal en que se muestra la ubicación del paraganglio (flecha). Hacia el ángulo inferior derecho se distingue parte de los músculos del pie, hacia arriba diagonalmente se ve el ganglio pedal. Método de Río-Hortega (10x).



FIG. 66. Corte transversal que muestra al paraganglio situado sobre los músculos del pie y por encima del plexo nervioso pedal. Método de Barroso-Moguel (20x).



FIG. 67. Corte longitudinal del paraganglio en que se muestra -
(hacia arriba) la vecindad con un conducto excretor plegado. Método de -
Río-Hortega (10x).



FIG. 68. Corte transversal del paraganglio donde se aprecia la forma de "abanico", al centro y por arriba se observa el conducto tubular anfractuoso. Método de Río-Hortega (20x).



FIG. 69. Corte transversal del paraganglio en donde se muestra la relación que tienen respecto a la vecindad de la glándula genital (flecha) y el epitelio monoestratificado del conducto excretor. Método de Río-Hortega (16x).

El centro del abanico está compuesto por el conducto tubular anfractuoso - excretor de la glándula genital, revestido por un epitelio cilíndrico monoestratificado. El paraganglio lo encontramos constituido por un armazón de tractos conjuntivos que parten del centro del abanico y se abren hacia la periferie dejando entre ellos espacios angostos hacia el centro y más abiertos hacia la periferie, que aparecen ocupados por dos tipos de células. -- Unas de estas células tienen forma cuboidea, con núcleo redondo muy oscuro y citoplasma claro con granulaciones argentafines. Las otras células que están en mayor número, son piriformes o monopolares, con los núcleos densos situados en la periferie y su prolongación única orientada hacia el centro del abanico (figs. 70, 71 y 72). Tanto el citoplasma como su prolongación están totalmente llenos con granulaciones argentafines, que dan positiva la reacción histoquímica de las catecolaminas y las sales de cromo, por lo que pensamos que verosíblemente se trata de un paraganglio, como la médula suprarrenal de los vertebrados, con funciones semejantes (Costero y Barroso-Moguel, 1964) y que Osborne (1969) supone que hay un sistema neurosecretor que excita al corazón del Helix aspersa.

Además, como sucede en la médula suprarrenal de los vertebrados, vemos que entre los tractos de tejido conectivo, que lobulan en abanico al paraganglio, y las células cuboideas y piriformes, existen vasos capilares (fig. 72) de tipo sinusal limitados irregularmente por histiocitos (Bailey, 1944; Maximow y Bloom, 1944; Correa y Rodríguez-Pérez, 1950; Boyd y Mossman, 1975 y Ham, 1975).

4.3. Sistema Nervioso Superficial

Denominamos sistema nervioso superficial del caracol, a la inervación

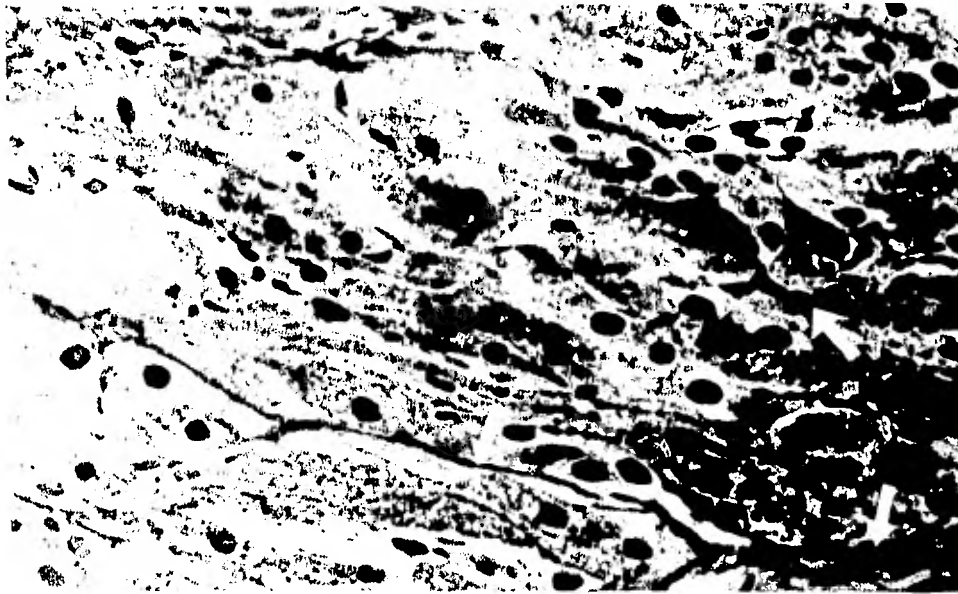


FIG. 70. Corte transversal del paraganglio para mostrar el armazón de tractos conjuntivos (flechas) y entre ellos se observan a las células piriformes del núcleo denso. Método de Río-Hortega (25x).



FIG. 71. Corte longitudinal que muestra las células de forma cuboidea y citoplasma con granulaciones argentafines. Método de Río-Hortega (40x).

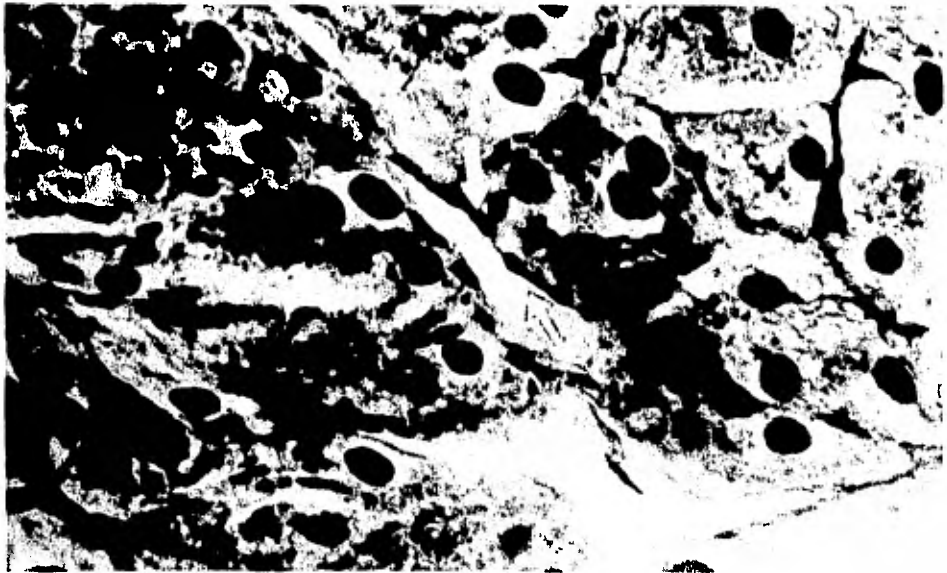


FIG. 72. Corte transversal del paraquardio en que se muestra que entre los tractos conjuntivos, existen vasos capilares de tipo sinusoide limitados por histiocitos (flechas). Método de Río-Hortega (40x).

tanto sensitiva que interviene en el tentáculo y pie, como la motora de estas dos estructuras y de la pared del manto, así como la inervación que presentan las glándulas serosas del pie y las mucosas de la piel y la masa visceral dorsal y determina la secreción. En resumen tenemos pues tres tipos de inervación superficial, una sensitiva, una motora y otra "vago-simpática" que interviene en la secreción glandular (Kerbut y col. 1970; Barker y col. 1975).

4.3.1. Inervación del Tentáculo

Como dijimos al principio, la inervación de los tentáculos se produce por fibras nerviosas sensitivo-motoras provenientes del ganglio cerebral, - en su porción anterior, el procerebro. Algunas de estas fibras hacen relevo en un plexo nervioso (figs. 73 y 74) situado en la base del tentáculo y constituido por 4 a 8 neuronas pequeñas y abundantes fibras nerviosas muy delgadas y anfractuosas que se cruzan entre sí y que vienen de o terminan a todo lo largo de la superficie del tentáculo en igualdad de densidad y de estructura (figs. 75 y 76) pero en el extremo distal se ven aún más densas, traspasan el epitelio cutáneo y alcanzan en forma de botones sensitivos la superficie aérea del órgano. Las fibras motoras unidas a las sensitivas, - están situadas a todo lo largo del eje central del tentáculo, formando un nervio de considerable espesor que está rodeado por fibras musculares lisas a las que delicadamente, y a todo lo largo del tentáculo inervan las fibras motoras.

4.3.2. Inervación Cutánea de la Masa Visceral y Pared Lateral.

Para completar el estudio de la inervación superficial del Helix asper-

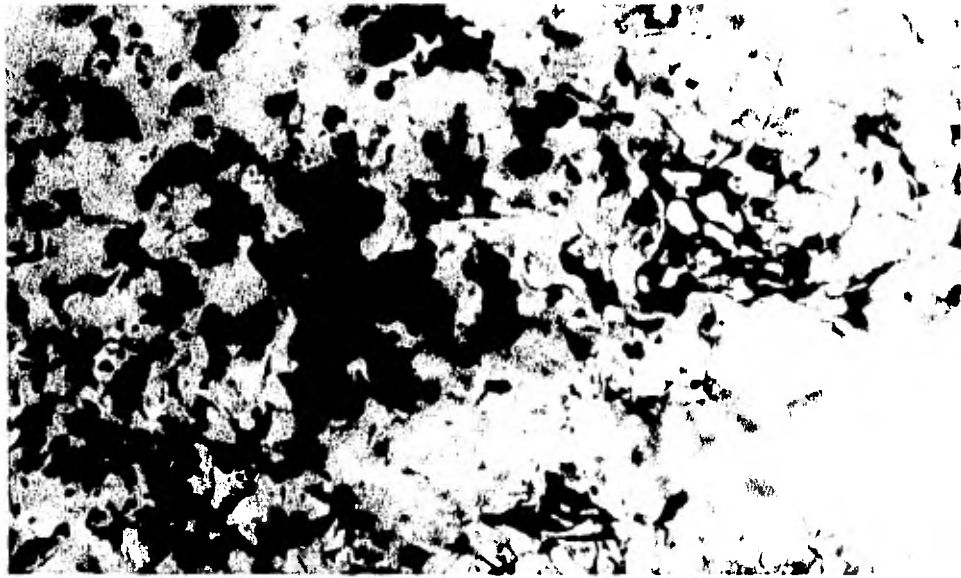


FIG. 73. Corte longitudinal del tentáculo posterior en que se muestra en la base, el plexo nervioso. Método de Barroso-Moquel (25x).

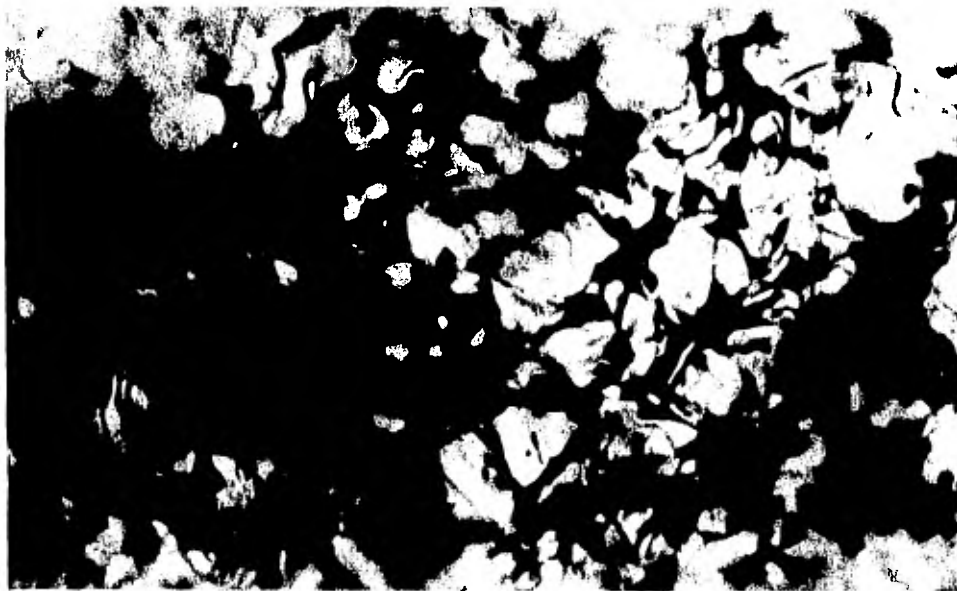


FIG. 74. Corte a mayor aumento para mostrar las células y fibras del plexo. Método de Barroso-Moquel (40x).



FIG. 75. Corte horizontal del tentáculo posterior para mostrar - la intensa inervación sensitivo-motora. Método de Barroso-Moquel (10x).

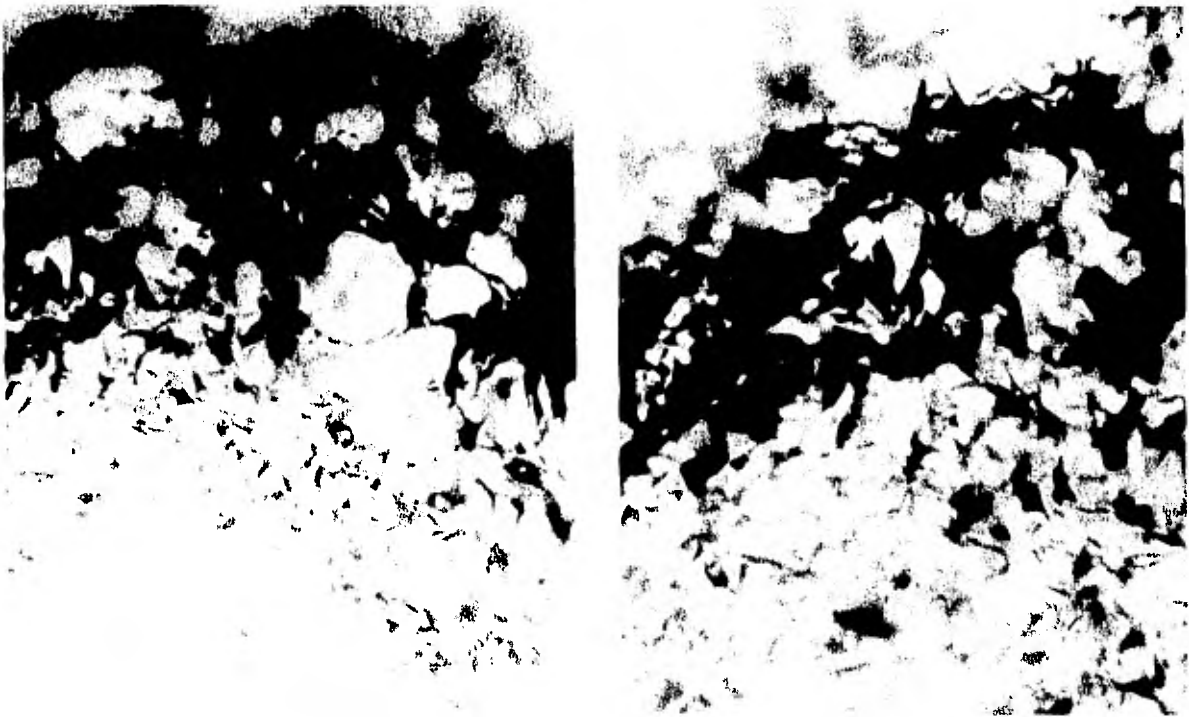


FIG. 76. (a y b). Microfotografías a menor y mayor aumento de la parte - distal del tentáculo, para mostrar el plexo. Método de Barroso-Moquel (25 y 40x).

sa, nos ocuparemos de describir y mostrar la gran profusión de fibras nerviosas encargadas de inervar las abundantes glándulas y células mucosas que lubrican la superficie cutánea del caracol cuando éste se encuentra fuera de la concha. Después de estudiar la superficie cutánea en más de 100 cortes, hechos en las tres dimensiones: longitudinal, transversal y horizontal, impregnados con la variante de Barroso-Moguel, vemos que es evidente que -- las glándulas mucosas tienen morfología distinta tanto en la vertiente de la masa visceral encorvada como en la pared lateral. Por esta razón también se modifica paulatina, pero sensiblemente la distribución de las fibrillas nerviosas que inervan a las glándulas mucosas. Esta distribución diferente, suponemos, que está ligada con la función.

La superficie externa de la masa visceral, que segrega mucho moco, está muy plegada; en su espesor las glándulas están muy desarrolladas, alcanzan hasta 100 micras de profundidad y las fibrillas nerviosas que las inervan provienen de los plexos nerviosos intersticiales del tejido conjuntivo-laxo subyacente, en forma de mechones que se disuelven en forma de plexos envolventes y así alcanzan la superficie externa (figs. 77 y 78).

Conforme seguimos hacia abajo de la vertiente de la masa visceral, vemos que las glándulas mucosas alcanzan menos profundidad y que su inervación es desde el principio plexiforme, a expensas de fibrillas nerviosas muy finas y delgadas que envuelven a las células mucosas casi una por una (fig.79).

Ya en la piel de la pared lateral, observamos que está menos plegada y que las glándulas son menos profundas, están constituidas por una o dos hileras de células mucosas de forma redondeada. Su inervación es muy intensa, aparece constituida en su base por neuronas aisladas muy argirófilas, con núcleo redondo muy pequeño y de cuyo citoplasma parten numerosas fibrillas



FIGS. 77 y 78. Porciones de la superficie externa de la masa - visceral encorvada. Se observa los plieques y el epitelio que cubre a las glándulas mucosas ovoides (huecos claros indicados con flechas), sobresaliendo de éstos el plexo nervioso. Método de Barroso-Mourel (25 y 40x).



FIG. 79 (a y b). En la vertiente de la masa visceral se observan pocas glándulas mucosas con inervación plexiforme, hay fibrillas nerviosas que envuelven a las células mucosas casi individualmente. Método de Barroso-Moguel (25 y 40x).

muy delgadas que se agrupan, desde la base de las células mucosas, formando un retículo denso que las rodea por todas partes hasta la superficie externa (figs. 80 y 81). Y en la porción más inferior de la pared lateral, las fibras tienden a engrosarse y a formar nudosidades que las refuerza (fig. - 82).

En el ángulo que forman la pared lateral y el pie, el epitelio vuelve a plegarse y forma gruesos surcos, contiene fibras nerviosas gruesas y rígidas que en la superficie están en forma de hermosos botones sensitivos -- (figs. 83, 84 y 85) y terminan en neuronas estrelladas o fusiformes que las conectan con los plexos nerviosos intersticiales yacentes en el tejido conjuntivo laxo y de los cuales ya nos hemos ocupado antes.

4.3.3. Inervación del Pie y de sus Glándulas.

En la superficie de apoyo del pie de Helix aspersa el epitelio cutáneo desaparece casi totalmente y lo encontramos constituido por una superficie casi lisa recubierta por una sola capa de células epiteliales apoyadas sobre tejido conjuntivo laxo muy denso en cuyo espesor hay numerosas glándulas de tipo seroso que desembocan en conductos glandulares rectos (fig. 86) en la superficie externa del pie. Con la variante de plata para fibras nerviosas de Barroso-Moguel, encontramos, entre las células epiteliales superficiales, múltiples botones nerviosos sensitivos que se continúan con gruesas fibras nerviosas en forma de mechones o pinceles que terminan en neuronas de forma a veces alargada, otras estrelladas y otras al parecer bipolares, formando plexos laxos (figs. 87 y 88) que se conectan en su parte profunda, con los plexos nerviosos intersticiales del pie, que ya hemos descrito en páginas anteriores.



FIG. 80. Corte en que observamos la piel de la pared lateral con menos pliegues. En pleno tejido conectivo se sitúan las células nerviosas y sus prolongaciones llegan al epitelio. Método de Barroso-Moguel (25x).

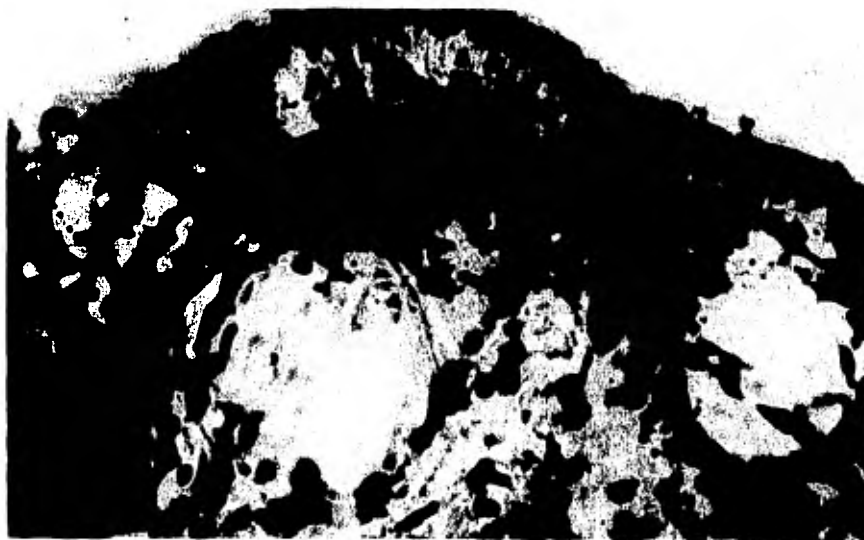


FIG. 81. Corte en que se muestra otro campo del plexo nervioso superficial. Se aprecian las células mucosas y al epitelio rodeados por las -- fibras nerviosas. Método de Barroso-Moguel (100x).



FIG. 82. Corte de la porción inferior de la pared lateral en que observamos que, las fibras nerviosas tienden a engrosarse y a formar nudosidades. Se distingue claramente la membrana epitelial (flecha). Método de Barroso-Moguel (100x).



FIG. 83. Corte en que se muestran las neuronas estrelladas o fusiformes, de las cuales salen fibras nerviosas gruesas que terminan en forma de botones sensitivos hacia la superficie epitelial. Método de Barroso-Moquel. (40x).



FIGS. 84 y 85. Microfotografías del útero que forman la pared lateral y el plic, para mostrar las venosas filares nerviosas que llegan al epitelio a manera de botones sensitivos (flechas). Músculo de Barroso-Moquel (100x).



FIG. 86. Corte longitudinal de una parte del pie en que se observa una glándula de tipo seroso con su conducto excretor recto. Método de Río-Hortega (6x).

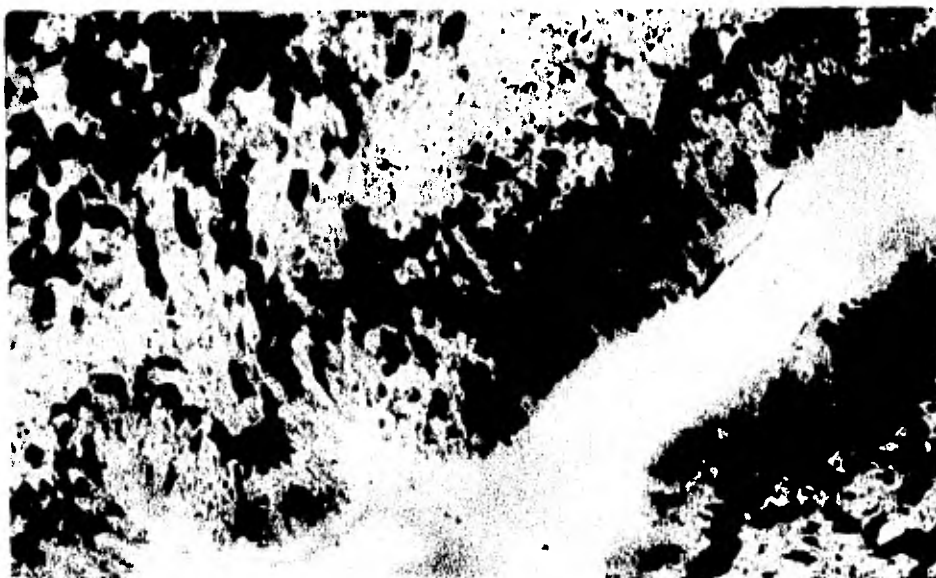


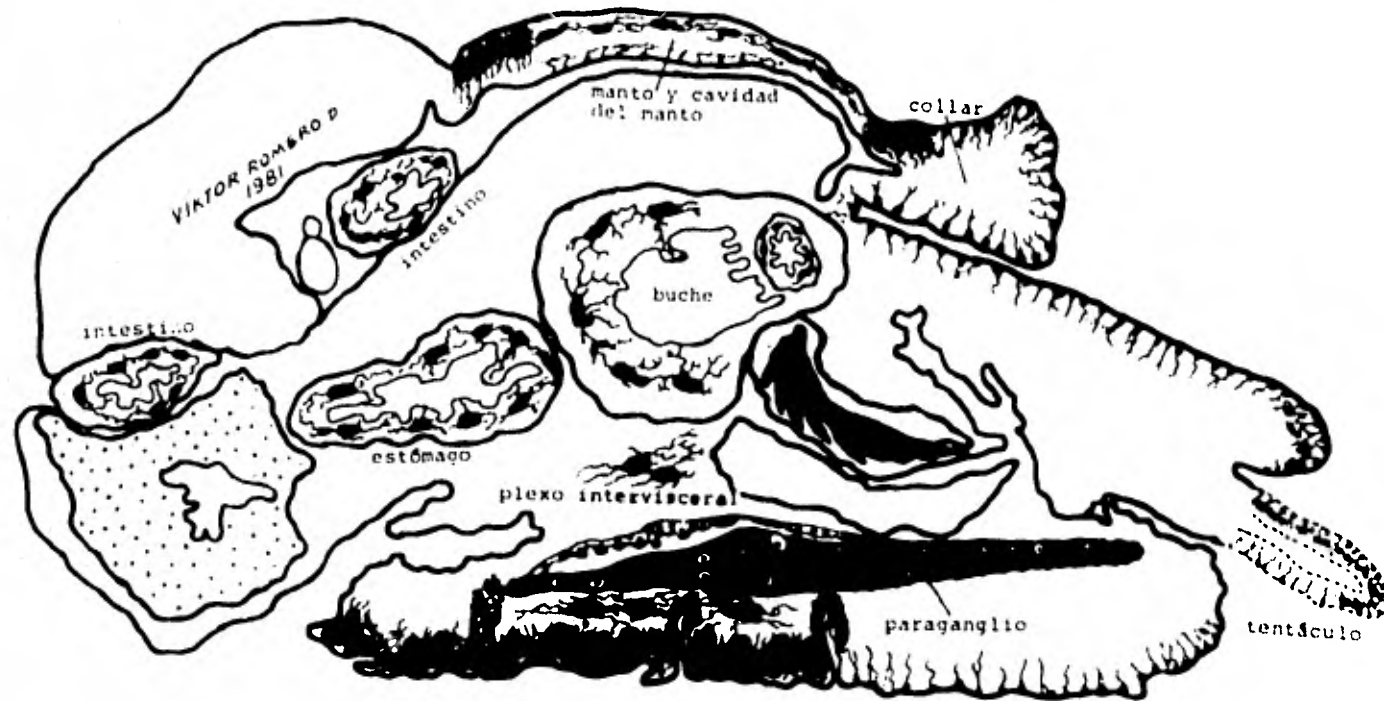
FIG. 87.



FIG. 88.

FIGS. 87 y 88. Cortes transversales del pie en dos zonas distintas, se observan a las células nerviosas polimorfas y sus fibras formando plexos laxos. Método de Barroso-Mocuel (16 y 25x).

CARACOL. (*Helix aspersa*) Corte longitudinal.



Plexos Nerviosos Viscerales: inervación de las mucosas.

Inervación Superficial: a la sensibilidad y de secreción mucosa.

Esquema en el que se presenta y se resume parte del sistema nervioso profundo con los plexos nerviosos (interviscerales, intraviscerales, del manto y del pie) y el paraganlio, así como también el sistema nervioso superficial.

5. CONCLUSIONES

El primer hecho que nos ha llamado la atención en el estudio de Helix aspersa, fué el de que los ganglios nerviosos, llamados en conjunto por algunos autores " ganglio cerebroide " o ganglio cerebral, no forman una estructura única, sino que se encuentran repartidos en distintos lugares entre los diversos órganos y estructuras del caracol, unidos por fibras nerviosas que los conectan entre sí formando un circuito cerrado y los conectan con los plexos nerviosos vecinos.

El segundo hecho, también en contraposición de lo que se describe en la bibliografía consultada, es de que la mayor parte de los ganglios nerviosos no son simétricos, debido seguramente a los movimientos de torsión que sufre el animal, desde el principio de su nacimiento; sino que son únicos, están desplazados a la derecha e izquierda de la línea media y sólo el ganglio cerebral y los bucales son simétricos, probablemente por estar unidos en la parte anterior del caracol, que prácticamente no sufre movimientos de torsión al entrar o salir el caracol de la concha.

Suponemos que los ganglios nerviosos formados por distintos tipos de neuronas tienen funciones diferentes. Unas son de tipo motor (Gillary y Kennedy, 1969; Pentreath, 1973) y otras son de tipo sensitivo, a las que se agregan las que tienen granulaciones argentafines productoras de catecolaminas y serotonina, estudiadas por Costero y Barroso-Moguel en 1962 con métodos histoquímicos y fluorescentes por Pentreath y Cottrell en 1973 y por Kai-Kai en 1979 mediante electrofisiología, determinándose así su función neurosecretora. Son más abundantes en los ganglios cerebral, visceral, subesofágico y pedal.

El tercer hecho, que pensamos es totalmente nuevo, pues no está descrito en la literatura revisada, se refiere a la existencia de un paraganglio cromafín, lo encontramos asociado con otras estructuras, como son los plexos nerviosos intersticiales, interviscerales e intraviscerales, el lateral y el pedal, constituyendo un sistema argentafín, muy semejante en estructura y función al que existe en los animales vertebrados.

En conclusión podemos decir que existe un sistema nervioso profundo y uno superficial, al primero pertenecen los seis incisos siguientes y al sistema nervioso superficial el último inciso de nuestras conclusiones.

1.- Los ganglios nerviosos son siete. Están dispuestos separadamente en el espesor del cuerpo del animal y unidos por fibras nerviosas que los relacionan entre sí y a los plexos nerviosos intersticiales. Se constituye así un circuito cerrado morfológico y funcional.

2.- Los ganglios nerviosos no son simétricos. Esto verosímelmente se determina por los movimientos en espiral que ejecuta el caracol al salir o entrar en su concha. Están formados por varios lóbulos y sólo el cerebral y los bucales tienen relación con la línea media. Casi todos contienen neuronas con granulaciones argentafines en su citoplasma.

3.- Encontramos la existencia, no descrita antes, de un paraganglio cromafín, elaborador de catecolaminas, situado a todo lo largo del pie del caracol, por debajo de los músculos subesofágicos y por encima de su músculo pedal.

4.- Integramos la existencia de un sistema argentafín con el hallazgo de un paraganglio que unido a los numerosos plexos nerviosos intersticiales, intra e interviscerales, a los subcutáneos y del pie; son elaboradores de -

catecolaminas y serotonina, dan positivas la reacción argentafín y a las sales de cromo, influyen en el funcionamiento de los movimientos rápidos defensivos de contracción del caracol.

5.- La inervación motora del músculo liso en las vísceras huecas está representada por la existencia de un plexo nervioso intramuscular (tampoco descrito antes para H. aspersa), es parecido a los plexos nerviosos de Meissner y Auerbach descritos en los mamíferos; además de la presencia de los plexos nerviosos intersticiales, interviscerales, lateral, del manto y pedal. Estos plexos están constituidos por cúmulos de neuronas y fibras nerviosas que sirven de relevo a las fibras nerviosas ganglionares y que envían sus fibras para la inervación profusa y muy especial de cada área vecina, sea visceral, glandular o cutánea.

6.- La inervación sensitiva es diferente en los distintos epitelios mucosos viscerales, en el epitelio del manto, en el cutáneo y en el pie, así como en el tentáculo.

7.- Encontramos tres tipos de fibras nerviosas en la inervación superficial: las sensitivas con sus botones iniciales en el pie; las fibras motoras en los músculos lisos y contráctiles y las fibras nerviosas en forma de plexos terminales que intervienen en la secreción de las glándulas mucosas cutáneas.

6. BIBLIOGRAFIA.

- ANDREW, W. (1959). Textbook of Comparative Histology. University Press, New York. pp. 527-530, 553-554.
- BARKER, J.L.; M.S. IFSHIN y H. GAINER. (1975). Studies on bursting pacemaker activity in molluscan neurones III: Effects of hormones. Brain Res. 84: 502-513.
- BARNES, R.D. (1977). Zoología de los Invertebrados. Edit. Interamericana. - México, pp. 307-354.
- BARROSO-MOGUEL, R. (1963). Planeación de un sistema argentafín. En: Progresos recientes en las bases morfológicas de la hipertensión arterial. Arch.-Inst. Cardiol. Méx. 33: 345.
- BARROSO-MOGUEL, R. y A. VARGAS-SOLANO. (1963). Acción de la reserpina sobre las células de Kultschitzky. Gac. Méd. Méx. 93: 1109.
- BARROSO-MOGUEL, R. e I. COSTERO. (1964). Bases histoquímicas de los síndromes hipertensivos en los tumores que elaboran neurohormonas. Libro Conmemorativo del Primer Centenario, Acad. Nal. Med. Méx. I: 13-28.
- BARROSO-MOGUEL, R. e I. COSTERO. (1964). Significado histoquímico de las sustancias argenterreductoras. Libro Conmemorativo del Primer Centenario, Acad. Nal. Med. Méx. I: 28-35.
- BARROSO-MOGUEL, R. e I. COSTERO. (1965). Un sistema argentafín que interviene en la regulación de la presión arterial. Arch. Inst. Cardiol. Méx. 35 : 264.
- BENJAMIN, P.R. (1978). Endogenous and synaptic factors affecting the bursting of double spiking molluscan neurosecretory neurones (Yellow cells of Lymnaea stagnalis). In "Abnormal Neuronal Discharges" (Edited by Chalazanis N. & Boisson M.). Raven Press, New York.

- BERLIND, A. (1977). Cellular dynamics in invertebrate neurosecretory systems. *Int.Rev. Cytol.* 49: 171-251.
- BOID, H. y W.H. MOSSMAN. (1975). *Embriología Humana*. Cuarta edición. Edit.- Interamericana. México. pp. 538.
- BRACE, R.C. y J. QUICKE. (1980). Neural control of radular retractor muscles of the pulmonate snail, Planorbis corneus (L.): Functional anatomy and properties of neuromuscular units. *J. exp. Biol.* 86: 115-133.
- BUCHER, O. (1961). *Histología y Anatomía Microscópica Humana*. Salvat Editores, S.A. México. pp. 354.
- BULLOCK, T.H. y G.A. HORRIDGE. (1965). *Estructure and function in the Nervous Systems of Invertebrates*. Vol. II. W.H. Freeman and Company. San Francisco. pp. 1284-1342.
- CORDIER, R. y L. LISON. (1930). Etude histochimique de la substance chromo-argentaforme de la cellule de Kultschitzky. *Bull. Histol. appl. Physiol.* 7: 140.
- CORREA, A. y A.P. RODRIGUEZ. (1950). *Anatomía Microscópica*. Tomo I. Medellín Colombia. pp. 45, 88-90.
- COSTERO, I.; R. BARROSO-MOGUEL y M. GUERRERO. (1963). Demostración de Catecolaminas en los tumores neurogénicos. V Congr. Intern. Patol. Clin. Méx.
- COSTERO, I. y R. BARROSO-MOGUEL. (1964). El sistema argentaforme. Libro Conmemorativo del Primer Centenario, Acad. Nal. Med. Méx. I: 43-47.
- COSTERO, I. y R. BARROSO-MOGUEL. (1977). Sobre algunos componentes poco conocidos del Sistema Nervioso Periférico. *Rev. Inst. Nal. Neurología. Méx.* 6: 1.
- COTTRELL, G.A. y B. POWELL. (1971). Formation of serotonin by isolated serotonin-containing neurones and isolated non-amine containing neurones. *J.* --

Neurochem. 18: (3), 1695-1697.

DAHL, H.H.; B. FALCK; C. VON MOCKLENBURG; H. MYHRBERG y E. ROSENGREN. (1966). Neuronal localization of dopamine and 5-hydroxytryptamine in some mollusc. - Z. Zellforsch. 71: 489-498.

ERANKO, O. (1955b). Distribution of fluorescence islets, adrenaline and noradrenaline in the adrenal medulla of hamsters. Acta Endocr. 18: 174.

ERSPAMER, V. y B. ASERO. (1952). Identification of enteramine, the specific hormone of enterochromaffin cell system, as 5-hydroxytryptamine. Nature, -- Londres. 169: 800.

FERNANDEZ, J. (1966). Nervous Systems of the snail Helix aspersa. 1. Structure and Histochemistry of ganglionic sheath and neuroglia. Comp. Neur. 127: 157-182.

FISCHEL, A. (1944). Compendio de Embriología Humana. Editora Nacional, S.A. México. pp. 127-128.

FRAZIER, W.T.; E.R. KANDEL; I. KUPFERMANN; R. WASIRI y R.E. COGGESHAL. - - (1967). Morphological and functional properties of identified neurons in -- the abdominal ganglia of Aplysia californica. J. Neurophysiol. 30: 1289.

GERAERTS, W. (1976b). The role of the lateral lobes in the control of growth and reproduction in the hermaphrodite snail Lymnaea stagnalis (L). Gen. comp. Endocr. 29: 97-108.

GEREN, B.B. y F.O. SCHMITT. (1954). The structure of the Schwann cell and its relation to the axon in certain invertebrates nerve fibers. Proc. Nat.-Acad. Sci. 40: 863-870.

GILLARY, H.L. y D. KENNEDY. (1969). Neuromuscular effects of impulse pattern in a crustacean motoneuron. J. Neurophysiol. 32: 607-612.

GRASSE, P.P.; R.A. POISSON y O. TUZET. (1976). Zoología: Invertebrados. To-

ray-Masson, S.A. España. Tomo I. pp. 396-421.

GRASSO, R. (1954). Sobre las células argentafines de la uretra y de la glándula prostática. Arch. Histol. norm. y pat. 5: 227.

HAM, A.W. (1975). Tratado de Histología. Séptima edición. Edit. Interamericana. México. pp. 679.

HERRERA, J.M. (1954). Repertorio Técnico de Métodos de Impregnación Metálica. Imprenta Nacional. Panamá.

HILLARP, N.A. y B. NILSON. (1954). The structure of the adrenaline and norepinephrine containing granules in the adrenal medullary cells with reference to storage and release of the sympathomimetic amines. Acta physiol. scand. 31: 79.

HYMAN, L.H. (1967). The Invertebrates: Mollusca I. Mc Graw-Hill Book Company. U.S.A. vol. VI. pp. 548-650.

KAI-KAI, M.A. (1979). Electrophysiology and Pharmacology of neurosecretory cells in the brain of Helix aspersa. Comp. Biochem. Physiol. 64A: 493.

KANDEL, E.R. (1979). Microsistemas de neuronas. Investigación y Ciencia. -- edición en español de Scientific American. 38: 37-48.

KERKUT, G.A. y B. TAYLOR. (1956). The sensitivity of the pedal ganglion of the slug to osmotic pressure changes. J. Exp. Biol. 33: 493-501.

KERKUT, G.A.; M. FRENCH y R.J. WALKER. (1970). The localization of axonal pathways of identified neurones in Helix aspersa, using the dye Procion yellow M-4R. Comp. Biochem. Physiol. 32: 681-690.

KERKUT, G.A.; I.D.C. LAMBERT; R.J. GAYTON; J.E. LOKER y R.J. WALKER. (1975). Mapping of nerve cells in the subesophageal ganglia of Helix aspersa. Comp. Biochem. Physiol. 50A: 1-25.

KUPFERMANN, I. y E.R. KANDEL. (1970). Electrophysiological properties and -

- functional interconnections of two symmetrical neurosecretory clusters (bag cells) in the abdominal ganglia of Aplysia sp. J. Neurophysiol. 33: 865-876.
- LATTES, R. (1950). Nonchromaffin paraganglioma of ganglion nodosum, carotid body and aortic-arch bodies. Cancer. 3: 667.
- LEAKE, L.D. (1975). Comparative Histology: An Introduction to the Microscopic Structure of Animals. Academic Press. New York. pp. 246-268.
- LOH, Y.P. y H. GAINER. (1975b). Low molecular weight specific proteins in molluscan neurones. II Processing, turnover and transport. Brain Res. 92: 193-205.
- LOKER, J.L.; G.A. KERKUT y R.J. WALKER. (1975). An electrophysiological, pharmacological and fluorescent study of twelve identified neurones from the brain of Helix aspersa. Comp. Biochem. Physiol. 50A: 443-452.
- MARTINEZ, S.R.; G. ARAKELOV y B. HOLMGREN. (1978). Diversos tipos de actividad rítmica en neuronas centrales de Zachrysia guanensis. Trabajo realizado en el Inst. de Inv. Fund. del Cereb. Acad. Ciencias de Cuba.
- MAXIMOW, A.A. y W. BLOOM. (1944). Textbook of Histology. Fourth edition. W. B. Saunders Company. U.S.A. pp. 323.
- OSBORNE, N.N. y G.A. COTTRELL. (1969). A neurosecretory system terminating in the Helix heart. Comp. biochem. Physiol. 28: 1455-1459.
- PENTREATH, V.W. (1973). Effect of stimulating a central giant serotonin neuron on peripheral muscles in the snail Helix pomatia. Experimentia. 29: 540-542.
- PENTREATH, V.W. y G.A. COTTRELL. (1973). Uptake of serotonin, 5-hydroxytryptophan, and other neurones in the central nervous system of the snail Helix pomatia. Z. Zellforsch. 143: 21-35.
- PENTREATH, V.W. y G.A. COTTRELL. (1974). Anatomy of the giant dopamine-con-

- taining neuron in the left pedal ganglion of Planorbis corneus. Cell. Tiss. Res. 151: 369-384.
- PURCHON, R.D. (1977). The Biology of the Mollusca. Pergamon Press. New York. pp. 531.
- REINGOLD, E.C. y A. GELPERING. (1980). Feeding motor programe in Limax. II Modulation by sensory inputs in intact animals and isolated central nervous systems. J. exp. Biol. 85: 1-19.
- RIO-HORTEGA, P. del. (1943-1945). El método del carbonato argéntico. Revisión general de sus técnicas y aplicaciones en Histología normal y patológica. Arch. Histol. norm. y pat. 1: 165-329, 1942-1943; 2: 231-577, 1945.
- SCHLUE, W.R.; A. SCHLIEP y W. WOLFANG. (1980). Fluorescence marking of neuropile glial cells in the central nervous system of the leech Hirudo medicinalis. Cell. Tissue Res. 209: 257-269.
- SHERMAN, E.W. y V.G. SHERMAN. (1976). The Invertebrates: Function and Form. A Laboratory guide. Second edition. Mc Millan Publishing Co. Inc. New York. pp. 236-237.
- WILLOWS, A. (1971). Giant cells in mollusk. Scient. Amer. 224: (2), 68-75.