

ASPECTES MORFOLÒGICS DE LA CAVITAT PALLIAL DELS OPISTOBRANQUIS AMB ESPECIAL REFERÈNCIA ALS ÒRGANS RESPIRATORIS

Comunicació presentada el dia 18 de maig de 1978

per

MANUEL BALLESTEROS I VÁZQUEZ

Dept. de Zoologia (Invertebrats). Fac. Biologia, Universitat de Barcelona

La cavitat pallial dels opistobranquis, quan es presenta completament desenvolupada, té els mateixos elements que formen als prosobranquis el complex pallial, com són la brànquia, l'osfradi i la glàndula hipobranquial. Aquestes tres estructures són situades en el sostre de la cavitat pallial, mentre que el recte i el conducte genital són al terra. Ara bé, a causa dels fenòmens de detorsió de la massa visceral i a la forta tendència que hom pot observar en aquest grup a la reducció i, fins i tot la desaparició de la cavitat pallial, els òrgans d'aquest complex pateixen modificacions molt interessants, principalment en allò que fa referència a la brànquia.

Són ja clàssics els estudis de PERRIER I FISCHER (1911) sobre la cavitat pallial dels opistobranquis i, en especial, dels Cephalaspidea. En aquest grup podem trobar els més primitius de tots, puix que a més del caràcter típicament testaci d'un bon nombre d'espècies, és possible observar certs caràcters propis de l'organització dels prosobranquis, com per exemple, diversos graus d'estreptonèuria en el sistema nerviós. Serà, per tant, en aquest grup on podrem trobar una cavitat pallial més desenvolupada.

Com molt bé assenyalen els autors abans esmentats, la cavitat pallial dels Cephalaspidea sofreix una rotació cap a la dreta com a resultat de la detorsió, i així l'obertura pallial es troba també dirigida cap a aquesta banda (fig. 1). Les commissures anterior i posterior de l'obertura pallial dels opistobranquis corresponen a les commissures esquerra i dreta dels prosobranquis respectivament. D'aquesta rotació resulta que el plec sutural que divideix el mantell de la cavitat pallial en els lòbuls supra i infrapallial, lateral en els prosobranquis, passa

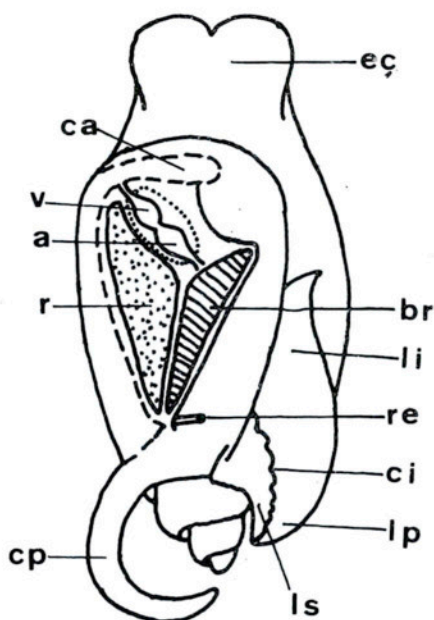


FIG. 1. — Organització general de la cavitat pallial en els Cephalaspidea. a. aurícula; br. brànquia; ca. comissura anterior; ci. cresta interlobular; cp. cec pallial; es. escut cefàlic; li. lòbul infrapallial; lp. lòbul parietal; ls. lòbul sutural; r. ronyó; re. recte; v. ventricle. (Segons PERRIER i FISCHER.)

a ser posterior en els Cephalaspidea. Per altra banda, el lòbul infrapallial, en recolzar-se sobre la massa visceral s'hi fusiona amb ella (fig. 2). Així, doncs, la cavitat pallial queda delimitada superiorment pel lòbul suprapallial en estreta relació amb l'última espira de la closca la qual revesteix interiorment, i inferiorment pel lòbul infrapallial, en relació amb la massa visceral. És aquest lòbul infrapallial el que en les formes més evolucionades contribuirà al recobriment de la closca per part del mantell mitjançant una prolongació anomenada expansió pallial epicoclear.

El fons de la cavitat pallial continua per un conducte que s'acaba en cul de sac. És el cec pallial. Aquest diverticle és recorregut dorsalment i ventral per dues protuberàncies que fan prominència cap a la llum del cec i que s'anomenen els rafes superior i inferior. Aquests rafes presenten els seus epitelis fets per cèl·lules ciliades de manera que a tot el llarg del cec pallial hi ha dues bandes ciliades que facilitarien, a causa del constant moviment dels cilis, la circulació d'aigua a la cavitat pallial i a la renovació de l'aigua que envolta la brànquia. Malgrat que la presència del cec pallial és constant als Cephalaspidea (PERRIER i

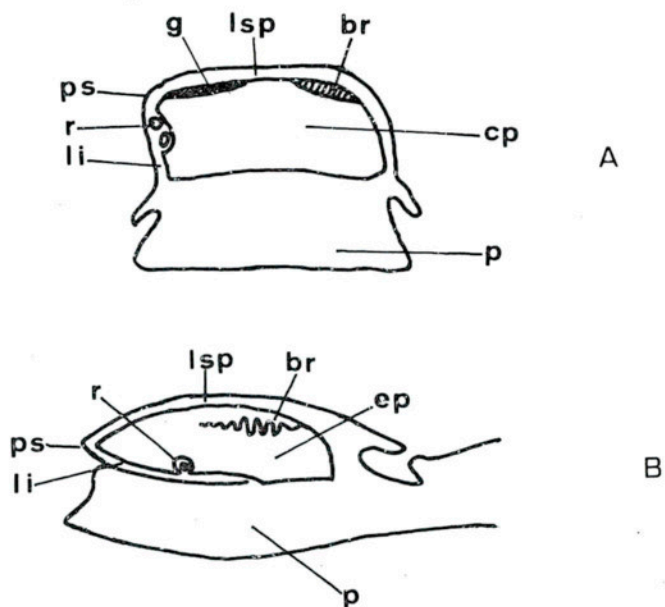


FIG. 2. — Talls comparatius de la cavitat pallial dels prosobranquis (A) i dels opistobranquis (B) en un pla paral·lel a la fissura pallial. br. brànquia; cp. cavitat pallial; g. glàndula mucosa; li. lòbul infrapallial; lsp. lòbul suprapallial; p. peu; ps. plec sutural; r. recte. (Segons PERRIER i FISCHER.)

FISCHER), no ho és tant la seva disposició, ja que es pot enrotllar en hèlix seguint les espirals de la closca i restar totalment independent de la massa visceral a les formes més primitives, o bé fusionar-s'hi. També pot enrotllar-se en forma d'una espiral subplana i acabar el seu cul de sac a les proximitats de la comissura posterior de l'expansió pallial epicoclear. Es diu en aquest cas que el cec pallial és exògir.

L'osfradi és un òrgan eminentment típic d'una cavitat pallial ben desenvolupada que inclou una brànquia. Fa temps que se sap que la seva funció és olfactiva, però modernament HULBERT i YONGE (1934) han proposat que la funció principal seria calcular la quantitat de sediments de l'aigua que envoltarà la brànquia. L'osfradi dels Cephalaspidea es presenta com una protuberància arrodonida, situada una mica més endavant de la brànquia. A més a més de les cèl·lules glandulars, en mig de les cèl·lules de l'epiteli osfradial, ciliades, existeixen terminacions nervioses en contacte amb el gangli osfradial subjacent (MERTON, 1920).

La glàndula hipobranquial dels opistobranquis, quan es presenta, ocupa un àrea difusa i difícil de delimitar. Es coneix molt poc la histologia i la fisiologia d'aquesta glàndula, no tan sols en els opistobranquis, sinó en els mateixos prosobranquis on forma àrees glandulars als dos costats de les brànquies al sostre de la cavitat pallial. A més de la secreció mucosa que aglutinaria les partícules en suspensió de l'interior de la cavitat pallial, s'ha comprovat que aquestes glàndules elaboren també substàncies proteiques i tòxiques, i fins i tot pigment (porpra de *Murex* als prosobranquis).

Aquesta glàndula passa en els Cephalaspidea per diferents situacions, puix que, si bé la d'*Acteon* desenvolupada es troba al terra pallial i fins i tot entra dins del cec, i la de *Ringicula* passa pel mig del recte i de la brànquia *Scaphander*, en canvi, no en té. Entre aquests dos extrems es poden observar diferents graus de regressió de la glàndula com a *Acera*.

Referent a la brànquia, cal dir que la seva estructura determinà el que KÖHLER donés el nom particular de brànquia plegada. Certament, no és res més que un plec de la paret interna del mantell que, en les formes més evolucionades, es pot presentar com a fulletes branquials a un sol costat o als dos de la làmina branquial horitzontal. La inserció de la brànquia en el sostre de la cavitat pallial el divideix en dos: una regió prebranquial situada a l'esquerra de la brànquia on es troben el ronyó i el cor, i la regió postbranquial a la dreta de la brànquia, caracteritzada per la presència de diferents àrees glandulars com la hipobranquial.

La brànquia dels Cephalaspidea acostuma a ser una làmina allargada, lleugerament triangular, que va des de les proximitats de la commissura anterior de la cavitat pallial fins al fons d'aquesta, en el lòbul infrapallial, passant per damunt del recte. La seva estructura correspon al tipus plegat de KÖHLER, però els plecs es poden presentar a un sol costat de la làmina (tipus unipectinat) com a *Gastropteron* o als dos costats (tipus bipectinat). Els plecs de la làmina horitzontal es poden complicar i donar origen a plecs de segon i tercer ordre com passa a *Scaphander*. Les porcions anterior i posterior de la brànquia gaudeixen generalment de plecs i correspondrien als mesenteris anterior i posterior de Bergh. Malgrat això, en aquests dos nivells es podria fer l'hematosi a causa de la presència de nombroses llacunes sanguínies.

L'extrem anterior lliure de la brànquia tendeix a dirigir-se cap a l'obertura pallial; ara bé, a causa dels diversos graus de rotació que presenta la cavitat pallial en els Cephalaspidea, es pot trobar a la brànquia dirigida cap endavant (*Acteon*), cap a la dreta (*Acera*, *Scaphander*)

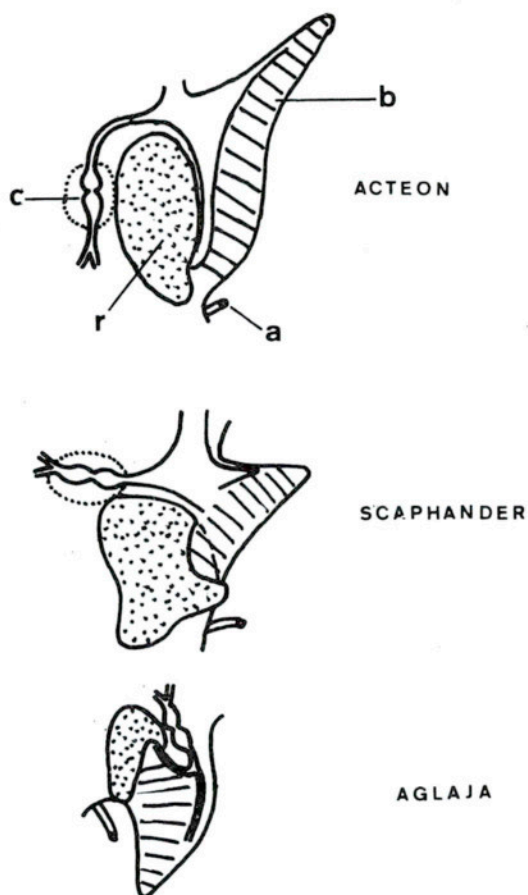


FIG. 3. — Disposició de la brànquia respecte al ronyó, cor i recte en tres espècies de Cephalaspidea
 a. anus; b. brànquia; c. cor; r. ronyó. (Segons HOFFMANN.)

o àdhuc cap endarrera (*Aglaja*), amb el consegüent desplaçament dels òrgans anexos, o sigui, ronyó, cor i recte (fig. 3). La brànquia, encara que per terme general ben desenrotllada en aquest grup, tendeix a reduir-se a la família Diaphanidae i fins i tot arriba a faltar en algunes espècies de *Toledonia* on en contrapartida es produeix una vascularització del sostre de la cavitat pallial.

Una vegada observada l'estructura de la cavitat pallial i òrgans anexos en els Cephalaspidea, repassarem la disposició d'aquests en els altres grups d'opistobranquis.

En els Aplysioacea, la cavitat pallial es redueix molt; no obstant, a expenses de dues expansions tegumentàries, els paràpodes, es forma una altra cavitat, la cavitat parapodial, on es troba allotjada la brànquia plegada; aquesta es caracteritza perquè s'insereix en cercle en el cos; ara bé, la reducció de la cavitat pallial produeix que amb freqüència la brànquia es projecti a l'exterior (*Aplysia*). La contracció de la porció dels paràpodes que forma la cavitat parapodial determina l'expulsió de l'aigua que conté, la renovació de l'aigua en contacte amb la brànquia i la capacitació a certes espècies d'efectuar lleugers moviments retrògrads, puix que la cavitat parapodial s'obre cap endavant. En aquesta cavitat s'obren l'anús i els orificis renal i genital. Glàndula hipobranquial i osfradi es presenten en els Aplysioacea.

Els Sacoglossa són un grup amb variades diferenciacions morfològiques. Existeixen tant formes testàcies com nues. La cavitat pallial tant es presenta com no i apareixen unes curioses modificacions del dors com paràpodes i papilles. La cavitat pallial existeix en les formes amb petxina, famílies Arthessidae, Bertheliniidae i Oxyroidae, les quals posseeixen a la vegada a dintre d'ella una brànquia de tipus plegat, situada transversalment. Donen bona nota d'això els treballs antics de MAZZARELLI (1892) i PELSENER (1894), i més modernament els de MARCUS (1957). En aquestes famílies es pot observar la cavitat pallial oberta a la dreta del cos, l'existència d'un osfradi i d'una glàndula hipobranquial, aquesta última generalment força difosa com en *Berthelinia* (BABA, 1961) situada al darrere de la brànquia com en *Oxyroides* i *Lobiger*.

Els Sacoglossa no testàcies, els subordres Polybranchiacea i Elysioacea manquen de cavitat pallial i per tant de brànquia, osfradi i glàndula hipobranquial. Hom suposa que la respiració és tegumentària a nivell semblant a papilles dorsals (*Hermaea*, *Stiliger*) o paràpodes (*Elysia*, *Thuridilla*).

Els Thecosomata formen un grup de molluscs pelàgics en els quals el peu es troba modificat en aletes per nedar. La cavitat pallial apareix generalment en aquest grup, però pot ocupar una posició dorsal respecte a la massa visceral (*Spiratellidae* i *Peraclididae*) o ventral (*Cavolinidae*, *Cymbuliidae*). Aquest últim cas es deu a una torsió de 180 graus que sofreix la massa visceral respecte als òrgans del complex pallial. Únicament les espècies de *Peraclis* i *Cavolinia* posseeixen una brànquia de tipus plegat, en *Peraclis* situada a la zona ventral de la cavitat pallial. La glàndula hipobranquial substitueix en els *Spiratellidae* i *Cavolinidae*, ocupant una gran porció de la cavitat pallial (ROSKIN, 1925). L'osfradi s'hi troba en forma d'una banda ciliada en la porció anterior (Euthecosomata) o en forma d'una protuberància

allargada a la paret dorsal (Pseudothecosomata). Els Desmopteridae encara que no tenen cavitat pallial, posseeixen un osfradi a la regió ventral dreta.

En el petit ordre dels Runcinacea la cavitat pallial és molt reduïda. La brànquia és rudimentària. És formada per diverses pínules que es disposen generalment en l'extremitat posterior del cos a la dreta de l'anús (*Runcina*), o al seu voltant en *Runcinella*. GHISELIN considera la brànquia de *Runcina setoensis* com corresponent al tipus plegat. No existeix osfradi.

Els Notaspidea són els últims opistobranquis que tenen traces de la cavitat pallial. Aquesta apareix com un solc o escotadura pallial que rodeja al cos delimitant al peu del mantell, i més profunda a la dreta del cos que a l'esquerra. D'aquesta escotadura pallial dreta emergeix la brànquia exposada a l'exterior i dirigida del davant cap endarrera, com en *Pleurobranchaea* (fig. 4). La brànquia dels Notaspidea s'allunya del tipus plegat de KÖHLER, puix en realitat és de tipus pennat amb làmines branquials inserides a ambdós costats d'un raquis central. En els

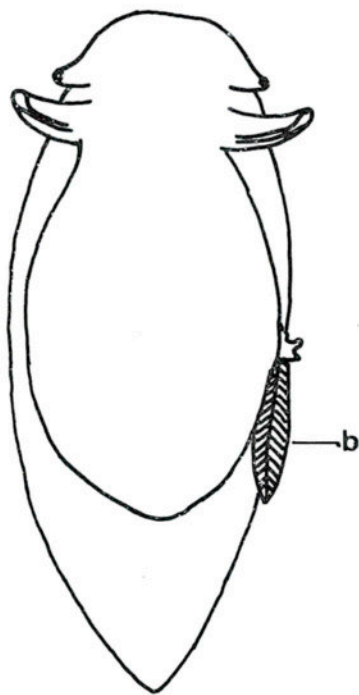


FIG. 4. — *Pleurobranchaea meckeli* (Notaspidea). b. brànquia.

Umbraculidae, la brànquia arriba a una regió molt anterior al cos i, segons HOFFMANN (1940), és constituïda per dues porcions, una posterior que les seves làmines branquials neixen d'una membrana branquial i seria la que posseiria la veritable funció branquial, i una altra anterior on els fulls branquials s'insereixen directament al fons de l'escotadura pallial. HOFFMANN considera aquesta porció anterior com de neoformació davant de l'excessiu desenrotllament del peu. Únicament *Tylodina* posseeix osfradi entre els Notaspidea (PELSENEER, 1894).

La cavitat pallial falta totalment als altres ordres d'opistobranquis, Acochlidiacea, Gymnosomata i nudibranquis (Doridacea, Dendronotacea, Arminacea, Aeolidacea). En aquests casos l'anús, el gonoporus i l'orifici renal es troben a la paret lateral del cos, principalment en el costat dret. Els primers (Acochlidiacea) manquen fins i tot de brànquia, per la qual cosa la seva respiració és tegumentària.

Els Gymnosomata són opistobranquis també pelàgics que antigament formaven, juntament amb els Thecosomata, la classe dels Pteròpodes. Els Gymnosomata no tenen cavitat pallial, però conserven una brànquia molt modificada a la regió lateral dreta, al darrera del cor: l'anomenada brànquia lateral que, segons PRUVOT-FOL (1954) seria homòloga a la brànquia dels Aplysiacea. A *Pneumoderma* (fig. 5) aquesta brànquia lateral és formada per tres plecs branquials ribetejats. A part d'aquesta brànquia lateral, que per altra banda no és constant (els Clionidae no la tenen), en alguns casos es presenta una altra formació amb missió respiratòria a la regió posterior del cos: és la bràn-

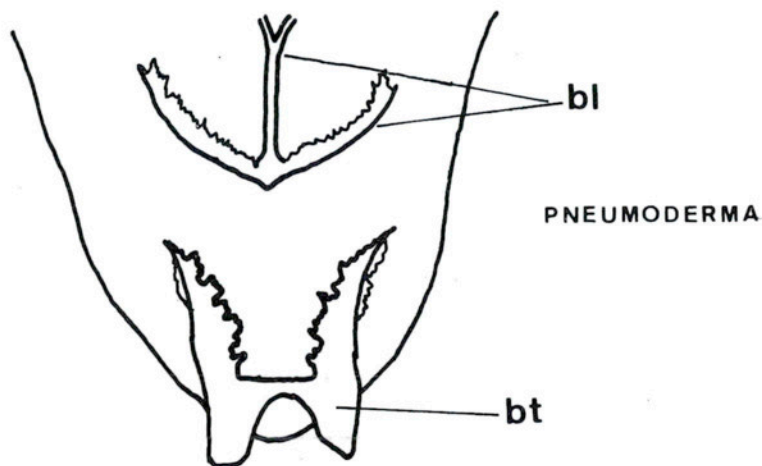


FIG. 5. — *Pneumoderma* (Gymnosomata). bl. brànquia lateral; bt. brànquia terminal. (Segons MEISENHEIMER.)

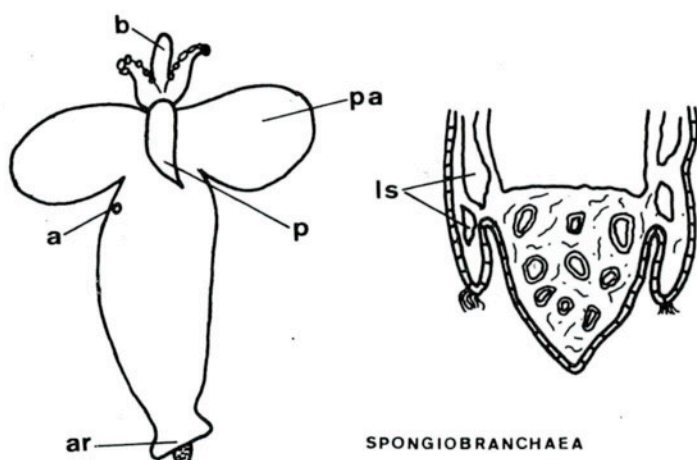


FIG. 6. — *Spongiobranchaea* (Gymnosomata). Organització general i tall longitudinal de la brànquia terminal.
a. anus; ar. brànquia terminal; b. bulb bucal evaginat; ls. llacunes sanguínies; pa. paràpodes natatoris; p. peu (Segons MEISENHEIMER.)

quia terminal. Aquesta última ha d'ésser considerada com de neoformació. Generalment la brànquia terminal és un plec de l'extremitat posterior del cos a la paret del qual són abundants els espais sanguinis (*Spongiobranchaea*) (fig. 6). Els dos tipus d'òrgans respiratoris poden aparèixer a la vegada en una mateixa espècie, com en *Pneumoderma*, on la brànquia terminal són dues projeccions pinnades que partint de l'extrem posterior del cos es dirigeixen cap endavant. L'osfradi, quan existeix (*Pneumoderma*), és extern i situat justament al davant de l'anús.

Els nudibranquis no tenen cavitat pallial, ni osfradi ni glàndula hipobranquial, però la respiració es porta a terme gràcies a les anomenades brànquies (Doridacea) o a formacions especials que es desenvolupen al dors (Dendronotacea, Arminacea, Aeolidacea), sensiblement de neoformació.

La brànquia dels Doridacea procedeix de la brànquia primitiva dels opistobranquis però s'ha modificat molt com a resultat de la desaparició de la cavitat pallial. Els més primitius dels doridàcids (Gnathodoridacea) posseeixen plomalls branquials simètrics a ambdós costats de l'anús i són units per un rodet transversal que és anterior a ell. Dins d'aquests, els Doridoxidae no tenen brànquies. En els altres doridàcids es presenten brànquies típiques, plegades, pinnades o ramificades, en posició dorsal i moltes vegades formant un arc complet al voltant de

l'anús: brànquies circumanals. La brànquia dels Anadoridacea és simplement contràctil mentre que la dels Eudoridacea es pot retraure totalment dins d'una cavitat branquial (*Dendrodoris*, *Glossodoris*).

Els Dendronotacea es caracteritzen per les formacions desenvolupades a expenses de la vora del dors, formacions semblants a papil·les, protuberàncies en forma arborescent, membranes lobulades, estructures que, encara que en alguns casos no es pugui asseverar histològicament la seva funció respiratòria, té veritablement una gran importància a l'intercanvi de gasos.

En alguns Arminacea, com per exemple *Armina* i *Pleurophyllidiella*, existeixen unes làmines amb missió respiratòria entre la vora del dors i el peu, en les quals, principalment les més posteriors, hi poden penetrar prolongacions de la glàndula digestiva. En altres casos, en el dors es presenten papil·les, presumiblement també amb missió respiratòria, intensament ramificades en els Heroidae. En els Antiopellidae també existeixen diverticles del fetge dintre de les papil·les dorsals.

Finalment, en els Aeolidacea es presenten els *cerata* com a papil·les dorsals generalment reunides en grups i per dins de les quals discorren prolongacions de la glàndula digestiva que acaben en els cnidosacs, on s'acumulen els cnidoblasts procedents de la ingestió de cnidaris. Segons HERDMANN (1890), HECHT (1895) i GRAHAM (1938) l'estructura histològica dels *cerata* no difereix gran cosa de la del dors del cos: tenen un epiteli cilíndric i un teixit conjuntiu subjacent on hi ha nombroses llacunes sanguínies, fet demostrat per HECHT mitjançant injecció. Encara que no existeixin moltes proves de la missió respiratòria dels *cerata*, actualment es tendeix a pensar que al seu nivell hi ha un major grau d'intercanvi gasós.

En definitiva, i referint-nos als òrgans respiratoris en el opistobranquis, hem de concloure que a part de la brànquia plegada típica dels grups amb cavitat pallial més o menys gran, i la brànquia dels Doridacea desenvolupada directament a partir d'aquella, existeixen, segons el terme de HOFFMANN, les anomenades brànquies adaptatives, que, com a resultat de la desaparició de la cavitat pallial, apareixen com òrgans de neoformació i no poden, doncs, homologar-se amb la brànquia primitiva. Aquestes brànquies adaptatives són: la xarxa vascular del sostre pallial de *Toledonia* (Cephalaspidea), les papil·les dorsals d'alguns Sacoglossa nus, la porció anterior de la brànquia d'*Umbraclum* (Notaspidea), la brànquia terminal dels Gymnosomata, les formacions dorsals dels Dendronotacea i Arminacea, les làmines branquials d'aquests últims i els *cerata* dels Aeolidacea.

BIBLIOGRAFIA

- BABA, K. — *Identification and affinity of Tamanovalva*. «Publ. Seto Mar. Biol. Lab.», 9 (1): 37-62 (1961).
- FRANC, A. — *Sous-classe des Opisthobranches*. En P. P. Grassé (ed.) «Traité de Zoologie», tomo V, fasc. III: 608-893 (1968).
- GHISELIN, M. T. — *On the functional and comparative anatomy of Runcina setoensis Baba, an opisthobranch Gastropod*. «Publ. Seto Mar. Biol. Lab.», 11: 389-398 (1963).
- GRAHAM, A. — *Structure and function of the alimentary canal of aeolid molluscs*. «Trans. Roy. Soc. Edinburg», 59: 267-307 (1938).
- HECHT, E. — *Contribution à l'étude des nudibranches*. «Mem. Soc. Zool. France», 8: 539-711 (1895).
- HENNEGUY, L. — *Contribution à l'histologie des nudibranches*. «Arch. Anat. Micr. Paris», 21: 400-468 (1925).
- HERDMAN, W. — *On the structure and function of the cerata or dorsal papillae in some nudibranchiate mollusca*. «Quart. Journ. Microsc. Sci.», 31: 41-63 (1890).
- HOFFMANN, H. — *Opisthobranchia*. En H. G. Bronn (ed.): «Klassen und Ordnungen des Tierreichs», tomo I: 1-1247; tomo II: 1-90 (1932-1940).
- HULBERT, G. C. E. B. i YONGE, C. M. — *A possible function of the osphradium in the Gastropoda*. «Nature», 139: 840 (1937).
- HYMANN, L. — *The Invertebrates*. Vol. VI: *Mollusca I*. McGraw-Hill Book Co. New York (1967).
- KÖHLER, A. — *Beiträge zur anatomie der Gattung Siphonaria*. «Zool. Jahrb.», 8 (1894).
- MARCUS, E. — *On Opisthobranchia from Brazil (2)*. «Journ. Linn. Soc. (Zool.)», 390-486 (1957).
- MAZZARELLI, G. — *Ricerche sulla morfologia delle Oxynoeidae*. «Mem. Matem. Fisica Soc. Ital. Science», ser. 3, vol. 9 (1892).
- MEISENHEIMER, J. — *Pteropoda*. «Wissensch. Ergebnisse Deutsch. Tiefsee. Exped. Valdivia», 9 (1905).
- MERTON, H. — *Über die Hautsinnesorgane der Mollusken I*. «Abhandl. Senckenberg. Naturforsch. Gesell.», 36 (1920).
- PELSENEER, P. — *Recherches sur divers opisthobranches*. «Mem. Cour. Sav. Et. Acad. Sci. Belgique», 53: mem. 8 (1894).
- PERRIER, R. i FISCHER, H. — *Recherches anatomiques et histologiques sur la cavité palléale et ses dépendances chez les Bulléens*. «Ann. Sc. Nat. Zool.», 14 (9): 1-189 (1911).
- PRUVOT-FOL, A. — *Mollusques Opisthobranches*. «Faune de France», vol. 58 (1954).
- ROSKIN, G. — *Die Drusenzelle von Pteropoden*. «Ztschr. Zellforsch. Mikro. Anat.», 3 (1925).