

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Las clases *Solenogastres*, *Caudofoveata* y *Monoplacophora* son tres de las ocho que componen el filo *Mollusca*:

Filo *MOLLUSCA*

Clase *SOLENOGASTRES*

Clase *CAUDOFOVEATA*

Clase *POLYPLACOPHORA*

Clase *MONOPLACOPHORA*

Clase *GASTROPODA*

Clase *BIVALVIA*

Clase *SCAPHOPODA*

Clase *CEPHALOPODA*

Los Moluscos (lat.: *mollis* = blando) constituyen un grupo animal formado por numerosas especies, ecológicamente muy variables. Después de los Artrópodos, son el segundo grupo animal más abundante, ya que comprende cerca de 80.000 especies actuales y casi 70.000 especies fósiles, las más antiguas del Cámbrico; además debemos considerar que anualmente se describen entre 350 y 500 nuevas especies. Ya en la antigüedad Aristóteles († 322 a. de C.), en su *Historia de los animales*, denominó a los Cefalópodos como *Malakia* (griego: *malakos* = blando) mientras que llamó a algunos Bivalvos y Gasterópodos *Ostrakodermata* (griego: *ostrakon* = concha; *derma* = piel), pero las investigaciones científicas sobre estos animales no comenzaron hasta los siglos XVII-XVIII. El conocido “padre de la sistemática” Carolus Linnaeus († 1778), en la décima edición de su *Systema naturae* de 1758, clasificó, como ya había hecho Aristóteles, a los Cefalópodos-Coleoideos, Gasterópodos sin concha, Cnidarios, Equinodermos y a otros grupos “blandos” como *Vermes-Mollusca*, y a los Moluscos con concha o placas como *Vermes-Testacea* (lat.: *testa* = concha). Los estudios de Giuseppe S. Poli (1791-1827; † 1825) en Sicilia, y más ampliamente los realizados por Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet de Lamarck (1792; † 1829) y por Georges Cuvier (1800-1805; † 1832) fueron los primeros análisis comparados sobre Moluscos. Lamarck (1815-1822, *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*) siguió dividiendo a los Moluscos en dos grupos: Cefalópodos, Gasterópodos, Polioplacóforos y Escafópodos como *Mollusca* y Bivalvos como *Conchifera*; Cuvier (1817, *Le règne animal*), sin embargo, los reunió a todos como *Mollusca*, y esta obra tuvo posteriormente una gran repercusión y fue la base para los estudios posteriores.

La enorme diversidad actual de los Moluscos, está subdivida por la Ciencia que los investiga, la Malaco(zoo)logía (griego: *zōon* = animal; *logos* = discurso, enseñanza), en ocho grupos (o clases), entre los *que* dominan los Gasterópodos (80%) y los Bivalvos (15%). Los Cefalópodos o Sifonópodos, son los más evolucionados sensorial y fisiológicamente, y además incluyen a los animales invertebrados más grandes (*Architeuthis* Steenstrup, 1857 de 6,6 m de longitud, con los brazos tentaculiformes de incluso 18 m y hasta 900 kg de peso). También existen otros Moluscos de considerables dimensiones, como el bivalvo *Tridacna gigas* (Linnaeus, 1758) que puede tener un diámetro de 1,50 m (con un peso de hasta 250 kg) y algunas especies de Gasterópodos Opisthobranchios (*Aplysia* Linnaeus, 1767; *Hexabranchus* Ehrenberg, 1831) que crecen hasta 75 cm de longitud. Pero en general, la mayoría de los Moluscos miden menos de 10 cm de longitud y las especies más pequeñas (*Gastropoda-Omalogyridae*) apenas alcanzan los 0,50 mm.

Los primeros Moluscos eran animales marinos y su mayor diversidad aún se sigue encontrando en los mares. En todas las áreas ecológicas de los océanos viven Moluscos, desde las mayores profundidades hasta las áreas pelágicas; así por ejemplo, forman parte de las comunidades de las fuentes hidrotermales (*hot vents*), pero su mayor abundancia se encuentra en las zonas litorales y en los arrecifes de corales tropicales. Fruto de esta diversidad se observan modos de vida muy variados: se deslizan, nadan, están fijos y también los hay parásitos (aprox. 6%). También se encuentran Bivalvos y Gasterópodos en aguas dulces, tanto tranquilas como corrientes, y en tierras húmedas. Pero son los Gasterópodos los que han conquistado más ampliamente la zona terrestre, donde habitan en biotopos muy diversos, algunos incluso hasta en los desiertos. En resumen, los Moluscos únicamente están ausentes de las zonas cubiertas de hielos permanentes (las polares y de altas montañas) así como del medio aéreo.

Los Moluscos son presa y alimento de diversos grupos animales (Crustáceos, Equinodermos, Peces, Aves, Mamíferos) y las ballenas barbadas (Baleopteridos) se nutren de grandes cantidades de Gasterópodos pelágicos (Pterópodos).

Ya desde el Paleolítico, los seres humanos que habitaban las costas se alimentaron de Bivalvos y caracoles marinos, y la acuicultura actual (mejillones, almejas, ostras, etc.), así como las pesquerías de calamar y pulpo y los cultivos de caracoles terrestres, contribuyen a que formen una parte muy significativa del comercio alimenticio. Por otro lado, las conchas de los Moluscos siempre tuvieron y aún tienen importancia en las diversas culturas, bien como moneda, como utensilio o como bisutería; y las colecciones de conchas en los gabinetes naturales (galerías de curiosidades) de la alta nobleza, durante los siglos XVII-XIX, contribuyeron a la consideración científica de la Conchología. Tampoco hay que olvidar la antigua producción de tinte púrpura a partir de la mucosidad de los caracoles Murícidos y la producción perlífera, tanto la natural procedente de diversos Moluscos conchíferos, como la obtenida del cultivo de la Margarita (*Bivalvia: Pinctada* Bolten, 1798).

## Organización

La estructura de los Moluscos está basada en la simetría bilateral, determinada por una organización de mesenquimática a pseudocelomática, y dotada además de un gonopericardio como espacio celómico (Salvini-Plawen y Bartolomaeus, 1995). El epitelio (ectodermo) y el intestino (endodermo) están formados siempre por un solo estrato; los órganos internos se encuentran incluidos en una matriz extracelular (ECM) y alojados en tejido conjuntivo, fibras colágenas y miocélulas de origen mesoblástico, que dejan lagunas o senos en la cavidad original del cuerpo. Como carecen de estructuras internas de soporte duras, este relleno estabiliza el cuerpo de los Moluscos, que es deformable y blando (de ahí *Mollusca*) con la ayuda de cambios locales de presión (líquido frente a musculatura o la acción antagonista de músculos contra músculos). La rigidez de la periferia del cuerpo se debe a la acción de una musculatura conservada de la pared corporal, formada por dos o tres capas que están desorganizadas en coherencia con la amplia (multicelular) producción de carbonato de calcio (*Testaria*). Poseen, además de esta rigidez de la periferia, la ocasionada por la cubierta del manto (cutícula y las placas o la concha en los *Testaria*).

La enorme diversidad evolutiva de la estructura de los Moluscos explica que sea muy difícil caracterizar una organización básica común (el tipo fundamental), que los diferencie de los otros filos animales y además, durante mucho tiempo, el tipo fundamental estuvo basado en los *Conchifera* (en particular en *Gastropoda* y *Bivalvia*). Como consecuencia de los distintos cambios y reducciones estructurales ocurridos durante la historia evolutiva de este grupo, ningún conjunto de caracteres está continuamente presente en todos los grupos de Moluscos, por eso las diagnósis se deben sustentar en una combinación de tales caracteres.

En las características que constituyen el **tipo fundamental** (fig. 1) no se incluyen ni la concha, ni la división del cuerpo en cabeza y tronco, ni los órganos excretores nefridiales (Salvini-Plawen, 1972a, 1981a, 1990b; Haszprunar, 1992; Salvini-Plawen y Steiner, 1996); sino que comprenden: (a) un cuerpo algo aplanado con (b) una suela medioventral para deslizarse (el pie); (c) una cubierta corporal dorsal homogénea con cutícula y secreciones calcáreas (el manto o palio) y (d) haces de musculatura dorsoventral entrecruzados medioventralmente; (e) un espacio libre posterior, situado entre el manto y el pie (la cavidad paleal), donde se encuentran las aberturas de los conductos corporales, un área respiratoria (¿con ctenidios?) y un par de tractos glandulares (los tractos mucosos); (f) este espacio libre está asociado con un par de órganos sensitivos osfradiales posteriores; (g) un tubo digestivo anterior (faringe) con la rádula; (h) el gonopericardio; (i) un sistema nervioso con cuatro cordones corporales (tetraneuria) y (j) la división en espiral de los huevos, con un desarrollo indirecto de una larva lecitotrófica con troca.

El **pie** primitivo, cuya función es locomotora, está formado por un epitelio ciliado y glanduloso (suela deslizante), en el que está anclada la muscu-

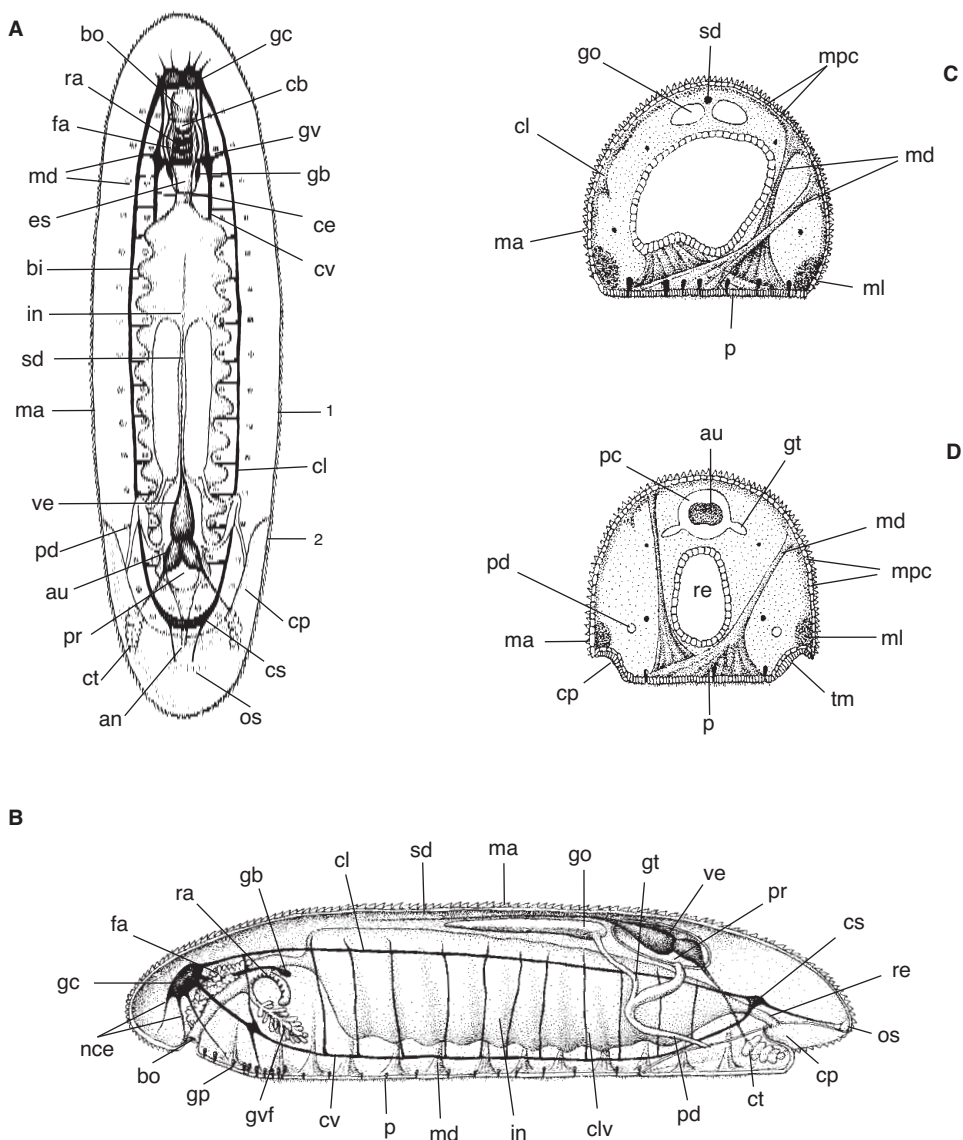


Fig. 1. Organización hipotética del tipo fundamental de Moluscos. Visión dorsal (A), visión lateral (B) y cortes transversales del cuerpo en visión dorsal en la región gonadal (1, C) y en la

región pericárdica (2, D) (según Haszprunar, 1992; Salvini-Plawen, 1990b, 2006a). Abreviaturas: an, ano; au, aurícula; bi, bolsa intestinal causada por la musculatura dorsoventral; bo, boca; cb, conectivo

bucal; ce, comisura esofágica; cl, cordón nervioso lateral; clv, conectivo lateroventral; cp, cavidad paleal; cs, comisura suprarrectal; ct, ctenidio; cv, cordón nervioso ventral; es, esófago; fa, faringe; gb,

latura dorsoventral. En muchas ocasiones las glándulas ocupan una posición subepitelial con abertura intercelular y forman un complejo voluminoso en la parte anterior del pie (las glándulas pedias; en *Cephalopoda* la glándula sifonal; falta en *Caudofoveata* y en los adultos de *Polyplacophora*, *Monoplacophora* y *Scaphopoda*). En las formas más grandes y pesadas, la musculatura dorsoventral asume una locomoción reptante con ondas de contracciones. Según el modo de vida, el pie está adaptado a diferentes funciones, como la excavación, natación, etc. y en *Cephalopoda* como sifón para nadar por retropropulsión (de ahí: *Siphonopoda*). El pie musculoso de los Moluscos está formado por las porciones ventrales de la **musculatura dorsoventral** que une el pie con el manto mediante pares de haces (fig. 1). En las formas menos evolucionadas esta musculatura la integran 2-3 pares de haces en serie, de los cuales, los que ocupan una posición dorsolateral se entrecruzan medioventralmente. En el curso de la evolución (de la cubierta del manto) se produce una concentración de los múltiples pares de haces, hasta formar los músculos retractores pedales o músculos de la concha (16 en *Polyplacophora*, 8 en *Monoplacophora*, 7-1 en *Bivalvia*, 3-1 en *Cephalopoda*, 2-1 en *Scaphopoda* y 1-0,5 par en *Gastropoda*: Salvini-Plawen, 1981a; Haszprunar y Wanninger, 2000); de esa musculatura dorsoventral, con la regresión de la concha (en los Gasterópodos desnudos), solo quedan restos especiales.

El **manto** (o palio) de los Moluscos está formado por el epitelio dorsal y dorsolateral del cuerpo, limitado en su borde externo por un pliegue que lo separa del pie y del área bucal o perioral. En este pliegue se forman 1-3 lóbulos que en parte están provistos de estructuras sensitivas. El epitelio segrega una capa protectora de cutícula y/o de carbonato cálcico (con estructura de aragonito en las formas menos evolucionadas). Según los tipos de secreción, se distinguen tres niveles evolutivos: (1) el estado aplacóforo (*Solenogastres*, *Caudofoveata*) con el manto completamente cubierto por cutícula quitinosa y escleritos calcáreos, formados unicelularmente e incluidos en la cutícula. La secreción pluricelular de carbonato de calcio (en *Testaria*) está confirmada en (2) el estado polioplacóforo (*Polyplacophora*) con ocho placas dorsomediales rodeadas por una cintura de manto con cutícula y escleritos (aplacóforo), y en (3) el estado monoplacóforo (*Conchifera*) en el que todo el manto está recubierto por una concha.

La **concha** de los *Conchifera* por lo tanto, no forma parte del tipo fundamental de los Moluscos, sino que es una formación nueva que más tarde refleja en su aspecto, sobre todo en Gasterópodos, la configuración del cuerpo visceral o troncal. Aunque en los Bivalvos la concha está dividida en dos

ganglio bucal; gc, ganglio cerebral; gnf, glándulas ventrales faríngeas; go, gónada; gp, glándulas pedias; gt, gonoducto; gv, ganglio ventral; in, intestino; ma, manto con escleritos;

md, musculatura dorsoventral; ml, musculatura longitudinal; mpc, musculatura de la pared corporal; nce, nervios cerebrales; os, órgano sensitivo posterior

(osfradial); p, pie; pd, pericardioducto; pr, pericardio; ra, rádula; re, recto; sd, seno dorsal; tm, tracto mucoso; ve, ventrículo.

valvas (y es desigual en *Gastropoda-Saccoglossa-Juliidae*), su formación siempre es unitaria en un área glandulosa del manto dorsal. Primero se produce una lámina orgánica (el periostraco) bajo la que cristaliza la concha embrionaria (la protoconcha I o, en los Bivalvos que está bipartida, la prodissoconcha I), la cual se distingue estructuralmente de la concha adulta (la teloconcha; la dissoconcha). En los Moluscos con desarrollo larvario planctotrófico (*Caenogastropoda* y *Heterobranchia*, *Neritopsina*, *Bivalvia-Autobranchia*), se forma además una concha larvaria intermedia (la protoconcha II; la prodissoconcha II), también de estructura diferente (Salvini-Plawen, 1990b; Haszprunar, 1992; Haszprunar *et al.*, 1995a).

La **cavidad paleal** se encuentra bajo el pliegue del manto formando un par de surcos, uno a cada lado del pie, o una cavidad en la parte posterior del cuerpo. En la cavidad paleal desembocan el tubo digestivo (ano medio-posterior), los conductos pares del pericardio y, si existen diferenciados, los conductos genitales. El epitelio de la cavidad está completamente ciliado y con esta ciliatura inducen una corriente del agua (ventilación) que sirve para el intercambio de gases. No está aclarado si las branquias lameladas (ctenidios) ya formaban parte del tipo fundamental (ya que en *Solenogastres* no existen o están reducidas). Estos ctenidios están integrados por un eje muscular, donde se sitúan dos senos hemolinfáticos, uno aferente y otro eferente, y los nervios correspondientes, y por lamelas laterales alternas. Cada lamela muestra típicamente un tracto ancho de cilios largos, que falta en las áreas respiratorias. El único par de ctenidios primitivos, se multiplica en *Polyplocophora*, *Monoplacophora* y *Cephalopoda-Nautiloidea*; muchas veces están modificados y en parte provistos de varillas esqueléticas (*Bivalvia*, *Cephalopoda*, *Vetigastropoda*, *Caenogastropoda*: Salvini-Plawen, 1981a, 1985a; Haszprunar, 1988). Los ctenidios están ausentes en *Solenogastres*, *Scaphopoda* y *Gastropoda-Heterobranchia*; y en algunos grupos son reemplazados por branquias secundarias (p. ej. el plicatidio en los *Heterobranchia* marinos: Haszprunar, 1988). En los Gasterópodos terrestres (*Stylommatophora* y algunos otros) una parte de la cavidad paleal está adaptada a la respiración aérea (pulmón).

La parte posterior de la cavidad paleal original está caracterizada por tener un par de zonas glandulosas longitudinales (los tractos mucosos: Hoffman, 1949; Salvini-Plawen, 1972a, 1981a, 1985a, 1990b, 2003b). Sirven en parte para la formación del caparazón de los huevos durante el desove, o cumplen una función limpiadora de partículas. Estos tractos se encuentran en las glándulas hipobranquiales de los Bivalvos y Gasterópodos, así como en las glándulas nidamentales de las hembras de Cefalópodos (*Nautiloidea*, *Decabrachia*); en *Solenogastres* están internalizados (los conductos de desove) y faltan en *Scaphopoda*. Además, en la parte posterior de la cavidad paleal se sitúan un par de órganos sensitivos osfradales.

En la **parte anterior del cuerpo**, como consecuencia de la dirección del movimiento y de la nutrición, siempre se sitúan las partes centrales del sistema nervioso y en ella se realizan importantes funciones sensoriales (recepto-



res mecánicos y químicos); además, desde aquí se inerva el aparato bucal y es el origen de los cuatro cordones nerviosos del cuerpo. En *Conchifera* el área peribucal lleva formaciones tentaculares inervadas cerebralmente (tentáculos, palpos, captáculos, brazos). En la parte anterior de los Gasterópodos y Cefalópodos, se encuentran un par de ojos y toda ella está separada, formando la “cabeza”, del resto del cuerpo o del tronco (que incluye el pie y la zona paleovisceral cubierta por la concha). La regresión de la concha en los Cefalópodos se debe a un recubrimiento con los pliegues del manto que se unen en parte con la cabeza. En los Gasterópodos desnudos el epitelio dorsal glanduloso y ampliamente ciliado de la parte anterior del cuerpo se fusiona con el epitelio dorsal del tronco y forma un continuo (el noto). En ambos grupos, el nuevo dorso generalmente no está ciliado y lleva pigmentos subepiteliales.

El **sistema nervioso** está formado por un par de ganglios cerebroides, que son el origen de un par de conectivos bucales con ganglios y comisura bucal, y dos pares de cordones nerviosos: uno ventral (pedal) y otro lateral (pleural, visceral). Estos cordones discurren originalmente por separado, tienen una estructura medular en todo el cuerpo y presentan la típica tetraneuria en forma de amfineuria. En la situación menos evolucionada, los cuatro cordones nerviosos están interconectados con numerosas comisuras ventrales y conectivos ventrolaterales y tienen una comisura lateral suprarrectal. Los cordones laterales (visceral) discurren primariamente por la parte lateral y externa de la musculatura dorsoventral, mientras que en los Gasterópodos y Cefalópodos lo hacen por el medio de la misma. En los estados evolucionados la estructura medular está reemplazada por diversos ganglios y conectivos y se reducen las interconexiones; por último, de las comisuras solo permanecen una comisura pedal y la comisura terminal lateral/visceral, que en todos los *Conchifera* ocupa una posición subrectal. Los ganglios de la disposición tetraneura, en los Gasterópodos evolucionados y sobre todo en los Cefalópodos, se concentran anteriormente y en estos últimos, además, están encerrados en una cápsula cartilaginosa. En varios grupos existen diversos ganglios suplementarios que sirven para funciones particulares. Desde los ganglios cerebroides (muchas veces fusionados) también parten nervios cerebrales hacia la parte anterior del cuerpo; en *Conchifera* inervan las formaciones tentaculares, y también en los Cefalópodos la mayoría de fibras que inervan los brazos proceden de los ganglios cerebrales (solo pasan por los ganglios pedales: Young, 1977). Así pues, *Cephalopoda* es una denominación errónea (porque los brazos no son parte del pie) al contrario que *Siphonopoda*.

Los Moluscos originalmente tenían un solo par de **órganos sensitivos**, las formaciones osfradiales quimiorreceptoras, que podrían tener como función original la detección de la pareja reproductora. En *Solenogastres* y *Caudofoveata* es impar pero con inervación par y se conoce como órgano sensitivo dorsoterminal por su posición dorsal en el borde posterior del manto. Los osfradiales en *Testaria* se encuentran dentro de la cavidad paleal, en su área posterior, a ambos lados y cerca del ano; están inervados por partes postero-

res de los cordones nerviosos laterales/viscerales, por los ganglios correspondientes o por su comisura (Salvini-Plawen, 1981a). Los órganos osfradiales (osfradios) no existen en: *Monoplacophora*, *Scaphopoda*, *Cephalopoda-Coleoidea* y Gasterópodos evolucionados.

Existen otros órganos sensitivos en varios grupos, no obstante dos de ellos indican niveles evolutivos. El órgano subradular también es quimiorreceptor y sirve para el examen previo del alimento. Este órgano sensitivo evolucionó en la base de los *Testaria*, ya que está presente en *Polyplacophora*, *Monoplacophora*, *Scaphopoda* y algunos *Gastropoda* menos evolucionados. En *Conchifera* son típicos un par de estatocistos, estos órganos se forman por invaginaciones ectodérmicas cerca de la parte anterior de los cordones nerviosos ventrales o de los ganglios pedales, pero están inervados cerebralmente.

Aunque se conocen al menos 13 líneas evolutivas de órganos fotorreceptores (ocelos y ojos: Salvini-Plawen, 2008c), ningún fotorreceptor, ni de adultos ni larvario, forma parte del tipo fundamental de Moluscos. No existen fotorreceptores en *Solenogastres*, *Caudofoveata*, *Monoplacophora* y *Scaphopoda*, sin embargo, en *Polyplacophora* las extraordinarias estetas se encuentran empotradas en el tegmento de las placas del manto. Es sorprendente que en los Bivalvos se hayan verificado seis convergencias de fotorreceptores, cinco de ellas (desde ocelos simples hasta ojos con cristalino y dos retinas) en el borde del manto, inervadas visceralmente. Los ojos de la cabeza en diferentes estadios evolutivos se presentan solo en Gasterópodos y Cefalópodos. Ocelos verdaderamente larvarios existen en *Polyplacophora* y *Bivalvia-Pteriomorpha*; ya que los ojos de las larvas velígeras en Gasterópodos evolucionados son órganos adelantados del estado adulto.

El **tubo digestivo** comienza con una boca subfrontal y básicamente consiste en una parte anterior (la faringe) con el aparato radular, un intestino ancho y sin compartimentos y un recto con el ano subterminal (fig. 2). La parte anterior, en general, está provista de diversas glándulas y se caracteriza por la **rádula**, un órgano para obtener el alimento. La rádula se forma a partir de células especiales (los odontoblastos) en una bolsa ventral de la faringe (la vaina) y está compuesta por dientes cuticulares reforzados con quitina y/o minerales que se añaden en una membrana en forma de cinta; en *Solenogastres* los dientes y la membrana todavía son del mismo material, lo que fundamenta que en origen la rádula consistía en una serie monoseriada de placas denticuladas (Salvini-Plawen, 1988b; Wolter, 1992). Los dientes o placas radulares en general están ordenados en hileras trasversales dispuestas longitudinalmente, pero presentan una configuración muy variable y en parte tienen un notable valor sistemático. En los *Polyplacophora* y *Conchifera* (los *Testaria*) el aparato radular es estereogloso, lo que indica en general un modo de funcionamiento homogéneo, en oposición al modo flexogloso de los Gasterópodos con una rádula rhipidoglosa y a tipos más evolucionados (Salvini-Plawen, 1988b). Los dientes desgastados normalmente se degluten y desechan, en Cefalópodos se digieren; pero a veces se quedan conservados en un saco ventral en crecimiento (bolsa o saco subradular en algunos



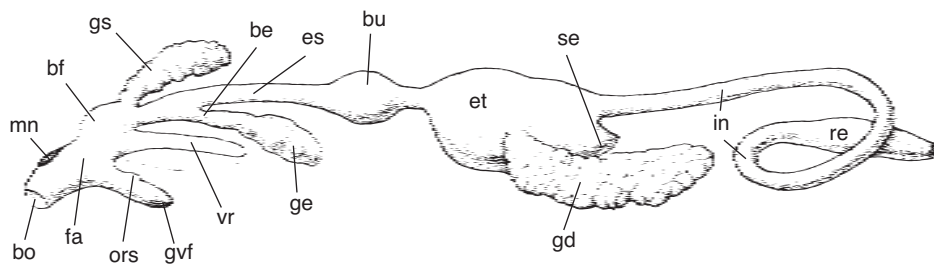


Fig. 2. Subdivisión axial del tubo digestivo en Testaria (Polyplacophora y Conchifera) (según Salvini-Plawen, 2006a).  
Abreviaturas: be, bolsa esofágica; bf, bolsa

faríngea; bo, boca; bu, buche; es, esófago; et, estómago; fa, faringe; gd, glándula digestiva; ge, glándula del esófago; gs, glándula(s) salivar(es); gvf, glándula(s) ventral(es) de

la faringe; in, intestino; mn, mandíbula (solo en Conchifera); osr, órgano subradular; re, recto; se, saco del estilo (solo en Conchifera); vr, vaina radular.

*Solenogastres* y en *Gastropoda-Saccoglossa*). El aparato radular, junto a la musculatura asociada y generalmente con un soporte de tejido conjuntivo, de musculatura y/o de células turgentes, forman un complejo muy característico (el aparato bucal). La rádula falta en los Bivalvos, así como en algunos otros grupos particulares.

En *Caudofoveata* la parte posterior del intestino está dividida longitudinalmente en un gran saco ventroposterior impar y en un conducto laterodorsal (el conducto intestinal) que se continúa en el recto (Salvini-Plawen, 2003b, 2006a). En el nivel evolutivo común de los *Testaria* (*Polyplacophora* y *Conchifera*) menos evolucionados existe un órgano quimiosensitivo subradular; el intestino está compartimentado en un esófago con un par de bolsas glandulares, un estómago con un par de glándulas digestivas y un intestino posterior delgado curvado (Salvini-Plawen, 1988b, 2006a). En *Conchifera* (menos en Bivalvos) la parte dorsal y anterior de la faringe produce un refuerzo quitinoso impar o par (mandíbula), que sirve como contrafuerte de la rádula. El estómago con estilo de enzimas y escudo gástrico, que también existe paralelamente, aunque con una estructura más simple, en *Caudofoveata-Chaetodermatidae*, se puede considerar basal en *Conchifera* (véanse *Bivalvia* y *Gastropoda-Streptoneura* en Salvini-Plawen, 1988b).

El **sistema circulatorio** es fundamentalmente abierto, es decir la circulación pasa por lagunas o por senos cuyas paredes no son epiteliales. Los Moluscos tienen un corazón, un órgano que impulsa a la hemolinfa desde la parte dorsoposterior del cuerpo hacia la parte anterior, formado por un ventrículo musculoso y, en general, por un par de aurículas, y está dentro de un pericardio (celoma) situado dorsalmente a la parte más posterior del intestino. En su origen, el corazón es una invaginación del área dorsal del pericar-

dio, que todavía está presente en muchos *Solenogastres*, algunos *Caudofoveata* y rudimentariamente en *Scaphopoda* (Salvini-Plawen y Bartolomaeus, 1995; Shimek y Steiner, 1997); en consecuencia, su lumen está delimitado por la membrana basal del epitelio pericárdico y la musculatura originaria del interior del ventrículo. Con la excepción de *Solenogastres* y *Scaphopoda*, el ventrículo se continúa hacia la parte anterior del cuerpo en un vaso, la aorta, que mantiene la misma estructura, y en muchas ocasiones también existe una aorta posterior. Debido a que las áreas respiratorias (cavidad paleal, branquias) se sitúan en la parte posterior corporal, la hemolinfa circula desde ellas hacia las aurículas en el dorso y de aquí pasa al ventrículo que la impulsa. El seno dorsal (*Solenogastres*) o la aorta desemboca en las lagunas anteriores, desde donde la hemolinfa fluye, por el interior de un seno ventral o de algunos senos ventrales y laterales, hacia las áreas respiratorias. En varios grupos se observa la tendencia hacia un sistema circulatorio más cerrado (*Gastropoda-Stylommatophora*, *Cephalopoda*) que en los Cefalópodos se resuelve con más vasos y una mayor eficiencia; en *Nautiloidea* es posible por una duplicación de los órganos metabólicos correspondientes (ctenidios, aurículas, emuntorios/órganos excretores), y en *Coleoidea* por los dos corazones branquiales situados delante de los ctenidios. En pocos Moluscos hay una regresión del corazón. La hemolinfa contiene muchas veces pigmentos respiratorios (hemocianina, la hemoglobina es más rara), mientras que los eritrocitos son escasos. Existen células libres como: amebocitos, rhogocitos y diversos hemocitos o granulocitos.

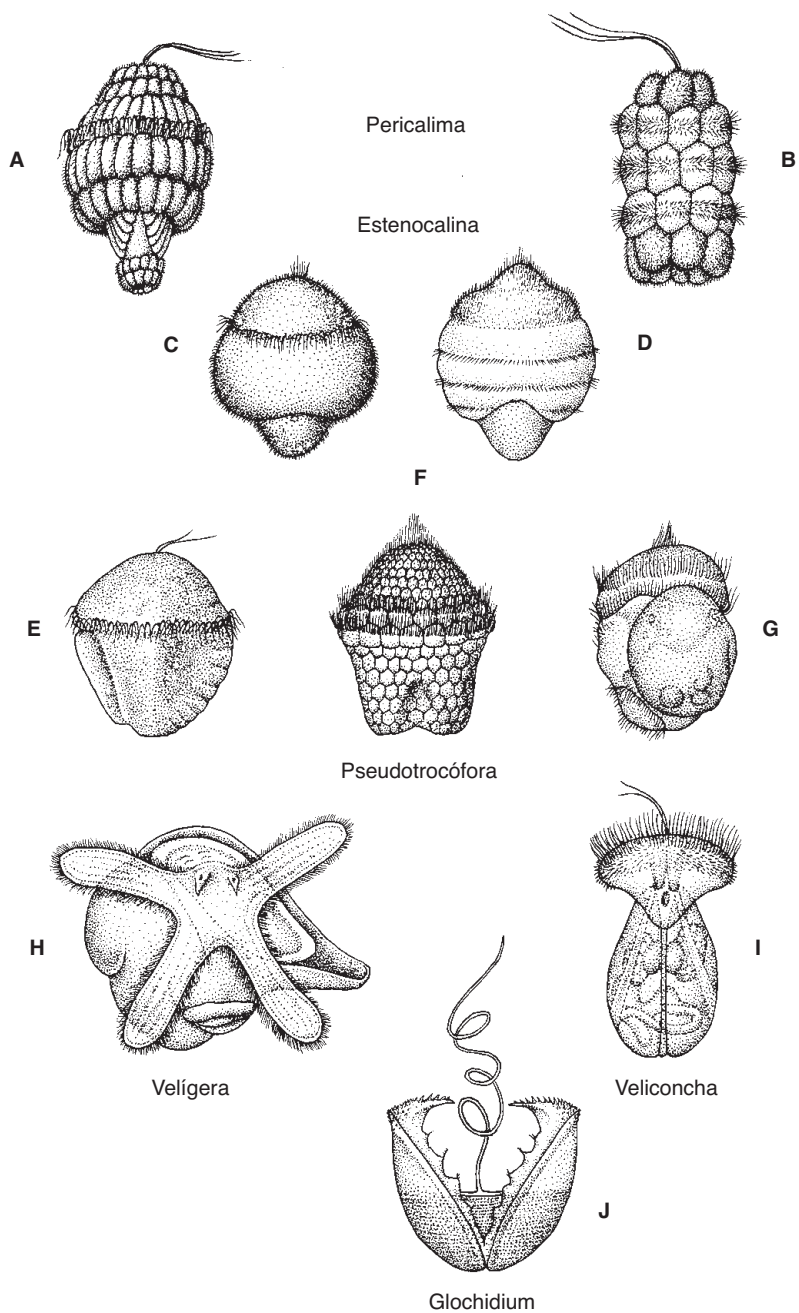
El **sistema excretor** de los Moluscos no es uniforme. La mayoría de las larvas poseen un par de protonefridios con una célula terminal policiliada, que se reducen durante la metamorfosis. En los adultos (no en *Cephalopoda-Coleoidea*) la ultrafiltración de la hemolinfa se realiza en el pericardio, en el corazón (generalmente en las aurículas) mediante los podocitos, por la presión de la musculatura; en *Coleoidea* esta función la lleva a cabo un apéndice de los corazones branquiales. El filtrado así obtenido (la orina primaria) se mezcla con el fluido del pericardio y se elimina a través de los pericardioductos. En los *Solenogastres* se mantiene este funcionamiento, y en los *Caudofoveata* posiblemente el par de conductos glandulares (que son continuación de los pericardioductos) tienen una función de reabsorción. En *Tes-taria* (*Polyplacophora* y *Conchifera*) se encuentran órganos nefridiales y los pericardioductos están adaptados a la función excretora. Desde el pericardio parten un par de conductos cortos ciliados (conductos renopericárdicos) y cada uno se continúa con un órgano excretor propio (emuntorio; erróneamente “nefridio” o “rene”) que recibe gran cantidad de hemolinfa y realiza una reabsorción, formando así la orina secundaria. Este fluido se expulsa a la cavidad paleal bien directamente a través de una abertura del emuntorio o bien por un conducto excretor (el uréter). Actualmente no está aclarado cómo se expulsa el ultrafiltrado cuando no hay conexiones renopericárdicas (p. ej. *Monoplacophora*, *Scaphopoda*, y órgano derecho en muchos Gasterópodos basales).

El **sistema gonopericárdico** representa un espacio celomático local suplementario *sui generis*, que contrasta con la organización general mesenquimática-pseudocelomática de los Moluscos (cavidad primaria del cuerpo con circulación abierta; Salvini-Plawen y Bartolomaeus, 1995). Está formado por un **pericardio** dorsal, situado en la parte posterior del cuerpo y que realiza la función de esqueleto hidrostático del ventrículo pulsante del corazón, y por las cavidades gonadales que se encuentran por delante del pericardio y separadas del mismo. Originalmente las células germinales primordiales estaban en la región pericárdica anterior, incorporadas al retroperitoneo. La unidad ontogénica del pericardio y de las gónadas aún se observa en Cefalópodos, en algunos Gasterópodos (*Neritopsina*), así como en ciertos bivalvos (*Anodonta*). Sin embargo, los conductos gonopericárdicos en *Solenogastres* indican que son interconexiones secundarias, resultado del estrechamiento del cuerpo, mientras que en *Caudofoveata* la situación no está aclarada. En ambos grupos, las células germinales se expulsan a través del pericardio y de los pericardioductos.

Los órganos reproductores consisten en una **gónada** par, primariamente situada en posición dorsal al intestino y por delante del pericardio. En *Conchifera* en parte se desplaza ventralmente (p. ej. *Monoplacophora*) y en los animales con una masa visceral desarrollada, la gónada está incluida en la misma. Generalmente existen un par de gonoductos propios que desembocan en la cavidad paleal y a veces lo hacen en los conductos excretores o los emunitorios; en especial en los animales hermafroditas se encuentran diferentes formaciones particulares: glándulas, receptáculos, vesículas seminales. Paralelamente, en muchos grupos existen aparatos genitales auxiliares y estructuras copuladoras. Los Moluscos se reproducen siempre sexualmente y la mayoría tienen sexos separados, aunque cerca del 40% son hermafroditas (p. ej. *Solenogastres*, *Gastropoda-Euthyneura*) y en parte con proterandria. La partenogénesis es rara. La fertilización es externa en muchos animales con sexos separados y se realiza en el agua con espermatozoides poco modificados (tipo primitivo, acuaesperma; véanse *Caudofoveata*, *Placophora*, *Monoplacophora*, *Bivalvia*, *Scaphopoda* y *Gastropoda* basales); en algunos *Caenogastropoda* existe un dimorfismo de espermatozoides.

## Desarrollo

La división de los huevos fertilizados (cigotos) de los Moluscos en general (menos en los Cefalópodos) es “espiral”, es decir, mediante divisiones oblicuas regularmente alternadas a la derecha y a la izquierda, caracterizada por determinación (desarrollo en mosaico). Tras la gastrulación, en los animales marinos (excepto en los Cefalópodos), se forma primero una larva lecitotrófica con troca. Estas larvas con (proto)troca son de varios tipos (fig. 3): (1) tipo lecitotrófico pericalima, en el que el animal se desarrolla dentro de una envuelta larvaria de células trocales (calima; *Solenogastres*, *Bivalvia-Protobranchia*); (2) tipo lecitotrófico pseudotrocófora (erróneamente “trocófora”,



que es planctotrófica) en donde las células trocales forman 1-3 círculos preorales (prototroca; *Polyplacophora*, *Patellogastropoda* y *Vetigastropoda*); (3) tipo planctotrófico velígera de los Gasterópodos evolucionados, en el que la región de las células trocales está extendida a 2-12 lóbulos (“velos”) y paralelamente (4) tipo planctotrófico rotígera en *Bivalvia-Autobranchia* (erróneamente “velígera bivalva”), en donde la región de las células trocales se alarga en forma de una rueda o de dos lóbulos. Además, hay estados intermedios como la lecitotrófica estenocalima, en la cual, las células trocales forman una cinta larga (calima estrechada) y que procede del tipo pseudotrocófora (*Solenogastres-Epimenia*, *Scaphopoda*), y la lecitotrófica prevelígera que representa una pseudotrocófora, ya que procede del tipo velígera (algunos Gasterópodos evolucionados). Estos cambios indican el sentido del curso evolutivo. Las larvas velígera y rotígera han evolucionado por convergencia, presentan una segunda troca, adicional a la troca preoral para la locomoción (la prototroca), que sirve para nutrirse del plancton. Las larvas planctotróficas que ya poseen una formación diferenciada del pie se llaman pedivelígeras. No es raro que el desarrollo larvario sufra cambios o se acorte, en particular en aquellas especies con un desarrollo intracapsular, en donde eclosionan en un estado similar al adulto. Los Cefalópodos tienen huevos extremadamente polilecíticos con división discoidal y un desarrollo directo.

La organogénesis (excepto en Cefalópodos) comienza con una gastrulación generalmente protostomal (invaginación del estomodeo) y la formación de un intestino rudimentario que incorpora el vitelo; la vaina radular se organiza bastante pronto y el ano (proctodeo) en las larvas lecitotróficas, a diferencia de otros casos, no se desarrolla antes de la metamorfosis. En la gástrula de los *Conchifera* la glándula de la concha se origina en el dorso a partir de una invaginación compacta. El centro nervioso cerebral subepitelial se forma por inducción del epitelio apical y además, en los grupos menos evolucionados, se originan los cuatro cordones nerviosos (tetraneria). Se forman un par de protonefridios. El mesoblastema par, que genera por división las células 4d, desaparece en el mesénquima y se mezcla con el ectomesénquima; este material primero forma la musculatura, en los grupos más primitivos (*Solenogastres*, *Polyplacophora*) da lugar a la musculatura de la pared del cuerpo y del intestino, así como las fibras dorsoventrales, y, sin embargo, en los Gasterópodos y en la larva rotígera (*Bivalvia*) forma los retracto-

Fig. 3. Tipos de larvas en Mollusca (según Mizzaro-Wimmer y Salvini-Plawen, 2001). *Pericalima* de *Neomenia banyulensis* (*Solenogastres*) (A) y de *Yoldia limitata* (*Bivalvia-Protobranchia*) (B). *Estenocalima* de *Epimenia babai* (*Solenogastres*) (C) y

de *Antalis* cf. *vulgaris* (*Scaphopoda*) (D). *Pseudotrocófora* de *Stenoplax magdalensis* (*Polyplacophora*) (E) y de *Patella vulgata* (*Gastropoda-Docoglossa*) (F). *Pseudotrocófora tardía* de *Pandora inaequalis* (*Bivalvia-Anomalodesmata*)

(G). Velígera de *Chicoreus ramosus* (*Caenogastropoda-Muricidae*) (H). *Veliconcha* de *Dreissena polymorpha* (*Bivalvia-Heterodonta*) (I). *Glochidium* de *Anodonta* sp. (*Bivalvia-Unionoidea*) (J).

res larvarios de la región trocal. Más adelante, en la mayoría de los casos en el estado de postlarva, se construye el pericardio por esquizocelia a partir de una acumulación de mesénquima dorsal en la parte terminal del intestino. Los conductos pericárdicos se originan tanto por una proliferación del pericardio como independientemente o mediante invaginaciones epidérmicas similares a protonefridios. Hasta donde se conoce, las células germinales primordiales se incorporan a la parte anterior del pericardio e inducen la formación de las gónadas.

Los órganos larvarios típicos desaparecen durante la metamorfosis. Esto se refiere también a los primeros escleritos del manto de *Solenogastres* y *Caudofoveata*, que son reemplazados por escleritos adultos; es evidente la seriación de los primeros escleritos dorsales en siete filas transversales en *Nematomenia* (*Solenogastres*), *Chaetoderma* (*Caudofoveata*) y *Polyplacophora*.

El desarrollo de los Cefalópodos es directo y se diferencia notablemente de los procesos indicados. Se puede señalar que la desaparición del vitelo no es intestinal, sino mediante una circulación propia del sistema hemolinfático.

## Sistemática

Los Moluscos representan un grupo animal filogenéticamente antiguo, cuyo origen se remonta al Precámbrico. Por lo que se conoce de las conchas fosilizadas, ya en el Cámbrico temprano existía una gran variedad de tipos, aunque para algunas de ellas (p. ej. †*Hyolitha*, †*Halkieriida*) aún es

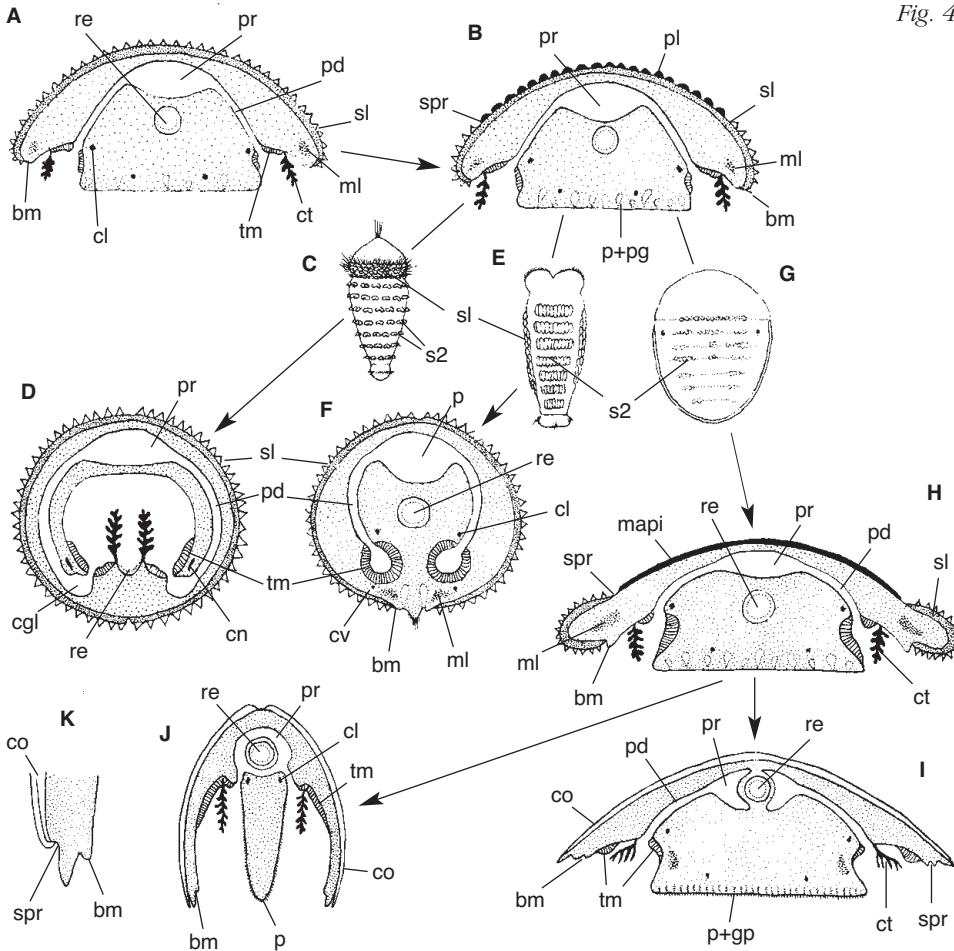
Fig. 4. Interrelaciones filogenéticas de las organizaciones en Moluscos (según la cubierta del manto, los órganos de la cavidad paleal posterior y los pericardioductos; cortes transversales esquemáticos en la región del pericardio) (modificado de Mizzaro-Wimmer y Salvini-Plawen, 2001). Organización basal de los Moluscos Aplacóforos (tipo fundamental hipotético de los Moluscos) (A). Organización común basal para los Solenogastres, Caudofoveata y Testaria recientes (B). Vista dorsal de la larva de Chaetoderma (Caudofoveata) (C).

Caudofoveata (adulto) (D). Vista dorsal de la larva en metamorfosis de Nematomenia banyulensis (Solenogastres) (E). Solenogastres (adulto) (F). Vista dorsal del estadio postmetamórfico de Lepidochitona corrugata (Polyplacophora) (G). Polyplacophora (adulto) (H). Monoplacophora (I). Bivalvia-Nuculida (J). Borde del manto de Nautilus (Cephalopoda) (K). Abreviaturas: bm, borde del manto; cgl, conductos glandulares; cl, cordón nervioso lateral (visceral, pleural); cn, cordones nerviosos (lateral y ventral) fusionados; co, concha; ct,

ctenidio; cv, cordón nervioso ventral (pedal); gp, glándulas pedias; ml, musculatura longitudinal para enrollarse; p, pie; pd, pericardioducto; pl, placa del manto; pr, pericardio; re, recto; s1, escleritos en orden irregular; s2, escleritos dispuestos regularmente en siete filas trasversales; spr, surco del periostraco, límite de la cubierta del manto entre s1 y s2; tm, tracto mucoso (conducto de desove, glándula hipobranquial) en el surco (cavidad) paleal.



Fig. 4.



dudosa su filiación como Moluscos. En relación a la discusión sobre el estado de los \*aplacóforos\*, en general hay bastante concordancia: representan dos grupos independientes del nivel menos evolucionado (*Solenogastres*, *Caudofoveata*). Los Moluscos recientes, por lo tanto, incluyen ocho líneas evolutivas (fig. 4), y según análisis cladísticos los *Solenogastres* parecen representar la primera ramificación en la que se conservan algunos caracteres menos evolucionados de la organización común de Moluscos (p. ej. el aparato radular, el intestino). Los *Caudofoveata* constituyen el segundo grupo que permanece en el nivel primario aplacóforo. El nivel polioplacóforo, más evolucionado y formado por los *Polyplacophora*, está caracterizado por una mezcla de caracteres poco evolucionados (p. ej. la cintura aplacófora), con autapomorfías (Sirenko, 2006) y sinapomorfías con los

*Conchifera* (Salvini-Plawen, 2006a). Por eso ambos, Poliplacóforos y Conchíferos, representan un nivel común definido como *Testaria* (secreción calcárea pluricelular del manto, órgano sensitivo subradular, aparato radular estereogloso, intestino compartimentado, emuntorios/órganos nefridiales: Salvini-Plawen, 1972a, 2006a). Los *Conchifera* poseen concha, formación de mandíbula, estómago de estilo de enzima, estatocistos, comisura subrectal y formaciones tentaculares inervadas cerebralmente. Incluyen también algunos grupos fósiles, por ejemplo los *Rostroconchia*, como grupo hermano posiblemente de los *Scaphopoda*. Las relaciones de parentesco internas de los *Conchifera* aún no están aclaradas. Después de la ramificación de los Monoplacóforos recientes como grupo basal, los *Bivalvia* parecen ser los menos evolucionados (el manto todavía llega hasta la parte anterior del cuerpo, la cavidad paleal es peripedal, tienen un par de ctenidios y sistema nervioso). Los otros tres grupos, *Scaphopoda*, *Gastropoda* y *Cephalopoda*, muestran una distensión dorsoventral (con el desarrollo de la masa visceral) y un sistema antagonista músculos contra músculos. Los Gasterópodos y los Cefalópodos tienen en común la cabeza con ojos y los cordones nerviosos situados en la zona intermedia de la musculatura dorsoventral. No obstante, los datos moleculares disponibles señalan diferentes relaciones de grupo hermano, por un lado entre *Bivalvia* y *Gastropoda* (Kocot *et al.*, 2011; Smith *et al.*, 2011) y por otro entre *Scaphopoda* y *Cephalopoda* (Steiner y Dreyer, 2003).

Los Moluscos pertenecen claramente al grupo de los Espirales y las relaciones filogenéticas se tienen que encontrar entre estos. Debido sobre todo al tipo de desarrollo, durante mucho tiempo dominó la suposición de un parentesco íntimo con *Polychaeta*, y por las estructuras seriadas (p. ej. la musculatura dorsoventral) se sospechaba que los Moluscos derivaban de Anélidos con el celoma segmentado reducido; esta hipótesis tomó más auge con el hallazgo de los Monoplacóforos recientes (*Neopilina*). No obstante, un mayor conocimiento de los Moluscos Aplacóforos y nuevas investigaciones sobre detalles de la organización de los Moluscos (p. ej. coloración por fluorescencia de la musculatura: Haszprunar y Wanninger, 2000), establecen una concordancia con estudios precedentes, en los cuales los Moluscos se emparentaban con los Anélidos antes de que desarrollasen el celoma corporal (cavidad secundaria del cuerpo) y señalaban que todos los Espirales celomados (p. ej. *Sipuncula* en Scheltema, 1996; *Polychaeta*) representan el grupo hermano. Mientras que los datos moleculares actuales son contradictorios o insostenibles (véanse p. ej. Passamaneck *et al.*, 2004; Giribet *et al.*, 2006), los análisis cladísticos (sinapomorfias) permiten dar un sentido a los niveles evolutivos y al tipo fundamental de los Moluscos (p. ej. Salvini-Plawen y Steiner, 1996). Por otra parte, las nuevas investigaciones sobre las larvas de *Kamptozoa* (*Entoprocta*), con suela deslizante y glándula anterior (*Loxosomella*), muestran que tienen una cubierta de cutícula quitinosa, un sistema nervioso tetraneuro y haces de musculatura entrecruzada ventralmente, que podrían representar sinapomorfias con los Moluscos basales (Wanninger *et al.*, 2007; Haszprunar y Wanninger, 2008).