

**Árbol de Moluscos** donde se muestran las relaciones filogenéticas de los principales grupos. Las ramas con líneas gruesas indican clados robustos y las ramas con líneas finas clados poco apoyados. El número en círculo verde indica el capítulo donde se une la rama. El círculo naranja marca el nodo más interno y su edad. Las fotografías representan grandes linajes (números en recuadros).

---

---

# Moluscos

---

---

# 21

Cristina Grande y Rafael Zardoya

**Resumen:** El éxito evolutivo de los moluscos queda patente en la gran cantidad de especies vivas existentes (son el segundo filo de metazoos más diverso), así como en su abundancia y en su capacidad de colonizar casi cualquier hábitat. Los moluscos representan una parte importantísima de la biomasa marina, pero también se han adaptado de manera exitosa al medio terrestre y al dulceacuícola. Se caracterizan por la presencia de 1) rádula, un órgano especializado para la alimentación; 2) manto, un epitelio especializado situado en la zona dorsal del cuerpo que cubre la masa visceral, capaz de segregar espículas o conchas; y 3) un pie ciliado ventralmente. Actualmente se reconocen ocho grandes grupos de moluscos: Neomeniomorpha, Chaetodermomorpha, Polyplacophora, Monoplacophora, Bivalvia, Scaphopoda, Cephalopoda y Gastropoda. A pesar de que la monofilia de cada uno de estos linajes está apoyada por datos morfológicos y moleculares, sus relaciones evolutivas son un tema de debate y un reto para la era de la genómica, que apenas comienza en los moluscos. Las hipótesis morfológicas sitúan a Neomeniomorpha, Chaetodermomorpha y polioplacóforos como los linajes de moluscos más basales, y dejan al resto en una posición más derivada, agrupados bajo el nombre de Conchifera, un grupo caracterizado por la presencia de una concha en una única pieza. Recientemente se han inferido las relaciones filogenéticas entre estos grupos basándose en datos moleculares. Los resultados iniciales en base a pocos genes fueron poco concluyentes pero dos trabajos recientes en base a datos procedentes de transcriptomas apoyan la hipótesis Conchifera, la relación cercana de polioplacóforos, neomeniomorfos y chaetodermomorfos (hipótesis Aculifera) y que neomeniomorfos y chaetodermomorfos son grupos hermanos (hipótesis Aplacophora). Dentro de Conchifera, los cefalópodos y los monoplacóforos serían el grupo hermano de gasterópodos, bivalvos y escafópodos.

**Summary:** Evidence for the evolutionary success of mollusks can be found not only in the impressive number of species (they are the second most diverse phylum of metazoans) but also in the abundance of many of them, and their capacity to colonize almost every habitat. Mollusks represent an important portion of the marine biomass although they have also successfully adapted both to terrestrial and freshwater habitats. Their main features are the presence of 1) radula, a specialized organ of the digestive system, 2) mantle, an specialized epithelium on the dorsal side of the body that covers the visceral mass, and secretes sclerites and the shell, and 3) a ventrally ciliated foot. Eight main lineages of mollusks are currently recognized: Neomeniomorpha, Chaetodermomorpha, Polyplacophora, Monoplacophora, Bivalvia, Scaphopoda, Cephalopoda, and Gastropoda. Although the monophyly of these lineages seems to be supported by both morphological and molecular data, their inter-relationships are under debate, and constitute a major challenge for the genomic era, which is still in its beginnings in mollusks. Morphological hypotheses consider Neomeniomorpha, Chaetodermomorpha, and Polyplacophora as the most basal lineages of mollusks, while all remaining molluscan lineages (grouped as the Conchifera) are considered to be more derived, and characterized by the presence of a single shell. Recently, phylogenetic relationships among these groups were inferred based on molecular data. Initial results based on few genes were inconclusive but two recent studies based on transcriptome data support the Conchifera hypothesis, the close relationship of polyplacophorans, neomeniomorphans and chaetodermomorphans (Aculifera hypothesis) and that neomeniomorphans and chaetodermomorphans are sister groups (Aplacophora hypothesis). Within Conchifera, cephalopods and monoplacophorans would be sister group of gastropods, bivalves and scaphopods.

Los moluscos son el segundo filo más numeroso del reino animal, después de los artrópodos. Las formas actuales se dividen en ocho grupos, bien diferenciados morfológicamente, con una marcada diversidad en planes corporales que abarcan desde formas microscópicas intersticiales hasta calamares gigantes bentónicos (Fig. 1). Sin embargo, a pesar de su variedad de formas, ta-

maños, ciclos vitales y ambientes en que se encuentran, estos grupos mantienen una organización básica corporal en la cual se distinguen la región cefalo-visceral y el pie. La región cefálica está poco diferenciada, pero contiene un órgano con función digestiva exclusivo de los moluscos, la **rádula**. Se trata de una cinta de dientes quitinosos curvados que actúa como órgano raspador durante la ali-

## ¿Qué es un molusco?

Los moluscos (del latín *molluscus* [blando]) constituyen uno de los filos más numerosos del reino animal, con cerca de 100 000 especies vivas. Destacan por su asombrosa diversidad morfológica, así como por su extrema variación de planes corporales, y engloban organismos tan diferentes como almejas, caracoles, pulpos o quitones. Habitan ambientes tanto terrestres como acuáticos (marinos y de agua dulce), e incluso hay especies que viven en condiciones extremas, como por ejemplo en fuentes de aguas termales o a gran profundidad. Muchas especies de moluscos, como los mejillones, las ostras y los calamares, son una importante fuente alimenticia y tienen gran relevancia económica. Otras especies actúan como vectores en enfermedades infecciosas humanas ocasionadas por parásitos, o causan graves daños en infraestructuras o en la agricultura al comportarse como plagas. Los moluscos han sido objeto de estudio desde los comienzos de la zoología y de la historia natural, en parte por la belleza y la espectacularidad de algunos grupos, como los caracoles, que los han hecho muy populares también para coleccionistas y aficionados.

mentación. Por otra parte, la masa visceral está protegida por la **concha**, que es segregada por una zona específica de la epidermis denominada **manto**. El margen de la concha y el borde del manto subyacente rebasan el tamaño del cuerpo y forman una cavidad con gran relevancia para las funciones básicas de los moluscos. En la **cavidad del manto** se encuentran, entre otros, los órganos respiratorios y sensoriales, así como las salidas del sistema excretor, reproductivo y digestivo. Finalmente, los moluscos presentan el pie, que es el órgano musculoso que sirve para la locomoción.

A pesar de ser uno de los grupos con mayor tradición naturalista, el elevado número de moluscos y su complejidad morfológica ha dificultado tanto el establecimiento de una clasificación taxonómica estable para el grupo como la reconstrucción de su historia evolutiva. Actualmente se reconocen ocho grupos naturales principales: Neomeniomorpha, Chaetodermomorpha, Polyplacophora, Monoplacophora, Bivalvia, Scaphopoda, Cephalopoda y Gastropoda.

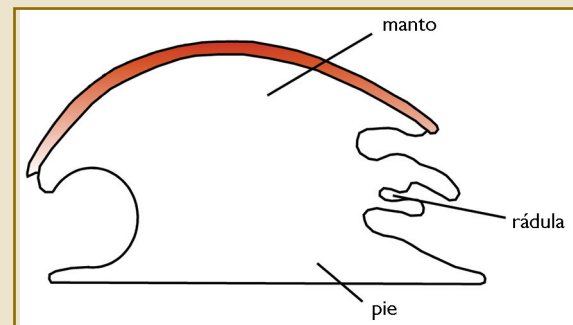
Los neomeniomorfos o solenogastros y los chaetodermomorfos o caudofoveados, con cerca de 240 y 150 especies descritas, respectivamente, son los grupos más desconocidos de los moluscos, en parte debido a su pequeño tamaño (algunos solenogastros miden tan sólo 2 mm) y a que la mayoría viven a grandes profundidades en



**Figura 1.** El calamar gigante. Los moluscos de mayor tamaño son cefalópodos: los calamares gigantes de la especie *Architeuthis dux*. Pueden alcanzar 20 m de longitud y 270 kilos de peso. Viven en aguas profundas y los registros conocidos se concentran en Terranova, Namibia y Sudáfrica, Japón, Australia-Nueva Zelanda y el noroeste de España. A pesar de su tamaño, su flotabilidad es muy buena gracias a que tienen altas concentraciones de iones amonio en la musculatura del manto.

### Recuadro 1. Caracteres morfológicos únicos de los moluscos.

- Diferenciación de un manto dorsal cubierto por espículas o por una cutícula.
- Presencia de un pie ciliado ventralmente.
- Adquisición de la rádula como aparato para la alimentación.



el océano. Estos moluscos vermiformes carecen de concha, pero el tegumento está cubierto de espículas calcáreas que les dan una apariencia brillante. Se alimentan de colonias de cnidarios, aunque algunos son excavadores e ingieren los foraminíferos presentes en el fango. Actualmente hay algunos laboratorios centrados en el estudio de estos grupos, por lo que se espera avanzar en el conocimiento de su anatomía interna, ciclos vitales, desarrollo embrionario y ecología.

Los polioplacóforos, comúnmente denominados quitones, son moluscos exclusivamente marinos, aplanados dorsoventralmente, cubiertos por ocho placas imbricadas y con un pie ancho, plano, ciliado y ventral. Cuentan con poco más de 1000 especies descritas, la mayoría de las cuales viven en la zona intermareal y se alimentan de diatomeas, detritus y "algas" incrustadas en las rocas. La cavidad del manto consiste en un canal situado a ambos lados del cuerpo, entre el pie y el borde del manto, por la cual circulan las corrientes de agua necesarias para la respiración.

El grupo con menor número de especies vivas descritas es el de los monoplacóforos, que cuenta con apenas 30

## Términos básicos

**Cavidad del manto:** Cámara localizada entre el borde del manto y el resto del cuerpo de los moluscos que contiene los ctenidios, las glándulas hipobranquiales y los osfradios.

**Concha:** Cobertura rígida externa que protege a ciertos moluscos, compuesta por conquiolina, calcita y carbonato cálcico. En algunas especies la concha se ha internalizado.

**Ctenidio:** Es la branquia típica de los moluscos. Consta de un largo eje aplanado longitudinal en cuyo interior hay nervios, vasos sanguíneos y músculos. Tiene adheridos una serie de filamentos triangulares dispuestos a ambos lados del eje (y entonces se denomina bipectinado) o a un solo lado del eje (monopectinado).

**Glándulas hipobranquiales:** Glándulas especializadas de los moluscos que segregan el moco que recubre las branquias y permite atrapar partículas suspendidas en la corriente de agua inhalante para su posterior eliminación.

**Larva veliger:** Larva típica de la mayoría de los moluscos; tiene estructuras desarrolladas, como el pie y la concha, y posee dos lóbulos ciliados que constituyen el velo, utilizado para nadar y capturar alimentos.

**Manto:** Parte dorsal de la pared que cubre la masa visceral de los moluscos. Sus células producen las espículas o la concha. En algunos grupos, como los cefalópodos, se ha muscularizado intensamente y se ha especializado para la natación.

**Odontóforo:** Estructura alargada cartilaginosa situada en la cavidad bucal de los moluscos que contiene la rádula.

**Osfradio:** Órgano quimiorreceptor formado por epitelio sensorial localizado en el margen posterior de la membrana ventral que sostiene a las branquias.

**Quiralidad:** Propiedad por la cual la concha de los gasterópodos puede tener la espiral a izquierdas (levógira) o a derechas (dextrógira).

**Rádula:** Cinta de dientes quitinosos curvados situada en la cavidad bucal de los moluscos; actúa como órgano raspador durante la alimentación.

especies, todas ellas descubiertas en los últimos 60 años. Estas especies han sido localizadas en fosas abisales, entre 2000 y 7000 metros de profundidad, en los océanos Atlántico, Índico y Pacífico. Son organismos simétricos, con una concha de una pieza de forma variable, que puede ser aplanada o con forma de pequeño cono. La característica más relevante de los monoplacóforos es la presencia de estructuras repetidas de manera seriada, lo que ha llevado a algunos autores a defender la hipótesis de la segmentación en los moluscos. Sin embargo, estudios recientes con técnicas modernas han proporcionado nuevos datos que han permitido reevaluar otros previos y rechazar dicha hipótesis.

Los bivalvos son el segundo grupo más numeroso de moluscos, con más de 8000 especies descritas. Son acuáticos y principalmente marinos, aunque también han colonizado hábitats dulceacuícolas. Se caracterizan por estar

comprimidos lateralmente y protegidos por una concha con dos valvas unidas por una zona articulada en la parte dorsal, denominada ligamento. En la base del ligamento hay unas crestas o dientes que evitan que las valvas se deslicen lateralmente y que tienen gran relevancia para la taxonomía del grupo. Los bivalvos engloban especies tanto sésiles como excavadoras, e incluso algunas nadadoras por propulsión. Se alimentan mediante la filtración de agua por sus branquias, donde las partículas quedan atrapadas en un mucus que es dirigido a los palpos labiales mediante el movimiento de cilios. Es precisamente este modo de alimentación por filtración lo que para algunos autores constituye la base de la radiación y del éxito de los bivalvos. A este grupo pertenecen especies de gran interés económico, como las ostras, las almejas, los mejillones, etc.

### Recuadro 2. Los moluscos en cifras.

- Número de especies actuales descritas: 80 000
- Número de especies actuales estimadas: 200 000
- Número de especies fósiles descritas: 70 000
- Número de especies de solenogastros actuales descritas: 240
- Número de especies de caudofoveados actuales descritas: 150
- Número de especies de polioplacóforos actuales descritas: 1000
- Número de especies de monoplacóforos actuales descritas: 30
- Número de especies de bivalvos actuales descritas: 8000
- Número de especies de escafópodos actuales descritas: 800
- Número de especies de cefalópodos actuales descritas: 600
- Número de especies de gasterópodos actuales descritas: 60 000
- Especie de molusco de mayor tamaño: calamar gigante (*Architeuthis dux*), con 20 m de longitud y 270 kg de peso.
- Especie de molusco de menor tamaño: solenogastros de la familia Simrothiellidae, que miden 2 mm de longitud.
- Antigüedad del primer fósil asignado potencialmente a un molusco: 1100 millones de años (*Kimberella quadrata*, proterozoico superior).
- Número de familias que han colonizado el agua dulce: 9 familias de bivalvos y 16 familias de gasterópodos.
- Relevancia económica de los moluscos: en China, en 2002, la producción de ostiones (*Haliotis*) alcanzó las 3 630 000 toneladas, seguida de la de almejas con 2 300 000 toneladas, la de vieiras con 935 585 toneladas, la de mejillones con 663 866 toneladas y la de navajas con 635 486 toneladas.

Los escafópodos son un grupo de moluscos exclusivamente marinos y excavadores que viven tanto en la zona intermareal como a grandes profundidades. Actualmente hay más de 800 especies descritas y más de 500 extintas. Estos moluscos constan de una concha en forma de tubo alargado y cilíndrico abierto por los dos extremos. En uno de los extremos se encuentra la región cefálica, y en el otro, el pie; ambos tienen forma cónica, lo que facilita su enterramiento. Al no poseer branquias, el intercambio gaseoso se hace a través de la epidermis gracias a la corriente de agua que entra y sale por la parte posterior del animal. Se alimentan de foraminíferos y otros organismos intersticiales. Aunque localmente son abundantes, los pocos datos ecológicos disponibles hasta el momento no indican que estén ampliamente distribuidos por todos los ecosistemas marinos.

Los cefalópodos incluyen moluscos principalmente pelágicos, aunque también hay representantes bentónicos. A este grupo pertenecen los nautilus, los calamares y los pulpos. Hay más de 600 especies descritas y se conocen más de 7500 fósiles. Estos moluscos han alargado su cuerpo en el eje dorsoventral, y sus hábitos de natación hacen que la parte ventral actúe como la parte anterior y la zona dorsal quede en una posición posterior. Por tanto, los tentáculos que rodean la cabeza y que son homólogos a la parte anterior del pie de otros moluscos están ahora situados en una posición anterior. La concha externa sólo se mantiene en los representantes del género *Nautilus*, mientras que en el resto de los grupos está reducida y se ha internalizado o se ha perdido completamente. El manto está intensamente muscularizado y sus contracciones, expulsando chorros de agua que ha entrado en la cavidad del manto, permiten una eficaz natación que les habilita para ser activos depredadores o escapar a su vez de ataques de otros depredadores.

Los gasterópodos son el grupo de moluscos más numeroso con diferencia, ya que hay más de 60 000 especies descritas, aunque se estima que puede haber cerca de 150 000. La mayoría de los gasterópodos poseen una única concha enrollada a modo de espiral, en la cual puede incluirse por completo el organismo y tapar la entrada con una estructura quitinosa llamada opérculo. En otras especies la concha se ha reducido e internalizado, y finalmente en otras ha desaparecido completamente (Fig. 2). Su evidente éxito evolutivo les ha permitido colonizar todos los ambientes, tanto acuáticos como terrestres.

### Características de sus genomas

El aumento de la información genómica es imparable, debido en parte a los grandes avances tecnológicos de los últimos años. Aunque hay un claro desequilibrio en cuanto a la información disponible entre diferentes grupos de animales, los moluscos empiezan a tener un papel relevante gracias a su interés en medicina y la industria alimentaria. Recientemente se ha completado la secuenciación y el ensamblado del genoma de una especie de

gasterópodo, *Lottia gigantea*, que supone una valiosa fuente de información para análisis genéticos y evolutivos. Además, otras tres especies de moluscos (dos gasterópodos y un bivalvo) están siendo secuenciadas en varios laboratorios y es previsible que el número siga en aumento. Sin embargo, el tamaño del genoma ha supuesto hasta el momento una limitación a la hora de elegir las especies a secuenciar (el de *Lottia gigantea* es de 0,42 Gb y el del bivalvo *Mytilus californianus* de 1,8 Gb) (véase <http://www.genomesize.com>).

Desde comienzos del siglo XIX, el número y la estructura cromosómica se usaron para establecer relaciones entre los diferentes grupos de moluscos, lo que ha proporcionado una gran cantidad de estudios citogenéticos en moluscos. Sin embargo, se ha comprobado que estos caracteres son homoplásicos y, por tanto, no pueden utilizarse para inferir la historia evolutiva del grupo. Los datos disponibles hasta el momento indican que hay una variación en el número cromosómico diploide en los moluscos (por ejemplo, gasterópodos  $2n = 62$ , bivalvos  $2n = 20$ ), y que aunque la poliploidía no es frecuente entre los moluscos, hay algunos grupos de gasterópodos y bivalvos de agua dulce en los cuales es común.

Los genomas mitocondriales, por su parte, han sido ampliamente estudiados en los moluscos. Actualmente se han secuenciado los genomas mitocondriales de 74 especies: 26 bivalvos, 14 cefalópodos, 31 gasterópodos, un poli-placóforo y dos escafópodos. Aunque aún falta información sobre algunos grupos, los datos disponibles hasta el momento indican una gran variabilidad en tamaño, contenido y organización del genoma entre diversos grupos de moluscos. En primer lugar, el tamaño del genoma varía ampliamente según los diferentes grupos (desde 42 Kb en los bivalvos hasta 13 Kb en los escafópodos). Los bivalvos y los cefalópodos son los que tienen los genomas más grandes, aunque por distintas razones. Los bivalvos cuentan con grandes regiones no codificadoras en el genoma, mientras que los cefalópodos, además de poseer grandes regiones no codificadoras, cuentan también con duplicaciones de fragmentos que contienen genes estructurales completos. Por otra parte, los escafópodos y los gasterópodos han reducido al máximo las zonas del genoma no codificadoras y no se han detectado duplicaciones génicas, y por tanto el tamaño de sus genomas mitocondriales es muy reducido.

Las zonas no codificadoras más largas contienen señales para la replicación y la transcripción de los genomas mitocondriales, y se ha sugerido que la presencia de múltiples zonas largas no codificadoras en los genomas de los moluscos puede proporcionar diversos sitios de replicación y, por ello, tener implicaciones en la ordenación de los genes en los genomas mitocondriales. De ser cierto, la variación en los tamaños de las zonas no codificadoras entre diferentes grupos de moluscos podría contener información filogenética relevante.

Los genomas mitocondriales de los moluscos bivalvos tienen un interés añadido, ya que constituyen uno de los

pocos casos descritos hasta el momento en que no se cumple la regla de la herencia materna. Las hembras de los bivalvos tienen un tipo de genoma mitocondrial que es transmitido a sus descendientes hembras y a las células somáticas de sus descendientes machos. Sin embargo, los machos tienen otro genoma que difiere hasta en un 20% del de la hembra, y es precisamente el haplotipo del macho el que pasa a la siguiente generación de hijos al transmitirse por las células germinales masculinas. Hay que destacar que los bivalvos constituyen también uno de los escasos ejemplos descritos, junto con un nematodo, un pez plano y el hombre, en los cuales se produce recombinación en el genoma mitocondrial. Además, en una especie de bivalvo, el gen ribosómico *rrnL* está codificado por dos regiones separadas por varios genes, siendo éste el único caso descrito hasta la fecha en metazoos de un gen mitocondrial codificador con la secuencia partida. Otras especies de bivalvos tienen el gen *rrnS* y el *trnM* duplicados. Finalmente, en algunos bivalvos el gen *atp8* se ha trasladado del genoma mitocondrial al genoma nuclear.

Por último, es importante destacar el alto grado de diversificación de la organización génica mitocondrial en los moluscos, asociada a una tasa de reorganización relativamente alta. El único genoma mitocondrial de un poliplacóforo secuenciado hasta el momento y algunos genomas de cefalópodos comparten una organización génica muy similar a la de otros metazoos. Sin embargo, bivalvos, escafópodos y algunos linajes de gasterópodos han modificado drásticamente este orden génico ancestral. Algunos autores consideran estas reorganizaciones génicas de gran interés evolutivo, dada su baja homoplasia, y son consideradas como sinapomorfias moleculares en casos como, por ejemplo, los gasterópodos heterobranquios.

## Resultados filogenéticos contrastados con clasificaciones previas

Aunque la monofilia de los moluscos y de sus ocho grupos principales parece estar ampliamente apoyada por datos morfológicos y moleculares, la reconstrucción de la historia evolutiva de los distintos grupos de moluscos, así como las relaciones entre ellos, constituye un reto extremadamente controvertido. Es posible encontrar estudios en los cuales se han recuperado relaciones de grupo hermano de prácticamente todos los grupos de moluscos entre sí, y aún recientemente se suceden hipótesis evolutivas contradictorias que intentan explicar las relaciones entre los representantes de este grupo tan diverso.

Tradicionalmente, Neomeniomorpha y Chaetodermomorpha se han considerado como grupos hermanos y basales al resto de los moluscos basándose en caracteres como la ausencia de concha y la presencia de espículas, y se les había agrupado bajo el nombre de Aplacophora. Sin embargo, algunas revisiones morfológicas recientes rechazan dicha relación y sitúan únicamente a los neomeniomorfos como el grupo hermano del resto de los grupos de molus-



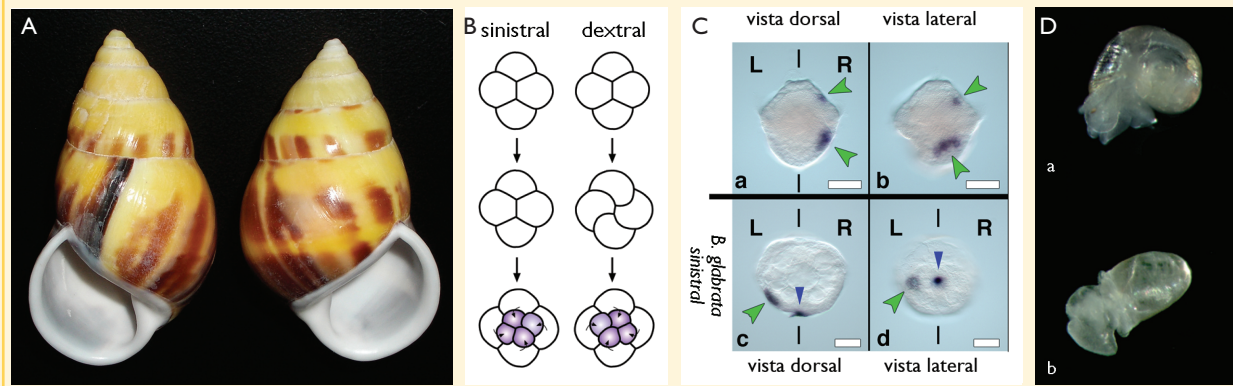
**Figura 2.** Pérdida secundaria de la concha externa. Una de las características más conocidas de los moluscos más derivados es una concha externa protectora. En algunos cefalópodos y en los gasterópodos opistobranquios (en la foto) la concha se internaliza, se reduce o desaparece. Como compensación, en estos grupos se desarrollan mecanismos de protección con sustancias tóxicas (por ejemplo la tinta del calamar), y aparecen colores vivos (aposemáticos) como señal de alerta.

cos, al contar con numerosas plesiomorfias en el sistema digestivo, una cavidad del manto rudimentaria y ausencia de ctenidios (las branquias características de los moluscos). Una vez diferenciados los neomeniomorfos, el linaje ancestral de los moluscos diferenció el sistema digestivo, los ctenidios y la cavidad del manto. Los siguientes en escindir se serían los chaetodermomorfos, que cuentan con modificaciones secundarias en la región cefálica debido a su modo de vida excavador.

Las hipótesis morfológicas actuales sitúan en este punto (una vez escindidos Neomeniomorpha y Chaetodermomorpha) la aparición de las placas dorsales por la fusión de las células que producen las espículas calcáreas, y los moluscos se diversifican entonces en dos linajes: por una parte los poliplacóforos, con sus características ocho placas imbricadas, y por otra parte el resto de los moluscos, con una única concha y con caracteres apomórficos en la ultraestructura de los cilios, que se denominan Conchifera: monoplacóforos, gasterópodos, bivalvos, cefalópodos y escafópodos. Por tanto, neomeniomorfos, chaetodermomorfos y poliplacóforos son considerados basales al resto de los moluscos con caracteres plesiomórficos en la ultraestructura de los cilios locomotores.

Diversos autores han constatado el alto grado de homoplasia de los caracteres morfológicos en los moluscos. Por otra parte, es fácil entender la dificultad en encontrar caracteres morfológicos derivados y compartidos entre grupos con formas tan diferentes como, por ejemplo, los cefalópodos, los bivalvos y los gasterópodos. En este sentido se pensó que los datos de secuencia podían ser de gran utilidad para resolver las relaciones filogenéticas entre los grandes grupos de moluscos. Así, en los últimos 15 años se han intensificado los estudios moleculares con desigual fortuna. Los marcadores usados inicialmente no fueron determinantes para resolver las grandes cuestiones evolutivas del grupo, ya que al igual que los datos morfológicos presentan limitaciones con graves consecuencias en las re-

## Quiralidad en los gasterópodos



**Foto A.** Concha levógira (izquierda) y dextrógira (derecha) de *Amphidromus perversus*. **Foto B.** Segmentación en embriones levógiros (sinistral) y dextrógiros (dextral). En los levógiros, la tercera división va en sentido contrario a las agujas del reloj, y en los dextrógiros va en sentido horario. **Foto C.** a y b: expresión del gen nodal en el lado derecho (R) en la especie dextrógira *Lottia gigantea* (flechas verdes); c y d: expresión del gen nodal en el lado izquierdo (L) en la especie levógira *Biomphalaria glabrata* (flechas verdes). Las flechas azules indican una tinción inespecífica en la concha. Escala: 50  $\mu\text{m}$ . **Foto D.** a: espécimen control de la especie levógira *B. glabrata*; d: espécimen tratado con la droga SB-431542, que bloquea la cascada genética activada por el gen nodal. Los adultos tienen conchas simétricas.

La concha de un gasterópodo típico tiene una forma cónica que gira dando vueltas alrededor de un eje central (columela). La mayoría de las conchas de los caracoles giran en el sentido de las agujas del reloj y se denominan dextrógiros, aunque en algunos casos pueden hacerlo en sentido antihorario y entonces se denominan levógiros. Esta propiedad de girar en uno u otro sentido se denomina **quiralidad**. La quiralidad también se refleja en la anatomía interna, puesto que el empaquetamiento de los órganos internos difiere entre ambas formas, de modo que las formas dextrógiros tienen reducidos los órganos del lado derecho y las levógiros los del lado izquierdo. Estas asimetrías corporales han fascinado a los malacólogos durante siglos, pero los mecanismos por los cuales se han generado apenas comienzan a desvelarse.

Las diferencias en la quiralidad de los caracoles se detectan en las primeras divisiones del desarrollo larvario, en concreto en la tercera división, cuando el embrión pasa de cuatro a ocho células. Los moluscos tienen una segmentación en espiral, lo que significa que los planos de división celular están orientados de manera oblicua con respecto al eje polar del oocito. En los caracoles dextrógiros, el plano de división de las cuatro células que se forman en la tercera división está orientado en el sentido de las agujas del reloj. En los levógiros, el plano de división se orienta en sentido contrario a las agujas del reloj. Trabajos clásicos han demostrado que hay un factor de herencia materna que controla esta orientación en el plano de división, aunque se desconoce la naturaleza de este factor o los mecanismos por los cuales opera. Una vez definidos los planos de orientación en las divisiones tempranas de los embriones, las futuras asimetrías corporales ya están determinadas y el adulto que resulta de esos embriones será dextrógira o levógira dependiendo del modo de división temprana.

Recientemente se han descrito genes que se expresan exclusivamente en un lado del cuerpo de los caracoles y que determinan algunas de sus asimetrías. Cabe destacar que estos genes (*nodal* y *pitx*) son los mismos que actúan en los vertebrados y en otros deuteróstomos (equinodermos, tunicados, etc.) controlando también el desarrollo de las asimetrías corporales. Por tanto, parece muy probable que la cascada de genes *nodal-pitx* estuviera ya presente en el antepasado común de los moluscos y los deuteróstomos, y que fuera ya entonces la encargada de establecer las asimetrías corporales. Por tanto, los caracoles y los humanos usan algunos genes de la misma manera para establecer asimetrías.

Sin embargo, otro hecho sorprendente es que el lado del cuerpo de los caracoles que expresa estos genes es dependiente de la quiralidad, es decir, estos genes se expresan en el lado derecho del cuerpo en los caracoles dextrógiros y en el izquierdo en los levógiros; su expresión estaría relacionada con la formación de células productoras de concha a ambos lados del eje de simetría bilateral en la zona dorsal del manto. De este modo, la concha es segregada de manera desigual a ambos lados del eje de simetría: a mayor ritmo en el lado derecho en los caracoles dextrógiros y en el lado izquierdo en los levógiros. Si se anula la actuación asimétrica de estos genes, se obtienen conchas completamente simétricas.

Aún quedan muchos puntos por aclarar, como por ejemplo cuál es ese factor de herencia materna que controla la quiralidad de los gasterópodos y cuál es su relación con las diferencias observadas en el citoesqueleto y la orientación del huso cromático, que se sabe tienen gran relevancia en la orientación de los planos de las primeras divisiones embrionarias. Se desconoce también qué ocurre desde el momento en que se define el plano de la tercera división embrionaria y por tanto la quiralidad del embrión, y la activación de la cascada *nodal-pitx* en el correspondiente lado del cuerpo. Estudios futuros de genes que controlan el desarrollo embrionario ayudarán a entender qué mecanismos controlan la definición de los planes corporales en los caracoles y en otros moluscos.

construcciones filogenéticas. Por ejemplo, las tasas de mutación y la composición nucleotídica son muy variables entre los diversos grupos analizados hasta el momento, lo cual introduce sesgos en los análisis filogenéticos. Por otra parte, es difícil encontrar genes con las tasas evolutivas necesarias para resolver las cuestiones filogenéticas planteadas. En concreto, los análisis de las subunidades ribosómicas nucleares y de los genomas mitocondriales completos de representantes de los principales grupos de moluscos han demostrado que estos datos moleculares pueden tener suficiente resolución para establecer las relaciones dentro de cada uno de los principales grupos de moluscos (por ejemplo, dentro de los gasterópodos más derivados parece confirmarse la monofilia de los grupos Heterobranchia y Euthyneura, pero no la de “Heterostropha” y “Pulmonata”), aunque no para inferir las relaciones entre grupos. Sin embargo, hay una excepción, ya que la relación entre escafópodos y cefalópodos sí que parece contar con apoyo estadístico en estos estudios y constituye un clado estable. De ser confirmada, esta relación entraría en controversia con las descripciones morfológicas tradicionales, que consideraban a escafópodos y bivalvos como grupos hermanos, pero recientes revisiones morfológicas también podrían apoyar un origen común para escafópodos y cefalópodos.

Otro problema de los estudios moleculares de los moluscos es la dificultad de incluir representantes de los neomeniomorfos y chaetodermomorfos y los monoplacóforos, así como la necesidad de representar adecuadamente la diversidad de los grupos más derivados (cefalópodos, bivalvos y gasterópodos). Además, todo ello implica poder amplificar y secuenciar genes ortólogos en especies altamente divergentes. Los pocos estudios que incluían todos los grupos de moluscos y que se basaban en el análisis conjunto de fragmentos de las dos subunidades ribosómicas, de la histona H3 y de dos genes mitocondriales (*cox1* y *rrnL*) llegaron a resultados poco concluyentes. Dos trabajos de 2011 han reconstruido la filogenia de moluscos en base a datos genómicos nucleares. Uno de ellos incluye 308 genes ortólogos pero un 75% de datos ausentes en las matrices. Incluye representantes de todos los grandes grupos de moluscos excepto Monoplacophora. El otro incluye datos nuevos del transcriptoma de 14 especies de moluscos y analiza entre 301-1185 genes, si bien hay que constatar que el porcentaje de datos ausentes en las matrices es alto (73-79%). En este trabajo si hay un representante de Monoplacophora (*Laevipilina hyalina*).

Ambos trabajos recuperan árboles bien apoyados en los que existe un grupo en el que están polioplacóforos, neomeniomorfos y chaetodermomorfos (hipótesis Aculifera) que es hermano de los Conchifera (resto de moluscos). Dentro de Aculifera, neomeniomorfos y chaetodermomorfos son grupos hermanos, validando el clado Aplacophora. Dentro de Conchifera, los cefalópodos aparecen basales a un grupo formado por escafópodos, bivalvos y gasterópodos. En uno de los trabajos los escafópodos se recuperan basales a un grupo formado por bivalvos y gasterópodos y en el otro

los escafópodos son grupo hermano de gasterópodos excluyendo a los bivalvos. En este trabajo, los monoplacóforos aparecen como grupo hermano de los cefalópodos, rechazando la hipótesis “Serialia” (monoplacóforos + polioplacóforos) recientemente apoyada por datos moleculares parciales.

Sin duda, futuros análisis filogenéticos que incluyan un mayor número de táxones y matrices de datos más completas, así como nuevas secuencias genómicas, van a contribuir al conocimiento de la historia evolutiva del grupo.

## Evolución de los caracteres

Una de las sinapomorfias más claras de los moluscos es la presencia de la rádula, una cinta membranosa situada en una lengüeta cartilaginosa (el **odontóforo**) y rodeada de músculos que contiene filas de dientes de tamaño y disposición variables. La rádula se forma en la parte profunda de la cavidad bucal, en el llamado saco de la rádula, y actúa como órgano raspador al tener los dientes curvados. Constantemente se están produciendo dientes nuevos en la parte posterior de la rádula, que sustituyen a los de la parte anterior que se van desgastando por el uso continuado. Los dientes pueden ser de forma y tamaño variable, aserrados, lisos, etc., y estar dispuestos en filas de número también variable. Estos caracteres son comúnmente utilizados en la sistemática de los principales grupos de moluscos.

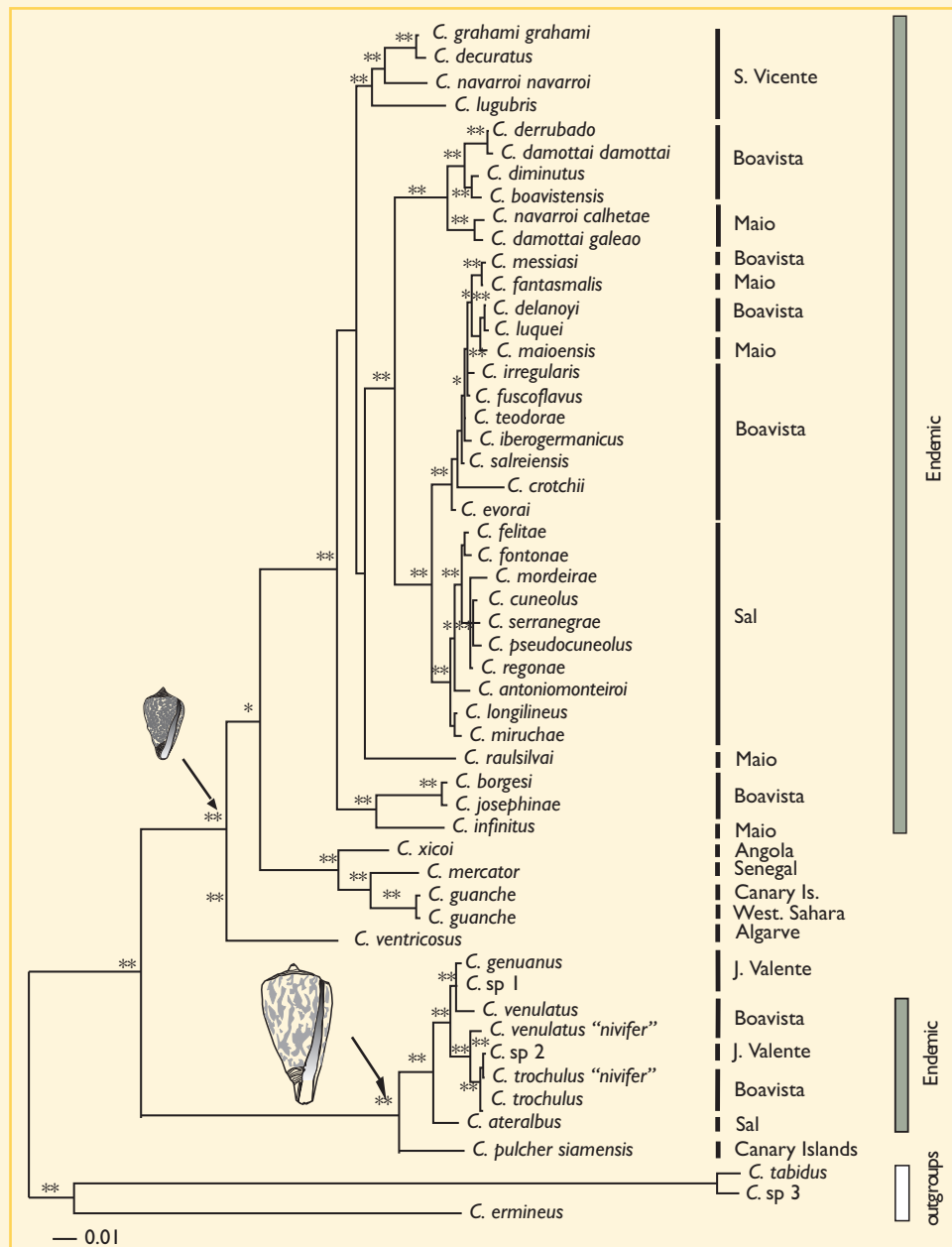
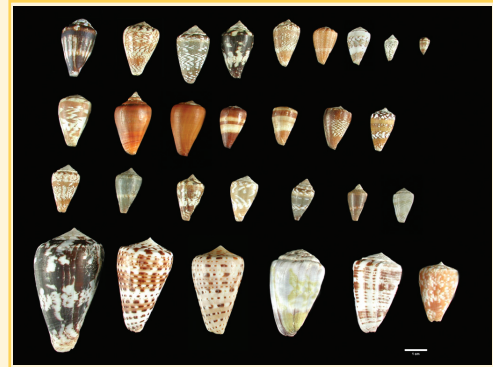
La parte visceral de los moluscos está cubierta por una capa de epitelio, llamado manto, de gran relevancia ya que es el que va a segregar la concha o las espículas. La concha de los moluscos varía enormemente entre los diferentes grupos, de manera que puede ser en espiral (gasterópodos y cefalópodos), de forma cónica (cefalópodos), en forma de ocho placas imbricadas (polioplacóforos), una única placa aplanada (monoplacóforos), dos valvas perfectamente acopladas (bivalvos) o en forma de tubo abierto por ambos lados (escafópodos).

La cavidad del manto contiene varias estructuras características de los moluscos: **osfradio**, **ctenidio** y las **glándulas hipobranquiales**. El osfradio es una pequeña área de epitelio sensorial localizada en el margen posterior de la membrana ventral que sostiene a las branquias y que tiene funciones quimiorreceptoras. El osfradio también detecta la cantidad de partículas presentes en las corrientes de agua que entran en la cavidad del manto. Por otra parte, el ctenidio es la branquia especializada de los moluscos, que consta de un largo eje aplanado que sobresale desde la pared anterior de la cavidad del manto y en cuyo interior hay vasos sanguíneos, músculos y nervios. Adheridos a este eje se encuentran una serie de filamentos triangulares y aplanados dispuestos de modo alterno en ambos lados del eje (bipectinadas) o exclusivamente a un lado (monopectinadas). Estos filamentos contienen cilios que facilitan el movimiento del agua dentro de la cavidad del manto. El agua entra en la cavidad del manto por la parte posterior, fluye hacia arriba y atraviesa las branquias, y después



### Patrones biogeográficos recurrentes en conos de Cabo Verde

Los conos (género *Conus*) son gasterópodos marinos depredadores que viven en aguas tropicales. Comen gusanos marinos, peces actinopterigios pequeños y otros moluscos utilizando una rádula modificada en forma de arpón que inyecta un veneno denominado conotoxina. Se han descrito más de 500 especies y un 10% de la diversidad específica de este género se encuentra en el archipiélago de Cabo Verde, frente a las costas de Senegal. La filogenia molecular de los conos de Cabo Verde basada en datos de secuencia de marcadores mitocondriales y nucleares demuestra que la gran diversidad de este género existente en el archipiélago resulta de dos eventos independientes de colonización desde el continente u otras islas macaronésicas. Hace 16,5 millones de años llegó el antepasado de los conos endémicos de menor tamaño que han tenido tiempo de diversificar en las diferentes islas de Cabo Verde. Para ello, las larvas planctónicas de los conos del continente africano perdieron la capacidad de dispersión (larvas lecitotróficas), lo que llevó a que la colonización de nuevas islas se produjese mediante fenómenos de vicarianza asociados a cambios eustáticos en el nivel del mar durante el plio-pleistoceno, y con un patrón biogeográfico distintivo. Hace 4,6 millones de años, el ancestro de los conos endémicos de mayor tamaño llegó a las islas y divergió al disponer de nichos vacíos. De nuevo, la especiación siguió el mismo patrón biogeográfico, lo que indica que los mismos condicionantes (no dispersión larvaria y conexión entre islas durante los máximos glaciales) producen los mismos efectos evolutivos. (Dos asteriscos en la figura indican alto apoyo estadístico; un asterisco indica apoyo medio).



vuelve hacia atrás para salir de la cavidad. Las partículas del sedimento que penetran en la cavidad del manto con estas corrientes de agua quedan atrapadas en el moco que recubre las branquias y que es segregado por las glándulas hipobranquiales. Estas partículas son transportadas por los cilios y eliminadas posteriormente con la corriente exhalante.

La mayoría de los moluscos son dioicos y tienen fecundación externa, interna o por medio de espermatóforos. Algunos son hermafroditas. Los moluscos en general presentan dos estadios larvares: todos tienen una larva nadadora trocófora y algunos una **larva veliger** más desarrollada que tiene pie y concha. Posteriormente, algunas larvas veliger deben sufrir metamorfosis para dar lugar al adulto.

## Tendencias evolutivas

Los moluscos menos derivados se caracterizan por un epitelio protegido por espículas, pero durante la historia evolutiva del grupo apareció la concha, que ha supuesto sin duda grandes ventajas evolutivas a los moluscos al proporcionarles protección. Sin embargo, esta estructura se ha reducido o desaparecido de manera secundaria e independiente en varios linajes de moluscos, como por ejemplo en los cefalópodos y en algunos gasterópodos. La pérdida recurrente en diversos grupos de esta estructura protectora ha sido subsanada por otros métodos defensivos, como la producción de sustancias tóxicas, válidas para el camuflaje o para distraer la atención de posibles depredadores.

La cavidad del manto también ha sufrido modificaciones en diversos grupos. Por ejemplo, a pesar de que en la mayoría de los moluscos se sitúa en la parte posterior del cuerpo, en los gasterópodos se localiza en una posición anterior debido a la torsión, un fenómeno que ocurre durante el desarrollo larvario y que consiste en un movimiento de rotación de la cabeza y el pie con respecto a la parte visceral. Además, la cavidad del manto se ha reducido en algunos grupos como los monoplacóforos y los polioplacóforos, y las branquias se sitúan entonces en unos surcos en el manto. Otros grupos, como los solenogastros, carecen de branquias y el intercambio gaseoso se realiza en unos surcos respiratorios. La colonización del medio terrestre ha supuesto modificaciones en los sistemas respiratorios, de manera que, por ejemplo, los gasterópodos llamados pulmonados han fusionado los bordes de la cavidad del manto, han dejado un único orificio de entrada de aire llamado pneumostoma, han eliminado las branquias y a cambio han vascularizado enormemente el techo de la cavidad paleal, por donde se produce el intercambio gaseoso.

La rádula se ha reducido secundariamente en los bivalvos, grupo que se alimenta por filtración. El tubo digestivo ha ido diferenciándose, de manera que diferentes zonas se han especializado para la selección de la ingesta, la digestión y el transporte.

Los moluscos con fertilización externa eliminan los gametos a la cavidad del manto y de ahí saldrán a la corriente de agua. Sin embargo, los grupos con fertilización interna desarrollaron sistemas glandulares especializados para la producción de coberturas que protegen a los embriones de la desecación.

La hipótesis evolutiva recientemente recuperada en base a datos de transcriptomas apoya la aparición de la concha en una única pieza en el antepasado del grupo denominado Conchifera (monoplacóforos, bivalvos, escafópodos, gasterópodos y cefalópodos). Además, al recuperar la hipótesis Aplacophora, apoya que el antepasado de neomeniomorfos y chaetodermomorfos presentaba un epitelio con espículas.

Otra consecuencia de esta hipótesis evolutiva afecta a la ultraestructura de los cilios locomotores. Recientemente se ha comprobado que los neomeniomorfos, los chaetodermomorfos y los polioplacóforos tienen dos grupos ciliares con una orientación de casi 90° entre sí y sin un centriolo accesorio, carácter que es considerado plesiomórfico al estar presente también en otros metazoos. Por el contrario, en los monoplacóforos, los bivalvos, los gasterópodos, los escafópodos y los cefalópodos hay una única raíz ciliar. Este escenario evolutivo estaría de acuerdo con la hipótesis Aculifera recuperada.

Finalmente, la hipótesis evolutiva recuperada tiene implicaciones con respecto a la evolución del metamerismo en moluscos. Los polioplacóforos tienen el cuerpo cubierto por ocho placas imbricadas y un sistema muscular complejo con ocho series de músculos pareados dispuestos dorsoventralmente. También los monoplacóforos tienen algunas estructuras seriadas, como los músculos de la concha, los ctenidios, los nefridios o los cordones conectivos lateropedales. Estudios recientes de microanatomía de los monoplacóforos, de miogénesis de los polioplacóforos y de neurogénesis apoyan la hipótesis de un molusco ancestral no segmentado. Según estos estudios, los monoplacóforos cuentan con series repetidas sólo en algunos órganos, pero no en todos con características exclusivas, lo que constituirían apomorfias para el grupo. El árbol en base a datos de transcriptomas recupera polioplacóforos y monoplacóforos en clados separados indicando un origen doble de la metamería de acuerdo con las evidencias morfológicas. En cambio, la hipótesis “Serialia” sugiere que monoplacóforos y polioplacóforos compartirían un antepasado común segmentado, y que por tanto éste sería el carácter ancestral para los moluscos. Sin embargo, carece de fundamento desde el punto de vista morfológico.

## Biogeografía y biodiversidad

Como ya se ha indicado, los moluscos son el segundo grupo de metazoos más diverso después de los artrópodos. La diversificación en los moluscos actuales es rápida especialmente en los trópicos, y es sorprendente la gran diversificación producida en los ambientes acuáticos. La mayoría de los grupos habitan exclusivamente medios marinos, aunque algunos, como los gasterópodos, se han

adaptado tanto al medio terrestre como el de agua dulce. Puesto que las presiones selectivas en cada hábitat son diferentes, también lo han sido sus consecuencias en la diversificación de los grupos que han sido capaces de colonizar estos hábitats. Los mecanismos intrínsecos de los moluscos para el reconocimiento de los gametos, su desarrollo y su dispersión han resultado clave tanto para la diversificación como para el mantenimiento de grupos próximos.

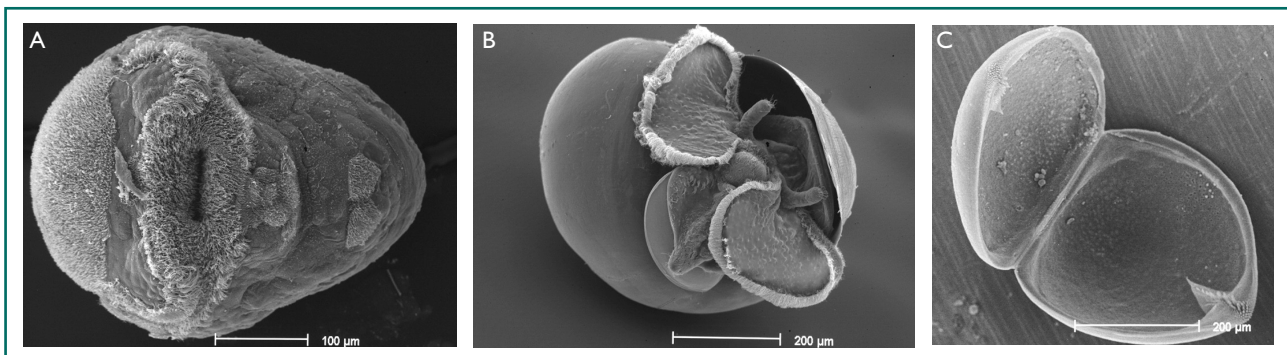
Las larvas de los moluscos marinos tienen en general fácil dispersabilidad (Fig. 3). Aunque los eventos de vicarianza pueden ser más marcados en ambientes de agua dulce o terrestres, también en el medio marino pueden encontrarse elementos (como las corrientes oceánicas o condiciones ambientales regionalizadas) que sirven de barreras para la dispersión y la especiación de los moluscos. Algunos estudios han probado la relación entre los cambios climáticos en los ambientes marinos del pleistoceno y las fluctuaciones poblacionales de algunas especies de moluscos en la costa del Pacífico, y además, que las ampliaciones en la distribución de algunas especies han favorecido la diversificación en la forma de la concha. Sin embargo, en el hábitat de agua dulce la situación es diferente, ya que normalmente hay una baja correspondencia entre la variación en los caracteres de la concha y la diversidad genética de las especies de agua dulce. Por tanto, los estudios basados exclusivamente en los caracteres de la concha en ambientes de agua dulce pueden llevar a error a la hora de interpretar la diversidad y biogeografía de estos grupos.

Por otra parte, los fósiles indican que las especies de mayor tamaño fueron capaces de cambiar sus áreas de distribución en mayor medida que las especies de menor tamaño durante estos cambios climáticos del pleistoceno, lo cual sugiere que algunos grupos de moluscos fueron más inestables que otros durante estas fluctuaciones climáticas. El papel de los cambios eustáticos en el nivel del mar parece haber sido fundamental en la movilidad de especies con larvas no planctónicas (lecitotróficas), ya que han perdido la capacidad de dispersarse, favoreciendo los procesos de especiación alopátrida.

## Diferenciación y especiación

Una de las características clave de los moluscos es su gran registro fósil, que ha ayudado indudablemente al conocimiento de la historia evolutiva del grupo. Sin embargo, el origen del grupo es controvertido, ya que el primer registro fósil que se puede atribuir a un molusco (presumiblemente precámbrico) no es claro, por lo que resulta difícil seguir la aparición y la transición de los principales grupos de moluscos en el registro fósil. Por otra parte, la estructura que queda fosilizada es la concha, y su grado de complejidad no necesariamente está relacionado con el grado de complejidad del organismo que protege, el cual no queda registrado. Por ejemplo, el fósil que se ha interpretado como el primer molusco es *Kimberella quadrata*, proveniente de la fauna de Ediacara, proterozoico superior. En este fósil se pueden distinguir lo que ha sido interpretado como el borde del manto y el pie, aunque no hay restos de la rádula, estructura mineralizada con valor diagnóstico para los moluscos. Se desconoce si la rádula estaba ausente en este fósil o por el contrario no estaba mineralizada.

En el cámbrico (hace 542 millones de años) se produjo una radiación en los moluscos que está representada por un amplio registro fósil. Aunque no se ha identificado ningún fósil claro para solenogastos y caudofoveados, hay algunas formas del cámbrico medio con escleritos que para algunos autores constituyen formas muy cercanas. El fósil más antiguo claro para los polioplacóforos es del cámbrico superior, y desde entonces sus características generales apenas han cambiado. El primer fósil claro para un bivalvo data del cámbrico inferior, el de los cefalópodos del cámbrico medio y el de los gasterópodos del cámbrico superior. Sin embargo, los moluscos del cámbrico son morfológicamente y filogenéticamente muy diferentes de los grupos actuales, y las hipótesis sobre su biología y su estructura son meras especulaciones. Por la fauna fósil acompañante se sabe que los moluscos del cámbrico habitaban ambientes muy diversos, desde aguas profundas hasta aguas superficiales en la costa o incluso cuevas marinas. Posteriormente, en el ordovícico (hace 488 millones de años) se produjo una gran radiación con formas que se



**Figura 3.** Larvas de los moluscos. La eclosión de los huevos de los moluscos da lugar normalmente a una larva ciliada de vida libre denominada trocófora (a) (aunque en muchos gasterópodos ha desaparecido), que en algunos grupos continúa con una fase planctónica denominada veliger (b), que finalmente da lugar mediante metamorfosis al juvenil. En algunos bivalvos, la larva veliger es parásita y se denomina gloquidio (c).

asemejan más a los moluscos actuales, pero que apenas sobrevivieron a la gran extinción del pérmico (hace 299 millones de años). En el mesozoico (hace 251-65 millones de años) se produjo la diversificación y extinción de los ammonites, y es a partir del paleoceno (hace 65 millones de años) cuando comienza la diversificación de los grupos actuales.

Los grupos de moluscos actuales con mayor número de especies son los bivalvos y los gasterópodos, que juntos tienen un peso crítico en los ecosistemas marinos. Para algunos autores, la aparición del biso, los filamentos que fijan a los bivalvos a superficies como las rocas, supuso un momento clave para la diversificación de los bivalvos, ya que esto les permitió colonizar nuevos nichos, como zonas con corrientes fuertes, y una mayor resistencia a los depredadores. Por otra parte, se ha sugerido que la diversificación en la dieta de los gasterópodos tuvo importantes consecuencias en la diversificación de este grupo, que se acompañó de cambios morfológicos. Mientras que algunos gasterópodos se alimentan de animales coloniales, otros grupos se alimentan de presas nadadoras, otros son filtradores y otros son capaces de perforar la concha de otros moluscos. Además de la diversificación en la dieta, los gasterópodos también modificaron la disposición de las corrientes de agua en la cavidad del manto mediante la torsión, lo que mejora la efectividad del osfradio y con ello la respuesta ante depredadores o posibles parejas para la reproducción.

Los neomeniomorfos y chaetodermomorfos son formas que están limitadas a zonas profundas, que viven en el sedimento o en zonas tranquilas del sublitoral. Se ha sugerido que su especialización a estos hábitats someros puede deberse a su tegumento con espículas, que les protegería ante depredadores pero no de los impactos producidos por fuertes corrientes o el movimiento de las mareas. Sin embargo, los polioplacóforos están bien protegidos por las placas dorsales y tienen un pie muy muscularizado, perfecto para resistir en zonas de rocas donde hay fuertes movimientos de agua por oleajes y corrientes. En cuanto a los cefalópodos, algunos autores han sugerido que la concha externa tipo nautiloide no ofrecía una protección efectiva frente a los depredadores, y por tanto estas formas fueron reemplazadas poco a poco por los cefalópodos que habían reducido la concha y con há-

bitos depredadores. También la especialización del sistema nervioso y visual de los cefalópodos, el desarrollo de mecanismos para controlar de manera eficaz la natación, y el camuflaje, habrían aumentado su capacidad para colonizar nuevos hábitats y su eficacia en la depredación, contribuyendo a su diversificación.

## Principales cuestiones pendientes

- ¿Cuándo aparecieron exactamente los moluscos y cada uno de sus linajes principales, y qué complejidad morfológica tenía el molusco ancestral?
- ¿Cuáles son las relaciones filogenéticas entre y dentro de los principales linajes de moluscos?
- ¿Es la gran diversidad morfológica que se observa en el grupo resultado de procesos ontogenéticos o adaptativos?
- ¿Son las tasas de mutación variables entre linajes una característica general de los genomas?
- ¿A qué se debe la alta tasa de reorganización de los genomas mitocondriales de los moluscos y cuáles son sus implicaciones?
- ¿Cómo es y qué genes están implicados en el desarrollo embrionario de linajes como los neomeniomorfos, los chaetodermomorfos, los monoplacóforos y los bivalvos?

## Bibliografía básica

- Kocot, K.M., Cannon, J.T., Todt, C., Citarella, M.R., Kohn, A.B., Meyer, A., Santos, S.R., Schander, C., Moroz, L.L., Lieb, B. y Halanych, K.M. 2011. Phylogenomics reveals deep molluscan relationships. *Nature* 477: 452-456.
- Lydeard, C. y Lindberg, D.R. 2003. *Molecular systematics and phylogeography of mollusks*. Smithsonian books, Washington.
- Passamaneck, Y.J., Schander, C. y Halanych, K.M. 2004. Investigation of molluscan phylogeny using large-subunit and small-subunit nuclear rRNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32: 25-38.
- Ponder, W.F. y Lindberg, D.R. 2008. *Phylogeny and evolution of the Mollusca*. University of California Press, Berkeley.
- Smith, S.A., Wilson, N.G., Goetz, F.E., Feehery, C., Andrade, S.C.S., Rouse, G.W., Giribet, G. y Dunn, C.W. 2011. Resolving the evolutionary relationships of molluscs with phylogenomic tools. *Nature* 480: 364-367.