

Horacio H. Camacho

INTRODUCCIÓN

Los moluscos constituyen un phylum numeroso y variado, habitantes de los ambientes marinos, salobres, dulceacuícolas y terrestres; se los halla desde las grandes profundidades oceánicas hasta en las zonas montañosas, a varios miles de metros sobre el nivel del mar.

Después de los insectos son los invertebrados más numerosos, estimándose que en la actualidad, viven por lo menos 50000 especies pero, si se consideran los fósiles, podría esta cantidad elevarse aproximadamente a 80000.

Los moluscos vivos incluyen a organismos bien reconocidos por el público en general, como los caracoles, las almejas, las ostras, los pulpos y los calamares, cuyas dimensiones varían desde unos pocos milímetros (gastró-

podos, pelecípodos) hasta 30 m de largo (cefalópodos).

No obstante su diversidad (Figura 11. 1), comparten características morfológicas, fisiológicas y embriológicas, además de relaciones filogenéticas, que justifican el rango taxonómico que se les ha adjudicado, si bien no es posible señalar un carácter que sea exhibido por la totalidad de sus miembros.

Los moluscos son metazoarios de simetría bilateral, disimulada en los gastrópodos por un fenómeno de torsión; el celoma es pequeño y a diferencia de los anélidos carecen de segmentación, aunque en algunos se observa una repetición de órganos que determina una **seudosegmentación** o **seudometamerismo**.

ANATOMÍA

Característico del grupo es la posesión del **manto** o tejido epitelial, una extensión de la pared del cuerpo, que limita a la **cavidad del manto** o **paleal** donde se alojan las branquias. Dicha cavidad se halla en comunicación con el medio exterior permitiendo el oxigenamiento del aparato branquial (respiratorio), la llegada de partículas alimenticias y la descarga de los productos del metabolismo y la reproducción. El manto puede constituir un pliegue único, o dos **lóbulos** separados total o parcialmente a lo largo de sus bordes; también es responsable de la secreción de la **conchilla** o estructura calcárea que protege a las partes blandas pero que puede faltar. Los quitones poseen una conchilla integrada por 8 piezas, mientras que en las formas más primitivas, el manto está cubierto por una cutícula con diminutas espículas.

Excepto en los pelecípodos (bivalvos), la cabeza se halla bien diferenciada del resto del cuerpo, en la parte anterior; en ella se ubican la boca, los órganos sensoriales, tentáculos y parte del sistema nervioso. Próximo a la cabeza se extiende el **pie**, un órgano musculoso, de forma variable, empleado en la locomoción y/o exca-

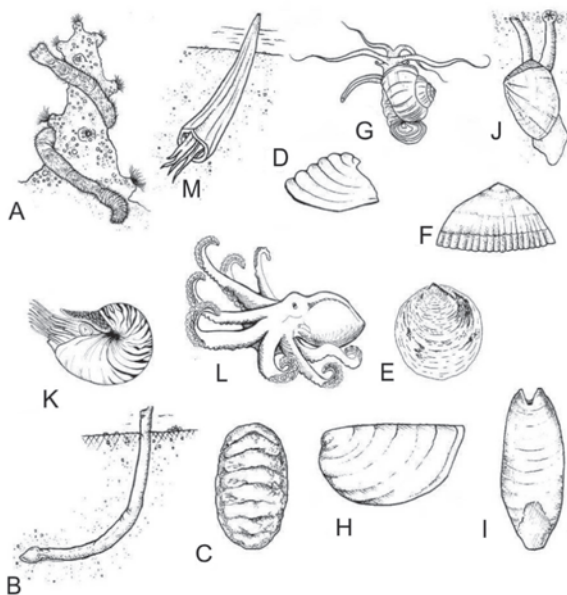


Figura 11. 1. Representación generalizada de grupos de moluscos vivos y extinguidos: A. Chaetodermomorpha; B. Neomeniomorpha; C. Polyplacophora; D. Helcionelloida; E. Tergomya; F, G. Gastropoda; H, I. Rostroconchia, H. vista lateral, I. vista dorsal; J. Bivalvia; K, L. Cephalopoda; M. Scaphopoda.

vación de los sedimentos; a veces puede estar modificado para la natación o hallarse reducido hasta casi desaparecer. Su superficie basal puede contener cilios y glándulas secretoras de moco (Figura 11. 2 A, B).

La **masa visceral** ocupa una posición dorsal y está integrada por los órganos de los sistemas circulatorio, digestivo, excretor y reproductor (gónadas).

SISTEMA CIRCULATORIO

Es abierto (excepto en los cefalópodos) e incluye a un corazón con dos aurículas y un

ventrículo, contenido en una **cavidad pericárdica** (celoma). La sangre después de pasar por las branquias (o las estructuras que las reemplazan) llega a las aurículas y desde ahí, al ventrículo, el que la envía a través de la aorta y sus derivaciones a los tejidos circulando por senos que carecen de paredes epiteliales definidas. Desde ahí, retorna al corazón (aurículas), pasando previamente por las branquias. La sangre de los moluscos contiene dos pigmentos respiratorios: **hemocianinas** (cefalópodos y gastrópodos), azuladas debido a la presencia de cobre, y **hemoglobinas**, ricas en hierro, presentes en los que habitan ambientes poco oxigenados.

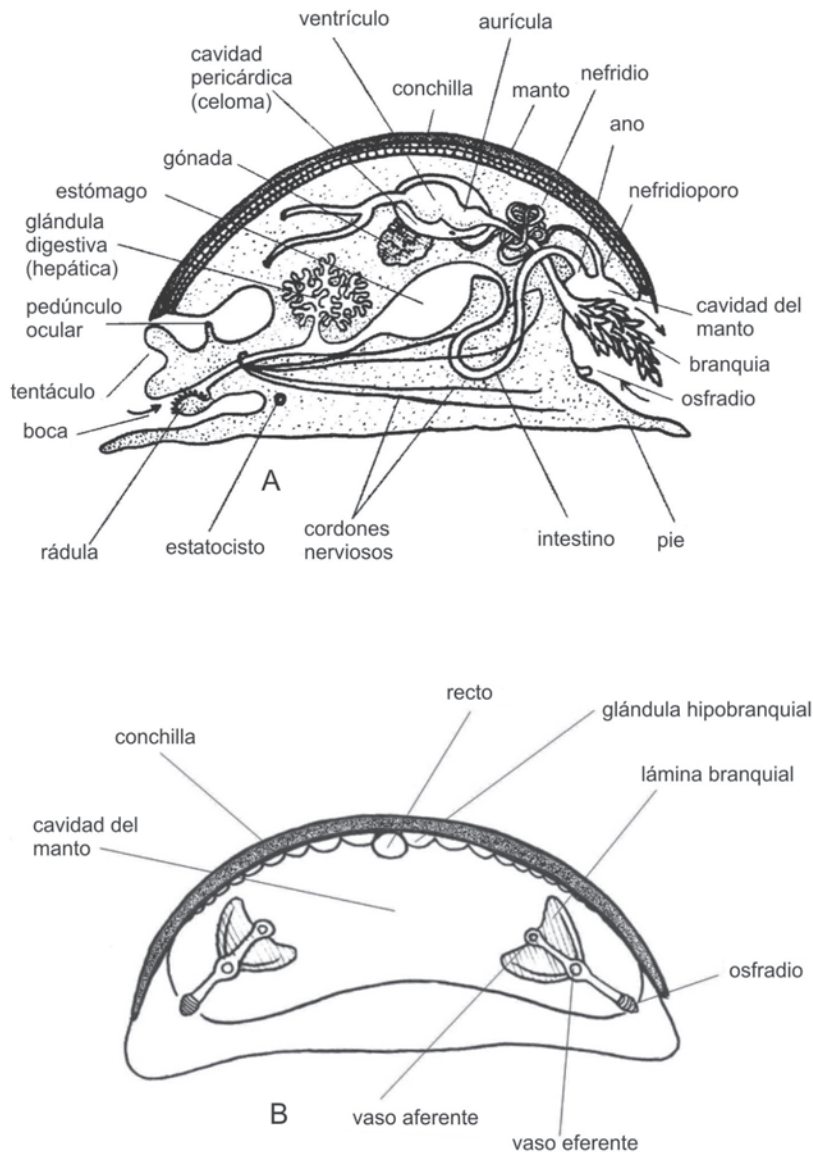


Figura 11. 2. A. sección longitudinal generalizada de un molusco conchífero (gastrópodo), mostrando los órganos principales; B. sección transversal generalizada de A, a la altura de la cavidad paleal.

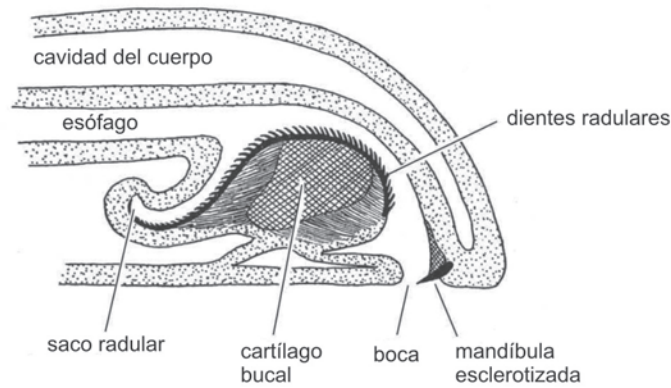


Figura 11. 3. Sección longitudinal generalizada de la extremidad anterior de un molusco (gastropodo) (de Pennak, 1953).

SISTEMA DIGESTIVO

Se inicia en la cavidad bucal y consta de esófago, estómago e intestino, este último generalmente bien desarrollado y terminado en un ano que abre en la cavidad del manto. En la base de la cavidad bucal se sitúa una masa cartilaginosa u **odontóforo** que, en su parte anterior media contiene un órgano raspador, laminar, de naturaleza córnea, denominado **rádula**, provista de numerosos denticillos curvados hacia atrás, dispuestos en series y a veces, mineralizados (Figura 11. 3). La rádula se aloja en el **saco radular** o depresión ventral situada en la parte posterior bucal, y puede ser extraída para raspar el sustrato durante la alimentación. Posee crecimiento continuo, lo que permite reemplazar a los dientes desgastados por otros nuevos, formados posteriormente. La disposición y forma de los dientes son importantes en la sistemática de los moluscos vivos, particularmente los gastropodos, pero lamentablemente no se conservan fosilizados. Los pelecípodos y algunos pulpos carecen de rádula, lo que se relaciona con su tipo de alimentación. Los cefalópodos poseen un par de poderosas mandíbulas con forma de pico, que utilizan para despedazar los tejidos de las presas mayores antes de pasarlas a la cavidad bucal, utilizando la rádula. La cavidad bucal recibe la secreción de un par de **glándulas salivares**, que producen una mucosidad que envuelve a las partículas alimenticias ingeridas. Éstas, después de pasar por el esófago llegan al estómago cuya parte anterior tiene mayor diámetro que la posterior, y conduce al intestino.

En algunos gastropodos y en todos los pelecípodos la parte anterior estomacal contiene las entradas a un par de **glándulas di-**

gestivas y un **área raspadora** formada por una serie de surcos ciliados. La parte posterior del estómago es ciliada y se denomina **saco del estilo**. Los alimentos que llegan al estómago entran en rotación debido al movimiento de los cilios del saco del estilo, formándose una masa de cordones mucosos, relativamente rígida, denominada **protostilo**. Debido a la acidez reinante en el interior del estómago, la viscosidad del protostilo disminuye, y las partículas alimenticias que se liberan son conducidas a la sección separadora donde se las selecciona de acuerdo a su tamaño. Las más finas y livianas son transportadas por los movimientos de los cilios de los surcos hasta la entrada de las glándulas digestivas, en cuyo interior resultan digeridas con la ayuda de enzimas. Las partículas más pesadas y grandes son llevadas a través de los surcos ciliados hasta un surco mayor que recorre al saco del estilo, llegando al intestino, donde se forman las heces que serán arrastradas al exterior por la corriente exhalante. La digestión extracelular se realiza en el estómago y la glándula digestiva, y la intracelular en el intestino.

SISTEMA EXCRETOR

Se compone principalmente de riñones (**metanefridios**) y órganos excretores asociados (glándulas pericárdicas), los que extraen de la sangre a los residuos nitrogenados y los expelen al exterior por el **nefridioporo**; su comunicación con la cavidad pericárdica (celoma) se efectúa por los conductos pericárdicos. Generalmente, existe un par de riñones pero los gastropodos más evolucionados poseen solo uno. Los moluscos terrestres secretan ácido úrico, mientras que los marinos secretan amoníaco.

SISTEMA RESPIRATORIO

La mayoría de los moluscos respiran por **branquias** (término que señala a la función respiratoria) o **ctenidios** (término morfológico), unos pocos lo hacen por pulmones o a través de todo el cuerpo. Los ctenidios son estructuras pares, ciliadas, en número variable (aunque generalmente existe un par) formadas por un eje central desde el que se separan, a uno o ambos lados (alternadamente) filamentos recorridos por vasos sanguíneos, a través de cuyas paredes se efectúa la difusión del oxígeno contenido en el agua a la sangre. En las **branquias monopectinadas**, los filamentos branquiales se disponen sobre uno de los lados del eje, mientras que en las **bipectinadas**, se alternan en ambos lados. La sangre llega a las branquias por los vasos aferentes y vuelve al corazón por los eferentes. El número de ctenidios en los poliplacóforos varía entre 8 y 88 pares. Los ctenidios dividen a la cavidad paleal en una región hipobranquial y otra suprabranquial. El agua, portando el oxígeno, partículas alimenticias y sedimentos, penetra por la región hipobranquial dando lugar al intercambio gaseoso a través de los filamentos branquiales, mientras que las partículas experimentan una selección. Las rechazadas son retenidas por la mucosidad que recubre a los ctenidios y transferida a la región suprabranquial, donde son envueltas por el moco producido por las **glándulas hipobranquiales** (Figura 11. 2 B), ubicadas en el techo de la cavidad paleal, y eliminadas por la corriente exhalante.

SISTEMA NERVIOSO

Se compone de un **anillo periesofágico** desde el que se desprenden dos pares de cordones nerviosos principales (**tetramería**): los más ventrales son los **pédicos**, que inervan a los músculos del pie, y los más dorsales o **viscerales** inervan el manto y la masa visceral. A su vez, los cordones de un par se hallan conectados transversalmente con los del otro.

SISTEMA MUSCULAR

Un sistema de músculos principales acciona el pie y los bordes del manto; otros menores intervienen en los movimientos de la cabeza, mandíbulas y branquias. Dichos músculos se fijan sobre la pared interior de la conchilla, produciendo sobre la misma una marca, **área** o **impresión muscular**. El cuerpo está adherido a la conchilla por músculos, cuyo número va-

ría entre 8 pares en los más primitivos hasta solo uno en muchos gastrópodos; ellos son responsables de que el animal se pueda introducir en la conchilla. En los pelecípodos, las valvas son mantenidas unidas por la acción de un par de **músculos aductores**, cuyas impresiones generalmente están bien marcadas sobre el interior valvar; los movimientos del pie se hallan controlados por los **músculos protractores** y **retractores**, los cuales combinados con los aductores, intervienen en el proceso de excavación que realizan los bivalvos, algunos gastrópodos y escafópodos.

ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS

Están bien desarrollados, en particular los de la visión y el tacto. Los ojos se ubican a ambos lados de la cabeza o sobre tentáculos retráctiles (gastrópodos), adquiriendo gran complejidad en los cefalópodos. Algunos moluscos, como los bivalvos *Arca* y *Glycymeris*, poseen ojos compuestos y otros, en vez de llevarlos en la cabeza, los tienen repartidos en la región dorsal (quitones) o a lo largo del borde paleal (**ocelos** de los bivalvos). Muchas formas pelágicas, como los pterópodos, carecen de órganos visuales. En los gastrópodos pulmonados los ojos están en la punta de los tentáculos cefálicos.

Los **estatocistos** son órganos pares, esféricos y ciliados, situados en el pie y relacionados con el sentido del equilibrio, solo ausentes en los poliplacóforos. En su interior, lleno de líquido, un cuerpo calcáreo o **estatolito** yace entre los filamentos receptores de células sensitivas. Al cambiar de posición el animal, el estatolito se pone en contacto con alguno de los receptores, que transmitirá el impulso e indicará la posición del cuerpo con respecto a la gravedad.

El gusto se halla reducido a ciertas papilas bucales y la función táctil se encuentra en los tentáculos y partes blandas del animal, estando reforzada por órganos especiales u **osfradios**, excepto en los cefalópodos más evolucionados.

Los osfradios se encuentran asociados a los ctenidios y cumplen una función quimiorreceptora, al detectar la calidad del agua que llega a la cavidad branquial, pero también es probable que tengan una función mecanorreceptora y controlen la cantidad de sedimento que penetra en la misma.

El sentido del oído consiste de un par de vesículas - **otocitos** - que contienen un líquido y pequeñas piezas - **otolitos** - comunicadas con el nervio auditivo.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

Los moluscos son de sexos separados, pero se conocen diversas variantes de hermafroditismo; la partenogénesis es poco frecuente. Las gametas son producidas en **gónadas** y descartadas por conductos que desembocan próximos a las aberturas renales. La fecundación puede ser externa o interna y llegan a producir centenares de miles de huevos. Particularmente, los gastrópodos exhiben una amplia gama de estrategias reproductoras y la ultraestructura del espermatozoide fértil, ampliamente variable según los diferentes grupos, es muy útil en los estudios sistemáticos y filogenéticos.

El primer estadio larval de los moluscos primitivos es la **trocófora** (Figura 11. 4 A), también existente en los anélidos y sipuncúlidos. Entre los gastrópodos, la trocófora solo presente en los Patellogastropoda y Vetigastropoda, es seguida por la larva **veliger** (Figura 11. 4 B), también conocida en los pelecípodos y escafópodos. La larva veliger se caracteriza por la diferenciación en ella de diversas estructuras, como el pie, la conchilla y un **velo** lobulado, ciliado, utilizado en la natación y captura de los alimentos. Después de un tiempo, la larva veliger se deposita sobre el sustrato del fondo e inicia una metamorfosis que finaliza en un organismo adulto, bentónico.

Los polioplacóforos carecen de veliger, mientras que en los aplacóforos y pelecípodos protobranquios además, existe una larva **pericalymma** (Figura 11. 4 C), carente de órganos puramente larvales, excepto la conchilla. Salvini-Plawen (1972, 1985) la considera un tipo ancestral, pero otros autores no coinciden con esta opinión.

Ciertos pelecípodos de agua dulce tienen un desarrollo directo, pues los huevos son incubados en cámaras especiales o **marsupios** situadas entre los ctenidios, a las que los ejemplares juveniles abandonan recién cuando alcanzan el estadio de veliger. Los Unionidae poseen una larva parásita sobre peces.

Un desarrollo directo, con ausencia de trocófora y veliger, también existe en los cefalópodos.

CONCHILLA

La conchilla es producto de la actividad secretora del manto, que deposita el carbonato principalmente a lo largo de sus bordes, pero también sobre su superficie, por lo que esta estructura inorgánica aumenta en diámetro y espesor. El carbonato de calcio se presenta bajo las formas de calcita y aragonita, no mezcladas. El calcio es tomado del medio

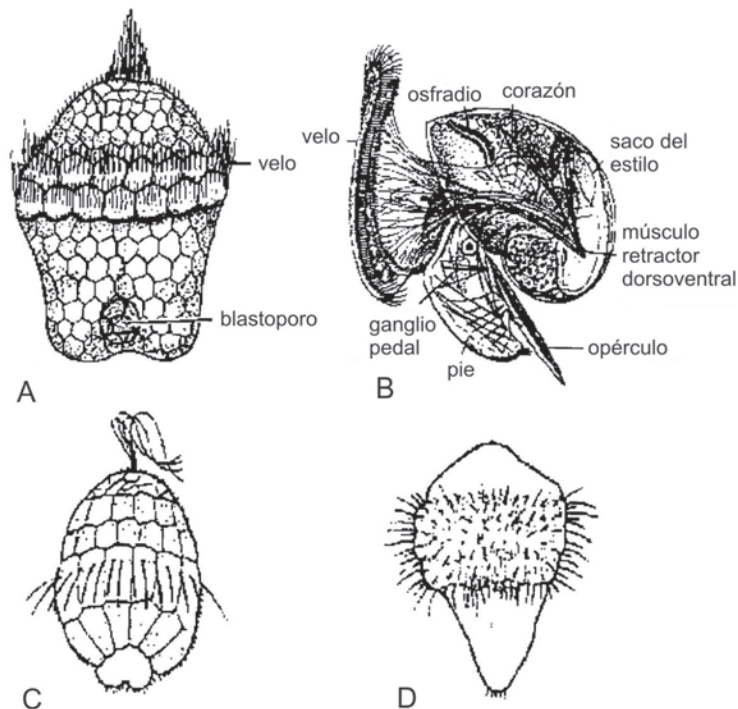


Figura 11. 4. Larvas de moluscos. A. trocófora de 30 hs. de *Patella vulgata*; B. veliger de *Crepidula fornicata*; C. pericalymma de *Neomenia carinata* (Solenogastres); D. stenocalymma de *Scutopus robustus* (Caudofoveata) (A. de Cox, 1960; B-D. de S. Plawen, 1990).

acuático circundante, donde se halla como bicarbonato y precipitado en los tejidos; rodeando a los cristales se dispone un material orgánico, proteico, denominado **conquiolina**, que también compone a la capa más externa de la conchilla o **perióstraco**, que es la primera en formarse.

El perióstraco es secretado por el borde del manto; en algunos adultos ha desaparecido y en ciertos grupos no existe y la conchilla se halla cubierta exteriormente por el manto. La función principal de esta capa es proteger a la parte calcárea de la conchilla contra diversos peligros (ataque de sustancias ácidas, por ejemplo).

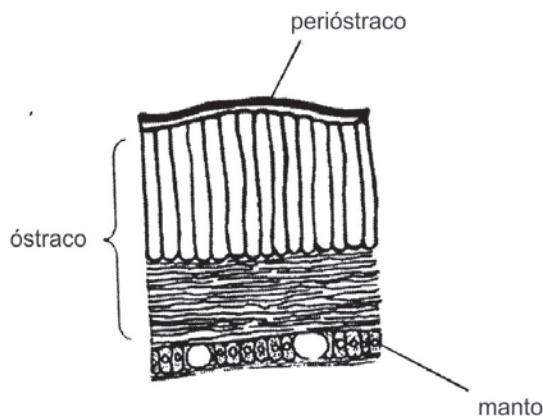


Figura 11. 5. Sección esquemática de la conchilla de un molusco.

La parte calcárea de la conchilla, que infrayace al perióstraco, se denomina **óstraco** (Figura 11. 5), y constituye el cuerpo principal de la misma. El **óstraco externo**, situado inmediatamente por debajo del perióstraco y también originado en el borde del manto, se compone de prismas columnares de calcita o aragonita reunidos en una matriz de conquiolina. Dado el carácter discontinuo del crecimiento, los momentos de reposo quedan indicados en el óstraco externo por **líneas de crecimiento**.

Subyaciendo al óstraco externo y en contacto con las partes blandas del animal, se halla el **óstraco interno**, producido por la secreción de toda la superficie del manto. Posee un crecimiento continuo, por lo que cualquier daño al mismo puede ser reparado sin mayor dificultad. Igualmente se presenta formado por cristales de calcita o aragonita en una matriz de conquiolina, pero dispuestos horizontalmente o en capas separadas por láminas delgadas de proteína. Si las mismas son gruesas y regulares, la superficie de la conchilla adquirirá un

aspecto porcelanáceo; en el caso de ser delgadas e irregulares, y de naturaleza aragonítica, la superficie de la conchilla mostrará un aspecto iridiscente, denominado **nácar (madreperla)**. El nácar sería propio de los moluscos primitivos, no existiendo en los más evolucionados.

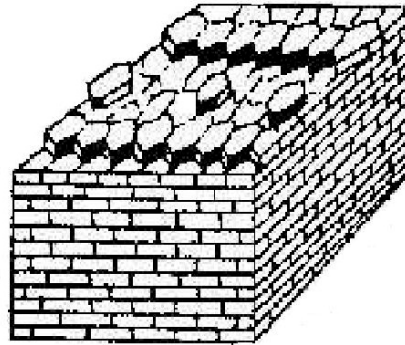


Figura 11. 6. Microestructura nacarada laminar (aragonita) (de Currey y Taylor, 1974).

La disposición de los cristales en el óstraco da lugar a **microestructuras** (Figura 11. 6) que, según Currey y Taylor (1974) pueden diferenciarse en: **nacarada columnar** o **laminar** (aragonita), **prismática** (calcita o aragonita), **foliada** (calcita), **laminar cruzada** (aragonita), **laminar cruzada compleja** (aragonita), **foliada cruzada** (calcita) y **homogénea** (aragonita).

La conchilla puede ser externa o interna. La primera, se encuentra en la gran mayoría de los moluscos y se origina a expensas de una glándula dorsal invaginada que, al desinvaginarse produce la depositación del óstraco sobre la superficie epidérmica. Las conchillas internas se deben a que dicha glándula, en vez de desinvaginarse, se extiende por debajo de la epidermis. Algunos moluscos carecen de conchilla o, en su reemplazo, tienen espículas aragoníticas embebidas en una cutícula.

Los depósitos calcáreos producidos periféricamente en coincidencia con interrupciones en el crecimiento de la conchilla, o modificaciones en la tasa de secreción calcárea por el manto, se denominan **líneas de crecimiento**. Las mismas son paralelas al contorno de la conchilla (**comarginales**) y por lo tanto reproducen la forma de ésta en el momento de ser producidas. Por lo general, su mayor concentración tiene lugar en la etapa adulta, cuando el ritmo del crecimiento disminuye.

Las líneas de crecimiento también son observables sobre la superficie interior de la conchilla, por lo que pueden ser usadas para ubicar

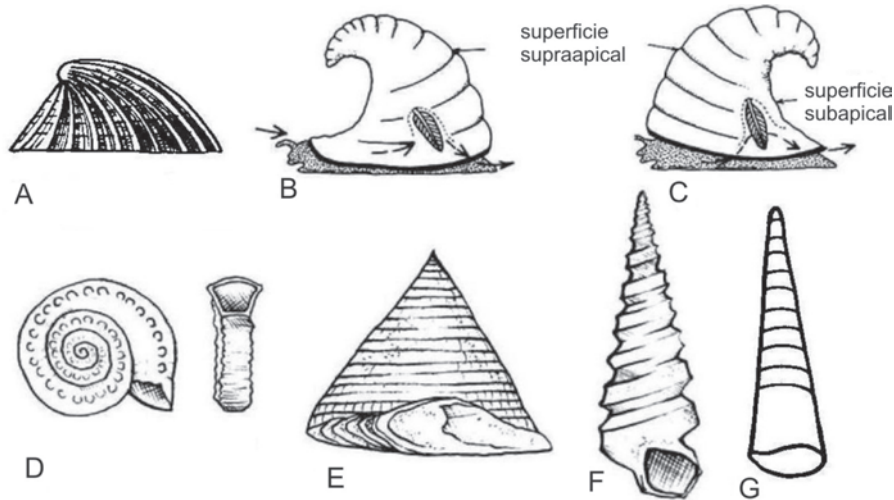


Figura 11. 7. Diferentes tipos de conchillas cónicas: A. patelliforme; B. cirtocónica exogástrica; C. cirtocónica endogástrica; D. planoespiral; E. trochiforme; F. conoespiral (turritelliforme); G. ortocónica.

las áreas de fijación muscular y trazar el desplazamiento de ellas durante el crecimiento.

Algunas conchillas son lisas y solo exhiben líneas de crecimiento, mientras que otras suelen además, llevar estructuras de diferente conformación, generalmente dispuestas con cierta regularidad, que constituyen una **ornamentación**.

La conchilla puede estar constituida por una única pieza o **valva (univalva)**, dos piezas (**bivalva**) u ocho piezas (**multivalva**). Las conchillas univalvas son ligeramente convexas o definitivamente de forma cónica. En el caso de que el cono sea deprimido, de base expandida y simetría bilateral, se la denomina **patelliforme** (Figura 11. 7 A), por semejanza con la conchilla del gastrópodo *Patella*. En las conchillas cónicas elevadas (Figura 11. 7 B, C, E, F, G), el cono puede ser recto y bilateralmente simétrico (**conchilla ortocónica**), curvado menos de una vuelta (**conchilla cirtocónica**) o enroscado simétricamente en un plano, más de una vuelta (**conchilla planoespiral** o **isotrófica**, Figura 11. 7 D).

Las conchillas cirtocónicas cuyo ápice está dirigido hacia adelante son **exogástricas**, a diferencia de las **endogástricas**, con el ápice hacia atrás (Figura 11. 7 B, C).

La gran mayoría de los gastrópodos poseen conchilla cónica endogástrica (su ápice se orienta posteriormente), pero se diferencia de las mencionadas anteriormente, por ser **conoespiral** o **helicoidal**, es decir, enroscada a lo largo de un eje (Figura 11. 7 E, F).

Algunas conchillas exogástricas en su estadio juvenil pueden pasar a endogástricas en el adulto.

La conchilla proporciona alojamiento a las partes blandas y las protege contra la depredación y destrucción por los agentes físicos, o la desecación en el caso de las formas terrestres. Además, su superficie interior sirve para la fijación de los músculos retractores del pie, los aductores que participan en el cierre de la conchilla de los pelecípodos y los que intervienen en el enroscamiento de los gastrópodos.

IMPORTANCIA ECONÓMICA Y ANTIGÜEDAD

Muchos moluscos son de gran importancia económica, formando parte de la alimentación humana, y la industria de las perlas es una de las más productivas. Pero también existen especies dañinas, a veces verdaderas plagas en jardines y cultivos, canales de riego, muelles y embarcaciones de madera, o interviniendo en los ciclos de parásitos del ser humano, ocasionando graves enfermedades.

Los representantes más antiguos de este phylum proceden de la base del Cámbrico; a partir de entonces experimentaron una explosiva diversificación, por lo que al final del Ordovícico ya se encontraban presentes todas las clases actuales.

El poseer una conchilla sólida y fosilizable en la gran mayoría de los casos, ha motivado que se encuentren muy bien representados en el registro paleontológico.

SISTEMÁTICA

Milburn (1960), basándose en que los moluscos con espículas y conchilla representarían a dos grandes grupos diferentes, que se habrían separado muy temprano en su historia evolutiva, reconoció la división siguiente:

- Phylum Mollusca
 - Subphylum Amphineura
 - Clase Aplacophora
 - Clase Polyplacophora
 - Subphylum Conchifera (moluscos con conchilla)

Salvini-Plawen (1969, 1972) dio razones por las que no se deberían usar Aplacophora y Amphineura. En reemplazo del primero, sugirió a las clases Caudofoveata y Solenogastres; y por el segundo, a Aculifera:

- Phylum Mollusca
 - Subphylum Aculifera
 - Clase Caudofoveata
 - Clase Solenogastres
 - Clase Placophora
 - Subphylum Conchifera
 - Clase Tryblidiacea
 - Clases Gastropoda, etc.

Stasek (1972) opinó que los moluscos vivientes serían la progeñe de tres linajes que se separaron antes de establecerse el phylum, y que no se conocerían formas intermedias fósiles ni vivientes entre las mismas, por lo que consideró tres subphyla diferentes:

- Phylum Mollusca
 - Subphylum Aculifera
 - Clase Aplacophora
 - Subphylum Placophora
 - Clase Polyplacophora
 - Subphylum Conchifera
 - Clase Monoplacophora
 - Clases Gastropoda, etc.

Runnegar y Pojeta (1974) y Pojeta y Runnegar (1976), en una clasificación que incluyó a moluscos extinguidos, reconocieron:

- Phylum Mollusca
 - Subphylum Aculifera
 - Clase Aplacophora
 - Subphylum Placophora
 - Clase Polyplacophora
 - Subphylum Cyrtosoma
 - Clase Monoplacophora
 - Clase Gastropoda
 - Clase Cephalopoda

- Subphylum Diasoma
 - Clase Rostroconchia
 - Clase Pelecypoda
 - Clase Scaphopoda

Los Polyplacophora derivarían de los Monoplacophora, en vez de hacerlo de un tronco más primitivo, y los Conchifera podrían separarse en dos linajes mayores con rango de subphyla. El registro fósil indica que los Monoplacophora originaron a los Gastropoda, Cephalopoda, Rostroconchia y posiblemente, Polyplacophora, mientras que los Pelecypoda y Scaphopoda derivaron de los Rostroconchia. Estas tres últimas clases, que forman un linaje que divergió de los Monoplacophora en el Cámbrico Temprano, constituyen el subphylum Diasoma. Las restantes clases (Monoplacophora, Gastropoda, Cephalopoda) pertenecen al subphylum Cyrtosoma, y serían los ancestros de los Diasoma, si bien ambos conjuntos aparecieron y comenzaron a diversificarse en un lapso de pocos millones de años durante el Cámbrico Temprano (Figura 11. 33).

Scheltema (1978) coincidió en la separación de los Aplacophora y Polyplacophora; además basándose en la Opinión 764 de la ICZN (1966) que validó el género *Chaetoderma* (contra *Chaetodermis*, Pisces), reemplazó a Caudofoveata y Solenogastres por Chaetodermomorpha, y Neomeniomorpha, respectivamente aunque, a diferencia de Salvini-Plawen (1972) los consideró subclases de la clase Aplacophora:

- Phylum Mollusca
 - Clase Monoplacophora
 - Clase Aplacophora
 - Subclase Chaetodermomorpha
 - Subclase Neomeniomorpha
 - Clase Polyplacophora
 - Clases Gastropoda, etc.

Runnegar *et al.* (1979) y Pojeta (1980) concordaron con Milburn (1960), Stasek (1972), Scheltema (1978) y otros, en que los moluscos con conchilla, los quitones y los Aplacophora vivientes, derivarían todos independientemente de un molusco primitivo con armazón dorsal de espículas calcáreas, por lo que reconocieron la existencia de tres subphyla, los que se habrían separado en el Precámbrico Tardío:

- Phylum Mollusca
 - Subphylum Amphineura
 - Clase Aplacophora
 - Clase Polyplacophora
 - Subphylum Cyrtosoma
 - Clases Monoplacophora, etc.

Subphylum Diasoma
Clases Rostroconchia, etc.

Salvini-Plawen (1980, 1985, 1990) volvió a considerar insostenible la reunión de los Caudofoveata y Solenogastres en la clase Aplacophora (como lo hiciera Scheltema, 1978), dado que el carácter vermiforme o cilíndrico de estos organismos obedece a dos procesos diferentes de conformación del manto y por lo tanto, ambos clados se hallan separados y son parafiléticos. Con respecto al subphylum Amphineura (Aplacophora + Polyplacophora) se trataría de un concepto erróneo y desactualizado. La anfineuría es retenida solo en los Polyplacophora y Tryblidiida, por lo que un término más apropiado sería Aculifera, que se refiere a la presencia de un manto primitivo con espículas. La clasificación adoptada por Salvini-Plawen es la siguiente:

Phylum Mollusca

- Subphylum Scutopoda
 - Clase Caudofoveata
- Subphylum Adenopoda
 - Superclase Heterotecta
 - Clase Solenogastres
 - Clase Placophora (Polyplacophora)
 - Superclase Conchifera
 - Clase Galeroconcha
 - Orden Tryblidiida
 - Orden Bellerophonitida
 - Clase Gastropoda
 - Clase Bivalvia
 - Subclase Rostroconchia
 - Clase Scaphopoda
 - Clase Siphonopoda (= Cephalopoda)

Los Scutopoda son moluscos cavadores con la superficie locomotora restringida a la región innervada cerebralmente.

Los Adenopoda, deslizantes-reptadores, tienen la superficie locomotora confinada a la región innervada ventral; la cabeza se halla diferenciada, la cavidad del manto extendida preoralmente y existe una glándula pedal anterior.

Los Gastropoda y Siphonopoda constituyen el clado Visceroconcha (= Rhacopoda), provistos de una cabeza individualizada (con fotorreceptores cerebrales) separada de la masa visceral, recubierta por el manto y protegida por la conchilla; cavidad paleal anterior y locomoción plantigrada.

Los Bivalvia y Scaphopoda constituyen el clado Loboconcha (= Diasoma), con el manto y la conchilla expandidos lateralmente, envolviendo a las partes blandas y un pie anterior alargado, bien adaptado para vivir en fondos blandos.

Peel (1991 a, b) coincidió con otros autores en que los moluscos habrían derivado de animales con un grado de organización similar al de los platelmintos turbellarios, y que los más primitivos posiblemente fueron vermiformes, espiculados, con rádula y ctenidios posteriores, muy parecidos a los actuales Aplacophora (= Caudofoveata y Solenogastres de Salvini-Plawen). Los ancestros de los Aplacophora habrían originado a los Polyplacophora (Placophora) y, por último, a los Conchifera. Basándose principalmente en material fósil del Paleozoico Inferior, que incluye a formas consideradas por otros autores, pertenecientes a la clase Monoplacophora, Peel concluyó que ésta resulta muy heterogénea y carece de valor sistemático formal, por lo que debe ser abandonada. Entre los moluscos univalvos, sin torsión, incluidos en los Monoplacophora, según Peel se pueden reconocer dos grupos: Tergomya y Helcionelloida, con categoría de clases.

Tergomya incluye a *Neopilina* viviente y otros géneros afines, exogástricos (con el ápice de la conchilla en posición anterior), mientras que los Helcionelloida son endogástricos (con el ápice de la conchilla en posición posterior). Estos últimos habrían sido los ancestros de los Rostroconchia y Scaphopoda, y también podrían haber dado origen a los primeros cefalópodos.

El reconocimiento de los Tergomya y Helcionelloida sugiere que los subphyla Diasoma y Cyrtosoma serían polifiléticos y por lo tanto, su uso debería abandonarse.

En este texto la sistemática de los moluscos adoptada es la siguiente:

Phylum Mollusca

- Clase Chaetodermomorpha
- Clase Neomeniomorpha
- Clase Polyplacophora
- Clase Helcionelloida
- Clase Tergomya
- Clase Gastropoda
- Clase Rostroconchia
- Clase Bivalvia
- Clase Cephalopoda
- Clase Scaphopoda

La caracterización de cada una de estas clases se encuentra más adelante.

ECOLOGÍA

Los moluscos habitan desde las grandes alturas continentales hasta las profundidades oceánicas. En las formas marinas, la tempera-

tura es uno de los factores que más influyen en su distribución, pero también resultan importantes la salinidad, pH, etc.

En su mayoría, los moluscos marinos son bentónicos, epifaunales o infaunales; en menor proporción los hay nectónicos y unos pocos planctónicos.

Su alimentación es variada, desde algas microscópicas hasta hojas de plantas terrestres, pequeños organismos, como gusanos y crustáceos, peces y otros moluscos. Primitivamente, la rádula debió ser usada como un órgano raspador sobre superficies duras, para coleccionar algas, tejidos de cnidarios y organismos pequeños; luego se fue adaptando a otras variedades de dietas, incluso ejerciendo funciones de trituración y masticación, en colaboración con las mandíbulas.

Los aplacóforos son infaunales y ectoparásitos sobre cnidarios; los polioplacóforos son herbívoros, comedores de algas; *Neopilina* es detritívoro y se alimenta de los oozaos de los fondos profundos; entre los gastrópodos hay detritívoros, suspensívoros, depredadores sobre otros moluscos, ecto- y endoparásitos; los bivalvos son detritívoros y suspensívoros, alimentándose de partículas orgánicas, diatomeas, protozoos, etc. Algunos bivalvos y gastrópodos que habitan en fosas oceánicas con fuentes hidrotermales productoras de gran cantidad de ácido sulfhídrico, se alimentan de los productos orgánicos procedentes de la oxidación del ácido sulfhídrico por bacterias simbiotas quimioautotróficas que viven en sus tejidos. Los escafópodos son infaunales y se alimentan principalmente, de foraminíferos y otros pequeños organismos; los cefalópodos incluyen activos cazadores.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

Ciertas similitudes en las etapas iniciales del desarrollo y la posesión de una larva trocófora motivaron, con frecuencia, que se relacionara a los moluscos con los anélidos. Algunos zoólogos consideran que dichas similitudes se hallan además, avaladas por la información molecular y la evidencia paleontológica. Así, *Wiwaxia* (C. Morris, 1993), una forma del Cámbrico Medio de las Lutitas Burgess (Columbia Británica, Canadá) tendría características intermedias entre ambos phyla.

Sin embargo, otros investigadores entre los que se hallan muchos paleontólogos, prefieren vincular a los moluscos con los platelmintos turbellarios primitivos. Stasek (1972) derivó a los moluscos de platelmintos libres que desa-

rollaron un cubrimiento mucoideo dorsal. Espículas de naturaleza orgánica, similares a las que existen en algunos turbellarios vivientes se hallan en los aplacóforos y polioplacóforos, por lo que es probable que el esqueleto de los moluscos primitivos haya sido espiculado y no compuesto por carbonato de calcio. Las espículas cuticulares pudieron haber sido cementadas junto con la capa externa del óstraco primitivo (como en algunos bivalvos) o bien, el óstraco pudo ser secretado íntegramente debajo de la cutícula espiculada, la que fue elevada sobre la pared dorsal del cuerpo, formando el perióstraco.

En general, los moluscos tendieron a perder el esqueleto espicular, si bien el mismo ha quedado retenido totalmente en los aplacóforos, parcialmente en los polioplacóforos y es frecuente en unos pocos bivalvos. Así, el ancestro de los moluscos debió ser un pequeño organismo vermiforme ciliado, acelomado y pseudosegmentado, muy parecido a los turbellarios actuales, que vivió durante el Precámbrico Tardío.

Las gradaciones morfológicas entre las diferentes formas de moluscos vivientes motivaron que Lankester (1883) propusiera un arquetipo de molusco esquemático, que sintetizara las características de la organización moluscana. Dicho arquetipo fue concebido a través del estudio de la anatomía comparada de los moluscos vivientes y generalmente, los zoólogos sostienen que el mismo debió existir en el Precámbrico y que, cada clase de molusco evolucionó independientemente a partir de dicho arquetipo.

De acuerdo con las ilustraciones referidas al prototipo mencionado, éste habría tenido una conchilla univalva, de manera que los aplacóforos vivientes resultarían ser moluscos degenerados que perdieron su conchilla. Yonge (1976) ilustró al arquetipo con una conchilla univalva cónica, múltiples músculos retractores pedales, boca y ano bien separados y situados en extremos opuestos de la conchilla, de manera que resultaba tener aspecto monoplacoforano.

El descubrimiento del monoplacoforano viviente *Neopilina* (Lemche, 1957) hizo pensar que se había hallado al arquetipo, a pesar de la diferencia importante notada en la forma viviente, con relación al arquetipo, de la posesión de las branquias dispuestas en una hilera lateral al pie. No obstante, la gran similitud entre *Neopilina* y los primitivos monoplacóforos del Paleozoico Inferior, motiva que aún se siga considerando a este molusco parecido al antecesor de todas las clases del phylum.

Las críticas formuladas al concepto del arquetipo condujeron a la opinión más generalizada, de que el mismo no es necesario para entender la evolución de los moluscos, ya que mejor sería considerar que cada clase se originó a partir de otra preexistente o sea, algo similar a lo sucedido en la evolución de los tetrápodos en los cuales, a partir de los peces crossopterigios surgieron los anfibios, de estos los reptiles y finalmente, las aves y mamíferos. La comprobación de esta idea se hallaría facilitada por el hecho de que, todas las clases de moluscos ya estaban en existencia al final del Ordovícico Medio, de manera que la investigación de las formas intermedias cámbricas y ordovícicas, estratigráfica y morfológicamente, ayudaría mucho a la mejor comprensión del origen de las diferentes clases.

En 1972, Stasek dividió a los Mollusca en tres linajes o subphyla: Aculifera (Aplacophora), Placophora (Polyplacophora) y Conchifera (Monoplacophora y otras clases derivadas de éstos). Desde entonces, se han discutido mucho las probables relaciones filogenéticas entre estos linajes y, en general, se acepta que los Conchifera son monofiléticos, pero con los aplacóforos y polioplacóforos, se propusieron dos posibilidades:

a- Los Aplacophora y Polyplacophora serían grupos hermanos y juntos (Aculifera) constituirían un clado hermano de los Conchifera.

b- Los Aplacophora son primitivos con relación a los otros moluscos y los Polyplacophora representan un grupo hermano de los Conchifera. Así, los Aplacophora son un grado más bien que un clado.

Runnegar y Pojeta (1974, 1976) aceptaron la clasificación de Stasek (1972) pero, a los Conchifera, los dividieron en dos linajes mayores, basados en que la información paleontológica indicaba que los Monoplacophora helcionelloideos habían originado a los Gastropoda, Cephalopoda y Rostroconchia (posiblemente también a los Polyplacophora) y que, de los Rostroconchia, derivaron los Pelecypoda y Scaphopoda. Las últimas tres clases formarían un linaje que divergió de los Monoplacophora en el Cámbrico Temprano, al que denominaron subphylum Diasoma, mientras que las otras clases constituirían el subphylum Cyrtosoma (Figura 11. 33).

Los Diasoma (Rostroconchia, Bivalvia, Scaphopoda) se caracterizan por la conchilla primitivamente abierta en ambos extremos y el intestino relativamente rectilíneo, con la boca y el ano abriendo en puntos opuestos de la conchilla. Sus tres clases se especializaron en una vida infaunal y la compresión lateral

de la conchilla es un carácter difundido en el grupo.

Los Cyrtosoma (Monoplacophora, Gastropoda, Cephalopoda) desarrollaron una existencia epifaunal, solo secundariamente infaunal, y la conchilla exhibe una forma cónica, comúnmente espiralada. La abertura relativamente pequeña de la conchilla motiva que el ano se ubique cerca de la boca y el sistema digestivo tenga forma de U.

Los Cyrtosoma serían los antecesores de los Diasoma, aunque ambos subphyla aparecieron y comenzaron a diversificarse en el término de unos pocos millones de años durante el Cámbrico Temprano.

Según Runnegar y Pojeta (1974), los Diasoma derivaron de los Helcionelloidea, moluscos univalvos, sin torsión, asignados a los Monoplacophora y que incluirían a una variedad de formas, además de los tradicionales tryblidáceos (*Pileus*, *Tryblidium*, *Neopilina* viviente).

Una concepción diferente sobre el origen de las clases de moluscos fue presentada por Peel (1991 a, b) para quien los helcionelloideos constituirían un linaje superior de moluscos y diferente de los tryblidáceos; además, serían endogástricos y no exogástricos como sugirieron otros autores (Knight y Yochelson, 1960). Ambos grupos de moluscos corresponderían a clases distintas: los helcionelloideos a la clase Helcionelloidea, endogástrica, y los tryblidáceos a la clase Tergomya, exogástrica.

Los Tergomya reemplazarían a los Monoplacophora, clase que debería ser abandonada por su heterogeneidad y las distintas acepciones recibidas, aunque el término podría continuar siendo informalmente útil para señalar a organismos similares univalvos sin torsión.

Si bien, los Diasoma derivaron de los Helcionelloidea, no constituirían un grupo monofilético por comprender a dos linajes diferentes y paralelos: los Bivalvia derivados de los Tergomya (no de los helcionelloideos) tryblidáceos primitivos o de algún molusco exogástrico parecido, los que llegaron a constituir un grupo de moluscos en gran parte, infaunales o semiinfaunales, y los Rostroconchia, evolucionados de helcionelloideos endogástricos, que constituyen un grupo de moluscos infaunales o semiinfaunales análogos a los bivalvos.

Los escafópodos representarían el último grupo especializado del linaje helcionelloideo-rostroconchio, o podrían ser una derivación temprana de los Bivalvia.

Los Cyrtosoma tampoco serían monofiléticos pues, los cefalópodos habrían derivado de helcionelloideos endogástricos (no de tergomya-

nos tryblidáceos), mientras que los gastrópodos lo hicieron de moluscos tipo tergomyano, exogástricos, sin torsión.

Las similitudes entre cefalópodos y gastrópodos, como la posesión de una conchilla encroscada endogástrica, se debería a la convergencia motivada por habitar dentro de un cono estrecho.

En general, la evolución de las clases de moluscos estuvo asociada con cambios importantes en los hábitos, principalmente alimentarios, de los grupos involucrados, o con el surgimiento de características que sirvieron para mejorar los hábitos ya existentes.

CARACTERIZACIÓN DE LAS DIFERENTES CLASES DE MOLUSCOS

CLASE CHAETODERMOMORPHA (CAUDOFOVEATA)

Moluscos de tamaño pequeño a mediano (2 mm hasta 14 cm de largo), vermiformes, cubiertos por una cutícula y escamas aragoníticas, sin un pie diferenciado, reemplazado por una reducida área ventral de deslizamiento; cavidad del manto terminal, con un par de ctenidios. Conducto alimenticio medio con glándulas ventralmente separadas, rádula presente. Sexos separados. Larva *stenocalymma* (Figura 11. 4 D). Marinos, habitan en sustratos barrocos, desde 10 m hasta 7000 m (9000 m según Scheltema, 1978) de profundidad, a menudo construyendo tubos en forma de J. Detritívoros, entre sus alimentos se hallan foraminíferos y pequeños organismos. Incluyen unas 88 especies vivientes, en el único orden Chaetodermatida (con 3 familias). *Chaetoderma araucana* (Figura 11. 8). Sin fósiles conocidos.

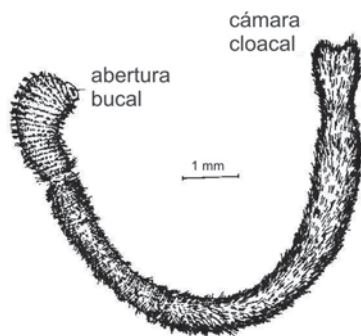


Figura 11. 8. *Chaetoderma araucana*, Chile (de Osorio, 1981).

CLASE NEOMENIOMORPHA (SOLENOGASTRES, VENTROPLICIDA)

Moluscos de tamaño pequeño a mediano (0,8 mm hasta 30 cm de largo), con el cuerpo comprimido lateralmente, manto con cutícula y escamas y/o espículas aragoníticas; un surco ventral medio longitudinal corre desde la boca hasta el ano. Cavidad del manto modificada, sin ctenidios verdaderos, rádula presente; conducto alimentario medio recto, sin glándulas separadas. Hermafroditas. Predadores epibentónicos que pueden vivir sobre vegetales o cnidarios (cuyos tejidos rasparían como alimento). Marinos, habitan entre 5 m y 6850 m de profundidad. Incluyen unas 185 especies vivientes, distribuidas en 4 órdenes. *Proneomenia gerlachei* (Figura 11. 9).



Figura 11. 9. *Proneomenia gerlachei*, aproximadamente X 2,5, Antártida (de Osorio, 1981).

Generalmente se considera a los «Aplacophora» como los moluscos vivientes más primitivos. Ellos habrían sido los primeros en separarse del tronco de los Mollusca y desde entonces, conservaron caracteres que serían muy similares a los que habría poseído el arquetipo moluscano, quizá al final del Precámbrico. Lamentablemente, no se conocen representantes fósiles indudables de estos moluscos primitivos. En depósitos fosfáticos del Ordovícico se hallaron espículas atribuidas al género *Ptiloncodus* que podrían compararse a las de los aplacoforanos vivientes, mientras que otras fueron comparadas con las del actual *Uncimeria neapolitana*.

Glaessner (1969) reconoció rastros de locomoción en el Precámbrico Superior, que podrían haber sido originados por un organismo similar a un aplacoforano neomeniomorfoideo, y los denominó *Bunyerichnus*, pero Salvini-Plawen (1990) considera que dicha relación es poco probable.

Nódulos calcáreos del Wenlock (Silúrico) de Herefordshire (Inglaterra) proporcionaron a *Acaenoplax hayae* (Sutton *et al.*, 2001, 2004; Stockstad, 2001) (Figura 11. 10), molusco sub-

cilíndrico alargado, con 7 valvas dorsales bilateralmente simétricas, distanciadas unas de otras, y numerosas espinas dispuestas dorsal y lateralmente pero no ventralmente, donde se halla un surco medio longitudinal, bien desarrollado; poseía abertura bucal y carecía de pie. Posiblemente fue un organismo epibentónico que se alimentaba de presas sésiles.

Aunque poseyendo algunos caracteres propios, mostraría vinculaciones placoforanas, como la repetición seriada de sus elementos, una característica poco desarrollada en los moluscos. La presencia de valvas aragoníticas con crecimiento marginal es típica de los mo-

luscos y su disposición en una hilera dorsal recuerda a las placas dorsales de los polioplacóforos, si bien se hallan repetidas en número de 7 en vez de 8. Otros caracteres, principalmente de las partes blandas, lo aproximan a los aplacóforos, por lo que estos organismos podrían tener una especial significación en la evolución inicial no solo de los aplacóforos y polioplacóforos, sino de los moluscos en general.

Cherns (2004) reunió a los géneros *Acaenoplax*, *Haloplax*, *Enetoplax* y *Arctoplax* en la nueva familia Haloplacidae, considerándola que representaría a moluscos aplacoforanos con placas. Mientras *Acaenoplax* es del Silúrico inglés y tienen valvas (escleritos) dorsalmente lisas, los otros géneros se hallan en el Silúrico de Gotland (Suecia) y están representados por valvas tuberculadas.

CLASE POLYPLACOPHORA (PLACOPHORA, LORICATA)

ANATOMÍA

Moluscos marinos de simetría bilateral, con el cuerpo alargado y comprimido dorsoventralmente, protegido en su parte dorsal por una hilera de 8 placas o valvas calcáreas (aragonita), articuladas y que permiten al animal enrollarse. Periféricamente, la conchilla lleva una banda de tejido muscular - **cintura** o **perinoto** - que forma parte del manto, la que puede ser lisa o tener escamas, espículas o espinas calcáreas o bien, proyecciones filiformes quitinosas (Figura 11. 11).

Ventralmente se observa una región anterior o cefálica, con un orificio o boca pero sin ojos, tentáculos u otocistos, y un pie aplanado, bien desarrollado, separado de la cabeza por un surco y de la cintura por un canal paleal, en el que se alojan entre 8 y 88 pares de ctenidios de forma cónica (Salvini-Plawen, 1990) (Figura 11. 12).

El sistema digestivo se extiende desde la boca hasta el ano, situado en el extremo posterior, donde también abren los orificios genital y excretor, las glándulas mucosas (que aglutinan partículas sedimentarias) y los osfradios. Rádula con 17 denticulos de variado espesor y configuración, dispuestos en hileras transversales. A continuación de la boca siguen el esófago, el estómago con la glándula digestiva y el intestino.

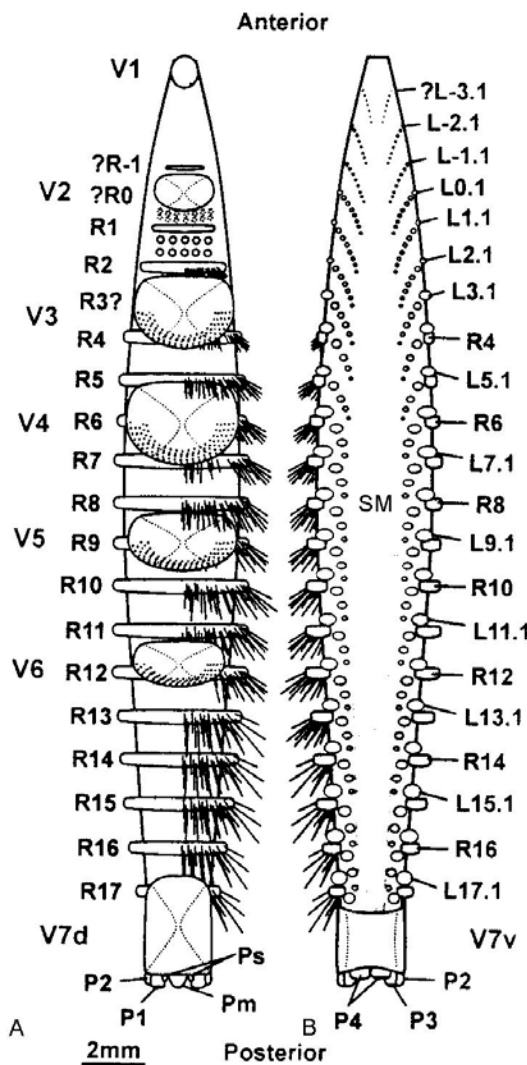


Figura 11. 10. *Acaenoplax hayae*. Silúrico. A. vista dorsal; B. vista ventral. Valvas (V1-V6, V7d, V7v), aristas (R1-R7, ?R0, ?R-1), surco medio (SM), lóbulo (L), proyecciones posteriores (Ps, Pm, P1-4) (de Sutton *et al.*, 2004).

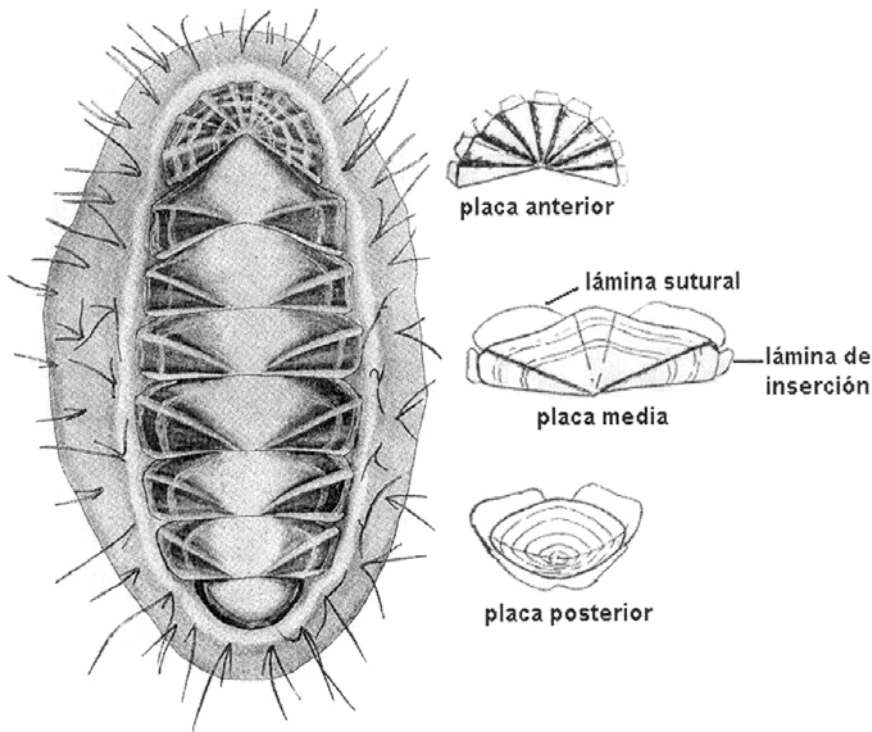


Figura 11. 11. Vista dorsal de la conchilla de *Plaxiphora aurata* X 1,8, y detalle de sus placas (de Castellanos, 1956, 1948).

Corazón con dos aurículas y un ventrículo, dos riñones y una gónada posterior.

Sistema nervioso con un arco de dos cordones longitudinales laterales y otros dos pédicos, ubicados dentro del arco anterior, y que componen un anillo esofágico.

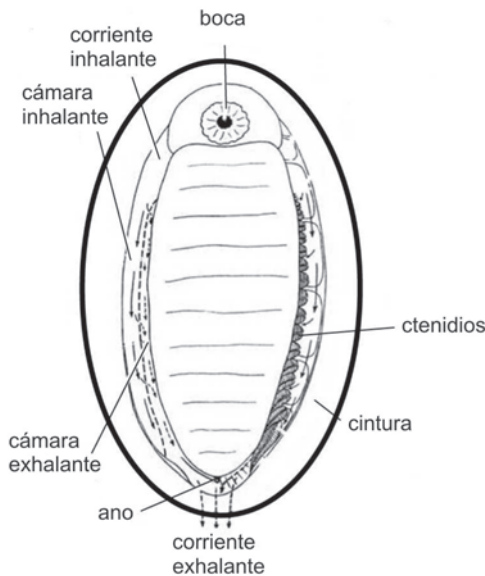


Figura 11. 12. Vista ventral de un poliplacóforo: *Lepidochitona cinereus* (de Yonge, 1960).

Un complejo sistema muscular gobierna el movimiento de las diferentes partes del cuerpo (placas, pie, rádula, etc.).

Sexos separados, fecundación externa y breve estadio larval pelágico.

Las 8 placas calcáreas se diferencian en: una terminal anterior y otra posterior, ambas de contorno redondeado, y seis intermedias (Figura 11. 11). En la composición de las mismas intervienen cuatro capas: perióstraco, tegmento, articulación e hipóstraco (Figura 11. 13). El **perióstraco** o capa más externa, de naturaleza orgánica y muy delgada, cubre al **tegmento** o primera capa calcárea (pero que también contiene materia orgánica), relativamente blanda y porosa, cuya superficie puede ser lisa, estriada, granulosa, etc., y estar dividida por la ornamentación en **áreas tegmentales**. A través de los poros del tegmento afloran las terminaciones de numerosas papilas sensoriales y/o excretoras denominadas **estetos**, si carecen de pigmentos, u **ocelos**, más pigmentados y perfeccionados, con funciones fotorreceptoras.

El **articulamiento** o capa calcárea ventral, ubicado entre el tegmento y el hipóstraco, es denso, porcelanáceo y laminado, posee proyecciones denominadas **placas** o **láminas de inserción** y **láminas suturales** (Figuras 11. 14 y 15). Las primeras son extensiones laterales del lado

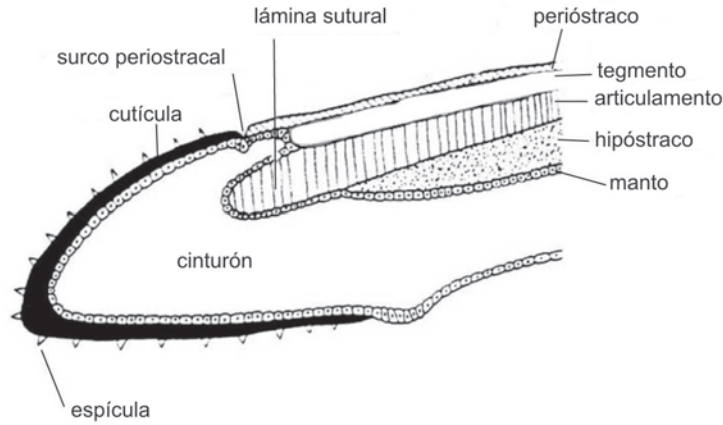


Figura 11. 13. Sección generalizada del borde del manto de un quitón, mostrando la relación entre las capas de la conchilla y el manto (modificado de Stasek 1972, según Boardman, Cheetham y Rowell, 1987).

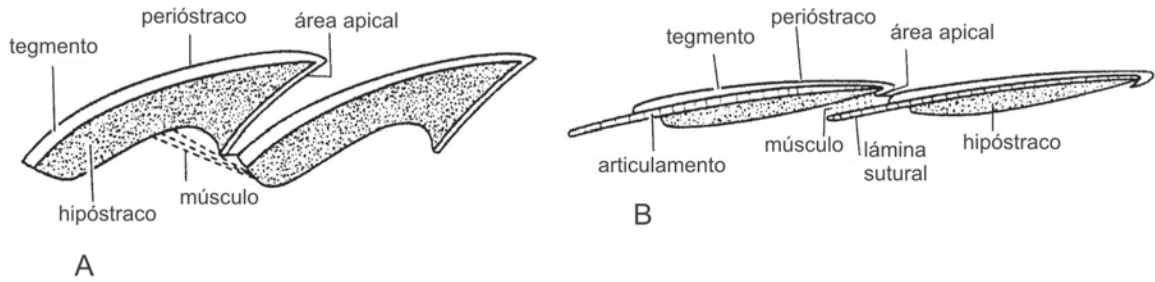


Figura 11. 14. Sección longitudinal oblicua de dos valvas adyacentes de un paleoloricado (A) y de un neoloricado (B), mostrando la posición de fijación de un músculo (modificado de Stasek 1972, según Boardman, Cheetham y Rowell, 1987).

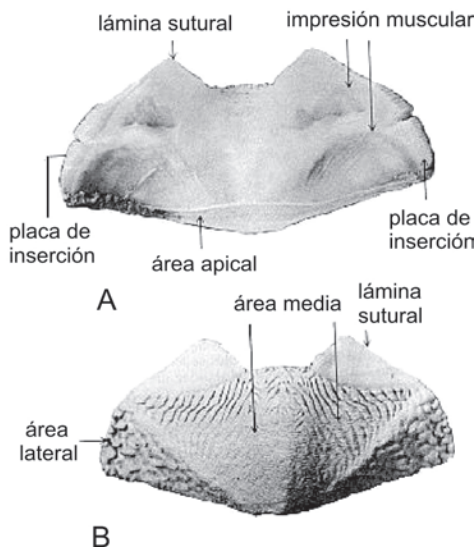


Figura 11. 15. Vista interna (A) y externa (B) de una valva intermedia de *Chiton tuberculatus*, X 2 (de Pojeta, 1980).

ventral de cada valva intermedia que se proyectan en la cintura; las segundas, de forma lobulada, se extienden anteriormente en las valvas intermedias y posterior, quedando cubiertas por la parte posterior de la valva precedente.

La capa más interna constituye el **hipóstraco**, formado por cristales columnares, de espesor variable, que sirve de superficie de fijación muscular y puede constar de varias capas.

Algunos poliplacóforos modernos, entre el tegmento y articulación, tienen otra capa calcárea o **mesóstraco**.

A veces el tegmento y el periostraco superan al ápice valvar y doblan ventralmente a lo largo del borde posterior, formando un **área apical** (Figura 11. 15).

El tamaño de los poliplacóforos varía entre 3 mm y 43 cm y actualmente cuentan con unas 750 especies. Cámbrico Tardío-Holoceno.

SISTEMÁTICA

Típicamente, los Polyplacophora incluyen a los órdenes Palaeoloricata, Phosphatoloricata y Neoloricata. Sin embargo, Vendrasco *et al.* (2004) opinan que también los Multiplacophora (Devónico-Pérmico), considerado un grupo de posición sistemática incierta, representarían un cuarto orden de esta clase. Según estos autores, el quitón devónico *Echinochiton dufoei* tendría características intermedias entre los típicos quitones y los Multiplacophora, tales como *Polysacos vickernianum* (ver Capítulo 16).

Orden Palaeoloricata

Quitones primitivos con valvas gruesas, macizas, imbricadas (excepto en los más primitivos), desprovistas de articulamiento, láminas suturales y de inserción, y con áreas apicales grandes. Cámbrico Tardío-Cretácico Tardío.

Vendrasco y Runnegar (2004) expresan que los ejemplares del Cretácico Tardío se hallan precariamente conservados y podrían ser neoloricados.

Suborden Chelodina

Paleoloricados primitivos, con placas ligeramente en contacto, gruesas, estructura vesicular y superficie con gránulos o tubérculos. Principalmente Cámbrico-Silúrico, algunos representantes llegan al Cretácico Tardío.

Incluye géneros como *Matthevia*, *Chelodes*, *Preacanthochiton* y *Echinochiton*.

Matthevia (Cámbrico Tardío-Ordovícico Temprano), según Runnegar *et al.* (1979) sería el quitón más primitivo y antiguo conocido. De unos 10-12 cm de largo, tenía 8 placas de estructura vesicular formando una hilera de proyecciones córneas elevadas, que se habrían hallado ligeramente en contacto, comúnmente recorridas por uno o dos túneles de función desconocida, extendidos en el interior de la valva, desde la base hasta el ápice; se alimentaba de los estromatolitos intermareales (Figura 11. 16). Sus placas cónicas posiblemente le servían como defensa contra los depredadores.

Matthevia probablemente descendió de algún molusco aplacoforano y pudo ser el ancestro de *Chelodes* (Ordovícico-Silúrico o Devónico Temprano) (Figura 11. 17), de amplia distribución geográfica y con el que estaría vinculado a través de formas intermedias, como *Hemithecella* y *Preacanthochiton*, del Cámbrico más alto-Ordovícico Temprano. *Matthevia* habría originado a *Hemithecella* o alguna forma afín, al final del Cámbrico o principio del Ordovícico, y de éste surgieron *Preacanthochiton* (Figura 11. 18) y *Chelodes*, los cuales tienen las placas más aplanadas y en contacto. *Chelodes* vivió hasta el Silúrico o inicios del Devónico pero no habría sido el ancestro de los quitones más jóvenes. Estos estuvieron vinculados con otros quitones del Ordovícico Temprano que tenían valvas más chatas, menos macizas y más alargadas lateralmente.

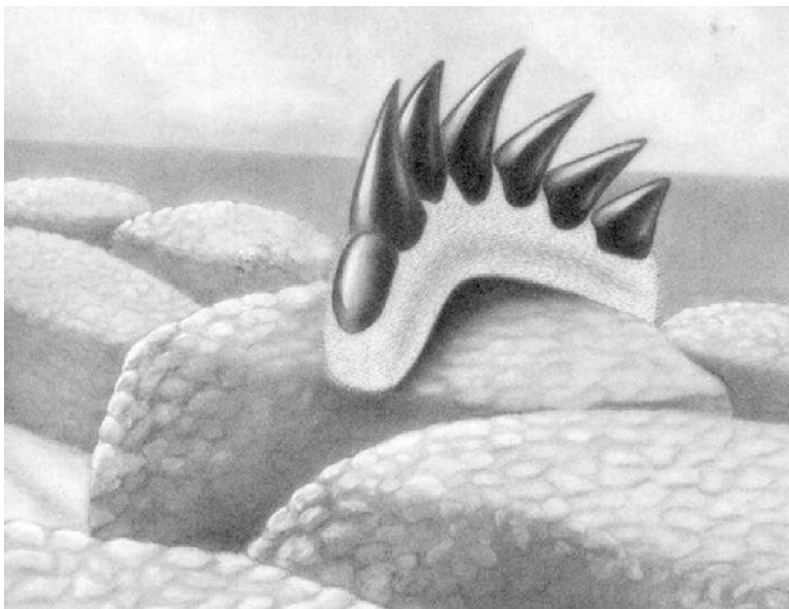


Figura 11. 16. Interpretación artística de *Matthevia variabilis* alimentándose sobre un estromatolito intermareal del Cámbrico Tardío (de Runnegar *et al.*, 1979).



Figura 11. 17. *Chelodes bergmani*, X 1. Silúrico Medio (de Smith, 1960).

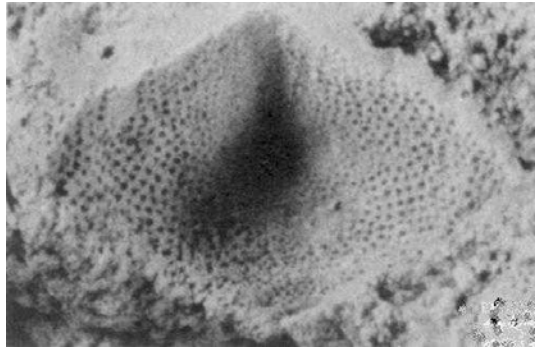


Figura 11. 18. *Preacanthochiton cooperi*, X 6,5. Cámbrico Superior. Molde externo de una placa intermedia mostrando la ornamentación (de Runnegar *et al.*, 1979).



Figura 11. 19. *Septemchiton vermiformis*, X 1,9. Ordovícico Superior (de Smith, 1960).



Figura 11. 20. *Cobcrephora silurica*, X 5,3. Silúrico. Reconstrucción del animal con las placas o valvas, suponiendo una conchilla de siete placas, en vista dorsal. La ornamentación de las valvas se ha omitido; la extremidad anterior mira a la izquierda (de Bischoff, 1981).

Suborden Septemchitonina

Quitones vermiformes, de cuerpo excesivamente alargado en relación al ancho, con 8 valvas dorsales alargadas y estrechas, imbricadas. Comprende a los géneros *Septemchiton* (Figura 11. 19) y *Robustum*, del Ordovícico.

Orden Phosphatoloricata

Quitones primitivos con no más de 7 valvas fosfáticas, la terminal anterior rómbica, ancha; la posterior alargada y cinco intermedias más largas que anchas. Valvas ligera a moderadamente imbricadas, por lo que la conchilla se podría enrollar, con perióstraco pustuloso, tegmento e hipóstraco, ambos con numerosas láminas alternadas, de naturaleza orgánica y apatítica. Género *Cobcrephora* (Figura 11. 20), con 3 especies, del Ordovícico Tardío-Silúrico Tardío de Australia (Bischoff, 1981).

Estos quitones habrían tenido una longitud media de 15 mm, con un máximo entre 30 y 32 mm. Habitaban ambientes intermareales a infrasublitales, cálidos, predominantemente de gran energía.

La naturaleza fosfática de las placas indicaría que se trata de un grupo primitivo de quitones, probablemente antecesores de los poli-

placóforos calcáreos. Posiblemente, descendieron de algún aplacoforano con placas orgánicas no mineralizadas. Según Runnegar y Pojeta (1974), los Aplacophora constituirían un linaje separado en la historia moluscana, en contraposición a las demás clases de moluscos derivadas directa o indirectamente de los Monoplacophora. Después de su separación habría tenido lugar la evolución química de las valvas orgánicas a las fosfáticas, proceso que debió ocurrir en el Cámbrico Temprano a Medio, pues en el Cámbrico Tardío ya existe *Preacanthochiton* (Bischoff, 1981).

Orden Neoloricata

Valvas delgadas, en número de 8, con perióstraco, tegmento, articulamento, láminas suturales, placas de inserción (ausentes en los más primitivos), hipóstraco y, en los más evolucionados, mesóstraco. Carbonífero-Holoceno.

Suborden Lepidopleurina

Quitones de pequeño tamaño, sin láminas de inserción en las formas más primitivas, tegmento pustuloso y con escaso número de ctenidios posteriores. Ordovícico-Holoceno. *Lepidopleurus* (Carbonífero-Holoceno) (Figura 11.

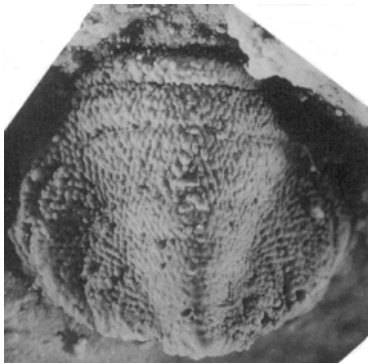


Figura 11. 21. *Asketochiton chubutensis*, X 8,2. Pérmico (de Hoare y Sabattini, 2000).

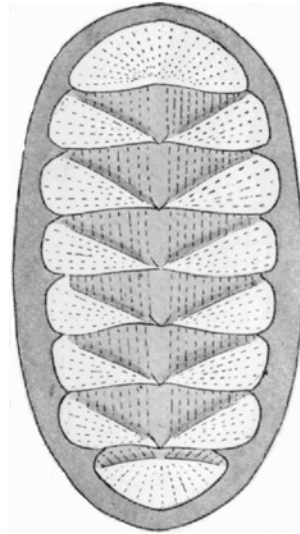


Figura 11. 22. *Lepidopleurus medinae*, X 6; viviente en Argentina y Chile (de Castellanos, 1956).

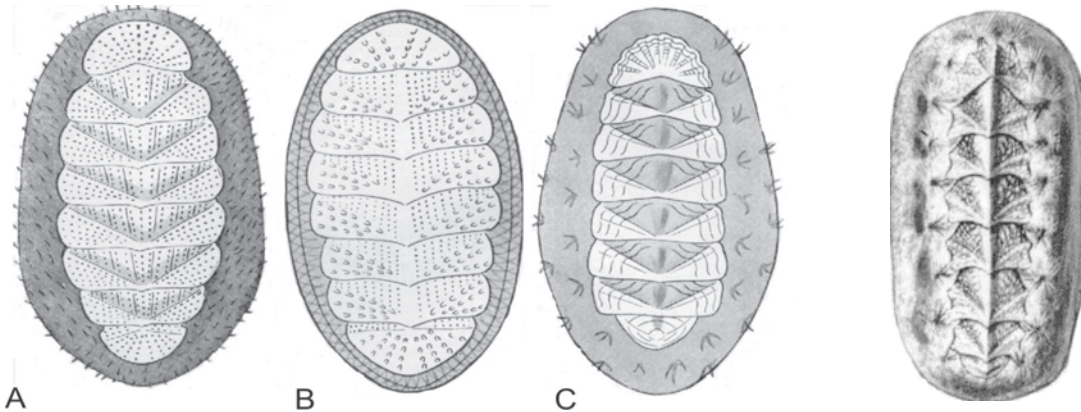


Figura 11. 23. Especies del suborden Chitonina vivientes en Argentina y Chile. A. *Chaetopleura peruviana*, X 1,12; B. *Chiton granosus*, X 1,12; C. *Plaxiphora aurata*, X 1,12 (de Castellanos, 1956).

Figura 11. 24. *Acanthochitona crocodilus*, X 2, viviente, Australia (de Smith, 1960).

22) y *Hanleya* (Pleistoceno-Holoceno). En el Pérmico de Argentina se conoce *Asketochiton chubutensis* (Hoare y Sabattini, 2000) (Figura 11. 21).

Suborden Chitonina

Quitones de tamaño pequeño hasta grande; valvas intermedias con área media y dos laterales con diferentes esculturas. Articulamiento bien desarrollado con láminas de inserción denticuladas. (?Triásico) Cretácico-Holoceno. Incluye a la mayoría de los quitones actualmente vivientes, como *Chaetopleura*, *Chiton* y *Plaxiphora* (Figura 11. 23 A-C). El primer género cuenta con dos especies en el Holoceno bonaerense (Farinati, 1995).

Suborden Acanthochitonina

Valvas total a parcialmente cubiertas por la cintura, articulamiento muy desarrollado con relación al tegmento. Placas de inserción denticuladas. Oligoceno-Holoceno. *Acanthochitona* (Mioceno-Holoceno).

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

Los poliplacóforos, comúnmente conocidos como **quitones**, son organismos de movimientos lentos, que habitan en todos los mares y latitudes, formando parte del bentos y prefiriendo los fondos rocosos de las zonas afectadas por las mareas; no obstante, algunos vi-

ven a mayores profundidades, hasta los 8000 metros. Por medio del pie y la cintura pueden adherirse fuertemente a la superficie rocosa, cuyas grietas y oquedades suelen usar como habitación, preferentemente diurna, pues en la noche la abandonan en busca de alimento. En casos de peligro enrollan la conchilla o se fijan al sustrato por medio de secreciones adhesivas.

Muchos quitones se alimentan de algas marinas y microorganismos, otros con sus rádulas raspan la superficie de los briozoos, hidroideos, corales o balánidos juveniles, y hasta existirían algunos carnívoros.

Los hábitos de las formas fósiles habrían sido bastante similares a los actuales y, particularmente *Matthevia variabilis*, del Cámbrico Tardío, posiblemente se alimentaba de los estromatolitos intermareales.

DISTRIBUCIÓN ESTRATIGRÁFICA

Los polioplacóforos ya están representados en el Cámbrico Tardío por *Matthevia* y *Preacanthochiton*, ambos del suborden Chelodina pero de diferentes familias (Mattheviidae y Preacanthochitonidae) que, como todos los paleoloricados predominantes en el Paleozoico, tendrían valvas generalmente gruesas y macizas, en número de 8, y compuestas por dos capas principales calcáreas. Un tercer género, *Chelodes* no solo tuvo biocrón amplio, pues se habría extendido desde el Ordovícico Temprano hasta comienzos del Devónico, sino que además, su distribución abarcó América del Norte, norte de Europa y Australia. En el Silúrico, principalmente Wenlock de Gotland (Suecia) se halla una abundante y diversificada fauna de paleoloricados, entre los que se encuentran 3 especies de *Chelodes*.

En el Ordovícico-Silúrico australiano, la presencia de paleoloricados y Phosphatoloricata es particularmente importante, por su posible significación en la evolución química de los polioplacóforos.

La diversificación de los quitones se incrementó notablemente durante el Paleozoico Tardío cuando, a los Palaeoloricata se sumaron los Neoloricata. Hasta el Carbonífero solo existieron polioplacóforos paleoloricados, sin articulación. A partir del Carbonífero aparecen los quitones modernos o neoloricados, con articulación, que ya están bien representados en el Pérmico de Texas (U.S.A.), si bien su gran desarrollo se produjo a partir del Cretácico Tardío; la mayoría de sus especies fósiles pertenece a los Chitonina.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

El origen de los aplacóforos y polioplacóforos y sus relaciones filogenéticas con los Conchifera constituyen temas debatidos entre los especialistas, y que aún esperan una explicación satisfactoria.

Pojeta (1980) expresa la idea de que los polioplacóforos constituyen un desprendimiento temprano del tronco de los moluscos y habrían tenido un origen separado del resto de los conchíferos, lo que estaría avalado por el hecho de que la conchilla multivalva no es compartida por ninguno de los restantes moluscos y tampoco hay indicios de que los polioplacóforos hayan tenido, en algún momento de su historia, una conchilla univalva. Además, el articulación, presente en los polioplacóforos más evolucionados y ausente en las formas del Paleozoico Temprano, no sería homólogo con la capa calcárea más interna de los restantes moluscos. La conchilla de *Matthevia* tiene una estructura vesicular muy diferente de la típica calcárea estratificada de los otros moluscos.

Según algunos autores, los Polyplacophora constituyen un grupo hermano de los Conchifera, mientras que para otros, los Aplacophora conforman un grupo hermano de los Polyplacophora y ambos forman un clado hermano de los Conchifera.

CLASE HELCIONELLOIDA

Moluscos sin torsión, univalvos, con conchilla endogástrica; generalmente de simetría bilateral, enroscada en espiral 1/2 - 1½ vueltas, en contacto o separadas, a menudo lateralmente comprimidas. Cavidad del manto posterior, debajo de la cavidad subapical; las corrientes de agua penetraban lateralmente y bañaban a las branquias, de posición póstero-lateral, antes de abandonar la cavidad como una corriente única y posterior. Abertura por lo común, planar, sin reentrantes, pero la superficie subapical puede desarrollar un seno medio, profundo, fusiforme o trematoso, con una única perforación al final de un tubo alargado, denominado *snorkel* (Figura 11. 25). En algunas formas, las partes laterales de la abertura suelen extenderse como débiles escudos, produciendo anchas emarginaciones en ambas superficies, supra y subapical, montadas sobre el plano de simetría. La ornamentación puede incluir elementos comarginales y espículas, además de prominentes arrugas comar-

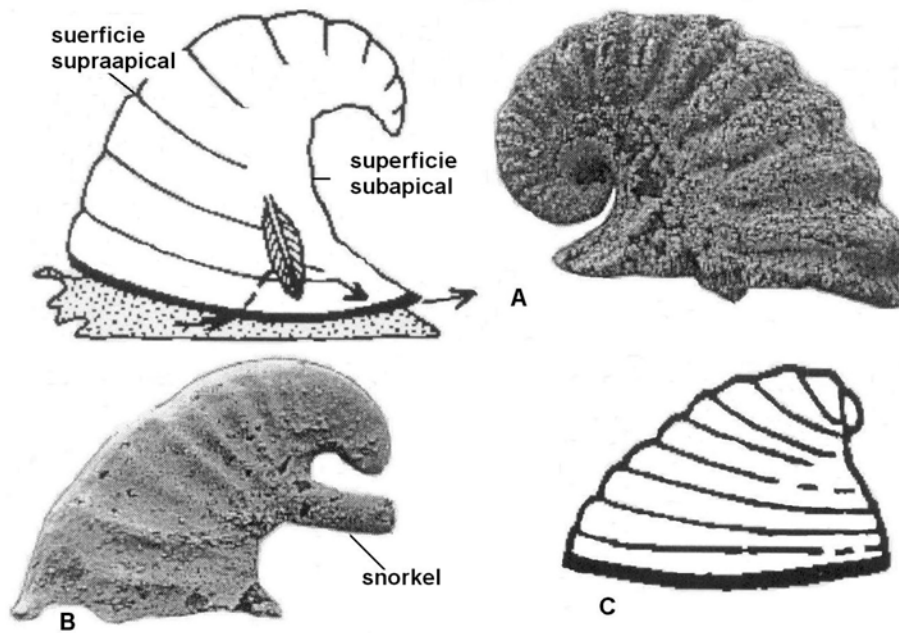


Figura 11. 25. Moluscos helcionelloideos: A. *Latouchella merino*, X 9; B. *Yochelcionella americana*, X 40; C. *Helcionella* (de Peel, 1991 a).

ginales. Precámbrico más Tardío, Cámbrico Temprano-Ordovícico Temprano.

Los helcionelloideos se diferencian de los tergomyanos pues estos son exogástricos; los gastrópodos también son endogástricos pero sufrieron torsión. Unas pocas conchillas bilateralmente simétricas y planoespirales de gastrópodos pueden confundirse con los helcionelloideos o tergomyanos.

Los helcionelloideos son los moluscos más antiguos conocidos pues aparecen en el Precámbrico más Tardío (Véndico o Ediacárico) del sudeste siberiano (Gubanov y Peel, 2001) con los géneros *Oelandiella* y *Archaeospira*, presentes unos 60 m debajo de la base del Tommotiano (piso basal del Cámbrico). Desde el comienzo del Tommotiano hasta el Cámbrico más alto, los helcionelloideos experimentaron una importante radiación adaptativa, distinguiéndose tres grupos taxonómicos: *Oelandiella* (Precámbrico más Tardío-Cámbrico Medio), *Latouchella* (Atdabaniano Tardío-Botomiano Temprano) (Figura 11. 25 A) y *Oelandia* (Cámbrico Medio bajo).

En el Cámbrico Superior antártico se ha mencionado *Latouchella* pero los integrantes principales de esta fauna antártica serían tergomyanos, lo que podría indicar que los Tergomya y otros moluscos reemplazaron a los helcionelloideos en el Cámbrico Tardío, aunque habrían conseguido subsistir hasta el Ordovícico Temprano (Gubanov y Peel, 2000). El

helcionelloideo más joven es *Chuiliiella* del Ordovícico Inferior de Kazakhstán.

Es probable que el Cámbrico de la Precordillera argentina contenga helcionelloideos, si se confirmara la asignación a *Helcionella* insinuada por Knight y Yochelson (1960: 172) de *Quileanella* y *Pychinella*, géneros debidos a Rusconi (1952: 86; 1954: 2). El segundo de ellos por ejemplo, es una conchilla de 1 mm de altura por 1 mm de ancho, cuya descripción recuerda a la de un helcionelloideo. Por su parte, Rusconi (1952, p. 119, Lám. VI, fig. 6) agrega *Helcionella asperoensis*, del Cámbrico Medio precordillerano.

El reconocimiento de los Helcionelloida como una clase independiente de moluscos se debe a Peel (1991 a, b). Con anterioridad, Knight y Yochelson (1960) los habían incluido en los arqueogastropodos (Prosobranchia, clase Gastropoda), mientras que Runnegar y Pojeta (1974), siguiendo a otros autores, los consideraron moluscos exogástricos, que no habían experimentado torsión. En 1976, Runnegar y Jell ubicaron a la superfamilia Helcionellacea (con 7 familias) en el orden Cyrtoneillida de la clase Monoplacophora pero para Peel (1991 a, b), mientras los Helcionellacea son endogástricos, los Cyrtoneillida resultan exogástricos, por lo que corresponden a dos diferentes clases: Helcionelloida y Tergomya, respectivamente. Según este último autor, los Helcionelloida habrían originado a los Rostroconchia y proba-

blemente, también a los Scaphopoda y Cephalopoda.

Otros ejemplos de helcionelloideos son los géneros *Helcionella* y *Yochelcionella* (Figura 11. 25 B, C). Este último, del Cámbrico Inferior y Medio, posee un prominente *snorkel*, cuya verdadera función es muy discutida. Según Runnegar y Pojeta (1974), quienes consideran exogástrica a esta conchilla, el mismo habría servido para conducir la corriente de agua entrante hasta las branquias, mientras que Peel (1991 a, b) sostiene que dicha conchilla es endogástrica y el *snorkel*, situado posteriormente, servía para la salida del agua.

CLASE TERGOMYA

ANATOMÍA

Moluscos sin torsión, univalvos, exogástricos. Conchilla calcárea, generalmente de simetría bilateral, comúnmente planoespiral de aproximadamente media vuelta a dos o más vueltas, a menudo con forma cónica (patelliforme) u ovoidea, con ápice anterior que puede variar desde subcentral hasta situarse sobre el borde anterior; en otras formas, la conchilla puede ser un cono curvo elevado o enroscado en un plano espiral con los estadios iniciales de crecimiento enroscados llevados anteriormente. Abertura generalmente planar pero en algunas formas cónicas puede ser arqueada en una vista lateral (*Pilina*). Impresiones musculares pares en el interior de la conchilla ovoide típicamente agrupadas en un anillo sobre la superficie dorsal supraapical, con el ápice yaciendo fuera del anillo. En las conchillas muy enroscadas y en las inusualmente elevadas, las impresiones musculares pares forman un círculo alrededor del ápice, variando en posición desde cerca de la abertura hasta media vuelta hacia atrás desde los bordes aperturales. Ornamentación de elementos radiales y/o comarginales; rugosidades comarginales prominentes poco desarrolladas.

En la actualidad, *Neopilina* tiene la región cefálica con dos tentáculos preorales, cavidad del manto peripedal, 5-6 pares de ctenidios modificados, 5-6 pares de órganos excretores, 2 pares de aurículas y gónadas. Son organismos marinos, detritívoros, que habitan entre 175 m y 6500 m de profundidad, conociéndose unas 12-15 especies vivientes, agrupadas en una única familia; su tamaño oscila entre 1,5 mm y 37 mm de largo.

SISTEMÁTICA

Comprenden a los órdenes Tryblidiida, Cyrtonellida e Hypseloconida.

Orden Tryblidiida

Conchillas de forma cónica y ovoidea, como las de los géneros *Neopilina* (viviente) (Figura 11. 26 A), *Pilina* y *Tryblidium* (Cámbrico, Figura 11. 26 B), en las cuales las impresiones musculares forman un círculo alrededor de la conchilla, quedando el ápice de la misma fuera del círculo (tipo «tergomyano»). Cámbrico Tardío (o ?Medio-Temprano)-Holoceno.

Los Tryblidiida no se conocen fósiles después del Devónico; son comunes en el Ordovícico y Silúrico pero casi desconocidos en el Devónico.

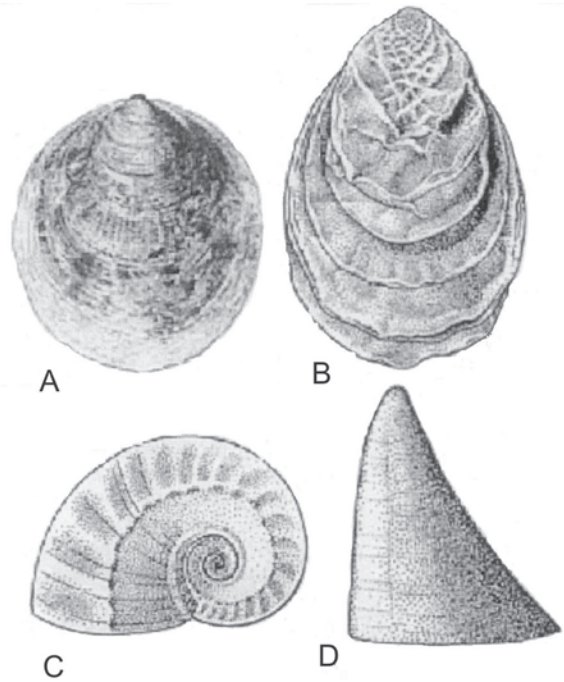


Figura 11. 26. Moluscos tergomyanos: A. *Neopilina galathea*, X 1,2, viviente; B. *Tryblidium reticulatum*, X 1,7, Silúrico Medio; C. *Cyrtolites ornatum*, X 2,2, Ordovícico Superior; D. *Hypseloconus elegantus*, X 0,6, Cámbrico Superior (de Knight y Yochelson, 1960).

Orden Cyrtonellida

Conchillas enroscadas planoespiralmente, como *Cyrtolites* (Figura 11. 26 C) y otras, en las cuales varios pares de músculos forman un círculo alrededor de la conchilla, quedando el ápice dentro del círculo (estilo «cyrtoniano»), generalmente cerca de la abertura. Cámbrico-Devónico.

Orden Hypseloconida

Conchilla cirtocónica, alta, ligeramente enroscada, interpretada como pseudoendogástrica por comparación con *Knightoconus*. Este género junto con *Hypseloconus* (Figura 11. 26 D) son considerados por Peel (1991 a) como tergomyanos endogástricos en los cuales la conchilla inusualmente elevada experimenta un cambio de enroscamiento desde la inicial exogástrica a otra adulta endogástrica. Los dos géneros mencionados y otros integran la superfamilia Hypseloconellacea. Cámbrico-Ordovícico.

CLASE GASTROPODA

Moluscos con la cavidad del manto en posición anterior debido a la torsión, secundariamente en situación posterior por destorsión. Conchilla en la mayoría de los casos, enroscada, con opérculo (a veces rudimentario) y ápice dirigido posteriormente, lejos de la cabeza (endogástricos). Cabeza libre con un par de fotorreceptores; órganos reproductores izquierdos, reducidos. Por lo menos, 40000 especies vivientes, marinos, límnicos y terrestres, con gran variabilidad ecológica y estructural. Tamaño entre 0,3 mm hasta más de 12 cm. Cámbrico Temprano-Holoceno.

En los ambientes marinos, los gastrópodos habitan la región bentónica, desde la zona costera interior hasta las grandes profundidades. Muchos son depredadores y para obtener su alimento perforan conchillas o utilizan dientes radulares venenosos; algunos son filtradores y pocos son parásitos. A partir del Cretácico aparecieron formas nadadoras y en el Pennsylvaniano comenzaron a invadir los ambientes dulcícolas y continentales. Un grupo importante carece de conchilla (ver Capítulo 12).

CLASE ROSTROCONCHIA

Moluscos pseudobivalvos, con conchilla larval univalva, no enroscada y sin torsión; conchilla adulta calcárea con una o más capas que atraviesan, sin interrupción, el borde dorsal, careciendo de comisura dorsal, ligamento, dientes y músculos aductores. Cámbrico Temprano-Pérmico Tardío, con su mayor diversidad en el Cámbrico-Ordovícico.

En su mayoría habrían sido infaunales detritívoros y, en menor proporción, filtradores; unos pocos pudieron ser epifaunales detritívoros (ver Capítulo 13).

**CLASE BIVALVIA
(PELECYPODA, ACEPHALA,
LAMELLIBRANCHIATA)**

Moluscos con el cuerpo comprimido lateralmente; conchilla formada por dos valvas calcáreas articuladas a lo largo de la región dorsal; parte posterior del manto a menudo extendida formando sifones. Carecen de cabeza diferenciada y de rádula y poseen palpos labiales alimentadores, ligamento, músculos aductores y un pie generalmente bien desarrollado. Cavidad del manto con un par de ctenidios, a menudo modificados como grandes láminas. Epifaunales, infaunales y semiinfaunales. Predominantemente suspensívoros, perforadores o fijos a sustratos duros por una secreción de la glándula del biso. Su tamaño oscila entre 1 mm y 1,70 m. Viven actualmente unas 6000 especies marinas, que habitan entre 0 m y 10700 m de profundidad, además de unas 2000 límnicas. Cámbrico Temprano-Holoceno (ver Capítulo 14).

**CLASE CEPHALOPODA
(SIPHONOPODA)**

Moluscos con el cuerpo alargado dorso-ventralmente; conchilla recta, enroscada o regresiva, originalmente tabicada y perforada por un tubo o sifunculo. Cabeza libre, con un par de ojos y uno o dos círculos de 8-10 hasta cerca de 90 tentáculos (brazos periorales); boca y ano yuxtapuestos, pero el cuerpo carece de torsión y es bastante simétrico. Pie modificado como un embudo y usado en la «propulsión a chorro» del agua que pasó por las branquias. Cavidad del manto restringida a la parte posterior del cuerpo, con 2 o 4 ctenidios. Aparato digestivo con fuertes mandíbulas y un saco de tinta rectal. Sistema nervioso muy concentrado. Básicamente carnívoros, pelágicos, habitan entre 0 m y 5400 m de profundidad, o bentónicos (hasta 8100 m de profundidad). Su tamaño oscila entre 1 cm y 30 m (con brazos de hasta 22 m de largo). Actualmente viven unas 600 especies y aproximadamente 10000 serían fósiles. Cámbrico Tardío-Holoceno (ver Capítulo 15).

**CLASE SCAPHOPODA
(SOLENOCONCHA)****ANATOMÍA**

Moluscos marinos con los lóbulos del manto

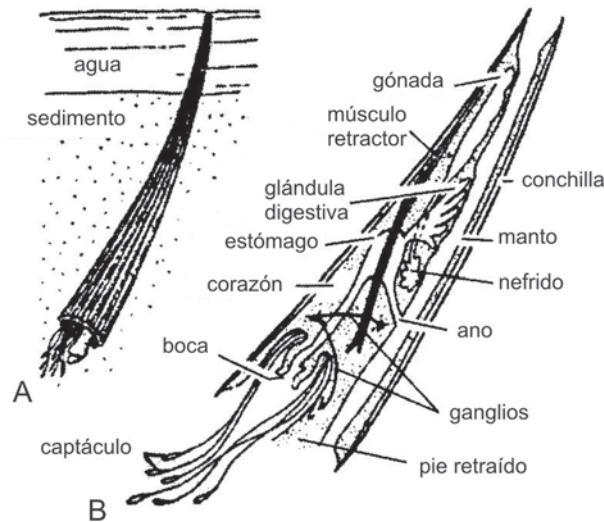


Figura 11. 27. Sección longitudinal generalizada de un escafópodo, mostrando los órganos principales.

fusionados por la parte media ventral, abiertos en ambas extremidades; univalvos, de simetría bilateral. Cabeza, situada anteriormente, representada por una trompa tubular que lleva una abertura o boca rodeada por tentáculos, denominados **captáculos**, alargados, cilíndricos y ciliados, cuya función es tomar los alimentos, constituidos principalmente por foraminíferos y otros diminutos organismos. Cavidad del manto de posición ventral. Ojos ausentes, pie puntiagudo, cilíndrico o vermiforme, más o menos largo, terminado en un mamelón medio con dos apéndices foliáceos laterales (*Dentalium*) o en forma de un disco festoneado (*Siphonodentalium*). Rádula bien diferenciada y superiormente, una placa córnea dura, llamada **mandíbula**, que serviría para romper estructuras calcáreas como las conchillas de los foraminíferos.

Branquias ausentes, la respiración se efectúa a través de la superficie del cuerpo. Debido al movimiento de los cilios del manto, el agua penetra por el orificio superior y, después de bañar la cavidad del manto, sale por el mismo lugar, el que también es utilizado para la descarga de los excrementos y los productos genitales. Sistema circulatorio imperfecto, sin vasos sanguíneos diferenciados y corazón rudimentario, solo con un ventrículo. Sistema nervioso formado por ganglios simétricamente dispuestos, hígado bilobulado, grande, e intestino muy plegado, con el ano abierto en la cavidad paleal (Figura 11. 27).

Órganos sensoriales quimiorreceptores dispuestos en los extremos de los captáculos, destinados a la selección de los alimentos; estatocistos ubicados en el pie, el cual puede

ser extendido o retraído por la acción de músculos. Carecen de opérculo pero, cuando el pie se halla retraído, la abertura es cerrada por parte del manto. Ovíparos, de sexos separados, carecen de órganos copuladores.

CONCHILLA

La conchilla es calcárea y tiene la forma de un colmillo suavemente curvado, cuya longitud generalmente, oscila desde unos pocos milímetros hasta 0,50 m, excepcionalmente, 0,70 m. En los extremos presenta sendas aberturas y el diámetro aumenta regularmente durante el crecimiento (*Dentalium*) o, como en *Cadulus*, muestra un abultamiento subcentral. Fisiológicamente la parte dorsal del organismo corresponde con la concavidad de la conchilla y la ventral, con la convexidad (Figura 11. 28). La cabeza, los captáculos y el pie pueden ser proyectados exteriormente por la abertura anterior. El crecimiento se realiza por secreción calcárea del manto en la extremidad anterior, de mayor diámetro que la posterior. Esta última, puede ser simple, presentar una hendidura o mostrar una proyección o **cañón**. Por reabsorción suelen formarse fisuras longitudinales. En algunos casos, en la abertura anterior se observan constricciones (Figuras 11. 28 y 29).

La superficie de la conchilla puede ser lisa o estar recorrida por costillas longitudinales, variables en número y grosor; otras veces, la existencia de crecimientos comarginales originan una secuencia de estructuras anulares. En consecuencia, la sección de la conchilla es varia-

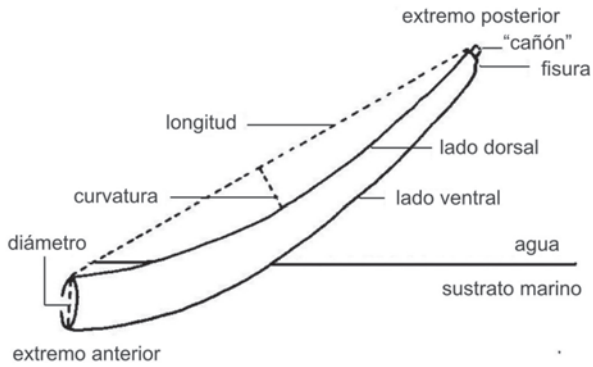


Figura 11. 28. Dimensiones de una conchilla dentálica.

ble: circular, comprimida dorso-ventralmente, angulosa (tetragonal, hexagonal, octogonal, multiangulosa).

SISTEMÁTICA

Se reconocen dos órdenes: Dentaliida y Gadilida.

Orden Dentaliida

Escafópodos con el pie abultado y lóbulos pedales laterales; dos pares de músculos retractores pedales. Conchilla de tamaño pequeño hasta grande, que aumenta progresivamente de diámetro con el crecimiento, alcanzando su máxima dimensión en el extremo anterior; superficie lisa o con costillas longitudinales o con anillos comarginales; «cañones» presentes, con fisuras o hendiduras poco frecuentes y en número reducido. Ordovícico Medio-Holoceno.

Los miembros de la familia Dentaliidae se hallan entre los más frecuentes como fósiles, particularmente las especies de los géneros *Dentalium* (Figura 11. 30 A), *Fissidentalium* (Figura 11. 30 B) y *Antalis*. La conchilla es ligeramente curvada, de paredes gruesas, recorrida por estrías o costillas longitudinales; la sección es circular hasta poligonal. En el género *Laevidentalium* (familia Laevidentaliidae) la conchilla, lisa y de sección circular, se angosta rápidamente hacia el ápice, de manera que el diámetro anterior es por lo menos, 5 veces mayor que el posterior.

Según Steiner (1992), este orden incluye 6 familias con unos 19 géneros.

En el Carbonífero de Argentina se halla *Laevidentalium chubutensis* (Sabattini, 1979) (Figura 11. 30 C).

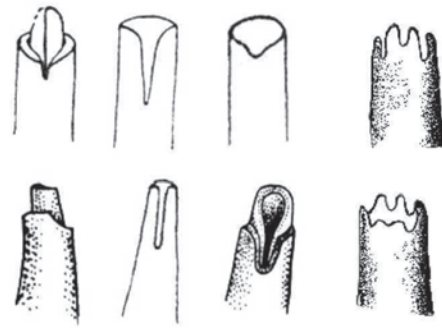


Figura 11. 29. Distintas formas de desarrollo apical en los Dentaliidae (adaptado de diferentes autores).

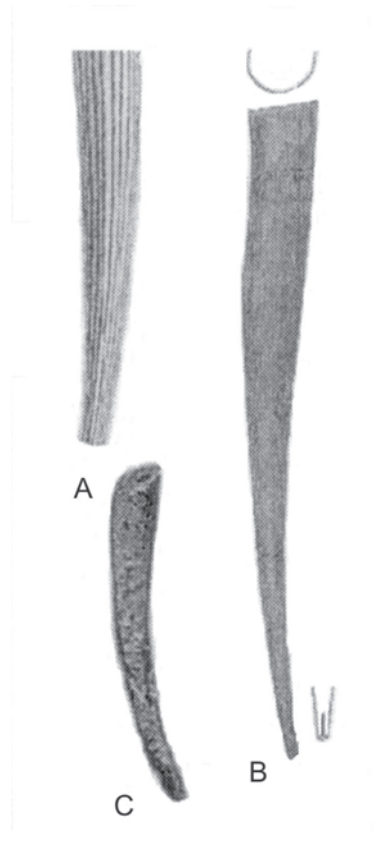


Figura 11. 30. Representantes de la familia Dentaliidae: A. *Dentalium sulcosum*, X 0,6, Terciario de Argentina y Chile; B. *Fissidentalium ergasticum*, X 1,15, viviente; C. *Laevidentalium chubutensis*, X 5,4, Carbonífero Superior (A. de Philippi, 1887; B. de Emerson, 1962; C. de Sabattini, 1979).

Orden Gadilida (= Siphodontalioida)

Escafópodos con pie vermiforme y un disco terminal; un par de músculos retractores pedales. Diámetro de la conchilla aumentando progresivamente y alcanzando su dimensión máxima en el extremo anterior o bien, conchilla en forma de tonel, con el diámetro mayor en la parte media o próximo a la anterior. Superfi-

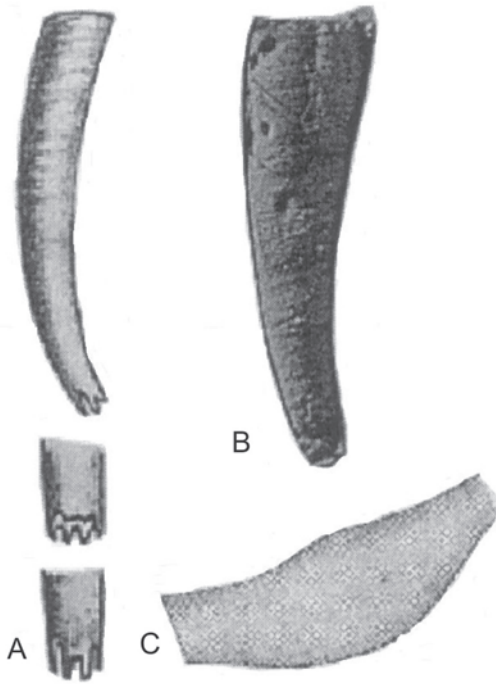


Figura 11. 31. A. *Siphonodentalium*; B. *Calstevenus sueroi* X 4, Pérmico Inferior; C. *Cadulus platensis*, X 6, viviente (A. de Emerson, 1962; B. de Sabbattini, 1979; C. de Castellanos, 1967).

cie lisa o recorrida por costillas longitudinales; abertura anterior con constricciones, la posterior llevando frecuentes fisuras o hendiduras. Pérmico-Holoceno.

Suborden Entalimorpha

Conchilla provista de 4 a 13 costillas longitudinales y sección poligonal o lateralmente comprimida. Comprende una única familia (Entalinidae) con 6 géneros, entre los que se halla *Contentalina* con especies de costillas fuertes longitudinales, vivientes en la región atlántica a más de 5000 m de profundidad (Scarabino, 1986 b). Holoceno.

Suborden Gadilimorpha

Conchilla generalmente lisa y pulida, a veces con estrías longitudinales; sección circular o deprimida. Pérmico-Holoceno.

Comprende 3 familias con unos 14 géneros. En las profundidades del Atlántico norte (1840 m - 4225 m) habitan especies del género *Annulipulsellum* (familia Pulsellidae) con la conchilla de sección circular, superficie recorrida regularmente por anillos de sección triangular y ápice oblicuo. Otras especies atlánticas profundas (4125 m - 5781 m) pertenecen a la familia Wemersoniellidae, con conchilla recta o de curvatura casi imperceptible, porcelanacea, blanquecina; superficie lisa o tenuemente

ondulada longitudinalmente en el lado dorsal. Sección ovalada, deprimida; abertura oblicua. La familia Gadilidae (Siphonodentaliidae) comprende géneros comunes en la bibliografía paleontológica como *Siphonodentalium* (Figura 11. 31 A), con la conchilla fuertemente curvada y el diámetro mayor en la extremidad anterior, mientras que en *Cadulus* (Figura 11. 31 C), la extremidad anterior es de menor diámetro que la posterior y el diámetro mayor de la conchilla se observa en su parte intermedia. Los depósitos pleistocenos de la provincia de Buenos Aires (Argentina) y del Uruguay contienen a *Polyschides tetraschistus* (Farinati, 1997).

Uno de los géneros más antiguos de esta familia es *Calstevenus*, con una especie en el Pérmico argentino (Sabbattini, 1979) (Figura 11. 31 B).

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

Los escafópodos son moluscos marinos, infaunales, de distribución mundial, que habitan en la región bentónica desde la zona intermareal hasta los 6200 m de profundidad. Son particularmente exitosos en las aguas profundas y cerca del 70% de las especies vivientes conocidas habita por debajo de los 500 m y de ellas, un amplio porcentaje lo hace más allá de los 3000 m, con representantes exclusivos de los pisos batial y abisal (Scarabino, 1986 a).

Por medio del pie realizan excavaciones en el fondo arenoso, donde la conchilla queda semihundida, en posición vertical, con la extremidad posterior emergiendo de la superficie sedimentaria, y la parte cóncava (dorsal) hacia arriba.

Su alimentación consiste de foraminíferos y material orgánico que se halla en los sedimentos, para cuya captura se valen de los captáculos, pues son principalmente detritívoros.

Actualmente viven unas 600 especies, distribuidas en unos 50 géneros, mientras que los fósiles llegarían a 1000. Se conoce poco acerca de la paleoecología de este grupo, pero la impresión dominante es que se mantuvieron sin cambios importantes a lo largo del tiempo geológico.

DISTRIBUCIÓN ESTRATIGRÁFICA

El escafópodo más antiguo conocido hasta el presente es *Rhytidentalium kentuckyensis* (Figura 11. 32) del Ordovícico Medio de América del Norte (familia Laevidentaliidae, orden Dentaliida). Sin embargo, la representación

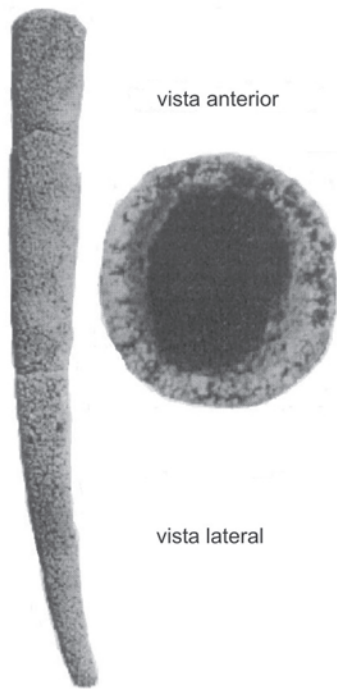


Figura 11. 32. *Rhytidentalium kentuckyensis* (vista anterior X 0,25; vista lateral X 2,5), Ordovícico Medio (de Pojeta y Runnegar, 1979).

paleontológica de estos moluscos en el Paleozoico y Mesozoico es muy escasa y recién se observa un incremento importante en la diversidad a partir del Cretácico Superior y particularmente, en el Terciario y la actualidad. Géneros comunes son *Dentalium*, *Cadulus* y *Siphonodentalium*, conocidos en el Cretácico Superior y Terciario de América del Sur, donde se hallan representados por varias especies, particularmente *Dentalium*, si bien todos ellos aún esperan un análisis sistemático detallado y actualizado.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

El poco conocimiento existente sobre la ontogenia temprana de los escafópodos dificulta el establecimiento de sus posibles relaciones filogenéticas con otras clases de moluscos. Esta escasez de información incluye a características tales como la tendencia hacia un crecimiento anterior de la conchilla y la consiguiente reabsorción de su parte inicial, a los efectos de mantener a la extremidad posterior suficientemente abierta para permitir la entrada y salida del agua por la misma. Solo entre los Archaeogastropoda (Fissurellidae, Scissurellidae) se tiene algo similar, pero aquí

este carácter es secundario. En los escafópodos, ello motiva que la conchilla larval se destruya al alcanzar el adulto cierto tamaño.

Runnegar y Pojeta (1974, 1976) y Pojeta y Runnegar (1979), basándose en la ontogenia del escafópodo *Dentalium*, establecieron similitudes entre los Scaphopoda y Bivalvia, concluyendo que ambos se habrían originado a partir de los Rostroconchia, por lo que reunieron a las tres clases en el subphylum Diasoma (Figura 11. 33). Los escafópodos se habrían originado de rostroconchios riberioideos en los cuales, la fusión ventral de los lóbulos del manto generó a la conchilla tubular de los escafópodos, abierta en ambos extremos. Según dichos autores, el riberioideo *Pinnocaris*, Cámbrico Tardío-Ordovícico Temprano, tendría una forma muy parecida a la de los escafópodos, si bien posee un pegma prominente y una tendencia de crecimiento posterior; la transformación pudo ocurrir en el Ordovícico, dado que *Pinnocaris* y *Rhytidentalium* son del final del Cámbrico y principio del Ordovícico. Una forma intermedia entre estos dos géneros podría ser *?Pinnocaris* sp. C, del Ordovícico Temprano australiano, con su conchilla mostrando una componente de crecimiento anterior, como la de los escafópodos.

Yochelson (1978) sugirió para los escafópodos un origen devónico a partir de ancestros desconocidos, sin conchilla, pero según Pojeta y Runnegar (1979) esta posibilidad quedaría invalidada por ser conocido que todas las clases de moluscos se habrían originado en el Cámbrico o antes, a partir de ancestros con conchilla, y por la presencia de *Pinnocaris* y *Rhytidentalium* en el Cámbrico Tardío-Ordovícico Medio.

Morris (1990) relacionó a los escafópodos con los rostroconchios conocardioideos, mientras que Engeser, Riedel y Bandel (1993), en base al estudio de la protoconcha escafópoda, concluyeron que este grupo habría estado muy próximo a los conocardioideos y que el origen de los Scaphopoda ocurrió en el Devónico, por heterocronía, a partir de rostroconchios conocardioideos. Así, todos los registros anteriores de escafópodos serían dudosos y posiblemente, tubos de vermes.

Steiner (1992) aceptó la relación entre Rostroconchia y Scaphopoda establecida por Runnegar y Pojeta (1976, 1985), a pesar de no conocerse formas intermedias y de no haberse proporcionado una explicación a los cambios en las dimensiones de los ejes del cuerpo y de la conchilla en los Rostroconchia y Bivalvia por un lado, y los Scaphopoda por el otro. Esto impide aceptar que los Scaphopoda hayan po-

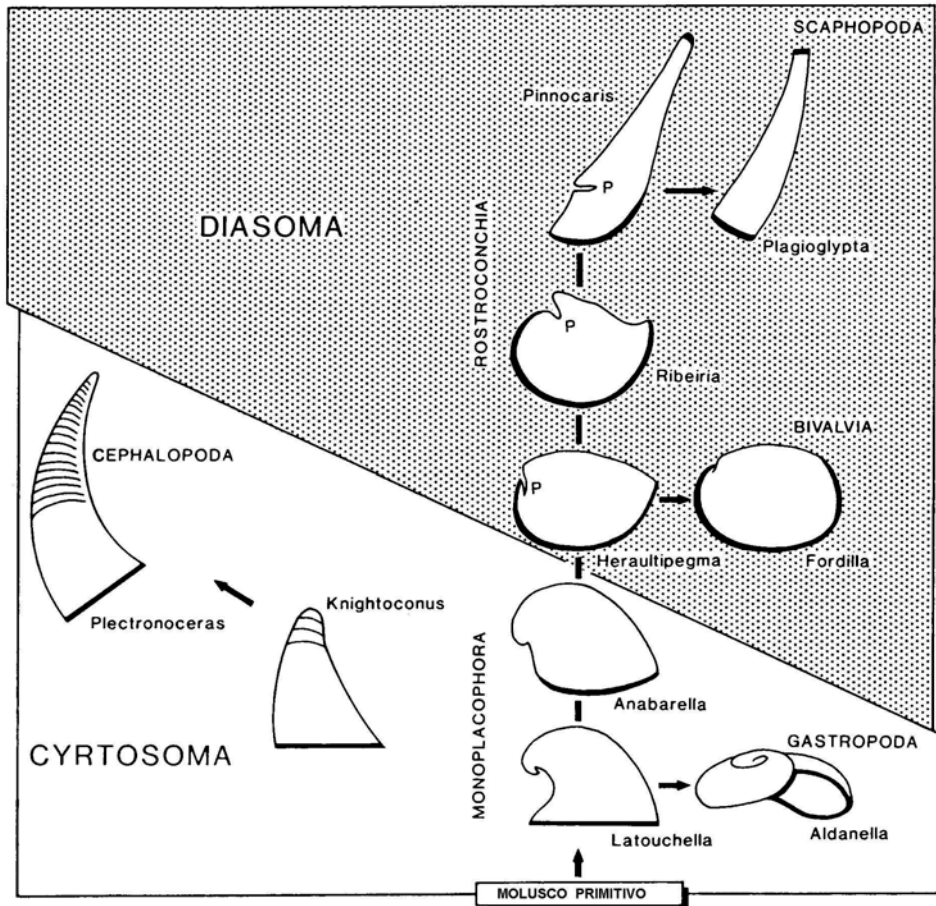


Figura 11. 33. Origen de los moluscos univalvos y bivalvos según Runnegar y Pojeta, 1974. El borde oscuro indica la abertura; p = pegma. Nótese que Runnegar y Pojeta (1974) consideran endogástrica a *Latouchella* y *Anabarella* y endogástrica a *Knichtoconus*, criterio no compartido por Peel, 1991 b.

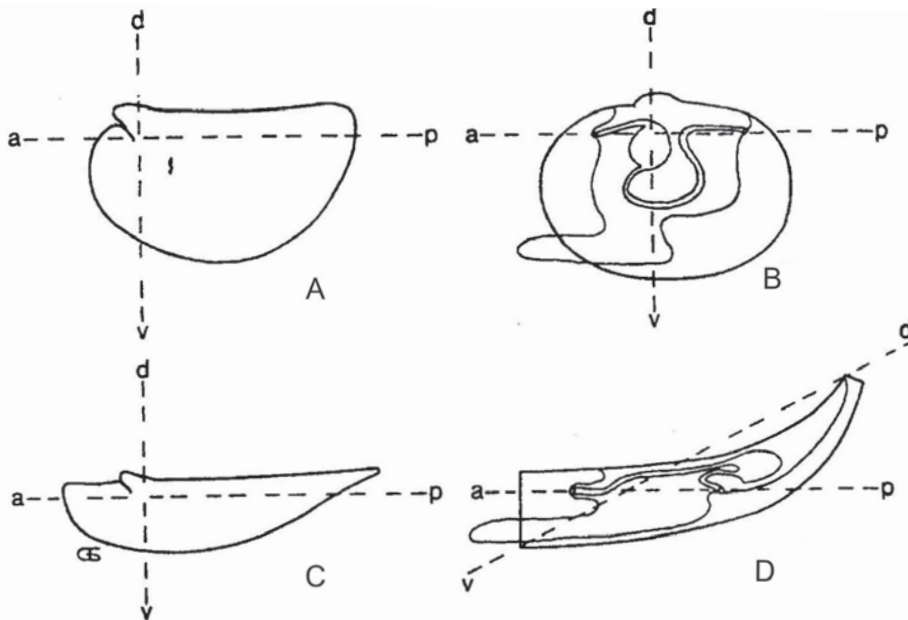


Figura 11. 34. Comparación de los ejes del cuerpo y la conchilla. A. *Ribeiria* sp., rostroconchio primitivo; B. Bivalvia; C. *Pinnocaris* sp., rostroconchio evolucionado; D. escafópodo. a, anterior; d, dorsal; p, posterior; v, ventral (de Steiner, 1992).

dido derivar de formas como *Pinnocaris* el que además, muestra una elongación posterior de la conchilla, mientras que en los Scaphopoda es anterior.

En los Bivalvia y, seguramente también en los Rostroconchia, los ejes dorso-ventral y ántero-posterior del cuerpo y de la conchilla son respectivamente coincidentes, y a la vez perpendiculares entre sí, ocupando las aberturas bucal y anal, posiciones subterminales (Figura 11. 34).

En los Scaphopoda, los ejes del cuerpo y de la conchilla forman un ángulo obtuso y no coinciden con los ejes de la conchilla: el eje dorso-ventral del cuerpo es virtualmente idéntico al eje longitudinal de la conchilla y el lado morfológicamente dorsal del cuerpo se extiende desde la boca hasta el ano, situado ventralmente y por delante del estómago.

Según Waller (1998), la idea de que los Scaphopoda derivaron de los Rostroconchia

nunca tuvo apoyo paleontológico. *Pinnocaris* es un rostroconchio alargado, lateralmente comprimido, pero con una dirección posterior de elongación, opuesta a la de los Scaphopoda. Pojeta (1985) sugirió que la elongación en dirección anterior es común entre los Diasoma, pero no observó que en los Scaphopoda, ella no condujo a una correspondiente separación de la boca y el ano como ocurre en los bivalvos y probablemente, en los rostroconchios.

Waller (1998) sostiene que las similitudes que los zoólogos aducen existir entre Bivalvia y Scaphopoda se deben principalmente, a convergencias, por lo que ambas clases tienen planos del cuerpo diferentes; en cambio, el desarrollo embriológico temprano de la larva escafópoda mostraría similitudes con los gastrópodos, por lo que dicho autor agrupa a los Scaphopoda con los Gastropoda y Cephalopoda (Cyrtosoma), excluyéndolos de los Diasoma.

BIBLIOGRAFÍA

- Bischoff, G.C.O. 1981. *Cobcrephora* n.g. representative of a new polyplacophoran order Phosphatoloricata with calcium phosphatic shell. *Senckenbergiana Lethaea* 61: 173-215.
- Boardman, R.S., Cheetham, A.H. y Rowell, A.J. 1987. *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications, London. 713 pp.
- Castellanos, Z.A. de. 1948. Sobre seis especies de poli-placóforos argentinos. *Notas del Museo de La Plata, Zoología, XIII* (110): 191-202.
- Castellanos, Z.A. de. 1956. Catálogo de los poli-placóforos argentinos y de aguas vecinas al Estrecho de Magallanes. *Revista del Museo de La Plata (n.s.)*, VI Zoología: 465-486.
- Castellanos, Z.A. de. 1967. Catálogo de los moluscos marinos bonaerenses. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas*, Vol. VII: 1-365.
- Cherns, L. 1998 a. Silurian polyplacophoran molluscs from Gotland, Sweden. *Palaeontology* 41 (5): 939-974.
- Cherns, L. 1998 b. *Chelodes* and closely related Polyplacophora (Mollusca) from the Silurian of Gotland, Sweden. *Palaeontology* 41 (3): 545-573.
- Cherns, L. 2004. Early Palaeozoic diversifications of chitons (Polyplacophora, Mollusca) based on new data from the Silurian of Gotland, Sweden. *Lethaia* 37: 445-456.
- Conway Morris, S. 1993. The Middle Cambrian metazoan *Wiwaxia corrugata* (Matthew) from the Burgess Shale and Ogygopsis Shale, British Columbia, Canada. *Philosophical Transactions Royal Society of London B*-307: 507-586.
- Cox, L.R. 1960. Gastropoda. General characteristics of Gastropoda. En: R. C. Moore (Ed), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Mollusca 1*. The University of Kansas Press and the Geological Society of America, Lawrence, Kansas. pp. 84-169.
- Currey, J.D. y Taylor, J.D. 1974. The mechanical behaviour of some molluscan tissues. *Journal of Zoology* 173: 395-406.
- Dzik, J. 1981. Origin of the Cephalopoda. *Acta Palaeontologica Polonica* 26: 161-191.
- Engeser, T.S., Riedel, F. y Bandel, K. 1993. Early ontogenetic shells of Recent and Fossil Scaphopoda. En: A. W. Janssen y R. Janssen (editores), «Molluscan Paleontology». Proceedings, Symposium 11 th. International Malacological Congress, Siena, Italy, 30th. August-5th. september 1992. *Scripta Geologica, Special Issue 2*: 83-100.
- Emerson, W.K. 1962. A Classification of the Scaphopod mollusks. *Journal of Paleontology* 36 (3): 461-482.
- Farinati, E.A. 1995. El género *Chaetopleura* Shuttleworth, 1853 (Mollusca, Polyplacophora) en sedimentos holocenos de Bahía Blanca, Argentina. *Ameghiniana* 32 (3): 267-270.
- Farinati, E.A. 1997. Presencia de Scaphopoda (Mollusca) en sedimentos del Pleistoceno del área de Bahía Blanca, Argentina. *Ameghiniana* 34 (3): 271-274.
- Glaessner, M. 1969. Trace fossils from the Precambrian and basal Cambrian. *Lethaia* 2: 369-393.
- Gubanov, A.P. y Peel, J.S. 1999. *Oelandiella*, the earliest Cambrian helcionelloid mollusca from Siberia. *Palaeontology* 42 (2): 211-222.
- Gubanov, A.P. y Peel, J.S. 2000. Cambrian monoplacophora molluscs (Class Helcionelloida). *American Malacological Bulletin* 15: 139-145.
- Gubanov, A.P. y Peel, J.S. 2001. Latest helcionelloid molluscs from the Lower Ordovician of Kazakhstan. *Palaeontology* 44 (4): 681-694.
- Hoare, R.D. 2002. European paleozoic Polyplacophora, Multiplacophora and Turrilepedidae in United States Repositories. *Journal of Paleontology* 76 (1): 95-108.

- Hoare, R.D. y Sabattini, N. 2000. Lower Permian Polyplacophora (Mollusca) from Argentina. *Journal of Paleontology* 74 (2): 189-191.
- Hoare, R.D. y Smith, A.G. 1984. Permian Polyplacophora (Mollusca) from West Texas. *Journal of Paleontology* 58 (1): 82-103.
- International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN). 1966. Opinion 764. *Bulletin of Zoological Nomenclature*: 23 (1): 22-24.
- Knight, J.B. y Yochelson, E.L. 1960. Monoplacophora. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part I, Mollusca I*. University of Kansas Press and Geological Society of America. pp. 177-184.
- Knoll, A.H. 1996. Breathing room for early animals. *Nature* 382: 111-112.
- Lankester, E. R. 1883. Mollusca. En *The Encyclopedia Britanica*, 9th ed. Vol. 16: 632-695.
- Lemche, H. 1957. A new deep-sea mollusca of the Cambro-Devonian class Monoplacophora. *Nature* 179: 413-416.
- Ludbrook, N.H. 1960. Part I. Mollusca 1. En: R. C Moore (editor), *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Geological Society of America and University of Kansas Press. N. York, Kansas. pp. 137-142.
- Milburn, W.P. 1960. Further remarks on the interpretation of the Mollusca. *Veliger* 3: 43-47.
- Moore, J. 2001. *An Introduction to the Invertebrates*. 10. *Mollusca: General and Gastropoda*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 131-140
- Morris, N.J. 1990. Early radiation of the Mollusca. En: P. D Taylor y G. P. Larwood (editores), *Major evolutionary radiations*. Clarence Press (for the Systematic Association), Oxford. pp. 73-90.
- Osorio R., C. 1981. Caudofoveata y Solenogastra de Chile. *Boletín Sociedad Biológica de Concepción, Chile*. Tomo LII: 115-128.
- Peel, J.S. 1991 a. Functional morphology of the Class Helcionelloida nov., and the early evolution of the Mollusca. En: H. M. Simonetta y S. Conway Morris (editores), *The Early Evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa. Proceedings of an International Symposium held at the University of Camerino (27-31 March 1989)*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. pp. 157-177.
- Peel, J.S. 1991 b. Classes Tergomya and Helcionelloida, and early molluscan Evolution. *Bulletin Grønlands Geologiske Undersøelse* 161: 11-65.
- Pennak, R.W. 1953. *Fresh-Water Invertebrates of the United States*. Ronald Press Co. 769 pp.
- Philippi, R.A. 1887. *Tertiären und Quartären Versteinerungen Chiles*. Leipzig. 259 pp.
- Pojeta, J. 1980. Molluscan Phylogeny. *Tulane Studies in Geology and Paleontology* 16: 55-80.
- Pojeta, J. 1985. Early evolutionary history of diasome mollusks. En: D. J. Bottjer, C. S. Hickman y P. D. Ward (eds.), *Mollusks: Notes for a Short Course*. The University of Tennessee, Knoxville. pp. 102-121.
- Pojeta, J. y Runnegar, B. 1976. The paleontology of rostroconch mollusks and the early history of the Phylum Mollusca. *U. S. Geological Survey Professional Paper* 968: 1-88.
- Pojeta, J. y Runnegar, B. 1979. *Rhytidentalium kentuckyensis*, a new genus and new species of Ordovician Scaphopod, and the early history of the scaphopod mollusks. *Journal of Paleontology* 53 (3): 530-541.
- Pojeta, J., Taylor, J.F. y Daroough, G. 2005. *Matthevia* (Polyplacophora) invades the Ordovician: The first reported post-cambrian occurrence. *Journal of Paleontology* 79 (5): 1023-1027.
- Pojeta, J., Ernisse, D.J., Hoare, R.D. y Henderson, M.D. 2003. *Echinochiton dufoei*: a new spiny Ordovician chiton. *Journal Paleontology* 77 (4): 646-654
- Pojeta, J., Runnegar, B., Peel, J.S y Gordon, M. 1987. Phylum Mollusca. En: K. S. Boardman, A. H. Cheatom y A. J. Rowell (editores), *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications, Palo Alto. pp. 270-293.
- Ramskold, L. y Hon, X. 1991. New early Cambrian animal and onychophoran affinities of enigmatic metazoans. *Nature* 351: 225-228.
- Runnegar, B. y Jell, P.H. 1976. Australian Middle Cambrian molluscs and their bearing on early molluscan evolution. *Alcheringa* 1: 109-138.
- Runnegar, B. y Pojeta, J. 1974. Mollusca Phylogeny: The paleontological viewpoint. *Science* 186: 311-317.
- Runnegar, B. y Pojeta, J. 1985. Origin and diversification of the Mollusca. En: *The Mollusca, Vol. 10. Evolution*. Academic Press, Orlando. pp. 1-57.
- Runnegar, B., Pojeta, J., Taylor, M.E. y Collins, D. 1979. New species of the Cambrian and Ordovician chitons *Matthevia* and *Chelodes* from Wisconsin and Queensland: evidences for the early history of polyplacophoran. *Journal of Paleontology* 53 (6): 1374-1394.
- Rusconi, C. 1952. Fósiles cámbricos del cerro Aspero, Mendoza. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* 6 (1-4): 63-122.
- Rusconi, C. 1954. Fósiles cámbricos y ordovícicos de San Isidro. *Boletín Paleontológico* nº 3: 1-4.
- Sabattini, N. 1979. Presencia de Scaphopoda (Mollusca) en el Paleozoico Superior de Argentina. *Ameghiniana* XVI (1-2): 19-26.
- Salvini-Plawen, L. 1969. Solenogastres und Caudofoveata (Mollusca, Aculifera). Organisation und Phylogenetische bedeutung. *Malacologia* 9: 191-216.
- Salvini-Plawen, L. 1972. Zur Morphologie und Phylogenie der Mollusken. *Zeitschr. wiss. Zool.* 184: 205-394.
- Salvini-Plawen, L. 1980. A reconsideration of systematics in the Mollusca (Phylogeny and higher classification). *Malacologia* 19: 249-278.
- Salvini-Plawen, L. 1985. Early evolution and the primitive groups. En *The Mollusca, Evolution*. Vol. 10. Academic Press, Orlando. pp. 59-150.
- Salvini-Plawen, L. 1990. Origin, Phylogeny and Classification of the Phylum Mollusca. *Iberus* 9 (1-2): 1-33.
- Scarabino, V. 1986 a. Nuevos taxa abisales de la Clase Scaphopoda (Mollusca). *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* XI (155): 1-19.
- Scarabino, V. 1986 b. Systematics of Scaphopoda (Mollusca) I. Three new bathyal and abyssal taxa of the Order Gadilida from South and North Atlantic Ocean. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* XI (161): 1-15.
- Scheltema, A.H. 1978. Position of the Class Aplacophora in the Phylum Mollusca. *Malacologia* 17: 99-109.
- Scheltema, A.H. 1993. Aplacophora as progenetic aculiferans and the coelomate origin of molluscs as the sister taxon of Sipuncula. *Biological Bulletin, Marine Biological Laboratory, Woods Hole* 184 (1): 57-78.

- Smith, A.G. 1960. Amphineura. En: R. C. Moore (Ed), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Mollusca 1*. The University of Kansas Press and the Geological Society of America, Lawrence, Kansas. pp. 41-76.
- Stasek, C.R. 1972. The Molluscan framework. *Chemical Zoology* 6: 1-44.
- Steiner, G. 1992. Phylogeny and Classification of Scaphopoda. *Journal of Molluscan Studies* 58: 385-400.
- Steiner, G. 1998. Class Scaphopoda. En: P. L Beesley, G. J. B. Ross, y A. Wells (editores), *Mollusca: The Southern Synthesis, Fauna of Australia*. Part A, Vol. 5, chapter 10. pp. 431-450.
- Stilwell, J.D. 1999. Cretaceous Scaphopoda (Mollusca) of Australia and their palaeobiogeographic significance. *Alcheringa* 23: 215-226.
- Stokstad, E. 2001. New Fossil may change idea of first Mollusk. *Science* 291: 2292-2293.
- Sutton, M.D., Briggs, D., Silvester, D.J. y Silvester, D.J. 2001. An exceptionally preserved vermiform mollusca from the Silurian of England. *Nature* 410: 461-463.
- Sutton, M.D., Briggs, D., Silvester, D.J. y Silvester, D.J. 2004. Computer reconstruction and analysis of the vermiform mollusca *Acaenoplax hayae* from the Herefordshire Lagerstätte (Silurian, England) and implications for Molluscan Phylogeny. *Palaeontology* 47 (2): 293-318.
- Taylor, J.T. 1996. *Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca*. Oxford Univ. Press.
- Vaught, K.C. 1989. A Classification of the living Mollusca. *American Malacologist*. 195 pp.
- Vendrasco, M.G. y Runnegar, B. 2004. Late Cambrian and Early Ordovician Stem Group Chitons (Mollusca: Polyplacophora) from Utah and Missouri. *Journal of Paleontology* 78 (4): 675-689.
- Vendrasco, M.G., Wood, T.E. y Runnegar, B.M. 2004. Articulated Palaeozoic fossil with 7 plates greatly expands disparity of early chitons. *Nature* 429: 288-291.
- Waller, T.R. 1998. Origin of the Molluscan Class Bivalvia and Phylogeny of major groups. En: P. A. Johnston y J. W. Haggart (editores), *Bivalves: An Eon of Evolution*. University of Calgary Press, Calgary. pp. 1-47.
- Webers, G.F., Pojeta, J. y Yochelson, E.L. 1992. Cambrian mollusca from Minaret Formation, Ellsworth Mountain, West Antarctica. *Geological Society of America, Memoir* 170: 181-248.
- Yancey, T.E. 1973. A new genus of Permian siphonodentalid scaphopods, and its bearing on the origin of Siphonodentaliidae. *Journal of Paleontology* 47: 1062-1064.
- Yochelson, E.L. 1966. *Matthevia*, a proposed new class of mollusks. *U. S. Geological Survey, Professional Papers* 523-B: 1-11.
- Yochelson, E.L. 1969. Stenothecoidea, a proposed new class of Cambrian Mollusca. *Lethaia* 2: 49-62.
- Yochelson, E.L. 1978. An alternative approach to the interpretation of the phylogeny of ancient molluscs. *Malacologia* 17: 165-192.
- Yochelson, E.L. 2000. Concerning the concept of extinct classes of Mollusca, or what may/may not be a class of mollusks. *American Malacological Bulletin* 15: 195-202.
- Yochelson, E.L., Mc Allister, J.F. y Reso, A. 1965. Stratigraphic distribution of the Late Cambrian Mollusk *Matthevia* Walcott, 1885. *U. S Geological Survey. Professional Paper* 523 B: 73-78.
- Yochelson, E.L., Flower, R.H. y Webers, G.F. 1973. The bearing of the new Late Cambrian monoplacophoran genus *Knightoconus* upon the origin of the Cephalopods. *Lethaia* 6: 275-310.
- Yonge, C.M. 1960. General characters of Mollusca. En: R. C. Moore (Ed), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Mollusca 1*. The University of Kansas Press and the Geological Society of America, Lawrence, Kansas. pp. 3-36.
- Yonge, C.M. 1976. The nature of molluscs. En: C. M. Yonge y T. E. Thompson, *Living marine molluscs*. London. pp. 23-33.