¿Cómo se forma la concha de moluscos?

Recursos Naturales y Sociedad, 2020. Vol. 6 (1): 43-54. https://doi.org/10.18846/renaysoc.2020.06.06.01.0004

Crisalejandra Rivera Pérez¹, Norma Y. Hernández Saavedra²

¹CONACYT-Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), La Paz, Baja California Sur, Méxicol ²Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), La Paz, Baja California Sur, México. *Autor de correspondencia: crivera@cibnor.mx

Resumen

La biomineralización es un fenómeno biológico mediante el cual los organismos forman de manera controlada compuestos inorgánicos. Las conchas de moluscos están construidas mayormente con un material frágil como el carbonato de calcio, sin embargo, algunos de sus polimorfos alcanzan tensiones de fractura de más de un orden de magnitud superiores a los compuestos puros de origen mineral. La cristalización es dirigida por procesos bioquímicos con deposición alternada de cristales de aragonita, calcita o nácar y una matriz orgánica, constituida por proteínas, quitina y polisacáridos, que no excede el 1% en volumen. El mecanismo por el cual las conchas son sintetizadas aún no es claro, por lo que el estudio de las proteínas de la concha. En esta revisión, se describen las conchas de moluscos, las diferentes arquitecturas que presentan, así como las moléculas y mecanismos propuestos en el proceso de biomineralización de estas estructuras y su importancia tanto biológica como biotecnológica.

Palabras clave: biomineralización, moluscos, calcita, aragonita

Abstract

Biomineralization is a biological phenomenon by which organisms form inorganic compounds in a controlled manner. The shells of mollusks are built mostly with a fragile material such as calcium carbonate, however, some of their polymorphs reach fracture of more than an order of magnitude higher than pure compounds of mineral origin. The crystallization is directed by biochemical processes with alternate deposition of aragonite, calcite or nacre crystals and an organic matrix, consisting of proteins, chitin and polysaccharides, which does not exceed 1% of volume. The mechanism by which the shells are synthesized is not yet clear, so the study of shell proteins is necessary in order to understand their role in the shell formation process. In this review, the shells of mollusks, the different architectures they present, as well as the molecules and mechanisms proposed in the biomineralization process of these structures and their biological and biotechnological importance are described.

Keywords: biomineralization, mollusk, calcite, aragonite



La concha de moluscos

Las conchas de moluscos son uno de los minerales biogénicos más abundantes. Están compuestas por 99% de carbonato de calcio y 1% de una matriz orgánica (Lowenstam y Weiner, 1989). Las capas de la concha están formadas de diferentes polimorfos de carbonato de calcio, como son aragonita, calcita o nácar, lo que produce diferentes microestructuras de estos minerales. La matriz orgánica de la concha está constituida por proteínas, quitina y polisacáridos, los cuales juegan un papel fundamental en la formación de los cristales de carbonato (Zhang y Zhang, 2006).

Las proteínas de la matriz o SMPs (por sus siglas en inglés, shell matrix proteins) se sintetizan en las células epiteliales de diferentes regiones del manto de moluscos. La SMPs que se sintetizan en la parte externa del manto se han asociado con la formación de calcita, mientras que la región dorsal está relacionada con la formación de aragonita (Zhang y Zhang, 2006).

En la mayoría de los moluscos, la capa externa o periostraco, está formada de compuestos orgánicos y no está calcificada (Checa y Harper, 2010). Las capas internas están formadas de polimorfos de aragonita y/o calcita, y raras veces vaterita. Las diferencias entre los polimorfos formados y la estructura que forman, generan diferentes microestructuras complejas que presentan una arquitectura precisa a diferentes escalas tales como prismática, nacarada, foliada, lamelar cruzada o microestructuras homogéneas (Carter, 1990; Chateigner et al., 2000; Furuhashi et al., 2009). Estas estructuras contribuyen a la resistencia y fuerza de la microestructura sintetizada proveyendo funciones biológicas como soporte estructural y/o protección para el organismo (Weiner y Addadi, 1997).

La estructura prismática de la concha de moluscos está compuesta de calcita con forma, tamaño y orientación regular. En este arreglo cada molécula de calcita tiene un ángulo de 10-20° con respecto a otra, formando placas regulares que se distancian 1 µm y tienen estructura de fibras paralelas (Mutvei, 1989). La capa de nácar, el cual es iridiscente, se encuentra en la parte interna de la concha de moluscos, está compues-

ta de capas alternadas de materia orgánica y de placas de aragonita con forma poligonal y con un grosor de 0.5 µm y un diámetro de 5-8 µm. Las placas forman una arquitectura de ladrillo (o también conocido como brick-and-mortar, en inglés) (Liu et al., 1999), o bien se puede encontrar en forma de monedas apiladas ó columnar (stack of coins en inglés) (Fig. 1).

Esta estructura compuesta de nácar le provee a la concha una rigidez que alcanza tensiones de fractura de más de un orden de magnitud superior a los compuestos puros de origen mineral. Por otro lado, la estructura foliada de la concha está compuesta de calcita, consiste en deposiciones planas (foliada) de elementos longitudinales orientados uniformemente, que se encuentran con la superficie de crecimiento de la concha en un ángulo de entre 10° y 30° (Checa et al., 2018). Finalmente, la estructura lamelar, la cual es la estructura más común en moluscos, está compuesta por aragonita (Dauphin y Denis, 2000). El arreglo estructural difiere entre especies, pero la arquitectura básica es similar (Wilmot et al., 1992), los cristales de aragonita están posicionados como lamela con orientaciones alternadas en un ángulo de 70-90° dependiendo de la especie (Almagro et al., 2016).



Figura 1. Arreglo estructural de la concha de moluscos. a) Ostra perlera *Pinctada mazatlanica* (bivalvos) y abulón azul *Haliotis fulgens* (gasterópodos), b) representación esquemática de la estructura de ladrillos de nácar en bivalvos y columnar en gasterópodos, e imagen representativa de microscopía electrónica de barrido de la concha de bivalvo mostrando el patrón de ambos moluscos y c) imágenes de microscopía electrónica de barrido de la concha de un bivalvo y un gasterópodo, mostrando la estructura de nácar de ladrillo y columnar, respectivamente. Fotografías de moluscos de: Fausto Valenzuela Quiñonez.

¿Cómo se forman las conchas de moluscos?

Moléculas involucradas

Las SMPs, han sido ampliamente estudiadas con la finalidad de entender su papel en la formación de las diferentes capas de conchas de moluscos, mediante el proceso de biomineralización. Para la extracción de las SMPs, dos estrategias de disolución de la parte calcárea de la concha han sido implementadas, 1) extracción con ácido acético y 2) disolución con EDTA (Marie et al., 2015, 2016), clasificando de esta manera a las SMPs como solubles (fase acuosa de la extracción) e insolubles (fase no soluble de la extracción). Sin embargo, las SMPs también se han clasificado con base en su presencia en las diferentes capas de la concha de moluscos: 1) capa de aragonita,



2) capa de calcita y 3) SMPs en ambas capas de la concha (Zhang y Zhang, 2006).

Las SMPs de la capa de aragonita, son las responsables de la formación de la capa interna de las ostras perleras. A diferencia de la calcita, el nácar ha mostrado ser biocompatible con la formación de hueso, es biodegradable *in vitro* e *in vivo*, y tiene propiedades osteogénicas (López et al., 2000; Rousseau et al., 2003; Shen et al., 2006; Flausse et al., 2013), lo que hace que sea de interés para la industria de biomateriales para su uso en ingeniería de tejidos.

Especie	Proteína	Motivo	Masa molecu- lar (kDa)	Referencia
Pictada margaritifera	Linkine	Abundante en G	12.34	Marie et al., 2012
	MSI60	Abundante en G	60	Marie et al., 2012; Joubert et al., 2014
Pinctada margaritifera/	MRNP34	Abundante en M	34	Marie et al., 2012
Pinctada maxima				
Pinctada fucata	MPN88	Abundante en G	88	Liu et al., 2015
	Nacreins	CAH, NG(84)	50.1	Li et al., 2016
	PfN23	Abundante en S	25.48	Fang et al., 2012
	PfN44	IGGVTGNRFTNEPF	44.1	Pan et al., 2014
	Perline	NG(10)	15.38	Huang et al., 2017
Pinctada mazatlanica	N66	Dominio NG	66	Rivera-Pérez, 2019ª
Pteria sterna	N66	Dominio NG	66	Rivera-Pérez, 2019b
	Ps19	Abundante D, L	19	Arroyo-Loranca, 2020
Crassostrea gigas	CaLP	Dominio EF	ND	Feng et al., 2017
	CaM	Domino EF	ND	Feng et al., 2017
	Quitina sintasa	Dominio de miosina	ND	Feng et al., 2017
	Quitobiasa	Dominio glicosil hidrolasa	ND	Feng et al., 2017
	Quitiotirosidasa	Dominio glicosil hidrolasa	ND	Feng et al., 2017
	Pif-like	Factor Willebrand (VWA)	ND	Feng et al., 2017

 Tabla 1. Proteínas de la matriz (SMPs) de la capa de aragonita de moluscos.

Una gran variedad de proteínas de la capa de aragonita han sido descritas en los últimos diez años (Tabla 1), sin embargo, la mayoría de los estudios están limitados al bivalvo *Pinctada fucata*. La composición aminoacídica de estas proteínas se caracteriza por secuencias repetidas de una limitada proporción de aminoácidos (e.g. GG, MM, NG, IGGVTGNRFTNEPF, etc.). Así mismo, las SMPs presentan dominios conservados que juegan un papel importante en la formación de la concha, tal es el caso del dominio Willebrand factor tipo A (VWA), unión a quitina, anhidrasa carbónica (CAH), y dominios ácidos (Li et al., 2016; Feng et al., 2017). Además de las propiedades intrínsecas de la secuencia de aminoácidos, las SMPs de la concha de aragonita están sujetas a regulación postraduccional como el acoplamiento de fósforo (fosforilación), fosfatos (fosfatación) y carbohidratos (glicosilaciones) (Matsushiro et al., 2003); estas modificaciones se han asociado con la capacidad de interacción entre la proteína y el carbonato de calcio y su rol potencial como reguladores de la formación de sus polimorfos (Zhang y Zhang, 2006).

Las SMPs de la capa de calcita estudiadas actualmente son limitadas (Tabla 2), aún cuando la proporción de moluscos que contienen este polimorfo es superior que los que contienen nácar. Además de las proteínas con capacidad de precipitación de carbonato de calcio (e.g. nacreína), existen proteínas de la capa de calcita que han sido identificadas como protectoras de las SMPs, tal es el caso de las PILPs, las cuales previenen la proteólisis de las SMPs en el espacio extrapaleal de moluscos (Bédouet et a., 2007; Jeffroy et al., 2013). Por otro lado, componentes de la matriz orgánica como la quitina en conjunto con las SMPs, juegan un papel sinérgico para la formación de las placas de calcita y la ausencia de quitina genera polimorfos de calcita deformados afectando la formación de la concha en moluscos (Kintsu et al., 2017).

Especie	Proteína	Motivo	Masa molecu- lar (kDa)	Referencia
Mytilus coruscus	PILP-A, PILP-B1, PILP-D2		ND	Liao et al., 2015
	Nacrein	CAH domain	60	Liao et al., 2015
Pinctada fucata	MPN88	Abundante en G	88	Liu et al., 2015
	PfN23	Abundante en C	25.48	Fang et al., 2012
	PfN44	IGGVTGNRFTNEPF	44.1	Pan et al., 2014
	PPP-10	Abundante en C	10	Nakayama et al., 2013
Crassostrea gigas	CGTyr	Sitio de unión a calcio	ND	Feng et al., 2017
	Clp3	Glicosil hidrolasa	ND	Feng et al., 2017
	CopAmOx	Amino oxidasa dependi- ente de Cu	ND	Feng et al., 2017
	Fibronectin1, 2	Dominio Fibronectina tipo III	ND	Feng et al., 2017
	Shelk2	G(Gln/Arg)NAn(S) y GSAn(S)	27.2	Takahashi et al., 2012
	Nacrein	CAH y NG	60	Song et al., 2014

Tabla 2. Proteínas de la matriz (SMPs) de la capa de calcita de moluscos.

Si bien, existen SMPs específicas de cada capa de la concha de moluscos (Tablas 1 y 2), es evidente que existen proteínas que se encuentran en las dos capas de la concha, tal es el caso de nacreína, MPN88 y Pf23, entre otras. La presencia de proteínas en ambas capas de la concha de moluscos sugiere que los moluscos tienen un grupo de proteínas básicas involucradas en la formación de capa prismática y nacarada, y además proteínas especializadas para cada una de las capas. Las proteínas básicas han sido descritas como proteínas involucradas en la biomineralización de la concha de moluscos que se comparten entre todos los moluscos existentes (Karakostis et al., 2016). Sin embargo, en la actualidad no existe un consenso en las proteínas que conforman este grupo de proteínas básicas involucradas en la formación de la concha, debido a la limitada información existente de las mismas.



Mecanismo propuesto de biomineralización en moluscos

Actualmente, se desconoce el mecanismo exacto de cómo las SMPs llevan a cabo la biomineralización de la concha de moluscos, pero se han identificado los elementos principales que participan en este proceso (Addadi et al., 2006):

- 1.- La fase de seda: es un gel que cubre los espacios de las estructuras mineralizadas.
- 2.- Quitina: participa en la fase estructural que dicta la orientación de los cristales maduros.
- 3.- Los componentes de la matriz: estos están diferenciados entre las capas.
- 4.- Primer mineral formado (ACC): coloide amorfo de carbonato de calcio.
- 5.- Nucleación: ocurre en la matriz, y el cristal crece a expensas de la fase ACC.
- 6.- Oclusión de las SMPs: durante la fase de crecimiento del cristal, algunas proteínas ácidas quedan ocluidas dentro del cristal.
- El proceso de biomineralización propuesto hasta ahora incluye cuatro etapas:
 - 1) Ensamblaje de la matriz. Las SMPs son sintetizadas en las células epiteliales del manto y son liberadas al espacio extrapaleal, donde interactúan con iones inorgánicos y otros compuestos orgánicos como quitina para llevar a cabo la precipitación de carbonato de calcio (Addadi et al., 2006; Rousseau et al., 2009).
 - 2) Fase de formación del primer mineral (ACC). La primera precipitación de carbonato de calcio ó ACC (por sus siglas en inglés *Amorphous calcium carbonate*), es el precursor de aragonita y calcita, la formación de cada una está precedida de cristales nacientes de aragonita y calcita respectivamente (Addadi et al., 2006).
 - 3) Nucleación de placas individuales de aragonita. En este paso, dos teorías han sido establecidas. La primera teoría sugiere que antes del crecimiento de los cristales se da una pre-nucleación donde el ACC se une con una solución saturada de carbonato de calcio en un arreglo de 1 a 3 nm de distancia (Gebauer et al., 2014) y las diferencias de estos arreglos deben diferenciar entre la formación de calcita y aragonita (Evans, 2017). La segunda teoría es la cristalización por unión de partícula o CPA (por sus siglas en inglés, crystallization by particle attachment) (De Yoreo et al., 2015). En la nucleación por CPA, los constituyentes iónicos pueden formar varios tipos de partículas que, posteriormente, se pueden ensamblar para formar los diferentes tipos de polimorfos (Kalikmanov, 2013).
 - 4) Crecimiento de las placas para formar un tejido maduro (concha). Los polimorfos de carbonato de calcio crecen verticalmente, hasta que se encuentran con una placa de quitina. Posteriormente, el cristal empieza a crecer lateralmente. Durante este proceso, proteínas ácidas de la matriz se incorporan entre cada placa generada (Addadi et al., 2006).

Si bien las etapas del proceso de biomineralización están delimitadas y algunos de los componentes del proceso han sido identificados, son necesarios más estudios de la funcionalidad de las SMPs para poder entender el papel sinérgico de las SMPs en la formación de la concha, ya que no sólo es una SMP la que participa en el proceso sino un grupo de proteínas, que sabemos presentan diferencias sustanciales en secuencia y función.

Consideraciones finales y perspectivas

La gran diversidad de SMPs de moluscos sugiere la existencia de un grupo de proteínas básico involucrado en la biomineralización de la concha de moluscos. Por lo que, la identificación de este grupo de proteínas y su respectiva función es importante para: 1) entender el rol de cada SMPs en el proceso de biomineralización y 2) evaluar la susceptibilidad de los organismos a adaptarse a cambios ambientales. Este último punto, permitiría entender como las microestructuras de la concha impactan en la plasticidad de la concha y la habilidad de los organismos de hacer frente al cambio climático. Por ejemplo, estudios recientes mostraron una correlación entre el crecimiento de la concha, los niveles de expresión de once genes involucrados en el proceso de biomineralización y la temperatura, sugiriendo que existen límites de temperatura que están relacionados con los límites ecológicos de las especies, ya que se sabe que ambientes con niveles reducidos de hidratación (como alta temperatura o soluciones con constantes dieléctricas bajas) favorecen la formación de polimorfos de aragonita (Shen et al., 2006; Joubert et al., 2014).

Además de la importancia biológica de entender el proceso de biomineralización en moluscos, también provee una oportunidad para emplear estas proteínas para el diseño de materiales biomiméticos mediante la manipulación de las SMPs para la formación específica de polimorfos de calcita y/o aragonita.

Agradecimientos

A CIBNOR por los fondos proporcionados. Asimismo se agradece al Lic. Gerardo Hernández el Diseño gráfico editorial.

Literatura citada

- Addadi, L., D. Joester, F. Nudelman y S. Weiner. 2006. *Mollusk shell formation: A source of new concepts for under*standing biomineralization processes. Chemical European Journal 12: 980–987.
- Almagro, I., P. Drzymała, K. Berent, C.I. Saínz-Díaz, M.G. Willinger, J. Bonarski y A. G. Checa. 2016. *New crystallographic relationships in biogenic aragonite: the crossed-lamellar microstructures of mollusks*. Crystal Growth and Design. 16: 2083–2093.

49



- Arroyo-Loranca, R.G., Hernández-Saavedra, N.Y., Hernández-Adame, L. y C. Rivera-Pérez. 2020. *Ps19, a novel chitin binding protein from Pteria sterna capable to mineralize aragonite plates in vitro*. PLoS ONE 15: e0230431.
- Bédouet, L., D. Duplat, A. Marie, L. Dubost, S. Berland, M. Rousseau, C. Milet y E. López. 2007. *Heterogeneity of proteinase inhibitors in the water-soluble organic matrix from the oyster nacre*. Marine Biotechnology 9: 437–49.
- Carter, J.G. 1990. *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*. New York: Van Nostrand Reinhold.
- Chateigner, D., C. Hedegaard y H.-R. Wenk. 2000. *Mollusc shell microstructures and crystallographic textures*. Journal of Structural Geology 22: 1723–1735.
- Checa, A.G. y E.M. Harper. 2010. *Spikey bivalves: intra-periostracal crystal growth in anomalodesmatans*. Biological Bulletin 219: 231–248.
- Checa, A.G., E.M. Harper y A. González-Segura. 2018. A structure and crystallography of foliated and chalk shell microstructures of the oyster Magallana: the same materials grown under different conditions. Scientific Reports 8: 7507.
- Dauphin, Y. y A. Denis. 2000. *Structure and composition of the aragonitic crossed lamellar layers in six species of Bivalvia and Gastropoda*. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology. 126:367-377.
- De Yoreo, J.J., P.U.P.A. Gilbert, N.A.J.M. Sommerdijk, R.L. Penn, S. Whitelam, D. Joester, H. Zhang, J.D. Rimer, A. Navrotsky y J.F. Banfield. 2015. *Crystallization by particle attachment in synthetic, biogenic, and geologic environments*. Science 349: 498–510.
- Evans, J.S. 2017. Polymorphs, proteins, and nucleation theory: A critical analysis. Minerals, 7: 62.
- Fang, D., C. Pan, H. Lin, G. Zhang, H. Wang, M. He, L. Xie y R. Zhang. 2012. *Novel basic protein, PfN23, functions as key macromolecule during nacre formation*. Journal of Biological Chemistry 287: 15776-15785.
- Feng, D., Q. Li, H. Yu, L. Kong y S. Du. 2017. *Identification of conserved proteins from diverse shell matrix proteome in Crassostrea gigas: characterization of genetic bases regulating shell formation*. Scientific Reports 7: 45754.
- Flausse, A., C. Henrionnet, M. Dossot, D. Dumas, S. Hupont, A. Pinzano, D. Mainard, L. Galois, J. Magdalou y E. Lopez.
 2013. Osteogenic differentiation of human bone marrow mesenchymal stem cells in hydrogel containing nacre powder. Journal of Biomedical Materials and Research Part A 101: 3211–3218.
- Furuhashi, T., C. Schwarzinger, I. Miksik, M. Smrz y A. Beran. 2009. Molluscan shell evolution with review of shell calcification hypothesis. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemical and Molecular Biology 154: 351–371.
- Gebauer, D., M. Kellermeier, J.D. Gale, L. Bergstromy y H. Cölfen. 2014. *Pre-nucleation clusters as solute precursors in crystallization*. Chemical Society Reviews 43: 2348–2371.

Huang, G., X. Bi, B. Zhang, T. Qu, B. Liu, S. Fan y D. Yu. 2017. Expression, purification, and functional activity of shell

matrix protein pearlin from the pearl oyster Pinctada fucata. Journal of Shellfish Research 36: 373-377.

Jeffroy, F., F. Brulle y C. Paillard. 2013. *Differential expression of genes involved in immunity and biomineralization during Brown Ring Disease development and shell repair in the Manila clam, Ruditapes philippinarum*. Journal of Invertebrate Pathology 113:

129–136.

- Joubert, C., C. Linard, G. Le Moullac, C. Soyez, D. Saulnier, V. Teaniniuraitemoana, C.L. Ky y Y. Gueguen. 2014. *Temperature and food influence shell growth and mantle gene expression of shell matrix proteins in the pearl oyster Pinctada margaritifera*. PLoS One 9: e103944.
- Kalikmanov, V.I. 2013. *Nucleation Theory*. Lecture Notes in Physics, Vol. 860. Springer Netherlands. Dordrecht, The Netherlands. pp. 316.
- Karakostis, K., I. Zanella-Cléon, F. Immel, N. Guichard, P. Dru, T. Lepage, L. Plasseraud, V. Matranga y F. Marin. 2016. *A minimal molecular toolkit for mineral deposition? Biochemistry and proteomics of the test matrix of adult specimens of the sea urchin Paracentrotus lividus*. Journal of Proteomics, 136: 133-144.
- Kintsu, H., T.Okumura, L. Negishi, S. Ifuku, T. Kogure, S. Sakuda y M. Suzuki. 2017. *Crystal defects induced by chitin and chitinolytic enzymes in the prismatic layer of Pinctada fucata*. Biochemical and Biophysical Research Communications 489: 89-95.
- Li, S., C. Liu, J. Huang, Y. Liu, S. Zhang, G. Zheng, L. Xie y R. Zhang. 2016. *Transcriptome and biomineralization responses of the pearl oyster Pinctada fucata to elevated CO*, *and temperature*. Scientific Reports 6: 18943.
- Liao, Z., L.-F. Bao, M.-H. Fan, P. Gao, X.-X. Wang, C.-L. Qin y X.-M. Li. 2015. *In-depth proteomic analysis of nacre, prism, and myostracum of Mytilus shell*. Journal of Proteomics, 122: 26-40.
- Liu, Y., J. Shigley y K. Hurwit. 1999. *Iridescent color of a shell of the mollusk Pinctada margaritifera caused by diffraction*. Optics Express 4: 177–182.
- Liu, C., S. Li, J. Kong, Y. Liu, T. Wang, L. Xie y R. Zhang R. 2015. *In-depth proteomic analysis of shell matrix proteins of Pinctada fucata*. Scientific Reports 5: 17269.
- López, E., A. Le Faou, S. Borzeix y S. Berland. 2000. *Stimulation of rat cutaneous fibroblasts and their synthetic activity by implants of powdered nacre (mother of pearl)*. Tissue Cell 32: 95–101.
- Lowenstam, H.A. y S. Weiner. 1989. On biomineralization. New York: Oxford University Press.
- Marie, B., C. Joubert, A. Tayalé, I. Zanella-Cléon, C. Belliard, D. Piquemal, N. Cochennec-Laureau, F. Marin, Y. Gueguen y C. Montagnani. 2012. *Different secretory repertoires control the biomineralization processes of prism and nacre deposition of the pearl oyster shell*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 109: 20986-20991.
- Marie, B., J. Arivalagan, S. Berland, A. Marie, G. Bolbach y S. Berland. 2016. *Deep conservation of bivalve nacre proteins highlighted by shell matrix proteomics of the Unionoida Elliptio complanata and Villosa lienosa*. Journal

51

I



of the Royal Society Interface 14: 1–11.

- Marie, B., J. Arivalagan, L. Dubost, S. Berland, A. Marie y F. Marin. 2015. *Unveiling the evolution of bivalve nacre proteins by shell proteomics of unionoidae*. Key Engineering Materials 672: 158–167.
- Matsushiro, A., T. Miyashita, H. Miyamoto, K. Morimoto, B. Tonomura, A. Tanaka y K. Sato. 2003. *Presence of protein complex is prerequisite for aragonite crystallization in the nacreous layer*. Marine Biotechnology 5: 37–44.
- Mutvei, H. 1989. *Structure of molluscan prismatic shell layers*. In: Crick R.E. (eds) Origin, Evolution, and Modern Aspects of Biomineralization in Plants and Animals. Springer, Boston, MA.
- Nakayama, S., M. Suzuki, H. Endo, K. limura, S. Kinoshita, S. Watabe, T. Kogure y H. Nagasawa. 2013. *Identification and characterization of a matrix protein (PPP-10) in the periostracum of the pearl oyster, Pinctada fucata*. FEBS OpenBio 3: 421-427.
- Pan, C., D. Fang, G. Xu, J. Liang, G. Zhang, H. Wang, L. Xie y R. Zhang. 2014. *A novel acidic matrix protein, PfN44, stabilizes magnesium calcite to inhibit the crystallization of aragonite*. The Journal of Biological Chemistry 289: 2776-2787.
- Rivera-Perez, C., Magallanes-Dominguez, C., Dominguez-Beltran, R.V., Ojeda-Ramirez de Areyano, J.J. y N.Y. Hernández-Saavedra. 2019a. *Biochemical and molecular characterization of N66 from the shell of Pinctada mazatlanica*. PeerJ 7:e7212.
- Rivera-Pérez, C., Ojeda-Ramirez de Areyano, J.J. y N.Y. Hernández-Saavedra. 2019b. *Purification and functional analysis of the shell matrix protein N66 from the shell of the pearl oyster Pteria sterna*. Comparative Biochemistry and Physiology, Part B 235:19-29.
- Rousseau, M., L. Pereira-Mouriès, M.-J. Almeida, C. Milet y E. Lopez. 2003. *The watersoluble matrix fraction from the nacre of Pinctada maxima produces earlier mineralization of MC3T3-E1 mouse pre-osteoblasts*. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology 135: 1–7.
- Rousseau, M., A. Meibom, M. Gèze, X. Bourrat, M. Angellier y E. Lopez. 2009. *Dynamics of sheet nacre formation in bivalves*. Journal of Structural Biology 165: 190–195.

Shen, Y., J. Zhu, H. Zhang y F. Zhao. 2006. *In vitro osteogenetic activity of pearl*. Biomaterials 27: 281–287.

- Song, X., X. Wang, L. Li y G. Zhang. 2014. *Identification two novel nacrein-like proteins involved in the shell formation* of the Pacific oyster Crassostrea gigas. Molecular and Biological Reports 41: 4273-4278.
- Takahashi, J., M. Takagi, Y. Okihana, K. Takeo, T. Ueda, K. Touhata, S. Maegawa y H. Toyohara. 2012. *A novel silk-like shell matrix gene is expressed in the mantle edge of the Pacific oyster prior to shell regeneration*. Gene, 499: 130-134.
- Weiner, S. y L. Addadi. 1997. *Design strategies in mineralized biological materials*. Journal of Materials Chemistry 7: 689–702.

Wilmot, N., D. Barber, J. Taylor y A. Graham. 1992. Electron microscopy of molluscan crossed-lamellar

microstructure. Philosophical Transactions of the Royal Society 337: 21–35.

Zhang, C. y R. Zhang. 2006. Matrix proteins in the outer shells of molluscs. Marine Biotechnology 8: 572-586.

Cita:

C. Rivera Pérez y Norma Y. Hernández Saavedra. 2020. ¿Cómo se forma la concha de moluscos?. Recursos Naturales y Sociedad, 2020. Vol. 6 (1): 43-54. https://doi.org/10.18846/renaysoc.2020.06.06.01.0004

Sometido: 6 de febrero de 2020 Revisado: 13 de marzo de 2020 Aceptado: 09 de mayo de 2020 Editora asociada: Dra. Adriana Muhlia Almazan Diseño gráfico editorial: Lic. Gerardo Hernández