



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

Variación fenotípica de *Cerithium maculosum*

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(Experimental)

P R E S E N T A

BRIAN URBANO ALONSO

Tutor Principal : Dr. Daniel Piñero Dalmau

Comite Tutoral: Dra. Gabriela Parra Olea
Dr. Juan Núñez Farfán

MÉXICO, D.F.

Febrero 2011



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 18 de Octubre de 2010, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA EXPERIMENTAL)** del alumno **URBANO ALONSO BRIAN** con número de cuenta **95280233** con la tesis titulada **"VARIACIÓN FENOTÍPICA DE *Cerithium maculosum*"**, realizada bajo la dirección del **DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU:**

Presidente: DR. JUAN NÚÑEZ FARFÁN
Vocal: DRA. MARÍA MARTHA REGUERO REZA
Secretario: DRA. GABRIELA PARRA OLEA
Suplente: DR. EFRAÍN TOVAR SÁNCHEZ
Suplente: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA

De acuerdo con lo anterior, el alumno se acogió a la nueva normatividad, con base en el Artículo QUINTO TRANSITORIO en apego a lo establecido en el Artículo 25 del Reglamento General de Estudios de Posgrado (29 septiembre de 2006).

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 20 de enero de 2010.

Dr. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado.

Agradecimientos Institucionales

Quiero agradecer al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por haberme apoyado en todo lo solicitado y por haberme permitido realizar esta investigación. En particular quiero agradecer a su coordinador durante mi estancia en el posgrado, al Dr. Juan Núñez Farfán por su apoyo.

Apoyos recibidos

Este trabajo fue realizado y concluido gracias a la beca de maestría otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACYT con el número de becario 175768.

Agradezco el apoyo económico recibido del posgrado en Ciencias Biológicas para realizar una estancia de tres semanas en E.E.U.U.

Agradezco además a los miembros de mi comité tutorial por el apoyo, ideas y sugerencias hechas durante el desarrollo de este proyecto:

Dra. Gabriela Parra Olea

Dr. Juan Núñez Farfán por aceptar ser parte de este comité, por su apoyo logístico y académico.

Dr. Daniel Piñero Dalmau por fungir como tutor principal y financiador del proyecto.

Quiero agradecer a las personas que facilitaron mi estancia las colecciones de E.E.U.U.:

Dra. Cynthia Ahern, Dra. Ellen Strong y Dr. Paul Greenhall del Smithsonian Museum

Dr. Robert Van Syoc y Dr. Peter Roopnarine California Academy of Sciences, San Francisco.

Dr. Paul Valetich Scott y Dr. Daniel L. Geiger Santa Barbara Natural History Museum

Dr. James Mclellan y Dr. Lindsey Groves

In Memoriam

A ese mexicano encerrado en cuerpo de francés. Jean Claude Durand gracias por todo el apoyo logístico, moral y hasta económico que nos brindaste a estos bichos raros que trabajan por conservar el precioso lugar que decidiste adoptar comolugar para permanecer por siempre. Agradezco por compartir con nosotros, los que tuvimos la fortuna de conocerte, tu forma de ser, de ver la vida y bromas.

Cynthia Ahearn for help me to organize my US visit and receive me as a member of the house. Mainly I want to remember her devotion to biology mainly Echinoderms and humans (friends, coworkers, visitors and all the people who interacts with her). Tanks for all the bless you give us and for show us the bravery, and don't give up, even in the worst scenario.

A mi tío Luis Alonso Moreno a quien sin duda le hubiera gustado compartir este momento aunque seguramente después hubiera renegado de algo. Por permitirnos pasar en su casa grandes etapas de la infancia, y aguantarnos y regañarnos por todos y tantos desastres que hicimos durante esa hermosa época. Gracias por siempre impulsarme a dar lo mejor de mi y por enseñarme junto con mi abuelo que la puntualidad una cualidad.

A los amigos y compañeros a los que le perdí la pista.

Agradecimientos

A mi familia, por darme todo y mucho mas de lo que se podría esperar.

Los que esperaban ver de nuevo su nombre por acá sepan que no necesitan estar aquí para los considere importantes en mi vida, ni que les tenga mas o menos cariño o amistad. Además si los vuelvo a poner esto va a ser mas largo aun. Igual los quiero hartos. Primero que nada quiero agradecer a Cecilia por haberme alentado a entrar lo mas pronto a la maestría y por su apoyo durante la tortuosa búsqueda de tutor y por animarme a buscar uno aunque no se dedicara a los moluscos (¡sic!). A mi gran amiga Valentina por su apoyo, porras y por demostrarme su amistad una y otra vez para mi e independiente de todo.

Con todo mi cariño y admiración quiero agradecer al Dr. Daniel Piñero a quien en realidad le debo todo lo que he logrado estos últimos años. Le agradezco que, sin conocerme y sin mayor referencia, aceptara hacerse cargo y comprometerse con un proyecto que nada tiene que ver con su laboratorio, ni con sus intereses recientes; y que aun así financió, corrigió y además aguanto con una paciencia absoluta. Sin mas, no tengo palabras para explicarle lo que esto significa para mi. Quiero hacer mi ultima petición formal para que algún día se anime a escribir todas esas anécdotas con las que nos entretenía o distraía en los momentos tensos; creo que son recuerdos importante pues son parte importante no sólo de la historia del Instituto si no también de la biología mexicana y de la UNAM también. Espero que este trabajo cubra ese interés malacológico que alguna vez me contó que tuvo. Además quiero agradecer a la Dra. Baraona por abrirnos las puertas de su casa en repetidas ocasiones y bajo cualquier pretexto, además agradezco su confianza y apoyo durante mi paso por la coordinación de la materia de evolución.

Agradezco tanto a mi comité tutorial como a mi comité sinodal por su tiempo y apoyo. A la Dra. Gabriela Parra por hacer lo que hacen los amigos: decir las cosas sinceras y llanas tanto en los comentarios positivos como en las llamadas de atención. Al Dr. Juan Núñez por su sinceridad y apoyo académico en momentos críticos, por su paciencia y comentarios positivos. A la Dra. Martha Reguero, primero que nada por sus enseñanzas académicas y malacológicas, por todo su apoyo y confianza en todos los proyectos disparatados que iniciamos; pero sobre todo por su amistad y apoyo a lo largo de mi corta carrera malacológica. A los Doctores Jaime Zuñiga y Efrain Tovar por su esmerada y pronta revisión gracias a la cual este texto me deja mas que satisfecho y contento.

Al Dr. Francisco Solís por todo el apoyo ofrecido en estos años, por invitarme siempre a participar en sus proyectos, por su apoyo para mis visita al *Smithsonian* y por su valiosa amistad. Nunca olvidare esa maravillosa noche en Washington (ja ja ja ja ja), gracias por tu confianza y amistad. Al Dr. Alfredo Laguarda por ser un ejemplo de integridad, compromiso y camaradería...en pocas palabras un ejemplo del universitario que quiero ser. A la Dra. Guillermina Alcaráz por tenerme tantas consideraciones e invitarme a ser un *special guest* dentro de su maravilloso y envidiable equipo de trabajo; de nuevo gracias por su apoyo y confianza que considero inmerecidos. A la Dra. Rosaura Mayen por todo: por aguantarme, por invitarme, considerarme, enseñarme, y preocuparse de mi. Al Dr. Gerardo Rivas Lechuga por su apoyo en el establecimiento de la materia de Malacología, por sus consejos, sugerencias y sobretodo por ese genuino interés en el cual ayudando a "conocidos" se busca mejorar algo del entorno. De igual forma al Dr. Eberto Novelo por su apoyo para la materia. Al Dr. Pedro García Barrera por su amistad resistente al tiempo y a las circunstancias; por todo su apoyo, comentarios, sugerencias y paciencia que mostró con todos y cada uno de los casos con los que me presente para solicitar consejo. A la Dra. Edna Naranjo por sus comentarios y apoyo en las loqueras que se nos ocurren, por su paciencia y solidaridad. Al Dr. Hans Bertsch por recordarme en cada platica lo importante que es la biodiversidad y los compromisos que tenemos para con la sociedad. *To my dear friend Paul Valentich for all his help and support in our visits to Santa Barbara Museum and for see us as a partners.* A la Dra. Viviane Solis por invitarme a participar con ella y por prestarme muestras para trabajar. A mis muy queridos maestros de toda la vida: Dra. Deni Rodríguez por su apoyo moral, porras e interes por que este proyecto llegara a su fin, mi cariño sincero. La Dra. Norma López por todas las cabronadas y regañadas cariñosas que me dio siempre con la intención de que esté día llegara, gracias por ser la mejor asesorastra del mundo. A la Dra. Hilda Tejeda y el Dr. Daniel León por su

interés apoyo moral. A mi muy querido y estimadísimo Carlos Candelaria, por todo lo que ha influido en mi...no no no no... por prestarme su equipo para el muestreo y por ser un gran amigo, maestro y compañero. A mi Sensei la M. en C. Dalila Frago por sus comentarios, correcciones y por creer en mi...su pequeño saltamontes... estimada Sensei con esto cumplo un poquito mas la deuda que tengo contigo, con la facultad, con la universidad y con el país. Por ultimo pero no por eso menos importantes quiero agradecer a la Dra. Ella Vazquez por su interes y apoyo en la recta final de este trabajo. Al Dr. Juan Pablo Jaramillo por su amistad, por compartir momentos futboleros y por su apoyo moral. A la Dra. Meli Mandujano y Jordan Golubov por aceptarme siempre como uno mas de sus alumnos e interesarse en lo que hago, por jalarme las orejas y por las buenas chismeadas que hizimos...les agradezco de verdad buenos momentos y en particular los que Meli me dijo sobre el hacer cosas que aparentemente son insignificantes...eso lo guardo muy bien.

A Luly pues ha estado conmigo en las buenas, en las malas y en las feas, por su apoyo, su buena vibra y por aguantarme casi en cualquier estado ja ja ja ja. Obviamente la primer parte de este trabajo hubiera sido imposible sin la ayuda de LAS NENAS: Diana, Eunice, Isaura quienes junto con Sac Nichte, Miriam, Magasa, Alexa, Pepe y Don Aleandro (Pacorron), hicieron de lo difícil algo fácil, llevadero, divertido y memorable. Mil gracias por su apoyo, su amistad, sus risas y por hacerme desesperar y llorar, definitivamente este trabajo no sería el mismo sin su apoyo y cooperación. Este trabajo jamás hubiera sido posible sin la ayuda y cooperación laboral y económica del personal de Carlo Scuba: mi agradecimiento mas profundo a Thierry, Javi y Chilolo quienes desde su lado me apoyaron para poder culminar con los muestreos. A mis amigos, compañeros, colegas y casi parientes del laboratorio, quiero agradecer a Alejandra Lobo por compartir música, vídeos, anécdotas, clases, enseñanzas y demás (incluido embarazo ja ja ja) Loba ¡Como no te voy a querer!. Al distinguido Rodolfo Salas por mil cosas (que espero que ya para cuando lo lea se no este enojado conmigo ja ja ja) por invitarme a sus colectas donde aprendí a apreciarlo, por invitarme a los lunes en la ciencia donde aprendí a admirarlo pero sobre todo por invitarme a ser parte del pequeño y selecto grupos de personas a las que trata como humanos que fue donde aprendí a quererlo. A la Dra. Mejia alias *WhereIsMyMind* por poner patas arriba el lab, movernos, desquiciarnos y al final del día apapacharnos tanto. A Lev Jardon por documentar siempre mi optimismo, por su preocupación, solidaridad y disposición para entrarle a lo que fuera. A Adan(son) por enseñarme una y otra vez que todo es maravilloso y digno de admiración (del Origami a la genética de poblaciones) por su amistad y por ser como es. A Marianita por ser paño de lagrimas estudiantiles, alguien con quien compartir café, galletas, risas y experiencias. A Nadia y Alita pues no había día que no te recibieran con una sonrisa que te levantara el animo aun cuando después te *looserearan*. A las dos coladas mas queridas del lab. Lluvis por compartir risas, bailes, secretos y chismes... gracias por hacer los días cortos llevaderos. A Bianquita por todo, por es explosiva, espontánea, antojadiza, peder y muy sincera cualidad poco común y subvalorada. A Valerix por compartir música, películas y postrecitos en las horas mas indicadas, gracias por tu humor, tu candidez y tu habilidad para ser tan amable y siempre estar de buenas. A Ariadna mil gracias por preguntar siempre por mi estatus, por los detalles que ha tenido para conmigo y por de vez en cuando prestarme su compu y a Daniel (ja ja ja ja). A Alicia Mastreta por todas sus loqueras y por demostrar su cariño todo el tiempo. A Ale Moreno que me perdone por ponerle un koktel en la mano y por ampliar y provocar siempre los ratos de esparcimiento. A Alexa por que aun conociendome tan bien me sigue hablando... muchas gracias por todos los km. recorridos, todos y cada uno los recuerdo y los aprecio.

Al equipo que me enseñó que "El trabajo dignifica al hombre", Coni y Gisela mil gracias por compartir tantas y tantas sobremesas, por reirse de mis mensadas y por hacerme reír con las suyas. A la compañera Cyn mil gracias por las clases de baile, por la paciencia infinita, por su apoyo y por tenerme siempre presente pal bailongo. A Susette por ser tan pero tan amable, simpatica y honesta, gracias por permitirme ser parte de tus equipos y por la solidaridad a lo largo de estos años. A mi estimadísima Rebeca mil gracias por las risas, los bailes, y los debrayes mentales que luego nos echábamos y por tu comentarios inocentes que daban pie a que nos carcajearmos tanto. Mil gracias a el Papi Israel por ser un gran camarada, excelente compañero y sobre todo piñero (sic!), gracias por las sobremesas, las fiestas, los aventones y las salidas a fumar. A todos gracias por su apoyo y amistad, de verdad que los aprecio aunque nunca se los haya dicho. A mi cubículo del la locura y visitantes regulares Alita, Hugo, Ariadna, Coni, Alita, Marco, Tania y Silvia. Gracias por aguantarme y aguantar la muscia o cuando dejaba el cubiculo cerrado o abierto o cuando tenia visitas o cuando hice cualquier cosa que haya transgredido las normas de la convivencia, gracias por soportarlo sin aspavientos, fue un placer convivir con Uds. estos días. A todas esas personas que por una u otra razón se han vuelto grandes amistades de la nada: Moyercita muchas gracias por tu humor, tus despistes y tu forma de ver la vida. Mi Gallo Julio por su entrega, humildad y camaradería. A Caro, Ale, Tania y Andrea por aceptarme de entrada, por las sobremesas y por esperarme a que terminara de comer ja ja ja. A mi estimadísimo Augusto quien ademas de todas las vivencias pasadas me dio el apellido de Jean Claude. A Monse, por su amistad duradera a través de los años y sin la necesidad de que nos veamos. A Ricardo Mariño por todos los viajes, chocoaventuras y por ser una excelente pareja de trabajo. A Vitor e Ivan por su amistad, interés y apoyo académico y futbolero. A Panesa por lo compartido, lo bueno, y lo excelente pues nada malo puede pasar cuando dos amigos son sinceros.

A mis estimados cotertulios del Lunes en la Ciencia: A la niña Andrea por aportar siempre el *glamour* la buena vibra, su espíritu soñador y sus chispita-chistes, por ser una excelente amiga y excelente conversadora. A Rení por ser un gran anfitrión, un bromista de primera y un gran amigo de esos que es capaz de acompañarte a la conchinchilla si se lo pides. A León por compartir sus superpoderes conmigo: el

superpoder de poner atención por mas pendejadas que diga, el superpoder se reirse y mediar toda discusión, el poder de regalar por el puro gusto de hacerlo. A Ana por querer llegar a cambiar todo a veces con aciertos y aveces con desaciertos pero sin duda poniendo un toque *Wherever* a las reuniones. A Rodolfo por invitarme a ser parte de este pequeño grupo de amigos. A todos gracias por su compañía, su amistad y por generar en mi un ansia enorme por que ¡Por fin sea lunes!

A mis Jefes y ex-jefes de la UVM por su comprensión, su apoyo y ayuda en los momentos difíciles. Mi agradecimiento por todo su apoyo a Sonia del Pilar, María del Carmen Díaz por todo su apoyo durante mis dos años en bachillerato. A Gabriela Aráico, Margarita Ramírez y Alvaro Vázquez por su confianza e infinita comprensión en este tiempo que llevamos de trabajar juntos. A toda la banda de compañeros profes con los que si duda sufrimos, reimos y lloramos tantas y tantas veces, muchas gracias por su solidaridad y amistad: Chava, Víctor, Yolanda, Rubén, Carlos, Edgardo, Fidencio, Jenifer, Rocío, Josefina. A mis estimados colegas de lic. por su sentido de la responsabilidad, por su solidaridad y por ser unos tipazos: Rodrigo, Sandra, Jeny, ESperanza, Gaby, Simona, Gina, Norma y Marcela.

Mi eterno agradecimiento a Yuri Yerye por tantas cosas; primero que nada por considerarme e invitarme a sus proyectos, tanto los de vida como los académicos y demás locuras que se le ocurren. Por tenerme la confianza de decirme las cosas y por regañarme cuando la riego. Fuera de lo mucho que le apreció y quiero no creo que haya mas que decir. A primero alumnos y luego colegas Lucia, Diego, Rodrigo, Mariana y Astrid (ojo que los ponga como muegano no quiere decir nada ehhh). Mil gracias a todos por confiar en Zihuaman por mas estupideces que este hiciera, por los buenos ratos, las buenas buceadas, las clases, los intervalos de superficie y por poner cara de que me ponían atención ja ja ja ja.

Si Batman hubiera podido escoger a Robin sin duda hubiera escogido a Deneb, mil gracias por secundarme, corregirme, escucharme, presionarme, atiborrarme, sugerirme y en fin por jalar parejo a lo largo del poco tiempo que tenemos de conocernos, ojalá siempre nos llevemos igual pues eres una persona muy valiosa, trabajadora e inteligente, de verdad que sin tu apoyo y el de Iris, Isa y Jorge no se que haría. Post Data.- El día que de verdad me desesperes te vas a dar cuenta así que YA DEJA DE PREGUNTARME SI ME DESESPERAS ja ja ja ja ja.

A mis compañeros y amigos del fut con los cuales peleamos, discutimos pero al final como nos divertimos. Equipo **Ecología**: A Daniel por los golazos, Eugenio por los pases y la conducción, Migue gracias por intentar enseñar fut, Zenon por el entusiasmo y los churracos que hacen una delicia jugar en este equipo. A Carlos por ser el baluarte de la defensa, Vic aunque haya desertado, a Diego por su entrega y disciplina. Gonzalo y los Danieles gracias por venir a levantar al equipo. Al DT mas necio, amistoso y cotorro que he visto, Reni mil gracias por aguantarme todo este tiempo aun con los goles de ultimo segundo, los goles olímpicos, por abajo de las piernas y cualquier otro tipo de gol que me han metido. Al equipo **SANTANA** a mi manito Zenón por su compañerismo, candidez pero sobretodo por su gran amistad que apreció muchísimo aun cuando me regañe por no acomodar bien las barreras ja ja ja. A los delanteros de poder Miguel y Willy por aceptarme en su equipo, su camaradería, sus bromas y por tratar de enseñarme fut. A Pedro principalmente por salvarme el pellejo varias veces y nunca reclamarme nada. A Juan por estar en todas TODAS las jugadas del partido, a Ivan y Paco por su buena onda, sus ganas de jugar por jugar y cuando hace falta por su espíritu aguerrido. A Zoquio por su candidez, su buen humor y bonachez. A Luis, por tomarme tanto en cuenta, por sus recomendaciones, bromas y comentarios (aun cuando luego no le entiendo ja ja ja es broma). A Hugo por ser el jugador mas perro que he visto, por su velocidad, visión de campo y entrega. A todos por pasar por alto cuando la riego o me distraigo, me he divertido mucho con Uds. **MEDUSA** a todos mis compañeros buzos que como le hechamos ganas aunque hay que reconocer que somos un poco un fraude ja ja ja. Yuri, Rodrigo, Diego me encata su compañía y estar en un campo juntos es muy divertido. Gracias a Armando1 y Armando 2 así como a Migue. A la **selección Aurea** por hacerme reir, gritar y emocionarme tanto (ayyy a todas no se pongan sus moños...bueno ahí va Alicia, Alejandra, Silvia, Rebeca, Martha, Lupita, Nidia, Marlene, Denise, Mariel, Aida, y Ana...chin perdón si me faltó alguna). Obvio una felicitación a su paciente DT Agus y el masajista Checo. Ami amigo Martin y mi prima Celes...por los vajes tan divertidos y memorables que hemos hecho y por los que nos faltan, agradezco sus atenciones, candidez y esmero en hacermela pasar bien.

A mis alumnos, pseudoalumnos y protoalumnos. A Iris y Jorge primero que nada mil gracias por su paciencia y su ENORME confianza, tezon, empeño y amistad; creo que ya desde ahora podemos ya cosechar lo sembrado y vaya que si ha rendido frutos. A Isaura y Jazmin, Nenas aunque me desquicien y empiezo a sentir que las pierdo quiero agradecerles todo su apoyo, confianza y bueno ahora les toca a Uds. saben que las quiero mucho y que respeto todas las decisiones que tomen. A Gabriel y Claudia por la confianza y empeño que han puesto, por cuestionar, preguntar, inconformarse y buscar aprender junto conmigo. A Fer por sus loqueras, sus dudas, su forma intensa de vivir la vida y por la rápida y extraña amistad que hemos formado. A todos mis alumnos de Nutrición, de Evolución, de Malacología y de prepa pues nunca he dejado de aprender de Uds. y para Uds.

A la familia Wegier por abrirme de forma tan cándida las puertas de su casa y por la convivencia tan agradable en Punta del Este y BAires.

A la familia Briuolo por sus atenciones, detalles y por permitirme pasar con ellos una excelente navidad lejos de mi familia y lejos de mi país.

A la familia Casar por permitirme pasar con ellos los recalentados, por su hospitalidad y excelente trato con excelente compañía.

Al compañero Luis por su humor, su mal humor y por ayudarme a salir de los atolladeros Briuolescos mas oscuros.

Para Ana Wegier, por todo, por su capacidad de hacer, deshacer, cambiar, conciliar, por el cariño, paciencia y apoyo que me ha brindado. Güeris mil gracias por ser mi Luna y por darme sólo días bellos a lo largo de este magico y misterioso tour. Por ultimo (y por si se me esta pasando alguien, sorry, fue inconsciente): y parafraseando a uno de mis grandes ídolos e influencia y sin el cual mi vida seria más aburrida sin duda.

“No solo no hubiera sido nada sin Uds. si no con toda la gente que estuvo a mi alrededor desde el comienzo...Algunos siguen hasta hoy...GRACIAS TOTALES” Gustavo Adrián Cerai.

Mi agradecimiento final a ese extraño y complejo ente. A el mejor lugar para estar, para conocer gente (amigos y enemigos), el mejor lugar para estudiar, para no estudiar, para esparcirse, para debatir, para necear. Ese lugar que es mi segunda casa, mi segundo amor, mi segunda madre y mi *alma mater*. Agradezco profunda y absolutamente a la UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MÉXICO por existir. Por que por mas defectos que tenga, por mas errores que le achaquen y por mas personas que la ataquen ella sigue incólume, mostrando su grandeza, misma que muchos de los de arriba han ido construyendo de a poquito a poquito. Gracias por todo lo que me has dado y por permitirme pasar en toda tu extensión los mejores años de mi vida. ¡México, Pumas, Universidad...Goya...Goya...Cachun-Cachun Ra-Ra Goya Universidad!

Índice

Resumen	
Abstract	
I Introducción.....	1
1.1 La variación fenotípica.....	1
1.1.1 El origen de la variación.....	1
1.2 La variación fenotípica dentro de los moluscos.....	2
1.2.1 La coloración.....	5
1.3. Los cerítidos.....	8
1.4 Nuevos enfoques de estudio dentro de la morfometría.....	12
1.5 Justificación.....	13
1.6 Objetivos e Hipótesis.....	13
II Material y Métodos.....	14
2.1 Metodología de campo.....	14
2.1.1 Zona de estudio a nivel regional.....	14
2.2 Metodología de gabinete.....	15
2.2.1 Toma de fotografías.....	15
2.2.2 Obtención de datos, paquetería y análisis estadísticos a nivel local y regional...16	
2.2.3 Análisis de colecciones malacológicas y análisis regional.....	18
2.2.4 Análisis morfométrico de la variación regional.....	19
2.2.5 Comparación con <i>Cerithium adustum</i>	21
2.2.6 Análisis de laboratorio.....	21
III Resultados.....	22
3.1 Variación local.....	22
3.2 Variación de <i>Cerithium maculosum</i> a lo largo de su distribución geográfica.....	24
3.2.1 Análisis con morfometría tradicional.....	24
3.2.2 Análisis con morfometría geométrica.....	27
3.2.3 Variación de <i>Cerithium adustum</i>	31
IV Discusión.....	34
V Conclusiones.....	40
Anexo I Datos de los lotes revisados en las diferentes colecciones.....	42
Anexo II Morfometría Geométrica.....	48
Glosario.....	54
Literatura Citada.....	55

RESUMEN

Un fenómeno interesante en los sistemas vivos es la variación morfológica. Los caracteres modulares como las conchas están restringidas evolutivamente, sin embargo las conchas de los moluscos gasterópodos muestran gran flexibilidad morfológica. El género *Cerithium* tiene una taxonomía complicada, las especies tienen amplias distribuciones geográficas y gran variación fenotípica. El objetivo de este trabajo es analizar la variación morfológica de poblaciones de *C. maculosum* a nivel local y regional; considerando que un factor determinante en la variación es el ambiente.

Cerithium maculosum (Kiener, 1841) se distribuye en Baja California, sur de Mazatlán hasta Costa Rica, aunque hay reportes de Islas Galápagos. Es confundida con *C. adustum*, *C. alboliratum* y *C. atromarginatum* y se distingue de estas por su color azulado a gris moteada con blanco, concha delgada u con nodos bien marcados aunque con gran variación en todos estos caracteres. Este trabajo consta de dos partes: análisis de la variación regional de la concha para lo que se realizaron muestreos en tres localidades de Zihuatanejo, Guerrero y análisis de muestras de colecciones considerando todo el intervalo de distribución geográfica. Se utilizaron técnicas paramétricas, de morfometría tradicional y morfometría geométrica.

Las conchas tienen una coloración significativamente más oscura en la parte dorsal que en la ventral y son más oscuras en Caleta de Chon pero también son de menor talla y más delgadas. Varias de las medidas de la concha mostraron relaciones alométricas entre ellas siendo el eje de crecimiento (longitudinal) con el que se relacionan principalmente. Los resultados se mantienen a nivel regional pero en algunos casos se pueden establecer poblaciones fenotípicamente distinguibles del resto. La variación siempre se encuentra concentrada en la abertura lo que hace pensar que la concha es más bien una estructura modular, con el ápice sumamente restringido y la abertura una región altamente plástica.

Los cerítidos son un grupo con una gran variación fenotípica, lo que ha generado grandes problemas taxonómicos, la mayor parte de la variación es introducida por el ambiente y muy probablemente sean las microcondiciones (efecto de área) los factores más importantes. Aun quedan muchos aspectos por dilucidar en el establecimiento del fenotipo de las conchas entre ellos las presiones ejercidas por depredadores y la crisis con otras especies; lo cual representa un problema taxonómico complejo.

ABSTRACT

Shell morphological variation is an interesting biological phenomenon because it shows great variability. *Cerithium* genus has a complex taxonomic history; its species have wide geographical distributions with exceptional phenotypic variation. The main goal of this work was to describe and analyze the morphological change of *Cerithium maculosum* at both, local and regional scale, assuming that the environment is determinant in its morphological variability. Fieldwork was conducted in Zihuatanejo, Guerrero to study the local scale, while scientific collection evaluations of all the species distributed from Baja California to the Galapagos Islands were carried out to study the regional scale. Variation was measured with geometric morphometrics and traditional morphology techniques. The shell was darker dorsally rather than ventrally, but no environmental correlation was found. The anatomy of the shell was highly allometric and was correlated to the longitudinal axis of the organism. Most of the variation was focused in the shell aperture but was not correlated with any environmental factor. It seems that Effect Area (variations due to micro-conditions) is the most convincing hypothesis to explain this pattern.

I INTRODUCCIÓN

1.1 La variación fenotípica

Un fenómeno que ha intrigado a los investigadores desde hace siglos, es la variación morfológica o plasticidad fenotípica intrapoblacional. Este hecho llevó a Darwin a pensar que la variación podría tener significado adaptativo con importancia evolutiva. Todo el conocimiento generado desde entonces ha favorecido la formación de la ecomorfología que: “analiza las diferencias morfológicas y ecológicas intra e interespecíficas, considerando que la ontogenia explica los caracteres a un nivel y la ecología los explica en una forma complementaria” (Vermeij, 2002).

La diversidad morfológica y su origen fomentaron la elaboración del concepto de ventana del desarrollo: “Periodo de tiempo durante la ontogenia en el cual el fenotipo puede expresarse en respuesta a un ambiente cambiante” (Hoverman y Relyea, 2007). Debido a que las novedades evolutivas surgen de la variación dentro de la especie (Mayr, 1963 en Wallace, 2000); las ventanas del desarrollo estrechas limitan la plasticidad fenotípica, disminuyendo la capacidad de adecuarse a un ambiente (Hoverman y Relyea, 2007).

1.1.1 El origen de la variación

El origen de la variación fenotípica puede ser atribuido a factores no adaptativos como enfermedades, lesiones, edad y desarrollo ontogenético; o a otro tipo de factores como adaptaciones ambientales o efectos evolutivos (Zelditch *et al.*, 2004). A nivel fenotípico la variación se clasifica en: continua, merística y polimórfica; ésta última se refiere a la existencia dentro de la población de diferentes fenotipos discretos (Prieto *et al.*, 2003). La variación continua es aquella que presenta infinitos estados de carácter (ej. la altura); mientras que la variación merística es la relacionada con el aumento o disminución de partes o estructuras determinadas (Wallace, 2000).

Los caracteres fenotípicos pueden ser alterados por diferentes mecanismos (físicos, químicos o biológicos) en dos escalas temporales: ontogenética y filogenética (Vermeij, 2002). En el desarrollo ontogenético la variación puede estar controlada por procesos epigenéticos débiles y crónicos que originan ecofenotipos (Wallace, 2000).

La aparición de una característica en la ontogenia no determina la expresión completa de un fenotipo, ya que cada carácter posee una trayectoria de cambio parcialmente independiente (Hoverman y Relyea, 2007). Además la presencia de variación viene acompañada de modificaciones en otras características, fenómeno conocido como integración fenotípica (Merilä y Björklund, 2004). Hay que considerar que las diferencias morfológicas incluyen autoapomorfías y simplesiomorfías (Foote, 1997), por lo que los resultados deben de tener amplio respaldo experimental, teórico o empírico al momento de analizarlos.

Si bien la variación fenotípica es individual e inmediata, puede heredarse y difundirse entre la población mostrando efectos en las poblaciones (Hoverman y Relyea, 2007); mientras que los procesos que moldean el fenotipo por selección natural en la escala de tiempo evolutiva

son en general eventos aislados y de fuerte impacto sobre el fenotipo (Vermeij, 2002). Existen claros ejemplos de esto en el registro fósil, aunque las variaciones fenotípicas son difíciles de distinguir y son consideradas como adaptaciones o deterioro del material. Por ejemplo, se ha visto que en los paleoambientes inestables la morfología de los organismos permanece prácticamente igual a lo largo de periodos geológicos de tiempo considerables, mientras que en ambientes estables ocurre exactamente lo contrario. Sin embargo en algunos casos el ambiente no es una causa suficiente en algunos casos para explicar la variación fenotípica (Kaim, 2002).

Existen otros factores bióticos que generan variación fenotípica (ej. afiliación taxonómica y conducta) pero siempre con un componente ambiental (Barnes, 2005). Por ejemplo la depredación dependiente de la frecuencia (los fenotipos más atacados son los más comunes), promueve la aparición de nuevos fenotipos (Bond y Kamil, 2002). La edad también puede ser un factor que incida sobre la aparición de variación pues organismos más viejos suelen diferir en tamaño y número de estructuras que permiten evadir la depredación (Urabe, 2000).

El contexto ecológico y ontogenético de los individuos varía espacial y temporalmente, lo cual afecta su desarrollo y distribución geográfica (Vermeij, 2002). Los gradientes ambientales actúan sobre prácticamente todos los caracteres de los organismos (Tanaka y Maia, 2006), aunque también ambientes estables pero diferentes pueden dar origen a diferencias fenotípicas (Cameron y Dillon, 1984). Por ello se han investigado ambientes cambiantes y sus biótas en particular los organismos con distribución submareal e intermareal y las adaptaciones para sobrevivir. En estas zonas los factores abióticos pueden funcionar como fuerzas selectivas generadoras de variación (Tomanek y Helmunt, 2002), aunque no de divergencia genética por sí mismos (Nakai *et al.*, 2006).

1.2 La variación fenotípica dentro de los moluscos

Las conchas de los gasterópodos, están restringidas en su forma debido a que la forma previa de depósito de la concha no puede ser alterada, por ello son consideradas como caracteres modulares (Hoverman y Relyea, 2007). Sin embargo, las conchas muestran gran flexibilidad morfológica ya que algunas características de la concha parecen estar más asociadas a las partes blandas de los moluscos que a otros factores (Wagner, 2001a; Nakai *et al.*, 2006). Incluso en los fósiles se puede discernir entre componente filético y ecológico de la variación (Crampton y Gale, 2005), lo que puede generar equivocaciones en la identificación de especies; mientras que en otros casos los errores de identificación provienen del desconocimiento del desarrollo ontogenético generando malas determinaciones (Shimek, 1989).

Las diferencias en la morfología, ya sea por variación plástica o genética, puede incrementar el intervalo de tolerancia a estrés físico (Britton, 1992 en Tanaka y Maia, 2006), lo que en un momento dado puede permitir explorar nuevos ambientes (Janson 1985 y McQuaid, 1996 en Tanaka y Maia, 2006). Por ello se ha propuesto que los caracteres de la concha reflejan

adaptaciones a la presiones ambientales inmediatas, mientras que los caracteres de las partes blandas representan adaptaciones básicas a los modos generales de vida (Hughes, 1986).

La variación morfológica ha generado errores taxonómicos, pues la identificación se realiza con características conchiliológicas (de la concha) altamente homoplásticas (Wagner, 2001a). Los polimorfismos han generado que muchos individuos sean denominados como variantes ecológicas o especies ecotípicas. Las especies estenotópicas o especialistas viven toda su vida sobre un solo tipo de sustrato y su variación se debe a diferencias intraespecíficas (Lindberg y Pearse, 1990).

Diversos procesos biológicos, físicos y químicos pueden contribuir en el moldeado de la concha; las ornamentaciones, muescas, canales y otros elementos anatómicos de la concha son reflejo de posiciones constantes que permiten el libre flujo del agua. También pueden ser reflejo de periodos de crecimiento irregular (Hammer,1999; Urabe, 2000). La ornamentación es tan plástica que puede ser alterada por la disponibilidad de comida (Vermeij, 2002) o la formación de gónadas (Awaji y Hamano, 2004).

Es probable que la tasa metabólica determine algunas características de la concha (Vermeij, 2002). Pero las condiciones a las cuales está expuesto el molusco durante su desarrollo inciden sobre la forma del manto, y éste a su vez sobre características conchiliológicas (Vermeij, 2002). Se sabe además que la protoconcha (concha embrionaria postlarvaria) está afectada por genes diferentes que los de la teleoconcha (concha en la que el individuo vive) por lo que el tiempo juega un papel importante en el fenotipo final (Urabe, 2000).

Las interacciones biológicas tienen un papel importante en el mantenimiento de la plasticidad (Hoverman y Relyea, 2007). Por ejemplo, en la depredación, el caracol marino *Strombus gigas* las poblaciones incrementan su longevidad y tamaño respecto a los individuos que no viven agregados pues la agregación disminuye la depredación (Ray y Storer, 1994). También la presencia de depredadores incrementa el grosor y tamaño de la concha de *Littorina sitkana* (Boulding *et al.*, 1999).

En el caso de la dieta, se ha visto que ésta tiene diferentes efectos sobre el tiempo de asentamiento de las larvas de diferentes especies (Mann y Gallager, 1985). Esta variación en la velocidad de asentamiento y metamorfosis de la larva hace variable la ventana del desarrollo de *Turbo sarmaticus* (Foster *et al.*, 1999), no así en *Arctica islandica* donde la dieta no tiene ningún efecto alguno (Witbaard, 1996).

Además de los factores mencionados, la variación morfológica ocurre también como respuesta a las condiciones topográficas (Lindberg y Pearse, 1990). Por ejemplo, las conchas pueden variar su escultura de lisa a acanalada dependiendo del tipo de sustrato sobre el que vivan (Urabe, 2000). Otras variables abióticas como la temperatura y corriente afectan la talla de

diversos gasterópodos (Alfaro y Carpenter, 1999; Pechenik *et al.*, 2003), mientras que en los turritélidos la talla está directamente relacionada su tasa de crecimiento (Teusch y Guralnick, 2003). También se ha mostrado que la distribución vertical afecta el tamaño de la concha mostrando una tendencia a aumentar en las zonas de marea alta (Vermeij, 1974).

Otro aspecto a considerar en los estudios de variación es que en muchas ocasiones las colectas incluyen conchas muertas que carecen de las partes blandas del organismo. Las conchas pueden permanecer en el piso oceánico por un año o más sin sufrir deterioros, incluso en mares con alta actividad biológica; además se sabe que la disolución de las conchas está determinada por la química de los sedimentos y las condiciones físicas, sin embargo el efecto a largo plazo puede modificar sustancialmente la morfología y coloración de las conchas (Lescinsky *et al.*, 2002).

Actividades antropogénicas pueden inducir cambios morfológicos en las partes blandas de los moluscos, por ejemplo los desechos orgánicos de la agricultura, como el tributil-estaño pueden cambiar las proporciones sexuales de las poblaciones de *Nucella lapillus* (Følsvik *et al.*, 1999).

Toda esta variación tiene además una base genética relativamente bien conocida. Un fenómeno común entre los bivalvos es la presencia de heterosis por epistasia en el crecimiento, particularmente en las etapas juveniles (donde el fenotipo tiene mayores probabilidades de ser modificado) (Hedgecock *et al.*, 1996). Por su parte, el bivalvo *Agropecten irradians* tiene una coloración y número de costillas determinados genéticamente (Kraeuter *et al.*, 1984).

Existen otros casos donde la variación fenotípica no puede ser atribuida a las causas analizadas. *Littoraria angulifera* mostró variación intra e interpoblacional en los manglares de Brasil (*Avicennia* y *Rhizophora*), en donde, la variación en la longitud de la concha estuvo más relacionada con las reservas de agua del molusco que con las variables bióticas y abióticas usadas (Tanaka y Maia, 2006). Sin embargo, hacer grandes generalizaciones es difícil pues en poblaciones de *Littoraria intermedia* la depredación parece ser la explicación más frecuente para polimorfismos locales de poblaciones normalmente monomórficas (Cook y Bridle, 1995).

Dado que todos estos factores pueden incidir en el fenotipo de la concha, algunos investigadores proponen eliminar la taxonomía basada en caracteres conquiliológicos (Ponder y Linberg, 2008, Angel Valdes *com. pers.* 2009). Existen especies con tal variedad regional de la concha, que deberían de ser clasificados en diferentes especies (Olivier y Järnegren, 2004). Actualmente, la conquiliología tradicional y el análisis de la anatomía interna suelen ser más que suficiente para identificar una especie. En el caso de los gasterópodos, dos caracteres adicionales son la estructura de la protoconcha y la forma de la rádula (Köler y Glaubrecht, 2003).

Es una creencia común que la concha de organismos adultos ofrece menos información filogenética que la anatomía interna, la mineralogía de la concha o la anatomía de la protoconcha (Wagner, 2001b). Wagner (2001b) menciona algunos autores que aseguran que las conchas adultas reflejan gran cantidad de homoplasia, mientras que las protoconchas tienden a cambiar mucho menos que las conchas adultas. Estudios empíricos demuestran que los rasgos de las conchas algunas veces varían entre los individuos de la misma población (Wagner, 2001b). Por todo esto los morfotipos que son reconocidos a ojo o usando otras medidas biométricas, presentan las mismas ventajas y desventajas de la identificación tradicional; los morfotipos son en general deliberadamente concebidos de forma que cortan a través de la línea filogenética (Foote, 1997). Algunas controversias taxonómicas de grupos muy particulares han tenido que ser resueltas mediante el uso de marcadores moleculares (Kristensen *et al.*, 1999).

1.2.1 La coloración

La visión adaptacionista ha asignado una función específica a cada carácter. Sin embargo, no todos estos caracteres han resultado cumplir la función biológica que se suponía desempeñaban. Incluso existen ejemplos en los que el carácter no cumple ninguna función y su existencia es producto de restricciones alométricas, ontogenéticas ó filogenéticas (Gould y Lewontin, 1979).

La coloración de los organismos ha sido un carácter controversial, pues se le atribuyen diversos papeles biológicos. En el caso de los animales los resultados son diversos, ya que el color puede fungir como advertencia (coloración aposemática), camuflaje (coloración críptica), incentivo en la elección de pareja (selección sexual) o como disipador de efectos adversos del medio abiótico (selección fisiológica y/o selección climática) (Sokolova y Berger, 2000).

Los estudios clásicos sobre el carácter adaptativo de la coloración se han realizado en mariposas, aves y algunos mamíferos (Futuyma, 1998). Durante años biólogos como F. Dobzhansky y E. Mayr pensaron que la coloración de los caracoles no tenía valor adaptativo (Davidson, 2002). Esta idea cambió a partir de los estudios de Cain y Shepard (1950) quienes demostraron que las poblaciones del caracol *Cepea nemoralis* tienen fenotipos y genotipos relacionados directamente con el de hábitat y la posibilidad de evadir depredadores (Davidson, 2002). Existe interés por el estudio de la plasticidad fenotípica como respuesta adaptativa a gradientes de factores físicos (Estes *et al.*, 2005) y biológicos (Soares *et al.*, 1999; Trussell y Etter, 2001; Kirby, 2004); aunque algunos evolucionistas continúan opinando que el color es un carácter selectivamente neutro (Ekendahl y Johannesson, 1997). La hipótesis más común sobre la función de la coloración, es que sirve como camuflaje ante depredadores visuales; aunque también se ha propuesto a la selección climática como agente diversificador del fenotipo (Cameron y Dillon, 1984).

Aún se desconocen muchos aspectos de la formación de la concha (Meinhardt, 1998). La concha es secretada por el manto alrededor del labio externo. Está formada por la acumulación de capas de cristales de carbonato de calcio en un 95% y de proteínas viscoelásticas en un 5%; estas capas son acomodadas por proteínas específicas aun no caracterizadas. Las capas alternan su orientación formando una estructura laminar-cruzada que puede transformarse en calcíta y posteriormente en aragoníta, provocando diferentes efectos sobre la coloración y dureza de la concha (Marin *et al.*, 2001; Lin *et al.*, 2006).

En las clases Bivalvia y Gastropoda existen especies de gran colorido y complejidad en los dibujos de sus conchas (Hughes, 1986; Whiteley y Owen, 1997). En ocasiones es posible encontrar pigmentos como pirroles y clorofila que brindan parte de la coloración (Tajima *et al.*, 1980 en Lindberg y Pearse, 1990). La coloración y patrones de dibujo de la concha son caracteres poco recomendados para realizar identificación taxonómica, pues son rasgos lábiles y las variaciones geográficas pueden ser inducidas por condiciones ecológicas locales (Gittenberg *et al.*, 2004). Sin embargo, continúan siendo utilizados (Abbot y Dance, 2003).

Los parecidos fenotípicos entre los morfos abren la posibilidad de que existan zonas de hibridación donde pueden encontrarse nuevas especies (Cruz, 2004; Chiba, 2005). También favorece la existencia de especies crípticas no reportadas y cuya identificación sólo puede ser validada mediante métodos morfométricos o moleculares (Shimek, 1989, Ridgway *et al.*, 1999; Véliz *et al.*, 2003; Genner *et al.*, 2004). Las diferencias entre los morfos de una misma especie en una amplia zona pueden favorecer la formación de barreras ecológicas y promover especiación simpátrida (Johannesson, 2003).

La coloración, al igual que la morfología (los dos componentes mas importantes del fenotipo de los gasterópodos) son afectadas por varios factores. En los casos de *Lottia asma* y *Lottia digitalis* las diferentes algas entre las que viven, determinan la coloración de las conchas (Lindberg y Pearse, 1990). También puede ser una combinación de factores ontogenéticos y ambientales como en *L. digitalis*; donde los adultos son más claros por infecciones micóticas o el desgaste (Byers, 1989).

Al igual que la morfología, la coloración también tiene un componente genético. Por ejemplo en *Thais emarginata*, el control de la coloración de fondo está determinado por tres alelos, mientras que el de las bandas es independiente (Palmer, 1984); otro ejemplo es el caracol *Bradybaena pellucida* que con un sistema mendeliano un gen-dos alelos, forma los patrones de bandeo (Asami *et al.*, 1997). También existen casos estrictos de determinación genética de la coloración (Winkler *et al.*, 2001; Yusa, 2003; Brake *et al.*, 2004) aunque en la mayor parte de la literatura revisada se registra un pequeño control genético de la misma (Lindberg y Pearse, 1990).

El papel de la coloración y los mecanismos que mantienen su variabilidad dentro de las poblaciones es confuso. Puede verse afectado por la densidad, la competencia y/o las características del microhábitat como en el género *Mandarina* (Chiba, 1999). En cuanto a la depredación selectiva, Sokolova y Berger (2000) han encontrado que hay una correlación entre los depredadores y el hábitat con la coloración de la concha de *Littorina saxatilis*; aunque la determinación de una preferencia por el microhábitat es muy discutible (Crowe y Underwood, 1998).

En *Cepea nemoralis* la coloración varía con el hábitat y tiene un valor selectivo (Wilson, 1996); aunque diferentes depredadores responden diferencialmente a la coloración críptica (Ekendahl, 1998). La coloración del caracol *L. saxatilis* está asociada al tipo de sustrato y nivel de marea; aun cuando las poblaciones estén altamente diferenciadas genéticamente y su nivel de polimorfismo sea moderado (Ekendahl y Johannesson, 1997; Sokolov *et al.*, 2003).

El sustrato juega un papel importante en el establecimiento de las larvas y el fenotipo adulto (Stoner *et al.*, 1996; Kay, 2002). En especies terrestres como *Helix aspersa* la variación de la coloración está correlacionada con el tamaño de la concha, de la puesta y del huevo (Madec *et al.*, 2000). Mientras que en el caracol terrestre *C. nemoralis* el origen y permanencia del polimorfismo no están claros aún (Cook y Gao, 1996).

Además, existe la variación temporal o “efecto de área” que genera una distribución en parches de los diferentes fenotipos de color (Cook *et al.*, 1999); por ejemplo, las diferentes coloraciones de trece especies presentan zonación relacionada con la termorregulación (Stirling, 1982). En este tipo de patrones lo que parece ser más importante son las microcondiciones locales aun en distancias cortas (Cameron y Dillon, 1984); aunque los fenotipos pueden estar respondiendo más a una selección del hábitat (O`zgo, 2005). Estos resultados se mantienen significativos incluso a nivel metapoblacional (Schweiger *et al.*, 2004).

Por otra parte, los fenotipos de *Cepaea vindobonensis* están relacionados con gradientes climáticos, principalmente el fotoperiodo asociado al cambio de altitud y latitud. En este caso los individuos meridionales fueron más claros que los septentrionales (Honek, 2003).

La mayoría de los estudios sobre el tema han sido realizados en regiones frías de Europa y Norte América. El conocimiento del filo Mollusca en México es en general escaso y se concentra sobre especies carismáticas o de interés comercial (Aldana-Aranda y Baqueiro, 2000); por ello existen pocos estudios sobre aspectos ecológicos (Zamorano *et al.*, 2004) o evolutivos (Valdéz y Villalobos, 1982; Góngora-Gómez *et al.*, 2004). Además, las colecciones nacionales aún distan de

funcionar óptimamente y de ser una muestra significativa de la diversidad de este país (Naranjo-García, 2003).

El esclarecimiento del papel biológico de la variación fenotípica es un tópico importante dentro de la biología y particularmente dentro de la malacología. La gran cantidad de factores que influyen sobre la concha, así como los papeles biológicos que parece desempeñar la variación, obligan a considerarla como una estructura multicarácter (Ghalambor *et al.*, 2003).

1.3 Los cerítidos

El clado de los cerítidos contiene catorce familias y más de 200 géneros que viven en aguas marinas, estuarinas y dulces. La familia Cerithiidae pertenece al clado Caenogastropoda pero la literatura tradicional la agrupa dentro los mesogasterópodos (Keen, 1971). Los miembros marinos forman un grupo monofilético, no así los miembros dulceacuícolas por lo que las relaciones filogenéticas no son claras (Lydeard *et al.*, 2002). Presentan desarrollo larvario con fase planctónica, aunque algunas especies tienen desarrollo directo. La mayoría de las especies alcanzan la madurez sexual en un año y al parecer mueren poco después de la reproducción. Las puestas están envueltas por una cápsula hialina embebida en una delgada matriz gelatinosa y depositada en largas cadenas filamentosas (Houbrick, 1992); el hermafroditismo es raro (Heller, 1993).

Aparecieron en el registro fósil desde el Jurásico y alcanzaron su mayor riqueza durante el Eoceno (Houbrick, 1974). El género *Cerithium* fue propuesto por Bruguière en 1789; la mayoría de las descripciones válidas han sido propuestas por paleontólogos, lo que ha generado una gran cantidad de homónimos y sinónimos; por ejemplo existen especies que tienen hasta 23 sinónimos, algunos asignados desde épocas pre-lineanas. Todas están basadas en características conquiliológicas: largo, ancho, abertura, número de vueltas, de costillas axiales, número de nudos en la última vuelta de individuos adultos. En pocos casos se han utilizado caracteres de anatomía interna, como rádula, posición y/o tamaño de los órganos internos, coloración de partes blandas y características ultraestructurales de la concha (Houbrick, 1974, 1992, 1993).

Aunque es incorrecto basar toda la clasificación sólo en estructuras de la concha, el uso de la rádula como carácter específico es erróneo y no debe de dársele tanto peso (Houbrick, 1992). En el caso de la protoconcha casi nunca se encuentra y se conoce poco, incluso en los ejemplares juveniles (Houbrick, 1974; 1975; 1992). A menudo el estado taxonómico de los morfos es incierto y la determinación ha sido resuelta mediante técnicas moleculares (Boisselier-Dubayle y Gofas, 1999).

Varias de las especies tienen distribuciones amplias y presentan gran variación que no se encuentra reportada en la bibliografía. El significado de esta variación parece ser un reflejo del

micro hábitat y la preferencia por un sustrato. La escasez de trabajos sobre esta familia está directamente relacionada con la dificultad que implica su determinación (Houbrick, 1992).

A menudo la variación se encuentra circunscrita a un área y está asociada a la presencia de congéneres con distribuciones traslapadas (formando mosaicos de especies con zonas de hibridación), por lo que la existencia de subespecies es común. Los cerítidos suelen ser abundantes y pueden vivir en una amplia gama de sustratos y profundidades, aunque la mayoría son intermareales (Houbrick, 1992; Prieto *et al.*, 2003).

Ordenamiento taxonómico y diagnosis según Keen (1971)

Phylum Mollusca

Clase Gastropoda

Subclase Prosobranchia

Orden Mesogastropoda

Superfamilia Cerithiacea

Conchas alargadas y con muchas vueltas, el canal anterior más o menos bien desarrollado y usualmente algo torcido. La mayoría marinos, algunas especies acostumbradas a aguas salobres.

Familia Cerithiidae Férussac, 1819.

Las formas marinas de tamaño pequeños a medio.

Subfamilia Cerithiinae

Conchas robustas, de varios colores, el canal anterior bien desarrollado.

Género *Cerithium* Bruguière, 1789

El género fue aceptado en 1978 en el *Bulletin of Zoological Nomenclature* teniendo como especie tipo a *Cerithium adansonii*. El comité de nomenclatura además reconoce la tortuosa historia del género y las dificultades sistemáticas internas (Comisión de Nomenclatura Zoológica, 1978). El nombre existe desde 1616 y fue propuesto por Fabius Columna y posteriormente adoptado por Adanson en 1757; sin embargo fue Bruguière el primero en usar el nombre en forma binomial (Houbrick, 1973).

El género presenta conchas de ovadas a fusiformes, escultura de gruesa a fina, a menudo con costillas espirales irregulares que varían de punteadas a nodulosas, esculpida por várices irregulares y costillas axiales. Las várices están dispersas a intervalos a lo largo de la espira; existe una várice prominente en la última vuelta opuesta al labio externo. Opérculo córneo (quitinoso), delgado, oval, con espirales y núcleo excéntrico (Houbrick, 1974; 1992). Protoconcha pequeña y usualmente ausente en los adultos. Periostraco incoloro y delgado (Houbrick, 1974; 1992). Su abertura es circular a oval y crenulada en el labio externo. Canal anal distinguible y moderadamente extendido, constreñido, reflejado ligeramente hacia el canal sifonal. La porción

basal del labio externo proyectada sobre el canal sifonal. El canal sifonal de longitud media y proyectado hacia la izquierda. La columela ligeramente curvada y lisa, excepto por el surco anal; el callo se dispersa moderadamente sobre el área parietal (Houbrick, 1974; 1992) (Fig. 1).

El borde del manto es bilobulado, con pequeñas papilas creciendo en el lóbulo interno. El color corporal de la cabeza-pie y la región palial varía entre especies e incluso entre poblaciones de la misma especie. Cabeza con un ancho hocico o probosis, ojos en la base de pequeños tentáculos (Houbrick, 1974; 1992).

Los aparatos digestivos están altamente especializados en el almacenaje y transporte de partículas pequeñas; todas las fuentes consultadas concuerdan en que se trata de un género herbívoro micrófago, la mayoría parece alimentarse de detritos de algas, diatomeas y otras microalgas (Houbrick, 1974;1992). La cinta radular larga y taenioglosa (2-1-1-1-2), sin dimorfismo sexual entre las rádulas. Las glándulas salivales pasan a través del anillo nervioso; glándula esofágica presente. Estómago presente con saco del estilo hialino, presenta además escudo gástrico. Consumidor de detritos algales (Houbrick, 1974; 1992).

La glándula del propodio presente; las hembras poseen una ranura de desove en la parte derecha del pie. Gonoductos paliales abiertos, oviducto palial con una larga bolsa espermatóforo y un pequeño receptáculo seminal ubicado posteriormente en la lámina medial. Afálico y dioico. El esperma es dimórfico y transferido por espermatóforos. Las cápsulas de los huevos depositadas en masas (filamentosas) gelatinosas. Desarrollo totalmente en cápsulas o con larva libre nadadora de tipo véliger. El osfradio es alargado, estrecho, bipectinado y comprimido en delgadas hojas. La glándula hipobranquial bien desarrollada (Houbrick, 1974; 1992 y 1993).

La mayoría de las especies se encuentran en densas poblaciones y son presa de diferentes animales, incluyendo: aves, peces, otros moluscos y crustáceos (Houbrick, 1974; 1992). Las conchas de estos organismos suelen ser utilizadas por cangrejos ermitaños, los cuales, escogen las conchas por su tamaño, peso, forma, sexo y madurez reproductiva (Turra y Denadai, 2004; Dominciano y Mantelatto, 2004). Algunos individuos logran escapar a los ataques de los ermitaños y reparan sus conchas, dejando huellas indicadoras de depredación (Cadee *et al.*, 1997).

La región con mayor riqueza específica es el Indo-Pacífico, donde se estima que se encuentra el 70 % de las 60 especies admitidas para este género (Houbrick, 1992). En el este del Pacífico tropical existen de once a doce especies, de las cuales seis están reportadas para México (Keen,1971). Por ser conspicuos son utilizados como indicadores de contaminación (Bu-Olayan y Thomas, 2001).

Subgénero *Thericium* (Monterosato, 1890)

Escultura con hilos y costillas irregulares, varios nódulos y cuentas sobre una débil línea axial. La sutura lisa, no ascendente hacia la abertura. La abertura del canal posterior pequeña a ausente; canal anterior varía de estrecho a abierto.

Cerithium (Thericium) maculosum Kiener, 1841. (Sinonimia *C. alboliratum* Carpenter, 1857). Algunas veces confundida con *C. adustum* cuya concha es más estrecha en su contorno y su distribución es septentrional, también ha sido confundida con *C. atromarginatum* y al parecer la descripción de *C. alboliratum* corresponde a un estado juvenil de *C. maculosum* (Fig. 1).

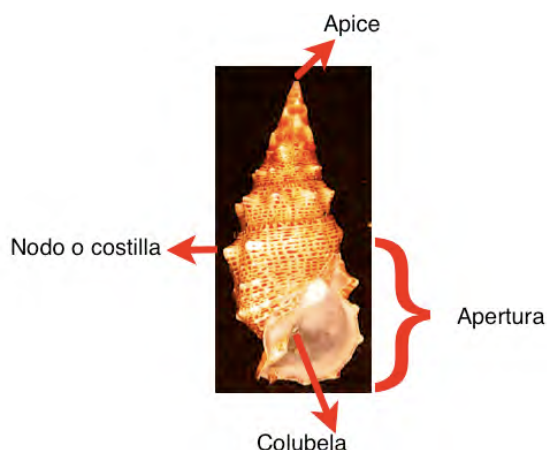


Figura 1.- Rasgos conchiliológicos de *Cerithium (Thericium) maculosum*.

La concha es de color azulado a gris, moteada con blanco. Altura hasta de 50 mm; diámetro hasta 23 cm. Reportada desde Bahía Magdalena, Baja California a través del Golfo de California y sur de Mazatlán e Islas Marías, México hasta Costa Rica; existen registros en Islas Galápagos. Tiene gran afinidad por las rocas. Presenta una gran variación fenotípica, sobre todo en la coloración y forma de la abertura (Keen,1971) (Fig. 2).

Entender los procesos involucrados en su variación tiene repercusiones sobre el conocimiento genético, taxonómico, ecológico y evolutivo de los moluscos y los invertebrados que habitan en las costas de México.

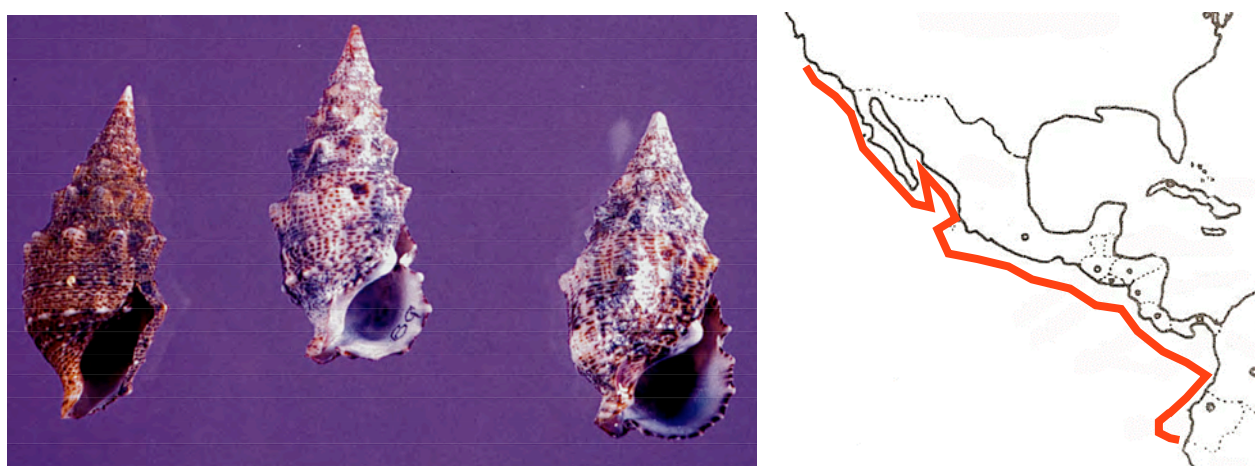


Figura 2.- Variación fenotípica de *Cerithium maculosum* (izquierda) y mapa con su distribución actual en rojo (derecha).

1.4. Nuevos enfoques de estudio dentro de la morfometría.

El enfoque geométrico para cuantificar la variación ha adquirido gran popularidad, aunque los métodos morfométricos tradicionales siguen siendo utilizados por ecólogos, taxónomos y fisiólogos (Shimek, 1989). Sí bien ambas técnicas tienen ventajas y desventajas, la decisión de elegir entre una y otra metodología recae completamente en los objetivos del estudio (Shimek, 1989). En el caso de análisis malacológicos se ha propuesto una terminología específica para diferenciar **forma** (diferentes apariencias de la concha), de **morfo** (combinación de diferentes caracteres conculiológicos no necesariamente heredables) (Gardner *et al.*, 1995); en este trabajo ambas palabras se usarán indistintamente.

La morfometría tradicional tuvo sus primeras aplicaciones en la ictiología, rama de la biología donde probablemente se usa más intensamente (Meléndez, 2002). Para una revisión histórica se recomienda consultar la publicación de Rivera-Cázeres (2009). La morfometría tradicional es conocida también como morfometría multivariada o biometría multivariada. Se basa en el uso de ángulos, longitudes y proporciones a partir de las cuáles se infiere la forma con una pérdida de información considerable. Posteriormente todas estas medidas son comparadas con otras características como peso, edad, sexo (Baltánas, 2008). Se puede hablar de dos escuelas: la de Huxley-Jolicoué o morfometría tradicional, concentrada en los patrones de covariación entre caracteres en un estado de desarrollo particular (y que se ajusta a la ecuación de una recta $y=a+bx$); y la escuela encabezada por Gould-Mosimann enfocada en la relación entre la forma y el tamaño sin darle atención particular a la alometría, la cual puede definirse como el crecimiento diferencial de las partes del cuerpo en un organismo durante el desarrollo o como cualquier tipo de crecimiento no isométrico (Gershenowies, 2007).

La morfometría es categorizada por el tipo de datos que usa:

- Estática o intraespecífica, analiza la covariación de caracteres de individuos de una misma especie en un estado ontogenético determinado.
- Interespecífica, estudia los cambios morfológicos entre especies del mismo clado en etapas del desarrollo determinadas.

A partir de estos análisis se puede determinar la presencia de restricciones al desarrollo. Maynard Smith (1985) las define como sesgos en la producción de variantes fenotípicas causadas por la estructura, carácter, composición o dinámica del sistema de desarrollo (Anderson y Roopnarine, 2005). La geometría morfológica permite la completa separación del tamaño y forma de las estructuras medidas, segregando la forma en sus componentes uniformes y no uniformes; además permite evidenciar las diferencias morfológicas (Anderson y Roopnarine, 2005). La variación puede ocurrir dentro de diferentes ambientes, pero también puede haber dentro de un mismo ambiente (Tang y Roopnarine, 2003). La aproximación geométrica requiere un número previamente fijo de elementos a considerar y lo deben de poseer todos los especímenes

analizados. La morfometría geométrica presenta ventajas sobre los análisis tradicionales de distancia, ya que proporciona un análisis más detallado, robusto y coherente. La variabilidad morfológica es una propiedad esperada de los organismos complejos y es un elemento esencial del fenómeno evolutivo (Maynard Smith, 1994).

1.5 Justificación

Los estudios malacológicos en México aun son pocos sobre todo si consideramos que en nuestro país hay cuatro regiones zoobiogeográficas y un litoral extenso. Si bien hay muchos esfuerzos sobre biodiversidad, en especies comerciales o en peligro de extinción, los estudios sobre fisiología, biogeografía o evolución son escasos por no decir inexistentes. Este trabajo pretende no sólo identificar los factores que generan la variación de *C. maculosum* si no también ampliar la gama de estudios realizados sobre los moluscos.

1.6 Hipótesis y Objetivos

Considerando todo lo anteriormente expuesto, se plantearon las siguientes hipótesis:

La variación fenotípica de la concha de *Cerithium maculosum* está relacionada con la profundidad, tipo de sustrato y temperatura, parámetros que varían a lo largo de su distribución (incluyendo las localidades elegidas) y que pueden explicar la gran variación que presenta esta concha.

La variación fenotípica de *Cerithium maculosum* es igual a nivel local y a nivel regional y ocurre en todos los elementos de la concha por igual.

Cerithium maculosum y *C. adustum* son dos especies distinguibles fenotípicamente

Para responder estas preguntas se plantearon los siguientes objetivos:

- ❖ Analizar la variación fenotípica (color-forma) de las poblaciones de *Cerithium maculosum* en tres localidades (Playa las Gatas, Caleta de Chon y Pango Volteado) de Zihuatanejo, Guerrero, y a lo largo de toda su distribución (Golfo de California- Islas Galápagos) para determinar si existen algún patrón en está.
- ❖ Determinar si existe algún factor abiótico (temperatura, profundidad, tipo de sustrato y latitud) que determinante la variación fenotípica de *C. maculosum*.

Y los siguientes objetivos particulares

- ❖ Cuantificar la variabilidad de la concha de *Cerithium maculosum* por población.
- ❖ Analizar la distribución de los morfotipos en tres localidades contrastentes (profundidad, temperatura y tipo de sustrato dominante) de Zihuatanejo, Guerrero.
- ❖ Comparar la variación fenotípica presente en toda la distribución de la especie.

II. Material y Métodos

Este trabajo está compuesto de dos partes, la primera analiza la variación de la concha de *Cerithium maculosum* en una escala espacial y temporal muy precisa; para ello se realizaron muestreos en tres localidades de Zihuatanejo, Guerrero. La segunda parte consistió en el análisis de muestras de colecciones especializadas abarcando todo el intervalo de distribución geográfica de la especie. Si bien se han hecho varios estudios de variación sobre diferentes especies de caracoles, no es común que se asocie y analice la variación completa del fenotipo (forma y coloración), por lo que en este trabajo se analiza la apariencia completa de la concha (Gardner *et al.*, 1995).

2.1 Metodos de Campo.

2.1.1 Zona de estudio a nivel regional

Los muestreos se hicieron en tres localidades de Zihuatanejo, Guerrero, México (Playa las Gatas, Caleta de Chon y Pango Volteado), dentro del municipio de José Azueta (INEGI, 2003). El clima en la zona es del subtipo Aw(w)i, cálido subhúmedo con lluvias en verano. Las temperaturas máximas se presentan durante junio y agosto (meses de canícula); la temperatura media es de 26.3 °C y la precipitación anual es de 1,102.1 mm (García, 1973). Las mareas tienen una amplitud promedio de 51 cm y un máximo de 60 cm (Pérez, 1967). Todas las localidades se encuentran cercanas a la bahía de Zihuatanejo (17°37'7.4"N y 101°33'8.7"O; Fig. 2). Esta parte del trabajo queda circunscrita en la región geográfica denominada Pacífico Tropical Mexicano (López-Gómez, 2001) y que corresponde a la Provincia Zoogeográfica Panámica (Wye, 2000).

Las localidades elegidas presentan condiciones contrastantes de luz, temperatura, oleaje, profundidad y tipo de sustrato:

Playa las Gatas.- Caracterizada por tener fondo somero (profundidad máxima de 5 m) y fondo de tipo rocoso con algunos pequeños cabezos de coral.

Caleta de Chon.- Cuenta con un crecimiento coralino y algunas zonas de arenal y roca, en su parte más profunda alcanza los 15 m de profundidad (García-Martínez, 2004).

Pango Volteado.- Esta localidad se encuentra ubicada entre las dos localidades mencionadas; dominada por sustrato rocoso y con algunos pequeños cabezos de coral, la profundidad va desde dos hasta 27 m.

Para este trabajo se realizaron dos salidas al campo (junio 2006 y febrero de 2007). En cada fecha y para las tres localidades se realizó un muestreo por vagabundeo con la ayuda de unidades de buceo autónomo (SCUBA, por sus siglas en inglés). Los organismos recolectados fueron colocados en bolsas marcadas y puestas en una red. En cada punto de colecta se registraron los datos de profundidad, temperatura, sustrato, fauna y flora asociada. Fueron considerados en el estudio organismos vivos, conchas vacías u ocupadas por cangrejos

ermitaños aunque para el análisis fueron separadas en diferentes categorías. La profundidad y temperatura fueron registradas con una computadora de buceo con una incertidumbre de ± 0.1 m y ± 1 °C.

La clasificación del microhábitat se realizó con base en la ficoflora, fauna sésil y tipo de sustrato (roca, arena, coral y fragmentos de diferentes invertebrados denominada "ripio"). Si bien dista mucho de ser una descripción exhaustiva, refleja *grosso modo* las preferencias de los individuos por los microhábitats de la zona (Gardner *et al.*, 1995).

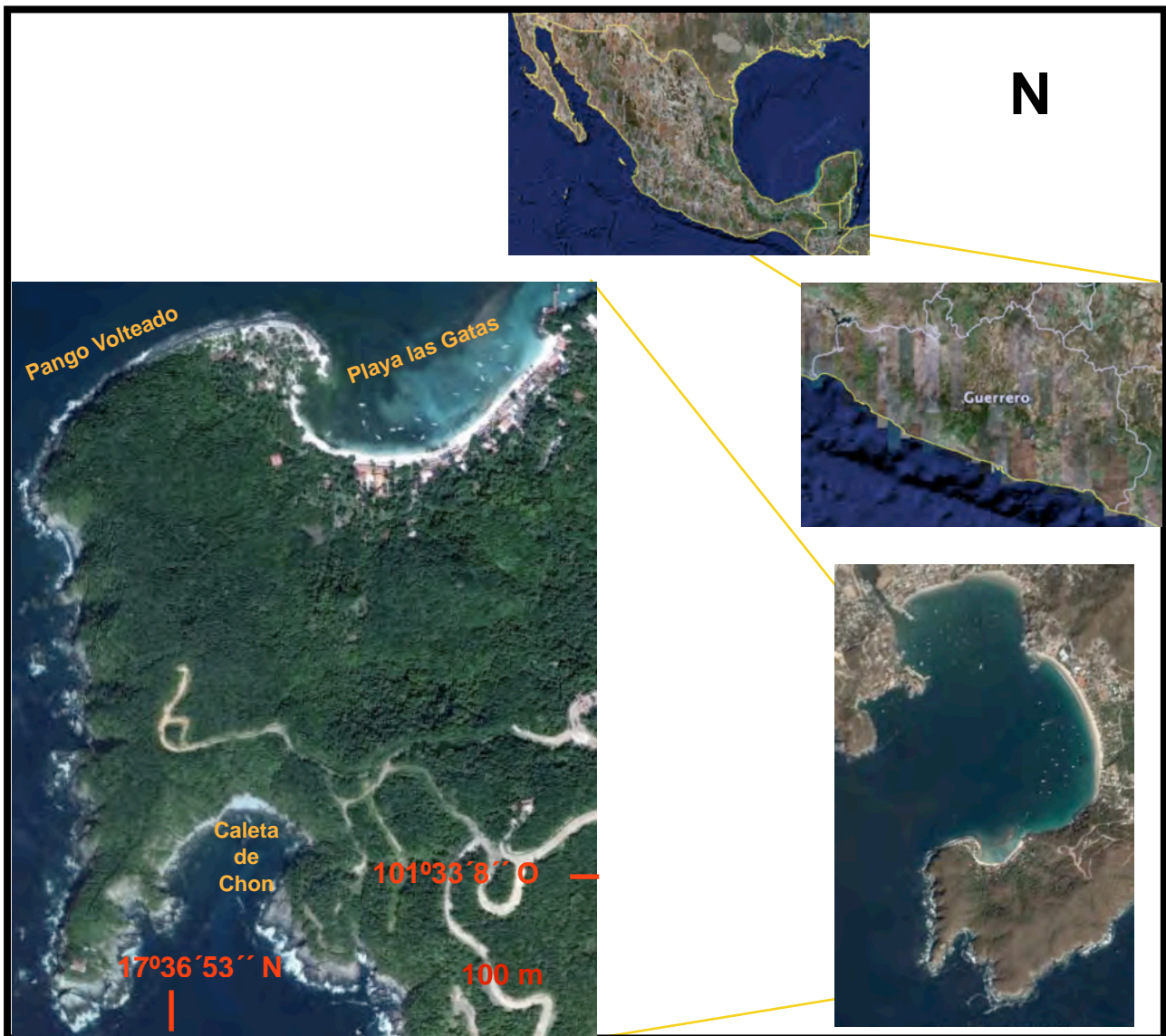


Figura 3.- Ubicación de la zona de estudio a nivel regional.

2.2. Metodología de gabinete

2.2.1 Toma de fotografías

Para adquirir datos morfométricos *in vivo* se usan video y fotografía; como cualquier metodología tiene ventajas y desventajas en costo, precisión y velocidad (Rohlf y Bookstein, 1988). En este trabajo se obtuvieron datos a partir de imágenes fotográficas tomadas con una cámara digital tipo

reflex CANON, modelo EOS 350 (XT para Norteamérica) de 8 megapíxeles. Lo importante en la adquisición de imágenes fotográficas es la estandarización de la toma. Todas las fotografías fueron tomadas en máxima resolución (calidad L de píxel redondeado), con la velocidad de película más baja (ASA 100), diafragma lo más cerrado posible (f 32) y la coloración balanceada para luz de tungsteno. Para evitar un sesgo por parte del fotógrafo, se permitió que la cámara seleccionara la velocidad de obturación tal que la iluminación siempre estuviera balanceada (ni sobre ni sub expuesta). El acercamiento o *close-up* se hizo buscando que los ejemplares abarcaran todo el campo visual.

Todas las conchas fueron colocadas en una bandeja de fondo negro mate (para evitar sombras que pudieran alterar la medición del color). Para tratar de restablecer la coloración que se pierde al almacenarlas, fueron sumergidas en agua hasta cubrirlas por completo; para evitar reflejos se utilizaron lentes polarizadores. La iluminación fue de tipo artificial utilizando dos focos de luz blanca de 100 watts con una inclinación aproximada de 45°. Para tener la referencia de tamaño, todas las conchas fueron fotografiadas con una regla de dos centímetros. El grosor de la concha se midió en el labio externo utilizando un vernier hasta la décima de milímetro más cercana.

2.2.2 Obtención de datos, paquetería y análisis estadísticos a nivel local y regional.

Image SXM (Barret, 2008) es una versión actualizada del paquete SCION IMAGE (paquetería gratuita del National Institute Health, EE.UU.). Permite analizar imágenes en blanco y negro y obtener un valor de tonalidades de gris, que oscila entre 0 (blanco) y un máximo de 256 (negro). Además proporciona los valores de tendencia central de color. Esta metodología ha probado ser de gran utilidad en la evaluación de este carácter (Chiba, 1999). Con el programa **IMAGE-PRO** se obtuvieron las dimensiones conquiliológicas estándar de cada una de las fotografías (Fig. 4, Tabla 1). Se incluyeron medidas “no estándar” como ángulo y estadio de desarrollo, para tener mayor resolución y poder establecer relaciones alométricas (Heller *et al.*, 2005).

Tabla 1.- Medidas conquiliológicas consideradas en el trabajo

1.-Largo concha	4.-Largo espira	7.-Largo Vuelta corporal	10.-Largo sifón	13.-Largo abertura	16.-Grosor
2.-Ancho concha	5.-Anchoespira	8.-Ancho vuelta corporal	11.-Ancho sifón	14.-Ancho abertura	
3.-Distancia entre nodos	6.-Área de concha	9.-Área de abertura	12.-Color promedio	15.-Angulo	



Figura 4 .- Medidas conchiliológicas más usadas (Modificadas de Wilbur y Steneck, 1999 y Kaim, 2002).

Previamente a los análisis estadísticos se revisó la normalidad utilizando el programa **JMP 5** (SAS Institute, 2003). Las mediciones de color son de tipo discreto y no se distribuyeron normalmente, por ello única y exclusivamente a los datos de color se les aplicaron los métodos de corrección según Sokal y Rohlf (1995) ($\sqrt{Y+1/2}$, $\sqrt{Y+\sqrt{Y+1}}$ y $\log(Y)$). Ninguna de las transformaciones ajustó los datos. Sin embargo, debido al tamaño de muestra se optó por aplicar la estadística paramétrica tradicional a los datos sin transformar (Zar, 1999). El resto de los datos (medidas conchiliológicas) mostraron distribución normal.

Para comparar las diferencias de coloración entre la parte dorsal y ventral se utilizó una *t Student* usando **JMP5**. Para comparar la coloración entre localidades (Gatas, Chon y Pango) se aplicó un análisis multivariado de varianza (denominado *MANOVA* por sus siglas en inglés). También se utilizaron los sustratos como tratamiento y se evaluaron con un *MANOVA* las diferencias de la concha entre diversos sustratos presentes en la zona (roca, arena, ripio y grava). Ambos análisis multivariados fueron hechos con el programa **Statistica 97** (StatSoft, 1998). Se analizó la posible relación de la coloración con la profundidad, mediante una correlación simple, utilizando el programa **JMP 5**.

Se planteó una estructura de edades modificando la propuesta de García-Cubas y colaboradores (1994). Para este trabajo se limita a tres categorías ya que un mayor número introduce errores de interpretación (Gardner *et al.*, 1995). Los intervalos de las categorías son: Adulto (3-5 cm), Juvenil II (3-1 cm) y Juveniles I (menores a 1 cm). Se analizaron las diferencias en los caracteres medidos entre las tres categorías de edad usando una *MANOVA* simple con el programa **Statistica 7**.

2.2.3 Análisis de colecciones malacológicas y análisis regional

La segunda etapa de este trabajo consistió en evaluar la variación fenotípica de *C. maculosum* a lo largo de toda su distribución geográfica. Se revisaron todos los ejemplares existentes de cinco colecciones malacológicas:

- Colección Malacológica Dr. Antonio García-Cubas (COMA), del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICMyL) a cargo de la Dra. Martha Reguero Reza.
- Colección malacológica del Smithsonian Natural History Museum (SMHM) bajo el resguardo de la especialista en ceritidos, Dra. Ellen Strong y la asesoría del Dr. Paul R. Greenhall.
- Colección malacológica de la California Academy of Sciences (CAAS) bajo la supervisión del Dr. Robert Van Syoc.
- Colección malacológica del Santa Barbara Museum of Natural History (SBMNH) con la ayuda del Dr. Daniel Geiger y del Dr. Paul Valentich-Scott.
- Colección malacológica Natural History Museum of Los Angeles County (LAXNHM) con el apoyo del M. en C. Lindsey Grooves y bajo la curación del Profesor James McLean.

Se realizaron los mismos procedimientos para la obtención de imágenes y su medición (ver 2.2.1 y 2.2.2). Los ejemplares que no cumplieron los requerimientos (concha completa y datos de muestreo completos) no fueron fotografiados. De un total de 7,000 ejemplares revisados, se obtuvieron un total de 1,450 individuos que cumplieron con todos los requerimientos y que fueron recolectados entre 1921 a 2003, en 74 localidades diferentes (Fig. 5), (las talbas se pueden consultar en el Anexo I).



Figura 5.- Ubicación de las localidades de las que se tiene registro en las colecciones científicas visitadas, los datos de cada localidad pueden ser consultados en el Anexo I.

Se realizó un análisis de regresión lineal para saber si el color permanece sin cambios a lo largo del tiempo que lleva almacenado. También se analizaron diferencias en la coloración dorsal-ventral a nivel regional con un análisis de *t-Student*. En los dos análisis previamente mencionados se usó **JMP 5**.

Se analizó el efecto de otras variables abióticas (latitud, longitud, profundidad y temperatura) sobre variación fenotípica de la especie utilizando un análisis de regresión múltiple. Para comprobar las relaciones alométricas entre las distintas partes de la concha medida, se realizó una correlación múltiple entre las 16 características medidas (2.2.2). En ambos análisis se utilizó **JMP 5**.

Analizando las características fisiográficas de las zonas muestreadas, se observa que las muestras corresponden a tres ambientes con características bioquímico-fisiográficas diferentes definidas y contrastantes:

Bahías.- Caracterizadas por su flujo atenuado de agua, oleaje disminuido y alta concentración de nutrientes.

Costas continentales.- Son ambientes muy heterogéneos pero en general se caracterizan por ser zonas de costa rocosa-arenosa sujetas a un impacto por oleaje también variable y dependiente de la inclinación del talud y del viento.

Insulares.- Se ubican mar adentro aunque a distancias variables y embebidas en sistemas de condiciones abióticas diferentes a las de los dos sistemas antes descritos.

Se analizó la existencia de posibles diferencias en el fenotipos de los organismos derivadas de estos ambientes utilizando una *MANOVA* simple con el programa **Statistica 7**.

Para analizar la variación regional de las medidas conchiliológicas se eligieron las poblaciones que tenían más de 50 individuos: Bahía de Banderas, Bahía de San Carlos, Cabo San Lucas, Guaymas, Isla Santa María (Galápagos), La Paz, Punta Peñasco, El Tule y Zihuatanejo; con excepción de Isla María Cleofas (N= 29) que fue incluida por representar una población muy particular. Se realizó un análisis de varianza (*ANOVA* por sus siglas en inglés) entre estas localidades para las siete características que mostraron mayor variabilidad (grosor, color, ángulo, largo y ancho de la concha, largo de vuelta corporal, largo de la espira y largo del canal sifonal). El análisis estadístico fue realizado con el programa **JMP 5**.

2.2.4 Análisis morfométrico de la variación regional

Utilizando material de las muestras de diferentes colecciones se analizó la variación de la concha a través de un gradiente latitudinal. Para ello se utilizó un análisis multivariado morfométrico y la batería de programas **tpsDig2** (Rohlf, 2004) e **IMP** (Sheets, 2002). Esta paquetería es gratuita y se puede encontrar en la dirección: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.

El primer paso fue seleccionar 19 puntos de muestra o *landmarks* que corresponden a los siguientes lugares anatómicos de la concha (Fig. 6).



Figura 6.- Ubicación y numeración de los diecinueve landmarks usados en este trabajo.

A continuación se listan los programas que se utilizaron para realizar los análisis de morfología geométrica. El orden de los programas refleja la secuencia en la cual fueron utilizados:

tpsDig.- Sirve para ubicar *landmarks* sobre una imagen digital. Genera un archivo de extensión **tps** con las coordenadas geométricas de cada ejemplar.

CoordGen.- Permite transformar las coordenadas de un archivo **tps** a un archivo de tipo de ajuste por superposición; el cual minimiza las diferencias por rotación y tamaño. El programa genera archivos con las coordenadas de Bookstein (coordenadas geométricas resultantes después de re-escalar y re-posicionarlas).

TMorphGen6.- Permite crear una figura consenso que representa el promedio de todas las configuraciones de los *landmarks*.

PCAGen6.- Calcula los *Partial Warps* (deformaciones promedio) de la muestra. Puede calcular los valores de los componentes uniformes, extraer los componentes principales y graficarlos.

CVAGen.- Calcula los *Partial Warps* así como los *Uniform Components Scores* y a partir de estos datos, permite extraer las variantes canónicas y hacer las gráficas correspondientes. Realiza el análisis discriminante de Bartlett; determina la probabilidad de que el espécimen sea

más cercano a la media del grupo al que ha sido asignado *a priori* más que a la media de otro grupo.

TwoGroup.- Sirve para comparar dos conjuntos de coordenadas de Bookstein utilizando una prueba de *Hotelling's T²* y detectar si hay diferencias significativas entre formas. En particular para este trabajo se utilizó para probar diferencias morfométricas entre *C. maculosum* y *C. adustum*, una especie con la que suele ser confundido. Para una breve introducción a la morfometría geométrica consultar el Anexo II.

2.2.5 Comparación con *Cerithium adustum*

Cerithium maculosum presenta una historia taxonómica complicada. De todas las especies con las que se le confunde, *C. adustum* es sin duda la que es más parecida. Se les aplicaron los análisis morfométricos ya mencionados (ver 2.3.4) para comprobar sus identidades morfológicas.

2.2.6 Metodología de laboratorio

Se extrajo la rádula de *C. maculosum*, pues es un criterio importante en la determinación taxonómica, y brinda indicios sobre hábitos alimenticios (Véliz *et al.*, 2003); también se incluye una descripción del opérculo. Con ayuda del Dr. Scout D. Whittaker (Director del Laboratorio de Microscopía del SNHM) se obtuvo una imagen de la protoconcha de dos ejemplares juveniles de *C. maculosum*.

III Resultados

3.1 Variación local

En las tres localidades de Zihuatanejo se recolectaron un total de 630 individuos (268 individuos para Playa las Gatas, 294 en Caleta de Chon y 73 en Pango Volteado). La mayoría de ellos recolectados en sustrato arenoso (33%), rocoso (29%) y ripio (25%), mientras que el 13% restante fueron encontrados en sustratos no determinados (ej. coral o sustratos mixtos compuestos por diferentes combinaciones de piedra, arena y ripio). Cabe hacer notar que a lo largo de los análisis los tamaños de muestra varían, esto es por que no todas las conchas presentaban las características completas (p. ej. en algunas no se pudo evaluar el color pero si el grosor; y así diferentes combinaciones con todas las características medidas Tabla 1).

Utilizando el total de la muestra de las tres localidades de Zihuatanejo (2,218 individuos) la concha mostró en promedio una coloración significativamente más oscura en la parte dorsal que en la ventral ($t = 4,215$, $g.l. = 4,213$, $p < 0.01$) (Fig. 7).

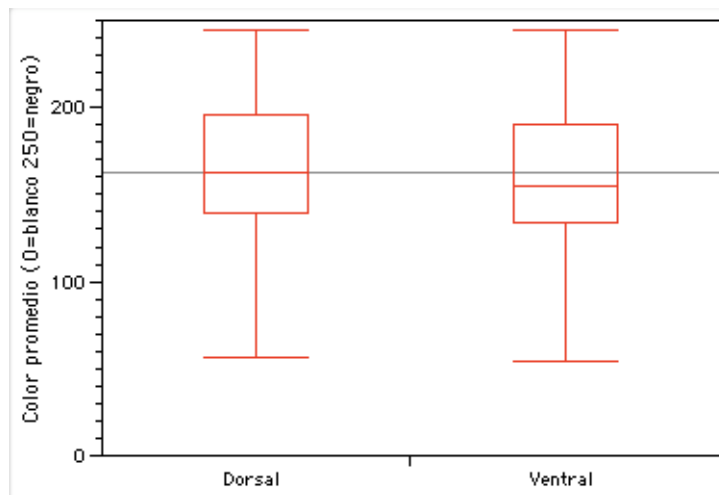


Figura 7.- Distribución del color entre la parte dorsal (caja izquierda) y la parte ventral (caja derecha) de las conchas para el total de muestras obtenidas en las tres localidades de Zihuatanejo. La coloración muestra ser significativamente más oscura en la parte dorsal que ventral. La línea gris marca el valor medio de la muestra acumulada, los límites de la caja representan los cuantiles 25 y 75, los bigotes muestran los valores extremos en cada caso.

Para evaluar las diferencias de las medidas conchiliológicas (sección 2.4.2) entre las localidades se utilizó un *MANOVA* de dos vías. El análisis mostró que existen diferencias significativas entre las 3 localidades (Λ de Wilks = .4523 y la R de Rao = 5.8134) significativas para $p \leq .000001$ ($gl\ 1 = 34$ y $gl\ 2 = 406$) (Tabla 1).

Playa las Gatas resultó tener a los individuos más largos (3.79 ± 0.106 cm), anchos (1.75 ± 0.046 cm) y gruesos (0.413 ± 0.028 mm); mientras que en Caleta de Chon se encontraron conchas más oscuras y con una vuelta corporal significativamente más grande. Pango Volteado fue la localidad donde se encontraron individuos con la espira más ancha (Tabla 1).

Tabla 1.- Se muestran los valores promedio en las características (\pm e.e.) que resultaron significativamente diferentes según la prueba *post hoc* de Tukey del análisis de MANOVA de dos vías entre las tres localidades muestreadas (Playa las Gatas, Caleta de Chon y Pango Volteado) y los cuatro sustratos analizados (Arena, Coral, Ripio y Roca). (N=262, $F_{12,239}=1,703.48$ $p<0.0001$). No se detectaron diferencias significativas para el tipo de sustrato ni la interacción entre ambos factores.

Factor	Valor de F	Valor de p
Localidad	$F_{24,480} = 2.19$	$p < 0.001$
Sustrato	$F_{48, 968} = 0.93$	$p < 0.6$
Interaccion Localidad*Sustrato	$F_{72, 1464} = 0.879$	$p < 0.75$

Característica	Gatas	Caleta de Chon	Pango	Unidades
Largo	3.81 ± 0.106 A	2.77 ± 0.108 B	3.33 ± 0.200 C	cm
Ancho concha	1.76 ± 0.046 A	1.47 ± 0.049 B	1.53 ± 0.085 C	cm
Grosor	0.417 ± 0.028 A	0.252 ± 0.018 B	0.322 ± 0.039 B	cm
Color	202.13 ± 2.259 B	218.88 ± 1.565 A	206.22 ± 2.261 B	Escala de grises
Vuelta corporal	1.92 ± 0.061 A	1.47 ± 0.091 B	1.64 ± 0.204 B	cm
Ancho espira	1.19 ± 0.038 B	0.883 ± 0.036 A	1.05 ± 0.070 B	cm

Del análisis de variación de la concha entre los sustratos de la muestra acumulada; el estadístico mostró que el sustrato no incide en ninguna de las características conchiliológicas elegidas (Λ de Wilks = 0.9034 y la R de Rao= 0.9652, *g.l.* 1 = 21 y *g.l.* 2 = 563 $p<0.505$). Esto significa que el tipo de sustrato sobre el cuál viven no tiene un efecto directo y significativo sobre el fenotipo.

Utilizando una prueba de regresión lineal se detectó una relación significativamente negativa entre la profundidad y la coloración (N=538, $r^2 = 0.019$; *g.l.*=537, $p<0,001$); pero el modelo explica muy poco de la variación, por ello se considera que la profundidad no esta incidiendo sobre la coloración (Fig.8).

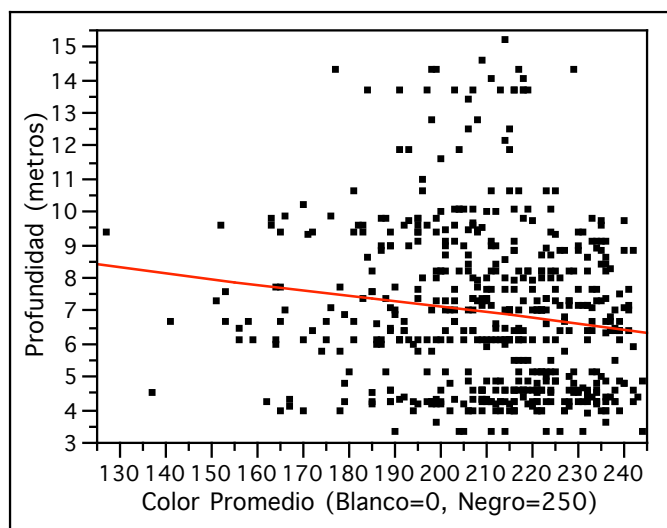


Figura 8.- Variación de la coloración en el gradiente de profundidad.

La MANOVA para comparar las características conchiliológicas entre las categorías de edad mostró que existen diferencias significativas entre los tres estadios ($N= 1,771$, Λ de Wilks= 0.310 y la R de Rao=140.53, ambas significativas para $p<0.001$ con $g.l.1=16$ y $g.l.2=2,834$). Las variables que se relacionaban linealmente con la longitud (ver Tabla 1 Anexo 1) fueron omitidos pues presentaban la misma respuesta (Tabla 3).

Tabla 3.- Variación de las características de la concha (\pm e.e.) que resultaron significativamente diferentes entre los estadios según la prueba *post hoc* Tukey del análisis de MANOVA de una vía para las muestras acumuladas del análisis local (Chon, Gatas y Pango). ($N= 1,524$, $F_{4,1437}= 4,913$, $p<0.0001$).

Característica	Etapa de desarrollo		
	Adulto	Juvenil II	Juvenil I
Largo concha	3.90 \pm 0.019 A	2.21 \pm 0.026 B	0.85 \pm 0.025 C
Grosor	0.367 \pm .007 A	0.189 \pm 0.1805 B	0.063 \pm 0.004 C
Color promedio	157.14 \pm 1.002 A	151.68 \pm 1.909 B	130.0 \pm 3.61 C
Ángulo	42.27 \pm 0.25 A	40.02 \pm 0.333 B	35.46 \pm 0.573 C

3.2 Variación de *Cerithium maculosum* a lo largo de su distribución geográfica

3.2.1 Análisis con morfometría tradicional.

Con las muestras de colecciones biológicas (Sección 2.3.1) se probó si había un efecto de envejecimiento por almacenaje. El resultado de la regresión lineal mostró que la coloración de la concha es menor entre las muestras mas viejas ($N = 1,965$, $R^2=0,4128$, $p<0.001$) (Fig.9). Esto representa un sesgo a considerar en el análisis pues las muestras más viejas se han deteriorado y perdido su coloración de forma significativa.

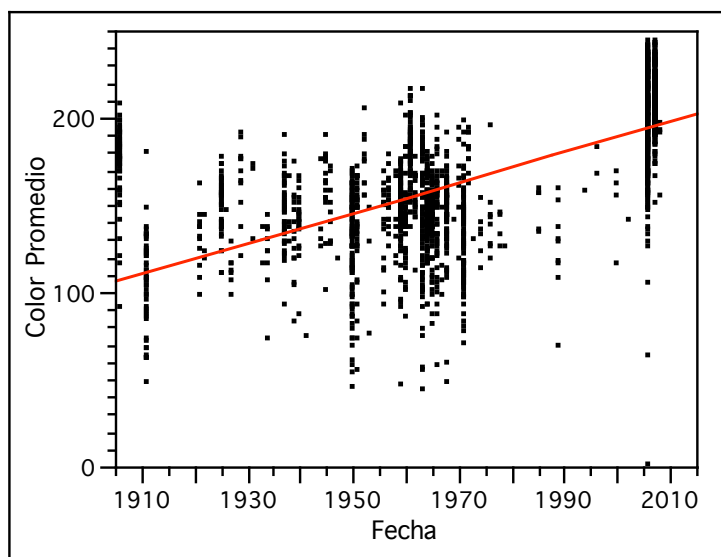


Figura 9.-Regresión lineal para 1,965 datos donde se observa que los individuos más antiguos de acuerdo con la fecha de recolección son de una tonalidad más clara de gris.

Aún con el efecto de "envejecimiento" o disminución del color, la parte dorsal fue significativamente más oscura que la parte ventral de las muestras de colecciones. El mismo patrón se observó para la moda y el valor mínimo, pero no para el valor máximo, donde no se observaron diferencias significativas (Tabla 2).

Tabla 2.- Variación de las características de la concha entre la porción ventral y dorsal. Los tamaños de muestra (N) varían debido a que no todas las conchas tienen todas sus estructuras adecuadas para la medición.

Carácter	Valor promedio Ventral - Dorsal	N	t	g.l.	p <	Diferencia significativa entre la parte dorsal y ventral
Media del color	165 - 169	2100	4.06	4213	0.001	Sí
Moda de la coloración	172 - 161	2107	5.63	4202	0.001	Sí
Color Mínimo	57.37 - 49.13	2106	7.38	4200	0.0001	Sí
Color Máximo	247.06 - 247.58	2105	-1553	4201	0.1205	No
Área de la Concha	3.3 cm ² - 3.3 cm ²	1169	0.028	3922	0.97	No

Se analizó el efecto de otras variables abióticas (latitud, longitud, profundidad y temperatura) sobre la variación fenotípica de la muestra acumulada de las colecciones. Para ello se utilizó un análisis de regresión múltiple. El resto de las características mostraron una relación nula con las variables ambientales medidas (N=758, $R^2= 0.006$, $F=1.61$, $g.l.=3,754$ $p<0.00001$).

Algunas de las medidas de la concha mostraron relaciones alométricas, según lo mostró un análisis de regresión lineal múltiple. Las relaciones más estrechas se presentaron entre la vuelta corporal, la abertura, el largo de la espira y el largo del canal sifonal (Fig. 10). Para ver las correlaciones entre las dieciséis características analizadas, consultar la Tabla 1 del Anexo I.

De la comparación entre los tres ambientes representados en las colecciones, el *MANOVA* mostró que existen diferencias significativas entre estos (Λ de Wilks= 0.723 y la *R* de Rao=20.331, ambas significativas para $p < .001$ con *g.l.*1=24 y *g.l.*2=2,772; ver Tabla 4).

El *ANOVA* realizado sobre las 16 poblaciones con más de 30 individuos mostró que muchos caracteres presentan diferencias significativas sus medias (Tabla 5). Esto significa que diferentes localidades presentan variaciones notables entre las diferentes partes de la concha.

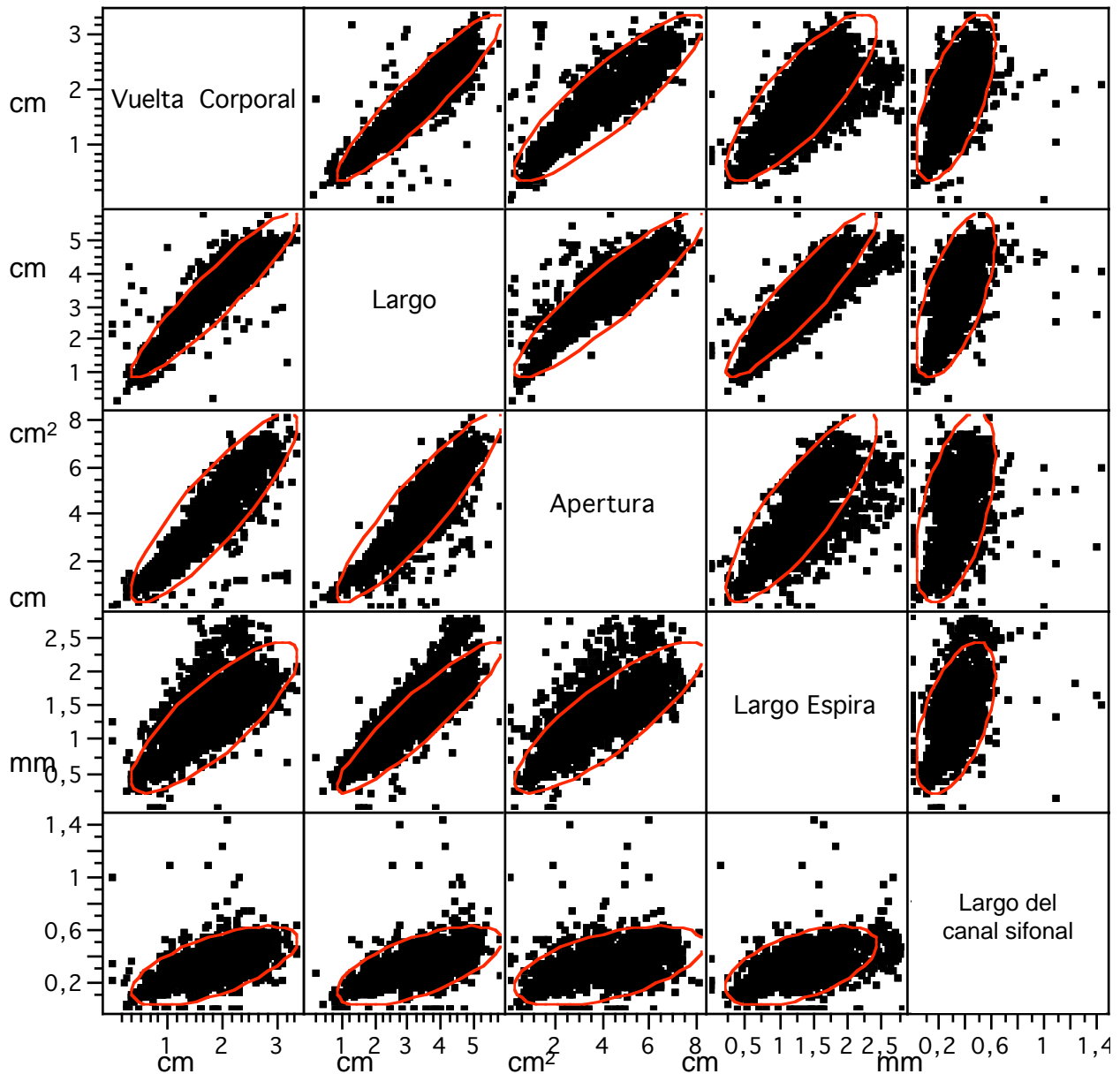


Figura 10.- Análisis de regresión múltiple que muestra las relaciones alométricas significativas entre algunas características conquiliológicas. Los tamaños de muestra, grados de libertad y significancias pueden consultarse en la Tabla 3.

Tabla 4.- El análisis de MANOVA de una vía entre los tres ambientes a los que corresponden las muestras de las colecciones mostró diferencias significativas ($N=1544$, $F_{4,1538} = 28.903$, $p<0.0001$). La tabla muestra las diferencias significativas ($p<0.001$) entre las medias (\pm e.e.) de las pruebas *post hoc* de Tukey; letras diferentes indican diferencias significativas.

Característica	Ambiente		
	Bahía	Continente	Isla
Largo concha	3.20 \pm 0.041 A	3.53 \pm 0.046 B	3.23 \pm 0.064 A
Grosor	0.315 \pm 0.989 A	0.309 \pm 0.203 A	0.246 \pm 0.012 B
Color promedio	167.27 \pm 1.276 A	148.02 \pm 0.958 B	143.23 \pm 1.888 B
Ángulo	42.03 \pm 0.345 A	40.71 \pm 0.226 B	41.09 \pm 0.364 B
Abertura	3.78 \pm 0.0638 A	4.48 \pm 0.064 B	4.02 \pm 0.104 C

3.2.2 Análisis con morfometría geométrica

El análisis de componentes principales realizado por el programa **PCA 6**, mostró que hay mucha variación entre los *landmarks* (Fig. 11 a). El mejor ajuste para los datos, por encima del ajuste de Bookstein y SBR, fue del modelo de GLS (Fig. 11 b,c y d respectivamente). El logaritmo de superposición GLS considera todos los puntos de la muestra y realiza el máximo de reducción de la variabilidad; en este esquema se ve que la mayor parte de la variación se encuentra concentrada en el ápice (punto 1) mientras que el resto de los puntos la dispersión es menor por lo que la variación en esas zonas también es menor (Fig. 11 d).

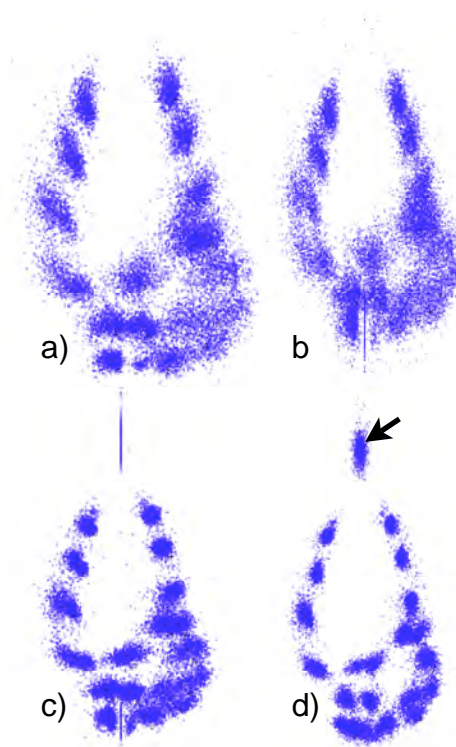


Figura 11.- Variación morfológica expresada en los cuatro algoritmos manejados por la batería de programas PCAGen: a) ubicación simple de los *landmarks*, b) Coordenadas de Bookstein, c) SBR y d) Procruster Superimposition (GSL). La flecha negra indica la posición del landmark 1.

El programa **TMorphGen6** arrojó una morfología consenso de 1,192 individuos utilizando diecinueve *landmarks* (Fig. 12).

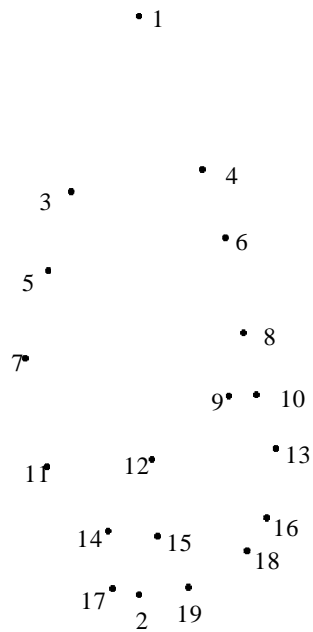


Figura 12.-Conformación consenso obtenida con **TMorphGen6** de 1,192 individuos con 19 *landmarks* de *C. maculosum*.

Se calcularon la dirección e intensidad de la variación morfológica de cada *landmark* usando un análisis de componentes principales (Fig. 13). Se puede observar que el ápice y la espira de la concha básicamente no cambia; mientras en la abertura y en la vuelta corporal los vectores se deforman hacia fuera (Fig. 13-a). Es importante recalcar el hecho de que la variación está concentrada principalmente en el lado izquierdo del organismo (Fig. 13-b).

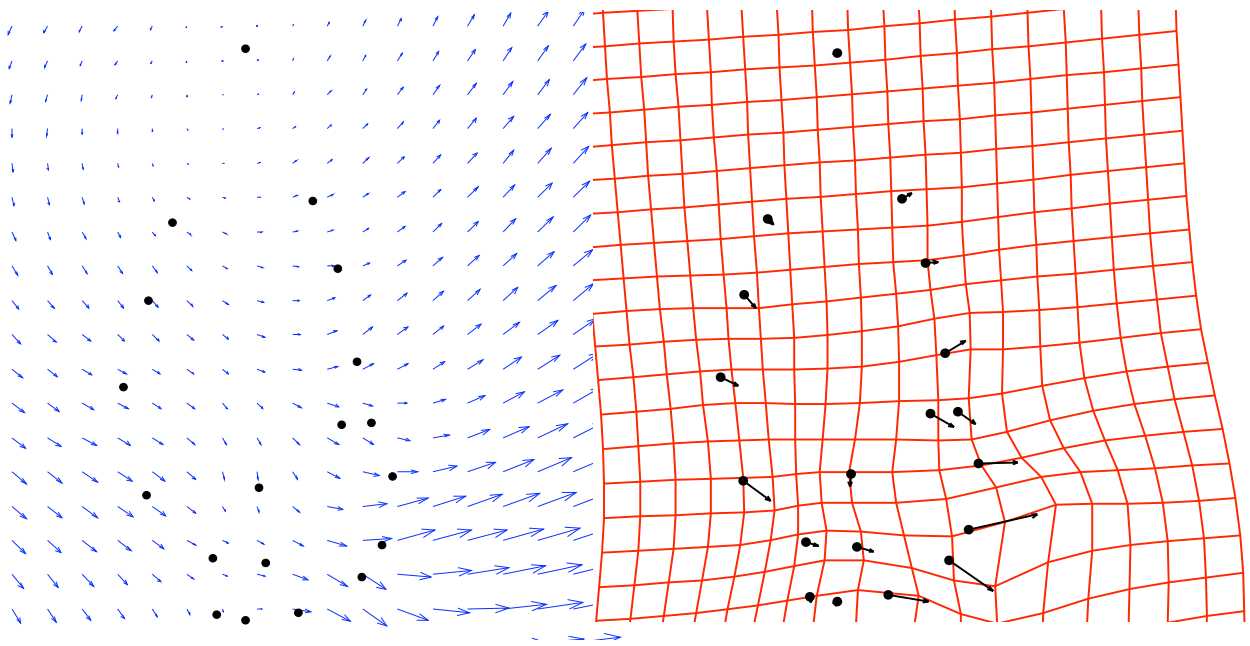


Figura 13.- Gráficas de deformación de *C. maculosum* a) Quiver-plot b) Grid & Deformation obtenidas con el programa PCAGen

Utilizando el programa CVAGen y el subconjunto de datos de localidades con más de 50 individuos (sección 2.2.3), se aplicaron análisis canónicos modificados para datos morfométricos

(Fig. 14). La prueba de *Bartlett* identificó seis ejes de los cuales cinco resultaron ser significativos (Tabla 6). Es decir que 5 de las 11 poblaciones son significativamente diferentes al resto de la muestra en sus rasgos conchiliológicos (Acapulco, Galápagos, Guaymas, La Paz, e Islas Marías). En cuanto a la asignación de los grupos geográficos de 522 individuos sólo 18 individuos (3.4%) no mostró una afinidad estadísticamente significativa con la media de su grupo geográfico mientras que el resto de la muestra no mostró diferencias significativas respecto a la morfología media del grupo, por lo que se puede considerar que los grupos están bien asignados (Fig. 15). Esto significa que cada concha se parece significativamente más a su población que al resto de la muestra.

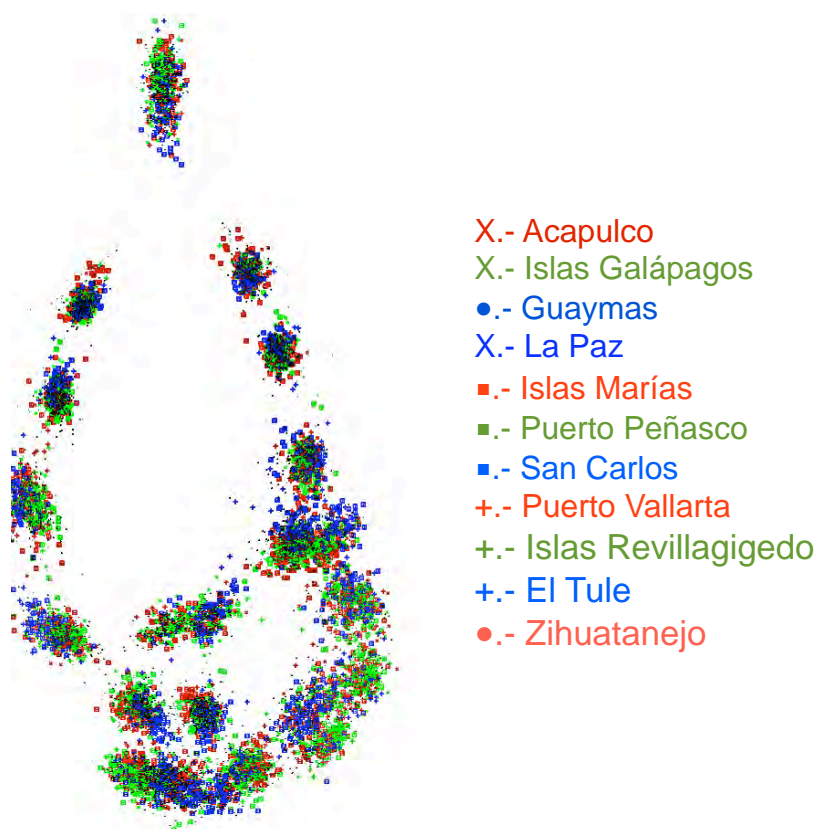


Figura 14.- Morfología promedio de *C. maculosum* por localidad. Los diferentes colores y símbolos indican diferentes poblaciones: Acapulco = Tache Rojo, Galápagos= Tache Verde, Guaymas= Punto Azul, La Paz= Tache Azul, I Marías= Cuadro Rojo, Puerto Peñasco= Cuadro Verde, San Carlos= Cuadro Azul, Puerto Vallarta= Más Rojo, Revillagigedo= Más Verde, El Tule= Más Azul, Zihuatanejo = Punto Rojo Claro.

Tabla 6.- Valores para la prueba de Bartlett obtenida con el CVAGen. Cinco de los seis ejes mostraron ser significativos.

Eje	Lambda	χ^2	<i>g.l.</i>	<i>p</i> <
1	0.1301	1020.85	204	2.22045E-16
2	0.2681	658.93	165	2.22045E-16
3	0.3897	471.62	128	2.22045E-16
4	0.5531	296.36	93	2.22045E-16
5	0.7417	149.55	60	1.33438E-09
6	0.8874	59.78	29	0.00065629

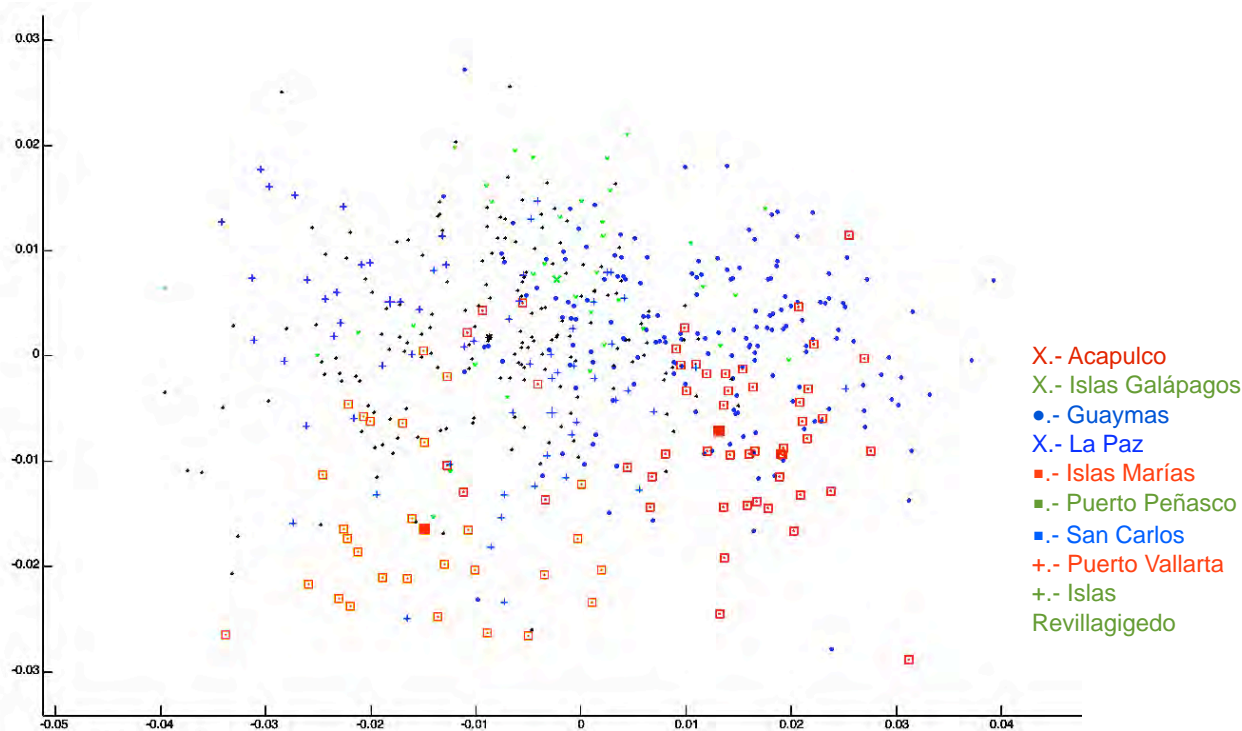


Figura 15.- Análisis canónico realizado con CVA para las poblaciones elegidas. Acapulco = Tache Rojo, Galápagos= Tache Verde, Guaymas= Punto Azul, La Paz= Tache Azul, I Marías= Cuadro Rojo, Puerto Peñasco= Cuadro Verde, San Carlos= Cuadro Azul, Puerto Vallarta= Más Rojo, Revillagigedo= Más Verde, El Tule= Más Azul, Zihuatanejo = Punto Rojo Claro

3.2.3 Variación de *Cerithium adustum*

Cerithium adustum mostró un patrón muy similar al de *C. maculosum*, siendo la zona de la abertura la de mayor variabilidad y mostrando la misma dirección (aunque en ocasiones de forma mas intensa) y en ambos costados de la concha (ej. *landmarks* 6, 11, 9 y 18 Fig. 16).

Utilizando el programa **TwoGroup** se pudo comparar la forma de *C. maculosum* y *C. adustum*. Las diferencias entre las conchas no fueron significativas, es decir que son morfológicamente iguales (Fig.17).

Se amplió las descripción de tres rasgos poco evaluados para esta especie: protoconcha, opérculo y rádula. En la colección del museo Smithsonian se localizaron dos ejemplares juveniles bien conservados. Desafortunadamente aún estos ejemplares han perdido casi por completo la protoconcha. Los rasgos que se pueden distinguir son: la escultura en forma de costillas dobles que corren perpendiculares al eje de la concha, alternadas por una costilla de mayor tamaño y elevación que aparece posterior a un valle entre estos dos tipos de costillas. No son evidentes los nódulos ni algún otro elemento característico de la teleoconcha (concha no embrionaria). La primera vuelta de la protoconcha, como tal, es irreconocible y sólo queda el carbonato de calcio sin trazo alguno de escultura (Fig. 18). Esta característica taxonómica hasta ahora no había sido descrita para esta especie pues los ceritidos se caracterizan por perderla por rompimiento o desgaste (Hellen Strong com. pers. 2007).

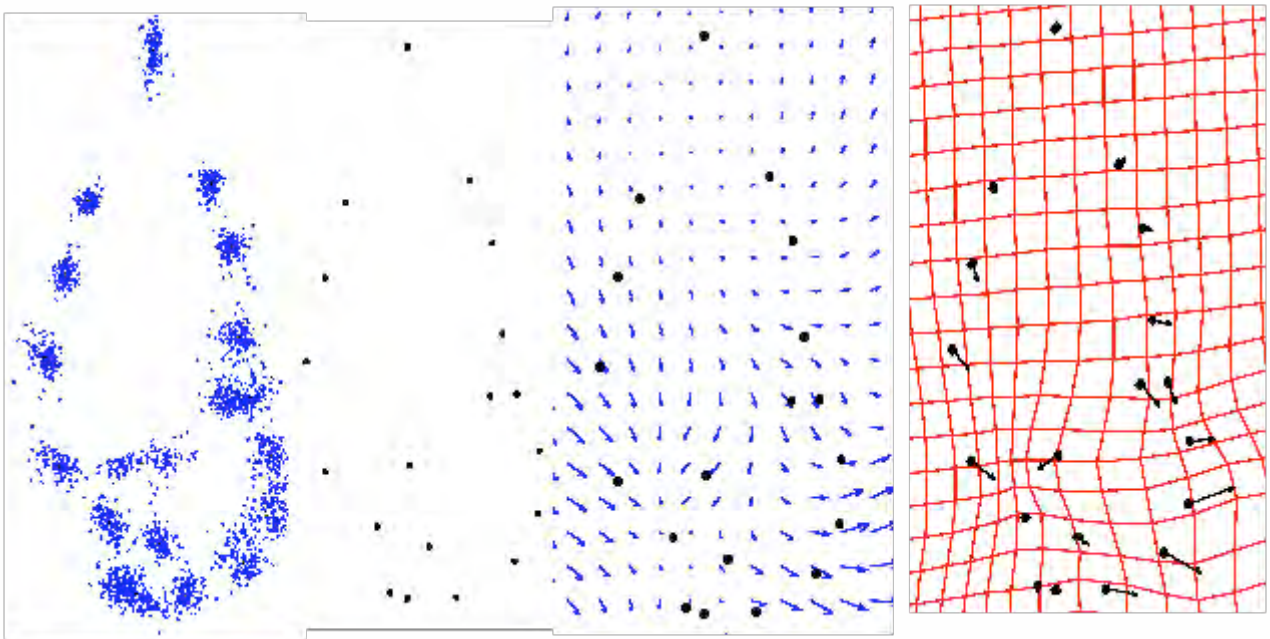


Figura 16.- Representación de sobreimpesición de *C. adustum* mediante GLS (N= 156 landmarks = 19). a) GLS con dispersión de puntos b) Configuración consenso c) Quiver-Plot d) Grid Deformation con vectores.

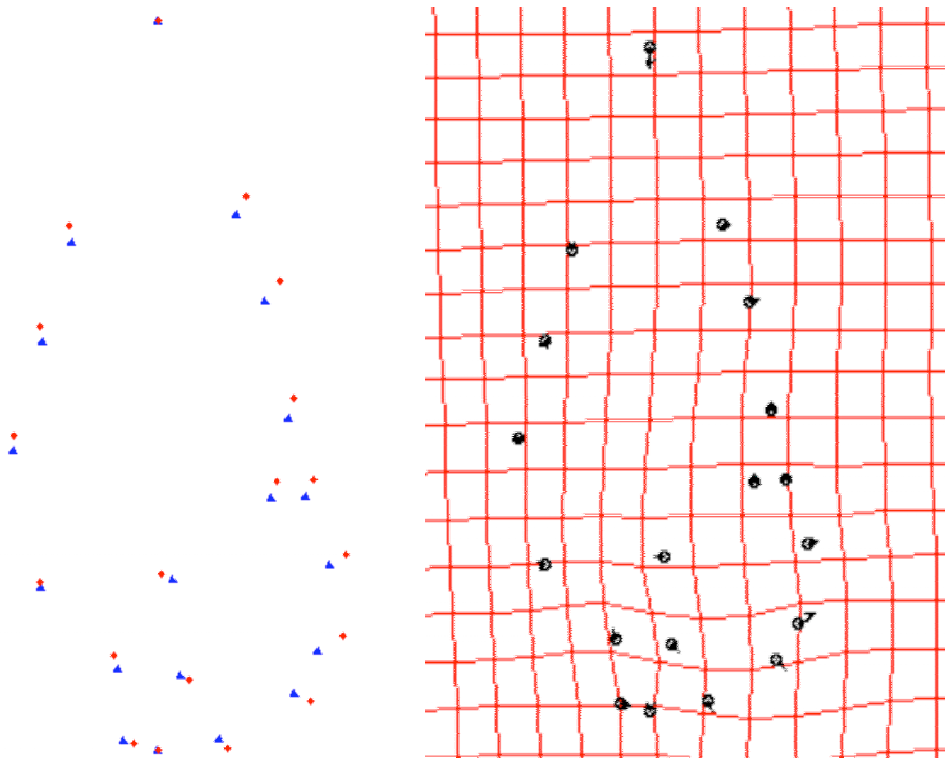


Figura 17.- Secuencia consenso comparativa entre *C. adustum* y *C. maculosum*. Izquierda diferencias entre las dos especies: estrellas rojas *C. adustum* y triángulos azules *C. maculosum*. Derecha, cambio de *adustum* respecto de *C. maculosum*, las flechas negras indican la dirección y magnitud del cambio.

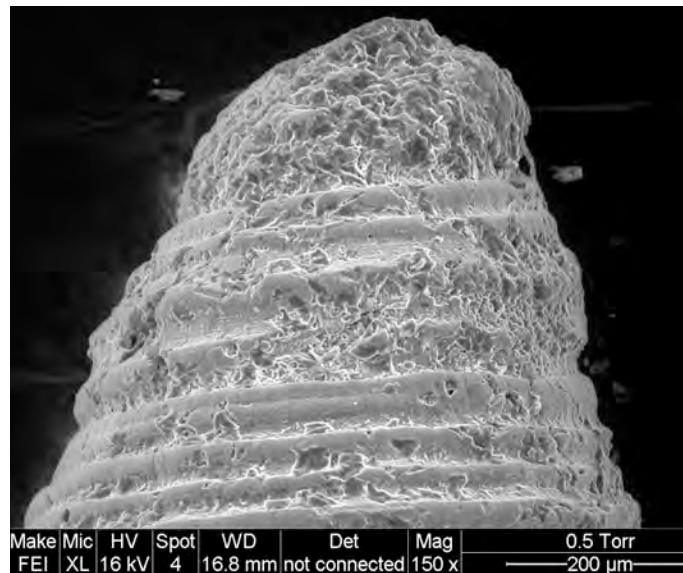


Figura 18.- Protoconcha de un individuo juvenil de *C. maculosum*.

En el caso del opérculo, éste presenta la característica forma arriñonada, es quitinoso y de color café. El crecimiento en la parte ventral es co-marginal a partir del ápice superior, zona donde presenta un pliegue sobre sí mismo (como un cuerno de la abundancia, Fig. 19 izquierda). La parte ventral muestra que en realidad el crecimiento es co-marginL a partir del ápice superior; a diferencia de la parte ventral, el anverso no es plano pues los bordes están delimitados por un engrosamiento que se hace más evidente del lado derecho (Fig. 19 derecha).



Figura 19.- Estructura del opérculo anverso (izquierda) y reverso (derecha).

En cuanto a la rádula, las imágenes obtenidas no permiten dar mayores detalles sobre la anatomía de la misma.

IV Discusión

Cerithium maculosum tiene historia taxonómica complicada, debido a la variabilidad fenotípica que presenta. Aún los especialistas tienen problemas en el momento de la determinación, en especial cuando curan material de localidades muy pequeñas. Incluso Richard Houbirck, el especialista mundial en la familia Ceritidae y el género *Cerithium*, realizó de forma imprecisa algunas determinaciones de *C. maculosum* y reconoció la dificultad para separarlo de *C. adustum* (observación personal).

Houbirck formuló la hipótesis de que *C. maculosum* y *C. adustum* pertenecen a la misma especie, pero el gradiente ambiental produce diferentes fenotipos que facilitan su estado críptico. Pero nunca se decidió a probarlo. Además consideró que la variación fenotípica de este grupo tiene un fuerte componente ambiental (Houbirck, 1972, 1973, 1975 y 1992). Desafortunadamente no existen trabajos sobre el grupo región de estudio. La correcta descripción de los patrones conchiliológicos es un requisito para entender los procesos genéticos, ambientales y geográficos que determinan su variación (Olabarria y Chapman, 2001). Los análisis deben de ser en diferentes escalas espaciales y de ser posible temporales, ya que de lo contrario los patrones locales pueden generar interpretaciones erróneas.

En este trabajo se analizaron varias características fenotípicas de *Cerithium maculosum*, encontrando que la variación de esas características puede tener varios orígenes y verse afectada por diferentes factores. En el caso del color, se detectó que el pigmento que proporciona la coloración se encuentra presente en mayor cantidad en la zona dorsal que en la ventral. Este patrón se mantiene a lo largo de toda su distribución, aún en conchas almacenadas. Esto podría ser un indicio de que la coloración tenga un carácter adaptativo ya que estos organismos viven semienterrados hacen crípsis con las piedras del sustrato que les rodea. Faltaría hacer experimentos para saber si en verdad la coloración incide sobre la adecuación.

No se encontró una relación fuerte entre la profundidad y la coloración; existen los suficientes elementos para suponer que esto se mantiene a lo largo de la distribución geográfica. Sin embargo haría falta analizar poblaciones que vivan en la máxima profundidad reportada (24 m) para poder hacer una generalización formal. Hay además otros factores que inciden sobre la coloración, pues ambientes con condiciones contrastantes presentan gran varianza en este carácter, tanto a nivel local como regional. La edad es también un aspecto a considerar para coloración, pues los individuos Juvenil I fueron significativamente más claros que los juveniles o los adultos; la coloración se va tornando más oscura a lo largo de la vida de organismo.

Lo anterior apunta a que la coloración tiene una baja heredabilidad y que está más controlada por el ambiente; una alternativa es que la dieta pueda ser un factor importante en la

coloración (Roberto Cipriani com.pers. 2009). Sin embargo, la correlación entre el fenotipo y las variables ambientales puede ser producto de variación genética local y no de variación del fenotipo en respuesta al ambiente (Crowe y Underwood, 1998). Así que para poder aseverar cualquiera de las relaciones fenotipo-ambiente de este trabajo haría falta realizar trabajos de crianza, cruza y trasplantes de individuos, trabajos que están fuera del alcance de esta investigación.

No existen estudios sobre el carácter adaptativo de la coloración para este género; pero se sabe que algunos de sus depredadores, como los cangrejos ermitaños, son altamente dependientes de la vista. Según lo observado en el campo, la coloración dorsal más oscura podría ser una forma de mimetismo con las rocas. Aunque la depredación parece depender más del patrón o arreglo de los colores, que de la coloración misma (Franks y Sherratt, 2006). El efecto de envejecimiento de las conchas es deleznable ya que aun cuando pierden la coloración por el almacenaje, pueden seguir siendo usadas para evaluar aspectos de coloración.

Es tal la variación y la cantidad de factores que inciden en la coloración (profundidad, edad y ambientes contrastantes) que se puede decir que el fenotipo de *C. maculosum* es producto de un “efecto área”. Esta teoría asume que las microcondiciones del hábitat presentes en pequeñas escalas espaciales y/o temporales son las que determinan el fenotipo. Pero el uso del “efecto área” ha sido indiscriminado y diversos autores sugieren precaución al momento de usarlo como modelo explicativo (Cameron y Dillon, 1984).

Otros estudios sugieren que tal cantidad de variación debe de ser atribuida a la diferenciación genética entre poblaciones (Gardner *et al.*, 1995). En el caso de *Cerithium maculosum* el patrón que se observa puede ser producto de diferenciación genotípica local; también puede ser que la variación esté asociada a características del microhábitat de cada localidad (efecto de área). Para poder declinar en favor de alguna de las hipótesis faltaría corroborar la presencia de un “efecto de área” a nivel genético. Un argumento en contra de la diferenciación genética es que estos organismos presentan fase larvaria con alta vagilidad, lo que disminuye la cohesión entre las poblaciones (aunque al parecer no tiene un gran efecto; Meyer *et al.*, 2005).

La variación de características conquiliológicas fue grande a nivel local y regional; dicha variación está relacionada con los hábitats presentes a lo largo del gradiente de distribución de esta especie. Algunas características conquiliológicas de los gasterópodos tienen una heredabilidad alta (Lucas *et al.*, 2006), aunque muchos cambios morfológicos entre individuos de ambientes contrastantes no están asociados a divergencia genética (Nakai *et al.*, 2006). Por ello las causas de su variación deben de ser analizadas cuidadosamente.

La concha de *C. maculosum* mostró tener secciones altamente alométricas, es decir crecen de forma proporcional al crecimiento longitudinal (ápice-sifón). En particular la vuelta corporal y el área de la abertura mostraron un fuerte componente alométrico. Sin embargo otras características de la vuelta corporal como: grosor y anchura, no responden al crecimiento longitudinal. El color, como ya se discutió anteriormente muestra una tendencia a volverse más oscuro mientras más largo es el individuo; aunque éste no puede ser considerado un efecto alométrico sino una consecuencia del estado de madurez del individuo.

En cuanto a la edad, las diferencias importantes se presentan durante el estado de Juvenil I, pues una vez alcanzada la etapa Juvenil II (mayores a un centímetro), los caracteres difícilmente varían (ej. coloración y el ángulo del ápice). No obstante, el grosor de la concha cambia de forma directamente proporcional a la edad del individuo. El ángulo, por su parte, debe de presentar una limitante al desarrollo muy cercana al valor reportado, ya que como se explicará más adelante pertenece a una zona resistente al cambio. Los individuos de la muestra alcanzaron una talla de hasta 4.85 cm, muy cercana al máximo reportado en la literatura, de 5 cm.

El efecto del sustrato sobre las características conchiliológicas a nivel local no mostró tener un patrón. Esto permite plantear la existencia de alguna otra variable no considerada en el trabajo y que determine la variación fenotípica entre las localidades (por ejemplo, depredadores).

El análisis entre los tres ambientes definidos (bahías, costas continentales e islas) muestra que los caracteres en general varían. Por ello se considera que las características geofísicas (p. ej. combinaciones específicas de profundidad, temperatura, *pH*, carbonatos de calcio disueltos en el agua) que determinan el microhábitat estarían jugando un papel importante en la determinación del fenotipo.

Las diferencias de microhábitat parecen estar modelando la morfología y coloración de la concha (Honek, 2003). No se detectó ningún tipo de patrón geográfico, lo que refuerza la hipótesis de efecto área, y podría ser indicativo de la heterogeneidad local existente en el Pacífico. Sin embargo esta evidencia no desecha la hipótesis de la variación intrapoblacional de causas no ambientales. Sólo mediante el cultivo de estos organismos y cuantificando la heredabilidad de los rasgos se podría determinar qué fuerza es la causa última de esta variación.

El análisis morfométrico reveló que durante el desarrollo el ápice básicamente no se modifica en su forma y que su única tendencia de desarrollo es sobre el eje longitudinal (crecimiento). La poca variación del ángulo en su ontogenia hace suponer que esta zona representa una restricción al desarrollo; lo cual tiene sentido biológico si se piensa que es la parte donde vive y desarrollará sus etapas primeros meses de vida.

En el estado adulto, la variación es mayor en la vuelta corporal y canal sifonal, la concha va a adquirir sus características definitivas. En la abertura se concentra la mayor parte de la variación, determinada por el sustrato en el que viven. En la ontogenia se detectó un aumento en el área de la abertura. Esto resulta interesante, pues los organismos adquieren mayor superficie de sujeción pero se vuelven vulnerables a depredadores. Este patrón en la abertura ha sido descrito en otras especies, incluso en el proceso evolutivo de los gasterópodos (Wagner, 2001a).

Ya que la abertura no modifica la forma general de la concha ni viceversa, se podría hablar de dos módulos de desarrollo de la concha: el ápice (reticente al cambio) y la abertura, moldeable por el ambiente. La concha es una entidad no integrada, su eje antero-posterior se ve afectado de forma diferente a la abertura que presenta gran variación. La complejidad del análisis para definir las causas últimas de este fenómeno es alta, y complica la obtención de datos concluyentes (Stirling, 1982).

En el análisis de las poblaciones con morfometría geométrica se identificaron seis grupos de los cuales cinco resultaron significativos. Pero la varianza total de la muestra es tan grande que los grupos terminan encimados y no forman agrupaciones compactas y discretas. Lo anterior está relacionado con el número de poblaciones elegidas (11), favoreciendo que los puntos se traslapen. Sin embargo se puede ver que efectivamente algunas poblaciones están más orientadas en ciertos ejes del plano, lo que significa una subdivisión de las poblaciones por su forma. Estos datos podrían servir como apoyo en favor de la hipótesis del “efecto área” ya que muestran que hay cohesión fenotípica entre poblaciones alejadas. Una vez más haría falta contar con datos genéticos para elegir entre la hipótesis del efecto de área o la subdivisión genética entre poblaciones.

Dado que estos organismos tienen fase larvaria es sorprendente el grado de diferenciación morfológica de las poblaciones ya que la vagilidad larvaria podría ser un factor que cambie la cohesión y diferenciación de las poblaciones (Meyer *et al.*, 2005). Lo anterior representa un argumento en favor de la hipótesis de efecto del área, para explicar la variación fenotípica de *C. maculosum*.

En el caso de las polémicas taxonómicas mencionadas, *C. adustum* es la especie con la que más se ha confundido a *C. maculosum*. De acuerdo con los resultados obtenidos en este trabajo se pueden plantear cuatro grandes hipótesis sobre la distribución y taxonomía de estas dos especies:

- 1.- Ambas especies son en realidad una sola especie que ha sido mal identificada debido a la gran variación morfológica; su rango de distribución es del Golfo de California hasta las Islas Galápagos (donde son más gruesas y de coloración pálida).

2.- Se trata de dos especies que tienen traslapadas sus distribuciones: meridional en el caso de *C. maculosum* y septentrional en el caso de *C. adustum* y que por su gran parecido han sido confundidas por varios investigadores.

3.- Diferencias en la ventana de desarrollo en la etapa adulta; las especies no pueden ser determinadas adecuadamente hasta la etapa adulta. Esto genera gran confusión en la determinación; las distribuciones no están bien definidas, aunque el consenso es que está traslapada. Este sería el caso aceptado por la mayoría de los malacólogos (Skoglund, 2002).

4.- Son dos especies diferentes bien distinguibles e identificables, el rango de distribución de *C. maculosum* termina en Sudamérica; *C. adustum* es una concha pesada y de mayores dimensiones, endémica de Islas Galápagos.

En cuanto a las diferencias morfométricas entre las especies *C. maculosum* y *C. adustum*, la concha de esta última tiende a curvarse más en los *landmarks* 7, 11 y 14 lo que da una apariencia abombada (Fig 13). La región del canal sifonal es menos plástica e incluso algunas de sus zonas presentan una tendencia a la reducción en comparación con *C. maculosum* (Fig. 17).

La evidencia encontrada en este trabajo no permite elegir alguna de estas hipótesis. Sin embargo, existen algunos puntos que vale la pena remarcar:

En el caso de los muestreos locales nunca se encontró *C. adustum* a lo largo de dos muestreos (400 horas hombre en un área aproximada de una hectárea), donde se recolectaron un total de 720 individuos. Este sesgo podría deberse al poco esfuerzo de muestreo en intermareal donde al parecer es más abundante *C. adustum* (Skoglund, 1992). Además, en las colecciones nunca se encontraron ejemplares de *C. adustum* que no fueran de Islas Galápagos; esto se puede atribuir a la poca atención de los recolectores, ya que varias muestras carecían de datos completos del registro.

En segundo lugar *C. adustum* también presentó la mayor variación morfológica en la abertura, pero el cambio ontogenético es mucho más fuerte. Los organismos suelen tener el labio externo más alejado del labio interno que *C. maculosum*, lo que estaría indicando la presencia de dos especies con ontogénias diferentes (Fig. 17). Aunque hay que considerar que la muestra de *C. adustum* fue menor (N=100) y por ende la variación captada es menor y la comparación resulta parcial.

Sin embargo, podría tratarse de una misma especie, ya que morfológicamente no hay diferencias entre las especies, de ahí lo común en el error para su determinación. Pero, *C.*

adustum es más pesada, su coloración es uniforme y café rojizo, la abertura es más redondeada y la escultura es casi ausente. En *C. maculosum* la ornamentación son nódulos bien marcados y afilados sobre la última vuelta o vuelta corporal, es más ligera, de color más oscuro y desigual.

Además, es común encontrar conchas que parecen mostrar características intermedias, lo que supondría que estas especies tienen la capacidad de formar híbridos; hipótesis no comprobada y propuesta por Richard Houbrick (1998). Además de los

En este caso vale la pena recurrir a las muestras de colecciones húmedas y resolver estas dudas mediante el uso de marcadores moleculares, sin embargo estas técnicas no siempre reflejan la diversidad fenotípica de un lugar (Gardner *et al.*, 1995); pero podrían ser muy útiles en la detección de especies crípticas que sólo puedan ser validadas por esta vía. Desafortunadamente no fue posible detectar variación estacional o temporal que podría ser uno más de los factores que determinen la morfología de las especies (Crowe y Underwood, 1998).

Debido a todo lo anterior no se puede tener un resultado concluyente respecto a la polémica taxonómica de estas dos especies; para poder solucionar tal conflicto se sugiere intensificar los muestreos en la zona de Colombia, Ecuador y Panamá, así como realizar trabajo curatorial en otras colecciones importantes a fin de determinar en primer lugar la distribución de las morfoespecies. Lo más recomendable es analizarlo mediante una combinación de técnicas morfométricas tradicionales, geométricas y moleculares pues los análisis morfométricos no ayudan en la solución del conflicto del todo. Sin aproximaciones conjuntas entre ecología, genética de poblaciones, fisiología y biometría no se podrán hacer avances significativos en el entendimiento de estos sistemas complejos (Tomanek y Helmunth, 2002).

Es importante mencionar que básicamente todos los trabajos sobre variación fenotípica han sido realizados con morfotipos o fenotipos discretos. En *C. maculosum* no puede ser así ya que la variación es continua, tanto en coloración como en concha, por lo que no se pueden formar categorías excluyentes. Esto obviamente tiene repercusión sobre los estadísticos y la posibilidad de hacer grandes generalizaciones.

El hecho de que los organismos tengan fase larvaria y los fenotipos no se presenten en forma discontinua ha sido usado como argumento para desechar el polimorfismo durante el desarrollo como hipótesis. Por el contrario la plasticidad fenotípica y la selección post-asentamiento (depredación y factores abióticos) son usados como factores determinantes en el mantenimiento de la variación intraespecífica (Tupen, 1999) que podría ser una de las explicaciones para la variación fenotípica de *C. maculosum*.

El fenotipo es quizás una de las expresiones biológicas más complejas de estudiar. Si bien carece de sentido sin su trasfondo genético, éste tampoco puede explicarlo por sí solo, salvo contados casos y de forma parcial. El genotipo está determinado por tal cantidad de variables bióticas y abióticas que parece imposible dilucidar las claves que lo moldean; sin embargo, grandes avances se han hecho en su comprensión.

Hace falta ampliar este tipo de estudios donde ninguna de las ramas de la biología involucradas (genética, ecología, taxonomía, biometría, biogeografía) puede dar un resultado conclusivo de forma unilateral. Si bien el tema tiene mucho por explorar de forma independiente, es importante que comiencen a realizarse trabajos interdisciplinarios basados en los trabajos que se hicieron hacia finales de los años setenta, ochenta, noventa y que aún continúan recabando información importante al respecto.

V Conclusiones

Cerithium maculosum es una especie altamente polimórfica. Su fenotipo varía en dos características taxonómicas importantes: el color y la forma de la concha.

La variación de este gasterópodo es muy evidente a nivel local y regional (toda su distribución). En ambos casos la variación se presenta en el fenotipo medido de la concha (color-forma).

La evidencia del efecto de la profundidad sobre el color es débil. La temperatura, y a factor la latitud a nivel regional tampoco mostraron correlación con el color. Sin embargo las diferencias entre localidades y entre sustratos muestran que existen otros factores que podrían estar influyendo en la coloración (entre ellos el factor genético que no se probó en este trabajo).

La concha es una estructura altamente integrada, la cual muestra gran alometría entre sus distintos rasgos anatómicos. En particular el eje de crecimiento de la concha es con el que más se fuertemente se relacionan el resto de los caracteres incluido el color.

Las diferencias entre las características conchiliológicas en entre ambientes a lo largo de la distribución aunado a los cambios de coloración y la forma general de las conchas, permite pensar que la variación en *C. maculosum* es un “efecto de área” en el cual las micro condiciones de las localidades están incidiendo en el fenotipo.

El análisis morfométrico reveló que la mayor parte de la variación se encuentra concentrada en la abertura; la cual va ensanchándose en el desarrollo ontogenético del

organismo. Además se detectaron cinco poblaciones morfológicamente definidas que son distinguibles del resto lo que refuerza la hipótesis del efecto de área.

Cerithium maculosum y *Cerithium adustum* son dos especies que tienen problemas en su sistemática. Son morfológicamente iguales, solo la coloración y el grosor puede en algunos casos ayudar a diferenciarlas. Debido a los errores en su muestreo y su identificación en las colecciones no fue posible resolver los problemas de delimitación de distribución y/o especie que presentan. Sin embargo la evidencia apunta a que se trata de dos especies diferentes y que las distribuciones reportadas para ambos están mal acotadas (hipótesis 3).

Anexo I

Datos de los lotes revisados en las diferentes colecciones

Localidad	Número de Catálogo	Museo	Año	Número de Individuos
Isla Clarión, Revillagigedo	34-14.9	LACM	1934	1
Isla Socorro, Revillagigedo	71-26.6	LACM	1971	1
	79-91.3	LACM	1979	1
	34-1.5	LACM	1934	2
	23776	CAAS		37
	b3911	SBMNH	1965	1
Isla Espíritu Santo	558359	SNHM	¿?	2
	149188	LACM	¿?	1
	37-40.3	LACM	1937	4
	74-31.9	LACM	1974	1
	68-43.10	LACM	1968	1
Puerto San Evaristo	558483	SNHM	¿?	1
Baja California	222844	SNHM	¿?	1
Manzanillo	219767	SNHM	¿?	1
	8425	CAAS	¿?	3
	68-22.11	LACM	1968	3
	118652	LACM	1968	1
	68-59.27	LACM	1968	1
	63-10.45	LACM	1963	19
	8168	SBMNH	1961	1
	29-12A K#209	SBMNH	1964	3
Isla de Coco	568086	SNHM	¿?	1
Islas Perla Panamá (Pedro González)	599094	SNHM	1944	1
	588555	SNHM	1944	1
Venado Beach Ft Kobbe Panamá	589610	SNHM	1944	2
Islas Galápagos	55981	SNHM	¿?	1
Isla Santa Maria, Galápagos	3454	CAAS		54
Isla Marchena, Galápagos	796199	SNHM	1978	1
Isla Narborouh= Fernandina, Galápagos	472582	SNHM	1938	3
Isla la Infatigable, Galápagos	102458	SNHM	¿?	5
	780719	SNHM		3
Salinas Ecuador	368794	SNHM	1926	2
Santa Elena, Ecuador	20203	SBMNH	¿?	1
Isla James= Santiago	102278	SNHM	¿?	8
Isla Isabela	780578	SNHM	1978	33
Cerralvo, Golfo de California	66-25.33	LACM	1966	9
El Chileno, Golfo de California	70-52.21	LACM	1970	1
Golfo de California	71-28.19	LACM	1971	1
	71-25.14	LACM	1971	1
	1111	CAAS		4
Acapulco	67-23.12	LACM	1967	1
	46-26.3	LACM	1946	3
	47-2.6	LACM	1947	1
	13181	SBMNH	1946	9
Bahía de Banderas	71-83.37	LACM	1971	91
	65-14.23	LACM	¿?	13
	74-74.18	LACM	1974	1
	68-19.10	LACM	1968	1
	65-15.27	LACM	1965	4

Localidad	Número de Catálogo	Museo	Año	Número de Individuos
Punta Peñasco	3167	SBMNH	1959	81
	15003	SBMNH	1945	15
	14910	SBMNH	1959	18
	B3911	SBMNH	1960	2
	14911	SBMNH	1957	7
	B6288	SBMNH	1952	2
	149193	LACM	1957	7
	168954	LACM	¿?	2
	168951	LACM	¿?	6
	63559	LACM	¿?	1
	sin número		febr-59	2
Sin número		2/19/59	4	
	41089			4
Rancho el Tule, Baja California Sur	15656	SBMNH	1964	3
	15196	SBMNH	1964	34
	66-16.24	LACM	1966	1
Isla Venados, Mazatlán	12136	SBMNH	1960	6
	42380	SBMNH	1960	7
	40142	SBMNH	1963	7
	14843	SBMNH	1963	10
	2669	SBMNH	¿?	1
	11192	SBMNH	1962	4
Punta Mita, Nayarit	70-7.25	LACM	1970	3
	69-13.20	LACM	1969	1
	71-32.3	LACM	1971	3
Isla Isabel, Nayarit	33-131.9	LACM	1933	2
	34-152.8	LACM	1934	1
Sayulita, Nayarit	55424	LACM	133	1
	74-72.13	LACM	1974	2
	68-194.14	LACM	1968	1
Bahía Concepción	37-91.7	LACM	1937	6
	74-90.5	LACM	1979	1
	55284	LACM	¿?	13
Topolobampo	15592	SBMNH		4
	14644	SBMNH		1
Isla Partida	44487	CAAS		10
San Marcos California	24145	CAAS		1
Gabosa o labo Isla (no se entiende)	21531	CAAS		2
Bahía de Chacahua	39-30.8	LACM	1939	1
Bahía Tecatita, Jalisco	68-1.10	LACM	1968	4
Ensenada, San Francisco, Sonora,	37-142.14	LACM	1937	17
Bahía Tangola, Tangola, Oaxaca	34-134.8	LACM	1934	1
Puerto Vallarta	70-4.28	LACM	1970	1
Isla Lobos	59-10.34	LACM	1959	3
Bahía de Santa Cruz Huatulco, Oaxaca	b3911	SBMNH	1963	1
	149196	LACM		2
Bahía Pulmo	66-19.40	LACM	1966	15
Bahía Choya, Sonora	34118	LACM	¿?	4
	29111	SBMNH	1957	2
Bahía de Adair, Sonora	118655	LACM	1960	2
Isla Alacranes ¿?	30608	SBMNH	1966	2

Localidad	Número de Catálogo	Museo	Año	Número de Individuos
Bahía de Kino,	14929	SBMNH	1959	1
Nuevo Kino, Sonora	30566	SBMNH	1966	2
Bahía de San Felipe, BCN	42377	SBMNH	1957	1
Estero Soldado	31148	SBMNH	1966	2
	B6288	SBMNH	¿?	2
Isla Clipperton	353522	SBMNH	1994	1
El Palmo, BC.	b3911	SBMNH	1965	2
Puertecitos, BCN	21914	SBMNH	1961	1
Turtle Bahía, BCS, (¿?)	24507	SBMNH	1965	1
Bahía Salado, Sonora (¿?)	19371	SBMNH	1964	8
Chacala, Nayarit,	50754	SBMNH	1971	2
Los Frailes, Baja California	18007	SBMNH	¿?	11
Bahía de Algodones Sonora	30762	SBMNH	1966	8
Punta Gallito, Baja Sur	709	SBMNH	1972	6
Los Mochis	30456	SBMNH	1962	27
Cabo San Lucas	4050	SNHM	¿?	16
	23686	SNHM		3
	862880	SNHM	¿?	3
	66-12.30	LACM	1966	1
	149192	LACM		23
	Sin número	LACM	¿?	1
	66-13.20	LACM	1966	1
	23804	CAAS	¿?	10
	85/96	SBMNH	1972	4
La Paz	34138	SNHM	¿?	5
	32265	SNHM		2
	555759	SNHM	¿?	2
	168948	LACM	¿?	6
	60213	LACM	1927	7
	33905	LACM	¿?	5
	149195	LACM	¿?	11
	26520	CAAS	¿?	2
	26561, 19592	CAAS	¿?	5
	8283	CAAS	1964	9
	1455	CAAS	1929	1
	41092	CAAS		7
	20189	SBMNH	1929	10
Bahía Ballenas	102267	SNHM	¿?	1
		SNHM		
Mazatlán	103906	SNHM	¿?	2
	715265	SNHM		1
	27223	CAAS	¿?	3
	63-11.52	LACM	1963	1
	168995	LACM	¿?	1
	46-13.4	LACM	1946	3
	15970	SBMNH	1963	3
	42379	SBMNH	1960	1
Bahía Magdalena	133902	SNHM	¿?	1
	sin número provisionalmente 918	CAAS	2002	1
	15591	CAAS		1
	2417	CAAS		2

Localidad	Número de Catálogo	Museo	Año	Número de Individuos
	339004	LACM	¿?	1
	168949	LACM	¿?	1
	67-70.17	LACM	1967	1
Isla Tiburón	264624	SNHM	¿?	13
	264273	SNHM		1
	264288	SNHM		32
	67-18.23	LACM	1967	1
	13345	SBMNH	¿?	21
Isla San José	264778	SNHM	3-31-11	6
	3267	SBMNH	1962	1
		SNHM		
Bahía de Agua Verde	265073	SNHM	abri-11	46
	37-57.6	LACM	1937	1
Guaymas	487997	SNHM	¿?	6
	34655	CAAS	¿?	3
	149194	LACM	¿?	6
	60-32.47	LACM	1960	13
	58-4.28	LACM	1958	7
	46-22.20	LACM	1946	6
	60197	LACM	¿?	1
	54130	LACM	¿?	1
	23403	LACM	¿?	1
	33898	LACM	¿?	1
	33887	LACM	¿?	1
	68-27.53	LACM	¿?	1
	73-7.31	LACM	1973	1
	63-9.12	LACM	1963	9
	2910 K211	SBMNH	998/999	2
	b3911	SBMNH	1960	3
	32475	SBMNH	1968	16
	B6690	SBMNH	1976	8
	1029	SBMNH	1953	2
	32475	SBMNH	1968	16
	148444	SBMNH	¿?	15
	B 6288	SBMNH	1966	7
	¿?	SBMNH		1
	5725	SBMNH	1961	3
San Carlos	749216	SNHM	1973	13
	716054	SNHM		1
	532387	SNHM	1940	4
	39907	SBMNH	1966	3
	211, 10-16-1965	SBMNH	1965	2
	81087	SBMNH	¿?	4
	81086	SBMNH	¿?	9
	30038	SBMNH	1966	13
	40-64.21	LACM	1940	16
	64-3.19	LACM	1964	40
	149191	LACM	1960	7
Sin Datos	48825	CAAS	¿?	1
	27556	CAAS		1

Localidad	Número de Catálogo	Museo	Año	Número de Individuos
	24108	CAAS		4
	1584-1579;1575-1586;	SNHM	¿?	28
	B5089 3/89	SBMNH	1989	1
	81084	SBMNH	¿?	4
	3-64(Sin número)	SBMNH	1964	7
Santa Inés	564921	SNHM	¿?	2
Barra de Navidad, Jalisco	770699	SNHM	1968	7
	68-24.10	LACM	1968	1
	68-23.19	LACM	1968	8
	67-15.8	LACM	1968	4
	65-28.20	LACM	1965	3
	68-41.58	LACM	1968	15
	B3911	SBMNH	1965	1
Isla María Madre	23779	CAAS	¿?	6
	B3911	SBMNH	1964	3
Isla María Magdalena	39-75.11	LACM	1939	3
	39-74.7	LACM	1939	2
	149197	LACM	¿?	3
	65-11.22	LACM	1965	16
	65-10.2	LACM	1965	4
	39-76.4	LACM	1939	5
	23779	CAAS		1
	39-75.11	LACM	1939	3
Isla María Cleofas	65-13.31	LACM	1965	29
	56-4.2	LACM	1956	3
	780869	SNHM	¿?	1
	65-12.27	LACM	1965	16

Tabla A1-1.- Coeficientes de correlación entre todas las características conquiológicas medidas.

	Grosor	Área	Color Promedio	Moda	Color Mínimo	Color Máximo	Ángulo	Largo	Ancho	Vuelta Corporal	Abertura	Largo Espira	Ancho Espira	Distancia entre nodos	Ancho del Canal Sifonal	Largo del Canal Sifonal
Grosor	1	9	11	4	11	26	24	45	5	44	54	41	42	24	13	26
Área	9	1	-16	-11	-24	12	2	0	0	5	6	3	4	-5	2	-9
Color Promedio	11	-16	1	85	72	47	-4	37	3	4	34	32	31	12	3	24
Moda	4	-11	85	1	53	32	-5	27	2	3	23	23	23	6	24	16
Color Min	11	-24	72	53	1	25	2	34	4	38	29	28	27	11	27	28
Color Max	26	12	47	32	25	1	8	33	2	36	35	31	29	13	2	21
Ángulo	24	2	-4	-5	2	8	1	12	3	17	25	-3	2	23	2	1
Largo	45	0	37	27	34	33	12	1	8	93	9	91	86	51	55	61
Ancho	5	0	3	2	4	2	3	8	1	1	8	7	9	8	11	3
Vuelta Corporal	44	5	4	3	36	36	17	93	1	1	87	8	82	41	62	62
Abertura	54	6	34	23	29	35	25	9	8	87	1	83	79	46	43	5
Largo Espira	41	3	32	23	28	31	-1	91	7	8	83	1	79	37	4	5
Ancho Espira	42	4	31	23	27	29	2	86	9	82	79	79	1	51	61	5
Distancia entre nodos	24	-5	12	6	11	13	23	51	8	41	46	37	51	1	31	31
Ancho del Canal Sifonal	13	2	3	24	27	2	2	55	11	62	43	4	61	31	1	41
Largo del Canal Sifonal	26	-9	24	10	28	21	1	61	3	62	5	5	5	31	41	1

Anexo B Morfometría Geométrica

La siguiente sección esta basada principalmente en el libro “Geométric Morphometrics for Biologist: A Primer” de Zelditch y colaboradores (2004). Con la transformación de la biología en una ciencia cuantitativa y la aparición de herramientas estadísticas multivariadas, la posibilidad de estudiar la variación biológica amplio su panorama. Para finales de la década de los sesenta, la morfometría tradicional (basada en la variación del largo, ancho, grosor de los organismos respecto a variables abióticas u otras partes del cuerpo) sufre una severa transformación con la implementación del análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés) y del análisis canónico de variables (CVA por sus siglas en inglés). Debido a lo complejo de su teoría y procedimientos algunos autores prefieren considerar a la morfometría como una rama de las matemáticas. La morfometría moderna o morfometría geométrica surge de la preocupación de varios bioestadísticos como David Kendall, Fred Bookstein y James Rohlf por tratar de describir la variación de las formas biológicas en un contexto integrado y no en sus partes individuales; buscando así atenuar las deformaciones en las comparaciones producto del escalamiento de los individuos de diferentes tallas. El marco teórico de esta disciplina está aun en formación y muchos de los conceptos que podrían considerarse básicos como tamaño y forma, están aun bajo debate.

En términos muy generales, lo que asume esta metodología es que todos y cada unos de los puntos informativos o *landmarks* (punto específico de una forma biológica ubicada según alguna regla y existente en toda la muestra) se puedan ubicar sobre un organismo y ser analizados para dar información sobre la forma. Una de las ventajas es que sólo son consideradas aquellas variables que son encontradas como relevantes pero con la desventaja de que el resultado del análisis esta influido por el número de *landmarks* elegido. El primer paso es seleccionar un número determinado de estas marcas con base en su importancia funcional, sistemática, tamaño, forma e importancia en el desarrollo. La ubicación de landmarks no se lleva acabo *a priori* sino que son inferidos a partir de los puntos propuestos por el usuario. No existe un procedimiento estandarizado para elegir ni el número ni la ubicación de los *landmarks*; una de las guías generales es escoger aquellas que “capturan” las diferencias observables y que cubren de forma adecuada al organismo. Otras características deseables para seleccionar los *landmarks* son: que representen lugares anatómicamente homólogos, que no alteren su posición topología respecto a otros landmarks, que sean identificables siempre y finalmente que estén en el mismo plano geométrico. Para Bookstein existen tres categorías de landmarks, clasificadas de acuerdo a su utilidad para el análisis: las Tipo I son óptimas e identifican direcciones y fuerzas de cambio, las tipo II son más problemáticas pues carecen de la información de los alrededores por lo que es más difícil de determinar las trayectorias de cambio mientras que las tipo III son aquellas de delimitan el contorno del material analizado y en general no son consideradas *landmarks*. La información que proporcionan los *landmarks* sólo es entre ellos, el espacio entre los puntos no esta siendo analizado.

Después se procede a digitalizar las marcas, ya sea directamente sobre el individuo o utilizando imágenes donde sean visibles dichos puntos. Posteriormente, mediante procedimientos matemáticos son ajustados todos a un mismo tamaño (ya que el tamaño explica la mayor cantidad de la varianza) sin alterar su forma y eliminando toda la variación que no pueda ser atribuida a la forma, por ejemplo elementos girados o juveniles (Adams *et al.*, 2002). Una vez que se tiene una base una datos con varios individuos capturados (al menos la muestra debe de ser del doble del número de landmarks usados) se busca sobreponer sus formas y analizar la variación existente. Estos métodos se han refinado y se han vuelto mucho más precisos y rigurosos, aunque es importante recalcar que no existe una teoría general de la forma, más bien lo que estos métodos han cambiado y mejorado es la teoría de la medición. Otra de las grandes ventajas es que los nuevos métodos permiten incluir medidas no lineares como ángulos y proporciones a además poder realizar comparaciones interespecífica (Adams *et al.*, 2002). Dentro de las definiciones que existen para forma, en este trabajo se utilizó la definición propuesta por Kendall en 1977:

“Toda la información geométrica que persiste cuando la posición, escala y efectos de rotación han sido eliminados de un objeto”.

Mientras que el tamaño es definido por Kendall con base en el “centroide central” (*centroid size*), que es la distancia de cada *landmark* al centroide geométrico de la muestra y que es matemáticamente independiente de la forma. El centroide o “posición centroide” es igual a la raíz cuadrada del cuadrado de las distancias de un determinado juego de *landmarks* a su centroide, expresado de otra forma es igual a la raíz cuadrada de las sumas de las varianzas de los *landmark* de un centroide de coordenadas x,y (Slice *et al.*, 2009). Tanto el centroide como los landmarks están compuestos por dos valores (X,Y) por lo que los análisis estadísticos para probar cualquier hipótesis es necesariamente multivariado. Lo que se busca en estudios morfométricos es interpretar los cambios biológicos como deformaciones y la correspondencia entre esas deformaciones; dichas correspondencias van más allá del hecho de tener landmarks en común; todas las comparaciones son realizadas entre configuraciones de *landmarks*, no entre *landmarks* individuales.

La correspondencia no implica necesariamente homologías biológicas, ya que también puede reflejar aspectos funcionales o del desarrollo. Los *landmarks* son mas que relaciones de correspondencia, deben de reflejar el mismo locus anatómico. Vale la pena destacar que el concepto de homología que aplica para la morfometría es diferente al concepto tradicional, ya que para los matemáticos la homología se mide en base a lugares individuales (*landmarks*), mientras que para los biólogos continua siendo vital la importancia global de la estructura delimitada por esos puntos; y se asume que si dichas estructuras discretas son reconocibles como homologas, entonces los puntos que las definen también lo serán. Debido a que la manipulación de los puntos puede inducir la aparición de homología se ha optado por llamar a estos modelos matemáticos

como “funciones de homología”; sin embargo la homología entre los puntos elegidos, no debe de justificarse por la deformación, sino por argumentos biológicos.

Existen tres operaciones de manipulación de los puntos que no van a alterar la morfología analizada y por lo tanto mantienen la información de la forma y su variación. Estas operaciones son: la translación, rotación y el escalamiento. La manipulación de estos landmarks homogeneiza la muestra para hacer evidentes las diferencias específicas, interespecíficas u ontogenéticas de una muestra. La forma más sencilla de analizar la variación entre las coordenadas de los puntos es utilizando las coordenadas de Bookstein, abreviadas como BC (Bookstein shape coordinates) y que representan pares de puntos que son analizados y comparados. Para poder lograr esta homogeneización las muestras son estandarizadas utilizando el *centroid size* y la línea base (*base line*) y de esta forma se deja que toda la variación que pudiera existir sea debida única y exclusivamente a la forma. La *base line* puede ser escogida arbitrariamente aunque por tradición y conveniencia se suele elegir el eje longitudinal como línea base, ya que los resultados son biológicamente más fáciles de procesar; de esta forma toda la variación de dicho eje es transmitida a los landmarks circundantes. Cuando se cuentan con muchas muestras no es estrictamente necesario que todas tengan la misma *base line* pero que todas la compartan hace más fácil la interpretación de los resultados. Dado que los *landmarks* están “fijos” en el análisis, no se requiere considerar a la varianza pues no hay tal, lo que facilita los cálculos estadísticos. Una vez que se han analizado las diferencias entre formas se mide la covarianza.

Una vez que se obtienen los landmarks del organismo o de una imagen se calculan las Coordenadas de Bookstein de cada organismo. Para comparar las muestras los programas utilizan álgebra de matrices en donde la matriz queda configurada por un K número de landmarks de M dimensiones cartesianas (dos para el caso de este trabajo) y con una posición central que es igual al promedio de las coordenadas X,Y de los landmarks. Una vez que la matriz está centrada, los valores son trasladados restando el valor de centroide a cada uno de los valores de la matriz. El resultado son matrices que difieren en el centroide pero no en la forma; se elige el centroide porque es un parámetro que no está relacionado de ninguna manera con el tamaño ni con la forma (es definido como la raíz cuadrada de la distancia de cada *landmark* al centroide). Para homogeneizar las matrices y que estas no difieran ni en la localización ni el tamaño de los landmarks, se les impone dos reglas: estar centradas y que el centro sea de tamaño uno. Finalmente se ordenan en la misma dirección buscando el punto de menor distancia entre los centroides, procedimiento llamado *Procruster distance* (es igual a la raíz cuadrada de las diferencias al cuadrado entre las posiciones de los landmarks entre dos superposiciones que comparten un *centroid size*); cuyo resultado final se conoce también como el espacio de la forma de Kendall. Este espacio es igual a la configuración en la cual las formas están centradas y la distancia de cada una a un punto de referencia está minimizado, también se conoce como *Partial Procruster Superimposition*. Este espacio no es Euclidiano sino curvo, por lo que el tratamiento estadístico tendría que ser diferente. Para evitar más complicaciones se han ideado métodos

matemáticos que acerquen el espacio de Kendall al espacio Euclidiano. Este procedimiento se puede realizar de varias maneras pero la más común ha sido proyectar el espacio de Kendall a un plano.

Las coordenadas de Bookstein es sólo uno de los métodos de obtención de datos, las diferencias entre los métodos radica principalmente en las operaciones que hay que realizar para su obtención. Si bien las diferencias entre los métodos y los resultados son gráficamente sustanciales, las conclusiones que se pueden derivar de ellos no son esencialmente diferentes. Dentro de las razones para buscar alternativas al método de Bookstein, está el hecho de que fijar la línea base acarrea algunos problemas metodológicos que involucran al tamaño de muestra, los grados de libertad y el número de landmarks; además estos no son invariables de verdad debido a la transmisión de la varianza de la línea base a los demás puntos y no minimiza al máximo la distancia entre configuraciones.

Una técnica muy parecida es la de registro de la línea base por corte (SBR por sus siglas en inglés *Sliding Baseline Registration*) que fue ideada para reducir los efectos de alineamiento en la línea base. Esto se logra escalando todos los datos al *centroid size*, sin embargo sólo se reduce la transferencia de varianza, además de que la forma cambia cuando la línea base tiene que rotar. Por todo lo anterior la técnica de cuadrados mínimos generalizados (GLS por sus siglas en inglés *General Least Squares*) son más utilizadas y de mayor certidumbre pues están más acopladas con la teoría de la forma. Ambas formas de *Procruster Superimpositions* minimizan de una forma más acertada la distancia entre configuraciones de landmarks que los BC; manteniendo sin alterar la forma aun después de haber trasladado, ajustado y rotado las configuraciones y de remover toda la información no relacionada con la forma. El punto clave de los GLS es el uso de la suma de los cuadrados de las distancias entre landmarks para minimizar las distancias entre configuraciones. La combinación de operaciones que modifican la forma a la distancia más corta es la que es considerada como óptima. Para realizar un ajuste de GLS se requiere centrar cada configuración de landmark, substrayendo a cada uno las coordenadas del centroide, lo que origina que cada punto refleje la desviación del centroide. Posteriormente se escala cada configuración al *centroid size* dividiendo cada coordenada de cada landmark entre el *centroid size* de cada configuración. Luego se elige una configuración de referencia (aleatoria) y las siguientes configuraciones son orientadas respecto de esta, siempre minimizando las distancias entre landmarks homólogos (se reduce la distancia de *Procruster*). Posteriormente se analizan las distancias completas de *Procruster* y sus correspondientes *centroid size* de las distancias de *Procruster* y por último se re-escala cada configuración al nuevo *centroid size*. Esta metodología se le llama *Partial Procruster Superimposition*, que es la más usada en biología, pues es más constante y sencilla, además de que no depende de una línea base. Una de las ventajas sobre el SBR es que transfieren aun menos varianza a los landmarks y que su respaldo matemático es mayor. Sin embargo no todo es perfecto ya que uno de los inconvenientes de GLS es que produce es una ligera rotación de la muestra dando como resultado imágenes ligeramente distorsionadas.

Por todo lo anterior, SBR produce imágenes más reales, sobre todo en aquellas que hace referencia al desarrollo ontogenético. Además GLS muestra alta sensibilidad a largos desplazamientos de algunos *landmarks* (efecto Pinocho) que puede tener grandes efectos en la sobreimposición enmascarada de *landmarks*. Otra de las desventajas de los métodos de Procruster es que la rotación es libre y justificada mientras se maximice la similitud, lo cual es consecuente con la teoría de la forma pero que en aspectos biológicos puede tener consecuencias poco realistas pues un elemento importante para la biología (no tanto para la teoría de la forma) es la orientación, ya que su pérdida hace difícil de interpretar los gráficos. Sin embargo es importante tener en cuenta que los distintos métodos no son mutuamente excluyentes, muy por el contrario son visiones complementarias de un mismo problema y de ser posible todas deben de ser consideradas en el análisis, por ejemplo los métodos BC son sumamente útiles para la interpretación de gráficos, en particular para cuando se quiere hacer referencia al desplazamiento de los landmarks, pues considera el desplazamiento de cada landmark respecto a la línea base mientras que el SBR lo hace sólo respecto a dos puntos predeterminados.

Quizá el elemento más importante de toda la operación es la obtención de resultados y la presentación en modo gráfico de los mismos, para ello existen varios modelos que muestran la deformación de las muestras; el método más utilizado es el *Thin-Plate Spline* (modelo de tira plana) que tiene dos funciones: gráfica y genera un conjunto de datos que pueda ser utilizado con la estadística convencional. Las coordenadas de los *Procrusters* son transformadas a valores llamados *Partial Warp Scores* (valores parciales de deformación) para facilitar la visualización e interpretación de los resultados. La deformación es una función que mapea los puntos buscando su correspondencia en otra forma para alisar las distancias entre los *landmarks*, volviendo la figura un continuo que se diferencia. Matemáticamente esto se logra usando funciones continuas que son aplicables sí y sólo sí hay cierta independencia entre los *landmarks*. Este método busca las deformaciones más parsimoniosas, es decir aquellas que requieren un mínimo de dobleces o dicho de otra forma, un gasto de energía menor para mantenerse (basado en la metáfora de deformación sobre placas de metal). Algunas deformaciones no requieren energía y se les conoce como deformaciones uniformes que sólo forman líneas paralelas. Existen seis tipos de deformación: translación vertical y horizontal, escalamiento, rotación compresión/dilatación y rasurado; siendo las dos últimas difíciles de calcular matemáticamente. Los cambios no uniformes tienen impactos locales y no siempre son iguales, indican de un forma clara las zonas con cambios notables de la forma de una muestra, la idea es descomponer esta deformación en una serie de componentes progresivamente más pequeños, estos son los llamados *Partial Warps*; cada uno tiene un vector de dos dimensiones (x,y). La matemática involucrada en los cálculos es muy similar a la usada en los análisis de componentes principales, dado que sólo explican una parte de la deformación, por eso son llamados parciales. Estos *Partial Warp Scores* pueden ser analizados mediante técnicas estadísticas comunes. La interpretación de los mismos se da en términos de deformación total no de landmarks separados. Por supuesto no son necesariamente

una visión realista de la modificación sino sólo representan la deformación asociada a los *landmarks* y los espacios adyacentes; sí existen amplias zonas donde no haya landmarks, la deformación ahí presente no podrá ser capturada por la técnica. Es importante recalcar el hecho de que las descripciones biológicas deben de incluir ambos tipos de deformaciones. La intención final es encontrar una unidad vectorial que describa la dirección e intensidad de la deformación de cada *landmark*. En este sentido los métodos de obtención de coordenadas generan diferentes resultados. GLS y SBR producen la misma forma pero las deformaciones no son iguales, BC difiere de los dos anteriores en la escala, rotación y translación de los datos.

Ya que se tienen los *Partial Warps* y la *Thin-Plate Splie* se debe de elegir un método para describir la diversidad de formas de una muestra; básicamente existen dos PCA y CVA. Ambos sirven más para simplificar el análisis más que para probar hipótesis. El PCA es una herramienta que simplifica el análisis entre individuos mientras que el CVA lo hace entre grupos (inter o intra poblacional y/o específico). El PCA funciona exactamente igual que un análisis de componentes principales por ello su función es la de sustituir los valores de las variables originales por unos nuevos (los componentes principales) que son combinaciones lineales independientes entre sí y que explican progresivamente una menor cantidad de varianza y que son ortogonales entre ellos; los valores finales son denominados *principal component scores*. Ya que las variables originales son variaciones de la forma, se puede generar una figura de cualquier componente principal multiplicado la forma original por el coeficiente del componente principal y se suman. Se pueden obtener cuatro tipos diferentes de deformación morfométrica, para este trabajo se eligieron las dos más informativas y fáciles de interpretar Quiver-plot (Gráfica-temblante) y Grid & Landmark (gradilla-puntos informativos). La Quiver-plot es un tipo de gráfica en la cual se ubican los landmarks y se describe la variación completa de la forma utilizando vectores que cambian en longitud y dirección con base en los cambios de la morfología. El otro tipo de gráfica elegido es el Grid & Vector que fusiona los otros dos tipos de gráficas usados por el programa (el de rejilla y el de vectores) poniendo de manifiesto las zonas de mayor deformación respecto a una gradilla de campos uniformes, por lo que la deformación sufrida por los campos es proporcional a la deformación existente en la zona; al mismo tiempo cada landmark individualmente posee un vector que de igual forma indica la dirección e intensidad del cambio en general para facilitar la interpretación estas gráficas de deformación se hacen considerando un modelo de sobreposición de Bookstein, pues son más fáciles de interpretar; de igual forma se considero sólo al primer componente principal (eje antero-posterior, puntos 1 y 2).

El CVA tiene como principal objetivo simplificar la diferencia entre grupos mutuamente excluyentes; por ejemplo grupos taxonómicos, geográficos, etológicos, raciales, edades, etc. Los grupos difieren por una variable categórica denominada rasgo cualitativo o variable de agrupación. En este caso el CVA tampoco sirve para probar hipótesis para ello se requieren análisis multivariados. CVA utiliza los patrones intragrupal como escala de los ejes del nuevo sistema de coordenadas, esto es más que la simple rotación de las variables, pues las distancias no son equivalentes a las coordenadas originales. La dirección del CV1 es aquella en la cual los grupos

son mejor discriminados, lo cual no es necesariamente es la misma dirección en la cual la media del los grupos es la más diferente. El CVA esta centrado en la proporción entre dos matrices de varianza-covarianza, una que agrupa la varianza dentro de los grupos, lo que representa la desviación de los individuos de su respectiva media grupal y la segunda que analiza la varianza entre los grupos, lo que representa la porción total de la varianza (desviación de la gran media). Para determinar cuantos CV son efectivamente discriminantes se utiliza la prueba de Bartlett que analiza la diferencia en los valores de la lamda de Wilk, el procedimiento incluye estimar la χ^2 en la cual la lamda sea el producto de los eigenvalores de todos los CV. Sí el valor es significativamente mayor que el esperado para los grados de libertad elegidos se puede asumir diferencias significativas entre los grupos. Para analizar las diferencias entre los grupos también se utilizan las distancias de Mahalanobis de los especímenes a la media del grupo.

Glosario

Protoconcha.- Concha embrionaria formada por la larva véliger.

Conquiliológicas.- Referentes a la concha. La conquiliología es la rama encargada del estudio de las conchas.

Opérculo.- Disco córneo que funge como tapa o cubierta de la concha.

Periostraco.- Capa externa de la concha compuesta por un material proteico córneo curtido con quinonas, llamado conquiolina.

Labio externo.- Parte final de la última vuelta de la concha.

Canal sifonal.- Pliegue tubular de la concha que protege al sifón.

Columela.- Eje central de las conchas de los gasterópodos alrededor del que se enrollan las vueltas de la espira.

Manto.- Pliegue de la pared del cuerpo que segrega la concha.

Pie.- Superficie ventral de un molusco, musculosa y plana, que le permite desplazarse.

Región palial o cavidad del manto.- Zona donde se ubican los órganos de respiración.

Rádula.- Cinta membranosa con filas transversales de dientes presente en la mayoría de los moluscos.

Rádula Taenoglosa.- Forma específica de la rádula con una hilera de 7 dientes y los dientes marginales tienen forma de gancho.

Estilo.- Saco ciego y ciliado donde se lleva acabo la digestión.

Propodio.- Parte anterior de un gasterópodo que actúa como arado y ancla.

Osfradio.- Pequeñas áreas de epitelio sensorial localizadas cerca de las branquias; actúan como quimiorreceptores y detectores de sedimento.

Literatura citada

- Abbot, R. y P. Dance. 2003. **The compendium of seashells**. Odyssey. China. 411 pp.
- Adams, D. C., F. J. Rohlf y D. E. Slice. 2002. Geometric Morphometrics: Ten Years of the progress Following the "Revolution". *Italian Journal of Zoology* 71:5-16.
- Aldana-Aranda, D. y E. Baqueiro. 2000. La investigación malacológica en México en el nuevo Milenio. *Ciencia, Arte: IPN Cultura* 30:23-27.
- Alfaro, A. y R. C. Carpenter. 1999. Physical and biological processes influencing zonation patterns of a sub tidal population of the marine snail, *Astraea (Lithopoma) undosa* Wood 1928. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 240:259-283.
- Anderson, L. C. y P. D. Roopnarine. 2005. Role of constraint and selection in the morphologic evolution of *Caryocorbula* (Mollusca: Corbulidae) from the caribbean neogene. *Paleontologia Electronica* 8(2):4-18.
- Asami, T., K. Ohbayashi y K. Seki. 1997. The inheritance of shell color in the land snail *Bradybaena pellucida*. *Venus* 56(1):35-39.
- Awaji, M. y K. Hamano. 2004. Gonad formation, sex differentiation and gonad maturation processes in artificially produced juveniles of the abalone *Haliotis discus hannai*. *Aquaculture* 239:397-411.
- Baltánas, A. en: Danielopol, D.L., M. Gross y W.E. Piller, (Eds.), 2008. Contribution to Geometric Morphometrics. "Workshop methods in Ostracodology". Informes del Instituto de Ciencias de la Tierra, Graz Karl-Franzens-Universität, Alemania, 92 pp.
- Barrett, S. D. 2008. Image SXM Software Gratuito <http://www.ImageSXM.org.uk>
- Barnes, D. K. A. 2005. Body and resource size at the land-sea interface. *Marine Biology* 146:625-632
- Bond, A. B. y A. L. Kamil. 2002. Visual predators select for crypticity and polymorphism in virtual prey. *Nature* 415:609-13.
- Brake, J., F. Evans y C. Langdon. 2004. Evidence for genetic control of pigmentation of shell and mantle edge in selected families of Pacific oysters, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture* 229:89-98.
- Boisselier-Dubayle, M. C. y S. Gofas. 1999. Genetic relationships between marine and marginal-marine populations of *Cerithium* species from the Mediterranean Sea. *Marine Biology* 135: 671-682.
- Boulding, E. G., M. Holst y V. Pilon. 1999. Changes in selection on gastropod shell size and thickness with wave-exposure on Northeastern Pacific shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 232: 217-239.
- Bu-Olayan, A.H. y B.V. Thomas. 2001. Heavy metal accumulation in the gastropod, *Cerithium scabridum*, from the Kuwait coast. *Environmental Monitoring and Assessment* 68: 187-195.

- Byers, B. A. 1989. Habitat-choice polymorphism associated with cryptic shell-color polymorphism in the limpet *Lottia digitalis*. *The Veliger* 32 (4): 394-402.
- Cadee, G. C., S. E. Walker y K. W. Flessa. 1997. Gastropod shell repair in the intertidal of Bahía la Choya (N. Gulf of California). *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 136: 67-78.
- Cameron, R. A. y P. J. Dillon. 1984. Habitat stability, population histories and patterns of variation in *Cepaea*. *Malacologia* 25(2):271-290.
- Chiba, S. 1999. Character displacement, frequency-dependent selection, and divergence of shell colour in land snails *Mandarina* (Pulmonata). *Biological Journal of Linnean Society* 66:465-479.
- Chiba, S. 2005. Appearance of morphological novelty in a hybrid zone between two species of land snail. *Evolution* 59:1712-1720.
- Comisión de Nomenclatura Zoológica. 1978. Opinion 1109 *Cerithium* Bruguière, (1789) (Gastropoda): Designation of the type-species under the plenary powers. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 35 (2) 97-98.
- Cook, L. M. y J. Bridle. 1995. Colour polymorphism in the mangrove snail *Littoraria intermedia* in Sinai. *Malacologia* 36(1-2):91-95.
- Cook, L. M. y G. Gao. 1996. Test of association of morphological variation with heterozygosity in the snail *Cepaea nemoralis*. *Heredity* 76:118-123.
- Cook, L. M., R. H. Cowie y J.S. Jones. 1999. Change in morph frequency in the snail *Cepaea nemoralis* on the Marlborough Downs. *Heredity* 82:336-342.
- Crampton, J. S. y A. S. Gale. 2005. A plastic boomerang: speciation and intraspecific evolution in the Cretaceous bivalve *Actinoceramus*. *Paleobiology* 31(4): 559-577.
- Crowe, T. P. y A. J. Underwood. 1998. Testing behavioral "preference" for suitable microhabitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 225:1-11.
- Cruz, R., C. Vilas, J. Mosqueira y C. García. 2004. Relative contribution of dispersal and natural selection to the maintenance of hybrid zone in *Littorina*. *Evolution* 58:2374-2746.
- Davison, A. 2002. Land snails as model to understand the role of history and selection in the origins of biodiversity. *Population Ecology* 44:129-136.
- Dominciano, L. C. C. y F. L. M. Mantelatto. 2004. The influence of shell species and size on the shell selection pattern of *Paguristes tortugae* (Decapoda, Diogenidae) from Anchieta Island (Ubatuba, Brazil). *Iheringia, Ser. Zool.* 94:425-428.
- Ekendahl, A. y K. Johannesson. 1997. Shell color variation in *Littorina saxatilis* Olivi (Prosobranchia: Littorinidae): a multi-factor approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 62: 401-419.

Ekendahl, A. 1998. Color polymorphic prey (*Littorina saxatilis* Olivi) and predatory effects of a crab population (*Carcinus maenas* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 222: 239-246.

Estebenet, A. y P. Martín. 2003. Shell interpopulation variation and its origin in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) from southern Pampas, Argentina. *Journal of Molluscan Studies* 69: 301-310.

Estes, J. A., D. R. Lindberg y C. Wray. 2005. Evolution of large body size in abalone (*Haliotis*): patterns and implications. *Paleobiology* 31:591-606.

Foster, G. G., A. N. Hodgson y M. Balarin. 1999. Effect of diet on growth rate and reproductive fitness of *Turbo sarmaticus* (Mollusca: Vestigastropoda: Turbinidae). *Marine Biology* 134: 307-315.

Foote, M. 1997. The Evolution of morphological diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 129-152.

Følsvik, N., J. A. Berge, E. M. Brevik y M. Walday. 1999. Quantification of organotin compounds and determination of imposex in populations of dogwhelks (*Nucella lapillus*) from Norway. *Chemosphere* 38(8): 681-691.

Franks, D. W. y T. N. Sherratt. 2006. The Evolution of multicomponent mimicry. *Journal of Theoretical Biology* 244 (21):631- 639.

Futuyma, D. J. 1998. **Evolutionary Biology**. Sinauer. Sunderland, Massachusetts. 763 pp.

García-Cubas, A., M. Reguero y L. Jácome. 1994. **Moluscos Arrecifales de Veracruz, México**. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología – UNAM. México. 143 pp.

García, E. 1973. **Modificaciones hechas al sistema de clasificación climática de Köppen. (Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)**. Instituto Geografía-UNAM. México. 264 pp.

García-Martínez, M. 2004. La formación arrecifal de Caleta de Chon, Zihuatanejo, Guerrero, México: Una aproximación desde la ecología del paisaje. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. 95 pp.

Gardner, M. G., P. B. Mather, I. Williamson y J. M. Huges. 1995. The relationship between shell-pattern frequency and microhabitat variation in the intertidal prosobranch, *Clithon oualaniensis* (Lessoni). *Malacologia* 36 (1-2): 97-109.

Genner, M. J., E. Michel, D. Erpenbeck, N. De Voogd, F. Witte y J.P. Pointier. 2004. Camouflaged invasions of lake Malawi by an oriental gastropod. *Molecular Ecology* 13: 2135-2141.

Ghalambor, C. K., J. A. Walker y D. N. Reznick. 2003. Multi-trait selection, adaptation, and constraints on the evolution of burst swimming performance. *Integrative and Comparative Biology*. 43: 431-438.

Gittenberger, E., W. H. Piel y D. S. J. Gronenberg. 2004. The Pleistocene glaciations and the evolutionary history of the polytypic snail species *Arianta arbustorum* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30:64-73.

Góngora-Gómez, A., J. Tello., L. Rodríguez., A. Domínguez y C. Vargas Ramírez. 2004. Variación isoenzimática en poblaciones del moluscos marino *Strombus gigas* (Linnaeus, 1758) en las costas de Quintana Roo. Sociedad Mexicana de Malacología y Conquiliología, Instituto Tecnológico de Mérida Yucatán y CONACYT. En: Memorias de la IX Reunión Nacional de Malacología y Conquiliología. Mérida, Yucatán, pp 50-51.

Gersenowies-Rodríguez, J. R. 2007. **Alometría**. Lecturas de anatomía animal N°2. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. México. 142 pp.

Gould, S. J. y R. Lewontin. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglosian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London* 205:581-598.

Hammer, Ø. 1999. The development of ammonoid septa: An epithelial invagination process controlled by morphogens?. *Historical Biology* 13(2): 153-171.

Hedgecock, D., D. J. McGoldrick, D.T.Manhan, J. Varva, N. Appelmans, B.L. Bayne. 1996. Quantitative and molecular genetic analyses of heterosis in bivalve molluscs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 203:49-59.

Heller, J., P. Mordan, F. Ben-Ami y N. Sivian. 2005. Concheometrics, systematics and distribution of *Melanopsis* (Mollusca:Gastropoda) in the Levant. *Zoological Journal of the Linnean Society* 144:229-260.

Heller, J. 1993. Hermaphroditism in molluscs. *Biological Journal of the Linnean Society* 48:19-42.

Honek, A. 2003. Shell-band color polymorphism in *Cepea vindobonensis* at the northern limit of its range. *Malacologica* 45(1):133-140.

Houbrick, R. S. 1973. *Cerithium*, (1789), (Gastropoda): Proposed Preservation by designation of a type-species under the plenary powers. Z.N.S 2032. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 30(2):104-107.

Houbrick, R. S. 1974. The genus *Cerithium* in the western Atlantic. *Johnsonia* 5:33-83.

Houbrick, R. S. 1975. Preliminary revision of the supraspecific taxa in the Cerithiinae Fleming (1822) (Cerithiidae:Prosobranchia). *Bulletin of The American Malacological Union* 14-18.

Houbrick, R. S. 1992. **Monograph of the Genus *Cerithium* Bruguière in the Indo-Pacific (Cerithiidae: Prosobranchia)**. Smithsonian Contributions to Zoology. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. 211 pp.

Houbrick, R. S. 1993. Two confusing Indo-Pacific Cerithids. *The Nautilus* 107(1): 14-23.

Hoverman, J. T. y R. A. Relyea. 2007. How flexible is phenotypic plasticity? Developmental Windows for trait induction and reversal. *Ecology* 88(3):693-705.

Hughes, R. N. 1986. **A functional biology of marine gastropods**. The Johns Hopkins University Press. Baltimore. 245 pp.

INEGI. 2003. www.inegi.gob

Johannesson, K. 2003. Evolution in *Littorina*: ecology matters. *Journal of Sea Research* 49: 107-117.

Kaim, A. 2002. Gradual evolution of the Early Cretaceous marine gastropods *Rissoina* lineage in central Poland. *Act.Paleontol.Pol.* 47(4): 667-672.

Kay, M. C. 2002. Recruitment in the intertidal limpet *Lottia digitalis* (Patellogastropoda: Lottidae) may be driven by settlement cues associated with adult habitat. *Marine Biology* 141:467-477.

Keen, M. 1971. **Sea shells of tropical west America**. Stanford University Press. Stanford. 1064 pp.

Kirby, R. R. 2004. Genetic variation in a cline in a living intertidal snail arose in the Neogastropoda over 100 million years ago. *Journal of Molecular Evolution* 58:97-105.

Köler, F. y M. Glaubrecht. 2003. Morphology, reproductive biology and molecular genetics of ovoviviparous freshwater gastropods (Cerithioidea, Pachycilidae) from the Philipines, with description of a new genus *Jagora*. *Zoologica Scripta* 32: 5-59.

Kraeuter, J., L. Adamkerwicz, M. Castagna, R. Wall. y R. Karney. 1984. Rib number and shell color in hybridized subspecies of atlantic bay scallop, *Agropecten ventricosus*. *The Nautilus* 98(1): 17- 20.

Kristensen, T. K., F. Yousif y P. Raahauge, 1999. Molecular characterization of *Biomphalaria* spp in Egypt. *Journal of Molluscan Studies* 65: 133-136.

Lindberg D. R. y J. S. Pearse. 1990. Experimental manipulation of the shell color and morphology of the limpets *Lottia asma* (Middendorff) and *Lottia digitalis* (Rathke) (Mollusca: Patellogastropoda). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 140: 173-185.

Lin, M., A. Meyers y K.S. Vecchio. 2006. Mechanical properties and structure of *Strombus gigas*, *Tridacna gigas*, and *Haliotis rufescens* sea shell: a comparative study. *Materials Science & Engineering* 26: 1380-1389.

Lescinsky, H. L., E. Edinger y M. J. Risk. 2002. Mollusc shell encrustation and Bioerosion rates in a modern epeiric sea: Taphonomy experiences in the Java Sea, Indonesia. *PALAIOS* 17: 171-191.

López-Gómez, N. 2001. Variabilidad fenotípica e implicaciones taxonómicas en especies de algas submareales de playa La Ropa, Zihuatanejo, Guerrero. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM, México, 169 pp.

Lucas, T., M. Macbeth, S.M. Degnan, W. Knibb y B.M. Denegan. 2006. Heritability estimates for growth in the tropical abalone *Haliotis asinina* using microsatellites to assign parentage. *Aquaculture* 259:146-152.

Lydeard, C., W.E. Hoolznagel, M. Glaubrecht, y W. F. Ponder. 2002. Molecular phylogeny of a circum-global, diverse gastropod superfamily (Cerithioidea:Mollusca:Caenogastropoda): pushing the deepest phylogenetic limits of mitochondrial LSU rDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22(3): 399-406.

Madec, L., C. Desbuquois y M. Coutellec-Vreto. 2000. Phenotypic plasticity in reproductive traits: important in the life history of *Helix aspersa* (Mollusca: Helicidae) in a recently colonized habitat. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 25-39.

Mann, R. y S. M. Gallagher. 1985. Growth, morphometry and biochemical composition of the wood boring molluscs *Teredo navalis* L., *Bankia gouldi* (Bartsch), and *Nototeredo knoxi* (Bartsch) (Bivalvia:Teredinidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 85: 229-251.

Marin, F., L. Pereira y P. Westerbroek. 2001. Large scale fractionation of molluscan shell matrix. *Protein Expression and Purification* 23: 175-179.

Maynard Smith, J., Burian, R., Kauffman, S., Alberch, P., Campbell, J., Goodwin, B., Lande, R., Raup, D., and Wolpert, L. 1985. Developmental constraints and evolution. *The Quarterly Review of Biology* 60: 265-287.

Maynard Smith, J. 1994. **The major transitions in evolution**. En *Complexity: Metaphors, Models and Reality*, Editado por G. Cowan, D. Pines, and D. Meltzer, Addison-Wesley, Reading, MA, 346 pp.

Meinhardt, H. 1998. **The algorithmic beauty of the sea shells**. Springer. Nueva York. 236 pp.

Meléndez, C. R. 2002. Morfometría y merística de *Aplodactylus punctatus* Valenciennes 1832 (Pisces:Aplodactylidae) provenientes de la zona entre Iquique (20°13' S) y Concepción (36°47' S), Chile. *Gayana* 66(2): 207-212.

Merilä, J., y M. Björklund, 2004. Phenotypic integration as a constrain and adaptation, pp. 107-129 in **The Evolutionary Biology of Complex Phenotypes**. Editado por M. Pigliucci and K. Prentson. Oxford University Press, Oxford. 571 pp.

Meyer, C. P., J. B. Geller y G. Paulay. 2005. Fine scale on coral reefs: Archipelagic differentiation in turbinid gastropod. *Evolution* 59:113-125.

Nakai, S., O. Miura, M. Maki y S. Chiba. 2006. Morphological and habitat divergence in the intertidal limpet *Patelloida pygmaea*. *Marine Biology* 149: 515-523.

Naranjo-García, E. 2003. Historia de la Malacología en México con énfasis en la malacología continental. *Rev. Biol. Trop.* 51(3): 463-471.

Olabarria, C. y M. G. Chapman. 2001. Comparison of patterns of spatial variation of microgastropods between two contrasting intertidal habitats. *Marine Ecology* 220: 201-211.

Oliver, P. G. y J. Järnegren. 2004. How reliable is morphology based species taxonomy in the bivalvia? A case study on the *Acropsis admansi* (Bivalvia:Arcoidea) from the Florida Keys. *Malacologia* 46(2): 327-338.

O`zgo, M. 2005. *Cepaea nemoralis* (L.) in southeastern Poland: association of morph frequencies with habitat. *Journal of Molluscan Studies* 71: 93-103.

Palmer, A. R. 1984. Species cohesiveness and genetic control of shell color and form in *Thais emarginata* (Prosobranchia, Muricacea): preliminary results. *Malacologia* 25(2): 477-491.

Pechenik, J.A., I.D. Marsden y O. Pechenik. 2003. Effects of temperature, salinity and air exposure on development of the estuarine pulmonate gastropod *Amphibole crenata*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 292: 159- 176.

Pérez, G.M. 1967. Algas de la familia Corallinaceae (División Rhodophyta) de la región de Zihuatanejo, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México, 115 pp.

Prieto, A., S. Sant, E. Méndez y C. Lodeiros. 2003. Diversidad y abundancia de moluscos en las praderas de *Thalassia testudinum* de Bahía de Mochima, Parque Nacional Mochima, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 51: 413-426.

Ponder, W.F. y D.R. Lindberg. 2008. **Phylogeny and evolución of the Mollusca**. Universidad de California, Berkley, E.E.U.U. 469 pp

Ray, M. y A. W. Storer. 1994. Experimental analysis of growth and survivorship in a marine gastropods aggregation: balancing growth with safety in numbers. *Marine Ecology Progress Series* 105: 47-59.

Ridgway, T. M., G. M. Brach y B. A. Stewart. 1999. *Patella natalensis* Krauss, 1848: Redescription of an unrecognized limpet from the east coast of South Africa. *Journal of Molluscan Studies* 65(1): 139-142.

Rivera Cázeres, J. 2009. Desarrollo de una metodología para la formulación de modelos morfométricos. Tesis Doctoral. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. 146 pp.

Roopnarine P. D. y G. J. Vermeij. 2000. One Species becomes two: the case of *Chione cancellata*, the resurrected *C. elevata*, and phylogenetic analysis of *Chione*. *Journal of Molluscan Studies* 66: 517-534.

Rohlf, J. F. y F. L. Bookstein Eds. 1988. Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop. The University of Michigan Museum of Zoology. Michigan, EE.UU. 396 pp.

Rohlf, J. F. 2004. tpsDig2, digitalize landmarks and outlines, version 2.0. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.

Schweiger, O., M. Frenzel y W. Durka. 2004. Spatial genetic structure in a metapopulation of the land snail *Cepaea nemoralis* (Gastropoda: Helicidae). *Molecular Ecology* 13:3645-365.

Sheets, D. H. 2002. Dept. of Physics, Canisius College, Buffalo, NY 14208, Dept. of Geology, SUNY at Buffalo, Buffalo NY 14260 sheets@canisius.edu <http://www.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>

Shimek, R. L. 1989. Shell morphometrics and systematics: A revision of the slender, shallow-water *Cadulus* of the northeastern pacific (Scaphopoda: Gadilida). *The Veliger* 32(3): 233-246.

Skoglund, C. 1992. Additions to the Panamic Province Gastropod (Mollusca) literature 1971-1992. *The Festivus* 24 (Supl. 2) 1-169.

Skoglund C. 2002. Panamic Province Molluscan Literature Additions and Changes from 1971 through 2001. III. Gastropoda. *The Festivus* (Supl.2) 33: 1-286.

Slide, D. E., F. L. Bookstein, L. F. Marcus, y J. F. Rohlf. 2009. Glossary for geometric morphometrics. Documento en formato electrónico que puede ser consultado en: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>

Soares, A. G., F. Scapini, A. C. Brown y A. McLachlan. 1999. Phenotypic plasticity, genetic similarity and evolutionary inertia in changing environments. *Journal of Molluscan Studies* 65: 136-139.

Sokal, R. R. y J. F. Rohlf. 1995. **Biometry. Principles and practice of statistics in biological research.** 3 era Ed. W.H. Freeman & Company. Nueva York. 887 pp.

Sokolov, E. P., H. O. Pörtner, M. Lucassen y M. Sokolova. 2003. Microscale genetic differentiation along the vertical shore gradient in the White Sea Snails *Littorina saxatilis* (Olivi) assessed by microsatellite markers. *Journal of Molluscan Studies* 69:388-391.

Sokolova, I. M. y V. J. Berger. 2000. Physiological variation related to shell colour polymorphism in White Sea *Littorina saxatilis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 245: 1-23.

StatSoft, Inc. (1998). STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Tulsa, OK: StatSoft, Inc., 2300 East 14th Street, Tulsa, OK 74104, Tel.: (918) 749-1119, fax: (918) 749-2217, email: info@statsoft.com, WEB: <http://www.statsoft.com>

Stirling, H. P. 1982. The upper temperature tolerance of the prosobranch gastropods of the rocky shores at Hong Kong and Dar Es Salaam, Tanzania. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 63: 133-144.

- Stoner, A. W., M. Ray, R. A. Glazer y K. J. McCarthy. 1996. Metamorphic responses to natural substrata in a gastropod larva: decisions related to postlarval growth and habitat preference. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 205: 229-243.
- Tanaka, M. O. y R. C. Maia; 2006. Shell morphological variation of *Littoraria angulifera* among and within mangroves in NE Brazil. *Hydrobiologia* 559: 193-202.
- Tang, C. M. y P. D. Roopnarine. 2003. Complex morphological variability in complex evaporitic systems: thermal springs snails from the Chihuahuan Desert, Mexico. *Astrobiology* 3(3): 597-607.
- Teusch, K. P. y P. Guralnick. 2003. Environmentally driven variation in ancient populations of turrillids evaluating the causal link. *Paleobiology* 29: 163-180.
- Tomanek, L. y B. Helmuth. 2002. Physiological ecology of intertidal organism: A synergy of concepts. *Integr. And Comp. Biol.* 42: 771-775.
- Trussell, G. C. y R. J. Etter. 2001. Integrating genetic and environmental forces that shape the evolution of geographic variation in a marine snail. *Genetica* 112-113: 321-337.
- Tupen, J., W. 1999. Shell form and color variability in *Alia carinata* (Neogastropoda :Columbellidae). *The Veliger* 42(3): 249-259.
- Turra, A. y M. R. Denadai. 2004. Interference and exploitation components in interspecific competition between sympatric intertidal hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 310: 183-193.
- Urabe, M. 2000. Phenotypic modulation by the substratum of shell sculpture in *Semisulcospirsa reiniana* (Prosobranchia: Pleuroceridae). *Journal of Molluscan Studies* 66: 53-59.
- Valdéz, M. F. y C. R. Villalobos. 1982. Variations in natural populations of *Neritina latissima* Broderip in Costa Rica. (Gastropoda: Neritidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 9: 111-119.
- Véliz, D., F. M. Winkler y C. Guisado. 2003. Development and genetic evidence for the existence of three morphologically cryptic species of *Crepidula* in northern Chile. *Marine Biology* 143:1 31-142.
- Vermeij, G. J. 1974. Marine faunal dominance and molluscan shell form. *Evolution* 28(4): 656-664.
- Vermeij, G. J. 2002. Character in context: molluscan shells and the forces that mold them. *Paleobiology* 28(1): 41-54.
- (a) Wagner, P. J. 2001a. Rate heterogeneity in shell character evolution among lophospiroid gastropods. *Paleobiology* 27(2): 290-310.

(b) Wagner, P. J. 2001b. Gastropod Phylogenetics: progress, problems and implications. *J. Paleont* 75(6): 1128-1140.

Wallace, A. 2000. Intraspecific variation in developmental characters: the origin of evolutionary novelties. *Amer. Zool.* 40: 811-818.

Whiteley, D. A. A. y D. F. Owen. 1997. Massive polymorphism and natural selection in *Donacilla cornea* (Poli, 1971) (Bivalvia: Mesodesmatidae). *Biological Journal of Linnean Society* 62: 475-494.

Wilbur, A. K. y R. Steneck. 1999. Polychromatic patterns of *Littorina obtuse* on *Ascophylum nodosum*: are snails hiding in intertidal seaweed? *Northeastern Naturalist* 6: 189-198.

Wilson, I. 1996. Application of ecological genetics techniques to test for selection by habitat on allozymes in *Cepaea nemoralis* (L.). *Heredity* 77: 324-335.

Winkler, F. M., B. F. Estévez, L. B. Jollán y J. P. Garrido. 2001. Inheritance of the general shell color in the scallop *Argopecten purpuratus* (Bivalvia: Pectinidae). *The Journal of Heredity* 92: 521-525.

Witbaard, R. 1996. Growth variations in *Arctica islandica* L. (Mollusca): a reflection of hydrography-related food supply. *Journal of Marine Biology* 53: 981-987.

Wye, K. 2000. **The complete encyclopedia of shells**. Chartwell Books. Nueva Jersey. 288 pp.

Yusa, Y. 2004. Inheritance of colour polymorphism and the pattern of sperm competition in the apple snail *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *Journal of Molluscan Studies* 70: 43-48.

Zamorano de Haro, P., G. Leyte y N. Barrientos. 2004. Distribución de la comunidad de moluscos asociados al coral *Pocillopora damicornis* y su comparación con la comunidad 1994-95 en el arrecife de La Entrega, Oaxaca. Sociedad Mexicana de Malacología y Conquiliología, Instituto Tecnológico de Mérida Yucatán y CONACYT. En: Memorias de la IX Reunión Nacional de Malacología y Conquiliología. Mérida, Yucatán, pags. 72-74

Zar, H. 1999. **Biostatistical analysis**. Prentice Hall. Nueva Jersey. 931 pp.

Zelditch, M. L., D. L. Swiderski, H. D. Sheets y W. L. Fink. 2004. **Geometric Morphometrics for Biologist: A Primer**. ELSEVIER Academic Press. San Diego. 442 pp.