



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**COMPOSICIÓN DE TALLAS DE UNA POBLACIÓN DE
Provanna goniata (GASTROPODA: PROVANNIDAE) DE UN
SITIO CON ACTIVIDAD HIDROTHERMAL AL SUR DE LA
CUENCA DE GUAYMAS, GOLFO DE CALIFORNIA, MÉXICO.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

RAÚL GALVÁN BAZÁN



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. LUIS ARTURO SOTO GONZÁLEZ
2011**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

<p>1. Datos del alumno Galván Bazán Raúl 56 06 56 50 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 30222315-4</p>
<p>2. Datos del tutor Dr. Soto González Luis Arturo</p>
<p>3. Datos del sinodal 1 Dra. Raz-Guzman Macbeth María Luisa Andrea</p>
<p>4. Datos del sinodal 2 Dra. Reguero Reza María Martha</p>
<p>5. Datos del sinodal 3 M. en C. Estrada Romero Alejandro</p>
<p>6. Datos del sinodal 4 Dr. Rojas Lara Pablo Claudio</p>
<p>7. Datos del trabajo escrito Composición de tallas de una población de <i>Provanna goniata</i> (Gastropoda: Provannidae) de un sitio con actividad hidrotermal al sur de la Cuenca de Guaymas, Golfo de California, México. 57 pp. 2011</p>

Agradecimientos

Al Dr. Luis Arturo Soto González, por su apoyo, recomendaciones y por permitirme formar parte de su grupo de trabajo.

A mis sinodales, la Dra. Andrea Raz-Guzman, Dra. Martha Reguero, Dr. Alejandro Estrada y Dr. Pablo Rojas por toda su ayuda, comentarios y sugerencias.

A la Dra. Estela Sandoval Zapotitla del Laboratorio de Apoyo a la Investigación del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM por las facilidades prestadas y su invaluable ayuda para realizar las fotomicrografías de este trabajo.

Al Biólogo Carlos Illescas por su ayuda en el laboratorio y su apoyo en la obtención de los materiales necesarios (incluyendo comida).

A mis amigas y amigos del laboratorio Abril, Azu (Chio-1), Chio-2, Mariela, Ariel, Cuauhtemoc, Raúl (Herrera) y Toño por su ayuda y amistad.

A mis demás amigas y amigos, al egregio e ilustrísimo Club de Caballeros y a la bola de guarros dipsómanos de la facultad por su amistad.

A mi familia, por todo.

Contenido

Resumen.....	1
1 Introducción.....	2
1.1 Descubrimiento de las ventilas hidrotermales, filtraciones frías y otros ambientes reductores.....	2
1.2 Ventilas Hidrotermales.....	4
1.2.1 Generación del flujo hidrotermal y estructuras minerales.....	6
1.2.2 Variabilidad en las ventilas hidrotermales.....	9
1.3 Comunidades de organismos en ventilas hidrotermales.....	12
1.3.1 Bacterias.....	12
1.3.2 Fauna.....	13
1.3.3 Variación espacio-temporal del ambiente y las comunidades.....	14
2 Antecedentes.....	16
2.1 Crecimiento y edad de gasterópodos.....	16
2.2 Gasterópodos de ventilas hidrotermales.....	19
3 Objetivos.....	20
4 Zona de estudio.....	20
5 Materiales y métodos.....	22
5.1 Recolección.....	22
5.2 Medición de las variables morfométricas.....	23
5.3 Preparación y análisis de los estatolitos.....	24
5.4 Análisis de frecuencias de longitudes y descomposición modal.....	24
5.5 Análisis multivariados.....	25
5.6 Conteo de anillos en los estatolitos.....	25
6 Resultados.....	25
6.1 Posición taxonómica y descripción de tallas.....	25
6.2 Relación entre el diámetro del estatolito y la concha.....	27
6.3 Análisis de frecuencias de longitudes y descomposición modal.....	29
6.4 Análisis de componentes principales (ACP) y de factores (AF).....	32
6.5 Análisis de conglomerados.....	34
6.6 Anillos de los estatolitos.....	37
7 Discusión.....	39

7.1 Estructura de tallas.....	39
7.2 Característica de la concha de <i>Provanna goniata</i>	41
7.3 Los estatolitos y su relación con la talla de la concha. ¿Estimación de la edad?.....	44
7.4 Comparación entre los estatolitos de <i>Provanna goniata</i> y los de gasterópodos de aguas someras.....	45
8 Recomendaciones para el manejo de los estatolitos.....	48
9 Conclusiones.....	48
10 Referencias.....	50

Índice de figuras

Figura 1: Una de las primeras fotografías de ventilas hidrotermales.....	3
Figura 2: Localización mundial de las ventilas hidrotermales.....	5
Figura 3: Principales pasos durante la formación del fluido hidrotermal.....	7
Figura 4: Variación de la temperatura en dos sitios de emanación de fluido hidrotermal....	10
Figura 5: Estatolitos de <i>Nassarius reticulatus</i>	17
Figura 6: Localización y características de la Cuenca de Guaymas.....	21
Figura 7: Medición de las variables morfométricas de la concha y grado de conservación de la escultura de la concha de <i>Provanna goniata</i>	23
Figura 8: Diagramas de caja de las variables analizadas.....	27
Figura 9: Modelos de regresión y análisis de residuos.....	28
Figura 10: Histogramas de probabilidad de frecuencia de longitudes y componentes modales de las variables analizadas.....	31
Figura 11: Gráfico de dispersión del análisis de componentes principales.....	33
Figura 12: Dendrogramas de las variables de la concha.....	36
Figura 13: Estatolitos de <i>Provanna goniata</i>	38
Figura 14: Conchas de <i>Provanna goniata</i> con diferente escultura.....	44
Figura 15: Comparación de los estatolitos de <i>Provanna goniata</i> y gasterópodos de aguas someras.....	46

Índice de tablas

Tabla 1. Características físico-químicas del fluido en diferentes ventilas hidrotermales en comparación con el agua de mar.....	10
Tabla 2. Estadísticas descriptivas de las variables analizadas.....	26

Tabla 3. Matriz de correlación de Pearson de las variables analizadas.....	27
Tabla 4. Modelos de regresión lineal simple.....	28
Tabla 5. Número de intervalos y frecuencia de individuos para las 4 variables morfométricas de la concha y el diámetro del estatolito.....	30
Tabla 6. Descripción de los componentes modales.....	30
Tabla 7. Análisis de componentes principales (1).....	32
Tabla 8. Análisis de componentes principales (2).....	32
Tabla 9. Análisis de factores.....	34

Resumen

Un total de 68 gasterópodos de la especie *Provanna goniata* fueron recolectados de manera oportunista durante una inmersión del sumergible Alvin al sur de la Cuenca de Guaymas, México. Los individuos se encontraron en un sitio con presencia de actividad hidrotermal junto con gusanos muertos de la especie *Riftia pachyptila*. Se midieron cuatro variables morfométricas de la concha y el peso húmedo de los organismos. Adicionalmente, se diseccionó el pie y el par de estatolitos presente se extrajo para posteriormente fotografiarlo y medir su diámetro. Se aplicaron análisis de frecuencias de longitudes y descomposición modal a las variables de la concha y el diámetro de los estatolitos para la identificación de posibles cohortes dentro de la población. Para comparar con el método anterior, se efectuó también un análisis de conglomerados haciendo uso de las cuatro variables de la concha; ambos métodos separaron a los individuos de manera similar. Se efectuaron análisis de factores y componentes principales haciendo uso de todas las variables mencionadas (o un subconjunto de ellas); el primer componente/factor se relacionó con el tamaño general de los individuos y el segundo con la forma de la concha y la masa corporal (parte blanda). Se estableció la relación entre las distintas variables morfométricas de la concha y el diámetro de los estatolitos por medio de regresiones lineales simples; éstas fueron evaluadas, en conjunto con los análisis de descomposición modal, para investigar si aportaban información sobre la edad de los individuos examinados. En gasterópodos de aguas someras este método ha brindado información sobre la edad de los individuos, en el caso del presente estudio no fue posible lograr este objetivo. Es necesario realizar más investigaciones para establecer si los estatolitos pueden ser utilizados para estimar la edad, crecimiento u otras características de las especies de gasterópodos de ventilas hidrotermales, de la misma manera que se hace con los de aguas someras.

1 Introducción

1.1 Descubrimiento de las ventilas hidrotermales, filtraciones frías y otros ambientes reductores

Uno de los más grandes acontecimientos científicos del siglo pasado fue, sin lugar a dudas, el hallazgo de grandes comunidades de organismos prosperando a miles de metros de profundidad, por demás alejadas de la luz solar que, hasta entonces, se había considerado como la única fuente de energía capaz de soportar comunidades de tal magnitud. Sin embargo, las ventilas hidrotermales (vistas como un fenómeno geológico, íntimamente ligado a la tectónica de placas y a la expansión del piso oceánico) ya habían sido predichas varios años atrás por los geólogos marinos, basándose principalmente en mediciones de flujos de calor conductivos; inclusive, se había estimado que su temperatura debía rondar entre los 150 y 300 °C (Lonsdale 1977).

En mayo de 1976, con ayuda de un vehículo submarino, se detectó la presencia de plumas hidrotermales (una pluma es una masa de agua con una densidad diferente a la del agua circundante) cerca de la falla de Galápagos. Al estudiar el fondo oceánico en busca de la fuente de estas emisiones, el vehículo que, entre otros aditamentos, contaba con un sensor de temperatura, sensores acústicos y una cámara fotográfica, captó, en las inmediaciones de una grieta de donde provenían las emanaciones, las primeras imágenes de una comunidad hidrotermal (fig. 1), la cual consistía principalmente de algunos cangrejos y agrupaciones de moluscos bivalvos, muchos de ellos muertos, pero que sin embargo, llamaron la atención de los investigadores, ya que su tamaño (15-18 cm) era mucho mayor que el tamaño máximo descrito por otros autores para moluscos abisales de diversas especies. Además, la cantidad encontrada era también muy alta, algunos grupos llegaban a presentar 20 o más individuos (Lonsdale 1977).

Posteriormente, en 1977, Jack Corliss y un equipo de colaboradores, realizaron una serie de 24 inmersiones en la misma zona, esta vez utilizando el submarino Alvin, con el fin de llevar a cabo una exploración más minuciosa de las condiciones físicas, químicas, geológicas y biológicas de las ventilas. Durante estas inmersiones, se descubrieron nuevas ventilas, algunas de ellas inactivas, y se realizaron las primeras mediciones de temperatura, pH y de elementos presentes (incluidos Ba, Ca, CO₂, H₂S, Li, Mg, Mn, Ni, O₂ y Si) cerca y fuera de las

ventilas. Adicionalmente se observaron diversos organismos, como almejas gigantes, mejillones, lapas, peces, cangrejos y la mundialmente reconocida *Riftia pachyptila* (Jones, 1981), algunos de ellos recolectados y estudiados por primera vez (Corliss *et al.* 1979).

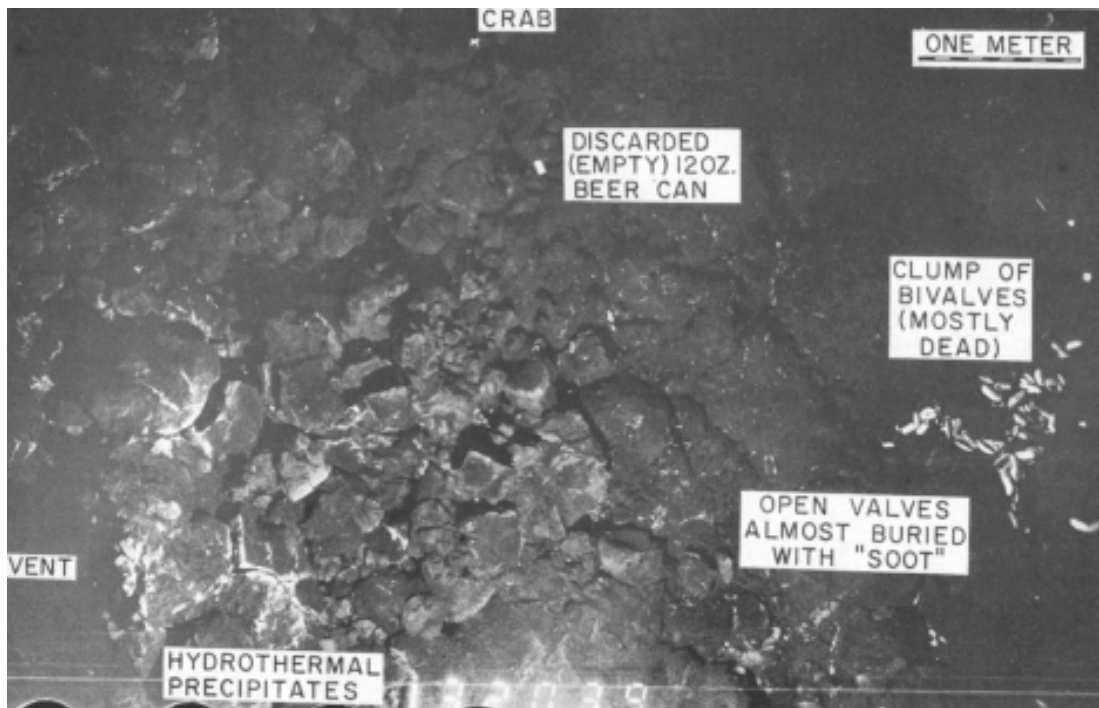


Figura 1: Una de las primeras fotografías de ventilas hidrotermales donde es posible observar, entre otras cosas, algunos organismos. Tomado de Lonsdale (1977).

Impulsadas por estos y otros descubrimientos de la época, en los años subsecuentes se realizaron nuevas expediciones en otras regiones oceánicas, lo que conllevó al hallazgo de más ventilas hidrotermales en la Dorsal del Pacífico este (1979), al noroeste de la misma (1983), en la Dorsal Mesoatlántica (1985), al oeste del Pacífico (1985) y más recientemente en el océano Índico (2000) (Desbruyères *et al.* 2006). Desde entonces muchas más ventilas hidrotermales han sido descubiertas y sus características físicas, químicas, geológicas, y biológicas han sido descritas y analizadas. Por otro lado, se tienen registros de diversos sitios en donde plumas de origen hidrotermal han sido detectadas (Beaulieu 2010), pero en donde aún no se han llevado a cabo inmersiones submarinas, por lo que es muy probable que aún hayan muchas más ventilas por descubrir.

En 1984, ocho años después del descubrimiento de las ventilas hidrotermales, en la base del acantilado de Florida en el Golfo de México, se descubrieron las primeras filtraciones frías. Le siguieron las de la bahía de Sagami (1985) y posteriormente se les encontró en zonas de subducción cerca de Oregon, EUA, en el noroeste del Pacífico y Barbados

(Desbruyères *et al.* 2006). En ellas se encontraron comunidades con organismos similares a los de las ventilas hidrotermales, pero que vivían bajo temperaturas menos extremas (similares al agua circundante).

Con el paso del tiempo, comunidades de organismos que dependen de la materia orgánica quimiosintética han sido descubiertas bajo otras circunstancias menos comunes, como por ejemplo en los esqueletos de ballenas y madera hundida (Desbruyères *et al.* 2006). Éstas, en conjunción con las ventilas hidrotermales y las filtraciones frías, han destacado la importancia de la energía química como fuente primaria de energía.

1.2 Ventilias Hidrotermales

Las ventilas hidrotermales tienen una distribución global (fig. 2) y ocurren principalmente en zonas de expansión del piso oceánico como las cordilleras meso oceánicas y cuencas de trasarco. También, aunque menos frecuentemente, pueden encontrarse en puntos calientes asociados a vulcanismo (German y Von Damm 2004; Martin *et al.* 2008). En el mar, pueden ser encontradas desde zonas intermareales hasta abisales en todos los océanos del mundo. Hasta el momento, las ventilas hidrotermales más profundas registradas se encuentran aproximadamente a 5000 m de profundidad en la cordillera de las Caimán (German *et al.* 2010). Actualmente existe información de más de 550 sitios que muestran signos de actividad hidrotermal, principalmente en el mar profundo, e incluyen aquellos que tienen ventilas activas, inactivas o de las cuales sólo se ha predicho su existencia pero ésta no ha sido confirmada (Beaulieu 2010).

A nivel espacial, cinco niveles jerárquicos son comúnmente considerados por los biólogos: 1) Ventila: una sola estructura o abertura activa, 2) Sitio: agrupación de ventilas (separadas hasta por ~10 m), 3) Campo: conjunto de sitios (varios cientos de metros), 4) Grupo de campos (~1 km), y 5) Sector: segmento de cordillera (decenas de kilómetros) (Tarasov *et al.* 2005). Sin embargo hasta el momento no hay una clasificación establecida (German y Von Damm 2004). Basándose en la fauna presente, se han podido identificar seis regiones biogeográficas distintas: 1) las ventilas someras del Atlántico, 2) la parte profunda de la Cordillera Meso Atlántica, 3) la cordillera del Pacífico este, 4) la del Pacífico nororiental, 5) las cuencas de trasarco del Pacífico occidental, y 6) el Océano Índico central (Van Dover *et al.* 2002). En todos los niveles mencionados anteriormente pueden existir diferencias, ya

que dentro de una misma ventila o entre diferentes cordilleras, pueden haber puntos en donde se encuentren distintos valores de temperatura, acidez, contenido de metales, minerales y diferencias en el patrón de colonización de las especies (e.g. Sarrazin y Juniper 1999).

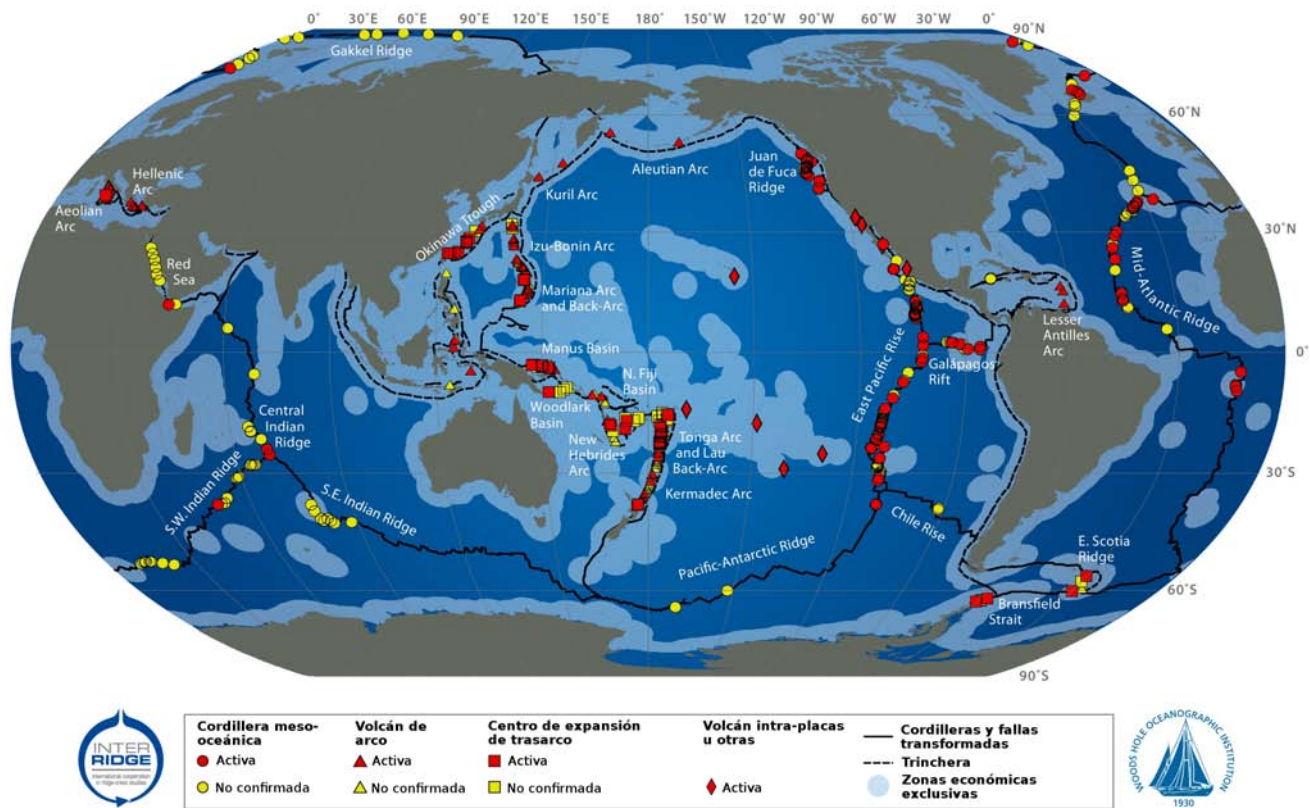


Figura 2: Localización de las ventilas hidrotermales conocidas hasta la fecha y de los puntos donde se ha detectado actividad hidrotermal Modificado de Beaulieu (2010).

A nivel temporal los sistemas hidrotermales son también muy variables e impredecibles. Diferencias de temperatura, pH, volumen de flujo, cantidad de minerales y compuestos disueltos en el fluido pueden ser observadas tanto a escalas de segundos, como de años (German y Von Damm 2004; Bates *et al.* 2005). Inclusive, las ventilas hidrotermales han demostrado que procesos que se creían podrían tardar 100-1000 años, realmente pueden ocurrir en menos de una década (German y Von Damm 2004).

Existen diversos tipos de ventilas, pero las fumarolas negras son las más comunes y estudiadas. Ocurren a lo largo de las cordilleras oceánicas, principalmente cerca del centro de dispersión en donde la corteza es relativamente joven (Kelley *et al.* 2001). Aquí se pueden reconocer, básicamente, dos tipos de flujos: el concentrado y el difuso. En el primero las temperaturas son $>100\text{ }^{\circ}\text{C}$, generalmente entre $\sim 300\text{-}407\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Kelley 2005;

Scheirer *et al.* 2006; Tivey 2003), típicamente tiene un pH de entre 2-3, es rico en metales de transición y gases como CO₂, H₂ y H₂S en comparación con el agua de mar (Martin *et al.* 2008). En el flujo difuso las temperaturas son <50 °C y presentan características físico-químicas menos extremas en comparación al flujo concentrado, aunque la variabilidad de temperatura a lo largo del tiempo es mayor con respecto a éstos (Scheirer, *et al.* 2006).

En las ventilas hidrotermales cercanas a los ejes de expansión del piso oceánico pueden encontrarse tanto fumarolas (chimeneas) negras como blancas. La diferencia entre ambas radica en el color que presenta el líquido emanado de ellas (el cual a simple vista parece humo), lo cual está determinado por la composición de los minerales presentes en el fluido hidrotermal. Las chimeneas negras poseen estructuras ricas en Fe y Cu en donde se precipitan principalmente minerales como la anhidrita (CaSO₄), barita (BaSO₄), pirita y marcasita (FeS₂), calcopirita (CuFeS₂), wurtzita (ZnS) y esfalerita ((Zn, Fe)S) (Léveillé y Juniper 2003). Las chimeneas blancas se caracterizan por presentar flujos de color blancos y claros a temperaturas de <300 - 330 °C y tienen estructuras minerales ricas en Zn dentro de las cuales permanecen muchos de los metales del fluido hidrotermal (Tivey 2003).

1.2.1 Generación del flujo hidrotermal y estructuras minerales

Las ventilas hidrotermales se generan en los lugares en donde el agua de mar se infiltra dentro de la corteza terrestre y entra en contacto con la energía térmica proveniente de cámaras magmáticas o cuerpos intrusivos recientes (Léveillé y Juniper 2003), los cuales pueden alcanzar temperaturas de hasta 1200 °C (German y Von Damm 2004). Al incrementar la profundidad a la que se filtra, el agua de mar es calentada y los fluidos hidrotermales son creados a partir de diversas reacciones químicas e intercambio de elementos y compuestos entre el agua de mar y las rocas de la corteza (Léveillé y Juniper 2003). Posteriormente, el agua asciende hacia la superficie en donde, al salir de la corteza, se mezcla con el agua circundante. Durante este proceso se pueden identificar, de manera muy general, tres pasos principales: 1) interacción entre la roca y el agua al filtrarse y descender por la corteza, 2) reacciones entre la roca y el agua en la “zona de reacción”, donde también ocurre separación de fases, 3) más interacción entre la roca y el agua al subir el agua por el piso oceánico (German y Von Damm 2004). Adicionalmente, se puede hablar de un cuarto paso que ocurre cuando el fluido emerge al océano, se mezcla con el agua de mar y los minerales presentes en él precipitan (Léveillé y Juniper 2003) (fig. 3).

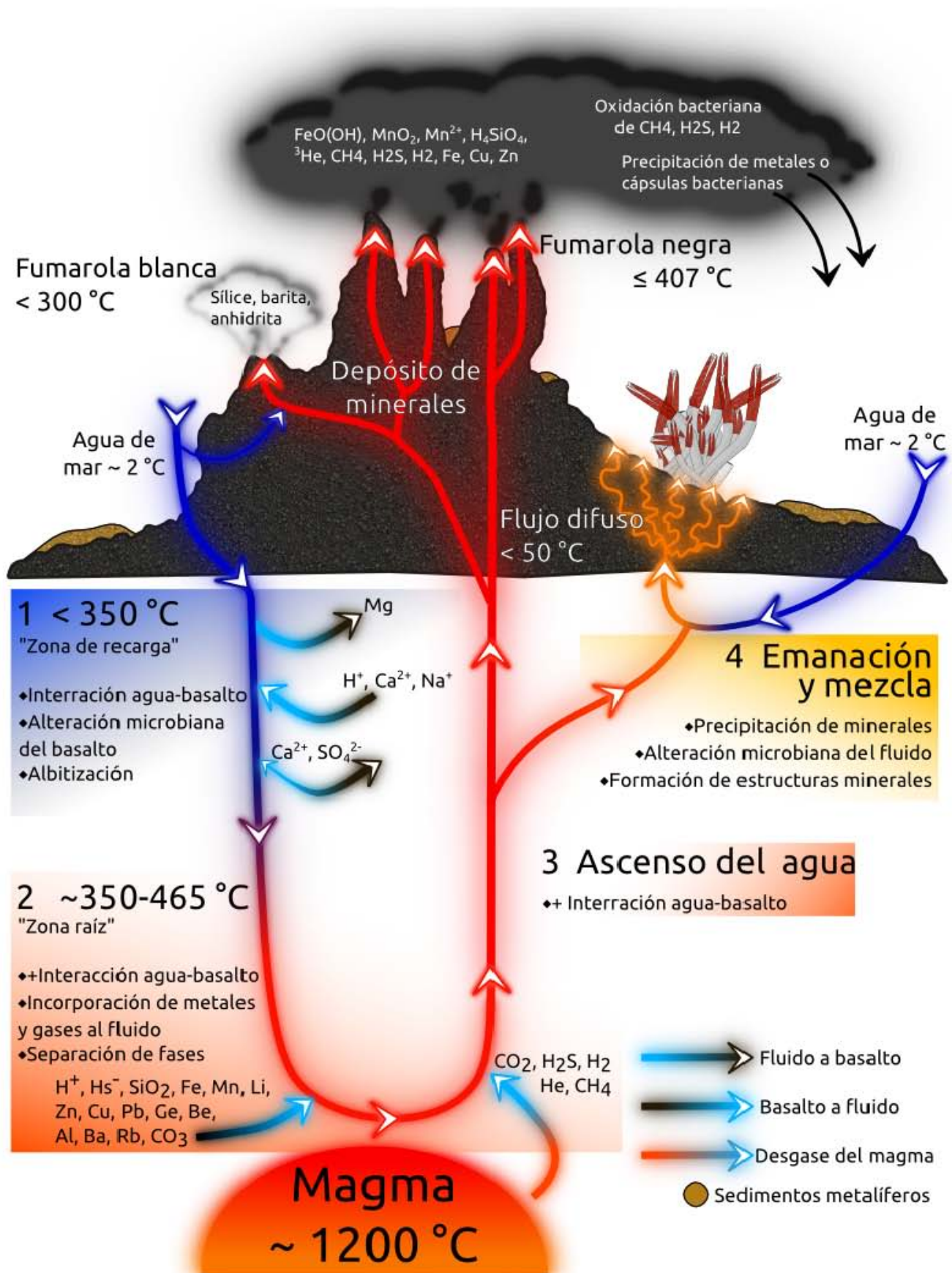


Figura 3: Principales pasos durante la formación del fluido hidrotermal en los sistemas localizados en las cordilleras meso-oceánicas. Ver texto para más detalles. Creada con información de Alt (1995), Lèveillé y Juniper (2003), Tivey (2003) y German y Von Damm (2004).

Un proceso importante durante la formación del fluido hidrotermal es la separación de fases, la cual puede ser de dos tipos dependiendo de la temperatura y presión a las que el líquido hidrotermal sea sometido. El punto crítico de separación del agua de mar se encuentra a la temperatura de 407 °C y presión de 298 bares (Bischoff y Rosenbauer 1985; German y Von Damm 2004), en este punto, el agua de mar está compuesta de iguales proporciones (50%-50%) de vapor y líquido (Van Dover 2000); si el fluido hidrotermal alcanza condiciones de temperatura y presión menores que el punto crítico, ocurre una separación de fases subcrítica (comúnmente conocida como ebullición) lo que separa una cantidad de vapor diluido (baja clorinidad) a partir del líquido; por otro lado, si la temperatura y presión del líquido hidrotermal sobrepasan a las del punto crítico, se produce el proceso conocido como separación de fases supercrítico lo que ocasiona que una pequeña cantidad de líquido denso y con clorinidad alta se condense a partir del fluido hidrotermal (German y Von Damm 2004).

La separación de fases es un proceso que ocurre en todas las ventilas hidrotermales, lo cual se aprecia al comparar las cantidades máximas y mínimas de cloro medidas en el flujo de diferentes ventilas hidrotermales con la concentración de cloro en el agua de mar (tabla 1, página 10), líquido hidrotermal por lo general tiene concentraciones mayores o menores de cloro que el agua de mar, nunca iguales (German y Von Damm 2004); esto es así porque cada una de las dos fases que se forman durante la separación de fases son expulsadas a diferentes tiempos, es decir, el flujo hidrotermal expulsado en un periodo determinado consiste sólo de una de las dos fases (vapor con baja clorinidad o líquido con alta clorinidad); se sabe que justo después de una erupción, es la fase de vapor la que sale primero y después de unos años comienza a emanar la fase líquida (Von Damm *et al.* 1997). El periodo que pasa entre que una fase deje de emanar para dar lugar a la otra es muy variable y aún no se han determinado los factores causantes de dicha variabilidad.

En este punto es importante mencionar el por qué se trata al flujo hidrotermal en términos de clorinidad y no de salinidad. La salinidad puede ser definida como la cantidad total de sales disueltas, las cuales son formadas por los componentes presentes en el agua de mar, siendo los principales Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , K^+ , Sr^{2+} , Cl^- , SO_4^{2-} , HCO_3^- , Br^- , CO_3^- , B(OH)_3 , B(OH)_4^- y F^- ; puesto que la composición relativa de estos se mantiene constante y dado que el Cl^- es el componente presente en mayor cantidad, en el agua de mar “común y corriente” la

salinidad está caracterizada en relación a la clorinidad, la cual está definida como la masa del total de iones Cl^- y Br^- presentes en 1 kilogramo de agua, lo cual por lo general es expresado en partes por mil (‰) o g Kg^{-1} (Millero 2004). De aquí surge que salinidad y clorinidad sean consideradas como equivalentes al hablar de agua de mar “normal”. Durante su formación, el fluido hidrotermal pierde o gana varios de los componentes mencionados en diferentes cantidades, por lo que la proporción de éstos en el fluido no es constante, por ende, la definición antes mencionada de salinidad no puede ser aplicada. Al contrario de los demás componentes, la cantidad de Cl^- varía poco durante los procesos que forman el fluido; adicionalmente, las condiciones ácidas y reductoras del líquido, que provocan la titulación de $\text{HCO}_3^-/\text{CO}_3^{2-}$ y la reducción del SO_4 , causan que el Cl^- sea prácticamente el único anión en la solución. Dado que la mayoría de los cationes presentes en el fluido están en forma de cloro-complejos, es la cantidad de Cl^- en el fluido la que determina la cantidad máxima de cationes que pueden estar presentes en él. Finalmente, aún cuando durante la separación de fases, que como se dijo separa al líquido hidrotermal en fluidos con diferentes niveles de clorinidad, la mayoría de los cationes mantiene su proporción con respecto al Cl^- , algunos gases, como CO_2 , CH_4 , H_2S , H_2 y He , se acumulan principalmente en la fase de vapor con baja clorinidad, por lo tanto, la concentración de estos gases también está fuertemente ligada a la cantidad de Cl^- presente en el fluido (German y Von Damm 2004).

1.2.2 Variabilidad en las ventilas hidrotermales

El fluido hidrotermal puede presentar diferentes condiciones físico-químicas, lo que da lugar a que tanto en las cercanías de una ventila, o entre diferentes separadas por varios metros o kilómetros, se registren características ambientales distintas, inclusive, en una misma chimenea hidrotermal, pueden existir distintos microambientes (*e.g.* Sarrazin *et al.* 2002). Estas condiciones ambientales no se mantienen estables, sino que fluctúan en el tiempo en cuestión de años o incluso minutos y segundos (Von Damm *et al.* 1997; Bates *et al.* 2005) (ver también fig. 4). Los factores causantes de esta heterogeneidad son varios, entre los que se encuentran la dinámica del manto, la tasa de velocidad con la que se expande el piso oceánico, la constitución química y la estructura de las rocas del mismo, las propiedades químicas del agua de mar y las facultades físicas que éstas le confieren, la profundidad a la que se encuentran las ventilas, la presencia, naturaleza y origen de

sedimentos, la presencia de materia orgánica, e inclusive la actividad de macro y microorganismos (Kelley *et al.* 2002; Tivey 2003; German y Von Damm 2004). Algunas de las diferencias que puede presentar el flujo hidrotermal en relación con algunos de estos factores se encuentran resumidas en la tabla 1.

Tabla 1. Comparación de las características físico-químicas del fluido emanado por distintos tipos de ventilas hidrotermales y el agua de mar. Modificado de Tivey (2003).

	Cordillera meso-oceánica	Trasarco	Lost City	Cobertura sedimentaria	Agua de mar
T (°C)	≤ 405	278-334	≤ 91	100-315	2
pH (25 °C)	2.8-4.5	<1-5.0	10-11	5.1-5.9	8
Cl, mmol/kg	30.5-1245	225-790	548	412-668	545
Na, mmol/kg	10.6-983	210-590	479-485	315-560	464
Ca, mmol/kg	4.02-109	6.5-89	<30	160-257	10.2
K, mmol/kg	-1-17-58-7	10.5-79	-	13.5-49.2	10.1
Ba, μmol/kg	1.64-18-6	5.9-100	-	>12	0.14
H₂S, mmol/kg	0-19.5	1.3-13.1	<0.064	1.10-5.98	-
H₂, mmol/kg	0.0005-38	0.035-0.5	<1-15	-	-
CO₂, mmol/kg	3.56-39.9	14.4-200	*	-	2.36
CH₄, mmol/kg	0.007-2.58	0.005-0.06	1-2	-	-
NH₃, mmol/kg	<0.65	-	-	5.6-15.6	-
Fe, μmol/kg	7-18700	13-2500	-	0-180	-
Mn, μmol/kg	59-3300	12-7100	-	10-236	-
Cu, μmol/kg	0-150	0.003-34	-	<0.02-1.1	-
Zn, μmol/kg	0-780	7.6-3000	-	0.1-40.0	-
Pb, μmol/kg	0.183-0.1630	0.036-3.90	-	<0.02-0.652	-
Co, μmol/kg	0.02-1.43	-	-	<0.005	-
Cd, μmol/kg	0-0.910	-	-	<0.01-0.046	-
SO₄, mmol/kg	0	0	1-4	0	28
Mg, mmol/kg	0	0	<1	0	53

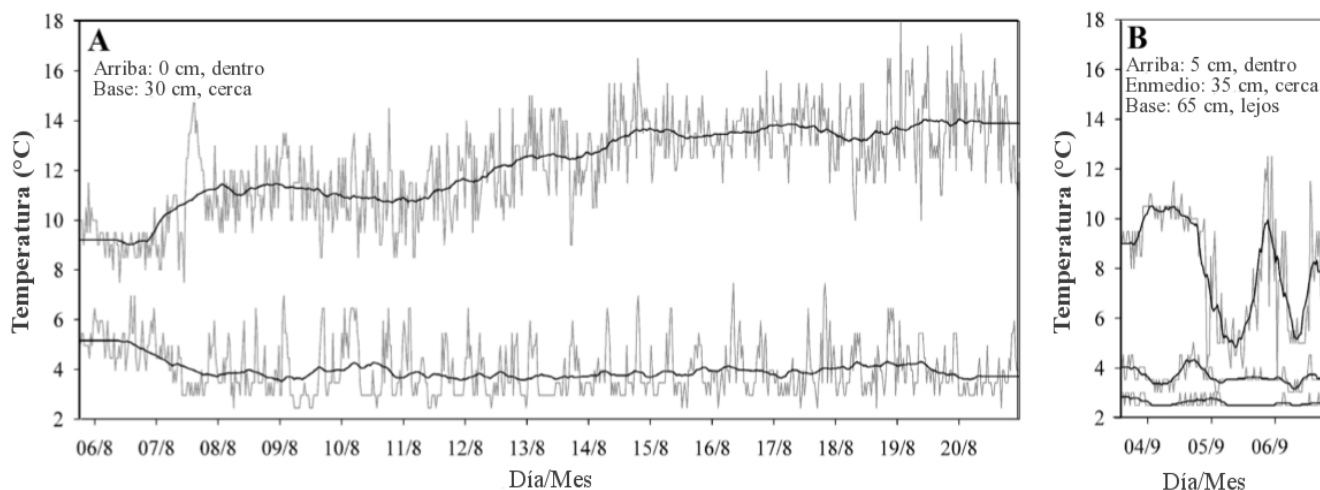


Figura 4: Variación de la temperatura a intervalos de 30 minutos (líneas grises) alrededor de dos sitios de emanación de fluido hidrotermal, las líneas oscuras representan el promedio de las mediciones. A (Endeavour Segment): registro a lo largo de 15 días a 0 y 30 cm del del punto de emanación; B) (Axial Volcano) registro de temperturas a 5, 35 y 65 cm del punto de emanación. Modificado de Bates et al. (2005).

La composición de minerales y gases en las rocas y la interacción de éstas con el agua de mar serán al final los principales factores que determinarán la composición química de los fluidos hidrotermales (Kelley *et al.* 2002). Además, la cantidad de material magmático que posteriormente dará lugar al suelo oceánico está en función de la tasa de expansión del piso oceánico. Por lo general, en las zonas donde la expansión es lenta (*e.g.* cordilleras en el Atlántico) habrá menos cantidad de magma en comparación con las que presentan una expansión más acelerada (*e.g.* cordilleras del Pacífico) donde la cantidad de magma que ingresa a la corteza es mayor (German y Von Damm 2004).

La composición química del fluido hidrotermal también se encuentra relacionada con la separación de fases. Anteriormente se mencionó que las dos diferentes fases que se separan a partir del agua de mar tienen una clorinidad y composición química diferentes entre sí. También se mencionó que ambas fases fluyen a la superficie de manera separada y en diferentes periodos de tiempo que pueden estar separados por varios años (ver pág. 8).

La presencia de sedimentos y materia orgánica, provenientes de los continentes o de la producción primaria oceánica, son factores que influyen significativamente en los ambientes hidrotermales. El origen y naturaleza de éstos, así como su cantidad, son aspectos importantes para determinar las diferencias entre aquellos sistemas que los presentan y los que no. De manera general, la presencia de estos sedimentos sobre el piso oceánico provoca un aumento del pH, lo que a su vez causa que los sulfuros metálicos se precipiten antes de que estos alcancen el piso oceánico, disminuyendo la cantidad de metales presentes en el fluido hidrotermal una vez que sale del suelo (tabla 1, página 10). Si estos sedimentos presentan carbonatos o materia orgánica, el pH puede incrementarse aún más. Adicionalmente, en este tipo de ventilas pueden encontrarse cantidades altas de metano y nitrógeno, además de que la interacción de la materia orgánica con las grandes temperaturas presentes pueden generar hidrocarburos similares al petróleo, ácidos orgánicos de cadena corta y amoníaco (Teske *et al.* 2002).

Además de las mencionadas, existen todavía muchas otras causas de variabilidad entre los sistemas hidrotermales. Un ejemplo notable es el caso de las ventilas separadas de las cordilleras meso-oceánicas (~15 km), como es el caso del sistema conocido como "Lost City". En estas ventilas el agua es calentada, aparentemente, por reacciones químicas en las rocas. Además, las estructuras minerales y condiciones fisicoquímicas pueden ser muy

diferentes (tabla 1) (Kelley *et al.* 2001; Kelley 2005; Kelley *et al.* 2007).

1.3 Comunidades de organismos en ventilas hidrotermales

En las ventilas hidrotermales, al igual que en cualquier otro ecosistema, es importante reconocer cuáles son los factores abióticos que afectan la supervivencia y distribución de las formas de vida que habitan en ellas. Estos sistemas han demostrado ser altamente variables y heterogéneos tanto a nivel espacial como temporal, lo que ha dificultado establecer relaciones entre los factores ambientales y la forma en que los organismos han logrado sobrevivir, reproducirse, crecer y dispersarse. Si bien las innovaciones tecnológicas han permitido superar algunas de estas contrariedades, y el entendimiento de estos ecosistemas ha avanzado mucho durante los más de 30 años desde su descubrimiento, aún quedan muchas interrogantes sobre los procesos biológicos y ecológicos que se desatan en estas regiones del planeta. Más aún, las innovaciones fisiológicas y estructurales de los organismos que residen en estos ambientes son, en muchas ocasiones, completamente nuevas y desafían la manera en que se pensaba que la vida podía manifestarse.

En las ventilas hidrotermales las comunidades biológicas consisten principalmente de bacterias (Archaea y Eubacteria) y metazoarios (animales pluricelulares), sin embargo, evidencias moleculares apuntan a que también existen protistas (Moreira y López-García 2003) y hongos (Burgaud *et al.* 2009), aunque la información al respecto aún es escasa. La producción primaria depende principalmente de las bacterias quimiosintéticas que fijan carbono utilizando la energía química producida a partir de la oxidación y reducción de los compuestos presentes en el fluido hidrotermal, las bacterias son después consumidas por organismos heterótrofos o bien pueden establecer relaciones simbióticas.

1.3.1 Bacterias

En las ventilas las bacterias pueden habitar una gran variedad de condiciones de temperatura, por lo que se pueden reconocer bacterias psicrófilas (<5 °C), mesófilas (20-45 °C), termófilas (45-80 °C) e hipertermófilas (>80 °C). Por otro lado, pueden ser de vida libre y habitar en la pluma hidrotermal, en los flujos difusos y sobre sedimentos formando tapetes bacterianos, también pueden ser encontradas como biofilms adheridos a invertebrados o en partículas de minerales de sulfuro. Además están las que viven como simbioses obligados de diversos animales (Takai *et al.* 2006). Inclusive se ha encontrado

evidencia de la existencia de comunidades bacterianas en el subsuelo de las ventilas hidrotermales (Kelley *et al.* 2002; Léveillé y Juniper 2003).

Desde el descubrimiento de las ventilas hidrotermales, se propuso la hipótesis de que la producción primaria en estos ecosistemas era sostenida por bacterias quimioautótrofas (Lonsdale 1977). Posteriormente, estudios isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ confirmaron la existencia de una fuente de carbono autóctona (De Busserolles *et al.* 2009). En las ventilas, las bacterias presentes pueden utilizar un amplio rango de sustratos y rutas metabólicas para obtener energía y fijar el carbono (Takai *et al.* 2006). Además, existen bacterias fotosintéticas obligadas, las cuales, aunque en menor proporción, también contribuyen a la producción primaria del sistema (Beatty *et al.* 2005).

Estos organismos, además de ser los productores primarios del sistema, modifican el ambiente, pues pueden alterar el contenido o proporción de los componentes químicos del fluido hidrotermal al utilizar muchos de estos para su metabolismo y excretar otros como desechos; además algunas son causantes de biomineralización (Léveillé y Juniper 2003).

1.3.2 Fauna

Hasta la fecha se han descrito aproximadamente 500 especies diferentes en 50 ventilas (Tarasov *et al.* 2005), en promedio, dos nuevas especies son descritas cada mes (Van Dover *et al.* 2002). Se estima que 400 especies, 111 géneros y 11 familias son exclusivas de los sistemas hidrotermales (Tarasov *et al.* 2005), lo que corresponde al 82.1 %, 44.6 % y 15.1 % del total de especies, géneros y familias, respectivamente, encontradas en las ventilas. A pesar de lo anterior, la biodiversidad en estos ecosistemas es baja comparada con la encontrada en el fondo marino circundante (Levin 2005). Lo contrario ocurre con la biomasa, la cual, a pesar del alto número de individuos pertenecientes a especies pequeñas que pueden ser encontrados, se debe principalmente a la presencia de individuos de algunas pocas especies cuyas tallas son relativamente grandes (Little 2003).

La mayoría de los animales que habitan en estos ecosistemas viven cerca de los flujos difusos a temperaturas de $\sim 20^\circ\text{C}$ (Van Dover 2004) y no en las cercanías de los flujos concentrados, como suele creerse. Algunos animales, como *Paralvinella sulfincola* (Tunnicliffe, Desbruyères, Jollivet y Laubier, 1993), son capaces de tolerar altas temperaturas, pero no más allá de 55°C y sólo por algunos minutos (Girguis y Lee 2006).

Las bacterias, aún cuando hay muchas capaces de soportar altas temperaturas, tampoco son capaces de sobrevivir a las altas temperaturas del flujo concentrado, hasta el momento la temperatura máxima registrada en la que pueden sobrevivir las bacterias es de 121 °C (Kashefi y Lovley 2003), lo que marca el límite de tolerancia térmica conocido para la vida en el planeta. La distribución de los organismos depende, además de la temperatura, de otros factores, tales como la presencia de sulfuros, metales pesados, pH y cantidad de oxígeno disuelto (Bates *et al.* 2005; Luther *et al.* 2001).

1.3.3 Variación espacio-temporal del ambiente y las comunidades

Las ventilas hidrotermales son ecosistemas altamente heterogéneos tanto en tiempo como en espacio. Las características físico-químicas del fluido hidrotermal y las propiedades del sustrato de cada región son los factores abióticos principales y los más estudiados. La presencia e interacción de organismos también tiene un papel significativo.

El fluido hidrotermal es un factor clave en la estructuración de las comunidades presentes en las ventilas hidrotermales, todas aquéllas se desarrollan alrededor de las emisiones de agua, variando en tamaño desde ~1 m² hasta cientos de m² (Tarasov *et al.* 2005). El fluido hidrotermal es de gran importancia porque los químicos disueltos en él representan la fuente de energía principal y sus propiedades físico-químicas (temperatura, pH, sulfuros, oxígeno y metales pesados disueltos) afectan la alimentación, sobrevivencia y distribución de los diferentes tipos de organismos (De Busserolles *et al.* 2009).

Por otra parte, los minerales disueltos en el fluido alteran el sustrato, y éste al fluido. Esto es importante porque la mayoría de los organismos en las ventilas hidrotermales, en su etapa adulta, son bentónicos. Al igual que las condiciones físico-químicas, las características del sustrato pueden presentar variaciones a lo largo del tiempo, éstas pueden deberse a cambio en las propiedades del fluido hidrotermal, procesos tectónicos, derrumbes asociados a la gran acumulación de minerales o a la actividad humana (Sarrazin *et al.* 1997). Además, el relieve altamente heterogéneo del sustrato propicia la formación de microambientes con gradientes físico-químicos particulares, en los que se pueden encontrar agregaciones de especies muy diferentes a las del medio circundante e inclusive especies que pertenecen casi exclusivamente a dichos microhábitats (Matabos *et al.* 2008; Mills *et al.* 2007). Desafortunadamente, los trabajos dedicados a estudiar las características

de estos microambientes y cómo afectan a los organismos aún son extremadamente escasos (Matabos y Thiebaut 2010).

El cambio del ambiente, como es de esperarse, propicia cambios en las comunidades biológicas de las ventilas. El proceso mediante el cual cambian estos ecosistemas ha sido un tema de gran interés y ha propiciado estudios a largo plazo destinados a estudiar las transformaciones de sitios hidrotermales activos a lo largo de varios años y a diseñar modelos que describan el cambio observado (Sarrazin *et al.* 1997; Sarrazin y Juniper 1999; Sarrazin *et al.* 2002).

El entendimiento de la dinámica de las poblaciones y comunidades, a través del tiempo y el espacio, en las ventilas hidrotermales y su relación con los diversos factores ambientales ha avanzado mucho desde su descubrimiento, en gran parte gracias a los avances tecnológicos que permiten pasar mayor tiempo en estos ecosistemas, realizar mediciones *in situ* o mantener organismos en cautiverio en condiciones similares a las de su ambiente natural. Sin embargo, debe tomarse en cuenta qué tanto la supervivencia y distribución de las poblaciones se encuentran estrechamente relacionadas con el metabolismo y crecimiento de los individuos que las componen, por lo que estudios a nivel individual son importantes para entender la dinámica poblacional y del ecosistema en general. Aunque se sabe que las diferentes condiciones físico-químicas del fluido hidrotermal, tales como la temperatura, pH y concentración de sulfuros, afectan los hábitos alimenticios de diversas especies (De Busserolles *et al.* 2009), así como su distribución (Sarrazin y Juniper 1999; Matabos *et al.* 2008), prácticamente nadie ha ligado dichas diferencias ambientales a procesos como crecimiento o diferencias en el metabolismo, excepto en el caso de especies que podrían considerarse "sobresalientes", como *Riftia pachyptila*, *Calyptogena magnifica* (Boss y Turner, 1980), *Bathymodiolus thermophilus* (Kenk y Wilson, 1985), entre otras. En el caso de especies menos conspicuas, relativamente pocos estudios se han llevado a cabo concernientes a la manera en que los factores abióticos o bióticos afectan a los individuos, y por ende a la estructura de sus correspondientes poblaciones. Inclusive, en algunos casos sólo se tiene su descripción y categoría taxonómica (Fisher *et al.* 2007). Un ejemplo de lo anterior es el caso de los gasterópodos.

2 Antecedentes

2.1 Crecimiento y edad de gasterópodos

El estudio del crecimiento y determinación de la edad de los gasterópodos es un tema de interés, pero las dificultades asociadas a dichas tareas (generalmente relacionadas con la fragilidad de la concha o la ausencia de marcas en ella) han provocado que hasta el día de hoy se conozca poco sobre las tasas de crecimiento y edad de estos organismos. Por esto mismo, pocos estudios en especies de gasterópodos se han enfocado en el problema de determinar su edad. Los que se han llevado a cabo generalmente involucran el uso de estrías superficiales en el opérculo o anillos de crecimiento y marcas en la superficie externa de la concha, así como el reconocimiento de clases modales en distribuciones de frecuencias de tallas (Richardson *et al.* 2005b). Sin embargo, en muchas ocasiones, estas técnicas son poco confiables y en algunos casos imposible de llevarlas a cabo ya que, para muchas de las especies, la superficie exterior de la concha ofrece poco en cuanto a marcas o anillos que puedan ser usadas fidedignamente para determinar la edad y medir la tasa de crecimiento. Además, en individuos viejos, el margen del labio de la concha alrededor de la abertura se engrosa, enmascarando cualquier marca anual (Richardson 2001).

Recientemente, diversos estudios han comenzado a prestarle atención a los estatolitos de los gasterópodos como un medio confiable para estimar la edad y tasa de crecimiento de los organismos que los presentan (Barroso *et al.* 2005; Richardson *et al.* 2005a; Richardson *et al.* 2005b; Chatzinikolaou y Richardson 2007). Los estatolitos (fig. 5), estructuras análogas a los otolitos de los peces, son concreciones de carbonato de calcio (Barroso *et al.* 2005) que se mueven libremente dentro de los estatocistos, los órganos de equilibrio de los gasterópodos, éstos comprenden una cavidad llena de endolinfa, con una pared externa de tejido conectivo y una superficie interna ciliada y cuya función es proveer al animal con información de la dirección de la gravedad con respecto a su posición (Chatzinikolaou y Richardson 2007; Richardson *et al.* 2005a).

Los estatocistos y estatolitos pueden ser encontrados en diversos grupos taxonómicos, sin embargo, existe una gran variación no sólo entre diferentes grupos, sino también dentro de ellos. Los estatolitos pueden consistir de una sola concreción calcárea en cefalópodos, de un gran número de granos calcáreos aglutinados en ctenóforos, o de granos de arena adheridos en crustáceos; pueden ser totalmente cerrados, como en los cefalópodos o

mantener un abertura hacia el exterior, como en los crustáceos (Barroso *et al.* 2005). Entre los moluscos, algunos organismos no poseen estatolitos (*e.g.* miembros de las familias Polyplacophora y Aplacophora), en otros, como los cefalópodos, estas estructuras son grandes y complejas, mientras los gasterópodos tienen estatolitos simples y pequeños (Richardson 2001). Inclusive, dentro de los gasterópodos, un solo estatocisto puede contener ya sea sólo un estatolito o estructuras más pequeñas y numerosas llamadas estatoconías. Las estatoconías son consideradas más primitivas y se encuentran en todos los arqueogasterópodos, mientras que los estatolitos son probablemente más avanzados (Richardson *et al.* 2005a). Esta variación refleja, en cierta medida, el tipo de vida de los organismos que los poseen: en moluscos sedentarios o de movimiento lento, los estatolitos están ausentes o son pequeños y simples; mientras que los cefalópodos poseen estatolitos grandes y complejos, asociados a depredadores capaces de nadar a altas velocidades (Barroso *et al.* 2005).

Por más de 25 años, los estatolitos han sido utilizados para determinar la edad de muchas especies de cefalópodos (Jackson 2004), en ellos, los incrementos, que conllevan a la formación de anillos, son diarios (Richardson 2001). En gasterópodos, el estudio de estas estructuras ha sido sustantivamente menor, aunque desde la década de los 80s se identificaron incrementos en lo estatolitos de larvas de gasterópodos (Richardson 2001). Más recientemente, algunos autores han utilizado el tamaño y el patrón de anillos observables en los estatolitos para estimar las edades de organismos pertenecientes a distintas poblaciones de diferentes especies de gasterópodos (Barroso *et al.* 2005; Richardson *et al.* 2005a; Richardson *et al.* 2005b; Chatzinikolaou y Richardson 2007).

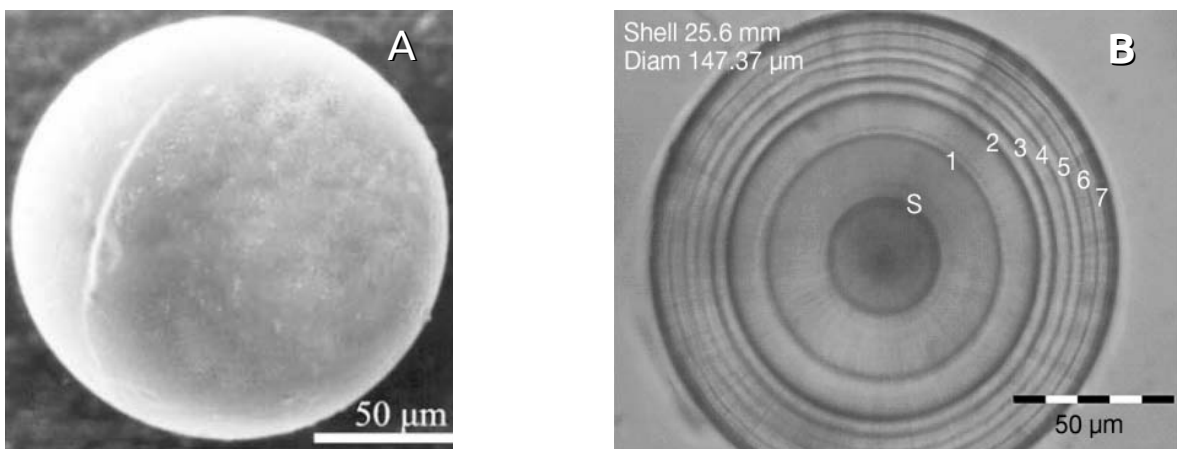


Figura 5: A) Estatolito de *Nassarius reticulatus* completo visto con microscopio electrónico de barrido; B) Fotomicrografía de un estatolito de *N. reticulatus* donde son observables los anillos de crecimiento: (S) anillo de asentamiento y (1-7) anillos anuales. Tomado de A) Barroso *et al.* (2005) y B) Chatzinikolaou y Richardson (2007).

Se ha establecido que tallas de la concha, estimadas a partir del diámetro de los anillos en los estatolitos por medio de regresiones lineales simples, tienen correspondencia con: cohortes identificadas mediante análisis de frecuencias de longitudes (Barroso *et al.* 2005; Richardson *et al.* 2005a), con ciclos de Mg:Ca (que reflejan cambios en la temperatura del agua) a lo largo de la concha (Richardson *et al.* 2005b), y con tallas de organismos capturados y recapturados (Chatzinikolaou y Richardson 2007).

Por otro lado, al analizar el crecimiento de los estatolito de organismos de *Nassarius reticulatus* (Linnaeus, 1758) en diferentes épocas del año, se ha descubierto que el crecimiento de los individuos y de estatolitos está ligado con la temperatura del agua. Durante las épocas cálidas el estatolito crece, lo que conlleva a la formación de anillos claros; mientras que en épocas frías el crecimiento se detiene o disminuye, lo que forma anillos oscuros (Chatzinikolaou y Richardson 2007).

El núcleo del estatolito se forma durante la etapa embrionaria, el primer anillo después de éste corresponde al momento en que el organismo pasa de estado larvario pelágico a una vida bentónica. En las primeras etapas de vida la variación en el tamaño del estatolito es muy pequeña entre diferentes individuos, pero, conforme el organismo crece, esta variación se incrementa (Chatzinikolaou y Richardson 2007). Además, existen evidencias de variación en el tamaño de los anillos de los estatolitos entre individuos de diferentes poblaciones, la cual puede estar relacionada con diferencias en las condiciones ambientales de los sitios donde habitan, aunque hasta la fecha no se ha establecido qué factores, además de la temperatura, son los responsables (Barroso *et al.* 2005).

En organismos de aguas someras la relación entre el tamaño del estatolito y la talla de la concha está determinada por una función potencial del tipo $y = ax^b$ (y = diámetro del estatolito, x talla de la concha, a y b son el intercepto y pendiente, respectivamente), ésta puede ser utilizada fidedignamente para estimar la longitud de la concha de un organismo a una edad determinada, ya que la distancia entre anillos oscuros contiguos, posteriores al de asentamiento, corresponden a un periodo de un año.

Existen diferencias en el patrón de anillos en los estatolitos, tanto a nivel inter- como intraespecífico, algunas de las cuales aún no han podido ser explicadas. Para empezar, hay dos patrones diferentes de anillos que pueden ser observados en los estatolitos de

diferentes especies. En *Neptunea antiqua* (Linnaeus, 1758) y *Polinices pulchellus* (Risso, 1826), pueden observarse una serie de anillos bien definidos y, entre ellos, anillos más débiles de los cuales no se ha podido comprobar su periodicidad; por otro lado *Nassarius reticulatus* no presenta anillos débiles, sólo anillos anuales.

También hay diferencias en cuanto al tiempo en que se deposita el primer anillo entre gasterópodos que tienen una vida larvaria antes de sufrir metamorfosis y establecerse en el bentos, y aquéllos que tienen desarrollo larvario dentro de cápsulas y eclosionan como juveniles (e.g. *Buccinum undatum* (Linnaeus, 1758) y *Nucella lapillus* (Linnaeus, 1758)). En los primeros, el primer anillo corresponde al tiempo de asentamiento, mientras que en los segundos, al tiempo de eclosión (Chatzinikolaou y Richardson 2007). Otros autores, sin embargo, han relacionado el primer anillo con la eclosión de larvas de *Concholepas concholepas* (Bruguère, 1789) (Zacherl *et al.* 2003).

2.2 Gasterópodos de ventilas hidrotermales

Los gasterópodos son uno de los grupos de mayor diversidad en las ventilas hidrotermales, alrededor de 60 géneros y 100 especies diferentes han sido reconocidas en estos ecosistemas (Desbruyères *et al.* 2006), pero el papel que desempeñan en ellos aún no es comprendido. Si bien a últimas fechas los estudios de este grupo han aumentado, éstos se han enfocado principalmente a estudiar la reproducción, dispersión y reclutamiento (Kelly y Metaxas 2007a; Tyler *et al.* 2008 ; Bayer *et al.* 2010; Matabos y Thiebaut, 2010) y cómo las propiedades del fluido hidrotermal (principalmente la temperatura) influyen en la distribución espacial de las poblaciones de diferentes especies (Bates *et al.* 2005; Mills *et al.* 2007; Matabos *et al.* 2008). En los pocos casos en que se ha investigado la estructura de las poblaciones se han empleado análisis de frecuencias de longitudes y progresión modal (Sadosky *et al.* 2002; Kelly y Metaxas 2007b), sin embargo, estas investigaciones carecen de estudios complementarios que involucren características físicas de los individuos que proporcionen claves para estimar su edad o tasa de crecimiento. Así mismo, pocos son los trabajos que se han enfocado a evaluar las diferencias en el metabolismo entre poblaciones sujetas a distintas condiciones ambientales, una excepción es el trabajo de Kelly y Metaxas (2007a), donde se analizaron las diferencias en reproducción en distintos hábitats.

En comparación con los gasterópodos de aguas someras, los de ventilas hidrotermales están sujetos a condiciones ambientales más irregulares producidas por la alta variabilidad de las propiedades físico-químicas del fluido hidrotermal (página 14). Los efectos que estas condiciones producen en las poblaciones de gasterópodos aún son poco comprendidos, así mismo, el resultado de interacciones intra o interespecíficas apenas está empezando a entenderse.

3 Objetivos

General

- Describir la composición de tallas de una población de 68 gasterópodos pertenecientes a la especie *Provanna goniata* (Warén & Bouchet, 1986), basándose en las medidas de las conchas y las estructuras internas conocidas como estatolitos.

Particulares

- Realizar una descripción de la población mencionada, por medio de métodos univariados y multivariados y hacer una comparación entre ambos.
- Por medio de modelos lineales, establecer la relación entre el diámetro de los estatolitos y las variables morfométricas de las conchas de los individuos.
- Haciendo uso de análisis de frecuencias de longitudes y descomposición modal, identificar componentes modales que puedan indicar distintas edades en la población.
- Determinar si la relación antes mencionada puede ser utilizada para relacionar los componentes modales identificados con anillos en los estatolitos.
- Comparar los estatolitos de *Provanna goniata* con los de otros gasterópodos estudiados hasta la fecha.

4 Zona de estudio

La Cuenca de Guaymas se localiza en la parte central del Golfo de California y forma parte de un segmento de la cordillera del Pacífico oriental, un centro de expansión del piso oceánico. Está conformada por dos fosas tectónicas orientadas hacia el noreste, una al norte y la otra al sur, las cuales tienen, respectivamente, entre 40 y 20 km de largo, y un

ancho de 3–4 km. Aquí existen sitios con actividad hidrotermal que presentan depósitos minerales en forma de chimeneas, espiras y/o montículos (Peter 1992) (fig. 6).

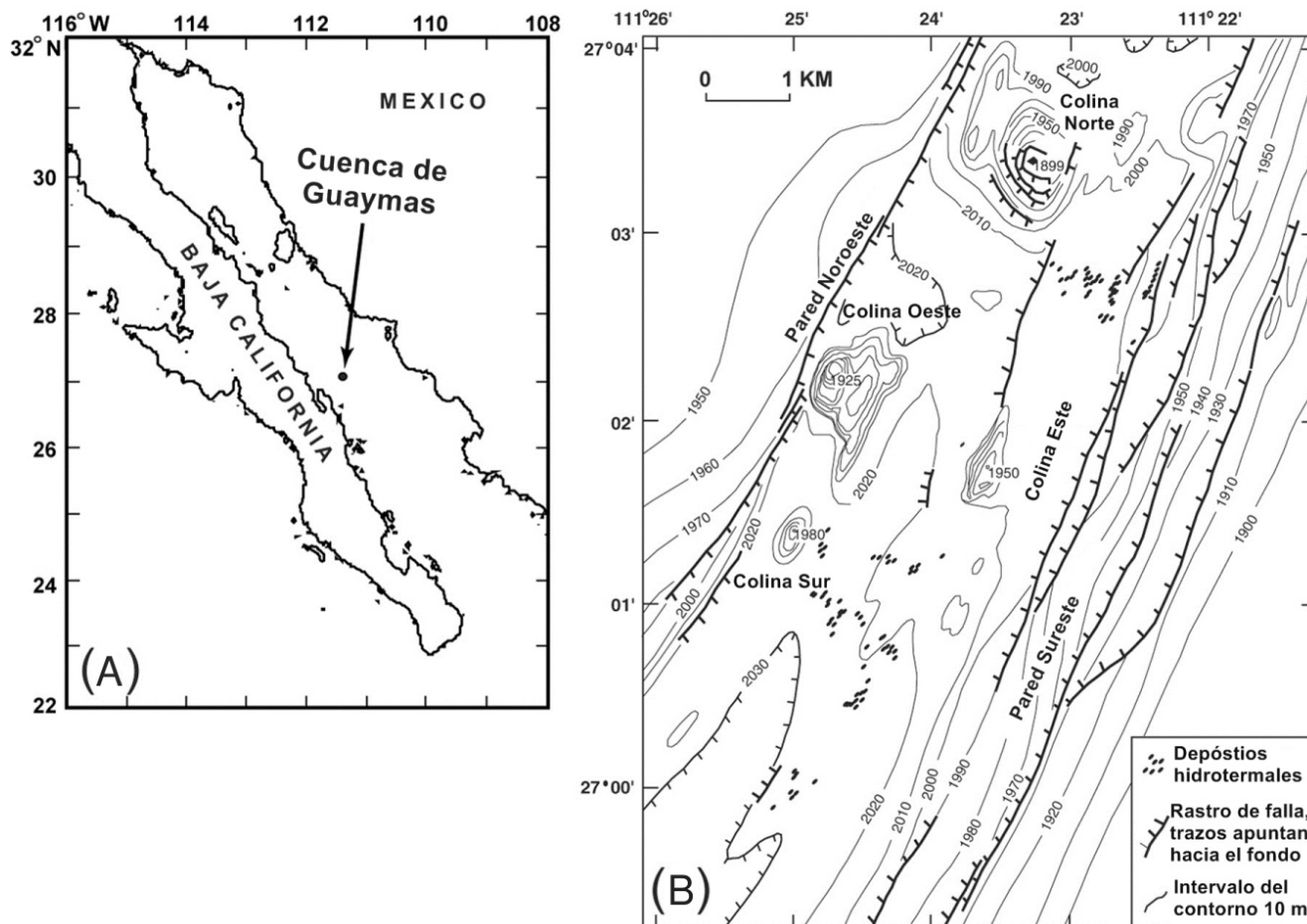


Figura 6: A) Localización de la Cuenca de Guaymas; B) Esquema detallado del piso oceánico y sus características. Modificado de Dick et al. (2006).

Debido a su localización, el sistema hidrotermal de la Cuenca de Guaymas presenta características diferentes a las encontradas en otras regiones del mundo. Lo más notorio es que se encuentra cubierta de una espesa capa de material sedimentario proveniente, en su mayoría, del continente y que puede llegar a ser de hasta 500 m (la tasa de sedimentación es de 1-2 m/1000 años, la cual es considerada alta (Peter y Scott 1988). Debido a la alta productividad del Mar de Cortés (o Golfo de California), esta capa de sedimentos tiene un alto contenido de material orgánico (en promedio 2 % de carbono orgánico), el cual está constituido principalmente de detritus proveniente de algas (diatomeas) y bacterias marinas, no tanto así por materia orgánica del continente que rodea al Golfo de California, el cual es en su mayoría desértico (Peter y Scott 1988; Simoneit 1990; Teske *et al.* 2002). La interacción de este material orgánico con el fluido hidrotermal provoca grandes cambios

en las características físicas y químicas de esta región. Para empezar, las altas temperaturas provocan la pirólisis de la materia orgánica, lo que causa la formación de compuestos similares al petróleo, hidrocarburos aromáticos polinucleares, ácidos orgánicos de cadena corta, amoniaco y metano en proporciones grandes y en un periodo de tiempo geológico relativamente corto (Didyk 1990; Teske *et al.* 2002). Análisis isotópicos han confirmado que estos compuestos son producto de las reacciones termogénicas a alta temperatura que se llevan a cabo en la materia orgánica de los sedimentos (Teske *et al.* 2002).

En los sistemas que presentan sedimentos, el fluido hidrotermal presenta una menor cantidad de metales, por lo que la composición química de las chimeneas de emanación hidrotermal de Guaymas es diferente de los demás sistemas (Peter y Scott 1988). El material orgánico también influye en el aumento del pH, el cual es de 5.1–5.9 a 25 °C (German y Von Damm 2004) (ver también tabla 1 en “cobertura sedimentaria”). Finalmente, las ventilas activas de la cuenca presentan comunidades similares a las del resto de los sistemas localizados en la parte sur de la cordillera del Pacífico oriental, pero destacan por su alta diversidad de bacterias (Teske *et al.* 2002).

5 Materiales y métodos

5.1 Recolección

Un total de 68 gasterópodos fueron recolectados de manera oportunista haciendo uso del sumergible Alvin durante la expedición del B|O Atlantis a la Cuenca de Guaymas, Golfo de California, México (Noviembre del 2008, ID del crucero: AT15-39, inmersión: 4482, ubicación: 27-00.460 N, 111-24.550 W). Las muestras fueron guardadas en bolsas de plástico, congeladas y trasladadas al Laboratorio de Ecología del Bentos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICMyL), de la UNAM.

En el laboratorio, los diferentes taxones identificados fueron separados. Los gasterópodos fueron identificados hasta el nivel de especie haciendo uso de las descripciones de Warén y Bouchet (1986, 1993), Warén y Ponder (1991) y con ayuda del manual de fauna de ventilas hidrotermales (Desbruyères *et al.* 2006). Los ejemplares se colocaron en un recipiente individual y vueltos a congelar hasta su manejo.

5.2 Medición de las variables morfométricas

Después de descongelar los ejemplares, las conchas fueron medidas al 0.025 mm más cercano, usando un vernier Mitutoyo (precisión de 0.0254 mm). Las variables morfométricas medidas fueron: alto de la concha (AltC), ancho de la concha (AnchC), alto de la abertura (AltA) y ancho de la abertura (AnchA); también se midieron el peso húmedo de la parte blanda (PH) y el diámetro de los estatolitos (DE) (ver siguiente sección) y se calculó la proporción AltC/AnchC . Adicionalmente se separó a los individuos, de manera subjetiva, en tres grupos a partir del grado de conservación de la escultura de la concha (fig. 7).

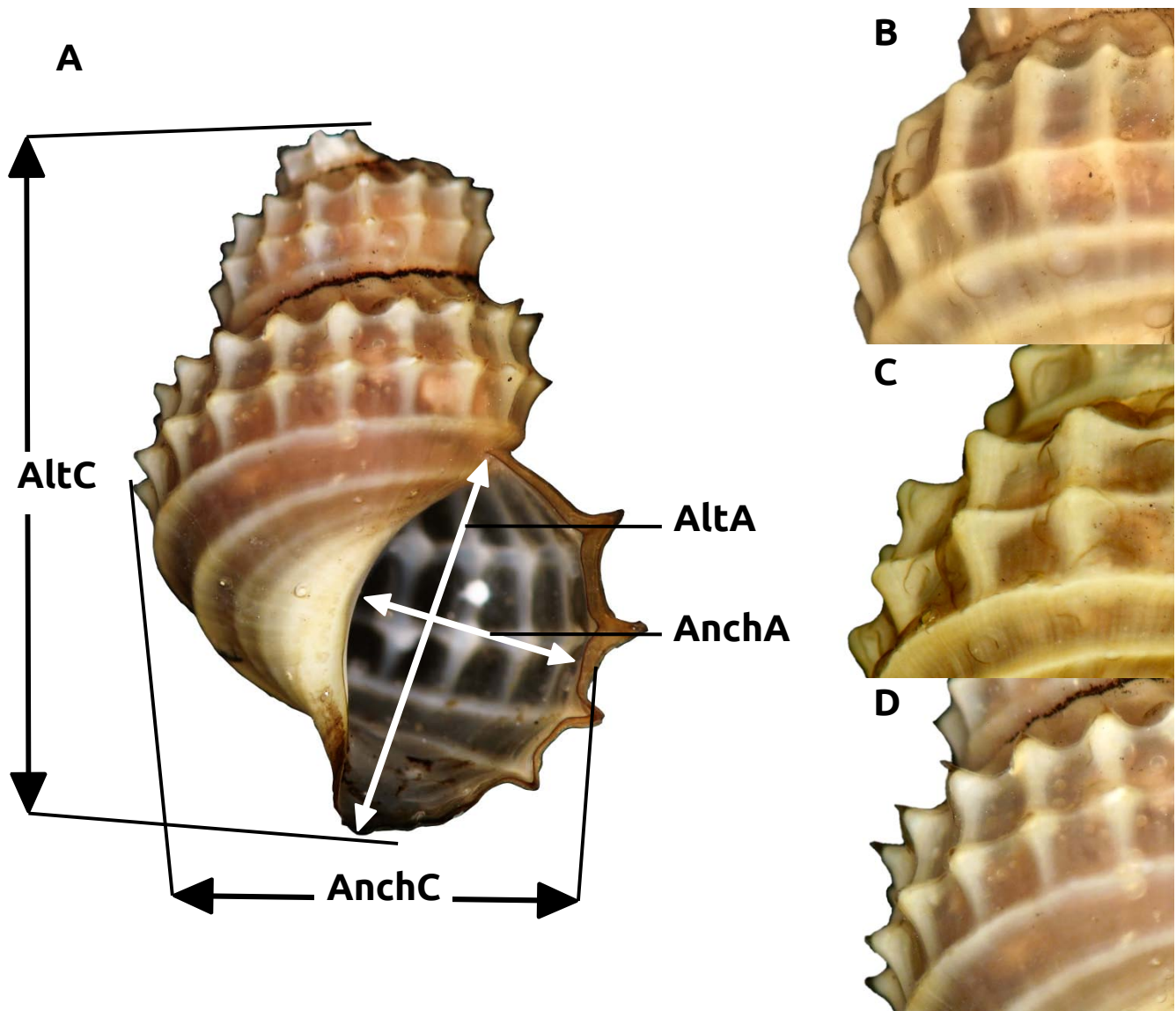


Figura 7: A) Esquema que muestra las variables morfométricas de la concha y cómo se midieron; B-D) grado de conservación de la escultura de la concha, B: menos conservada → D: más conservada.

5.3 Preparación y análisis de los estatolitos

Para un mejor manejo, la masa visceral de los ejemplares fue separada del pie, el cual fue dividido longitudinalmente en dos partes. Se identificaron los estatocistos, que fueron rotos para extraer a los estatolitos utilizando pinzas finas, éstos se lavaron con agua, se colocaron en alcohol al 70 % durante 5 minutos y se almacenaron en alcohol anhídrido hasta su montaje. Para dicho paso, cada estatolito fue colocado sobre un portaobjetos, donde el exceso de alcohol se dejó secar a temperatura ambiente, y posteriormente se agregó una gota del medio de montaje D.P.X. El estatolito fue manipulado dentro del medio de tal manera que reposara sobre una de sus caras más amplias, se colocó un cubreobjetos y la preparación se dejó reposar durante ~7 días (Richardson *et al.* 2005a). Se tomaron fotomicrografías de los estatolitos haciendo uso de un fotomicroscopio Axioscope Carl Zeiss con una cámara Sony exwaveHad® acoplada y conectada a la computadora. El diámetro de los estatolitos se midió usando la opción de “diámetro de Feret” (diámetro máximo) en el programa ImageJ v.1.43u (Rasband 2010), el cual fue calibrado utilizando fotomicrografías con una escala conocida. Se llevaron a cabo análisis de regresión lineal simple entre el diámetro de los estatolitos y las variables morfométricas de la concha; previo al análisis, todas las variables fueron transformadas utilizando su logaritmo natural.

5.4 Análisis de frecuencias de longitudes y descomposición modal

Se realizaron distribuciones de frecuencia de longitudes para AltC, AnchC, AltA, AnchA y DE, la amplitud de los intervalos de clase para cada variable fueron 0.45 mm, 0.27 mm, 0.3 mm, 0.22 mm y 4.5 μ m, respectivamente. La amplitud de cada intervalo fue escogida de acuerdo a tres criterios: a) la mayoría de las clases deben tener al menos cinco individuos, b) se debe minimizar el número de clases adyacentes vacías, y c) la longitud del intervalo de clase debe ser mayor que el error de medición (Sadosky *et al.* 2002; Kelly y Metaxas 2007b). La descomposición modal se llevó a cabo utilizando el método de Bhattacharya (Bhattacharya 1967) implementado en el programa FISAT II v.1.2.2 (Gayanilo y Sparre 2005), lo que proporcionó estimaciones iniciales de las medias, desviaciones estándar y proporciones de los componentes modales de la población, que posteriormente fueron refinados haciendo uso del paquete “mixdist” (Du 2004; Macdonald y Du 2010) para el lenguaje y ambiente de programación R (R Development Core Team, 2010). Los

componentes modales obtenidos mediante este método fueron comparados con dendrogramas realizados a partir de las variables que presentaron mayores cargas en el análisis de factores.

5.5 Análisis multivariados

Se aplicaron análisis de factores (AF) y componentes principales (ACP) a las mediciones de las diferentes variables morfométricas. Para ambos análisis se utilizaron todas las variables (AltC, AnchC, AltA, AnchC, PH, DE y AltC/AnchC). Un segundo ACP incluyó sólo las variables morfométricas de la concha; se graficaron los primeros dos componentes principales de este análisis. Antes de llevar a cabo ambos análisis, las mediciones fueron transformadas aplicando el logaritmo natural y se eliminaron los datos extremos. Para el ACP los datos fueron normalizados, de tal manera que tuvieran varianza unitaria.

A partir de los datos obtenidos en el análisis de factores se seleccionaron las variables con mayores cargas (correlación) dentro del factor que explicó la mayoría de la variación. Éstas variables fueron utilizadas para llevar a cabo el análisis de conglomerados. Para éste, se utilizó la distancia euclídeana y para la construcción del dendrograma se usó el método del “vecino más lejano”. Los grupos identificados en los dendrogramas se compararon con aquellos encontrados mediante la descomposición modal de AltC, AnchC y AltA.

5.6 Conteo de anillos en los estatolitos

Debido a posibles errores durante el montaje de los estatolitos y a la complejidad del patrón de anillos observado, el conteo de éstos no se llevó a cabo y se decidió omitir esta variable para posteriores análisis. Sin embargo, se describieron los diferentes patrones que se observaron.

6 Resultados

6.1 Posición taxonómica y descripción de tallas

Los gasterópodos colectados corresponden a la especie *Provanna goniata* (Warén y Bouchet, 1986), que se encuentra dentro de la familia Provannidae, la cual es exclusiva de ambientes con actividad hidrotermal y filtraciones frías de carbono, aunque también se han encontrado en cadáveres de ballenas y restos de madera hundida (Warén y Bouchet 1986,

1989, 1993; 2009; Warén y Ponder 1991). La posición taxonómica actual de *P. goniata* es la siguiente (Bouchet 2010):

Phylum Mollusca

Clase Gastropoda

Subclase Caenogastropoda

Orden (No asignado)

Superfamilia Abysochrysoidea

Familia Provannidae

Género Provanna

Provanna goniata (Warén y Bouchet, 1986)

La media y desviación estándar de las diferentes variables morfométricas se muestran en la tabla 2 y figura 8. Para realizar el cálculo de las mismas se eliminaron las mediciones de un organismo, el cual presentaba dimensiones significativamente menores que los demás. En algunas ocasiones, debido a la pérdida o daño de las estructuras, no fue posible realizar las mismas mediciones en todos los organismos, por lo que el número de éstas (n) es diferente en cada variable. De todas, el peso húmedo (PH) fue la variable que presentó mayor variación, además de que los individuos se concentraron hacia los valores más pequeños.

Tabla 2. Estadísticas descriptivas de las variables morfométricas de *Provanna goniata* y la razón AltC/AnchC. El número de mediciones (n) varía en cada caso.

	AltC (cm)	AnchC (cm)	AltA (cm)	AnchA(cm)	PH (mg)	DE (µm)	AltC/AnchC
\bar{x}	1.0768	0.6238	0.606	0.3828	0.3384	107.4648	1.7233
s	0.1415	0.0636	0.0693	0.0522	0.1802	9.1905	0.1844
n	64	65	64	60	46	48	64
M	0.488	0.2973	0.2396	0.162	-	63.2217	1.64

AltC = Altura de la concha; AnchC = anchura de la concha; AltA = altura de la abertura; AnchA = anchura de la abertura; \bar{x} = Media, s = desviación estándar, n = número de mediciones, M = ejemplar más pequeño recolectado.

En la figura 8-D se puede apreciar que existen varios datos extremos que se distribuyen principalmente hacia los valores altos de la proporción (*i. e.* tienen conchas más altas que anchas), esto se debe a la alta variabilidad del alto de la concha. Es notorio que la proporción para el organismo más pequeño tiene un valor cercano a la media de la muestra.

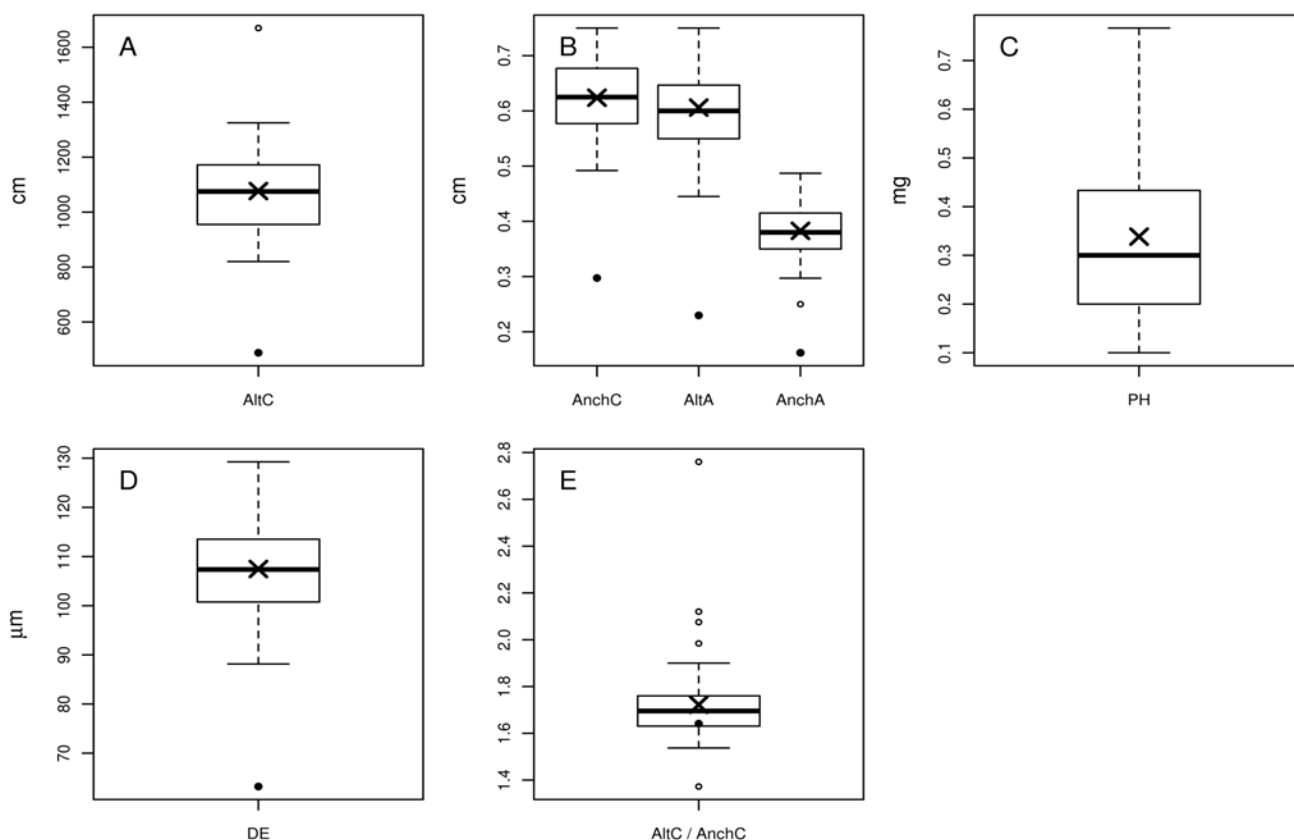


Figura 8: Diagramas de caja de A) alto de la concha; B) ancho de la concha y alto y ancho de la apertura; C) peso húmedo; D) diámetro del estatolito; y E) proporción AltC/AnchC. El símbolo X dentro de la caja representa la media de cada variable. Los círculos blancos representas valores extremos y los negros son los valores del organismo más pequeño recolectado.

La tabla 3 muestra la matriz de correlación de Pearson para las variables analizadas

Tabla 3. Matriz de correlación de Pearson de las variables analizadas. Las variables con una correlación mayor a 0.7 están marcadas con un color diferente.

	AltC	AnchC	AltA	AnchA	PesoH	Diam
AltC	1.0000					
AnchC	0.7062	1.0000				
AltA	0.7593	0.9429	1.0000			
AnchA	0.6996	0.9067	0.9176	1.0000		
PesoH	0.6538	0.4332	0.5571	0.5401	1.0000	
Diam	0.6574	0.7046	0.7388	0.7201	0.5643	1.0000

6.2 Relación entre el diámetro del estatolito y la concha

Los modelos de regresión lineal simple entre el DE (variable dependiente) y AltC, AnchC, AltA y AnchA (variables independientes) se resumen en la tabla 4 y figura 9. Si bien todas las regresiones resultaron significativas ($p \leq 0.05$), aquella entre DE y AltA es la que presentó un valor de p menor y una r^2 mayor, sugiriendo que AltA es la variable más adecuada para modelar al DE. El individuo de menor talla fue incluido al ajustar los modelos. Los análisis de residuos de todos los modelos no mostraron ninguna violación a

los supuestos de normalidad de residuos y homocedasticidad de varianza; exceptuando el valor extremo del organismo más pequeño, no se observó ninguna característica especial o patrón en la gráfica de dispersión entre los residuos y los valores ajustados (fig. 9).

Tabla 4. Modelos de regresión lineal simple, después de aplicar la inversa de la transformación, entre el diámetro del estatolito y las variables morfométricas de la concha de *Provanna goniata*. * Denota los modelos estadísticamente significativos ($p \leq 0.05$).

Fórmula	r^2	F (grados de libertad)
$DE(\mu\text{m}) = 102.429 \times \text{AltC}(\text{cm})^{0.477}$	0.5366	52.11 (1, 45) *
$DE(\mu\text{m}) = 140.053 \times \text{AnchC}(\text{cm})^{0.579}$	0.5757	61.06 (1, 45) *
$DE(\mu\text{m}) = 136.357 \times \text{AltA}(\text{cm})^{0.484}$	0.6276	75.83 (1, 45) *
$DE(\mu\text{m}) = 165.275 \times \text{AnchA}(\text{cm})^{0.452}$	0.5839	60.35 (1, 43) *

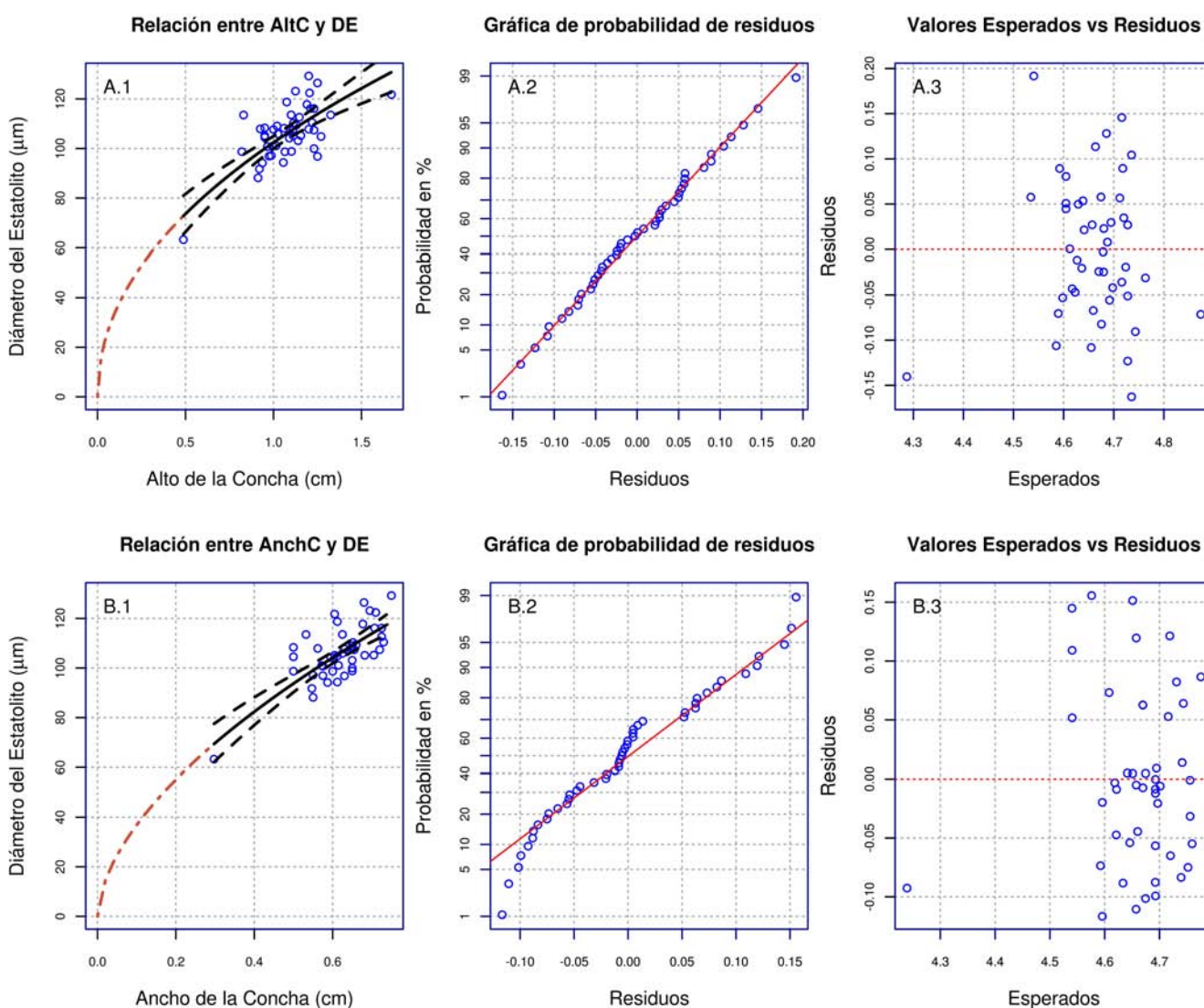


Figura 9: x.1) Gráfica de dispersión con el modelo ajustado superpuesto e intervalo de confianza; x.2) probabilidad de residuos; y x.3) residuos vs valores esperados de A.1-A.3) DE ~ AltC; B.1-B.3) DE ~ AnchC; C.1-C.3) DE ~ AltA; y D.1-D.3) DE ~ AnchA. Nótese que en las figuras x.1, el eje x (variable independiente) tiene escalas diferentes para cada caso. Continúa →

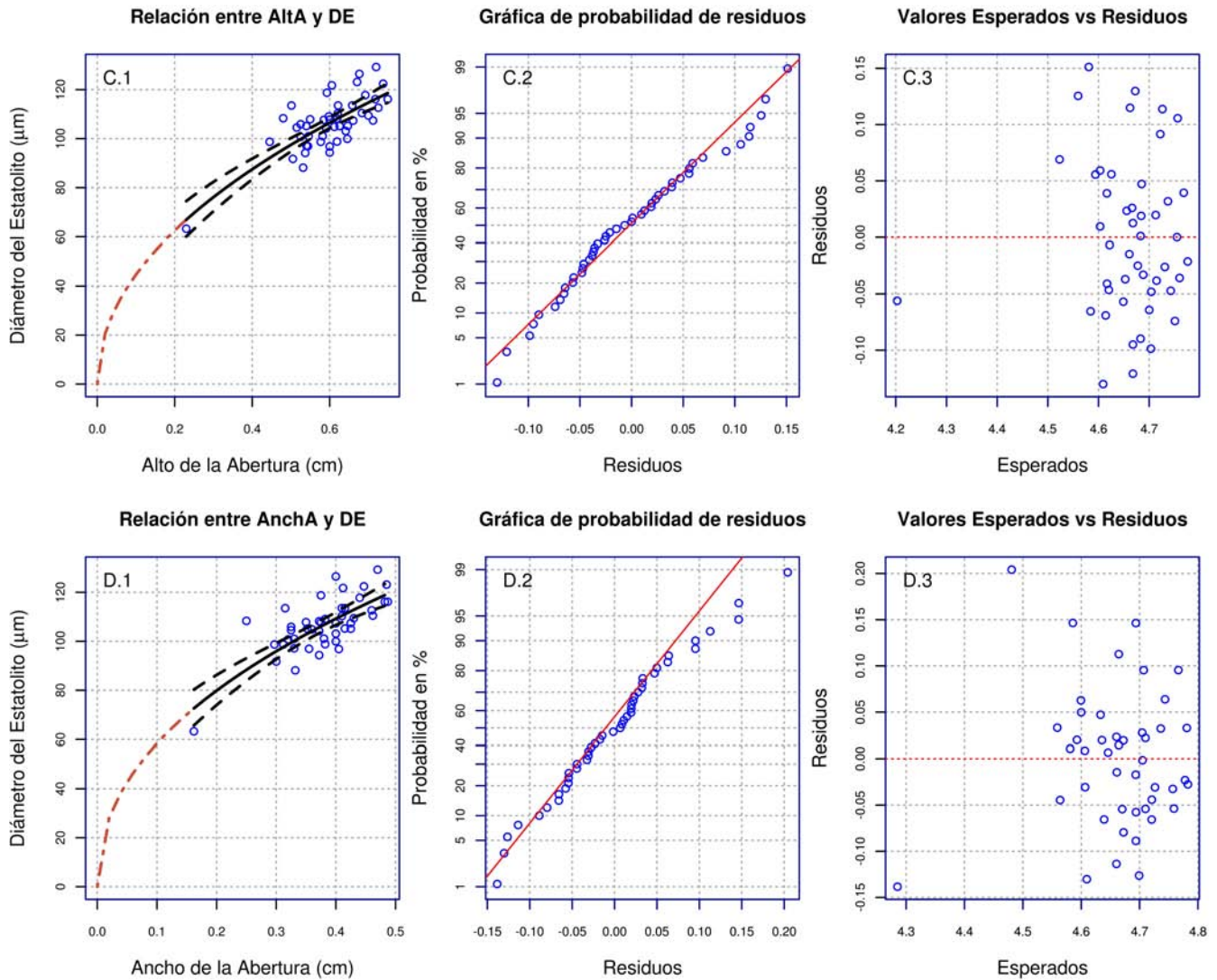


Figura 9 (continuación).

6.3 Análisis de frecuencias de longitudes y descomposición modal

La figura 10 muestra los histogramas de frecuencias de longitudes de las variables analizadas y los componentes encontrados por la descomposición modal de cada variable. Adicionalmente se muestran los grupos construidos que posteriormente se comparan con los identificados por el análisis de conglomerados (ver página 34). Para AltC se lograron identificar dos (figs. 10 A) y tres (figs. 10 B) componentes modales; para AnchC y AltA se identificaron tres (figs. 10 C y D); por otro lado, DE presenta una distribución unimodal, aunque existe evidencia de que pueden existir dos componentes (figs. 10 F y G). Ancha parece presentar también una distribución unimodal (fig. 10 E), ya que aunque se lograron identificar dos distribuciones modales diferentes, éstas no se ajustaban al histograma de frecuencias de longitudes.

Los intervalos y frecuencias para cada variable se muestran en la tabla 5. La media, desviación estándar y proporción de individuos en los diferentes componentes modales de las cinco variables se muestran en la tabla 6.

Tabla 5. Número de intervalos y frecuencia de individuos para las 4 variables morfométricas de la concha y el diámetro del estatolito.

		AltC		AnchC		AltA		AnchA		DE	
A. Int.		0.45 mm		0.27 mm		0.3 mm		0.22 mm		4.5 µm	
Int.	LS	F	LS	F	LS	F	LS	F	LS	F	
1	0.840	2	0.495	1	0.470	1	0.300	4	94.0	2	
2	0.885	1	0.522	4	0.495	2	0.322	4	98.5	5	
3	0.930	5	0.549	3	0.520	4	0.344	6	103.0	7	
4	0.975	12	0.576	7	0.545	7	0.366	8	107.5	11	
5	1.020	6	0.603	9	0.570	5	0.388	10	112.0	9	
6	1.065	4	0.630	15	0.595	8	0.410	11	116.5	6	
7	1.110	8	0.657	8	0.620	12	0.432	8	121.0	3	
8	1.155	9	0.684	5	0.645	7	0.454	3	125.5	3	
9	1.200	6	0.711	7	0.670	4	0.476	3	Inf	2	
10	1.245	6	0.738	5	0.695	6	Inf	3	-	-	
11	Inf	4	Inf	1	0.720	5	-	-	-	-	
12	-	-	-	-	0.745	2	-	-	-	-	
13	-	-	-	-	Inf	1	-	-	-	-	

Int. = A. Int. = Amplitud de los intervalos; Número del intervalo; LS = Límite superior del intervalo; F = Frecuencia; Inf = Infinito

Tabla 6. Proporción (%), media (\bar{x}) y desviación estándar (s) de los componentes modales encontrados para AltC, AnchC, AltA, AnchA y DE. En el caso de haberse encontrado más de una solución, se indica el número de componentes para cada una.

Var/comp.	%	\bar{x}	s	Var/comp.	%	\bar{x}	s
AltC (2 comp, cm)				AltA (cm)			
1	44.09	0.9508	0.0609	1	20.69	0.5129	0.0249
2	55.91	1.1533	0.0739	2	48.57	0.5924	0.0288
AltC (3 comp, cm)				3	30.73	0.6841	0.0333
1	42.93	0.9478	0.057	AnchA (cm)			
2	46.41	1.1367	0.0683	1	0.3822	0.0541	
3	10.67	1.2196	0.0733	DE (unimodal, µm)			
AnchC (cm)				1	107.9516	9.122	
1	13.83	0.522	0.0234	DE (2 comps, µm)			
2	56.68	0.6068	0.0272	1	78.26	104.9266	6.7481
3	29.5	0.695	0.0311	2	21.74	119.1548	7.6632

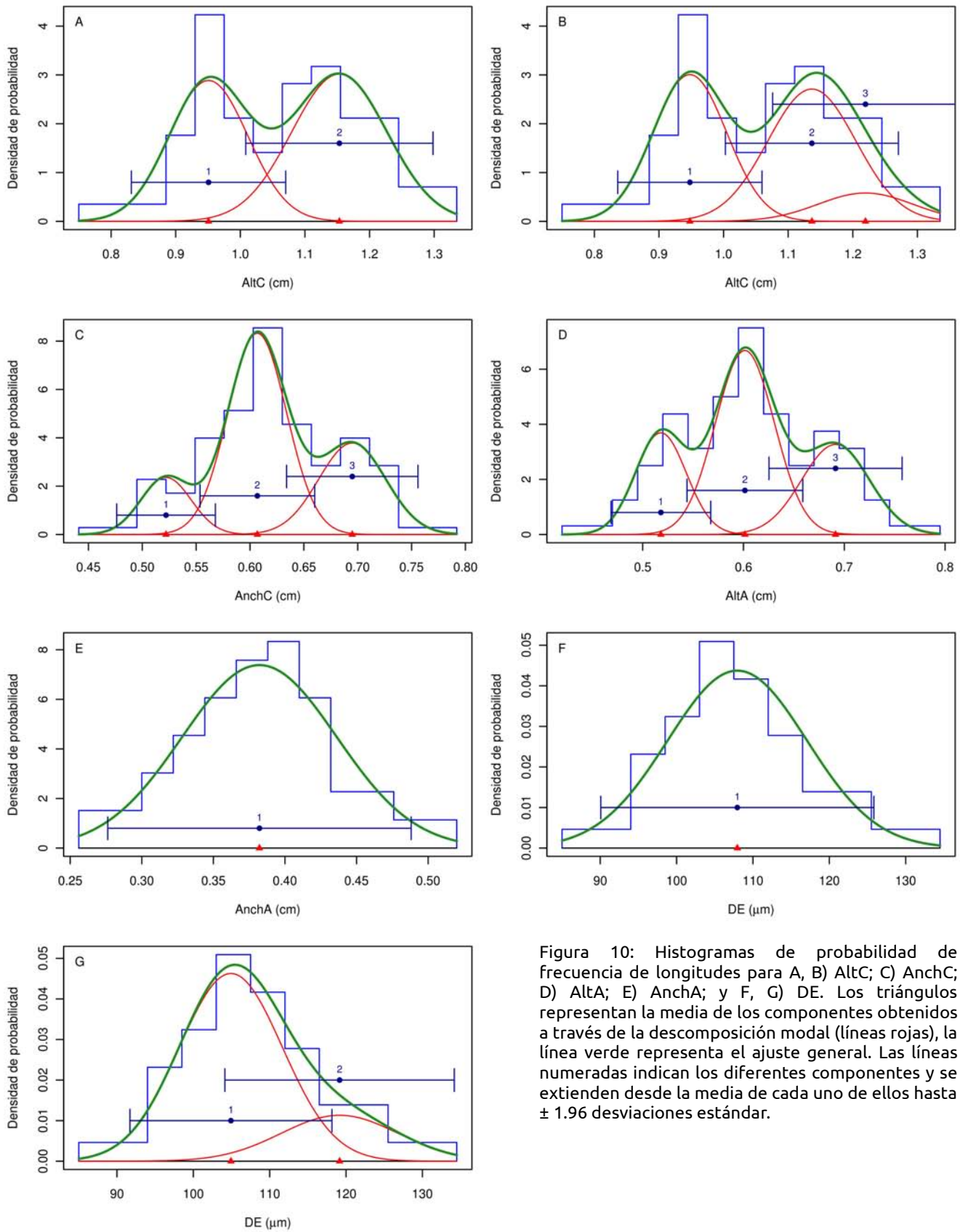


Figura 10: Histogramas de probabilidad de frecuencia de longitudes para A, B) AltC; C) AnchC; D) AltA; E) AnchA; y F, G) DE. Los triángulos representan la media de los componentes obtenidos a través de la descomposición modal (líneas rojas), la línea verde representa el ajuste general. Las líneas numeradas indican los diferentes componentes y se extienden desde la media de cada uno de ellos hasta ± 1.96 desviaciones estándar.

6.4 Análisis de componentes principales (ACP) y de factores (AF)

La tabla 7 muestra las cargas de los componentes principales obtenidos al utilizar todas las variables morfométricas y la proporción AltC/AnchC. El primer componente explicó el 65 % de la variación y se correlacionó negativamente con todas las variables morfométricas, la correlación fue más mayor con las variables de la concha, especialmente con AltA. Este componente se interpretó como el tamaño general de los gasterópodos.

El segundo componente explicó el 19 % de la variación y presentó una fuerte carga negativa con AltC/AnchC. Nótese que mientras AltC y PH tienen también cargas negativas, las de AnchC, AltA y AnchA son positivas. Este componente puede ser interpretado como la forma de la concha (alagarda/comprimida).

Tabla 7. Cargas, desviación estándar (s) y proporción de varianza explicada por los diferentes componentes principales obtenidos utilizando las variables morfométricas de la concha, el peso húmedo y el diámetro del estatolito de *Provanna goniata*.

	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5	CP6	CP7
AltC	-0.431	-0.2221	-0.2636	-0.2324	-0.407	-0.1195	-0.6793
AnchC	-0.421	0.2889	-0.2496	-0.0346	-0.507	-0.1901	0.6185
AltA	-0.45	0.1286	-0.1553	-0.0609	0.2465	0.8335	0.028
AnchA	-0.4261	0.2098	-0.0741	-0.2253	0.6884	-0.4939	-0.018
PH	-0.3543	-0.346	-0.0069	0.8576	0.0925	-0.1028	0.0098
DE	-0.3548	0.0165	0.9149	-0.1142	-0.153	0.015	-0.0072
AltC/AnchC	-0.0676	-0.8286	-0.0381	-0.3766	0.1032	0.0133	0.3933
s	2.145	1.1617	0.70203	0.59363	0.38878	0.2336	0.01728
Var. explicada	0.657	0.1928	0.07041	0.05034	0.02159	0.0078	0.00004
Var. acumulada	0.657	0.8498	0.92023	0.97057	0.99216	1.0000	1

El primer componente del segundo ACP (tabla 8) explicó 87% de la variación y nuevamente se correlacionó de manera similar con todas las variables. El segundo componente presentó una fuerte correlación negativa con el alto de la concha y una ligera correlación positiva con el ancho de la abertura y el ancho de la concha, por lo que este componente se interpretó como la forma de la concha. Este componente explicó sólo 8% de la variación.

Tabla 8. Cargas, desviación estándar (s) y proporción de varianza explicada por los diferentes componentes principales obtenidos utilizando las variables morfométricas de la concha de *Provanna goniata*.

	CP1	CP2	CP3	CP4
AltC	-0.4663	-0.8401	0.182	0.2091
AnchC	-0.5115	0.2409	-0.6999	0.4363
AltA	-0.522	0.0531	-0.1252	-0.842
AnchA	-0.4984	0.4832	0.6792	0.2384
s	1.866	0.5783	0.3396	0.2615
Var. explicada	0.8704	0.0836	0.0288	0.0171
Var. acumulada	0.8704	0.9541	0.9829	1

La figura 11 muestra la de dispersión de los dos primeros componentes principales del segundo ACP. El color de los símbolos indica el grado de conservación de la escultura de la concha, y el tamaño de los mismos es proporcional al DE. El primer componente separó a los individuos con medidas de DE mayores y con escultura de la concha menos conservada (izquierda) de aquellos con DE pequeños y con escultura mejor preservada (derecha). El segundo componente no hizo ninguna distinción, exceptuando que los individuos con la estructura de la concha mejor preservada tendieron a localizarse en valores bajos o negativos del componente; por otro lado, individuos con estructura poco conservada se encuentran tanto en todo el intervalo de valores para dicho componente. Debe notarse que aunque se logran reconocer organismos con características similares, no se logran reconocer grupos concretos.

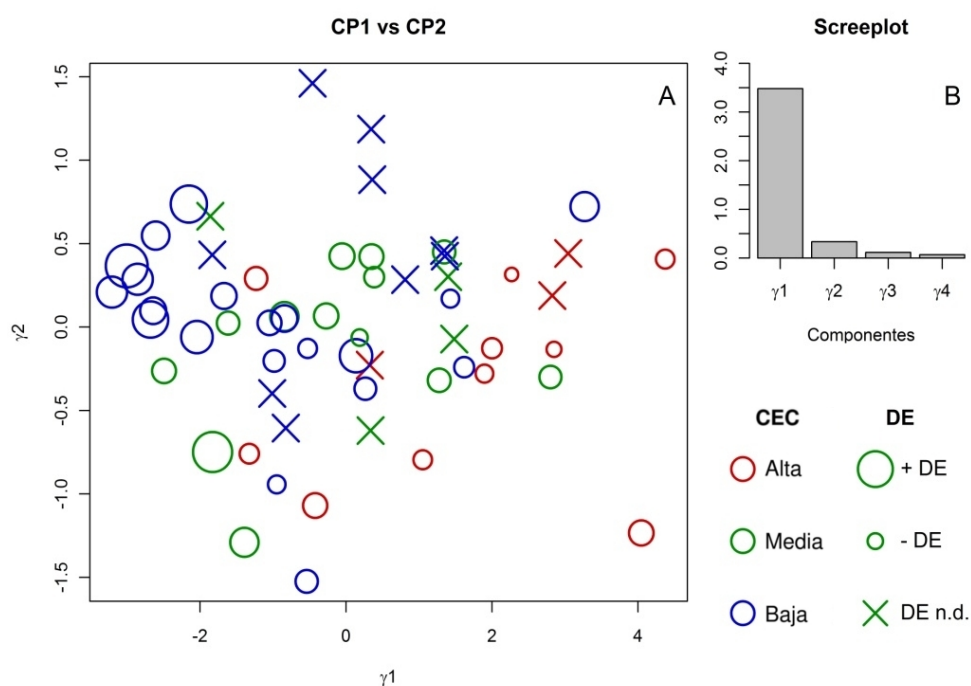


Figura 11: A) Gráfico de dispersión de los primeros dos componentes principales obtenidos del ACP usando sólo las variables de la concha. El color de los símbolos indica el grado de conservación de la escultura de la concha, el tamaño es proporcional al DE. X es usado para indicar que el estatolito no fue medido. Ver la tabla 8 donde se muestran las cargas de las variables para ambos componentes. CEC = grado de conservación de la escultura de la concha. B) Screeplot del ACP, el primer componente es el que explica la mayoría de la variación.

El resultado del análisis de factores se muestra en la tabla 9. Las variables morfométricas de la concha tienen cargas altas en el primer factor, especialmente Alta, AnchA y AnchC y en menor medida AltC, por lo que este factor se interpretó como el "tamaño de la concha". En el segundo factor, PH es el que presenta la mayor carga, por lo que este factor es llamado "masa de la parte blanda". La singularidad (varianza no compartida con las demás variables) es menor para Alta y PH y relativamente alta en DE. Un segundo análisis, no mostrado aquí, donde se incluye la razón AltC/AnchC, indica que ésta tiene una correlación fuerte con el segundo factor (0.998), éste también se correlaciona con AltC y PH, pero en

menor medida (~0.4). Esto, combinado con el ACP, sugiere que el alto de la concha es una variable que influye en el peso del animal.

Tabla 9. Cargas de los factores y singularidad de las variables obtenidas en el análisis de los factores efectuado con las variables morfométricas de *Provanna goniata*. Prueba de hipótesis de que dos factores son suficientes $X^2_4 = 2.67$, $P = 0.615$

	Factor1	Factor2	Singularidad
AltC	0.7125	0.5383	0.2026
AnchC	0.8874	0.2745	0.1371
AltA	0.9039	0.3881	0.0323
AnchA	0.9032	0.2747	0.1088
PH	0.3106	0.9479	0.005
DE	0.5761	0.3707	0.53
Prop. de varianza	0.56	0.271	-

6.5 Análisis de conglomerados

Con base en los resultados del análisis de factores se construyeron dos dendrogramas donde se clasificaron los individuos haciendo uso de las variables morfométricas de la concha (fig. 12). El primero fue construido haciendo uso de las cuatro variables morfométricas de la concha; el segundo omitió la altura de la concha, pues fue la que presentó la menor carga (factor 1) en el análisis de factores. Para contrastar con los grupos obtenidos por medio del análisis de frecuencias de longitudes, los individuos dentro de éstos fueron graficados debajo de su correspondiente rama en el histograma donde son identificados con un color particular. Cada grupo está definido como la media de cada componente modal ± 1.96 desviaciones estándar (ver figura 10). En los casos donde dos grupos se sobrelaparon, se les asignó un color diferente. Debajo, se graficó el diámetro del estatolito, cuando estuvo disponible, y el grado de conservación de la escultura de la concha de cada individuo.

En el primer dendrograma (fig. 12 A) se pueden ver dos grupos (ramas) principales, los cuales presentan a su vez dos grupos secundarios. El subgrupo 1.1 presenta organismos que pertenecen también al grupo uno del la descomposición modal para AltC, AnchC y AltA; en el segundo subgrupo se pueden apreciar individuos que en la descomposición modal para las tres variables pertenecen a los grupos uno, dos o que se encuentran en la zona de sobrelapamiento entre ambos; en el caso de AltC y AltA, se parece distinguir una separación entre aquellos organismos que se encuentran en el grupo uno, o en la zona donde se sobreponen los grupos uno y dos, de aquellos pertenecientes exclusivamente al

grupo dos de la descomposición modal; para el caso de AnchC puede apreciarse la presencia de un individuo perteneciente al grupo tres de la descomposición modal. El subgrupo 2.1 del dendrograma presenta organismos que se encuentran entre los grupos dos y tres de la descomposición modal de AnchC y AltA, un tercer subgrupo más pequeño parece tener características similares a 2.1, por lo que en el dendrograma se marca con la misma tonalidad. El subgrupo 2.2 del dendrograma contiene individuos pertenecientes casi exclusivamente al grupo tres de la descomposición modal.

En el segundo dendrograma se aprecian tres ramas principales, la primera (azul) contiene dos subgrupos, uno donde los individuos pertenecen exclusivamente al grupo uno de las descomposiciones modales de las tres variables (1.1) y otro donde los organismos se encuentran en los grupos uno, dos o en la zona de solapamiento de ambos (1.2). La segunda rama (morada) presenta un subgrupo (2.1) con individuos pertenecientes a los grupos de la descomposición dos y tres de AnchC y AltA, o a la zona de solapamiento de ambos; en otro (2.2) se pueden identificar a organismos pertenecientes casi en su mayoría al segundo grupo. La tercera rama (roja) presenta organismos en su mayoría pertenecientes al grupo tres de la descomposición modal de AnchC y AltA. Para el caso de AltC, tanto las ramas dos y tres contienen mayormente individuos dentro del segundo grupo de la descomposición modal.

Como es de esperarse, los individuos con conchas más pequeñas son aquellos que presentan estatolitos de menor diámetro, que conforme aumenta el tamaño de la concha también lo hace el diámetro del estatolito. Resultados similares fueron obtenidos con el análisis de componentes principales (ver tabla 8 y figura 11). Los individuos de conchas más pequeñas y, por lo general, también con estatolitos de menor diámetro, son los que presentan la escultura de la concha mejor conservada, mientras que los individuos de conchas y estatolitos de mayor dimensión la tienen menos preservada. Existen excepciones, donde individuos de conchas grandes (dentro de los grupos dos y tres de la descomposición modal de AnchC y AltA, o en la zona donde ambos se sobreponen) presentan una escultura de la concha conservada, hay que notar que el diámetro del estatolito de estos individuos es, en todos los casos, relativamente pequeño.

Mientras en el segundo dendrograma (fig. 12 B) el diámetro de los estatolitos dentro de las tres ramas principales parecen tener un aumento gradual conforme aumenta la concha, en

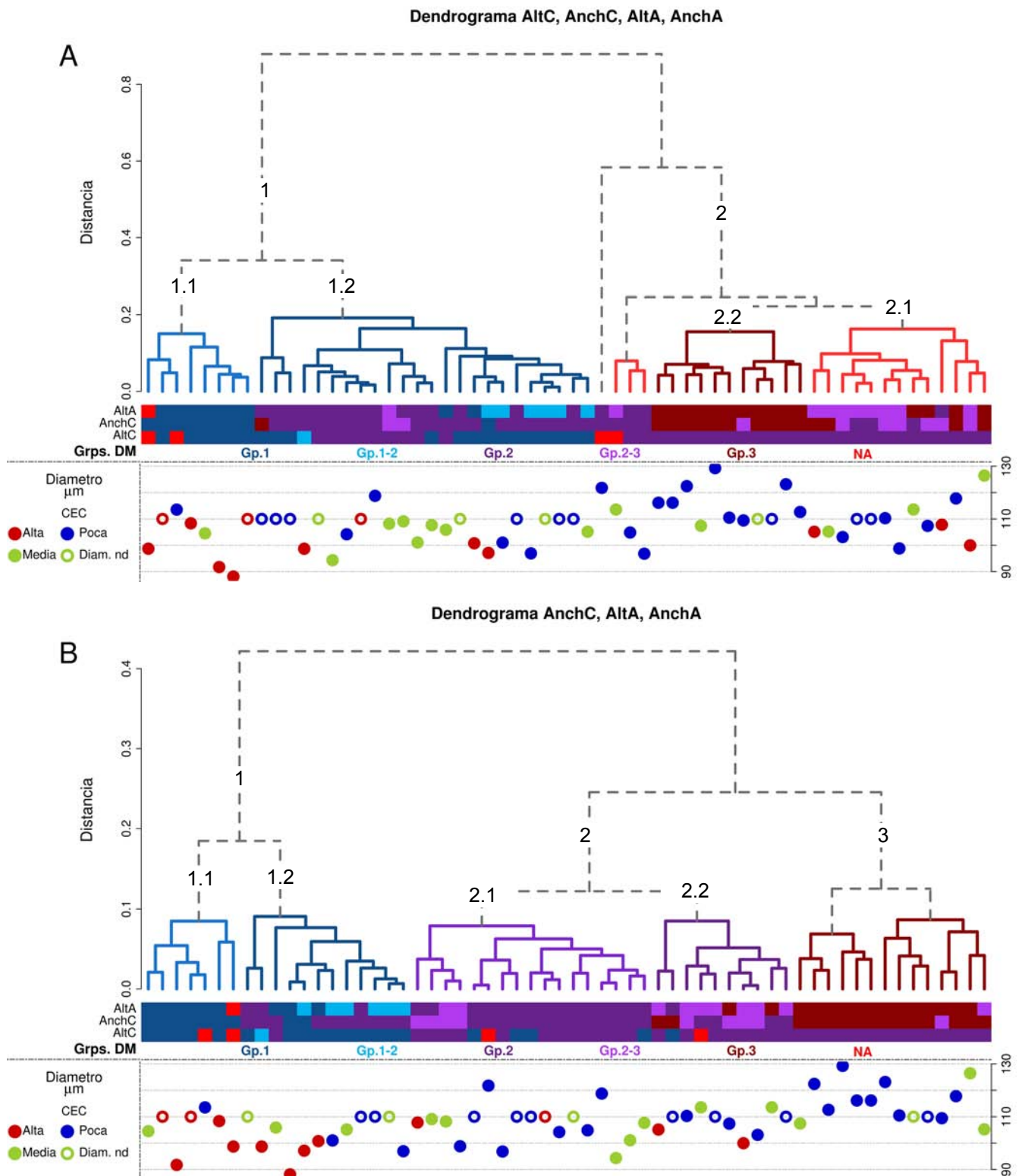


Figura 12: Dendrogramas para las variables de la concha: A) las cuatro variables; B) omitiendo AltC. Las ramas principales están marcadas por un mismo color y las sub-ramas con una tonalidad diferente de dicho color. Los cuadros de colores debajo del dendrograma representan los diferentes grupos obtenidos por la descomposición modal (Grps. DM) de AltC (2 grupos), AnchC (3 grupos) y AltA (3 grupos), el color rojo indica que la medida no está disponible o el individuo está fuera de los límites de los grupos. El diagrama de dispersión muestra el diámetro del estatolito de los individuos, los círculos abiertos indican que la medición no pudo ser efectuada, el color corresponde al grado de conservación de la escultura de la concha (CEC) de los gasterópodos.

el primero (fig. 12 A), la variación en el diámetro de los estatolitos es mayor, especialmente para la rama 2 (color rojo).

Si bien existen diferencias entre los grupos construidos por medio de los análisis de frecuencias de longitudes y descomposición modal con aquellos formados por el análisis de conglomerados, es posible observar que ambos métodos separan a la población de manera similar. Para el caso del primer dendrograma, los dos grupos (ramas) principales identificados son más parecidos a los encontrados con la descomposición modal de la altura de la concha. Por otro lado, los grupos del segundo dendrograma, tienen mayor correspondencia con los tres grupos identificados por las descomposiciones modales del ancho de la concha, la altura de la abertura y el ancho de la abertura.

6.6 Anillos de los estatolitos

En la figura 13 se muestra la diversidad de patrones producidos por los anillos en los estatolitos de los organismos de *Provanna goniata* analizados. En A y B se presentan estatolitos con anillos gruesos y bien definidos (negros) y entre ellos varios anillos más delgados y tenues. En C y D hay una predominancia de anillos delgados y tenues, pero sin la presencia de anillos gruesos. En E y F los anillos prácticamente son imperceptibles. En H se muestra el estatolito del organismo de menor tamaño colectado, en donde se observa la presencia de varios anillos. Muchos de los estatolitos presentaron estrías que en ocasiones disminuían la visibilidad de los anillos, esto puede apreciarse en las figuras 6.6 A, C, D, G. Las causas de la formación de estas estrías son inciertas, pero es probable que se deban por daños causados a los estatolitos. En G se puede apreciar también un estatolito atrapado en una gota del medio de montaje, un problema que también disminuía la visibilidad de los anillos.

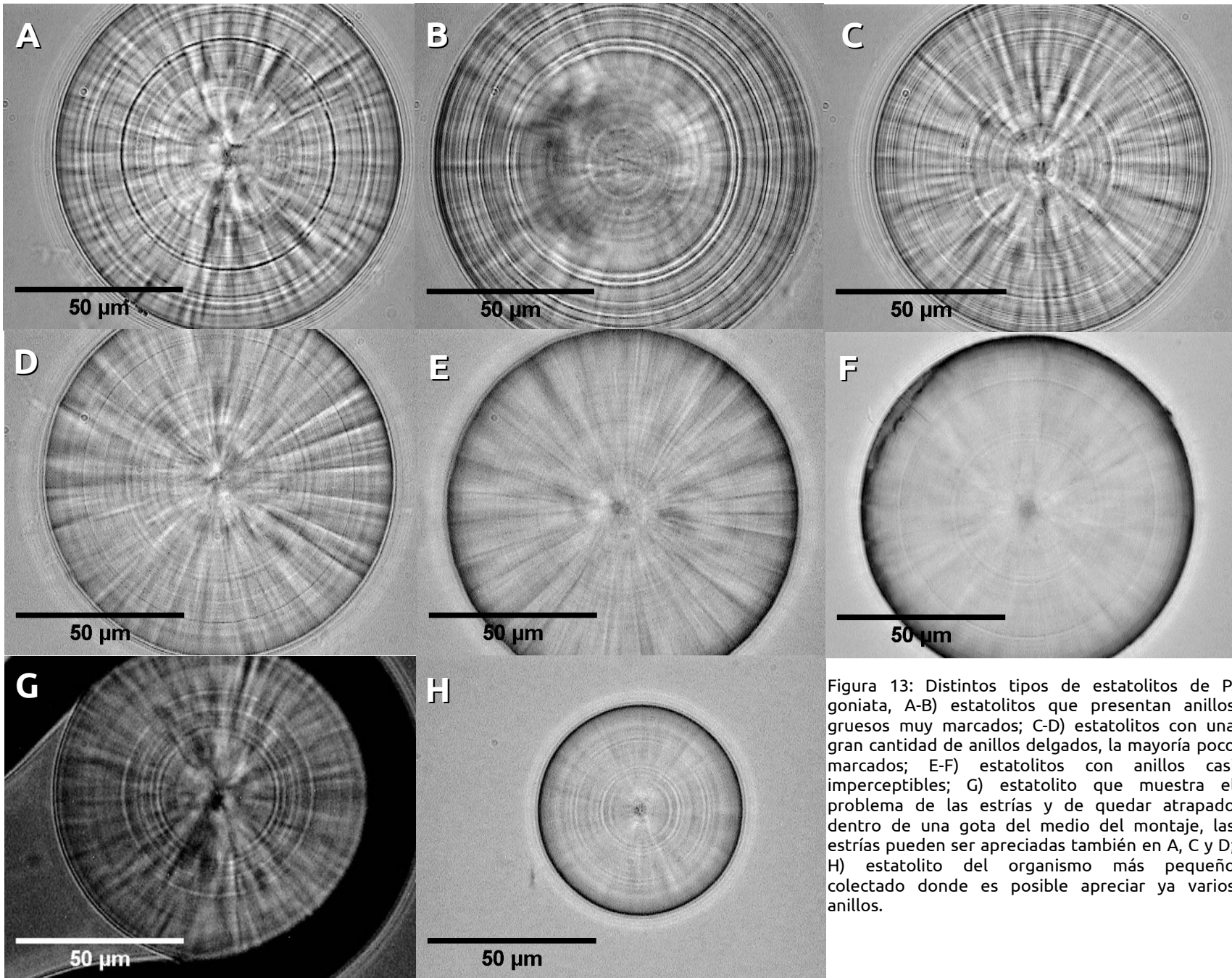


Figura 13: Distintos tipos de estatolitos de *P. goniata*, A-B) estatolitos que presentan anillos gruesos muy marcados; C-D) estatolitos con una gran cantidad de anillos delgados, la mayoría poco marcados; E-F) estatolitos con anillos casi imperceptibles; G) estatolito que muestra el problema de las estrías y de quedar atrapado dentro de una gota del medio del montaje, las estrías pueden ser apreciadas también en A, C y D; H) estatolito del organismo más pequeño colectado donde es posible apreciar ya varios anillos.

7 Discusión

7.1 Estructura de tallas

Tanto el análisis de componentes principales (ACP) como el de factores (AF) revelaron que el primer componente y factor, respectivamente, son los que explican la mayoría de la variación y se correlacionan de manera similar para todas las variables, la correlación es mayor para las variables morfométricas de la concha, en especial para la altura de la abertura (AltA). Esto concuerda con otros estudios en donde el ACP muestra que el primer componente generalmente se relaciona con el tamaño general de los organismos (Kuris *et al.* 1976). Pero hay que tomar en cuenta que, en el presente estudio, el número de individuos utilizados en los dos ACP (32 en el primero y 59 en el segundo) y el AF (32) es bajo. Por lo general se acepta que 300 casos es el número recomendable para realizar un análisis de factores, 100 se considera como una muestra “pobre” y 50 como una “muy pobre”, aunque algunos autores consideran que en ocasiones 50 casos pueden ser suficientes (Tabachnick y Fidell 2007). En este caso, la matriz de correlación (tabla 3), soporta los resultados obtenidos por medio del ACP y el AF.

Tanto los grupos identificados por los dos dendrogramas como los identificados por la descomposición modal de las variables alto de la concha (AltC), ancho de la concha (AnchC) y alto de la abertura (AltA) muestran congruencia. El análisis de conglomerados tiene la ventaja de considerar todas las variables a la vez, pero la delimitación de los grupos puede ser algo complicada, además de que no muestra el grado de solapamiento entre estos. La descomposición modal, por su parte, maneja sólo una variable a la vez. Si bien el análisis de conglomerados no es una técnica muy utilizada en análisis morfométricos, puede resultar útil para delimitar grupos con resultados similares a las de otras técnicas, como se demostró en este trabajo (Claude 2008).

Los análisis de frecuencia de longitudes y descomposición modal han sido utilizados para identificar cohortes que, en teoría, representan grupos de edades diferentes dentro de una población (*e.g.* Sparre y Venema 1998, Barroso *et al.* 2005; Richardson *et al.* 2005a). Puesto que tanto la concha como los estatolitos reflejan el tamaño de los gasterópodos, se esperaba que la descomposición modal de las frecuencias de longitudes del diámetro del estatolito (DE) mostrara una estructura similar al de alguna de las variables morfométricas

de la concha, sin embargo esto no sucedió. La estructura de grupos de AltC está influenciada en parte por el desgaste del ápice de la concha, el cual varía en los diferentes ejemplares. La diferencia entre la estructura de grupos encontrada entre AnchC y AltA en relación a la de DE es más difícil de explicar, así como la distribución unimodal de AnchA (ancho de la abertura), la única variable morfométrica de la concha en presentar dicha distribución. Si bien AltA es la variable que modela mejor al DE (y también describe mejor la población), la similitud entre el único componente modal de AnchA y DE resulta interesante, aunque se necesitan de más estudios para corroborar si en verdad ambas variables siguen el mismo patrón de crecimiento o si los resultados observados aquí fueron resultado de la variabilidad de los datos.

Por estas razones, es difícil determinar si los grupos identificados por el análisis de frecuencia de longitudes realmente representan cohortes de distintas edades dentro de la población de gasterópodos estudiada. Además, debe de tomarse en cuenta que el rango de tallas de los gasterópodos fue limitada y comprendía sólo a organismos de tamaño relativamente grande. Esto pudo haber influido en los resultados pues se ha comprobado, en gasterópodos y otros organismos, que conforme los individuos dentro de una población determinada y de edades similares crecen, la variabilidad en la talla aumenta, disminuyendo la fidelidad del análisis al enmascarar los posibles cohortes presentes; lo mismo ocurre en relación al diámetro de los estatolitos (Sparre y Venema 1998; Chatzinikolaou y Richardson 2007).

Las razones de las diferencias entre las distribuciones modales de las variables morfométricas de la concha y del diámetro del estatolito aún no se han establecido, aunque se puede suponer que es causado por diferencias en los factores ambientales que influyen en el crecimiento de la concha. Es posible que los organismos recolectados hayan estado expuestos, a lo largo de su vida, a diferentes condiciones ambientales, o bien, que pertenecieran a distintos microhábitats presentes en el sitio de recolecta, ya que varios autores han demostrado, en ciertas especies, que existen diferencias en la manera en que los organismos construyen su concha dependiendo de las condiciones ambientales a las que se ven sujetos (Kemp y Bertness 1984; Chiu *et al.* 2002; Hollander *et al.* 2006a; Hollander *et al.* 2006b; Urdy *et al.* 2010). La falta de mediciones de parámetros ambientales en el sitio de recolecta hace difícil sacar conclusiones sobre este aspecto.

Lo anterior ofrece una (posible) explicación para las distribuciones de las variables morfométricas de la concha, pero no para la distribución del diámetro de los estatolitos. Se ha sugerido que las condiciones ambientales también tienen relación con el tamaño de los estatolitos (Barroso *et al.* 2005; Chatzinikolaou y Richardson 2007); por lo tanto, si los grupos obtenidos por la descomposición modal de las variables morfométricas de la concha se deben a diferencias en las condiciones ambientales que provocan un crecimiento diferencial entre los diferentes individuos, lo mismo se esperaría que ocurriera con el diámetro del estatolito, lo cual no sucedió. Si las diferencias entre las distribuciones de frecuencias de longitudes y los grupos identificados en éstas tienen alguna importancia, o si pueden proporcionar claves sobre la relación entre los gasterópodos y su ambiente aún es incierto, por lo que es necesario realizar más estudios, donde no sólo se contemplen poblaciones de mayor tamaño, sino también se realicen mediciones de parámetros ambientales y el cambio de estos a lo largo del tiempo.

7.2 Característica de la concha de *Provanna goniata*

El segundo componente del análisis de componentes principales (ACP), donde sólo se contaron las variables morfométricas de la concha, mostró una alta correlación negativa con el alto de la concha y una ligera correlación positiva tanto para el ancho de la abertura como para el ancho de la concha, siendo mayor en la primera (tabla 8). Esto llevó a relacionar a este componente con la forma de la concha, la cual puede ser alargada o más achatada y globosa. Esta distinción se debe en gran parte al desgaste del ápice de la concha, que hace variar la relación $AltC/AnchC$. Varios autores han señalado que esta proporción, y por ende la forma de la concha, puede variar en función de las condiciones ambientales a las que los organismos se ven expuestos, a diferencias ontogénicas propias de los individuos, a la disponibilidad de alimento, etc. (Chiu *et al.* 2002; Chatzinikolaou y Richardson 2007; Marshall *et al.* 2008). En general, se ha identificado que aquellos organismos sometidos a algún tipo de presión ambiental tienden a tener un crecimiento más lento, una concha más gruesa y fuerte, además de que los individuos poseen conchas relativamente altas; por otro lado, los organismos de rápido crecimiento tienden a tener conchas más delgadas, sus conchas alcanzan alturas menores y éstas adquieren formas más anchas (*i. e.* globosas), lo que presumiblemente sirve para contener una mayor masa corporal (Kemp y Bertness 1984; Chatzinikolaou y Richardson 2007). En este estudio, sin

embargo, el análisis de factores mostró que el peso húmedo está mayormente correlacionado con la altura de la concha y no tanto así el ancho (tabla 3 y tabla 9, factor 2), lo que indica que, al menos en el caso de esta población de gasterópodos, la forma de la concha, determinada en parte por su altura, juega un papel importante para determinar el tamaño que puede alcanzar la parte blanda de estos animales, pues el desgaste de la espira limita el crecimiento de la parte blanda. Esto cobra mayor sentido cuando se considera que, en muchos casos, las parte blanda de los individuos de *P. goniata* analizados llegaba a ocupar vueltas superiores a la corporal, especialmente en aquellos donde éstas se encontraban bien preservadas, lo que en ocasiones causaba problemas para extraer a los animales de su concha.

En gasterópodos de aguas someras, el desgaste del ápice la concha ha sido ligada a condiciones de acidez en el agua (Chiu *et al.* 2002; Marshall *et al.* 2008), por lo que es probable que esto suceda también con los individuos analizados en este trabajo. Los registros de pH del agua de la Cuenca de Guaymas son menos ácidos que los del resto de las ventilas hidrotermales (ver página 22); desafortunadamente, en este, caso no se cuenta con valores de pH del agua específicos de la zona de recolección, aunado al hecho de que no existen trabajos relacionados sobre cómo el pH afecta la disolución de la concha de los gasterópodos, es difícil decir en qué grado este factor influye en el desgaste de la concha de la población estudiada en particular.

Por otro lado, el grado de desgaste del ápice la concha observado fue muy diferente en todos los ejemplares, pues mientras algunos conservaban varias vueltas superiores a la corporal, en otros ésta era la única que podía apreciarse completamente; esta variación puede ser observada en la figura 8. Las causas de esta variabilidad son desconocidas, por una lado, es posible que los individuos hayan estado expuestos, como se mencionó con anterioridad, a condiciones ambientales diferentes más o menos corrosivas, o a diferencias en la forma en que los individuos construyeron sus conchas.

Como se mencionó al inicio de esta sección, dependiendo de la tasa de crecimiento, la concha de los gasterópodos puede tornarse más gruesa o delgada. Otros factores que pueden influir son la composición mineral de la concha (aragonita/calcita) y su microestructura (Kennish y Lutz 1999); el grado de saturación de carbonato de calcio en el agua; o la presencia de proteínas, por ejemplo, algunos autores han propuesto que la

conquiollina puede retardar la disolución de la concha en bivalvos (Kardon, 1998; Chiu *et al.* 2002), aunque se ha propuesto lo mismo para gasterópodos, ésta hipótesis aún no se ha comprobado (Chiu *et al.* 2002). Estudios sobre la estructura y composición de la concha de *Provanna goniata*, y de la mayoría de los gasterópodos de ventilas hidrotermales, no han sido llevados a cabo hasta la fecha, por ende, es imposible establecer el grado en que estos factores influyen en la morfología de la concha de estas especies. Pero, en el caso de efectuarse este tipo de trabajos, la comparación entre el ápice y el resto de la concha sólo se podrá realizar hasta encontrar individuos de *P. goniata* con aquél conservado.

Se identificó que el desgaste de la escultura de la concha es menor en los individuos de tamaños más pequeños, por lo que es razonable suponer que el grado de este tipo de desgaste es dependiente del tiempo (*i. e.* la vida del gasterópodo); sin embargo, existen excepciones en donde individuos pequeños presentan una mayor degradación y, por el contrario, individuos grandes presentan poca (figs. 11 y 12). Más aún, hubo casos en donde se identificaron cambios en la escultura de una misma concha, presentándose regiones más preservadas junto a secciones donde estaba menos conservada y viceversa. En todos los casos en que este patrón se observó, una línea en la concha marca la frontera entre ambas zonas (fig. 14). Se ha propuesto que la escultura de la concha varía dependiendo de la tasa de crecimiento, la cual a su vez se ha relacionado con las condiciones ambientales en las que los organismos se desarrollan (Urduy *et al.* 2010); por tanto, es posible que el grado de preservación de la escultura de los individuos estudiados se deba no sólo a la corrosión por agentes químicos, sino también a diferencias en las condiciones ambientales que hayan causado un cambio en la manera en que los organismos construyeron sus conchas. A diferencia de lo mencionado en el párrafo anterior, en este caso sí puede ser posible realizar comparaciones sobre la estructura o composición de la concha entre las diferentes zonas de la concha con escultura diferente. Si estos estudios se combinan, por ejemplo, con análisis isotópicos de la concha, de concentración de metales en la concha, o con mediciones de parámetros ambientales a lo largo del tiempo, se podrían empezar a sacar conclusiones sobre los factores responsables del cambio en la morfología de la concha y así ampliar el conocimiento que se tiene sobre cómo los factores ambientales en las ventilas hidrotermales moldean la estructura de las comunidades de los gasterópodos.

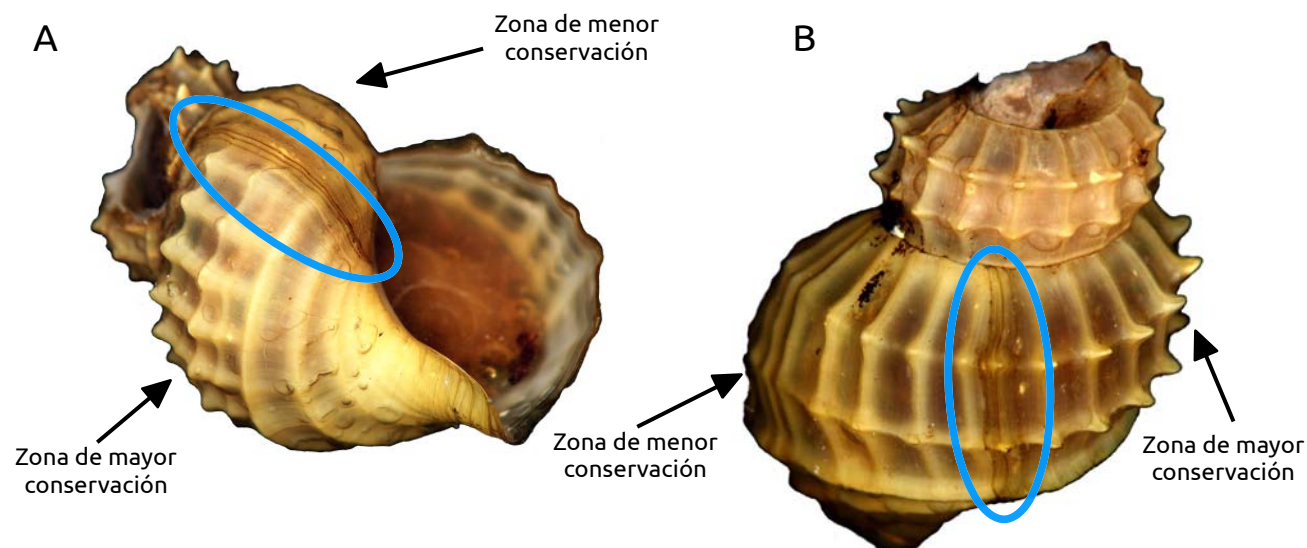


Figura 14: Fotografías que muestran dos conchas donde se aprecian zonas con diferente escultura. La línea azul encierra una marca en la concha localizada entre ambas zonas. Nótese que mientras en A la zona de la concha relativamente lisa precede (siguiendo la dirección de crecimiento de la concha) a aquella con una escultura más conspicua, en B la región lisa se encuentra después de la zona con escultura puntiaguda.

7.3 Los estatolitos y su relación con la talla de la concha. ¿Estimación de la edad?

Uno de los objetivos de este trabajo era investigar si los estatolitos de *Provanna goniata* podían ser utilizados para determinar la edad de los individuos. Para gasterópodos de aguas someras, algunos estudios han establecido, por medio de modelos lineales, la relación existente entre la altura de la concha y el diámetro de los estatolitos para diversas poblaciones de diferentes especies de gasterópodos, ésta relación ha sido utilizada para comprar la altura de la concha estimada a partir del diámetro de los anillos presentes en los estatolitos con la altura determinada por medio de análisis de frecuencias de longitudes (Barroso *et al.* 2005; Richardson *et al.* 2005a). Debido a la dificultad para identificar a los anillos en los estatolitos, en este trabajo se optó por estimar el diámetro de los anillos en los estatolitos a partir de la relación entre el diámetro de los estatolitos y la altura de la apertura, se escogió esta variable porque es la que mejor describe la población estudiada. Si bien en alguna ocasiones fue posible reconocer anillos con medidas similares a las estimadas, estos por lo general eran tenues. En gasterópodos de aguas someras, los factores responsables de la formación de anillos tenues, en el caso de las especies que los presentan, no han podido ser identificados, por lo que su periodicidad no ha podido ser establecida.

Por otro lado, frecuentemente se identificaron anillos muy cercanos entre sí, ambos con diámetros similares a los estimados. Esto puede deberse al hecho de que, conforme los gasterópodos envejecen, el diámetro de sus estatolitos comienzan a incrementarse cada vez menos (Chatzinikolaou y Richardson 2007), lo que provoca que, en estatolitos de individuos de mayor edad, la distancia entre anillos sea menor en las zonas más cercanas a los límites de dicha estructura.

Es posible que en el caso de los gasterópodos de ventilas hidrotermales, los anillos en sus estatolitos no permitan estimar su edad pues el patrón de anillos, en los gasterópodos de aguas someras, reflejan los cambios en la temperatura del agua durante las diferentes estaciones del año (Richardson *et al.* 2005a; Richardson *et al.* 2005b; Chatzinikolaou y Richardson 2007). Sin embargo, en el caso de las ventilas hidrotermales, esta estacionalidad no está presente, por el contrario, el cambio en la temperatura del agua es altamente variable y puede fluctuar en cuestión de segundos, días o meses (German y Von Damm 2004 ; Bates *et al.* 2005), dicha fluctuación también depende del lugar, pues en las cercanías a la zona de descarga del fluido hidrotermal la variabilidad es mayor en comparación con las regiones más alejadas (Bates *et al.* 2005) (fig. 4). El complejo patrón de anillos presente en los estatolitos de *Provanna goniata* puede ser resultado de esta alta variabilidad.

Por otro lado, algunos autores han propuesto que los componentes modales identificados en las poblaciones de gasterópodos hidrotermales, pueden corresponder a diferentes periodos de reclutamiento. Dependiendo de la especie, este reclutamiento puede ser continuo o discontinuo (Sadosky *et al.* 2002; Kelly y Metaxas 2007b). Debido a que este estudio sólo contó con un muestreo y a la falta de estudios relacionados con la dispersión y reclutamiento de *Provanna goniata*, es imposible decir si los componentes modales identificados en este trabajo corresponden a individuos de diferentes periodos de reclutamiento.

7.4 Comparación entre los estatolitos de *Provanna goniata* y los de gasterópodos de aguas someras

Existen diferencias entre el patrón de anillos en los estatolitos de los individuos de *Provanna goniata* y los gasterópodos de aguas someras estudiados hasta la fecha. Estas

diferencias son mayores al comparar los estatolitos de *Provanna goniata* y *Nassarius reticulatus* (figs. 15 B y C), ya que esta última especie presenta estatolitos con anillos anuales bien definidos sin la presencia de anillos secundarios más tenues entre ellos (Barroso *et al.* 2005; Chatzinikolaou y Richardson 2007); por otra parte, los estatolitos de *Polinices pulchellus* (Richardson *et al.* 2005a) y *Neptunea antiqua* (Richardson *et al.* 2005b) (figs. 15 A y D) presentan tanto anillos anuales como anillos secundarios, pero son los estatolitos de *Polinices pulchellus* los que tienen mayor similitud con los de *Provanna goniata*. Para los gasterópodos de aguas someras la presencia de anillos secundarios más tenues aún no ha sido explicada, aunque se cree que puede deberse a los hábitos alimenticios de las diferentes especies pues, mientras *Polinices pulchellus* y *Neptunea antiqua* son depredadores que taladran la concha de sus presas (lo que se piensa que disminuye temporalmente la energía destinada al crecimiento), *Nassarius reticulatus* es carroñero y se alimenta de organismos muertos o moribundos (Richardson *et al.* 2005a).

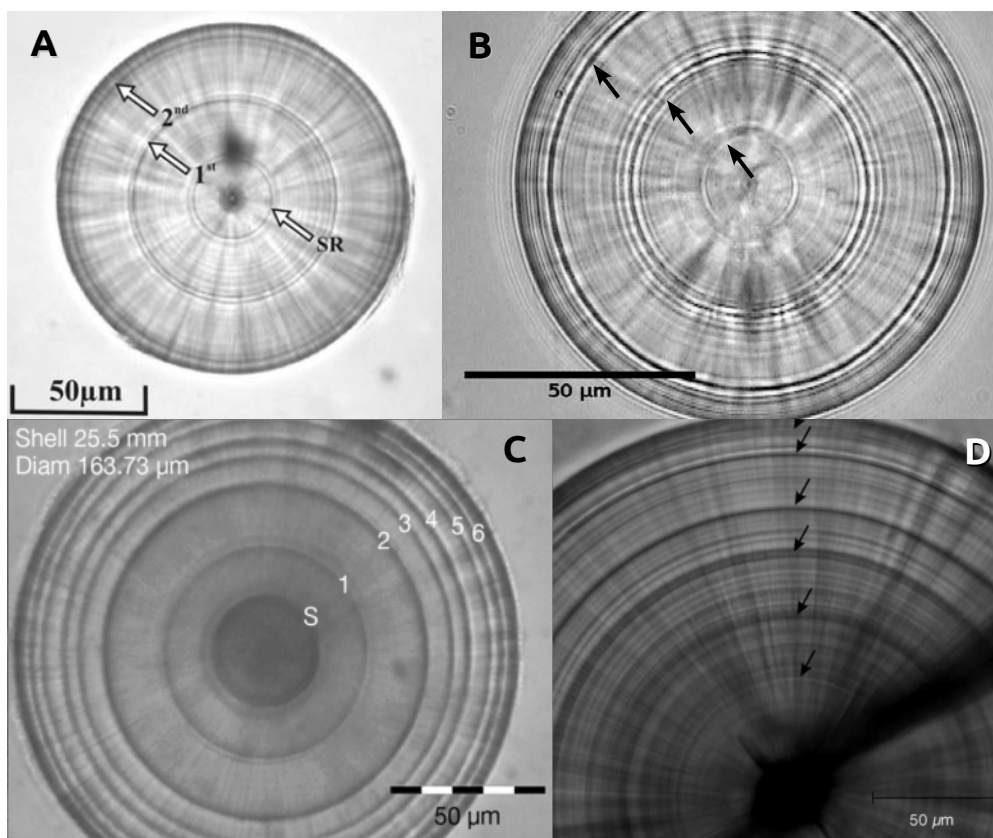


Figura 15: Estatolitos de: A) *Polinices pulchellus*, B) *Provanna goniata*, C) *Nassarius reticulatus*, y D) *Neptunea antiqua*. A, B y D muestran la presencia tanto de anillos gruesos (señalados con las flechas), como de anillos tenues; en C sólo hay presencia de anillos gruesos (números). En B la flecha cercana al centro indica lo que se supone es el anillo de asentamiento. Ver la figura 13 para apreciar la diversidad de patrones de anillos presentes en *Provanna goniata*. Tomado de: A) Richardson *et al.* (2005a); C) Chatzinikolaou y Richardson (2007); y D) Richardson *et al.* (2005b)

Aunque no se conocen con certeza los hábitos alimenticios de *Provanna goniata*, el análisis del contenido estomacal indica que es probable que se alimente de detritus y/o bacterias raspando el sustrato (Warén y Ponder, 1991) . La cantidad de este tipo de alimento es

variable en diferentes puntos dentro de una misma ventila, siendo mayor en las cercanías a los puntos de emanación del flujo hidrotermal y menor conforme se aleja de ellos; la cantidad también puede fluctuar debido a los cambios bruscos en el ambiente. El patrón de anillos observados en los estatolitos de *Provanna goniata* quizá se deba en parte a esta fluctuación del alimento.

Además de la cantidad de alimento, en las ventilas hidrotermales existen otros factores abióticos que pueden ser determinantes para el metabolismo y, por tanto, para el crecimiento de los gasterópodos, éstos son el pH, la cantidad de metales pesados, la temperatura del agua y la concentración de sulfuros y oxígeno (Bates *et al.* 2005; Luther *et al.* 2001) (cabe mencionar que todos estos factores están determinados por las propiedades del fluido hidrotermal, por lo que éste podría ser considerado como un superfactor). Por otro lado, las interacciones con otros individuos de la misma o de diferentes especies, también puede jugar un papel importante. Desafortunadamente, para el caso de los gasterópodos, existen pocos estudios destinados a establecer la manera en que estos factores afectan a las poblaciones y los individuos (Bates *et al.* 2005; Kelly & Metaxas 2007a; Matabos *et al.* 2008). Es posible que todos estos factores, o sólo algunos de ellos, puedan influir también en la manera en que se depositan los anillos de los estatolitos de los gasterópodos en estos ambientes, por tanto, quizá puedan ofrecer evidencias indirectas sobre el metabolismo y crecimiento de los organismos sometidos a diferentes gradientes de los factores ya mencionados, para lograr esto primero es necesario establecer si existe relación entre el crecimiento de los estatolitos y dichos factores, algo que hasta el momento no se ha realizado.

A pesar de esto, los anillos no deben ser descartados, al menos no aún, como posibles indicadores de la edad de los gasterópodos de las ventilas hidrotermales. Es necesario realizar más estudios que permitan determinar, de manera fehaciente, si el patrón de anillos puede ser utilizado para calcular la edad de estos organismos de la misma manera como se hace con los gasterópodos de aguas someras. Debido a los problemas que conlleva realizar muestreos continuos *in situ* de una misma población, es más factible que esto se logre por medio de la implementación de diseños experimentales que permita controlar, al menos hasta cierto punto, la alta heterogeneidad y variabilidad de los factores ambientales presentes en las ventilas hidrotermales.

8 Recomendaciones para el manejo de los estatolitos

Durante su manejo, se recomienda cuidar de los estatolitos a la hora de extraerlos y montarlos, pues se identificaron varios problemas que, en ocasiones, disminuían la visibilidad del patrón de anillos y, en el peor de los casos, causaban la destrucción total de la estructura. Algunos de estos problemas pueden ser observados en la figura 13. En primer lugar está la presencia de estrías en los estatolitos (figs 6.6 A, C, D, G). Las causas de la formación de estas estrías son inciertas, pero bien pudieron haber sido causadas por el congelamiento y descongelamiento de los organismos o por fuerza excesiva a la hora de manipular los estatolitos. En segundo lugar se encuentran los estatolitos atrapados en gotas del medio de montaje (fig. 13 G), se identificó que este problema surgió en las muestras a las cuales no se les agregó suficiente medio de montaje. La fuerza excesiva con la pinzas, o si se aplica demasiada presión con el cubreobjetos durante el montaje, puede ocasionar la destrucción de los estatolitos. En ocasiones, después de haber sido montados exitosamente, los estatolitos se rompían, lo cual, aunque con poca certeza, se le atribuye al peso del cubreobjetos o a la presión ejercida por el medio de montaje al secarse.

9 Conclusiones

La descomposición modal de diversas variables morfométricas de *Provanna goniata* identificó un diferente número de componentes modales en las distintas variables (1-3 para las variables de la concha, 1 para el diámetro de los estatolitos). Estas diferencias no pueden ser explicadas de manera determinante. Para el caso de la concha pueden deberse a factores ambientales corrosivos que degradan la concha o a diferencias en el crecimiento de la misma debido a distintas condiciones a las cuales pudieron haber estado sujetos los individuos analizados. Para el caso de los estatolitos, se plantea que la distribución observada se debe a que todos los individuos analizados son de tallas grandes, lo que incrementa la variabilidad del diámetro de los estatolitos, enmascarando la presencia de diferentes grupos. El hecho de que la variabilidad de la talla de la concha también se incrementa con la edad sugiere que otros factores son responsables de las diferencias observadas.

La concha de *P. goniata* presenta corrosión en la parte apical, causada por las condiciones ácidas en las que viven estos organismos. En cuanto a la ornamentación, la presencia de individuos con conchas muy ornamentadas (puntiagudas), como aquellos que la tenían

relativamente lisa, sugiere que los diversos individuos pudieron haber estado sometidos a diferentes condiciones ambientales que causaron una corrosión desigual de la concha o, por otro lado, que los individuos la construyeran de manera diferente desde el comienzo; la presencia de diferentes tipos de ornamentación en una misma concha, así como la presencia de marcas en ésta que separan ambas zonas sugiere que es más probable que cambios en las condiciones ambientales a lo largo del tiempo son los causantes del patrón de ornamentación de la concha y no la corrosión, como se pensó al iniciar este estudio.

Tantos los métodos univariados como multivariados demostraron ser útiles y, en el caso de la identificación de grupos en la población, condujeron a resultados similares; se sugiere que ambos métodos deben ser utilizados complementariamente. Los análisis de factores y componentes principales indicaron que el primer factor y componente, respectivamente, está relacionado con el tamaño de los organismos, mientras que el segundo factor, y componente, puede ser interpretado como un descriptor de la forma; estos análisis también identificaron que el peso húmedo de los animales está mayormente correlacionado con la altura de la concha y no con el ancho de la misma. Esto se puede deber a que la corrosión de la parte apical limita el crecimiento de la parte blanda en los gasterópodos analizados.

En este estudio no fue posible asignar edades a los organismos de *Provanna goniata* por medio de los anillos en los estatolitos. Esto se debió a la complejidad del patrón observable en los estatolitos, al sesgo de la muestra y, en cierta medida, a errores de manipulación de las estructuras en cuestión, que en ocasiones dificultó la visualización de sus anillos. Se recomienda tener cuidado a la hora de manipular los estatolitos, durante su extracción y montaje, para evitar estos problemas.

Los patrones de anillos en los estatolitos de *P. goniata* son diferentes en comparación con los que presentan los organismos de aguas someras, sin embargo, algunos de estos comparten, con *P. goniata*, la existencia anillos tenues, el proceso de formación de estos anillos aún no ha podido ser explicado. Debido a las fluctuaciones ambientales en las ventilas hidrotermales, es probable que para el caso de *P. goniata* y otros gasterópodos presentes en este ambiente, el cambio en los factores ambientales influye en el metabolismo y crecimiento de dichos organismos, determinando de esta manera la manera en que se depositan sus anillos. Debido a la heterogeneidad espacial, es necesario

investigar en que manera las condiciones de los distintos microambientes afecta también el metabolismo. Dado al difícil acceso a las ventilas y al poco control que se puede tener sobre ellas, es probable que métodos experimentales provean los mejores resultados.

10 Referencias

- Alt, J. C. (1995). Subseafloor processes in mid-ocean ridge hydrothermal systems: pp. 85-114. *In*: S. E. Humphris, R. A. Zierenberg, Lauren S. Mullineaux & R. E. Thomson (Eds). *Seafloor Hydrothermal Systems: Physical, Chemical, Biological, and Geological*. American Geophysical Union, Interactions. Washington, DC. pp. 466.
- Barroso, C. M., Nunes, M., Richardson, C. A., & Moreira, M. H. (2005). The gastropod statolith: a tool for determining the age of *Nassarius reticulatus*. *Marine Biology* 146, 1139-1144.
- Bates, A. E., Tunnicliffe, V., & Lee, R. W. (2005). Role of thermal conditions in habitat selection by hydrothermal vent gastropods. *Marine Ecology Progress Series* 305, 1-15.
- Bayer, S. R., Mullineaux, L. S., Waller, R. G., & Solow, A. R. (2010). Reproductive traits of pioneer gastropod species colonizing deep-sea hydrothermal vents after an eruption. *Marine Biology* 158, 181-192.
- Beatty, J. T., Overmann, J., Lince, M. T., Manske, A. K., Lang, A. S., Blankenship, R. E., Van Dover, C. L., Martinson, T. A., & Plumley, F. G. (2005). An obligately photosynthetic bacterial anaerobe from a deep-sea hydrothermal vent. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102, 9306-9310.
- Beaulieu, S. E. (2010). InterRidge Global Database of Active Submarine Hydrothermal Vent Fields: prepared for InterRidge, Version 2.0. Publicación electrónica. <http://www.interridge.org/IRvents>.
- Bhattacharya, C. (1967). A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics* 23, 115-135.
- Bischoff, J. L., & Rosenbauer, R. J. (1985). An empirical equation of state for hydrothermal seawater (3.2 percent NaCl). *American Journal of Science* 285, 725-763.
- Bouchet, P. (2010). *Provanna goniata* Warén & Bouchet, 1986. *In*: Bouchet, P.; Gofas, S.;

Rosenberg, G. (2010) World Marine Mollusca database. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=450003> on 2011-04-04

Burgaud, G., Le Calvez, T., Arzur, D., Vandenkoornhuyse, P., & Barbier, G. (2009). Diversity of culturable marine filamentous fungi from deep-sea hydrothermal vents. *Environmental Microbiology* 11, 1588-1600.

Chatzinikolaou, E., & Richardson, C. A. (2007). Evaluating growth and age of netted whelk *Nassarius reticulatus* (Gastropoda: Nassariidae) using statolith growth rings. *Marine Ecology Progress Series* 342, 163-176.

Chiu, Y. W., Chen, H. C., Lee, S. C., & Chen, C. A. (2002). Morphometric analysis of shell and operculum variations in the viviparid snail, *Cipangopaludina chinensis* (Mollusca: Gastropoda), in Taiwan. *Zoological Studies* 41, 321-331.

Claude, J., 2008. *Morphometrics with R*. Springer. New York, USA. pp. 316

Corliss, J. B., Dymond, J., Gordon, L. I., Edmond, J. M., von Herzen, R. P., Ballard, R. D., Green K., Williams, D., Bainbridge, A., Crane, K., & van Hadel, T. H. (1979). Submarine Thermal Springs on the Galapagos Rift. *Science* 203, 1073-1083.

de Busserolles, F., Sarrazin, J., Gauthier, O., Gélinas, Y., Fabri, M. C., Sarradin, P. M., & Desbruyères, D. (2009). Are spatial variations in the diets of hydrothermal fauna linked to local environmental conditions? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 56, 1649-1664.

Desbruyères, D., Segonzac, M., & Bright, M. (2006). *Handbook of deep-sea hydrothermal vent fauna*. 2^o ed.. Denisia 18, Biologiezentrum, Linz, Austria. pp. 544.

Dick, G. J., Lee, Y. E., & Tebo, B. M. (2006). Manganese (II) -Oxidizing Bacillus Spores in Guaymas Basin Hydrothermal Sediments and Plumes. *Society* 72, 3184-3190.

Didyk, B. (1990). Petroleum characteristics of the oil in a Guaymas Basin hydrothermal chimney. *Applied Geochemistry* 5, 29-40.

Du, J. (2004). Combined algorithms for fitting finite mixture distributions. MS thesis, McMaster University, Hamilton, Ontario Eiane K, Daase M 25, 396-398.

Fisher, C., Takai, K., & Le Bris, N. (2007). Hydrothermal vent ecosystems. *Oceanography* 20,

14-23.

- Gayanilo, F.C. & Sparre, P., 2005. FAO-ICLARM Stock Assessment Tools (FISAT-II) User's Guide. *Computerized Information Series, FAO*.
- German, C. R., Bowel, A., Coleman, M. L., Honig, J., Huber, J. A., Jakuba, M. A., Kinsey, J. C., Kurz, M. D., Leroy, *et al.* (2010). Diverse styles of submarine venting on the ultraslow spreading Mid-Cayman Rise. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 14020-14025.
- German, C. R., & Von Damm, K. L. (2004). Hydrothermal processes: pp. 181-222. *In: H. D. Holland and K. Turekian (Eds). Treatise on geochemistry, Vol. 6. The oceans and marine geochemistry. Elsevier-Pergamon. Oxford, UK. pp. 625.*
- Girguis, P. R., & Lee, R. W. (2006). Thermal preference and tolerance of alvinellids. *Science* 312, 231.
- Hollander, J., Adams, D. C., & Johannesson, K. (2006a). Evolution of adaptation through allometric shifts in a marine snail. *Evolution* 60, 2490–2497.
- Hollander, J., Collyer, M. L., Adams, D. C., & Johannesson, K. (2006b). Phenotypic plasticity in two marine snails: constraints superseding life history. *Journal of Evolutionary Biology* 19, 1861-1872.
- Jackson, G. D. (2004). Advances in defining the life histories of myopsid squid. *Marine and Freshwater Research* 55, 357-365.
- Kardon, G. (1998). Evidence from the fossil record of an antipredatory exaptation: conchiolin layers in corbulid bivalves. *Evolution*, 52(1), 68–79
- Kashefi, K., & Lovley, D. R. (2003). Extending the upper temperature limit for life. *Science* 301, 934.
- Kelley, D. S. (2005). From the mantle to microbes: The Lost City hydrothermal field. *Oceanography* 18, 32-45.
- Kelley, D. S., Baross, J. A., & Delaney, J. R. (2002). Volcanoes, Fluids, and Life At Mid-Ocean Ridge Spreading Centers. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 30, 385-491.
- Kelley, D. S., Früh-Green, G. L., Karson, J. A., & Ludwig, K. A. (2007). The Lost City Hydrothermal Field Revisited. *Oceanography* 20, 90-99.

- Kelley, D. S., Karson, J. A., Blackman, D. K., Früh-Green, G. L., Butterfield, D. A., Lilley, M. D., Olson, E. J, *et al.* (2001). An off-axis hydrothermal vent field near the Mid-Atlantic Ridge at 30 N. *Nature* 412, 145–149.
- Kelly, N. E., & Metaxas, A. (2007a). Influence of habitat on the reproductive biology of the deep-sea hydrothermal vent limpet *Lepetodrilus fucensis* (Vetigastropoda: Mollusca) from the Northeast Pacific. *Marine Biology* 151, 649-662.
- Kelly, N. E., & Metaxas, A. (2007b). Population structure of two deep-sea hydrothermal vent gastropods from the Juan de Fuca Ridge, NE Pacific. *Marine Biology* 153, 457-471.
- Kemp, P., & Bertness, M. D. (1984). Snail shape and growth rates: evidence for plastic shell allometry in *Littorina littorea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 81, 811-813.
- Kennish, M.J. & Lutz, R.A., 1999. Calcium carbonate dissolution rates in deep-sea bivalve shells on the East Pacific Rise at 21°N: results of an 8-year in-situ experiment. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 154(4), pp.293-299.
- Kuris, A. M., & Brody, M. S. (1976). Use of principal components analysis to describe the snail shell resource for hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 22, 69–77.
- Léveillé, R. J., and Juniper, S. K. (2003). Deep-sea hydrothermal vents and cold seeps: pp. 238-292. In: K. D. Black and G. B. Shimmield, (Eds). *Biogeochemistry of Marine Systems*. Blackwell Publishing Ltd. Oxford, UK. pp. 384.
- Levin, L. A. (2005). Ecology of cold seep sediments: interactions of fauna with flow, chemistry and microbes. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 43, 1–46.
- Little, C. (2003). Are hydrothermal vent animals living fossils? *Trends in Ecology & Evolution* 18, 582-588.
- Lonsdale, P. F. (1977). Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers. *Deep Sea Research* 24, 857-863.
- Luther, G. W., Rozan, T. F., Taillefert, M., Nuzzio, D. B., Di Meo, C., Shank, T. M., et al. (2001). Chemical speciation drives hydrothermal vent ecology. *Nature*, 410(6830), 813-6.

- Marshall, D. J., Santos, J. H., Leung, K. M. Y., & Chak, W. H. (2008). Correlations between gastropod shell dissolution and water chemical properties in a tropical estuary. *Marine Environmental Research* 66, 422-429.
- Martin, W., Baross, J. A., Kelley, D. S., & Russell, M. J. (2008). Hydrothermal vents and the origin of life. *Nature reviews. Microbiology* 6, 805-14.
- Matabos, M., & Thiebaut, E. (2010). Reproductive biology of three hydrothermal vent peltospirid gastropods (*Nodopelta heminoda*, *N. subnoda* and *Peltoospira operculata*) associated with Pompeii worms on the East Pacific Rise. *Journal of Molluscan Studies* 76, 257-266.
- Matabos, M., Le Bris, N., Pendlebury, S., & Thiébaud, E. (2008). Role of physico-chemical environment on gastropod assemblages at hydrothermal vents on the East Pacific Rise (13°N/EPR). *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 88, 995 -1008.
- Macdonald, P. & with contributions from ,Du, J. (2010). mixdist: Finite Mixture Distribution Models. R package version 0.5-3. <http://CRAN.R-project.org/package=mixdist>
- Millero, F. J. (2004). Physicochemical Controls on Seawater: pp. 1-21. In: H. D. Holland and K. Turekian (Eds). *Treatise on geochemistry, Vol. 6. The oceans and marine geochemistry.* Elsevier-Pergamon. Oxford, UK. pp. 625.
- Mills, S. W., Mullineaux, Lauren S, & Tyler, P. A. (2007). Habitat associations in gastropod species at East Pacific Rise hydrothermal vents (9 degrees 50'N). *The Biological bulletin* 212, 185-94.
- Moreira, D., & López-García, P. (2003). Are hydrothermal vents oases for parasitic protists? *Trends in Parasitology* 19, 556-558.
- Peter, J. M. (1992). Sulfur, carbon, and oxygen isotope variations in submarine hydrothermal deposits of Guaymas Basin, Gulf of California, USA. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 56, 2025-2040.
- Peter, J. M., & Scott, S. D. (1988). Mineralogy, composition, and fluid-inclusion microthermometry of seafloor hydrothermal deposits in the southern trough of Guaymas Basin, Gulf of California. *Can. Mineral* 26, 567–587.
- R Development Core Team (2010). R: A language and environment for statistical

computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Rasband, W. S. (1997--2011) ImageJ, U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <http://imagej.nih.gov/ij/>.

Richardson, C. A. (2001). Molluscs as archives of environmental change. In *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* Vol. 39 R. N. Gibson, M. Barnes, and R. J. Atkinson, eds., pp. 103-164.

Richardson, C. A., Kingsley-Smith, P. R., Seed, R., & Chatzinikolaou, E. (2005a). Age and growth of the naticid gastropod *Polinices pulchellus* (Gastropoda: Naticidae) based on length frequency analysis and statolith growth rings. *Marine Biology* 148, 319-326.

Richardson, C. A., Saurel, C., Barroso, C. M., & Thain, J. (2005b). Evaluation of the age of the red whelk *Neptunea antiqua* using statoliths, opercula and element ratios in the shell. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 325, 55-64.

Sadosky, F., Thiebaut, E., Jones, D., & Shillito, B. (2002). Recruitment and population structure of the vetigastropod *Lepetodrilus elevatus* at 13°N hydrothermal vent sites on East Pacific Rise. *Cahiers de Biologie Marine* 43, 399-402.

Sarrazin, J., & Juniper, S. K. (1999). Biological characteristics of a hydrothermal edifice mosaic community. *Marine Ecology Progress Series* 185, 1–19.

Sarrazin, J., Levesque, C., Juniper, S. K., & Tivey, M. K. (2002). Mosaic community dynamics on Juan de Fuca Ridge sulphide edifices : substratum, temperature and implications for trophic structure. *Cahiers de Biologie Marine* 43, 275-279.

Sarrazin, J., Robigou, V., Juniper, S. K., & Delaney, J. (1997). Biological and geological dynamics over four years on a high-temperature sulfide structure at the Juan de Fuca Ridge hydrothermal observatory. *Marine Ecology Progress Series* 153, 5-24.

Scheirer, D. S., Shank, T. M., & Fornari, D. J. (2006). Temperature variations at diffuse and focused flow hydrothermal vent sites along the northern East Pacific Rise. *Geochemistry Geophysics Geosystems* 7.

Simoneit, B. R. T. (1990). Petroleum generation, an easy and widespread process in hydrothermal systems: an overview. *Applied Geochemistry* 5, 3-15.

- Sparre, P., & Venema, S. C. (1998). Introduction to tropical fish stock assessment - Part 1: Manual (FAO Fisheries Technical Paper 306/1 Rev. 2). pp. 407.
- Tabachnick, B. G. & Fidell, L. S. (2007). Using Multivariate Statistics. 5^o ed. Pearson Education, Inc. USA. p. 613.
- Takai, K., Nakagawa, S., Reysenbach, A.-L., & Hoek, J. (2006). Microbial ecology of mid-ocean ridges and back-arc basins. *Geophysical monograph* 166, 185-213.
- Tarasov, V., Gebruk, Mironov, A.N. & Moskalev, L. I.(2005). Deep-sea and shallow-water hydrothermal vent communities: Two different phenomena? *Chemical Geology* 224, 5-39.
- Teske, A., Hinrichs, K.-U., Edgcomb, V., Vera Gomez, A. de, Kysela, D., Sylva, S. P., Sogin, M. L., & Jannasch, H. W. (2002). Microbial Diversity of Hydrothermal Sediments in the Guaymas Basin: Evidence for Anaerobic Methanotrophic Communities. *Applied and Environmental Microbiology* 68, 1994-2007.
- Tivey, M. K. (2003). Generation of seafloor hydrothermal vent fluids and associated mineral deposits. *Oceanography* 20, 50-65.
- Tyler, P. A., Pendlebury, S., Mills, S. W., Mullineaux, L., Eckelbarger, K. J., Baker, M. C., & Young, C. M. (2008). Reproduction of gastropods from vents on the East Pacific Rise and the Mid-Atlantic Ridge. *Journal of Shellfish Research* 27, 107–118.
- Urdu, S., Goudemand, N., Bucher, H., & Chirat, R. (2010). Growth-dependent phenotypic variation of molluscan shells: implications for allometric data interpretation. *Journal of Experimental Zoology. Part B, Molecular and Developmental Evolution* 314, 303-326.
- Van Dover, C. L. (2000). The ecology of deep-sea hydrothermal vents. New Jersey, UK. Princeton Univ. Press. pp 390.
- Van Dover, C. L. (2004). Experimental ecology at deep-sea hydrothermal vents: a perspective. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 300, 273-307.
- Van Dover, C. L., German, C. R., Speer, K. G., Parson, L. M., & Vrijenhoek, R. C. (2002). Evolution and biogeography of deep-sea vent and seep invertebrates. *Science (New York, N.Y.)* 295, 1253-1257.

- Von Damm, K. L., Buttermore, L. G., Oosting, S. E., Bray, A. M., Fornari, D. J., Lilley, M. D., & Shanks III, W. C. (1997). Direct observation of the evolution of a seafloor "black smoker" from vapor to brine. *Earth and Planetary Science Letters* 149, 101–111.
- Warén, A., & Bouchet, P. (1986). Four new species of *Provanna* Dall (Prosobranchia, Cerithiacea?) from East Pacific hydrothermal sites. *Zoologica Scripta* 15, 157-164. Available at: <http://www.blackwell-synergy.com/doi/abs/10.1111/j.1463-6409.1986.tb00218.x> [Accessed December 9, 2010].
- Warén, A., & Bouchet, P. (1989). New gastropods from East Pacific hydrothermal vents. *Zoologica Scripta* 18, 67-102.
- Warén, A., & Bouchet, P. (1993). New records, species, genera, and a new family of gastropods from hydrothermal vents and hydrocarbon seeps. *Zoologica Scripta* 22, 1-90.
- Warén, A., & Bouchet, P. (2009). New gastropods from deep-sea hydrocarbon seeps off West Africa. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 56, 2326-2349.
- Warén, A., & Ponder, W. F. (1991). New species, anatomy, and systematic position of the hydrothermal vent and hydrocarbon seep gastropod family Provannidae fam. n. (Caenogastropoda). *Zoologica Scripta* 20, 27–56.
- Zacherl, D., Manríquez, P., Paradis, G., Day, R., Castilla, J., Warner, R., Lea, D., & Gaines, S. (2003). Trace elemental fingerprinting of gastropod statoliths to study larval dispersal trajectories. *Marine Ecology Progress Series* 248, 297-303.