



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

Variación fenotípica de la concha del gasterópodo *Neritina virginea* (Linnaeus, 1758) en cuatro localidades de Veracruz

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

JALIL ALFONSO GONZÁLEZ RODARTE



DIRECTOR DE TESIS:

M. en C. BRIAN URBANO ALONSO

Ciudad Universitaria, D.F. 2015



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

**1. Datos del alumno**

González  
Rodarte  
Jalil Alfonso  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
306512432

**2. Datos del asesor**

M. en C.  
Urbano  
Alonso  
Brian

**3. Datos del sinodal 1 Presidente**

Dra.  
Reguero  
Reza  
María Martha

**4. Datos del sinodal 2 Vocal**

M. en C.  
Martínez  
Mena  
Alejandro

**5. Datos del sinodal 3 Suplente**

M. en C.  
Scheinvar  
Gottdiener  
Enrique

**6. Datos del sinodal 4 Suplente**

M. en C.  
Lemus  
Santana  
Elia

**7. Datos del trabajo escrito**

Variación fenotípica de la concha del gasterópodo *Neritina virginea* (Linnaeus, 1758) en cuatro localidades de Veracruz.  
Número de páginas: 59  
2015

## Índice

<b>I. Introducción</b> .....	8
1.1. La variación en las poblaciones biológicas.....	8
1.2. La variación biológica en gasterópodos.....	9
1.3. La formación de la concha .....	9
1.3.1 La variación en la coloración y patrones de la concha.....	10
1.4. La variación biológica en las zonas de transición ambiental.....	12
1.5 La variación en Neritidae.....	13
1.6. Cuantificación del color y los patrones.....	15
<b>II. Justificación</b> .....	16
<b>III. Objetivos e hipótesis</b> .....	16
<b>IV. Materiales y método</b> .....	18
4.1. Sitio de estudio.....	18
4.2. Trabajo en campo.....	19
4.3. Determinación del color de la concha .....	20
4.3.1. Fotografía .....	21
4.3.2. Análisis digital .....	22
4.4 Análisis estadístico .....	24
<b>V. Resultados</b> .....	24
5.1. Variación de los cromotipos .....	24
5.2. Coloración, patrones y talla de la concha en relación a variables abióticas en Arroyo de Liza y Laguna de Sontecomapan.....	27
5.2.1. Coloración de la concha.....	27
5.2.2. Patrones de la concha .....	28
5.2.3. Talla de la concha .....	29
5.3 Variación de la coloración y la talla en Roca Partida, Balzapote, Laguna de Sontecomapan y Laguna de La Mancha.....	30
5.3.1. La coloración.....	30
5.3.2. Talla.....	33
<b>VI. Discusión</b> .....	34
6.1. Variación de los cromotipos .....	34
6.2. Coloración, patrones y talla de la concha en relación con variables abióticas en Arroyo de Liza y Laguna de Sontecomapan .....	35

6.3. Variación de la coloración y la talla en Arroyo de Liza Balzapote, Laguna de Sontecomapan y Laguna de La Mancha .....	37
6. 4. La adquisición del color .....	39
<b>VII. Conclusiones</b> .....	40
<b>VIII. Perspectivas</b> .....	41
<b>IX Referencias</b> .....	42
<b>X. Apéndices</b> .....	51

## Agradecimientos

Al M. en C. Brian Urbano Alonso por dejarme jugar al biólogo e introducirme al mundo malacológico, por financiar el proyecto, por mostrarme el lado de la ciencia en donde el conocimiento se construye con el esfuerzo y sobre todo, por enseñarme que si se quieren de verdad las cosas se pueden hacer.

A la Dra. Martha Reguero Reza, por sus atinados comentarios y consejos, por los regaños, las correcciones, las divertidas historias y por el espacio proporcionado en el laboratorio.

Al M. en C. Alejandro Martínez Mena, por las fotografías del presente trabajo y por las fugaces e interesantes historias.

Al M. en C. Enrique Scheinvar Gottdiener por mostrar interés, revisar a detalle éste trabajo y contribuir en mi formación como biólogo.

A la M. en C. Elia Lemus Santana por sus valiosos comentarios en este trabajo.

A la Biól. Estephania Zluhan, Biól. Gabriela Castillo, Biól. Marbella Isela González Liano, Biól. Elizabeth Calleja Chávez y Biól. Judith Salazar Santana, por su gran ayuda durante el trabajo de campo.

A Carla Santini por su gran ayuda en la edición de fotografías y comentarios sobre este trabajo.

Al laboratorio de Malacología, del ICMYL por ser el refugio de los exiliados, y a todos los integrantes malacólogos por aportar ideas, convivir y reír.

Al laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias y F. Ana Isabel Bieler Antolín por su gran amabilidad durante mi estancia.

A la Biol. Rosamond Coates por su apoyo durante la estancia en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles" (EBT-UNAM).

A la Dra. Guillermina Alcaráz Zubeldía del Laboratorio de Ecofisiología de la Facultad de Ciencias de la UNAM por el equipo prestado para campo.

A la Biól. Susana Guzmán Gómez del Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad (II) del Instituto de Biología, por su asesoría durante la toma de fotografías.

## **Dedicatoria**

A mis padres, Aquiles y Rosario, por ayudarme a construirme, por su gran esfuerzo, amor y dedicación para salir adelante. A mi padre por hacerme entender que las cosas si se hacen, se hacen bien y a mi madre por enseñarme que las cosas no siempre se hacen bien a la primera, ni a la segunda. A mis hermanos, Emiliano, Aquiles y Jossué por compartir conmigo este largo camino y por quererme incondicionalmente por más tercas y extremas que parezcan mis ideas.

A mis tíos, tías y primos González y Rodarte. A Estelita y Antonia por ser los pilares de una gran familia, a Norma, Migue y Gise por cuidarme, a Carli, Naldi y Bianqui por ser las mejores primates.

A Castillo y Zluhan por ser parte del trio perfecto en las noches quinceneras y compartir día a día la bienaventuranza de mi vida.

A Mar por ser multifuncional y aligerarme la carga de muchas cosas, por tu amistad y por los buenos consejos.

A mis compañeros maratónicos de tesis Lau, Miriam, Rachel, Gabs, Citla, Lina, Etel y Mike.

A mis amigos y compañeros Mar, Gabs, Navas, Cecis, Gano, Jimena, Juan y Armando por los buenos y malos momentos.

A mis viejos compañeros de atletismo, en especial a Carlitos. A Susi Herrera y Alex Sánchez, por entrenarme y enseñarme que en esta vida la única carrera que hay que terminar es la propia.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por ser mi segunda casa durante muchos años, formarme como profesionista y ser humano.

Citar esta tesis como:

González Rodarte, J.A. 2015. Variación fenotípica de la concha del gasterópodo *Neritina virginea* (Linnaeus, 1758) en cuatro localidades de Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 59 p.

## **Resumen**

El presente trabajo contribuye al conocimiento de la variación fenotípica de la concha de *Neritina virginea* mediante la determinación y cuantificación de su coloración, patrones y tallas a lo largo de un gradiente ambiental, representado en cuatro localidades estuarinas del litoral de Veracruz, México. Se muestrearon 20 estaciones en la Laguna de la Mancha en mayo del 2011 y 30 estaciones en la región de los Tuxtlas en agosto del 2013; se midió el tamaño de la concha y en cada estación de muestreo se midió la profundidad, tipo de sustrato, salinidad y velocidad de corriente. Los colores y patrones de la concha fueron cuantificados utilizando un método estandarizado de fotografía digital y análisis de imagen basado en un sistema continuo de RGB.

La gran cantidad de cambios reportados en los caracteres coloración y patrones de la concha sugiere que sean altamente plásticos. Se determinaron cinco cromotipos de coloración de la concha y cuatro patrones de pigmentación en las poblaciones de Veracruz como primer paso para categorizar la variación fenotípica. La salinidad fue la variable que mejor explicó la diversidad de la coloración en la concha debido a posibles modificaciones en los gradientes de los pigmentos. La relación positiva de la talla con la profundidad se afectó por el gradiente del muestreo en temporadas diferentes. La variación de la coloración de la concha entre los organismos de la Laguna de La Mancha y Sontecomapan es distinta que la coloración en Arroyo de Liza y Balzapote. La variación ocurre a nivel local y regional; sin embargo se necesita un análisis de mayor escala para comprender la influencia de las variables ambientales, en conjunto con el desarrollo de la concha del organismo.



## I. Introducción

### 1.1. La variación en las poblaciones biológicas

La variación es una propiedad intrínseca de los sistemas biológicos a ser diferentes en cualquiera de sus elementos. Dentro de una población, existen múltiples fuentes potenciales de la variación y los procesos que influyen su expresión son tan variados que es complicado comprenderla desde un punto de vista determinista (Byers, 2008).

La variación puede presentarse a todos los niveles, a nivel genético, molecular, fisiológico, morfológico e inclusive conductual, y la distinción entre los niveles de la variación es fundamental. Hernández-Marroquín (2011) propone un enfoque útil para comprender la variación en tres niveles acumulativos: la variación en la información genética y genómica, la variación en la forma de expresar dicha información (variación epigenética) y la variación en el significado de la información (variación fenotípica). En donde a cada nivel se presentan factores específicos y causas exclusivas, generalmente de relaciones complejas.

La variación fenotípica, es el punto de encuentro de numerosos fenómenos y regularidades biológicas. Para facilitar su estudio, se pueden hacer dos grandes generalidades con base en su origen: la variación fenotípica como resultado de factores intrínsecos o genéticos y de factores extrínsecos o ambientales. Los factores intrínsecos son todos aquellos procesos que ocurren previo a la expresión fenotípica, por ejemplo, factores genéticos, factores hereditarios no genómicos, estabilidad e inestabilidad en el desarrollo, canalización de la variación genética y autoorganización de caracteres fenotípicos (Hernández-Marroquín, 2011).

Los factores extrínsecos o ambientales corresponden a todos los fenómenos externos que inciden en la construcción del fenotipo. La variación producto de factores ambientales sin respuesta alguna en el desarrollo de los organismos, es llamada canalización ambiental, mientras que la variación influida por el ambiente con una respuesta en la expresión del fenotipo, es llamada plasticidad fenotípica (Sultan y Stearns, 2005).

Si bien los factores intrínsecos no son el objeto de análisis en esta tesis, se reconoce su importancia en la construcción del fenotipo y no se descarta su interrelación, pues el desarrollo de un organismo es resultado de la integración de respuestas genéticas y ambientales (Schlichting y Pigliucci, 1998).

## 1.2. La variación biológica en gasterópodos

En los gasterópodos existe una enorme variación fenotípica en caracteres como el color, la forma, la dirección del enrollamiento y ornamentación de la concha (Urbano, 2011). Los primeros polimorfismos genéticos conocidos, son los variantes visibles que afectan la coloración, la forma, los patrones y otros aspectos morfológicos por mecanismos genéticos simples (Hedrick, 2011). Por otro lado se reconoce que muchas de las expresiones fenotípicas son resultado de mecanismos genéticos complejos, en donde no se conoce el número de alelos, su relación de dominancia o número de genes involucrados (Roughgarden, 1996).

En el gasterópodo *Cepaea nemoralis*, una serie de polimorfismos mendelianos afectan el color y el bandeo, en relación con la heterogeneidad ambiental en distintas áreas. Un gran número de estudios han indicado que el mantenimiento del polimorfismo se debe a una depredación diferencial de aves (Cain y Shepard, 1954) y a distintos factores de heterogeneidad ambiental que varían de localidad a localidad (Davidson y Clarke, 2000).

Los caracteres modulares como las conchas de los gasterópodos están limitados en su desarrollo debido a que durante el proceso de construcción de la concha, las estructuras formadas previamente no pueden ser alteradas. Se ha observado que durante el desarrollo de la concha, existe una gran flexibilidad en el fenotipo en respuesta a una heterogeneidad ambiental y espacial, debido a la disponibilidad de material en el medio para la acreción de la concha. En este sentido, la concha puede considerarse como un carácter modular altamente flexible (Hovermann y Reylea, 2007).

## 1.3. La formación de la concha

La formación de la concha se da a partir de la secreción de fluido extrapalial por parte de las células externas del epitelio del manto. El manto primero secreta una membrana proteica denominada periostraco, y el proceso de calcificación ocurre entre el periostraco y el manto. Durante este proceso se forman las dos capas subsiguientes: la capa externa o prismática, formada principalmente por carbonato de calcio (calcita o aragonita) y la capa interna o nacarada, formada por aragonita (Addadi *et al.*, 2006; Furuhashi *et al.*, 2009).

El proceso de incorporación de carbonatos en la concha aún no es comprendido por completo; sin embargo se sabe que los iones necesarios son asimilados a través del medio externo y en gran parte por de la dieta del organismo (Nudelman *et al.*, 2007; Furuhashi *et al.*, 2009). La coloración y patrones de la concha son un reflejo de la expresión estructural de diferentes pigmentos incorporados en la capa prismática de la concha; sin embargo el proceso de expresión ha sido estudiado en muy pocas especies de moluscos, por ejemplo, a nivel genético es conocido que en *Haliotis asinina* parte de la expresión de los puntos azules y rojos característicos de la concha, son resultado de la activación de un solo gen (Jackson *et al.*, 2006).

Existen otras formas de explicar la expresión de los pigmentos ante la complejidad en el ensamblaje de la concha, por ejemplo, Meinhardt (1995) propone un modelo basado en un mecanismo fisicoquímico autoorganizante llamado modelo de reacción y difusión, el cual consiste en un sistema donde compuestos químicos con mensajes morfogenéticos generados por células, se difunden en los tejidos de los organismos. El modelo propone que se pueden formar características fenotípicas esenciales sin la intervención directa de genes construidos por selección natural (Hernández Marroquín, 2011).

Los caracteres lábiles se definen como rasgos que varían libremente a nivel individual o poblacional de forma reversible o irreversible (Silvertown *et al.*, 2006; Forsman, 2014). En este sentido, la coloración y los patrones de la concha constituyen un ejemplo de rasgos irreversibles, pues su expresión depende de la configuración de la concha.

### 1.3.1 La variación en la coloración y patrones de la concha

La coloración y patrones que se forman son caracteres importantes en la mayoría de los organismos por las diversas funciones atribuidas, tales como la termorregulación, comunicación intraespecífica, evasión de depredadores, dimorfismo sexual y crípsis (Endler, 1978). En el gasterópodo terrestre *Cepaea nemoralis* (Cain y Sheppard, 1950), la coloración y patrones se han correlacionando con la depredación selectiva sobre el fenotipo de los morfos, mientras que en gasterópodos marinos se han relacionado con la exposición al oleaje (Palmer, 1985), selección críptica (Byers, 1990), niveles bajos de marea y sustratos variables (Johannesson *et al.*, 1993), absorción de la radiación solar (Mitton, 1977) y depredación diferencial (Hoagland, 1977).

En moluscos, a nivel taxonómico, la coloración y los patrones son caracteres poco recomendados por el gran nivel de variabilidad (Gitternberg *et al.*, 2004); sin embargo aún son utilizados en las descripciones taxonómicas (Keen, 1971). Por ello, reconocer e identificar la gran variación fenotípica presente en la concha de los gasterópodos es un paso importante que delimita de una mejor forma las descripciones taxonómicas. En el presente trabajo, la gran variación de *Neritina virginea* (Linneaus, 1758) se categoriza como preámbulo para buscar relaciones explicativas de la enorme diversidad de coloración y patrones expresados en la concha.

La variación en el color y patrones en la concha funcionan independientemente y pueden ser explicados de diversas formas (Meinhardt, 1995; Boettiger *et al.*, 2009). Los patrones de la concha en gasterópodos pueden ser desde líneas hasta puntos continuos o superpuestos y son resultado de la actividad especial de grupos de células determinadas que forman dibujos que van de complejos a simples (Comfort, 1950; Meinhardt, 1995).

En el gasterópodo *Haliothis asinina* se conoce el proceso de pigmentación de la concha a nivel ontogénico. Se ha observado que la teleoconcha (concha postlarval) adquiere una coloración marrón cuando se establece sobre algas coralinas y que posteriormente sufre diversos cambios morfogenéticos que modifican su pigmentación y estructura en relación a los cambios de hábitat ocupado durante su desarrollo; sin embargo aún quedan preguntas abiertas sobre el mecanismo celular de regulación de los pigmentos y sobre la consolidación de los pigmentos en la concha adulta (Jackson *et al.*, 2007).

Se ha propuesto que los patrones de coloración son estables en el tiempo y se pueden alterar fácilmente, por lo que son considerados un epifenómeno (fenómeno acompañante) complejo del desarrollo del organismo (Meinhardt, 1995; Boettiger y Oster, 2009). En la actualidad la explicación de la formación y modificación de los patrones de pigmentación en la concha, ha tenido un mayor éxito desde el enfoque de la modelación matemática y computacional (Waddington y Cowe, 1969; Meinhardt y Klingler, 1987; Ermentrout, *et al.*, 1986) que desde el punto de vista biológico. En la presente tesis se reconoce el papel fundamental de diversos factores externos que inciden en la expresión de la coloración y patrones en la concha a partir de datos experimentales.

Se ha demostrado que la coloración y los patrones de la concha son caracteres adaptativos en moluscos, por ejemplo en los gasterópodos *Cepaea nemoralis* (Cain y

Sheppard, 1950; 1952; 1954), *Littorina saxatilis* (Sokolova y Berger, 2000; Ekendahl y Johannesson, 2008; Phifer-Rixey *et al.*, 2008) y en algunos opistobranquios (Rudman, 1991; Cimino y Ghiselin, 1999; Valdés *et al.*, 2013). La evidencia de la plasticidad fenotípica registrada en moluscos es amplia y su mantenimiento dentro de las poblaciones es un objeto clave en los estudios ecológicos y evolutivos.

La coloración y los patrones son propiedades que son parte de la forma de un objeto. En el contexto del presente trabajo la separación de los organismos sobre la base del color y patrones de la concha se referirán como cromotipos.

#### 1.4. La variación biológica en las zonas de transición ambiental

Las zonas de transición como los estuarios y humedales costeros, son zonas críticas que conectan tierra con ambientes dulceacuícolas y marinos. Representan ecosistemas que varían espacial y temporalmente, en una gran cantidad de variables ambientales (Ruehl *et al.*, 2011), en este sentido, los organismos pueden estar afectados en una gran variedad de formas y responder de una manera directa o indirecta en su desarrollo (Schlichting, y Pigliucci, 1998).

Los organismos que habitan estas zonas, tienen una alta plasticidad y es conocida la diferenciación entre poblaciones debido a la heterogeneidad del ambiente (Solokova y Boulding, 2004) por lo que estas zonas, son ideales para estudiar la variación fenotípica. En moluscos gasterópodos estuarinos se han identificado cambios en la concha en relación con gradientes ambientales y geográficos, tipos de sustrato de adhesión (Byers, 1990), exposición al oleaje (Trussel, 1997), estrés fisiológico y preferencia de microambientes (Etter, 1988; Sokolova y Berger, 2000).

En los estuarios, la salinidad juega un papel importante en la química del agua, en la capacidad de amortiguamiento y en la fisiología de los organismos. La relación entre la salinidad y los organismos se refleja en los patrones de distribución de distintas especies (Kaiser, *et al.*, 2005). Existen diversos mecanismos a nivel fisiológico que permiten a los organismos eurihalinos adaptarse a condiciones variables de salinidad, por ejemplo, algunos crustáceos poseen largas glándulas excretoras de sal (Gajardo y Beardmore, 2012) y en los gasterópodos parte del riñón remueve las sales para diluir la orina (Little, 1971).

La salinidad puede influir en modificaciones estructurales de los organismos invertebrados. Uno de los casos más estudiados, es el del crustáceo *Artemia salina*, en donde se reconocen diferentes formas según la concentración de salinidad (Gajardo y Beardmore, 2012). Andrews (1940) menciona que en el gasterópodo *N. virginea*, a una mayor concentración de sales, la deposición de los pigmentos en la concha es menor, por lo que la reflexión y brillo es mayor.

### 1.5 La variación en Neritidae

La familia Neritidae comprende especies que se encuentran distribuidas a lo largo de las zonas estuarinas del Golfo de México. *Nertinia. virginea* es un gasterópodo perteneciente a este grupo y se distribuye ampliamente en zonas salobres y dulceacuícolas de ríos, arroyos y lagunas. Los individuos de esta especie se adhieren a diferentes tipos de sustrato (Flores y Cáceres, 1973) y presentan gran tolerancia a condiciones adversas, como las variaciones de salinidad, oxígeno disuelto (Aaron, 1989 en Martins, *et al.*, 2002) y altas tasas de sedimentación (Taborda, 2013). Las grandes diferencias a las que se encuentran expuestos los organismos de esta especie, son factores importantes que pueden influir en la variación.

La concha de *N. virginea* es pequeña, de entre 14 y 16 mm de longitud, su forma es globulosa, con la vuelta corporal muy expandida; la abertura es semilunar, con el área parietal extendida ligeramente convexa, de color blanca o amarilla y con un número variable de pequeños dientes columelares dispuestos irregularmente; el opérculo es liso y calcificado de color gris oscuro a negro (García-Cubas y Reguero, 2004).

La coloración y patrones de la concha son muy variados en *N. virginea*. Las tonalidades pueden ser purpuras en combinación con negro, blanco, gris, rojo, crema, verde y amarillo. La variación de patrones incluye líneas axiales, bandas espirales de colores contrastantes y pequeños triángulos bordeados de líneas negras. Algunas conchas son negras con pocos puntos blancos (Redfern, 2001).

Phylum Mollusca

Clase Gastropoda

Subclase Neritimorpha

Orden Cycloneritimorpha

Superfamilia Neritoidea

Familia Neritidae Rafinesque, 1815

Género *Neritina* Linnaeus, 1758

Especie *Neritina virginea*

La variación en la pigmentación de la concha en Neritidae dificulta la taxonomía del grupo basada en caracteres conquiliológicos (Hill, 1980), por ejemplo, los patrones de la concha de *Neritina violacea* y *N. cornucopia* son de color púrpura y de reticulaciones similares. Las conchas son tan parecidas que su clasificación ha sido controversial desde las primeras descripciones (Qin, 1995).

Existen numerosos ejemplos dentro de la familia que reflejan la complejidad de la coloración y patrones de la concha, en donde probablemente intervengan fenómenos a gran escala y de carácter multifactorial, por ejemplo, Gunderson y Minton (1997) determinaron que los patrones y coloración en *Puperita tristis* en realidad corresponden a la expresión de un ecofenotipo de *P. pupa* relacionado con cambios en la salinidad y Valdéz y Villalobos (1982) relacionaron una mayor depredación diferencial sobre los morfotipos más coloridos de *Neritina latissima*.

Dentro de los trabajos paleontológicos, sobre coloración y patrones, se encuentran los trabajos de Hollingsworth y Barker (1991) y Symonds (2012), en donde relacionan cambios abruptos en los patrones de coloración con cambios en la salinidad, y en algunos casos, coinciden con daños en la forma de la concha debidos a cambios abruptos en el ambiente.

La mayoría de los registros fósiles de moluscos pierden su coloración durante el proceso de fosilización, en los nerítidos se conservan debido a que la concha tiene mayor proporción de calcita, la cual es menos soluble y protege a los pigmentos. Se han encontrado registros de nerítidos fósiles con un rango considerable de colores y patrones similares a las especies actuales (Symonds, 2012), lo que sugiere que sean caracteres ampliamente preservados.

## 1.6. Cuantificación del color y los patrones

La información de la coloración juega un papel importante en los animales, algunos ejemplos son la termorregulación, la comunicación intraespecífica, la evasión de depredadores, la comunicación eficiente durante el cortejo y el mimetismo, entre muchas otras (Endler, 1990).

La comparación con base en el juicio humano es subjetiva, por ello, existen métodos estandarizados para comparar la coloración el campo de la biología (Endler, 1990; Stoddard y Stevens, 2010), que van desde el uso de patrones control (ej. paleta de colores Pantone y Macbeth ColorChecker) hasta el uso de espectrofotómetros. En el análisis de la coloración y los patrones de la concha de los gasterópodos, el análisis tradicional basado en la morfología geométrica es inadecuado por la inconsistencia en el uso de *landmarks* (puntos de muestra informativos) debido a que cuando se analizan los patrones y la coloración generalmente son rasgos no conservativos (Taylor *et al.*, 2013).

Una alternativa para evitar subjetividad en su evaluación, es el uso de métodos computacionales que permitan comparar la coloración y patrones. Para extraer la información del color y la disposición de los patrones, existen dos tipos de aproximaciones flexibles y relativamente sencillas desarrolladas en el análisis digital de imágenes: la comparación entre la distancia euclidiana de los píxeles (unidad mínima de una imagen) y la comparación individual de regiones (Taylor *et al.*, 2013).

En la captura de una imagen digital, el sensor o dispositivo de carga acoplada de una cámara fotográfica capta los fotones de la luz reflejada por los objetos. Los fotones son traducidos en cargas eléctricas y transformados en representaciones numéricas por cada célula fotoeléctrica del sensor, es decir, cada célula fotoeléctrica corresponde a la expresión de un píxel. Los píxeles registran la luz en tres colores básicos rojo, verde y azul, y su combinación codifican cualquier color (Kenneth *et al.*, 2005).

El análisis de la información de la distribución de los píxeles, a través de un software de análisis digital de imágenes, brinda el color adquirido en cualquier punto de la imagen (Conde-Acevedo y Baéz-Rojas, 2000). Para cuantificar el color el modelo más utilizado es el modelo RGB (en inglés *Red, Green, Blue*, en español rojo, verde y azul) el cual se basa en la adición de los tres colores primarios (González y Woods, 2008).



La fotografía y análisis digital se han incorporado a numerosos estudios de la coloración animal debido a su objetividad (Stevens *et al.*, 2007). Se han utilizado ampliamente en insectos himenópteros y lepidópteros (Taylor *et al.*, 2013) y en menor medida en aves (Stoddard y Stevens, 2010), mamíferos (Godfrey *et al.*, 1987) y moluscos (Barbosa *et al.*, 2008).

## **II. Justificación**

En gasterópodos la variación fenotípica es un fenómeno poco estudiado, sobre todo en caracteres continuos como la coloración y patrones de pigmentación. El gasterópodo *Neritina virginea* habita zonas de transición y su concha posee una enorme diversidad de colores y patrones. La variación en la concha a nivel de familia ha sido estudiada por varios autores (Symonds, 2012) y a nivel de especie ha sido abordada de forma anecdótica. En su mayoría, los estudios correlacionan los factores ambientales con cambios en la morfología de la concha y pocos son los que relacionan propiedades de la forma como la coloración y los patrones, por ejemplo en *Puperita pupa* ([Linnaeus, 1767) los patrones de coloración se deben a su posición en el intermareal (Gunderson y Minton, 1997) y en *Neritina granosa* se ha observado diferencias en el grosor del opérculo y de la concha en el gradiente agua salada-dulce (Vermeij y Covich, 1978).

Con el presente trabajo se pretende contribuir al conocimiento sobre la variación fenotípica (color, patrones y talla) de la concha de *Neritina virginea* en relación con un gradiente ambiental y plantear una metodología para evaluar caracteres lábiles como el color y patrones a través de la fotografía y análisis digital.

## **III. Objetivos e hipótesis**

### **Objetivo general**

Contribuir al conocimiento de la variación fenotípica de la concha de *Neritina virginea* mediante la determinación y cuantificación de su coloración, patrones y tallas a lo largo de un gradiente ambiental, representado en cuatro localidades estuarinas del litoral de Veracruz, México.

## **Particulares**

1. Determinar una relación entre la coloración, los patrones y las tallas de la concha con respecto a la profundidad, salinidad, sustrato y velocidad de la corriente en dos localidades: Roca Partida y Laguna de Sontecomapan.
2. Caracterizar y comparar la coloración y la talla de la concha de *Neritina virginea* en Roca Partida, Balzapote, Laguna de Sontecomapan y Laguna de La Mancha.

## **Hipótesis general**

Dado que los gasterópodos de la especie *Neritina virginea* se encuentran asociados a ambientes heterogéneos y toleran condiciones contrastantes, las variables abióticas de los cuerpos de agua, tales como velocidad de corriente, tipo de sustrato, profundidad y salinidad, influirán sobre los caracteres coloración, patrones de pigmentación y talla de la concha del organismo.

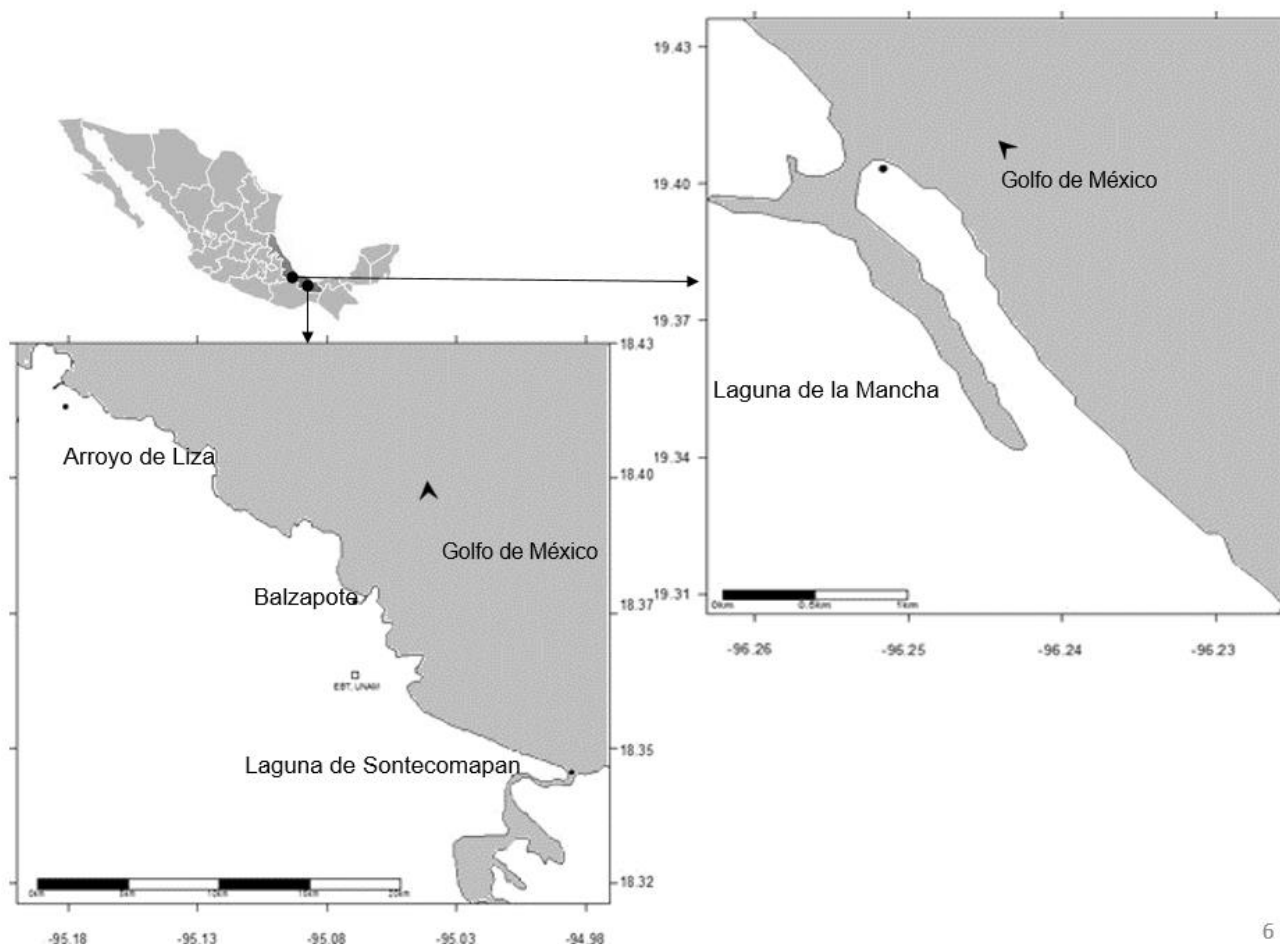
## **Hipótesis particulares**

1. Los individuos con cromotipos que habitan zonas con una mayor variación de salinidad presentaran una concha más colorida y patrones más distintos que aquéllos en las zonas de menor variación.
2. Existirá una relación de la talla del organismo con la coloración y patrones de la concha debido a que constituyen caracteres lábiles que se modifican a lo largo del ciclo de vida del organismo.
3. La talla de los organismos se relacionará directamente con la profundidad y la velocidad de la corriente debido a su comportamiento reofílico y preferencia de hábitat.

## IV. Materiales y método

### 4.1. Sitio de estudio

El presente estudio se realizó en la zona centro y sur de la costa del estado de Veracruz, México. Los muestreos abarcaron cuatro localidades: Laguna de La Mancha, perteneciente al municipio de Actopan; Balzapote y Arroyo de Liza, al municipio de San Andrés Tuxtla; y la Laguna de Sontecomapan, al municipio de Catemaco (Fig. 1).



**Figura 1.** Área de estudio y localidades muestreadas al centro y sur del estado de Veracruz, México.

A continuación se describen las localidades muestreadas:

1. La Laguna de La Mancha se localiza entre los 19°34' y 19°42' N y los 96°27' y 96°32' O, en la planicie costera del Golfo de México. El clima es cálido subhúmedo y con lluvias en verano ( $Aw_2$ ). El periodo de secas es de noviembre a mayo y el de lluvias, de

junio a octubre (Soto y García, 1989); la precipitación media anual es de 1,286 mm. La profundidad varía estacionalmente con un máximo de 1.4 m con la barra cerrada y un mínimo de 0.67 m cuando se encuentra abierta (Barreiro-Güemes y Balderas-Cortés, 1991). El suelo se constituye por sedimento de tipo fangoso, limo-arcilloso y rocoso.

2. La Laguna de Sontecomapan se localiza entre los 18°31' y 18°34' N y los 95°00' y 95°03' O, situada en la región de la cuenca que forma el volcán de San Martín Tuxtla y la Sierra Santa Marta. El clima es de tipo cálido húmedo Am (f), el máximo de precipitación se presenta en verano y los meses más secos corresponden a febrero y marzo (Lara-Domínguez *et al.*, 2009). Tiene una profundidad promedio de 1.50 m, con una transparencia media de 0.60 m y una temperatura superficial promedio de 24 °C similar a la de fondo (Contreras *et al.*, 1993). El sustrato va de fangoso en la parte sur a arenoso en la parte Norte (Resendez, 1983).

3. El arroyo Balzapote se encuentra a los 18°40' N y 95°10' O, dentro de la localidad del mismo nombre, la cual colinda al N y NE de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" de la Universidad Nacional Autónoma de México (EBT-UNAM). Este cuerpo de agua es intermitente, proviene de las regiones altas de la cuenca y se comunica directamente con la playa arenosa de Balzapote.

4. El Arroyo de Liza desemboca en el lado Este de Punta Roca Partida en el ejido de Arroyo de Liza, localizado a los 18°41' N y los 95°11' O. Es de corto recorrido, fuerte pendiente y su cauce se inicia desde las cimas; en las partes bajas lleva agua sólo en épocas de lluvias (Vázquez *et al.*, 2004). En la desembocadura existe gran cantidad de roca basáltica y arena depositada por la acción del mar.

#### 4.2. Trabajo en campo

Se realizaron dos salidas al campo. La primera fue de tipo prospectivo, a la Laguna de La Mancha en mayo del 2011. El muestreo consistió en recolectar dos litros de sedimento con una cubeta a nivel, desde la línea de desembocadura de la laguna en dirección al manglar. En total se realizaron 20 estaciones cada cinco metros, el sedimento fue tamizado (abertura de malla de 1.13, 2.00 y 2.38 mm) *in situ*, enjuagado con agua de la laguna y depositado en frascos de polietileno con alcohol etílico al 70%.

Los organismos grandes de *Neritina virginea* fueron recolectados de manera directa en el tamiz y se tomaron muestras de sustrato para buscar organismos de menor tamaño. En cada estación se registró la ubicación con un GPS (Garmin eTrex20  $\pm$  14 m ee.), la temperatura de fondo se obtuvo con un termómetro, el tipo de sustrato se registró visualmente y la profundidad utilizando un flexómetro. El muestreo prospectivo fue incluido en los análisis debido al esfuerzo de recolección y validez de los datos (Castillo *et al.*, 2011).

La segunda salida se realizó en agosto del 2013. El muestreo abarcó tres localidades en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. En todas las localidades se recolectaron dos litros de sedimento con una cubeta y pala en zonas someras y con draga tipo Van Veen en zonas profundas. Los sedimentos fueron tamizados (apertura de malla de 1.13, 2.00 y 2.38 mm) *in situ* con agua de la laguna y depositados en frascos de polietileno con alcohol etílico al 70%. Los organismos grandes fueron seleccionados directamente en el tamiz y se tomaron muestras de sedimento para buscar organismos pequeños. En cada estación se registró, la temperatura de fondo (YSI), profundidad con un flexómetro y plomada, tipo de sustrato, velocidad de la corriente utilizando un correntómetro (Global Water,  $\pm$  0.1 cm s<sup>-1</sup>) y salinidad con un refractómetro ocular (Atago).

El número de estaciones y distancia entre puntos de recolección varió debido a la accesibilidad y condiciones del sitio: 1) En la Laguna de Sontecomapan, se realizaron 10 estaciones cada dos kilómetros desde el afluente del río Basura hasta “El Corral”. Se excluyó el banco de ostiones y almejas al centro de la laguna. En las zonas profundas se utilizó una draga tipo Van Veen con capacidad de dos litros para recolectar el sedimento. De la línea de desembocadura en dirección al manglar se realizaron otras 10 estaciones de muestreo cada cinco metros. 2) En el arroyo de Liza y Balzapote se realizaron 10 estaciones cada cinco metros desde la línea de desembocadura en dirección al manglar.

#### 4.3. Determinación del color de la concha

Se procedió a la separación de los ejemplares de *Neritina virginea* de cada estación de muestreo con ayuda de un microscopio estereoscópico (Zeiss Stemi DV4) y pinzas de disección, dentro del Laboratorio de Malacología del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. En la separación no se tomaron en cuenta conchas vacías, deterioradas, fragmentadas o ausentes de pigmentos.

Cada individuo por estación se midió desde el ápice de la concha hasta el labio externo con un vernier digital (Truper  $\pm$  0.01 mm). Sólo se consideró el largo total debido a la proporción 1:1 (ancho y largo) de la concha globosa. Las medidas de las conchas menores a tres mm fueron tomadas con ayuda de un microscopio estereoscópico (Zeiss Stemi DV4). Las conchas se clasificaron de acuerdo al grupo de tallas propuesto por Blanco y Scatena (2005): <4.00 mm “semillas” (en moluscos se refiere a larvas que se han fijado y sufrido metamorfosis), 4.01–6.00 mm (juveniles tempranos), 6.01–8.00 mm (juveniles tardíos) y >8.00 mm (adultos).

#### 4.3.1. Fotografía

La determinación objetiva de cromotipos se estandarizó a través de la toma de fotografías en el Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias de la UNAM por el M. en C. Alejandro Martínez Mena. Previa a la toma de fotografías, las conchas se humedecieron con agua, se secaron y limpiaron con pincel cuando fue necesario.

Los organismos de cada estación fueron fotografiados de la parte dorsal. Se utilizó una cámara tipo réflex modelo CANON REBEL EOS T3i de 18 megapíxeles acoplada a un microscopio estereoscópico (Zeiss Stemi DV6) a través de un tubo de extensión. Las fotografías se tomaron en un tamaño de 5184 x 3456 píxeles en formato de archivo RAW+L. El modo de toma de fotografía se estandarizó a AV, sensibilidad ISO 100, balance de blancos tungsteno 3200 K. La iluminación se realizó a 45° con una lámpara de fibra óptica de dos salidas con concentrador y a máxima intensidad.

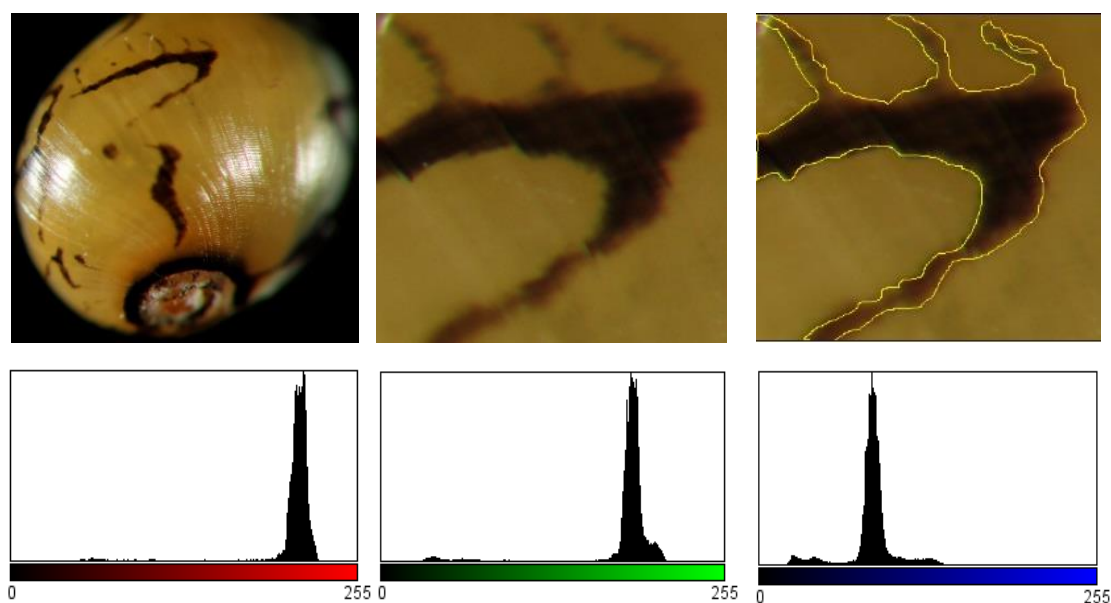
Antes de la toma de fotografías se realizó una calibración de la luz en relación al zoom del microscopio con la finalidad de determinar una escala en la toma de fotografías. Para ello se hizo una toma de fotografías del encuadre con una escala milimétrica a los diferentes niveles de aumento (de 0.8x a 5.0x).

Las fotografías se tomaron sobre un porta objetos flotado sobre dos cubos de cobre sólido de 3.8 cm<sup>3</sup> sobre un fondo negro mate. Las conchas se colocaron a la misma distancia sin importar el tamaño, se utilizó un disparador para evitar vibraciones mecánicas y cuando fue necesario se realizaron los acercamientos pertinentes.

#### 4.3.2. Análisis digital

Cada fotografía se procesó en el programa de análisis digital de plataforma independiente ImageJ 1.49b (Rasband, 2014). El análisis se dividió en dos partes: procesamiento de coloración de fondo de la concha y procesamiento de la disposición de patrones.

Para facilitar el análisis y procesamiento de los datos, el color de la concha se determinó seleccionando solo una región de interés promedio de 460 x 325 píxeles de un área sin reflejo, nítida y completamente enfocada, que incluyera la coloración de la concha y una mayor proporción del patrón. Se discriminó manualmente el área correspondiente al patrón y se extrajo el histograma de la coloración de fondo de la concha. Se obtuvo la media del conteo de cada píxel de los tres canales de RGB (números digitales de rojo, verde y azul). Los valores de RGB se dividieron entre 255 para obtener una escala en un rango de 0 a 1 (Fig. 2).



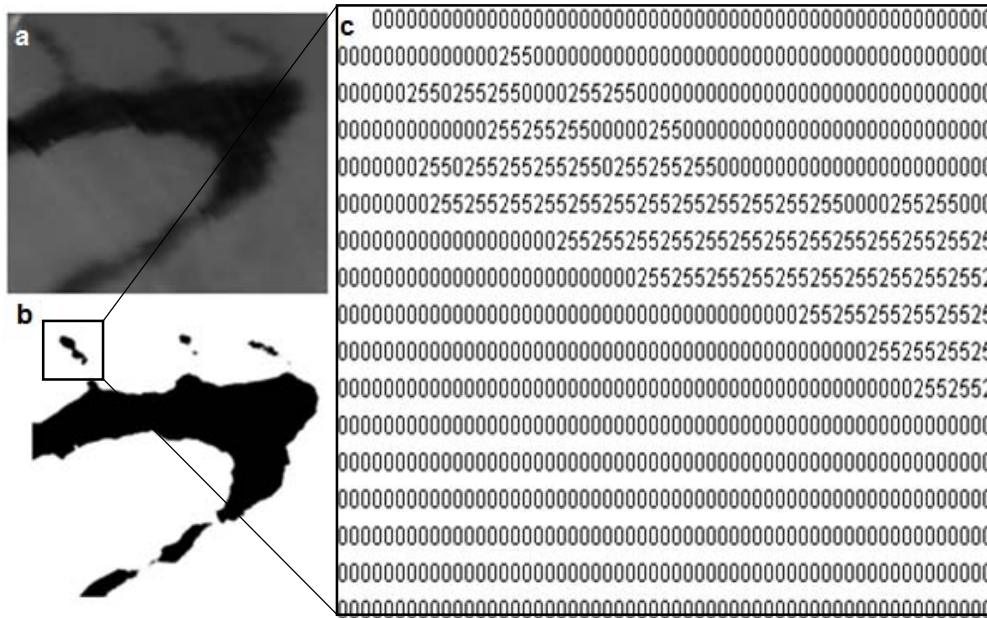
**Figura 2.** Procesamiento de la fotografía para analizar la coloración de fondo de la concha.

En la determinación de los cromotipos se tomaron en cuenta los tres componentes  $r$ ,  $g$  y  $b$ ; sin embargo para la relación lineal de la coloración se realizó una reducción del modelo de color de tres dimensiones a dos dimensiones normalizado por la intensidad a través de la ecuación (1) y se utilizaron solo los valores de  $r$  y  $g$ , de acuerdo con la ecuación (2) (Jähne, 2005).

$$(1) r = r/(r + g + b), g = g/(r + g + b), b = b/(r + g + b)$$

$$(2) r + g + b = 1$$

En la disposición de los patrones se trabajó con la misma imagen en escala de grises. Primero las imágenes se convirtieron a ocho bits y se procesaron de forma binaria o bitonal para poder discriminar el fondo del patrón. Se seleccionaron la mitad de las imágenes por localidad y se procesaron con el complemento *Feature Finder* para ImageJ (Schmid, 2010), el cual se basa en calcular la desviación estándar entre los píxeles de las imágenes para identificar su similitud. Posteriormente se obtuvo una matriz de datos con valores de 0 (correspondientes al fondo blanco) y 255 (correspondientes al patrón de color negro) para cada una de las imágenes y un posterior análisis cuantitativo (Fig. 3).



**Figura 3.** Procesamiento de la fotografía para determinar patrones. a. Imagen transformada a 8 bits (escala de grises) b. Imagen binaria y c. Fragmento de la matriz (460 x 325 píxeles) del patrón. Para ver otro ejemplo y detalle del procesamiento, ver Apéndice a, Fig.1.



#### 4.4 Análisis estadístico

La relación entre los patrones de pigmentación, coloración de la concha y tallas respecto a la profundidad, salinidad, sustrato y velocidad de corriente se realizó solo en Arroyo de Liza y la Laguna de Sontecomapan como lo plantea en un inicio el objetivo particular debido a la comparabilidad entre los datos.

El procesamiento de los datos se realizó en el software de análisis estadístico Minitab Student 14 (Minitab Inc., 2004). Para determinar si existe alguna relación entre la coloración de la concha y las variables medidas (talla, profundidad, salinidad y velocidad de corriente) en Arroyo de Liza y la Laguna de Sontecomapan se aplicó un análisis de regresión lineal; para conocer si la coloración de la concha se relaciona con el tipo de sustrato (arena, limo y vegetación sumergida) se utilizó un análisis de varianza (ANDEVA).

Se realizó una prueba de independencia de Chi cuadrada para determinar si el tipo identificado de patrones, se relaciona con la talla del organismo y con la profundidad. Los datos correspondientes a la variable de profundidad se agruparon en dos categorías: zona somera (ZS) y zona profunda (ZP); y para los datos de talla se agruparon con las tallas propuestas para *N. virginea* por Blanco y Scatena (2005). En este análisis las categorías de 4.00–6.00 mm (juveniles tempranos) y de 6.01–8.00 mm (juveniles tardíos), se unieron para hacer que la frecuencia de las celdas esperadas fuera mayor a cinco (Cochran, 1952). Los valores de frecuencia del patrón axial y bandeado de las conchas recolectadas en la localidad de la Laguna de Sontecomapan fueron excluidos del análisis debido a su baja frecuencia. Para evaluar la relación entre los patrones de coloración en la localidad de la Laguna de Sontecomapan con respecto a la salinidad y velocidad de la corriente se realizó un análisis de regresión no paramétrico. Para determinar si la coloración de las tallas varía significativamente entre las cuatro localidades se aplicó un ANDEVA.

## V. Resultados

### 5.1. Variación de los cromotipos

Se recolectaron un total de 344 individuos en las cuatro localidades muestreadas (115 individuos en la Laguna de La Mancha, 51 en Arroyo de Liza, 135 en Balzapote y 43 en la Laguna de Sontecomapan). Los individuos por localidad y estación fueron clasificados en cromotipos con base en los rangos de los valores de RGB obtenidos en el software

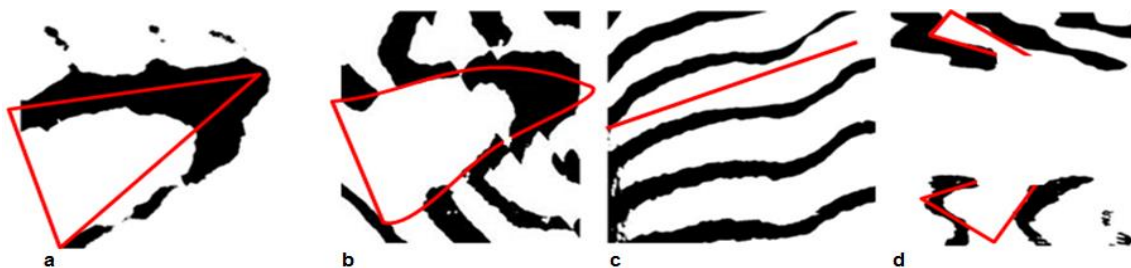
Image J. Se determinaron cinco cromotipos de coloración de la concha, el más frecuente fue el olivo (58.7 %) seguido por el café (26.2 %), negro (8.7 %), amarillo (5.8 %) y púrpura (0.6 %). En la categorización de los cromotipos no se incluyeron colores intermedios cuando las frecuencias de los individuos fueron menores a cinco (Tabla 1). Se obtuvieron “semillas” de tallas menores a 2 mm (n= 7) que no presentaron patrones en la concha (Apéndice b, figura 6).

**Tabla 1.** Clasificación de los cromotipos con base en la coloración y formas de los patrones de pigmentación de *N. virginea* por localidad y estación de muestreo. Se observa el valor **máximo** y **mínimo** del rango de valores de RGB para cada cromotipo. Localidades: L.M. Laguna de La Mancha; A.L. Arroyo de Liza; B. Balzapote; L.S. Laguna de Sontecomapan. Patrones: **a.** Dentado regular; **b.** Dentado irregular; **c.** Líneas axiales; y **d.** Bandeado. El símbolo s/p, indica sin patrón.

Cromotipo	Máximo (R, G, B)	Mínimo (R, G, B)	Cantidad	Localidad	Estación	Forma de los patrones
	(107.74, 127.28, 103.55)	(205.08, 168.73, 78.91)	78	L.M.	1,2,4,5,7,10,11,12	
			24	A.L.	5,8,9,10	a (14), b (10)
			66	B.	1,2,3,4	
			34	L.S.	4,5,6,7	a (14), b (12), c (8)
<b>Olivo</b>			<b>202</b>			
	(57.42, 69.59, 62.28)	(106.61, 82.74, 50.48)	23	L.M.	1,2,5,6,11,12	
			6	A.L.	7,10	a (3), b (1), s/p (2)
			53	B.	1,2,3,4,5	
			8	L.S.	4,5,6,7	a (5), b (2), c (1)
<b>Café</b>			<b>90</b>			
	(205.01, 168.73, 78.91)	(254.85, 225.00, 98.75)	8	L.M.	2	
			4	A.L.	8, 9, 10	a (2), b (2)
			7	B.	1,3	
			1	L.S.	2	d (1)
<b>Amarillo</b>			<b>20</b>			
	(78.05, 80.34, 33.09)	(65.43, 31.50, 62.60)	2	L.M.	1	b (1), c (1)
<b>Púrpura</b>			<b>2</b>			
	(56.89, 70.64, 54.13)	(7.15, 8.50, 15.02)	4	L.M.	1,2,15	a (1) b (1), c (1), d (1)
			17	A.L.	5,7,8,9	a (11) b (6), c, d
			9	B.	3	
<b>Negro</b>			<b>30</b>			
<b>Total</b>			<b>344</b>			

A partir de la conversión de las imágenes binarias y análisis en el complemento *Feature Finder*, el programa agrupó las imágenes en cuatro tipos o formas. Una vez obtenida la separación de las imágenes se describieron y definieron los patrones generales: dentado regular, dentado irregular, líneas axiales y bandeadas. Para definición de los cromotipos se establecieron los siguientes criterios tomando en cuenta las descripciones taxonómicas (Fig. 4):

- a. **Dentado regular:** Pequeños triángulos o motas en dirección opuesta al crecimiento.
- b. **Dentado irregular:** Triángulos o motas entrecruzadas, desproporcionadas o esporádicas en dirección opuesta al crecimiento.
- c. **Líneas axiales:** líneas perpendiculares a las espiras.
- d. **Bandeado:** interrupción del patrón en forma de una banda no pigmentada.



**Figura 4.** Tipo de patrones de la concha de *N. virginea*. **a.** Dentado regular: Pequeños triángulos o motas en dirección opuesta al crecimiento. **b.** Dentado irregular: Triángulos o motas entrecruzadas, desproporcionadas o esporádicas en dirección opuesta al crecimiento. **c.** Líneas axiales: líneas perpendiculares a las espiras. **d.** Bandeado: interrupción del patrón en forma de una banda no pigmentada.

El tipo de sustrato se clasificó de la siguiente forma: arena, limo y vegetación sumergida. Los sustratos intermedios se incluyeron dentro de la clasificación anterior con base en la mayor proporción presente en la muestra. No hubo distinción entre el tipo de plantas identificadas *Halodule wrightii* Aschers y *Ruppia marítima* (Linnaeus, 1753); ni de las plántulas de mangle *Rhizophora mangle* (Linnaeus, 1753) en ninguna de las regiones.

## 5.2. Coloración, patrones y talla de la concha en relación a variables abióticas en Arroyo de Liza y Laguna de Sontecomapan

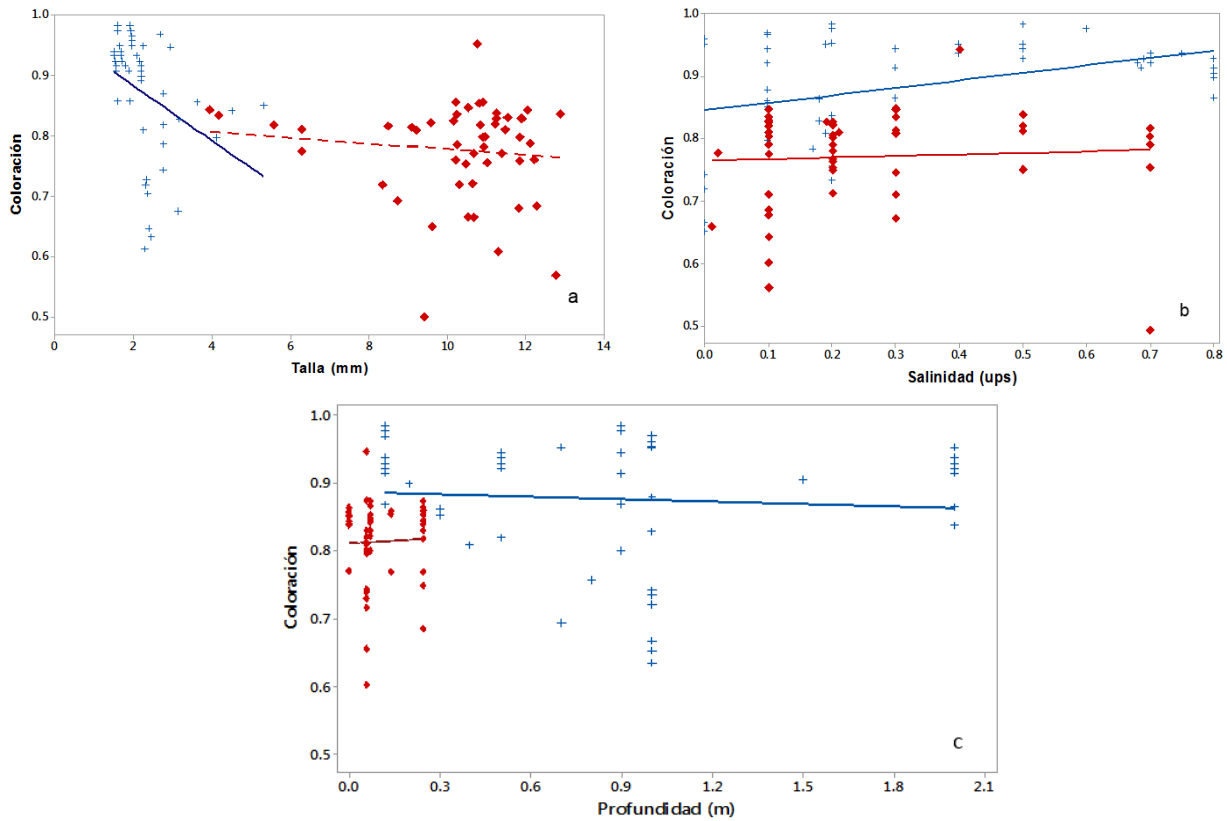
### 5.2.1. Coloración de la concha

En la localidad de Arroyo de Liza, el análisis para evaluar la relación entre la coloración de la concha con las variables mostró que existe una diferencia estadísticamente significativa para la coloración y la salinidad; sin embargo el coeficiente de determinación ( $R^2$ ) es muy pequeño, lo que significa, que la variabilidad explicada por el modelo de regresión lineal es muy poca. Para las demás variables no se encontró una diferencia estadísticamente significativa y es atribuido a que las variables medidas durante la recolección de los organismos en Arroyo de Liza fueron muy homogéneas (Tabla 2; Fig. 5)

En la Laguna de Sontecomapan se encontró que existe una diferencia estadísticamente significativa para la talla, la profundidad y la salinidad, mientras que para la relación entre el sustrato y la coloración no se encontró significancia ( $N= 51$   $F= 0.2$ ,  $p= 0.66$ ,  $g.l.=1$ ) (Tabla 2; Fig. 5).

**Tabla 2.** Regresión lineal entre variables en Arroyo de Liza y Laguna de Sontecomapan, Veracruz. El asterisco (\*) indica significancia ( $P<0.05$ );  $N$ , número total de organismos;  $R^2$ , coeficiente de determinación;  $F$ , estadístico de Fisher;  $g.l.$ , grados de libertad; y  $P$ , probabilidad.

Variables	Arroyo de Liza					Laguna de Sontecomapan				
	$N$	$R^2$	$F$	$g.l.$	$P$	$N$	$R^2$	$F$	$g.l.$	$P$
Coloración vs. Talla	51	0.04	0.22	1	0.64	43	0.27	21.54	1	0.000*
Coloración vs. Profundidad	51	0.01	0.06	1	0.80	43	0.12	8.19	1	0.006*
Coloración vs. Salinidad	51	0.10	5.50	1	0.02*	43	0.34	9.79	1	0.003*
Coloración vs. Velocidad de la corriente	51	0.04	0.19	1	0.66	43	0.08	5.09	1	0.228



**Figura 5.** Regresiones lineales con la línea de ajuste para cada comparación entre variables a) coloración contra talla b) coloración contra salinidad y c) coloración contra profundidad. El rombo (♦) indica la localidad de Arroyo de Liza y la cruz (+) la localidad de Laguna de Sontecomapan. La escala de coloración va de 0 a 1; valores cercanos a 0 corresponden a coloraciones oscuras, mientras que valores cercanos a 1 a coloraciones claras. La línea continua muestra el ajuste para la localidad de Sontecomapan, mientras que la línea punteada el ajuste para la localidad de Arroyo de Liza.

En la Fig. 5 se grafican las regresiones lineales entre las variables significativas para observar la dispersión de los datos. En la relación entre la coloración y la talla de las conchas se observa que a coloraciones más claras las tallas son menores en la localidad de Laguna de Sontecomapan. En la relación de la coloración contra la salinidad en Laguna de Sontecomapan se observa que a una coloración más clara la salinidad es mayor. A pesar de que hay significancia entre la relación coloración y profundidad en la Laguna de Sontecomapan y para la relación entre la coloración y la salinidad en Arroyo de Liza, no es posible identificar una tendencia de los valores.

### 5.2.2. Patrones de la concha

La prueba de Chi cuadrada no mostró diferencias estadísticamente significativas entre los patrones de la concha con respecto a las tallas y la profundidad en Arroyo de Liza, ni para

la Laguna de Sontecomapan (Tabla 3). La regresión lineal no paramétrica tampoco mostró diferencias estadísticamente significativas (Tabla 4).

**Tabla 3.** Frecuencias de los patrones observados en relación a la talla en Arroyo de Liza (A.L.) y Laguna de Sontecomapan (L.S.); zona somera (ZS) y zona profunda (ZP).

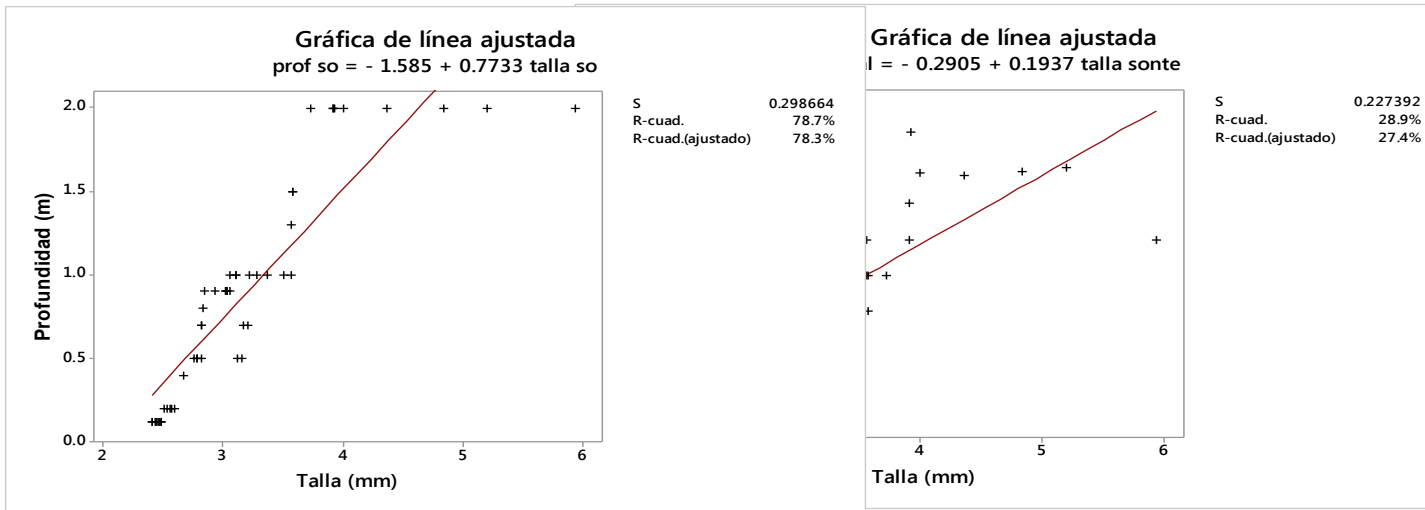
Patrón	Talla (mm)								Profundidad (m)	
	AL	L.S.	AL	L.S.	AL	L.S.	AL	L.S.	L.S.	
	< 4.00		4.00 - 6.00		6.00 - 8.00		> 8.00		ZS (< 0.5)	ZP (0.5-2.5)
Dentado irregular	5	11	6	1	0	1	10	2	8	6
Dentado regular	7	9	5	4	3	1	14	5	14	5
Líneas axiales	0	8	0	0	0	0	0	0	7	2
Bandeado	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0

**Tabla 4.** Regresión lineal no paramétrica del patrón contra la salinidad y velocidad. La N indica el número total de organismos; *DE*, desviación estándar; *F*, estadístico de Fisher; *g.l.*, grados de libertad; y *P*, probabilidad.

Variables	Laguna de Sontecomapan					
	<i>N</i>	Media	<i>DE</i>	<i>F</i>	<i>g.l.</i>	<i>P</i>
Patrón vs. Salinidad	43	9.27	2.59	24.5	3	0.545
Patrón vs. Velocidad	43	0.36	0.06	12.66	3	0.302

### 5.2.3. Talla de la concha

La regresión lineal entre la talla de la concha con la profundidad y salinidad mostró una diferencia estadísticamente significativa para la Laguna de Sontecomapan (Tabla 5). A mayor profundidad y salinidad una talla mayor de las conchas (Fig. 6).



**Figura 6.** Regresiones lineales con la línea de ajuste para talla contra profundidad y salinidad en Laguna de Sontecomapan.

**Tabla 5.** Regresión lineal entre la talla contra la profundidad, salinidad y velocidad de la corriente.

Variables	Laguna Sontecomapan				
	N	R <sup>2</sup>	F	g.l.	P
Talla vs. Profundidad	43	0.54	89.18	1	0.000*
Talla vs. Salinidad	43	0.67	157.35	1	0.000*
Talla vs. Velocidad corriente	43	0.07	6.32	1	0.214

### 5.3 Variación de la coloración y la talla en Roca Partida, Balzapote, Laguna de Sontecomapan y Laguna de La Mancha

#### 5.3.1. La coloración

En la Fig. 7, se observa que la coloración de las conchas entre las cuatro localidades fue significativamente diferente ( $N=343$ ;  $F= 14.32$ ;  $p<0.00001$ ). La variación de la coloración de la concha entre los organismos de las lagunas de Laguna de La Mancha y Laguna de Sontecomapan fue significativamente diferente que la coloración en Arroyo de Liza y Balzapote (Tabla 6).

**Tabla 6.** Prueba *post hoc* de Tukey del análisis de ANDEVA de la coloración de las conchas entre las cuatro localidades muestreadas. Letras diferentes indican diferencias significativas. La *N*, indica número total de organismos y *D.E.*, desviación estándar.

Coloración por localidad	<i>N</i>	Media	<i>DE.</i>	Agrupación
Laguna de La Mancha	114	1.4983	0.4701	A
Laguna de Sontecomapan	43	1.4556	0.6681	A
Balzapote	135	1.2115	0.4269	B
Arroyo de Liza	52	0.998	0.6432	B

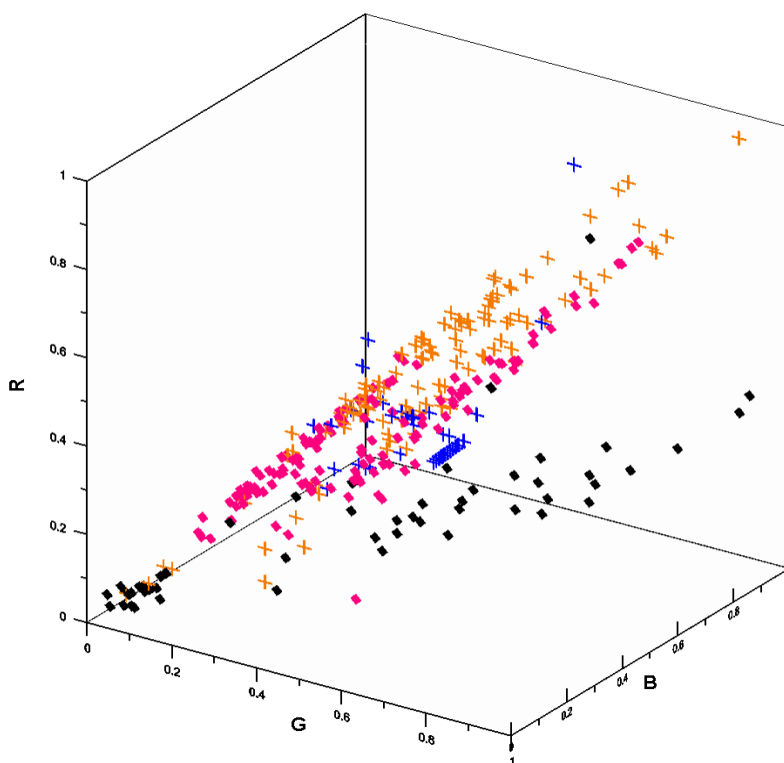
Para determinar la variación de los cromotipos por localidad, se obtuvo el índice de Shannon ( $H'$ ) propuesto por Shannon y Wiener (1963), el cual permite cuantificar la variabilidad en una población con respecto a un proceso de clasificación en términos del número de clases y de la probabilidad de cada una de esas clases (Pardo, 1993). Si bien el índice es comúnmente utilizado para hablar de diversidad en términos ecológicos, en el presente trabajo se utiliza para distinguir la variación de cromotipos entre las localidades.

Los índices de Shannon obtenidos entre localidades fueron muy bajos en general. La localidad de Arroyo de Liza fue la más variable en coloración, mientras que la localidad de Laguna de Sontecomapan fue la menos variable (Tabla 7). En la localidad de la Laguna de La Mancha, hay una alta dominancia de cromotipos olivos lo que posiblemente este afectando el índice, pues la probabilidad de obtener un individuo de esta muestra es considerablemente alta (67%).



**Tabla 7.** Índice de Shannon entre localidades. *N*, indica número de individuos.

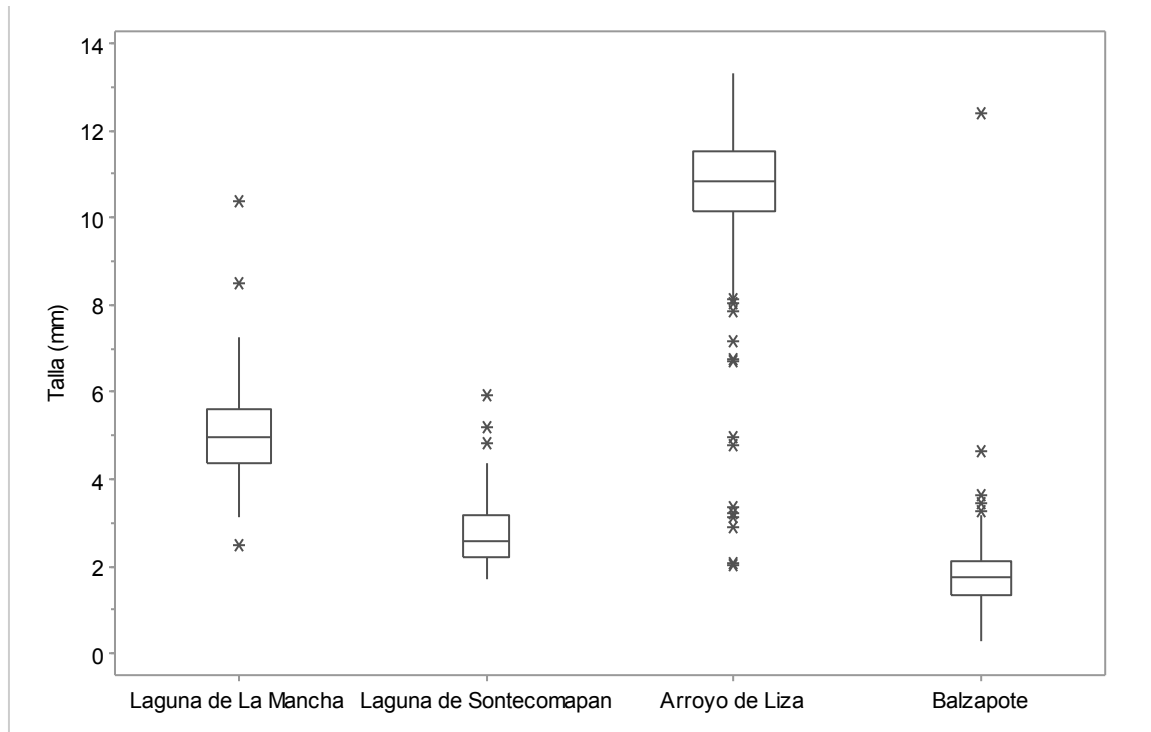
Localidad	Cromotipo	<i>N</i>	Índice Shannon
			$H' = - \sum p_i \ln p_i$
Laguna de La Mancha	Olivo	78	0.957917697
	Café	23	
	Amarillo	8	
	Púrpura	2	
	Negro	4	
Laguna de Sontecomapan	Olivo	34	0.586042205
	Café	8	
	Amarillo	1	
Arroyo de Liza	Olivo	24	1.17234224
	Café	6	
	Amarillo	4	
	Negro	17	
Balzapote	Olivo	66	1.050911248
	Café	53	
	Amarillo	7	
	Negro	9	



**Figura 7.** Laguna de La Mancha (+), Laguna de Sontecomapan (+); Balzapote (◆) y Arroyo de Liza (◆). Variación de coloración de los patrones de *N. virginea* en las cuatro localidades de Veracruz. R, G, B (y, x, z) indican rojo, verde y azul. El origen (0, 0, 0) corresponde a la coloración negro, el vértice, (0, 1, 0) al verde, el (1, 1, 0) al amarillo y el (1, 0, 1) al púrpura. Para abstraer mejor el rango de colores, ver modelo de RGB Apéndice a, figura 2.

### 5.3.2. Talla

La talla entre las cuatro localidades fue significativamente diferente ( $N=598$ ;  $F=1009.9$ ;  $p<0.00001$ ) (Fig. 6). En la Laguna de La Mancha se encuentran principalmente juveniles tempranos (4.00–6.00 mm), en la Laguna de Sontecomapan y Balzapote “semillas” (<4.00 mm) y en Arroyo de Liza adultos (>8.00 mm). Los juveniles tempranos (6.01–8.00 mm) no se encontraron bien representados en ninguna de las poblaciones.



**Figura 8.** Variación de la longitud de la concha en las cuatro localidades muestreadas.

## VI. Discusión

### 6.1. Variación de los cromotipos

En este trabajo se determinaron los cromotipos de *Neritina virginea* como primer paso para categorizar la variación fenotípica y poder abordar de una mejor forma el estudio de la especie. Las conchas de color púrpura fueron las menos frecuentes mientras que las más, fueron las de color olivo (Tabla 1). Los cromotipos establecidos correspondieron a los rangos de color expresados por las porfirinas (verde a rojo), las cuales corresponden a los pigmentos reportados de mayor abundancia en la concha de los nerítidos (Comonfort, 1951).

Para determinar si los pigmentos estructurales corresponden a los cromotipos determinados, es necesario realizar otro tipo de estudios, como una cromatografía de capa fina para extracción de pigmentos. No obstante es importante mencionar, que la presencia de la gran diversidad de cromotipos en los nerítidos, ha sido relacionada con la disponibilidad de pigmentos y materiales para la construcción de la concha (Comonfort, 1951) y con la regulación proteínica de la secreción del manto (Mann y Jackson, 2014), lo cual podría ser una evidencia de la complejidad de su regulación y de su dependencia del medio.

A pesar de lo reportado en las descripciones taxonómicas, se encontró que los patrones de *Neritina virginea* varían relativamente poco. Los patrones descritos se encuentran dentro de los límites modelados por Meinhardt (1995) para los nerítidos, sin embargo se observan procesos asincrónicos propios del desarrollo de la concha (Gunji, 1990), que salen fuera del modelo. La formación biológica de los patrones, muestra en mucha de las situaciones, un alto grado de regulación (Vermeij, 1993) e identificar el por qué y su significado se encuentra fuera del alcance de este trabajo.

Las interrupciones observadas en los patrones en forma de bandeo (Apéndice b, figuras 4 y 10) podrían sugerir alguna falta en la disponibilidad del pigmento como lo reportado para *Nucella emarginata* (Palmer, 1985) o deberse a cambios abruptos de salinidad en el medio, como en el caso del desplazamiento de las bandas oscuras de *Puperita pupa* (Gunderson y Minton, 1997). Es necesario realizar un estudio experimental de tipo longitudinal para observar esta clase de cambios en la concha de *N. virginea*.

Para las “semillas” encontradas que no presentaron patrones es necesario realizar un seguimiento en el desarrollo de la concha de los organismos para determinar si la expresión de los patrones es posterior o hay una alta mortalidad de “semillas” que no llegan a juveniles, pues no se encontraron y no han sido registrados organismos de tallas superiores sin patrones de pigmentación en la concha.

## 6.2. Coloración, patrones y talla de la concha en relación con variables abióticas en Arroyo de Liza y Laguna de Sontecomapan

En la localidad de Arroyo de Liza la relación significativa entre la coloración de la concha con la salinidad no es explicada por el modelo de regresión lineal, la dispersión de los datos no muestra una tendencia clara. En la Laguna de Sontecomapan sí se encontró una diferencia estadísticamente significativa con respecto a la talla, la profundidad y la salinidad. En este trabajo, en la localidad de Sontecomapan, la salinidad mostró relacionarse positivamente con la coloración, la única variable, en donde se explica más del 30% la relación positiva ( $R^2= 0.34$ ) con respecto a la coloración, mientras que las demás relaciones son muy bajas, posiblemente debidas al efecto del muestreo y a la elección de las variables.

La relación de la coloración con respecto a la salinidad toma sentido en la modificación de los gradientes de los pigmentos bajo el sistema de reacción-difusión de Meinhardt (1995); según el cual, cambios en las concentraciones en la salinidad del medio repercuten en la disponibilidad de pigmentos durante el desarrollo del organismo. Las evidencias fisiológicas de esta afirmación deben ser probadas de forma experimental para evaluar más ampliamente el efecto de esta variable sobre el desarrollo del fenotipo de los organismos y su posible valor adaptativo.

La coloración de la concha de *N. virginea* en relación con la salinidad, concuerda con las observaciones de Bandel y Wedler (1987) en el Caribe Colombiano, quienes describieron, con base en una zonación del intermareal, la presencia de conchas de color púrpura a rojo en zonas de elevadas salinidad, mientras que conchas grises en zonas de agua dulce. La salinidad claramente constituye un fuerte componente ambiental, que modifica cómo se expresan los pigmentos en la concha. Las respuestas plásticas alteran la distribución de los fenotipos (Price, 2006) y las repercusiones posibles de este efecto son diversas y desconocidas por el momento para esta especie.

No se encontró relación en la forma de los patrones con alguna de las variables. A pesar de que los patrones se expresan de forma independiente de la coloración de fondo de la concha, el efecto debe ser evaluado en conjunto con la coloración. Más allá de las descripciones de los patrones aquí presentadas, éstos deben ser observados como un mosaico de parches de varias dimensiones, colores, formas geométricas y brillos que interactúan con el medio (Endler, 1978), y de esta forma establecer una relación adecuada de los fenotipos.

En este estudio no se encontró una relación de la coloración y los patrones de la concha con el tipo de sustrato; sin embargo, para otros nerítidos ha sido reportado que sí existe una relación de la coloración de la concha, por ejemplo, para *Neritina latissima* en Costa Rica, los morfotipos de la concha más llamativos o contrastantes son los menos frecuentes y más depredados (Valdéz y Villalobos, 1982). Existen estudios de depredación sobre *N. virginea* por peces, aves y decápodos (Layman y Silliman, 2002) enfocados en la depredación diferencial con base en el tamaño de la concha (hipótesis del tamaño eficiente; Lampert y Sommer, 1997); sin embargo es necesario evaluar una posible selección visual por depredadores como aves y cangrejos, en el contexto de la poca especificidad que tienen con el sustrato.

Se encontró una relación positiva de la talla con la profundidad ( $R^2= 0.54$ ,  $p<0.0001$ ) en la Laguna de Sontecomapan, esta relación se puede explicar, con base en que los nerítidos generalmente presentan una distribución diferencial en su ciclo de vida, los individuos más pequeños se agregan en las partes bajas y en desembocaduras de ríos; mientras que los individuos más grandes en zonas altas o profundas (Blanco y Scatena, 2005). Este tipo de distribución no siempre es observada (Nishiwaki *et al.* 1991) pues los organismos pueden distribuirse de forma inversa debido a la presión de depredadores que invaden los estuarios y a las grandes crecientes durante la época de lluvias (Blanco y Scatena, 2006; Blanco-Libreros y Arroyave-Rincón, 2009). La época del año del muestreo para esta localidad correspondió con la época de lluvias, en la que se ha reportado que para *N. virginea* en Puerto Rico ocurren migraciones de juveniles a zonas profundas; sin embargo en el presente estudio no fue observado este tipo de comportamiento migratorio durante la recolección en campo.

La salinidad es la principal determinante de la distribución de la fauna asociada a estuarios (Vermeij, 1971). Para *N. virginea* se ha mencionado que la talla está influida por

la salinidad a una meso escala (Ortiz y Blanco, 2012). En este trabajo el efecto de la salinidad también mostró una relación positiva ( $r^2= 0.67$ ,  $p<0.0001$ ) con respecto a la talla; sin embargo es discutible, ya que el resultado se ve influido por el gradiente del muestreo, en donde la salinidad disminuye conforme incrementa la profundidad para la época de lluvias (Contreras, 2010) y no hay una relación directa entre la talla y la salinidad.

### 6.3. Variación de la coloración y la talla en Arroyo de Liza Balzapote, Laguna de Sontecomapan y Laguna de La Mancha

La variación de la coloración de la concha entre los organismos de las lagunas de La Mancha y de la Laguna de Sontecomapan fue significativamente diferente que la coloración en Arroyo de Liza y Balzapote. Los índices de Shannon obtenidos entre localidades fueron muy bajos en general. La localidad de Arroyo de Liza fue la más variable en coloración, mientras que la localidad de Laguna de Sontecomapan fue la menos variable (Tabla 7). En la localidad de la Laguna de La Mancha, hay una alta dominancia de cromotipos olivos lo que posiblemente este afectando el índice, pues la probabilidad de obtener un individuo de esta muestra es considerablemente alta (67%).

Encontrar una explicación a la variabilidad entre localidades requiere un análisis de tipo multifactorial, debido a que las localidades poseen ambientes con condiciones contrastantes, a pesar de la naturaleza salina de las lagunas (Contreras, 1995), éstas difieren notoriamente de la salinidad de los arroyos lo que da pie a extrapolar la necesidad de abordar el presente estudio a una escala mayor o mediante la experimentación.

La variación en la coloración observada ocurrió a nivel local y regional, por lo que es necesario comprender con mayor detalle la influencia de las variables ambientales en conjunto con el desarrollo de la concha del organismo. A partir de la interacción de ambas respuestas en la expresión del fenotipo se pueden establecer regularidades y determinar el rumbo de la variación (Pigliucci y Schlichting, 1995; Pigliucci *et al.*, 1996).

Se encontró que la talla en las cuatro localidades fue significativamente diferente En la Laguna de La Mancha se encontraron principalmente juveniles tempranos (4.00–6.00 mm), en la Laguna de Sontecomapan y Balzapote “semillas” (<4.00 mm) y en Arroyo de Liza adultos (>8.00 mm). El tamaño de *N. virginea* coincidió con lo reportado para esta

especie, de entre 4 mm, para los individuos recientemente reclutados hasta 25 mm para los adultos más grandes (Blanco y Scatena, 2005; 2006; 2007).

La diferencia de tallas puede deberse a la estacionalidad del muestreo, el cual se realizó durante la época de lluvias en la Laguna de Sontecomapan, Balzapote y Arroyo de Liza, y durante la época de secas en la Laguna de La Mancha. La gran cantidad de “semillas” y juveniles encontrados en Balzapote y Sontecomapan coinciden con el periodo de liberación de larvas de *N. virginea* ocurrido durante las inundaciones, en el cual, las larvas son arrastradas al océano para alimentarse del plancton (Myers *et al.*, 2000). En Arroyo de Liza se recolectó una gran mayoría de adultos; por la época en que se efectuó la recolección (lluvias) se esperaba que hubiera una gran cantidad de “semillas” o juveniles.

En la Laguna de La Mancha se recolectó una gran cantidad de juveniles tempranos, en donde se esperaba una mayor cantidad de adultos. Las tallas de la población de *N. virginea* en esta localidad correspondieron a las tallas reportadas para eventos de reclutamiento recientes (4 a 7 mm) (Ortiz y Blanco, 2012). La estrategia larval de *N. virginea* es teleplánica (Cook *et al.* 2009); lo que sugiere, que en una población determinada haya distintos orígenes de las larvas. Las diferencias en la composición de los grupos poblacionales, tanto dentro, como entre las localidades, muestran que no existe una sincronización en los ciclos reproductivos de estas poblaciones, una característica muy común entre los nerítidos (Valdéz y Villalobos, 1982).

Para *N. virginea* en Puerto Rico, es reportado que las “semillas” registran una coloración de café a oscuro, mientras que los juveniles y adultos exhiben una coloración verde (Blanco y Scatena 2005). En este trabajo se registró una mayor variación en los cromotipos y se observó que para el caso de la Laguna de Sontecomapan sí hay una relación entre la coloración y la talla de las conchas, a coloraciones más claras tallas menores, lo que podría ser una evidencia de que la coloración depende de la talla como lo reportado para *Cerithium maculosum*, en donde la concha se vuelve más oscura a lo largo de la vida de los organismos (Urbano, 2011).

#### 6. 4. La adquisición del color

La definición y significado del color puede ser controversial en la naturaleza y es dependiente del contexto (Endler, 1990). La forma más adecuada de medir el color es a través del uso de un espectrofotómetro, debido a que provee información más detallada y precisa (Johnson *et al.*, 1998). En el presente estudio se prefirió el empleo del análisis de fotografías digitales debido a dos causas: la accesibilidad del equipo y el reconocimiento de las diferencias del color y patrones al mismo tiempo, de manera objetiva y en una escala continúa.

A pesar de que se estandarizó el método de captura del color y los patrones que se forman en la concha, no se descartan sesgos inherentes al modelo de captura de la imagen. Estos se trataron de minimizar realizando las capturas por el mismo sujeto y comparando los valores obtenidos de RGB entre los individuos.

En la naturaleza, las señales de color son amplias y son dependientes del contexto en el que se evalúe. La mayoría de los modelos de adquisición del color se basan en el sistema visual humano (Hill, 1995), por lo que la captura del color utilizada en este trabajo se hizo con fines descriptivos y para establecer relaciones cuantitativas con las variables abióticas. En estudios posteriores los valores de RGB y los patrones obtenidos podrían incorporarse a sistemas de visión de depredadores y de esta forma ampliar el significado del color.

El análisis de las fotografías para evaluar el color bajo el modelo clásico de RGB es complicado debido a su tridimensionalidad; por ello el modelo fue reducido a dos dimensiones normalizando la intensidad (Jähne, 2005; Koschan y Abidi, 2008) sin alterar el valor del color. De esta forma se pudo establecer una relación estadísticamente más accesible de la coloración con las variables abióticas registradas. En el análisis de las imágenes binarias de las conchas de *N. virginea* no se compararon los patrones de la concha entre individuos debido al requerimiento relativo del procesamiento de las 344 matrices de 460 por 325 píxeles. Un adecuado procesamiento de las matrices permitirá en estudios posteriores identificar los cambios de los patrones individualmente por población e incluso permitirá incorporar las imágenes en otros modelos que reconozcan el desarrollo del patrón a lo largo del crecimiento de la concha.



Esta primera aproximación permitió reconocer los cromotipos de *N. virginea* y categorizar la variación fenotípica de la concha. Las asociaciones basadas en el presente trabajo son de tipo observacional e informativo más no causales, pues para ello se necesita realizar una aproximación distinta que permita estudiar la variación de caracteres lábiles (coloración y patrones) de la concha utilizando modelos multivariados.

## **VII. Conclusiones**

La gran cantidad de cambios reportados en los caracteres coloración y patrones de la concha de *N. virginea* sugiere que son altamente plásticos. Se necesitan más estudios para comprender el significado biológico que pueda tener dicha plasticidad

Se determinaron cinco cromotipos de coloración de la concha de *Neritina virginea* y cuatro patrones de pigmentación en las poblaciones de Veracruz, como primer paso para categorizar la variación fenotípica, los cuales corresponden a la coloración de los pigmentos reportados para esta especie y a los modelos de expresión de patrones para los nerítidos.

Entre las diferentes relaciones de las variables con los cromotipos, la salinidad fue la variable que mejor explicó la diversidad de la coloración en la concha debido a posibles modificaciones en los gradientes de los pigmentos.

La coloración y los patrones deben ser observados como un mosaico de parches que interactúan con el medio, para que de esta forma se establezca una relación adecuada con el sustrato.

La relación positiva de la talla, con la profundidad se explica debido al comportamiento reofílico de *N. virginea*. En el presente trabajo, la salinidad en relación con la talla se afectó por el gradiente del muestreo, en donde la salinidad disminuye conforme incrementa la profundidad para la época de lluvias y no hubo una relación directa entre la talla y la salinidad.

No se pudo establecer una diferencia entre las tallas de la concha de los organismos entre las cuatro localidades, debido a que la recolección se hizo en temporadas diferentes. Se necesitan más muestreos para obtener organismos correspondientes al mismo estadio y de esta forma comparar si existen cambios en la talla de la concha de los organismos.

## VIII. Perspectivas

Con base en los caracteres analizados se pretende en estudios posteriores confirmar sí realmente hay un componente ambiental que esté influyendo en la expresión de los caracteres, para ello se propone realizar un estudio de tipo fenogenético, en donde se incluyan las trayectorias ontogenéticas producidas por el genotipo en condiciones ambientales distintas.

El presente estudio plantea preguntas interesantes que pueden ser abordadas posteriormente, como: ¿Qué significado biológico tendría que las conchas menos abundantes, fueran las conchas de color púrpura a rojo? ¿Los patrones de pigmentación de la concha son posteriores en el desarrollo? ¿A qué nivel afecta la salinidad el proceso de formación de la concha? Y tal vez la más enigmática desde el punto de vista personal ¿Realmente la coloración está jugando un papel importante en la adaptación de los organismos o es meramente un efecto plástico estable?

## IX Referencias

- Addadi, L., D. Joester, F. Nudelman y S. Weiner. 2006. Mollusk shell formation: a source of new concepts for understanding biomineralization processes. *Chem. Eur. J.* **12**: 980–987.
- Andrews, E. A. 1940. The snail, *Neritina virginea* L., in a changing salt pond. *Ecology*, **2**: 355–346.
- Bandel, K. y E. Wedler. 1987. Hydroid, amphineuran and gastropod zonation in the littoral of the Caribbean Sea, Colombia. *Senckenbergiana Marit*, **19**: 1–129.
- Barbosa, A., L. M. Mcathger, K. C. Buresch, J. Kelly, C. Chubb, C. Chiao, y R. T. Hanlon. 2008. Cuttlefish camouflage: the effects of substrate contrast and size in evoking uniform, mottle or disruptive body patterns. *Vision Research*, **48**: 1242–1253.
- Barreiro-Güemes, M. T. y J. Balderas-Cortés. 1991. Evaluación de algunas comunidades de productores primarios de la Laguna de La Mancha, Veracruz. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol.* Universidad Nacional Autónoma de México, **18** (2): 229–245.
- Blanco, J. F. y F. N. Scatena. 2005. Floods, habitat hydraulics and upstream migration of *N. virginea* (Gastropoda: Neritidae) in Northeastern Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science*, **41**: 55–74.
- Blanco, J. F. y F. N. Scatena. 2006. Hierarchical contribution of river-ocean connectivity, water chemistry, hydraulics, and substrate to the distribution of diadromus snails in Puerto Rican streams. *Journal of the North American Benthologica Society.*, **25**: 82–98.
- Blanco, J. F. y F. N. Scatena. 2007. The spatial arrangement of *Neritina virginea* (Gastropoda: Neritidae) during upstream migration in a split-channel reach. *River Res. Appl.*, **23**: 235–245.
- Blanco-Libreros, J. F. y A. Arroyo-Rincón. 2009. Daños por depredación y tamaño de concha del caracol diádromo *Neritina virginea* (Gastropoda: Neritidae) en el Río Mameyes, Puerto Rico. *Rev. Bio. Trop*, **57**: 1069–1080.
- Boettiger, A. N. y G. Oster. 2009. Emergent complexity in simple neural systems. *Commun Integr. Biol.*, **2**: 467–470.
- Boettiger, A. N., B. Ermentrout y G. Oster. 2009. The neural origins of shell structure and pattern in aquatic mollusks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**: 6837–6842.

- Byers, B. A. 1990. Shell colour polymorphism associated with substrate colour in the intertidal snail *Littorina saxalitis* Olivi (Prosobranchia: Littorinidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, **40**: 3–10.
- Byers, D. 2008. Components of phenotypic variance. *Nature Education*, **1**: 161.
- Cain, A. J. y P. M. Sheppard. 1950. Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. *Heredity*, **4**: 275–294.
- Cain, A. J. y P. M. Sheppard. 1952. The effects of natural selection on body colour in the land snail *Cepaea nemoralis*. *Heredity*, **6**: 217–223.
- Cain, A. J. y P. M. Sheppard. 1954. Natural selection in *Cepaea*. *Genetics. Heredity*, **39**: 89-116.
- Castillo-Estrada, G., B. Urbano, D. Ortigosa, E. Calleja-Chávez, J. González-Rodarte y J. Salazar-Santana. 2011. Cuantificación del polimorfismo de la concha de *Neritina virginea* en el manglar de “La Mancha”, Veracruz. *Memorias del XX Congreso Nacional de Zoología*. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Cimino, G. y M. T. Ghiselin. 1999. Chemical defense and evolutionary trends in biosynthetic capacity among dorid nudibranchs (Mollusca: Gastropoda: Opisthobranchia). *Chemoecology*, **9**: 187–207.
- Cochran, W. G. 1952. The  $X^2$  Test of Goodness of Fit. *Annals of Mathematical Statistics*, **23**: 315–345.
- Comfort, A. 1951. The pigmentation of molluscan shells. *Biol. Rev.*, **26**: 285–301.
- Conde-Acevedo J.C. y J. J. Baéz-Rojas. 2000. Conversión de un conjunto de imágenes multiespectrales a un sistema RGB. *Revista Mexicana de Física*, **46**: 45–51.
- Contreras, E. F., L. Castañeda, R. Torres y F. Gutiérrez. 1993. Nutrientes en 39 lagunas costeras mexicanas. *Rev. Biol. Trop.*, **44**: 421–429.
- Contreras, E. F. 2010. *Ecosistemas costeros mexicanos, una actualización*. Universidad Autónoma Metropolitana. 404–408 p.
- Cook, B.D., C.M. Pringle y J.M. Hughes. 2009. Marine dispersal determines the genetic population structure of migratory stream fauna of Puerto Rico: evidence for island-scale population recovery processes. *J. North Amer. Benthol. Soc.*, **28**: 709–718.

- Davidson A., y B. Clarke. 2000. History of current selection? A molecular analysis of “area effects” in the land snail *Cepaea nemoralis*. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, **267**: 1399–1405.
- Ekendahl A. y K. Johannesson. 2008. Shell colour variation in *Littorina saxatilis* Olivi (Prosobranchia: Littorinidae): a multi-factor approach. *Biol. J. Linn. Soc. Lond.*, **62**: 401–419.
- Endler J.A. 1990. On the measurement and classification of color in studies of animal color patterns. *Biol. J. Linn. Soc.*, **41**: 315–352.
- Endler, J.A. 1978. A predator's view of animal color patterns. *Evol. Biol.*, **11**: 319–364.
- Ermentrout, B., J. Campbell, y G. Oster. 1996. A model for shell patterns based on neural activity. *Veliger*, **28**: 369–388.
- Etter, R. J. 1988. Physiological stress and color polymorphism in the intertidal snail *Nucella lapillus*. *Evolution*, **42**: 660–680.
- Flores, C. y R. Cáceres. 1973. La Familia Neritidae (Mollusca: Archeogastropoda) en las aguas costeras de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*. **12**: 3–13.
- Forsman, A. 2014. Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species. *Heredity*, **8**: 1–9.
- Furuhashi, T., C. Schwarzinger, I. Miksik, M. Smrz y A. Beran. 2009. Molluscan shell evolution with review of shell calcification hypothesis. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **154**: 351–357.
- García-Cubas A. y M. Reguero. 2004. Catálogo ilustrado de moluscos gasterópodos del golfo de México y mar Caribe. Universidad Nacional Autónoma de México. 39–40 p.
- Gajardo, G. M. y J. A. Beardmore. 2012. The brine shrimp artemia: adapted to critical life conditions. *Frontiers in Physiology*, **3**: 1–8.
- Gierer, A. 1981. Generation of biological patterns and form: some physical, mathematical, and logical aspects. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, **37**: 47.
- Gitternberger, E., W. H. Piel y D. S. J. Gronenberg. 2004. The Pleistocene glaciations and the evolutionary history of the polytypic snail species *Arianta arbustorum* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **30**: 64–73.

- Godfrey, D., J. N., Lythgoe, D. A. Rumball. 1987. Zebra stripes and tiger stripes: the spatial frequency distribution of the pattern compared to that of the background is significant in display and crypsis. *Biol. J. Linn. Soc.*, **32**: 427–433.
- Gonzalez, R.C. y R.E. Woods. 2008. *Digital Image Processing*. Prentice Hall. Upper Saddle River, Nueva Jersey.
- Gunderson, R., y R. Minton. 1997. Do spots equal stripes? *American Conchologist*, **25**: 22–23.
- Gunji, Y. 1990. Pigment color patterns of molluscs as an autonomous process generated by asynchronous automata. *Biosystems*, **23**: 317–334.
- Hedrick, P. W. 2011. Genetics of populations. Cuarta Edición. Jones & Bartlett Publishers. 49 y 173 p.
- Hernández Marroquín, V. R. 2011. Tipos y causas de variación biológica: Un análisis conceptual. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hill, D. S. 1980. The Neritidae (Mollusca; Prosobranchia) of Hong Kong. En: The Malacofauna of Hong Kong and Southern China. Proceedings of the First International Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China, Hong Kong, 1977 Morton, B. (eds). Hong Kong: Hong Kong University Press. 85–99 p.
- Hill, G. E. 1995. Ornamental traits as indicators of environmental health. *Bioscience*, **45**: 25-31.
- Hoagland, K. E. 1977. A gastropod color polymorphism: one adaptive strategy of phenotypic variation. *Biol. Bull.*, **152**: 360–372.
- Hollingworth N. T. J y M. J. Baker. 1991. “Colour pattern preservation in the fossil record: taphonomy and diagenetic significance”. En: *The Processes of Fossilization* Donovan, S.K. (Ed) Belhaven Press, London. 105–119 p.
- Hoverman, J. T. y R. A. Relyea. 2007. How flexible is phenotypic plasticity? Developmental Windows for trait induction and reversal. *Ecology*, **88**: 693–705.
- Jackson, D.J., C. McDougall, K. Green, F. Simpson, G. Wörheide y B.M. Degnan. 2006. A rapidly evolving secretome builds and patterns a sea shell. *BMC Biol.*, **4**: 40–49.

- Jackson, D.J., G. Wörheide y B.M. Degnan. 2007. Dynamic expression of ancient and novel molluscan shell genes during ecological transitions. *Evolutionary Biology*, **7**: 160.
- Jähne, B. 2005. *Digital Image Processing*. Sixth revised and extended edition. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Berlin.
- Johannesson K., B. Johannesson y E. Rolán-Álvarez. 1993. Morphological Differentiation and Genetic Cohesiveness over a Microenvironmental Gradient in the Marine Snail *Littorina saxatilis*. *Evolution*, **47**:1770–1787.
- Johnson, N. K., J. V. Remsen y C., Cicero. 1998. Refined colorimetry validates endangered subspecies of the least tern. *Condor*, **100**: 18–26.
- Kaiser, M. J., M. J. Atrill, S. Jennings, D. N. Thomas, D. K. A. Barnes, A. S. Brierley, J. G. Hiddink, H. Kaartokallio, N. V. C. Polunin y D. G. Raffaelli. 2005. Marine ecology, processes, systems, and impacts. Segunda Edición. Oxford University Press. 150–155 p.
- Kobayashi, T., I. Kawahara, O. Hasekura y A. Kijima. 2004. Genetic control of bluish shell color variation in the Pacific abalone *Haliotis discus hannai*. *J. Shellfish Res.*, **23**: 1153–1156.
- Koschan, A. y M. Abidi. 2008. *Digital Color Image Processing*, John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, Nueva Jersey.
- Keen, M. 1971. *Sea shells of Tropical West America*. Stanford University Press. Stanford. 1064 p.
- Lampert, W. y U. Sommer. 1997. *Limnoecology. The ecology of lakes and streams*. Editorial de la Universidad de Oxford, Nueva York.
- Lara-Domínguez, A. L., J. López-Portillo, A. Martínez-González y A. D. Vázquez-Lule. Caracterización del sitio de manglar Sontecomapan. En Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2009. Sitios de manglar con relevancia biológica y con necesidades de rehabilitación ecológica. CONABIO, México, D.F.
- Layman, A. C. y B. R. Silliman. 2002. Preliminary survey and diet analysis of juvenile fishes of an estuarine creek on Andros Island, Bahamas. *Bull. Mar. Sci.* **70**: 199–210.
- Little, C. 1972. The evolution of kidney function in the Neritacea Gastropoda, Prosobranchia. *Journal exp. Journal Cell Biol.*, **561**: 249–261.

- Mann, K. y Jackson, D. J. 2014. Characterization of the pigmented shell-forming proteome of the common grove snail *Cepaea nemoralis*. *BMC Genomics*, **15**: 249.
- Martins, I. X, H. Matthews-Cascon, y C. de Almeida Rocha-Barreira. 2002. On the morphology of *Neritina virginea* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda, Neritidae). *Thalassas*, **18**: 9–16.
- Meinhardt, H. y M. Klinger. 1987. Pattern formation by coupled oscillations: The pigmentation patterns on the shells of molluscs. *Lecture Notes in Biomathematics*, **71**: 184–198.
- Meinhardt, H. 1995. *The algorithmic beauty of sea shells*. Springer–Verlag. Berlin. 204 p.
- Minitab 14. Minitab Inc., 2004. Disponible en: <<http://www.minitab.com/en-us/>>
- Myers, M. J., C. P. Meyer y V. H. Resh. 2000. Neritid and thiarid gastropods from French Polynesian streams: how reproduction (sexual, parthenogenetic) and dispersal (active, passive) effect population structure. *Fresh Wat. Biol.*, **44**: 535–545.
- Mitton, J. B. 1977. Shell color and pattern variation in *Mytilus edulis* and its adaptive significance. *Chesapeake Sci.*, **18**: 387–390.
- Nishiwaki, S., T. Hirata, H. Hueda, Y. Tsuchiya, y T. Sato. 1991. Studies in the migratory direction of *Clithon retropictus* (Prosobranchia: Neritidae) by marking-recapture method. *Venus*, **50**: 202–210.
- Nudelman, F., H.H. Chen, H.A. Goldberg, S. Weiner y L. Addadi. 2007. Lessons from biomineralization: comparing the growth strategies of mollusc shell prismatic and nacreous layers in *Atrina rigida*. *Faraday Discuss*, **136**: 9–25.
- Ortiz, L. F. y J. F. Blanco. 2012. Distribución de los gasterópodos del manglar, *Neritina virginea* (Neritidae) y *Littoraria angulifera* (Littorinidae) en la Ecorregión Darién, Caribe colombiano. *Rev. Biol. Trop. Int. J. Trop. Biol.*, **60**: 219–232.
- Palmer, A. R. 1985. Genetic Basis of shell variation in *Thais emarginata* (Prosobranchia, Muricacea) banding in populations from Vancouver Island. *Bio. Bull.*, **169**: 638–651.
- Pardo, L. L. 1993. Teoría de la información estadística. *Estadística española* **133**, 195–268.
- Phifer-Rixey, M, M. Heckman, G. C. Trussell y P. S. Schmidt. 2008. Maintenance of clinal variation for shell colour phenotype in the flat periwinkle *Littorina obtusata*. *J. Evol. Biol.*, **4**: 966–78.



- Pigliucci, M. y C. D. Schlichting. 1995. Ontogenetic reaction norms in *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae). Response to shading. *Ecology*, **76**: 2134–2144.
- Pigliucci, M., C. D. Schlichting, C. S. Jones y K. Schwenk. 1996. Developmental reaction norms: The interactions among allometry, ontogeny and plasticity. *Plant species Biol.*, **11**: 69–85.
- Price, T. D. 2006. Review. Phenotypic plasticity, sexual selection and the evolution of colour patterns. *The Journal of Experimental Biology*, **209**: 2368–2376.
- Qin, H. 1995. Polymorphism in twelve species of Neritidae (Mollusca: Gastropoda: Prosobranchia) from Hong Kong. Tesis Doctorado. Universidad de Hong Kong.
- Rasband W. 2014. ImageJ 1.46b. National Institutes of Health USA. Disponible en: <http://rsb.info.nih.gov/ij/>.
- Redfern, C. 2001. Bahamian Seashells. A thousand species from Abaco, Bahamas. Bahamianseashells.com, Inc. Boca Raton, Florida. 280 p.
- Resendez M. A. 1983. Hidrología e ictiofauna de la Laguna de Sontecomapan, Veracruz, México. *An. Inst. Biol. UNAM.53, Ser. Zool.*, **28**: 385–417.
- Roughgarden, J. 1996 *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An introduction*. Prentice Hall. Upper Saddle River. 17 p.
- Rudman, W. B. 1991. Purpose in pattern: The evolution of colour in chromodorid nudibranchs. *J. Moll. Stud.*, **57**: 5–21.
- Ruehl, C. B., V. Shervette, y T. J. DeWitt. 2011. Replicated shape variation between simple and complex habitats in two estuarine fishes. *Biol. J. Linn. Soc.*, **103**: 147–158.
- Schlichting, C. D. y Pigliucci, M. 1998. *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sinauer Associates, Inc, Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Schmid, M. 2010. Feature Finder. Plug in for Image J. General Public License Disponible en: [http://imagejdocu.tudor.lu/doku.php?id=plugin:analysis:feature\\_finder:star](http://imagejdocu.tudor.lu/doku.php?id=plugin:analysis:feature_finder:star).
- Shannon, C. E. y N. Wiener. 1963. *The mathematical theory of communication*. Urban University of Illinois. 117 p.

- Silvertown J, M. Dodd, D. Growling, C. Lawson, K, McConway. 2006. Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity. *Ecology*, **87**: 39–49.
- Solokova, I. M y V. J. Berger. 2000. Physiological variation related to shell colour polymorphism in White Sea *Littorina saxatilis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **245**: 1–23.
- Solokova I. M. y E. G. Boulding. 2004. A neutral DNA marker suggests that parallel physiological adaptations to open shore and salt marsh habitats have evolved more than once with two different species of gastropods. *Marine Biology*, **145**: 133–147.
- Soto, M. y E. García. 1989. *Atlas climático del estado de Veracruz*. Public. 25. Instituto de Ecología, Xalapa, Ver. 125 p.
- Stevens, M., C. A. Párraga, I. C. Cuthill, J. C. Partridge, y T. Troscianko. 2007. Using digital photography to study animal coloration. *Biol. J. Linn. Soc.*, **90**: 211–237.
- Stoddard, M.C. y M. Stevens. 2010. Pattern mimicry of host eggs by the common cuckoo, as seen through a bird's eye. *Proceedings of the Royal Society. Biological Sciences*, **277**: 1387–1393.
- Sultan, S. E. y S. C. Stearns. 2005. "Environmentally contingent variation: phenotypic plasticity and norms of reaction" En: *Variation a Central Concept in Biology*, Hallgrímsson, B. y B. K. Hall (eds.). Elsevier. 303–32 p.
- Symonds, M. 2012. Changes in colour pattern in fossil Neritidae. Mollusc World. The Conchological Society of Great Britain and Ireland. Disponible en: [http://www.conchsoc.net/sites/default/files/MolluscWorld/MolluscWorld\\_16.pdf](http://www.conchsoc.net/sites/default/files/MolluscWorld/MolluscWorld_16.pdf)  
[Consultado 22 Junio 2014]
- Taborda, M. A. 2013. Sedimentación en manglares: causas y consecuencias en un microdelta del golfo de Urabá. Caribe colombiano Tesis Doctorado. Departamento de Ciencias del Mar y Biología Aplicada. Universidad de Alicante.
- Taylor, C. H., F. Gilbert, y T. Reader. 2013. Distance transform: a tool for the study of animal colour patterns. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**: 771–781.
- Trussell, G. C. 1997. Phenotypic plasticity in the foot size of an intertidal snail. *Ecology*, **78**: 1033–1048.

- Urbano, A. B. 2011. Variación fenotípica de *Cerithium maculosum* Tesis Maestría Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología, UNAM.
- Valdes A., E. Ornelas-Gatdula y A. Dupont. 2013. Color pattern variation in a shallow-water species of opisthobranch mollusc. *Bio. Bull.*, **224**: 35–46.
- Valdéz, M., F. y C. R. Villalobos. 1982. Variations in natural populations of *Neritina latissima* Broderip in Costa Rica (Gastropoda: Neritidae). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol.* Universidad Nacional Autónoma de México, **9**: 111–120.
- Vázquez, G., E. Díaz-Pardo, A. Gutiérrez-Hernández, I. Doadrio y A. de Sostoa. 2004. Los ríos y los lagos. En: S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez- Ríos (eds). *Los Tuxtlas, El paisaje de la sierra.* Instituto de Ecología, A. C. y Unión Europea, Xalapa. 201–227 p.
- Vermeij, G. J. 1971. Mollusk in mangrove swamps: Physiognomy, diversity and regional differences. *Syst. Zool.*, **22**: 609–624.
- Vermeij, G. J. 1993. *A natural History of Shells.* Princeton University Press. Nueva Jersey. 9–54 p.
- Vermeij, G. J. y A. P. Covich. 1978. Coevolution of freshwater gastropods and their predators. *American Naturalist*, **112**: 833–843.
- Wada, K. T., A. Komaru y Y. Uchimura. 1990. Triploi production in the Japanese pearl oyster *Pinctada fucata martensii*. *Acuaculture*, **70**: 11–19.
- Waddington, C. H., y J. R. Cowe, 1969. Computer simulation of a molluscan pigmentation pattern. *J. Theor. Biol.*, **25**: 219–225.
- Wagner, P. J. 2001. Rate heterogeneity in shell character evolution among lophospiroid gastropods. *Paleobiology*, **27**: 290–310.

## X. Apéndices

### a. Procesamiento digital de la coloración y patrones de la concha

La preparación de las imágenes se realizó en ImageJ (Rasband, 2014). Cada imagen fue incorporada al software y recortada manualmente, seleccionando un área promedio de 460 x 325 píxeles de un área sin reflejo, nítida y enfocada, tratando de abarcar el color de fondo predominante y la mayor parte del patrón.

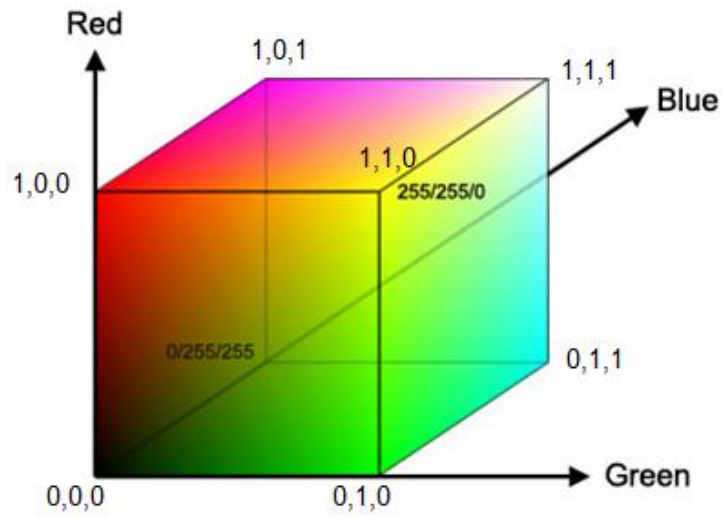
El recorte de la imagen se estandarizó a 350 píxeles, sin alterar la proporción de la imagen. Se discriminó manualmente el área correspondiente al patrón con la finalidad de evitar interferencia en el análisis de la coloración de fondo. Se extrajo el histograma de la coloración de fondo de la concha y se obtuvieron los valores de la media de conteo de cada píxel de los tres canales (números digitales de rojo, verde y azul). Los valores de RGB se recopilaron en Minitab14 y se dividieron entre 255 para obtener una escala en un rango de 0 a 1 (Fig. 2) En el caso de que las imágenes mostraran un histograma con picos desproporcionados, debido a la interferencia de la coloración de los patrones, se extrajo todo el conteo de los píxeles rojo, verde y azul y se eliminaron los valores extremos.

Para el procesamiento de los patrones, se utilizó la misma imagen obtenida para la extracción de la coloración y se transformó a una escala de grises, para ello, primero se transformó cada imagen en 8 bits. Las imágenes transformadas se hicieron binarias asumiendo que el fondo corresponde al color blanco (valores de 0) y el negro (valores de 255) al patrón. En sentido estricto, la forma bitonal se representa por píxeles que constan de 1 bit cada uno, esto es, dos tonos (negro y blanco), por ello, en cada imagen binaria se utilizaron los valores 0 para el negro y 1 para el blanco. Por cada imagen binaria se obtuvo la matriz correspondiente para futuros análisis (Fig 1.) En las imágenes bitonales, con discontinuidades, se realizaron las operaciones necesarias para rellenar regiones interiores a través de la herramienta *hole fill* y que el análisis de la imagen adquiriera una mayor calidad.

Para poder distinguir los distintos patrones, se seleccionaron la mitad de las imágenes procesadas por localidad y se cargaron en el complemento *Feature Finder* para ImageJ (Schmid, 2010). El complemento calcula la desviación estándar entre los píxeles de las imágenes y agrupa las que son similares entre sí, de esta forma se obtuvieron los cuatro patrones encontrados.

0	0	0	0	111	111111	1.11111111	11111	11111	1111111111	11
0	0	0	111	11111	11110	11111	11111	1111111111	11	0
0	0	111	1.11111111	11110	11111	11111111	1111111111	11111	0	0
0	11	11111111	11110	11111	1111110	11111	111	0	0	0
11111111	11111111	11111	11111	1111110	11111111	0	0	0	0	0
1111111111	11111	11111111	111111	1110	0	0	0	0	0	0
1111111111	111110	1111	111	0	0	0	0	0	0	0
1111111111	11111	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1111111111	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	11111111	11111
0	0	0	0	0	0	0	0	11111	111111	11111
0	0	0	0	0	0	1	11111111	1111111111	11111	11111
0	0	0	0	0	111111	111110	11111	11111	11111	111111
0	0	0	111111	11111111	111118	11111	11111	11111	11111111	111111
0	0	11	11111	11111	11111	11111111	1111111111	111111	111	0
111	11111	11111111	11111111	11111	11111	11111	1	0	0	0
1111110	1111111	11111	11111	11111	1111	0	0	0	0	0
11111	11111	11111111	1111111111	111	0	0	0	0	0	0
11111111	11111110	1111	0	0	0	0	0	0	0	0
11111111	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	11111111	1.11111111
0	0	0	0	0	0	0	11111	11111111	1111111111	11111
0	0	0	0	0	11111	11	11111111	11111	11111	11111111
0	0	0	0	11111111	1111111111	11111	11111	11111	111111	11
0	0	0	1111	111111	11111	11111	11110	1111111111	1	0
1111	11	11111111	11111111	11111	11111	1111111111	11111	111	0	0
1111111111	11111	11111	11111	11111111	11111	1111	0	0	0	0
11111	11111	1111111111	1111110	1111111111	111	0	0	0	0	0
11111111	11111	1111	111	0	0	0	0	0	0	0
11	11111	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	111
0	0	0	0	0	0	0	0	0	11111111	1.1111E+10
0	0	0	0	0	0	0	11111111	1111	1.11111111	11111111
0	0	0	0	0	111	811111	11111111	11111	11111	1111111111
0	0	0	1111	111111	11111111	11111111	11111	11111	11111111	111111
0	1111111111	11111	11111111	11111111	11111	11111	11111	11111111	111111	111
11111	1.111111	11111	11111	11111	1111111111	11111111	811111	111111	0	0
11111	11111	11111	11111111	11111	1111	111	0	0	0	0
11111	11111111	11111111	111111	111	0	0	0	0	0	0

**Figura. 1** Fragmento de la matriz correspondiente al tipo de patrón axial. Los 0, indican el fondo y los 1, el patrón correspondiente al color negro.



**Figura 2.** Representación del modelo RGB (xyz) en tres dimensiones. Cada punto en el espacio está dado por valores de rojo (R), azul (B) y verde (G). Las coordenadas de los vértices indican los siguientes colores: 1,0,0 rojo; 0,0,0 negro; 0,1,0, verde; 0,1,1 azul; 1,1,0 amarillo; 1,1,1 blanco; y 1,0,1 púrpura.

## Apéndice

**b. Coloración.** RGB muestra el rango de valores de  $r,g,b$ . Tipos de patrón: a: regular, b: irregular, c: axial y d: bandeado.



Figura 1. RGB (237.765, 245.214, 99.143).

Patrón: b

Localidad: Arroyo de Liza.

Estación: 9

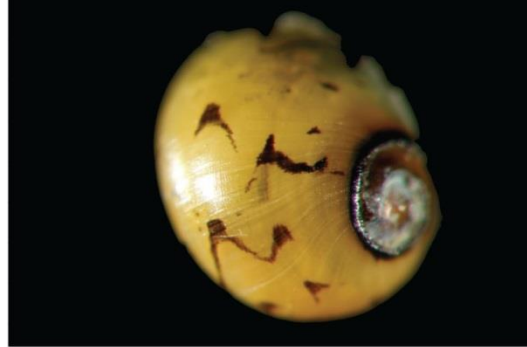


Figura 2. RGB (231.095, 215.419, 135.207).

Patrón: b

Localidad: Balzapote.

Estación: 1

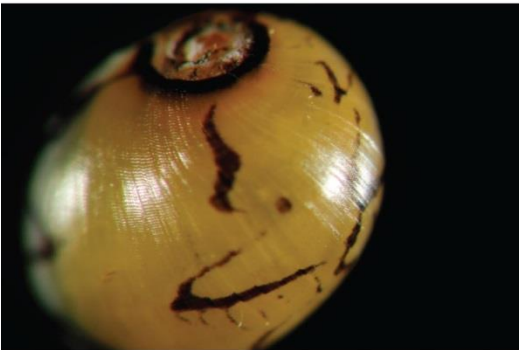


Figura 3. RGB (229.878, 191.264, 87.002).

Patrón: b

Localidad: Arrollo de Liza. Estación: 10



Figura 4. RGB (228.104, 211.733, 142.517).

Patrón: d

Localidad: Arrollo de Liza. Estación: 8

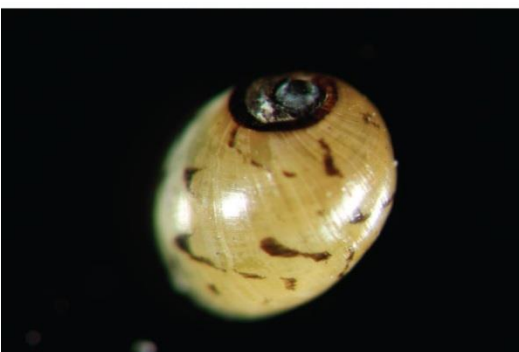


Figura 5. RGB (230.315, 211.949, 167.193).

Patrón: b

Localidad: Laguna de La Mancha

Estación: 2

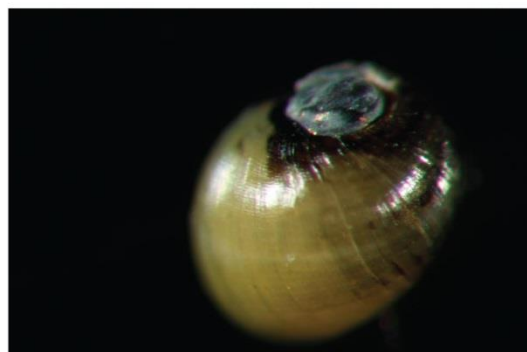


Figura 6. RGB (212.604, 174.256, 76.423). Patrón:

No hay

Localidad: Laguna de Sontecomapan. Estación: 2

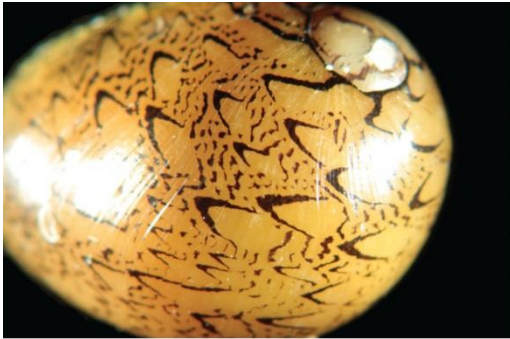


Figura 7. RGB (207.153, 192.781, 122.847).

Patrón: a

Localidad: Laguna de La Mancha. Estación: 2



Figura 8. RGB (205.011, 168.731, 78.913).

Patrón: b

Localidad: Balzapote. Estación: 4



Figura 9. RGB (206.11, 178.124, 94.929).

Patrón: c

Localidad: Sontecomapan. Estación: 7



Figura 10. RGB (229.632, 244.923, 247.66).

Patrón: d

Localidad: Laguna de La Mancha. Estación: 2

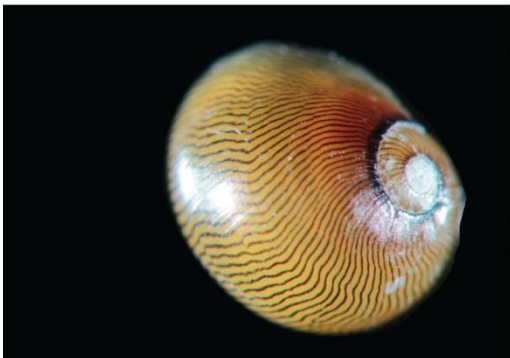


Figura 11. RGB (215.98, 197.766, 132.677).

Patrón: c

Localidad: Laguna de La Mancha

Estación: 2



Figura 12. RGB (106.605, 82.739, 50.475).

Patrón: a

Localidad: Laguna de La Mancha

Estación: 2



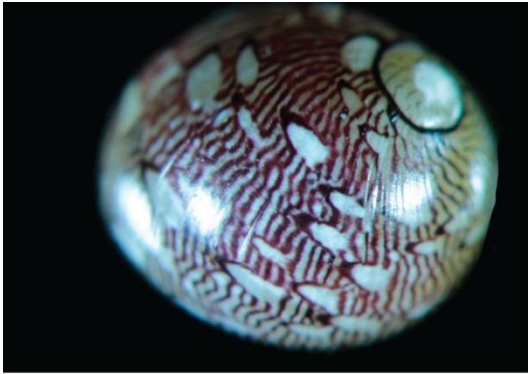


Figura 13. RGB (104.575, 132.484, 126.193).

Patrón: a

Localidad: Balzapote

Estación: 4

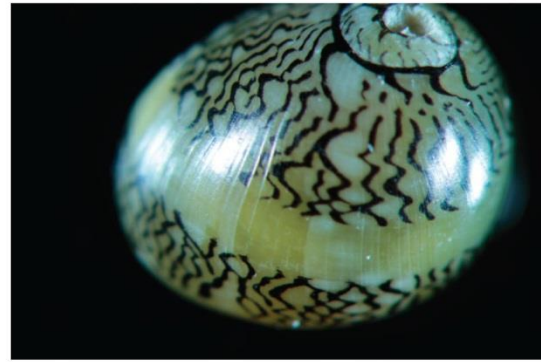


Figura 14. RGB (226.854, 216.306, 153.723).

Patrón: d

Localidad: Arroyo de Liza

Estación: 8

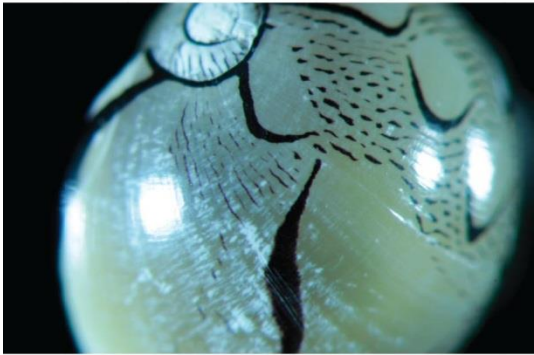


Figura 15. RGB (104.524, 120.358, 97.866).

Patrón: b

Localidad: Laguna de La Mancha

Estación: 1



Figura 16. RGB (101.453, 89.317, 45.928).

Patrón: a

Localidad: Balzapote

Estación: 5

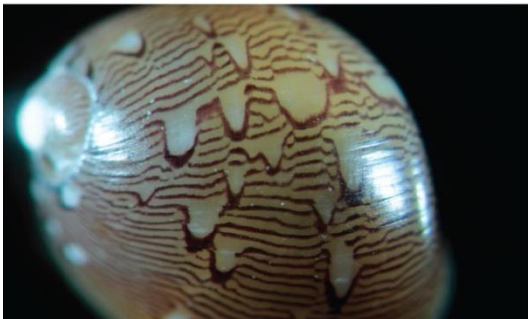


Figura 17. RGB (99.431, 72.905, 21.814).

Patrón: a

Localidad: Balzapote.

Estación: 4



Figura 18. RGB (254.849, 224.995, 98.745).

Patrón: b

Localidad: Laguna de La Mancha

Estación: 2

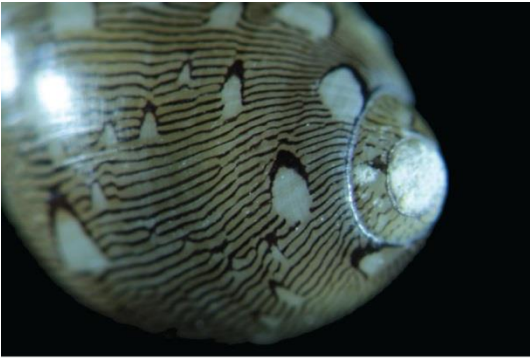


Figura 19. RGB (61.136, 68.955, 53.751).

Patrón: a

Localidad: Balzapote. Estación: 3

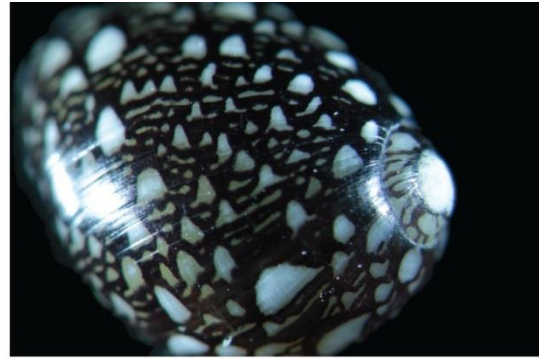


Figura 20. RGB: (13.876, 14.351, 14.727).

Patrón: a

Localidad: Laguna de La Mancha. Estación: 5

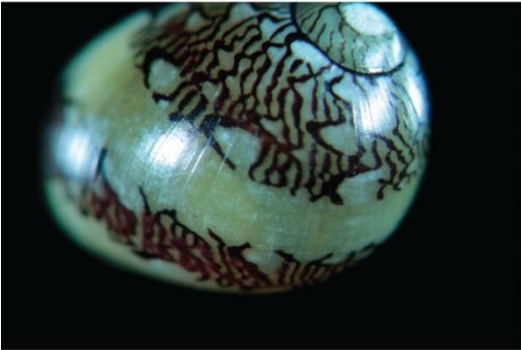


Figura 21. RGB (215.225, 198.711, 118.914).

Patrón: d

Localidad: Laguna de La Mancha

Estación: 2

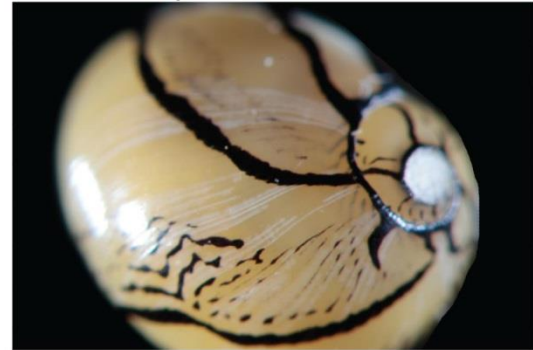


Figura 22. RGB (100.123, 89.9, 56.15).

Patrón: b

Localidad: Laguna de La Mancha

Estación: 2

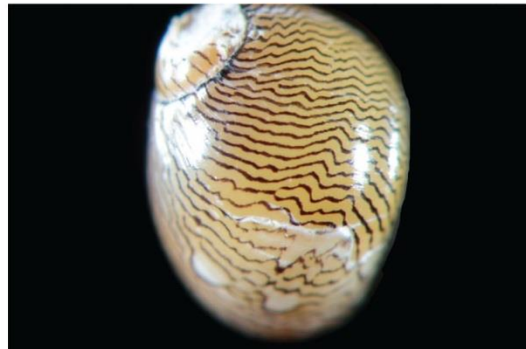


Figura 23. RGB (98.839, 87.528, 46.456).

Patrón: b

Localidad: Balzapote

Estación: 1

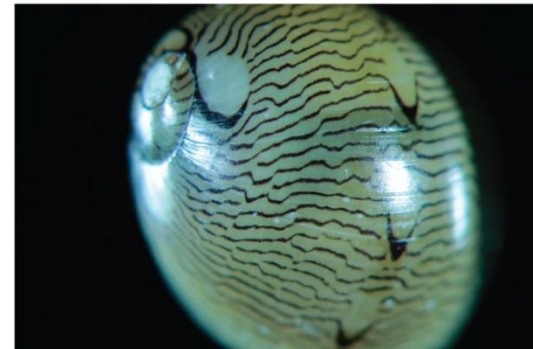


Figura 24. RGB (205.011, 168.731, 78.913).

Patrón: b

Localidad: Balzapote

Estación: 4



Figura 25. RGB (167.314, 187.044, 148.008).  
 Patrón: b  
 Localidad: Laguna de Sontecomapan  
 Estación: 5



Figura 26. RGB (78.185, 33.222, 80.054).  
 Patrón: d  
 Localidad: Laguna de La Mancha. Estación: 1



Figura 27. RGB (215.98, 197.766, 132.677).  
 Patrón: c  
 Localidad: Laguna de La Mancha  
 Estación: 2



Figura 28. RGB (27.059, 26.268, 23.667).  
 Patrón: b  
 Localidad: Laguna de La Mancha  
 Estación: 2

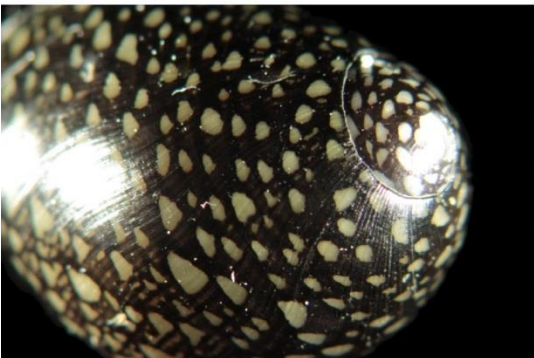


Figura 29. RGB (13.0, 14.0, 8.0). Patrón: a  
 Localidad: Laguna de La Mancha  
 Estación: 2



Figura 30. RGB (24.297, 21.468, 19.554).  
 Patrón: b  
 Localidad: Laguna de La Mancha  
 Estación: 1



## Apéndice

### c. Patrones

