



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
DOCTORADO EN CIENCIAS BIOMÉDICAS

Morfoespacio teórico en moluscos

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

Gabriela Contreras Figueroa

T U T O R

Dr. José Luis Aragón Vera

(Centro de Física Aplicada y Tecnología Avanzada, UNAM)

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR

Dra. Mariana Benítez Keinrad

(Instituto de Ecología, UNAM)

Dr. Pedro Eduardo Miramontes Vidal

(Facultad de Ciencias, UNAM)

Juriquilla, Querétaro. Junio, 2024



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Simillima filia matri

Agradecimientos

¿Cuántas veces no nos hemos perdido en la belleza espiralada de las conchas de mar? Un sentido de misterio entre eternidad e inmutabilidad evocan entre sus vueltas. La armonía de su patrón se manifiesta, como diría D'Arcy Thompson, en la Forma y el Número. Siguiendo esta inspiración biomatemática, el presente manuscrito es una aportación al estudio geométrico de la forma orgánica y de sus cambios a través del tiempo. Este trabajo no hubiera sido posible sin la ayuda de personas que, al igual que yo, se detuvieron a admirar la belleza espiral de las conchas de moluscos. A las siguientes personas e instituciones les reitero mi profundo agradecimiento.

Dr. José Luis Aragón, gracias por ser el principal pilar para realizar este proyecto; gracias por sus enseñanzas y apoyo durante este recorrido logarítmico desde la licenciatura hasta el doctorado. Muchas gracias por inculcarme el asombro e interés de las matemáticas en la biología. Cada ecuación, código, reunión y enseñanza las llevaré siempre conmigo, al igual que un caracol lleva su concha.

Dra. Mariana Benítez y Pedro Miramontes, muchas gracias por formar parte del proceso de este proyecto a lo largo de cada semestre. Es un motivo de gratitud el haber tenido el apoyo y las aportaciones de dos grandes investigadores.

Agradezco mucho a los revisores del manuscrito de la presente Tesis por sus valiosas discusiones y sugerencias: Dr. Abel Moreno Cárcamo, Dra. Ayari Fuentes Hernández, Dr. Carlos Villarreal Luján y Dra. Ana Bertha Villaseñor Martínez, muchas gracias por el interés en el proyecto y por formar parte del Comité Sinodal. Un agradecimiento especial a la Dra. Ana Bertha por volver a compartir su conocimiento en la paleontología de ammonoideos.

Mi más grande agradecimiento a Austin Hendy (Natural History Museum of Los Angeles County), por su papel fundamental en el desarrollo paleontológico de este trabajo. Gracias por todas las oportunidades brindadas: las estancias, las salidas de campo, el trabajo en la colección y todo su conocimiento. Muchas gracias también a su maravilloso equipo de trabajo: Juliet Hook, Nicole McGee y Michelle Jimenez, gracias por su ayuda en la consulta del material fósil y por ser mis compañeras a lo largo de este camino.

Gracias a las becas otorgadas por PAEP-UNAM, «NHMLA Student Collections Study Award» y «PRI John W. Wells Grants-in-Aid of Research Program» que me permitieron realizar las estancias necesarias para la obtención de datos. Gracias a Jann Vendetti (NHMLA), Greg Dietl y Leslie Skibinski (Paleontological Research Institution) por sus comentarios al proyecto, por la facilidad de consulta y por las fotografías de ejemplares.

Al Posgrado en Ciencias Biomédicas y al CONACYT, gracias por el apoyo académico y económico otorgado que me permitió estudiar este posgrado, así como por la oportunidad de contribuir a la ciencia que se desarrolla en nuestro país. A la Universidad Nacional Autónoma de México, gracias por ser mi casa de estudios y seguir reforzando en mí un corazón universitario.

Finalmente, mi agradecimiento más grande al apoyo incondicional de familiares y amigos, sin el que no podría haber completado este posgrado; sus palabras alentadoras, consejos, comidas, bailes y risas hicieron que este viaje fuera más enriquecedor. En especial, muchas gracias a Ma. Blanca Contreras por su revisión en la redacción de este texto y por ser una guía en mi vida. Mi agradecimiento biomineralizado para Adolfo Pacheco por su especial apoyo para concluir este ciclo; gracias por seguir recorriendo espirales juntos.

Índice general

| | |
|---|-----------|
| Resumen | 1 |
| Abstract | 2 |
| Introducción | 3 |
| 1. Propuesta del modelo y morfoespacio teórico | 5 |
| 1.1. Marco teórico | 5 |
| 1.1.1. Generalidades de las conchas de moluscos | 5 |
| 1.1.2. El concepto de morfoespacio teórico | 8 |
| 1.1.3. Antecedentes: modelos de conchas de moluscos | 10 |
| 1.2. Planteamiento del problema y objetivo | 11 |
| 1.3. Metodología | 12 |
| 1.3.1. Propuesta del modelo teórico | 12 |
| 1.3.2. Parámetros del modelo teórico | 15 |
| 1.3.3. Estimación de parámetros en ejemplares | 16 |
| 1.3.4. Medición de ejemplares reales | 24 |
| 1.4. Resultados | 24 |
| 1.4.1. Morfoespacios teóricos | 24 |
| 1.4.2. Ejemplo de aplicación del modelo | 27 |
| 1.5. Discusiones del capítulo | 28 |
| 2. Aplicación del modelo teórico: disparidad de moluscos en el límite K-Pg | 33 |
| 2.1. Marco teórico | 33 |
| 2.1.1. Disparidad morfológica | 33 |
| 2.1.2. Patrones evolutivos: extinciones masivas y el límite K-Pg | 36 |
| 2.1.3. Moluscos: ecomorfología | 38 |
| 2.2. Planteamiento del problema y objetivos | 41 |
| 2.3. Metodología | 43 |
| 2.3.1. Material fósil | 43 |
| 2.3.2. Parámetros del modelo geométrico | 44 |
| 2.3.3. Morfoespacios teóricos | 45 |
| 2.3.4. Disparidad morfológica | 45 |
| 2.4. Resultados | 46 |
| 2.4.1. Bivalvia | 46 |
| 2.4.1.1. Modelación geométrica de ejemplares | 46 |
| 2.4.1.2. Selección de parámetros geométricos | 47 |
| 2.4.1.3. Morfoespacios teóricos en bivalvos | 47 |
| 2.4.1.4. Morfoespacios teóricos en el límite K-Pg | 50 |
| 2.4.1.5. Medidas de disparidad morfológica en el límite K-Pg | 52 |
| 2.4.1.6. Disparidad morfológica entre algunas familias de bivalvos | 54 |
| 2.4.2. Gastropoda | 55 |
| 2.4.2.1. Modelación geométrica de ejemplares | 55 |

| | | |
|----------|---|-----------|
| 2.4.2.2. | Selección de parámetros geométricos | 55 |
| 2.4.2.3. | Morfoespacios teóricos en gasterópodos | 57 |
| 2.4.2.4. | Morfoespacios teóricos a través del límite K-Pg | 59 |
| 2.4.2.5. | Medidas de disparidad morfológica en el límite K-Pg | 61 |
| 2.4.2.6. | Disparidad morfológica entre algunas familias de gasterópodos | 63 |
| 2.4.3. | Cephalopoda | 64 |
| 2.4.3.1. | Modelación geométrica de ejemplares | 64 |
| 2.4.3.2. | Selección de parámetros geométricos | 65 |
| 2.4.3.3. | Morfoespacios teóricos en cefalópodos | 65 |
| 2.4.3.4. | Morfoespacios teóricos en el límite K-Pg | 67 |
| 2.4.3.5. | Medidas de disparidad morfológica en el límite K-Pg | 68 |
| 2.5. | Discusiones | 69 |
| 2.5.1. | Medidas de disparidad | 70 |
| 2.5.2. | Morfoespacios teóricos | 71 |
| 2.5.3. | Ecomorfología en el límite K-Pg | 72 |
| 2.5.3.1. | Bivalvos | 73 |
| 2.5.3.2. | Gasterópodos | 74 |
| 2.5.3.3. | Cefalópodos | 76 |
| 2.5.3.4. | Reconstrucción ecomorfológica y trabajo a futuro | 77 |
| | Discusión general | 80 |
| | Conclusiones | 83 |
| | Referencias | 83 |
| | A. Anexos | 95 |
| A.1. | Análisis de clúster | 95 |
| A.2. | Diagrama de Westermann | 98 |
| A.3. | Normalización de datos | 98 |
| A.4. | Lista de ejemplares revisados | 101 |

Resumen

La morfología teórica es una herramienta importante para comprender el desarrollo y las restricciones evolutivas de la forma biológica. Esta disciplina recurre al estudio geométrico de la forma mediante la construcción de morfoespacios teóricos, donde se visualizan todas las formas teóricamente posibles. La geometría espiral de las conchas, su diversidad morfológica y abundancia en el registro fósil permiten que los moluscos sean un buen modelo para estudios de morfología teórica.

Diversos modelos geométricos han contribuido a la comprensión de la morfología de las conchas de moluscos. Sin embargo, las restricciones metodológicas para estimar los valores de los parámetros teóricos en ejemplares reales impiden la creación de morfoespacios teóricos aplicables. En este trabajo se propone un modelo y morfoespacio teórico con una metodología sencilla y estandarizada capaz de cuantificar los parámetros geométricos en diversas morfologías de conchas. Así mismo, con el propósito de evaluar su aplicación, se presenta un análisis de disparidad morfológica en las conchas de moluscos de las clases Bivalvia, Gasteropoda y Cephalopoda durante el límite Cretácico-Paleógeno (K-Pg) de la costa del Noreste del Pacífico.

El modelo propuesto se basa en la ecuación de la espiral logarítmica dentro de un sistema de coordenadas fijo, mientras que un marco móvil posiciona la apertura de la concha. Los parámetros propuestos definen morfoespacios teóricos visualmente apropiados y aplicables para conchas planiespirales, helicoidales, valvas y cónicas. El caso de estudio permitió relacionar los parámetros geométricos con la ecomorfología de la concha. Las medidas de disparidad en los morfoespacios teóricos durante límite K-Pg sugieren una reestructuración ecológica desencadenada por el evento de extinción, la cual se discute en términos de locomoción y posición de vida ante un entorno con bajos niveles de nutrientes. El modelo y morfoespacio teórico propuesto son una alternativa práctica para abordar el estudio morfológico de las conchas de moluscos. La aplicación del modelo a futuras investigaciones podría contribuir a la comprensión de los factores paleoecológicos y ecomorfológicos que han influido en la gran diversidad de este grupo.

Abstract

Theoretical morphology is an important tool for understanding the development and evolutionary constraints of biological form. This discipline employs the geometric study of form through the construction of theoretical morphospaces, where all theoretically possible forms are visualized. The spiral geometry of shells, their morphological diversity, and abundance in the fossil record allow molluscs to be an excellent model for theoretical morphology studies.

Different geometric models have contributed to the understanding of mollusc shell morphology. However, methodological constraints for estimating the values of theoretical parameters in real specimens obstruct the creation of applicable theoretical morphospaces. This work proposes a model and theoretical morphospace with a simple and standardized methodology able to quantify geometric parameters in diverse shell morphologies. Moreover, in order to evaluate its application, an analysis of morphological disparity in mollusc shells of the classes Bivalvia, Gastropoda, and Cephalopoda during the Cretaceous-Paleogene (K-Pg) boundary of the Northeast Pacific Coast is presented.

The proposed model is based on the logarithmic spiral equation within a fixed coordinate system, and defines the position of the shell aperture with a local moving system. The proposed parameters define suitable theoretical morphospaces for planispiral, helicoidal, valve, and conical shells. The case study allowed the relationship of geometric parameters with shell ecomorphology. Disparity measurements in theoretical morphospaces during the K-Pg boundary suggest an ecological restructuring triggered by the extinction event, which is discussed in terms of locomotion and life position in an environment with low nutrient levels. The proposed model and theoretical morphospace are a practical alternative to address the morphological study of mollusc shells. The application of the model to future research could contribute to understanding the paleoecological and ecomorphological factors that have influenced the great diversity of this group.

Introducción

Los estudios morfológicos son fundamentales para entender la complejidad y la evolución de la forma biológica. Desde los trabajos pioneros de David Raup (1961a; 1962; 1966), la morfología teórica ha recurrido al análisis matemático y computacional para investigar procesos de biodiversidad y patrones evolutivos. Esta disciplina se adentra en el estudio geométrico de la forma orgánica mediante la construcción de morfoespacios teóricos, donde se representan todas las formas matemáticamente posibles (McGhee, 1999). En esta gama de posibilidades, se visualizan las formas biológicas existentes y no existentes, convirtiendo así a los morfoespacios teóricos en una herramienta valiosa para explorar las restricciones evolutivas.

Los modelos geométricos son un aporte importante para comprender la morfología de las conchas de moluscos, principalmente porque la simetría logarítmica de su espiral puede describirse mediante parámetros simples y bien definidos (Thompson, 1917). Además, la gran diversidad morfológica del filo Mollusca, su desarrollo ontogenético y su abundancia en el registro fósil permiten que estos organismos sean un buen modelo para estudios de disparidad en diferentes patrones evolutivos (Haszprunar y Wanninger, 2012). Estos incluyen a las extinciones masivas que modifican abruptamente la trayectoria evolutiva, creando nuevas oportunidades ecológicas en la fase de recuperación (Saupe y Myers, 2020). Los análisis de morfoespacios teóricos son escasos en el contexto macroevolutivo en comparación con los análisis de componentes principales, los cuales han sido ampliamente utilizados en estudios de disparidad en el registro.

Es posible distinguir dos obstáculos que dificultan utilizar los morfoespacios teóricos en los estudios de disparidad en moluscos. El primero radica en la restricción metodológica al medir los parámetros teóricos en ejemplares de conchas reales, mientras que el segundo se relaciona con la falta de morfoespacios teóricos que sean aplicables a diversas clases de moluscos. Considerando esta problemática, el objetivo general del presente estudio es proponer un modelo y morfoespacio teórico con una metodología capaz de cuantificar los parámetros geométricos en diversas morfologías de conchas, así como evaluar la aplicación del modelo mediante un análisis macroevolutivo.

El modelo propuesto utiliza superficies paramétricas y se basa en la ecuación de la espiral logarítmica definida dentro de un sistema de coordenadas fijo, utilizando el marco móvil para definir la posición de la apertura de la concha. Aunque comparte similitudes con propuestas anteriores (Illert, 1989; Fowler *et al.*, 1992), este modelo se distingue por proponer una metodología simple y estandarizada para obtener los parámetros teóricos en diferentes morfologías de conchas: planiespirales, helicoidales, valvas y cónicas. Además, se diferencia al generar morfoespacios teóricos visualmente apropiados y útiles para bivalvos, gasterópodos y cefalópodos.

Para demostrar la aplicación de los parámetros y morfoespacios teóricos propuestos, se selecciona como caso de estudio la disparidad morfológica en las conchas de moluscos de las clases Bivalvia, Gasteropoda y Cephalopoda durante el límite Cretácico-Paleógeno (K-Pg) de la costa del Noreste del Pacífico. La aplicación del modelo teórico permitió relacionar los parámetros geométricos con la ecomorfología de la concha, tomando en cuenta la posición de vida y la locomoción de los organismos. Las medidas de disparidad en la secuencia de morfoespacios teóricos del Cretácico al Eoceno permitió analizar las áreas desocupadas y los cambios en la distribución durante límite K-Pg, mostrando una reestructuración

ecológica desencadenada por el evento de extinción. La disminución de ciertas ecomorfologías durante el evento post-extinción sugiere un impacto ecológico significativo, que puede discutirse en términos de un entorno con bajos niveles de nutrientes. En este escenario, organismos con morfologías de tipo infaunal y movimientos activos podrían experimentar haberse beneficiado.

A lo largo de este trabajo se demuestra el potencial del modelo y morfoespacios teóricos propuestos mediante un análisis de disparidad en conchas de moluscos del límite K-Pg. Con el propósito de ampliar y detallar el trabajo realizado, el manuscrito se organiza en dos capítulos. El primero está dedicado a la descripción del modelo geométrico, los morfoespacios teóricos propuestos y los métodos para obtener los parámetros en los ejemplares. El segundo capítulo se centra en el desarrollo del caso de estudio, abordando el análisis de disparidad en conchas de moluscos antes y después de la extinción masiva del K-Pg.

Con la finalidad de desarrollar de manera más detallada los dos enfoques del estudio, cada capítulo cuenta con sus propias subsecciones que incluyen marco teórico, planteamiento del problema, objetivos, resultados y discusiones específicas. Al término de ambos capítulos, se presenta una discusión general que integra los resultados más relevantes obtenidos en este trabajo. Finalmente, la última sección del manuscrito se dedica a las principales conclusiones derivadas de este enfoque de morfología teórica en conchas de moluscos fósiles. Se espera que los resultados y discusiones obtenidas a lo largo de esta investigación abran las puertas a futuros proyectos sobre el desarrollo y los procesos evolutivos que han generado tal diversidad de conchas de moluscos.

Capítulo 1

Propuesta del modelo y morfoespacio teórico

En este capítulo se describe el modelo matemático basado en superficies paramétricas, propuesto para la morfología de conchas de moluscos. La morfología teórica, centrada en el análisis geométrico de las formas orgánicas, permite construir morfoespacios teóricos que representan todas las formas matemáticamente posibles. Esta herramienta es ideal para investigaciones sobre biodiversidad y patrones evolutivos.

En particular, el análisis teórico ha sido importante para caracterizar la geometría de las conchas de moluscos, siendo modelos biológicos ideales debido a su diversidad morfológica, desarrollo ontogenético y su excelente registro fósil. El modelo propuesto se basa en la ecuación de la espiral logarítmica dentro de un sistema de coordenadas fijo y utiliza el marco móvil para definir la posición de la apertura de la concha. Así mismo, se presenta una metodología estandarizada para obtener parámetros teóricos y generar morfoespacios aplicables. Como ejemplo, se aplica el modelo en ejemplares de las clases Gasteropoda, Bivalvia y Cephalopoda, reconocidas por ser las clases de moluscos más diversas, tanto en la actualidad como en el registro fósil. Estos grupos serán objeto de un estudio detallado en el próximo capítulo.

Este capítulo se organiza de la siguiente manera. En la primera sección, se abordan las generalidades biológicas de los moluscos y sus conchas, así como los conceptos fundamentales de la morfología teórica. Además, se proporciona una revisión sobre los modelos previamente descritos en este ámbito, los cuales sirven como punto de partida para el modelo presentado en este trabajo.

La siguiente sección está dedicada a plantear el problema y los objetivos que guían la propuesta del modelo. La sección de Metodología resulta ser la más extensa, ya que en ella se detalla toda la propuesta del modelo teórico y sus parámetros, así como las metodologías específicas para obtener los parámetros y el eje de enrollamiento en cuatro grupos morfológicos de conchas: helicoidales, planispirales, valvas y cónicas. En la sección de resultados, se presentan los morfoespacios teóricos generados a partir de los parámetros teóricos propuestos, y la aplicación a los ejemplares de conchas reales seleccionados.

En el apartado final de este capítulo, se discuten las limitaciones y áreas de mejora del modelo y sus parámetros. Así mismo, se comparan las ventajas del modelo con otras propuestas, demostrando su aplicabilidad en la caracterización cuantitativa de la morfología de las conchas de moluscos.

1.1. Marco teórico

1.1.1. Generalidades de las conchas de moluscos

Los moluscos son extraordinariamente diversos en todos los aspectos de la vida. El filo Mollusca es uno de los grupos de animales con mayor riqueza, con una sorprendente disparidad morfológica y una

amplia ocupación de nichos ecológicos. La evolución de este grupo ha dado lugar a una extensa diversidad fenotípica que se originó a partir de un ancestro común que habitaba los fondos marinos a finales del pre-Cámbrico o principios del Cámbrico alrededor de hace 550-500 millones de años (Parkhaev, 2017; Wanninger y Wollesen, 2019). En términos de biodiversidad, es el segundo filo con mayor número de especies, sólo superado por los artrópodos.

Existen diferentes estimaciones del número de especies de moluscos actuales y fósiles, principalmente debido a las diferencias sobre la cantidad de especies descritas, especies sinonimia o el método de estimación. Se ha propuesto que el filo Mollusca cuenta con alrededor de 70,000 a 76,000 especies recientes que han sido descritas y verificadas (Rosenberg, 2014), pudiendo alcanzar una estimación de 92,000 especies (MolluscaBase Eds., 2023). El número de especies fósiles es aún más complicado de conocer con precisión, pero se calcula entre 60,000 a 100, 000 especies de moluscos (MolluscaBase Eds., 2023).

La enorme diversidad de los moluscos se refleja en su amplia gama de adaptaciones fisiológicas, conductuales y modos de vida. Estos invertebrados han conquistado exitosamente una gran variedad de nichos ecológicos, principalmente marinos, abarcando todas las zonas oceánicas, pero también se han adaptado a diversos nichos de agua dulce e incluso terrestres. Sus hábitos alimentarios también son muy variados, desde ser filtradores y herbívoros hasta depredadores activos.

Los moluscos han desarrollado planos corporales tan contrastantes que resulta difícil concebir que una almeja y un pulpo están relacionados taxonómicamente. A pesar de estas marcadas diferencias, estos animales comparten características que los agrupan dentro del mismo filo Mollusca, como lo es la presencia del manto (el tejido encargado de secretar carbonato de calcio) y la cavidad del manto (espacio que alberga las branquias). Debido a las variaciones fenotípicas y ecológicas, los caracteres morfológicos de los moluscos exhiben diferencias significativas entre las distintas clases; una revisión completa sobre este tema se encuentra en el trabajo de Ponder *et al.* (2020a).

Entre las diferentes clases, algunas estructuras anatómicas pueden estar reducidas o incluso ausentes, lo que lleva a modificaciones en su función y tamaño. Estas estructuras incluyen la rádula, los músculos retractores, el pie y la concha, entre otros. La temprana radiación de las clases de Mollusca ha dado lugar a dificultades para establecer la filogenia precisa de este grupo (Haszprunar y Wanninger, 2012). Sin embargo, existe un consenso en el establecimiento de dos clados: i) Aculifera, que poseen espículas (aplacóforos) o repetición de estructuras a lo largo de su eje anteroposterior (poliplacóforos); ii) Conchifera, que se caracteriza especialmente por poseer una concha, aunque secundariamente haya grupos que la hayan perdido o reducido (Smith *et al.*, 2011; Telford y Budd, 2011). En la Figura 1.1 se muestra las relaciones taxonómicas que se han propuesto dentro del subfilo Conchifera, así como algunas características anatómicas propias de cada clase.

En el subfilo Conchifera se encuentran las tres clases con mayor diversidad: Gastropoda (caracoles, abulones, lapas, babosas marinas), Bivalvia (almejas, ostras, vieiras, mejillones) y Cephalopoda (calamares, pulpos, sepias, nautilus). Gastropoda se destaca como el grupo más extenso, abarcando alrededor del 75 % de todos los moluscos (Rosenberg, 2014). La mayoría de sus integrantes poseen una sola concha espiralada a menudo en forma helicoidal, aunque también han desarrollado conchas planas con morfologías de lapa. Bivalvia es la segunda clase más diversa, y se caracteriza por poseer una concha bivalva, es decir una concha formada por dos valvas simétricas, lateralmente comprimidas y articuladas por un ligamento.

Finalmente, la clase Cephalopoda ocupa el tercer lugar en la escala de diversidad, dividiéndose en dos grupos: Coleoidea y Nautiloidea. El primero incluye a los calamares, pulpos y sepias que carecen de concha o presentan una concha interna reducida. Por otro lado, Nautiloidea incluye únicamente unas pocas especies que se distinguen por poseer una sola concha externa con cámaras. Otros grupos importantes de cefalópodos extintos, como ammonoideos y belemnites, también desarrollaron conchas externas, las cuales tienen un importante registro fósil (Kröger *et al.*, 2011).

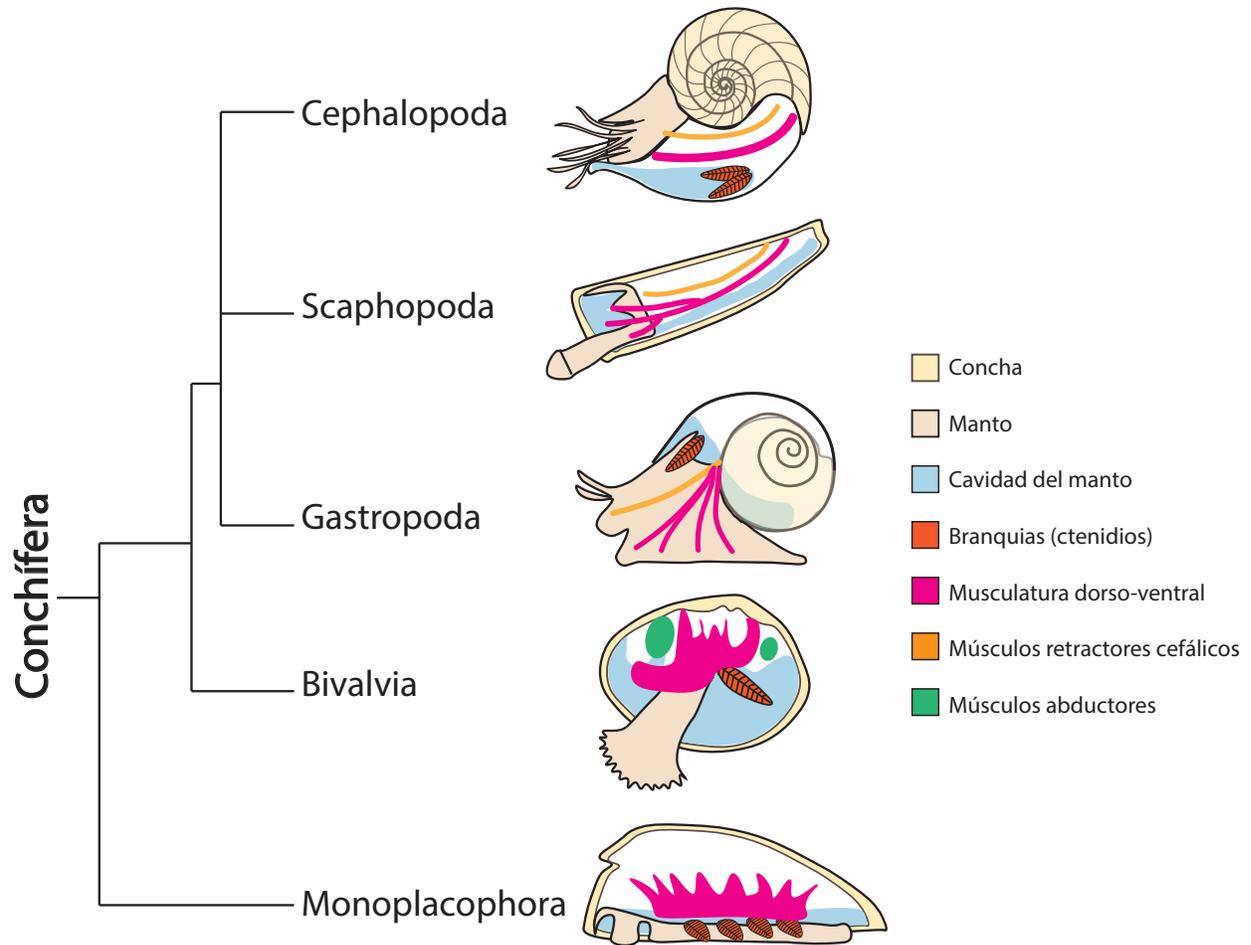


Figura 1.1: Relaciones hipotéticas entre las clases del clado Conchifera del filo Mollusca. Ilustraciones anatómicas modificadas de Ponder *et al.* (2020b) y Wanninger y Wollesen (2019).

La concha posiblemente es la característica más sobresaliente de los moluscos. Su crecimiento y forma han despertado el interés de diversas disciplinas, tanto científicas como artísticas, capturando la atención del público en general. Desde el punto de vista biológico, la concha de los moluscos es la estructura calcificada que actúa como un exoesqueleto cubriendo el cuerpo blando del organismo, a la vez que confiere protección y un medio para evitar la pérdida de fluidos (Ponder *et al.*, 2020b). Los moluscos experimentan un crecimiento acrecional mediante la adición de nuevo material al borde de su concha, lo que teóricamente mantiene la misma morfología desde la etapa juvenil hasta la adultez. Este proceso permite que todo su desarrollo ontogenético quede registrado en la concha, es decir, la forma de la concha de los moluscos se deriva de la adición natural de carbonato de calcio durante su crecimiento (Thompson, 1917).

El proceso de formación de la concha es un rasgo compartido en los moluscos, en el cual el manto secreta minerales calcáreos sobre una matriz orgánica llamada periostraco. Esta capa proteica es la primera en secretarse por células especializadas del surco periostracal, delimitando el espacio extrapaleal en donde los minerales de la concha serán secretados por la superficie exterior del manto (Clark *et al.*, 2020). La cavidad extrapaleal alberga un fluido rico en iones de calcio debido al trabajo activo del epitelio del manto, aunado a ello el pH básico de este líquido favorece la precipitación de los cristales de carbonato. Los moluscos exhiben distintas microestructuras en las capas mineralizadas, sin embargo, siempre están formadas de carbonato de calcio en su forma de calcita y/o aragonita (Checa, 2018).

Los aspectos moleculares y morfogenéticos del proceso de formación de la concha aún no se comprenden en su totalidad, dejando lagunas en el conocimiento sobre cómo se produce tanta diversidad de formas (Johnson *et al.*, 2019; Clark *et al.*, 2020; Yang *et al.*, 2020). No obstante, algunos estudios han contribuido significativamente a entender este proceso. Se ha propuesto que la excitación neuronal a lo largo del manto determina la secreción de los minerales (Boettiger *et al.*, 2009), mientras que el patrón microestructural de la concha sigue leyes físicas (Checa, 2018). Además se ha descubierto que la formación de la concha requiere una maquinaria genética y una organización celular compleja. Por ejemplo, las distintas tasas de proliferación celular (Johnson *et al.*, 2019) y la expresión asimétrica de genes en el manto (Shimizu *et al.*, 2013) son elementos clave para controlar la morfología de la concha.

Las conchas de los moluscos ofrecen un modelo ideal para estudios evolutivos debido a su amplia diversidad de formas, a la posibilidad de rastrear su desarrollo ontogenético completo en su propia concha y al abundante registro fósil disponible a lo largo de diferentes periodos geológicos. La composición resistente de carbonato de calcio de la concha favorece su buena preservación, en contraste con los tejidos blandos de los moluscos, que tienen una menor probabilidad de permanecer en el registro fósil. Debido a su notable capacidad de fosilización, los moluscos poseen un registro fósil excepcional que abarca desde el Cámbrico hasta el Pleistoceno, al menos en los taxones que desarrollan una concha (Parkhaev, 2017; Haszprunar y Wanninger, 2012).

Los estudios paleontológicos de los moluscos tienen un papel fundamental para reconstruir las relaciones evolutivas tanto dentro del filo Mollusca como con otros grupos de metazoos. Además, los moluscos proporcionan datos paleobiológicos relevantes para comprender los patrones evolutivos de la vida en la Tierra, como los procesos de extinción, el impacto del cambio climático en los ecosistemas o las interacciones biológicas en el pasado (Chattopadhyay, 2017; Jackson y Erwin, 2006). Por lo tanto, es de vital importancia desarrollar modelos y metodologías que permitan recopilar información precisa sobre los fósiles de moluscos, especialmente para analizar su morfología, ya que la forma es la evidencia más próxima para identificar y clasificar un organismo fósil, así como para inferir su comportamiento, ecología y el ambiente en el que habitaba.

El crecimiento y la forma de las conchas de moluscos se ajustan de manera general a sencillas ecuaciones matemáticas, lo que ha llevado a que la geometría de las conchas sea estudiada por diferentes autores. Esto demuestra no sólo que los moluscos aportan un valioso conocimiento a la comprensión de procesos evolutivos, sino también que la geometría de las conchas ofrece una opción factible para medir, comparar y analizar la diversidad morfológica de esta fascinante estructura.

1.1.2. El concepto de morfoespacio teórico

Los estudios morfológicos son fundamentales para comprender la complejidad y la evolución de la forma biológica. A partir de los trabajos pioneros de David M. Raup, la morfología ha recurrido al análisis matemático y computacional para investigar los procesos de biodiversidad y los patrones evolutivos. Este enfoque, conocido como morfología teórica, se define como el estudio geométrico de la forma biológica mediante la construcción de morfoespacios teóricos, donde se representan todas las formas matemáticamente posibles (McGhee, 2006).

Inspirado en las ideas expuestas en el célebre libro "On Growth and Form" de D'Arcy Thompson (Thompson, 1917), Raup realizó una serie de trabajos durante la década de 1960 que son reconocidos como los primeros enfoques analíticos en esta área de la morfología, centrándose especialmente en el estudio de las conchas de moluscos (Raup, 1961b, 1962, 1966, 1967; Raup y Michelson, 1965). Estos trabajos sentaron las bases de la morfología teórica moderna para comprender la forma orgánica en sí misma, utilizando un acercamiento geométrico a través de la construcción de morfoespacios teóricos.

El morfoespacio teórico es la herramienta fundamental en los análisis de morfología teórica. McGhee (McGhee, 1999) define al morfoespacio teórico como un "hiperespacio geométrico n-dimensional producto

de la variación sistemática en los valores de los parámetros del modelo geométrico de la forma". Cada eje representa un parámetro geométrico del modelo, que es un rasgo morfológico del organismo de interés (McGhee, 2006; Budd, 2021). Una vez que se obtienen los valores de los parámetros a través de un proceso de medición del espécimen, estos valores pueden ser mapeados en el morfoespacio. Gracias a las simulaciones computacionales del modelo, es posible visualizar todo el espectro de formas biológicas existentes y no existentes, convirtiendo a los morfoespacios en una herramienta crucial para explorar las limitaciones evolutivas y la disparidad en los procesos de macroevolución (Foote, 1997; McGhee, 2006; Erwin, 2007; Budd, 2021).

Es importante resaltar la diferencia entre los morfoespacios empíricos y los morfoespacios teóricos, ya que ambos abordan el estudio de la forma de los organismos, pero de manera fundamentalmente distinta, como lo aborda McGhee (1991). Los morfoespacios empíricos se generan a partir de mediciones y métodos estadísticos multivariados de los organismos, mostrando únicamente las variaciones morfológicas de los ejemplares estudiados. En cambio, los morfoespacios teóricos se construyen mediante un modelo matemático que representa todas las formas geoméricamente posibles. Una diferencia adicional es la dimensionalidad inestable y variable del morfoespacio empírico, la cual está determinada por el tamaño de la muestra y el tipo de morfologías estudiadas. En contraste, la dimensionalidad del morfoespacio teórico está definida por los parámetros del modelo, siendo independiente del muestreo de organismos.

Los morfoespacios teóricos pueden ser aplicados a cualquier forma biológica de interés. McGhee (2006) propone y estandariza el procedimiento para llevar a cabo un análisis adecuado. Este proceso abarca la creación, exploración y análisis de las formas dentro de un morfoespacio, el cual se resume en cinco etapas que se describen a continuación.

Propuesta del modelo matemático de la forma. El enfoque del modelo puede ser geométrico, en el cual se simula la forma, o morfogenético, si se busca simular el crecimiento. En el primer caso, que es el enfoque relevante para este trabajo, se construye un modelo con reglas que permiten la reproducción de diversas formas, todas basadas en principios geométricos dentro de un marco matemático que utiliza elementos como funciones, algoritmos, ecuaciones paramétricas o ecuaciones diferenciales (Dera *et al.*, 2008). En casos particulares, se pueden utilizar modelos teóricos basados en una lógica combinatoria de caracteres discretos (Thomas y Reif, 1993).

Simulación de la forma mediante el cambio en el valor de los parámetros. En esta etapa se analiza el cambio en la forma biológica al modificar teóricamente los valores de los parámetros. La definición precisa de los parámetros del modelo es crucial para construir los morfoespacios teóricos, ya que el número de parámetros determinará la dimensionalidad del morfoespacio (McGhee, 1999). Asimismo, una definición matemática sencilla e ingeniosa facilitará la posterior medición de estos parámetros en el organismo real.

Construcción del morfoespacio teórico. Los parámetros del modelo matemático se establecen como las dimensiones del morfoespacio teórico. Con este enfoque, se examina el espectro de formas generadas por la combinación sistemática de los valores de estos parámetros y se seleccionan aquellos parámetros que representen la mayor variación posible en la forma biológica de interés.

Medir y mapear el espectro de las formas existentes en el morfoespacio teórico. Los valores de los parámetros se obtienen a partir de las mediciones en los organismos reales. Si los parámetros propuestos no se pueden medir en los ejemplares, se debe replantear el modelo geométrico con el fin de que sea aplicable. Los valores medidos se mapean en el morfoespacio teórico, y se identifican las regiones de las formas existentes dentro de toda la posibilidad de morfologías teóricas.

Análisis del significado de las formas existentes y no existentes en el morfoespacio teórico. En esta última etapa se examina la distribución de formas en el morfoespacio teórico en términos de su funcionalidad, adaptación, ecología o morfogénesis. Es importante destacar que la presencia de formas reales en el morfoespacio no indica directamente un significado evolutivo, pero ofrece una herramienta para generar y evaluar hipótesis sobre los procesos que influyen en las formas existentes e inexistentes en el morfoespacio.

En comparación con los análisis de morfometría geométrica, el campo de la morfología teórica ha sido explorado en menor medida en estudios biológicos. Sin embargo, se han desarrollado exitosamente morfoespacios teóricos en algunos grupos, destacando los estudios de ammonoideos (Contreras-Figueroa *et al.*, 2019) plantas (Niklas, 1999), braquiópodos (McGhee, 1980), foraminíferos (Tyszka y Topa, 2005), briozoarios (Raup *et al.*, 2006), erizos de mar (Raup, 1968), líquenes (Sumner, 2001), inclusive también en vertebrados como el caso de pelvis de arcosaurios (Rasskin-Gutman y Buscalioni, 2001).

Desde los trabajos pioneros de Raup, la concha de los moluscos ha sido uno de los morfoespacios teóricos más estudiados y de mayor interés (Dera *et al.*, 2008). Su geometría simple y matemáticamente elegante, así como la amplia diversidad de tipos de conchas facilitan su estudio mediante este enfoque. Debido a ello, se han propuesto distintos modelos matemáticos para analizar la forma teórica de la concha. En el siguiente apartado se describirán aquellas investigaciones que han explorado el campo de la morfología teórica con conchas de moluscos.

1.1.3. Antecedentes: modelos de conchas de moluscos

La belleza geométrica en espiral de las conchas de los moluscos y su relación con la espiral logarítmica ha despertado el interés de biólogos, matemáticos y artistas durante siglos. Descartes fue el primero en reconocer la espiral logarítmica en 1638 y, 20 años después, el matemático Christopher Wren señaló su relación con las conchas de moluscos (Whiteside, 1960). Sin embargo, la modelización matemática formal de las conchas de moluscos comenzó con Henry Moseley en el siglo XIX (Moseley, 1838) y, posteriormente, en un contexto de morfología más general, Ernst Haeckel discutió la ciencia de las formas biológicas de una manera sistemática (Porges *et al.*, 2019).

Casi un siglo después, D'Arcy Thompson, siguiendo el enfoque geométrico de Moseley, demostró que las diferencias morfológicas en las conchas pueden explicarse mediante la variación de tres parámetros: el ángulo constante de la espiral, la relación de anchura entre vueltas sucesivas y la relación de las tasas de crecimiento de los bordes externo e interno (Thompson, 1917). Además, introdujo el concepto de curva generadora: "Se puede imaginar como la superficie de cualquier concha, generada mediante la revolución alrededor de un eje fijo de una curva cerrada que, al permanecer siempre geoméricamente similar a sí misma, aumenta continuamente sus dimensiones [...]" (Thompson, 1917, Capítulo 11). Estas observaciones marcaron el inicio de los estudios morfológicos consecuentes. Inspirado en el trabajo de D'Arcy Thompson y con la ayuda de gráficos por computadora, David Raup (Raup, 1961b, 1962; Raup y Michelson, 1965) sentó las bases para la morfología teórica moderna para investigar los procesos de biodiversidad y los patrones evolutivos.

Las ideas de Thompson y Raup han ejercido una notable influencia en los modelos geométricos de conchas desarrollados por morfólogos y paleontólogos, tanto dentro como fuera del ámbito de la morfología teórica. Cada modelo matemático ha surgido a partir de la definición de parámetros específicos para abordar problemas morfológicos particulares. Independientemente de su construcción matemática, la mayoría de estos modelos comparten características geométricas que permiten comparaciones entre ellos. Una revisión completa de los modelos de conchas propuestos hasta el año 2008 se puede encontrar en las revisiones de Dera y colaboradores (Dera *et al.*, 2008), así como en el trabajo de Stone (Stone, 1996). Este tipo revisiones son un punto de partida útil para identificar los principios fundamentales entre los modelos propuestos, así como una herramienta para definir nuevos modelos teóricos (Dera *et al.*, 2008), como el propuesto en este trabajo. Como parte de la revisión bibliográfica, se realiza un análisis de cluster con el fin de resumir los principales antecedentes de los modelos de conchas desde Moseley (1838) hasta la actualidad. La versión completa y detallada de esta revisión se encuentra disponible en Anexos.

En el contexto de la morfología teórica, David M. Raup desarrolló el primer morfoespacio teórico para conchas de moluscos (Raup, 1966). La idea fundamental del modelo de Raup se basa en la autosimilaridad de la espiral logarítmica y de la curva generadora (que corresponde a la apertura de la concha), donde ambas se localizan dentro de un sistema de coordenadas fijas que considera un eje de enrollamiento.

Siguiendo esta idea geométrica, se han propuesto otros modelos que conservan un crecimiento isométrico en la concha (Vermeij, 1971; Kohn y Riggs, 1975; Lovtrup y Lovtrup, 1988; Cortie, 1989), así como otros que realizan modificaciones para generar un crecimiento alométrico en la concha, con cambios en las proporciones a lo largo del enrollamiento (McGhee, 1980; Hutchinson, 1989; Stone, 1995; Tursch, 1997; Swan, 2015; Okabe y Yoshimura, 2017).

El modelo del tubo en crecimiento (“*growing tube model*”) es una construcción geométrica distinta propuesta por Okamoto (Okamoto, 1988), que ha sido empleada para lograr una representación más precisa de la forma de la concha. Este enfoque se basa en el uso de la geometría diferencial para describir una sección transversal circular (el borde en crecimiento del manto) en un sistema de referencia móvil determinado por el marco de Frenet. A partir de esta idea, se han desarrollado varios modelos dinámicos que se centran en la reconstrucción de la morfogénesis de las conchas (Ackerly, 1989; Savazzi, 1990; Rice, 1998; Hammer y Bucher, 2005; Urdy *et al.*, 2010; Moulton *et al.*, 2012; Pappas y Miller, 2013; Chirat *et al.*, 2021, entre otros).

Los parámetros de estos modelos dinámicos representan el proceso de acreción de la apertura en cada etapa de crecimiento, el cual puede tener una relación biológica como se observa, por ejemplo, en el patrón de expresión genética en Shimizu *et al.* (Shimizu *et al.*, 2013). A pesar de su importancia y significado morfogenético, los modelos de tubo en crecimiento rara vez se utilizan en estudios empíricos, principalmente debido a la complejidad de medir y estimar sus parámetros en conchas reales. Se han propuesto algunas metodologías innovadoras para abordar este desafío. Por ejemplo, en Noshita (2014), Noshita y colaboradores (2016) y en Liew y Schilthuizen (2016) se desarrolló un método para cuantificar los parámetros del modelo de tubo en crecimiento a partir de escáneres CT 3D e imágenes bidimensionales de conchas, aunque su aplicabilidad se encuentra limitada a gasterópodos enrollados.

Otro conjunto de modelos matemáticos reconstruye la superficie de la concha utilizando un sistema de referencia tanto fijo como móvil. El sistema de coordenadas fijo corresponde a un espacio tridimensional donde la espiral logarítmica gira alrededor del eje z o eje de enrollamiento. Por otro lado, el sistema de referencia no fijo se establece mediante el marco de Frenet, que se define por los vectores unitarios tangente, normal y binormal a la curva de la espiral. Este marco móvil permite incorporar la curva generadora en el modelo, definiendo una orientación específica en cada punto a lo largo de la espiral logarítmica.

Dicha construcción geométrica que emplea simultáneamente sistemas de coordenadas fijos y móviles fue introducida por Illert (1989), y posteriormente fue adoptada por Fowler *et al.* (1992), quien modeló conchas realistas, incorporando detalles como ornamentación y patrones de pigmentación. Estos trabajos proponen un modelo integral y bien definido; sin embargo, su utilidad se limita al propósito de visualización de imágenes debido a la falta de una metodología formal para medir ejemplares (Prusinkiewicz y Fowler, 2009). No obstante, Ashline y colaboradores (2009) presentan un método para determinar los parámetros del modelo de Fowler *et al.* (1992) en conchas. Sin embargo, este método se restringe exclusivamente a conchas helicoidales y además requiere la obtención de datos de cada una de las aperturas en las secciones transversales, lo que representa un desafío en numerosos especímenes.

1.2. Planteamiento del problema y objetivo

Teóricamente, todos los modelos mencionados en la sección anterior pueden generar morfoespacios n -dimensionales con sus n parámetros propuestos. Sin embargo, en la práctica, la disponibilidad de morfoespacios visualizables en los que se puedan observar todas las formas teóricas de conchas es limitada; algunas excepciones se encuentran en McGhee (1980), Okamoto (1988), Ackerly (1989) y Okabe y Yoshimura (2017). Además, el uso empírico de modelos teóricos con un sistema de referencia móvil está principalmente restringido por la falta de un método práctico para estimar directamente los valores de los parámetros teóricos en los ejemplares. Algunos enfoques específicos para conchas helicoidales se han

propuesto en Ashline *et al.* (2009), Noshita *et al.* (2016) y Liew y Schilthuizen (2016), sin embargo, estos enfoques también presentan limitaciones y desafíos propios (ver subsección 1.1.3).

En este capítulo se presenta la propuesta del modelo geométrico y del enfoque metodológico para cuantificar diversas morfologías de conchas a través de morfoespacios teóricos. Se pretende que esta propuesta se destaque por su metodología sencilla y estandarizada, que permita obtener los parámetros teóricos y la orientación del eje de enrollamiento en conchas reales. Además, se busca generar morfoespacios teóricos que sean visualmente apropiados y que resulten útiles para diversas clases de moluscos. El modelo geométrico presentado en este capítulo se encuentra publicado en Contreras-Figueroa y Aragón (2023). En este artículo se encuentra disponible el código desarrollado para cuantificar y modelar las conchas de moluscos que se describen en la siguiente sección.

Con el propósito de evaluar la capacidad del modelo propuesto para reconstruir una amplia variedad de morfologías, se utilizan ejemplares de conchas fósiles de las clases más diversas: Gasteropoda, Cephalopoda y Bivalvia, seleccionando ejemplos representativos de la diversidad morfológica que tienen los moluscos con conchas. Dicha diversidad los convierte en un objeto de estudio relevante en el ámbito de la evolución por parte de la comunidad paleontológica.

Dada la marcada variación morfológica entre las clases Gasteropoda, Cephalopoda y Bivalvia, se propone una metodología específica para obtener los parámetros teóricos en cuatro grupos morfológicos de conchas:

- Helicoidales: conchas con un desplazamiento vertical a lo largo del eje de enrollamiento.
- Planiespirales: conchas con enrollamiento en un solo plano, sin desplazamiento vertical.
- Valvas: conchas enrolladas pero lateralmente comprimidas con una forma convexa.
- Cónicas: conchas rectas sin enrollamiento evidente.

Es importante destacar que estos grupos morfológicos no representan directamente los grupos taxonómicos, ya que una misma clase puede presentar diferentes tipos de morfologías. Por ejemplo, la mayoría de los gasterópodos corresponden a conchas helicoidales, sin embargo algunas familias desarrollan morfologías de de tipo valvas, como las lapas de la familia Fissurellidae.

Las metodologías propuestas en la siguiente sección permitirán demostrar que el mismo modelo ofrece una representación precisa de las conchas reales, a pesar de la disparidad morfológica presente en los moluscos. Se espera que el modelo propuesto, junto con los morfoespacios teóricos generados, se conviertan en una herramienta valiosa para futuras investigaciones sobre los procesos de desarrollo y evolución que han dado origen a la diversidad observada en las conchas de los moluscos.

1.3. Metodología

1.3.1. Propuesta del modelo teórico

El modelo propuesto se basa en varias investigaciones pioneras que emplean superficies paramétricas y un sistema de referencia fijo y móvil, expuestas en la sección 1.1.3. Es importante destacar que la construcción matemática del modelo presenta similitudes con los trabajos de Illert (1989) y Fowler *et al.* (1992). Sin embargo se diferencia de estos modelos al aplicar la formación de ápice en la concha, en la propuesta de matrices de rotación y en las definiciones de parámetros que son sustancialmente diferentes. En esta sección se presenta el modelo geométrico que sustenta la propuesta de morfología teórica para conchas de moluscos de este trabajo.

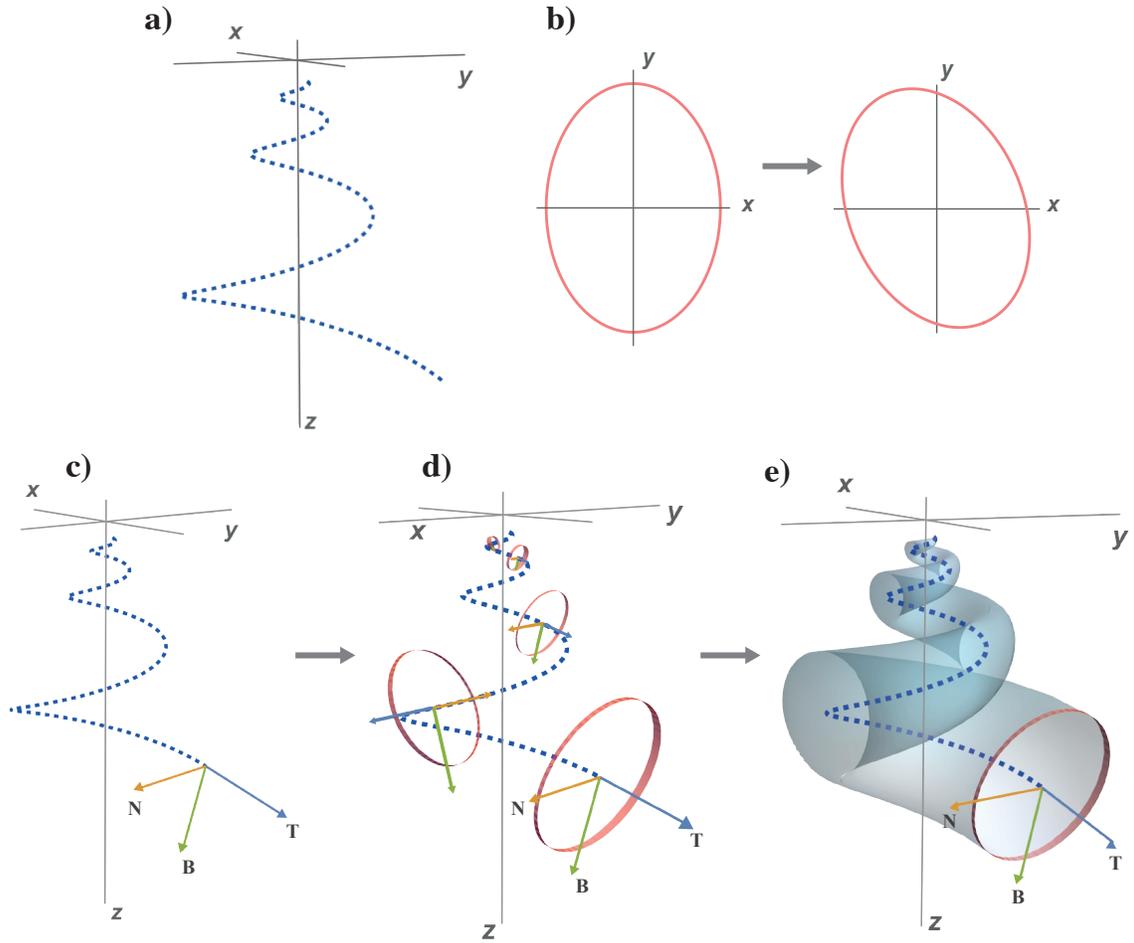


Figura 1.2: Representación gráfica de los elementos del modelo matemático propuesto: (a) espiral logarítmica tridimensional en un sistema de coordenadas fijas; (b) curva generadora elíptica y su rotación en el plano $x - y$; (c) sistema de referencia de Frenet $\{\vec{T}, \vec{N}, \vec{B}\}$ en la espiral logarítmica; (d) movimiento de la curva generadora a lo largo de la espiral logarítmica utilizando el sistema de referencia de Frenet como sistema de referencia móvil; y (e) modelo geométrico final de la concha.

De manera concisa, el modelo se compone principalmente de dos términos, que pueden expresarse como:

$$\vec{\lambda}(t) = \vec{\gamma}(t) + \vec{C}(t), \quad (1.1)$$

donde:

1. $\vec{\gamma}(t)$ es la curva de la espiral logarítmica que se envuelve alrededor del eje z , al cual se le denomina eje de enrollamiento (Fig. 1.2a). Esta curva está definida por

$$\vec{\gamma}(t) = e^{bt}(d \sin t, d \cos t, z), \quad (1.2)$$

donde b es la tasa de expansión, d es la distancia horizontal al eje de enrollamiento y z es la distancia al plano $x - y$, es decir la traslación vertical.

2. $\vec{C}(t, \theta)$ es la curva generadora que, al desplazarse a lo largo de $\vec{\gamma}(t)$, genera una superficie que representa el modelo de la concha de molusco. Esta curva generadora corresponde a la apertura de la concha, cuyo tamaño aumenta a medida que avanza a lo largo de $\vec{\gamma}(t)$. La ecuación de la curva generadora se obtiene mediante el proceso descrito a continuación.

La apertura se representa mediante una elipse (Fig. 1.2b), ya que de manera general la forma de la apertura de muchas conchas puede aproximarse a esta figura geométrica. En un sistema de coordenadas bidimensional fijo, su ecuación paramétrica es la siguiente,

$$(a \sin \theta, -\cos \theta), \quad (1.3)$$

donde $0 \leq \theta < 2\pi$, y a representa la relación entre el eje mayor y el eje menor. Para describir mejor algunos especímenes, la elipse (1.3) puede ser rotada por un ángulo ϕ (Fig. 1.2b):

$$(a \sin \theta \cos \phi + \cos \theta \sin \phi, a \sin \theta \sin \phi - \cos \theta \cos \phi). \quad (1.4)$$

Debido a que esta apertura se mueve a lo largo de $\vec{\gamma}(t)$, es necesario describir esta elipse rotada en un sistema de coordenadas móvil, por lo que se utiliza el marco de Frenet en $\vec{\gamma}(t)$ (Figura 1c), que corresponde a los vectores unitarios mutuamente ortogonales $\{\vec{T}, \vec{N}, \vec{B}\}$, donde $\vec{T}(t)$, $\vec{N}(t)$ y $\vec{B}(t)$ son el campo de vectores formado por la tangente, la normal y la binormal de $\vec{\gamma}(t)$, respectivamente (Gray *et al.*, 2006). Para $\vec{\gamma}(t)$ estos vectores se definen como:

$$\vec{T}(t) = \frac{(d(b \sin(t) + \cos(t)), d(b \cos(t) - \sin(t)), -bz)}{\sqrt{(b^2 + 1)d^2 + b^2z^2}}, \quad (1.5)$$

$$\vec{N}(t) = \frac{(b \cos(t) - \sin(t), -b \sin(t) - \cos(t), 0)}{\sqrt{b^2 + 1}}, \quad (1.6)$$

$$\vec{B}(t) = \frac{(bz(b \sin(t) + \cos(t)), bz(b \cos(t) - \sin(t)), d(b^2 + 1))}{\sqrt{(b^2 + 1)((b^2 + 1)d^2 + b^2z^2)}}. \quad (1.7)$$

Dentro de este marco móvil, la ecuación de la elipse (1.4) ubicada en el plano $\vec{N} - \vec{B}$ se convierte en:

$$(a \sin \theta \cos \phi + \cos \theta \sin \phi) \vec{N}(t) + (a \sin \theta \sin \phi - \cos \theta \cos \phi) \vec{B}(t). \quad (1.8)$$

La inclinación de la apertura con respecto al eje z (el eje de enrollamiento) también es un elemento importante a considerar, ya que se ha sugerido que tiene aspectos funcionales y ecológicos notables (Vermeij, 1995). Si ψ denota el ángulo de rotación alrededor del eje \vec{B} en el marco de Frenet, la rotación de la ecuación (1.8) genera

$$R_{\vec{B}}(\psi) \left[(a \sin \theta \cos \phi + \cos \theta \sin \phi) \vec{N}(t) + (a \sin \theta \sin \phi - \cos \theta \cos \phi) \vec{B}(t) \right], \quad (1.9)$$

donde

$$R_{\vec{B}}(\psi) = \begin{pmatrix} \cos(\psi) & -\sin(\psi) & 0 \\ \sin(\psi) & \cos(\psi) & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \quad (1.10)$$

Finalmente, cabe considerar que al moverse a lo largo de $\vec{\gamma}(t)$, la elipse (1.8) tiende a aumentar su tamaño de manera exponencial como $a_0 e^{bt}$, donde el parámetro b se denomina tasa de expansión y a_0 es el tamaño inicial de la apertura (Fig. 1.2d). Esta construcción geométrica genera un modelo de concha incompleto en el área apical, debido a que tiene una apertura inicial de a_0 . Sin embargo, por conveniencia en la visualización, se ha realizado una modificación que incluye un factor dependiente de t para permitir el cierre del ápice de la concha. Con esta modificación, la forma final de la curva generadora $\vec{C}(t, \theta)$ es

$$\begin{aligned} \vec{C}(t, \theta) = & \left(e^{bt} - \frac{1}{t+1} \right) R_{\vec{B}}(\psi) [(a \sin \theta \cos \phi + \cos \theta \sin \phi) \vec{N}(t) \\ & + (a \sin \theta \sin \phi - \cos \theta \cos \phi) \vec{B}(t)]. \end{aligned} \quad (1.11)$$

Nótese que si se desea tener un tamaño de apertura diferente de cero, se puede lograr seleccionando un valor apropiado de $t > 0$. En resumen, la ecuación del modelo que determina la superficie final de la concha (Fig. 1.2e) es:

$$\begin{aligned} \vec{\lambda}(t) = & e^{bt}(d \sin t, d \cos t, z) + \left(e^{bt} - \frac{1}{t+1} \right) R_{\vec{B}}(\psi) \\ & \times \left[(a \sin \theta \cos \phi + \cos \theta \sin \phi) \vec{N}(t) + (a \sin \theta \sin \phi - \cos \theta \cos \phi) \vec{B}(t) \right]. \end{aligned} \quad (1.12)$$

1.3.2. Parámetros del modelo teórico

La ecuación paramétrica del modelo de la concha (1.12) incluye seis parámetros adimensionales: b , d , z , a , ϕ y ψ . Las variaciones en los valores de estos parámetros serán determinantes para los cambios morfológicos en la concha de los moluscos y para la construcción de los morfoespacios teóricos. A continuación se describe cada uno de los parámetros junto con su rango teórico de valores. El efecto de cada uno de estos parámetros en la forma de la concha se muestra de manera esquemática en la Figura 1.3.

- b Tasa de expansión de la vuelta. Indica la proporción con la que la espiral $\vec{\gamma}(t)$ y, por ende, la curva generadora $\vec{C}(t, \theta)$ de la concha se expanden, en otras palabras, este parámetro refleja el incremento del tamaño de la vuelta y la curva generadora con respecto a la vuelta anterior. Su rango va desde 0 hasta ∞ , donde $b = 0$ genera la superficie de un toro y $b \rightarrow \infty$ produce una concha recta.
- d Distancia horizontal desde $\vec{\gamma}(t)$ hasta el eje de enrollamiento. Este parámetro representa la distancia horizontal a lo largo del plano $x - y$. Su rango es de 0 a ∞ , donde $d \rightarrow \infty$ indica una concha infinitamente expandida.
- z Desplazamiento vertical de $\vec{\gamma}(t)$ a lo largo del eje de enrollamiento. Se define como la distancia vertical desde $\vec{\gamma}(t)$ hasta el plano $x - y$. Este parámetro determina el desplazamiento vertical de la espiral y puede tomar valores desde $-\infty$ hasta ∞ . Un valor positivo de z indica un enrollamiento dextrógiro, mientras que un valor negativo produce un enrollamiento levógiro. Para conchas planispirales (sin enrollamiento en el eje vertical), el valor de z es igual 0.
- a Forma de la apertura dada por la relación entre los ejes mayor y menor de la elipse. Este parámetro define la forma de la curva generadora, siendo su rango de 0 a ∞ , donde $a < 1$ representa una forma de apertura estrecha, $a = 1$ indica una apertura circular y $a > 1$ corresponde a una forma ensanchada.
- ϕ Ángulo de inclinación inicial de la apertura de la concha. Este parámetro corresponde a la rotación de la curva generadora antes de ubicarse dentro del marco de Frenet (1.4). Su rango de valores va desde 0 hasta π , donde $\theta = \pi$ representa la configuración inicial.
- ψ Ángulo de rotación alrededor del eje \vec{B} en el marco móvil de Frenet. Este parámetro se define con la matriz de rotación (1.10) que es aplicada a la binormal del marco de Frenet (1.9). Para evitar la invaginación, el rango de ψ es de 0 a $\frac{\pi}{2}$.

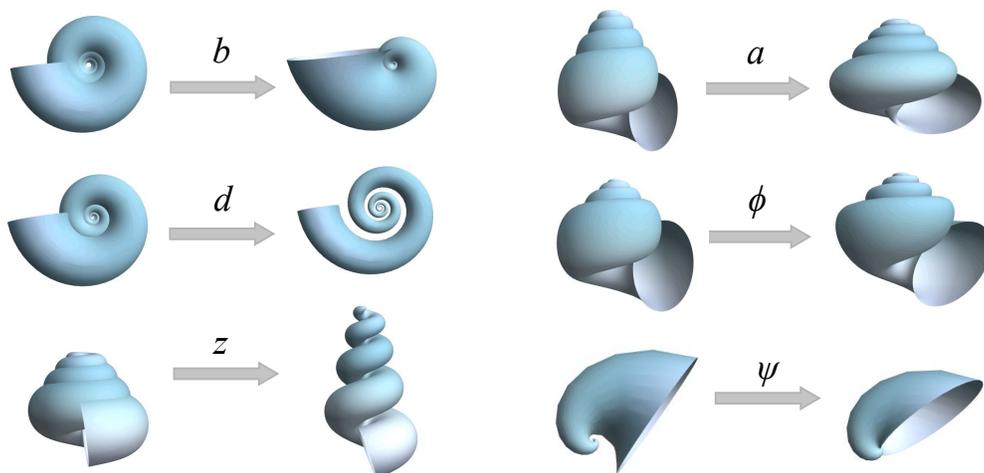


Figura 1.3: Descripción gráfica del efecto de la variación en los parámetros del modelo matemático propuesto. La flecha señala un aumento en el valor del parámetro.

El modelo matemático propuesto en este estudio puede modificarse para generar estructuras morfológicas adicionales en las conchas, incluyendo características como ornamentaciones y diferentes formas de aperturas. Sin embargo, al agregar estas características, es necesario aumentar el número de parámetros y por ende las dimensiones de los morfospacios teóricos. En el último apartado de esta sección se describen tres parámetros adicionales que resultan útiles en caso de que se requiera modelar ornamentaciones o el desplazamiento de la apertura con respecto al eje de enrollamiento, siendo esta última una característica común en los bivalvos. Es importante tener en cuenta que los morfospacios teóricos presentados en este capítulo se limitan a los seis parámetros mencionados en este apartado, con la finalidad de que el modelo tenga una aplicación práctica.

1.3.3. Estimación de parámetros en ejemplares

En el estudio de morfospacios de conchas de moluscos, resulta fundamental estimar los valores de los parámetros teóricos mediante mediciones realizadas en especímenes reales. En este apartado, se proponen las metodologías para obtener la estimación empírica de cada uno de los seis parámetros. La obtención de los valores de cada uno de los parámetros en los ejemplares se logra de manera sencilla mediante la toma de dos medidas lineares o angulares para cada uno de ellos.

Es importante resaltar que para realizar estas mediciones de manera precisa, es necesario contar con la correcta alineación de la concha, la cual se logra mediante la identificación del eje de enrollamiento. Por lo tanto, en primer término, se describen las metodologías para calcular el eje de enrollamiento teórico de un espécimen determinado, teniendo en cuenta las diferentes morfologías de conchas: helicoidal, planiespiral y valvas.

Parámetro b

Este parámetro dicta la forma general de la concha, ya que define la tasa de crecimiento tanto de la espiral logarítmica (1.2) como de la apertura o curva generadora (1.11). La tasa de expansión b se puede calcular midiendo la longitud de dos segmentos $\overrightarrow{P_1P_2}$ y $\overrightarrow{Q_1Q_2}$, con magnitudes $p = \|\overrightarrow{P_1P_2}\|$ y $q = \|\overrightarrow{Q_1Q_2}\|$, respectivamente, medidos en vueltas contiguas. Es decir, si p se mide en un valor dado de t , entonces q se mide en $t + 2\pi$ (Fig.1.4). En coordenadas polares, a partir de la ecuación de la espiral

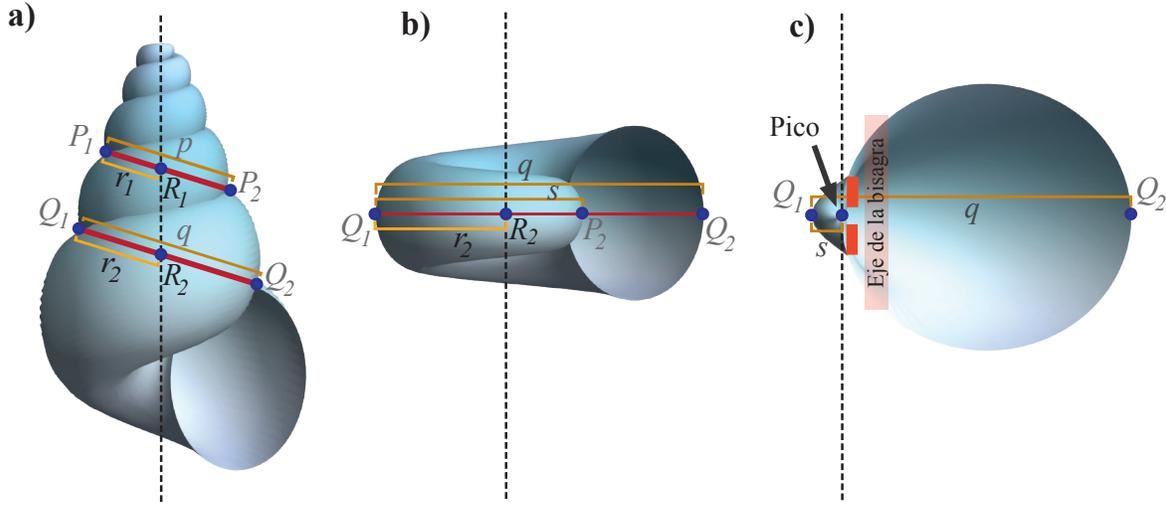


Figura 1.4: Medidas requeridas para obtener el parámetro b y el eje de enrollamiento en conchas helicoidales (a), planispirales (b) y valvas (c). La línea vertical punteada representa el eje de enrollamiento.

logarítmica, tenemos que $P_1 = e^{bt}$, $P_2 = e^{b(t+\pi)}$, $Q_1 = e^{b(t+2\pi)}$ y $Q_2 = e^{b(t+3\pi)}$, y a partir de las propiedades de la espiral logarítmica, se puede demostrar que:

$$\frac{q}{p} = \frac{Q_2}{P_2} = \frac{e^{b(t+2\pi)}}{e^{bt}} = e^{2\pi b}$$

Al aplicar el logaritmo en ambos lados, se obtiene

$$b = \frac{\log(q) - \log(p)}{2\pi}. \quad (1.13)$$

Para las conchas helicoidales, en la Figura 1.4 se presentan diversos métodos para medir las distancias p y q . Es importante destacar que, en el caso de las conchas planispirales y valvas, el punto P_1 no es visible debido a que queda cubierto por las vueltas anteriores durante el enrollamiento en el plano $x - y$. No obstante, es posible obtener la distancia $s = \|\overrightarrow{P_2 Q_1}\|$ (Fig. 1.4b-c), debido a que estos dos puntos están separados por medio de una vuelta. La ecuación para el parámetro b en las conchas planispirales es $b = \frac{\log(q) - \log(s)}{\pi}$. En el caso de las conchas con morfología de valva, la distancia s suele ser tan pequeña que el punto P_2 coincide generalmente con la estructura antómica del pico en el umbo de la concha.

Es importante considerar que el parámetro b puede requerir consideraciones adicionales cuando los especímenes no están bien conservados o están incompletos; para abordar esta cuestión, se sugiere revisar la siguiente subsección relacionada con el eje de enrollamiento. Antes de describir las metodologías para calcular los demás parámetros del modelo, es importante explicar cómo se determina la ubicación del eje teórico de enrollamiento en este modelo propuesto. Esto es necesario para lograr una correcta alineación de la concha y, por ende, permitir la medición precisa de los parámetros restantes.

Eje de enrollamiento

Por lo general, resulta difícil determinar la ubicación precisa del eje de enrollamiento en conchas reales (Van Osselaer y Grosjean, 2000). En algunos casos, es posible hacer una aproximación utilizando la columela en los gasterópodos, el eje de la bisagra en los bivalvos o las secciones transversales en los

ammonoideos. A continuación se presentan las metodologías necesarias para inferir teóricamente el eje de enrollamiento de un espécimen en cualquiera de las tres formas generales de conchas con enrollamiento: helicoidal, planiespiral y valvas.

Conchas helicoidales y planiespirales. La posición del eje de enrollamiento se puede estimar y visualizar desde la vista apertural. Las líneas $\overrightarrow{P_1P_2}$ y $\overrightarrow{Q_1Q_2}$ se consideran como la unión de los puntos de sutura de las vueltas consecutivas, como se señala en la Figura 1.4a-b. Teóricamente, el eje de enrollamiento pasa a través de estas dos líneas y las intersecta en los puntos R_1 y R_2 . Por lo tanto, es necesario seguir la siguiente metodología para localizar las posiciones de estos dos puntos.

Si se establece $p = \|\overrightarrow{P_1P_2}\|$, $q = \|\overrightarrow{Q_1Q_2}\|$, $r_1 = \|\overrightarrow{P_1R_1}\|$ y $r_2 = \|\overrightarrow{Q_1R_2}\|$, entonces gracias a las propiedades de la espiral logarítmica se puede establecer que $\frac{p}{r_1} = \frac{q}{r_2}$. Dado que $p = e^{bt} + e^{b(t+\pi)} = e^{bt}(1 + e^{b\pi})$, y $r_1 = e^{bt}$, entonces se obtiene que

$$r_1 = \frac{1}{1 + e^{b\pi}} p$$

De esta manera, r_1 divide a p entre $1 + e^{b\pi}$ y, en consecuencia, r_2 divide a q entre la misma cantidad. Al medir los valores de p y q , podemos determinar los valores de r_1 y r_2 .

Es importante destacar que, aunque las conchas helicoidales requieren dos puntos, R_1 y R_2 , para definir el eje de enrollamiento, para las conchas planiespirales en la vista apertural, basta con un punto (R_2) (Fig. 1.4b). El eje de enrollamiento (línea discontinua en Fig. 31.4) debe ser perpendicular a la línea $\overrightarrow{Q_1Q_2}$; Q_1 y Q_2 son los puntos extremos de la región ventral de la concha planiespiral.

En algunas ocasiones, no es posible calcular el eje de enrollamiento con el método anterior si el espécimen no está bien conservado. Sin embargo, se puede aproximar su ubicación utilizando las características morfológicas de la concha, como la columela o el umbo. En este caso, el parámetro b se puede medir utilizando dos distancias lineales, r_e y r_c , como se muestra en la Figura 1.5a. Ambas distancias se miden desde el eje de enrollamiento aproximado hasta el último punto en el borde externo de la curva generadora, siendo r_c una vuelta menos que r_e (Fig. 1.5a). Con estas mediciones, obtenemos la fórmula $b = (\log r_e - \log r_c)/2\pi$ tanto para las conchas helicoidales como para las conchas planiespirales.

Conchas con morfología de valvas. Este tipo de conchas presentan pocas estructuras anatómicas distinguibles debido a su alta tasa de expansión, lo que genera que las vueltas de la concha no sean claramente evidentes. Para determinar la posición del eje de enrollamiento, se puede utilizar el mismo método que para las conchas planiespirales utilizando los segmentos q y s (Fig. 1.4c). Sin embargo, se ha propuesto que el eje de enrollamiento en las valvas de los bivalvos corresponde al elemento morfológico del pico. Por lo tanto, en lugar de utilizar la ecuación de la espiral logarítmica, es necesario distinguir el ápice del pico y el eje de bisagra de la valva (Fig. 1.4c), los cuales son elementos morfológicos clave para orientar correctamente la concha en un marco de referencia basado en el eje (Edie *et al.*, 2022).

El ápice del pico representa el crecimiento temprano del desarrollo de la concha (Carter *et al.*, 2012), y el eje de bisagra es una línea recta imaginaria definida por el movimiento de las valvas (Cox *et al.*, 1969). Considerando estos dos elementos morfológicos, el eje de enrollamiento se define como la línea que atraviesa el ápice del pico y se orienta a lo largo del eje de bisagra (Fig. 1.4c).

Parámetro d

El parámetro d es una de las variables que se utiliza para definir la espiral logarítmica y representa un factor de escala que desplaza la curva $\vec{\gamma}(t)$ en el plano $x - y$ (1.2). A partir de la ecuación polar $r = de^{bt}$, podemos obtener $d = \frac{r}{e^{bt}}$, donde r es la distancia horizontal desde el eje de enrollamiento hasta $\vec{\gamma}(t)$, ubicada en el centro de la curva generadora (Fig. 1.2e, línea punteada). Esta distancia r no se puede medir directamente en una concha, ya que las estructuras visibles son los extremos de la curva generadora y no la parte interna de la concha. Sin embargo, sabemos que el radio de la curva generadora aumenta exponencialmente como ae^{bt} ; por lo tanto, es necesario incluir el parámetro a , que representa

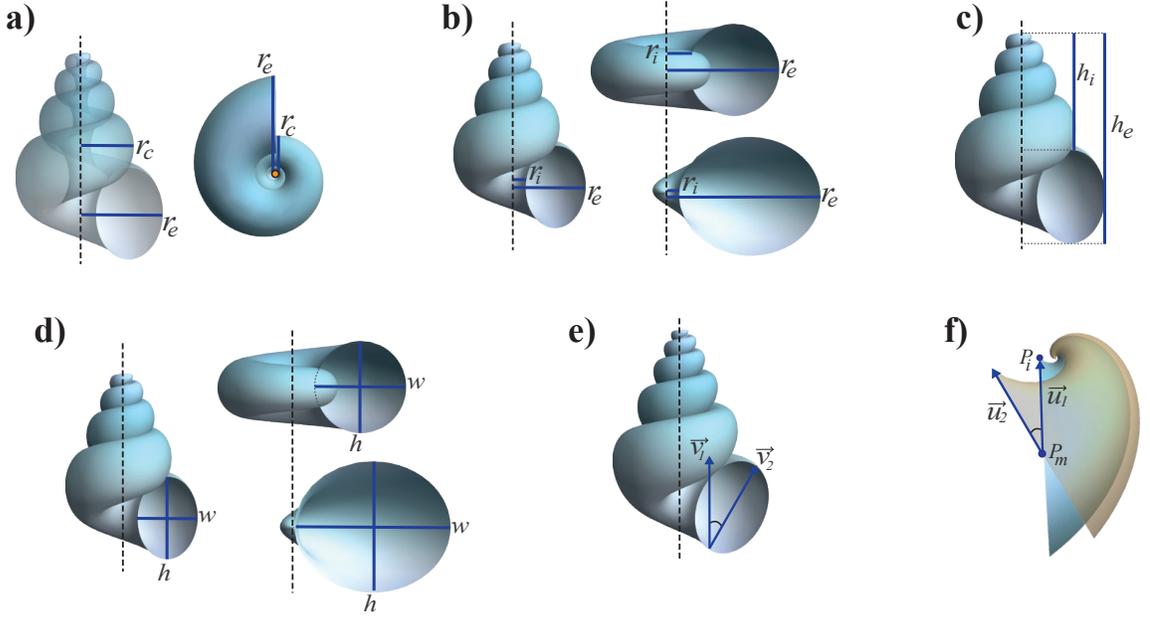


Figura 1.5: Medidas requeridas para calcular: (a) parámetro b , (b) parámetro d , (c) parámetro z , (d) parámetro a , (e) parámetro ϕ y (f) parámetro ψ (el modelo con transparencia de color amarillo corresponde a $\psi = 0$). La línea vertical punteada representa al eje de enrollamiento.

la relación entre los ejes mayor y menor de la elipse, en el cálculo de d . La modificación del ápice de la concha del modelo indica que el tamaño de la apertura aumenta según la fórmula $a \left(e^{bt} - \frac{1}{t+1} \right)$ (1.11); sin embargo, el segundo término entre paréntesis afecta principalmente el crecimiento de la apertura al inicio del crecimiento de la concha, por lo que se puede omitir en el cálculo de d para vueltas posteriores.

Para determinar el valor de la distancia horizontal desde el eje de enrollamiento hasta $\vec{\gamma}(t)$ y el radio de la curva generadora, se pueden utilizar las medidas lineales r_e y r_i tomadas en el espécimen. Ambas distancias se miden en la misma vuelta como se indica en la Figura 1.5b. Con estas medidas se puede obtener la siguiente expresión:

$$r = r_i + \left(\frac{r_e - r_i}{2} \right), \quad (1.14)$$

ya que $ae^{bt} = (r_e - r_i)/2$, entonces

$$e^{bt} = \frac{r_e - r_i}{2a} \quad (1.15)$$

Debido a que $d = r/e^{bt}$, se puede reemplazar (1.14) y (1.15), para conseguir

$$d = \frac{r_i + \left(\frac{r_e - r_i}{2} \right)}{\frac{r_e - r_i}{2}} a = \frac{r_e + r_i}{r_e - r_i} a \quad (1.16)$$

Las mediciones de r_e y r_i pueden realizarse tanto en la vista apertural como en la vista apical de todos los tipos de morfologías de las conchas. Es importante destacar que los parámetros d y a están linealmente relacionados (excepto cuando $a = 1$, lo que indica que la curva generadora es un círculo). Esto implica que los ejemplares reales mapeados (formas posibles) se encuentran en un subespacio del morfoespacio completo. Sin embargo, dado que d y a pueden variar libremente, el morfoespacio teórico entre estos dos parámetros puede visualizarse en su totalidad.

Parámetro z

Al igual que d , el parámetro z se utiliza como factor de escala para $\vec{\gamma}(t)$ a lo largo del eje z , controlando así la distancia vertical a lo largo del eje de enrollamiento (1.2). Por lo tanto, el valor de z se calcula siguiendo el mismo procedimiento que el parámetro d , pero en este caso el eje menor de la elipse tiene un valor establecido de $a = 1$, por lo que el parámetro a no está involucrado en el cálculo del parámetro z . La ecuación de la espiral logarítmica se puede aplicar con una traslación vertical como $r = ze^{bt}$, donde r corresponde a la posición de $\vec{\gamma}(t)$ y e^{bt} es la tasa de expansión. Las distancias h_e y h_i en la Figura 1.5c desempeñan un papel similar a r_e y r_i , utilizados para calcular el parámetro d (Fig. 1.5b). Estas distancias se miden de manera paralela al eje de enrollamiento, desde el ápice de la concha hasta el borde externo de la apertura (h_e) y hasta el borde interno de la apertura (h_i) de la misma vuelta. Siguiendo un procedimiento similar a (1.16), se puede demostrar que

$$z = \frac{r}{e^{bt}} = \frac{h_i + \left(\frac{h_e - h_i}{2}\right)}{\frac{h_e - h_i}{2}} = \frac{h_e + h_i}{h_e - h_i}. \quad (1.17)$$

Es importante destacar que este parámetro sólo es medible en vistas laterales o aperturales de conchas helicoidales donde el enrollamiento vertical es visible. Para conchas planiespirales y conchas similares a las de bivalvos, $z = 0$.

Parámetro a

Este parámetro se define por los cambios en la relación entre el eje mayor y el eje menor de la elipse que conforma la curva generadora (1.3), y se define simplemente como:

$$a = \frac{w}{h}, \quad (1.18)$$

donde w es el ancho de la apertura y h es la altura de la apertura. La altura h es paralela al eje de enrollamiento, mientras que el ancho w es perpendicular al eje de enrollamiento cuando la apertura no está rotada (Fig. 1.5d). Ambas distancias deben medirse en la misma sección de la abertura de la vuelta.

El parámetro a únicamente es visible y medible en la vista apertural de las conchas. Es importante destacar que, en la nomenclatura clásica para conchas planiespirales, la altura de la vuelta corresponde a la distancia perpendicular al eje de enrollamiento y el ancho de la vuelta es la distancia paralela. Sin embargo, para poder comparar fácilmente conchas, las distancias h y w se definen de la misma manera para todas las morfologías de conchas (Fig. 1.5d).

Parámetro ϕ

El parámetro angular ϕ representa la rotación inicial de la apertura de la concha justo antes de que se ubique en el marco de referencia de Frenet (1.4). En un ejemplar, ϕ se puede obtener como el ángulo entre los ejes de enrollamiento y vertical de la curva generadora elíptica. Como se muestra en la Figura 1.5e, para medir este ángulo se requieren dos vectores: el vector que indica la ubicación del eje de enrollamiento \vec{v}_1 , y el vector cuya magnitud define la altura (h) de la apertura de la concha \vec{v}_2 . Una vez que se han medido las coordenadas de estos vectores, se calcula la rotación ϕ de la siguiente manera:

$$\phi = \arccos \frac{\vec{v}_1 \cdot \vec{v}_2}{|\vec{v}_1| |\vec{v}_2|}, \quad (1.19)$$

donde \cdot representa el producto interno euclidiano estándar. La rotación por ϕ sólo es visible y medible en la vista apertural de las conchas.

Parámetro ψ

Este es el segundo parámetro angular utilizado para modificar la orientación de la apertura, especialmente en las conchas de bivalvos. Para calcularlo, es necesario medir dos vectores en el espécimen: \vec{u}_1 y \vec{u}_2 . En un espécimen con apertura rotada ($\psi \neq 0$), los vectores necesarios se definen como se muestra en la Figura 1.5f. El vector \vec{u}_1 tiene su origen en el punto P_m , ubicado en el centro de la apertura, y su extremo en el punto P_i , ubicado en el extremo dorsal de la apertura. El segundo vector, \vec{u}_2 , se calcula teóricamente con su origen en el punto P_m y es paralelo a la apertura cuando $\psi = 0$. Es importante destacar que \vec{u}_2 es paralelo al vector normal $\vec{N}(t)$ del marco de Frenet cuando $\psi = 0$.

A partir de la ecuación (1.6), se observa que la expresión se simplifica si se realiza la medición en la primera vuelta ($t = 2\pi$), obteniendo $\vec{N}(2\pi) = (b, -1)/\sqrt{b^2 + 1}$; por lo tanto, considerando únicamente la orientación del vector, éste se simplifica como $\vec{u}_2 = (b, -1)$. Con estos vectores definidos, el parámetro ψ se calcula como el ángulo entre el vector medido \vec{u}_1 y el vector teórico \vec{u}_2 :

$$\psi = \arccos \frac{\vec{u}_1 \cdot \vec{u}_2}{\|\vec{u}_1\| \|\vec{u}_2\|}. \quad (1.20)$$

Es importante considerar que el vector normal se determina en $t = 2\pi$, por lo que es fundamental enfatizar que el vector \vec{u}_1 debe medirse en una orientación específica en la concha; el punto P_m y el ápice del umbo deben estar en la misma línea vertical en la vista lateral de la concha (Fig. 1.5f).

Medición de parámetros en conchas cónicas

Las conchas cónicas (ortoconas) presentan una morfología recta y desenrollada, por lo que requieren consideraciones específicas al medir los valores de los parámetros. Las diferencias entre los parámetros b y d para las conchas enrolladas y desenrolladas se muestran en la Figura 1.6. Aunque las conchas cónicas son muy diferentes de las conchas enrolladas, es posible reproducir sus formas utilizando el modelo aquí propuesto.

Cuando una concha está desenrollada, se tiene que $z = 0$, por lo tanto, el parámetro b se debe medir de la misma forma que en una concha planispiral o valva. Sin embargo, debido a que las conchas cónicas no tienen vueltas, es decir, $s = 0$ (Fig. 1.4b-c), la ecuación para el parámetro b se redefine como $b = \frac{\log(q) - \log(0)}{\pi}$. La resolución de esta operación indica que b tiene un valor infinito, sin embargo se ha verificado $b > 5$ es suficiente para generar visualmente conchas cónicas utilizando este modelo.

En cuanto al parámetro d , éste se obtiene a partir de la ecuación polar de la espiral logarítmica como $d = \frac{r}{e^{bt}}$. Como era de esperar, para valores grandes de b , el parámetro d tiende a valores muy pequeños. Sin embargo, si se asume que el valor máximo posible del radio de la apertura es R , medido en el extremo del cono (Fig. 1.6b), entonces d se puede expresar como $d = q/R$, donde q es la longitud de la concha. Los parámetros a y ϕ se pueden calcular normalmente como se proponen en la Figura 1.5d-e.

Algunas consideraciones sobre las medidas

Los parámetros propuestos pueden obtenerse mediante simples mediciones lineales, incluso físicamente utilizando un vernier en el espécimen. No obstante, se recomienda utilizar fotografías de los ejemplares para lograr una mayor precisión en las mediciones y facilitar el cálculo de los parámetros. Para ello, se propone seguir la metodología de Callomon (2019) para una correcta alineación de la concha en las vistas apertural, lateral y apical durante la digitalización del ejemplar.

El modelo y los métodos de medición se implementaron en el software *Wolfram Mathematica*, con el fin de calcular automáticamente los ejes de enrollamiento, distancias, vectores y valores de los seis parámetros (b , d , z , a , ϕ y ψ). Los datos de entrada requeridos son las coordenadas de puntos específicos en la concha, que al utilizar métodos de álgebra lineal, se calculan las distancias y ángulos mostrados en

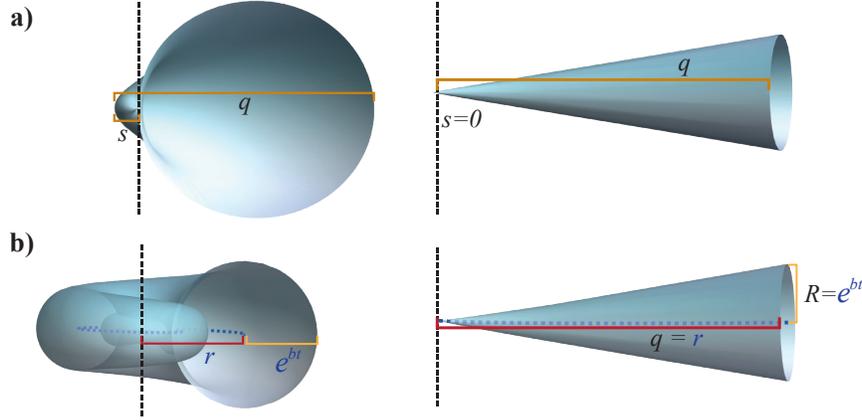


Figura 1.6: Comparación de las medidas necesarias para obtener (a) el parámetro b y (b) el parámetro d en conchas enrolladas y desenrolladas o cónicas.

la Figura 1.4 y 1.5, así como la reconstrucción tridimensional del modelo del ejemplar correspondiente. El archivo de *Mathematica* que contiene las funciones del modelo matemático, las representaciones gráficas, el código y el procedimiento de medición en imágenes digitales para los diferentes grupos morfológicos de conchas está disponible de forma gratuita en <https://github.com/jlaragonvera/Mathematica-Notebooks>.

Parámetros adicionales

Dado el interés por construir morfoespacios teóricos prácticos, es importante seleccionar correctamente la cantidad de parámetros. Este primer capítulo está enfocado en los seis parámetros descritos anteriormente (b, d, z, a, ϕ, ψ) para modelar y generar morfoespacios teóricos. No obstante, la estructura matemática del modelo puede adaptarse para incorporar parámetros adicionales.

A modo de ejemplo, se describen tres parámetros adicionales que están relacionados con la ornamentación de la concha y el desplazamiento de la apertura con respecto al eje de enrollamiento. Con la presentación de estos parámetros adicionales se demuestra la capacidad del modelo geométrico para modificarse y simular características morfológicas específicas de las conchas que así lo requieran.

Ornamentaciones en la curva generadora. El parámetro n se puede utilizar para producir ornamentación a lo largo de la curva generadora. Éste se describe por la función senoidal: $1 + 0.1 \sin(n\theta)$, donde n es el número de crestas de la función ondulatoria sin (Fig. 1.7a). La ecuación paramétrica de la curva generadora con esta modificación es:

$$\vec{C}(t, \theta) = \left(e^{bt} - \frac{1}{t+1} \right) R_{\vec{B}}(\psi) [(a \sin \theta \cos \phi + \cos \theta \sin \phi) (1 + 0.1 \sin(n\theta)) \vec{N}(t) + (a \sin \theta \sin \phi - \cos \theta \cos \phi) (1 + 0.1 \sin(n\theta)) \vec{B}(t)]. \quad (1.21)$$

El valor de referencia 0.1 se puede ajustar para modelar la amplitud de la onda y determinar la profundidad de la corrugación. Este parámetro es aplicable a cualquier morfología de concha; sin embargo, comúnmente los bivalvos presentan este tipo de ornamentación, como las costillas radiales.

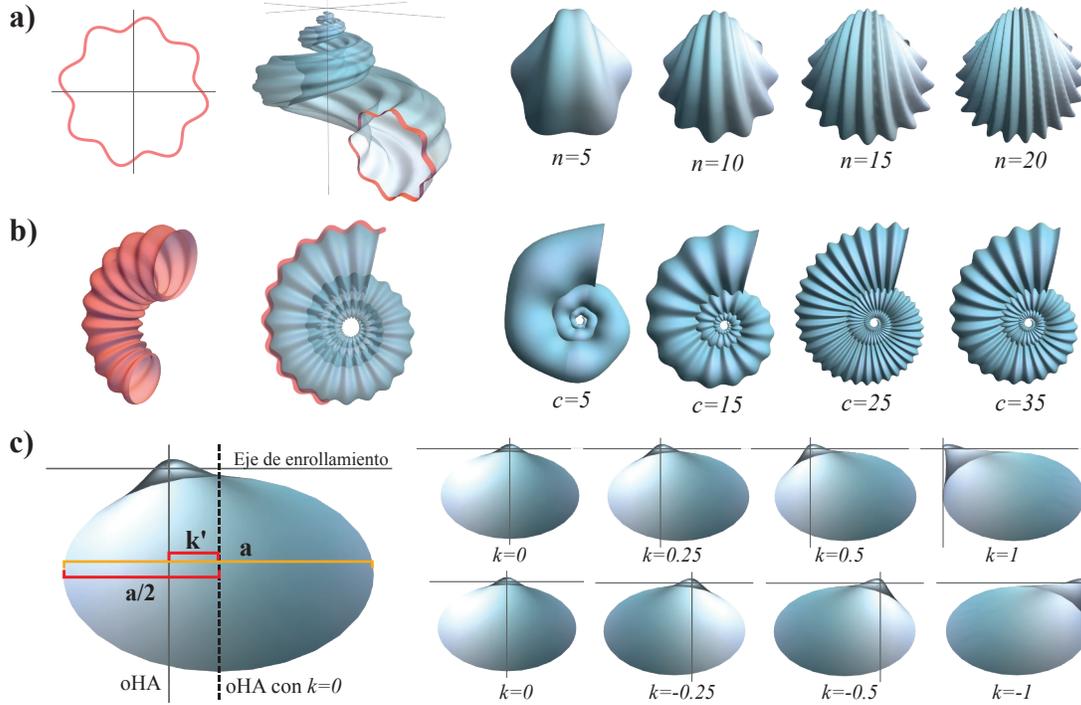


Figura 1.7: Representación gráfica de los parámetros adicionales: (a) parámetro n (oscilación en la curva generadora), (b) parámetro c (oscilación en el radio de la curva generadora) y (c) parámetro k (desplazamiento de la apertura). Se muestran ejemplos de la modificación morfológica de la concha cuando los valores de los parámetros cambian. En (c), *oHA* representa el eje ortogonal de la bisagra en bivalvos.

Ornamentaciones por la oscilación del radio de la curva generadora. Se puede introducir otro tipo ornamentación semejante a las costillas por medio de un cambio oscilatorio en el radio de la curva generadora. Utilizando el parámetro c que representa la frecuencia de una función senoidal dependiente del número de vueltas t . Esto genera una corrugación a lo largo de la superficie de la concha (Fig. 1.7b), y la ecuación de la curva generadora se modifica de la siguiente manera:

$$\vec{C}(t, \theta) = (1 + 0.1 \sin(ct)) \left(e^{bt} - \frac{1}{t+1} \right) R_{\vec{B}}(\psi) [(a \sin \theta \cos \phi + \cos \theta \sin \phi) \vec{N}(t) + (a \sin \theta \sin \phi - \cos \theta \cos \phi) \vec{B}(t)]. \quad (1.22)$$

El valor de c representa la suma del número de crestas y valles en media vuelta de la concha. El valor de referencia 0.1 puede ser ajustado para aumentar o disminuir la profundidad de las costillas.

Desplazamiento de la apertura. El desplazamiento de la apertura a lo largo del eje de enrollamiento, que es comúnmente observado en las valvas de los bivalvos, se puede lograr agregando k unidades a lo largo del vector binormal en la ecuación de la curva generadora:

$$(a \sin \theta \cos \phi + \cos \theta \sin \phi) \vec{N}(t) + (a \sin \theta \sin \phi - \cos \theta \cos \phi + k) \vec{B}(t) \quad (1.23)$$

Teóricamente, el eje ortogonal de la bisagra de los bivalvos se encuentra en el centro de la apertura cuando $k = 0$. Es necesario especificar el signo de k , siendo positivo cuando se mide la valva derecha y negativo para la valva izquierda. La Figura 1.7c muestra las mediciones necesarias para obtener k en los especímenes de bivalvos. Si k' es la distancia entre el eje ortogonal de la bisagra cuando $k = 0$ y el eje ortogonal de la bisagra del ejemplar, entonces $k = k'/(a/2)$.

1.3.4. Medición de ejemplares reales

Como se ha descrito en los apartados anteriores, el modelo propuesto es aplicable a una amplia variedad de morfologías, las cuales pueden ser tanto moluscos recientes como fósiles. Para ilustrar su aplicabilidad, se ha utilizado el modelo y la metodología descritos para reproducir la forma de conchas fósiles de diversas clases de moluscos. Estas conchas presentan una gran diversidad de formas que serán objeto de estudio en el siguiente capítulo del documento.

Con el fin de observar la capacidad de los parámetros para modelar la forma de las conchas de moluscos, se emplean fotografías de ejemplares fósiles pertenecientes a la colección del Departamento de Paleontología de Invertebrados del Museo de Historia Natural del Condado de Los Ángeles (LACMIP, *Invertebrate Paleontology department of the Natural History Museum of Los Angeles*). Fueron seleccionados especímenes representativos de las clases importantes en la escala de tiempo geológico: Gastropoda, Bivalvia y Cephalopoda. Para garantizar la diversidad en la geometría de las conchas y demostrar la funcionalidad del modelo, se seleccionaron cinco especies con morfologías diferentes para cada clase. De esta manera, se modelan conchas helicoidales, planispirales, cónicas y valvas.

Se obtuvieron fotografías de las vistas apertural y apical para medir los parámetros en cada ejemplar. A continuación se proporciona la información sobre los ejemplares seleccionados, incluyendo entre paréntesis: número de catálogo, familia, edad y ubicación correspondiente:

Asperiscala pacis (LACM 71-175-8, Epitoniidae, Neogene, California); *Acteon sullivananae* (LACMIP 23768-1, Acteonidae, Cretaceous, California); *Lirularia pedroana* (LACM 73-10-18, Trochidae, Pleistocene, California); *Brachysphingus mammilatus* (LACMIP 17190-1, Buccinidae, Eocene, California); *Biplica obliqua* (LACMIP 10710-4, Ringiculidae, Cretaceous, California); *Oregoniceras siskiyouense* (LACMIP 8547, Collignoniceratidae, Cretaceous, California); *Nautilus aff. N. cookanum* (LACMIP 6938, Nautilidae, Eocene, Washington); *Cleonicerias (Grycia) susukii* (LACMIP 9876, Cleoniceratidae, Cretaceous, California); *Shastierioceras patricki* (LACMIP 23014-1, Diplomoceratidae, Cretaceous, California); *Baculites boulei* (LACMIP 23297-2, Baculitidae, Cretaceous, California); *Scelidotoma bella* (LACM 60-24-29, Fissureliidae, Pliocene, California); *Cucullaea morani* (LACMIP 26525, Cucullaeidae, Cretaceous, California); *Glycymerita banosensis* (LACMIP 9196, Glycymerididae, Cretaceous, California); *Indogrammatodon vancouverensis* (LACMIP TX 10715-176, Parallelodontidae, Cretaceous, redCalifornia); *Crepidula adunca* (LACM 1942-51-5, Calyptraeidae, recent, Oregon).

1.4. Resultados

1.4.1. Morfoespacios teóricos

Los parámetros del modelo (b, d, z, a, ϕ, ψ) conforman los ejes de un espacio de seis dimensiones. En este espacio se encuentran las variaciones sistemáticas en los valores de los parámetros, representando así un morfoespacio teórico que abarca todas las formas de conchas posibles dentro del rango establecido de valores. Con el propósito de visualizar este morfoespacio de 6-dimensiones, se han seleccionado combinaciones apropiadas de los parámetros para generar morfoespacios bidimensionales y tridimensionales, permitiendo apreciar los cambios morfológicos destacados del modelo propuesto.

En la Figura 1.8a se representa el morfoespacio teórico (b, d) para las conchas planispirales en vista apical. El parámetro b refleja la tasa de expansión de la vuelta, de modo que a medida que aumenta su valor, las conchas se vuelven más abiertas. Las conchas desenrolladas (cónicas) pueden ser modeladas con valores altos de b ($b > 1$). Esto debido a que la tasa de expansión aumenta rápidamente en una sola vuelta, evitando que la concha pueda enrollarse. Por su parte, el parámetro d puede tomar valores $d < 1$ en conchas helicoidales, pero en conchas planispirales, valores de d menores a 1 interfieren con el enrollamiento en el mismo plano. En formas de conchas cónicas, un incremento en d aumenta el largo de la concha.

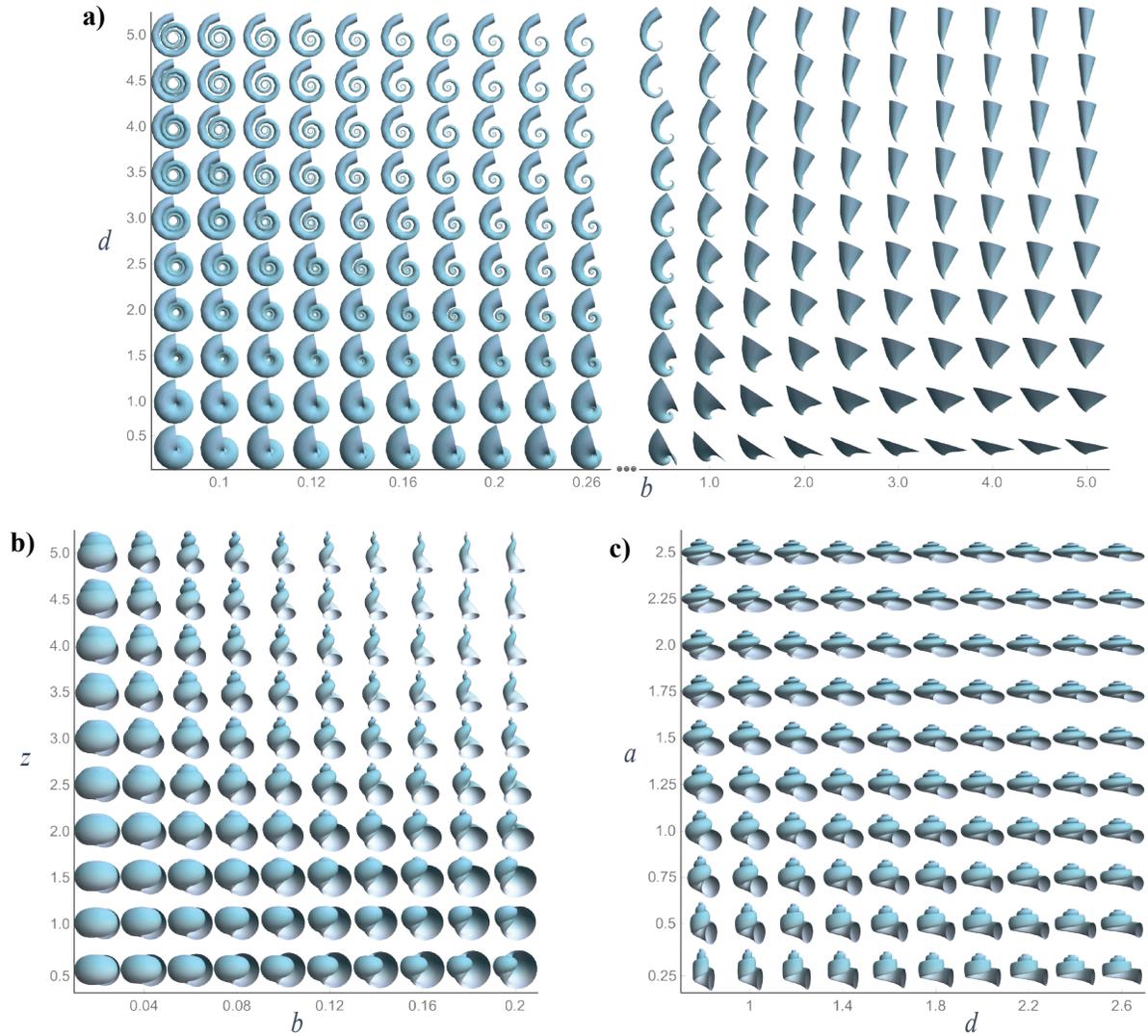


Figura 1.8: Morfoespacios teóricos bidimensionales: (a) morfoespacio (b, d) , con valores de $z = 2$, $a = 1$, $\phi = 0$ y $\psi = 0$; (b) morfoespacio (b, z) , con valores de $d = 0.5$, $a = 1$, $\phi = 0$ y $\psi = 0$; (c) morfoespacio (d, a) , con valores de $b = 0.1$, $z = 3$, $\phi = 0$ y $\psi = 0$.

El morfoespacio bidimensional definido por los parámetros b y z permite reconstruir las morfologías de las conchas helicoidales, siendo planiespirales únicamente cuando $z = 0$. Por otro lado, a medida que aumenta el valor del parámetro z , se produce un mayor desplazamiento a lo largo del eje de enrollamiento (Fig. 1.8b). La variación del parámetro a en la forma de la apertura se ilustra en la Figura 1.8c, en donde se observa el cambio desde una forma alargada hasta una ensanchada. Es importante destacar que el valor de a puede variar sistemáticamente en conjunto con los valores del parámetro d , lo que da lugar a un morfoespacio bidimensional en el que se encuentran todas las conchas geoméricamente posibles, resultado de la combinación sistemática de estos dos parámetros interrelacionados (1.16).

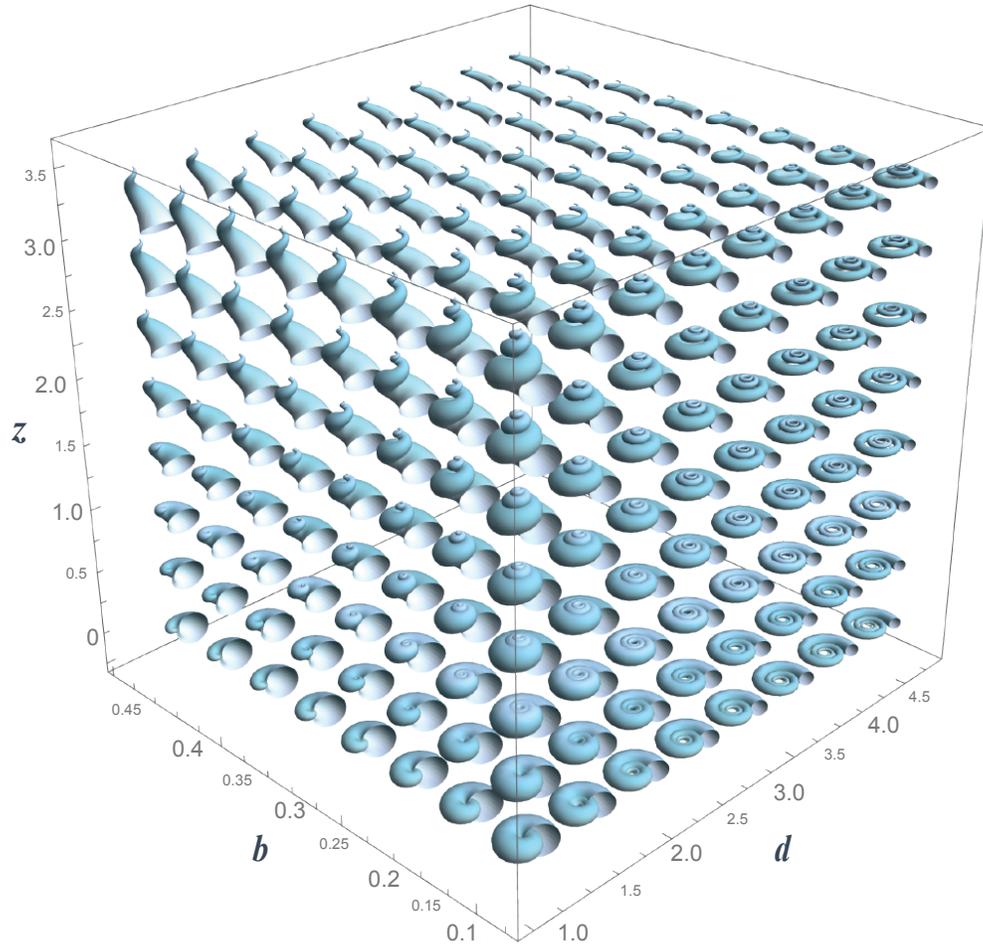


Figura 1.9: Morfoespacio teórico tridimensional (b, d, z) con valores fijos de $a = 1$, $\phi = 0$, y $\psi = 0$. Para una mejor representación, se muestran únicamente las formas correspondientes a las caras frontales del cubo.

La Figura 1.9 muestra el morfoespacio teórico construido por la variación de (b, d, z) , que corresponden a los tres parámetros del modelo que definen la forma de la espiral logarítmica $\vec{\gamma}(t)$ (1.2). Dichos parámetros son los responsables de las variaciones más notables en la morfología de la concha, ya que controlan el crecimiento de la expansión de la vuelta y los desplazamientos horizontales y verticales, respectivamente. Mediante la modificación de estos tres parámetros, es posible reproducir diversas formas de conchas, como planiespirales (como los ammonoideos), helicoidales (la gran mayoría de las conchas de gasterópodos), cónicas (por ejemplo, belemnites y rudistas) y giroconas (como algunos ammonoideos heteromorfos).

Los morfoespacios relacionados con los cambios angulares en la curva generadora (apertura de la concha) se presentan en la Figura 1.10. Ambos morfoespacios muestran que la morfología final de la concha varía significativamente según la forma y orientación de la apertura con respecto al eje de enrollamiento, aún cuando los valores de b , d y z no se modifiquen. La vista apertural de las conchas permite observar la rotación ϕ de la curva generadora, así como los cambios morfológicos de la elipse que define la apertura, que abarcan desde conchas estrechas ($a < 1$), circulares ($a = 1$) y anchas ($a > 1$) (Fig. 1.10a).

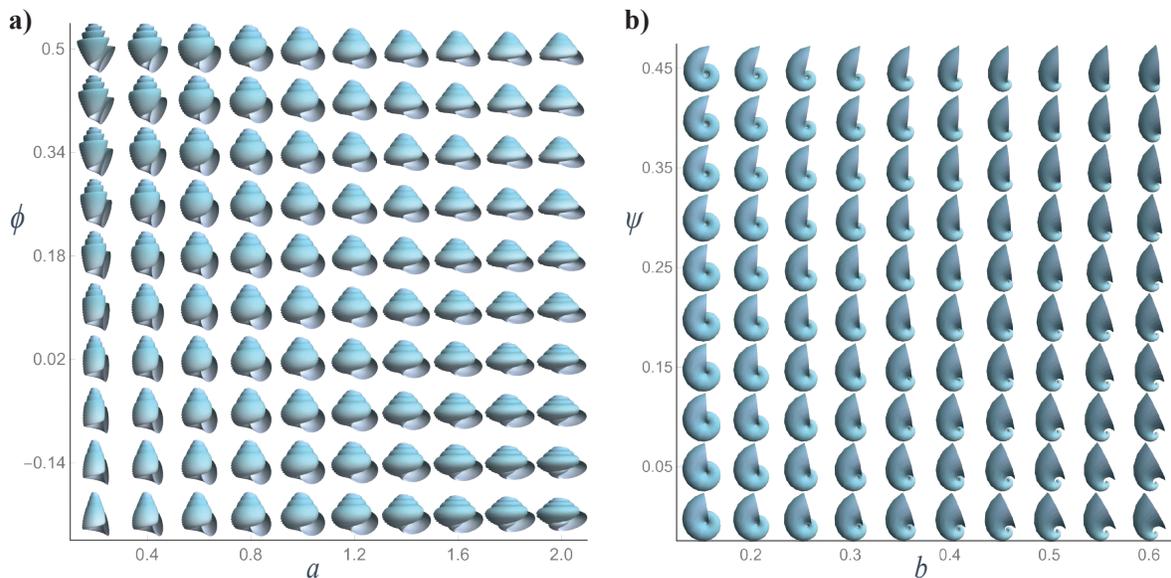


Figura 1.10: Morfoespacios teóricos bidimensionales: (a) morfoespacio (a, ϕ) , con valores fijos de $b = 0.05$, $d = 0.8$, $z = 3$ y $\psi = 0$; (b) morfoespacio (b, ψ) , con valores fijos de $d = 1$, $z = 0$, $a = 1$, y $\phi = 0$.

La rotación de la apertura definida por el parámetro ψ es necesaria para modelar conchas con morfología de valva. Su variación se observa en la vista lateral de la concha en el morfoespacio bidimensional (ψ, b) de la Figura 1.10b. Es importante resaltar que el morfoespacio muestra los cambios morfológicos de una sola valva. En caso de aplicarse a un estudio particular de bivalvos, se podrá especificar el modelo de una valva izquierda o derecha, éstas pueden obtenerse al cambiar el signo del parámetros k y el parámetro ϕ .

1.4.2. Ejemplo de aplicación del modelo

Una vez construidos los morfoespacios teóricos, el siguiente paso consiste en obtener los valores de los parámetros mediante la medición de conchas reales. Para este propósito, se utilizaron fotografías de los especímenes fósiles descritos en la sección 1.3.4. En la Tabla 1.1 se presentan los valores de los seis parámetros obtenidos a partir de las fotografías de los especímenes fósiles, siguiendo los procedimientos propuestos en la sección 1.3.3. Utilizando estos valores, los modelos teóricos son reconstruidos permitiendo su comparación con los ejemplares fósiles, como se muestra en la Figura 1.11, en donde se observa que el modelo teórico ofrece representaciones adecuadas de las conchas reales.

Los parámetros b , d y z están relacionados con la morfología general de la concha, mientras que los parámetros a , ϕ y ψ controlan la forma de la curva generadora. El parámetro a es una generalización morfológica de apertura que se aplica a todos los tipos de conchas cuando ésta puede ser aproximada a la forma de una elipse. Por otro lado, los parámetros ϕ y ψ controlan la orientación específica de la concha, pero sólo son relevantes para ciertas morfologías.

En la Tabla 1 se puede observar que los parámetros b , d y a son medidos en todos los ejemplares. Las conchas presentan un enrollamiento helicoidal sólo cuando $z > 0$, a medida que este parámetro aumenta, se produce un mayor desplazamiento vertical en la concha. Por ejemplo, la especie *Asperiscula pacis* (Fig. 1.11a) tiene el valor más alto de z , mientras que *Sinum scopulosum* y *Biplica obliqua* presentan un menor desplazamiento vertical (Fig. 1.11d, e). *Scelidotoma bella* y *Crepidula adunca* también son gastrópodos, sin embargo, debido a su morfología de lapa, se midieron utilizando la metodología para valvas (Fig. 1.11k, o). Este tipo de conchas (bivalvos y lapas) se caracterizan por tener valores altos de b ($b > 0.7$), un valor de $z = 0$ y $\psi > 0$.

| Ejemplares | b | d | z | a | ϕ | ψ |
|---------------------------------------|--------|---------|--------|--------|---------|---------|
| <i>Asperiscala pacis</i> | 0.0453 | 0.7154 | 5.8725 | 0.8984 | 0.07113 | 0.1934 |
| <i>Acteon sullivanae</i> | 0.0658 | 0.4258 | 2.6922 | 0.4542 | 0.2544 | 0.00625 |
| <i>Lirularia pedroana</i> | 0.0922 | 0.9172 | 2.2916 | 0.9483 | 0.1221 | 0.2728 |
| <i>Brachysphingus mammilatus</i> | 0.0882 | 0.4036 | 1.5551 | 0.6203 | 0.3001 | 0.0295 |
| <i>Biplica obliqua</i> | 0.1050 | 0.3316 | 1.1754 | 0.8274 | 0.1196 | 0.6152 |
| <i>Oregoniceras siskiyouense</i> | 0.1377 | 2.4060 | 0 | 1.3921 | 0 | NA |
| <i>Nautilus aff. N. cookanum</i> | 0.1816 | 0.9825 | 0 | 0.9036 | 0 | NA |
| <i>Cleoniceras (Grycia) susukii</i> | 0.1321 | 3.3316 | 0 | 2.4234 | 0 | NA |
| <i>Shastrioceras patricki</i> | 0.1009 | 3.07951 | 0 | 1.6098 | 0 | NA |
| <i>Baculites boulei</i> | 5 | 16.044 | 0 | 0.9913 | 0 | NA |
| <i>Scelidotoma bella</i> | 1.0245 | 1.1292 | 0 | 1.7963 | 0 | 0.2 |
| <i>Cucullaea morani</i> | 0.7364 | 0.8726 | 0 | 0.7293 | 0.1930 | 0.3321 |
| <i>Glycymerita banosensis</i> | 0.7198 | 0.8866 | 0 | 0.8567 | 0.0193 | 0.5707 |
| <i>Indogrammatodon vancouverensis</i> | 0.8031 | 0.6217 | 0 | 0.6003 | 0.1924 | 0.6119 |
| <i>Crepidula adunca</i> | 1.0860 | 1.3407 | 0 | 1.2335 | 0 | 0.3501 |

Tabla 1.1: Valores de los parámetros medidos de las conchas de moluscos estudiadas en este apartado. NA indica que estas medidas no pudieron aplicarse debido a la preservación del ejemplar.

Es importante destacar que ψ es relevante para las conchas con morfología de valva, ya que permite la alienación de la apertura y del umbo al observarse en una vista anterior (Fig. 1.111-n). El parámetro ψ únicamente se puede medir en fotografías de la vista anterior de la valva. En ejemplares con enrollamiento helicoidal es posible calcular este ángulo de inclinación mediante la vista apical (Fig.1.11e). En el caso de la clase Cephalopoda, la medición de ψ es difícil debido a la falta de preservación de la última vuelta de la concha.

Los especímenes de cefalópodos corresponden a conchas planiespirales ($z = 0$) sin inclinación en la abertura ($\phi = 0$). Se seleccionaron dos ammonoideos heteromorfos, *Shastrioceras patricki* y *Baculites boulei*, para ilustrar el potencial del modelo teórico en la generación de conchas con diferentes enrollamientos. El primero muestra un enrollamiento incompleto, mientras que el segundo representa una concha sin enrollar. *Baculites boulei* puede ser modelado cuando el parámetro b tiende al infinito; sin embargo, un valor de $b > 5$ hace que el enrollamiento de la concha sea insignificante y se muestre como una concha cónica. Los parámetros d y a corresponden a la longitud y el ancho de la concha cónica, respectivamente.

El siguiente paso en un análisis de morfoespacio teórico, consiste en mapear la posición de los ejemplares medidos en los morfoespacios teóricos, como se muestra en la Figura 1.12. La última fase de los morfoespacios teóricos, y posiblemente la más desafiante, es analizar la importancia funcional o ecológica de las formas existentes y no existentes en dicho morfoespacio (McGhee, 2006). Con el fin de lograr esto, es necesario contar con una amplia colección de ejemplares que aborden una problemática ecológica o funcional específica, lo cual constituye el objetivo del próximo capítulo de este trabajo. En este primer capítulo, únicamente se presenta el modelo teórico y se evalúa su aplicabilidad mediante una selección de ejemplares que abarcan diversas morfologías.

1.5. Discusiones del capítulo

En este primer capítulo, se presenta un modelo matemático basado en superficies paramétricas y un morfoespacio teórico aplicable a diferentes grupos de conchas de moluscos. Se han desarrollado diversos modelos matemáticos para describir estas estructuras calcáreas, cada uno de ellos ha aportado de manera particular al estudio integral de la geometría de estos organismos. En trabajos anteriores, se ha propuesto el uso de sistemas de referencia fijos (eje de enrollamiento) y móviles (marco de Frenet) para generar una

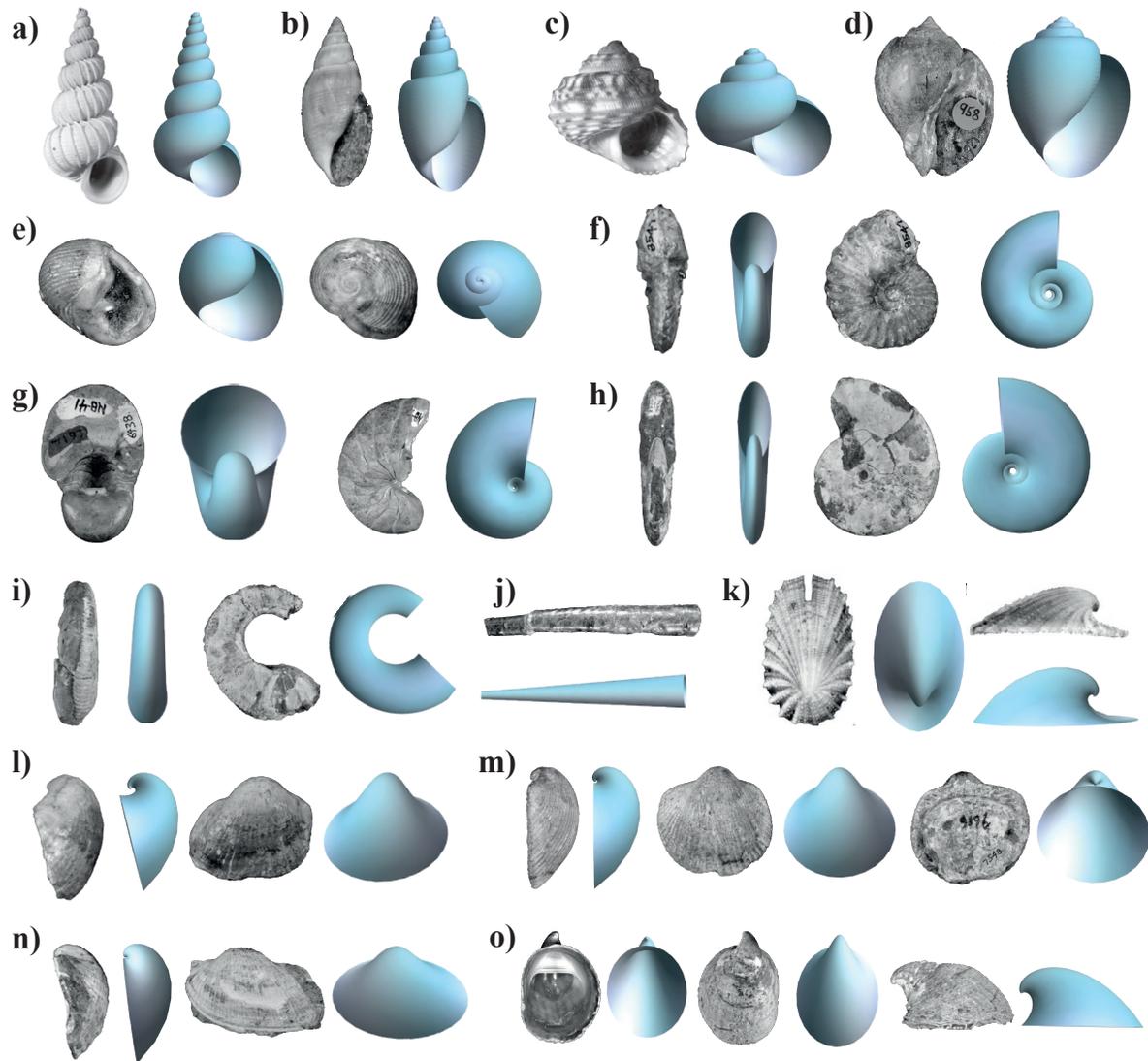


Figura 1.11: Lámina en donde se presentan los ejemplares medidos y sus modelos correspondientes obtenidos mediante los parámetros teóricos propuestos en este trabajo. Se indica la longitud de cada espécimen entre paréntesis: a) *Asperiscala pacis* (10mm); b) *Acteon sullivanae* (8mm); c) *Lirularia pedroana* (5mm); d) *Brachysphingus mammilatus* (35mm); e) *Biplica obliqua* (15mm); f) *Oregoniceras siskiyouense* (30mm); g) *Nautilus* aff. *N. cookanum* (40mm); h) *Cleoniceras (Grycia) susukii* (100mm); i) *Shasticrioceras patricki* (50mm); j) *Baculites boulei* (70mm); k) *Scelidotoma bella* (5mm); l) *Cucullaea morani* (20mm); m) *Glycymerita banosensis* (40mm); n) *Indogrammatodon vancouverensis* (20mm); y o) *Crepidula adunca* (7mm).

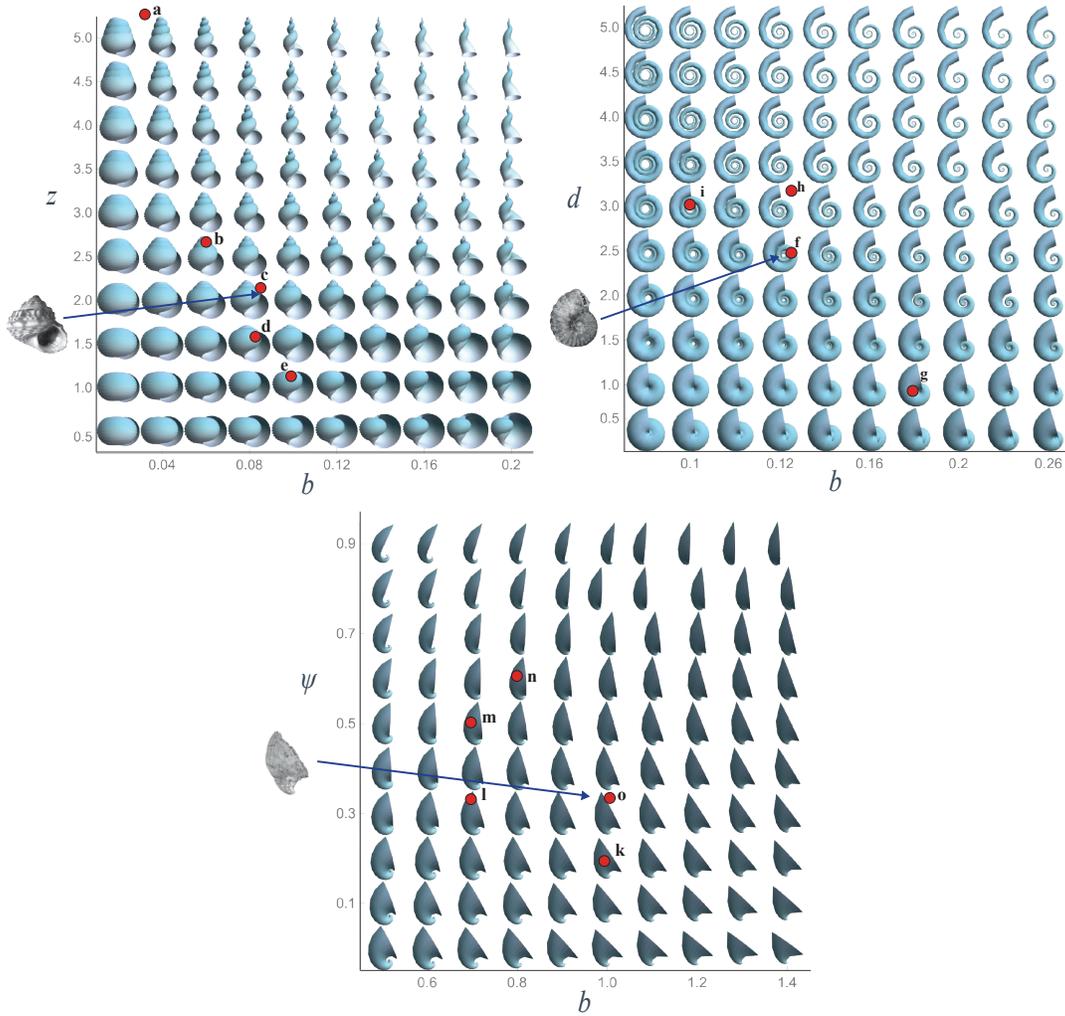


Figura 1.12: Ejemplares de conchas de moluscos mapeados dentro de los morfoespacios teóricos. Cada punto representa un ejemplar de concha helicoidal, planiespiral o en forma de valva; están identificados con la misma letra que se muestra en la Figura 1.11.

representación adecuada de la concha (Illert, 1989; Fowler *et al.*, 1992; Prusinkiewicz y Fowler, 2009). De manera similar, el modelo propuesto en este trabajo también utiliza estos dos sistemas de coordenadas para generar la superficie de la concha. Esta similitud se puede examinar en el análisis de cluster, en donde los modelos Illert (1989), Fowler *et al.* (1992), Ashline *et al.* (2009) y el presente modelo pertenecen al mismo grupo de similitud (ver Anexos).

A pesar de la similitud con modelos anteriores, la contribución del modelo teórico propuesto en este estudio radica en su capacidad de ser utilizado en estudios empíricos. Esto se debe a su metodología estandarizada para estimar los valores de los parámetros en diferentes formas de conchas reales, lo que representa una mejora respecto a los modelos de Illert (1989), Fowler *et al.* (1992) y Ashline *et al.* (2009). Esta contribución se complementa con la visualización de los morfoespacios teóricos, donde los especímenes pueden ser mapeados una vez que se calculan sus parámetros teóricos.

El modelo propuesto se basa en la ecuación de la espiral logarítmica, que se caracteriza por su propiedad de autosimilitud. Esta propiedad geométrica facilita la definición de los parámetros y la medición

de éstos en los ejemplares, ya que permite obtener los valores de los parámetros en cualquier vuelta de la concha. Esto resulta especialmente útil para medir ejemplares incompletos o fragmentados, que son comunes en estudios paleontológicos. A pesar de esta ventaja, el crecimiento ontogenético natural de la concha suele desviarse de la autosimilitud de la espiral. Dicha propiedad gnómica de la espiral también genera una dependencia algebraica entre algunos de los parámetros. Por ejemplo, el parámetro b influye en los parámetros lineales d y z , que son elementos de la espiral logarítmica. El desplazamiento horizontal d se ve afectado por el parámetro a cuando se mide en los especímenes, ya que la elipse se define por la proporción horizontal en relación al eje vertical de la elipse.

La dependencia entre ciertos parámetros es evidente en las ecuaciones del modelo (1.16), sin embargo, las variaciones sistemáticas en los valores de estos parámetros no afectan el proceso de medición, el modelado de la concha ni la construcción del morfoespacio teórico (ver Fig. 1.8c). Siguiendo la idea propuesta por Gerber (2017) sobre la geometría de los morfoespacios, no existe una dependencia algebraica entre los parámetros cuando se genera el morfoespacio teórico. Esto se debe a que todos los parámetros pueden variar libre e independientemente, lo que permite modelar conchas teóricas que ocupan las seis dimensiones del morfoespacio teórico.

El modelo propuesto tiene la ventaja de facilitar la estimación de los valores teóricos de los parámetros en ejemplares reales de conchas, lo cual se ha demostrado como una ventaja en trabajos empíricos (por ejemplo, el éxito del modelo de Raup para la adquisición de datos y su aplicación en trabajos posteriores). En el campo de la morfología teórica, es crucial poder estimar los parámetros del modelo a partir de mediciones en especímenes reales. Para abordar este desafío, se propone una metodología sencilla que se basa en la identificación del eje de enrollamiento como un componente importante para realizar las medidas requeridas. Aunque algunos autores consideran que el eje de enrollamiento no tiene un significado biológico real (Okamoto, 1988; Rice, 1998; Ackerly, 1989), en este trabajo se considera un elemento valioso, ya que permite establecer un sistema de coordenadas fijo para orientar las fotografías de las conchas y estandarizar las mediciones en los ejemplares.

El modelo y morfoespacios propuestos ofrecen alternativas viables para estudios futuros sobre la caracterización morfológica de las conchas de moluscos. Aunque se definen seis parámetros en un morfoespacio teórico de seis dimensiones que no puede visualizarse directamente, es posible seleccionar y representar los parámetros morfológicos de interés en configuraciones de morfoespacio de dimensiones más bajas. La selección de los parámetros estará dictada por el caso de estudio requerido, sin embargo geoméricamente hay algunos parámetros que son necesarios para modelar ciertas morfologías de concha. Por ejemplo, el parámetro ψ es necesario para obtener la mayoría de las conchas en forma de valva, mientras que el parámetro z es esencial para modelar las formas helicoidales.

El enfoque principal del modelo es describir la forma general de las conchas de moluscos definida por una superficie paramétrica. Los parámetros propuestos no son suficientes para representar ciertas estructuras anatómicas que presentan algunas conchas. Tal es el caso del canal sifonal, las expansiones en el labio externo de la apertura y las ornamentaciones de espinas o tubérculos a lo largo del crecimiento espiral, como se muestra en la Figura 1.13a-b. Aunque el modelo resultante puede no ser similar a la concha real cuando estas estructuras están presentes, es posible medir los valores de tasa de expansión, desplazamiento horizontal y vertical, y la inclinación de la apertura en el ejemplar (Fig. 1.13c).

Una ventaja destacada de la estructura matemática del modelo es que permite modificar o añadir nuevos parámetros para una reconstrucción más detallada de un tipo específico de concha. La forma de la apertura tiene una gran influencia en la morfología general de la concha y, es común que difiera significativamente de una elipse. Por lo tanto, el modelo puede ser adaptado para incluir una nueva ecuación de la curva generadora que sea más realista para un tipo particular de apertura. Además, se pueden incorporar los parámetros relacionados con la ornamentación de la concha y el desplazamiento de la curva generadora en relación al eje de enrollamiento, según las necesidades del grupo de conchas estudiado (sección 1.3.3). Incluso, se pueden proponer y adaptar nuevos parámetros para describir alguna estructura anatómica en particular.

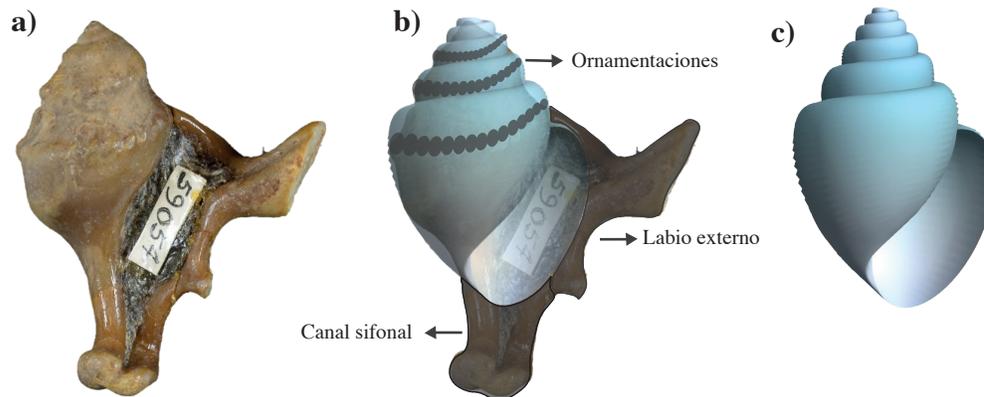


Figura 1.13: Ejemplo de modelación de concha con estructuras anatómicas. a) Ejemplar fósil de la especie *Pyktes triphyllon* (LACM 24106-2, familia Aporrhaidae); b) estructuras anatómicas que no son posibles de modelar con los parámetros propuestos; c) modelo geométrico del ejemplar ($b = 0.061$, $d = 0.50$, $z = 2.32$, $a = 0.48$, $\phi = 0.39$).

Dentro de las limitaciones de la construcción matemática del modelo propuesto, se encuentra su incapacidad para simular la morfogénesis de la concha como otros modelos existentes (Hammer y Bucher, 2005; Urdy *et al.*, 2010; Moulton *et al.*, 2012; Chirat *et al.*, 2021). Los mecanismos moleculares de la morfogénesis de la concha aún no se comprenden en su totalidad, por lo que el modelo geométrico y los parámetros propuestos aquí podrían ser herramientas útiles para apoyar estudios del desarrollo en conchas de moluscos (por ejemplo, en Johnson *et al.* (2019) y su relación con los parámetros de Raup). Investigaciones futuras sobre morfogénesis de la concha podrían apoyarse con modelos teóricos sobre la geometría de la misma para aportar hallazgos novedosos en esta área poco explorada.

En resumen, el modelo propuesto aquí es una herramienta útil para el análisis morfológico de conchas de moluscos, ya que ofrece una metodología estandarizada y sencilla para estimar los parámetros teóricos en diferentes morfologías. El uso de la espiral logarítmica dentro de un sistema de coordenadas fijo y una curva generadora en un marco móvil de referencia facilita la obtención de parámetros. La estructura matemática del modelo permite la modificación o adición de nuevos parámetros para estudios morfológicos específicos. La metodología propuesta es adecuada para obtener los parámetros y el eje de enrollamiento de la concha utilizando mediciones simples en fotografías de las vistas apertural y apical. Esta metodología es aplicable a diferentes morfologías de las principales clases de Mollusca, incluyendo conchas helicoidales, planiespirales, cónicas y valvas. Esto la convierte en una herramienta útil en estudios paleontológicos o biológicos para la caracterización cuantitativa y el análisis de la disparidad de las conchas de moluscos a lo largo del tiempo geológico, como se mostrará en el siguiente capítulo.

Capítulo 2

Aplicación del modelo teórico: disparidad de moluscos en el límite K-Pg

2.1. Marco teórico

2.1.1. Disparidad morfológica

El concepto de disparidad surge principalmente en el área de la paleobiología como una herramienta para caracterizar los cambios evolutivos en los planos corporales de los organismos (Guillermé *et al.*, 2020a). La disparidad morfológica es conocida como una medida macroevolutiva de la variación morfológica (o fenotípica) entre especies o taxones superiores (Hopkins y Gerber, 2021). Mientras que algunos procesos macroevolutivos se pueden abordar mediante análisis de diversidad centrados en la riqueza taxonómica, el número de especies por sí solo no refleja adecuadamente las diferencias morfológicas. Por lo tanto, los análisis de disparidad examinan en detalle la variabilidad morfológica sin depender totalmente del número de taxones (Erwin, 2007).

Las estimaciones de disparidad morfológica se utilizan para conocer la historia evolutiva de los clados, donde los datos fósiles desempeñan un papel fundamental. El registro fósil es la evidencia directa de la ocurrencia temporal de morfologías a lo largo del tiempo geológico. Por lo tanto, es recurrente que los análisis de disparidad morfológica incluyan organismos fósiles para investigar procesos a una escala macroevolutiva. Autores como Wills (2001), Erwin (2007) y Hopkins y Gerber (2021) han explorado este tema en profundidad, abordando cuestiones como radiaciones adaptativas, la diversificación posterior a extinciones y otros patrones evolutivos.

En el ámbito práctico, la disparidad se visualiza comúnmente como la ubicación de taxones dentro de un morfoespacio. La cuantificación de la disparidad se fundamenta en la cantidad de espacio ocupado y la posición relativa de un taxón con respecto a otros (Wills, 2001). Por lo tanto, su similaridad será mayor entre más próximos se encuentren dentro del morfoespacio. Este morfoespacio está definido por un conjunto de descriptores morfológicos que varían dependiendo del enfoque y el método de obtención (Stone, 1997).

El término de morfoespacio es un concepto amplio que incluye una variedad de diferentes espacios geométricos o discretos. La construcción de cada morfoespacio está encaminada a abordar una pregunta evolutiva particular, por lo que los descriptores morfológicos se adecuarán a los aspectos que se quieran enfatizar en la forma biológica. Hopkins y Gerber (2021) distinguen cuatro tipos de descriptores morfológicos o variables que definen los morfoespacios, estos son: caracteres discretos (matrices presencia o ausencia de rasgos morfológicos); morfométricos tradicionales (proporciones entre medidas lineales,

angulares o de área); morfometría geométrica (información estadística dada por la posición relativa entre puntos homólogos); y modelos teóricos (parámetros matemáticos que describen todas las variaciones teóricamente posibles).

Actualmente, el uso de morfoespacios ha demostrado caracterizar exitosamente la disparidad en diferentes tipos de organismos fósiles, por ejemplo, en esqueletos, dientes o mandíbulas de vertebrados (Anderson *et al.*, 2011b; Stubbs *et al.*, 2013; Bazzi *et al.*, 2018; Foffa *et al.*, 2018; Romano *et al.*, 2018; Singh *et al.*, 2021; Ballell *et al.*, 2022), en invertebrados como bivalvos (Huang *et al.*, 2015; Collins *et al.*, 2020), gasterópodos (McClain *et al.*, 2004), equinodermos (Eble, 2000) y trilobites (Foote, 1991, 1993; Esteve y Suárez, 2023), e inclusive en diatomeas (Kotrc y Knoll, 2015) y árboles (Cornwell *et al.*, 2006).

La gran mayoría de los ejemplos mencionados realizan su análisis de disparidad mediante morfoespacios que se basan en descriptores de morfometría geométrica. Este tipo de morfoespacios se conocen comúnmente como morfoespacios empíricos (McGhee, 1991, 1999; Stone, 1997), donde el análisis de la forma utiliza coordenadas cartesianas de puntos de referencias anatómicas, conocidos como landmarks (Bookstein, 1992). A través de un análisis estadístico de Procrustes se alinean y comparan las coordenadas de todos los ejemplares, al emplear un ajuste de mínimos cuadrados para minimizar la distancia entre los puntos (Hammer y Harper, 2005). Para visualizar el ajuste de los puntos landmarks, se utilizan métodos de reducción de variables como el Análisis de Componentes Principales (PCA por sus siglas en inglés, Principal Component Analysis). Los Componentes Principales, que son los vectores propios de la matriz de covarianza, forman los ejes del morfoespacio empírico y representan una combinación lineal de los landmarks.

Los morfoespacios teóricos se diferencian de los morfoespacios empíricos al utilizar descriptores basados en modelos matemáticos; una descripción detallada sobre morfología teórica se presenta en Capítulo 1. Los morfoespacios teóricos son construidos por los parámetros de un modelo matemático que genera toda la variación de formas posibles, sin necesidad de medir la forma biológica real. En contraste, los morfoespacios empíricos utilizan métodos de reducción de dimensionalidad, lo que crea ejes abstractos que pueden ser difíciles de interpretar (Wills, 2001).

Se han debatido las limitaciones y ventajas del uso de morfoespacios empíricos y morfoespacios teóricos en análisis de disparidad desde diversos enfoques (McGhee, 1991; Eble, 2000; Wills, 2001; Erwin, 2007; Kotrc y Knoll, 2015). En los morfoespacios teóricos es posible explorar y diferenciar entre formas reales y potenciales (formas que no existieron o que aún no existen en la naturaleza), lo que no es posible observar en los morfoespacios empíricos (Wills, 2001; MacLaurin, 2003; Erwin, 2007). Por lo tanto, McGhee (1999) reconoce que los morfoespacios teóricos son la mejor herramienta para discutir las restricciones macroevolutivas en la ocupación del morfoespacio. Sin embargo, uno de los problemas para utilizar los morfoespacios teóricos en los estudios de disparidad es la restricción metodológica al medir los parámetros teóricos en ejemplares reales (ver Capítulo 1). También se ha discutido su propiedad de espacio afín, donde los ejes carecen de unidades comparables y las variables son dependientes (Huttegger y Mitteroecker, 2011; Gerber, 2017).

Los morfoespacios empíricos, por otro lado, han demostrado ser extremadamente útiles en los estudios de disparidad al representar morfoespacios de dos o tres dimensiones generados por PCA. Este enfoque resulta intuitivo y facilita la medición de la ocupación del morfoespacio a través de diversos índices de disparidad (Guillermé *et al.*, 2020a). Numerosos índices de disparidad se han propuesto con el fin de cuantificar la diversidad morfológica entre los taxones dentro del morfoespacio; en la siguiente sección se muestran los principales índices que se han propuesto.

Medidas de disparidad

Las medidas de disparidad permiten detectar y comparar los patrones de ocupación dentro de los morfoespacios. Un acuerdo común entre diferentes autores es que cada uno de los índices de disparidad captura un aspecto diferente de la variabilidad morfológica (Ciampaglio *et al.*, 2001; Wills, 2001; Erwin,

2007; Guillerme *et al.*, 2020b). Esto significa que no existe una sola medida que describa en su totalidad todos los aspectos de ocupación en el morfoespacio. Por lo tanto, los resultados obtenidos con cada medida dependerán de las características del morfoespacio, de los ejemplares muestreados y de la hipótesis macroevolutiva que se pretenda abordar.

Una revisión y comparación detallada de las medidas de disparidad que se han propuesto se encuentra en Ciampaglio *et al.* (2001) y Guillerme *et al.* (2020b). A pesar de la gran variedad de índices de disparidad disponibles, Guillerme *et al.* (2020b) proponen categorizarlos en tres tipos de medidas generales que evalúan el tamaño, densidad y posición de los puntos dentro de los morfoespacios, independientemente del tipo de descriptores morfológicos del morfoespacio.

La categoría de tamaño (*size*) agrupa a las medidas de disparidad que cuantifican la extensión espacial ocupada por determinado grupo de organismos. Valores mayores de estas medidas indican una mayor variación morfológica. Una de las medidas más utilizadas es la suma del producto de rangos o de varianzas, la cual fue definida por Van Valen (1974) y posteriormente en Ciampaglio *et al.* (2001). Esta medida se ha aplicado en diversos estudios paleobiológicos, principalmente los que utilizan morfoespacios empíricos (Eble, 2000; McClain *et al.*, 2004; Bazzi *et al.*, 2018; Foffa *et al.*, 2018; Romano *et al.*, 2018; Esteve y Suárez, 2023). En el contexto ecológico, el concepto de hipervolumen ha demostrado ser una medida útil, ya que su extensión en el morfoespacio representa el nicho que una especie ocupa (Blonder, 2018). Existen diferentes métodos para calcular el volumen en n-dimensiones, como elipses de densidad, curvas Kernell de densidad o de envolvente convexa (del inglés *convex hull*, que definiremos más adelante). Este último método ha sido aplicado en análisis de disparidad morfológica, como en los estudios de Foote (1999), Cornwell *et al.* (2006), Kotrc y Knoll (2015), y más recientemente en Ballell *et al.* (2022).

Los índices de la categoría de densidad (*density*) cuantifican la cantidad de observaciones dentro de un espacio limitado. Estos índices son adecuados para caracterizar la distribución de los puntos dentro de la región ocupada. Los grupos con mayor densidad contienen un mayor número de observaciones, por lo que estos índices son sensibles al efecto del muestreo. Su uso es menos frecuente, sin embargo, destacan aquellas medidas obtenidas mediante distancias entre pares o distancias al vecino más cercano, definidas en Ciampaglio *et al.* (2001) y Guillerme *et al.* (2020b), respectivamente.

La tercera categoría de índices de disparidad se refiere a la posición (*position*), que señala la ubicación relativa de un grupo con respecto a otro grupo o al espacio que abarca. Una medida representativa de esta categoría es la distancia al centroide, el cual puede ser el centroide total o el de un subgrupo de la muestra. Foote (1993) ofrece una descripción detallada de cómo esta medida se aplica para analizar la disparidad global o parcial, aplicándose en algunos estudios como en Stubbs *et al.* (2013) y Wang *et al.* (2021).

Cada categoría aporta una perspectiva distinta que contribuye a comprender en su totalidad la variación morfológica. Una vez identificadas las variaciones en la disparidad a lo largo del tiempo, es esencial explorar los factores que podrían estar influyendo en los patrones de ocupación del morfoespacio. La relación entre la forma y la función no siempre es evidente, especialmente en el caso de organismos extintos. Sin embargo, los modelos en paleobiología permiten en ocasiones vincular los descriptores morfológicos a funciones particulares del organismo estudiado, siendo los aspectos de alimentación o biomecánica los más correlacionados (Anderson *et al.*, 2011a; Hopkins y Gerber, 2021). Las variaciones funcionales generadas por estos aspectos tienen un impacto significativo en el éxito ecológico de los organismos en su entorno (Erwin, 2007).

Es importante complementar las interpretaciones funcionales y ecológicas al considerar el papel de la biología del desarrollo, ya que los rasgos ontogenéticos intrínsecos de los organismos son parte de la explicación evolutiva. Eble (1996) sugiere que es posible estudiar el desarrollo mediante la construcción de morfoespacios teóricos que reflejen aspectos del desarrollo y al examinar diferentes etapas ontogenéticas. Aunado a ello, la incorporación de información filogenética en el análisis de los morfoespacios puede enriquecer aún más los estudios de disparidad (Wills, 2001). Los aspectos funcionales, ecológicos,

los cambios ontogenéticos y los datos filogenéticos no son excluyentes, sino que todos contribuyen a determinar los patrones evolutivos de los organismos.

Los estudios de disparidad ofrecen una descripción de la historia evolutiva de la biodiversidad al combinar los aspectos morfológicos y taxonómicos de los organismos. La propuesta de emplear diversas medidas refleja el interés en desarrollar metodologías que faciliten la detección de la disparidad a lo largo del tiempo geológico (Foote, 1997). Este tipo de estudio requiere una serie de morfoespacios que corresponden a intervalos temporales específicos. Al comparar las medidas de disparidad entre estos morfoespacios, es posible observar patrones evolutivos definidos por la distribución de los taxones (Guillerme y Cooper, 2018).

2.1.2. Patrones evolutivos: extinciones masivas y el límite K-Pg

Los estudios macroevolutivos se enfocan en investigar los procesos relacionados con los cambios en organismos de taxones superiores a lo largo de largos períodos geológicos. Esto contrasta con la microevolución, que se enfoca en los cambios evolutivos a niveles por debajo de las especies y en períodos de tiempo generacionales. Por su parte, la macroevolución analiza patrones de cambio que ocurren a lo largo de miles o millones de años en diversos entornos y grupos biológicos (Saupe y Myers, 2020).

De acuerdo con Gould (2010), existen diferentes patrones evolutivos que ayudan a entender las variaciones observadas en el registro fósil. Estos patrones incluyen las tasas de especiación, las extinciones, radiaciones adaptativas, estasis morfológica, cambios graduales, equilibrio puntuado, coevolución, convergencia, entre otros. De todos los procesos macroevolutivos, las extinciones desempeñan un papel importante al modificar e interrumpir abruptamente la trayectoria evolutiva. Las extinciones de intensidad moderada ocurren de manera continua y se denominan extinción de fondo, mientras que las extinciones masivas son extremadamente intensas y se producen sólo en momentos específicos en la escala geológica (Saupe y Myers, 2020).

Las extinciones masivas son reconocidas como los eventos más catastróficos de la vida en la Tierra, ya que en menos de 2 millones de años, se pierden al menos el 75 % de las especies del planeta (Saupe y Myers, 2020). Durante los 541 Ma del Fanerozoico se han documentado al menos cinco extinciones masivas, inicialmente identificadas por Raup y Sepkoski (1982) a través del registro fósil marino. A pesar de que estas cinco extinciones son aceptadas ampliamente, aún existe cierta discusión sobre los eventos que deberían de considerarse extinciones masivas, especialmente cuando se comparan estadísticamente las tasas de extinción (Bambach, 2006; Marshall, 2023). Las cinco extinciones masivas tuvieron lugar durante los límites del Ordovícico-Silúrico, Devónico-Carbonífero, Pérmico-Triásico, Triásico-Jurásico y Cretácico-Paleógeno.

Las extinciones masivas se deben principalmente a cambios abruptos en el ambiente, como vulcanismo, glaciaciones o impactos de meteoritos. Estos eventos desencadenantes, como mencionan Saupe y Myers (2020), generan una serie de cambios ambientales y ecosistémicos llamados mecanismos de eliminación, los cuales afectan directamente la supervivencia o causan la muerte de los organismos. La supervivencia de los organismos en una extinción masiva puede ser selectiva (Raup, 1986) o no selectiva (Jablonski y Raup, 1995; Cole y Hopkins, 2021) con respecto a los rasgos anatómicos, fisiológicos, ecológicos o biogeográficos. Las extinciones masivas también se han reconocido como un proceso "selectivo no-constructivo", en donde tener ciertos rasgos aumenta las posibilidades de sobrevivir en una extinción masiva, aunque dichos rasgos tengan nulo o poco impacto en la supervivencia en tiempos normales (Raup, 1986; Jablonski, 2001, 2004).

La catastrófica pérdida de la biodiversidad modifica notablemente las trayectorias evolutivas de la vida en la Tierra, llegando incluso a la destrucción de clados anteriormente dominantes. Las extinciones masivas también tienen un enorme impacto ecológico al reorganizar ecosistemas enteros y crear nuevas oportunidades evolutivas (McGhee *et al.*, 2013). La fase de recuperación es la etapa inmediata a una extinción masiva y llega a durar 10 millones de años independientemente de la gravedad de la extinción

(Erwin, 2001). Durante esta fase, los nichos vacíos creados por el colapso ecológico son ocupados por taxones que se han diversificado. La recuperación de la biodiversidad muestra un crecimiento exponencial que se equilibra cuando alcanza los niveles normales de diversidad que tenía antes de la extinción (Erwin, 2001).

Las extinciones masivas han sido documentadas principalmente por los cambios en la diversidad taxonómica. Un análisis menos frecuente es la caracterización de los cambios en la disparidad morfológica, en donde las extinciones se observan como áreas vacías o cambios en la distribución de los taxones en el morfoespacio (Hughes *et al.*, 2013; Korn *et al.*, 2013). Los patrones de cambios en la disparidad son más complejos que los de la diversidad taxonómica, ya que dependen de los rasgos morfológicos considerados, su covarianza y el índice de disparidad utilizado en el análisis (Puttick *et al.*, 2020).

Extinción del límite K-Pg

La extinción del límite Cretácico-Paleógeno (K-Pg) es la última de las cinco extinciones masivas y ocurrió hace unos 66 millones de años al final del Cretácico Tardío. Es la extinción masiva mejor documentada por lo que numerosos trabajos se han realizado en torno a este evento. Esta extinción ha sido reconocida por la extinción de los dinosaurios no avianos, sin embargo, no fueron el único clado que desapareció. Por ejemplo, pterosaurios, mosasaurios, plesiosaurios, ammonoideos y arrecifes de rudistas se suman a la pérdida de la biodiversidad durante el límite K-Pg.

La extinción de finales del Cretácico tuvo un declive de la biodiversidad entre el 40-74 % a nivel de géneros (Sepkoski, 1996; Bambach, 2006) y 75 % a nivel de especie (Saupe y Myers, 2020) durante el periodo comprendido entre la edad del Maastrichtiano (72 a 66 Ma) y el Daniano (66 a 61.5 Ma). En términos de pérdida de riqueza la extinción de K-Pg ocupa el quinto lugar entre las extinciones masivas, pero en término de severidad ecológica está catalogada como la segunda extinción más grave en todo el Fanerozoico (McGhee *et al.*, 2013).

El evento desencadenante de la extinción masiva K-Pg coincidió con dos perturbaciones ambientales importantes: un aumento en la actividad volcánica asociada con las Trampas del Decán en India y el impacto del asteroide de Chicxulub en el Golfo de México. La mayor parte de la evidencia respalda el modelo del impacto, desde la primera detección de la anómala capa de iridio (Alvarez *et al.*, 1980) hasta los trabajos más recientes de simulaciones de paleoclimas (Chiarenza *et al.*, 2020; Hull *et al.*, 2020).

Desde hace cuatro décadas, una gran cantidad de trabajos geofísicos, geoquímicos y paleontológicos han contribuido a reconstruir el impacto del meteorito. Una revisión completa se puede consultar en Schulte *et al.* (2010) y en Chiarenza *et al.* (2020), donde se describe el impacto de un meteorito de alrededor de 10 km de diámetro en la zona de Chicxulub en la actual península de Yucatán en el Golfo de México. La formación de un cráter 180 km de diámetro en una península de composición carbonatada y sulfatada, resultó en la dispersión de enormes cantidades de ceniza, azufre, sulfuro y otros aerosoles a la atmósfera. Esto causó por décadas un oscurecimiento de la luz solar, desencadenando un severo enfriamiento global (temperatura global de 10°C en la superficie). También propició la acidificación de los océanos por formación de ácido nítrico y sulfúrico, así como la formación de lluvia ácida. Todos estos eventos afectaron gravemente todos los ecosistemas terrestres y marinos.

El impacto del meteorito desencadenó varios mecanismos de eliminación que fueron los responsables de la extinción masiva de los organismos durante el final del Cretácico. Según la revisión de Saupe y Myers (2020), estos mecanismos incluyen la acidificación de los mares, el enfriamiento global, la pérdida instantánea del hábitat y la modificación de las interacciones ecológicas, como la cadena trófica. Algunos grupos de organismos mostraron una mayor resistencia a estos mecanismos de eliminación, lo que sugiere un patrón de extinción selectiva (D'Hondt, 2005). Sin embargo, ciertos rasgos de las especies, como su tamaño poblacional, distribución geográfica y riqueza de especies en el clado, no garantizaron su supervivencia en esta extinción masiva K-Pg (Lockwood, 2003). En consecuencia, los patrones selección en esta extinción varían considerablemente entre regiones geográficas y grupos taxonómicos.

Durante el evento del K-Pg, la diversidad marina tuvo una extinción del 75 % de las especies, mientras que la pérdida de diversidad terrestre fue del 50 % (Bambach, 2006). Los mecanismos que causaron esta pérdida de biodiversidad y sus efectos en los ecosistemas aún siguen en discusión. Se sugiere que la extinción de los productores primarios en el océano significó un declive de la cadena alimentaria (Robertson *et al.*, 2013). La producción fotosintética fue interrumpida por la muerte del fitoplancton marino a causa de la oscuridad global y acidificación de la superficie de la columna de agua (D'Hondt, 2005), aunque de Tyrrell *et al.* (2015) sugieren que la acidificación no fue la causa principal. Por el contrario, Alegret *et al.* (2012) plantean que la extinción en entornos marinos se debió principalmente a un período transitorio de acidificación extrema en los océanos superficiales.

La recuperación ecológica después del impacto del meteorito al final del Cretácico ha sido objeto de varios estudios. Algunos análisis isotópicos y de asociación de fósiles sugieren una supresión de la productividad primaria que duró aproximadamente un millón de años (Hansen *et al.*, 1993). Sin embargo, investigaciones más recientes indican que la recuperación de la productividad en los océanos fue relativamente rápida, ocurriendo en alrededor de 300 mil años (Lowery *et al.*, 2018; Whittle *et al.*, 2019). Además, no se observa una relación significativa entre la recuperación y la distancia geográfica a la zona del impacto (Lowery *et al.*, 2018).

Se ha observado que después de la extinción de K-Pg los ecosistemas marinos se reorganizan con una dominancia de organismos con diferentes modos de vida. Esta reorganización ecológica no es uniforme a nivel global, sino que varía según los grupos y las regiones geográficas (Whittle *et al.*, 2019). Se han realizado estudios que examinan las diferencias en los modos de vida del bentos marino en ambientes poco profundos antes y después de la extinción del límite K-Pg. Los organismos predilectos para este tipo de análisis son los moluscos, especialmente bivalvos y gasterópodos. Estos han sido taxones frecuentemente estudiados debido a su diversidad, capacidad de preservación en el registro fósil y variedad de estrategias ecológicas (Sessa *et al.*, 2012; Whittle *et al.*, 2019).

Durante la recuperación de las asociaciones de moluscos marinos después de la extinción K-Pg, se ha destacado la supervivencia selectiva de los organismos bentónicos que se alimentaban de detritos (deposit-feeding) en comparación con aquellos que dependían de material suspendido producto de la fotosíntesis (Whittle *et al.*, 2019). El hecho de que las tasas de extinción marina fueron mayores entre los organismos pelágicos que entre los bentónicos, sugiere una mayor resistencia a la escasez de alimentos en el fondo marino (Robertson *et al.*, 2013). Además, se ha notado un aumento en la abundancia de moluscos alimentadores de depósitos y depredadores, así como moluscos con movilidad elevada o con hábitos de vida infaunales en el período posterior a la extinción K-Pg (Hansen *et al.*, 1993; Sessa *et al.*, 2012; Aberhan y Kiessling, 2015). Se ha propuesto que la pérdida de moluscos del tipo alimentadores por suspensión (*suspension feeder*) está relacionada con la falta de producción primaria (Hansen *et al.*, 1993). Por el contrario, otros estudios no encuentran diferencias significativas en los modos de vida de los moluscos antes y después de la extinción, sugiriendo que la extinción no fue selectiva (Raup y Jablonski, 1993; Jablonski y Raup, 1995).

Como se mencionó anteriormente, el impacto evolutivo tras un evento de extinción no sólo involucra la pérdida de taxones y sus modos de vida, sino también la caracterización de la morfología a través del estudio de la ocupación en áreas de morfoespacio. Se han realizado investigaciones que exploran la variación en el morfoespacio en el límite K-Pg en vertebrados, como dinosaurios (Brusatte *et al.*, 2012), mamíferos (Halliday y Goswami, 2016), y serpientes (Klein *et al.*, 2021). Sin embargo, los estudios de disparidad dentro del grupo de los moluscos del K-Pg son escasos, a pesar de la conexión que se ha reconocido entre algunas formas de concha y sus hábitos ecológicos, como se ha demostrado en los trabajos de Stanley (1970; 1988).

2.1.3. Moluscos: ecomorfología

La morfología de las conchas de los moluscos se ha correlacionado con los hábitos ecológicos y el tipo de hábitats a través de la ecomorfología. Esto implica describir detalladamente la morfología de las conchas,

analizar su función con un propósito biológico (morfología funcional) y vincular estos hallazgos con los modos de vida o comportamientos en las comunidades ecológicas (Bock, 1994; Seilacher y Gishlick, 2014). En el contexto paleontológico, la investigación se basa principalmente en el estudio de la morfología de las conchas, y las interpretaciones funcionales se obtienen mediante métodos inferenciales, que pueden involucrar la observación de organismos vivos con morfologías similares (Signor, 1982) o estudios de modelación teórica o mecánica (por ejemplo, gasterópodos en Sälgeback, 2006 y Verhaegen *et al.*, 2019; bivalvos en Savazzi, 1987; Germann *et al.*, 2014; Johnson, 2020; ammonoideos en Chamberlain, 1980).

En general, establecer una relación directa entre la forma de la estructura de un organismo y su función, así como su modo de vida, puede ser complicado y no siempre tiene un significado adaptativo claro. Es frecuente encontrar morfologías de conchas similares en diferentes hábitats, lo que dificulta correlacionar la forma con un modo de vida específico (Ponder *et al.*, 2019). A pesar de esta dificultad, se han detectado diferencias morfológicas que tienen ciertas implicaciones funcionales relacionadas con un modo de vida y condiciones particulares del entorno (Vermeij, 1995, 2002). Cabe resaltar que la arquitectura de las conchas de moluscos es el producto de la interacción de los procesos biológicos que mantienen su crecimiento, su ancestría evolutiva y los requerimientos funcionales (Vermeij, 1995). Aunado a ello también se encuentran los procesos que suceden durante la ontogenia, así como las interacciones del organismo con su entorno (Vermeij, 2002).

Las conchas de moluscos exhiben una amplia diversidad de formas que se han registrado en diferentes nichos ecológicos a lo largo de todo el tiempo geológico. La relación entre la morfología de la concha y el modo de vida en los moluscos fósiles se ha estudiado principalmente en las clases de Bivalvia y Cephalopoda (ammonoideos) y en menor medida en Gastropoda. A continuación, se aborda la ecomorfología de estos tres grupos en relación con la forma de sus conchas, basándose en investigaciones realizadas principalmente en organismos fósiles, así como en algunas inferencias obtenidas de organismos contemporáneos.

Bivalvos

Los bivalvos, a diferencia de los ammonoideos con nado activo, son parte del bentos marino y han sido ampliamente estudiados en términos funcionales y ecomorfológicos por Stanley (1970; 1988). Stanley propone que los hábitos de vida de los bivalvos marinos fósiles pueden predecirse a partir de la forma de sus conchas. Estos hábitos se relacionan con la posición de vida, tipo de alimentación y locomoción. En cuanto a la posición de vida, los bivalvos pueden ser epifauna (viven sobre el sedimento), infauna (enterrados en el sedimento) o semi-infauna (parcialmente enterrados). Además, se distingue entre infauna superficial (enterrada a menos de 5 cm) e infauna profunda (si sobrepasa una profundidad de 5cm). El mecanismo de alimentación de los bivalvos puede ser por la suspensión del alimento en la columna de agua (*suspension feeding*) o por los detritos depositados entre el sedimento (*deposit feeding*). Generalmente, las formas epifaunales tienen una alimentación por suspensión, mientras que los bivalvos que se alimentan de detritos ocupan un enterramiento en el sustrato blando, de grano fino y aguas tranquilas. Los moluscos que se alimentan por suspensión son comunes en ambientes con sedimento grueso y aguas con mayor movimiento.

Varios estudios han demostrado que la forma de la concha en los bivalvos guarda una estrecha relación con su modo de locomoción. Los bivalvos que presentan poca o nula locomoción son aquellos que se encuentran adheridos al sustrato. Estas conchas se distinguen por presentar una elongación antero-posterior de la concha, lo que significa que una de las valvas se extiende en paralelo al eje de la bisagra (Stanley, 1970; Germann *et al.*, 2014). Además, suelen presentar un margen ventral aplanado y, en muchos casos, desarrollan un biso (un tejido fibroso) que proporciona una base amplia para el soporte (Stanley, 1972). En ocasiones, la región anterior de la concha se reduce tanto que llega a estar alineada con el eje de la bisagra, lo que resulta en una forma triangular. Estas morfologías se asocian comúnmente con bivalvos epifaunales que habitan en rocas expuestas a fuertes oleajes (Stanley, 1970).

Otro tipo de locomoción muy común en bivalvos es el enterramiento en el sustrato, las características morfológicas dependen de la profundidad de enterramiento y el tipo de sedimento. Las conchas con un diámetro vertical pequeño y una elongación en dirección antero-posterior son las adecuadas para enterrarse verticalmente en el sedimento utilizando un gran ángulo de rotación durante el proceso de excavación (Stanley, 1970; Eagar, 1978; Germann *et al.*, 2014). Otra ventaja en la excavación son valvas de superficie ya que las ornamentaciones provocan fricción durante el movimiento (Eagar, 1978).

De acuerdo con Stanley (1970), la excavación también se ve beneficiada con un agrandamiento del pie que se refleja en una expansión en la parte anterior de la valva. El mismo autor ha descrito que el ancho máximo de la concha ocurre más cerca del margen dorsal, reduciendo así el ángulo de la sección transversal delantera de la concha mientras atraviesa el sustrato. Las diferencias morfológicas en bivalvos excavadores están relacionadas con el tipo de sedimento en el que se encuentran. En sustratos firmes, tienen una región posterior alargada y puntiaguda, y una región anterior redondeada. En ambientes de arena suelta, la valva muestra una región anterior triangular y alargada. Estas diferencias se pueden describir mediante el desplazamiento de la valva con respecto a la ubicación del umbo dentro del modelo geométrico de Savazzi (1987).

Otros tipos de locomoción en bivalvos incluye la perforación de cavidades en sustratos duros y en menor medida la natación. Las conchas de los organismos perforadores son conchas cilíndricas y delgadas que presentan estructuras propias para la abrasión física del sustrato (Stanley, 1970, 1988). La natación en los bivalvos es un tipo de locomoción temporal, principalmente como mecanismo de escape mediante propulsión a chorro. Suelen tener valvas inferiores más convexas que las superiores, y ambas valvas son delgadas, con un ángulo umbonal amplio (Stanley, 1970, 1988).

Gasterópodos

En comparación con los bivalvos, se ha observado que los gasterópodos exhiben menos adaptaciones morfológicas relacionadas con la locomoción, a pesar de tener un tipo de movimiento más evidente. Los trabajos sobre la morfología y estilos de vida de los gasterópodos son escasos, pero se han realizado revisiones notables por Linsley (1977), Signor (1982) y Stanley (1988). Estos estudios han identificado tres tipos principales de estilos de vida en relación con la locomoción en los gasterópodos: sedentarios, excavadores y epifauna móviles. Los gasterópodos sedentarios y móviles a menudo se consideran parte de la epifauna debido a su ubicación sobre el sedimento, mientras que los gasterópodos infauna son principalmente excavadores.

Las formas de conchas sedentarias o adheridas se han descrito como conchas desenrolladas (*uncoiled shells*; Signor, 1982) y aberturas radiales, es decir que no viven con el plano de la abertura paralelo al sustrato (Linsley, 1977). También pueden desarrollar aberturas redondeadas y presentar ombligo (Signor, 1982). Dentro de este estilo de vida sedentario o de adhesión se encuentran las formas de lapas, las cuales aumentan su estabilidad y sujeción al sustrato al tener una amplia apertura y poca elevación (Stanley, 1988).

Los gasterópodos excavadores presentan diferencias en la morfología de su concha al poseer pliegues internos ubicados en la columela que se asocian al fortalecimiento del músculo columelar para la excavación (Signor, 1982). Estas conchas también se han descrito como morfologías con una espira alta y estrechamente alargada, con lados lisos debido a una apertura con flancos planos y sin ornamentaciones prominentes (Stanley, 1988; Vermeij, 2017).

Los gasterópodos con formas epifaunales móviles se caracterizan por tener conchas con aberturas redondeadas, columelas suaves (sin pliegues) y pueden presentar ornamentaciones prominentes (Signor, 1982). A diferencia de los gasterópodos sedentarios, las formas móviles desarrollan una abertura tangencial, es decir, con el plano de la abertura paralelo al sustrato (Linsley, 1977). También pueden mostrar modificaciones en la apertura, como el canal sifonal, que protege el sifón durante la búsqueda de presas (Vermeij, 2007). Para defenderse de los depredadores, algunas de estas conchas tienen aberturas estrechas

y alargadas, enrollamientos apretados, espirales bajas, engrosamiento de la concha y ornamentaciones externas (Signor, 1982).

Ammonoideos

Los ammonoideos son un grupo de cefalópodos extintos que han sido objeto de estudio en relación a su concha planiespiral y su modo de natación. Westermann (1996) realiza un morfoespacio ecológico en donde diferentes formas de conchas son asociadas a modos de vida hipotéticos en la columna de agua. Posteriormente, Ritterbush y Bottjer (2012) desarrollaron una metodología que utiliza tres variables para describir la forma de los ammonoideos: la exposición del ombligo, la forma de la abertura (grado de inflación) y la expansión de la vuela. Estos parámetros se utilizan para ubicar a los ejemplares dentro de un diagrama ternario que representa el morfoespacio ecológico propuesto por Westermann. Este diagrama ternario se divide en cuatro regiones que corresponden a diferentes modos de vida relacionados con la movilidad en la columna de agua de los ammonoideos: plancton, necton, migrantes verticales y demersales. El plancton vive en la superficie de la columna de agua y al no poseer un nado activo se desplaza principalmente por las corrientes marinas, por su parte el necton comprende la fauna con natación activa. Los migrantes verticales se desplazan hacia arriba y hacia abajo en la columna de agua, mientras que los ammonoideos demersales pasan al mayor parte del tiempo cerca del fondo marino.

Según Westermann (1996), se distinguen tres formas comunes de conchas planiespirales en los ammonoideos: serpenticonas, esfericonas y oxiconas. Con base en los parámetros propuestos por Ritterbush y Bottjer (2012), se pueden establecer las siguientes relaciones entre la forma de la concha y el modo de vida. Los serpenticones, con alta exposición del ombligo y baja tasa de expansión de la vuelta, se ubican en el campo del plancton. Las conchas esferocónicas, con baja exposición del ombligo, abertura ensanchada y baja tasa de expansión, se asocian con los migrantes verticales. Y las conchas oxiconas, con baja exposición del ombligo, alta tasa de expansión y abertura elongada, se encuentran en el campo del necton. Las morfologías de conchas tipo platíconas y los planorbiconas se ubican en el campo demersal. Otros estudios que exploran la relación de otras partes anatómicas y la función de la concha se han llevado a cabo en los ammonoideos. Por ejemplo, Olóriz y colaboradores (2002) observaron cómo la complejidad de las suturas septales de la concha está más relacionada con su geometría que con la batimetría.

2.2. Planteamiento del problema y objetivos

Las conchas de los moluscos ofrecen un modelo ideal para estudios evolutivos debido a su amplia diversidad de forma y al abundante registro fósil disponible que se extiende a través de diferentes periodos geológicos. Estas dos características permiten que se puedan estudiar diversos patrones evolutivos, incluyendo las extinciones y los procesos de recuperación de las comunidades después de eventos de este tipo.

El registro fósil ofrece dos oportunidades para estudiar la diversidad de los moluscos, ya sea mediante la diversidad taxonómica o la disparidad morfológica. Ambos enfoques buscan medir la variedad de formas, pero cada uno aborda este objetivo de manera diferente. La diversidad taxonómica se limita en contar el número de taxones, especialmente el número de especies, mientras que la disparidad morfológica cuantifica directamente la morfología de los organismos. En el contexto del estudio paleontológico de los moluscos, la disparidad representa la variación de la forma de la concha dentro del grupo taxonómico o ecológico de interés.

El estudio de la disparidad morfológica en moluscos en respuesta a eventos de extinción o cambios ambientales ha sido menos explorado, en comparación con los diversos grupos de vertebrados (Brusatte *et al.*, 2012; Halliday y Goswami, 2016; Klein *et al.*, 2021, entre otros). Algunas investigaciones sobresalientes en el área de invertebrados incluyen el análisis de bivalvos realizado por Huang *et al.* (2015) y Collins

et al. (2020), que emplean morfoespacios empíricos basados en análisis de reducción de componentes (PCA). Además, el trabajo de McClain *et al.* (2004) en gasterópodos se destaca ya que combina tanto morfoespacios empíricos como teóricos en su análisis de disparidad.

Como se ha mencionado anteriormente en este trabajo, los morfoespacios teóricos son una herramienta ideal para explorar procesos evolutivos basados en la variación de la forma, la cual se define como la ocupación dentro de estos morfoespacios. A pesar de los numerosos modelos geométricos propuestos que caracterizan la morfología de la concha de los moluscos, su aplicación en los análisis de la disparidad ha sido bastante limitada en este grupo.

Dos problemas principales dificultan utilizar los morfoespacios teóricos en los estudios de disparidad en moluscos. El primero, es la restricción metodológica al medir los parámetros teóricos en ejemplares de conchas reales, y el segundo, es la falta de morfoespacios teóricos visualmente apropiados y útiles para diversas clases de moluscos. Como se discutió en el capítulo anterior, el modelo y los morfoespacios teóricos propuestos en este trabajo ofrecen una opción viable para abordar esta problemática. Por lo tanto, en este capítulo se aplica el morfoespacio teórico propuesto para caracterizar la disparidad morfológica en las conchas de moluscos. Se define como caso de estudio las familias representativas de las clases Bivalvia, Gasteropoda y Cephalopoda durante el límite Cretácico-Paleógeno (K-Pg) en la costa del Noreste del Pacífico, abarcando desde Washington hasta la península de Baja California.

Lo patrones de extinción y diversificación de diferentes grupos de vertebrados han sido ampliamente estudiados en el límite K-Pg. Sin embargo, todavía existe una brecha de conocimiento en lo que respecta la biodiversidad morfológica en las conchas de moluscos y su relación con las presiones ecológicas durante este evento. El estudio de los moluscos en este sentido es aún limitado, a pesar de la gran cantidad de especímenes de moluscos disponibles en las colecciones paleontológicas, como la colección del departamento de Paleontología de Invertebrados del Museo de Historia Natural de Los Ángeles (*Natural History Museum of Los Angeles County*, NHMLA), que alberga alrededor de 4200 especímenes en su colección sistemática y de tipos.

Se espera que la aplicación del modelo geométrico y morfoespacios propuestos en este estudio de disparidad morfológica permitan comparar la distribución de las conchas en morfoespacios, antes y después del evento de extinción masiva. Los resultados obtenidos con este estudio ayudarán a discutir los patrones de pérdida y reconstrucción de biodiversidad, así como los posibles factores ecológicos que podrían haber influido en la diversidad morfológica de los moluscos a lo largo del límite K-Pg. En este contexto, se plantea que los cambios morfológicos en las conchas de estos grupos de moluscos están asociados con los parámetros geométricos del modelo teórico propuesto y, por ende, con el modo de vida de estos organismos, lo que puede ayudar a discutir las posibles implicaciones ecológicas mediante el estudio de la forma.

En este capítulo, se establecen los siguientes objetivos específicos, centrados en llevar a cabo el análisis de disparidad en las conchas de moluscos del límite K-Pg en la costa del Pacífico de Norteamérica. Esto incluye las localidades de Baja California, California, Oregon y Washington, abarcando desde el Cretácico Tardío (Campaniano-Maastrichtiano) hasta finales del Eoceno (Priaboniano). Los objetivos específicos para este capítulo incluyen:

1. Seleccionar las familias más representativas y los ejemplares con mejor grado de preservación de las tres clases de interés (Bivalvia, Gastropoda y Cephalopoda).
2. Realizar las medidas de los parámetros del modelo geométrico propuesto en los ejemplares previamente seleccionados.
3. Seleccionar los parámetros geométricos que mejor representen los cambios morfológicos relacionados con la forma de la concha y su modo de vida ecológico.

4. Construir los morfoespacios teóricos y mapear los ejemplares que corresponden a cada uno de los periodos geológicos.
5. Analizar la disparidad morfológica dentro del morfoespacio mediante la medición del área ocupada y su densidad, utilizando categorías ecológicas y taxonómicas como referencia.

Estos objetivos proporcionarán la base para definir los pasos que se seguirán en la metodología de este capítulo, la cual se presenta a continuación.

2.3. Metodología

2.3.1. Material fósil

El material fósil utilizado en este estudio comprende 586 ejemplares distribuidos en las clases Bivalvia (269 ejemplares), Gastropoda (277 ejemplares) y Cephalopoda (40 ejemplares). Para enfocarse en la disparidad en la costa del Pacífico de Norteamérica durante el límite Cretácico-Paleógeno, se seleccionaron ejemplares de localidades en Baja California, California, Oregon y Washington, abarcando un rango geológico que se extiende desde el Cretácico Tardío (Campaniano) hasta finales del Eoceno (Priaboniano).

Las familias de bivalvos, gasterópodos y cefalópodos se seleccionaron de la base de datos del proyecto EPICC (*Eastern Pacific Invertebrate Communities of the Cenozoic*). Este proyecto tiene como objetivo proporcionar datos digitales accesibles para diversos tipos de estudios evolutivos, como el análisis de cambios climáticos o la identificación de patrones de cambio en la biodiversidad utilizando datos paleontológicos, biogeográficos y ecológicos. Las familias seleccionadas conforman un total de 22 familias para la clase Bivalvia, 18 familias para Gastropoda y 12 familias para Cephalopoda con conchas planiespirales. En este estudio, se utilizó sólo un ejemplar por especie de las familias seleccionadas, esto se hizo con el propósito de investigar la morfología general del grupo sin considerar las diferencias intraespecíficas. La selección de los ejemplares se basó en el grado de preservación en las vistas apertural y apical para la medición de los parámetros.

El análisis morfológico de las conchas de este estudio requirió de imágenes digitales de los ejemplares fósiles. Dichas imágenes se obtuvieron de diversas fuentes, incluyendo la toma de fotografías en colecciones paleontológicas, la revisión de portales digitales de colecciones y la consulta de figuras de ejemplares publicados en libros o artículos científicos. La gran mayoría de las especies utilizadas en este estudio (455 especies) corresponden a ejemplares resguardados en la colección de tipos y la colección taxonómica del Departamento de Paleontología de Invertebrados del Museo de Historia Natural del Condado de Los Ángeles (LACMIP, *Invertebrate Paleontology department of the Natural History Museum of Los Angeles*) y en el *Paleontological Research Institution* (PRI) de Ithaca, Nueva York. Las fotografías de estos ejemplares se tomaron siguiendo la metodología de Callomon (2019), lo que garantizó una correcta alineación de las conchas en las vistas apertural, lateral y apical durante el proceso de digitalización.

Por otra parte, los portales digitales también contribuyeron a aumentar el número de especies (131 spp.) para el estudio. Las fotografías de estas especies se obtuvieron de colecciones disponibles en línea a través de iDigBio (*Integrated Digitized Biocollections*), UCMP (*University of California Museum of Paleontology*) y el portal de PRI *Research Collection*. En cuanto a las imágenes obtenidas mediante revisión bibliográfica (50 spp.), cabe resaltar los trabajos de Gabb (1864; 1869) y Dickerson (1914; 1915), entre otros (Clark, 1938; Weaver, 1942; Anderson, 1958; Squires, 1993). En la Tabla 1 de Anexos, se presenta la lista de los ejemplares revisados, indicando la fuente de obtención de las fotografías.

La información taxonómica, estratigráfica y ecológica de los ejemplares fósiles se obtuvo de la base de datos de EPICC. La estratigrafía de los grupos muestreados abarca tres periodos y trece edades geológicas que se extienden desde hace 110.5 millones de años (Ma) hasta hace 33.9 Ma. Estas temporalidades geológicas incluyen el Cretácico Tardío (Cenomaniano, Turoniano, Coniaciano, Santoniano, Campaniano,

Maastrichtiano), el Paleógeno (Daniano, Selandiano, Thanetiano) y el Eoceno (Ypresiano, Lutetiano, Bartoniano, Priaboniano). Para el análisis de Bivalvia y Gastropoda, dichas edades se agruparon en seis periodos de tiempo, que corresponden a: Tiempo 1 (100.5-83.6 Ma; Cenomaniano-Santoniano), Tiempo 2 (83.6-66 Ma; Campaniano-Maastrichtiano), Tiempo 3 (66-61.6 Ma; Daniano), Tiempo 4 (61.6-56 Ma; Selandiano-Thanetiano), Tiempo 5 (56-47.8 Ma; Ypresiano) y Tiempo-6 (47.8-33.9 Ma; Lutetiano, Bartoniano, Priaboniano). Las conchas planiespirales de la clase Cephalopoda fueron mapeadas únicamente en dos intervalos temporales: el final del Cretácico Temprano-Cretácico Tardío (Tiempo I) y el Paleoceno-Eoceno (Tiempo II). Esta limitación se debe a la falta de una cantidad suficiente de representantes en todas las edades.

La información ecológica de bivalvos y gasterópodos se enfocó en el modo de vida establecida en la base de datos EPICC, determinada según la posición (*tiering*), movilidad y tipo de alimentación de estos grupos. Las categorías ecológicas relacionadas con el modo de vida se dividieron en función de su posición en el sedimento (epifauna, semi-infaunal e infaunal) y su movilidad (facultativamente móvil, rastros o estacionarios). Para los bivalvos, se agruparon en cuatro categorías: epifauna estacionaria, semi-infaunal facultativamente móvil, infaunal facultativamente móvil e infaunal profunda. En cuanto a los gasterópodos, se dividieron en cuatro categorías ecológicas: epifauna facultativamente móvil, epifauna rastro, infaunal facultativamente móvil e infaunal rastro. Las categorías de los cefalópodos se definieron según su posición en la columna de agua, dividiéndolos en planctónicos, nectónicos, migrantes verticales y demersales. El diagrama de Westermann presentado por Ritterbush y Bottjer (2012) fue utilizado para establecer el modo de vida de los cefalópodos con conchas planiespirales en este estudio.

2.3.2. Parámetros del modelo geométrico

Los parámetros del modelo geométrico propuesto en este trabajo se obtuvieron siguiendo la metodología detallada en la Sección 1.1.3 y la Figura 1.5 del Capítulo 1. Para cada tipo de morfología de concha (helicoidal, valva o planiespiral), se aplicaron los métodos específicos que incluyen los parámetros b, d, a, ϕ, ψ y k para bivalvos; b, d, z, a y ϕ para gasterópodos; b, d y a para las conchas planiespirales de cefalópodos.

Las conchas de bivalvos requieren de la vista apertural y apical para poder obtener los seis parámetros que definen su morfología teórica. Con la primera de ellas se obtienen todos los parámetros, a excepción de ψ , que requiere la vista lateral para modelar la orientación de la apertura (Fig. 1.5 de la sección 1.3.3). En cuanto a las conchas de los gasterópodos, se midieron exclusivamente en la vista apertural de la concha, a menos que presentaran una morfología casi cónica, como es el caso de las lapas, para las cuales se aplicó una metodología similar a la utilizada en las valvas de los bivalvos. Dado que la vista lateral de los gasterópodos rara vez se representa en los trabajos, y debido a la falta de preservación de la parte final de la abertura, se optó por no medir el ángulo ψ ($\psi = 0$) en este grupo de conchas, al igual que en la clase Cephalopoda. En cuanto a este último grupo, se necesitó la vista apertural para obtener los parámetros b, d y a en sus conchas planiespirales. En función del grado de preservación, a veces fue necesario tomar medidas tanto en la vista lateral como apical de la concha.

Es importante destacar que para llevar a cabo estas mediciones con precisión, se requiere la alineación adecuada de la fotografía de la concha, la cual se logra mediante la identificación del eje de enrollamiento, como se describe en la Figura 1.4 de la Sección 1.1.3. Todas las mediciones de los parámetros y la reconstrucción del modelo tridimensional de las conchas de los ejemplares se realizaron utilizando el software *Wolfram Mathematica*. El código desarrollado para este propósito se encuentra disponible en <https://github.com/jlragonvera/Mathematica-Notebooks>.

Si bien se obtuvieron todos los parámetros geométricos del modelo propuesto para permitir la reconstrucción tridimensional de la concha, se identificaron específicamente aquellos parámetros que reflejan los cambios morfológicos relacionados con el modo de vida de conchas de los moluscos (bivalvos, gasterópodos y cefalópodos). Estos parámetros se determinaron de acuerdo a la revisión bibliográfica de ecomorfología que se presenta en la sección 2.1.3 del Marco Teórico. De manera adicional, los valores

de los parámetros geométricos fueron sometidos a un proceso de normalización. Esta técnica implica ajustar los valores para que tengan una media de cero y una desviación estándar unitaria. Este procedimiento se realizó con el propósito de comparar el rango de valores entre morfoespacios teóricos con ejes normalizados.

2.3.3. Morfoespacios teóricos

Los morfoespacios teóricos de las tres clases de moluscos fueron construidos a partir de la selección de los parámetros que representan los cambios morfológicos relacionados con el modo de vida ecológico, como se describió anteriormente. En estos morfoespacios teóricos, cada eje representa uno de los caracteres seleccionados. Por lo tanto, cada clase de moluscos (bivalvos, gasterópodos y cefalópodos) cuenta con su propio morfoespacio teórico enfocado en su ecomorfología. Estos morfoespacios fueron construidos utilizando la combinación de dos parámetros geométricos (morfoespacios bidimensionales) o tres parámetros geométricos (morfoespacios tridimensionales). Para mapear los ejemplares en estos morfoespacios, se ubicaron los valores de los parámetros en los ejes de los espacios de dos o tres dimensiones, dependiendo de la configuración del morfoespacio.

Con el objetivo de observar la variación morfológica a lo largo del tiempo geológico que abarca el evento de extinción masiva del K-Pg, se crearon gráficas que representan la ocupación en los morfoespacios teóricos durante los seis intervalos de tiempo definidos. Los ejemplares que se mapearon en los morfoespacios se categorizaron según las descripciones de sus atributos ecológicos y su clasificación taxonómica a nivel de familia. El área abarcada a lo largo del morfoespacio por cada una de estas categorías fue delimitada mediante envolventes convexas, que pueden visualizarse como el área que se formaría al estirar una liga de hule alrededor de todos los puntos en cuestión¹. De esta manera se representa gráficamente la extensión del morfoespacio ocupado por categoría taxonómica o ecológica.

2.3.4. Disparidad morfológica

La disparidad morfológica a través del límite K-Pg fue analizada mediante la forma en que los ejemplares de bivalvos, gasterópodos y cefalópodos se distribuyeron en los morfoespacios teóricos a lo largo de distintos periodos geológicos definidos. Como se describió en la sección 2.1.1 del Marco Teórico, existen varias medidas que permiten caracterizar diferentes aspectos de la disparidad o variación morfológica. En este estudio, se emplearon tres métricas de disparidad específicas: el área delimitada por la envolvente convexa, la distancia promedio entre pares (*Mean Pairwise Distance*, MPD) y la densidad dentro del área. La primera medida se relaciona con la extensión total del morfoespacio ocupado, mientras que las dos últimas caracterizan la distribución de los puntos dentro de esta región.

La delimitación y el cálculo del área de la envolvente convexa en el morfoespacio se obtuvieron mediante la función *ConvexHullMesh* del software *Wolfram Mathematica*. La distancia promedio entre pares se estimó mediante la función *DistanceMatrix*, la cual genera una matriz con todas las distancias entre cada par de elementos mapeados en el morfoespacio. La medida de densidad se obtuvo como una relación adimensional entre el área de la envolvente convexa y la cantidad de ejemplares dentro de dicha región. Todas las medidas de disparidad fueron calculadas para cada categoría ecológica de las tres clases de moluscos (Bivalvia, Gastropoda, Cephalopoda), y sus valores se representaron gráficamente a lo largo de las temporalidades geológicas establecidas.

¹Formalmente, la envolvente convexa de un conjunto de puntos X , es el mínimo conjunto convexo que contiene a X .

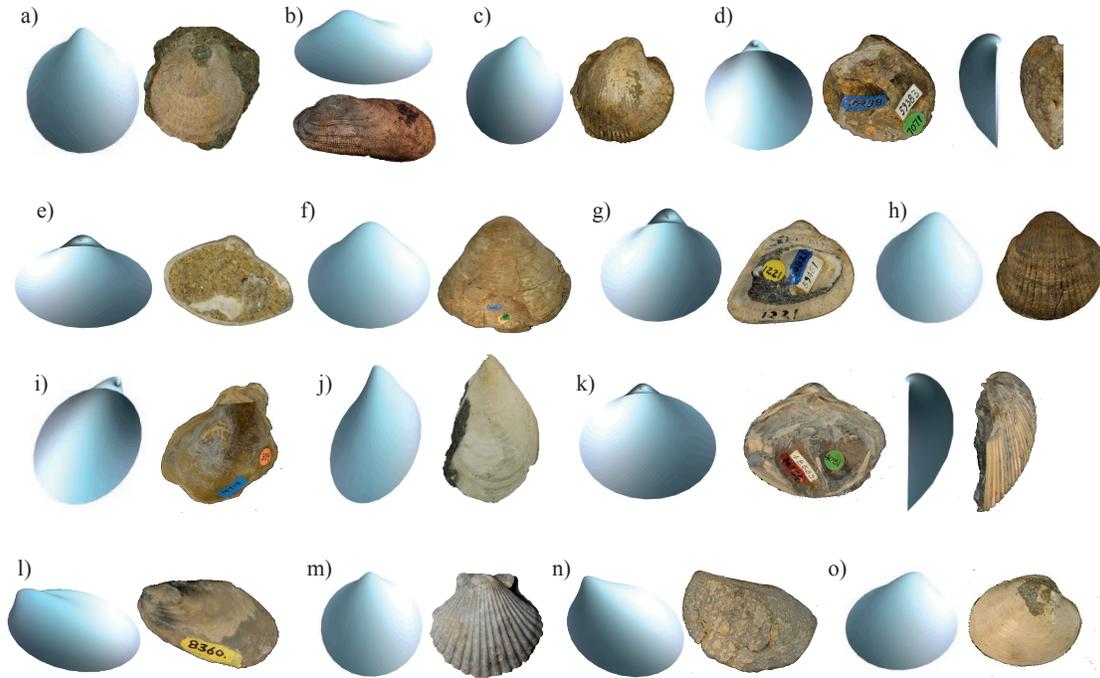


Figura 2.1: Ejemplos de algunas familias de bivalvos muestreadas en este estudio. Se presentan los ejemplares medidos y sus modelos correspondientes, obtenidos mediante los parámetros geométricos. a) Anomiidae (*Anomia mcgoniglenensis*); b) Arcidae (*Barbatia suzzalloi*); c) Cardiidae (*Agnocardia sorrentoensis*); d) Carditidae (*Venericardia calafia*); e) Corbulidae (*Caryocorbula dickersoni*); f) Crassatellidae (*Crassatella collina*); g) Cucullaeidae (*Cucullaea (Idonearca) melhaseana*); h) Glycymerididae (*Glycymeris apletos*); i) Gryphaeidae (*Phygraea stewarti*); j) Inoceramidae (*Inoceramus naumanni*); k) Lucinidae (*Claibornites turneri*); l) Mytilidae (*Bathymodiolus willapaensis*); m) Pectinidae (*Lyropecten estrellanus*); n) Steinmanellidae (*Yaadia robusta*); o) Veneridae (*Compsomyax subdiaphana*).

2.4. Resultados

2.4.1. Bivalvia

2.4.1.1. Modelación geométrica de ejemplares

La modelación de bivalvos se logra mediante la reconstrucción tridimensional de una de las valvas del organismo. Este proceso requiere la obtención de los seis parámetros geométricos establecidos para esta categoría (b , d , a , ϕ , ψ y k). La Figura 2.1 muestra, a manera de ejemplo, los modelos que pertenecen a algunas de las familias de bivalvos seleccionadas para este estudio. Es notable la similitud entre la morfología de ejemplares fósiles y el modelo geométrico propuesto. Sin embargo, en algunos casos, como se ilustra en las Figuras 2.1 b y g, las variaciones en la apertura pueden desviar la similitud con el modelo geométrico. Esto se debe a que el parámetro a sólo permite generar aperturas circulares y elípticas.

La mayoría de los modelos en la Figura 2.1 se presentan en la vista exterior e interior (apertural) de la valva, siendo estas perspectivas las que permiten observar mejor su morfología. En el caso de los ejemplares de las familias Carditidae y Lucinidae (Fig. 2.1 d y k), también se incluye la vista lateral de la valva, en donde se observa cómo el ángulo ψ controla la inclinación de la apertura en esta perspectiva (como se muestra en la Fig. 1.5). Los cambios más notables en los bivalvos se evidencian en la vista apertural de la valva, donde resaltan la forma de la apertura (parámetro a), su inclinación (parámetro ϕ) y su posición en relación con el umbo (parámetro k).

| Tipo de locomoción | Características morfológicas | Parámetro del modelo teórico |
|------------------------|--|------------------------------|
| Adheridos al sustrato | Elongación antero-posterior de la concha. | a |
| | Reducción de la región anterior de la concha, que llega a estar muy cerca del eje de la bisagra. | k |
| | Valva más ancha cerca del margen ventral (vista lateral). | θ |
| Excavadores | Elongación en dirección antero-posterior. | a |
| | Expansión en la parte anterior de la valva. | k |
| | Valva más ancha cerca del margen dorsal (vista lateral). | θ |
| Perforadores | Forma cilíndrica alargada y estrecha. | a |
| | La parte anterior de la valva es más ancha. | k |
| | Los umbones son poco prominentes. | b |
| Nadadores intermitente | Valvas poco convexas (vista lateral). | b |
| | Ángulo umbonal grande. | a |

Tabla 2.1: Ecomorfología de la concha de bivalvos y parámetros geométricos relacionados.

2.4.1.2. Selección de parámetros geométricos

La modelación geométrica de las valvas necesita la obtención de los seis parámetros definidos, sin embargo, para poder visualizar los morfoespacios teóricos se requieren un máximo de tres parámetros. La elección de estos parámetros se basó en los cambios morfológicos que influyen en la forma de la valva y están relacionados con el estilo de vida de estos organismos bentónicos.

Partiendo del principio de que los hábitos de vida de los bivalvos marinos fósiles pueden inferirse a partir de la morfología de sus conchas, se identificaron tres parámetros clave que modifican la forma de la concha, en términos de la elongación de la apertura y su posición en relación con el umbo (eje de enrollamiento). Estas características representan variaciones morfológicas generales que se observan en las valvas en función de su modo de locomoción.

Las variaciones ecomorfológicas en las conchas de los bivalvos y su relación con los parámetros geométricos se resumen en la Tabla 2.1. Cuatro tipos de locomoción se distinguen en estos organismos, y los cambios entre la formas de sus valvas se relacionan con parámetros específicos. El parámetro a modifica la elongación antero-posterior de la apertura, mientras que los parámetros ϕ y k se encargan de la rotación y desplazamiento de la apertura con respecto al eje de enrollamiento (zona del umbo). El parámetro b introduce modificaciones menores en la forma general de la concha, especialmente en lo que respecta a la expansión de la vuelta observable en la vista lateral. Por lo tanto, los parámetros seleccionados para describir las conchas de los bivalvos son k , ϕ y a .

2.4.1.3. Morfoespacios teóricos en bivalvos

La elección de los parámetros geométricos k , ϕ y a , en relación a los cambios ecomorfológicos de los bivalvos, permite la construcción de morfoespacios teóricos basados en estos parámetros. En la Figura 2.2, se presentan dos morfoespacios bidimensionales que ilustran las variaciones geométricas en la concha al modificar los valores de los parámetros k y ϕ (Fig. 2.2a), y los parámetros k y a (Fig. 2.2c). Dentro de estos morfoespacios, se han mapeado ejemplares de todas las familias de bivalvos, sin distinción de tiempo geológico ni categoría ecológica.

La distribución del conjunto de ejemplares se representa en las Figuras 2.2b y 2.2d, que muestran los valores máximos y mínimos observados en las conchas de los bivalvos en este estudio. En la Figura 2.2b, se aprecia que la mayoría de los ejemplares se concentra en una región del morfoespacio $k - \phi$, con valores

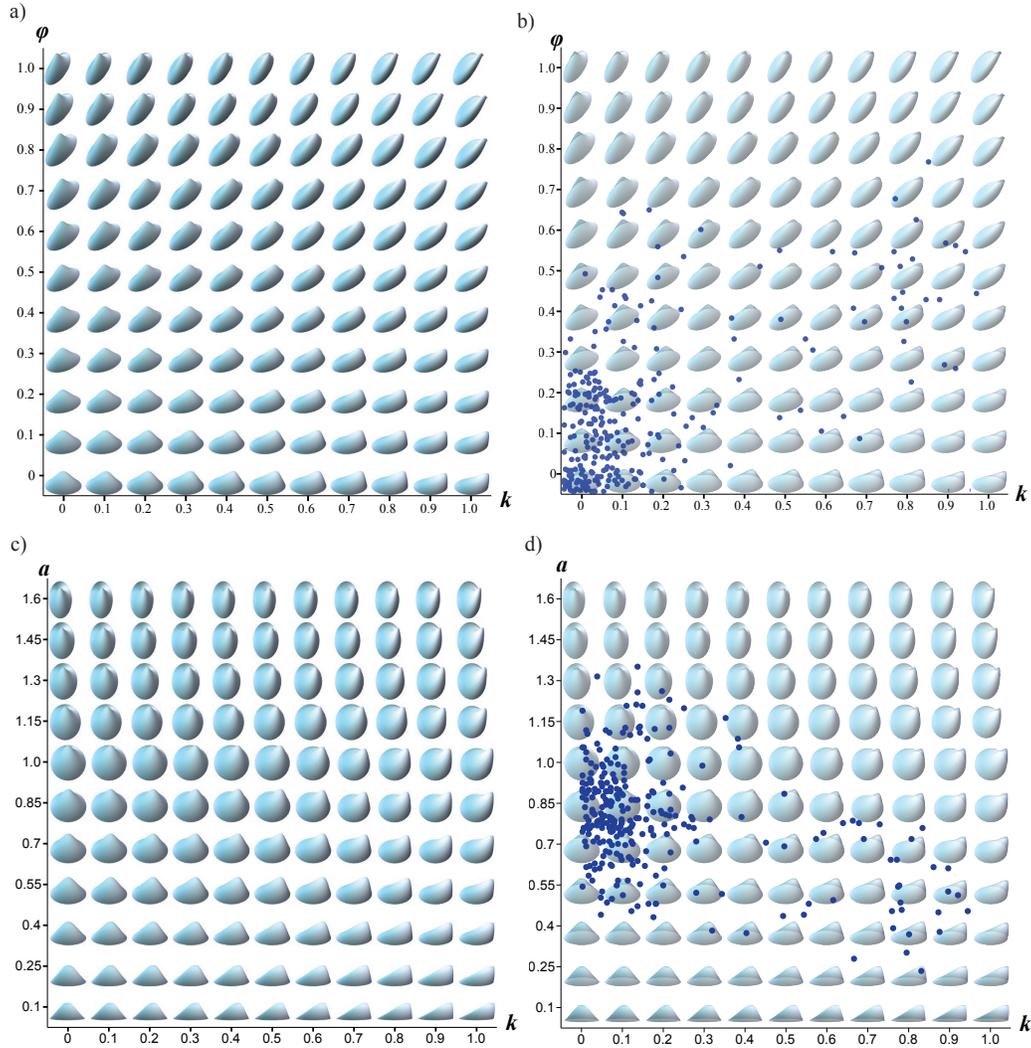


Figura 2.2: Morfoespacios teóricos bidimensionales ($k - \phi$ y $k - a$) con el mapeo de los ejemplares de bivalvos medidos en este estudio.

de k y ϕ cercanos a cero, lo que sugiere que los bivalvos muestreados tienden a presentar una morfología bastante uniforme, es decir, con escasa o nula rotación y traslación de la apertura. De manera similar, en la Figura 2.2d, se observa una densidad significativa de ejemplares con una apertura de forma circular o ligeramente alargada ($0.7 \leq a \leq 1$). Es importante destacar que la mayoría de las valvas tienden a desarrollar aperturas alargadas en el eje antero-posterior, en lugar de presentar un alargamiento en el eje dorso-ventral.

El conjunto de datos muestreados de bivalvos se clasifica según su categoría ecológica, como se muestra en el morfoespacio teórico k y ϕ de la Figura 2.3. En este morfoespacio se mapean los ejemplares correspondientes a las siguientes categorías: epifauna estacionaria, semi-infauna facultativamente móvil, infauna facultativamente móvil e infauna profunda. Estos ejemplares se grafican sin distinción en cuanto al tiempo geológico, únicamente mostrando el tipo de ecomorfología y el espacio ocupado al delimitar su envolvente convexa en función de los parámetros k y ϕ . Es relevante resaltar que, aunque existen características morfológicas que suelen asociarse con determinadas formas de vida, como se detalla en la Tabla 2.1, los datos demuestran que no hay una morfología exclusiva que esté específicamente vinculada

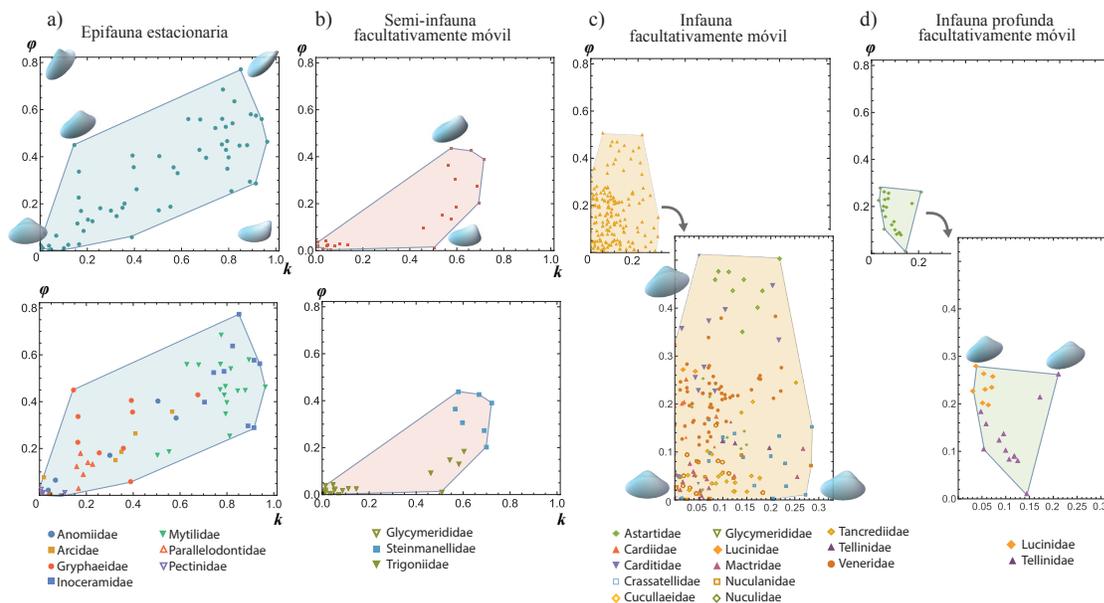


Figura 2.3: Morfoespacio teórico $k - \phi$ con ejemplares de bivalvos clasificados en las cuatro categorías ecológicas: a) epifauna estacionaria, b) semi-infauna facultativamente móvil, c) infauna facultativamente móvil e d) infauna profunda facultativamente móvil. Los morfoespacios inferiores señalan la ubicación de las familias por categoría ecológica. Se muestran algunos modelos geométricos como guía de los cambios morfológicos dentro del área del morfoespacio delimitada por la envolvente convexa.

a un tipo de ecología en particular. No obstante, es notorio apreciar la diversidad morfológica que cada una de estas categorías desarrolla. Algunas formas de vida presentan una variabilidad morfológica mayor en comparación con otras en relación al desplazamiento k e inclinación ϕ de su apertura.

Las formas de vida que habitan adheridas en la superficie (epifauna estacionaria, Fig. 2.3a) muestran una amplia variedad de formas, que van desde la ausencia de desplazamiento y rotación de su apertura ($k \approx 0$ y $\phi \approx 0$), hasta los valores más elevados registrados en ambos parámetros de entre todos los bivalvos ($k = 0.96$ y $\phi = 0.78$). Cuanto mayor es k , mayor es el valor de rotación ϕ . Por su parte, los organismos semi-infaunales exhiben dos tendencias morfológicas notables: valores cercanos a cero en ambos parámetros y valores moderados de inclinación y rotación de la apertura (Fig. 2.3b). Los organismos infaunales facultativamente móviles presentan una distribución más limitada en el morfoespacio (Fig. 2.3c), lo que indica que presentan una menor variabilidad morfológica. Sus valvas muestran un nulo o escaso desplazamiento de la apertura ($k < 0.25$) y una moderada rotación ($\phi < 0.5$). La última categoría de organismos infaunales que reside en lo profundo del sustrato (Fig. 2.3d), ocupa la porción más reducida del morfoespacio y sus morfologías se encuentran en el mismo rango de variación que las de los organismos infaunales superficiales.

La distribución de las familias dentro del morfoespacio y sus categorías ecológicas también se presenta en la Figura 2.3. Esta información indica que, en general, cada familia tiene preferencia por un sólo tipo de vida ecológico, a excepción de algunas familias como Glycymerididae, Lucinidae y Tellinidae, que están presentes en dos categorías ecológicas distintas. La infauna facultativamente móvil se destaca como la categoría con la mayor abundancia de familias y el mayor número de ejemplares, que alcanza las 176 especies distribuidas en 13 familias (Fig. 2.3c). Aunque en general no se observa una delimitación definida en el espacio que ocupan las familias, algunas de ellas muestran ciertas tendencias a agruparse en el morfoespacio. Por ejemplo, la familia Nuculidae ocupa áreas con una mayor inclinación de apertura ($0.4 < \phi < 0.5$), mientras que Tancrediidae y Crassatellidae presentan una inclinación mínima ($0 < \phi < 0.15$). Veneridae, por su parte, exhibe una inclinación apertural moderada ($0.1 < \phi < 0.3$).

La categoría ecológica de epifauna estacionaria cuenta con 61 ejemplares en siete familias (Fig. 2.3a). Algunas familias pertenecientes a esta clasificación tienen una distribución restringida, como es el caso de *Parallelodontidae*. Por otro lado, *Mytilidae* e *Inoceramidae* ocupan una región en común en el morfoespacio, caracterizada por las valvas con una mayor inclinación y rotación de la apertura. Las familias en las que se observa una ocupación del espacio más definida son aquellas pertenecientes a los grupos semi-infaunales e infaunales profundos (Fig. 2.3b y d). Estas dos categorías son las que presentan un menor número de familias y ejemplares, con 26 y 21 especies, respectivamente. La familia semi-infauna *Glycymerididae* ocupa una región muy específica, lo que sugiere una morfología con escasa variación (Fig. 2.3b). En contraste, las dos familias que forman parte de la infauna profunda, *Lucinidae* y *Tellinidae*, ocupan una región del morfoespacio similar a la de los ejemplares de su misma familia que pertenecen a la infauna facultativamente móvil.

2.4.1.4. Morfoespacios teóricos en el límite K-Pg

El mapeo de los ejemplares de bivalvos en diferentes intervalos geológicos permite la observación de los cambios morfológicos que experimentan los grupos taxonómicos o ecológicos a lo largo del tiempo. En este caso de estudio, el objetivo es analizar la ocupación del morfoespacio antes y después de la última extinción masiva del Cretácico-Paleógeno (K-Pg). La Figura 2.4 ilustra esta ocupación en el contexto de un morfoespacio bidimensional definido por los parámetros k y ϕ , que representan los cambios morfológicos relacionados con el desplazamiento y la inclinación de la apertura a lo largo de los seis intervalos temporales establecidos (Fig. 2.4c).

En dichos morfoespacios, los ejemplares se muestran de acuerdo a las cuatro categorías ecológicas establecidas, y los polígonos de ocupación representan el área delimitada por la envolvente convexa que contiene los puntos según su categoría. Además, los histogramas reflejan el número de especies presentes en cada categoría a lo largo de los diferentes intervalos geológicos (Fig. 2.4a), desde el Cenomaniano, la época más antigua del Cretácico tardío, hasta el Priaboniano, el periodo más reciente del Eoceno.

La infauna facultativamente móvil ha demostrado ser la categoría ecológica con el mayor número de especies presentes en los seis intervalos de tiempo, como se puede observar en la Figura 2.4a. Este patrón es evidente incluso en el Daniano (Tiempo 3), que corresponde al período inmediatamente posterior a la extinción masiva de finales del Cretácico (marcado con flecha amarilla en Fig. 2.4c). El segundo grupo con un mayor número de representantes es la epifauna estacionaria, cuya presencia es constante, aunque experimenta una marcada disminución en los periodos inmediatamente posteriores a la extinción masiva (Tiempo 3 y Tiempo 4, Fig. 2.4a). Por otro lado, las dos categorías de faunas ecológicas con menor número de ejemplares son la semi-infauna y la infauna profunda, ambas categorías con movimientos facultativos, que no superan las diez especies por intervalo de tiempo.

La infauna facultativamente móvil es la categoría con el mayor número de ejemplares, sin embargo su ocupación en el morfoespacio es limitada en comparación con la epifauna adherida. Esto sugiere que los bivalvos que viven en el sustrato y tienen cierta movilidad presentan valvas con poca variación morfológica entre los ejemplares con este modo de vida. En su mayoría, no tienen o únicamente presentan un ligero desplazamiento de su apertura ($0 < k < 0.2$), y la variación morfológica más notable se observa en la rotación de su apertura, que varía entre $0 < \phi < 0.5$. Esta rotación les permite tener la zona anterior más cercana al umbo y modificar su estructura para enterrarse en el sustrato.

En contraste, la epifauna estacionaria cuenta con una menor abundancia de especies, pero se caracteriza por presentar la envolvente convexa más extensa en el morfoespacio, lo que indica una mayor variación en la forma de las valvas, tanto en el desplazamiento como en la rotación de la apertura. Se observa una tendencia en los organismos epifaunales a desarrollar valvas con un mayor desplazamiento de la apertura, junto con una rotación más amplia de la misma. Estas morfologías se encuentran en la esquina superior derecha del morfoespacio definido por los parámetros $k - \phi$, siendo el único grupo ecomorfológico en ubicarse en esta región del morfoespacio. En todos los periodos geológicos establecidos, es el grupo con el área más amplia en el morfoespacio, a excepción del periodo inmediatamente posterior al evento de extinción masiva (Daniano), en donde sólo hay un ejemplar registrado.

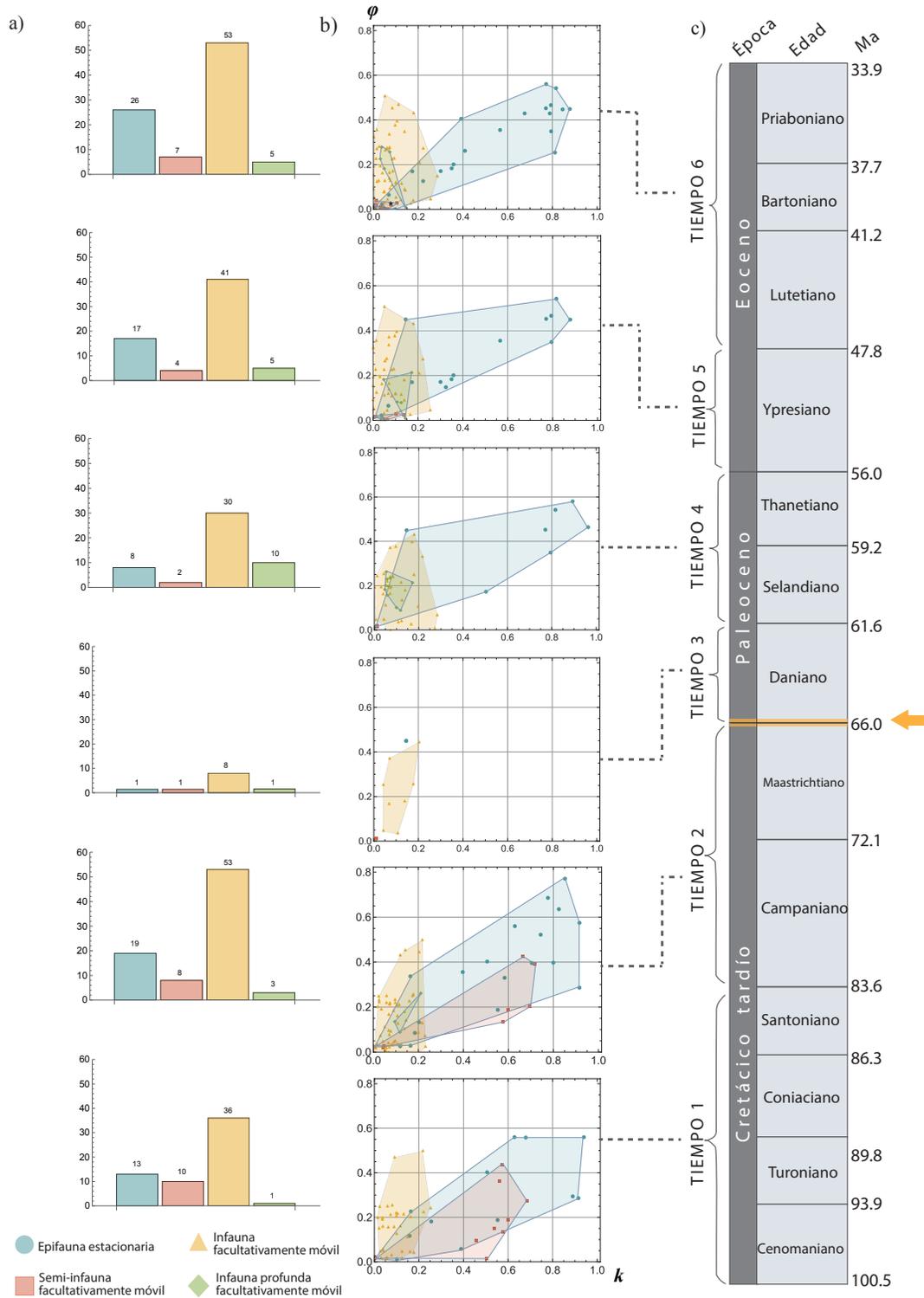


Figura 2.4: Morfoespacios teóricos $k - \phi$ de bivalvos, a través de la extinción masiva del K-Pg. a) Histogramas que señalan el número de especies por categoría ecológica. b) Dispersión de los ejemplares dentro de morfoespacios teóricos en los seis tiempo geológicos establecidos. c) Tabla cronológica en donde se marcan las divisiones de los tiempos geológicos (la flecha amarilla indica el evento de extinción masiva).

La extinción masiva del K-Pg ocurre entre los Tiempos 2 y Tiempo 3 en la Figura 2.4, marcando precisamente los 66 millones de años que separan el Cretácico del Paleógeno. El Tiempo 3 corresponde a la época del Daniano y representa los primeros millones de años inmediatamente posteriores a la extinción masiva. Es evidente que la única forma de vida predominante en este período son los organismos infaunales con movimiento facultativo (Fig. 2.4b). Por su parte, durante el Tiempo 4 (Selandiano-Thonetiano), se continúa observando la fase de recuperación del ecosistema, y se registra el llenado del morfoespacio nuevamente por la epifauna adherida, abarcando una amplia extensión del morfoespacio, junto con algunos representantes de organismos epifaunales de hábitats profundos (Fig. 2.4b). La cuantificación de la ocupación del morfoespacio por los diferentes grupos ecológicos se puede analizar mediante diversas medidas de disparidad, como la extensión del área abarcada y la distribución de los ejemplares dentro de ella.

2.4.1.5. Medidas de disparidad morfológica en el límite K-Pg

En este caso de estudio, se presentan tres métricas de disparidad: el área delimitada por la envolvente convexa, la distancia promedio entre pares y la densidad dentro de la envolvente convexa. Cada una de estas medidas se calculó para las cuatro categorías ecológicas a lo largo de los seis intervalos de tiempo establecidos, y los resultados se muestran en la Figura 2.5. El área de la envolvente convexa representa la extensión total del morfoespacio ocupado, lo que se traduce como la disparidad dentro del morfoespacio. Es notable que el periodo inmediatamente posterior a la extinción masiva, la época del Daniano (Tiempo 3), registra una disminución de la disparidad en todos los grupos ecológicos muestreados (Fig. 2.5a).

La cuantificación del área delimitada por la envolvente convexa confirma que los organismos epifaunales son el grupo con la mayor extensión dentro del morfoespacio, lo que significa que son el grupo con la mayor disparidad según los parámetros geométricos $k - \phi$, (Fig. 2.5a). El valor más alto de área ocupada se registra en el Tiempo 2, a finales del Cretácico Tardío, justo antes de la extinción masiva. En contraste, la pérdida más drástica de su disparidad se registra en el periodo inmediato a este evento, con un área nula, ya que no existen suficientes organismos para formar una envolvente convexa. Sin embargo, la recuperación de la disparidad de la epifauna es rápida, ya que llega a valores cercanos a su valor máximo en los 10 millones de años (Ma) siguientes al evento de extinción.

El área ocupada por la infauna facultativamente móvil es menor que la registrada por la epifauna estacionaria. Sin embargo, la pérdida de su disparidad después de la extinción masiva no es tan abrupta como en los organismos epifaunales. De manera similar, logra recuperar su disparidad morfológica en aproximadamente 10 millones de años después del evento del límite K-Pg (Tiempo 4 en la Figura 2.5a). En cuanto a las dos categorías ecológicas restantes, la semi-infauna e infauna profunda, son las que tienen una menor área ocupada del morfoespacio. Es importante destacar que las especies semi-infaunales facultativamente móviles no logran recuperar su disparidad morfológica después de la extinción del K-Pg.

La segunda métrica de disparidad, como su nombre indica, mide la distancia promedio entre pares de taxones y se considera una medida de la densidad de los ejemplares en el morfoespacio. Esta medida se ve afectada tanto por el tamaño del área ocupada como por el número de especímenes dentro de ella. Una distancia promedio entre pares menor indica que las características morfológicas son más similares, lo que sugiere una menor variación morfológica. Esta medida de disparidad muestra resultados similares al área de la envolvente convexa en todas las categorías ecológicas, con la excepción de la infauna facultativamente móvil, donde se observa una disparidad constante a lo largo de los tiempos geológicos sin diferencias notables durante el evento de extinción masiva (Fig. 2.5b).

Otra medida de disparidad morfológica que proporciona información adicional es la métrica de densidad. Esta medida se calcula como el número de especies registradas para un tiempo dado en relación al área del morfoespacio delimitada por la envolvente convexa. Los resultados de la cuantificación de la densidad se presentan en la Figura 2.5c. En ella se observa que todas las categorías experimentan una disminución de su densidad durante el Daniano (Tiempo 3), que corresponde al evento inmediato posterior a la extinción. Esto es coherente con la disminución en el número de especies de todas las categorías después de dicho evento (Fig. 2.4a).

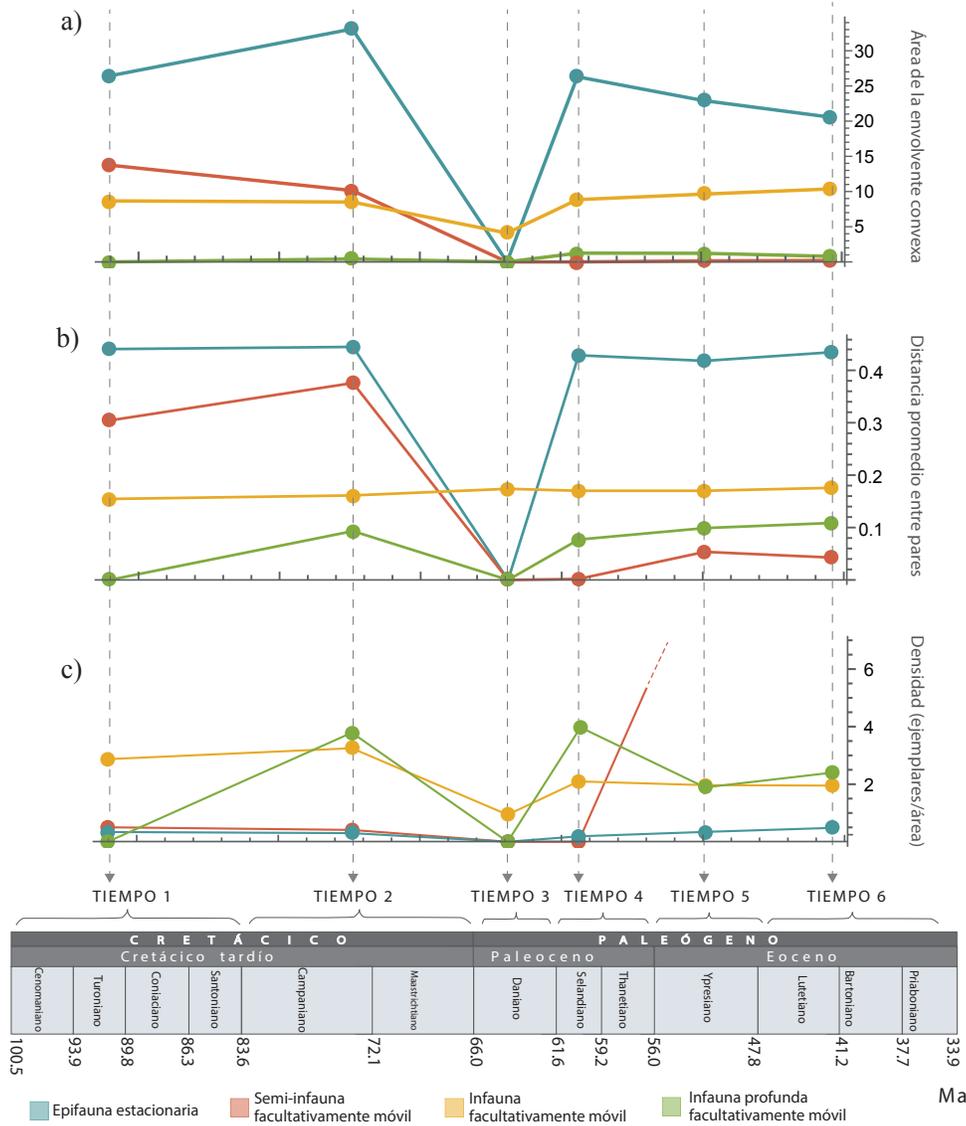


Figura 2.5: Medidas de disparidad morfológica de las cuatro categorías ecológicas de bivalvos que se registran para cada uno de los rangos temporales establecidos. a) Área delimitada por la envolvente convexa, b) Distancia promedio entre pares de puntos en el morfoespacio, c) densidad de ejemplares dentro del área de la envolvente convexa.

En la gráfica de la Figura 2.5c, se observa un cambio significativo en cuanto a los valores de disparidad para las categorías ecológicas en comparación con las otras medidas. Uno de los resultados más notables es que, aunque las especies epifaunales ocupan la mayor extensión del morfoespacio, tienen la menor densidad entre las categorías ecológicas. Esto indica que las especies epifaunales tienen pocos representantes, pero desarrollan una gran variación en su morfología. En contraste, la infauna facultativamente móvil muestra una variación morfológica limitada pero tiene valores de densidad más altos que la epifauna. Por su parte, las especies semi-ifaunales registran los valores más altos de densidad después de la extinción masiva. Esto se debe a que pierden diversidad de formas y se concentran en una zona muy específica del morfoespacio, alcanzando valores muy altos (la línea punteada de la Figura 2.5c indica un valor cercano a las 13 unidades).

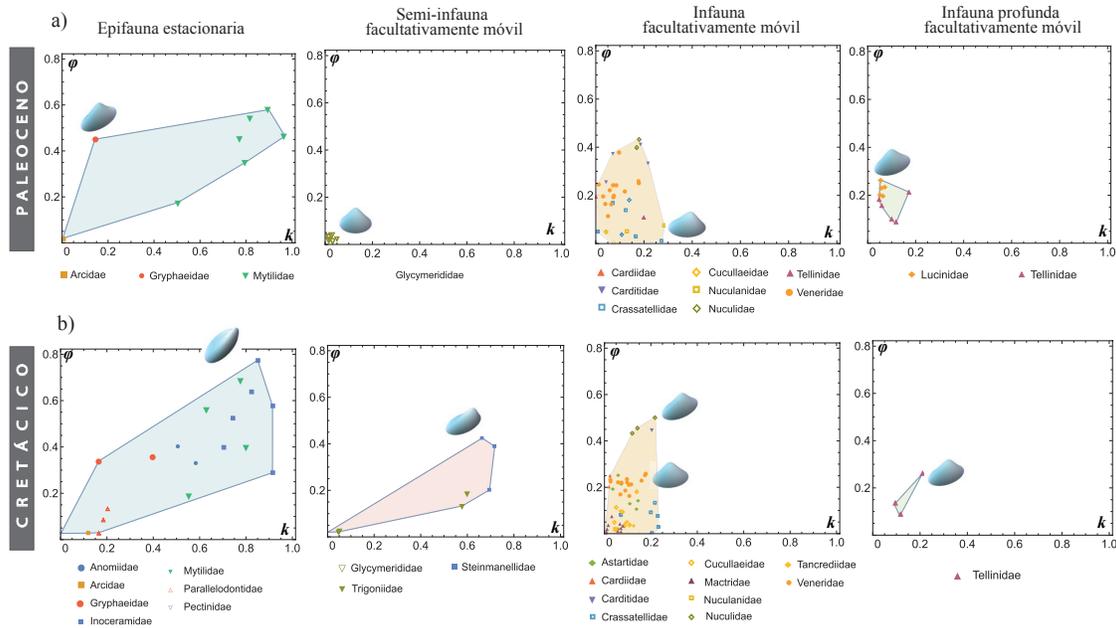


Figura 2.6: Morfoespacios teóricos $k - \phi$ con las familias presentes a) antes de la extinción masiva (finales del Cretácico tardío) y b) después de este evento (Paleógeno). Los cuatro morfoespacios por rango temporal muestran las categorías ecológicas establecidas en este estudio.

2.4.1.6. Disparidad morfológica entre algunas familias de bivalvos

Las categorías ecológicas están representadas por 23 familias de bivalvos distribuidas entre los cuatro modos de vida establecidos. Por lo tanto, la distribución de las morfologías de las familias influye en la distribución de las categorías ecológicas en los morfoespacios. La Figura 2.6 ilustra la influencia taxonómica que tienen las especies y sus familias en la distribución de las categorías ecológicas dentro del morfoespacio construido con parámetros $k - \phi$. Estas gráficas muestran el final del Cretácico Tardío (Campaniano-Maastrichtiano) y los 10 millones de años inmediatos al evento de extinción masiva K-Pg, que incluye el periodo del Paleoceno.

Es notable la desaparición de algunas familias que no sobreviven a la extinción del K-Pg, así como la ocupación del morfoespacio por nuevas especies en la fase de recuperación del ecosistema. En el caso de la epifauna estacionaria, se registra la pérdida de las familias Paralelodontidae e Inoceramidae, las cuales presentan ejemplares con morfologías caracterizadas por una alta rotación y desplazamiento de la apertura. Después de la extinción masiva, la familia Mytilidae experimenta un aumento en abundancia al presentar ese mismo tipo de morfologías y al incrementar el número de sus especies.

Como se mencionó anteriormente, la semi-infauna facultativamente móvil experimenta una drástica reducción en su extensión en el morfoespacio después de la extinción masiva, debido a que la familia Glycymerididae es la única representante de la infauna facultativamente móvil en el Paleógeno. En la Figura 2.4b, se observa que esta disminución en la disparidad se atribuye a la extinción de las familias Trigonidae y Steinmanellidae, las cuales ocupaban una región del morfoespacio muy diferente a la familia Glycymerididae. Las especies de la familia Glycymerididae se caracterizan por poseer una morfología de valvas homogénea entre ellas, con nula o escasa inclinación y desplazamiento de la apertura.

La infauna facultativamente móvil destaca como la categoría con mayor densidad de especies y diversidad taxonómica. Su extensión en el morfoespacio se mantiene relativamente constante tanto antes como después de la extinción masiva. La mayoría de las familias presentes en esta categoría persisten a lo largo del tiempo, con excepción de Astartidae y Mactridae (Fig. 2.6a), que no tienen representantes en el Paleógeno. Además, la familia Tancrediidae se extingue en el límite K-Pg. La familia Veneridae es

la que exhibe el mayor número de especies y se concentra principalmente en una zona del morfoespacio con un desplazamiento de apertura casi imperceptible y una ligera inclinación de la misma.

La infauna de hábitos profundos y facultativamente móvil tiene como único representante en el Cretácico a la familia Tellinidae, situándose en la misma zona del morfoespacio que comprende la infauna superficial. Es importante destacar que después del evento de extinción, este grupo ecológico experimenta un aumento en el número de especies, aunque esto no se traduce necesariamente en una mayor extensión en el morfoespacio. La familia Lucinidae es un nuevo taxa que se desarrolla después del límite K-Pg, contribuyendo al incremento del número de ejemplares para esta categoría (Fig. 2.6a).

2.4.2. Gastropoda

2.4.2.1. Modelación geométrica de ejemplares

La construcción tridimensional de las diversas morfologías de conchas de gasterópodos requiere la obtención de los parámetros geométricos propuestos para estos organismos: b , d , z , a y ϕ . Entre los parámetros más relevantes que contribuyen a esta variación se encuentran la tasa de expansión de la vuelta (b), las formas de apertura (a) y el desplazamiento vertical de la espira (z). A pesar de que la mayoría de los ejemplares de gasterópodos presentan una forma helicoidal, algunas especies exhiben morfologías sin desplazamiento vertical y con una alta tasa de expansión, dando lugar a formas semejantes a las lapas, como se aprecia en la familia Neritidae (Fig. 2.7k).

En la Figura 2.7 se presentan modelos correspondientes a algunas de las familias que exhiben la diversidad morfológica presente en esta clase de moluscos. Como se observa, la similitud entre los modelos geométricos y los especímenes fósiles es notable en la gran mayoría de las especies. No obstante, en ocasiones, debido a las limitaciones del modelo geométrico, algunas estructuras morfológicas no pueden reproducirse completamente. Por ejemplo, en la familia Muricidae (Fig. 2.7i), no es posible modelar el canal sifonal con los parámetros propuestos. En este caso, el modelo se limita a reproducir la apertura sin esta estructura. Cuando la forma de la apertura difiere de una elipse, la precisión del modelo en la reproducción del ejemplar no es la misma, como se observa en las Figuras 2.7c y 2.7h.

2.4.2.2. Selección de parámetros geométricos

La construcción del modelo geométrico de la concha de los gasterópodos requiere la obtención de los cinco parámetros definidos para este tipo de morfologías (b , d , z , a y ϕ). La selección de los parámetros más relevantes de estos organismos se realizó con base en su ecomorfología, es decir, los parámetros geométricos que varían según la forma del organismo y que, a su vez, influyen en el modo de vida ecológico que desarrollan en el bentos marino. Como se presentó en la sección anterior, diversos autores han identificado características morfológicas en los gasterópodos fósiles que permiten inferir sus hábitos ecológicos. Siguiendo este principio, se identificaron principalmente dos parámetros importantes que modifican la forma de la concha de los gasterópodos en relación con el enrollamiento de la espira y los cambios en la apertura. Estas características representan variaciones morfológicas que se observan en la concha en función de su modo de locomoción.

La relación entre las variaciones ecomorfológicas en las conchas de los gasterópodos y los parámetros geométricos propuestos en este trabajo se resume en la Tabla 2.2. Dado que la gran mayoría de los gasterópodos desarrollan conchas helicoidales, el parámetro z modifica la espiral de la concha tanto en su altura como en su enrollamiento. Morfológicamente, en las conchas se traduce como la presencia o ausencia de pliegues en la columela y el cambio en el ángulo de la espira. Por otra parte, el parámetro a modifica la forma de la apertura y los flancos de las vueltas, que son redondeados cuando la forma de la apertura es cercana a una forma circular o son perfiles aplanados cuando la apertura es alargada. El parámetro b introduce modificaciones en la forma general de la concha; sin embargo, el rango en el cambio de sus valores es limitado, a excepción de los organismos que generan morfologías de tipo lapa (Fig. 2.7k). Por lo tanto, la visualización del morfoespacio teórico para gasterópodos se centrará en los parámetros a y z .

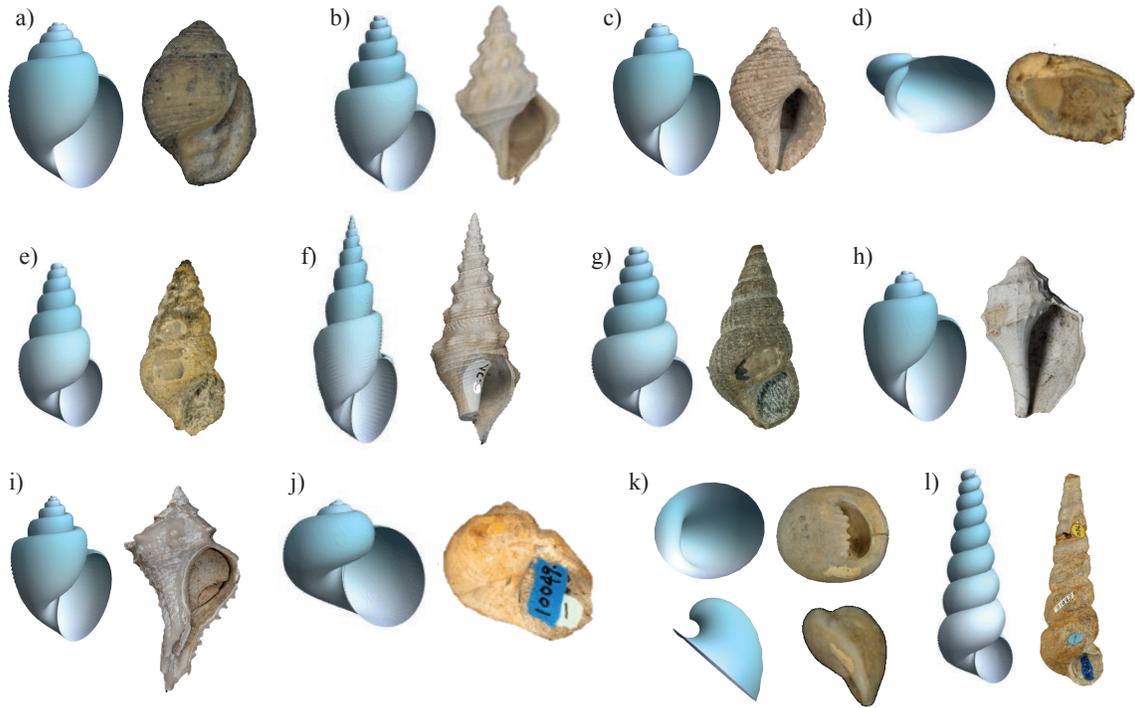


Figura 2.7: Algunas familias de gasterópodos muestreadas en este estudio. Se presentan los ejemplares medidos y sus modelos correspondientes obtenidos mediante los parámetros geométricos en una vista apertural. a) Acteonidae (*Ravinella lipmanorum*); b) Aporrhaidae (*Goniocheila wilsoni*); c) Buccinidae (*Cantharus perrini*); d) Calyptraeidae (*Spirocrypta pileum*); e) Capulidae (*Astandes salsa*); f) Clavatulidae (*Turricula cowlitzensis*); g) Epiitonidae (*Acirsa delta*); h) Ficidae (*Priscoficus hornii*); i) Muricidae (*Murex cowlitzensis*); j) Naticidae (*Gyrodes quercus*); k) Neritidae (*Velates vizcainoensis*) en vista apertura y lateral; l) Turritellidae (*Turritella chaneyi*).

| Tipo de locomoción | Características morfológicas | Parámetro del modelo teórico |
|--------------------|---|------------------------------|
| Sedentarios | Tanto conchas enrolladas y desenrolladas pueden esperarse que sean sedentarias. | b, z |
| | Concha sin presencia de pliegues en la columela. | z |
| Adheridos | La forma de lapa aumenta la estabilidad. | b |
| | La apertura de la concha tiene un contorno casi circular. | a |
| Excavadores | Concha con pliegues en la columela. | z |
| | Perfil de vuelta aplanado lateralmente. | a |
| | Conchas con una espira alta. | z |
| | Conchas con ángulo de la espira reducido. | b, z |
| Móvil | Concha sin presencia de pliegues en la columela. | z |
| | Perfil de vuelta redondeado. | a |

Tabla 2.2: Ecomorfología de la concha de gasterópodos y parámetros geométricos relacionados.

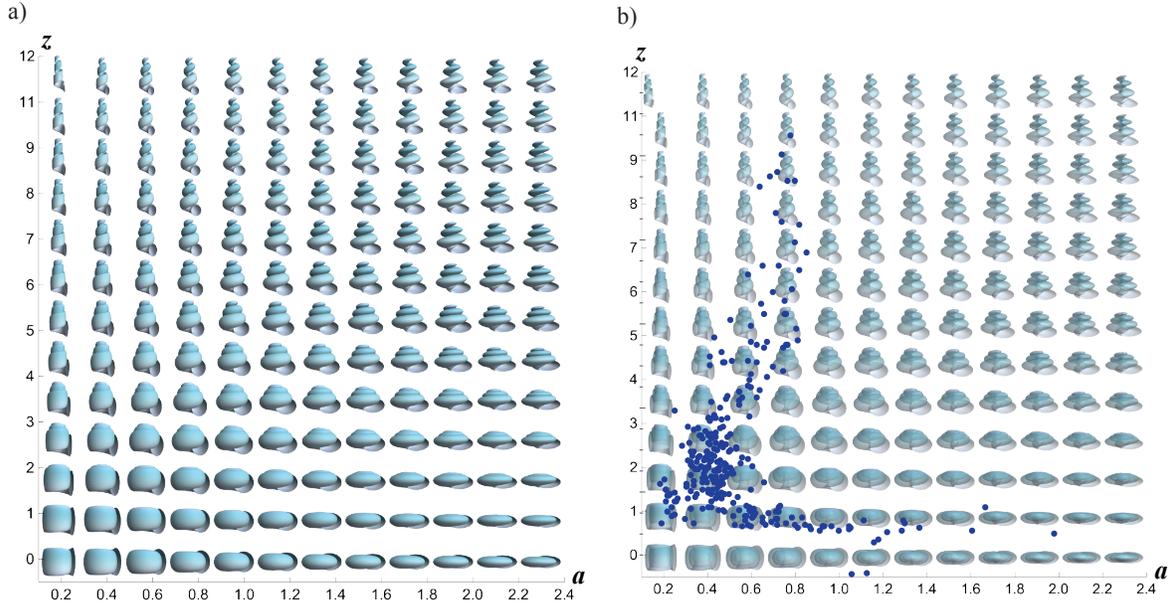


Figura 2.8: Morfoespacios teóricos bidimensionales ($a - z$) con el mapeo de los ejemplares de gasterópodos medidos en este estudio.

2.4.2.3. Morfoespacios teóricos en gasterópodos

Los cambios teóricos en la morfología de las conchas de gasterópodos, generados mediante la variación de los parámetros seleccionados (a y z), se presentan en el morfoespacio teórico de la Figura 2.8a. El rango de valores de dichos parámetros representa los extremos máximos y mínimos exhibidos por los ejemplares. El mapeo de todos los especímenes de gasterópodos analizados en este estudio se muestran en la Figura 2.8b, evidenciando la distribución de las distintas morfologías de conchas helicoidales basadas únicamente en estos dos parámetros.

Es notable señalar que la mayor densidad de especies de gasterópodos se encuentra en valores aproximados entre $0.4 < a < 0.6$ y $1 < z < 3$. La mayoría de los gasterópodos desarrollan aperturas con formas elípticas alargadas en dirección del eje del enrollamiento ($a < 1$). Un número reducido de ejemplares presenta aperturas ensanchadas ($a > 1$), destacando algunas especies de familias con morfologías de tipo lapa, que a su vez son ejemplares con un enrollamiento helicoidal mínimo o nulo ($z \approx 0$). Por otro lado, las especies de gasterópodos con el enrollamiento helicoidal más pronunciado ($z > 5$), es decir, con mayor altura de la espira, desarrollan aperturas con morfologías cercanas a formas circulares ($a \approx 0.8$).

El proceso de clasificación de los ejemplares de gasterópodos en el morfoespacio teórico $a - z$ se realiza según las categorías ecológicas establecidas, las cuales se basan en su tipo de locomoción y su ubicación espacial en el bentos (epifauna o semi-infauna). Los gasterópodos muestreados tienen dos tipos de locomoción: un movimiento de arrastre constante y un movimiento facultativo (no constante). La combinación de estas características ecológicas da lugar a las cuatro categorías ecológicas definidas en este estudio, mismas que se presentan en el morfoespacio teórico $a - z$ en la Figura 2.9. Estos ejemplares se mapean en el morfoespacio sin distinción de rango temporal, mostrando el espacio que ocupan todas las familias al delimitar su envolvente convexa en función de los valores de los parámetros cada ejemplar.

Los datos morfológicos de las especies pertenecientes a las categorías de epifauna reptante y semi-infauna reptante revelan la ausencia de una morfología exclusiva específicamente vinculada a su ubicación en el bentos, ya que ambas categorías ocupan áreas similares en el morfoespacio (Fig. 2.9a, Fig 2.9c). Así, la mayoría de los ejemplares de la epifauna facultativamente móvil también se encuentran en la misma región del morfoespacio, a excepción de los organismos con aperturas ensanchadas ($a > 1$),

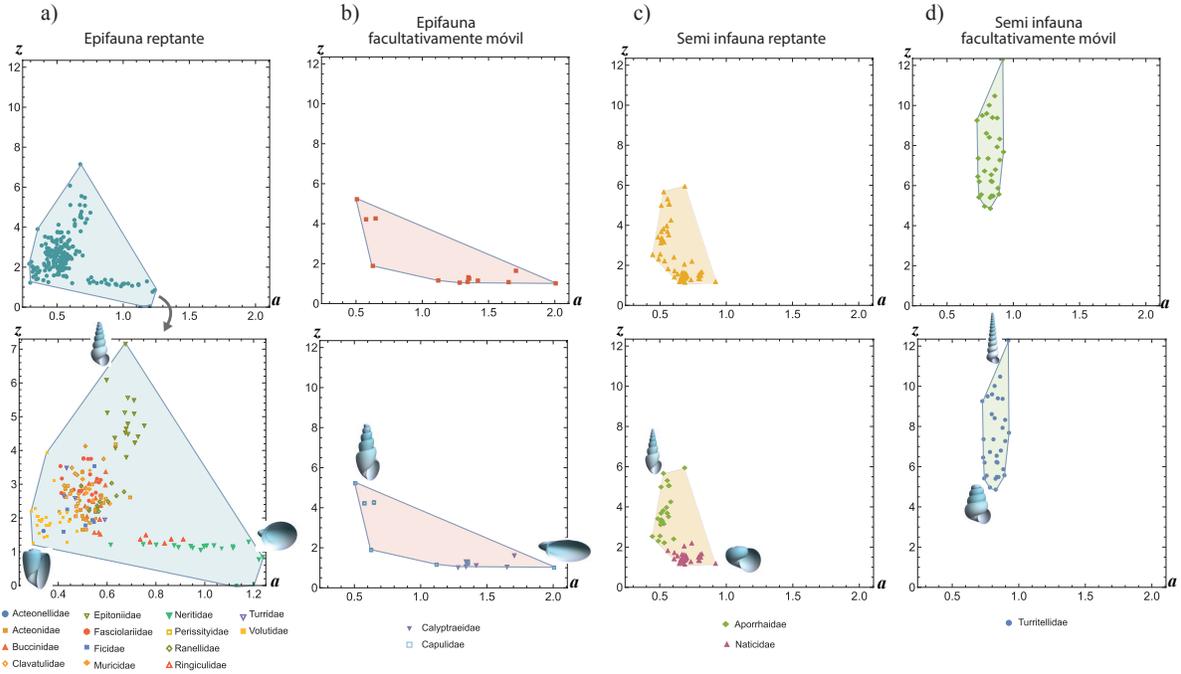


Figura 2.9: Morfoespacio teórico $a - z$ con los ejemplares de gasterópodos clasificados en las cuatro categorías ecológicas: a) epifauna reptante, b) epifauna facultativamente móvil, c) semi infauna reptante y d) semi infauna facultativamente móvil. Los morfoespacios inferiores señalan la ubicación de las familias por categoría ecológica. Se muestran algunos modelos geométricos que corresponden a los especímenes ubicados en las esquinas del polígono de la envolvente convexa.

que se destacan como especies con morfologías de tipo lapa (Fig. 2.9b). En contraste, los organismos semi-infaunales facultativamente móviles se distinguen por ocupar un área diferente del morfoespacio, caracterizada por valores elevados del parámetro z (Fig. 2.9d).

La distribución de las familias en el morfoespacio, según su tipo de hábito ecológico, también se ilustra en la Figura 2.9. Al examinar la presencia de las familias en cada categoría, se observa que cada familia muestra preferencia por un sólo tipo de vida ecológica. La epifauna con movimiento de arrastre destaca como la categoría con la mayor abundancia de familias y el mayor número de ejemplares, con 180 especies distribuidas en 14 familias (Fig. 2.9a). Dentro de la envolvente convexa de esta categoría ecológica, se distingue la ubicación de algunas familias en una zona específica del morfoespacio, lo que se relaciona con un morfotipo característico propio de la familia. Por ejemplo, las familias Ringiculidae, Neritidae y Acteonidae exhiben un desplazamiento helicoidal limitado, sin embargo, Acteonidae presenta una apertura estrecha y alargada. En la Figura 2.9a se observa también que varias familias comparten la misma región del morfoespacio, lo que indica que especies de diferentes familias pueden desarrollar morfologías muy similares.

El resto de las categorías ecológicas se caracterizan por presentar un menor número de ejemplares, perteneciendo únicamente a una o dos familias por categoría. La epifauna con movimiento facultativo comprende solo 13 especies distribuidas en las familias Calyptraeidae y Capulidae (Fig. 2.9b), las cuales se distinguen por desarrollar algunas morfologías de tipo lapa con aperturas ensanchadas y altas tasas de expansión (valores altos del parámetro b). Por otro lado, los organismos de la semi-infauna con movimiento reptante constan de 52 especies distribuidas en dos familias (Fig. 2.9c). Cada una de estas familias ocupa una región diferente en el morfoespacio, ya que la familia Naticidae tiene una espiral baja ($1 < z < 1.8$), mientras que la familia Aporrhaidae presenta un mayor desplazamiento vertical ($2 < z < 6$). Finalmente, la semi-infauna con movimiento facultativo está representada exclusivamente por la familia Turritellidae, que cuenta con 32 especies muestreadas. Su ubicación específica en el morfoespacio

se debe al morfotipo característico de esta familia, que incluye el mayor desplazamiento helicoidal de la espiral y una forma circular de su apertura (Fig. 2.9d).

2.4.2.4. Morfoespacios teóricos a través del límite K-Pg

Los gasterópodos son mapeados en una serie de morfoespacios teóricos $a - z$, cada uno construido en los intervalos temporales establecidos que se extiende desde el Cretácico Tardío hasta el Eoceno. Este registro secuencial de morfoespacios permite observar las variaciones morfológicas experimentadas por las categorías ecológicas de la clase Gastropoda antes y después del evento de extinción masiva del Cretácico-Paleógeno (K-Pg). El impacto de este evento se ilustra en la Figura 2.10, donde los parámetros que definen estos morfoespacios corresponden a la variación morfológica determinada por la forma de la apertura (a) y el desplazamiento helicoidal de la concha o altura de la espiral (z). El área de distribución de los ejemplares en el morfoespacio, basada en su categoría ecológica, está delimitada por la envolvente convexa (Fig. 2.10b). Además, se presentan los histogramas que indican el número de especies por categoría en cada rango temporal (Fig. 2.10a).

Los organismos epifaunales reptantes o rastrosos destacan como el grupo de organismos con el mayor número de especies presente en los seis intervalos de tiempo, incluso en el Daniano (Tiempo 4), que corresponde al periodo inmediato posterior al evento desencadenante de la extinción masiva (marcado con flecha amarilla en la Fig. 2.10c). En contraste, las demás categorías ecológicas son grupos con un menor número de ejemplares, experimentando también una disminución en el periodo posterior a la extinción masiva (Tiempo 3, Fig. 2.10a). La epifauna con movimiento facultativo se destaca como el grupo ecológico con el menor número de ejemplares registrados en todos los intervalos de tiempo definidos.

La epifauna con movimiento reptante experimenta la pérdida más drástica en abundancia como consecuencia del evento de extinción masiva. El número de ejemplares disminuye de 50 especies registradas en el Tiempo 2, a finales del Cretácico, a únicamente 11 especies durante el Daniano (Fig. 2.10a). Esta disminución se refleja no sólo en la cantidad de especies, sino también en su extensión en el morfoespacio, que disminuye notablemente después del límite K-Pg. Las especies que logran sobrevivir a esta extinción se concentran en una zona específica del morfoespacio con valores bajos de a y z , es decir, presentan morfologías con aperturas ensanchadas y estrechas, así como una baja altura en la espira. En las épocas post-extinción del Paleoceno y Eoceno, a pesar de que se recupera el número de especies de la epifauna reptante, la ocupación en el morfoespacio no regresa a su distribución original. La altura de la espiral ahora es más reducida ($z < 4$), marcando un contraste con el Cretácico, donde se observaba una mayor diversidad morfológica dada por un desarrollo helicoidal prominente, alcanzando valores de hasta $z \approx 7$.

Un patrón similar se observa en los organismos semi-infaunales con movimiento reptante, ya que su mayor extensión en el morfoespacio se registra en el Cretácico, indicando así una mayor diversidad de morfologías para esta época. Esta diversidad es notable por el registro de una mayor abundancia de morfologías de espiral alta ($z > 4$). Sin embargo, después del evento de extinción, la abundancia de especies no logra recuperarse a los niveles anteriores al límite K-Pg (Fig. 2.10a). Además, las especies registradas en los rangos post-extinción presentan morfologías con un menor desarrollo helicoidal, dado por valores $z < 4$ (Fig. 2.10b).

En cuanto a los grupos de gasterópodos con movimientos facultativos, la epifauna es el grupo con menor número de especies y la menor ocupación del área en el morfoespacio. Se observa un cambio notable en la distribución de este grupo durante el Cretácico Tardío, ya que a principios de éste (Tiempo 1) se desarrollaron conchas helicoidales con aperturas estrechas ($2 < z < 5$ y $a \approx 0.5$). Sin embargo, a finales (Tiempo 2), el registro de especies con morfología de tipo lapa expande notablemente el área del morfoespacio en este tiempo. Después del límite K-Pg, la epifauna facultativamente móvil se limita a morfologías de tipo lapa (Fig. 2.9b), con conchas sin un desarrollo helicoidal evidente (valores aproximados de $z = 1$) y formas de la apertura ensanchadas ($a > 1.5$).

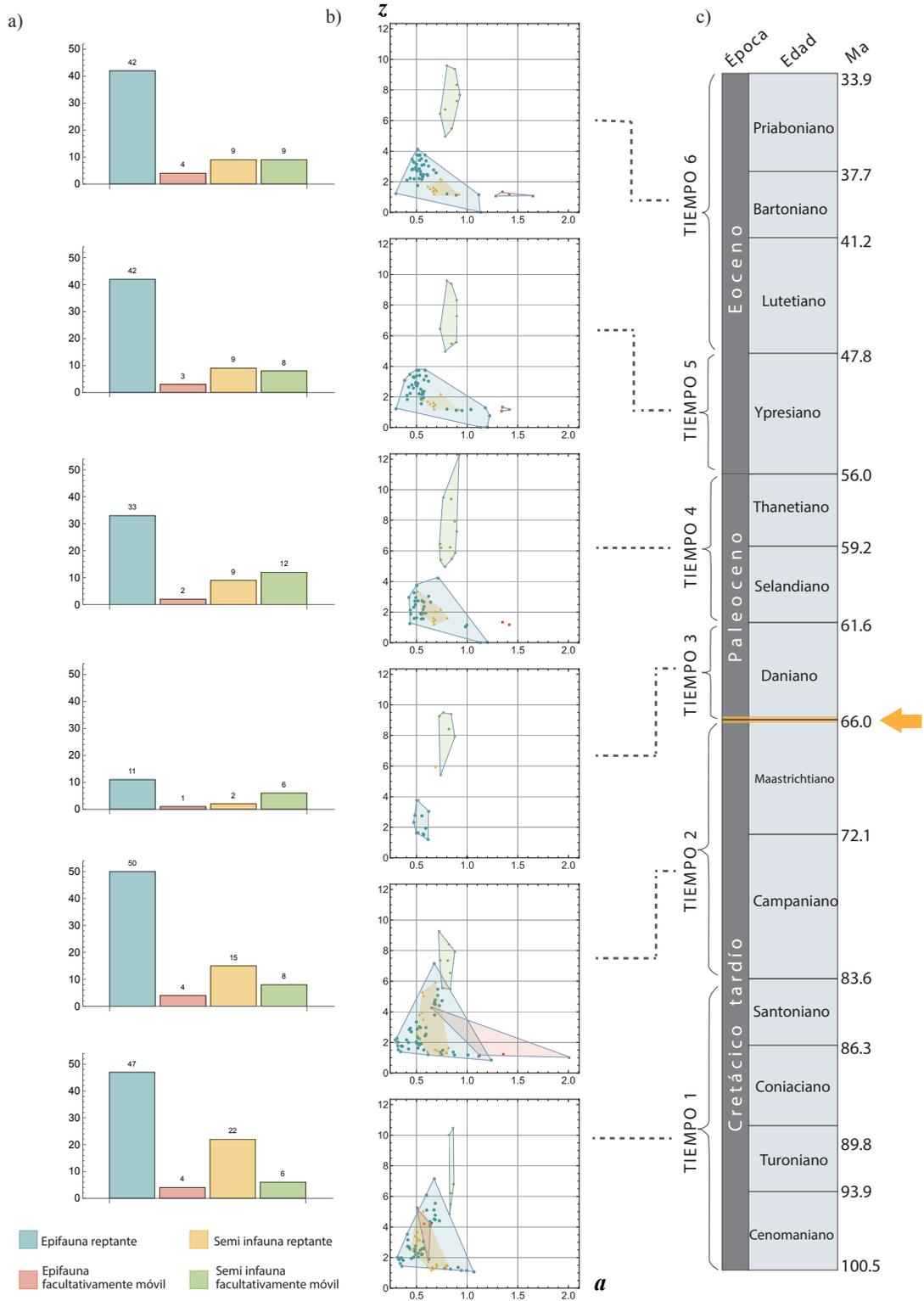


Figura 2.10: Morfoespacios teóricos $a-z$ de las categorías ecológicas de gasterópodos a través de la extinción masiva del límite K-Pg. a) Histogramas que señalan el número de especies por categoría. b) Dispersión de los ejemplares dentro de morfoespacios teóricos en los seis tiempo geológicos establecidos. c) Tabla cronológica en donde se marcan las divisiones de los tiempos geológicos (la flecha amarilla indica el evento de extinción masiva).

Por otra parte, la semi-infauna facultativamente móvil es un grupo que se ha mantenido constante, tanto en el número de especies como en la zona del morfoespacio que ocupa. Este grupo está representado exclusivamente por la familia Turritellidae (Fig. 2.9d), lo que indica que el morfotipo de la familia ha permanecido invariable o ha experimentado cambios mínimos a lo largo del tiempo geológico. Su morfología se distingue en todos los periodos por tener conchas helicoidales con una espiral alta y una apertura casi circular ($z \lesssim 5$ y $a \approx 0.8$ en la Fig. 2.10b). En comparación con otros grupos, la semi-infauna con movimiento facultativo no experimenta una disminución tan drástica en el límite K-Pg, como ocurre con la epifauna reptante (Fig. 2.10a).

2.4.2.5. Medidas de disparidad morfológica en el límite K-Pg

Las medidas de disparidad, al igual que en la clase Bivalvia, se calcularon para cada una de las cuatro categorías ecológicas en los seis intervalos temporales establecidos. La extensión del morfoespacio ocupada por Gastropoda se midió por el área de la envolvente convexa, como se presenta en la Figura 2.11a. Una mayor área ocupada indica una mayor diversidad de formas de conchas y, por lo tanto, una mayor disparidad morfológica. Es notable que en el periodo inmediato posterior a la extinción masiva, durante la época del Daniano (Tiempo 3), se registra una disminución de la disparidad en todos los grupos ecológicos muestreados (Fig. 2.11a).

La epifauna reptante es el grupo con la mayor ocupación de área dentro del morfoespacio, lo que indica que es el modo de vida con la disparidad más alta, según los parámetros geométricos $a - z$ (Fig. 2.10a). La mayor área ocupada se registra en el Tiempo 2, a finales del Cretácico Tardío, justo antes de la extinción masiva. En contraste, la pérdida más drástica de su disparidad se observa en el periodo inmediato a este evento. Durante los 10 Ma posteriores al límite K-Pg (Tiempo 3), la epifauna logra aumentar su disparidad, sin embargo sus valores no se recuperan completamente (Fig. 11a). Esto implica que gran parte de la diversidad de morfologías de conchas se pierde en la extinción del K-Pg.

El área ocupada por la epifauna facultativamente móvil es inferior a la registrada por la epifauna con movimiento reptante en todos los rangos temporales. Después del límite K-Pg, la epifauna facultativamente móvil disminuye su disparidad a valores muy reducidos, indicando que se restringe a ocupar una región limitada dentro del morfoespacio (Fig. 2.10b y Fig. 2.11a). Un proceso similar se observa en la semi-infauna reptante, aunque este grupo logra registrar niveles ligeramente superiores de disparidad en las edades próximas al evento de extinción.

En cambio, la semi-infauna facultativamente móvil registra los valores más bajos de disparidad durante el Cretácico Tardío, no obstante su patrón de recuperación después del límite K-Pg es distinto (Fig. 2.11a). Esto se debe a que su extensión en el morfoespacio $a - z$ es bastante constante a lo largo de todos los rangos temporales, incluido el Daniano (Tiempo 3). Esto sugiere que, aunque su diversidad morfológica es limitada, estos organismos fueron capaces de mantener su variedad morfológica frente al evento de extinción.

La métrica de distancia promedio entre pares proporciona información adicional al área de la envolvente convexa, ya que, al ser considerada una medida de densidad, utiliza tanto el área como la cantidad de ejemplares. Al igual que la medida del área de la envolvente convexa, la distancia promedio entre pares de puntos revela la pérdida de disparidad en todos los grupos después del evento del límite K-Pg (Fig. 2.11b). También indica que tanto la epifauna facultativamente móvil como la semi-infauna reptante experimentan una notable disminución en la diversidad de formas y no logran recuperarse después de la extinción.

La distancia entre pares señala que el grupo con mayor disparidad es la semi-infauna facultativamente móvil, seguida por la epifauna reptante (Fig. 2.11b). Aunque la abundancia de especies es mayor en la epifauna reptante, muchos ejemplares ocupan una región del morfoespacio similar (Fig. 2.10b), indicando una menor diversidad en ese aspecto. Mientras tanto, la semi-infauna facultativamente móvil, mantiene una distancia mayor entre sus ejemplares, la cual es constante en todos los rangos de tiempo (Fig. 2.11).

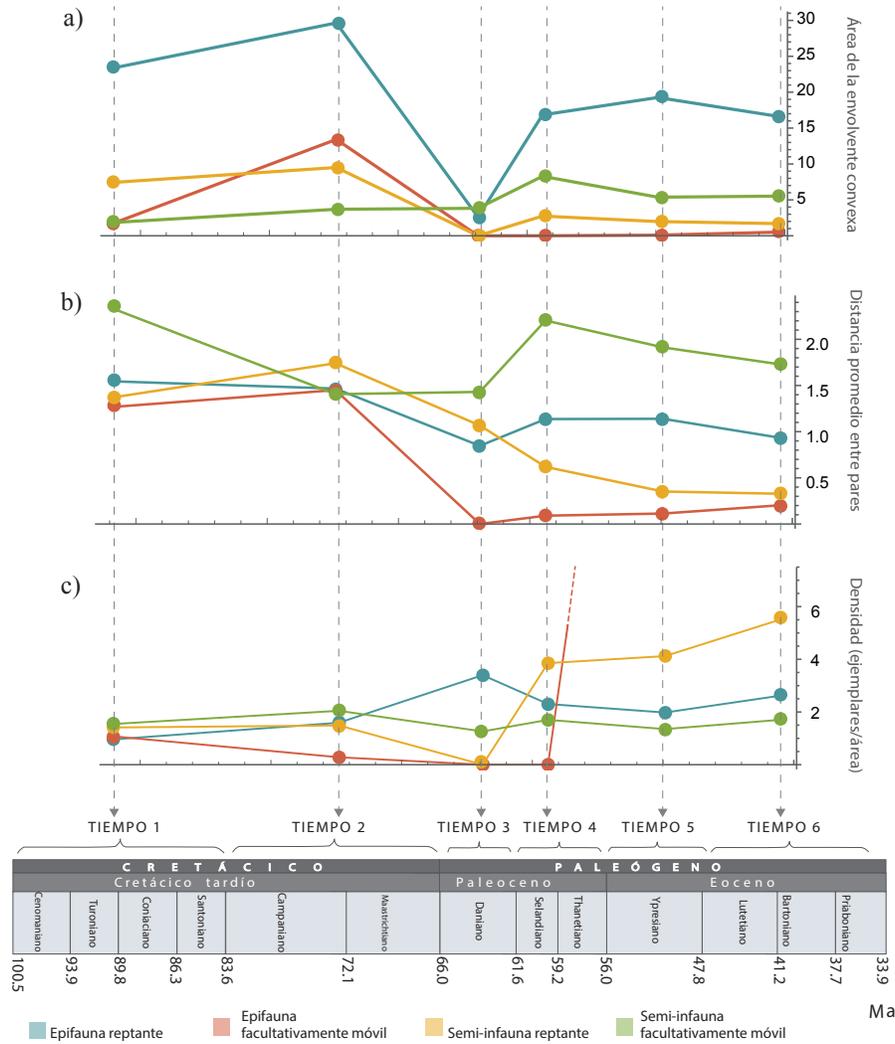


Figura 2.11: Medidas de disparidad morfológica de las cuatro categorías ecológicas de gasterópodos que se registran para cada uno de los rangos temporales establecidos. a) Área delimitada por la envolvente convexa, b) Distancia promedio entre pares de puntos en el morfoespacio, c) densidad de ejemplares dentro del área de la envolvente convexa.

Los resultados de la cuantificación de la densidad, calculada como el número de especies registradas dentro del área delimitada por la envolvente convexa, se presentan en la Figura 2.11c. Esta medida detecta un ligero aumento de densidad únicamente para la epifauna reptante después del evento de extinción en el Daniano, indicando que las especies con este modo de vida se concentran en una zona más específica del morfoespacio, lo que sugiere una menor diversidad de formas. La semi-ifauna facultativamente móvil conserva una densidad constante a lo largo de los periodos temporales establecidos, vinculada con la persistencia, tanto del área como del número de ejemplares, desde el Cretácico Tardío hasta el Eoceno (Fig. 2.11a). Por otro lado, las especies semi-ifaunales reptantes y epifaunales facultativamente móviles registran los valores más altos de densidad después de la extinción masiva. Esto se atribuye a que pierden su abundancia de especies y se concentran en una zona muy específica del morfoespacio, lo que genera que lleguen a valores muy altos de densidad (la línea punteada de la Fig. 2.11c indica un valor cercano a las 30 unidades).

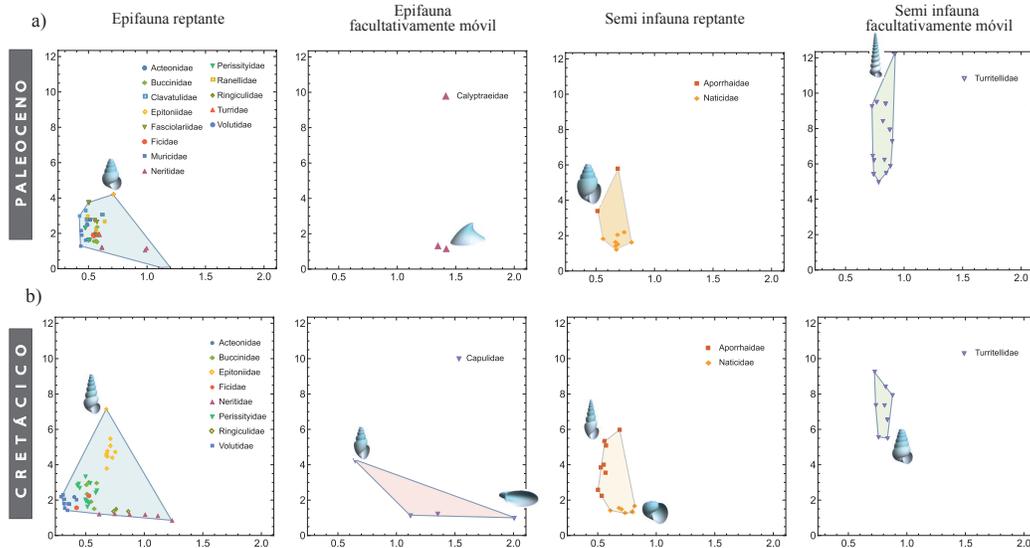


Figura 2.12: Morfoespacios teóricos $a - z$ con las familias presentes a) antes de la extinción masiva (finales del Cretácico tardío) y b) después de este evento (Paleógeno). Los cuatro morfoespacios por rango temporal muestran las categorías ecológicas establecidas en este estudio para gasterópodos.

2.4.2.6. Disparidad morfológica entre algunas familias de gasterópodos

La distribución de las morfologías de las familias del Cretácico Tardío (Tiempo 2) y los 10 millones de años posteriores al evento de extinción masiva K-Pg (Tiempo 3 y Tiempo 4) se ilustra en la Figura 2.12. En estos morfoespacios se observa la influencia taxonómica en la extensión ocupada dentro de morfoespacio construido con parámetros $a - z$.

La mayoría de las familias de gasterópodos están presentes en el morfoespacio que comprende el Paleoceno. En la epifauna facultativamente móvil se observa un recambio de familias, ya que Capulidae se extingue a finales del Cretácico, y su nicho ecológico y morfológico es ocupado por Calyptraeidae (Figura 2.12a). La disparidad en este grupo se ve reducida, dado que la familia Capulidae contaba con especies de enrollamiento helicoidal, mientras que la familia Calyptraeidae se limita a morfologías estilo valva sin desarrollar espiras evidentes.

Durante el Paleoceno, la familia Turritellidae experimenta un aumento en su disparidad, presentando ejemplares con un mayor enrollamiento vertical y un incremento en el número de especies (Figura 2.12a). Siendo la única representante de la semi-infauna facultativamente móvil, esta familia logra persistir en las comunidades del periodo Daniano inmediato a la extinción. La categoría de epifauna reptante destaca por mostrar la mayor diversidad taxonómica de familias de gasterópodos, especialmente durante el Paleoceno (Figura 2.12a). Sin embargo, no logra alcanzar los valores de disparidad que tenía en el Cretácico. La drástica reducción de especies en la familia Epitoniidae conlleva a una disminución en la diversidad morfológica de este grupo ecológico. Este fenómeno se evidencia al perderse las formas epifaunales reptantes con espiras elongadas verticalmente (valores de $z < 4$ en la Figura 2.12b).

Finalmente, el grupo ecológico de la semi-infauna con movimiento reptante logra mantener su diversidad morfológica a lo largo del Paleoceno. Su reducción es drástica durante el periodo del Daniano (Figura 2.10b, Tiempo 3), donde se registra únicamente la presencia de dos especies pertenecientes a la familia Aporrhaidae. La recuperación de este grupo hacia el final del Paleoceno (Selandiano-Thanetiano) se atribuye a la colonización nuevamente de especies de la familia Naticidae, que se dispersan a lo largo del morfoespacio con una forma de apertura que varía de alargada a circular ($0.5 < a < 0.8$) y un ligero elongamiento de la espiral ($1 < z < 2$).

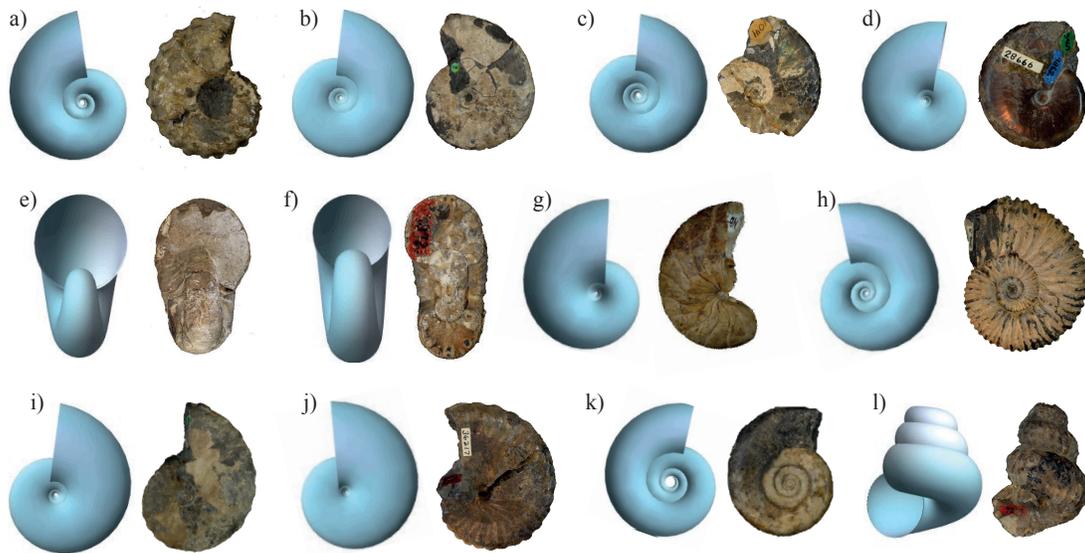


Figura 2.13: Algunas familias de cefalópodos muestreadas en este estudio. Se presentan los ejemplares medidos y sus modelos correspondientes obtenidos mediante los parámetros geométricos: a) Acanthoceratidae (*Romaniceras deverioides*); b) Cleoniceratidae (*Cleonicerias (Grycia) susukii*); c) Collignoniceratidae (*Submortoniceras buttense*); d) Desmoceratidae (*Desmoceras (Pseudouhligella) barryae*); e) Hercoglossidae (*Hercoglossa merriami*); f) Kossmaticeratidae (*Eogunnarites matsutomoi*); g) Nautilidae (*Kummelonautilus cookanus*); h) Parahoplitidae (*Acanthoplites subbigoti*); i) Placenticeratidae (*Hoplitoplacenticeras vancouverense*); j) Pulchelliidae (*Pulchellia (Heinzia) pope-noei*); k) Scaphitidae (*Otoscaphtes puerculus*); l) Turrilitidae (*Mariella fricki*).

2.4.3. Cephalopoda

2.4.3.1. Modelación geométrica de ejemplares

La clase Cephalopoda exhibe una amplia diversidad morfológica, que abarca desde conchas planiespirales hasta formas cónicas, heteromorfas e inclusive organismos sin concha externa, como los representantes actuales de la subclase Coleoidea. No obstante, esta sección se enfoca en el análisis de los ejemplares pertenecientes a familias de la subclase Ammonoidea y Nautiloidea, quienes muestran un grado de preservación óptimo y representan la mayor diversidad de cefalópodos descritos para la costa del Pacífico de América del Norte durante el límite K-Pg. En su mayoría, las conchas de cefalópodos descritas para esta región y periodo presentan morfologías planiespirales. Para la reconstrucción tridimensional de estas morfologías, se requiere la obtención de tres parámetros geométricos: la tasa de expansión de la vuelta (b), las formas de apertura (a) y el desplazamiento horizontal al eje de enrollamiento (d). En el caso de las conchas heteromorfas con morfología helicoidal, es necesario calcular adicionalmente el parámetro z , que determina el desplazamiento vertical de la espira.

La Figura 2.13 presenta los modelos correspondientes a algunas de las familias de ammonoideos y nautiloideos incluidas en este estudio. La similitud entre los ejemplares analizados y sus modelos geométricos es notable, inclusive en el caso del ammonoideo heteromorfo (Fig. 2.13 l). La preservación incompleta de la cámara habitación de los ejemplares analizados impide calcular el parámetro de inclinación de la apertura (ψ); por lo tanto, en el caso de este grupo, los modelos geométricos se generan con $\psi = 0$. Por otro lado, existen parámetros del modelo que pueden calcularse incluso en ejemplares incompletos (Fig. 2.13 c y g), ya que los parámetros b y d requieren mediciones lineales del ejemplar en una sola sección (Fig. 1.5 a y b). Esto posibilita una reconstrucción tridimensional completa de la concha mediante el modelo geométrico propuesto, incluso cuando la preservación de los ejemplares no es óptima.

| Modo de vida en el agua | Características morfológicas | Parámetro del modelo teórico |
|-------------------------|---|------------------------------|
| Plancton | Poca tasa de expansión de la vuelta. | b |
| | Alta exposición del ombligo. | b, d |
| | En general la forma de abertura tiende a ser poco comprimida. | a |
| Necton | Alta tasa de expansión de la vuelta. | b |
| | Baja exposición del ombligo. | b, d |
| | Forma de la abertura alargada y comprimida. | a |
| Migrante vertical | Moderada tasa de expansión de la vuelta. | b |
| | Baja o nula exposición del ombligo. | b, d |
| | Forma de la abertura ensanchada. | a |
| Demersal | Alta tasa de expansión de la vuelta. | b |
| | Alta exposición del ombligo. | b, d |
| | Forma de la abertura alargada y comprimida. | a |

Tabla 2.3: Ecomorfología de la concha de cefalópodos y parámetros geométricos relacionados.

2.4.3.2. Selección de parámetros geométricos

La modelación de las conchas de cefalópodos en este estudio se realizó con tres parámetros geométricos: b , d y a . Estos parámetros representan las variaciones morfológicas observadas en la concha en función de su ecomorfología, según el morfoespacio de Westermann presentado por Ritterbush y Bottjer (2012). Los parámetros descritos para el diagrama ternario por Ritterbush y Bottjer (2012) —la expansión de la vuelta (w), la exposición del ombligo (u) y la inflación de la concha (Th)— son equiparables a los parámetros propuestos en este estudio: b , d y a , respectivamente. Este diagrama ecomorfológico permitió clasificar a los ejemplares según su modo de vida a lo largo de la columna de agua, incluyendo categorías como plancton, necton, migrantes verticales y demersales. En la Figura de Anexos, se puede observar el diagrama aplicado a los cefalópodos planiespirales de este estudio.

Siguiendo la propuesta de Ritterbush y Bottjer (2012), en la Tabla 2.3 se presenta la relación de los modos de vida de conchas planiespirales con los parámetros geométricos propuestos en el capítulo anterior. Los principales aspectos morfológicos de la concha se relacionan con la forma de la abertura (a) y la tasa de expansión (b). Con el objetivo de facilitar la visualización de los ejemplares en un morfoespacio bidimensional, se seleccionaron dichos parámetros, que exhiben la mayor variación morfológica vinculada con la ecomorfología de las conchas planiespirales.

2.4.3.3. Morfoespacios teóricos en cefalópodos

La Figura 2.14a exhibe la variación morfológica generada por la modificación de los parámetros a y b en las conchas planiespirales de los cefalópodos. El rango de valores de estos parámetros corresponde a los valores máximos y mínimos calculados en los ejemplares muestreados. La distribución de los especímenes fósiles en el morfoespacio teórico $a-b$ se ilustra en la Figura 2.14b, sin hacer distinción de tiempo geológico ni modo de vida ecológico. Se observa una tendencia de los especímenes muestreados a desarrollar una forma de apertura que varía de circular a ligeramente alargada ($0.9 < a < 1.7$), mientras que muy pocos ejemplares presentan una apertura estrecha ($a \approx 2$). En cuanto al parámetro b , la mayoría de los ejemplares exhiben conchas ligeramente evolutas con tasas de expansión $b \approx 0.17$. De manera similar, únicamente un par de ejemplares poseen conchas involutas con una alta tasa de expansión.

El mapeo de los ejemplares de cefalópodos en el morfoespacio teórico $a-b$ se realiza según los modos de vida ecológicos establecidos para conchas planiespirales. Este resultado se muestra en la Figura 2.15, donde se observa la distribución que tienen los organismos planctónicos (a), demersales (b), nectónicos (c) y los migrantes verticales (d). Cabe resaltar que este mapeo se hace sin distinción de rango temporal, mostrando la región del morfoespacio que ocupan las familias, delimitada por la envolvente convexa.

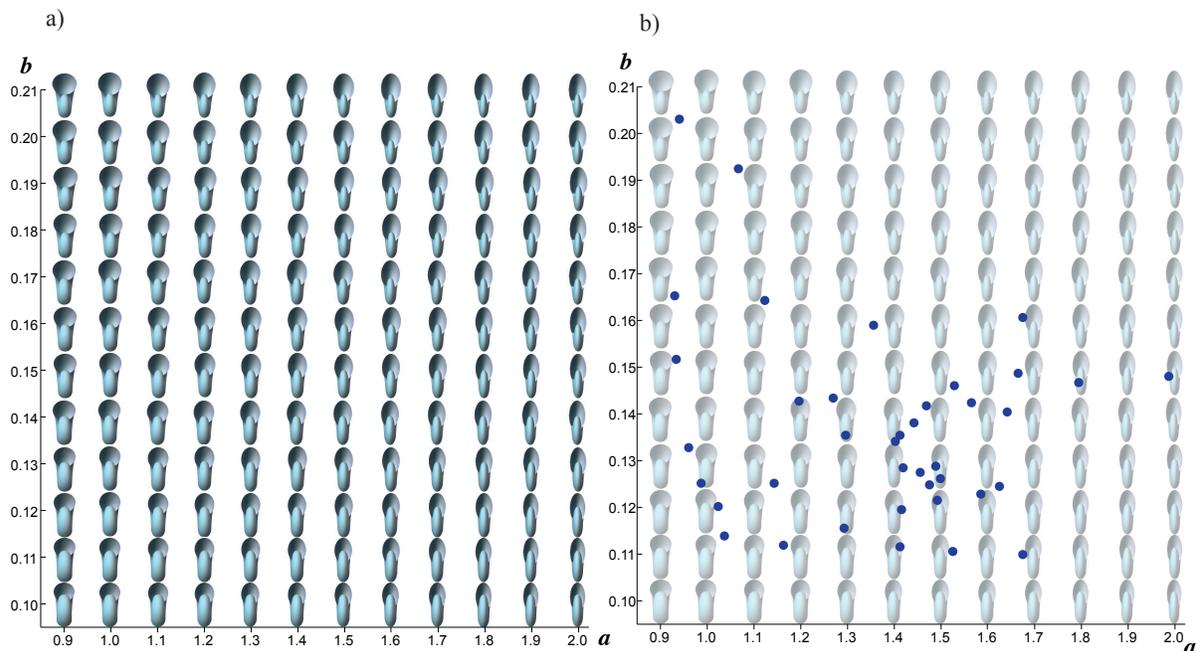


Figura 2.14: Morfoespacios teóricos bidimensionales ($a - b$) con el mapeo de los ejemplares de cefalópodos medidos en este estudio.

También es importante destacar una distinción dentro de la clase Cephalopoda en relación al orden taxonómico, ya que en los ejemplares fósiles revisados existen especies del orden Ammonitida y del orden Nautilida (Figura 2.15). Esta distinción resulta interesante de analizar debido a que actualmente el orden Nautilida es el único grupo de cefalópodos con concha externa.

Cada grupo ecológico de cefalópodos se ubica en una región específica del morfoespacio (Figura 2.15), a excepción de los organismos planctónicos y demersales que comparten una zona similar (Figura 2.15a y b). El grupo de cefalópodos con hábitos demersales destaca como el más numeroso, compuesto por 17 especies distribuidas en 7 familias de ammonoideos. Por otro lado, los cefalópodos planctónicos abarcan 8 especies distribuidas en 4 familias, también pertenecientes al orden Ammonitida. Ambos grupos se caracterizan por desarrollar diversas formas de apertura, que van desde circulares hasta moderadamente alargadas ($1 \leq a \leq 1.6$). A pesar de que, en general, los ammonoideos planctónicos y demersales se ubican en una zona similar del morfoespacio, se observa una ligera diferencia entre estos dos grupos. Los cefalópodos planctónicos suelen exhibir tasas de expansión de la vuelta más bajas ($b < 1.3$), lo que les confiere una morfología evoluta con el ombligo expuesto, características típicas de las conchas serpenticonas.

Los organismos nectónicos comprenden un total de 10 especies de ammonoideos que se distribuyen en 5 familias. Este grupo exhibe una marcada preferencia por la región del morfoespacio caracterizada por tasas de expansión elevadas ($b > 0.14$) y aperturas alargadas ($a < 1.3$). Como resultado de estas condiciones morfológicas, las conchas de estos ammonoideos tienden a presentar formas oxiconas, siendo notables por ser conchas involutas y comprimidas debido al elongamiento de sus aperturas. En contraste, los cefalópodos clasificados como migrantes verticales conforman el grupo ecológico con menor diversidad, compuesto por 5 especies distribuidas en 3 familias, todas ellas pertenecientes al orden Nautiloidea. La región del morfoespacio ocupada por estos organismos se ubica en los valores más elevados del parámetro b (> 1.5) y por la presencia de formas circulares en las aperturas ($a \approx 1$). La característica distintiva de las conchas de este grupo es su forma esferocona, que confiere una apariencia globosa debido a la alta tasa de expansión de la vuelta, la reducción del ombligo y la apertura circular.

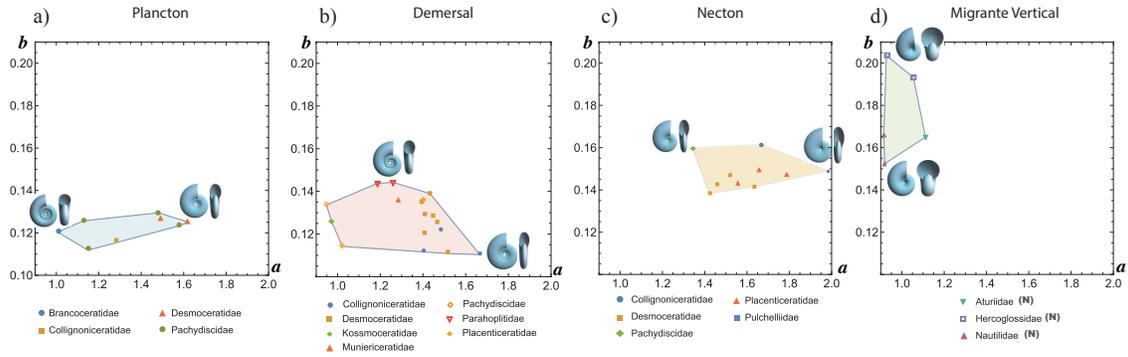


Figura 2.15: Morfoespacio teórico $a-b$ con los ejemplares de cefalópodos clasificados en las cuatro categorías ecológicas. Los morfoespacios inferiores señalan la ubicación de las familias por categoría ecológica. Se muestran algunos modelos geométricos que corresponden a los especímenes ubicados en las esquinas del polígono de la envolvente convexa.

2.4.3.4. Morfoespacios teóricos en el límite K-Pg

Los cefalópodos planiespirales fueron mapeados en dos intervalos temporales: el final del Cretácico Temprano-Cretácico Tardío (Tiempo I) y el Paleoceno-Eoceno (Tiempo II). La cantidad de ejemplares muestreados no permite la elaboración de una secuencia detallada de morfoespacios, como la que se ha realizado en otros grupos de moluscos. No obstante, el registro en estos dos períodos temporales permite observar las variaciones morfológicas y los patrones de extinción desencadenados por el evento del Cretácico-Paleógeno (K-Pg).

El impacto de esta extinción masiva en el grupo de cefalópodos se representa gráficamente en la Figura 2.16, donde los morfoespacios están definidos por los parámetros que determinan la forma de la apertura (a) y la tasa de expansión de la vuelta (b). El área que abarca la distribución de los cuatro modos de vida ecológicos se delimita mediante la envolvente convexa (Fig. 2.16b). Además, en la misma figura, se proporciona información sobre el número de especies por categoría en cada intervalo temporal (Fig. 2.16a).

La extinción de la subclase Ammonoidea ejerce una notable influencia en el número de especies y en la ocupación del morfoespacio después del límite K-Pg (Figura 2.16b). Durante el Cretácico tardío, los ammonites exhiben una notoria diversidad tanto ecológica como morfológica, que abarca desde conchas oxiconas hasta serpenticonas. Se registran tres modos de vida para los ammonites en este período: planctónicos, nectónicos y demersales. En este mismo intervalo, se observa un único registro de nautiloideo en el morfoespacio, identificado como "N" en la Figura 2.16b. Su morfología esferocona difiere del resto de las conchas planiespirales y, su modo de vida es distintivo, clasificándose como un migrante vertical de la columna de agua.

Después del evento de extinción masiva, el morfoespacio del Paleoceno-Eoceno ofrece una visión de la fase de recuperación del ecosistema y los organismos sobrevivientes. En el caso de los cefalópodos planiespirales, se observa una disminución drástica en la diversidad morfológica y ecológica de este grupo. Los únicos cefalópodos con concha externa que lograron sobrevivir al evento de extinción del K-Pg son aquellos pertenecientes al orden Nautilida (Figura 2.16b).

La región del morfoespacio ocupada por los nautiloideos señala que estos organismos mantuvieron una forma de concha esferocona, caracterizada por una alta tasa de expansión de la vuelta y una apertura de forma circular. La clasificación del diagrama de Westermann los identifica como migrantes verticales, siendo los únicos cefalópodos planiespirales en este estudio que adoptan este comportamiento y que lograron sobrevivir la extinción del límite K-Pg.

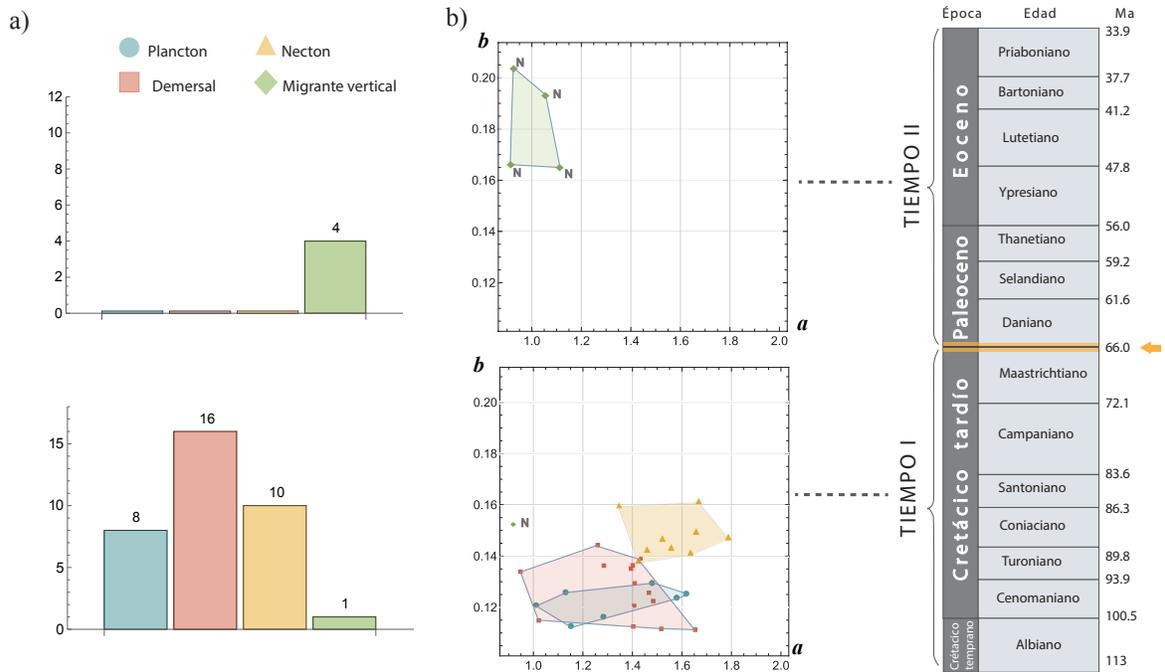


Figura 2.16: Morfoespacios teóricos $a-b$ de las categorías ecológicas de cefalópodos a través de la extinción masiva del límite K-Pg. a) Histogramas que señalan el número de especies por categoría. b) Dispersión de los ejemplares dentro de morfoespacios teóricos en los dos tiempos geológicos establecidos. En la tabla cronológica se marcan las divisiones de los tiempos geológicos (la flecha amarilla indica el evento de extinción masiva). La letra «N» indica los ejemplares nautiloideos.

2.4.3.5. Medidas de disparidad morfológica en el límite K-Pg

Las medidas de disparidad morfológica también se calcularon para los cefalópodos planiespirales, que se muestran en la Figura 2.17. Sin embargo, debido a la reducción de los intervalos temporales en este grupo, las gráficas resultantes son más simples en comparación con las obtenidas para gasterópodos y bivalvos. A pesar de los datos limitados para llevar a cabo este tipo de análisis de disparidad, fue posible calcular el área delimitada por la envolvente convexa, la distancia promedio entre pares y la densidad dentro de la envolvente convexa. Cuando el número de ejemplares lo permitía, se obtuvieron estas tres medidas para cada uno de los modos de vida establecidos.

El área de la envolvente convexa representa la extensión total del morfoespacio ocupado, indicando una mayor disparidad cuando esta área es más extensa. La cuantificación del área confirma que los organismos demersales son el grupo de cefalópodos con la mayor disparidad dentro del morfoespacio, según los parámetros geométricos $a-b$ para el Cretácico tardío (Fig. 2.17a). Esta disparidad es seguida por el área ocupada por los organismos nectónicos y planctónicos, mientras que los migrantes verticales no cuentan con suficientes representantes para generar una envolvente convexa y, por ende, obtener esta medida (Fig. 2.16b).

La distancia promedio entre pares de taxones considera tanto el tamaño del área ocupada como el número de especímenes dentro de dicho espacio. En el caso de los cefalópodos planiespirales, se observa que los organismos planctónicos del Cretácico tardío exhiben una relación más alta entre área y número de especies, siendo el grupo con mayor diversidad morfológica según esta medida (Fig. 2.17b). La disparidad morfológica, evaluada mediante la distancia promedio entre pares, indica que el siguiente grupo con mayor diversidad son los organismos demersales, seguidos por los nectónicos.

Una medida de disparidad morfológica que también proporciona información sobre la densidad es la relación entre el número de especies registradas y el área del morfoespacio delimitada por la envolvente

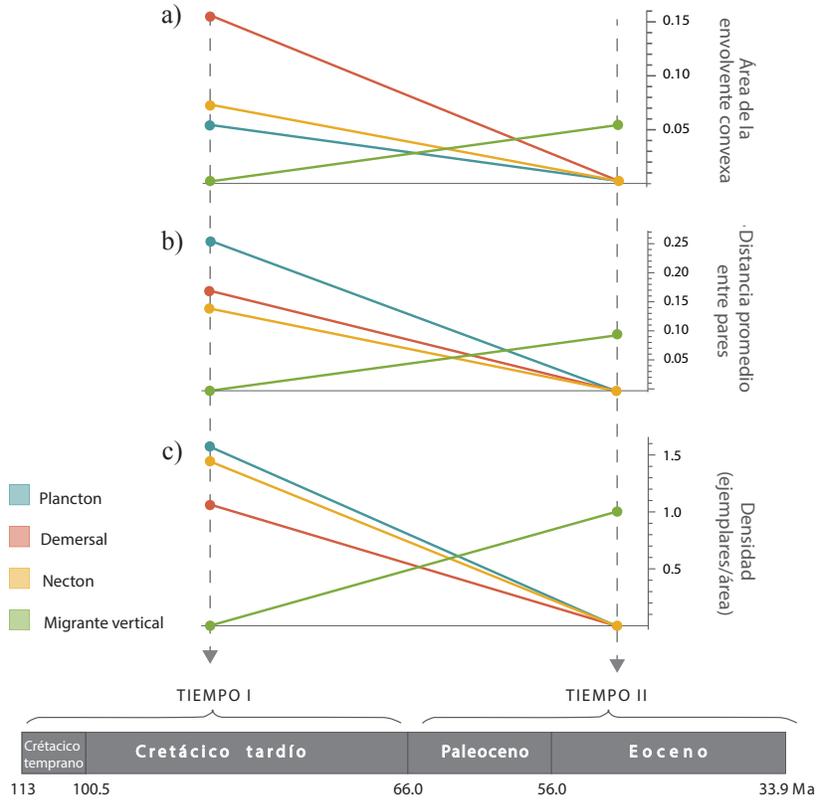


Figura 2.17: Medidas de disparidad morfológica de las cuatro categorías ecológicas de cefalópodos que se registran para cada uno de los rangos temporales establecidos. a) Área delimitada por la envolvente convexa, b) Distancia promedio entre pares de puntos en el morfoespacio, c) densidad de ejemplares dentro del área de la envolvente convexa.

convexa. Los resultados de la cuantificación de este tipo de densidad indican que los cefalópodos planctónicos y los nectónicos muestran valores elevados de densidad, mientras que los organismos demersales presentan la menor densidad durante el Cretácico tardío (ver Figura 2.17c).

Para el intervalo de Tiempo I (Paleoceno-Eoceno), es evidente que el grupo de migrantes verticales es el único que figura en el cálculo de las medidas de disparidad. A pesar de que los nautiloideos logran exhibir cierta diversidad morfológica, ninguno de los valores de estas medidas coincide con los observados para cualquiera de los grupos ecológicos de los ammonoideos del Cretácico tardío. Por lo tanto, las tres medidas coinciden en que los valores de disparidad morfológica de los cefalópodos no se recuperan después de la extinción del límite K-Pg, lo que sugiere que este evento llevó a una fuerte pérdida de diversidad morfológica en el grupo.

2.5. Discusiones

En este capítulo, se aplicaron los parámetros geométricos propuestos para realizar un análisis de disparidad de los moluscos en la costa del Pacífico durante el límite K-Pg. Los análisis de disparidad en los morfoespacios se revelan como una herramienta adecuada para identificar los aspectos morfológicos en los procesos macroevolutivos. En el marco de este estudio, se utilizaron morfoespacios teóricos generados con los parámetros geométricos propuestos para la concha de los moluscos, detallados en el Capítulo 1 (Sección 1.3).

A continuación, se discutirán los resultados obtenidos, en relación a las medidas de disparidad empleadas, la aplicación de los morfoespacios teóricos propuestos, los patrones morfológicos identificados antes y después del evento K-Pg, así como su relación con los modos de vida ecológicos. Finalmente, se exploran los posibles trabajos a futuro que se derivan de los resultados y discusiones obtenidas.

2.5.1. Medidas de disparidad

Los estudios centrados en eventos de extinción masiva son en primera instancia análisis sobre la riqueza de especies fósiles. No obstante, la información morfológica también ofrece información relevante para comprender los patrones evolutivos, destacando la utilidad de los análisis de disparidad. Las diversas medidas de disparidad permiten comparar los patrones de ocupación de los grupos biológicos dentro de los morfoespacios a lo largo de intervalos de tiempo. Como han confirmado diversos autores (Ciampaglio *et al.*, 2001; Erwin, 2007; Guillerme *et al.*, 2020b), no existe una medida única que describa la totalidad de la variabilidad morfológica. Por lo tanto, se sugiere utilizar las medidas pertinentes para abordar cada caso de estudio. En el presente trabajo, se optó por emplear medidas de disparidad que tienen en cuenta tanto el tamaño como la densidad de la distribución de los ejemplares en el morfoespacio. Estas medidas lograron detectar los cambios de disparidad durante los intervalos temporales establecidos, mostrando las diferencias antes y después de la extinción masiva del límite K-Pg.

En la categoría de tamaño, se eligió calcular el área de la envolvente convexa como una medida inmediata que evalúa la extensión total de un grupo específico en el morfoespacio: un área más extensa indica una mayor diversidad morfológica en el grupo. Esta medida no considera la cantidad de ejemplares dentro del área, sino únicamente considera su extensión en el morfoespacio. Esta elección metodológica se ha mostrado como apropiada para realizar comparaciones que destacan la capacidad de los grupos ecológicos para abarcar diferentes áreas del morfoespacio a lo largo del tiempo. Se debe tener en cuenta que los grupos con menos de tres representantes no delimitan un área en el morfoespacio. Esta consideración es importante al interpretar los resultados, sugiriendo que estos grupos no exhiben una disparidad morfológica considerable.

Por otro lado, las medidas de densidad se emplean como indicadores para cuantificar el número de ejemplares que exhiben un determinado tipo de morfología. La densidad puede mantenerse constante a medida que la extensión del morfoespacio ocupado se expande, siempre y cuando exista un aumento simultáneo en la diversidad morfológica. Las medidas de densidad utilizadas en ese análisis fueron la distancia promedio entre pares y la relación adimensional entre el número de ejemplares y el área.

Estas medidas permitieron identificar grupos de ejemplares densamente agrupados en un área limitada, lo que indica una morfología similar. Esta aproximación resulta particularmente útil cuando la extensión de los grupos es similar y permite una comparación adecuada. Sin embargo, en muchos casos de este estudio, especialmente cuando los grupos experimentan una pérdida de diversidad taxonómica, es decir, una disminución en el número de representantes en el morfoespacio, la comparación se vuelve menos significativa. Algunas investigaciones también han destacado la sensibilidad de las medidas de densidad al proceso de muestreo como un problema al momento de analizar la disparidad (Ciampaglio *et al.*, 2001).

El desafío asociado al tamaño de muestreo en la medida de densidad, especialmente cuando se calcula como la relación entre el número de ejemplares y el área, se evidencia en ciertos grupos de bivalvos y gasterópodos posterior al límite K-Pg. En este caso, se observa que pocos ejemplares registrados se concentran de manera notable en una zona específica del morfoespacio, generando valores de densidad considerablemente elevados en comparación con el resto de los grupos. En contraste, en el análisis de cefalópodos, las dimensiones similares del área ocupada por los grupos facilitaron una interpretación más consistente de la medida de densidad.

La medida de disparidad obtenida como la extensión del área resultó ser la métrica que presentó los datos más intuitivos y fáciles de interpretar, mostrando una relación más coherente con la variación

morfológica de los distintos grupos a lo largo de los diferentes intervalos de tiempo. No obstante, el uso de varias medidas incorporó diferentes aspectos de la ocupación del morfoespacio en relación al tamaño y la densidad.

Es interesante destacar que se observaron contrastes significativos en cuanto a la extensión en el morfoespacio y la cantidad de ejemplares. Por ejemplo, los organismos epifaunales, tanto en bivalvos (epifauna estacionaria) como en gasterópodos (epifauna reptante), exhiben una mayor diversidad morfológica, es decir, ocupan un área más extensa en el morfoespacio. Sin embargo, estos grupos no presentan la mayor densidad, ya que tienen un número menor de ejemplares en relación con su ocupación en el morfoespacio. En contraste, la infauna y la semi-infauna, para bivalvos y gasterópodos respectivamente, muestran una mayor densidad de especies pero una menor diversidad morfológica. Es por ello que es importante destacar el uso en conjunto de diferentes medidas, ya que dan respuestas más integrales a las tendencias de la disparidad a lo largo del tiempo.

2.5.2. Morfoespacios teóricos

En este estudio, se innovó el análisis de disparidad al emplear parámetros geométricos como descriptores de morfoespacios teóricos, mismos que pueden aplicarse a una amplia variedad de conchas de moluscos. La configuración teórica de estos morfoespacios permite explorar las restricciones en la distribución de estos organismos dentro de todas las formas teóricamente posibles. Son escasos los análisis que se llevan a cabo con este tipo de morfoespacios, en contraste con los descriptores de morfometría geométrica, los cuales han sido ampliamente utilizados en estudios de disparidad en el registro fósil.

La ventaja de los morfoespacios teóricos reside en que su creación no está restringida por el número ni el tipo de ejemplares, ya que se construyen mediante parámetros puramente matemáticos. Cada morfoespacio teórico es comparativo con otros siempre y cuando se construya con los mismos parámetros. Esta característica contrasta con los morfoespacios empíricos generados mediante análisis de componentes principales, donde la cantidad y tipo de ejemplares determinan los ejes que definen los morfoespacios, imposibilitando la comparación entre ellos.

La propuesta de los morfoespacios teóricos destaca por su capacidad para adaptarse a una amplia variedad de morfologías de conchas de moluscos, simplemente modificando los valores de los parámetros geométricos que definen el morfoespacio. Aunque los modelos geométricos de cada ejemplar se obtuvieron mediante el cálculo de los seis parámetros propuestos, la selección específica de dos parámetros para las clases Bivalvia, Gastropoda y Cephalopoda resultó en la generación de espacios bidimensionales en donde se realizaron los análisis de disparidad.

Una de las limitaciones asociadas al uso de morfoespacios teóricos es la reducción de la dimensionalidad, a diferencia de los morfoespacios empíricos basados en PCA (análisis de componentes principales). No obstante, mientras que los ejes generados por el PCA son abstractos y pueden resultar difíciles de interpretar, los morfoespacios teóricos de este estudio presentan ejes bien definidos gracias a los cambios sistemáticos en los valores de cada parámetro definidos en el modelo.

Una peculiaridad de los morfoespacios teóricos, es la inconmensurabilidad en los rangos de valores de los parámetros, lo que ocasiona que los ejes de los morfoespacios no compartan las mismas unidades. En este trabajo, cada cambio de unidad marca una variación morfológica en la concha, esta relación entre los ejes se mantiene constante en todos los morfoespacios graficados, permitiendo así la comparabilidad entre el mismo grupo de moluscos a lo largo de diferentes periodos temporales. A pesar de que los morfoespacios son comparables entre la misma clase de moluscos, surge la posibilidad de un problema al calcular medidas de disparidad que involucren el área, dado que la falta de conmensurabilidad en las unidades de los ejes podría afectar el valor real de dichas medidas.

Para abordar esta cuestión, se llevó a cabo un análisis adicional donde los datos normalizados de los ejemplares (con media 1 y desviación estándar 0) se mapearon dentro de un morfoespacio con ejes en las

mismas unidades. Los resultados obtenidos al calcular la disparidad en estos morfoespacios normalizados indican que, si bien cambian los rangos de valores de disparidad, los grupos mantienen los mismos valores relativos de disparidad (consultar Anexos para más detalles). En otras palabras, esto indica los datos normalizados arrojan los mismos resultados que las unidades originales de los parámetros del morfoespacio. Por lo tanto, no existe una problemática con el rango de valores de los parámetros geométricos y los morfoespacios teóricos para realizar análisis de disparidad.

Otro aspecto también importante a discutir es la selección de los parámetros en concordancia con ciertos aspectos del modo de vida de los moluscos fósiles. Los parámetros geométricos seleccionados se correlacionaron con los modos de vida documentados para cada clase de moluscos, basándose principalmente en el tipo de locomoción, vinculado con su posición de vida y su alimentación (Stanley, 1970, 1972, 1988; Eagar, 1978; Germann *et al.*, 2014; Ritterbush y Bottjer, 2012). Aunque es incompleto limitar la ecología de un organismo únicamente a través de las formas de sus estructuras, diversas investigaciones proporcionan interpretaciones funcionales que reconstruyen aspectos ecológicos de organismos fósiles. Gracias a esta perspectiva, en este trabajo fue posible establecer una conexión entre el parámetro geométrico y el cambio morfológico de la concha, asociándolo al modo de vida ecológico definido para estos moluscos del Cretácico y Paleógeno.

Es fundamental destacar que la selección de los parámetros no determina por completo el modo de vida de los ejemplares fósiles, pero representa un primer acercamiento para comprender la ecomorfología de los organismos estudiados en el límite K-Pg. La clasificación ecológica de bivalvos y gasterópodos utilizada en este trabajo está definida según su posición de vida en el bentos (epifauna, semi infauna e infauna) y locomoción (adherido, facultativamente móvil o reptante). En el caso de los cefalópodos, los parámetros se relacionan con su tipo de locomoción y su ubicación en la columna de agua (plancton, demersal, necton y migrante vertical).

En la elección de los parámetros para las tres clases de moluscos, se observa que al menos uno de ellos está vinculado a la forma o posición de la apertura. Siguiendo el modelo geométrico propuesto, la configuración de la apertura es un factor clave en la determinación de la morfología tridimensional de la concha, resultado de la traslación de la curva generadora (la apertura) a lo largo de la espiral logarítmica (Sección 1.3.1). En el caso de los bivalvos, ambos parámetros seleccionados (ϕ y k) están estrechamente relacionados con la apertura, lo cual adquiere sentido dada la alta tasa de expansión de la vuelta que convierte a la apertura en la estructura más destacada en sus valvas. Por otro lado, para los gasterópodos, cuya forma es helicoidal, el parámetro z adquiere una importancia crucial en su descripción. La tasa de expansión de la vuelta (b) en las conchas planiespirales de cefalópodos es esencial para determinar la involución y exposición del ombligo. Cabe resaltar que en el estudio de los cefalópodos fue posible relacionar los parámetros propuestos en este trabajo con los parámetros del ecomorfoespacio de Westermann (Ritterbush y Bottjer, 2012). Esta relación podría explorarse más a fondo en futuros trabajos, permitiendo que los morfoespacios teóricos se integren de manera más estrecha con los ecomorfoespacios. Esto contribuiría a obtener una comprensión más completa de la forma y función de las conchas de moluscos.

La descripción completa de la forma tridimensional de las conchas requiere el empleo de todos los parámetros. Sin embargo, es posible seleccionar específicamente aquellos parámetros necesarios para analizar características particulares, como la ecomorfología. La elección de parámetros puede variar en función de los objetivos del estudio, lo que permite la generación de morfoespacios bidimensionales o tridimensionales para mapear y caracterizar la disparidad morfológica de manera más específica.

2.5.3. Ecomorfología en el límite K-Pg

Los cambios en la disparidad morfológica durante las extinciones se observan como áreas vacías o cambios en la distribución de los taxones en el morfoespacio. Este proceso se observa en los resultados recopilados en el transcurso de seis intervalos temporales del Cretácico al Eoceno. El trabajo realizado en este capítulo contribuye a documentar los cambios de disparidad en la última extinción masiva que afectó a los moluscos de la costa del Pacífico de Norteamérica.

A nivel global, se reconoce que el impacto del meteorito generó mecanismos de eliminación que desencadenaron una serie de cambios ambientales y ecosistémicos. La acidificación y la supresión de la productividad primaria en los océanos son identificadas como dos mecanismos cruciales que contribuyeron a la extinción marina (Hansen *et al.*, 1993; D'Hondt, 2005; Saupe y Myers, 2020). Los resultados obtenidos en este estudio revelan cambios ecológicos significativos que pueden ser discutidos en el contexto de estos mecanismos, apoyando la hipótesis de la acidificación y/o pérdida de la producción primaria como una de las causas principales de la extinción en los océanos.

El mapeo de los ejemplares de las tres clases de moluscos en diferentes intervalos geológicos proporciona una herramienta valiosa para observar los cambios morfológicos experimentados por los grupos taxonómicos y ecológicos a lo largo del tiempo. En este estudio, se llevó a cabo un análisis de la ocupación del morfoespacio en un rango temporal que se extiende desde el Cretácico Tardío hasta el Eoceno. Este período incluye la fase de recuperación, que representa la etapa inmediata a una extinción masiva y abarca hasta 10 millones de años después del evento de extinción (Erwin, 2001). A continuación, se discuten los cambios identificados a través de la secuencia de morfoespacios en las tres clases de moluscos, destacando las variaciones morfológicas y ecológicas ocurridas antes y después del límite K-Pg.

2.5.3.1. Bivalvos

El mapeo de los ejemplares en los morfoespacios revela que no existe una morfología exclusiva específicamente vinculada a un tipo particular de modo de vida. Existe una tendencia de los grupos ecológicos por ocupar algunas zonas del morfoespacios aunque llegan a empalmarse en algunas zonas. De esta manera, una misma forma de valva puede encontrarse en diferentes entornos, lo que indica una notable plasticidad en la morfología de los bivalvos, permitiéndoles desarrollar formas convergentes en distintas condiciones de hábitat. Esto coincide con la discusión de Ponder y colaboradores (2019) sobre la dificultad de correlacionar una forma con un modo de vida específico, ya que es posible encontrar morfologías de conchas similares en diversos hábitats.

Los parámetros seleccionados para definir la morfología de las valvas de este grupo fueron: la posición de la apertura respecto al eje de enrollamiento (k) y el ángulo de inclinación de la apertura (ϕ). La combinación de estos parámetros permitió modelar los cambios morfológicos en las valvas respecto a la extensión o reducción del área anterior y posterior de la valva, así como la alteración en el borde de la concha. Estos cambios pueden analizarse en términos de su capacidad para enterrarse o adherirse al sustrato (Stanley, 1970, 1988).

Es notorio que hay modos de vida que presentan una mayor diversidad morfológica que otros. La variabilidad morfológica entre las familias está intrínsecamente ligada a las características específicas de cada una de ellas. Por lo general, aquellas familias que exhiben una mayor variación son las que presentan un desplazamiento de la apertura (k) y una rotación de la apertura (ϕ) muy pronunciado. Ejemplos notables de estas familias incluyen Mytilidae, Inoceramidae y Gryphaeidae, todas pertenecientes a la epifauna estacionaria. En estas familias, los altos valores de ambos parámetros se observa como una reducción de la región anterior de la valva, que permite el desarrollo prominente de la región posterior y la formación de los músculos retractores del biso, que juegan un papel crucial en la sujeción en la epifauna estacionaria.

Durante el Cretácico Tardío, los bivalvos exhibieron una amplia diversidad morfológica y ecológica, siendo esta más evidente en el Campaniano y Maastrichtiano. Sin embargo, el registro del Daniano revela una marcada pérdida de biodiversidad y diversidad morfológica, relacionada con los eventos desencadenantes de la extinción masiva. Es notable destacar que la forma de vida de la infauna facultativamente móvil fue la única con presencia destacada después de este evento, una observación que podría estar vinculada con el modo de vida registrado para estos organismos. La infauna se caracteriza por enterrarse en los sedimentos a profundidades menores a 5 cm, y su capacidad facultativa para moverse les permite alimentarse de los detritos depositados en el sedimento.

Diversos autores han detectado la interrupción de la producción fotosintética debido a la acidificación de los océanos, ocasionada por la muerte del fitoplancton marino. Esto llevó a una mayor supervivencia de los organismos bentónicos que se alimentaban de detritos, en comparación con aquellos que dependían de material suspendido generado por la fotosíntesis (D'Hondt, 2005; Alegret *et al.*, 2012; Robertson *et al.*, 2013; Tyrrell *et al.*, 2015; Whittle *et al.*, 2019). Este patrón se ha registrado de manera global para el límite K-Pg (Aberhan y Kiessling, 2015; Vellekoop *et al.*, 2020). Los resultados obtenidos con los bivalvos respaldan esta hipótesis ecológica, ya que la infauna facultativamente móvil son los únicos organismos registrados en el periodo inmediato posterior a la extinción del límite K-Pg. La infauna facultativamente móvil se caracteriza por presentar relativamente poca diversidad morfológica en comparación con otros grupos. El parámetro que presenta mayor variación en este grupo es el ángulo de rotación con valores entre $0 < \phi < 0.4$. La rotación de la apertura se traduce anatómicamente como una valva con una región anterior alargada y por ende un agrandamiento del pie, así como una forma triangular en el borde anterior que en conjunto permite una fácil penetración en el sedimento (Stanley, 1970, 1988).

Durante la fase de recuperación del ecosistema (Selandiano-Thanetiano) la diversidad taxonómica y morfológica experimentó una recuperación para cada una de las categorías ecológicas, alcanzando niveles similares a los del Cretácico. Sin embargo, se observa una excepción en la semi-infauna móvil, la cual no logra recuperar su diversidad morfológica principalmente debido a la extinción del orden Trigoniida (Steinmanellidae y Trigoniidae), sin que haya organismos que ocupen nuevamente ese nicho morfológico específico.

En cuanto a la epifauna estacionaria, se registra un relevante recambio de familias, donde la familia Mytilidae ocupa la zona del morfoespacio anteriormente ocupada por las familias extintas Parallelodontidae e Inoceramidae, caracterizada por una alta rotación y desplazamiento de la apertura. Mientras tanto, la infauna facultativamente móvil se sigue manteniendo como el modo de vida con la mayor diversidad de familias y especies.

2.5.3.2. Gasterópodos

La secuencia de morfoespacios $a - z$ permitió reconstruir los cambios en la diversidad morfológica a lo largo del Cretácico Tardío y Eoceno para las cuatro formas de vida ecológica, categorizadas según su locomoción y posición en el sustrato. Los datos morfológicos obtenidos para estas categorías indican la falta de una morfología exclusiva vinculada al modo de vida, a excepción de la semi-infauna facultativamente móvil, representada por la familia Turritellidae. Los organismos de esta familia ocupan una región única en el morfoespacio destacándose por su distintiva espiral elongada y apertura casi circular. La familia Turritellidae mantuvo una distribución dentro del morfoespacio relativamente constante a lo largo del tiempo geológico, evidenciando una notable estabilidad en su la forma de su concha.

Los morfoespacios teóricos indican una pérdida en la disparidad morfológica para cada una de las categorías ecológicas en el periodo subsiguiente a la extinción masiva del límite K-Pg, sin lograr una recuperación completa en el Paleoceno. Durante el Daniano, las categorías de epifauna y semi-infauna facultativamente móvil son las que predominan. Es notable la diferencia en la ocupación de estas dos categorías, ya que exhiben morfologías completamente diferentes. La epifauna, conformada por las familias Buccinidae, Clavatulidae, Fasciolaridae, Neritidae, Perissityidae y Turridae, presenta una apertura más angosta y un menor desplazamiento de la espira. Por otro lado, la semi-infauna, representada por la familia Turritellidae, muestra un desplazamiento vertical muy prolongado, característico de esta familia.

Es interesante observar que la semi-infauna facultativamente móvil, asociada al enterramiento parcial en el bentos, al igual que sucedió con los bivalvos, sea la categoría de organismos que tiene representantes en la fauna post-extinción. Como se discutió anteriormente, podría relacionarse con la capacidad de alimentarse de detritos en un entorno carente de alimento en suspensión debido a la improductividad primaria. Sin embargo, la familia Turritellidae, única representante de la semi-infauna facultativamente móvil, se caracteriza por tener una alimentación en suspensión. Esta aparente contradicción con la forma de vida registrada como óptima para el periodo post-extinción podría explicarse por el modo activo de enterramiento de estos gasterópodos, lo que posiblemente facilitó su supervivencia. Por lo tanto, es

plausible que los turritelidos que lograron sobrevivir al límite K-Pg fueran gasterópodos más activos. Se ha correlacionado que probablemente este tipo elongado de conchas con pliegues en la columela favorece al organismo a excavar bajo el sedimento (Signor, 1982). Esto se ha interpretado como un mecanismo que aumenta el área de anclaje de los músculos columelares durante las contracciones desencadenadas por el enterramiento (Signor, 1982; Signor y Kat, 1984). Sin embargo, aún no existe un consenso generalizado sobre su función (Price, 2003).

El incremento de los pliegues columelares puede lograrse mediante los parámetros geométricos, al aumentar la altura de la espira, característica que se observa en los gasterópodos semi-infaunales facultativamente móviles, como los pertenecientes a la familia Turritellidae. Otra característica distintiva de los gasterópodos que se entierran es una sección transversal de la espira lateralmente aplanada, lo cual se refleja en el modelo mediante formas de apertura elongadas ($a < 1$).

Al igual que en este trabajo, otros estudios también respaldan la presencia de ejemplares de la familia Turritellidae después del evento del límite K-Pg. La revisión de Allmon (1988) recopila información en donde se ha observado que esta familia cruzó el límite K-Pg sin verse afectada en California, a pesar de que se esperaba que los turritelidos con alimentación por suspensión mostraran tasas de extinción más altas. El estudio de Sessa y colaboradores (2012) del límite K-Pg en la llanura costera del Golfo señala que los organismos inactivos que se alimentan por suspensión fueron reemplazados por alimentadores de suspensión activos, como los gasterópodos turritelidos. Otras propuestas sugieren que las grandes poblaciones de turritelidos podrían haber contribuido a su supervivencia a través de la extinción del K-Pg (Pietsch *et al.*, 2023).

El segundo grupo ecológico que exhibe representantes en el periodo inmediato post-extinción es la epifauna con capacidad de movimiento reptante y su dieta carnívora (Buccinidae, Clavatulidae, Fasciolaridae, Neritidae, Perissityidae y Turridae). Este resultado coincide con investigaciones previas que han identificado comunidades posteriores a la extinción K-Pg caracterizadas por un aumento de organismos depredadores altamente móviles (Sessa *et al.*, 2012; Aberhan y Kiessling, 2015; ?). Los entornos con bajos niveles de nutrientes podrían haber intensificado las presiones de depredación, contribuyendo así a la reestructuración de las comunidades ecológicas en este período.

La zona del morfoespacio ocupada por la epifauna reptante difiere del área de la semi-infauna facultativamente móvil. En este contexto, las conchas epifaunales tienden a desarrollar una apertura aún más alargada y muestran poco desplazamiento vertical de la espira. Estas características morfológicas han sido descritas como adaptaciones antipredatorias (Stanley, 1988). Entre ellas se incluye el engrosamiento de la concha, una abertura estrecha y alargada, así como una espiral apretada y una espira baja, que proporcionan resistencia contra el aplastamiento de la concha.

La recuperación de las comunidades ecológicas, 10 millones de años después del evento de extinción, revela un aumento tanto en la riqueza de especies como en la disparidad morfológica de los grupos ecológicos, fenómeno que se mantiene relativamente estable hasta el Eoceno. No obstante, es importante destacar que estos niveles no lograron igualar la disparidad registrada durante el Cretácico, sugiriendo así un menor registro en la diversidad de morfologías durante el Paleoceno y el Eoceno. Es posible que la disminución más notable en la pérdida de disparidad ocurra en la categoría de epifauna facultativamente móvil. Esta categoría se caracteriza por la transición desde las formas helicoidales de la familia Capulidae a formas más limitadas y parecidas a lapas, específicamente de la familia Calyptraeidae. Una forma de lapa se caracteriza por tener un pie prominente que se desarrolla gracias a una apertura circular con poco o nulo enrollamiento, incrementando así su estabilidad de adherencia. En este estudio, los organismos epifaunales muestran consistentemente valores bajos de z ($z < 2$). En cuanto a la forma de la apertura, las lapas típicamente muestran valores cercanos a 1 ($1 < a < 1.4$), lo que se traduce en formas de apertura ensanchadas.

2.5.3.3. Cefalópodos

En los cefalópodos estudiados, la variación morfológica se ve influenciada principalmente por la forma de la apertura y la tasa de expansión de la vuelta. Resulta destacable cómo estos parámetros geométricos, junto con la clasificación ecomorfológica de Westermann, permite distinguir regiones específicas del morfoespacio relacionadas con la ecomorfología de la concha. Exceptuando a los organismos planctónicos y demersales que comparten una zona similar en el morfoespacio.

La clase Cephalopoda constituye un grupo de moluscos que ha experimentado la extinción de clados previamente dominantes, extinguiéndose abruptamente en el límite K-Pg. La desaparición entera de la subclase Ammonoidea, caracterizada por su ecológica y morfológica, tuvo un impacto importante en la reducción de la disparidad de los cefalópodos con concha externa posterior al límite K-Pg. La subclase Nautiloidea emerge como los únicos representantes de cefalópodos con concha externa que han persistido desde el Paleógeno hasta la actualidad.

La marcada extinción de este grupo y la falta de datos disponibles para abordar los seis intervalos temporales pertinentes, restringieron la secuencia de morfoespacios a dos periodos temporales que muestran el antes (Cretácico tardío) y después (Paleógeno) de la extinción. A pesar de la escasa información disponible, se logra reconstruir y observar la pérdida de diversidad morfológica y ecológica en este grupo de cefalópodos mediante los análisis de disparidad y su relación con su modo de vida en la columna de agua.

La hidrodinámica de la concha planiespiral de los cefalópodos es influenciada por las discontinuidades en la velocidad y en la dirección del agua que pasa alrededor de la concha. Durante su nado, el agua que bordea la concha, genera turbulencias en el área del ombligo cuando esto es amplio o profundo, así como un vórtice al final del flanco de la abertura de la concha (Chamberlain, 1976), por lo que hacia formas más globulares la eficiencia hidrodinámica disminuye considerablemente. Los parámetros geométricos para este grupo influyen en las discontinuidades en el flujo alrededor de la concha, ya que el parámetro b dicta el grado de involución de la concha (tamaño del ombligo) y el parámetro a modela el flanco de la apertura.

Las regiones del morfoespacio a - b permiten distinguir entre organismos planctónicos de conchas serpenticonas que se distinguen por su forma evoluta con el ombligo expuesto (valores bajos de b) y aperturas generalmente redondeadas ($a = 1$). Estas conchas tienen una fricción contra la propulsión que interpreta Westermann (1996) como una dificultad para un nado controlado, por lo que su nado se limita a la superficie de la columna de agua. Por el contrario, en las conchas oxiconas, el ombligo está poco expuesto (valores altos de b) y la forma general de la concha es comprimida, con apertura alargada por ($a < 1$). Esta morfología proporciona una mayor estabilidad y maniobrabilidad al reducir la resistencia por fricción del fluido, lo que clasifica a estos organismos como nectónicos, es decir, de nado activo y libre en la columna de agua.

Los organismos de modo de vida demersal, que habitan principalmente cerca del fondo marino, se clasifican como morfologías intermedias entre oxiconas y serpenticonas, lo que les confiere un amplio rango de variación morfológica. Según la clasificación de Westermann, ocupan una región del morfoespacio similar a las conchas planctónicas, pero con una tendencia a desarrollar conchas más evolutas ($b > 0.12$).

La diversidad de ammonites a lo largo del Cretácico es evidente tanto en el número de familias como en las diversas zonas del morfoespacio ocupadas por estos organismos. Tras el evento de extinción masiva, el morfoespacio del Paleoceno-Eoceno revela la escasa diversidad morfológica de los cefalópodos. Los nautiloideos, con un modo de vida de migrantes verticales, no logran igualar el valor de disparidad observado en ninguna de las categorías ecológicas de los ammonoideos. Esto representa la pérdida más notoria de diversidad en los moluscos examinados en este estudio.

Las conchas de nautiloideos se localizan en una región muy específica del morfoespacio, indicando que han mantenido conchas esferoconas, caracterizadas por una elevada tasa de expansión de la vuelta y una

apertura circular. Westermann (1996) considera a este tipo de conchas como organismos con movimiento óptimos pero a bajas velocidades, debido a la resistencia generada en la apertura redondeada de la concha. Sus movimientos son verticales a largo de la columna de agua.

La morfología de las conchas de los nautiloideos ha permanecido relativamente constante desde el Paleozoico (≈ 300 Ma) hasta la actualidad, lo que los clasifica como un "fósil viviente" debido a los mínimos cambios en la forma de su concha (Wani y Mapes, 2010). Resulta intrigante que su baja variabilidad morfológica no haya sido un obstáculo para sobrevivir a las extinciones masivas de la vida en la Tierra. Aún sigue en debate las características que son responsables de que los nautiloideos hayan sobrevivido a la extinción del límite K-Pg, mientras que los ammonoideos, que también presentaban conchas planiespirales, no lograron superar esta crisis, a pesar de que eran más diversos y abundantes durante el Cretácico Tardío (Ward, 1980).

Se han documentado algunos aspectos sobre la ecología de los nautiloideos que podrían haber sido ventajosos para su supervivencia. Entre ellos se incluyen: una menor tasa metabólica durante periodos de escasez drástica de alimentos, lo cual podría haber conferido a los nautiloideos una ventaja (Tajika *et al.*, 2023); su descendencia experimentó una menor afectación por la acidificación del agua superficial, ya que los nautiloideos al eclosionar eran nectobentónicos, a diferencia de los ammonoideos que tenían un hábito planctónico (Klug *et al.*, 2015); la amplia distribución geográfica de algunos géneros de nautiloideos, que pudo haber contribuido a su resistencia a la extinción (Landman *et al.*, 2014).

Siguiendo la clasificación ecomorfológica de Westermann, los nautiloideos se catalogan como migrantes verticales, tanto en este estudio como en otros (Hoffmann *et al.*, 2019; Peterman *et al.*, 2019). Hoffmann y colaboradores reconocen que el hábito migratorio vertical de los nautiloideos también estaba achampañado de un estilo de vida demersal, lo que les permitía migrar y soportar inmersiones profundas. Además, presentaban cambios de hábitat durante su ontogenia tanto en profundidad como en temperatura del agua. Este tipo de comportamiento podría haberles permitido sobrevivir a la extinción del límite K-Pg.

La información sobre las ventajas ecológicas de los nautiloideos en relación con su morfología de concha es limitada, y pocos estudios han explorado cómo su disparidad morfológica podría estar relacionada con posibles ventajas adaptativas en su ecología. Por ende, se sugiere que futuras investigaciones en este ámbito podrían ayudar a discernir si la variación morfológica de los nautiloideos está vinculada a alguna ventaja adaptativa en su ecomorfología.

2.5.3.4. Reconstrucción ecomorfológica y trabajo a futuro

En este estudio, se examinó la disparidad de las conchas de moluscos durante el límite K-Pg utilizando ejemplares de Bivalvia, Gastropoda y Cephalopoda provenientes de la costa noreste del Pacífico. Los morfoespacios teóricos se revelaron como una herramienta valiosa para identificar cambios en la disparidad morfológica de las conchas y establecer relaciones con la clasificación ecológica. Los datos recopilados tanto de bivalvos como de gasterópodos indican que la relación entre morfología y las categorías ecológicas es compleja, siendo difícil vincular una morfología exclusiva con una posición específica de vida o locomoción. No obstante, se observan excepciones, como las familias Turritellidae y Mytilidae, que muestran una ubicación específica en el morfoespacio.

Las diferentes medidas de disparidad ofrecen información complementaria a la disparidad morfológica. Realizar estos análisis considerando un mayor número de ejemplares, podría abordar las limitaciones asociadas al número de ejemplares para formar una envolvente convexa o para calcular la densidad del grupo. La inclusión de medidas de disparidad de la categoría de posición, como la distancia al centroide, proporcionaría la capacidad de realizar comparaciones más detalladas entre subgrupos. Este enfoque permitiría explorar la contribución de familias o grupos ecológicos específicos a la disparidad general, brindando así una comprensión más completa de la diversidad morfológica de los moluscos.

La secuencia de morfoespacios y las gráficas de disparidad en los intervalos del límite K-Pg registran una pérdida morfológica generalizada en todas las clases de moluscos, la cual está asociada al evento de

extinción masiva. Estas variaciones de disparidad pueden ser correlacionados con los cambios ambientales documentadas para este período, siendo la acidificación de los océanos y la baja productividad primaria del plancton los factores más relevantes.

La disminución de ciertas ecomorfologías sugiere un impacto ecológico significativo, ya que los bivalvos, gasterópodos y cefalópodos registrados para el Daniano son aquellos capaces de enterrarse en el sedimento (infauna o semi-infauna) y/o aquellos con movimientos activos (reptantes o facultativamente móviles). Este hallazgo coincide con investigaciones previas que también documentan comunidades de moluscos con dichas características. Los entornos con bajos niveles de nutrientes podrían haber intensificado las presiones de búsqueda de alimento. Este fenómeno pudo haber contribuido significativamente a la reestructuración de las comunidades ecológicas, donde la movilidad elevada para la búsqueda de alimento o los hábitos de vida infaunales para el enterramiento demostraron ser exitosos.

En este trabajo se ha discutido la complejidad de distinguir una única morfología asociada a un modo de vida específico. Sin embargo, se ha distinguido cómo ciertos cambios morfológicos, evaluados a través de parámetros geométricos, se relacionan con una anatomía que favorece el desarrollo de funciones como el enterramiento y el movimiento facultativo. Se sugiere que estas características morfológicas pudieron conferir ventajas a los moluscos durante el evento de extinción masiva. En este contexto, la mayoría de los bivalvos infaunales con movimientos facultativos muestran variaciones en la rotación ϕ de su apertura. Esto resulta en una valva anterior alargada, acompañada de un agrandamiento del pie y una forma triangular, lo que podría facilitar su empuje y penetración en el sustrato (Stanley, 1970, 1988). La morfología de los gasterópodos con modo de vida semi-infaunal facultativamente móvil les confiere: un incremento del área de anclaje muscular debido a los pliegues columnares dados por un desplazamiento vertical de la espira ($z < 5$), y una apertura lateralmente aplanada de forma elongada ($a < 1$). Estas adaptaciones se pueden relacionar con los movimientos a través del sedimento.

En comparación con los ammonoideos oxiconos, los nautiloideos no desarrollan conchas tan hidrodinámicamente eficientes, ya que su velocidad de nado se ve restringida por su apertura circular. Sin embargo, las conchas esferoconas de los nautiloideos desarrollan una alta tasa de expansión de la vuelta ($b > 0.16$), lo que reduce la fricción en el área del ombligo y les permite desplazarse verticalmente a baja velocidad en la columna de agua. Esto fue suficiente para que los nautiloideos migraran y soportaran inmersiones profundas. No obstante, las características que les permitieron sobrevivir a la extinción siguen siendo objeto de debate.

Los moluscos fósiles de estudio provienen de la costa Noreste del Pacífico (NEP, por sus siglas en inglés: *Northeast Pacific*), abarcando las localidades de Baja California, California, Oregon y Washington. Esta región fue un sitio de actividad tectónica por la zona de subducción, además de haber estado influenciada por procesos de transgresión y regresión del mar epicontinental hacia el centro del continente (Roberts y Kirschbaum, 1995). El Cretácico Tardío y principios del Paleógeno se caracterizó por un clima global cálido, y la presencia de arcos insulares pudo haber proporcionado protección contra las corrientes frías, permitiendo la presencia de aguas cálidas más al norte (Saul, 1986). En consecuencia, los depósitos en esta área ofrecen una rica diversidad de fauna de moluscos asociada a ambientes tropicales y de agua somera.

La región de la costa noreste del Pacífico experimentó una significativa actividad geológica y biológica durante el final del Cretácico Tardío y el comienzo del Paleógeno. Dada la amplitud de la zona de proveniencia de los fósiles, los resultados obtenidos tienden a ser bastante generales. Por ende, realizar un estudio más focalizado en una región específica o la inclusión de datos adicionales sobre paleoclimas y ubicación geográfica podría enriquecer significativamente los resultados de disparidad morfológica. Esta aproximación permitiría obtener resultados más detallados y robustos, mejorando así la discusión en términos de paleoecología.

La propuesta de este modelo geométrico se distingue por contar con parámetros bien definidos, los cuales posibilitan la cuantificación y modelación tridimensional de estructuras físicas. Estos modelos

pueden ser sometidos a pruebas funcionales, tal como han explorado algunos trabajos (Peterman y Ritterbush, 2021; Peterman *et al.*, 2021). Futuros trabajos que recurran al uso de parámetros geométricos pueden ofrecer nuevas perspectivas para investigaciones en los moluscos fósiles sobre disparidad macroevolutiva, morfología funcional o ecomorfología. Se espera que el trabajo realizado en este estudio ofrezca herramientas que faciliten realizar investigaciones integrales que incluyan la morfología teórica, destacando la relevancia de las herramientas geométricas en la investigación paleontológica y evolutiva.

Discusión general

En este trabajo, se propone un morfoespacio teórico para conchas de moluscos, construido a partir de los parámetros de un modelo matemático basado en superficies paramétricas. Se utilizan las propiedades de la espiral logarítmica en conjunto con un sistema de referencia compuesto por un eje de enrollamiento fijo y un marco de Frenet móvil para generar modelos de diversos tipos de conchas de moluscos, tales como helicoidales, valvas, cónicas y planiespirales. Aunque este modelo comparte similitudes con propuestas anteriores, se distingue por introducir una metodología estandarizada y de fácil aplicación para la estimación de los valores de los parámetros en ejemplares reales de conchas. Esto permitió medir cientos de ejemplares fósiles con diferentes morfologías y en diferentes grados de preservación para el caso de estudio de este trabajo.

El enfoque del modelo es la caracterización de la forma general de las conchas de moluscos, mediante parámetros que modifiquen la configuración de la espiral logarítmica (b, d, z) y la apertura (a, θ, ψ, k) , además, de la capacidad del modelo para generar ornamentaciones $(n$ y $c)$. La elección de parámetros morfológicos dependerá de las estructuras morfológicas que se requieran estudiar en un caso específico. Por ejemplo, en este trabajo, se llevó a cabo una revisión de los parámetros relacionados con la posición de vida y locomoción.

La configuración teórica de estos morfoespacios permite explorar las restricciones en la distribución de las moluscos dentro de todas las conchas teóricamente posibles. Esto convierte a los morfoespacios en herramientas importantes para explorar las limitaciones evolutivas y la disparidad en los procesos de macroevolución. Aunque son herramientas fundamentales, pocos son los análisis realizados con este tipo de morfoespacios en comparación con aquellos generados mediante descriptores de morfometría geométrica. Estos morfoespacios empíricos han sido ampliamente utilizados en estudios de disparidad en el registro fósil, a pesar de sus limitaciones en relación con la abstracción y determinación de sus ejes.

Dada la dependencia matemática e inconmensurabilidad de los valores de los parámetros, los morfoespacios teóricos, según Huttegger y Mitteroecker (2011), deben tratarse como espacios afines. Sin embargo, la propuesta de Gerber (2017) sobre la geometría de los morfoespacios indica que no hay dependencia entre los parámetros en el morfoespacio teórico propuesto. Según esta perspectiva, todos los parámetros pueden variar de manera libre e independiente, llenando completamente el morfoespacio teórico. La falta de conmensurabilidad en las unidades de los ejes no afectó los análisis de disparidad, facilitando la comparación entre morfoespacios construidos con los mismos parámetros.

Los morfoespacios teóricos propuestos en este estudio refuerzan su utilidad como una herramienta para analizar los patrones macroevolutivos en la ocupación del morfoespacio, evaluadas a través de medidas de disparidad. En el caso de estudio abordado, la extinción masiva en el límite K-Pg se evidencia a través de áreas desocupadas y cambios en la distribución dentro de los morfoespacios de las conchas de bivalvos, gasterópodos y cefalópodos provenientes de la costa del Pacífico de Norteamérica. Las medidas de disparidad en los intervalos del límite K-Pg registran una pérdida morfológica generalizada en todas las clases de moluscos, asociada al evento de extinción masiva. Estas medidas de disparidad permiten observar que, si bien el número de ejemplares se recupera, las zonas ocupadas en los morfoespacios no vuelven a ser exactamente las mismas.

La disminución de ciertas ecomorfologías durante el Daniano sugiere un impacto ecológico significativo, ya que los bivalvos y gasterópodos registrados para este tiempo son aquellos organismos capaces de enterrarse en el sedimento (infauna o semi-infauna) y/o aquellos con movimientos activos (reptantes y/o facultativamente móviles). Estos resultados coinciden con otros estudios en los que se ha documentado que la acidificación del océano y la baja productividad primaria generaron entornos marinos con bajos niveles de nutrientes, lo que podría haber intensificado las presiones por la búsqueda de alimento. Por lo tanto, la movilidad elevada para la búsqueda de alimento o los hábitos de vida infaunales para el enterramiento podrían resultar exitosos.

En el caso de los cefalópodos, se observa una dramática pérdida de diversidad morfológica y ecológica, siendo los nautiloideos los únicos sobrevivientes con un modo de vida de migrantes verticales, según la clasificación de Westermann. Esta característica les permitía tener un movimiento libre a lo largo de la columna de agua, además, los cambios en el hábitat durante su ontogenia también podrían haberles permitido sobrevivir a la extinción K-Pg.

La relación entre morfología y las categorías ecológicas es compleja, ya que resulta difícil establecer una relación directa entre una morfología y una posición específica de vida o un tipo de locomoción. Esto podría deberse a la complejidad conductual y ecológica de los moluscos, en especial si se trabajan con diferentes familias. Por lo tanto, es complicado delimitar una distribución única en el morfoespacio que indique alguna ventaja morfológica en el periodo inmediato a la extinción masiva. Sin embargo, se han distinguido ciertas características morfológicas que se relacionan con los parámetros del modelo y que favorecen el enterramiento en el sedimento y el movimiento facultativo.

Se observa que los bivalvos infaunales con movimientos facultativos tienen una valva con la región anterior alargada (ϕ) que facilita su penetración en el sustrato. En los gasterópodos semi-infaunales facultativamente móviles, se observa la presencia de pliegues columelares (z) y una apertura lateralmente aplanada (a), relacionados con movimientos de enterramiento en el sedimento. Por su parte, las conchas de los nautiloideos, los únicos representantes de los cefalópodos, se caracterizan por una elevada tasa de expansión de la vuelta (b) y una apertura circular (a), lo que les permite nadar activamente a bajas velocidades en la columna de agua. Estudios posteriores enriquecerán esta información al establecer conexiones entre las características morfológicas de las tres clases de moluscos y la cuantificación de algún aspecto físico que confiera una ventaja funcional o adaptación a los cambios ocurridos durante la extinción masiva.

La investigación de la disparidad en el grupo de moluscos durante el evento de extinción masiva del Cretácico es limitada, especialmente en lo que respecta a la morfología teórica. En este contexto, el análisis realizado mediante morfoespacios en este trabajo es una contribución al entendimiento de la diversidad morfológica en las conchas de moluscos y su correlación con las presiones ecológicas durante el límite K-Pg, específicamente en la región de la costa noreste del Pacífico. Dada la amplitud del área geográfica, será necesario realizar un estudio que incluya datos adicionales sobre paleoclimas, ubicación geográfica o facies de las rocas sedimentarias. La incorporación de esta información mejorará la discusión en términos de paleoecología y disparidad morfológica.

Futuras investigaciones tienen el potencial de mejorar la comprensión de la ecomorfología mediante la incorporación de nuevas combinaciones de parámetros o la inclusión de parámetros adicionales en el modelo geométrico. Cabe resaltar que la estructura matemática del modelo permite la modificación o adición de nuevos parámetros, posibilitando una reconstrucción más detallada de la concha. Estas modificaciones podrían abordar aspectos como la forma de la apertura, ornamentaciones o cambios durante la ontogenia de la concha. Sería de interés en futuros trabajos explorar cómo los parámetros propuestos y otros nuevos pueden contribuir a estudios sobre morfogénesis de la concha, biología funcional y otros patrones evolutivos. Como la investigación morfogenética realizada por Johnson y colaboradores (2019) sobre cambios de proliferación celular en el margen de la concha y su relación con los parámetros geométricos del modelo de Raup.

El desarrollo y la propuesta de un mismo modelo y morfoespacio teórico para diferentes conchas de moluscos (Bivalvia, Gastropoda y Cephalopoda) representan una contribución significativa al campo de la morfología teórica. La aplicación de la metodología propuesta se llevó a cabo en un caso paleobiológico específico, logrando caracterizar la disparidad y la ecomorfología en las conchas de moluscos durante el límite K-Pg. Finalmente, se espera que este trabajo motive el desarrollo de nuevos estudios de morfología teórica, ya que esta herramienta posee un gran potencial no sólo en el estudio de conchas de moluscos, sino en cualquier grupo de organismos dentro del campo de la modelación biológica.

Conclusiones

La propuesta y aplicación de morfoespacios teóricos en conchas de moluscos, tomando como caso de estudio la disparidad morfológica durante el límite K-Pg, ha derivado en las siguientes conclusiones:

- El modelo teórico propuesto es una alternativa práctica para abordar el estudio morfológico de las conchas de moluscos, incorporando la generación de un morfoespacio teórico. Este modelo se enfoca en caracterizar la forma general de las conchas de moluscos, mediante parámetros bien definidos que modifican la configuración de la espiral logarítmica (b, d, z) y la apertura (a, θ, ψ, k) .
- La variación en los valores de estos parámetros permite analizar diferentes morfologías de las principales clases de Moluscos (Gastropoda, Cephalopoda y Bivalvia), que incluyen conchas helicoidales, planiespirales, cónicas y valvas. La estructura matemática del modelo permite la modificación o adición de nuevos parámetros, según las necesidades específicas del estudio morfológico.
- A diferencia de otros modelos que también utilizan un sistema de coordenadas fijas y un marco móvil de Frenet, la metodología propuesta en este modelo se distingue por su simplicidad en la medición de especímenes de conchas, el cálculo de parámetros y la generación de un morfoespacio teórico aplicable.
- Los morfoespacios teóricos propuestos en este estudio refuerzan su utilidad como una herramienta para analizar los patrones macroevolutivos en la ocupación del morfoespacio, evaluadas a través de medidas de disparidad en estudios paleontológicos.
- La extinción masiva en el límite K-Pg en el caso de estudio abordado se evidencia a través de áreas desocupadas y cambios en la distribución dentro de los morfoespacios de las conchas de bivalvos, gasterópodos y cefalópodos provenientes de la costa del Pacífico de Norteamérica. Los morfoespacios teóricos indican una pérdida en la disparidad morfológica para cada una de las categorías ecológicas asociada al evento de extinción masiva. Aunque el número de ejemplares se recupera en el periodo posterior a la extinción, las zonas ocupadas en los morfoespacios no vuelven a ser exactamente las mismas.
- Los parámetros propuestos fueron relacionados, mediante una revisión bibliográfica, con aspectos ecológicos determinados por la posición de vida y la locomoción. Fue posible establecer categorías ecológicas relacionadas con la variación morfológica generada por ciertos parámetros, dependiendo de la clase de molusco. Sin embargo, no fue posible asociar de manera exclusiva una forma particular con una función ecológica específica, revelando la complejidad de la correlación entre la morfología y el modo de vida.
- La disminución de ciertas categorías ecológicas en el morfoespacio durante el Daniano sugiere una reestructuración ecológica desencadenada por el evento de extinción. Los moluscos registrados en este periodo exhiben algunos aspectos morfológicos que se relacionan con capacidades para enterrarse en el sedimento (infauna o semi-infauna) y/o con movimientos activos (reptantes, facultativamente móviles o migrantes verticales). Esto coincide con investigaciones previas que también documentan comunidades de moluscos con dichas características y que se asocian a entornos marinos con bajos niveles de nutrientes, atribuidos a la acidificación del océano y la baja productividad primaria en el límite K-Pg.

Referencias

- Aberhan, M. y Kiessling, W. (2015). Persistent ecological shifts in marine molluscan assemblages across the end-cretaceous mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(23):7207–7212.
- Ackerly, S. C. (1989). Kinematics of Accretionary Shell Growth , with Examples from Brachiopods and Molluscs. *Paleobiology*, 15(2):147–164.
- Alegret, L., Thomas, E., y Lohmann, K. C. (2012). End-Cretaceous marine mass extinction not caused by productivity collapse. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(3):728–732.
- Allmon, W. D. (1988). Ecology of Recent Turritelline Gastropods (Prosobranchia, Turritellidae): Current Knowledge and Paleontological Implications. *PALAIOS*, 3(3):259–284.
- Alvarez, L. W., Alvarez, W., Asaro, F., y Michel, H. V. (1980). Extraterrestrial Cause for the Cretaceous-Tertiary Extinction. *Science*, 208(4448):1095–1108.
- Anderson, F. M. (1958). Upper Cretaceous of the Pacific Coast. *The Geological Society of America, Memoir*, 71:1–378.
- Anderson, P. S. L., Bright, J. A., Gill, P. G., Palmer, C., y Rayfield, E. J. (2011a). Models in palaeontological functional analysis. *Biology Letters*, 8(1):119–122.
- Anderson, P. S. L., Friedman, M., Brazeau, M. D., y Rayfield, E. J. (2011b). Initial radiation of jaws demonstrated stability despite faunal and environmental change. *Nature*, 476(7359):206–209.
- Ashline, G. L., Ellis-Monaghan, J. A., Kadas, Z. M., y McCabe, D. J. (2009). Modeling Seashell Morphology. *UMAP/ILAP Modules: Tools for Teaching*, pp. 101–139.
- Ballell, A., Benton, M. J., y Rayfield, E. J. (2022). Dental form and function in the early feeding diversification of dinosaurs. *Science Advances*, 8(50).
- Bambach, R. K. (2006). Phanerozoic Biodiversity Mass Extinctions. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 34(1):127–155.
- Bazzi, M., Kear, B. P., Blom, H., Ahlberg, P. E., y Campione, N. E. (2018). Static dental disparity and morphological turnover in sharks across the end-cretaceous mass extinction. *Current Biology*, 28(16):2607–2615.e3.
- Blonder, B. (2018). Hypervolume concepts in niche- and trait-based ecology. *Ecography*, 41(9):1441–1455.
- Bock, W. J. (1994). Concepts and methods in ecomorphology. *Journal of Biosciences*, 19(4):403–413.
- Boettiger, A., Ermentrout, B., y Oster, G. (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(16):6837–6842.
- Bookstein, F. L. (1992). *Landmarks*, pp. 55–87. Cambridge University Press, Cambridge.

- Brusatte, S. L., Butler, R. J., Prieto-Márquez, A., y Norell, M. A. (2012). Dinosaur morphological diversity and the end-Cretaceous extinction. *Nature Communications*, 3(1):804.
- Budd, G. E. (2021). Morphospace. *Current Biology*, 31(19):R1181–R1185.
- Callomon, P. (2019). Standard views for imaging mollusk shells. *American Malacological Society*, pp. 1–19.
- Carter, J. G., Harries, P., Malchus, N., Sartori, A., Anderson, L., Bieler, R., Bogan, A., Coan, E., Cope, J., Cragg, S., Garcia-March, J., Hylleberg, J., Kelley, P., Kleemann, K., Kriz, J., McRoberts, C., Mikkelsen, P., Pojeta, Jr., J., Skelton, P. W., Temkin, I., Yancey, T., y Zieritz, A. (2012). Treatise Online no. 48: Part N, Revised, Volume 1, Chapter 31: Illustrated Glossary of the Bivalvia. *Treatise Online*.
- Chamberlain, J. A. (1976). Flow patterns and drag coefficient of cephalopod shells. *Paleontology*, 19.
- Chamberlain, J. A. (1980). *The Ammonoidea*, capítulo Hydromechanical design of fossil cephalopods, pp. 289–335. Academic Press, NY.
- Chattopadhyay, D. (2017). Predation to climate change: what does a fossil shell tell us? *Current Science*, 112(7):1489–1493.
- Checa, A. G. (2018). Physical and biological determinants of the fabrication of Molluscan shell microstructures. *Frontiers in Marine Science*, 5(SEP):1–21.
- Chiarenza, A. A., Farnsworth, A., Mannion, P. D., Lunt, D. J., Valdes, P. J., Morgan, J. V., y Allison, P. A. (2020). Asteroid impact, not volcanism, caused the end-Cretaceous dinosaur extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(29):17084–17093.
- Chirat, R., Goriely, A., y Moulton, D. E. (2021). The physical basis of mollusk shell chiral coiling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(48):e2109210118.
- Ciampaglio, C. N., Kemp, M., y McShea, D. W. (2001). Detecting changes in morphospace occupation patterns in the fossil record: characterization and analysis of measures of disparity. *Paleobiology*, 27(4):695–715.
- Clark, B. L. (1938). Fauna from the Markley Formation (Upper Eocene) on Pleasant Creek, California. *GSA Bulletin*, 49(5):683–730.
- Clark, M. S., Peck, L. S., Arivalagan, J., Backeljau, T., Berland, S., Cardoso, J. C. R., Caurcel, C., Chapelle, G., Noia, M. D., Dupont, S., Gharbi, K., Hoffman, J. I., Last, K. S., Marie, A., Melzner, F., Michalek, K., Morris, J., Power, D. M., Ramesh, K., Sanders, T., Sillanpää, K., Sleight, V. A., Stewart-Sinclair, P. J., Sundell, K., Telesca, L., Vendrami, D. L. J., Ventura, A., Wilding, T. A., Yarra, T., y Harper, E. M. (2020). Deciphering mollusc shell production: the roles of genetic mechanisms through to ecology, aquaculture and biomimetics. *Biological Reviews*, 95(6):1812–1837.
- Cole, S. R. y Hopkins, M. J. (2021). Selectivity and the effect of mass extinctions on disparity and functional ecology. *Science Advances*, 7(19):eabf4072.
- Collins, K. S., Edie, S. M., y Jablonski, D. (2020). Hinge and ecomorphology of *Legumen Conrad*, 1858 (Bivalvia, Veneridae), and the contraction of venerid morphospace following the end-Cretaceous extinction. *Journal of Paleontology*, 94(3):489–497.
- Contreras-Figueroa, G. y Aragón, J. (2023). A Mathematical Model for Mollusc Shells Based on Parametric Surfaces and the Construction of Theoretical Morphospaces. *Diversity*, 15(3).
- Contreras-Figueroa, G., Olóriz, F., y Villaseñor, A. B. (2019). Contributions of morphospace and multivariate analyses to interpretations of phenotype patterns and trends in Mexican Idocerans. *Journal of South American Earth Sciences*, 92:448–465.

- Cornwell, W. K., Schwilk, D. W., y Ackerly, D. D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87(6):1465–1471.
- Cortie, M. B. (1989). Models for Mollusc Shell Shape. *South African Journal of Science*, 85:454–460.
- Cox, L. R., Nutall, C. P., y Trueman, E. (1969). *Treatise on Invertebrate Paleontology: Bivalvia. Mollusca 6. Part N*, volumen 1, capítulo General Features of Bivalvia, pp. 1–129. Geological Society of America, University of Kansas, Lawrence, KS.
- Dera, G., Eble, G. J., Neige, P., y David, B. (2008). The flourishing diversity of models in theoretical morphology: from current practices to future macroevolutionary and bioenvironmental challenges. *Paleobiology*, 34(3):301–317.
- D'Hondt, S. (2005). Consequences of the Cretaceous/Paleogene Mass Extinction for Marine Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1):295–317.
- Dickerson, R. E. (1914). *Fauna of the Martinez Eocene of California*, volumen v.8:no.6 (1914). University Press, Berkeley, CA.
- Dickerson, R. E. (1915). Fauna of the Type Tejon: Its relation to the Cowlitz Phase of the Tejon Group of Washington. *Proceedings of the California Academy of Sciences, 4th series*, 5:33–98.
- Eagar, R. M. C. (1978). Shape and function of the shell: a comparison of some living and fossil bivalve molluscs. *Biological Reviews*, 53(2):169–210.
- Eble, G. J. (1996). Developmental and Non-Developmental Morphospaces in Evolutionary Paleobiology. *The Paleontological Society Special Publications*, 8:111–111.
- Eble, G. J. (2000). Contrasting evolutionary flexibility in sister groups: disparity and diversity in mesozoic atelostomate echinoids. *Paleobiology*, 26(1):56–79.
- Edie, S. M., Collins, K. S., y Jablonski, D. (2022). Specimen alignment with limited point-based homology: 3D morphometrics of disparate bivalve shells (Mollusca: Bivalvia). *PeerJ*.
- Erwin, D. H. (2001). Lessons from the past: Biotic recoveries from mass extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10):5399–5403.
- Erwin, D. H. (2007). Disparity: Morphological pattern and development context. *Palaentology*, 50:57–73.
- Esteve, J. y Suárez, M. G. (2023). Ecomorphological datasets: comment on Hopkins (2022). *Lethaia*, 56(2):1–5.
- Foffa, D., Young, M. T., Stubbs, T. L., Dexter, K. G., y Brusatte, S. L. (2018). The long-term ecology and evolution of marine reptiles in a Jurassic seaway. *Nature Ecology & Evolution*, 2(10):1548–1555.
- Foote, M. (1991). Morphologic patterns of diversification: examples from trilobites. *Palaentology*, 34(2):461–485.
- Foote, M. (1993). Contributions of individual taxa to overall morphological disparity. *Paleobiology*, 19(4):403–419.
- Foote, M. (1997). The evolution of morphological diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 28:129–152.
- Foote, M. (1999). Morphological Diversity in the Evolutionary Radiation of Paleozoic and Post-Paleozoic Crinoids. *Paleobiology*, 25(2):1–115.
- Fowler, D. R., Meinhardt, H., y Prusinkiewicz, P. (1992). Modeling seashells. *Computer Graphics (ACM)*, 26(2):379–387.
- Gabb, W. M. (1864). *Paleontology of California. Description of the Triassic fossils of California and the adjacent territories*, volumen Paleontology Vol I. Geological Survey of California.

- Gabb, W. M. (1866-1869). *Cretaceous and Tertiary fossils*, volumen Palaeontology. Volume II. Geological Survey of California.
- Gerber, S. (2017). The geometry of morphospaces: lessons from the classic Raup shell coiling model. *Biological Reviews*, 92(2):1142–1155.
- Germann, D., Schatz, W., y Eggenberger Hotz, P. (2014). Artificially evolved functional shell morphology of burrowing bivalves. *Palaeontologia Electronica*.
- Gould, S. J. (2010). *La estructura de la teoría de la evolución*. Tusquets Editores, España, 3^ª edición.
- Gray, A., Abbena, E., y Salamon, S. (2006). *Modern differential geometry of curves and surfaces with Mathematica*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, FL, third edition edición.
- Guillerme, T. y Cooper, N. (2018). Time for a rethink: time sub-sampling methods in disparity-through-time analyses. *Palaeontology*, 61(4):481–493.
- Guillerme, T., Cooper, N., Brusatte, S. L., Davis, K. E., Jackson, A. L., Gerber, S., Goswami, A., Healy, K., Hopkins, M. J., Jones, M. E. H., Lloyd, G. T., O'Reilly, J. E., Pate, A., Puttick, M. N., Rayfield, E. J., Saupe, E. E., Sherratt, E., Slater, G. J., Weisbecker, V., Thomas, G. H., y Donoghue, P. C. J. (2020a). Disparities in the analysis of morphological disparity. *Biology Letters*, 16(7):20200199.
- Guillerme, T., Puttick, M. N., Marcy, A. E., y Weisbecker, V. (2020b). Shifting spaces: Which disparity or dissimilarity measurement best summarize occupancy in multidimensional spaces? *Ecology and Evolution*, 10(14):7261–7275.
- Halliday, T. J. D. y Goswami, A. (2016). Eutherian morphological disparity across the end-Cretaceous mass extinction. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118(1):152–168.
- Hammer, Ø. y Bucher, H. (2005). Models for the morphogenesis of the molluscan shell. *Lethaia*, 38(2):111–122.
- Hammer, Ø. y Harper, D. (2005). *Morphometrics*, pp. 78–156.
- Hansen, T. A., Farrell, B. R., y Upshaw, B. (1993). The first 2 million years after the Cretaceous-Tertiary boundary in east Texas: rate and paleoecology of the molluscan recovery. *Paleobiology*, 19(2):251–265.
- Haszprunar, G. y Wanninger, A. (2012). Molluscs. *Current Biology*, 22(13):R510–R514.
- Hoffmann, R., Riechelmann, S., Ritterbush, K. A., Koelen, J., Lübke, N., Joachimski, M. M., Lehmann, J., e Immenhauser, A. (2019). A novel multiproxy approach to reconstruct the paleoecology of extinct cephalopods. *Gondwana Research*, 67:64–81.
- Hopkins, M. J. y Gerber, S. (2021). *Morphological Disparity*, pp. 965–976. Springer International Publishing, Cham.
- Huang, S., Roy, K., y Jablonski, D. (2015). Origins, bottlenecks, and present-day diversity: Patterns of morphospace occupation in marine bivalves. *Evolution*, 69(3):735–746.
- Hughes, M., Gerber, S., y Wills, M. A. (2013). Clades reach highest morphological disparity early in their evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(34):13875–13879.
- Hull, P. M., Bornemann, A., Penman, D. E., Henahan, M. J., Norris, R. D., Wilson, P. A., Blum, P., Alegret, L., Batenburg, S. J., Bown, P. R., Bralower, T. J., Courneade, C., Deutsch, A., Donner, B., Friedrich, O., Jehle, S., Kim, H., Kroon, D., Lippert, P. C., Loroche, D., Moebius, I., Moriya, K., Peppe, D. J., Ravizza, G. E., Röhl, U., Schueth, J. D., Sepúlveda, J., Sexton, P. F., Sibert, E. C., Śliwińska, K. K., Summons, R. E., Thomas, E., Westerhold, T., Whiteside, J. H., Yamaguchi, T., y Zachos, J. C. (2020). On impact and volcanism across the Cretaceous-Paleogene boundary. *Science*, 367(6475):266–272.

- Hutchinson, J. M. (1989). Control of gastropod shell shape: The role of the preceding whorl. *Journal of Theoretical Biology*, 140(4):431–444.
- Huttegger, S. M. y Mitteroecker, P. (2011). Invariance and Meaningfulness in Phenotype spaces. *Evolutionary Biology*, 38(3):335–351.
- Illert, C. (1989). Formulation and Solution of the Classical Seashell Problem. *Il nuovo cimento*, 11(5):761–780.
- Jablonski, D. (2001). Lessons from the past: Evolutionary impacts of mass extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10):5393–5398.
- Jablonski, D. (2004). Extinction: past and present. *Nature*, 427(6975):589–589.
- Jablonski, D. y Raup, D. M. (1995). Selectivity of End-Cretaceous Marine Bivalve Extinctions. *Science*, 268(5209):389–391.
- Jackson, J. B. y Erwin, D. H. (2006). What can we learn about ecology and evolution from the fossil record? *Trends in Ecology & Evolution*, 21(6):322–328. Twenty years of TREE - part I.
- Johnson, A. B., Fogel, N. S., y Lambert, J. D. (2019). Growth and morphogenesis of the gastropod shell. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(14):6878–6883.
- Johnson, E. H. (2020). Experimental tests of bivalve shell shape reveal potential tradeoffs between mechanical and behavioral defenses. *Scientific Reports*, 10(1):19425.
- Klein, C. G., Pisani, D., Field, D. J., Lakin, R., Wills, M. A., y Longrich, N. R. (2021). Evolution and dispersal of snakes across the Cretaceous-Paleogene mass extinction. *Nature Communications*, 12(1):5335.
- Klug, C., Korn, D., De Baets, K., Kruta, I., y Mapes, R. (2015). *Ammonoid Paleobiology: From macroevolution to paleogeography*, volumen 44.
- Kohn, A. J. y Riggs, A. C. (1975). Morphometry of the Conus Shell. *Systematic Zoology*, 24(3):346–359.
- Korn, D., Hopkins, M. J., y Walton, S. A. (2013). Extinction space—a method for the quantification and classification of changes in morphospace across extinction boundaries. *Evolution*, 67(10):2795–2810.
- Kotrc, B. y Knoll, A. H. (2015). *Morphospaces and Databases: Diatom Diversification through Time*, pp. 17–37. Springer Netherlands.
- Kröger, B., Vinther, J., y Fuchs, D. (2011). Cephalopod Origin and Evolution: A Congruent Picture Emerging From Fossils, Development and Molecules. *Bioessays*, 33(8):602–613.
- Landman, N. H., Goolaerts, S., Jagt, J. W. M., Jagt-Yazykova, E. A., Machalski, M., y Yacobucci, M. M. (2014). Ammonite extinction and nautilid survival at the end of the Cretaceous. *Geology*, 42(8):707–710.
- Liew, T.-S. y Schilthuizen, M. (2016). A Method for Quantifying, Visualising, and Analysing Gastropod Shell Form. *PLOS ONE*, 11(6):e0157069.
- Linsley, R. M. (1977). Some "laws" of gastropod shell form. *Paleobiology*, 2(2):196–206.
- Lockwood, R. (2003). Abundance not linked to survival across the end-Cretaceous mass extinction: Patterns in North American bivalves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(5):2478–2482.
- Lovtrup, S. y Lovtrup, M. (1988). The Morphogenesis of Molluscan Shells: A Mathematical Account Using Biological Parameters. *Journal of Morphology*, 197:53–62.

- Lowery, C. M., Bralower, T. J., Owens, J. D., Rodríguez-Tovar, F. J., Jones, H., Smit, J., Whalen, M. T., Claeys, P., Farley, K., Gulick, S. P. S., Morgan, J. V., Green, S., Chenot, E., Christeson, G. L., Cockell, C. S., Coolen, M. J. L., Ferrière, L., Gebhardt, C., Goto, K., Kring, D. A., Lofi, J., Ocampo-Torres, R., Perez-Cruz, L., Pickersgill, A. E., Poelchau, M. H., Rae, A. S. P., Rasmussen, C., Rebolledo-Vieyra, M., Riller, U., Sato, H., Tikoo, S. M., Tomioka, N., Urrutia-Fucugauchi, J., Vellekoop, J., Wittmann, A., Xiao, L., Yamaguchi, K. E., y Zylberman, W. (2018). Rapid recovery of life at ground zero of the end-Cretaceous mass extinction. *Nature*, 558(7709):288–291.
- MacLaurin, J. (2003). The good, the bad and the impossible: a critical notice of theoretical morphology: the concept and its applications by George McGhee. *Biology and Philosophy*, 18:463–476.
- Marshall, C. R. (2023). Forty years later: The status of the "Big Five" mass extinctions. *Cambridge Prisms: Extinction*, 1:e5.
- McClain, C. R., Johnson, N. A., y Rex, M. A. (2004). Morphological Disparity as a Biodiversity Metric in Lower Bathyal and Abyssal Gastropod Assemblages. *Evolution*, 58(2):338–348.
- McGhee, G. R. (1980). Shell Form in the Biconvex Articulate Brachiopoda : A Geometric Analysis. *Paleobiology*, 6(1):57–76.
- McGhee, G. R. (1991). Theoretical Morphology: The Concept and its Applications. *Short Courses in Paleontology*, 4:87–102.
- McGhee, G. R. (1999). *Theoretical morphology: the concept and its applications*. Columbia University Press, New York, NY.
- McGhee, G. R. (2006). *The Geometry of Evolution*. Cambridge University Press, New York.
- McGhee, G. R., Clapham, M. E., Sheehan, P. M., Bottjer, D. J., y Droser, M. L. (2013). A new ecological-severity ranking of major Phanerozoic biodiversity crises. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 370:260–270.
- MolluscaBase Eds. (2023). Molluscabase.
- Moseley, H. (1838). On the Geometrical Forms of Turbinate and Discoid Shells. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 128:351–370.
- Moulton, D. E., Goriely, A., y Chirat, R. (2012). Mechanical growth and morphogenesis of seashells. *Journal of Theoretical Biology*, 311:69–79.
- Niklas, K. J. (1999). Evolutionary walks through a land plant morphospace. *Journal of Experimental Botany*, 50(330):39–52.
- Noshita, K. (2014). Quantification and geometric analysis of coiling patterns in gastropod shells based on 3d and 2d image data. *Journal of Theoretical Biology*, 363:93–104.
- Noshita, K., Shimizu, K., y Sasaki, T. (2016). Geometric analysis and estimation of the growth rate gradient on gastropod shells. *Journal of Theoretical Biology*, 389:11–19.
- Okabe, T. y Yoshimura, J. (2017). Optimal designs of mollusk shells from bivalves to snails. *Scientific Reports*, 7(1).
- Okamoto, T. (1988). Analysis of heteromorph ammonoids by differential geometry. *Palaentology*, 31(1):35–52.
- Olóriz, F., Palmqvist, P., y Pérez Claros, J. A. (2002). Morphostructural constraints and phylogenetic overprint on sutural frilling in late jurassic ammonites. *Lethaia*, 35(2):158–168.
- Pappas, J. L. y Miller, D. J. (2013). A Generalized Approach to the Modeling and Analysis of 3D Surface Morphology in Organisms. *PLoS ONE*, 8(10):e77551.

- Parkhaev, P. Y. (2017). Origin and the Early Evolution of the Phylum Mollusca. *Paleontological Journal*, 51(6):663–686.
- Peterman, D., Barton, C., y Yacobucci, M. (2019). The hydrostatics of Paleozoic ectocochleate cephalopods (Nautiloidea and Endoceratoidea) with implications for modes of life and early colonization of the pelagic zone. *Palaeontologia Electronica*.
- Peterman, D. J. y Ritterbush, K. A. (2021). Vertical escape tactics and movement potential of orthoconic cephalopods. *PeerJ*, 9:e11797.
- Peterman, D. J., Ritterbush, K. A., Ciampaglio, C. N., Johnson, E. H., Inoue, S., Mikami, T., y Linn, T. J. (2021). Buoyancy control in ammonoid cephalopods refined by complex internal shell architecture. *Scientific Reports*, 11(1):8055.
- Pietsch, C., Anderson, Brendan M. and Allmon, W. D., y Gigliotti, M. (2023). Patterns and processes in the history of body size in turritelline gastropods, jurassic to recent. *Paleobiology*, 49(4):621–641.
- Ponder, W. F., Lindberg, D. R., y Ponder, J. M. (2019). *Biology and Evolution of the Mollusca*, capítulo Shell, Body, and Muscles. CRC Press.
- Ponder, W. F., Lindberg, D. R., y Ponder, J. M. (2020a). *Biology and Evolution of the Mollusca*, volumen 2. CRC Press.
- Ponder, W. F., Lindberg, D. R., y Ponder, J. M. (2020b). *Biology and Evolution of the Mollusca*, volumen 1. CRC Press.
- Porges, K., Stewart, I. G., Hoffeld, U., y Levit, G. S. (2019). From Idea to Law: Theory, Concept and Terminological Formation in Ernst Haeckel's Works. *Russian Journal of Developmental Biology*, 50(6):290–302.
- Price, R. M. (2003). Columellar Muscle of Neogastropods: Muscle Attachment and the Function of Columellar Folds. *Biological Bulletin*, 205(3):351–366.
- Prusinkiewicz, P. y Fowler, D. R. (2009). *Shell models in three dimensions*, pp. 166–185. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Puttick, M. N., Guillerme, T., y Wills, M. A. (2020). The complex effects of mass extinctions on morphological disparity. *Evolution*, 74(10):2207–2220.
- Rasskin-Gutman, D. y Buscalioni, A. D. (2001). Theoretical morphology of the Archosaur (Reptilia: Diapsida) pelvic girdle. *Paleobiology*, 27(1):59–78.
- Raup, D. M. (1961a). The Geometry of Coiling in Gastropods. *Zoology*, 47:602–609.
- Raup, D. M. (1961b). The geometry of coiling in gastropods. *Nat. Acad. Sci. Proc.*, 47:602–609.
- Raup, D. M. (1962). Computer as aid in describing form in gastropod shell. *Science*, 138:150–152.
- Raup, D. M. (1966). Geometric analysis of shell coiling: general problems. *J. Paleontol.*, 40:1178–1190.
- Raup, D. M. (1967). Geometric analysis of shell coiling: coiling in ammonoids. *J. Paleontol.*, 41:43–65.
- Raup, D. M. (1968). Theoretical Morphology of Echinoid Growth. *Paleontological Society*, 2(5):50–63.
- Raup, D. M. (1986). Biological Extinction in Earth History. *Science*, 231(4745):1528–1533.
- Raup, D. M. y Jablonski, D. (1993). Geography of End-Cretaceous Marine Bivalve Extinctions. *Science*, 260(5110):971–973.
- Raup, D. M., McGhee, G. R., y McKinney, F. K. (2006). Source code for theoretical morphologic simulation of helical colony form in the Bryozoa. *Palaeontologia Electronica*, 9(2).

- Raup, D. M. y Michelson, A. (1965). Theoretical morphology of the coiled shell. *Science*, 147:1294–1295.
- Raup, D. M. y Sepkoski, J. J. (1982). Mass Extinctions in the Marine Fossil Record. *Science*, 215(4539):1501–1503.
- Reiser, P. A. (2019). A Physical Model for Self-Similar Seashells. *arXiv e-prints*, p. arXiv:1904.05238.
- Rice, S. H. (1998). The Bio-Geometry of Mollusc Shells. *Paleobiology*, 24(1):133–149.
- Ritterbush, K. A. y Bottjer, D. J. (2012). Westermann Morphospace displays ammonoid shell shape and hypothetical paleoecology. *Paleobiology*, 38(3):424–446.
- Roberts, L. N. R. y Kirschbaum, M. A. (1995). *Paleogeography and the Late Cretaceous of the Western Interior of middle North America; coal distribution and sediment accumulation*.
- Robertson, D. S., Lewis, W. M., Sheehan, P. M., y Toon, O. B. (2013). K-Pg extinction patterns in marine and freshwater environments: The impact winter model. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 118(3):1006–1014.
- Romano, M., Sansom, R., y Randle, E. (2018). Morphospace saturation in the stem-gnathostomes pteraspidiformes heterostracans: an early radiation of a ‘bottom’ heavy clade. *PeerJ*, 6:e5249.
- Rosenberg, G. (2014). A New Critical Estimate of Named Species-Level Diversity of the Recent Mollusca. *American Malacological Bulletin*, 32:308–322.
- Sälgeback, J. (2006). *Functional Morphology of Gastropods and Bivalves*. Tesis doctoral, Uppsala University.
- Saul, L. R., editor (1986). *Pacific West Coast Cretaceous molluscan faunas: time and aspect of changes*, volumen 70:4, United States.
- Saupe, E. E. y Myers, C. E. (2020). *Macroevolution*, pp. 1–19. Springer International Publishing.
- Savazzi, E. (1985). SHELLGEN: A BASIC program for the modeling of molluscan shell ontogeny and morphogenesis. *Computers and Geosciences*, 11(5):521–530.
- Savazzi, E. (1987). Geometric and functional constraints on bivalve shell morphology. *Lethaia*, 20:293–306.
- Savazzi, E. (1990). Biological aspects of theoretical shell morphology. *Lethaia*, 23(2):195–212.
- Schindel, D. E. (1990). Unoccupied morphospace and the coiled geometry of gastropods: architectural constraint or geometric covariation? *Causes of evolution: a paleontological perspective*, pp. 270–304.
- Schulte, P., Alegret, L., Arenillas, I., Arz, J., Barton, P. J., Bown, P. R., Bralower, T. J., Christeson, G. L., Claeys, P., Cockell, C. S., Collins, G. S., Deutsch, A., Goldin, T. J., Goto, K., Grajales-Nishimura, J., Grieve, R. A. F., Gulick, S. P. S., Johnson, K. R., Kiessling, W., Koeberl, C., Kring, D. A., MacLeod, K. G., Matsui, T., Melosh, J., Montanari, A., Morgan, J. V., Neal, C. R., Nichols, D. J., Norris, R. D., Pierazzo, E., Ravizza, G., Rebolledo-Vieyra, M., Reimold, W. U., Robin, E., Salge, T., Speijer, R. P., Sweet, A. R., Urrutia-Fucugauchi, J., Vajda, V., Whalen, M. T., y Willumsen, P. S. (2010). The Chicxulub Asteroid Impact and Mass Extinction at the Cretaceous-Paleogene Boundary. *Science*, 327(5970):1214–1218.
- Seilacher, A. y Gishlick, A. (2014). *Morphodynamics*. CRC Press, 1st ed edición.
- Sepkoski, J. J. (1996). Patterns of Phanerozoic Extinction: a Perspective from Global Data Bases.
- Sessa, J. A., Bralower, T. J., Handley, J. C., Ivany, L. C., y Patzkowsky, M. E. (2012). Environmental and biological controls on the diversity and ecology of Late Cretaceous through early Paleogene marine ecosystems in the U.S. Gulf Coastal Plain. *Paleobiology*, 38(2):218–239.

- Shimizu, K., Iijima, M., Setiamarga, D. H., Sarashina, I., Kudoh, T., Asami, T., Gittenberger, E., y Endo, K. (2013). Left-right asymmetric expression of *dpp* in the mantle of gastropods correlates with asymmetric shell coiling. *EvoDevo*, 4(1):15.
- Signor, P. W. (1982). Resolution of life habits using multiple morphologic criteria: Shell form and life-mode in turritelliform gastropods. *Paleobiology*, 8(4):378–388.
- Signor, P. W. y Kat, P. W. (1984). Functional Significance of Columellar Folds in Turritelliform Gastropods. *Journal of Paleontology*, 58(1):210–216.
- Singh, S. A., Elsler, A., Stubbs, T. L., Bond, R., Rayfield, E. J., y Benton, M. J. (2021). Niche partitioning shaped herbivore macroevolution through the early mesozoic. *Nature Communications*, 12(1):2796.
- Smith, S. A., Wilson, N. G., Goetz, F. E., Feehery, C., Andrade, S. C. S., Rouse, G. W., Giribet, G., y Dunn, C. W. (2011). Resolving the evolutionary relationships of molluscs with phylogenomic tools. *Nature*, 480(7377):364–367.
- Squires, R. L. (1993). Earliest record of the anomiid bivalve *pododesmus*: a new species from the lower eocene of western washington. *Veliger*, 36:270–275.
- Stanley, S. M. (1970). *Relation of Shell Form to Life Habits of the Bivalvia (Mollusca)*, volumen 125. Geological Society of America.
- Stanley, S. M. (1972). Functional Morphology and Evolution of Byssally Attached Bivalve Mollusks. *Journal of Paleontology*, 46(2):165–212.
- Stanley, S. M. (1988). Adaptive Morphology of the Shell in Bivalves and Gastropods. En Trueman, E. R. y Clarke, M. R., editores, *The Mollusca: Form and Function*, volumen 11. Academic Press San Diego.
- Stone, J. (1997). The spirit of D’Arcy Thompson dwells in empirical morphospace. *Mathematical Biosciences*, 142(1):13–30.
- Stone, J. R. (1995). Cerioshell: A computer program designed to simulate variation in shell form. *Paleobiology*, 21(4):509–519.
- Stone, J. R. (1996). The Evolution of Ideas : A Phylogeny of Shell Models. *The American Naturalist*, 148(5):904–929.
- Stubbs, T. L., Pierce, S. E., Rayfield, E. J., y Anderson, P. S. L. (2013). Morphological and biomechanical disparity of crocodile-line archosaurs following the end-triassic extinction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1770):20131940.
- Sumner, R. W. (2001). *Pattern Formation in Lichen*. Master of science in electrical engineering and computer science, Massachusetts Institute of Technology.
- Swan, A. R. H. (2015). Heterochrony in helicoid spiral cones: A computer model for demonstrating heterochronic evolution. *Palaeontologia Electronica*, 18(1):1–11.
- Tajika, A., Landman, N. H., Cochran, J. K., Nishida, K., Shirai, K., Ishimura, T., Murakami-Sugihara, N., y Sato, K. (2023). Ammonoid extinction versus nautiloid survival: Is metabolism responsible? *Geology*, 51(7):621–625.
- Telford, M. J. y Budd, G. E. (2011). Invertebrate evolution: Bringing order to the molluscan chaos. *Current Biology*, 21(23):R964–R966.
- Thomas, R. D. K. y Reif, W. E. (1993). The skeleton space: a finite set of organic designs. *Evolution*, 47(2):341–360.
- Thompson, D. W. (1917). *On Growth and Form*. Cambridge University Press, London.

- Tursch, B. (1997). Spiral growth: The 'museum of all shells' revisited. *Journal of Molluscan Studies*, 63(4):547–554.
- Tyrrell, T., Merico, A., y Armstrong McKay, D. I. (2015). Severity of ocean acidification following the end-Cretaceous asteroid impact. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(21):6556–6561.
- Tyszka, J. y Topa, P. (2005). A new approach to modeling of foraminiferal shells. *Paleobiology*, 31(3):522–537.
- Urdu, S., Goudemand, N., Bucher, H., y Chirat, R. (2010). Allometries and the morphogenesis of the molluscan shell: a quantitative and theoretical model. *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)*, 314(B):280–302.
- Van Osselaer, C. y Grosjean, P. (2000). Suture and location of the coiling axis in gastropod shells. *Paleobiology*, 26(2):238–257.
- Van Valen, L. (1974). Multivariate structural statistics in natural history. *Journal of Theoretical Biology*, 45(1):235–247.
- Vellekoop, J., Van Tilborgh, K. H., Van Knippenberg, P., Jagt, J. W. M., Stassen, P., Goolaerts, S., y Speijer, R. P. (2020). Type-Maastrichtian gastropod faunas show rapid ecosystem recovery following the Cretaceous–Palaeogene boundary catastrophe. *Palaeontology*, 63(2):349–367.
- Verhaegen, G., Herzog, H., Korsch, K., Kerth, G., Brede, M., y Haase, M. (2019). Testing the adaptive value of gastropod shell morphology to flow: a multidisciplinary approach based on morphometrics, computational fluid dynamics and a flow tank experiment. *Zoological Letters*, 5(1):5.
- Vermeij, G. J. (1971). Gastropod evolution and morphological diversity in relation to shell geometry. *Journal of Zoology*, 163(1):15–23.
- Vermeij, G. J. (1995). *A Natural History of Shells*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Vermeij, G. J. (2002). Characters in Context : Molluscan Shells and the Forces That Mold Them. *Paleobiology*, 28(1):41–54.
- Vermeij, G. J. (2007). The Ecology of Invasion: Acquisition and Loss of the Siphonal Canal in Gastropods. *Paleobiology*, 33(3):469–493.
- Vermeij, G. J. (2017). Life in the arena: infaunal gastropods and the late Phanerozoic expansion of marine ecosystems into sand. *Palaeontology*, 60(5):649–661.
- Wang, M., Lloyd, G. T., Zhang, C., y Zhou, Z. (2021). The patterns and modes of the evolution of disparity in Mesozoic birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1944):20203105.
- Wani, R. y Mapes, R. H. (2010). Conservative evolution in nautiloid shell morphology: Evidence from the Pennsylvanian nautiloid *Metacoceras mchesneyi* from Ohio, USA. *Journal of Paleontology*, 84(3):477–492.
- Wanninger, A. y Wollesen, T. (2019). The evolution of molluscs. *Biological Reviews*, 94(1):102–115.
- Ward, P. (1980). Comparative Shell Shape Distributions in Jurassic-Cretaceous Ammonites and Jurassic-Tertiary Nautilids. *Paleobiology*, 6(1):32–43.
- Weaver, Charles E., -. (1942). *Paleontology of the marine Tertiary formations of Oregon and Washington*. University of Washington publications in geology; University of Washington publications in geology; v. 5. University of Washington Press, Seattle, Wash.
- Westermann, G. E. G. (1996). *Ammonoid Life and Habitat*, pp. 607–707. Springer US, Boston, MA.
- Whiteside, D. T. (1960). Wren the Mathematician. *Notes and Records of the Royal Society of London*, 15:107–111.

- Whittle, R. J., Wits, J. D., Bowman, V. C., Crame, J. A., Francis, J. E., e Ineson, J. (2019). Nature and timing of biotic recovery in Antarctic benthic marine ecosystems following the Cretaceous–Palaeogene mass extinction. *Palaeontology*, 62(6):919–934.
- Wills, M. A. (2001). *Fossils, Phylogeny and Form: An Analytical Approach. Chapter 4 Morphological disparity: a primer*. Plenum, New York, NY.
- Yang, Z., Zhang, L., Hu, J., Wang, J., Bao, Z., y Wang, S. (2020). The evo-devo of molluscs: Insights from a genomic perspective. *Evolution & Development*, 22(6):409–424.

Anexos A

Anexos

A.1. Análisis de clúster

Se han desarrollado diversos modelos matemáticos para estudiar las morfologías de las conchas de moluscos. Algunos modelos se centran en simular únicamente las formas existentes (morfoespacios empíricos); otros intentan modelar la morfogénesis de la concha como un sistema de crecimiento; y algunos más se enfocan en la anisometría de la concha durante su ontogenia. La aparición de diferentes modelos matemáticos ha sido impulsada por la definición de nuevos parámetros que abordan el problema morfológico de un estudio en particular. A pesar de su construcción matemática, la mayoría de los modelos de conchas comparten características geométricas que permiten compararlos. En este apartado, revisaremos las similitudes entre los principales modelos de conchas de moluscos.

Stone (1996) realiza una primera revisión comparativa sobre modelos de conchas de moluscos. Su trabajo parte de la premisa de que, al igual que los organismos, las ideas evolucionan. Stone utilizó el análisis cladístico para generar un cladograma que muestra las relaciones "ancestrales" entre las ideas publicadas a lo largo de la historia de los modelos de conchas; aunque esta es una idea novedosa, algunas ramas del cladograma no pueden resolverse. Dera y colaboradores (2008) también realizaron un estudio similar, en el cual se caracterizan las relaciones entre los modelos de morfología teórica aplicados a diferentes organismos, incluyendo las conchas de moluscos. Este anexo se presenta un árbol fenético o clúster que muestra el grado de similitud entre los modelos, sin establecer relaciones evolutivas o ancestrales. Ambas revisiones son un punto de partida útil para identificar principios fundamentales entre los modelos propuestos y también son una herramienta para definir nuevos modelos teóricos (Dera *et al.*, 2008).

A partir de los trabajos mencionados, se realiza un nuevo análisis de clúster basado en una revisión bibliográfica reciente de los principales modelos de conchas de moluscos propuestos, desde Moseley (1838) hasta la actualidad. Para este análisis, se seleccionaron nueve caracteres de los modelos propuestos por Stone (1996) y Dera *et al.* (2008): ausencia de referencia a un sistema de coordenadas externo (SCE), inclusión de crecimiento alométrico (o anisométrico) en el modelo (CA), ausencia de curva generadora en el modelo (CG), uso del marco de Frenet (MF), independencia algebraica de los valores de los parámetros (IP), uso de simulaciones por computadora (SC), variación de los valores de los parámetros durante el crecimiento de la concha (VP), número de parámetros (NP) y modelo de crecimiento dinámico (MCD). Se considera la generación de morfoespacios teóricos (MT) como un carácter adicional para este análisis. Los valores de estas características se utilizaron para construir una matriz que se analizó mediante el software *Wolfram Mathematica* con el paquete *Dendrogram*, empleando la mayor disimilaridad inter-clúster. En la Tabla A.1 se muestra la matriz de caracteres y los modelos geométricos que fueron sometidos a dicho análisis, incluyendo el modelo propuesto en este proyecto doctoral (Contreras-Figueroa y Aragón, 2023). El resultado del análisis se muestra en la Figura A.1 como un diagrama de árbol en donde los modelos de conchas más similares se ubican en las ramas más próximas entre sí. Las ramas están anidadas

cuando los modelos comparten características comunes y son mutuamente excluyentes si no comparten características.

Tabla A.1: Matriz de caracteres donde se muestran los modelos utilizados para el análisis.

| Modelos geométricos | SCE | CA | CG | MF | IP | SC | VP | NP | MCD | MT |
|--|-----|----|----|----|----|----|----|----|-----|----|
| Moseley (1838) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Thompson (1917) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 |
| Raup (1966) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 4 | 0 | 1 |
| Vermeij (1971) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 |
| Lovtrup & Lovtrup (1988) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 4 | 0 | 0 |
| Kohn & Riggs (1975) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 8 | 0 | 0 |
| Savazzi (1985) | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 4 | 1 | 0 |
| McGhee (1980) | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 4 | 0 | 1 |
| Illert (1989) | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 5 | 1 | 0 |
| Okamoto (1988) | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 3 | 1 | 1 |
| Ackerly (1989) | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 4 | 1 | 1 |
| Cortie (1989) | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 7 | 1 | 0 |
| Savazzi (1990) | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 4 | 1 | 0 |
| Schindel (1990) | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 4 | 1 | 1 |
| Fowler <i>et al.</i> (1992) | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 10 | 0 | 0 |
| Stone (1995) | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 4 | 1 | 0 |
| Tursch (1997) | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 10 | 0 | 1 |
| Rice (1998) | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 5 | 1 | 0 |
| Hammer & Bucher (2005) | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 5 | 1 | 0 |
| Ashline <i>et al.</i> (2009) | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 6 | 0 | 0 |
| Moulton <i>et al.</i> (2012) | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 5 | 1 | 0 |
| Pappas & Miller (2013) | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 9 | 0 | 0 |
| Swan (2015) | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 6 | 0 | 0 |
| Okabe & Yoshimura (2017) | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 4 | 0 | 1 |
| Reiser (2019) | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 9 | 1 | 0 |
| Modelo propuesto (Contreras-Figueroa y Aragón, 2023) | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 6 | 0 | 1 |

El primer grupo está compuesto por los modelos pioneros (Moseley, 1838; Thompson, 1917), los cuales se basan en un modelo isométrico con un eje de referencia fijo, sin utilizar gráficos por computadora pero con parámetros matemáticos establecidos (Thompson, 1917; Vermeij, 1971; Kohn y Riggs, 1975). Posteriormente, se encuentra el grupo liderado por el modelo clásico de Raup (Raup y Michelson, 1965; Raup, 1966), que fue el primero en utilizar simulaciones por computadora. Algunos modelos de estos grupos proponen el crecimiento isométrico de la concha (Raup, 1966; Lovtrup y Lovtrup, 1988), mientras que otros son modelos alométricos con cambios en las proporciones a lo largo de su crecimiento (McGhee, 1980; Tursch, 1997; Swan, 2015; Okabe y Yoshimura, 2017).

La siguiente rama se caracteriza por utilizar el marco de Frenet para orientar la apertura de la

concha. Sin embargo, estos modelos aún emplean un eje de enrollamiento como sistema de coordenadas fijo (Illert, 1989; Fowler *et al.*, 1992; Ashline *et al.*, 2009). En dicha rama también se encuentra el modelo propuesto que se distingue por ser el único en representar morfoespacios teóricos. El siguiente grupo se caracteriza por reunir modelos dinámicos que simulan el crecimiento de la concha describiendo el proceso de acreción en relación al tiempo, prescindiendo de un sistema de coordenadas externo. Estos modelos suelen tener parámetros independientes que pueden variar en diferentes etapas de crecimiento (Okamoto, 1988; Ackerly, 1989; Savazzi, 1990; Rice, 1998; Hammer y Bucher, 2005; Moulton *et al.*, 2012; Pappas y Miller, 2013; Reiser, 2019). Finalmente, la última rama del clúster utiliza un sistema de coordenadas externo, pero sus modelos permiten variar los parámetros y generar crecimiento alométrico durante la simulación de la concha (Savazzi, 1985; Cortie, 1989; Schindel, 1990; Stone, 1995).

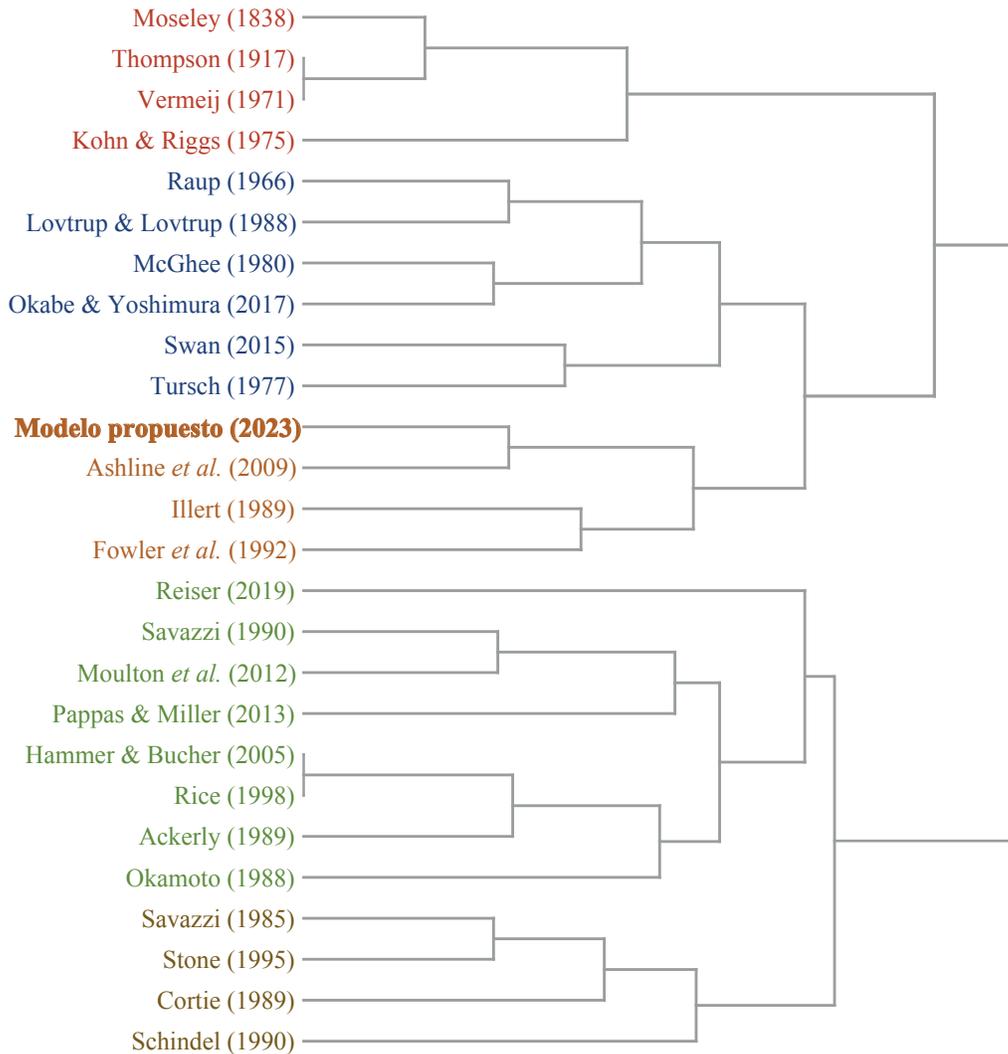


Figura A.1: Análisis Multivariado de Cluster de los principales modelos matemáticos descritos para conchas de moluscos.

A.2. Diagrama de Westermann

Para determinar el modo de vida de los cefalópodos planiespirales, se utilizó el diagrama de Westermann presentado por Ritterbush y Bottjer (2012). Este diagrama ecomorfológico permitió clasificar a los ejemplares según su modo de vida a lo largo de la columna de agua, incluyendo categorías como plancton, necton, migrantes verticales y demersales (A.2). Los parámetros descritos en el diagrama ternario son la expansión de la vuelta (w), la exposición del ombligo (u) y la inflación de la concha (Th), los cuales son equivalentes a los parámetros propuestos en este estudio: b , d y a , respectivamente.

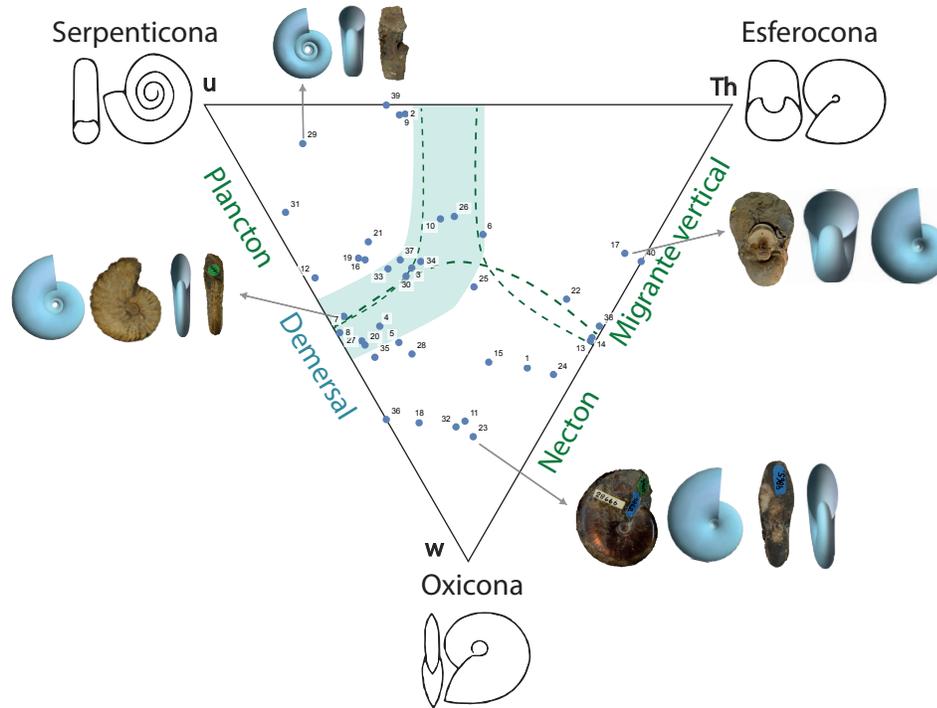


Figura A.2: Diagrama ecomorfológico de Westermann propuesto por Ritterbush y Bottjer (2012) y aplicado a los cefalópodos planiespirales de este estudio. Cada punto corresponde a un ejemplar muestreado: 1 *Desmophyllites diphyloides*; 2 *Canadoceras newberryanum*; 3 *Metaplacenticerias bowersi*; 4 *Jimboiceras planulatiforme*; 5 *Metaplacenticerias pacificum*; 6 *Menuites peninsularis*; 7 *Subprionocyclus neptuni*; 8 *Puzosia densicostata*; 9 *Canadoceras yokoyamai*; 10 *Eupachydiscus teshioensis*; 11 *Hoplitoplacenticerias vancouverense*; 12 *Mesopuzosia yubarensis*; 13 *Nautilus cookanum*; 14 *Aturia myrlae*; 15 *Pachydiscus catarinae*; 16 *Acanthoplites subbigoti*; 17 *Anglonautilus catarinae*; 18 *Beudanticeras haydeni*; 19 *Brewericeras hulenense*; 20 *Butticeras buttense*; 21 *Canadoceras mysticum*; 22 *Damesites damesi*; 23 *Desmoceras barryae*; 24 *Desmoceras japonicum*; 25 *Desmoceras vetus*; 26 *Eogunnarites matsumotoi*; 27 *Hauericeras angustum*; 28 *Metaplacenticerias sanctaemonicae*; 29 *Mortoniceras gainesana*; 30 *Parahoplites scharfi*; 31 *Prionocyclus californicus*; 32 *Pulchellia popenoei*; 33 *Puzosia puma*; 34 *Puzosia sullivanae*; 35 *Submortoniceras chicoense*; 36 *Subprionocyclus normalis*; 37 *Tragodesmoceras ashlandicum*; 38 *Hercoglossa merriami*; 39 *Parapachydiscus diabloensis*; 40 *Hercoglossa simiensis*.

A.3. Normalización de datos

Los valores de los parámetros geométricos fueron sometidos a un proceso de normalización, consistente en ajustarlos para obtener una media de cero y una desviación estándar unitaria. Posteriormente, los valores normalizados de los parámetros de todos los ejemplares fueron mapeados en los morfoespacios con sus ejes estandarizados, abarcando las clases de Moluscos a lo largo de los periodos de tiempo definidos.

En la Figura A.3 se presentan algunos ejemplos de los morfoespacios correspondientes al final del Cretácico tardío para las clases de Bivalvia, Gastropoda y Cephalopoda. Cada morfoespacio está definido por los parámetros característicos de cada clase de moluscos y sus respectivas categorías ecológicas. Es posible hacer la comparación de los morfoespacios teóricos con datos sin normalizar en las Figuras 2.4, 2.10 y 2.16, correspondientes a los ejemplares de bivalvos, gasterópodos y cefalópodos, respectivamente.

Adicionalmente, también se llevaron a cabo los análisis de disparidad utilizando los valores normalizados para los periodos temporales establecidos en este trabajo. A modo de ejemplo, en la Figura A.4 se presentan las gráficas de disparidad correspondientes a la clase Bivalvia, y a modo de comparación, se muestran las gráficas de disparidad con los datos sin normalizar.

Los resultados obtenidos señalan que los rangos de los valores de las medidas de disparidad varían entre los datos normalizados y sin normalizar. Esto se debe a la alteración en los valores de los ejes del morfoespacio, lo cual influye directamente en el cálculo del área y, por ende, en la densidad. Sin embargo, al comparar las dos gráficas de disparidad (con datos normalizados y sin normalizar), se observa que las categorías ecológicas de cada grupo mantienen los mismos valores relativos de disparidad. Esto sugiere que las medidas de disparidad son capaces de identificar los grupos con mayor y menor disparidad independientemente del rango de valores de los morfoespacios teóricos. Cabe destacar que la gráfica de la medida de densidad es similar tanto para datos normalizados como sin normalizar, ya que representa una relación adimensional entre el número de ejemplares y el área.

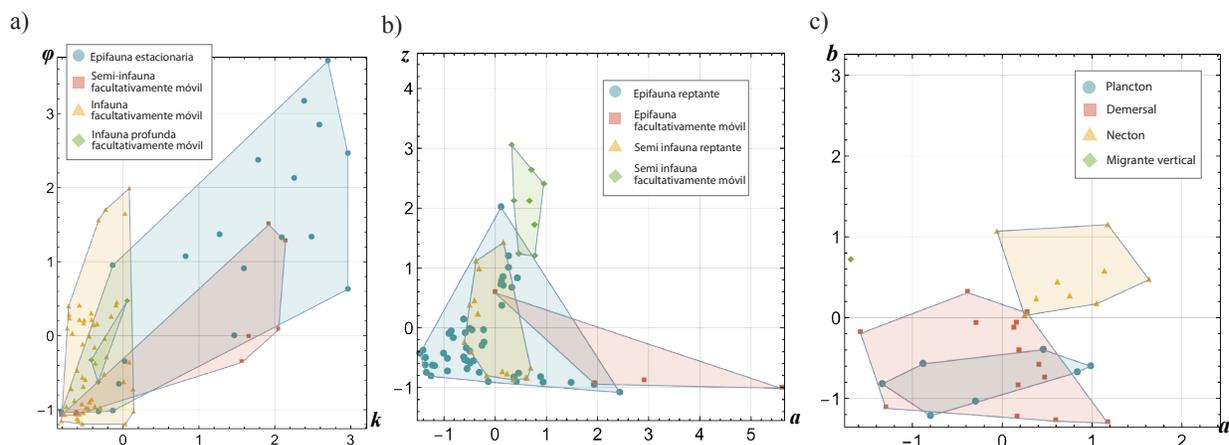


Figura A.3: Ejemplos de morfoespacios teóricos obtenidos con los valores de los parámetros normalizados para el Cretácico Tardío (Campaniano-Maastrichtiano) de a) bivalvos, b) gasterópodos y c) cefalópodos.

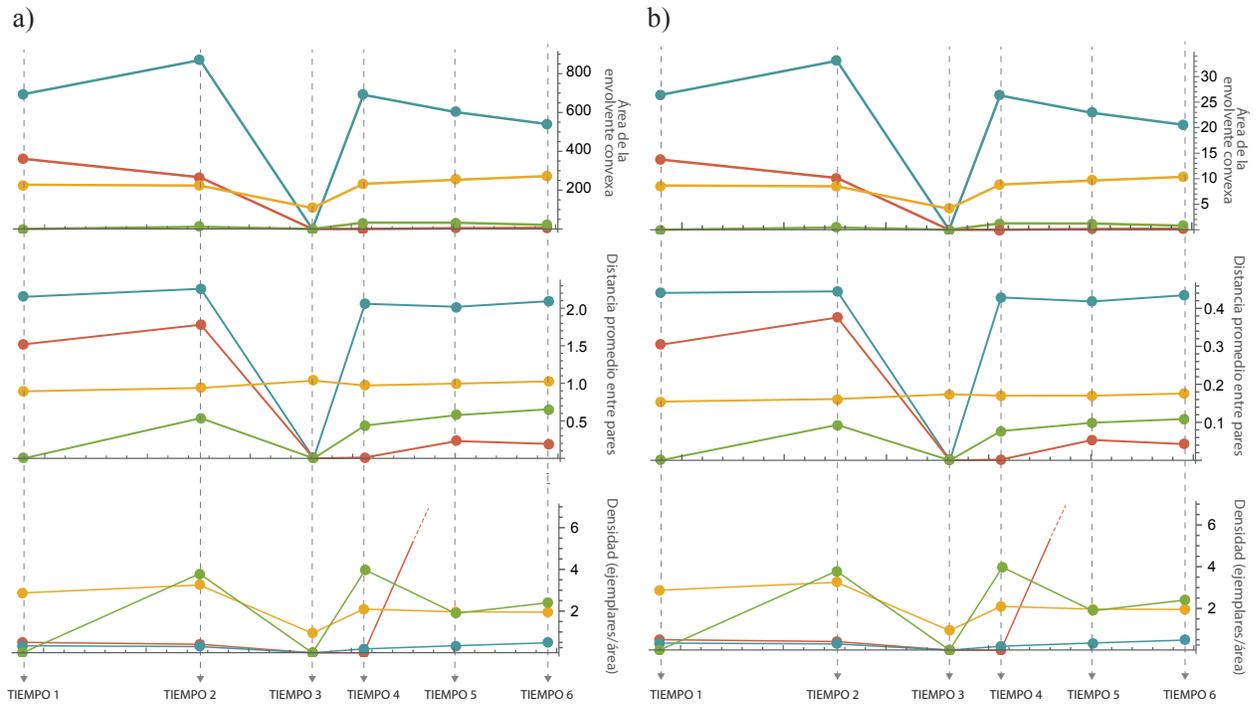


Figura A.4: Medidas de disparidad normalizadas de acuerdo a las categorías ecológicas y periodos de tiempo establecidos para la clase Bivalvia: a) datos normalizados y b) datos sin normalizar.

A.4. Lista de ejemplares revisados

La siguiente tabla presenta las especies fósiles empleadas en este estudio, indicando la familia, nombre científico, así como el número y nombre de las colecciones: LACMIP (*Invertebrate Paleontology department of the Natural History Museum of Los Angeles*), LACMIP TX (*Taxonomic collection in the Invertebrate Paleontology of Natural History Museum of Los Angeles*), UCMP (*University of California Museum of Paleontology*), PRI (*Paleontological Research Institution*). Las fotografías fueron tomadas gracias a las becas de investigación «*NHMLA Student Collections Study Award*» y «*PRI John W. Wells Grants-in-Aid of Research Program*». En el caso de las fotografías obtenidas en colecciones virtuales en línea, estas se especifican con el nombre de la plataforma «iDigBio». Aquellas imágenes correspondientes a libros o monografías se detallan con el autor y año de la publicación.

| CLASE | FAMILIA | ESPECIE | NÚMERO DE COLECCIÓN |
|----------|------------|-------------------------------------|---------------------------|
| Bivalvia | Anomiidae | <i>Anomia jalama</i> | LACMIP 24118 |
| Bivalvia | Anomiidae | <i>Anomia mcgoniglenensis</i> | LACMIP 22775 |
| Bivalvia | Anomiidae | <i>Anomia vancouverensis</i> | LACMIP TX 10849-59 |
| Bivalvia | Anomiidae | <i>Pododesmus dunhamorum</i> | Squires (1993) |
| Bivalvia | Anomiidae | <i>Pododesmus inornatus</i> | Gabb (1858) |
| Bivalvia | Arcidae | <i>Arca filewiczii</i> | Squires (1991) |
| Bivalvia | Arcidae | <i>Barbatia cliffensis</i> | LACMIP 16141 |
| Bivalvia | Arcidae | <i>Barbatia morsei</i> | LACMIP 27210 |
| Bivalvia | Arcidae | <i>Barbatia suzsalloi</i> | UCMP 32542 (iDigBio) |
| Bivalvia | Arcidae | <i>Linter stephensoni</i> | LACMIP 10784-23 (iDigBio) |
| Bivalvia | Arcidae | <i>Pachecoia hornii</i> | UCMP 32544 (iDigBio) |
| Bivalvia | Arcidae | <i>Trinacria cor</i> | LACMIP 10105 |
| Bivalvia | Astartidae | <i>Alleinacin acerba</i> | LACMIP 8177-7 (iDigBio) |
| Bivalvia | Astartidae | <i>Alleinacin sulcata</i> | UCMP 12305 (iDigBio) |
| Bivalvia | Astartidae | <i>Eriphyla lapidis</i> | LACMIP 10090 |
| Bivalvia | Astartidae | <i>Eriphyla ovooides</i> | LACMIP 10098 |
| Bivalvia | Astartidae | <i>Opis anae</i> | LACMIP 10718-1 |
| Bivalvia | Astartidae | <i>Opis popenoei</i> | LACMIP 10098-4 |
| Bivalvia | Astartidae | <i>Opis rosarioensis</i> | LACMIP 26500-1 |
| Bivalvia | Astartidae | <i>Opis triangulata</i> | LACMIP 22661-3 |
| Bivalvia | Cardiidae | <i>Agnocardia sorrentoensis</i> | LACMIP 22312 |
| Bivalvia | Cardiidae | <i>Americardia myra</i> | LACMIP TX 10774-18 |
| Bivalvia | Cardiidae | <i>Anechinocardium weaveri</i> | UCMP 110714 (iDigBio) |
| Bivalvia | Cardiidae | <i>Nemocardium linteum</i> | LACMIP 16075 |
| Bivalvia | Cardiidae | <i>Pachycardium coronaense</i> | LACMIP 10100 |
| Bivalvia | Cardiidae | <i>Protocardia placerensis</i> | LACMIP 23638-39 (iDigBio) |
| Bivalvia | Cardiidae | <i>Schedocardia brewerii</i> | LACMIP 16101 |
| Bivalvia | Cardiidae | <i>Schedocardia etheringtoni</i> | Weaver (1942) |
| Bivalvia | Carditidae | <i>Centrocardita veneriformis</i> | Gabb (1856) |
| Bivalvia | Carditidae | <i>Glyptoactis domenginica</i> | LACMIP 16115 |
| Bivalvia | Carditidae | <i>Glyptoactis sandiegoensis</i> | LACMIP 16119 |
| Bivalvia | Carditidae | <i>Venericardia aragonia</i> | UCMP 30175 (iDigBio) |
| Bivalvia | Carditidae | <i>Venericardia calafia</i> | LACMIP 27071 |
| Bivalvia | Carditidae | <i>Venericardia clarki</i> | LACMIP 20581 |
| Bivalvia | Carditidae | <i>Venericardia crescentensis</i> | UCMP 30190 (iDigBio) |
| Bivalvia | Carditidae | <i>Venericardia hornii</i> | PRI 73972 (iDigBio) |
| Bivalvia | Carditidae | <i>Venericardia mulleri</i> | LACMIP 16403 |
| Bivalvia | Carditidae | <i>Venericardia taliaferroi</i> | LACMIP 26525 |
| Bivalvia | Carditidae | <i>Venericardia vallecitosensis</i> | UCMP 30177 (iDigBio) |

| CLASE | FAMILIA | ESPECIE | NÚMERO DE COLECCIÓN |
|----------|----------------|-------------------------------------|-------------------------|
| Bivalvia | Carditidae | <i>Venericardia venturensis</i> | LACMIP 22689 |
| Bivalvia | Crassatellidae | <i>Crassatella branneri</i> | LACMIP TX 22675-10 |
| Bivalvia | Crassatellidae | <i>Crassatella collina</i> | LACMIP 23727 |
| Bivalvia | Crassatellidae | <i>Crassatella conradiana</i> | LACMIP 10715 |
| Bivalvia | Crassatellidae | <i>Crassatella cowlitzensis</i> | PRI 76125 (iDigBio) |
| Bivalvia | Crassatellidae | <i>Crassatella dalli</i> | PRI 76937 (iDigBio) |
| Bivalvia | Crassatellidae | <i>Crassatella elongata</i> | LACMIP 10715 |
| Bivalvia | Crassatellidae | <i>Crassatella gamma</i> | LACMIP 8197 |
| Bivalvia | Crassatellidae | <i>Crassatella lomana</i> | LACMIP 23339 |
| Bivalvia | Crassatellidae | <i>Crassatella meganosensis</i> | Weaver (1942) |
| Bivalvia | Crassatellidae | <i>Crassatella mercedensis</i> | LACMIP 26486 |
| Bivalvia | Crassatellidae | <i>Crassatella mulates</i> | UCMP 30623 (iDigBio) |
| Bivalvia | Crassatellidae | <i>Crassatella saulae</i> | LACMIP 24130 |
| Bivalvia | Crassatellidae | <i>Crassatella stewartvillensis</i> | Dickerson (1914) |
| Bivalvia | Crassatellidae | <i>Crassatella tuscana</i> | LACMIP 10086 |
| Bivalvia | Crassatellidae | <i>Crassatella unioides</i> | LACMIP TX 23134-4 |
| Bivalvia | Crassatellidae | <i>Crassatella wasana</i> | LACMIP TX 40374-1 |
| Bivalvia | Crassatellidae | <i>Crassatella washingtoniana</i> | UAM 36278 (iDigBio) |
| Bivalvia | Cucullaeidae | <i>Idonearca buttensis</i> | Anderson (1958) |
| Bivalvia | Cucullaeidae | <i>Idonearca cordiformis</i> | LACMIP 10715 |
| Bivalvia | Cucullaeidae | <i>Idonearca gravida</i> | LACMIP 10079 |
| Bivalvia | Cucullaeidae | <i>Idonearca mathewsonii</i> | LACMIP 26525 |
| Bivalvia | Cucullaeidae | <i>Idonearca melhaseana</i> | LACMIP 10738 |
| Bivalvia | Cucullaeidae | <i>Idonearca morani</i> | LACMIP 26525 |
| Bivalvia | Cucullaeidae | <i>Idonearca morani</i> | UCMP 30535 (iDigBio) |
| Bivalvia | Cucullaeidae | <i>Idonearca youngi</i> | LACMIP 26020 |
| Bivalvia | Glycymerididae | <i>Glycymeris apletos</i> | LACMIP 24147 |
| Bivalvia | Glycymerididae | <i>Glycymeris crescentensis</i> | LACMIP 16657 |
| Bivalvia | Glycymerididae | <i>Glycymeris eocenica</i> | LACMIP TX 22362-1 |
| Bivalvia | Glycymerididae | <i>Glycymeris pacificus</i> | LACMIP 10789-5 |
| Bivalvia | Glycymerididae | <i>Glycymeris rosecanyonensis</i> | LACMIP 16103 |
| Bivalvia | Glycymerididae | <i>Glycymeris viticola</i> | LACMIP TX 22340-9 |
| Bivalvia | Glycymerididae | <i>Glycymerita aleuta</i> | LACMIP 25107-2 |
| Bivalvia | Glycymerididae | <i>Glycymerita banosensis</i> | LACMIP 9195 |
| Bivalvia | Glycymerididae | <i>Glycymerita major</i> | LACMIP 4845-1 |
| Bivalvia | Glycymerididae | <i>Glycymerita reefensis</i> | LACMIP TX 22396-1 |
| Bivalvia | Glycymerididae | <i>Glycymerita sagittata</i> | LACMIP TX 22536-5 |
| Bivalvia | Glycymerididae | <i>Glycymerita veatchii</i> | LACMIP 10938-1 |
| Bivalvia | Glycymerididae | <i>Tucetona fresnoensis</i> | Weaver (1942) |
| Bivalvia | Glycymerididae | <i>Tucetona ruckmani</i> | UCMP 11051 (iDigBio) |
| Bivalvia | Glycymerididae | <i>Tucetona verticordia</i> | Anderson y Hanna (1925) |
| Bivalvia | Gryphaeidae | <i>Amphidonte parasitica</i> | LACMIP 22415-231 |
| Bivalvia | Gryphaeidae | <i>Costagrya californica</i> | LACMIP 24063-4 |
| Bivalvia | Gryphaeidae | <i>Phygraea arida</i> | Squires (2017) |
| Bivalvia | Gryphaeidae | <i>Phygraea haleyi</i> | LACMIP 7890-2 |
| Bivalvia | Gryphaeidae | <i>Phygraea inornata</i> | LACMIP 8195-39 |
| Bivalvia | Gryphaeidae | <i>Phygraea lincolnensis</i> | Weaver (1942) |
| Bivalvia | Gryphaeidae | <i>Phygraea pacifica</i> | LACMIP 7405 |
| Bivalvia | Gryphaeidae | <i>Phygraea stewarti</i> | LACMIP 40374-51 |
| Bivalvia | Gryphaeidae | <i>Pycnodonte bajaensis</i> | Demetron (1990) |

| CLASE | FAMILIA | ESPECIE | NÚMERO DE COLECCIÓN |
|----------|--------------|---------------------------------------|---------------------------|
| Bivalvia | Gryphaeidae | <i>Pycnodonte malleiformis</i> | LACMIP 10730-25 |
| Bivalvia | Inoceramidae | <i>Cataceramus subundatus</i> | LACMIP 10711-89 (iDigBio) |
| Bivalvia | Inoceramidae | <i>Inoceramus contracostae</i> | Anderson (1958) |
| Bivalvia | Inoceramidae | <i>Inoceramus ezoensis</i> | LACMIP TX 23625-55 |
| Bivalvia | Inoceramidae | <i>Inoceramus mendocinoensis</i> | Anderson (1958) |
| Bivalvia | Inoceramidae | <i>Inoceramus naumanni</i> | LACMIP TX 23625-53 |
| Bivalvia | Inoceramidae | <i>Inoceramus orientalis ambiguus</i> | LACMIP 23785-1 (iDigBio) |
| Bivalvia | Inoceramidae | <i>Inoceramus subundatus</i> | LACMIP TX 10443-4 |
| Bivalvia | Inoceramidae | <i>Inoceramus tenuirostratus</i> | LACMIP TX 10814-9 |
| Bivalvia | Inoceramidae | <i>Inoceramus vancouverensis</i> | LACMIP TX 10441-8 |
| Bivalvia | Lucinidae | <i>Claibornites muirensis</i> | LACMIP TX 23125-7 |
| Bivalvia | Lucinidae | <i>Claibornites turneri</i> | LACMIP TX 7047-48 |
| Bivalvia | Lucinidae | <i>Cryptolucina megadyseides</i> | LACMIP 16885 |
| Bivalvia | Lucinidae | <i>Divaricella cumulata</i> | Dickerson (1915) |
| Bivalvia | Lucinidae | <i>Elongatolucina classodyseides</i> | LACMIP 16885 |
| Bivalvia | Lucinidae | <i>Epilucina washingtoniana</i> | LACMIP TX 41580-2 |
| Bivalvia | Lucinidae | <i>Lucinoma washingtonensis</i> | PRI 84041 |
| Bivalvia | Lucinidae | <i>Miltha diaboli</i> | UCMP 312237 (iDigBio) |
| Bivalvia | Lucinidae | <i>Miltha meganosensis</i> | LACMIP TX 22387-47 |
| Bivalvia | Lucinidae | <i>Miltha quadrata</i> | Dickerson (1914) |
| Bivalvia | Mactridae | <i>Cymbophora ashburnerii</i> | LACMIP 26001 |
| Bivalvia | Mactridae | <i>Cymbophora bella</i> | LACMIP 24081 |
| Bivalvia | Mactridae | <i>Cymbophora buttensis</i> | LACMIP 24340 |
| Bivalvia | Mactridae | <i>Cymbophora gabbiana</i> | LACMIP 24249 |
| Bivalvia | Mactridae | <i>Cymbophora popenoei</i> | LACMIP 10877 |
| Bivalvia | Mactridae | <i>Cymbophora stantoni</i> | LACMIP 24347 |
| Bivalvia | Mactridae | <i>Cymbophora suciensis</i> | LACMIP 10710 |
| Bivalvia | Mactridae | <i>Cymbophora triangulata</i> | LACMIP 10105 |
| Bivalvia | Mactridae | <i>Mactromeris bisculpturata</i> | LACMIP TX 24255-5 |
| Bivalvia | Mactridae | <i>Mactromeris merriami</i> | PRI 76988 |
| Bivalvia | Mactridae | <i>Mactromeris tejonensis</i> | LACMIP TX 22387-2 |
| Bivalvia | Mactridae | <i>Nelltia angulata</i> | LACMIP 23917 |
| Bivalvia | Mactridae | <i>Nelltia salsa</i> | LACMIP 23287 |
| Bivalvia | Mactridae | <i>Pseudocardium packardi</i> | PRI 76133 (iDigBio) |
| Bivalvia | Mactridae | <i>Pteroluter othnius</i> | LACMIP 10753-1 |
| Bivalvia | Mactridae | <i>Willimactra mathewsonii</i> | LACMIP 23958 |
| Bivalvia | Mactridae | <i>Willimactra popenoei</i> | LACMIP 23298-15 |
| Bivalvia | Mactridae | <i>Willimactra putida</i> | LACMIP 24249 |
| Bivalvia | Mactridae | <i>Willimactra truncata</i> | LACMIP 24347 |
| Bivalvia | Mytilidae | <i>Bathymodiolus willapaensis</i> | LACMIP 5802 |
| Bivalvia | Mytilidae | <i>Brachidontes bifurcatus</i> | LACMIP 4089 |
| Bivalvia | Mytilidae | <i>Brachidontes cooperi</i> | PRI 77058 (iDigBio) |
| Bivalvia | Mytilidae | <i>Brachidontes cowlitzensis</i> | LACMIP TX 20953-2 |
| Bivalvia | Mytilidae | <i>Brachidontes dichotomus</i> | LACMIP TX 22387-73 |
| Bivalvia | Mytilidae | <i>Brachidontes lawsoni</i> | LACMIP TX 23105-14 |
| Bivalvia | Mytilidae | <i>Brachidontes olequahensis</i> | PRI 77045 |
| Bivalvia | Mytilidae | <i>Idasola bakeri</i> | LACMIP TX 23149-8 |
| Bivalvia | Mytilidae | <i>Inoperna bellarugosa</i> | LACMIP 8197 |
| Bivalvia | Mytilidae | <i>Modiolatus kelsoensis</i> | PRI 76967 |
| Bivalvia | Mytilidae | <i>Modiolus merriami</i> | UCMP 312043 (iDigBio) |

| CLASE | FAMILIA | ESPECIE | NÚMERO DE COLECCIÓN |
|----------|-------------------|---------------------------------------|----------------------------|
| Bivalvia | Mytilidae | <i>Modiolus siskiyouensis</i> | LACMIP TX 24212-43 |
| Bivalvia | Mytilidae | <i>Modiolus telea</i> | LACMIP TX 17611-33 |
| Bivalvia | Mytilidae | <i>Mytilus ascia</i> | Gabb (1857) |
| Bivalvia | Mytilidae | <i>Septifer elegans</i> | LACMIP 16306 |
| Bivalvia | Mytilidae | <i>Vulcanidas goederti</i> | UCMP 276137 (iDigBio) |
| Bivalvia | Mytilidae | <i>Xenomytilus fons</i> | LACMIP TX |
| Bivalvia | Nuculanidae | <i>Hilgardia parkei</i> | LACMIP 26624 |
| Bivalvia | Nuculanidae | <i>Lembulus striatula</i> | LACMIP 10105-158 (iDigBio) |
| Bivalvia | Nuculanidae | <i>Litorhadia washingtonensis</i> | LACMIP TX 22552-3 |
| Bivalvia | Nuculanidae | <i>Saccella alaeformis</i> | Gabb (1855) |
| Bivalvia | Nuculanidae | <i>Saccella cowlitzensis</i> | LACMIP TX 22536-8 |
| Bivalvia | Nuculanidae | <i>Saccella denominata</i> | LACMIP TX 22379-1 |
| Bivalvia | Nuculanidae | <i>Saccella fresnoensis</i> | LACMIP TX 22405-7 |
| Bivalvia | Nuculanidae | <i>Saccella gabbi</i> | LACMIP TX 23079-4 |
| Bivalvia | Nuculanidae | <i>Saccella wasana</i> | LACMIP TX 22471-1 |
| Bivalvia | Nuculidae | <i>Acila decisa</i> | UCMP 32478 (iDigBio) |
| Bivalvia | Nuculidae | <i>Acila demessa</i> | LACMIP TX 23623-63 |
| Bivalvia | Nuculidae | <i>Acila haidana</i> | LACMIP 10736-25 (iDigBio) |
| Bivalvia | Nuculidae | <i>Acila nehalemensis</i> | PRI 55016 |
| Bivalvia | Nuculidae | <i>Acila princeps</i> | LACMIP 10926 (iDigBio) |
| Bivalvia | Nuculidae | <i>Acila rosaria</i> | LACMIP 26346-1 (iDigBio) |
| Bivalvia | Nuculidae | <i>Acila shumardi</i> | LACMIP TX 22552-1 |
| Bivalvia | Nuculidae | <i>Nucula kennedyi</i> | PRI 84195 |
| Bivalvia | Nuculidae | <i>Nucula vitis</i> | LACMIP TX 22340-6 |
| Bivalvia | Parallelodontidae | <i>Indogrammatodon vancouverensis</i> | LACMIP TX 10715-176 |
| Bivalvia | Parallelodontidae | <i>Indogrammatodon whiteavesi</i> | LACMIP 26232 |
| Bivalvia | Parallelodontidae | <i>Parallelodon bremneri</i> | Anderson (1958) |
| Bivalvia | Parallelodontidae | <i>Parallelodon brewerianus</i> | LACMIP TX 1162 |
| Bivalvia | Parallelodontidae | <i>Porterius gabbi</i> | Weaver (1942) |
| Bivalvia | Parallelodontidae | <i>Porterius woodfordi</i> | Hanna (1927) |
| Bivalvia | Parallelodontidae | <i>Trigona californica</i> | LACMIP 10888 |
| Bivalvia | Pectinidae | <i>Chlamys calkinsi</i> | UCMP 12077 (iDigBio) |
| Bivalvia | Pectinidae | <i>Chlamys cowlitzensis</i> | Weaver (1942) |
| Bivalvia | Pectinidae | <i>Chlamys landesi</i> | PRI 77106 |
| Bivalvia | Pectinidae | <i>Delectopecten sanjuanensis</i> | LACMIP 15638 |
| Bivalvia | Pectinidae | <i>Lyrio-chlamys traskii</i> | Gabb (1859) |
| Bivalvia | Pectinidae | <i>Spondylus carlosensis</i> | LACMIP 23779 |
| Bivalvia | Pectinidae | <i>Syncyclonema operculiformis</i> | LACMIP 10754-12 (iDigBio) |
| Bivalvia | Steinmanellidae | <i>Popenoella hemphilli</i> | LACMIP 24129-1 (iDigBio) |
| Bivalvia | Steinmanellidae | <i>Yaadia californiana</i> | LACMIP 23138 |
| Bivalvia | Steinmanellidae | <i>Yaadia hemphilli</i> | LACMIP TX 24129-1 |
| Bivalvia | Steinmanellidae | <i>Yaadia leana</i> | LACMIP TX 26306-9 |
| Bivalvia | Steinmanellidae | <i>Yaadia pinea</i> | LACMIP 26304 |
| Bivalvia | Steinmanellidae | <i>Yaadia robusta</i> | LACMIP 26298 |
| Bivalvia | Steinmanellidae | <i>Yaadia whiteavesi</i> | LACMIP 38575 |
| Bivalvia | Tancrediidae | <i>Meekia bella</i> | LACMIP 24081 |
| Bivalvia | Tancrediidae | <i>Meekia daileyi</i> | LACMIP 24415 |
| Bivalvia | Tancrediidae | <i>Meekia iberica</i> | LACMIP 23917 |
| Bivalvia | Tancrediidae | <i>Meekia lirata</i> | LACMIP 23293 |
| Bivalvia | Tancrediidae | <i>Meekia louella</i> | LACMIP 24417 |

| CLASE | FAMILIA | ESPECIE | NÚMERO DE COLECCIÓN |
|----------|--------------|----------------------------------|--------------------------|
| Bivalvia | Tancrediidae | <i>Meekia mygale</i> | LACMIP 23625 |
| Bivalvia | Tancrediidae | <i>Meekia navis</i> | LACMIP TX 24111-10 |
| Bivalvia | Tancrediidae | <i>Meekia quercus</i> | LACMIP TX 10825-1 |
| Bivalvia | Tancrediidae | <i>Meekia radiata</i> | LACMIP 24253 |
| Bivalvia | Tancrediidae | <i>Meekia roddana</i> | LACMIP 23916 |
| Bivalvia | Tancrediidae | <i>Meekia sella</i> | LACMIP 23975 |
| Bivalvia | Tancrediidae | <i>Meekia takeoana</i> | LACMIP 24416 |
| Bivalvia | Tancrediidae | <i>Meekia tumba</i> | LACMIP 23916 |
| Bivalvia | Tellinidae | <i>Linearia louellasaulae</i> | LACMIP 16655 |
| Bivalvia | Tellinidae | <i>Macoma rosa</i> | LACMIP 16103 |
| Bivalvia | Tellinidae | <i>Palaeomoera dyskritos</i> | LACMIP 24120 |
| Bivalvia | Tellinidae | <i>Rexithaerus jacalitosana</i> | PRI 72975 (iDigBio) |
| Bivalvia | Tellinidae | <i>Saulella undulifera</i> | LACMIP 25996 |
| Bivalvia | Tellinidae | <i>Tampaella simiensis</i> | LACMIP TX 23165-12 |
| Bivalvia | Tellinidae | <i>Tellina aequalis</i> | LACMIP TX 23648-60 |
| Bivalvia | Tellinidae | <i>Tellina ashburnerii</i> | LACMIP TX 10861-58 |
| Bivalvia | Tellinidae | <i>Tellina crooki</i> | UCMP 30523 |
| Bivalvia | Tellinidae | <i>Tellina decurtata</i> | Gabb (1860) |
| Bivalvia | Tellinidae | <i>Tellina domenginensis</i> | LACMIP 24258 |
| Bivalvia | Tellinidae | <i>Tellina joaquinensis</i> | LACMIP 24259 |
| Bivalvia | Tellinidae | <i>Tellina jollaensis</i> | Weaver (1942) |
| Bivalvia | Tellinidae | <i>Tellina longa</i> | Gabb (1861) |
| Bivalvia | Tellinidae | <i>Tellina remondii</i> | UCMP 31451 (iDigBio) |
| Bivalvia | Trigoniidae | <i>Litschkovitrigonia fitchi</i> | LACMIP 26305 |
| Bivalvia | Trigoniidae | <i>Pterotrigonia evansana</i> | LACMIP 8197 |
| Bivalvia | Trigoniidae | <i>Pterotrigonia klamathonia</i> | LACMIP TX 22323-82 |
| Bivalvia | Trigoniidae | <i>Trigonia ynezana</i> | LACMIP 22415 |
| Bivalvia | Trigoniidae | <i>Yaadia tryoniana</i> | Gabb (1862) |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Callistalox arata</i> | LACMIP TX 24208-31 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Callistalox fragilis</i> | LACMIP 8261 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Calva baptista</i> | LACMIP 26526 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Calva bowersiana</i> | LACMIP TX 10715.102 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Calva buttensis</i> | LACMIP 10834 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Calva campanae</i> | LACMIP 26232 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Calva crassa</i> | LACMIP TX 6248-19 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Calva elderi</i> | LACMIP 30122-9 (iDigBio) |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Calva heliaca</i> | LACMIP 28788 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Calva marina</i> | LACMIP TX 22415-143 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Calva peninsularis</i> | LACMIP 23268 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Calva regina</i> | LACMIP 22323 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Calva spissa</i> | LACMIP TX 10789-10 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Calva taffi</i> | LACMIP TX 10792-36 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Calva varians</i> | LACMIP 23313 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Costacallista conradiana</i> | LACMIP 20581 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Costacallista domenginica</i> | LACMIP 16080 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Costacallista williamsoni</i> | PRI 76242 (iDigBio) |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Cyclinella bunkeri</i> | LACMIP 22312-15 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Cyprimeria moorei</i> | LACMIP 10100 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Egrona fallax</i> | LACMIP 8194 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Lamelliconcha eocenica</i> | PRI 76989 (iDigBio) |

| CLASE | FAMILIA | ESPECIE | NÚMERO DE COLECCIÓN |
|-------------|---------------------|--------------------------------------|---------------------|
| Bivalvia | Veneridae | <i>Lamelliconcha hornii</i> | LACMIP 16149 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Lamelliconcha stantoni</i> | UCMP 280882 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Lamelliconcha stocki</i> | PRI 77095 (iDigBio) |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Legumen ooides</i> | LACMIP 10105 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Loxo decore</i> | LACMIP 2379 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Loxo quintense</i> | LACMIP 8255 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Macrocallista andersoni</i> | LACMIP TX 22471-73 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Macrocallista caryi</i> | UCMP 30511 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Macrocallista furlongi</i> | LACMIP TX 22689-23 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Macrocallista pittsburgensis</i> | PRI 76985 (iDigBio) |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Macrocallista stantoni</i> | LACMIP TX 22698-8 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Nitidavenus conradi</i> | Dickerson (1914) |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Nitidavenus tejonensis</i> | LACMIP 16115 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Paraesa cedrina</i> | LACMIP 8141 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Paraesa lens</i> | LACMIP TX 10715-161 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Paraesa zeta</i> | LACMIP 8197 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Pelecypora aequilateralis</i> | LACMIP 16963 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Pitar addicotti</i> | PRI 84618 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Pitar californiana</i> | LACMIP TX 22387-32 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Pitar dalli</i> | PRI 76139 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Pitar palmeri</i> | LACMIP TX 22387-67 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Pitar praenominata</i> | LACMIP TX 23111-26 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Pitar simiensis</i> | LACMIP TX 22676-12 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Pitar sinedepressa</i> | LACMIP TX 23123-16 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Pitar wasana</i> | LACMIP TX 22387-66 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Pitar yasila</i> | PRI 24172 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Pitaria baldryi</i> | PRI 24163 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Rhaphiale pharota</i> | LACMIP 8239 |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Tivela aragoensis</i> | Weaver (1942) |
| Bivalvia | Veneridae | <i>Tivelina vaderensis</i> | PRI 7615 (iDigBio) |
| Cephalopoda | Aturiidae | <i>Aturia myrlae</i> | LACMIP 7242 |
| Cephalopoda | Brancoceratidae | <i>Mortoniceras gainesana</i> | LACMIP 9873 |
| Cephalopoda | Collignoniceratidae | <i>Prionocycloceras californicus</i> | LACMIP 8546 |
| Cephalopoda | Collignoniceratidae | <i>Submortoniceras buttense</i> | LACMIP 11275 |
| Cephalopoda | Collignoniceratidae | <i>Submortoniceras chicoense</i> | LACMIP 57212 |
| Cephalopoda | Collignoniceratidae | <i>Subprionocyclus neptuni</i> | LACMIP 23449-31 |
| Cephalopoda | Collignoniceratidae | <i>Subprionocyclus normalis</i> | LACMIP 19794 |
| Cephalopoda | Desmoceratidae | <i>Beudanticeras haydeni</i> | LACMIP 9859 |
| Cephalopoda | Desmoceratidae | <i>Brewericeras hulenense</i> | LACMIP 9874 |
| Cephalopoda | Desmoceratidae | <i>Damesites damesi intermedius</i> | LACMIP 9779 |
| Cephalopoda | Desmoceratidae | <i>Desmoceras barryae</i> | LACMIP 9865 |
| Cephalopoda | Desmoceratidae | <i>Desmoceras japonicum</i> | LACMIP 9871 |
| Cephalopoda | Desmoceratidae | <i>Desmoceras vetus</i> | LACMIP 9820 |
| Cephalopoda | Desmoceratidae | <i>Desmophyllites diphylloides</i> | LACMIP 10441-10 |
| Cephalopoda | Desmoceratidae | <i>Hauericeras angustum</i> | LACMIP 9781 |
| Cephalopoda | Desmoceratidae | <i>Jimboiceras planulatiforme</i> | LACMIP 10815-51 |
| Cephalopoda | Desmoceratidae | <i>Mesopuzosia yubarensis</i> | LACMIP 26953-1 |
| Cephalopoda | Desmoceratidae | <i>Puzosia densicostata</i> | LACMIP 23623-74 |
| Cephalopoda | Desmoceratidae | <i>Puzosia puma</i> | LACMIP 9856 |
| Cephalopoda | Desmoceratidae | <i>Puzosia sullivanae</i> | LACMIP 9857 |

| CLASE | FAMILIA | ESPECIE | NÚMERO DE COLECCIÓN |
|-------------|-------------------|---|--------------------------|
| Cephalopoda | Hercoglossidae | <i>Hercoglossa merriami</i> | UCMP 11842 (iDigBio) |
| Cephalopoda | Hercoglossidae | <i>Woodringia simiensis</i> | UCMP 15985 (iDigBio) |
| Cephalopoda | Kosmoceratidae | <i>Eogunnarites matsumotoi</i> | LACMIP 9872 |
| Cephalopoda | Muniericeratidae | <i>Tragodesmoceras ashlandicum</i> | LACMIP 9782 |
| Cephalopoda | Nautilidae | <i>Anglonautilus catarinae</i> | LACMIP 10792 |
| Cephalopoda | Nautilidae | <i>Kummelonautilus cookanus</i> | LACMIP 6938 |
| Cephalopoda | Pachydiscidae | <i>Canadoceras mysticum</i> | LACMIP 9789 |
| Cephalopoda | Pachydiscidae | <i>Canadoceras newberryanum</i> | LACMIP 10450-1 |
| Cephalopoda | Pachydiscidae | <i>Canadoceras yokoyamai</i> | LACMIP 23637-277 |
| Cephalopoda | Pachydiscidae | <i>Eupachydiscus teshioensis</i> | LACMIP 24663-7 |
| Cephalopoda | Pachydiscidae | <i>Menuites peninsularis</i> | LACMIP 23268-28 |
| Cephalopoda | Pachydiscidae | <i>Pachydiscus catarinae</i> | LACMIP 8182-2 |
| Cephalopoda | Pachydiscidae | <i>Pachydiscus diabloensis</i> | UCMP 12111 |
| Cephalopoda | Parahoplitidae | <i>Acanthoplites subbigoti</i> | LACMIP 8523 |
| Cephalopoda | Parahoplitidae | <i>Parahoplites scharfi</i> | LACMIP 8522 |
| Cephalopoda | Placenticeratidae | <i>Hoplitoplacenticeras vancouverense</i> | LACMIP 24931-1 |
| Cephalopoda | Placenticeratidae | <i>Metaplacenticeras bowersi</i> | LACMIP 10715-2 (iDigBio) |
| Cephalopoda | Placenticeratidae | <i>Metaplacenticeras pacificum</i> | LACMIP 11275 |
| Cephalopoda | Placenticeratidae | <i>Metaplacenticeras sanctaemonicae</i> | LACMIP 9878 |
| Cephalopoda | Pulchelliidae | <i>Pulchellia popenoei</i> | LACMIP 9812 |
| Gastropoda | Acteonellidae | <i>Trochactaeon allisoni</i> | LACMIP 9936-12 |
| Gastropoda | Acteonidae | <i>Acteon politus</i> | LACMIP 10746-1 |
| Gastropoda | Acteonidae | <i>Acteon sullivanae</i> | LACMIP 23768-1 |
| Gastropoda | Acteonidae | <i>Nonactaeonina simiensis</i> | UCMP 30517 (iDigBio) |
| Gastropoda | Acteonidae | <i>Nonactaeonina obesa</i> | LACMIP 23814-1 |
| Gastropoda | Acteonidae | <i>Ravinella lipmanorum</i> | LACMIP 41691-16 |
| Gastropoda | Acteonidae | <i>Tornatellaea impressa</i> | LACMIP 23476-5 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Alarimella anae</i> | LACMIP 10891-9 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Alarimella vetus</i> | LACMIP 10084-2 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Anchura baptois</i> | Elder y Saul (1996) |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Anchura callosa</i> | LACMIP 23637-18 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Anchura falciformis</i> | LACMIP 10833-1 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Anchura gibbera</i> | LACMIP 2858-1 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Anchura halberdopsis</i> | LACM 10093-8 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Anchura phaba</i> | LACM 6965-1 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Anchura tricolora</i> | LACMIP 10735-6 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Aporrhais drachuki</i> | LACMIP 15295-2 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Drepanochilus exilis</i> | Gabb (1863) |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Goniocheila wilsoni</i> | LACMIP 17535-6 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Latiala californica</i> | LACMIP 24365-6 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Latiala heliaca</i> | LACMIP 16838-1 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Latiala nodosa</i> | LACMIP 10079-15 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Latiala sigma</i> | LACMIP 10752-1 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Lispodesthes rotundus</i> | LACMIP 26467-2 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Pyktes aspris</i> | LACMIP 24104-11 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Pyktes daiphron</i> | LACMIP 10100-11 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Pyktes hamulus</i> | LACM 10663-2 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Pyktes triphyllon</i> | LACM 24106-2 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Teneposita laeva</i> | LACMIP 7792-2 |
| Gastropoda | Aporrhaidae | <i>Tessarolax trinalis</i> | LACMIP 23763-4 |

| CLASE | FAMILIA | ESPECIE | NÚMERO DE COLECCIÓN |
|------------|---------------|------------------------------------|---------------------------|
| Gastropoda | Buccinidae | <i>Ancistrolepis carolineae</i> | LACMIP 7242-37 |
| Gastropoda | Buccinidae | <i>Brachysphingus gibbosus</i> | LACMIP 22330-7 |
| Gastropoda | Buccinidae | <i>Brachysphingus mammilatus</i> | LACMIP 17190-1 |
| Gastropoda | Buccinidae | <i>Brachysphingus sinuatus</i> | LACMIP 7051-2 |
| Gastropoda | Buccinidae | <i>Calkota daileyi</i> | LACMIP 24137-1 |
| Gastropoda | Buccinidae | <i>Cantharus occidentalis</i> | LACMIP 23465-5 |
| Gastropoda | Buccinidae | <i>Chrysodomus ruckmani</i> | UCMP 11055 |
| Gastropoda | Buccinidae | <i>Deussenia californiana</i> | LACMIP 11975-1 |
| Gastropoda | Buccinidae | <i>Deussenia serriana</i> | LACMIP 17206-1 |
| Gastropoda | Buccinidae | <i>Eripachya jalama</i> | LACMIP 6258-1 |
| Gastropoda | Buccinidae | <i>Eripachya vaccina</i> | LACMIP 10760-1 |
| Gastropoda | Buccinidae | <i>Pentzia hilgardi</i> | LACMIP 24664-35 |
| Gastropoda | Buccinidae | <i>Plectocion curvirostris</i> | LACMIP 24104-22 |
| Gastropoda | Buccinidae | <i>Siphonalia bicarinata</i> | UCMP 30436 (iDigBio) |
| Gastropoda | Buccinidae | <i>Siphonalia sopenahensis</i> | PRI 76155 (iDigBio) |
| Gastropoda | Buccinidae | <i>Siphonalia sutterensis</i> | PRI 83218 |
| Gastropoda | Buccinidae | <i>Zaglenum pentzensis</i> | LACMIP 24340-45 |
| Gastropoda | Calyptraeidae | <i>Calyptraea excentrica</i> | Gabb (1864) |
| Gastropoda | Calyptraeidae | <i>Calyptraea diegoana</i> | LACMIP 16115-4 |
| Gastropoda | Calyptraeidae | <i>Crepidula stillwaterensis</i> | Palmer (1922) |
| Gastropoda | Calyptraeidae | <i>Spirocrypta inornata</i> | LACMIP 16963-11 |
| Gastropoda | Calyptraeidae | <i>Spirocrypta pileum</i> | LACMIP 22386-1 |
| Gastropoda | Calyptraeidae | <i>Trochita costellata</i> | LACMIP 22634-1 |
| Gastropoda | Capulidae | <i>Astandes salsa</i> | LACMIP 10733-46 (DigBio) |
| Gastropoda | Capulidae | <i>Lysis duplicosta</i> | LACMIP 24340-35 (iDigBio) |
| Gastropoda | Capulidae | <i>Lysis jalamaca</i> | LACMIP 24137-2 (iDigBio) |
| Gastropoda | Capulidae | <i>Lysis mickeyi</i> | LACMIP 10757-2 (iDigBio) |
| Gastropoda | Capulidae | <i>Lysis suciensis</i> | LACMIP 26020-4 (iDigBio) |
| Gastropoda | Capulidae | <i>Minytropis melilota</i> | LACMIP 10786-5 (iDigBio) |
| Gastropoda | Capulidae | <i>Paxitropis dicriota</i> | LACMIP 23639-5 |
| Gastropoda | Clavatulidae | <i>Crenaturricula crenatospira</i> | LACMIP 22312-15 |
| Gastropoda | Clavatulidae | <i>Turricula cooperi</i> | LACMIP 16153-8 |
| Gastropoda | Clavatulidae | <i>Turricula waringi</i> | UCMP 30572 (iDigBio) |
| Gastropoda | Clavatulidae | <i>Turricula burroensis</i> | LACMIP 16894-3 |
| Gastropoda | Clavatulidae | <i>Turricula fresnoensis</i> | LACMIP 16273-4 |
| Gastropoda | Clavatulidae | <i>Turricula merriami</i> | Dickerson, 1914 |
| Gastropoda | Clavatulidae | <i>Turricula praeattenuata</i> | Gabb (1869) |
| Gastropoda | Clavatulidae | <i>Turricula wasana</i> | Dickerson (1915) |
| Gastropoda | Clavatulidae | <i>Turricula washingtoniana</i> | PRI 73868 (iDigBio) |
| Gastropoda | Epitoniidae | <i>Acirsa alpha</i> | LACMIP 23628-3 |
| Gastropoda | Epitoniidae | <i>Acirsa beta</i> | LACMIP 23634-2 |
| Gastropoda | Epitoniidae | <i>Acirsa delta</i> | LACMIP 23635-6 |
| Gastropoda | Epitoniidae | <i>Acirsa epsilon</i> | LACMIP 23639-4 |
| Gastropoda | Epitoniidae | <i>Acirsa nexilia</i> | LACMIP 6965-3 |
| Gastropoda | Epitoniidae | <i>Acirsa obtusa</i> | LACMIP 24340-34 |
| Gastropoda | Epitoniidae | <i>Acrilla procerus</i> | PRI 84703 |
| Gastropoda | Epitoniidae | <i>Amaea cerva</i> | LACMIP 10849-13 |
| Gastropoda | Epitoniidae | <i>Amaea pentzia</i> | LACMIP 24340-33 |
| Gastropoda | Epitoniidae | <i>Amaea trifolia</i> | LACMIP 24217-6 |
| Gastropoda | Epitoniidae | <i>Belliscala meta</i> | LACMIP 23634-1 |

| CLASE | FAMILIA | ESPECIE | NÚMERO DE COLECCIÓN |
|------------|--------------|-----------------------------------|---------------------------|
| Gastropoda | Epitoniidae | <i>Belliscala petra</i> | LACMIP 24217-7 |
| Gastropoda | Epitoniidae | <i>Belliscala suciense</i> | LACM 24111-55 |
| Gastropoda | Epitoniidae | <i>Confusiscala juvenca</i> | LACMIP 10735-7 (iDigBio) |
| Gastropoda | Epitoniidae | <i>Confusiscala newcombii</i> | LACMIP 23635-60 (iDigBio) |
| Gastropoda | Epitoniidae | <i>Opalia atra</i> | LACMIP 25401-1 (iDigBio) |
| Gastropoda | Epitoniidae | <i>Opalia cavea</i> | LACMIP 23815-18 (iDigBio) |
| Gastropoda | Fascioliidae | <i>Clavilithes tabulatus</i> | LACMIP 16153-4 |
| Gastropoda | Fascioliidae | <i>Drilluta jacksonensis</i> | LACMIP 10750-2 |
| Gastropoda | Fascioliidae | <i>Drilluta sicca</i> | LACMIP 10771-2 |
| Gastropoda | Fascioliidae | <i>Falsifusus marysvillensis</i> | LACMIP 15632-13 |
| Gastropoda | Fascioliidae | <i>Fusinus teglandae</i> | LACMIP 7242-12 |
| Gastropoda | Fascioliidae | <i>Fusinus ucalius</i> | LACMIP 16115-15 |
| Gastropoda | Fascioliidae | <i>Hemifusus waringi</i> | UCMP 30492 (iDigBio) |
| Gastropoda | Fascioliidae | <i>Latirus eocenica</i> | PRI 76234 (iDigBio) |
| Gastropoda | Fascioliidae | <i>Micasarcina vallis</i> | LACMIP 10816-19 |
| Gastropoda | Fascioliidae | <i>Mylecoma vacca</i> | LACMIP 10815-9 |
| Gastropoda | Fascioliidae | <i>Paleopsephaea sacramentica</i> | LACMIP 23474-2 |
| Gastropoda | Fascioliidae | <i>Perse martinez</i> | LACMIP 15632-13 |
| Gastropoda | Fascioliidae | <i>Perse tuberculatum</i> | Clark (1938) |
| Gastropoda | Fascioliidae | <i>Perse washingtoniana</i> | PRI 73983 (iDigBio) |
| Gastropoda | Fascioliidae | <i>Priscofusus stewarti</i> | PRI 81247 |
| Gastropoda | Fascioliidae | <i>Remira diaboli</i> | UCMP 15509 (iDigBio) |
| Gastropoda | Fascioliidae | <i>Saxituberosa fons</i> | LACMIP 21588-5 |
| Gastropoda | Fascioliidae | <i>Saxituberosa titan</i> | LACMIP 22688-1 |
| Gastropoda | Fascioliidae | <i>Skyles salsus</i> | LACMIP 10735-12 |
| Gastropoda | Fascioliidae | <i>Streptochetus californiana</i> | LACMIP 16137-4 |
| Gastropoda | Ficidae | <i>Bulbificeps garza</i> | LACMIP 22661-2 |
| Gastropoda | Ficidae | <i>Ficopsis meganosensis</i> | Weaver (1942) |
| Gastropoda | Ficidae | <i>Ficopsis hornii</i> | PRI 83211 |
| Gastropoda | Ficidae | <i>Ficus remondii</i> | Weaver (1942) |
| Gastropoda | Ficidae | <i>Piscoficus cooperiana</i> | PRI 82838 |
| Gastropoda | Ficidae | <i>Priscoficus willisi</i> | Dickerson (1915) |
| Gastropoda | Ficidae | <i>Sycodes glabra</i> | LACMIP 10861-69 (iDigBio) |
| Gastropoda | Ficidae | <i>Urosyca caudata</i> | Dickerson (1914) |
| Gastropoda | Muricidae | <i>Laevityphis antiquus</i> | LACMIP 16115-13 |
| Gastropoda | Muricidae | <i>Murex cowlitzensis</i> | PRI 76191 (iDigBio) |
| Gastropoda | Muricidae | <i>Murex packardi</i> | Dickerson (1915) |
| Gastropoda | Muricidae | <i>Pterynotus washingtonicus</i> | LACMIP 16850-2 |
| Gastropoda | Muricidae | <i>Tritonium martinezensis</i> | Dickerson (1914) |
| Gastropoda | Muricidae | <i>Urosalpinx hannibali</i> | PRI 76104 (iDigBio) |
| Gastropoda | Muricidae | <i>Urosalpinx tejonensis</i> | PRI 73984 |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Amauroopsis martinezensis</i> | UCMP 30649 (iDigBio) |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Amauroopsis meierensis</i> | PRI 83531 |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Euspira clementensis</i> | LACMIP 25901-1 |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Euspira hotsoni</i> | PRI 76205 (iDigBio) |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Euspira marianus</i> | LACMIP 23465-4 (iDigBio) |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Euspira nuciformis</i> | LACMIP 22563-2 |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Euspira popenoei</i> | LACMIP 23464-3 (iDigBio) |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Euspira shumardiana</i> | LACMIP 10685-36 (iDigBio) |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Glossaulax globosa</i> | PRI 76146 (iDigBio) |

| CLASE | FAMILIA | ESPECIE | NÚMERO DE COLECCIÓN |
|------------|---------------|-------------------------------------|--------------------------|
| Gastropoda | Naticidae | <i>Gyrodes banites</i> | LACMIP 10794-4 |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Gyrodes canadensis</i> | LACMIP 24340-23 |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Gyrodes dowelli</i> | LACMIP 23289-1 |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Gyrodes expansus</i> | LACMIP 10526-5 |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Gyrodes greeni</i> | LACMIP 23465 |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Gyrodes pacificus</i> | LACMIP 10715-9 |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Gyrodes quercus</i> | LACMIP 24106-19 |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Gyrodes robsauli</i> | LACMIP 25902-3 |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Gyrodes robustus</i> | LACMIP 22582-1 |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Natica allisoni</i> | LACMIP 24669-4 |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Natica conradiana conradiana</i> | LACMIP 10815-4 |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Natica conradiana vacculae</i> | LACMIP 24416-9 |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Natica vacculae</i> | LACMIP 24416-9 |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Neverita washingtonensis</i> | LACMIP 24621-3 |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Polinices gesteri</i> | LACMIP 15632-11 |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Polinices hornii</i> | UCMP 30714 (iDigBio) |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Polinices mercedensis</i> | LACMIP 23812-6 (iDigBio) |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Polinices susanaensis</i> | UCMP 30711 (iDigBio) |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Sinum obliquum</i> | PRI 76178 (iDigBio) |
| Gastropoda | Naticidae | <i>Tejonia moragai</i> | LACMIP 16079-2 |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Corsania janus</i> | LACMIP 23348-2 |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Corsania oraria</i> | LACMIP 6160-1 |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Corsania rhoga</i> | LACMIP 10508-3 |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Corsania susana</i> | LACMIP 973-1 |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Nerita banosensis</i> | LACMIP 10676-1 |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Nerita californiensis</i> | LACMIP 24864-2 |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Nerita olympia</i> | LACMIP 16655-13 |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Nerita orovillensis</i> | LACMIP 24337-3 |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Nerita triangulata</i> | LACMIP 6298-1 |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Nerita vacca</i> | LACMIP 10751-1 |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Neritina cuneata</i> | LACMIP 24082-3 |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Neritina martini</i> | Dickerson (1915) |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Otostoma aethes</i> | Squires y Saul (1993) |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Otostoma atopus</i> | LACMIP 24369-1 |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Otostoma bisculptata</i> | LACMIP 26-1 |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Otostoma lucanus</i> | LACMIP 16868-1 |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Otostoma sharonae</i> | LACMIP 17421-3 |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Velates batequensis</i> | LACMIP 41491-1 |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Velates californicus</i> | LACMIP 23173-2 |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Velates perversus</i> | LACMIP 24244-2 |
| Gastropoda | Neritidae | <i>Velates vizcainoensis</i> | LACMIP 27083-11 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Christitys delta</i> | LACMIP 8133-1 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Christitys medica</i> | LACMIP 24106-11 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Cydas crossi</i> | LACMIP 10735-8 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Forsia baia</i> | LACMIP 23637-7 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Forsia lorda</i> | LACM 23624-3 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Forsia popenoei</i> | LACM 10710-82 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Heteroterma trochoidea</i> | LACMIP 22307-1 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Murphitys corona</i> | LACMIP 10093-4 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Murphitys madonna</i> | LACMIP 25431-2 |

| CLASE | FAMILIA | ESPECIE | NÚMERO DE COLECCIÓN |
|------------|---------------|---------------------------------------|---------------------------|
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Murphitys michaeli</i> | LACMIP 24106-5 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Nekewis io</i> | PRI 83700 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Nekewis marina</i> | LACMIP 27149-1 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Nekewis seidersi</i> | LACMIP 9196-7 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Nekewis washingtoniana</i> | LACMIP 7212-1 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Perissitys brevirostris</i> | LACMIP 10718-11 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Perissitys colocara</i> | LACMIP 26534-2 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Perissitys cretacea</i> | LACMIP 24104-15 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Perissitys elaphia</i> | LACMIP 10824-4 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Perissitys pacifica</i> | LACMIP 10105-106 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Perissitys stantoni</i> | LACMIP 10526-2 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Perissitys stewarti</i> | LACMIP 7792 8 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Pseudocymia aitha</i> | LACMIP 10816-8 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Pseudocymia aurora</i> | LACMIP 10735-2 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Pseudocymia wardi</i> | LACMIP 16343-1 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Zinsitys anassa</i> | LACMIP 27003-1 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Zinsitys edwilsoni</i> | LACMIP 24105-1 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Zinsitys kingii</i> | LACMIP 10715-1 |
| Gastropoda | Perissityidae | <i>Zinsitys meisteri</i> | LACMIP 10816-1 |
| Gastropoda | Ranellidae | <i>Cymatium etheringtoni</i> | Weaver (1942) |
| Gastropoda | Ranellidae | <i>Cymatium janetae</i> | LACMIP 16203-3 |
| Gastropoda | Ranellidae | <i>Pseudoperissolax blakei</i> | LACMIP 22340-1 |
| Gastropoda | Ranellidae | <i>Pseudoperissolax tricarnatus</i> | PRI 83694 |
| Gastropoda | Ranellidae | <i>Ranella cowlitzensis</i> | PRI 76167 (iDigBio) |
| Gastropoda | Ranellidae | <i>Ranella kewi</i> | LACMIP 5654-1 |
| Gastropoda | Ranellidae | <i>Ranella louellae</i> | LACMIP 26456-3 |
| Gastropoda | Ranellidae | <i>Ranella washingtoniana</i> | LACMIP 5654-4 |
| Gastropoda | Ranellidae | <i>Ranellina pilsbryi</i> | LACMIP 16115-12 |
| Gastropoda | Ranellidae | <i>Sassia bilineata</i> | LACM 16144-3 |
| Gastropoda | Ringiculidae | <i>Biplica heteroplicata</i> | LACMIP 23297-1 |
| Gastropoda | Ringiculidae | <i>Biplica isoplicata</i> | LACMIP 23476-3 |
| Gastropoda | Ringiculidae | <i>Biplica michaeli</i> | LACMIP 23763-9 |
| Gastropoda | Ringiculidae | <i>Biplica miniplicata</i> | LACMIP 23339-1 |
| Gastropoda | Ringiculidae | <i>Biplica obliqua</i> | LACMIP 10710-4 |
| Gastropoda | Ringiculidae | <i>Ringicula hesperiae</i> | LACMIP 23814-15 (iDigBio) |
| Gastropoda | Ringiculidae | <i>Ringicula pinguis</i> | PRI 84663 |
| Gastropoda | Turridae | <i>Eopleurotoma whitakerpeakensis</i> | LACMIP 16153- |
| Gastropoda | Turridae | <i>Eosurcula inconstans</i> | LACMIP 7434-1 |
| Gastropoda | Turridae | <i>Gemmula diabloensis</i> | LACMIP 17191-2 |
| Gastropoda | Turridae | <i>Parasyrinx hickmani</i> | PRI 83998 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Mesalia clarki</i> | LACM 10508-6 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Mesalia martinezensis</i> | LACMIP 26897-1 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Mesalia robusta</i> | LACMIP 10873-1 (iDigBio) |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella andersoni</i> | LACMIP 16273-1 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella bicarina</i> | LACMIP 16391-1 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella bramkampfi</i> | UCMP 15441 (iDigBio) |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella buwaldana</i> | LACM 22777-1 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella chaneyi</i> | LACM 10659-1 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella chicoensis</i> | LACMIP 10709-1 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella chicoensis holzana</i> | LACMIP 10856-5 |

| CLASE | FAMILIA | ESPECIE | NÚMERO DE COLECCIÓN |
|------------|---------------|---|---------------------------|
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella chicoensis pescaderoensis</i> | LACM 22415-5 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella cornuatus</i> | PRI 83507 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella encina</i> | LACMIP 24336-1 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella hearni</i> | LACMIP 10079-48 (iDigBio) |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella infragranulata</i> | LACM 26572-1 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella iota</i> | LACMIP 8178-1 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella lawsoni</i> | LACM 7242-2 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella meganosensis</i> | LACM 16395-1 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella merriami</i> | LACMIP 16114-2 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella ossa</i> | LACMIP 10719-1 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella pachecoensis</i> | LACMIP 16437-1 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella packardi</i> | LACMIP 10102-2 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella peninsularis</i> | LACM 22687-1 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella pittsburgensis</i> | PRI 83065 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella reversa</i> | LACMIP 26547-1 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella saposa</i> | PRI 4887 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella stocki</i> | UCMP 279596 (iDigBio) |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella wasana</i> | LACMIP 23729-1 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella vaderensis</i> | PRI 76181 (iDigBio) |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella variata</i> | UCMP 11024 (iDigBio) |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella webbi</i> | LACMIP 21594-1 |
| Gastropoda | Turritellidae | <i>Turritella xylina</i> | LACMIP 23470-1 (iDigBio) |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Athleta roddai</i> | LACMIP 16137-6 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Carota dilleri</i> | LACMIP 10735-13 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Carota mitraeformis</i> | LACMIP 10789-1 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Fusivoluta cretacea</i> | LACMIP 10845-1 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Konistra biconica</i> | LACMIP 10789-11 (iDigBio) |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Lyria andersoni</i> | LACMIP 17848-16 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Lyria hannibali</i> | LACMIP 22330-6 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Lyrischapa lajollaensis</i> | UCMP 14634 (iDigBio) |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Retipirula crassitesta</i> | LACMIP 22307-4 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Retipirula pinguis</i> | LACMIP 22701-3 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Varens anae</i> | LACMIP 8195-2 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Varens formosus</i> | LACMIP 10891-1 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Volutilithes orocopiaensis</i> | LACMIP 23779-1 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Volutocorbis virginiae</i> | PRI 84135 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Volutoderma angelica</i> | LACMIP 10715-86 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Volutoderma antherena</i> | LACMIP 8182-1 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Volutoderma averillii</i> | LACMIP 10865-2 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Volutoderma blakei</i> | LACMIP 8186-3 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Volutoderma elderi</i> | LACMIP 10105-115 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Volutoderma jalama</i> | LACMIP 6242-1 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Volutoderma magna</i> | LACMIP 10096-6 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Volutoderma perissa</i> | LACMIP 2855-8 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Volutoderma querna</i> | LACMIP 24106-23 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Volutoderma santana</i> | LACMIP 10080-1 |
| Gastropoda | Volutidae | <i>Volutoderma ynezae</i> | LACMIP 24118-5 |