



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

Análisis de la variación morfológica de las conchas  
de *Argonauta argo* Linnaeus, 1758 y *Argonauta  
nouryi* Lorois, 1852 (Mollusca: Octopoda)  
utilizando morfometría geométrica.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**Biólogo**

P R E S E N T A :

**Héctor Antonio Gómez Suriano**



**DIRECTOR DE TESIS:**  
M. en C. Brian Urbano Alonso  
2015

México, D.F.



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.

# ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	3
1.1 Variación morfológica. ....	3
1.2 Origen de la variación morfológica. ....	4
1.3 Importancia de la variación morfológica.....	5
1.4 Clase Cephalopoda. ....	6
1.5 Variación en moluscos. ....	8
1.6 Familia Argonautidae Tyron, 1879.. ....	10
1.7 Género <i>Argonauta</i> Linnaeus, 1758.....	13
1.8 Morfometría geométrica.....	16
<b>2. JUSTIFICACIÓN</b> .....	18
<b>3. OBJETIVOS</b> .....	18
3.1 General. ....	18
3.2 Particulares.....	18
<b>4. HIPÓTESIS</b> .....	19
<b>5. MÉTODO</b> .....	20
5.1 Ejemplares.....	20
5.2 Fotografías.....	21
5.3 Digitalización de imágenes.....	21
5.4 Análisis con morfometría geométrica .....	24
<b>6 RESULTADOS</b> .....	26
6.1 Variación intraespecífica. ....	26
6.2 Relación del tamaño con la forma. ....	29
6.3 Distribución morfológica temporal y espacial.....	31
6.4 Variación entre los fenotipos de <i>A. noury</i> .....	31
<b>7. DISCUSIÓN</b> .....	34
<b>8. CONCLUSIONES</b> .....	39
<b>9. BIBLIOGRAFÍA</b> .....	40
<b>10. ANEXO</b> .....	46

## RESUMEN

La Familia Argonautidae (Mollusa: Octopoda) contiene al género único *Argonauta* con solo cuatro especies, de las cuales *Argonauta nouryi* y *Argonauta argo* llegan a costas mexicanas del pacífico. Son cefalópodos pelágicos que habitan mares templados y tropicales en diversas partes del mundo. Históricamente han sido conocidos por la característica concha que posee la hembra la cual funciona como cámara de oviposición y crianza, al mismo tiempo que les sirve para mantener flotabilidad en el ambiente pelágico. Esta concha ha sido el principal rasgo conforme al cual se han elaborado las determinaciones taxonómicas. Sin embargo, esta concha presenta una amplia variabilidad tanto intraespecífica como interpoblacional, lo que ha generado continuas confusiones taxonómicas y por lo tanto la utilización de múltiples sinonimias para una misma especie.

En México se observan continuos varamientos de organismos vivos y conchas vacías en diversas costas, además existen varios reportes de restos de argonautas encontrados en contenidos estomacales de peces y aves marinas en el golfo de México, sin embargo no existen estudios publicados exclusivamente sobre los argonautas en este país.

En la presente tesis se analizaron las diferencias en la forma y tamaño de las conchas o cámaras de oviposición de dos especies de moluscos cefalópodos del género *Argonauta* halladas en México: *Argonauta nouryi* y *Argonauta argo*, con el propósito de analizar la variación intraespecífica de cada especie, la distribución morfológica espacial y temporal, y en el caso de *A. nouryi*, determinar si los cambios en caracteres relativos a la morfología de esta estructura son suficientes para separar dos morfotipos en especies distintas o si se trata de variaciones poblacionales de una misma especie. La concha de *A. nouryi* presenta ornamentaciones laterales elongadas, denominadas “cuernos”, parte de la confusión taxonómica radica precisamente en el hecho de que a las conchas de *A. nouryi* con cuernos elongados se les ha asignado la sinonimia *A. cornuta* y a las carentes de cuernos se les ha denominado *A. nouryi*.

Se utilizaron fotografías de conchas de argonautas encontradas en varamientos en distintos años y localidades en costas de México depositadas en varias colecciones científicas. Se prosiguió con un análisis de morfometría geométrica, colocando lo que se conoce como “landmarks” y “semilandmarks” sobre las fotografías. Posteriormente, se aplicó el método de superposición de Procrustes y se realizaron análisis de componentes principales (**PCA**), regresiones lineales, gradilla de deformación, la función de capa delgada o “Thin Plate Spline” (**TPS**), y análisis canónico de varianza (**CVA**), para obtener figuras promedio de cada especie y población, analizar la variación intraespecífica de cada

especie, diferencias en la forma de la concha entre distintos años y localidades, diferencias entre morfotipos, y finalmente determinar si la diferenciación de los morfotipos de la concha es completa.

Se concluyó que la concha de los argonautas presenta mucha variación intraespecífica aun dentro de las mismas poblaciones; el ancho de la concha tiene relación con el tamaño de la concha. Se observó diferenciación morfológica entre años de recolección lo que muestra que las generaciones probablemente no estén sobrelapadas. Por último se determinó que la diferenciación de los morfotipos de *A. nouryi* no es completa por lo que la asignación *A. cornuta* es una sinonimia utilizada arbitrariamente para denominar conchas de *A. nouryi* con “cuernos”, esta distinción entre morfotipos podría ser consecuencia de plasticidad fenotípica inducida por factores ambientales.

# I INTRODUCCIÓN

## 1.1 Variación morfológica.

La diversidad morfológica de los organismos ha llamado la atención de sistemáticos, embriólogos y evolucionistas durante mucho tiempo. Estos investigadores han realizado diversos sistemas de clasificación, estudios de desarrollo y teorías de cambio adaptativo respectivamente (McGhee 2000). De hecho, las primeras teorías sobre la evolución morfológica iniciaron como un intento por explicar la diversidad de la forma de los organismos (Davis y Gilmarin 1985), Darwin pensó que la variación fenotípica podría tener significado adaptativo con importancia evolutiva (Urbano 2011); esto es comprensible ya que la forma biológica, resultante de la interacción organismo-ambiente, permite inquirir sobre la interacción entre el genotipo y el medio (Monteiro *et al.* 2002).

Es amplia la variedad de procesos biológicos que producen diferencias en la forma de los individuos o sus partes, como pueden ser: el desarrollo ontogenético, la adaptación a factores geográficos locales (por respuestas inducibles o selección natural) o la diversificación evolutiva a largo plazo (MacLeod y Kitchell 1990). Las diferencias en la forma pueden ser señal de diferentes papeles funcionales llevados a cabo por las mismas partes, respuestas diferentes a las mismas presiones selectivas, diferencias en las presiones selectivas por sí mismas, o diferencias en los procesos de crecimiento y morfogénesis (Zelditch *et al.* 2004; Vermeij 2002). El análisis de la forma es un acercamiento para entender las diversas causas de variación y transformación morfológica (Zelditch *et al.* 2004; Foote 1997).

En estudios taxonómicos, es común que se realicen sistemas de clasificación utilizando esquemas biométricos consistentes (Foote 1997); por ejemplo en la clasificación de las especies fósiles se ha utilizado la homogeneidad de los caracteres morfológicos como una forma de cohesión, considerando que puede apuntar a una poza génica en común. En paleontología, estas especies, debido a la falta de información inherente a los fósiles, se consideran “especies morfológicas”, no obstante se utiliza así la morfología como un camino para obtener grupos “naturales” y tratar de erigir un sistema “natural” de clases (Hohenegger y Tatzreiter 1992).

Hoy en día existen diversos estudios sobre la variación morfológica y su correlación con la variación genética los cuales permiten diferenciar entre la variación genotípica heredable y la variación morfológica producida por otras causas (plastificada fenotípica o diferencias en el desarrollo) (Salazar 2007).

## 1.2 Origen de la variación morfológica.

Se considera variación biológica a la diferencia entre el fenotipo o genotipo de un individuo con respecto a sus progenitores o a la desviación de un individuo con relación al tipo específico (Futuyma 1998). La variación puede ser fenotípica o genotípica; la primera puede subdividirse a su vez en morfológica, fisiológica o conductual, mientras que la segunda puede subdividirse considerando la cantidad de genes involucrados, es decir puede ser: monogénica o poligénica (Davis y Gilmartin 1985).

La variación morfológica en los individuos y las poblaciones puede deberse a diferencias genéticas, diferencias en la expresión del genotipo asociadas a presiones ambientales, o ambas (Vermeij 2002). Además, las interacciones biológicas juegan un papel importante en la promoción de la plasticidad (Hoverman y Relyea 2007), un ejemplo es el bivalvo *Purpura columellaris* que produce conchas gruesas en zonas con mayor depredación que aquellos individuos que habitan zonas con menor cantidad de depredadores (Wellington y Kuris 1983).

Cuando se origina la diferenciación morfológica entre las poblaciones, las interacciones entre los genes, el organismo y el ambiente son de gran importancia (Davis y Gilmartin 1985). Además puede ser que la diferenciación sea adaptativa o no y puede producir especiación o no hacerlo (Davis y Gilmartin 1985). Para que las poblaciones puedan alcanzar los fenotipos más aptos para la supervivencia, la variación debe ser posible para cualquier combinación de caracteres (Salazar 2007).

Las diferencias congénitas entre los individuos no son necesariamente diferencias genéticas, pueden ser causadas por efectos maternos no genéticos, o por factores ambientales que actúan en el embrión antes del nacimiento o la eclosión (plasticidad de desarrollo) (Huss *et al.* 2007). Por ejemplo para algunas especies de peces el tamaño del huevo tiene una influencia sustancial en el desarrollo temprano del individuo, presentando una relación positiva entre la masa del huevo y la longitud del embrión, la cual se traduce en diferencias en tasa de desarrollo y supervivencia (Huss *et al.* 2007).

Las diferencias genéticas y fenotípicas entre poblaciones de una misma especie, separadas geográficamente, pueden variar poco o ser muy pronunciadas y pueden ocurrir a cortas o largas distancias. Parte de la teoría evolutiva predice que la divergencia genética entre pares de poblaciones en distintas regiones puede ser positivamente correlacionada con distancia interpoblacional y diferencias ambientales (Futuyma 1998; Dillon *et al.* 1984).

### 1.3 Importancia de la variación morfológica.

La morfología influye los patrones de uso de los recursos y la consiguiente supervivencia del individuo, debido a que delimita las capacidades necesarias para obtener recursos del ambiente, conseguir el éxito reproductivo o la evasión de la depredación (Seitz *et al.* 2001); mientras que los límites de las capacidades de comportamiento delimitan el rango de recursos que un individuo puede obtener, la supervivencia de individuos bajo presiones intensas de depredación deriva en adaptaciones antidepredatorias, y dinámicas depredador-presa (Vermeij 2002; Murdoch 1994).

En el registro fósil se ha observado que posterior a la extinción de taxa dominantes, en un momento dado, es común que se abran nuevas oportunidades de diversificación para otros grupos (Benton 1996). Aunque la mayoría de los estudios de reemplazo de taxa se han enfocado generalmente en la diversidad de la taxonomía, los análisis morfológicos han mostrado que el reemplazo de un taxón a veces ocupa vacantes de espacios morfológicos (Foote 1997); por ejemplo el remplazo de los ammonites mesozoicos por nautilus del Terciario (Ward 1980), y el reemplazo de gasterópodos pertenecientes al género *Aporrhais* del Cretácico por estromboideos del Terciario (Roy 1996).

Recientemente los efectos de la acidificación del océano se han vuelto más evidentes, se ha reportado que algunos moluscos calcificadores realizan ajustes en la mineralogía de la concha, engrosamiento de esta o modificación de los hábitos de vida en respuesta a este estrés ambiental. Esta relación ejemplifica la importancia de la variación morfológica como respuesta adaptativa a cambios ambientales (Wolfe *et al.* 2012).

La morfología, históricamente ha sido utilizada por taxónomos como carácter filial, es decir como un indicador de pertenencia a un grupo natural. Los ammonites por ejemplo, son distinguidos como objetos de investigación para sus altas tasas evolutivas basadas en conchas de morfología compleja y amplios intervalos de variación. Especímenes del género *Balatonites* que se caracterizan por poseer muchas variables morfológicas en cuanto a la forma de la concha y la ornamentación, sirven para demostrar que la homogeneidad de la concha, usando un conjunto de caracteres simultáneamente, es bastante útil al realizar determinaciones a nivel de especie (Hohenegger y Tatzreiter 1992).

#### 1.4 Clase Cephalopoda.

El *phylum Mollusca* es el segundo grupo animal más extenso después de los artrópodos (Appeltans *et al.* 2012). Existen cerca de 200,000 especies de moluscos vivientes y 60,000 moluscos fósiles conocidos. Este *phylum* está conformado por las clases: Bivalva, Gastropoda, Polyplacophora, Scaphopoda, Monoplacophora, Solenogastres, Caudofoveata y Cephalopoda (Ponder y Lindberg 2008; Brusca 2003).

El registro fósil de la Clase Cephalopoda data desde más de 450 millones de años y hoy en día existen cerca de 700 especies con hábitos bentónicos o pelágicos, todos marinos con algunas especies que pueden llegar a tolerar las condiciones estuarinas (Clarke y Clarke 2014; Ponder y Lindberg 2008; Boyle y Roadhouse 2005; Voight 1997). Hay varias diferencias que caracterizan a los cefalópodos en relación a otros moluscos: son más rápidos y activos, carnívoros inteligentes; tienen un sistema nervioso bien desarrollado que les permiten ser depredadores eficientes y competitivos; poseen la habilidad de empatarse con la complejidad del ambiente, defenderse contra los depredadores, tener comunicación, aprendizaje y exhibir rituales complejos de apareamiento (Nishiguchi 2008).

En cuanto al tamaño del cefalópodo, éste puede variar dentro de las poblaciones independientemente de la edad ya que su tamaño corporal depende mucho de la temperatura (Boletzky 2003). Frecuentemente, en una temporada hay dos cohortes de descendencia, una alcanza primero la madurez sexual que la otra, demostrando que los cefalópodos modernos pueden acelerar sus tasas de crecimiento dependiendo del ambiente y de las limitaciones fisiológicas (Moltschaniwskyj 2004).

Los cefalópodos actuales o Neocoloidea (*sensu* Young *et al.*, 1998) también son excelentes mineralizadores. La mayoría de las mineralizaciones que presentan es interna y con aragonita como principal mineral: cefalópodos del género *Spirula* fabrican una concha interna espiral, subdividida con cámaras interiores; las sepias producen el “jibión”; algunos pulpos mineralizan solo la rádula y ciertas estructuras vestigiales (p. ej. estiletes laterales) (Bandel, 1979), mientras que los calamares presentan el gladio (Jereb *et al.* 2010). Miembros de la familia Nautilidae producen robustas conchas externas, y pueden mineralizar algunos tejidos internos en los cuales incorporan al menos siete diferentes biominerales (Lowenstam, *et al.* 1984).

El género *Argonauta* es de algún modo una excepción, la hembra de este cefalópodo secreta a través de un tejido especializado localizado en los tentáculos dorsales, una cápsula de oviposición hecha de calcita la cual también utiliza como concha protectora y aprovecha para el nado y movilidad en el ambiente pelágico (Smith *et al.* 2012; Voight 1997). Las diferencias en el origen de la concha del argonauta y del resto de los cefalópodos (tentáculos *versus* manto) y estructura (calcita *versus* aragonita), son prueba de que la concha en los argonautas es un carácter análogo debido a evolución convergente (Hewitt y Westermann 2003; Young *et al.* 1998).

## 1.5 Variación en moluscos.

Las conchas de los gasterópodos están consideradas como caracteres modulares, sin embargo muestran gran flexibilidad morfológica por lo que se pueden generar equivocaciones en la identificación de especie cuando esta se lleva a cabo con base en caracteres conchiliológicos (Urbano 2011).

Se ha reportado que los caracteres en las conchas de los gasterópodos frecuentemente reflejan adaptaciones a presiones ambientales inmediatas (Wagner 2001). Herce (2012) reportó en conchas de gasterópodos una diferenciación morfológica adaptativa a las condiciones del microhábitat ocupado. Estas morfologías permiten contrarrestar, minimizar o evitar los efectos del oleaje o la depredación, las cuales a su vez son explotadas por cangrejos ermitaños que ocupan estos ambientes. También, en las conchas de algunos gasterópodos se han reportado evidencias de que la salinidad puede afectar los patrones de coloración (González 2015).

En bivalvos, la morfología de la concha se considera de significancia adaptativa en respuesta funcional del organismo a varios factores incluyendo temperatura (Leyva-Valencia *et al.* 2012), relaciones intra e inter específicas, densidad de población, depredación, (Ubukata 2003), movimiento de agua (Morais *et al.* 2014), naturaleza del sustrato (Rajaei *et al.* 2014), suministro de alimento y cambios antropogénicos en el ambiente (Sokołowski *et al.* 2008) entonces frecuentemente reflejan demandas ambientales y pueden ser indicadores de calidad del agua.

La variación en cefalópodos se ha estudiado principalmente en la morfología de las estructuras mineralizadas. En cefalópodos filogenéticamente tempranos, la evolución de la morfología estuvo controlada por el problema del equilibrio de la concha en el mantenimiento de la flotabilidad neutral durante el nado (Nishiguchi 2008). En amonoides, se ha estudiado que las diferentes combinaciones de la forma de la concha y longitud de las cámaras del cuerpo resultaban en diferencias en la orientación y en el grado de estabilidad hidrostática (Saunders y Shapiro. 1986).

En el caso del género *Argonauta*, la delineación taxonómica se ha llevado a cabo con base en características de la cámara de crianza que producen las hembras (concha o comúnmente llamada "nautilo de papel"), la cual presenta mucha variación (Fig. 1). Esta variación puede producirse naturalmente por los individuos, deberse a presiones ambientales o también se puede adjudicar a la capacidad de las hembras argonautas de reparar la concha si es dañada o inclusive de reconstruirla completamente. Algunos

caracteres pueden estar presentes en un lado de la concha y ausentes en el otro (Finn 2013). Como consecuencia, más de cincuenta nombres de especies han sido asignados alrededor del mundo y a través de su estudio en la historia; sin embargo la revisión del grupo en su anatomía interna, muestra que la gran mayoría de estos nombres son sinonimias de unas cuantas especies (Finn 2013).



**Figura 1.** Cámara de crianza, concha o “nautilo de papel” de *Argonauta nouryi*. Vistas: Ventral, Lateral y Dorsal.

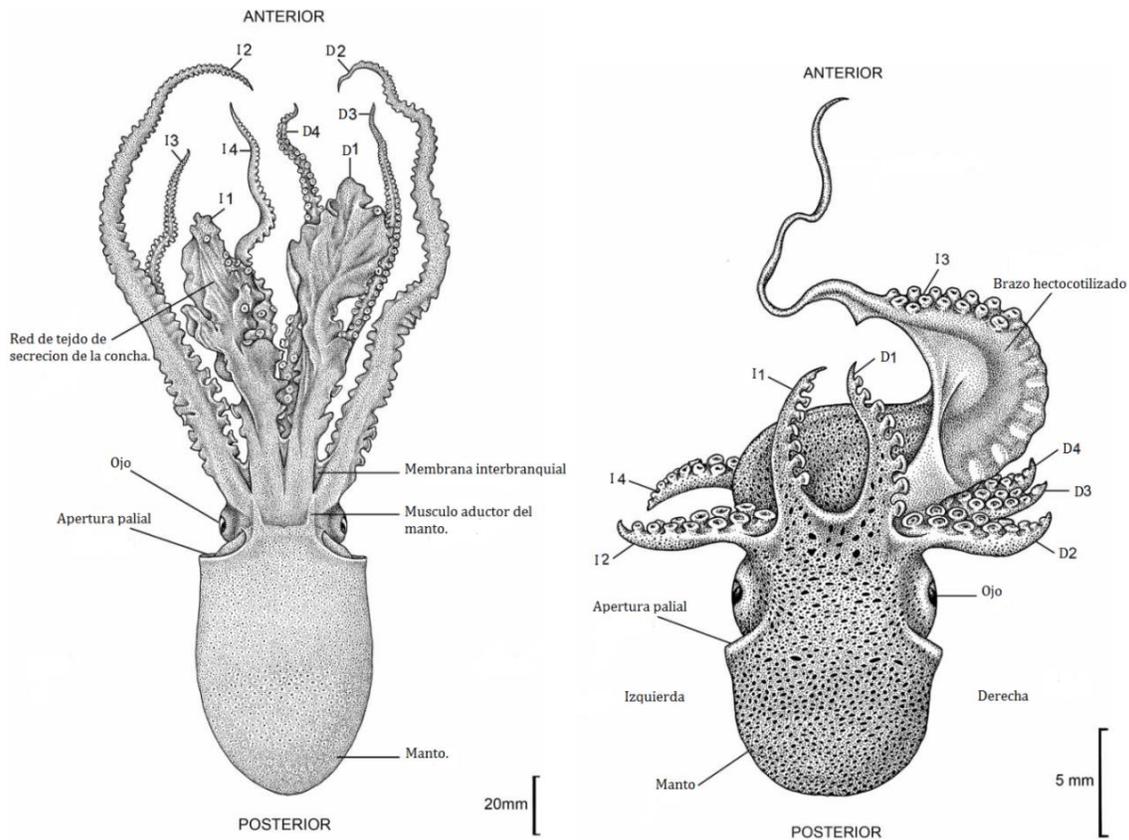
## 1.6 Familia Argonautidae Tyron 1879.

Son organismos pertenecientes a la clase Cephalopoda Cuvier 1797, subclase Coleoidea Bather 1888, orden Octopoda Leach 1818, suborden Incirriata Grimpe 1916 y superfamilia Argonautoidea Naef 1912. Comparten un ancestro común con los pulpos bentónicos actuales, sin embargo los argonautas dejaron el suelo marino para llevar su ciclo de vida completo en el océano abierto (Young *et al.* 1998). Han sido situados en el orden Octopoda con base en la morfología de su cuerpo blando (Voight 1997) sin embargo su historia evolutiva permanece desconocida (Martill y Barker 2006).

Son organismos pelágicos que habitan mares tropicales y subtropicales de todo el mundo (Finn 2009). En general la biología del argonauta es desconocida y se sabe poco sobre su dieta (Heeger *et al.* 1992); mientras que en los estómagos de otras especies de cefalópodos usualmente se encuentran crustáceos, cefalópodos y osteíctios, en los argonautas aparecen heterópodos, pterópodos, y pequeños peces (Sukhsangchan *et al.* 2009). Por otro lado, remanentes de argonautas han sido recuperados en estómagos de un amplio rango de depredadores incluyendo calamares, peces, mamíferos marinos, pingüinos y otras aves marinas (Abitia *et al.* 2010; Sukhsangchan *et al.* 2009; Boyle y Roadhouse 2005).

Generalmente son recogidos en redes de arrastre pelágico, lances oblicuos y redes de mano. Las hembras adultas son regularmente encontradas en la superficie; los machos y las hembras juveniles han sido reportados bajo la superficie a 200 y 300 m respectivamente (Finn 2014). Sin embargo, es más frecuente que sean observados debido a los ocasionales varamientos masivos de organismos vivos y conchas vacías en diversas playas del mundo (Finn 2013; Sukhsangchan *et al.* 2009; Demicheli *et al.* 2006).

Los argonautas presentan dimorfismo sexual extremo (Fig. 2). Los machos son diminutos pulpos con un manto que abarca un máximo de 1/12 del manto de la hembra y un peso de 1/600 de la hembra argonauta más grande (Finn 2009) y nunca producen conchas. En el macho, el tercer tentáculo izquierdo, llamado hectocótilo, ésta modificado para la fecundación por lo que es más largo que el resto de los tentáculos, se desarrolla en un saco ubicado bajo el ojo izquierdo y se autotomiza (se desprende) durante la cópula (Guerra 1992). La hembra madura es frecuentemente hallada con múltiples hetocótilos (cada uno de diferente macho) envueltos entre las branquias dentro de la cavidad del manto. Machos intactos también han sido encontrados dentro de las conchas de las hembras (Finn 2014).

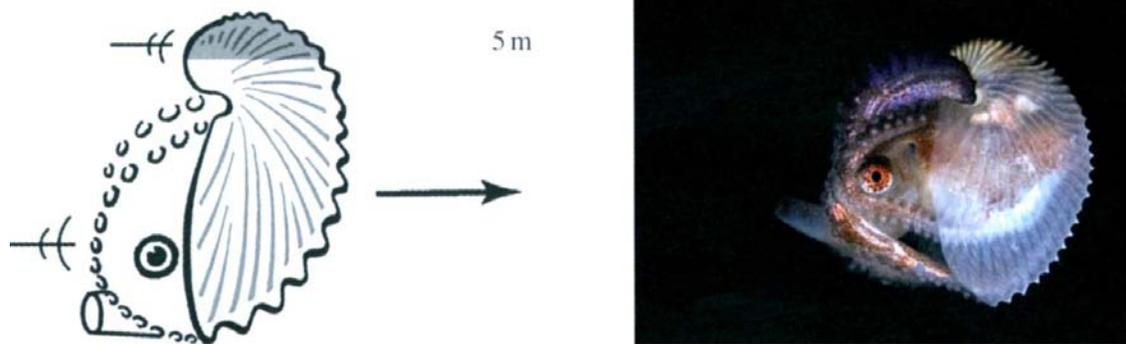


**Figura 2.** Esquemas de la hembra argonauta (izquierda) y el macho argonauta (derecha). Imagen tomada y modificada de (Finn 2013).

La concha de la hembra no es una concha de molusco verdadera, es decir, no es producida por los derivados del “campo de la concha”, como ocurre en gasterópodos, ya que este tejido desaparece durante el desarrollo embrionario (Kniprath 1981), esta concha es una estructura secundaria hecha de carbonato de calcio secretado por redes en los extremos distales del primer par de brazos dorsales. A diferencia de las verdaderas conchas de moluscos, el argonauta no está unido a su concha, la mantiene en su lugar usando las ventosas de sus brazos. Otra característica de esta concha es que está formada de calcita, a diferencia de las de otros cefalópodos con concha (p. ej. Sepiidae, Spirulidae y Nautilidae) las cuales están compuestas principalmente de aragonita (Wolfe *et al.* 2013). Las conchas de las hembras son realmente cámaras de ovoposición y son usadas como protección de las largas hebras de huevos puestos dentro (Finn 2014; Sukhsangchan 2007), aunque se encuentran también presentes en hembras no ovígeras

La presencia de una burbuja de aire en estas conchas les permite a los argonautas mantener flotabilidad neutral en el ambiente pelágico (Finn y Norman 2010). Por otro lado, estas burbujas se han considerado un factor de riesgo para la sobrevivencia de los

argonautas ya que los puede obligar a permanecer en la superficie del océano exponiéndolos a la depredación y se cree que son las directamente responsables de los varamientos masivos de estos organismos (Nishimura 1968). Finn y Norman (2010) describieron el mecanismo por el cual esta burbuja es utilizada por el argonauta para estabilizar la flotabilidad neutral durante el nado, en el que se captura el aire desde la superficie del océano, luego el aire se comprime al alcanzar cierta profundidad, y finalmente se balancea el peso del argonauta con la burbuja para obtener la neutralidad y así avanzar después mediante propulsión a chorro (Finn y Norman 2010) (Fig. 3).



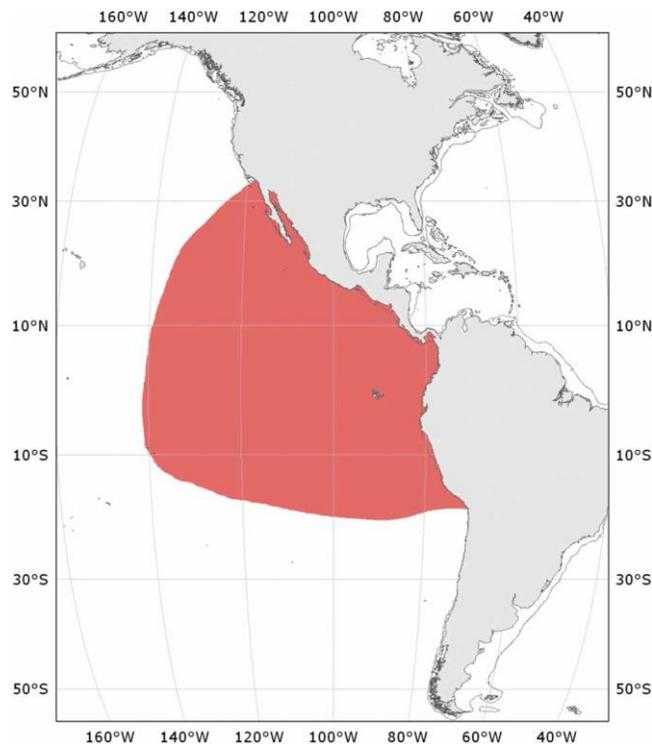
**Figura 3.** Esquema y foto de una hembra del argonauta nadando a propulsión a chorro. La sombra del ápice de la concha indica la presencia de aire en el interior (Tomado de Finn y Norman 2010).

### 1.7 Género *Argonauta* Linnaeus, 1758.

Contiene cuatro especies (*A. nouryi* Lorois, 1852, *A. argo* Linnaeus, 1758, *A. hians* Ligthfoot, 1786 y *A. nodosus* Ligthfoot, 1786) (Finn 2014). En México no existen trabajos específicos sobre la familia, el género o alguna de sus especies y básicamente todos los registros están relacionados con su papel como alimento de otros organismos (Abitia *et al.* 2010). En el golfo de México se ha reportado *A. argo* y *A. hians* (Castillo Estrada 2015; Felder y Camp 2009; Salcedo-Vargas 1991; Voss 1956). En costas del Pacífico se han reportado dos especies para México y Estados Unidos: *A. nouryi* y *A. argo* a las cuales se les han asignado múltiples sinonimias (Finn 2013; Felder y Camp 2009; Rios-Jara 2001). En el mercado de coleccionistas y aficionados la concha de los argonautas alcanza precios muy elevados (Rios-Jara 2001).

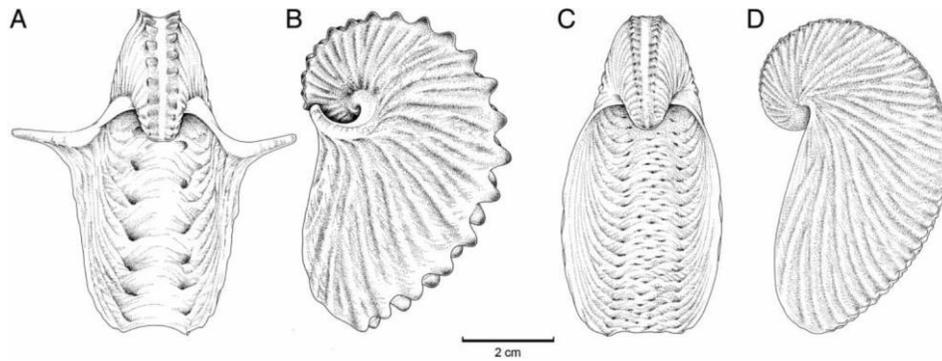
#### *Argonauta nouryi* Lorois, 1852.

Especie pelágica restringida al océano Pacífico ecuatorial oriental. Océano pacífico del este de las islas Marquesas a la costa oeste del norte y sur América, del sur de California al sur de Perú (Fig. 4).



**Figura 4.** Distribución de *A. nouryi* (Tomada de Finn 2014).

El manto de la hembra es de al menos 52 mm, la longitud total es de 174 mm; la longitud de la concha es de 94 mm y el tamaño del macho es desconocido (Fig. 5).

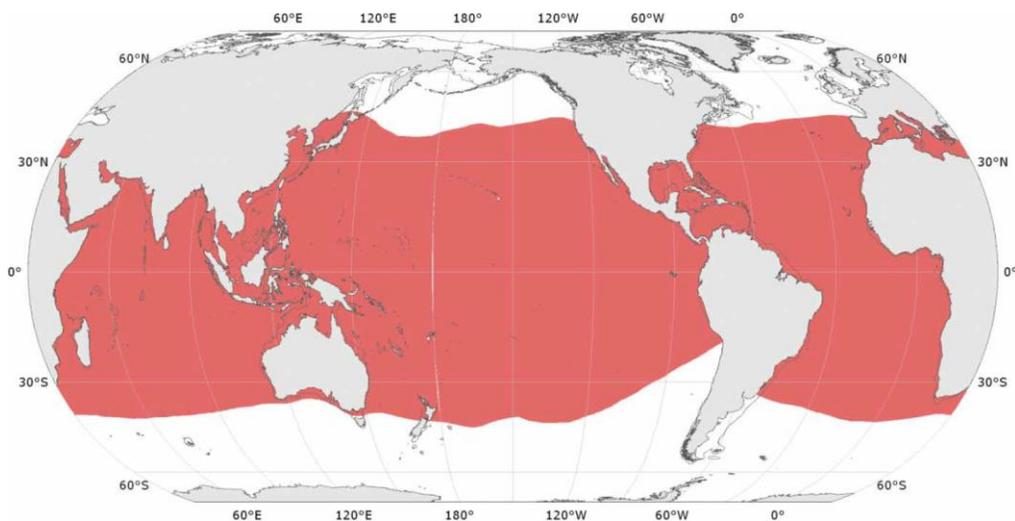


**Figura 5.** *A. nouryi*: A y B corresponden al morfotipo *A. cornuta*; C y D a *A. nouryi* (Tomado de Finn 2014).

Las hembras de esta especie producen conchas de variada apariencia que son regularmente atribuidas a las sinonimias *A. cornuta* Conrad 1854 y *A. expansa*, Dall 1872. (Finn 2014).

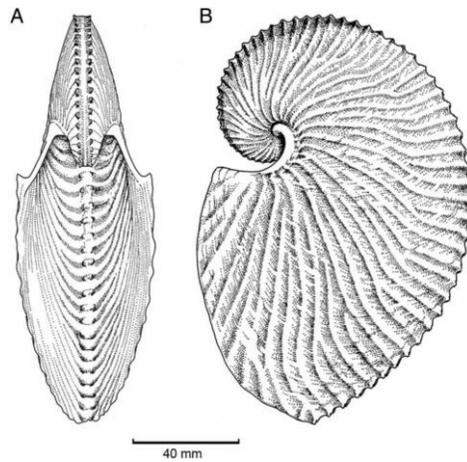
### ***Argonauta argo* Linnaeus, 1758**

Especie cosmopolita distribuida en aguas tropicales, subtropicales y templadas. Distribución circunglobal en los hemisferios norte y sur (aproximadamente entre los 40° N y los 40° S), incorporando las aguas del océano Atlántico, océano Índico y océano Pacífico. Conocida desde el sur de Sudáfrica, Australia del Este, el sur de Perú y Brasil, y tan lejos como el norte del mar Mediterráneo, Japón y California (Fig. 6).



**Figura 6.** Distribución de *A. argo* (Tomado de Finn 2014).

El manto de la hembra puede medir al menos 97 mm, longitud total de 438 mm: la concha puede medir 300 mm (Fig. 7). La longitud total del macho hasta los 15 mm (excluyendo los hectocótilos).



**Figura 7.** *A. argo*. A vista ventral, B vista lateral. (Tomado de Finn 2014).

La sinonimia *A. cygnus* Monterosato 1889 es frecuentemente usado cuando los especímenes son obtenidos en el mediterráneo. *A. pacifica* Dall 1871 es usado comúnmente cuando son encontrados en el Pacífico (Finn 2013).

## 1.8 Morfometría geométrica.

La morfometría geométrica es una rama de las matemáticas de la cual se deriva una metodología basada en el análisis de la forma geométrica de las estructuras. Utiliza el concepto de forma como “toda la información remanente después de restar los efectos de rotación, escala y posición” (Kendall 1981). La forma del objeto en estudio no se describe en términos de sus dimensiones, como en la morfometría tradicional, sino de la relación espacial entre sus partes. Por lo tanto, la información relativa a la geometría de los objetos se puede recuperar permitiendo la visualización de los cambios morfológicos (McKeown y Schmidt 2013; Toro 2010; Rohlf y Bookstein 1990).

Los datos utilizados para el análisis corresponden a un conjunto de puntos de referencia o “**landmarks**” como se nombraran en la presente tesis para conservar su denominación original del inglés, representativos de una forma. Un landmark corresponde a un punto del espacio que tiene un nombre y coordenadas cartesianas que describen su posición en el espacio (Bookstein 1991). Para la definición de un conjunto de landmarks idealmente debe hacerse bajo los criterios de: homología, consistencia en la posición relativa, cobertura adecuada de la forma, repetibilidad y co-planaridad (Toro 2010; Zelditch y Fink 2004; Bookstein 1991). El criterio de homología se encuentra altamente relacionado con las características anatómicas, funcionales y evolutivas de la estructura donde se situarán los landmarks. La tipología de los landmarks se basa tanto en la localización definida de los puntos, como en la explicación que muestran respecto a un fenómeno morfológico. De acuerdo a ello, pueden pertenecer a tres tipos de landmarks: **Tipo 1**, en el cual se hayan las suturas, intersecciones, y centros de estructuras homólogas, es decir, siempre se encuentran en todos los ejemplares y son fáciles de ubicar; **tipo 2**, los cuales se ubican en curvaturas máximas, donde existe aplicación de fuerzas biomecánicas, o la parte más prominente de una tuberosidad; finalmente los landmarks **tipo 3**, los cuales corresponden a puntos extremos cuya definición está dada por estructuras distantes (Zelditch y Fink 2004; Bookstein 1991).

Para las estructuras carentes de landmarks anatómicos homólogos como las líneas o superficies curvas se desarrollaron los denominados “**semilandmarks**”, ya que por definición no siguen criterios de homología biológica, es más bien el contorno de la forma estudiada el que es homólogo; corresponden a puntos localizados en una curva de acuerdo a la posición de otros landmarks o estructuras, y pueden desplazarse levemente en ella (Gunz y Mitteroecker 2013; Toro 2010). Los análisis posteriores no se realizan sobre los landmarks, sino sobre la configuración completa.

Una manera de tener una idea global de los cambios de la forma es a través de la “función de placa delgada” (**TPS** por sus siglas en inglés «thin plate spline»), corresponde a una función desarrollada por Bookstein (1991), que muestra la distribución de los cambios morfológicos en las imágenes analizadas. Con la proyección de la forma del denominado “espacio de Kendall” a un espacio tangente la información que describe la forma puede ser estudiada de diversas maneras, tales como análisis exploratorios: análisis de componentes principales (Principal Component Analysis **PCA**), análisis de variantes canónicas (Canonical Variate Analysis **CVA**) o análisis de deformación relativa «relative warps analysis». Comúnmente se utiliza la distancia Mahalanobis como una forma de determinar la similitud entre dos variables aleatorias multidimensionales, tiene en cuenta la correlación entre las variables aleatorias; en este caso, junto a la distancia entre Procrustes indica la similitud entre las configuraciones de landmarks para cada morfotipo utilizada para la asignación de grupos. Así también análisis estadísticos para la puesta a prueba de hipótesis, como el análisis multivariado de varianza **MANOVA**, regresiones multivariadas y otras pruebas no paramétricas son de uso común en los análisis de morfometría geométrica (Rohlf 2008; Zelditch y Fink 2004; Rohlf y Bookstein 1990).

## 2. JUSTIFICACIÓN

La amplia variabilidad de la concha del género *Argonauta* ha complicado la determinación taxonómica de las especies pertenecientes al grupo. Así también la existencia en mar abierto de estos organismos dificulta el estudio de la distribución de la variación de la concha entre sus poblaciones. Este estudio es importante ya que muestra la posibilidad de analizar la variación y distribución morfológica de estos organismos utilizando fotografías de conchas de argonautas, encontradas en distintos varamientos, con el uso de métodos de morfometría geométrica. De este modo, es posible analizar la variación intraespecífica de las especies pertenecientes al género para determinar la utilidad de la forma de la concha como carácter taxonómico. Este método también permite identificar patrones de distribución morfológica que indiquen la influencia del ambiente en la generación de la variabilidad.

## 3. OBJETIVOS

### 3.1 General.

Analizar la variación morfométrica de la concha de dos especies del género *Argonauta* recolectadas en varias localidades y años de recolección a lo largo de la costa de Baja California.

### 3.2 Particulares.

- 1) Analizar la variación intraespecífica de las conchas de *Argonauta nouryi* y *Argonauta argo*.
- 2) Determinar si existen patrones morfométricos en las especies mencionadas relacionados con la localidad y el año de recolección.
- 3) Definir los aspectos en los que difiere la morfología de la concha de los dos fenotipos de *A. nouryi*: denominados *A. cornuta* y *A. nouryi*.

## 4. HIPÓTESIS

- 1) Si el análisis muestra amplia variación intraespecífica no relacionada con patrones de distribución o relación con el desarrollo del organismo, entonces se considera la concha del argonauta como hipervariable aun en niveles espacio temporales cortos (variación anual, variación local).
  
- 2) Si existen patrones en la distribución de la variabilidad de las conchas de los argonautas relacionados con los años o localidades de recolección, entonces la variación puede deberse a plasticidad fenotípica inducida ambientalmente, ontogénica, o no ontogénica y por lo tanto reversible.
  
- 3) Si la concha de los dos morfotipos de *A. nouryi* es diferente en cuanto a tamaño, anchura o forma, además de las ornamentaciones, entonces se consideran morfologías diferenciadas y se propone que se tratan de variantes de una misma especie o poblaciones resultantes de plasticidad de desarrollo o flexibilidad fenotípica.

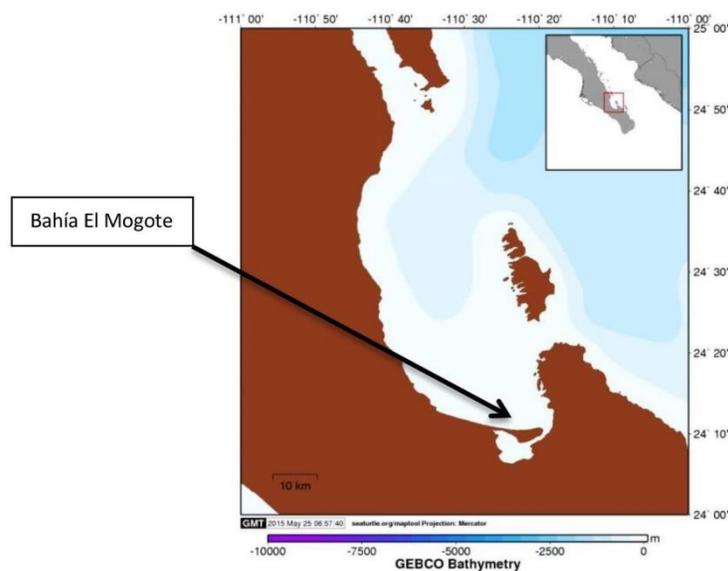
## 5. MÉTODO

### 5.1 Ejemplares.

La mayoría de los ejemplares se recolectaron en la Bahía El Mogote, La Paz Baja California Sur (Fig. 8). Posteriormente las conchas se llevaron a su respectiva colección (Tabla 1) en donde se llevó a cabo la identificación por el personal de cada colección científica.

**Tabla 1.** Ejemplares fotografiados para el análisis morfométrico.

Año	Morfotipo	Localidad	Cantidad
1982	<i>A. cornuta</i>	Bahía El Mogote, La Paz.	1
1982	<i>A. argo</i>	Bahía El Mogote, La Paz.	2
1991	<i>A. cornuta</i>	Golfo de México	1
1991	<i>A. argo</i>	Golfo de México	1
1999	<i>A. argo</i>	Bahía Agua Verde, La Paz	1
2000	<i>A. cornuta</i>	Bahía El Mogote, La Paz.	86
2000	<i>A. argo</i>	Bahía El Mogote, La Paz.	15
2000	<i>A. nouryi</i>	Bahía El Mogote, La Paz.	58
2005	<i>A. cornuta</i>	Bahía El Mogote, La Paz.	68
2005	<i>A. argo</i>	Bahía El Mogote, La Paz.	14
2007	<i>A. argo</i>	Bahía El Mogote, La Paz.	1
2008	<i>A. nouryi</i>	Bahía El Mogote, La Paz.	1
2012	<i>A. cornuta</i>	Bahía Las brisas, BCS	1
2013	<i>A. nouryi</i>	Bahía Los Ángeles, BCN	5
<b>Total de ejemplares</b>			<b>255</b>



**Figura 8.** Mapa de la Bahía El Mogote La Paz Baja California Sur.

Elaborado con la herramienta en línea **SeaTurtle Map Tool**, disponible en [www.seaturtle.org](http://www.seaturtle.org)

## 5.2 Fotografías.

Con una cámara Cannon EOSX-ti, se tomaron las fotografías de los ejemplares utilizando una base que mantuvo la cámara a una distancia de 30 cm del ejemplar. Esta distancia se utilizó constante en todos los ejemplares así como la utilización de una escala métrica. Se obtuvieron fotografías de tres vistas: ventral, dorsal y lateral de 255 conchas de argonautas. La vista ventral muestra la abertura de la concha, la vista dorsal es opuesta a la abertura y muestra el largo de la quilla y la vista lateral muestra el giro de la concha del argonauta (Fig. 1). Al final se obtuvieron 765 fotografías.

Los ejemplares fueron facilitados en varias colecciones. Se realizó una estancia en la ciudad de La Paz, Baja California Sur México en octubre del 2014. En esta ciudad se visitó el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional (**CICIMAR-IPN**) contando con la supervisión del Dr. Esteban Félix Pico y se obtuvieron fotografías de 5 especímenes: 1 propiedad del Dr. Félix Pico, 3 de la colección personal del Dr. Federico García Domínguez y 1 de la colección malacológica del **CICIMAR**. Se revisó la colección de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (**UABCS**) en donde el Dr. Carlos Cáceres facilitó un espécimen para fotografiarlo. También se fotografiaron 6 especímenes de la colección personal de la Dra. Alicia Jiménez, investigadora del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (**CIBNOR**). Además se visitó la Colección Nacional de Moluscos del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (**UNAM**) (bajo la supervisión de la Dra. Edna Naranjo) donde se obtuvieron fotografías de una concha de argonauta. También se utilizaron fotografías de dos conchas de argonautas del “Museum of Paleontology, University of California” y fotografías de 241 conchas de argonautas del “Santa Barbara Museum of Natural History” tomadas por el M. en C. Brian Urbano Alonso bajo la supervisión del Dr. Paul Valentich-Scott. Los argonautas se recolectaron e identificaron en las fechas y localidades indicadas en la tabla 1, considerando que *A. cornuta* y *A. nouryi* se determinaron como especies distintas, aunque Finn (2013), utilizando caracteres anatómicos internos, ubicó los dos fenotipos dentro de una misma especie. En este estudio se analizaron como “morfortipos” separados, debido a su distinción morfológica basada en presencia y ausencia de “cuernos”.

## 5.3 Digitalización de imágenes.

Utilizando el programa **tpsDig2** (Rohlf 2010) se digitalizaron un total de 1020 fotos, colocando landmarks en las tres vistas de los 255 ejemplares, además, se digitalizó la vista lateral con semilandmarks en los 255 ejemplares (Fig. 9). En la tabla 2 se indican a que tipo pertenecen los landmarks utilizados para la delimitación de la forma de cada una de las vistas.

**Tabla 2.** Tipo de landmarks ubicados en las fotografías de las tres vistas.

Vista	Landmarks	Tipo
Ventral	2,3, 4, 8, 9, 10, 13 y 15	1
	1, 5, 7, 11	2
	6, 12, 14	3
Dorsal	No hay	1
	2, 6, 8, 12	2
	1, 3, 4, 5, 7, 9 10, 11	3
Lateral	1,3	1
	No hay	2
	2, 4	3
	5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26	Semilandmarks

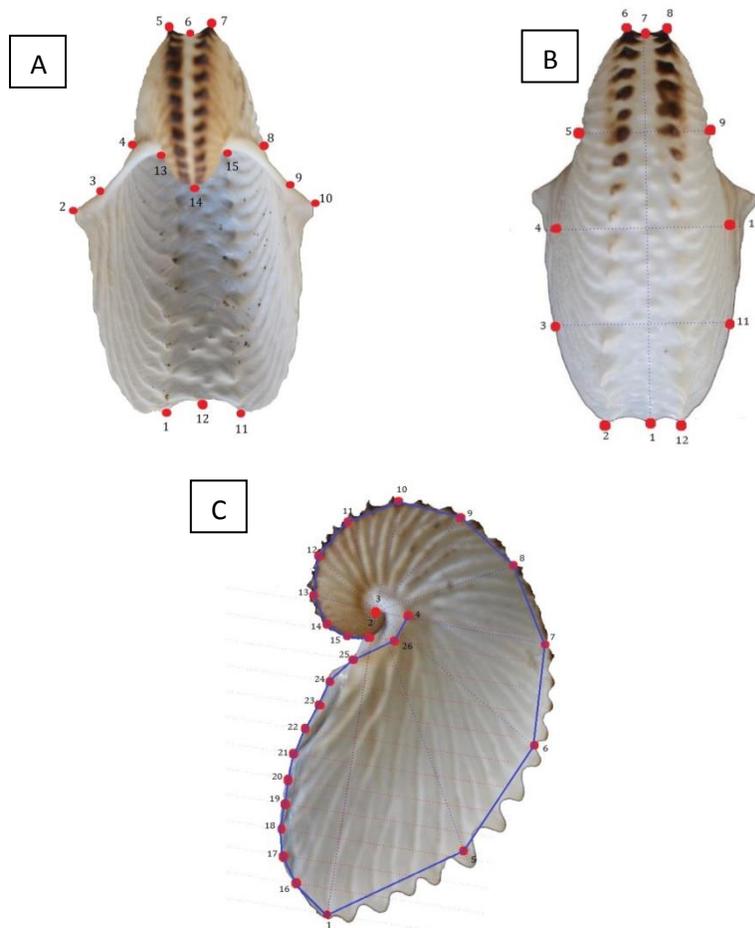
- *Vista ventral:* Se colocaron los siguientes 15 landmarks (Fig. 9A):

- 1 Tubérculo inferior de la quilla izquierda
- 2 Punta del cuerno izquierdo
- 3 Flexión del cuerno izquierdo
- 4 Inicio del cuerno izquierdo
- 5 Tubérculo superior de la quilla izquierda
- 6 Punto medio superior
- 7 Tubérculo superior de la quilla derecha
- 8 Inicio del cuerno derecho
- 9 Flexión del cuerno derecho
- 10 Punta del cuerno derecho
- 11 Tubérculo inferior de la quilla derecha
- 12 Punto medio inferior
- 13 Intersección izquierda interna del giro y la abertura
- 14 Punto extremo del giro
- 15 Intersección derecha interna del giro y la abertura

- *Vista dorsal:* Se colocaron doce landmarks (Fig. 9B).

Para ubicar los landmarks en posición simétrica se utilizó el programa **MakeFan8 Win** (Sheets 2006) con el cual se trazó una figura predeterminada de cinco líneas transversales, así se ubicaron y colocaron seis landmarks alrededor del cuerpo de la concha (landmarks: 3, 4, 5 y 9, 10, 11), los otros cuatro landmarks se colocaron en los dos tubérculos superiores de la quilla (6 y 8) y los dos tubérculos inferiores de la quilla (2 y 12) (Fig. 9B). Los landmarks 1 y 7 se ubicaron en el punto medio inferior y superior de la quilla respectivamente.

- *Vista lateral*: Se digitalizó con landmarks y semilandmarks usando el programa **MakeFan8 Win** (Sheets 2006) con el cual se marcaron dos abanicos sobre las fotografías, uno para ubicar semilandmarks a lo largo del contorno exterior de la concha para observar la extensión del giro y otro para ubicar semilandmarks en el contorno de la abertura para observar si hay variación en el tamaño de esta (Fig. 9C). En total, se colocaron 26 puntos del siguiente modo: dos curvas con once semilandmarks cada una, tres puntos auxiliares delimitando las curvas y un landmark al final del primer giro interno de la concha: Los puntos 1 y 2 son puntos auxiliares que delimitan la curva del contorno exterior de la concha, los puntos 5 al 15 son semilandmarks en esta curva. Los puntos 1 y 4 son puntos auxiliares que delimitan la curva del contorno de la abertura, los puntos 16 al 26 son semilandmarks en esta curva; por último el punto 3 es un landmark al final del primer giro interno de la concha (Fig. 9C). En un segundo archivo extensión *tps* de la vista lateral de todas las conchas, se colocaron landmarks sobre las mismas ubicaciones obtenidas con **MakeFan8 Win** (Sheets 2006) para poder realizar un **TPS** con el programa **tpsRelw** (Rohlf 2003) y obtener gradilla de deformación de la vista lateral (Anexo).



**Figura 9.** Landmarks y semilandmarks utilizados en el análisis de morfometría geométrica de las 2 especies. A, ventral; B, dorsal; C lateral.

#### 5.4 Análisis con morfometría geométrica.

##### *-Imagen consenso:*

Para la obtención de una imagen consenso o promedio de cada conjunto de datos, se utilizó el método de “superposición de Procrustes” el cual permite superponer de manera óptima todas las configuraciones de landmarks, dejando a la vista las diferencias entre todos los ejemplares (Torcida et al. 2012). Se obtuvo una imagen consenso o promedio para cada una de las 3 vistas de las conchas. Para las vistas ventral y dorsal se utilizó el programa **MorphoJ** (Klingenberg 2011). Para la vista lateral, el programa **SemiLand**, integrado en el programa **CoordGen8** (Sheets 2006).

##### *-Variación intraespecífica:*

Para analizar la variación que los morfotipos pueden presentar, se juntaron todos los ejemplares del mismo morfotipo, independientemente de la fecha de recolección y localidad, en una base de datos. Con ella se realizó la superposición de Procrustes con las configuraciones de landmarks de las conchas fotografiadas.

Se utilizó la **TPS** y un **PCA** para visualizar la deformación de la imagen consenso, el programa **MorphoJ** (Klingenberg 2011) para realizar el **PCA** de las vistas ventral y dorsal y el programa **PCAGen 8** (Sheets 2006) para el **PCA** de los semilandmarks en la vista lateral. Por último se utilizó el programa **tpsRelw** (Rohlf 2003) para todos los **TPS** (Anexo).

##### *-Relación del tamaño con la forma:*

Al realizar la superimposición de Procrustes se calculó el tamaño del centroide (distancia de los landmarks al punto de gravedad de la figura). Para determinar si existe relación entre el tamaño de la concha y la forma de ella, se realizó una regresión lineal utilizando el logaritmo del tamaño del centroide como variable independiente contra la configuración de landmarks como variable dependiente. El manual del **MorphoJ** (Klingenberg 2011) indica que es recomendable utilizar el logaritmo del tamaño del centroide para resaltar las diferencias entre individuos cuando no sean completamente evidentes.

Se utilizó el programa **MorphoJ** (Klingenberg 2011) para realizar la regresión las vistas ventral y dorsal y el programa **tpsRegr** (Rohlf 2003) para la vista lateral ya que esta vista contiene semilandmarks y **MorphoJ** (Klingenberg 2011) no analiza semilandmarks.

*-Distribución morfológica espacial y temporal:*

*Espacial:* Para determinar si hay diferencias en la forma de las conchas recogidas en distintas localidades, se realizaría un **CVA** para cada vista para medir la distancia morfométrica entre las conchas de estas localidades. Sin embargo no hubo datos suficientes para realizar este análisis.

*Temporal:* Para calcular diferencias en la morfología de las conchas recogidas en distintos años, se realizó una prueba de **F** con el programa **TwoGroup 8Win** (Sheets 2006). Las fechas de recolección de ejemplares que se contrastaron fueron:

<b>Morfotipo</b>	<b>Año</b>	<b>No de individuos</b>		<b>Año</b>	<b>No de individuos</b>
<i>A. cornuta</i>	2000	86		2005	68
<i>A. nouryi</i>	2000	58	<b>VS.</b>	2013	5
<i>A. argo</i>	2000	15		2005	14

Estas fueron las únicas muestras con número ejemplares adecuado para obtener resultados significativos.

*-Variación entre los fenotipos de A. nouryi:*

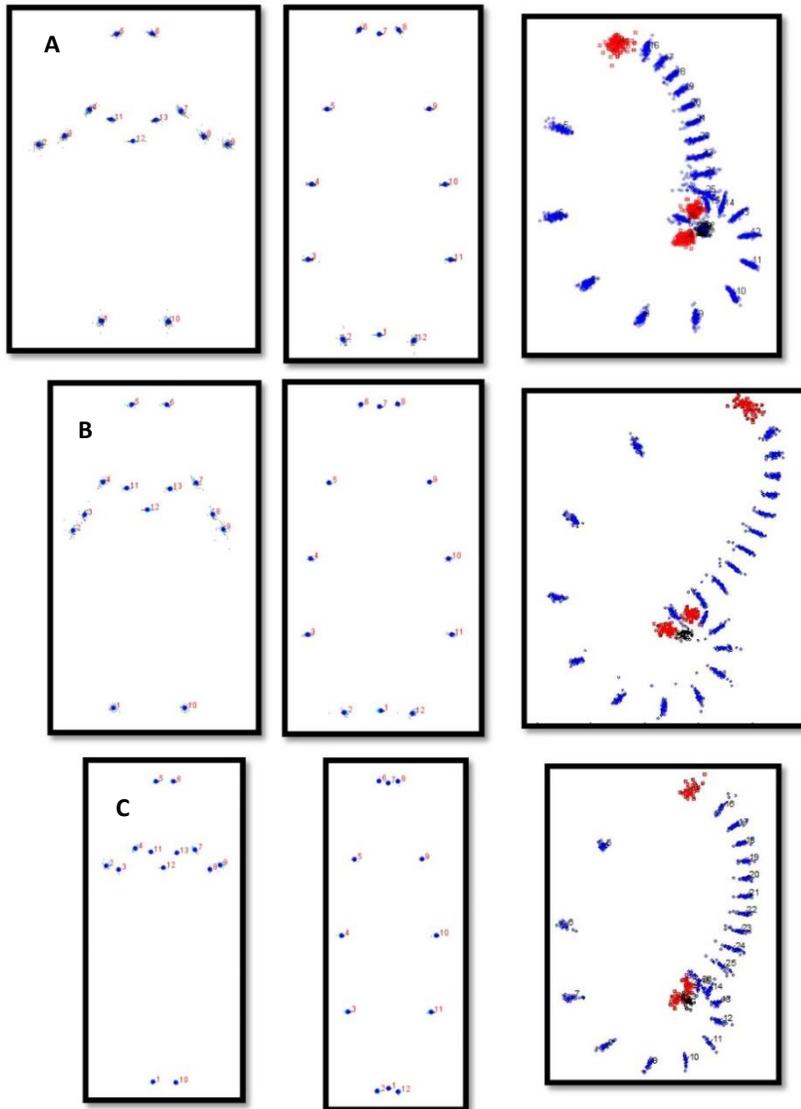
Se utilizó un **CVA** para determinar si existen diferencias en las tres vistas de la concha de los dos fenotipos de *A. nouryi*, en el que también se incluyó a *A. argo* como referencia. Se utilizó el programa **MorphoJ** (Klingenberg 2011) para el análisis de las vistas ventral y dorsal y el programa **CVAGen8Win** (Sheets 2006) para el **CVA** con semilandmarks de la vista lateral.

## 6. RESULTADOS

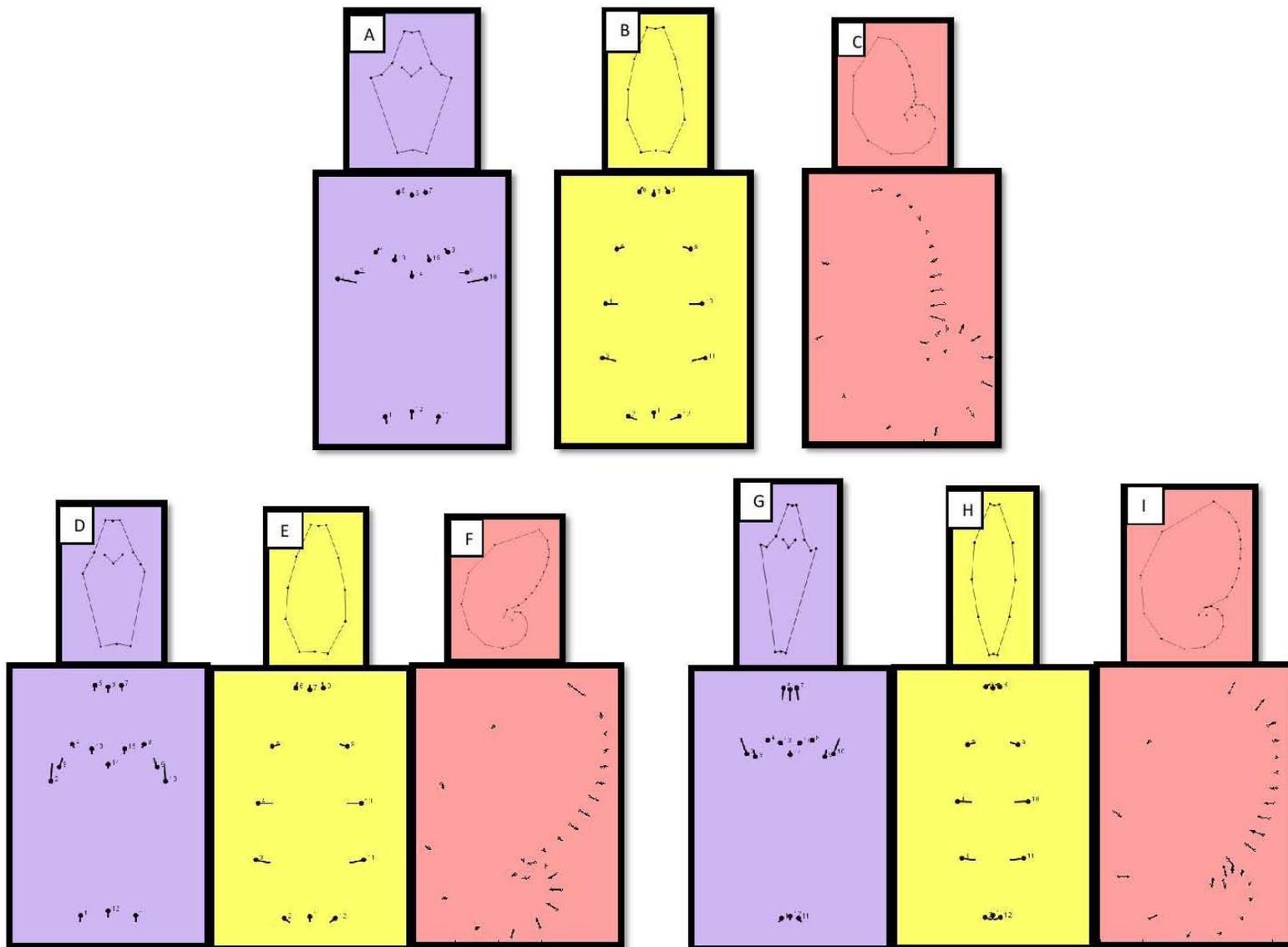
### 6.1 Variación intraespecífica.

Se utilizó el método de superposición de Procrustes para alinear las configuraciones de landmarks de las imágenes de cada morfotipo, con base en estas, se realizaron los análisis posteriores (Fig 10).

Se obtuvieron figuras consenso de las tres vistas de los tres morfotipos y después se realizó el **PCA** el cual resalta la variación presente en toda la muestra (Fig. 11).



**Figura. 10.** Superposición de Procrustes de las tres vistas de los tres morfotipos: A) *A. cornuta*, B) *A. nouryi*, C) *A. argo*.



**Figura 11.** Figura consenso y gráfica del PCA de las tres vistas de los tres morfotipos de argonautas. A, B y C pertenecen a las vistas ventral, dorsal y lateral respectivamente del morfotipo *A. cornuta*; D, E y F a las del morfotipo *A. nouryi*; y G, H e I pertenecen a las del morfotipo *A. argo*.

**Tabla 3.** Descripción del PCA de los tres morfotipos analizados con los principales sitios de variación en las tres vistas (ventral, dorsal y lateral).

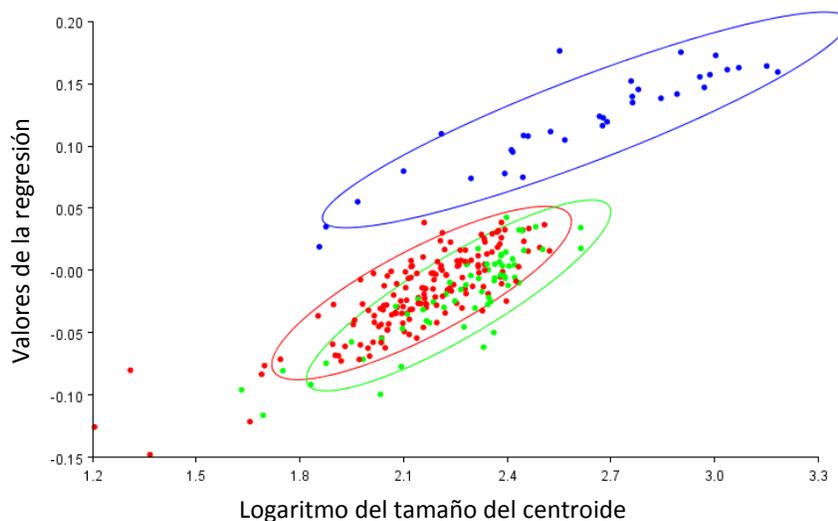
Vista	Ventral			Dorsal			Lateral		
Morfotipo	Zona de variación	Landmarks	Dirección de la deformación	Zona de variación	Landmarks	Dirección de la deformación	Zona de variación	Landmarks o semilandmarks	Dirección de la deformación
<i>A. cornuta</i>	Cuernos	2 y 10	Afuera hacia adentro	Anchura de la concha	3, 4, 5 del lado izquierdo y 9, 10, 11 del lado derecho	Afuera hacia adentro, más ancha en la zona de la abertura y más estrecha hacia el giro	Contorno de la abertura	22 al 26	Afuera hacia adentro
	Quilla	1 y 11	Adentro hacia afuera dirigiéndose al centro de la concha.		Contorno exterior del giro	10 al 15	Adentro hacia afuera		
<i>A. nouryi</i>	Cuernos	2 y 10	Adentro hacia afuera	Anchura de la concha	3, 4, 5 del lado izquierdo y 9, 10, 11 del lado derecho	Afuera hacia adentro, más ancha en la zona de la abertura y más estrecha hacia el giro	Contorno de la abertura	20-23	Adentro hacia afuera
	Quilla	1 y 11	Adentro hacia afuera hacia abajo		Contorno exterior del giro	15 al 18	Afuera hacia adentro		
<i>A. argo</i>	Cuernos	2 y 10	Adentro hacia afuera	Anchura de la concha	3, 4, 5 del lado izquierdo y 9, 10, 11 del lado derecho	Afuera hacia adentro, homogéneo a lo largo de la concha	Contorno de la abertura	22 al 26	Afuera hacia adentro
	Quilla	1 y 11	Adentro hacia afuera alejándose del centro de la concha.		Contorno exterior del giro	6,7 y 8	Afuera hacia adentro		

## 6.2 Relación del tamaño con la forma.

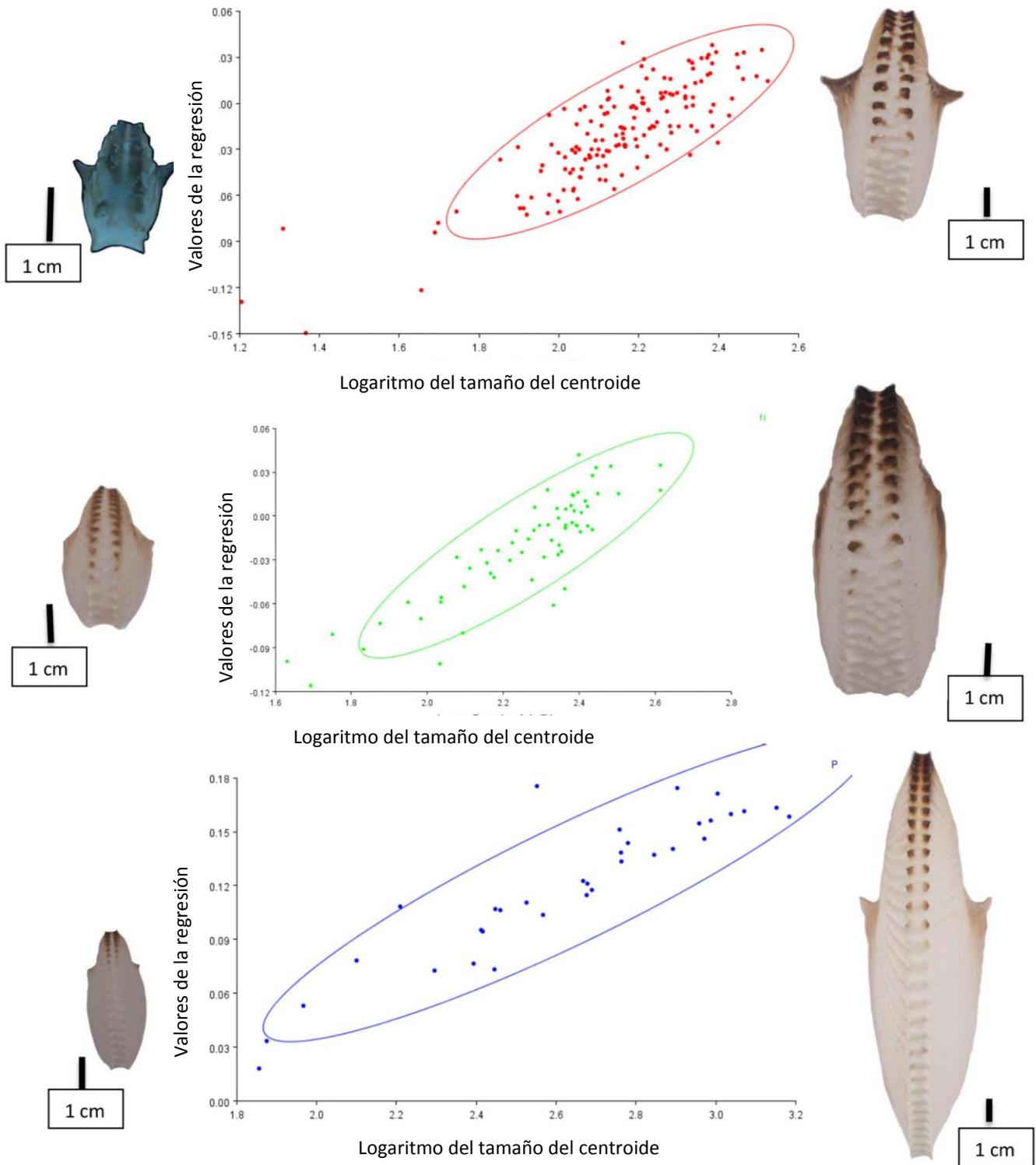
La regresión del tamaño de la concha con la forma mostró resultados significativos en un pequeño porcentaje de la muestra en las vistas ventral y lateral de los tres morfotipos (Tabla 4). En cambio, en la vista dorsal que es en la que se observa el ancho de la concha, resultó un alto porcentaje explicado por la regresión en la muestra de los tres morfotipos, (Tabla 4). En los tres morfotipos se observa que el ancho disminuye a medida que la concha aumenta de talla. Además, la regresión muestra que *A. argo* es claramente la concha más grande; *A. cornuta* y *A. nouryi* son de tamaño similar.

**Tabla 4.** Resultados de la regresión que muestra la relación del tamaño con la forma de la concha realizada en los tres morfotipos. La correlación es significativa (\*) para el porcentaje señalado.

Morfotipo	Vista	Porcentaje de la variación explicada	P
<b>A. cornuta</b> 157 individuos	Ventral	5.63%	<.0001
	Dorsal	46.96%	<.0001*
	Lateral	4.43%	<.0001
<b>A. nouryi</b> 64 individuos	Ventral	16.67%	<.0001
	Dorsal	58.06%	<.0001*
	Lateral	11.33%	0.0149
<b>A. argo</b> 34 individuos	Ventral	25.12%	<.0001
	Dorsal	76.47%	<.0001*
	Lateral	30.44%	<.0001



**Figura 12.** Muestra la correlación del tamaño con la forma de la vista dorsal de los tres morfotipos. *A. cornuta* rojo, *A. nouryi* verde y *A. argo* azul.



**Figura 13.** Correlación que describe el tamaño con la forma de los ejemplares en la vista dorsal de los tres morfotipos.

### 6.3 Distribución morfológica temporal y espacial.

*Por localidad de recolección.*

No fue posible calcular diferencias en la forma para los datos agrupados por localidad debido a la desigualdad de muestras obtenidas. La mayoría de especímenes se recolectaron en distintas fechas en la bahía el Mogote, La Paz Baja California Sur y se recolectaron pocas en otra localidad (Tabla 1).

*Por fecha de recolección.*

Los resultados de la prueba **F** realizada se muestran en la tabla 5. En todas las vistas, la forma de la concha fue distinta con excepción de la vista dorsal de *A. nouryi*.

**Tabla 5** Resultados de la prueba de **F** de las muestras colectadas en dos fechas distintas para cada morfotipo. **DEM**= Distancia entre medias.

Morfotipo	Años	Vista	F	DEM	P
<i>A. cornuta</i>	2000	Ventral	5.59	0.0308	0.0100*
	vs	Dorsal	5.24	0.0155	0.0100*
	2005	Lateral	1.65	0.0116	0.1300
<i>A. nouryi</i>	2000	Ventral	4.27	0.0759	0.0100*
	vs	Dorsal	0.3	0.0171	0.5300
	2013	Lateral	2.90	0.0370	0.0100*
<i>A. pacifica</i>	2000	Ventral	16.58	0.0961	0.0100*
	vs	Dorsal	4.41	0.0337	0.0300*
	2005	Lateral	7.86	0.0545	0.0100*

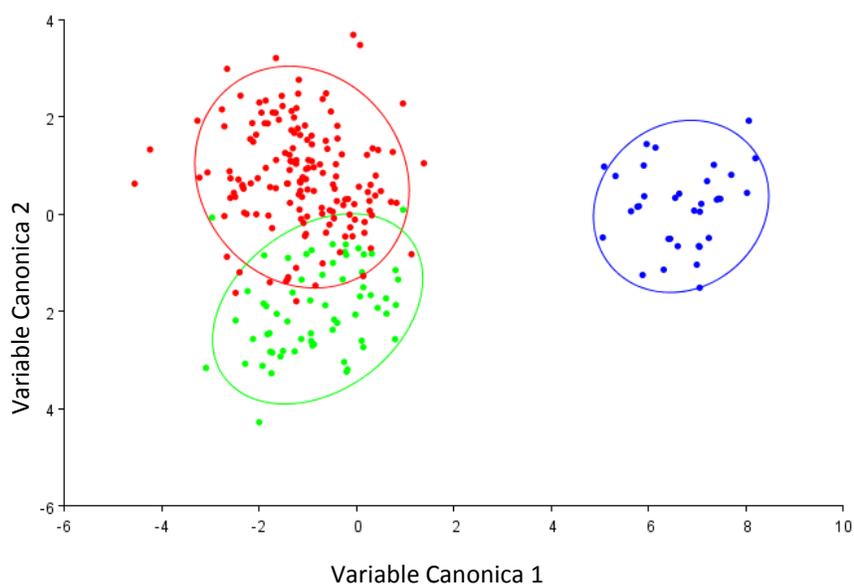
### 6.4 Variación entre los fenotipos de *A. nouryi*.

Los resultados del análisis canónico de varianza (**CVA**) indican que *A. nouryi* y *A. cornuta*, están parcialmente diferenciados en las vistas de la apertura y la vista lateral que es donde se observan las ornamentaciones (Fig.14 y Fig. 16), esto era de esperarse ya que, en el caso de estos dos morfotipos, la asignación taxonómica se realizó con base en la presencia o ausencia de los ornamentos laterales “cuernos”. En cambio la vista dorsal, que es donde se observa el ancho de la concha, es idéntico en el caso de *A. nouryi* y *A.*

*cornuta*, es decir la diferenciación solo ha ocurrido en los cuernos y no en la complejión general de la concha(Fig. 15). Para el CVA, se incluyó *A. argo* para tener una referencia.

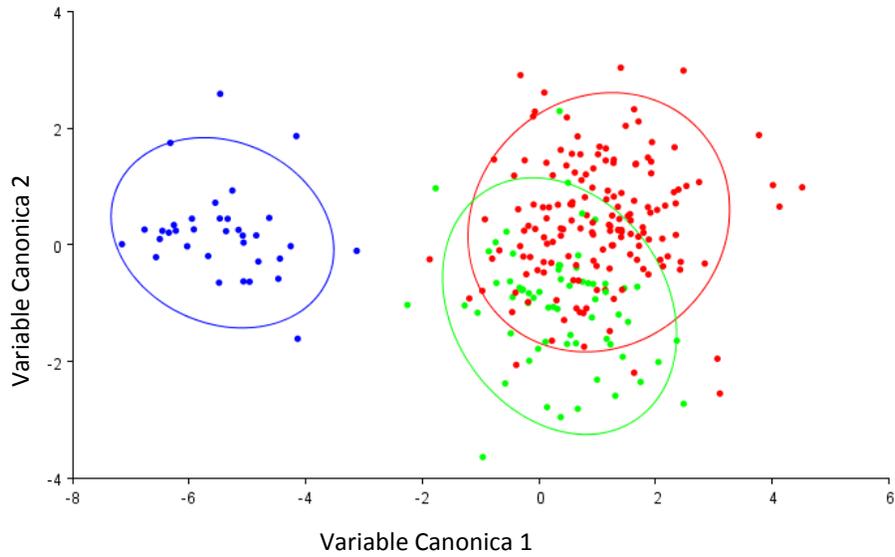
**Tabla 6.** Resultados del CVA de las tres vistas: ventral, dorsal y lateral. La distancia Mahalanobis y la distancia de Procrustes indican similitud entre morfotipos.

Vista	Morfotipo	Morfotipo		Estadísticos
		<i>A. nouryi</i>	<i>A. cornuta</i>	
Ventral	<i>A. nouryi</i>	X	2.7293	Mahalanobis
			0.0954	Distancia de Procrustes
	<i>A. argo</i>	<.0001*	7.7538	Mahalanobis
			0.2160	Distancia de Procrustes
			<.0001*	P
Dorsal	<i>A. nouryi</i>	X	1.5814	Mahalanobis
			0.0119	Distancia de Procrustes
	<i>A. argo</i>	<.0001*	5.9156	Mahalanobis
			0.1470	Distancia de Procrustes
			<.0001*	P
Lateral	<i>A. nouryi</i>	X	2.531052	Mahalanobis
			0.034706	Distancia de Procrustes
	<i>A. argo</i>	0.009*	5.635462	Mahalanobis
			0.094118	Distancia de Procrustes
			0.009*	P



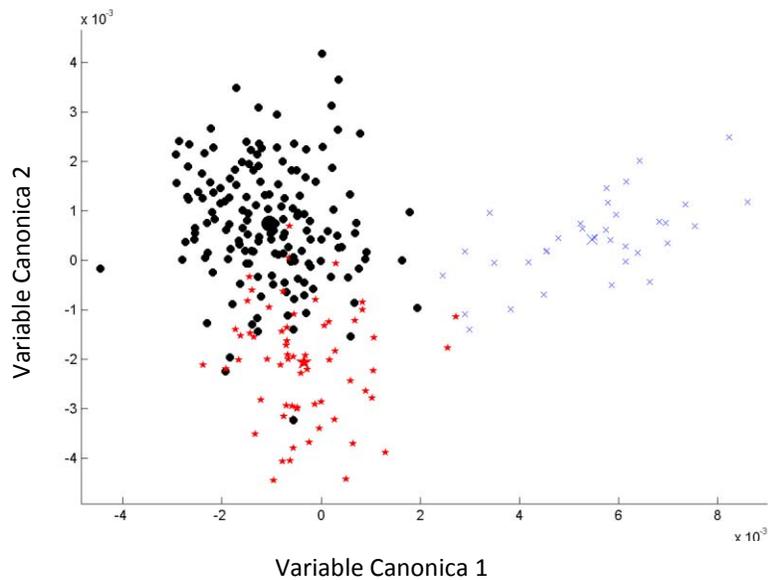
**Figura 14.** Grafica del CVA vista ventral. Rojo: *A. cornuta*; Verde: *A. nouryi*; Azul: *A. argo*.

La vista ventral de *A. cornuta* y *A. nouryi* están en parte sobrepuestas, *A. argo* en cambio es completamente distinta (Fig14).



**Figura 15.** Resultados del CVA que muestra la vista Dorsal de *A. cornuta* (rojo), *A. nouryi* (verde) y *A. argo* (azul).

En la vista dorsal, *A. cornuta* y *A. nouryi* están casi completamente sobrepuestas. La distancia de Procrustes entre estos dos morfotipos no es significativa por lo que pertenecen a un mismo grupo. *A. argo* es distinta a los otros dos morfotipos.



**Figura 16.** Grafica del CVA vista lateral. Negro: *A. cornuta*; Rojo: *A. nouryi*; Azul: *A. argo*.

## 7. DISCUSIÓN

### a) Variación intraespecífica.

La concha de los argonautas es una estructura con amplia variación intraespecífica. Esta condición de hipervariabilidad puede ser originada por factores genéticos o inducida ambientalmente, además los argonautas pueden reparar la concha si es dañada o repararla completamente, lo que también puede generar variación entre los individuos (Finn 2013).

Las ornamentaciones laterales “cuernos” y la “quilla” son las regiones con más variación en la vista ventral de la concha. Los “cuernos” se encuentran presentes en los tres morfotipos, en *A. cornuta* son más largos, en *A. nouryi* son chatos y en *A. argo* son cortos y más puntiagudos. En cuanto a *A. cornuta* y *A. nouryi*, morfotipos separados por la presencia o ausencia de cuernos respectivamente, se ha establecido con base en caracteres del cuerpo blando que son la misma especie, por lo que la presencia de estos dos morfotipos podría ser una variación natural dirigida por factores genéticos, y por lo tanto hereditarios ya que, como se discute más adelante, los cuernos no tienen relación con el tamaño. Además según la muestra, ningún morfotipo es dominante sino que se encuentran en proporciones similares, entonces, la presencia de estos dos morfotipos es más probable que se asocie a la presencia de variantes genéticas, que a la acción de presiones ambientales. En *A. argo* la variación intraespecífica es menor y la relación con el tamaño es más importante que en los morfotipos anteriores. En cuanto a la quilla, esta es similar en las tres conchas.

El análisis de morfometría geométrica muestra que los caracteres variables no se presentan aislados sino que muchas veces la variación de un carácter implica la variación de otro, este fenómeno lo llamó Darwin variación correlativa. La gráfica del “Thin Plate Function” (Anexo) muestra cómo algunos de los ejemplares tienen “cuernos” largos y “quilla” prominente; otros individuos tienen “cuernos” cortos y “quilla” chata; finalmente también hay individuos con una combinación en la variación de estas características. Es decir, la elongación o acortamiento de una ornamentación no necesariamente implica la de la otra aunque, estas dos ornamentaciones, pueden estar variando al mismo tiempo con respecto a la figura consenso. Esto es cierto para los tres morfotipos.

El PCA de la vista lateral muestra que el tamaño del giro puede ser más extenso o reducido (Fig. 11 C, F, I); sin embargo, es muy poca la variación relacionada con la extensión del giro, la principal fuente de variación en esta vista se encuentra en la

elongación de las ornamentaciones laterales ubicadas en el borde de la abertura. Las elongaciones en las ornamentaciones de la concha pueden ser consecuencia de la presión ocasionada por depredación, pueden haber sido seleccionadas como protección en caso de choque contra objetos sólidos o también como estabilizadores de la flotabilidad. Estas mismas explicaciones han sido propuestas para las ornamentaciones de las conchas en ammonites (Ward 1981). Lo anterior contrasta con los nautilus, que han tenido persistencia en la morfología de su concha a través de su historia (Ward 1980), pues esta consistencia de forma ha sido interpretada como una consecuencia directa de la selección adaptativa para su ambiente y modo de vida (Ayyasami 2009).

Un reto para los animales con existencia pelágica es la habilidad para controlar y mantener la posición vertical dentro de la columna de agua. Algunos animales pelágicos obtienen ventajas energéticas flotando neutralmente, así no gastan energía constantemente en enderezar el peso del cuerpo (Voight 1997). Argonautas hembras cautivas muestran varios grados de flotabilidad utilizando la burbuja de aire contenida en su concha (Fig. 3) (Finn y Norman, 2010). Es posible que en argonautas, la variación morfológica intraespecífica se relacione con el mantenimiento de la flotabilidad neutral durante el nado y así explicar la variación de las ornamentaciones dentro de la población con los problemas y factores que cada individuo enfrenta para mantenerse flotando en el ambiente pelágico: peso del cuerpo blando, tamaño de la puesta, edad, o atracción sexual ya que las hembras argonautas tienen múltiples cópulas y es común que se encuentren varios hectocótilos dentro de una hembra, además el tamaño de la concha puede influir el tamaño de la puesta.

Por otro lado, la determinación taxonómica de los argonautas, durante muchos años, se ha hecho con base en los caracteres conchiliológicos y se ha utilizado la morfometría tradicional como herramienta metodológica para llevar a cabo estas identificaciones. Una de las consecuencias del uso de la morfometría tradicional en una concha con amplia variación intraespecífica, es que al utilizar medidas discretas en partes o regiones de la estructura, se generan descripciones incompletas y a veces ambiguas de las conchas que designan las especies y con ello mucha confusión al momento de realizar la determinación.

Las descripciones a través de caracteres discretos son usadas comúnmente en claves taxonómicas y funcionan para muchos otros moluscos, en particular esto es cierto para grupos de gasterópodos, sin embargo aún en gasterópodos las delimitaciones taxonómicas pueden ser inciertas debido a la plasticidad que las conchas pueden exhibir en determinados ambientes (Urbano 2011).

Se han utilizado múltiples sinonimias de especie en argonautas debido a la amplia variabilidad intraespecífica que presentan en su concha, también su amplia distribución global contribuye al uso de varias asignaciones, por ejemplo *A. pacifica* es la sinonimia más comúnmente usada para *A. argo* cuando es encontrada en costas de océano Pacífico (Finn 2013). Por lo tanto se acepta la hipótesis 1: se confirma que la concha de los argonautas presenta una amplia variación intraespecífica en las especies estudiadas.

#### **b) Relación del tamaño con la forma.**

Los argonautas juveniles son pequeñas réplicas del adulto con los brazos cortos y todos con la misma igual longitud, las hembras no tienen concha al inicio de sus vidas, sino hasta la madurez sexual cuando comienzan a fabricarla una vez se han diferenciado sus primeros brazos dorsales (Sukhsangchan 2007). Permanecen su vida entera en la columna de agua, son continuos reproductores y siguen creciendo aun después de alcanzada la madurez sexual y después de las continuas reproducciones (Franco-Santos *et al.* 2014; Finn 2013; Walker 2000).

Al realizar una correlación entre el tamaño de la concha y la forma no se obtuvieron resultados significativos en la vista ventral, en esta vista se muestran las ornamentaciones laterales “cuernos” y la “quilla” (Tabla 4). Esto indica que las ornamentaciones se desarrollan independientemente del tamaño o la edad que tenga la hembra argonauta. En la vista lateral, tampoco se obtuvo una relación de dependencia entre la extensión del giro y el tamaño de la concha (Tabla 4). Esos resultados indican que la variación en estas vistas de la concha es un carácter debido a la constitución genética individual o es consecuencia de la modificación morfológica originada por influencia del ambiente más que ser una consecuencia directa del desarrollo en los argonautas.

En la vista dorsal, en la que se muestra el ancho de la concha, se observó una relación significativa de dependencia entre el tamaño y la forma de la concha; esta relación se da en el 46.96% de la muestra para *A. cornuta*; el 58.06% para *A. nouryi*; y 76.47% para *A. argo* (Tabla 4). Se observa que a medida que aumenta el tamaño de la concha el ancho disminuye, esto es similar en los tres morfotipos (fig. 12), lo que parece indicar que la variación está determinada por los requerimientos del individuo para mantener su flotabilidad neutral, el ancho puede compensar el tamaño pequeño de la concha para así balancear al argonauta en el nado horizontal.

La regresión en la que se integran los tres morfotipos muestra claramente que *A. argo* es en promedio el morfotipo de mayor tamaño y los morfotipos *A. cornuta* y *A. nouryi* están casi completamente sobrepuestos en cuanto a talla (Fig. 12), indicando mediante el uso exclusivo de caracteres conquiliológicos que son la misma especie.

### c) Distribución morfológica temporal y espacial.

-*Por localidad de recolecta*: La cantidad de ejemplares obtenidos no fue suficiente para poder realizar comparaciones morfométricas entre las playas donde se recolectaron las conchas. Sin embargo es relevante mencionar que en la bahía El Mogote, La Paz, Baja California Sur, donde se recolectaron la mayoría de los ejemplares, se ven varamientos masivos de organismos vivos y conchas vacías de las dos especies de argonautas: *A. argo* y *A. nouryi*, en los meses donde la precipitación es más abundante, ocurren en diciembre y enero, prolongándose hasta febrero y marzo.

También es importante destacar que en el 2013 ocurrió un varamiento masivo de argonautas en la reserva de la biosfera Bahía de Los Ángeles Ensenada, Baja California, del cual se obtuvieron fotos de cinco individuos, no existen publicaciones científicas sobre este varamiento; sin embargo, hasta donde sabemos no habían ocurrido varamientos en este sitio desde hace 50 años (Com. Pers. Dra. Alicia Jiménez, investigadora en el **CIBNOR**).

Al respecto de la distribución regional de la variación, es posible que la amplia distribución geográfica de los argonautas pueda inducir la flexibilidad fenotípica y adaptación genotípica de las especies para persistir en diversas regiones del océano cambiante, como lo propone Wolfe (2012) para *A. hians*.

- *Por fecha de recolección*: La morfología de las conchas comparadas entre distintos años de recolecta es distinta en al menos dos vistas para cada uno de los tres morfotipos analizados (Tabla 5). Los ejemplares facilitados permitieron contrastar dos años para cada morfotipo.

La diversidad de tamaños de conchas en la muestra sugiere que el desarrollo ontogénico de los ejemplares y la producción de su concha no ocurrieron a la par en todos los individuos del mismo año. No contamos con información que nos indiquen las presiones ambientales bajo las cuales se llevó a cabo la producción de la concha en el ambiente pelágico, tampoco hay una distinción puntual en las conchas que este más desarrollada o reducida en algún año de recolecta, sin embargo el análisis indica que existe diferenciación en la morfología general de la concha entre las muestras, es decir, las poblaciones son diferentes morfológicamente y con ello se puede sugerir que no están sobrepuestas temporalmente, y probablemente se desarrollaron bajo distintas condiciones ambientales. Con base en estos resultados se puede aceptar parcialmente la hipótesis 2: hay factores temporales que dirigen la variación de los individuos pero no se puede afirmar que las diferencias regionales promueven variación en la concha de los argonautas.

#### d) Variación entre los fenotipos de *A. nouryi*.

Finn (2013) realizó una revisión de la anatomía interna y del cuerpo blando de los argonautas con la finalidad de esclarecer las confusiones taxonómicas del grupo, en este estudio concluyó que solo existen cuatro especies en el género *Argonauta* de las cuales solo dos llegan a las costas de México *A. argo* y *A. nouryi*.

*A. nouryi* presenta dos morfotipos: *A. nouryi* y *A. cornuta*, los cuales históricamente se les ha tratado como a especies separadas. Los resultados del análisis de variación canónica (CVA) o análisis discriminante, establecen sí el conjunto de variables morfométricas de las conchas, en tres vistas analizadas, pueden distinguir entre los grupos taxonómicos (Tabla 6). El CVA mostró diferencias en la vista ventral entre los dos morfotipos de *A. nouryi*, esto era de esperarse ya que la diferencia más evidente que ha separado a los morfotipos ha sido la elongación de los “cuernos” en *A. cornuta* a diferencia de *A. nouryi* que tiene los “cuernos” chatos (Tabla 6 Fig. 14). La distancia morfométrica en la vista dorsal no resultó significativa lo cual indica que no hay diferenciación entre los dos morfotipos, el ancho de la concha es igual así como la extensión de la “quilla” (Fig. 15). Por último, la distancia en la vista lateral de la concha sí resultó significativa entre los dos morfotipos (Fig. 16). La diferenciación en la vista lateral parece seguir la elongación de los “cuernos” ya que afectan el contorno de la apertura.

La diferenciación morfológica entre los dos morfotipos no es completa ya que únicamente son las elongaciones de los “cuernos” las que determinan si pertenece a un fenotipo o a otro, la determinación taxonómica se ha llevado a cabo entonces solo con base en la presencia o ausencia de esta ornamentación la cual no es suficiente para aseverar que sean especies distintas sin la revisión del cuerpo blando. Con base en este resultado se rechaza la hipótesis 3 que propone la existencia de una variante claramente diferenciada dentro de la especie *A. nouryi*, es decir: *A. cornuta* es una sinonimia usada arbitrariamente para denominar individuos con “cuernos” de *A. nouryi*.

## 8. CONCLUSIONES:

1. Se detectó una amplia variación intraespecífica en la morfología de los tres morfotipos analizados, la variación se presenta principalmente en el ancho, las ornamentaciones y el lugar del giro.
2. El tamaño de la concha no está relacionado con la presencia y extensión de las ornamentaciones pero el ancho disminuye a medida que la concha es más grande. Es posible que la variación intraespecífica se deba a adecuaciones que el argonauta utiliza para mantener la flotabilidad neutral dependiendo de los retos y requerimientos individuales como peso del cuerpo blando o tamaño de la puesta.
3. A pesar de que no existen variaciones puntuales o caracteres discretos en la concha que sean distintos entre los distintos años de recolecta, las muestras de las distintas poblaciones mostraron diferenciación en la morfología general de la concha, esto sugiere que las generaciones probablemente no estén sobrepuestas y que esta variación probablemente se deba a respuestas ontogénicas inducidas ambientalmente o a diferencias genéticas.
4. La diferenciación entre fenotipos de *A. nouryi* es parcial, en la vista dorsal se observa que las conchas son idénticas, históricamente la determinación taxonómica se ha dado con base en la presencia o ausencia de “cuernos” en la concha. Sin embargo los resultados de este estudio indican que esto no es suficiente para denominar a *A. cornuta* como una variante de *A. nouryi*, utilizando la concha como referencia. A partir de los resultados de este estudio se propone que *A. cornuta* y *A. nouryi* son la misma especie con dos fenotipos diferenciados por factores probablemente genéticos.

**Perspectivas y consideraciones:** Esta tesis se realizó con ejemplares recogidos en distintos varamientos a lo largo de la costa de Baja California. Para poder determinar patrones ontogénicos es necesario realizar muestreos con lances oblicuos en la superficie pelágica donde se tomen datos ambientales. Así también, para calcular la estructura genética en las poblaciones y su correlación con la morfometría geométrica es necesario obtener DNA del cuerpo blando en muestreos en altamar o recolectas en varamientos donde también se halla recuperado el cuerpo blando. Por último, para poder determinar si *A. nouryi* y *A. cornuta* mantienen distancia genética, si son especies distintas o si están especiando es necesario obtener datos moleculares para poder hacer análisis filogenéticos que ayuden a resolver los conflictos taxonómicos en los argonautas.

## 9. BIBLIOGRAFÍA

- Abitia Cárdenas, L., D. Arizmendi Rodríguez, N. Gudino González y F. Galvan Magana, 2010. Feeding of blue marlin *Makaira nigricans* off Mazatlan, Sinaloa, Mexico. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 38(2). pp.281–285.
- Appeltans, W., 2012. The magnitude of global marine species diversity. *Current biology : CB*. 22(23), pp.2189–202.
- Ayyasami, R. y W. Krishnan, 2009. Ontogenetic change and intra-specific variation of shell morphology in the cretaceous nautiloid ( Cephalopoda , mollusca ) *Eutrephoceras clementi*. *Paleontological Society*. 83(3), pp.365–378.
- Bandel , K. y Boletzky, 1979. A comparative study of the structure, development and morphological relationships of chambered cephalopod shells. *The Veliger*. (21), pp.313–354.
- Benton, M.J., 1996. On the nonprevalence of competitive replacement in the evolution of tetrapods. En Jablonski and J. Lipps, eds. *Evolutionary Paleobiology*. Univ. Chicago Press. pp. pp. 185–210.
- Boletzky, P. R. y S. V. Boyle, 2003. Biology of early life stages in cephalopod molluscs. *Advances in Marine Biology*. (44) pp.143–203.
- Bookstein, F.L., 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Boyle, P. y P. Rodhouse, 2005. *Cephalopods: Ecology and Fisheries*, Oxford: Blackwell Science. 551p.
- Brusca, R., 2003. *Invertebrate zoology* 2E ed. S. Associates, ed. 936 p.
- Castillo, Estrada G., 2015. en prep. Estructura comunitaria de la clase Cephalopoda Cuvier, 1797 (Phylum Mollusca) en el mar territorial mexicano del golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Clarke, M.R. y R. Clarke, 2014. The role of cephalopods in the world ' s oceans : an introduction. *Philosophical transactions. Biological Sciences*. 351(1343), pp.979–983.
- Davis, J.I. y A.J. Gilmartin, 1985. Morphological Variation and Speciation. *Systematic Botany*. 10(4), pp.417–425.
- Demicheli, M., A. Martínez, L. Ortega, F. Scarabino y S. Maytía, 2006. Mass stranding of *Argonauta nodosa* Lightfoot, 1786 (Cephalopoda, Argonautidae) along the Uruguayan coast (southwestern Atlantic). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 41(April 2004), pp.147–153.

- Dillon, R.T., 1984. Geographic Distance , Environmental Difference , and Divergence Between Isolated Populations. *Society of Systematic Biologists*. 33(1), pp.69–82.
- Felder y Camp, 2009. Gulf of Mexico origin, waters, and biota. *Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies series*. 1, p.v.
- Finn, J. k., 2014. Family Argonautidae. En P. Jereb, C.F.E. Roper, M.D. Norman & J. K Finn eds. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 3. Octopods and Vampire Squids. *FAO Species Catalogue for Fishery Purposes*.3(4), pp.228–237.
- Finn, J.K., 2009. *Systematics and biology of the argonauts or “paper nautilus” (Cephalopoda: Argonautidae)*. Tesis de grado, Department of Zoology, School of Life Sciences, Faculty of Science, Technology and Engineering, La Trobe University, Bundoora, Australia.
- Finn, J.K., 2013. Taxonomy and biology of the argonauts (Cephalopoda: Argonautidae) with particular reference to Australian material. *Molluscan Research*. 33, pp.143–222.
- Finn, J.K. y M.D. Norman, 2010. The argonaut shell: gas-mediated buoyancy control in a pelagic octopus. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*. 277(May), pp.2967–2971.
- Foot, M., 1997. The Evolution of Morphological Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1997). pp.129–152.
- Franco-Santos, R. M., Iglesias, J., Domingues, P. M.Vidal, 2014. Early beak development in *Argonauta nodosa* and *Octopus vulgaris* (Cephalopoda: Incirrata) paralarvae suggests adaptation to different feeding mechanisms. *Hydrobiologia*, 725, pp.69–83.
- Futuyma, D.J., 1998. *Evolutionary Biology 3rd Revised.*, New York USA: Sinauer Associates Inc.
- González, J., 2015. *Variación Fenotípica de la concha del gasterópodo Neritina virginea (Linnaeus, 1758) en cuatro Localidades de Veracruz*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Guerra, A., 1992. Mollusca, Cephalopoda. In C. S. de I. C. (España), ed. *Fauna Ibérica*. p. 327.
- Gunz, P. y P. Mitteroecker, 2013. Semilandmarks: A method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix*, 24(September). pp.103–109.
- Heeger, T., U. Piatkowski y H. Moller, 1992. Predation on jellyfish by the cephalopod *Argonauta argo*. *Marine Ecology Progress Series*. 88, pp.293–296.
- Herce, M.F., 2012. *El polimorfismo en gasterópodos y su papel en la ocupación diferencial de conchas en cangrejos ermitaños*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hewitt, R. A. y G.E.G. Westermann, 2003. Recurrences of Hypotheses About Ammonites and *Argonauta*. *Journal of Paleontology*. 77(4), pp.792–795.

- Hohenegger, J. y F. Tatzreiter, 1992. Morphometric methods in determination of ammonite species, exemplified through Balatonites shells (Middle Triassic). *Journal of Paleontology*. 66(5), pp.801–816.
- Hoverman, J.T. y R. Relyea, 2007. How Flexible is Phenotypic Plasticity ? Developmental Windows for Trait Induction and Reversal. *Ecological Society of America*. 88(3), pp.693–705.
- Huss, M., L. Persson y P. Byström, 2007. The origin and development of individual size variation in early pelagic stages of fish. *Oecologia*, 153(1), pp.57–67.
- Jereb, P., F. Clyde, Roper y M. Vecchione, 2001. Cephalopods of the World. *H*, 22, pp.61–4.
- Kendall, D.G., 1981. The statistics of shape. *Interpreting multivariate data*, pp.75–80.
- Klingenberg, C.P., 2011. MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11, pp.353–357.
- Kniprath, E., 1981. Ontogeny of the molluscan shell field: a review. *Zoologica Scripta*. 10, pp.61–79.
- Leyva-Valencia, I., S. Álvarez-Castañeda, T. Lluch-cota, González-Peláez, S. Pérez-valencia y S. Vadopalas, 2012. Shell Shape Differences Between Two Panopea Species and Phenotypic Variation Among P. Globosa At Different Sites Using Two Geometric Morphometrics Approaches. *Malacologia*, 55, pp.1 – 13.
- Lowenstam, H., W.S. Traub, 1984. Nautilus hard parts: a study of the mineral and organic constituents. *Paleobiology*. 10, pp.268–279.
- MacLeod, y J.A. Kitchell, 1990. Morphometrics and Evolutionary Inference: A Case Study Involving Ontogenetic and Developmental Aspects of Foraminifera Evolution. En F. B. James Rohlf, ed. *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. Michigan.
- Martill, D.M. y M. J. Barker, 2006. A paper nautilus (Octopoda, Argonauta) from the Miocene Paphos Formation of Cyprus. *Palaeontology*. 49, pp.1035–1041.
- McGhee, G.R., 2000. Theoretical Morphology : State of the Art Theoretical Morphology : The Concept and Its Applications. 26(3), pp.520–528.
- McKeown, A.H. y Schmidt, R.W., 2013. *Geometric Morphometrics*, Elsevier Inc.
- Moltschanivskyj, N. A., 2004. Understanding the process of growth in cephalopods. *Marine and Freshwater Research*. 55, pp.379–386.
- Monteiro, L. Diniz-Filho, J. A. F. Reis, S. Faraújo y D. Edilson, 2002. Geometric estimates of heritability in biological shape. *Evolution; international journal of organic evolution*. 56(3), pp.563–572.

- Morais, P. Rufino, M. M. Reis, J. Dias, E. Sousa, 2014. Assessing the morphological variability of *Unio delphinus* Spengler, 1783 (Bivalvia: Unionidae) using geometric morphometry. *Journal of Molluscan Studies*, 80(October 2013), pp.17–23.
- Murdoch, W.W., 1994. Population regulation in theory and practice. *Ecology*. (75), pp.271–287.
- Nishiguchi, 2008. *Phylogeny and Evolution of the Mollusca* 1st ed. En Ponder, D. y Lindberg R., 2008, *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. California: University of California Press, p.469.
- Nishimura, 1968. Glimpse of the biology of *Argonauta argo* Linnaeus (Cephalopoda: Octopodida) in Japanese waters. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*. 16, pp.61–70.
- Ponder, D. y R. Lindberg, 2008. Molluscan Evolution and Phylogeny. En Ponder, D. y Lindberg R., 2008, *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. California: University of California Press, p.469.
- Rajaei, M., H. Poorbagher, H. Farahmand, M. Mortazavi y S. Eagderi, 2014. Interpopulation differences in shell forms of the pearl oyster, *Pinctada imbricata radiata* (Bivalvia: Pterioidea), in the northern Persian Gulf inferred from principal component analysis and elliptic Fourier analysis. *Turkish Journal of Zoology*. 38, pp.42–48.
- Rios-Jara, E., 2001. *Biodiversidad de moluscos marinos de la Costa de Jalisco y Colima, con anotaciones sobre su aprovechamiento en la region*. Universidad de Guadalajara Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias.
- Rohlf, F.J., 2008. Morphometrics F. James Rohlf Annual Review of Ecology and Systematics, Vol. 21. (1990), pp. 299-316. *Ecology*. 21(1990), pp.299–316.
- Rohlf, F.J., 2010. *tpsDig2 Digitize landmarks and outlines V 2.16*, University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F.J., 2003. *tpsRegr, shape regression, version 1.28.*, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F.J., 2003. *tpsRelw, relative warps analysis, version 1.36.*, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F.J. y F.L. Bookstein , 1990. Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop. *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*, pp.v–viii; 1–380.
- Roy, K., 1996. The roles of mass extinction and biotic interaction in large scale replacements: a reexamination using the fossil record of stromboidean gastropods. *Paleobiology*, 22, pp.436–452.
- Salazar, C.I., 2007. On the origins of morphological variation, canalization, robustness, and evolvability. *Integrative and Comparative Biology*, 47(3), pp.390–400.

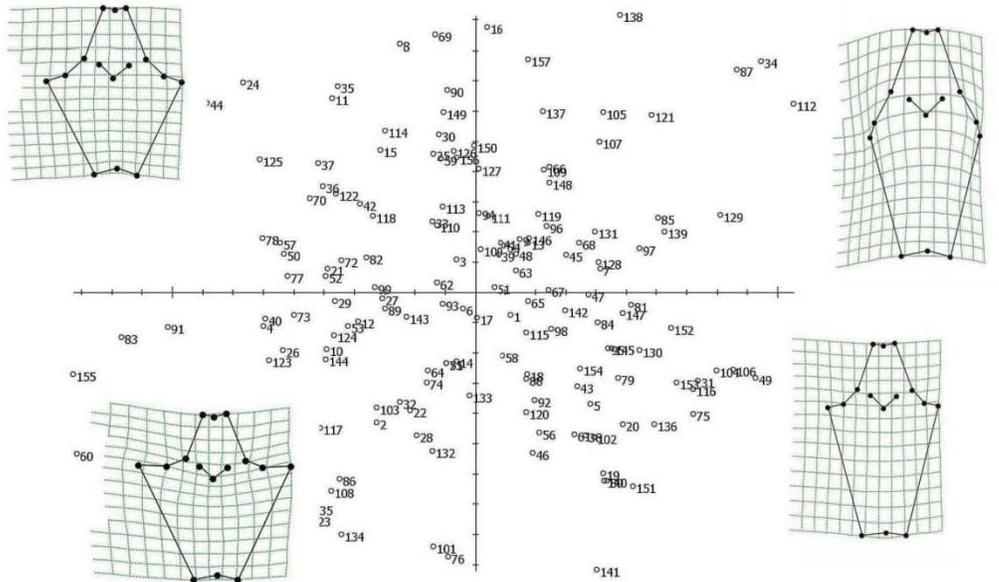
- Salcedo-Vargas, M. A., 1991. Checklist of the cephalopods from the gulf of Mexico. *Bulletin Science, Marine*, 49, pp.216–220.
- Saunders, W.B. y E. A. Shapiro, 1986. Calculation and Simulation of Ammonoid Hydrostatics. *Paleobiology*, 12(1), pp.64–79.
- Seitz, R., D. Lipcius, R. Hines, H. Anson y D. Eggleston, 2001. Denity-Dependent Predation, Habitat Variations, and the Persistence of Marine Bivalve Prey. *Ecology*, 82(9), pp.2435–2451.
- Sheets, D., M. Zelditch y D. Swiderski, 2006. IMP (Integrated Morphometrics Package). Disponible en <http://www.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>.
- Smith, A.M., K. Wolfe, y M. Byrne, 2012. Argonauta at risk : dissolution and carbonate mineralogy of egg cases. , 1(July), pp.2010–2013.
- Sokołowski, A., Pawlikowski, W. Krzysztof, Wołowicz, M. Garcia, P. Namieśnik y Jacek, 2008. Shell deformations in the Baltic clam *Macoma balthica* from southern Baltic Sea (the Gulf of Gdansk): hypotheses on environmental effects. *Ambio*, 37, pp.93–100.
- Sukhsangchan, C. Meksumpun, S. Nabhitabhata, J. Segawa y Susumu, 2009. Distribution, biology, and stomach contents of paper nautilus (*Argonauta hians*) in the Andaman Sea. *ScienceAsia*, 35(February 2007), pp.315–319.
- Sukhsangchan, C. y J. Nabhitabhat., 2007. Embryonic Development of Muddy Paper Nautilus, *Argonauta hians* Lightfoot, 1786, from Andaman Sea, Thailand. *Kasetsart Journal Natural Science*, 41(3), pp.51–538.
- Torcida, S., I. Perez, I. y P. Clave, 2012. Análisis De Procrustes Y El Estudio De La Variación. *Revista argentina de antropología biológica*, 14, pp.131–141.
- Toro, M., 2010. Morfometría Geométrica y el Estudio de las Formas Biológicas : De la Morfología Descriptiva a la Morfología Cuantitativa. *International Journal Of Morphology*, 28(4), pp.977–990.
- Ubukata, T., 2003, A morphometric study of morphological plasticity of shell for in crevice-dwelling Pterioidea (Bivalvia). *Biological Journal of the Linnean Society*, 79, pp.285–297.
- Urbano, A.B., 2011. *Variación Fenotípica de Cerithium Maculosum*. Tesis de grado. Universidad Nacional Autónoma de México pp 64.
- Vermeij, G.J., 2002. Characters in context: molluscan shells and the forces that mold them. *Paleobiology*, 28(1), pp.41–54.
- Voight, J.R., 1997. Cladistic Analysis of the Octopods Based on Anatomical Characters. *Journal of Molluscan Studies*, 63, pp.311–325.

- Voss, G.L., 1956. A review of the cephalopods of the Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean*, 6(155).
- Wagner, P.J., 2001. Rate Heterogeneity in Shell Character Evolution among Lophospiroid Gastropods. *Paleobiology*, 27(2), pp.290–310.
- Walker, J., 2000. Ability of geometric morphometric methods to estimate a known covariance matrix. *Systematic biology*, 49(4), pp.686–696.
- Ward, P., 1981. Shell Sculpture as a Defensive Adaptation in Ammonoids. *Paleobiology*, 7(1), pp.96–100. Available at: <http://www.jstor.org/stable/2400643>.
- Ward, P., 1980. Comparative shell shape distributions in Jurassic- Cretaceous ammonites and Jurassic- Tertiary nautilus. *Paleobiology*, (6), pp.32–43.
- Wellington, G.M. y M. Kuris, 1983. Growth and shell variation in the tropical eastern Pacific intertidal gastropod genus *Purpura*: ecological and evolutionary implications. *The Biological Bulletin*, 164(3), pp.518–535.
- Wolfe, K., A. M. Smith, P. Trimby y M. Byrne, 2012. Vulnerability of the paper nautilus (*Argonauta nodosa*) shell to a climate-change ocean: Potential for extinction by dissolution. *Biological Bulletin*. 223(October), pp.236–244.
- Wolfe, K., A. M. Smith, P. Trimby y M. Byrne, 2005. Microstructure of the paper nautilus (*Argonauta nodosa*) shell and the novel application of electron backscatter diffraction (EBSD) to address effects of ocean acidification. *Marine Biology*, 160, pp.2271–2278.
- Young, R.E., M. Vecchione y D. T. Donovan, 1998. The evolution of coleoid cephalopods and their present biodiversity and ecology. *South African Journal of Marine Science*. 20, pp.393–420.
- Zelditch, D., L. S. Fink, H. D. Sheets y William L., 2004. *GEOMETRIC MORPHOMETRICS FOR BIOLOGISTS: A PRIMER*. Ed. Elsevier, Academic Press Theobald's Road, London, Great Britain.

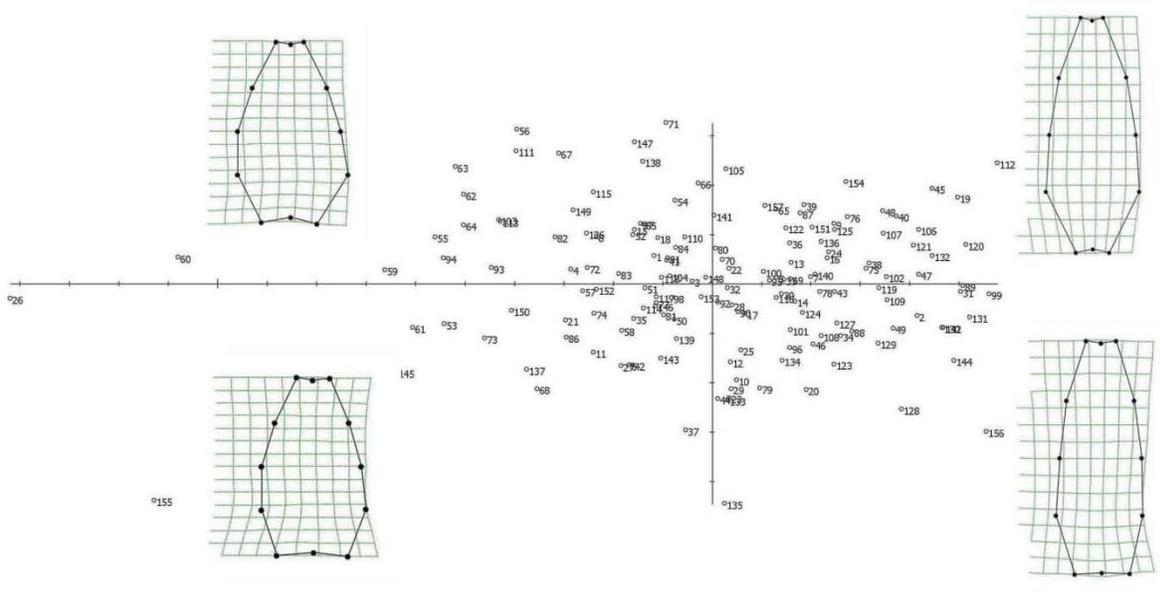
## 10. ANEXO

Graficas de distribución de la variación en la muestra. Para las imágenes ejemplo se tomaron puntos extremos en cada cuadrante.

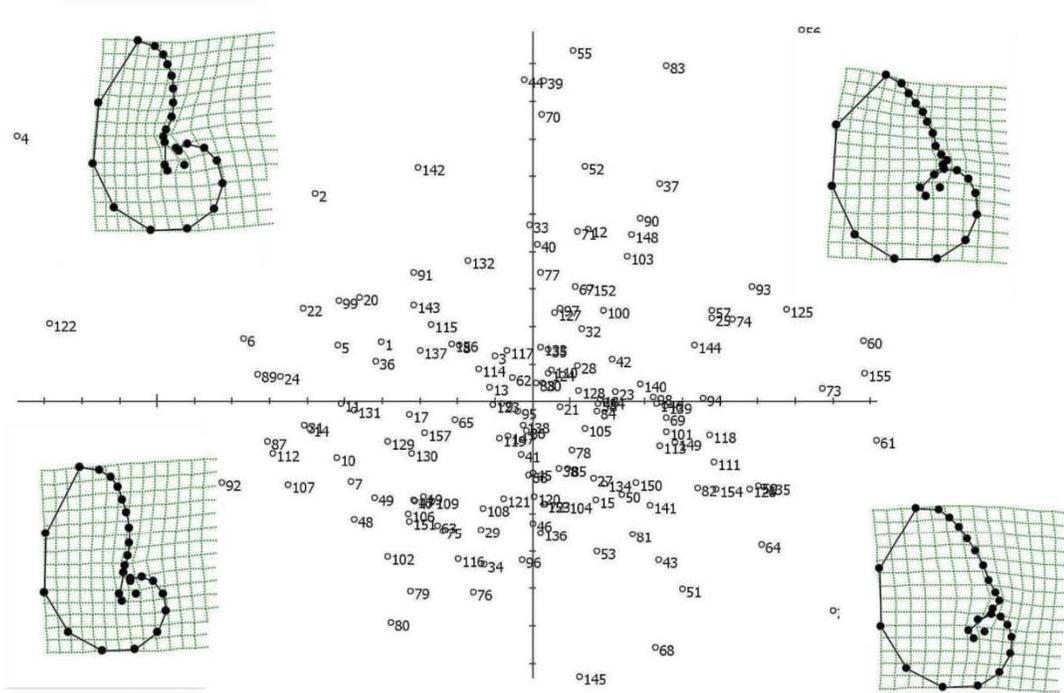
a) Vista ventral de *A. cornuta*



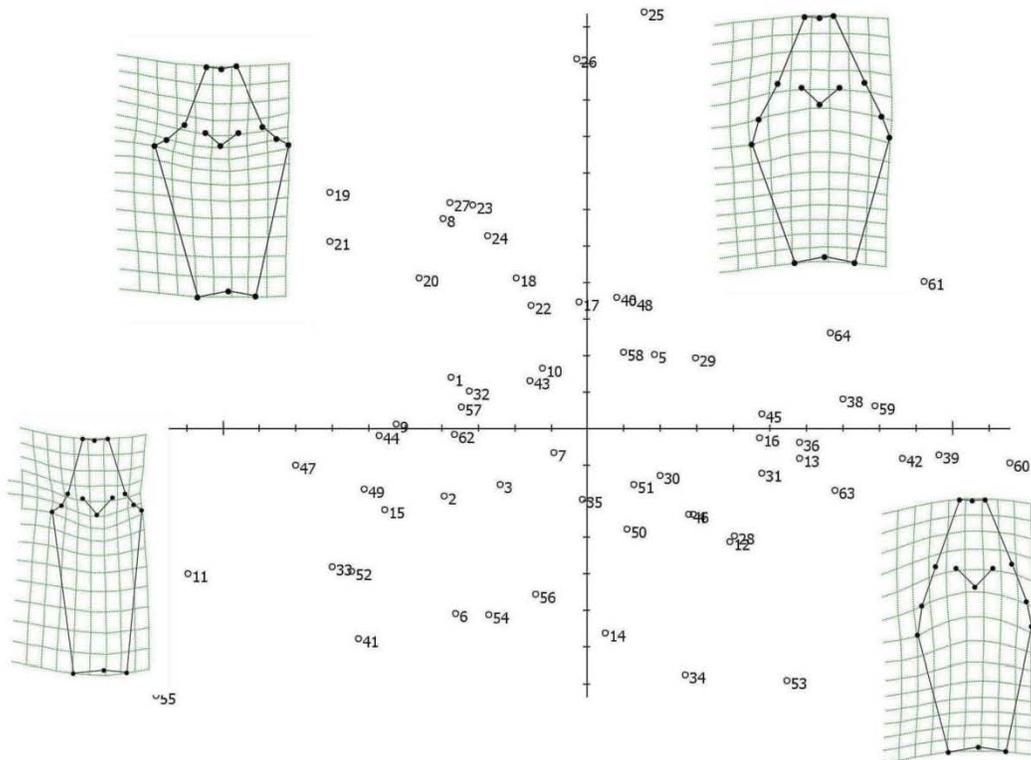
b) Vista dorsal de *A. cornuta*



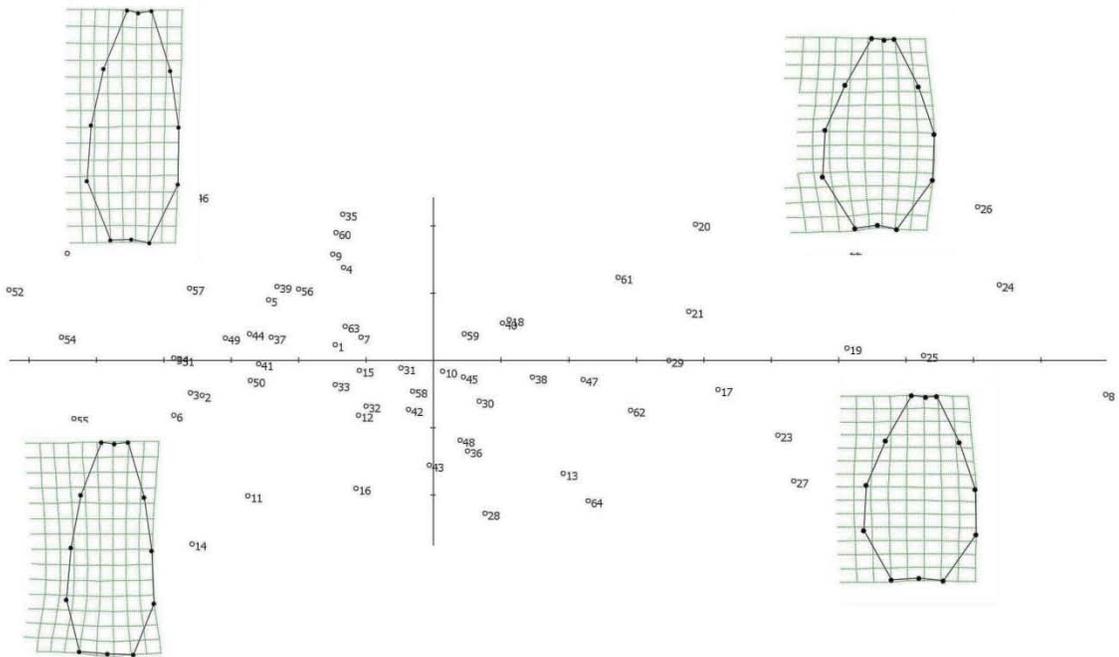
c) Vista lateral de *A. cornuta*



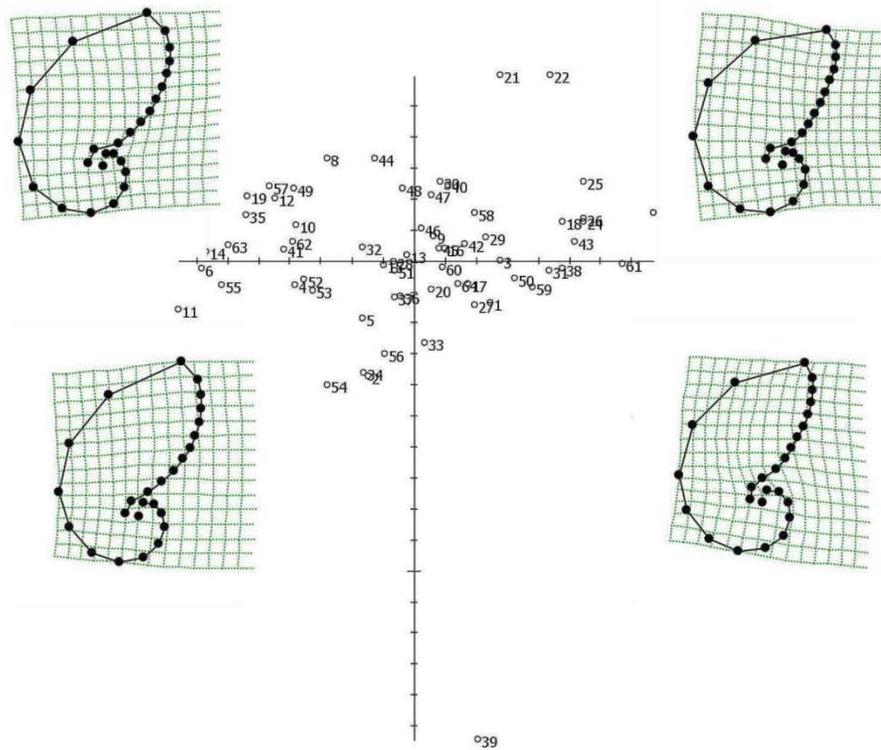
d) Vista ventral de *A. nouryi*



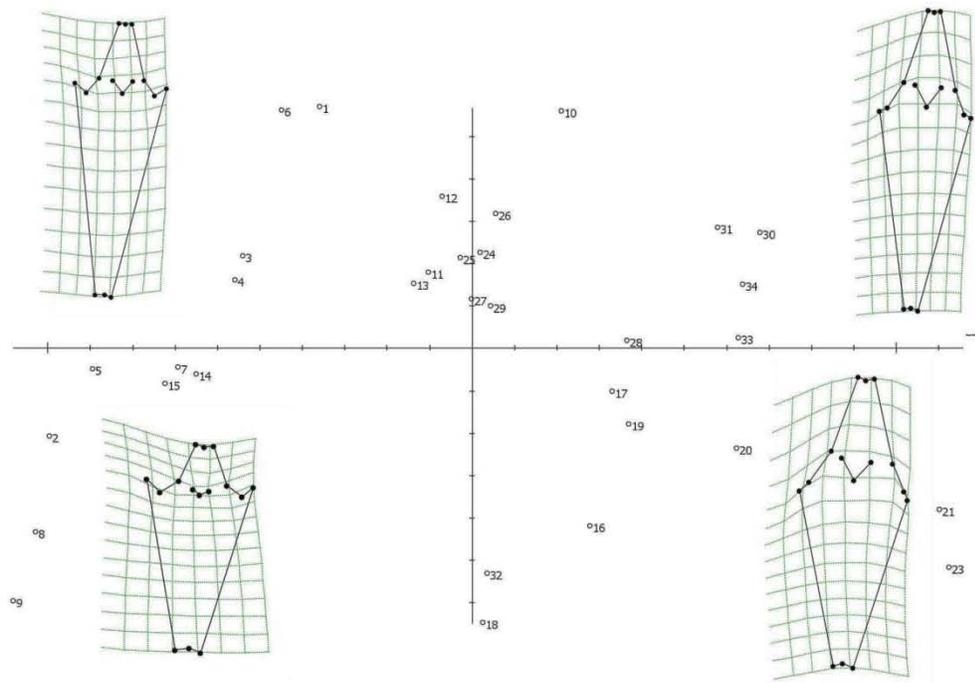
e) Vista dorsal de *A. nouryi*.



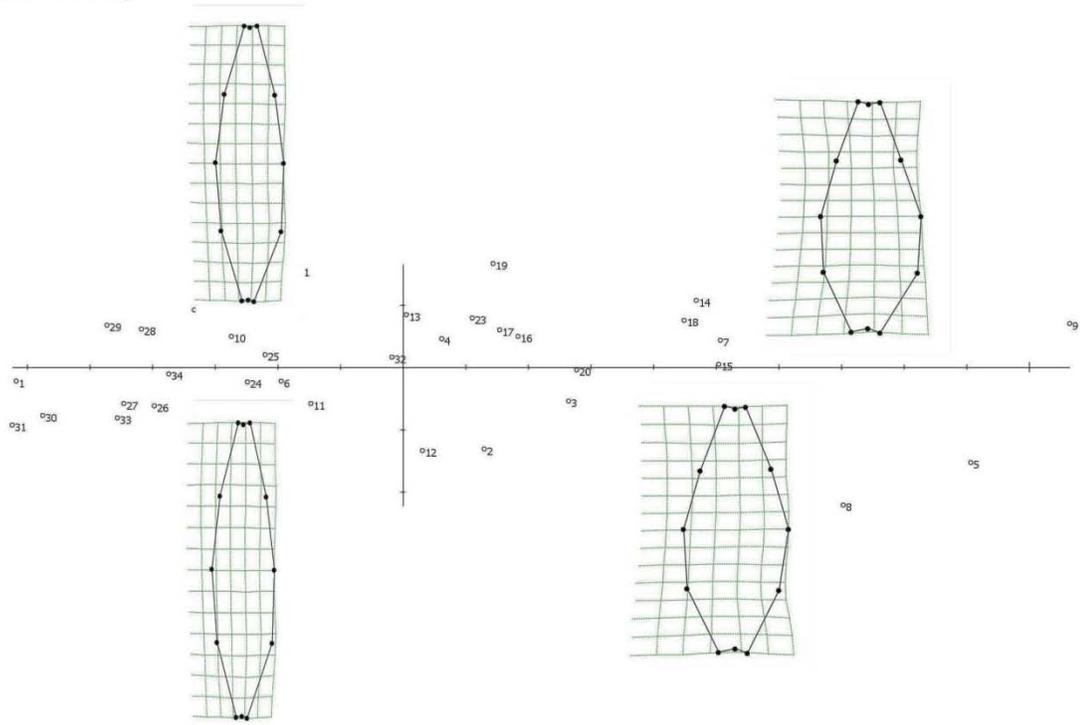
f) Vista lateral de *A. nouryi*



**g) Vista ventral A. argo**



**h) Vista dorsal A. argo**



i) Vista lateral de *A. argo*

