



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Variación fenotípica de *Nerita fulgurans* Gmelin, 1791 en
zonas con diferente perturbación en la costa de Veracruz,
México**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

Bióloga

P R E S E N T A :

Citlalli Martínez Lorenzo

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2016



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.

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno

Apellido paterno
Apellido materno
Nombre (s)
Teléfono
Institución
Facultad
Carrera
Número de cuenta

2. Datos del tutor

Grado
Nombre (s)
Apellido paterno
Apellido materno

3. Datos del sinodal 1

Grado
Nombre (s)
Apellido paterno
Apellido materno

4. Datos del sinodal 2

Grado
Nombre (s)
Apellido paterno
Apellido materno

5. Datos del sinodal 3

Grado
Nombre (s)
Apellido paterno
Apellido materno

6.- Datos del sinodal 4

Grado
Nombre (s)
Apellido paterno
Apellido materno

7. Datos del trabajo escrito

Título

Número de páginas
año

1. Datos del alumno

Martínez
Lorenzo
Citlalli
55497583
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
307170008

2. Datos del tutor

M. en C.
Brian
Urbano
Alonso

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Pedro
García
Barrera

4. Datos del sinodal 2

Dra.
María Martha
Reguero
Reza

5 Datos del sinodal 3

Dra.
Alejandra
Martínez
Melo

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
Iván Israel
Castellanos
Vargas

7.- Datos del trabajo escrito

Variación fenotípica de *Nerita fulgurans* Gmelin,
1791 en zonas con diferente perturbación en la
costa de Veracruz, México
56
2016



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
Secretaría General
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ
Director General
Dirección General de Administración Escolar
Presente

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

Variación fenotípica de *Nerita fulgurans* Gmelin, 1791 en zonas con diferente perturbación en la costa de Veracruz, México

realizado por Citlalli Martínez Lorenzo con número de cuenta 307170008 quien ha decidido titularse mediante la opción de tesis en la licenciatura en Biología. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario Dr. Pedro García Barrera

Propietaria Dra. María Martha Reguero Reza

Propietario M. en C. Brian Urbano Alonso
Tutor

Suplente Dra. Alejandra Martínez Melo

Suplente M. en C. Iván Israel Castellanos Vargas

Atentamente

“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
CIUDAD UNIVERSITARIA, D. F., A 1 DE MARZO DE 2016

JEFE DE LA DIVISIÓN DE ESTUDIOS PROFESIONALES

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México, en especial a la Facultad de Ciencias, por brindarme una formación profesional.

A la Dra. Martha Reguero por abrirme las puertas del Laboratorio de Malacología y a todos los que en él trabajan por compartir conmigo sus conocimientos acerca del maravilloso mundo de los moluscos.

Al M. en C. Brian Urbano Alonso por dirigir este trabajo y siempre tener comentarios para mejorarlo, por todas sus enseñanzas como maestro y asesor.

A mis sinodales por sus observaciones para mejorar esta tesis.

A la Bióloga Raquel Hernández y a la P. de Biól. Pamela Tapia, por su valiosa ayuda en campo.

Al Biólogo Héctor Suriano por su guía en el uso de los programas para la morfometría geométrica.

A la P. de Biól. Lina Romero por su ayuda con la edición de las imágenes.

Al Biólogo José Antonio Aranda por sus contribuciones a la realización de esta tesis.

A la Fundación Alberto y Dolores Andrade, con su ayuda pude siempre avanzar en mis estudios.

A mis padres Alejandro Martínez y Guadalupe Lorenzo, por toda su paciencia en este camino.

Dedicatoria

Esta tesis está dedicada a mi abuelita Aurea Romero.

A mi familia: a mi papá Alejandro Martínez Archundia y a mi mamá Guadalupe Lorenzo Romero, por todo el apoyo y la paciencia, por enseñarme que el trabajo duro es la clave del éxito. Sin su sacrificio este logro no hubiera sido posible, gracias por darme las alas para volar. A mi hermano, Gabriel Alejandro Martínez Lorenzo, por acompañarme y ser un ejemplo a seguir. A mi tía Martha y a mi tía Lucía (Q.E.P.D.) por todo lo que me han dado a lo largo de mi vida.

A Brian Urbano, por ser una excelente persona y mostrarme que cuando se quiere se puede.

A mis amigos de la facultad: Carolina (Alexa), Claudio, Cristhian, Elizabeth, Gaby, Hanen, Ilse, Isaías, Joel, Mayra, Natzalia, Ramón y Rocío, por compartir conmigo este apasionante e interesante viaje que ha sido entender el mundo de la Biología, por conservar la curiosidad y amar su profesión.

A mis amigos del museo: Denisse, Ilse, José y Wolfgang, por los ratos divertidos en la sala de Evolución.

A Tori y Ernesto, siempre poniendo en alto a la Universidad de Guerrero, gracias por enseñarme un poco de otros campos de la Biología.

A mis compañeros del laboratorio: Cinthya, Eduardo, Fermín, Héctor, Jalil, Laura, Luis Miguel, Porfirio y Rodrigo, por generar un ambiente de trabajo agradable.

A mis compañeras: Etel, Gabriela, Lina, Pamela y Raquel, por demostrar que belleza e inteligencia no están peleadas, por amar lo que hacen, compartir sus conocimientos y amistad conmigo.

A Itzel Hernández por ser depositaria de mis quejas y siempre tener palabras de aliento.

A Paulina Mendoza, la mejor amiga que alguien puede tener, por su apoyo y cariño.

A Omar Cantú, por ser y estar, porque la vida es mejor cuando la compartes.

Índice

Agradecimientos	4
Resumen	1
I. Introducción	2
1.1 Variación fenotípica.....	2
1.2 Formación de la concha de los moluscos.....	3
1.3 Estudios sobre la variación morfológica	3
1.4 Factores determinantes de la coloración de la concha	4
1.5 Efectos de las fuentes de contaminación termoenergética sobre los gasterópodos	5
1.5.1 Las termoeléctricas.....	6
1.5.2 Las termonucleares	6
II. Justificación.....	8
III. Objetivos e hipótesis	9
3.1 Objetivo general	9
3.2 Objetivos particulares	9
3.3 Hipótesis	9
IV. Especie de estudio.....	10
V. Método.....	11
5.1 Zonas de estudio.....	11
5.2 Métodos de gabinete	13
5.2.1. Análisis con morfometría geométrica	13
5.2.1.1 Análisis con landmarks.....	13
5.2.1.2 Análisis con semilandmarks.....	14
5.2.2 Análisis del color.....	15
VI. Resultados	16
6.1 Medidas de morfometría tradicional.....	16
6.2 Análisis con morfometría geométrica.....	16
6.2.1 Análisis con <i>landmarks</i>	16
6.2.2 Análisis con <i>semilandmarks</i>	19
6.2.2.1 Vista apical.....	19
6.2.2.2 Vista dorsal	22
6.2.2.3 Vista ventral.....	24
6.2.3 Diferencias en la forma de la concha por tamaño	27

6.3 Coloración de la concha	27
6.4 Relación temperatura de la localidad con coloración de la concha	29
VII Discusión.....	30
7.1 Variación de la estructura de tallas de la concha	30
7.2 Variación morfométrica asociada al tamaño y la localidad.....	31
7.4 Variación de color por localidad y temperatura.....	33
VIII. Conclusiones	36
Anexo I Glosario de morfometría geométrica.....	37
Anexo 2. Construcción y colocación de <i>landmarks</i> y <i>semilandmarks</i>.....	41
Literatura citada.....	43

Martínez, L.C. 2016. Variación fenotípica de *Nerita fulgurans Gmelin*, 1791 en zonas con diferente perturbación en la costa de Veracruz, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 56 p.

Resumen

Nerita fulgurans Gmelin, 1791 es un gasterópodo intermareal que presenta variación fenotípica. El presente trabajo tuvo por objetivo analizar las diferencias en la concha de *N. fulgurans*, utilizando métodos de morfometría geométrica y medición del color.

Se realizó un muestreo en la costa de Veracruz, México en septiembre de 2014, seleccionando cinco localidades: central termoeléctrica “Adolfo López Mateos” ubicada en Tuxpan, la central nuclear “Laguna Verde”, Playa Bonita que corresponde al sur de la escollera Tuxpan, Montepío y Morro de La Mancha. En cada sitio se recolectaron aproximadamente 30 organismos seleccionados por tallas. Posteriormente se realizaron pruebas morfométricas con **landmarks** y **semilandmarks** en tres vistas (apical, dorsal y ventral) y pruebas de coloración en la vista dorsal, midiendo el promedio de blancos y negros.

Se obtuvo que, para la forma de la concha, la mayor diferencia de variación está en el área de la abertura en las tres vistas analizadas; mientras que la menor variación se encuentra en los dientes columelares. Para el color se obtuvo que hay diferencias en los promedios de coloración por localidad y que esta tiene un coeficiente de regresión positiva con la temperatura de 24%.

Las diferencias encontradas en la forma de la concha tienen explicación tanto por ontogenia como por factores ambientales, mientras que las diferencias en la coloración de la concha pueden indicar una incidencia del factor genético.

I. Introducción

1.1 Variación fenotípica

La variación biológica es el conjunto de diferencias que exhiben los individuos de una misma especie, estas diferencias pueden ser de tipo genético, del desarrollo, ambientales, morfológicas e incluso conductuales (Hernández Marroquín, 2011). Para hablar de variación biológica también se debe tomar en cuenta la epigenética, que trabaja con todos los factores no genéticos que intervienen en el desarrollo ontogénico de un organismo; dichos factores actúan en la regulación heredable de la expresión génica de los ácidos nucleicos de los seres vivos, sin causar cambios en sus secuencias; además, pueden darse de manera aleatoria o estar influidos por el ambiente (Jaenisch y Bird, 2003; Weinhold, 2006).

La variación biológica está determinada por la variación genotípica, definida como las diferencias genéticas existentes entre los miembros de las poblaciones de las especies y la variación fenotípica, definida como las diferencias en las características morfológicas, fisiológicas, bioquímicas o de comportamiento, que manifiesta un organismo y que son afectadas por un alelo particular o una porción del genotipo (Futuyma, 2005); y que es el objeto de estudio de este trabajo.

La plasticidad fenotípica es la capacidad que tiene un organismo para desarrollar diferentes estados del fenotipo y alterar su morfología, fisiología, conducta entre otros rasgos de su historia de vida en respuesta a su entorno; a estas características se les ha dado una connotación adaptativa. Esta variación ocurre en un subconjunto de la población y puede explicar las diferencias entre ecotipos, poblaciones y especies (Futuyma, 2005; Kussel y Leibler, 2005; Urdy *et al.*, 2010). Aunque a lo largo de la evolución la remodelación de formas y funciones se basa en diferencias genéticas, también el estrés ambiental puede generar la aparición de formas diversas (Queitsch *et al.*, 2002). La plasticidad fenotípica es el reflejo de la genética de los individuos y de la influencia del ambiente sobre ellos; un solo genotipo puede producir un conjunto de fenotipos diferentes de acuerdo con el gradiente ambiental (Trussell y Etter, 2002); se le conoce como norma de reacción al cambio en la expresión fenotípica de un solo genotipo a través del gradiente ambiental (Gavriletes y Scheiner, 1993).

El intermareal rocoso es un ejemplo de un hábitat con diferentes ambientes, en este viven principalmente algas e invertebrados, entre ellos se encuentran los moluscos (Morris *et al.*, 1980); estos organismos se establecen en gradientes batimétricos que van desde el submareal hasta el supramareal y su ubicación es dependiente de los factores ambientales (Somero, 2002). La diversidad de ambientes en el intermareal rocoso se atribuye a las variaciones en los factores abióticos, como temperatura (Somero, 2002) o cambios espacio-temporales de la intensidad del oleaje; se ha documentado que los organismos intermareales presentan variaciones morfológicas (Trussell y Etter, 2002) y fisiológicas (Elmuth, 2002) que les permiten resistir dichos cambios. De manera particular, los moluscos intermareales presentan variación fenotípica de la concha por aspectos abióticos como: el oleaje (Prowse y Pile, 2005) o la ubicación en el nivel de costa (Soares *et al.*, 1998) también hay variación por aspectos bióticos como: la presión de depredación (Sepúlveda *et al.*, 2012) o por características propias de las poblaciones, como la densidad de individuos (Janson, 1982) y tasas de crecimiento poblacional (Urdy *et al.*, 2010).

El *Phylum* Mollusca es el segundo grupo animal más diverso (después de los artrópodos); tiene alrededor de 60 mil especies vivas (Abbot y Dance, 1998), las cuales pueden colonizar diferentes ambientes incluyendo grandes profundidades, zonas polares y desiertos. Los moluscos presentan una amplia diversidad de hábitos de vida, pues comprenden especies que son consumidoras primarias, consumidoras secundarias, depredadoras o parásitos. Su dieta puede ser carnívora, herbívora o detritívora; también existen especies con hábitos oportunistas, lo que se hace evidente en sus respuestas a las alteraciones del hábitat (Baqueiro Cárdenas *et al.*, 2007).

1.2 Formación de la concha de los moluscos

La concha de los moluscos está constituida por dos capas: la parte no calcificada llamada periostraco y la parte calcificada formada por el mesostraco y el hipostraco; esta última está constituida por cristales polimorfos de carbonato de calcio (CaCO₃), depositados principalmente en forma de aragonita. La concha se forma al borde del manto, el cual posee una matriz orgánica que sirve de base para que se peguen los cristales de CaCO₃. Hay estudios que sugieren que la diversidad de colores y texturas de la concha de los moluscos, es producto de las diferencias existentes entre los aminoácidos que componen la matriz orgánica y el líquido extracelular del manto, ya que ellos definen el tipo de cristales que se forman y cómo se organizan (Baqueiro Cárdenas y Aldana Aranda, 1995; Fallini *et al.*, 1996; Addadi *et al.*, 2006).

Factores como la depredación, la disponibilidad de recursos, la energía de adquisición y el esfuerzo por obtener carbonato de calcio del agua, pueden afectar el tamaño de los exoesqueletos de los animales marinos (Watson *et al.*, 2012). Aunado a esto, la acidificación del agua oceánica disminuye la disponibilidad de calcio, además de que disuelve los exoesqueletos ya formados (Watson *et al.*, 2012). La forma de la concha de los moluscos también se ve afectada durante el proceso de construcción de esta, debido al contacto entre el margen del manto que secreta la concha y el sustrato; durante la secreción, el manto puede sufrir deformaciones temporales (Vermeij, 2002).

1.3 Estudios sobre la variación morfológica

La morfometría geométrica aplicada a los moluscos ha sido utilizada para encontrar diferencias en la concha de especies y ecotipos. Carvajal-Rodríguez y colaboradores (2005) realizaron un estudio en la costa noreste de España, con dos ecotipos simpátricos de *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792) entre los cuales no se habían podido encontrar diferencias morfológicas utilizando morfometría tradicional; con el uso de morfometría geométrica se observaron diferencias entre la forma de las conchas, reportaron que uno de los ecotipos posee una concha más redondeada del ápice y una abertura más amplia. También Carvajal-Rodríguez y colaboradores (2006) elaboraron otro estudio utilizando morfometría geométrica con el objetivo de realizar el diagnóstico morfológico de dos especies gemelas de *Nassarius*, concluyeron que la principal diferencia entre la forma de las dos especies es que *N. nitidus* (Jeffreys, 1867) posee una concha más globular que *N. reticulatus* (Linnaeus, 1758)

Gómez Suriano (2015) realizó un estudio con morfometría geométrica para determinar si las diferencias morfológicas de la concha son suficientes para separar dos morfotipos: *Argonauta noury* Lorois, 1852 y *A. cornuta*, la última nombrada así por la presencia de dos ornamentaciones laterales alargadas denominadas “cuernos”. Encontró que, pese a las diferencias morfológicas evidentes, la forma no cambia, por lo que concluyó que los nombres de esta especie son

sinónimos y las diferencias entre morfotipos podrían deberse a la plasticidad fenotípica causada por el ambiente donde habitan.

Hollander y colaboradores (2006) analizaron con morfometría geométrica la variación de la forma de la concha del gasterópodo *L. saxatilis* durante su ontogenia, encontrando diferencias en la forma entre sexos y edad.

Urbano Alonso (2011) realizó un estudio de la variación fenotípica de la concha de *Cerithium maculosum* Mighels, 1845 a lo largo de toda su distribución empleando morfometría tradicional, morfometría geométrica y un análisis de coloración. Encontró que la especie es altamente polimórfica, siendo evidentes las diferencias a niveles local y regional; con el análisis de morfometría geométrica, resultó que la mayor parte de la variación se encuentra en la abertura y esta se va ensanchando durante el desarrollo ontogenético. También reportó que la profundidad, la temperatura y la latitud no están correlacionadas con este; sin embargo, el eje de crecimiento de la concha sí está fuertemente relacionado con los caracteres.

La variación morfológica de la concha de los moluscos causada por la contaminación ha sido principalmente estudiada en poblaciones de gasterópodos que presentan imposex¹; en dichos estudios analizan mediante morfometría geométrica esas diferencias entre machos y hembras, encontrando diferencias significativas en la forma (Márquez *et al.*, 2011; Primost *et al.*, 2015).

1.4 Factores determinantes de la coloración de la concha

El color y los patrones de coloración de las conchas son de gran importancia para las poblaciones de moluscos, ya que pueden servir para el reconocimiento de especies (Lam y Morton, 2003), selección de pareja (Wolda, 1963), selección sexual (Bauer, 1994) y mimetismo (Parsonage y Hughes, 2002). Estas características también son importantes por la significancia adaptativa que tienen dentro y entre las poblaciones (Mitton, 1977).

El color polimórfico de la concha es una característica distintiva de muchas poblaciones de gasterópodos tanto marinos como terrestres. En la mayoría de las especies que se ha estudiado esta propiedad se ha demostrado que existe un control genético directo con el color; de igual manera se sabe que, en muchos casos, dicha variación está relacionada con características ambientales tales como: el clima, la insolación, la exposición al oleaje y la salinidad; esta variación es estable y repetitiva a través del tiempo y del espacio (Sokolova y Berger, 1999).

En los gasterópodos, el color cumple tres funciones principales: comunicación, crípsis y conservación de la temperatura; es por estas funciones que la coloración de la concha tiene importancia selectiva, en algunos casos también llamada “selección fisiológica”. Recibe este nombre ya que es la fisiología del individuo la que provee la respuesta a los factores ambientales como temperatura y salinidad; dicha respuesta se ve reflejada en las tasas metabólicas y de fecundidad de los organismos (Sokolova y Berger, 1999). Esto sugiere que la correlación entre la fisiología y el color polimórfico de la concha podría deberse al resultado de efectos pleiotrópicos² en los genes responsables de la coloración de la concha o bien, que podría existir una relación entre los genes que proveen el color y los genes que determinan ciertas características fisiológicas

¹ Superposición de caracteres masculinos en hembras de gasterópodos por acción del TBT (Miloslavich *et al.*, 2007)

² Pleiotropía: fenómeno en el cual un solo alelo afecta dos o más rasgos fenotípicos distintos.

(Sokolova y Berger, 1999). También se ha reportado que el patrón de bandeo en las conchas de los moluscos gasterópodos es resultado de las acumulaciones periódicas de pigmentos en el manto durante la formación de la concha (Smith, 1981).

Se ha observado que hay variación relacionada con la localidad geográfica, tanto en la forma como en la coloración de las conchas de los caracoles terrestres y que existe un componente genético significativo en dicha variación (Goodfriend, 1986). Los gasterópodos son variables en cuanto a patrones y coloración de la concha; en gasterópodos pulmonados pertenecientes a los géneros *Cepaea* Held, 1837 y *Partula* Férussac, 1821 se sabe que esta variación se debe al polimorfismo genético, es decir, estos organismos poseen fenotipos bien definidos, los cuales son resultado de la segregación de un pequeño número de genes con grandes efectos (Grüneberg, 1981).

En el caso de la familia Neritidae, algunas especies del género *Nerita* Linnaeus, 1758 presentan características fenotípicas variables en la concha, tales como la intensidad de la coloración y presencia de manchas o franjas, aunque no se han realizado aproximaciones que establezcan los factores que inciden sobre esta variación y se desconoce si es atribuible a factores genéticos o ambientales (Romero y Tokeshi, 2002). Para las especies *Nidolittorina peruviana* (Lamarck, 1822) y *N. araucana* (d'Orbigny, 1840), que habitan bajo estrés térmico en costas rocosas de Perú, se ha reportado que las diferencias en las frecuencias de fenotipos de pigmentación y escultura de las conchas no se pueden atribuir a un solo factor, ya que esta variación se puede deber a la estructura de tallas de los organismos o a los factores geográficos de su hábitat (Romero y Tokeshi, 2002). Manzenett-Gutiérrez y colaboradores (2012) realizaron un estudio en la costa del Caribe colombiano con la especie *Nerita tessellata* Gmelin 1791 para determinar la variabilidad fenotípica de la especie; reportaron que hay una diversidad de factores físicos que pueden estar influyendo en ella, presentando principalmente variaciones en el tamaño de las conchas de acuerdo con su ubicación en el intermareal, mientras que las diferencias en el color y bandeo de las conchas fueron polimorfismos relacionados con la localidad.

González Rodarte (2015) realizó un estudio sobre la variación fenotípica de la concha de *Neritina virginea* (Linnaeus, 1758), comparando cuatro localidades del estado de Veracruz (dos arroyos y dos lagunas). Determinó cinco cromotipos de coloración de la concha y cuatro patrones de pigmentación, el color fue comparado midiendo en los píxeles los valores RGB³. En ese estudio sobre variación fenotípica se encontró una correlación positiva de la talla con la profundidad, mientras que no hubo correlación con la salinidad. En cuanto a la coloración, se observaron diferencias significativas entre las conchas de los organismos de las lagunas con los de los arroyos, indicando que hay variación respecto al medio donde habitan.

1.5 Efectos de las fuentes de contaminación termoenergética sobre los gasterópodos

En los gasterópodos marinos se ha estudiado principalmente la presencia de imposex⁴ por la acción del tributil de estaño (TBT) (Ellis y Pattisina, 1990). En cuanto a la familia Neritidae Rafinesque, 1815, Badran (1998) realizó un estudio en cuatro especies pertenecientes al género

³ Modelo de cuantificación del color, basado en la adición de tres colores. Proviene del inglés red, green, blue (rojo, verde, azul) (González y Woods, 2008).

Nerita como biomonitoras de contaminación causada por metales pesados en el océano Índico; encontró que todas las especies estudiadas acumulan metales pesados en la concha. AbdAllah y Moustafa (2002) realizaron un estudio con la especie *Nerita textilis*⁵ Gmelin, 1791 en el Mar Rojo, compararon la capacidad de almacenamiento de plomo y cadmio en la concha, el pie en la región cefálica y la glándula digestiva; mediante microscopía electrónica determinaron que la mayor parte de estos elementos se acumula en forma de gránulos en la glándula digestiva, en menor proporción, en la concha, sugieren que se utilice a esta especie como biomonitor para metales pesados. En otro estudio se evalúa el efecto que tiene el cadmio sobre el ADN de las células branquiales de *Nerita chamaeleon*, se encontró que este, muestra daño estructural, en comparación con el ADN de las células del grupo utilizado como control (Sarkar *et al.*, 2015).

1.5.1 Las termoeléctricas

Las plantas termoeléctricas generan energía a través del uso de combustibles fósiles, emitiendo dióxido de azufre (SO₂) y óxidos de nitrógeno (NO)_x, los cuales son precursores de la lluvia ácida, asociada con la acidificación del sustrato y cuerpos de agua cercanos (Zuk *et al.*, 2006). La central termoeléctrica “Adolfo López Mateos”, ubicada en el Municipio de Tuxpan, expulsa SO₂ como producto de la quema de combustibles; este compuesto es contaminante por sí mismo, pero también es precursor de otros contaminantes como el trióxido de azufre (SO₃), el ácido sulfúrico (H₂SO₄) y los sulfatos. Dichos contaminantes, al igual que el óxido nítrico, son producidos durante la elaboración del combustible y son formadores de lluvia ácida (Zuk *et al.*, 2006).

Se han estudiado los cambios estructurales de las comunidades bentónicas que habitan cerca de las centrales termoeléctricas, en relación con la liberación de residuos al agua y la elevación de la temperatura de los cuerpos acuáticos cercanos; sin embargo, no se han encontrado diferencias significativas en ellas con respecto a comunidades que habitan en zonas control (lejanas a centrales termoeléctricas), estos resultados se puede deber a la sensibilidad de los métodos utilizados, las temporadas de muestreo o la escala biológica usada (Crema y Pagliai, 1980; Lardicci *et al.*, 1999)

1.5.2 Las termonucleares

La central nuclear “Laguna Verde” utiliza dos reactores de uranio, para la producción de vapor se utiliza un reactor de agua en ebullición, en el que el vapor se produce directamente, este vapor es enfriado con agua de mar, que es descargada a un canal 1680 m de longitud para disipar el calor adquirido en el condensador, antes de incorporarse al Golfo de México (Ramírez Galicia, 2009).

Rajagopal y colaboradores (1995) realizaron un estudio de la respuesta que presenta el mejillón *Perna indica* Kuriakose y Nair, 1976 al aumento de la temperatura del agua, ya que habita en los sistemas de enfriamiento de la central nuclear de Madras, India. Encontraron que, al aumentar la temperatura del agua a más de 38°C los mejillones mostraron una mortalidad de 100% y con temperaturas más bajas la mortalidad dependía de la edad (tamaño de los organismos); a pesar de ello, conforme fue aumentando la temperatura del agua, todos los grupos de edades disminuyeron su actividad fisiológica.

⁵ Original en el texto *Nerita saxtilis*, se usa *Nerita textilis* ya que se cree se hace referencia a esta especie.

Falfushynska y colaboradores (2010) realizaron un estudio para estimar la sensibilidad de *Anodonta cygnea* Nilsson, 1823 como bioindicador de las actividades antropogénicas a las que está expuesta; compararon poblaciones que habitan un sitio agrícola, un estanque de enfriamiento de una central nuclear y una zona de silvicultura; no reportaron daños asociados a la central nuclear pero sí se encontraron en los organismos que habitan en la zona de silvicultura.

Fetisov y colaboradores (1992) realizaron un estudio de la estructura poblacional de *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) en las zonas aledañas a la planta nuclear de Chernobyl, Ucrania; los individuos fueron divididos en dos grupos de acuerdo al régimen de temperatura en el sitio de puesta de huevos. Al hacer los análisis todos los organismos estudiados presentaron diferencias en las frecuencias genéticas de cuatro *loci* polimórficos; estas no pudieron ser atribuidas a la contaminación nuclear o térmica, sino a las características del sitio de puesta.

II. Justificación

Las perturbaciones ambientales causan diferencias en las características de la concha de los moluscos; estas características que describen a la variación fenotípica pueden servir como indicadores de daño en las poblaciones de *Nerita fulgurans* Gmelin 1791, que permitan a establecer a la especie como un bioindicador de contaminación ambiental.

Aunado a esto en México existen pocos estudios de variación fenotípica en gasterópodos y la técnica de morfometría geométrica es relativamente reciente por lo que aún no ha sido ampliamente usada para analizar organismos que habiten en zonas expuestas a fuentes de contaminación. De igual manera, existen pocos estudios de diferencias en la coloración de las conchas que comparen zonas expuestas a diferentes condiciones ambientales.

Este trabajo pretende ampliar conocimiento de la variación fenotípica de *Nerita fulgurans* usando herramientas de morfometría geométrica y medición de color, para establecer si existen diferencias entre poblaciones que habiten en localidades expuestas a diferentes tipos de contaminación ambiental.

III. Objetivos e hipótesis

3.1 Objetivo general

Determinar la existencia y localización en la concha de la variación fenotípica de la concha de *Nerita fulgurans* Gastropoda en poblaciones expuestas a condiciones ambientales diferentes en cinco zonas de estudio del estado de Veracruz.

3.2 Objetivos particulares

1. Discernir la variación morfológica por localidad, utilizando métodos de morfometría tradicional.
2. Comparar la variación morfométrica en cinco poblaciones de *N. fulgurans* expuestas a diferentes fuentes de contaminación.
3. Encontrar la variación en la forma asociada al tamaño de la concha en cinco poblaciones de *N. fulgurans*.
4. Comparar la variación del color de la concha entre localidades, en cinco poblaciones de *N. fulgurans*.
5. Encontrar la relación del color de la concha con la temperatura superficial del mar en cinco poblaciones de *N. fulgurans*.

3.3 Hipótesis

1. Si hay diferencias entre los tamaños de la concha por localidad entonces se tienen indicios de diferencias ambientales.
2. Si los índices morfométricos son diferentes por localidad entonces se tendrán indicios de variación fenotípica por alteraciones ambientales.
3. Sí la variación de la forma está asociada al tamaño de la concha entonces se tendrá una relación positiva y un alto porcentaje de esta entre el tamaño centroide y la forma de la concha.
4. Si el promedio de blanco y negro es diferente entre localidades, entonces se tendrán indicios de variación fenotípica relacionada con las alteraciones ambientales.
5. Si el promedio de color de la concha está relacionado con la temperatura superficial del mar, entonces las conchas con promedios de coloración más bajos (oscuras) se encontrarán en las localidades de menor temperatura.

IV. Especie de estudio

Superfamilia Neritoidea Rafinesque, 1815

Los organismos de este grupo se caracterizan por poseer una concha globular con pocas vueltas, pesada, robusta, con espiras bajas, la capa interna de la concha es no nacarada y el opérculo es calcáreo pauciespiral⁶ con núcleo excéntrico (Abbot, 1974; Redfern, 2001; García-Cubas y Reguero, 2004). Estas características son evolutivamente estables (Keen, 1971).

Familia Neritidae Rafinesque, 1815

Los organismos incluidos en esta familia se caracterizan por tener conchas sólidas y pesadas, de espira baja, con dientes columelares planos y/o pliegues; el labio externo está engrosado hacia la abertura y posee denticulaciones en su interior. El labio interno está dentado y desplegado como callo (Abbot, 1974; Redfern, 2001; García-Cubas y Reguero, 2004).

Género *Nerita* Linnaeus, 1758

Debido a que el género es el tipo dentro de la familia, las características son similares a las descritas en especie.

Nerita fulgurans Gmelin, 1791 (Fig. 1)

Tiene una concha con espira baja y ápice redondeado; mide de 10 a 37 mm de longitud. La coloración de la concha consta de manchas negras dispuestas de manera irregular con apariencia de franjas borrosas que alternan con blanco; está ornamentada con costillas espirales prominentes. El área parietal es blanca y pustulosa; la abertura es amplia con dos dientes columelares centrales y prominentes. El opérculo es pustuloso de color gris-amarillento. Habita en el área de rompiente formando agregados entre las rocas, es abundante en algunas localidades; en México habita en las costas de Tamaulipas a Quintana Roo (Abbot, 1974; Redfern, 2001; García-Cubas y Reguero, 2004).



Figura 1. Vistas ventral y dorsal de *Nerita fulgurans*.

⁶ Opérculo con pocas vueltas.

V. Método

5.1 Zonas de estudio

Las localidades de muestreo se ubicaron en el estado de Veracruz de Ignacio de la Llave el cual se caracteriza por poseer un clima de tipo Aw, cálido subhúmedo con abundantes lluvias en verano, el rango de temperaturas es de 22-26 °C. El rango de precipitación media anual en la región de los Tuxtlas está entre 1500 y 4500 mm, con lluvias durante todo el año (Sada *et al.*, 2000; Vidal, 2005).

El muestreo fue realizado en cinco localidades (Fig. 2); con distintos niveles de exposición a la contaminación. Se consideraron localidades expuestas a la contaminación a las ubicadas cerca de las centrales de producción de energía, siendo estas: 1) zona norte de la escollera de Tuxpan; cercana a la salida de desechos de la central termoeléctrica “Adolfo López Mateos”. 2) Playa Muñecos cercana a la central nuclear “Laguna Verde”, en la cual la alteración ambiental se debe a que el agua utilizada en la central para el enfriamiento de los reactores es devuelta al mar a una temperatura alta. 3) Playa Bonita en Tuxpan, la cual fue considerada como menos expuesta a agentes contaminantes que la zona 1, ya que se encuentra a 5.8 kilómetros de la central termoeléctrica. 4) Montepío fue considerada con una menor exposición, ya que no tiene una ubicación cercana a centrales de producción de energía; sin embargo, se encuentra cercana a potreros. 5) Morro de la Mancha es la menos expuesta a contaminación, ya que se encuentra cercana a un sitio RAMSAR⁷ (Moreno-Casasola, 2006). A continuación, se detallan brevemente las características de estas localidades.

La central termoeléctrica “Adolfo López Mateos” está localizada a seis kilómetros al norte de la desembocadura del río Tuxpan (21° 01' 00.1" N y 97° 19' 41.3" O) (Zuk *et al.*, 2006) en el municipio de Tuxpan de Rodríguez Cano. En esta región la marea está clasificada como mixta semidiurna; entre los meses de octubre a mayo el oleaje se ve influenciado por el viento debido a los eventos de “norte” presentándose olas mayores a 2.5 m, hasta alcanzar alturas de cinco metros entre los meses de mayo a noviembre, esto debido al paso de los sistemas de baja presión y ciclones tropicales (SEMARNAT y CONANP 2014). El primer sitio de muestro correspondió al punto más cercano a la central, localizado al lado norte de la escollera (21° 00' 56.27" N y 97° 19' 47.83" O) (1). El segundo punto fue Playa Bonita, localizada al sur de la central termoeléctrica (20° 58' 22.45" N y 97° 18' 15.18" O)(3).

La central nuclear “Laguna Verde” se localiza en la zona nororiental de la costa de Veracruz (19° 43' 30" N y 96° 43' 09" O) en el kilómetro 42 de la carretera Cardel-Nautla, en la región de Punta Limón en el municipio de Alto Lucero (Botello *et al.*, 2006; Ramírez Galicia, 2009). El muestreo se realizó en el punto más cercano posible a la central, el cual fue en Playa Muñecos (2) (19° 44' 37.95" N y 96° 24' 24.51" O).

El Morro de La Mancha (19° 35' 25" N y 96° 22' 49" O) tiene una extensión de 192 ha. Se encuentra localizado a 24.5 kilómetros al norte de la ciudad José Cardel en el municipio de Actopan. La marea es mixta predominantemente diurna y de una amplitud inferior a un metro, debido a ello no se forman marismas ni estuarios; el oleaje está influido por los vientos dominantes del noreste, hay presencia de nortes asociados a vientos que forman oleaje de tormenta de noviembre a abril (López-Portillo *et al.*, 2009). El resto del año el oleaje está asociado

⁷ Se considera sitio RAMSAR a los humedales de importancia internacional y que están registrados por la Convención de Ramsar (www.ramsar.org)

a ciclones. Ambos fenómenos producen resaca, cuando el oleaje de tormenta coincide con marea alta se, puede erosionar la playa (Moreno-Casasola, 2006). El muestro se realizó en una playa con escolleras (5) ($19^{\circ} 34' N$ y $96^{\circ} 22' 49'' O$)

Montepío, con coordenadas $18^{\circ} 38' 35.99'' N$ y $95^{\circ} 05' 54.87'' O$, se encuentra en el municipio de San Andrés Tuxtla, perteneciente a la región conocida como Los Tuxtlas. En esta zona Los “nortes” se desplazan a velocidades de hasta 80 a 100 km/h y aportan cerca de 15% de la precipitación anual (Sada *et al.*, 2000). El muestro se realizó en playa Hermosa (4) ($18^{\circ} 38' 43.89'' N$ y $95^{\circ} 05' 40.37''$).

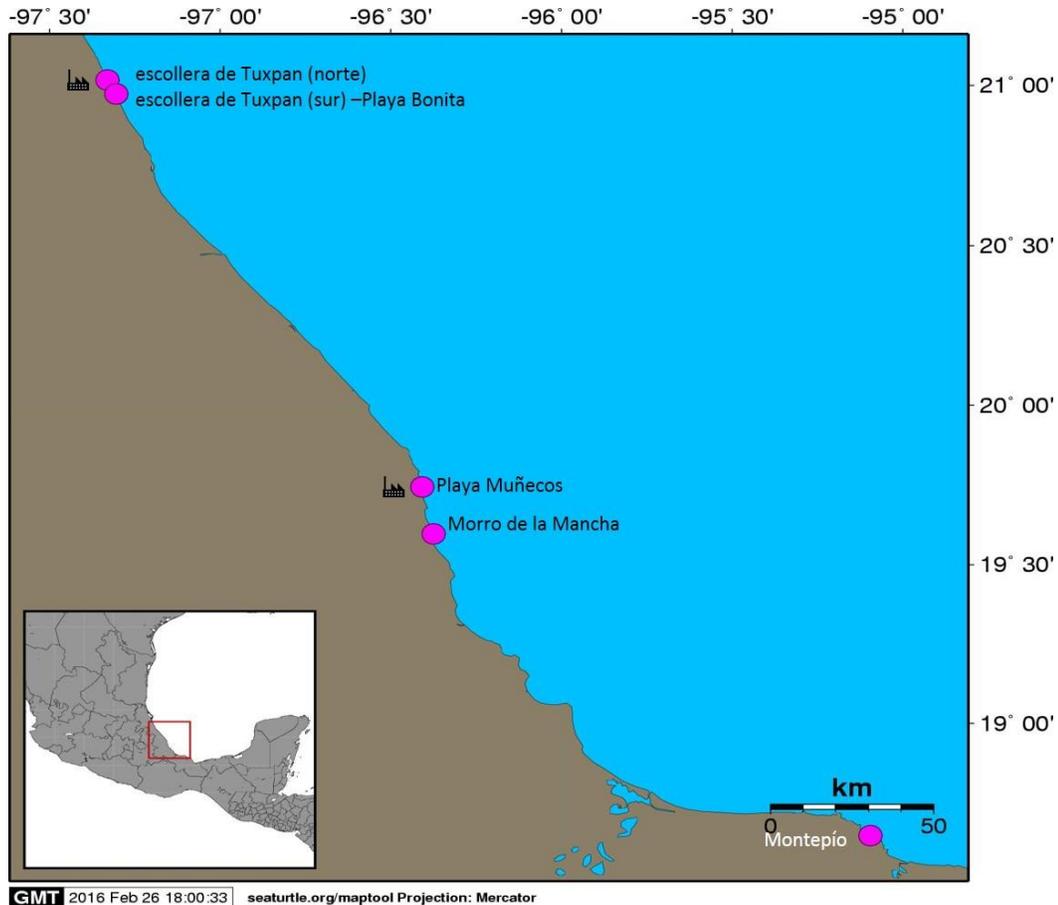


Figura 2. Ubicación de las localidades de estudio en el estado de Veracruz.  Simboliza la ubicación de las centrales de producción de energía: la Central Termoeléctrica “Adolfo López Mateos” se encuentra cerca del norte de la escollera de Tuxpan y la central nuclear “Laguna Verde” cerca de Playa Muñecos. Mapa realizado en: SEATURTLE.ORG, 2002.

En septiembre del 2014 se realizó un muestro prospectivo para observar la abundancia de *Nerita fulgurans* en las zonas de estudio. Posteriormente en el mismo mes, se llevó a cabo un muestro aleatorio estratificado por tallas, se recolectó un mínimo de 30 individuos por localidad, formando grupos de tallas por percepción subjetiva de manera que todos los tamaños estuvieran representados; se recolectaron 170 organismos en total. Se tomó la temperatura superficial del agua con un multiparamétrico (YSI 1820 C-M) en la escollera de Tuxpan y Playa Muñecos; mientras que para el Morro de la Mancha y Montepío se consultó la temperatura superficial del mar para la

fecha de muestreo, a través de la página web de la National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) debido a que se dañó el equipo en campo.

5.2 Métodos de gabinete

5.2.1. Análisis con morfometría geométrica

Para los análisis de morfometría geométrica se tomaron fotografías de cada uno de los organismos en tres vistas: dorsal, ventral y apical. Todas las fotos fueron realizadas con una cámara Reflex Canon EOS Rebel T5i, el balance de colores se ajustó con luz Tungsteno, la iluminación se realizó con dos lámparas de focos fluorescentes, la cámara se colocó en un soporte para darle estabilidad.

Para las fotografías de las vistas ventral y dorsal se usó la cámara en modo automático para evitar sesgos, mientras que, para las fotografías del ápice, se usó la cámara en modo manual con lentes de acercamiento, de manera que permitiera el enfoque de las estructuras importantes para el análisis morfométrico; se usó el tiempo de exposición sugerido por el sensor de la cámara y el diafragma lo más cerrado posible (f18 a f32). Este procedimiento también se aplicó para tomar todas las fotografías de los organismos menores a 15 mm. Todas las fotos fueron tomadas con una escala física de 1 cm. Se midió largo y ancho de la concha de todos los organismos con un vernier digital Truper y se calculó el promedio y desviación estándar para dichas medidas.

5.2.1.1 Análisis con *landmarks*

Los análisis morfométricos utilizando *landmarks* (conocidos en español como hitos) se realizaron en 133 individuos (35 para Playa Bonita, 25 para Playa Muñecos, 14 para Montepío, 29 para el Morro de la Mancha y 30 para el norte de la escollera de Tuxpan), ya que se descartaron aquellos en los que las estructuras usadas como referencia no se identificaban claramente. Los *landmarks* fueron colocados en la vista ventral (Fig. 3), ya que solamente en esta se encuentran estructuras homólogas para la morfometría geométrica (Zelditch, 2004). Los *landmarks* 1-9 son tipo I; los *landmarks* 12 y 13 se construyeron usando como guía los *landmarks* 10 y 11 (ver Anexo 2), siendo estos últimos tipo II (Bookstein, 1991). Las definiciones de morfometría geométrica usadas en este trabajo pueden ser consultadas en el Anexo I y están marcada en negrita en el texto.

Número de landmark	Descripción de la posición de landmark
1	Parte superior del labio externo.
2	Comisura del labio interno
3 y 4	Dientes de la abertura
5, 6, 7 y 8	Dientes columelares
10	Inicio de la vuelta corporal
11	Fin labio externo/ zona inferior del labio externo
12	Punto más extremo a la izquierda
13	Punto más extremo a la derecha

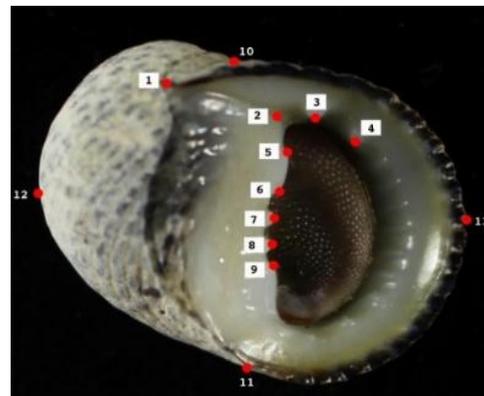


Figura 3. *Landmarks* usados en la vista ventral de la concha.

Las imágenes obtenidas fueron ingresadas al programa Makefan 8 (Sheets, 2014), en el cual se trazaron líneas guía para la construcción de los *landmarks* 12 y 13 (ver Anexo 2) para ubicar los landmarks antes mencionados. Posteriormente fueron introducidas al programa TPS Util Ver. 1.58 (Rohlf, 2013-a) para convertirlas en archivos con formato TPS, los cuales fueron ingresados a TPS

Dig Ver. 2.17 (Rohlf, 2013-b) para digitalizarlos. Los archivos resultantes se analizaron con el software Morpho J versión 1.06c (Klingenberg, 2011), en el cual se realizaron los siguientes análisis estadísticos modificados para morfometría geométrica:

- **Superposición de Procrustes:** visualizar de forma gráfica los cambios en la forma entre localidades.
- **Análisis de componentes principales (PCA):** analizar variación dentro de las localidades.
- **Análisis de varianza canónico (CVA):** analizar variación entre las localidades.
- **Prueba de Bartlett y lambda de Wilks:** encontrar diferencias significativas de la forma entre localidades.
- Test de asignación *a posteriori*: analizar la discriminación significativa de la forma de la concha por localidad.
- **Análisis lineal discriminante:** establecer las diferencias en la forma de la concha, asociada con el tamaño de esta.

5.2.1.2 Análisis con *semilandmarks*

Los análisis con *semilandmarks* se realizaron en los 170 organismos recolectados, utilizando el contorno de la concha en tres vistas: apical, dorsal y ventral. Para colocar los puntos de manera equidistante sobre los contornos de la concha se trazaron líneas guía con el programa Makefan 8 (Sheet, 2014) (ver Anexo 2). Posteriormente, las imágenes fueron ingresadas al programa TPS dig Ver. 2.17 (Rohlf, 2013), en el cual se digitalizaron para obtener los contornos como se muestra en la figura 4.

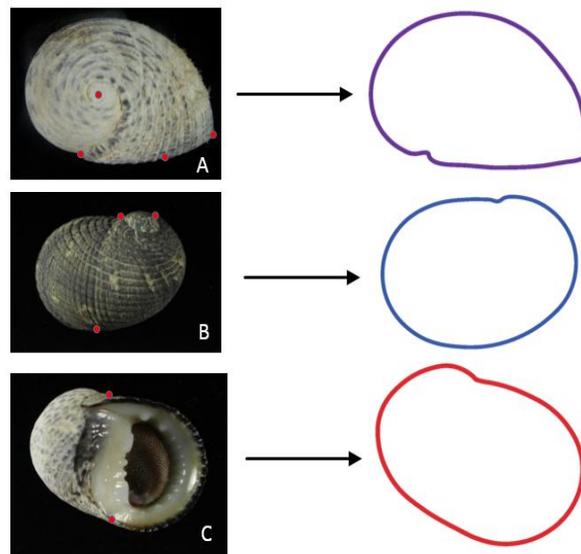


Figura 4. Curvas usadas en el análisis morfométrico con *semilandmarks*: A) Vista apical: se colocaron tres puntos usados como **puntos de ayuda**: uno al inicio y otro al final de la abertura de la concha y el tercero en medio de esta, se colocó un landmark tipo I en el ápice de la concha (Bookstein, 1991). B) Vista dorsal: se colocaron tres **puntos de ayuda**: dos abarcando la abertura de la concha y el tercero a la altura del ápice sobre el margen de la concha. C) Vista ventral: se colocaron dos **puntos de ayuda** en el inicio y fin de la abertura de la concha.

Los archivos obtenidos fueron procesados con los siguientes programas especializados en morfometría geométrica:

- TPS Util ver 1.58: para construir archivos TPS a partir de imágenes JPG y unir archivos TPS.
- Coord Gen 8h (Sheets, 2000): usado para realizar la **superposición de Procrustes** para visualizar cambios de forma.
- Semiland 6 (Sheets, 2003): minimizar la distancia entre **semilandmarks** reduciendo la **bending energy** y remover los **puntos de ayuda**.
- PCA Gen 6p (Sheets, 2001): usado para realizar **análisis de componentes principales** de las localidades.
- CVA Gen 6p (Sheets, 2006): usado para realizar un **análisis de varianza canónico** de cada una de las vistas y hacer las **pruebas de significancia de Bartlett** y **Lambda de Wilks**. Realizar la prueba de asignación *a posteriori* con las **distancias de Mahalanobis**, la cual muestra el número de organismos que se agrupan por localidad.

5.2.2 Análisis del color

Para el análisis del color se tomaron fotografías de la vista dorsal de cada organismo con una cámara Canon EOS Rebel T5i; los ejemplares se colocaron en un recipiente con fondo negro mate para evitar reflejos, fueron sumergidos en agua dulce para simular la coloración presente en campo. Todas las fotos fueron tomadas bajo luz solar y con ayuda de un soporte para la cámara. Las imágenes obtenidas fueron analizadas con el programa Image J, en el cual se calculó el valor promedio de blanco y negro, presente en la concha. Con estos valores se realizaron los siguientes análisis en el software STATISTICA versión 7:

- Análisis de varianza de una vía (ANOVA): para conocer las diferencias entre el promedio b/n por localidades.
- Prueba post-hoc de Scheffé para grupos desequilibrados: analizar la significancia de las diferencias de color presentes en cada una de las localidades.
- Correlación y regresión lineal temperatura-color: analizar el grado de relación del color de las conchas con la temperatura del agua.

VI. Resultados

6.1 Medidas de morfometría tradicional

Se obtuvo un total de 170 organismos: 35 en Playa Muñecos, 37 en el norte de la escollera de Tuxpan, 32 en el Morro de la Mancha, 35 en Playa Bonita y 31 en Montepío (Tabla 1).

Tabla 1. Medidas morfométricas tradicionales para la especie *Nerita fulgurans*. Se muestra el promedio del largo y ancho con su respectiva desviación estándar, por localidad. Los valores entre paréntesis denotan el intervalo de variación que se encontró para las muestras.

Localidad	No de individuos	Largo (mm)	Ancho (mm)
Norte escollera de Tuxpan	37	12.102 ± 4.26 (9.03 – 23.82)	14.418 ± 5.62 (9.89 – 28.22)
Playa Muñecos	35	13.524 ± 2.15 (8.53 – 16.7)	16.950 ± 1.08 (10.19 – 21.4)
Playa Bonita	35	21.071 ± 1.55 (17.84 – 25.19)	27.623 ± 2.21 (20.18 – 30.37)
Montepío	31	7.339 ± 1.08 (6.31 – 10.64)	8.717 ± 1.33 (7.31 – 12.9)
Morro de la Mancha	32	16.252 ± 2.18 (8.78 – 18.83)	19.624 ± 2.63 (10.93 – 22.42)

6.2 Análisis con morfometría geométrica

6.2.1 Análisis con *landmarks*

La **superposición de Procrustes** de todas las localidades mostró que la mayor cantidad de variación está en la zona de la vuelta corporal y la abertura como se observa en los **landmarks** 10, 1 y 13, mientras que los dientes columelares son los menos variables, correspondientes a los **landmarks** 2, 5, 6, 7, 8 y 9 (Fig. 5).

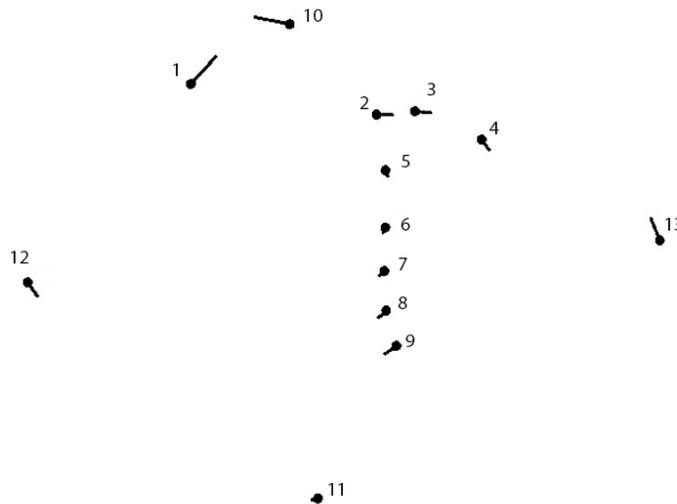


Figura 5. Se muestra la **superposición de Procrustes** para los **landmarks** 1 a 13; los puntos simbolizan la posición de los **landmarks** en la **figura consenso**, las líneas muestran la cantidad y dirección de la variación presente en cada uno de ellos.

Mediante el **análisis de componentes principales** se obtuvo que la variación fue diferente dentro de cada una de las localidades. La mayor variación entre individuos estuvo en el norte de la escollera de Tuxpan y la localidad con menor variación entre individuos fue Montepío (Fig. 6). El programa **Morpho J** traza una elipse de confianza, que entre más ovalada sea, menor será el grado de variación entre los individuos.

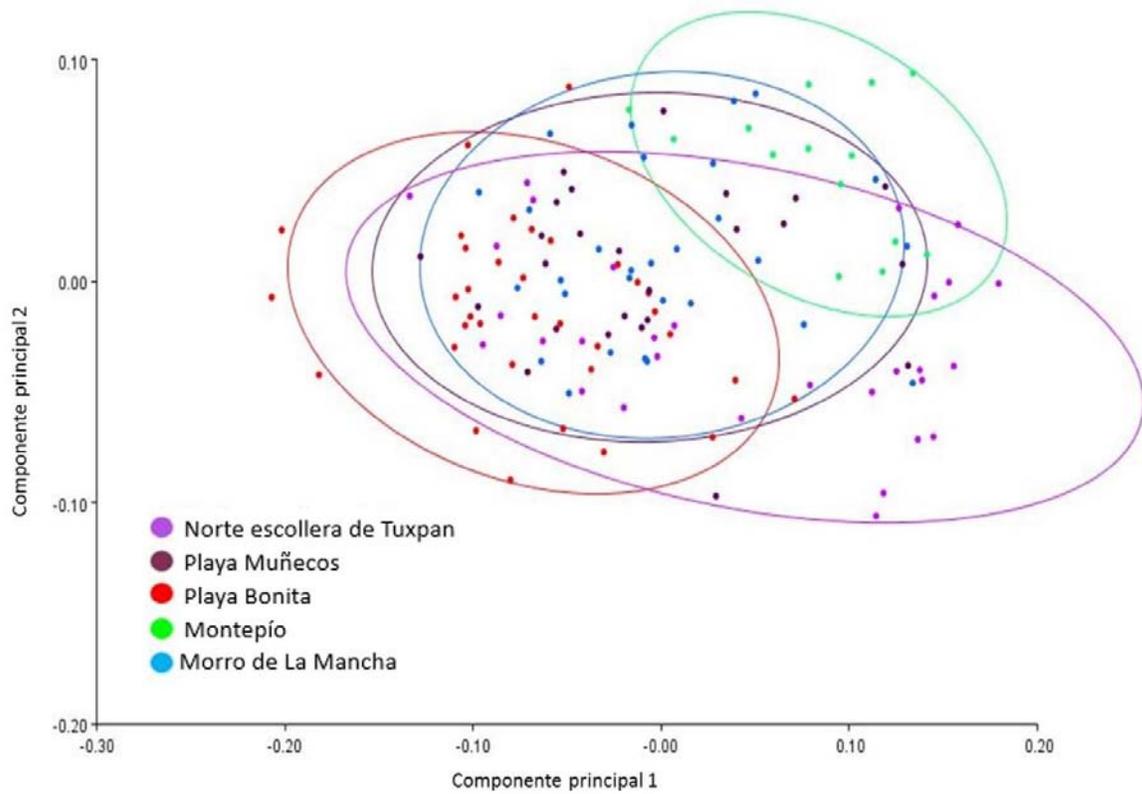


Figura 6. **Análisis de componentes principales** para los *landmarks*. Los puntos representan a cada uno de los organismos y las elipses representan el intervalo de confianza en la cual se distribuye la variación dentro de la localidad.

El **análisis de varianza canónico** mostró que gráficamente hay traslape entre las localidades (Fig. 7); cuatro de los cinco ejes son diferentes (Tabla 2), lo que significa que cuatro de las cinco localidades poseen formas significativamente diferentes entre los individuos que las habitan.

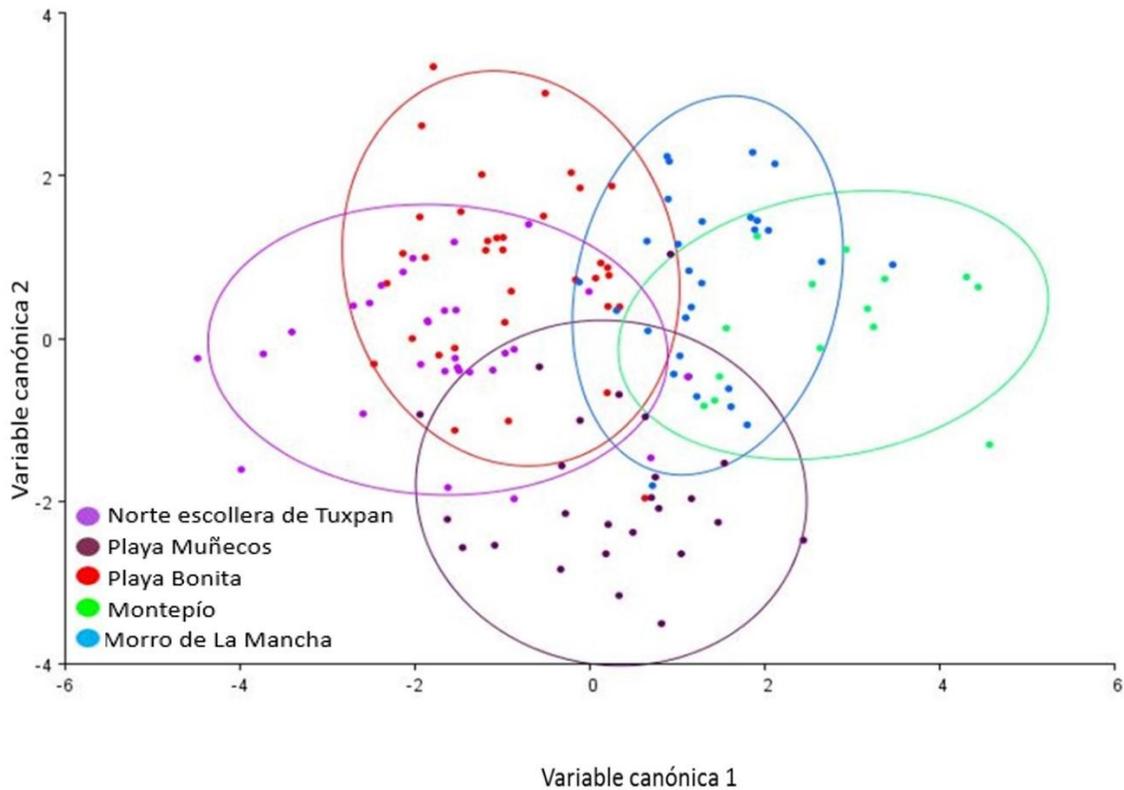


Figura 7. **Análisis de varianza canónico** para los *landmarks* de la vista ventral. Se observan las elipses de confianza las cuales indican la cantidad de variación entre sitios; la localidad con mayor variación morfométrica es el norte de la escollera de Tuxpan y la localidad con menor variación es Playa Muñecos.

Tabla 2. Resultados *post hoc* del **Análisis de Varianza Canónico** para *landmarks* de la vista apical. Se muestran los resultados de las pruebas de *lambda de Wilks y de Bartlett* (χ^2); se observa que cuatro de las cinco poblaciones son significativamente diferentes.

Eje	λ De Wilks	χ^2	Grados de libertad	p
1	0.0586	336.12	88	< 0.0001
2	0.1869	198.74	63	< 0.0001
3	0.3753	116.14	49	< 0.0001
4	0.7345	36.57	19	=0.0089752

La prueba de asignación *a posteriori* mostró que los organismos que habitan en la zona norte de la escollera de Tuxpan no poseen una forma significativamente diferente con respecto a las demás localidades (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados de la prueba de asignación *a posteriori* para los **landmarks** de la vista ventral. Se muestra el número de organismos que se pueden diferenciar por forma en cada localidad

	Playa Bonita	Playa Muñecos	Montepío	Morro de la Mancha	Norte escollera Tuxpan	Total
Norte escollera Tuxpan	5	0	1	0	24	30
Playa Muñecos	2	22	0	1	0	25
Playa Bonita	30	3	0	2	0	35
Montepío	0	0	12	2	0	14
Morro de la Mancha	1	1	2	25	0	29

6.2.2 Análisis con *semilandmarks*

6.2.2.1 Vista apical

En la **superposición de Procrustes** para los *semilandmarks* del ápice se observa que la mayor cantidad de variación está concentrada en el punto equivalente al ápice de la concha y en los puntos que corresponden al inicio y fin de la curva de la vuelta corporal (Fig. 8).

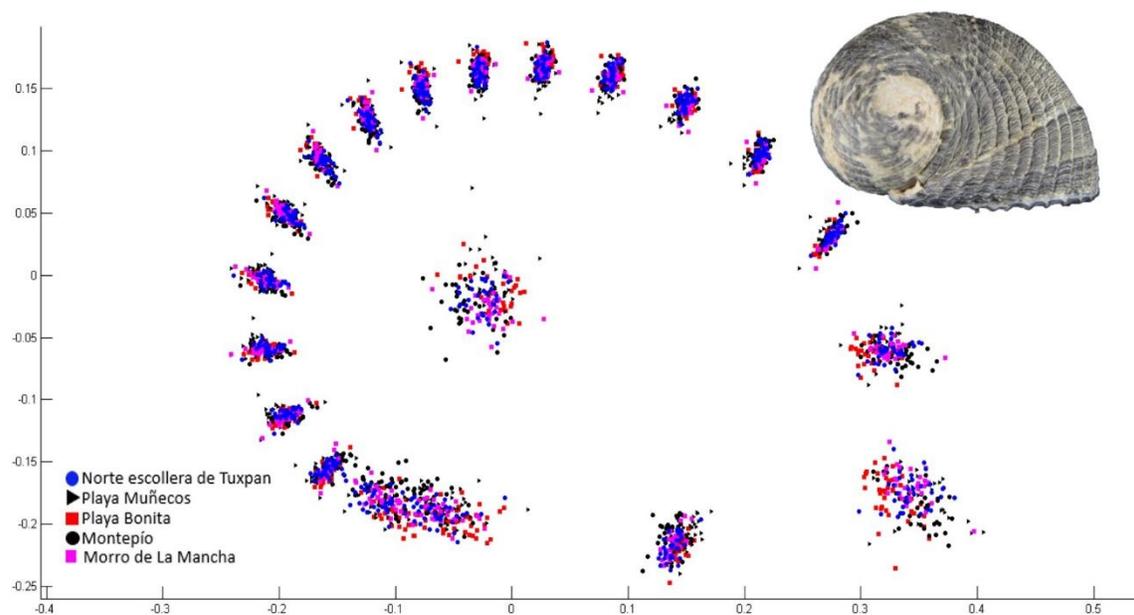


Figura 8. Superposición de Procrustes de la vista del ápice.

El **análisis de componentes principales** (PCA) mostró que para la forma de la concha en la vista apical dentro de las poblaciones presenta poca variación en todas las localidades (Fig. 9).

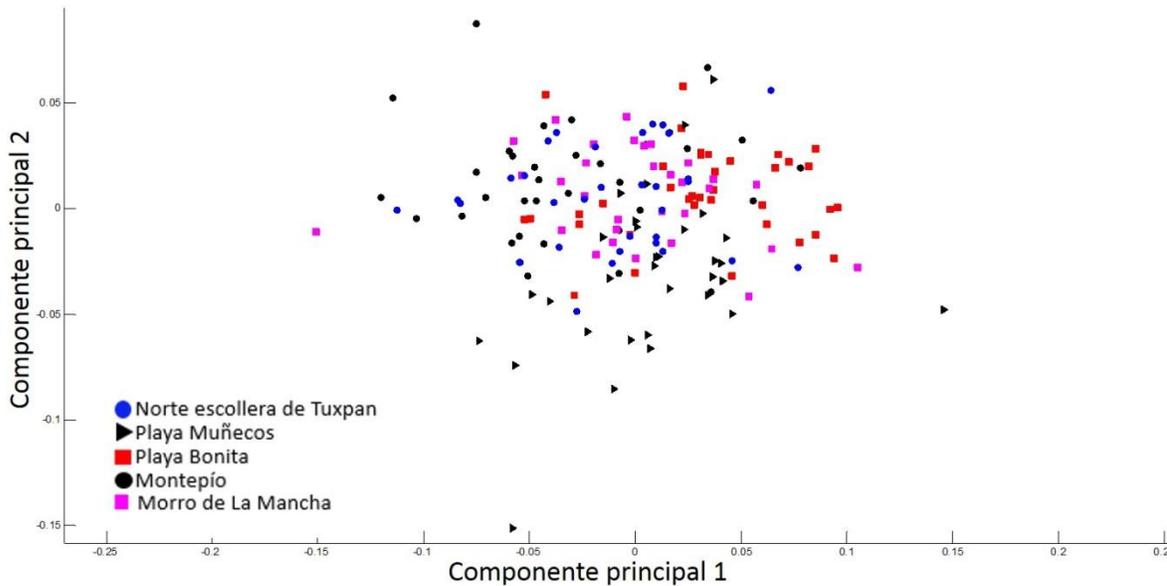


Figura 9. **Análisis de componentes principales** para *semilandmarks* de la vista apical. Se muestra la variación dentro de las localidades para el contorno de la concha.

El **análisis de varianza canónico** mostró que hay diferencias significativas en tres de las cinco poblaciones; es decir que para la vista apical las conchas de tres localidades muestran una forma significativamente diferente de las otras localidades (Fig. 10; Tabla 4).

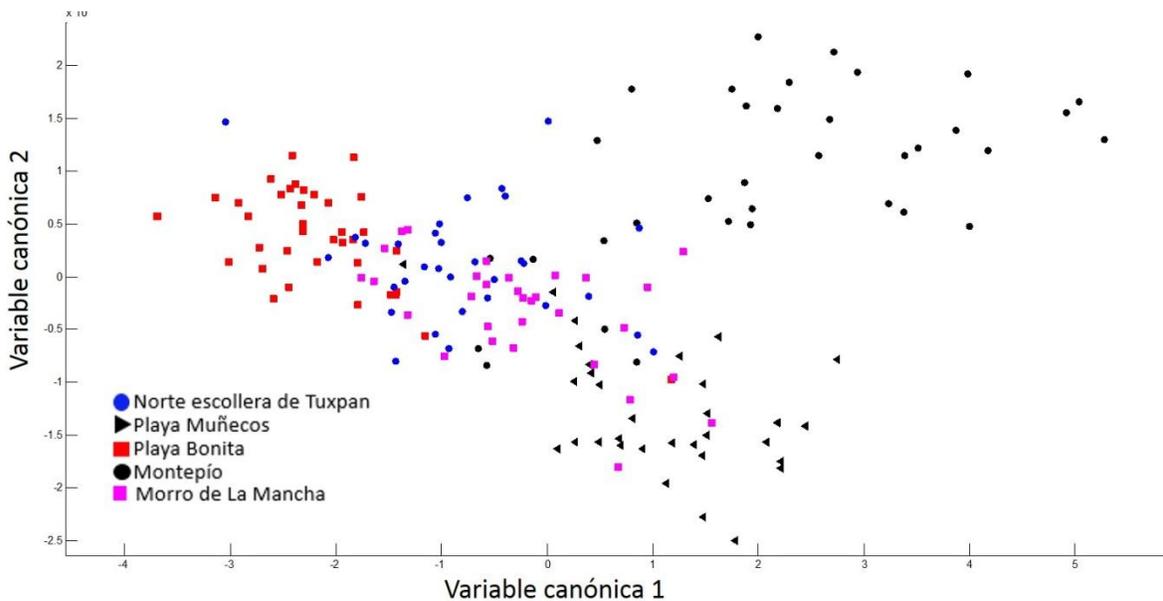


Figura 10. **Análisis de varianza canónico** para los *semilandmarks* de la vista apical. Muestra las diferencias en la forma de la concha entre localidades, Montepío muestra una separación del resto de las localidades.

Tabla 4. Análisis de Varianza Canónica para *semilandmarks* de la vista apical. Se muestran los resultados de las pruebas de **lambda de Wilks** y de Bartlett (X^2); se observa que tres de las cinco poblaciones son significativamente diferentes.

Eje	λ de Wilks	X^2	Grados de libertad	p
1	0.0541	424.39	144	< 0.0001
2	0.1721	25.03	105	< 0.0001
3	0.4436	118.27	68	=0.000153949

El test de asignación *a posteriori* mostró que las conchas pertenecientes a Playa Muñecos, Playa Bonita y Montepío, poseen formas significativamente diferentes para la vista apical.

Tabla 5. Resultados de la prueba de asignación *a posteriori* para los *semilandmarks* de la vista apical, se muestra la cantidad de organismos que son agrupados por localidad.

	Playa Bonita	Playa Muñecos	Montepío	Morro de la Mancha	Norte escollera Tuxpan	Total
Playa Bonita	32	0	0	0	3	35
Playa Muñecos	0	29	0	2	2	33
Montepío	0	0	29	0	2	31
Morro de la Mancha	1	3	0	21	7	32
Norte Escollera Tuxpan.	3	0	1	8	25	37

6.2.2.2 Vista dorsal

La **superposición de Procrustes** para los **semilandmarks** de la vista dorsal de la concha muestra que hay variación presente en la forma de esta para las cinco localidades, siendo mayor en la zona más cercana al ápice (Fig. 11).

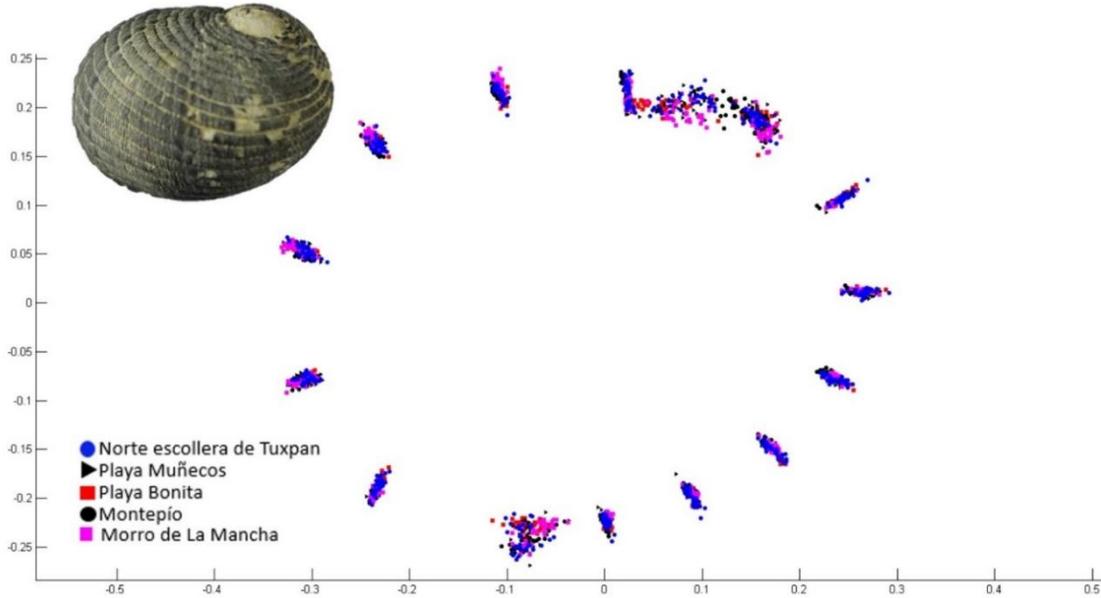


Figura 11. **Superposición de Procrustes** de los **semilandmarks** de la vista dorsal. Se muestra la cantidad de variación en la forma de la concha.

El **análisis de componentes principales** muestra que hay variación de la forma de la concha dentro de las poblaciones (Fig. 12).

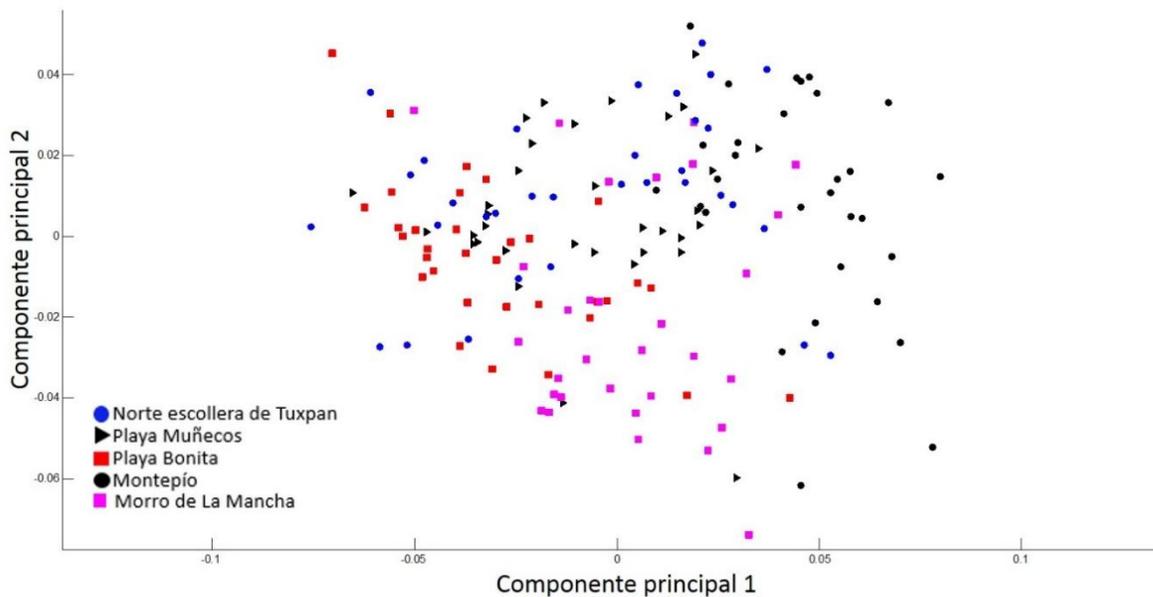


Figura 12. Análisis de Componentes Principales para la vista dorsal de las conchas. Se observa las diferencias morfométricas entre individuos de la misma localidad, el grado de dispersión entre puntos indica el tamaño de las diferencias en la forma.

El Análisis de Varianza Canónico mostró que la forma de la concha por localidad es significativamente diferente en cuatro de las cinco poblaciones, siendo la población de Montepío la que se muestra más separada de manera gráfica (Fig. 13; Tabla 6).

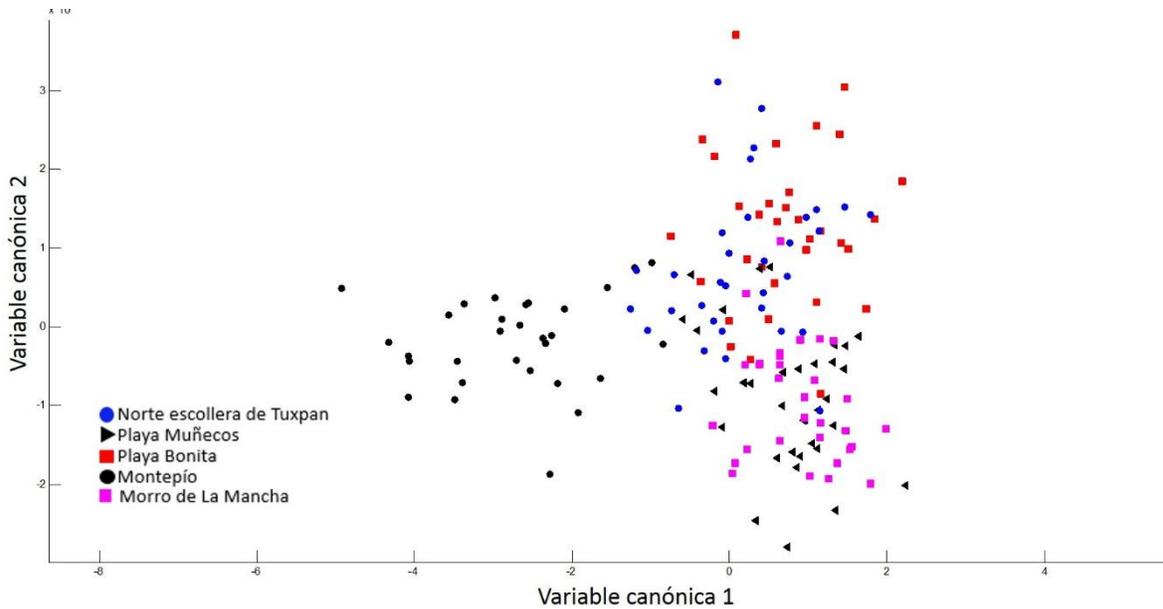


Figura 13. Análisis de Varianza Canónico de *semilandmarks* de la vista dorsal. Se observa que la localidad de Montepío se separa gráficamente, es decir que estas conchas son morfométricamente diferentes.

Tabla 6. Resultados del Análisis de Varianza Canónico para *semilandmarks* de la vista dorsal. Se muestran los resultados de las pruebas de **lambda de Wilks** y de Bartlett (χ^2); se observa que cuatro de las cinco poblaciones son significativamente diferentes.

Eje	λ de Wilks	χ^2	Grados de libertad	p
1	0.0486	436.96	104	< 0.0001
2	0.2100	225.55	75	< 0.0001
3	0.4365	119.80	48	< 0.0001
4	0.7434	42.85	23	=0.00722007

La prueba de asignación mostró que las poblaciones que habitan en Playa Muñecos, Playa Bonita, Montepío y Morro de la Mancha poseen formas significativamente diferentes (Tabla 7).

Tabla 7. Resultado de la prueba de asignación a posteriori para los *semilandmarks* de la vista dorsal, se muestra la cantidad de organismos que son agrupados por localidad.

	Playa Bonita	Playa Muñecos	Montepío	Morro de la Mancha	Norte escollera Tuxpan	Total
Playa Bonita	27	2	0	3	3	35
Playa Muñecos	1	28	0	4	2	35
Montepío	0	0	29	0	2	31
Morro de la Mancha	3	3	0	25	1	32
Norte Escollera Tuxpan	7	3	1	2	24	37

6.2.2.3 Vista ventral

La **superposición de Procrustes** para los *semilandmarks* de la vista ventral muestra gran dispersión en los puntos, lo que significa que hay variación entre la forma de la concha dentro de las localidades (Fig. 14).

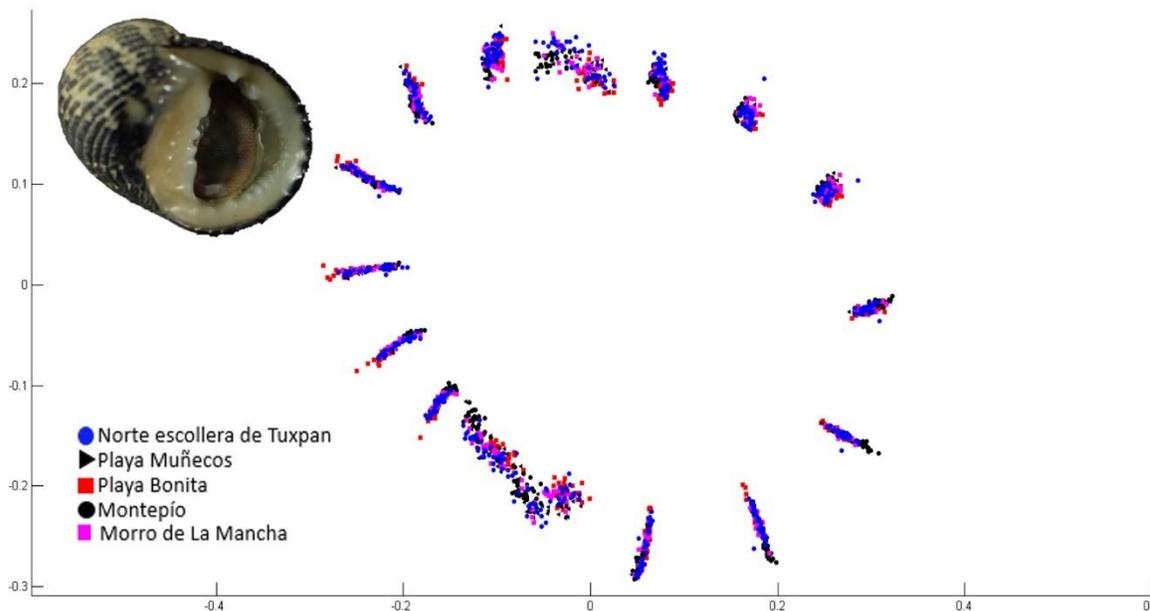


Figura 14. **Superposición de Procrustes** para los *semilandmarks* de la vista ventral. Se observa que la mayor cantidad de variación respecto a la figura promedio, está en la zona inferior de la concha.

El **análisis de componentes principales** de la vista ventral muestra el grado de variación entre poblaciones de la forma de la concha (Fig. 15).

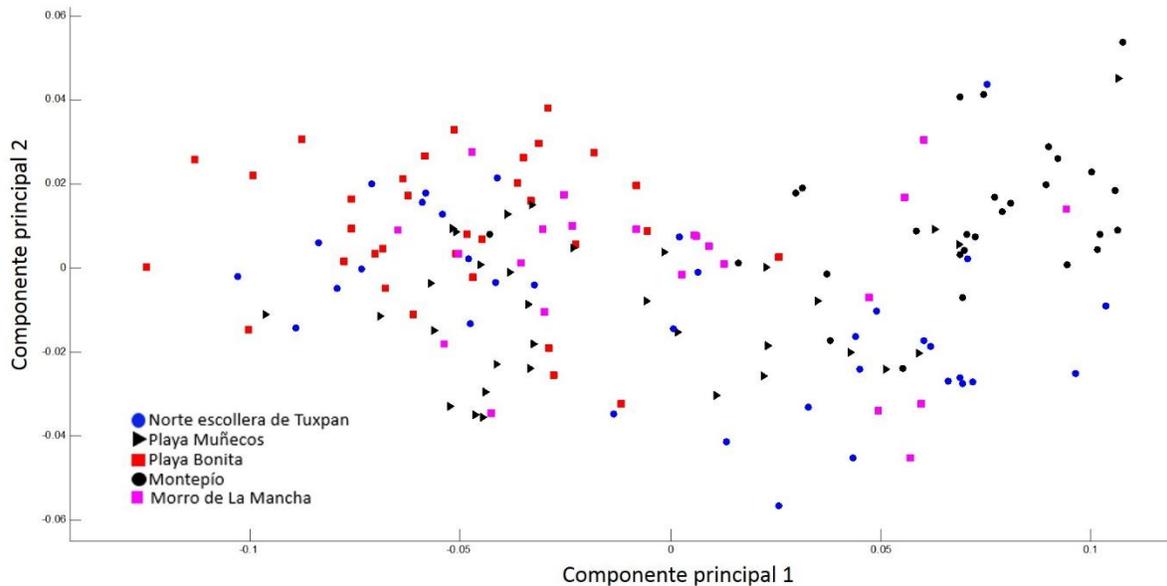


Figura 15. Análisis de Componentes Principales para la vista ventral. Se observa por la dispersión de los puntos que las conchas dentro de las localidades son diferentes entre sí.

El **análisis de varianza canónico** mostró gráficamente que las conchas pertenecientes a la localidad de Montepío, se separan del resto de las localidades; mediante el análisis estadístico se obtuvo que cuatro de las cinco poblaciones mostraron formas significativamente diferentes (Fig.16; Tabla 8).

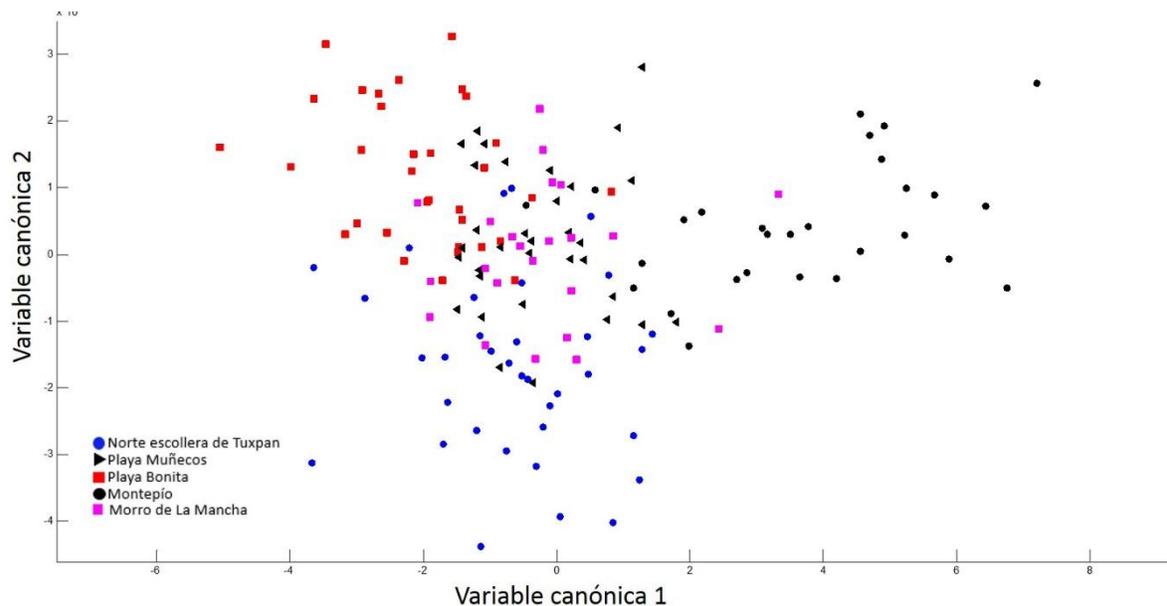


Figura 16. Análisis de varianza canónico de los *semilandmarks* de la vista ventral. Se observa la variación morfométrica entre localidades, siendo la localidad de Montepío la que se muestra más separada gráficamente, lo que indica mayor cantidad de variación.

Tabla 8. Resultados del Análisis de Varianza Canónico para *semilandmarks* de la vista ventral. Se muestran los resultados de las pruebas de *lambda de Wilks* y de *Bartlett (χ^2)*; se observa que cuatro de las cinco poblaciones son significativamente diferentes.

Eje	λ de Wilks	χ^2	Grados de libertad	<i>p</i>
1	0.097	305.81	112	< 0.0001
2	0.1987	235.09	81	< 0.0001
3	0.4106	129.52	52	< 0.0001

La prueba de asignación *a posteriori* mostró que las poblaciones que habitan en las localidades del norte de la escollera de Tuxpan, Playa Muñecos, Playa bonita y *Montepío* poseen formas significativamente diferentes entre ellas (Tabla 9).

Tabla 9. Resultados de la prueba de asignación *a posteriori*. Se observa la cantidad de conchas que se asignan de acuerdo con su forma para cada localidad.

	Playa Bonita	Playa Muñecos	Montepío	Morro de la Mancha	Norte escollera Tuxpan	Total
Playa Bonita	26	3	1	0	5	35
Playa Muñecos	1	27	1	3	1	33
Montepío	4	1	26	2	2	35
Morro de la Mancha	1	4	1	22	2	30
Norte escollera Tuxpan.	3	1	0	1	26	31

6.2.3 Diferencias en la forma de la concha por tamaño

El **análisis lineal discriminante** mostró que en la población que habita al norte de la escollera de Tuxpan posee un intervalo de tamaños más amplio que las otras localidades, ya que posee conchas de diferentes tallas mientras que en las otras localidades el tamaño es homogéneo. Se obtuvo que la forma de la concha está relacionada positivamente con el tamaño de esta en un 14.14% ($p < 0.0001$) (Fig. 17).

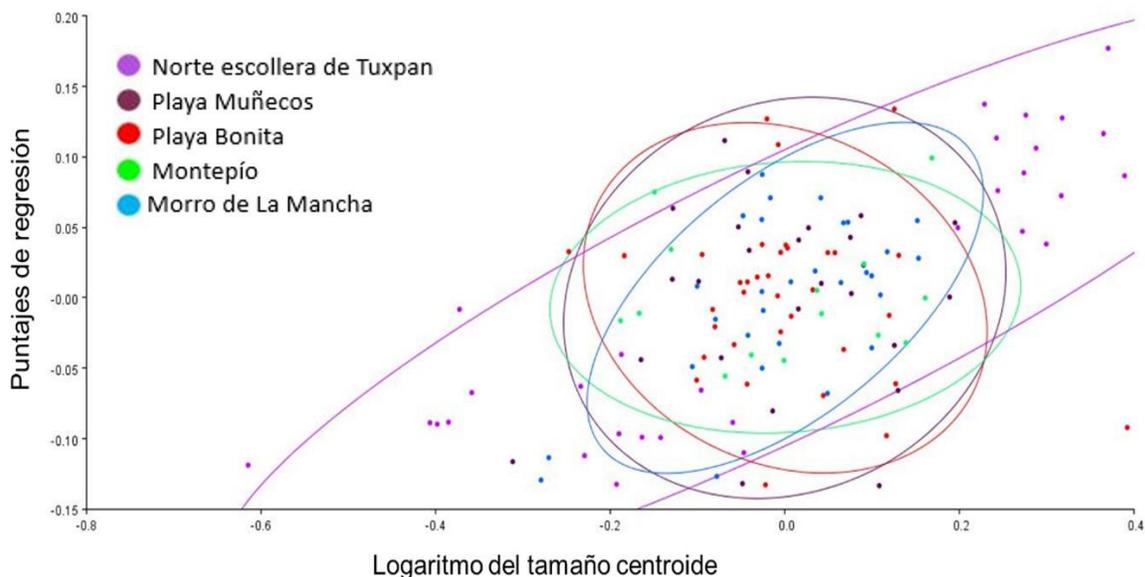


Figura 17. **Análisis lineal discriminante** del logaritmo del **tamaño centroide** contra la localidad. Se observa que los organismos pertenecientes al Norte de la escollera de Tuxpan poseen conchas en los tres intervalos de tamaños.

6.3 Coloración de la concha

Se encontró un efecto significativo de la localidad sobre el color de la concha de *N. fulgurans* ($F=69.187$, g.l.= 4 y 165, $p < 0.001$), mostrando diferencias por localidad; los valores de coloración se distribuyeron en un intervalo de 48 a 160 (0=más oscuro, 200=más claro), los promedios de coloración más oscuros fueron para Playa Bonita y Montepío y los valores más claros para Playa Muñecos y el Morro de la Mancha; mientras que el norte de la escollera de Tuxpan, mostró valores medios (Fig. 18; Tabla 10).

Tabla 10. Valores de los promedios de blancos y negros en la región dorsal de la concha. Se muestra los valores de color máximos, mínimos y promedio para cada localidad.

Localidad	Valor máximo	Valor mínimo	Promedio
Norte escollera Tuxpan	77.24	77.24	100.56
Playa Muñecos	200.15	81.17	149.75
Playa Bonita	165.85	36.17	66.72
Montepío	131.92	49.55	69.87
Morro de La Mancha	187.79	100.63	144.67

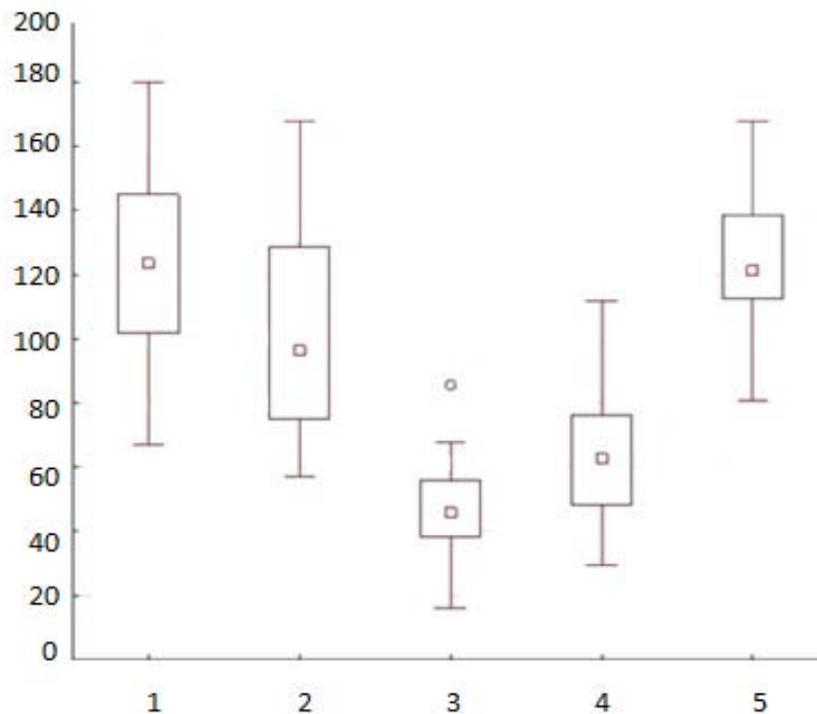


Figura 18. Diferencias de color en las conchas de las distintas localidades. 1- Playa Muñecos 2- norte escollera de Tuxpan 3- Playa Bonita 4-Montepío 5-Morro de la Mancha.

La prueba de similitud entre pares de Scheffé que [Playa Bonita y norte de la escollera de Tuxpan], [norte de la escollera de Tuxpan y Montepío], [Playa Muñecos y Playa Bonita], [Playa Muñecos y Montepío], [Playa Bonita y Morro de La Mancha] y [Morro de La Mancha y Montepío], muestran diferencias significativas (Tabla 11).

Tabla 11. Resultados de la prueba de Scheffé ($p=0.0001$) para pares de localidades. Los valores marcados con * son estadísticamente significativos, es decir entre ese par de localidades hay diferencias en el color.

	Norte escollera de Tuxpan	Playa Muñecos	Playa Bonita	Montepío	Morro de la Mancha
Norte escollera de Tuxpan	--	0.069932	*0.000000	*0.000000	0.018384
Playa Muñecos	--	--	*0.000000	*0.000000	0.986905
Playa Bonita	--	--	--	0.098177	*0.0000
Montepío	--	--	--	--	*0.000000
Morro de la Mancha	--	--	--	--	--

6.4 Relación temperatura de la localidad con coloración de la concha

El análisis de regresión lineal de la temperatura de la localidad y el promedio de blanco y negro de la región dorsal de la concha gráficamente fue positiva, es decir que a mayor temperatura se encuentran conchas más claras; sin embargo, solo están relacionadas en un 24% ($R^2=0.2413$, $t=7.3089$, g. l.= 169, $p<0.001$), lo que muestra una baja relación entre estas (Fig. 19).

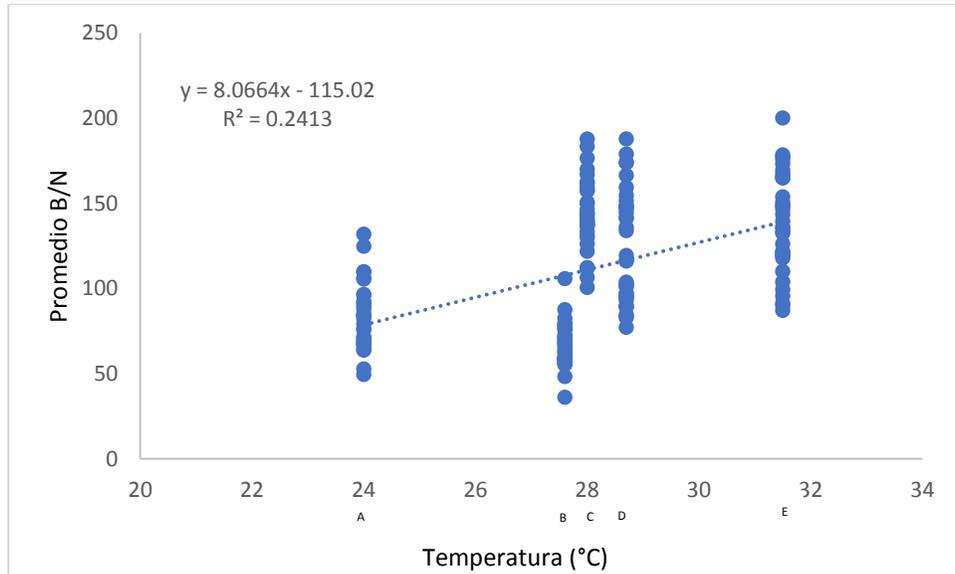


Figura 19. Regresión lineal de la temperatura contra el color. Se observa que hay una relación positiva entre color de la zona dorsal de la concha con la temperatura de la localidad.

A- Montepío B- Playa Bonita C- Morro de La Mancha D- Norte de la escollera de Tuxpan E- Playa Muñecos

VII Discusión

La variación fenotípica en moluscos intermareales es muy amplia debido a los factores ambientales presentes en esta zona, estas variaciones pueden tener un componente genético y en ocasiones no es posible asignar la variación solamente a uno de estos factores (Trussell y Etter, 2002; Hollander y Butlin, 2010).

7.1 Variación de la estructura de tallas de la concha

Se obtuvo un intervalo de tallas para el largo de la concha de 6.31 a 23.68 mm, en el cual el valor mínimo está por debajo de los valores antes reportados en la literatura para esta especie. Las tallas mayores sí se encuentran dentro del intervalo reportado de 10 a 37 mm (Abbot, 1974; Redfern, 2001; García-Cubas y Reguero, 2004). Para el ancho de la concha, el intervalo de tamaño que se obtuvo fue de 7.31 a 30.37 mm, el cual se encuentra dentro de las medidas reportadas en otros trabajos para la especie (Mago Linares, 2011).

Las conchas más pequeñas fueron recolectadas en Montepío y las mayores tallas fueron registradas en Playa Bonita, la cual está ubicada en el lado norte de sotavento de la escollera de Tuxpan. Las diferencias encontradas pueden estar asociadas a un ambiente estresante, como lo reporta Barnes (2005) para los gasterópodos que habitan en el intermareal rocoso que presenta cambios continuos en los factores ambientales; debido a esto sus conchas presentan tallas más pequeñas.

Las conchas con mayores tallas fueron reportadas para las dos localidades ubicadas cerca de la central termoeléctrica "Adolfo López Mateos" correspondientes al norte de la escollera de Tuxpan y Playa Bonita. Esto pudo ser debido a que el muestreo en la central termoeléctrica se realizó cerca del desagüe de la planta, lo que es coincidente con el trabajo de Flores y Cáceres (1973) que reportaron para *N. fulgurans* mayores tallas en organismos pertenecientes a localidades expuestas a fuentes de contaminación. También Kawai (2003) reportó que organismos pertenecientes a la especie *N. plicata* Linnaeus, 1758 que estuvieron expuestos a un derrame petrolero, tuvieron mayores tallas que los organismos que habitaban en áreas libres de contaminantes.

En la localidad de Playa Muñecos, se encontraron organismos con tallas dentro de la media a diferencia de otras investigaciones que se han realizado con comunidades de moluscos que habitan en zonas adyacentes a centrales nucleares, en los que se ha observado que el tamaño de la concha está influido por la temperatura del agua que entra al mar después de ser utilizada para enfriar los reactores, es devuelta al mar (Fetisov *et al.*, 1992; Rajagopal *et al.*, 1995; Ramírez Galicia, 2009; Falfushynska *et al.*, 2010). Esto puede deberse a que se ha demostrado que los miembros de la familia *Neritidae* son resistentes a los cambios de temperatura (Vermeij, 1971).

Otro factor que puede causar diferencias en el tamaño de la concha es el grado de exposición al oleaje. Prowse y Pile (2005) reportaron para *Nerita atramentosa* Reeve, 1855 que los organismos que habitaban en zonas expuestas al oleaje eran más grandes que las conchas de los organismos que habitaban en sitios protegidos. En este trabajo se obtuvo que las conchas más grandes fueron las del norte de la escollera de Tuxpan y Playa Bonita, las cuales tuvieron diferente grado de exposición al oleaje; las primeras estuvieron menos expuestas a este, debido a que fueron recolectadas en la salida de desechos de la central termoeléctrica, que fue construida artificialmente y está protegida del choque directo de las olas. La escollera de Playa Bonita también es artificial, sin embargo, las olas rompen directamente. En las localidades de Playa

Muñecos y Morro de la Mancha los organismos estuvieron dentro de la media de tamaños de la concha, en estos sitios el grado de exposición al oleaje también fue diferente, ya que en Playa Muñecos hay mayor exposición que en Morro de la Mancha que se ve protegida por la presencia de una barrera coralina. En la localidad de Montepío se recolectaron las conchas más pequeñas; aunque en este sitio las conchas estuvieron medianamente expuestas a las olas. De acuerdo con los resultados obtenidos en esta tesis, no se observan diferencias en el tamaño de la concha, en relación con la exposición al oleaje.

7.2 Variación morfométrica asociada al tamaño y la localidad.

La variación en la forma de las conchas de los gasterópodos intermareales puede verse afectada por las distintas condiciones ambientales del medio en el cual habitan. En este trabajo se encontró que las diferencias en las tres vistas de la concha son variables y que la variación debe ser medida con diferentes análisis de acuerdo con las características de la concha.

El análisis con **landmarks** fue usado para analizar diferencias en caracteres homólogos de la concha (Zelditch *et al.*, 2004) el cual mostró que la variación está presente en los **landmarks** correspondientes a la vuelta corporal, mientras que los que fueron ubicados en los dientes columelares mostraron poca variación. De acuerdo con Vermeij (1987) la abertura en los moluscos intermareales se puede alterar debido a la presión de depredación a la que los organismos están expuestos, de manera específica menciona que el taxón Neritoidea tienen la capacidad de remodelar el interior de la concha; dicha capacidad, en conjunto con otras características como la espira reducida, escultura marcada, abertura angosta y la dentición de la misma, les brindan a los organismos agrupados en esta superfamilia, una fuerte protección contra los depredadores. Las observaciones hechas en este trabajo son consistentes con la importancia que pueden poseer los dientes columelares contra los depredadores, ya que hay poca variación en ellos en todas las localidades, lo que implica que es un carácter poco variable por su importancia para la protección a nivel de superfamilia, como también se ha observado para otros taxones dentro de la clase Gastropoda pertenecientes a la familia *Muricidae* Rafinesque 1815 como el género *Purpura* Bruguière, 1789 (Wellington y Kuris, 1983).

Durante el análisis se excluyó a los de tallas más pequeñas, ya que estos no presentaban aún los dientes, lo que concuerda con el estudio de Vermeij (1987) en el cual menciona que los organismos más pequeños (jóvenes) no presentan completamente desarrollada la dentición.

El análisis con **semilandmarks** se realizó en tres vistas con el fin de obtener toda la forma de la concha; la variación de la forma de la concha en todas las localidades estuvo explicado por el ancho de la abertura y el ancho de la vuelta corporal, siendo consistentes las diferencias en las tres vistas.

Únicamente Montepío y Playa Bonita presentaron una forma significativamente diferente en todas las pruebas morfométricas realizadas.

La forma de la abertura de la concha de los moluscos puede presentar diferencias en su tamaño relativo como lo mencionó Kawai (2003) para *N. plicata*, cuya variación en la abertura puede ser atribuible a la ontogenia de la especie, en la cual los organismos de menor talla presentan una abertura más amplia; también mencionó que las diferencias encontradas pudieron deberse a la exposición de las conchas a un derrame petrolero. En este trabajo se encontró que las

conchas que presentaron una forma significativamente diferente de acuerdo a este carácter fueron las de Montepío, que a su vez también fueron las que presentan menores tallas.

Otro factor que produce diferencias en la forma de la concha es el oleaje, como mencionó Trussel (1997) en un estudio con el gasterópodo *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758) en poblaciones analizadas antes y después de estar expuestas a una tormenta, habiendo reportado que las aberturas de los organismos fueron más grandes después de esta, también reportó que los organismos que habitan en lugares protegidos del oleaje presentaron aberturas más pequeñas. En el presente estudio, todas las poblaciones habitan en localidades con diferencias en el oleaje. Fueron Playa Bonita y el Morro de la Mancha, las más y menos expuestas, respectivamente; sin embargo, no se encontraron diferencias en el tamaño de la abertura de las conchas de estas localidades. De acuerdo con Chapman (1995), para que las diferencias en la abertura de la concha puedan ser atribuidas a la exposición al oleaje, estas tienen que ser constantes en cualquier sitio donde las condiciones de oleaje sean similares, también menciona que el tamaño de la abertura decrece entre más arriba se encuentre ubicado el organismo en la roca (Chapman, 1994); aunado a esto señala que es poco probable que las diferencias en la forma de la concha, sean atribuibles únicamente al factor ambiental o al factor genético, mencionando que las diferencias son debidas a una interacción entre ambos factores. Se sugiere que para posteriores estudios se hagan observaciones entre poblaciones expuestas condiciones ambientales similares, para analizar si las diferencias que se dan en la forma son consistentes entre sitios con condiciones de oleaje similares y poder atribuir directamente a este factor las diferencias, con el objetivo de discernir entre una variación genética o ambiental.

Hay pocos estudios que utilizan la morfometría geométrica para analizar la forma de las conchas de los organismos que habitan en lugares expuestos a contaminantes. Primost y colaboradores (2015) realizaron una investigación con poblaciones del gasterópodo *Buccinanops globulosos* expuestas a tributilestaño (TBT), encontraron que hay diferencias en las formas de las conchas entre machos y hembras de las poblaciones que estuvieron expuestas al contaminante. También Márquez y colaboradores (2011) realizaron un trabajo en la región patagónica para determinar las diferencias en la forma de la concha del gasterópodo *Odontocymbiola magellanica*, en poblaciones expuestas a contaminantes y en poblaciones libres de este; para la realización de esta tesis se consideraron poblaciones con diferentes grados de perturbación por lo que las diferencias obtenidas en la forma son únicas por localidad, se sugiere para estudios posteriores muestrear dos localidades con el mismo tipo de perturbación para realizar comparaciones entre estas, utilizando los análisis estadísticos que permitan discernir las diferencias de manera adecuada. En los estudios antes mencionados se utilizaron dos condiciones ambientales similares, con la finalidad de que las diferencias en la forma estuvieran asociadas únicamente a la presencia de contaminantes; en el actual trabajo se muestreó en zonas con condiciones del medio similares y se midió la temperatura del agua; no obstante, para descartar por completo que las diferencias obtenidas se deban al factor ambiental, se requiere realizar un estudio amplio de las condiciones ambientales de cada una de las localidades de estudio.

De acuerdo con McQuaid y Scherman (1988) la forma de la concha de los gasterópodos intermareales se ve afectada por la temperatura del agua, presentando mayores alteraciones a partir de los 30 °C; para este trabajo se obtuvo que la temperatura más alta al momento del muestro fue de 31.6 °C, correspondiente a Playa Muñecos, localidad cercana a la central nuclear

“Laguna Verde”, en la cual se esperaba que la temperatura fuera mayor. A pesar de que la temperatura para las demás localidades es menor a 30°C, se cree que las diferencias no son atribuibles a esta variable, como lo mencionó Vermeij (1971) para los gasterópodos pertenecientes a la Familia Neritidae, debido a que estos poseen una alta resistencia a los cambios de la temperatura. También Vermeij (1973) mencionó que los cambios generados por la acción de la temperatura sobre la forma de la concha son un aumento en la globosidad (lo que produce más espacio en la concha para que el organismo se retraiga) y mayor espacio entre el organismo y el sustrato (permitiéndole almacenar agua de mar, lo que favorece la regulación de temperatura y la protección a la desecación).

En el presente trabajo el análisis morfométrico se realizó considerando el contorno de la concha, método con el cual no es posible analizar la profundidad de esta, por lo que no se puede descartar completamente que haya diferencias que sean atribuibles a la temperatura; sin embargo, se observó que los contornos de la concha eran más globosos hacia la zona de la abertura y no de la vuelta corporal como se esperaría si la concha fuera más profunda.

La forma de los organismos está limitada por sus antepasados (Vermeij, 2015); en este trabajo se obtuvo que la forma de la concha es globosa, lo que es coincidente para los miembros de la familia Neritidae que poseen conchas globulares adaptadas para la vida en el intermareal (Keen, 1971). Otra limitación a la forma es la dada por la ontogenia o el desarrollo (Maynard-Smith *et al.*, 2010); en el presente estudio se observó que las diferencias ontogenéticas están en la abertura de la concha; las cuales pueden ser explicadas por la modularidad en la geometría de la concha; debido a que esta se forma en dos módulos diferentes, uno para la abertura y otro para el resto de cuerpo (Vermeij, 2015). Esta manera de formación de la concha puede explicar por qué se encontraron diferencias únicamente en la zona de la abertura, de manera que las diferencias genéticas o ambientales que están operando sobre la variación en la forma de la especie *Nerita fulgurans* se vean reflejadas solamente en la abertura.

7.4 Variación de color por localidad y temperatura.

La variación del color de la concha por localidades mostró diferencias entre estas; de acuerdo con el análisis realizado en esta tesis no se tienen los elementos para afirmar de manera concluyente que la variación detectada se deba a la presencia de fuentes de contaminantes, ya que de acuerdo con la prueba de Scheffé (Tabla 10), presentaron similitud entre localidades sin importar el grado de exposición a los contaminantes.

El color en los moluscos puede estar influido por factores ambientales o depender únicamente de la genética del organismo (Innes y Haley, 1977). En el presente estudio se encontraron conchas con diferentes patrones de coloración; el análisis utilizado únicamente cuantifica la cantidad de grises en el organismo, sin considerar el patrón en el cual éstos están distribuidos en la concha. Se obtuvo que las conchas más oscuras habitan en Playa Bonita y las conchas más claras en Morro de la Mancha.

De acuerdo con Mitton (1977) las diferencias en las coloraciones de las conchas se pueden explicar por la exposición a la luz solar y la posición del organismo en el intermareal rocoso; reportó para *Mytilus edulis* que los morfotipos rayados que habitan en las zonas más altas del intermareal, se calientan con más lentitud, en contraste con los morfotipos que presentan una coloración uniforme y habitan las rocas más protegidas. De acuerdo con las observaciones

realizadas en campo, los individuos de *N. fulgurans* habitan en rocas tanto expuestas como protegidas; se omitió la posición de los organismos en el intermareal, ya que su ubicación no es fija, pueden formar agregaciones sobre la roca, aún en la misma localidad; por ello no se puede descartar completamente que la luz solar tenga incidencia en el color de las conchas de la especie estudiada. Si bien la variación del color ha sido estudiada y atribuida a diferentes aspectos, las variables consideradas en esta tesis no mostraron relación alguna con esta característica.

En los organismos analizados, las conchas más oscuras presentaron de manera más tenue el bandeo blanco característico de la especie; de acuerdo con Heller (1979) el color más negro de la concha puede deberse al tipo de sustrato en el cual habitan los organismos, como ocurre con el gasterópodo *Theoduxus jordani* Neritidae, el cual presenta conchas más oscuras en las localidades en el que el sustrato está compuesto de basalto, lo que les proporciona defensa contra los depredadores. En las localidades estudiadas, el sustrato está formado de diferentes componentes: en el Morro de la Mancha, las rocas están cubiertas con minerales de augita, olivino, andesita y basalto, los cuales forman revestimientos superficiales negros (Moreno-Casasola, 2006); sin embargo en esta localidad las conchas fueron más claras, mientras que las conchas más oscuras fueron las correspondientes a Playa Bonita y Montepío, la primera corresponde al Norte de Veracruz y la segunda al sur de dicho estado, en estas localidades el sustrato está formado de diferentes materiales, debido a esto se piensa que las diferencias de color encontradas entre las localidades no se pueden atribuir al color del sustrato.

Otra explicación a las diferencias obtenidas es que exista una interacción entre el medio ambiente y la genética de los organismos, como lo reporta Giesel (1970) para la coloración de la lapa *Acmea digitalis*, que presenta diferentes tipos de patrones de coloración, los cuales están relacionados con su genética; no obstante, el fenotipo denominado original es afectado por la coloración del sustrato. También es posible que las diferencias en la coloración se pueden deber únicamente al componente genético, como lo señala Palmer (1985) para el caracol *Thais emarginata* (Deshayes, 1839), el cual presenta diferencias de bandeo y coloración (oscura o clara) asociada al factor genético.

Etter (1988) mencionó que el cambio de color en el gasterópodo intermareal *Nucella lapillus* (Linnaeus, 1758) tiene origen en factores genéticos ya que los cambios que presentó fueron independientes de las condiciones ambientales (temperatura, salinidad, desecación) de los lugares en los cuales habita. De acuerdo con las pruebas realizadas en este trabajo, el color de la concha tiene un índice de relación de $R^2=0.2413$ ($t=7.3089$, g.l.= 169, $p<0.001$), con la temperatura de la localidad, lo que indica que a mayor temperatura la concha será más clara lo que es coincidente con otros trabajos en los cuales las conchas más oscuras se encuentran en lugares de menores temperaturas, debido a que las conchas más claras, pueden soportar mayor cantidad de insolación (Jones, 1973; Miura *et al.*, 2007). Otras variables como valores de salinidad, tipo de alimento y exposición a la desecación fueron omitidos del diseño de muestreo debido que no han sido descritos en la literatura como relevantes en la coloración además de la dificultad metodológica para medir de manera dichas variables en campo. De acuerdo con los resultados obtenidos, se cree que las diferencias de color son atribuibles a la genética de los organismos y no a los factores ambientales. Para descartar diferencias de coloración debido a la genética del individuo se sugiere que se hagan experimentos de cruces para analizar la frecuencia de patrones de coloración de la descendencia (e.j. Newkirk, 1980). Otra manera de discernir entre diferencias genéticas o

ambientales, sería un análisis de la distribución del color en un histograma, si este muestra una tendencia normal, se puede atribuir a un efecto aditivo de los genes (Neal, 2004).

Grünenberg (1981) realizó un estudio con la especie *Nerita polita* Linnaeus, 1758, en el cual menciona que esta presenta pseudopolimorfismos en la coloración de la concha y que los patrones de bandeo están asociados con la edad (tamaño) de los individuos ya que desaparecen cuando estos crecen. En el presente trabajo únicamente se analizó el promedio de coloración de la concha en cantidad de blanco y negro; sin embargo se omitió el patrón en el cual están distribuidos los colores y las diferencias de estos de acuerdo con la estructura de tallas; se observó que las conchas del Morro de La Mancha que son las más claras, presentaron un patrón de franjas blancas anchas intercaladas con negro; en el norte de la escollera de Tuxpan las conchas presentaron dos franjas una de color blanco y una de color negro, en Playa bonita la concha es mayoritariamente oscura, con pequeñas franjas blancas; las conchas de las localidades de Playa Muñecos y Montepío son oscuras con franjas tenues. Debido a estas observaciones se sugiere que se consideren también los patrones de coloración y la talla de la concha ya que estos podrían indicar diferencias asociadas a algún factor ambiental o a la ontogenia de la especie.

VIII. Conclusiones

- 1.- Se encontró que las diferencias de tallas fueron variables en las cinco localidades estudiadas, lo que de acuerdo con la hipótesis uno, es indicio de influencia de la variación de los factores ambientales en el intermareal rocoso.
- 2.- La mayor cantidad de variación en la forma de la concha de *Nerita fulgurans* está en la zona de la abertura, estas diferencias de acuerdo con la hipótesis dos pueden explicarse por las diferencias de los factores ambientales, sin embargo, también se pueden explicar por la modularidad de la concha y ontogenia de la familia.
- 3.- De acuerdo con la hipótesis tres, se encontró una correlación positiva de 14.14 % entre el tamaño y la forma de la concha, se observó que entre más pequeña sea la concha, la abertura será más ancha, lo que es debido a las diferencias ontogénicas de la especie.
- 4.- La variación de la coloración de la concha de la especie *Nerita fulgurans* presenta diferencia por localidades; de acuerdo con la hipótesis pueden deberse a factores ambientales, sin embargo, con los métodos utilizados también se pueden deber a factores genéticos. Se sugiere para un futuro estudio que se incluyan las diferencias en los patrones de coloración.
- 5.- Se encontró una relación positiva de 24 % ($t=7.3089$, g.l.= 169, $p<0.001$), entre temperatura del agua y promedio de color en la concha de acuerdo con la hipótesis cinco esta relación indica que entre más alta es la temperatura del agua, la concha es más clara.
- 6.- De acuerdo con los resultados obtenidos en este trabajo, no se encontraron indicios para afirmar de manera concluyente que las alteraciones ambientales que se consideraron, afecten al fenotipo poblaciones de *N. fulgurans*.

Anexo I Glosario de morfometría geométrica

El siguiente glosario fue realizado utilizando traducciones al español del inglés, debido a que la mayor parte de la literatura para la morfometría geométrica se encuentra en este idioma.

Análisis de varianza canónico (CVA, por sus siglas en inglés Canonical Variance Analysis): usado en morfometría geométrica para analizar las diferencias de la forma entre grupos, de manera excluyente. Utiliza patrones intragrupal como escala para crear un nuevo sistema de coordenadas que son equivalentes al sistema de coordenadas original, este análisis no prueba hipótesis, por lo que se realiza la prueba de **lambda de Wilks** y posteriormente la **prueba de Bartlett**.

Análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés Principal Components Analysis): usado en morfometría geométrica para analizar las diferencias de forma dentro de los grupos, consta de componentes lineales independientes entre sí que explican progresivamente la varianza, los resultados se visualizan de manera gráfica en parrillas de deformación.

Análisis de Procrustes: Método que utiliza la superposición de las matrices basándose en el criterio de mínimos cuadrados para minimizar las **distancias de procrustes** entre **landmarks**, mediante este método se reducen las diferencias en rotación, tamaño y posición entre los organismos respecto a la **configuración consenso**, dichas reducciones se dan en el espacio de Kendall.

Análisis lineal discriminante: tipo de análisis de regresión entre múltiples variables dependientes contra una variable independiente, en morfometría geométrica se utiliza comúnmente el tamaño como variable independiente, medido mediante el **tamaño centroide**. Este análisis explica la cantidad de variación en forma relacionada con el tamaño del organismo.

Bending energy (BE): metáfora tomada de la mecánica para el uso de la morfometría geométrica; el modelo supone una configuración de **landmarks** que está impresa en una lámina de metal delgada e infinita, que supone que las diferencias en las coordenadas de los **landmarks** en otra imagen (organismo) son tomadas como desplazamientos verticales de este plano, perpendiculares así mismos, esto se realiza con una coordenada cartesiana a la vez. La BE de uno de estos cambios de forma fuera de plano, es la energía idealizada que se requiere para flexionar el metal, para que los **landmarks** sean levantados o bajados apropiadamente. La BE de cambio de forma es la suma de las BE y aplican hacia cualquiera de las dos coordenadas perpendiculares en que la metáfora sea evaluada.

Biometría: estudio cuantitativo de los fenómenos biológicos, analiza diferencias de forma, tamaño y funciones mediante el uso de métodos estadísticos, distinguiéndose de la bioestadística debido a que le da mayor importancia a la biología. Se caracteriza por el uso de gráficos en los cuales las variables se representan como puntos dispersos en el plano cartesiano.

Centroid Size (Tamaño centroide): raíz cuadrada de la suma de distancias cuadradas de un cuadrado de una configuración de **landmarks** al **centroide** o equivalentemente la suma de la raíz cuadrada de la suma de varianzas respecto al **centroide** en las direcciones X, Y.

Centroide: Promedios de las coordenadas de los **landmarks** en los ejes X, Y.

Configuración consenso: el promedio de la configuración de **landmarks** en una muestra, usualmente se calcula después de realizar la superposición de coordenadas. En el caso del método

de Procrustes, el promedio es computado minimizando la suma de las **distancias de Procrustes** al cuadrado, calculadas a partir de los puntos de referencia de los **landmarks** de cada uno de los organismos muestra respecto a las posiciones de los **landmarks** de la figura consenso.

Configuración de landmarks: Posiciones dadas por coordenadas, en esta configuración un conjunto de **landmarks** representa un objeto, el cual contiene información de su orientación, localización y forma. El número de **landmarks** en una matriz es representado por K y la dimensionalidad de los **landmarks**, es decir el número de coordenadas es representado por M.

Deformación no uniforme: modo de deformación de la **thin plate splin** en la cual las líneas de la parrilla de deformación, pierden su paralelismo, esto por lo general ocurre en zonas específicas de la forma.

Deformación parcial: unidad de deformación, es usada para interpretar cambios en la forma, se obtiene al momento de rotar las configuraciones de **landmarks**.

Deformación uniforme: modo de deformación de la **thin plate splin** en la cual las líneas de la parrilla de deformación mantienen su paralelismo.

Distancia de Mahalanobis: también llamada distancia generalizada, está definida por la distancia entre dos vectores para dos individuos y p variables. Se toma en consideración la varianza y correlación de las distancias entre puntos. E.j.: a las diferencias en las direcciones en las cuales es menor la variación dentro de los grupos se les da más peso que a las direcciones en las cuales la variación es mayor.

Distancia de Procrustes: Distancia entre dos configuraciones de **landmarks** en el espacio lineal tangente, dada por la raíz cuadrada de la suma de las diferencias al cuadro, entre las posiciones de los **landmarks** en dos configuraciones superpuestas de forma óptima al **tamaño centroide**.

Espacio de configuraciones: espacio matemático en el cual están contenidas todas las configuraciones que provienen de una matriz k x m idéntica. Las formas parecidas se encontrarán cercanas en este espacio, que donde se reducen los efectos de translación y escala. El primer efecto se reduce juntando las configuraciones mediante el **tamaño centroide**, el cual es posteriormente escalado, con lo que se reduce el efecto del tamaño.

Espacio de Kendall: también llamado espacio de la forma, construcción geométrica en la cual se calcula la distancia completa de Procrustes mediante el cual se hace un segundo ajuste al tamaño, en este espacio también se elimina el efecto de rotación. Tiene menos dimensiones que el espacio pre-Kendelliano, el número de dimensiones está en relación con el número de variables dependientes.

Espacio morfométrico: espacios matemáticos multidimensionales.

Espacio pre-kendelliano: también llamado espacio pre-forma, en este espacio se realiza la rotación de las configuraciones, de forma que todas están lo más cerca a la configuración promedio.

Helper point (puntos de ayuda): puntos colocados a lo largo de la curva o contorno que se va analizar y que sirven para alinear los **semilandmarks**, estos puntos son descartados en los análisis posteriores.

Lambda de Wilks: Estadístico que mide el poder discriminante de un conjunto de variables, para el caso de la morfometría geométrica las variables canónicas de la forma, calculando dicho poder discriminante usando las **distancias de Mahalanobis**. Tiene valores entre cero y uno, si la lambda tiene un valor más cercano a cero, mayor es el poder discriminante de la variable.

Landmark o hito: punto biológico específico de una forma o imagen, debe tener correspondencia en todas las formas analizadas y estar localizado de acuerdo con una escala. Hay tres tipos de **landmarks**:

- Tipo I: punto con homología matemática, en el cual dos o más estructuras convergen, proporciona la evidencia más fuerte, ejemplo: venaciones en las alas de los insectos.
- Tipo II: punto con homología matemática, está soportado por geometría, por ejemplo: la zona con mayor curvatura de un diente.
- Tipo III: punto de referencia en las coordenadas, por ejemplo: la parte más profunda de una zona cóncava.

Marcador de deformación parcial: información que indica la posición de la deformación parcial en el espacio de las deformaciones parciales.

Matriz de configuraciones: una matriz representa una configuración de K **landmarks**, donde cada uno de ellos, tiene M dimensiones. Esta matriz está definida por K x M, en la cual cada fila representa un landmark y cada columna representa una coordenada cartesiana del correspondiente landmark. En configuraciones de X, Y, la M=2 y para las configuraciones de X, Y, Z, la M=3.

Parrilla de deformación: resultado gráfico de los análisis multivariados usados en morfometría geométrica, se utiliza para visualizar cambios en la forma, estos están representados en una parrilla rectangular la cual es extendida o achatada para que las formas sean coincidentes, lo que causa deformaciones en la parrilla original, estas deformaciones indican cambios en la forma.

Prueba de Bartlett: indica el número de variables canónicas que son significativamente discriminantes, analizando las diferencias entre los valores de la prueba de **lambda de Wilks**; estima la χ^2 en la cual la lambda sea el producto de los eigenvalores de todas las variables canónicas.

Puntuaciones de componentes principales (Principal Components Scores): Resultados del PCA, se obtienen multiplicando las variables originales que miden la forma por el coeficiente del componente principal de cada componente y sumando todos.

Semilandmark: punto ubicado sobre alguna superficie, borde o curvatura de una figura, definido en términos de su posición sobre esta, son usados para incorporar información de curvaturas a la morfometría geométrica; estos puntos tienen menor representatividad que los **landmarks** ya que para su posicionamiento dependen también de otros **semilandmarks**.

Superposición de Procrustes: sobrelapamiento de las formas que minimiza las **distancias de procrustes** sobre la muestra, se puede dar una reducción de distancias total o parcial.

Tira plana (Thin plate spline): Función de interpolación usada para predecir las diferencias en la forma entre las configuraciones de alguna imagen y la **configuración consenso**. Esta interpolación funciona minimizando la **bending energy** de la deformación, este proceso produce marcadores de

componentes no uniformes de deformación. Debe su nombre al modelo usado en mecánica de una tira infinitamente delgada de metal, en esta tira plana está colocada la **configuración consenso** de los **landmarks**, la cual para representar los cambios en la forma debe ser deformada.

El anterior glosario fue realizado utilizando la siguiente bibliografía:

Elewa A.M. T. 2004. **Morphometrics applications in biology and paleontology**. Springer Science y Business Media. Springer, Berlín. 269p.

Klinenberg C.P. Visualization in geometric morphometrics: how to read and how to make graphs showing shape changes. *Hystrix: the Italian Journal of Mamalogy*. 24(1): 15-24.

Slice D. E., Bookstein F. L. Marcus L. F. y F.J. Rohlf. 2009. A glossary of geometric morphometrics. Disponible en: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/glossary/gloss1.html>. Consultado en: junio 2016.

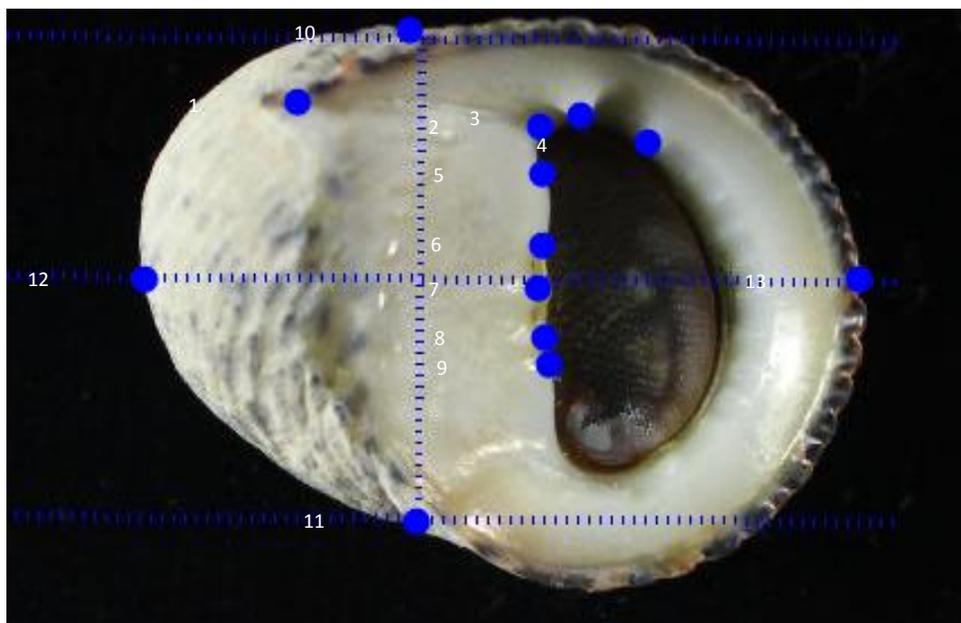
Toro I. V., Manríquez S.G. y G.I. Suazo. 2010. Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International Journal of Morphology*. 28(4):977-990.

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

Anexo 2. Construcción y colocación de *landmarks* y *semilandmarks*

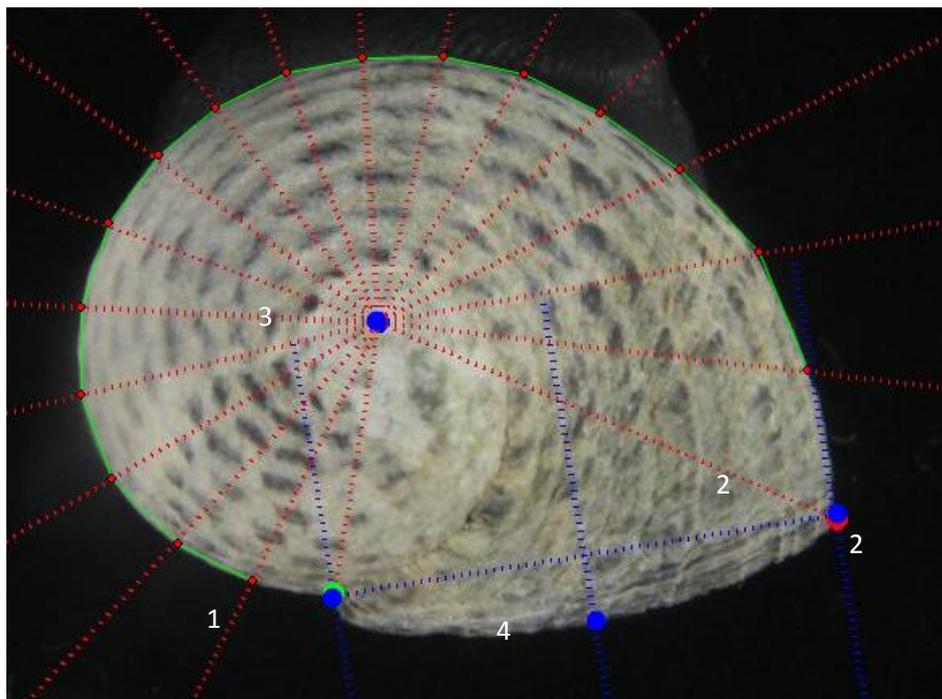
Para mayor detalle en la explicación de las figuras, consultar métodos. Las líneas punteadas corresponden a líneas guía o fans y los puntos azules son *landmarks* y los puntos rojos son *semilandmarks*.

Landmarks

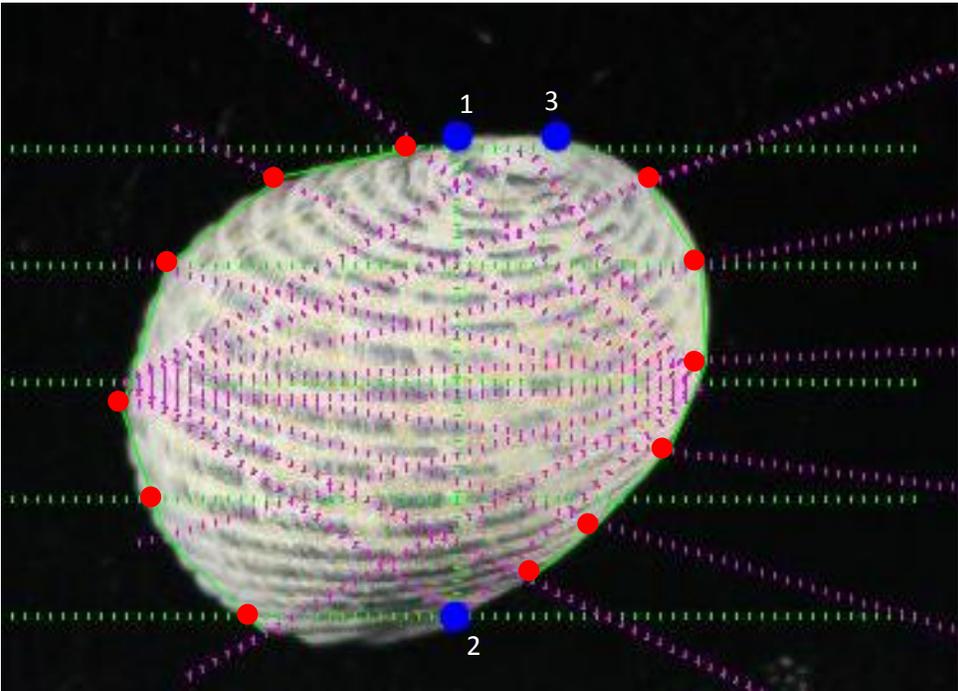


Semilandmarks

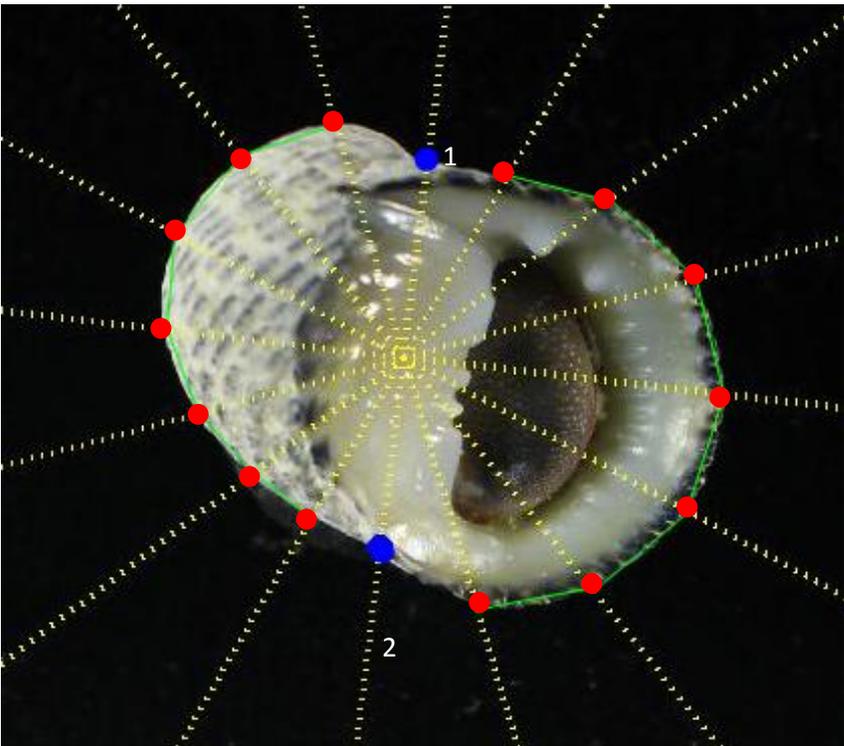
Vista de ápice



Vista dorsal



Vista ventral



Literatura citada

- Abbot, R. y P. Dance. 1998. **Compendium of seashells**. Odyssey. China. 411 pp.
- Abbot, R. 1974. **American Seashells. Second Edition**. Van Nostrand Reinhold Company. United States of America. 663 pp.
- AbdAllah, A. T. y M. A. Moustafa. 2002. Accumulation of lead and cadmium in the marine prosobranch *Nerita saxtilis*, chemical analysis, light and electron microscopy. *Environmental Pollution*. 116 (2): 185–191.
- Addadi, L., Joester D., Nudelman F. y S. Weiner. 2006. Mollusk shell formation: A source of new concepts for understanding biomineralization processes. *Chemistry: A European Journal*. 12(4):980-987.
- Badran, M. I. 1998. Shells of nerita gastropod bio-monitors of heavy metal pollution around the Indian Ocean. *Igarss*. 2014(1): 1-5.
- Baqueiro-Cárdenas, E. y D. D. Aldana Aranda. 1995. Mecanismo de formación de conchas de los moluscos. *CINVESTAV. Avance y perspectiva*. 14:231-236.
- Baqueiro-Cárdenas, E., Borabe R., Goldaracena-Islas L., Carolina G., y J. Rodríguez-Navarro. 2007. Los moluscos y la contaminación: Una revisión. *Revista mexicana de biodiversidad*. 78: 1-7.
- Barnes, D.K.A. 2005. Body and resource size at the land-sea interface. *Marine biology*. 146:625-632.
- Bauer, B. 1994. Multiple paternity and individual variation in sperm precedence in the simultaneously hermaphroditic land snail *Arianta arbustorum*. *Behavioral, Ecology and Sociobiology*. 35 (6): 413-421.
- Bookstein, F. L. 1991. **Morphometric tools for landmark data: geometry and biology**. Cambridge University Press: New York. 435 pp.
- Botello, A., Rendón R. J., Bouchet G. G. y C. A. Hernández. 2006. **Golfo de México: contaminación e impacto ambiental, diagnóstico y tendencias**. Segunda edición. 696 pp.
- Carvajal-Rodríguez, A., Conde-Padín P. y E. Rolán-Alvarez. 2005. Decomposing shell form into size and shape by geometric morphometric methods in two sympatric ecotypes of *Littorina saxatilis*. *Journal of Molluscan Studies*. 71(4). 313–318.
- Carvajal-Rodríguez, A., Guerra-Varela A., Fernández M. A., Rolán E. y E. Rolán-Álvarez. 2006. An example of the application of geometric morphometric tools to the morphological diagnosis of two sibling species in *Nassarius* (Mollusca, Prosobranchia). *Iberus*. 24(2):81-88.
- Chapman, M. G. 1994. Small and broad scale patterns of distribution of the upper shore littorinid *Nodilittorina pyramidalis*, in the New South Wales. *Australian Journal of Ecology*. 19 (1):83-95.
- Chapman, M. G. 1995. Spatial Patterns of Shell Shape of 3 Species of Coexisting Littorinid Snails in New-South-Wales, Australia. *Journal of Molluscan Studies*. 61 (2):141–162.
- Crema, R. y A. M. B. Pagliai. 1980. The structure of benthic communities in an area of thermal discharge from a coastal power station. *Marine Pollution Bulletin*. 11(8): 221–224.

- Ellis, D. V. y Pattisina L. A. 1990. Widespread neogastropod imposex: A biological indicator of global TBT contamination? *Marine Pollution Bulletin*. 21(5): 248–253.
- Elmuth, B. R. H. 2002. Physiological Ecology of Rocky Intertidal Organisms: A Synergy of Concepts. *Integrative and Comparative Biology*. 775 (4): 771–775.
- Etter, R. J. 1988. Physiological stress and color polymorphism in the intertidal snail *Nucella lapillus*. *Evolution*. 42(4): 660–680.
- Falfushynska, H. I., Gnatyshyna L. L., Farkas A., Vehovszky Á., Gyori J., y O. B. Stoliar. 2010. Vulnerability of biomarkers in the indigenous mollusk *Anodonta cygnea* to spontaneous pollution in a transition country. *Chemosphere*. 81(10):1342–1351. |
- Fallini, G., Shira A., Weiner S. y L. Addadi. 1996. Control of aragonite or calcite polymorphism by mollusk shell macromolecules. *Science*. 271 (5245): 67-69.
- Fetisov, A. N., Rubanovich A. V., Slipchenko T. S. y V. A. Shevchenko. 1992. The structure of *Dreissena polymorpha* populations from basins adjacent to the Chernobyl atomic power station. *Science of The Total Environment*. 112(1): 115-124.
- Flores, C. y R. Cáceres. 1973. La familia Neritidae (Mollusca: Archeogastropoda) en las aguas costeras de Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela de la Universidad de Oriente*. 12(2):3-13.
- Futuyma, D. J. 2005. **Evolutionary Biology**. Sinauer. Sunderland. Massachusets. 608 pp.
- García-Cubas, A. y M. Reguero. 2004. **Catálogo Ilustrado de Moluscos Gasterópodos del Golfo de México y del Mar Caribe**. Universidad Nacional Autónoma de México. 168 pp.
- Gavrilets, S. y S. Scheiner. 1993. The genetics of phenotypic plasticity. V. Evolution of reaction norm shape. *Journal Evolutionary Biology*. 6 (1):31-48 (1993)
- Giesel, J. T. 1970. On the maintenance of a shell pattern and behavior polymorphism in *Acmea digitales*, a limpet. *Evolution*. 24(1):98-119.
- Gómez Suriano, H. A. 2015. Análisis de la variación morfológica de las conchas de *Argonauta argo* Linnaeus, 1758 y *Argonauta nouryi* Lorois, 1852 (Mollusca:Octopoda) utilizando morfometría geométrica. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 50 pp.
- González, R. C. y R. E. Woods. 2008. **Digital Image Processing. Second edition**. Prentice Hall. Upper Saddle River, Nueva Jersey. 190 pp.
- González Rodarte, J. A. 2015. Variación fenotípica de la concha del gasterópodo *Nerita virgínea* (Linnaeus, 1758) en cuatro localidades de Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, México. 59pp.
- Goodfriend, G. A. 1986. Variation in land snail shell form and its causes: a review. *Systematic Zoology*. 35(2): 204–223.
- Grüneberg, H. 1981. Pseudo-Polymorphism in *Nerita polita* (Neritacea, Archaeogastropoda). *Proceedings of the Royal Society of London. Biological Sciences*. 212(1186): 53–63.

- Heller, J. 1979. Visual versus non-visual selection of shell colour in an Israeli freshwater snail. *Oecologia*. 44:98–104.
- Hernández Marroquín, V. R. 2011. Tipos y causas de la variación biológica: un análisis conceptual. Facultad de Ciencias. Tesis de licenciatura. UNAM. 173 pp.
- Hollander, J. y R. K. Butlin. 2010. The adaptive value of phenotypic plasticity in two ecotypes of a marine gastropod. *BMC Evolutionary Biology*. 10: 333-340.
- Hollander, J. , Adams D. C. y K. Johannesson. 2006. Evolution of adaptation through allometric shifts in a marine snail. *Evolution*. 60(12):2490-2497
- Innes, D. y Haley L. 1977. Inheritance of a shell-color polymorphism in the mussel. *Journal of Heredity*. 68: 203–204.
- Jaenisch, R. y A. Bird. 2003. Epigenetic regulation of gene expression: how the genome integrates intrinsic and environmental signals. *Nature*. 33: 245-254.
- Janson, K. 1982. Phenotypic differentiation in *Littorina saxatilis* Olivi (Mollusca, Prosobranchia) in small area on the Swedish west coast. *Journal of Molluscan Studies*. 48(2) C: 167-173.
- Jones, J. S. 1973. Ecological genetics and natural selection in molluscs. *Science*. 182: 542- 552.
- Kawai, K. 2003. Effect of wave action on shell shape of marine snail *Nerita plicata* and oil spill on marine coastal environment. *South Pacific Study*. 23(2): 15-20.
- Keen, M. 1971. **Sea shells of Tropical West America. Second edition.** Stanford University Press, Stanford, California. 1064 pp.
- Klingenberg, C. P. 2011. Morpho J: an integrate software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*. 11:353-377.
- Kussell, E. y Leibler S. 2005. Phenotypic diversity, population growth and information in fluctuating environments. *Science*. 309 (5734): 2075-2078.
- Lam, K. y B. Morton. 2003. Mitochondrial DNA and morphological identification of a new species of *Crassostrea* (Bivalvia: Ostreidae) cultured for centuries in the Pearl River Delta, Hong Kong, China. *Acquaculture*. 228 (1-4): 1-13
- Lardicci, C., Rossi F. y F. Maltagliati. 1999. Detection of Thermal Pollution: Variability of Benthic Communities at Two Different Spatial Scales in an Area Influenced by a Coastal Power Station. *Marine Pollution Bulletin*. 38(4): 296–303.
- López-Portillo, J., Lara-Domínguez A. L., Ávila-Ángeles A. y A. D. Vázquez-Lule. 2009. **Caracterización del sitio de manglar La Mancha, en Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).** Sitios de Manglar con relevancia biológica y con necesidades de rehabilitación ecológica. CONABIO, México, D.F.
- Mago Linares, M. A. 2011. Abundancia, distribución de tallas y crecimientos de *Nerita fulgurans* Gmelin, 1701 (Mollusca: Gasteropoda) en dos localidades de la costa sur del golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela. Tesis de Licenciatura. Universidad de Oriente. Sucre. Venezuela. 58 pp.

- Manzenett-Gutierrez, G. J., Quintero-Galvis J. F. y L. R. Castro-García. 2012. Estructura poblacional y variabilidad fenotípica de *Nerita tessellata* (Gastropoda: Neritidae) de las costa Caribe colombiana de Santa Marta (Magdalena). *Intropica*. 7(22): 21–30.
- Márquez, F., González-José R., y G. Bigatti. 2011. Combined methods to detect pollution effects on shell shape and structure in Neogastropods. *Ecological Indicators*. 11 (2): 248-254
- Maynard-Smith, R., Burian R., Kauffman S., Alberch P., Campbell J., Goodwin B., Lande R., Raup D. y L. Wolpert. 2010. Developmental constraints and evolution: A perspective from the Mountain Lake Conference on Developmental and Evolution. *The Quarterly Review of Biology*. 60 (3): 265-287.
- McQuaid, C. D. y P. A. Scherman. 1988. Behavioral Adaptation to Intertidal Life. In G. Chelazzi y M. Vannini (Eds.), Boston, MA: Springer US.
- Miloslavich P., Penchaszadeh P.E. y G. Bigatti. 2007. Imposex en gastrópodos de Venezuela. *Ciencias Marinas*. 33(3): 319-324.
- Mitton, J. B. 1977. Shell color and pattern variation in *Mytilus edulis* and its adaptive significance. *Chesapeake science*. 18 (4): 387-390.
- Miura, O., Nishi, S. y S. Chiba. 2007. Temperature-related diversity of shell color in the intertidal gastropod *Batillaria*. *Journal of Molluscan studies*. 73 (3): 235 – 240.
- Moreno-Casasola, P. 2006. **Entornos veracruzanos: la costa de la Mancha**. Instituto de Ecología. Veracruz. México. 574 pp.
- Morris, R., Abbot, D. y E. Haderlie. 1980. **Intertidal invertebrates of California**. Stanford University Press, California. 376 pp.
- Neal D. 2004. **Introduction to Population Biology**. Cambridge University Press. 387 pp.
- Newkirk, G. 1980. Genetics of shell color in *Mytilus edulis* L. and the association of growth rate with shell color. *Fisheries (Bethesda)*. 47 (1): 89–94.
- Nhc.noaa.gov. 2015. *National hurricane center*. [online]. Disponible en: <http://www.nhc.noaa.gov> [Acceso: enero, 2015]
- Palmer, R. 1985. Genetic basis of shell variation in *Thais emarginta* (Prosobranchia, Muricacea) I. banding in populations from Vancouver islands. *The Biological Bulletin*. 169 (3): 638-651.
- Parsonage, S. y J. Hughes. 2002. Natural selection and the distribution of shell colour morphs in three species of *Littoraria* (Gastropoda: Littorinidae) in Moreton Bay, Queensland. *Biological Journal of the Linnean Society*. 75 (2): 219-232
- Primost, M. A., Bigatti G., and Márquez F. 2015. Shell shape as indicator of pollution in marine gastropods affected by imposex. *Marine and Freshwater Research*.
- Prowse, T. A. y A. J. Pile 2005. Phenotypic homogeneity of two intertidal snails across a wave exposure gradient in South Australia. *Marine Biology Research*. 1(3): 76-185.
- Queitsch, C., Sangster T. y S. Lindquist. 2002. Hsp90 as a capacitor of phenotypic variation. *Nature*. 417: 618-624.

- Rajagopal, S., Nair K.V. y A. Azariah. 1995. Response of brown mussel *Perna indica*, to elevated temperatures in relation to power plant biofouling control. *Journal of Thermal Biology*. 20(6): 461-467.
- Ramírez Galicia, R. J. 2009. Energía nuclear como una solución sustentable para satisfacer la demanda de energía eléctrica. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ingeniería. UNAM. 169 pp.
- Ramsar.org. 2016. Homepage. *Ramsar*. [Online]. Disponible en: [http:// www.ramsar.org](http://www.ramsar.org) [Acceso: Agosto, 2016]
- Redfern, C. 2001. Bahamian Seashells: A Thousand species from Abaco, Bahamas. United States of America. 280 pp.
- Rohlf, J. F. 2013b. Tps Dig version 2.17. *Ecology y evolution*. SUNY at Stony Brook.
- Rohlf, J. F. 2013a. Tps Utiliy program version 1.58. *Ecology y evolution*. SUNY at Stony Brook.
- Romero, L. y M. Tokeshi. 2002. Variabilidad fenotípica de *Nodilittorina* en la reserva de Paracas. *Revista Peruana de Biología*. 9(1): 39-48.
- Sada, J., J. Laborde y G. Sánchez. 2000. **La Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas**. Documento de trabajo N°29. 52 pp.
- Sarkar, A., Bhaga J. Ingole B. S. Rao D. P. y V. L Markad. 2015. Genotoxicity of cadmium chloride in the marine gastropod *Nerita chamaeleon* using comet assay and alkaline unwinding assay. *Enviromental Toxicology*. 30 (2): 177–187.
- Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales y Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2014. Programa de Manejo Área de Protección de Flora y Fauna Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan. 175 pp.
- Sepúlveda, R., Jara C.G. y C.S. Gallardo. 2012. Morphological analysis of two sympatric ecotypes and predator-induced phenotypic plasticity in *Achantina monodon* (Gastropoda: Muricidae). *Journal of Molluscan Studies*. 78 (2): 173-178.
- Sheets, H.D. 2000. CoordGen6h.
- Sheets, H.D. 2001. PCA Gen 6p.
- Sheets, H.D. 2003. Semiland 6.
- Sheets, H.D. 2006. CVA Gen 6o, PCA reduction included.
- Sheets, H.D. 2014. Makefan 8.
- Smith, J. E. 1981. The natural history and taxonomy of shell variation in the periwinkle *Littorina saxatilis* and *Littorina rudis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 61 (1):215-241.
- Soares, A. G., Callahan R. K. y M. C. De Ruyck. 1998. Microevolution and phenotypic plasticity in *Donax serra* Röding (Bivalvia: Donacidae) on high energy Sandy beaches. *Journal of Molluscan Studies*. 64 (4):407-421.

- Sokolova, I. M. y V. Ja. Berger. 1999. Physiological variation related to shell colour polymorphism in White Sea *Littorina saxatilis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 245 (1):1-23
- Somero, G. N. 2002. Thermal physiology and vertical zonation of intertidal animals: optima limits, and cost of living. *Integrative and comparative biology*. 42 (4): 780-789.
- Trussell, G. C., y R. J. Etter. 2002. Integrating genetic and environmental forces that shape the evolution of geographic variation in a marine snail. *Genetica*. 114(1): 321-337.
- Trussell, G. C. 1997. Phenotypic selection in an intertidal snail: effects of a catastrophic storm. *Marine Ecology Progress Series*. 151: 73-79.
- Urbano Alonso, B. 2011. Variación fenotípica de *Cerithium maculosum*. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. 64 pp.
- Urduy, S., Goudemand N., Bucher H. y R. Chirat. 2010. Growth-dependent phenotypic variation of molluscan shells: implications for allometric data interpretation. *Journal Experimental Zoology*. 314 (4): 303-326.
- Vermeij, G. J. 1971. Temperatures relationships of some tropical Pacific intertidal gastropods. *Marine Biology*. 10 (4): 308-314.
- Vermeij, G. J. 1973. Morphological patterns in high-intertidal gastropods: Adaptive strategies and their limitations. *Marine Biology*. 20(4): 319–346.
- Vermeij, G.J. 1987. **Evolution and Escalation. An Ecological History of Life**. Princeton University Press. Princeton, N. J. 527 pp.
- Vermeij, G. J. 2002. Characters in contexts: Molluscan shells and the forces that mold them. *Paleobiology*. 28(1):41-54.
- Vermeij, G. J. 2015. Forbidden phenotypes and the limits of evolution. *Interface focus*. 5 (6) :20150028.
- Vidal, R. 2005. **Las regiones climáticas de México**. Instituto de Geografía. UNAM. 217 pp.
- Watson, S. A., Peck L. S., Tyler P. A., Southgate P. C., Tan K. S., Day R. W., y S. A. Morley. 2012. Implications for global change and ocean acidification. *Global Change Biology*. 18(10): 3026–3038.
- Weinhold, B. 2006. Epigenetics: the science of change. *Environmental health perspectives*. 114(3):160-167.
- Wellington G. y A. Kuris. 1983. Growth and shell variation in the Tropical Eastern Pacific intertidal gastropod Genus *Purpura*: Ecological and evolutionary implications. *The biological bulletin*. 164:518-535.
- Wolda, H. 1963. Natural Populations of the Polymorphic Landsnail *Cepea nemoralis* (L.) *Archives Néerlandaises de Zoologie*. 15 (4): 381–471.
- Zelditch, M. L., Swiderski D.L., Sheets H. D. y W. L. Fink. 2004. **Geometric Morphometrics for Biologist: A Primer**. ELSEVIER Academic Press. San Diego. 442 pp.

Zuk, M., Garibay V., Iniestra R. López M. T., Rojas L. y I. Laguna 2006. **Introducción a la evaluación de los impactos de las termoeléctricas de México: Un estudio de caso en Tuxpan, Veracruz.** Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Instituto Nacional de Ecología. 117 pp.