



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**DIFERENCIAS MORFOLÓGICAS Y FUNCIONALES DE *Stramonita
biserialis* DE DOS ZONAS DEL INTERMAREAL**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:
ABRAHAM ALDAIR ALVAREZ GALICIA

TUTORA PRINCIPAL:
DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR:
DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
DR. LUIS MANUEL MEJÍA ORTIZ
DIVISIÓN DE DESARROLLO SUSTENTABLE, UNIVERSIDAD DE QUINTANA ROO

ASESOR(A) EXTERNO(A):
DRA. MARCIA MARÍA RAMÍREZ SÁNCHEZ
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., ENERO, 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



DIFERENCIAS MORFOLÓGICAS Y FUNCIONALES DE *Stramonita biserialis* DE DOS ZONAS DEL INTERMAREAL

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:
ABRAHAM ALDAIR ALVAREZ GALICIA

TUTORA PRINCIPAL:
DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR:
DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
DR. LUIS MANUEL MEJÍA ORTIZ
DIVISIÓN DE DESARROLLO SUSTENTABLE, UNIVERSIDAD DE QUINTANA ROO

ASESOR(A) EXTERNO(A):
DRA. MARCIA MARÍA RAMÍREZ SÁNCHEZ
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., ENERO, 2021

RESUMEN

La estructura de las comunidades y la distribución de las poblaciones de organismos intermareales está influenciada por los diferentes desafíos y costos de supervivencia que imponen los factores bióticos y abióticos a lo largo de las zonas del intermareal. La depredación y el oleaje son dos de los principales desafíos del intermareal que pueden inducir cambios morfológicos y funcionales en animales de locomoción restringida como los gasterópodos. *Stramonita biserialis* es una especie de gasterópodo que habita zonas protegidas y expuestas al oleaje en ambientes intermareales. Sin embargo, las diferencias fenotípicas que pudieran presentar estos gasterópodos que habitan distintas zonas del intermareal no habían sido evaluadas. El objetivo de este estudio fue comparar características fenotípicas morfológicas y funcionales de los gasterópodos *Stramonita biserialis* que habitan en las zonas expuesta y protegida del oleaje en intermareal rocoso de Troncones, Guerrero. Los resultados del estudio son producto de análisis integrales de las características morfológicas y funcionales (el área del pie, el área del opérculo, la fuerza de desalojo, la tasa metabólica estándar y la morfología de la cocha) de los organismos evaluados. La zona expuesta del intermareal se encuentra constantemente golpeada por el oleaje y los gasterópodos que ahí viven enfrentan este desafío teniendo conchas delgadas, fusiformes y con apertura amplia, área opercular y área del pie amplias y una tasa metabólica mayor. En contraste, los gasterópodos que habitan en la zona protegida del intermareal se enfrentan a los desafíos de depredación desarrollando conchas gruesas, relativamente globosas y con apertura reducida, área opercular reducida y tasa metabólica baja. Vivir en la zona protegida del intermareal rocoso podría ser más desafiante para los gasterópodos, que vivir en la zona expuesta, en el sentido en que el desafío de la vida mayormente se asocia con la variabilidad ambiental que con la constancia de factores extremos.

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	5
1.1 Desafíos y adaptaciones al ambiente intermareal	6
1.2 Adaptaciones de los gasterópodos al ambiente intermareal	8
OBJETIVOS.....	12
2.1 Objetivo general.....	12
2.2 Objetivos particulares	12
MATERIALES Y MÉTODOS.....	13
3.1 Sitio de colecta y obtención de organismos.....	13
3.2 Fuerza de desalojo	14
3.3 Área del pie y área del opérculo	15
3.4 Tasa metabólica.....	16
3.5 Forma de la concha	17
3.6 Análisis de datos.....	22
RESULTADOS.....	24
4.1 Características metabólicas y de desempeño.....	24
4.2 Características morfológicas de la concha.....	26
4.2.1 Vista ventral	27
4.2.2 Vista lateral abaxial.....	30
4.3 Integración de las vistas de la concha y las características metabólicas y de desempeño....	34
DISCUSIÓN	39
LITERATURA CITADA	45

INTRODUCCIÓN

La zona intermareal de la costa rocosa es uno de los ambientes más contrastantes y estresantes físicamente en nuestro planeta (Denny, 2006). Los organismos que habitan el ambiente intermareal se enfrentan a niveles extremos de disturbio que varían a lo largo del mismo. El intermareal es el área delimitada por las líneas de marea más alta y más baja (Ricketts et al. 1985), siendo un ecosistema con gradientes ambientales pronunciados que permiten la presencia de hábitats completamente acuáticos hasta hábitats con características terrestres, en una zona de pocos metros. Los gradientes ambientales en el intermareal ocurren por cambios en el nivel de marea, y por la morfología de la costa que influye en la energía del oleaje (Benedetti-Cecchi y Trussell, 2014). El intermareal rocoso presenta un esquema de zonación en el que, de acuerdo con Ricketts y colaboradores (1985), se distinguen cuatro zonas. La primera zona corresponde al horizonte superior que va desde el área alcanzada por la brisa de las olas, hasta la media de todas las mareas altas. La segunda, llamada intermareal superior, es la zona comprendida entre la media de todas las mareas altas y la media de la marea baja diaria más alta. El intermareal superior se caracteriza por quedar expuesto al aire durante la mayoría de las mareas bajas (emersión) y es cubierta por el agua en las mareas altas (sumersión). La tercera zona o intermareal medio se ubica entre la media de la marea baja diaria más alta y la línea de la marea baja (cero en las tablas de marea). El intermareal medio puede quedar totalmente emergido durante las mareas más bajas del año, pero, siempre permanecerá húmedo. La zona cuatro llamada intermareal inferior, corresponde a la zona de la costa que permanentemente se encuentra sumergida en el agua. La línea de marea baja y el borde inferior de la plataforma continental son los límites superior e inferior del intermareal inferior, respectivamente. El oleaje es un factor importante que modifica las zonas y hábitats intermareales, por lo que, dependiendo de la morfología de la costa, los límites de zonación pueden ser excedidos.

La estructura de las comunidades y la distribución de las poblaciones de organismos intermareales está influenciada por los diferentes desafíos y costos de supervivencia que imponen los factores bióticos y abióticos a lo largo de las zonas del intermareal (Denny, 2014). Algunos de los factores que varían en el ambiente intermareal son la depredación, la competencia, la exposición al oleaje, la exposición aérea, la temperatura, la salinidad y el tipo de sustrato (Chappon y Seuront, 2011). Los organismos marinos que habitan el intermareal superior y medio tienen que hacer frente a la depredación, la desecación, a una mayor radiación de luz ultravioleta y a temperaturas mayores durante los periodos de marea baja (Tomanek 2002). Por el contrario, el intermareal inferior se encuentra en condiciones totalmente acuáticas, en la que los organismos se enfrentan a un constante barrido de las olas (Denny, 2006). Además de la depredación, uno de los factores más desafiantes en el intermareal es el oleaje, por lo cual, para fines prácticos en este trabajo nombraremos **zona expuesta** a la zona del intermareal inferior que está constantemente golpeada por las olas, y **zona protegida** a la zona del intermareal medio que se encuentra sumergida en el agua, pero no es barrida constantemente por el oleaje.

1.1 Desafíos y adaptaciones al ambiente intermareal

Los animales que viven en las diferentes zonas del intermareal han desarrollado diversas adaptaciones que les permiten habitar en condiciones variantes de los factores bióticos y abióticos. Las olas afectan la composición de las comunidades al crear hábitats con distintos niveles de disturbio a lo largo del intermareal (Harley 2003). Las fuerzas del oleaje pueden desalojar a los organismos bentónicos móviles y sésiles que habitan principalmente la zona expuesta del intermareal (Koehl 1982). Las fuerzas hidrodinámicas que imponen las olas son, la fuerza de arrastre, la fuerza de sustentación, y la aceleración (Denny et al. 1985). La aceleración es proporcional al volumen de agua desplazado por los organismos (Denny 2000). La fuerza de sustentación es la fuerza perpendicular al

flujo que actúa opuesta a la fuerza de gravedad, es la fuerza que puede desprender a los animales del sustrato (Ditsche y Summers, 2014). Esta fuerza se encuentra relacionada positivamente con el cuadrado de la velocidad del flujo y con el área de la superficie proyectada en el sustrato (Denny, 1987; Denny y Gaylord, 2010). La fuerza de arrastre es la que empuja a los animales a través de la superficie, es proporcional al área expuesta en dirección al flujo y a la velocidad del flujo. La magnitud de la fuerza de arrastre depende de la forma de los objetos. Los objetos con forma globosa presentan un mayor arrastre que los objetos hidrodinámicos de la misma área proyectada al flujo (Denny y Gaylord, 2010). La acción de las fuerzas de sustentación y arrastre pueden desalojar y arrastrar a los organismos fuera del sustrato, generando altos costos energéticos asociados a la sujeción de los organismos. Los animales expuestos al oleaje se han adaptado para disminuir los costos energéticos de sujeción y adherirse activa o pasivamente al sustrato (Denny y Blanchette, 2000). Por ejemplo, las lapas han desarrollado a lo largo de su evolución, un sistema de adhesión al sustrato, cuya fuerza impide la probabilidad de desprendimiento por sustentación o arrastre del oleaje (Denny 2000).

La depredación es otro factor desafiante para los organismos que viven en el intermareal. Los individuos que viven en la zona protegida del oleaje se encuentran expuestos a un mayor riesgo de depredación, ya que la tasa de forrajeo, la diversidad y la abundancia de los depredadores es mayor en esta zona en comparación con otras zonas del intermareal (Menge 1978). Los organismos de la zona media del intermareal pueden estar expuestos a depredadores terrestres y acuáticos, de acuerdo con el nivel de marea (Bird et al. 2013). Mientras que en el intermareal inferior, la depredación se reduce severamente en relación con cualquier otra zona del intermareal (Garrity et al. 1986). La zona de olas está expuesta constantemente a las fuerzas hidrodinámicas, por lo que el forrajeo de los animales que ahí habitan está limitado a intervalos cortos de tiempo. El tiempo de forrajeo de los organismo de la zona expuesta está limitado de manera que las olas no comprometan la eficiencia de

la búsqueda y el consumo del alimento (Robles et al. 2001).

Los organismos intermareales móviles modulan su distribución por medio de la locomoción y la selección de microhábitats (Bach y Hazlett, 2009) como respuesta a la hidrodinámica del oleaje, la exposición aérea y a la depredación. Mientras que, los organismos sésiles o con locomoción restringida utilizan estrategias de supervivencia como la plasticidad o flexibilidad fenotípica, que les proporciona una ventaja selectiva bajo las presiones ambientales presentes en un entorno cambiante como el intermareal (Brookes y Rochette 2007; Denny 2000). La capacidad de locomoción limitada de algunos animales se puede ver reflejada en la presencia de variaciones fenotípicas entre los individuos de una misma población (Sepúlveda y Ibáñez, 2012).

1.2 Adaptaciones de los gasterópodos al ambiente intermareal

Los gasterópodos, como otros moluscos, son organismos con movilidad o locomoción limitada, por lo que su variación intraespecífica podría ser resultado de adaptaciones fenotípicas a diferentes presiones ecológicas a las que se enfrenta una misma población en una escala espacial pequeña (Benard 2004, Carvajal-Rodríguez et al. 2005). Solas y colaboradores (2015) encontraron que las olas y la depredación son dos de los principales desafíos que pueden inducir cambios morfológicos en gasterópodos intermareales. Un gran número de especies de gasterópodos expresan variaciones morfológicas en la concha como una respuesta antidepredatoria. Los gasterópodos que se encuentran constantemente expuestos a las fuerzas de las olas presentan variaciones morfológicas del pie y la concha. Por ejemplo, *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792) es una especie de gasterópodo que ha desarrollado adaptaciones a las fuerzas hidrodinámicas del oleaje y a la depredación presentes en las zonas del intermareal. Los individuos de *L. saxatilis* que habitan en costas expuestas, enfrentan principalmente las fuerzas del oleaje, es por ello que presentan una concha con apertura amplia que

les permite extender un pie de mayores dimensiones y tener una mejor adhesión al sustrato (Conde-Padín et al. 2007). Las conchas con apertura amplia y un pie de mayores dimensiones dan una alta tenacidad y estabilidad hidrodinámica a los gasterópodos (Appleton y Palmer, 1988; Johannesson et al., 1993; Márquez et al., 2015). En contraste, los individuos de *L. saxatilis* que viven en costas protegidas tienen una concha gruesa con apertura pequeña que los protege contra depredadores (Carvajal-Rodríguez et al, 2005).

Las características morfológicas de la concha en diferentes especies de gasterópodos se han evaluado con morfometría tradicional utilizando medidas como el largo, ancho, alto, grosor y peso de la concha. Aunque estas variables capturan información de la forma, la variación del tamaño está implícita y no es posible separarla, por lo que en la actualidad la mayoría de los estudios morfológicos utilizan análisis de la forma que permite separar la variación debida a la talla de los organismos. El análisis de la forma es un enfoque para comprender las probables fuentes de variación morfológica de organismos a nivel inter e intra poblacional (Zelditch et al. 2004). Los métodos de morfometría geométrica permiten capturar la información de la forma de los organismos, y posteriormente realizar análisis multivariados que evalúen matemáticamente la variación de la información capturada. Los métodos de morfometría geométrica combinan la precisión matemática y estadística para describir la forma de los organismos, con una visualización, interpretación y comunicación de los resultados sumamente ilustrativa con un componente biológico.

Los gasterópodos también presentan adaptaciones conductuales y fisiológicas que les permiten enfrentar los desafíos del intermareal. Una de las adaptaciones fisiológicas es que los gasterópodos que quedan expuestos a la aireación deprimen su tasa metabólica estándar para reducir la demanda de oxígeno durante los periodos de emersión y de esta forma hacer uso eficiente de la energía (McMahon, 1988). Mientras que los gasterópodos expuestos al oleaje tienden a presentar

altas tasas metabólicas que les permiten asignar gran parte de la energía metabólica para resistir el desalojo por las fuerzas del oleaje (Donovan y Taylor, 2008). La acción de las olas tiene efectos en el tiempo y eficiencia del forrajeo de la mayoría de los depredadores intermareales (Menge 1978). La búsqueda de alimento en la zona expuesta al oleaje es energéticamente demandante, ya que los organismos tienen que moverse y manipular a su presa al tiempo que se sostienen al sustrato para evitar ser desalojados (Brown y Quinn, 1988).

Stramonita biserialis (Blainville, 1832) es una especie de gasterópodo depredador primario distribuida desde las costas del Pacífico norte mexicano, incluyendo las costas del Golfo de California, hasta Cercado de Lima, Perú (Vermeij 2001), así como en la isla de Clipperton, Francia, isla de Malpelo, Colombia y en las islas Galápagos, Ecuador (Castrejón 2014). Las presiones ambientales presentes en el intermareal hacen suponer que los individuos de *S. biserialis* presenta variaciones fenotípicas que les permiten vivir en diferentes condiciones hidrodinámicas y de depredación, de acuerdo con la zona del intermareal que habitan. Las diferencias fenotípicas que pudieran tener los gasterópodos de *S. biserialis* que habitan distintas zonas del intermareal no han sido evaluadas a pesar de su amplia distribución en el océano Pacífico. En el presente estudio se compararon características fenotípicas de los individuos de *S. biserialis* que habitan en las zonas expuesta y protegida del intermareal rocoso de Troncones, Guerrero. La fuerza requerida para el desalojo, el área del pie, el área del opérculo, la tasa metabólica estándar y la morfología de la concha, son las variables que se utilizaron para explicar de manera integral las diferencias en la morfología, el desempeño y el metabolismo de los individuos. La costa rocosa de Troncones es un intermareal horizontal cuyos factores bióticos y abióticos varían en pocos metros, permitiendo el establecimiento claro de zonas debido a la influencia de la marea, el oleaje y la topografía. En este sitio *S. biserialis* se distribuye en

dos zonas (expuesta y protegida del oleaje) que permanentemente están sumergidas, pero son diferentes en topografía, fuerza del oleaje, vegetación y riesgo de depredación.

Stramonita biserialis se enfrenta a diferentes niveles de desafíos bióticos y abióticos que actúan como agentes selectivos de acuerdo con la zona del intermareal que habitan. Por ello en el presente trabajo probamos la hipótesis de que las características fenotípicas de los gasterópodos (morfología de la concha, dimensiones del pie, fuerza de sujeción y tasa metabólica) están relacionadas con el riesgo de depredación y la exposición al oleaje que los individuos enfrentan en la zona intermareal que habitan (zona expuesta o protegida). De acuerdo con la hipótesis planteada se espera que los gasterópodos que habitan la zona expuesta del intermareal presenten características fenotípicas que les permitan enfrentar los costos generados por las fuerzas del oleaje, mientras que en los gasterópodos de la zona protegida se espera que los individuos presenten características asociadas a enfrentar riesgos de depredación. Las predicciones planteadas para las comparaciones fenotípicas entre los gasterópodos *S. biserialis* de las dos zonas intermareales son:

a) Los gasterópodos de la zona expuesta tendrán una apertura de la concha más amplia y un pie de mayor área que les permitirá tener una fuerza de sujeción mayor al sustrato, en comparación con los gasterópodos de la zona protegida.

b) Los gasterópodos de la zona expuesta presentarán conchas morfológicamente hidrodinámicas (relativamente más fusiformes) que les permita enfrentar las fuerzas del oleaje. Mientras que los individuos de *S. biserialis* que habitan en la zona protegida tendrán conchas gruesas y con apertura reducida, en respuesta a las presiones de depredación.

c) Los gasterópodos de la zona expuesta tendrán una tasa metabólica estándar (SMR) mayor que aquellos gasterópodos que habitan la zona protegida, debido a la relación que existe entre los

costos de mantenimiento del medio interno de los animales, y la energía asignada para realizar actividades energéticamente costosas, como la locomoción y la sujeción al sustrato.

OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Comparar características fenotípicas morfológicas y funcionales de los gasterópodos *Stramonita biserialis* que habitan en las zonas expuesta y protegida del oleaje en intermareal rocoso de Troncones, Guerrero.

2.2 Objetivos particulares

- a) Determinar el desempeño de los gasterópodos en la sujeción al sustrato en las zonas protegida y expuesta del intermareal a través de la fuerza de desalojo, las dimensiones del pie y las características morfológicas de la apertura de la concha.
- b) Evaluar las características morfológicas de la concha de los gasterópodos que habitan las diferentes zonas del intermareal utilizando morfometría geométrica.
- c) Estimar la tasa metabólica estándar de los gasterópodos de la zona expuesta y protegida.

MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Sitio de colecta y obtención de organismos

Los gasterópodos de *Stramonita biserialis* se recolectaron en el intermareal rocoso de Troncones, Guerrero (latitud 17° 47'35.0", longitud 101°44'46.6"). La costa de Troncones presenta una morfología de costa rocosa abierta, en donde el oleaje y la topografía tienen una gran importancia en los patrones de inmersión y sumersión del intermareal. Las zonas de colecta se definieron de acuerdo con el esquema de zonación del intermareal rocoso de Ricketts et al. (1985) y en relación con el nivel de exposición al oleaje. Las dos zonas que se definieron son la zona protegida del oleaje y la zona expuesta al oleaje, las cuales tenían una separación entre sí de 10 m en una línea perpendicular a la costa. La zona protegida es el área del intermareal medio que se encuentra constantemente sumergida y protegida del oleaje por las rocas del intermareal inferior. La zona expuesta es la franja superior de rocas del intermareal inferior que está continuamente golpeada por las olas independientemente del nivel de marea.

Los gasterópodos de la zona expuesta (n= 36) y protegida (n= 33) se recolectaron manualmente en mayo de 2019 durante la marea baja (0 - 0.1 msnm). La colecta de organismos se realizó en condiciones de trabajo manejables y seguras de exposición al oleaje. Los gasterópodos recolectados se llevaron al laboratorio de campo para realizar las pruebas de sujeción al sustrato, la tasa metabólica y los análisis morfométricos de las conchas. En el laboratorio, los organismos se separaron en dos tanques con agua de mar (V=10L) de acuerdo con la zona intermareal en la que se recolectaron. El agua de los tanques se mantuvo a temperatura de 26 ± 0.5 °C, con aireación y flujo constante. Los organismos se aclimataron dentro de los tanques durante un periodo de seis horas antes de comenzar a realizar la prueba de fuerza de desalojo.

3.2 Fuerza de desalojo

La fuerza de desalojo o fuerza de sujeción al sustrato de los gasterópodos se define como la fuerza necesaria para desalojar al animal en una dirección perpendicular al sustrato (Clayman y Seebcher, 2006). La fuerza de desalojo se estimó utilizando un elevador eléctrico diseñado y construido en el laboratorio. El elevador consistió en una canastilla con una placa removible de acrílico (7 x 4 cm), un motor eléctrico y un dinamómetro. La canastilla de acrílico ascendía y descendía mediante una línea de alambre que se encontraba unida por un extremo a la parte superior de la canastilla y en el otro extremo al motor eléctrico. El dinamómetro (enpaix EFG5, capacidad 5N, exactitud $\pm 0.2\%$) se ubicó horizontalmente debajo del elevador y se unió con una línea de alambre a la parte inferior de la canastilla.

La fuerza de desalojo de los individuos se estimó de la siguiente manera, a cada uno de los gasterópodos se le colocó una línea de alambre de acero inoxidable (diámetro 0.012 mm) alrededor de la parte media de la concha. El alambre se ajustó a la concha del gasterópodo con un nudo deslizante sin obstruir la apertura y evitar que la expansión del pie de los organismos se modificase. Los gasterópodos se colocaron sobre la placa de acrílico removible del elevador, y se sumergieron en agua de mar con aireación para inducir su adhesión a la base de acrílico. La adhesión de los gasterópodos se estandarizó golpeando la superficie de su concha y de esta forma inducir a los organismos a voltear su manto y mover su concha hacia el sustrato (Trussell et al. 1993). Los gasterópodos adheridos se retiraron del agua de mar una vez que extendieron su pie sobre la placa de acrílico, para posteriormente colocarlos sobre la canastilla del elevador. El alambre sujetado alrededor de la concha de los gasterópodos se unió a la línea de ascenso y descenso del elevador. Inmediatamente se inició el movimiento vertical del elevador para desalojar verticalmente a los individuos. La fuerza máxima de desalojo se registró con el dinamómetro ubicado debajo del elevador,

el dinamómetro proporcionó la fuerza normal de desalojo de los individuos. La fuerza normal ha sido utilizada para medir la capacidad de los gasterópodos para resistir el desalojo (Prowse y Pile, 2005). El procedimiento se realizó por triplicado para cada uno de los individuos, dejando pasar 15 min entre cada medida. La fuerza de desalojo más alta de las tres mediciones se utilizó para hacer los análisis estadísticos.

3.3 Área del pie y área del opérculo

El área total del pie y del opérculo de los gasterópodos se estimó a partir de fotografías. Las fotografías del pie se obtuvieron colocando a los individuos sobre una placa de acrílico (10 x 10 cm) elevada a 30 cm de la superficie. La placa de acrílico contenía sobre la superficie una escala de referencia de 3 cm graduada en milímetros, y una película de agua de mar de 0.5 cm para inducir la expansión del pie de los gasterópodos sobre la superficie. La concha de los gasterópodos se golpeó para inducir y estandarizar su adhesión a la superficie. Una vez que los animales iniciaron el movimiento, se tomaron dos fotografías con una cámara (canon EOS Rebel T1i) colocada debajo de la placa de acrílico, dejando una distancia de 15 cm entre el lente de la cámara y la superficie inferior de la placa.

Las fotografías del opérculo de los gasterópodos se obtuvieron separaron el opérculo del tejido muscular. Las fotografías de los opérculos se tomaron con una cámara Canon (Canon EOS Rebel T5i) y un lente macro (EF 100mm) colocado perpendicularmente a 20 cm del plano fotográfico. Los opérculos se colocaron sobre el plano fotográfico con fondo verde para mejorar el contraste de los colores. El plano fotográfico contenía una escala de referencia de 4 cm y un número de identificación a un costado de los opérculos.

El área del pie y del opérculo se estimó digitalmente por duplicado trazando en las fotografías el perímetro de las estructuras con la herramienta “freehand selections” del software ImageJ. El perímetro del pie y el opérculo se trazó utilizando una tableta multimedia (Genius G-pen M712X). Las medidas de área del pie y del opérculo utilizadas en los análisis se obtuvieron promediando las dos medidas de cada fotografía.

3.4 Tasa metabólica

La tasa metabólica estándar (SMR) de los gasterópodos se estimó a través del consumo de oxígeno en reposo, utilizando un sistema respirométrico semi-cerrado (Cech, 1990). La concentración de oxígeno disuelto (OD) en el agua se midió con un oxímetro digital (YSI 5000, ± 01 mg/L). La calibración del oxímetro se realizó con el agua de mar del sistema respirométrico, a temperatura de 27°C, salinidad de 35 ups y presión atmosférica a nivel del mar (760 mmHg).

Las medidas del consumo de OD en el agua consistió en colocar a los gasterópodos en contenedores respirométricos cilíndricos individuales (21 ml) sumergidos en el tanque común (20 L) del sistema respirométrico. El agua del tanque común se mantuvo en condiciones constantes de circulación, aireación y temperatura (26° C). Los individuos se aclimataron a los respirómetros durante una hora. Posterior al periodo de aclimatación, el agua de los respirómetros se recambió con agua del tanque común y se cerraron herméticamente con una placa de acrílico, evitando la presencia de burbujas de aire. La concentración inicial de OD se midió con el oxímetro tomando una muestra (10 ml) de agua del tanque común, antes de haber llenado y cerrado cada respirómetro. Los respirómetros se colocaron cerrados durante 15 minutos sobre una plataforma (10 cm de altura) dentro del tanque común para evitar cambios en la temperatura del agua. La concentración de OD final se midió con el oxímetro tomando una muestra de agua (10 ml) de cada respirómetro después de los 15 min del cierre

hermético. Dos respirómetros vacíos se utilizaron como control, y la media del consumo de OD de estos respirómetros se restó al consumo de OD de los gasterópodos para corregir las medidas por el consumo de oxígeno de microorganismos (Cech, 1990).

La tasa metabólica estándar (SMR) de cada gasterópodo se calculó a partir de la diferencia entre la concentración de OD inicial y la concentración de OD final del agua de cada respirómetro ($[OD]_i - [OD]_f$), utilizando el volumen agua contenida en los respirómetros y el tiempo que permanecieron cerrados ($t = 15$ min) (Cech, 1990):

$$SMR = \frac{([OD]_i - [OD]_f) V}{t}$$

El volumen de agua contenido en cada respirómetro se calculó mediante la diferencia del volumen de los respirómetros (21 ml) y el volumen de agua desplazado por los gasterópodos. Los gasterópodos se sacrificaron por congelación para posteriormente extraer el tejido blando de cada organismo. La concha y el tejido blando de los gasterópodos se secaron por separado a 60°C durante 48 horas y posteriormente se pesaron en una balanza analítica (ADAM Highland HCB 602H).

3.5 Forma de la concha

La variación de la forma de las conchas de *S. biserialis*, respecto de la zona que habitan en el intermareal, se analizó utilizando coordenadas de landmarks en 2D. Los análisis de la forma se realizaron con dos vistas de las conchas, 1) la vista ventral y 2) la vista lateral abaxial. Los análisis de morfometría geométrica consisten en analizar la covarianza entre las variables de forma de los individuos, en este caso obtenidas a partir de coordenadas cartesianas de landmarks de puntos biológicamente homólogos (Bookstein, 1992; Rohlf y Marcus, 1993). Las coordenadas de landmarks

se convierten en variables de forma al aplicarles un análisis generalizado de Procrustes que elimina el efecto de rotación, traslación y escala contenido en las variables originales (Rohlf y Slice, 1990).

Las coordenadas de landmarks se obtuvieron a partir de fotografías de las conchas de los gasterópodos. Las conchas se fotografiaron con una cámara (Canon EOS Rebel T5i) y una lente macrométrica (EF 100mm) colocada perpendicularmente a 15 cm de distancia del plano fotográfico. Las conchas de los gasterópodos se colocaron sobre el plano fotográfico con fondo verde para mejorar el contraste de colores. Las sombras en la fotografía se minimizaron utilizando lámparas de luz blanca en cada extremo del plano fotográfico. Las fotografías de la vista ventral de la concha se tomaron de tal forma que los ejemplares estuviesen siempre colocados en una orientación consistente con el eje vertical de la concha en el eje coordenado y , así como con el plano de la apertura paralelo al plano horizontal del objetivo de la cámara. Las fotografías de la vista lateral abaxial se capturaron colocando la base de la concha sobre el eje coordenado x , y el plano lateral abaxial paralelo al plano horizontal del lente objetivo de la cámara. En el plano fotográfico de todas las fotografías se colocó un número para identificar al ejemplar y una escala de referencia de 4 cm.

Las fotografías se llevaron al software TpsUtil2 1.53 (Rohlf 2010) para crear el archivo de entrada que permitiera digitalizar los landmarks en cada imagen. La forma de las dos vistas de la concha se capturó registrando las coordenadas cartesianas de una configuración bidimensional (coordenadas x , y) de landmarks utilizando el software TpsDig 2.16 (Rohlf 2013). La configuración de la vista ventral de la concha estuvo conformada por 13 landmarks (LM; homología biológica, tabla 1) y 11 semilandmarks (SLM; homología posicional, máximas curvaturas). Los semilandmarks (SLM5 - SLM7, SLM9 - SML11, SML13 - SML17) describieron las tres curvas del perímetro externo de la apertura, lo cuales se dibujaron y delimitaron entre los LM4 y el LM8, los LM8 y LM12, y los LM12 y LM18 (Fig. 1). La configuración de la vista lateral abaxial de la concha se conformó con 12 landmarks

(tabla 2, Fig. 2) y cinco semilandmarks. Los semilandmarks (SML 7 – SML 12) describieron la máxima curvatura de la base de la concha en el borde dorsal, delimitada con los landmarks LM6 y LM12 (Fig. 2).

Los semilandmarks siempre se colocaron en la misma posición y equidistantes uno de otro usando la opción “draw background curve” del software TpsUtil 2.16 (Rohlf, 2013). Los puntos que definieron el máximo grosor del labio columelar se colocaron siempre a la misma altura con ayuda de un peine de 5 líneas dibujado en entre los LM1 y LM19 (Fig. 1). El peine se dibujó en las fotografías con el software MakeFan8 (Sheets 2014b), previo a la digitalización de landmarks.

Tabla 1: Descripción de los puntos anatómicos que representan los 13 landmarks (LM) en la configuración de la vista ventral de la concha.

LM	Punto anatómico
1	Ápice de la concha
2	Punto más externo de la primera vuelta en el perfil derecho de la concha
3	Borde derecho de la sutura inferior de la última vuelta
4	Inicio del labio externo
8	Punto externo del labio externo perpendicular a la primera costilla de la última vuelta
12	Punto externo del labio externo perpendicular a la segunda costilla de la última vuelta
18	Punto más inferior del borde derecho del canal sifonal
19	Punto más inferior del borde izquierdo del canal sifonal
20 y 21	Puntos colocados en el borde interno y externo del máximo grosor del labio columelar
22	Punto superior del cuello en el perfil izquierdo de la concha
23	Punto superior más externo de la base en el perfil izquierdo de la concha
24	Punto más externo de la primera espira en el perfil izquierdo de la concha

Tabla 2: Descripción de los puntos anatómicos que representan los 12 landmarks (LM) en la configuración de la vista latera abaxial de la concha

LM	Punto anatómico
1	Ápice de la concha
2	Punto más externo del borde dorsal de la primera vuelta
3	Borde dorsal de la sutura inferior de la tercera vuelta
4	Borde dorsal de la sutura inferior de la cuarta vuelta
5	Punto más externo de borde dorsal de la primera costilla de la última vuelta
6	Punto más externo del borde dorsal de la sutura entre la primera y segunda costilla de la ultima vuelta
7	Punto más externo del borde dorsal de la segunda costilla de la última vuelta
13	Punto más inferior del canal sifonal del borde dorsal
14	Punto más inferior del canal sifonal del borde ventral
15	Borde ventral de la sutura inferior de la cuarta vuelta
16	Borde ventral de la sutura inferior de la tercera vuelta
17	Punto más externo del borde ventral de la primera vuelta.

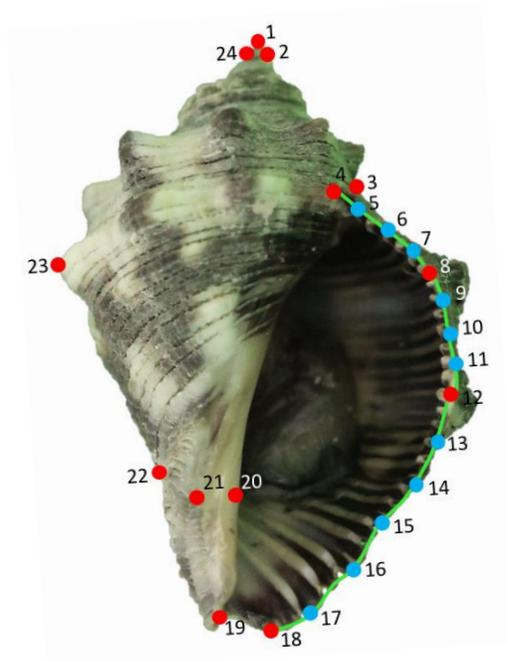


Figura 1. Configuración de landmarks (1-4, 8, 10, 12, 18-24) y semilandmarks (5-7, 9-11, 13-17) que describe la forma de la vista ventral de la concha de *S. biserialis*.

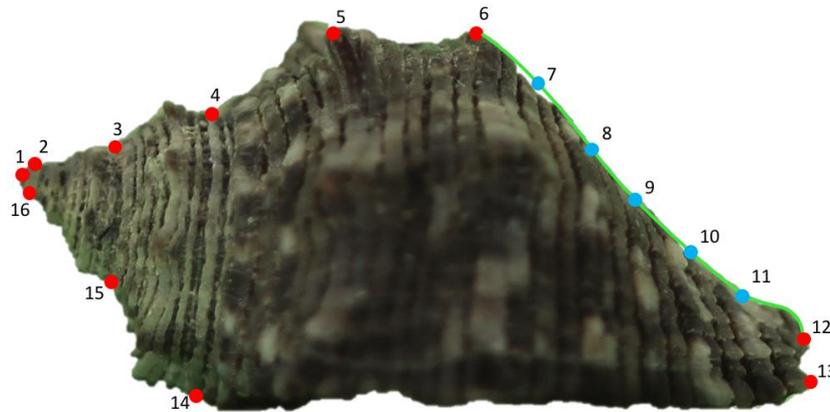


Figura 2. Configuración de landmarks (1-6, 12-16) y semilandmarks (7-12) que describe la forma de la vista lateral abaxial de la concha de *S. biserialis*.

Las configuraciones de LM y SML de las dos vistas de la concha de los 69 organismos se separaron en los grupos correspondientes a la zona (expuesta y protegida) del intermareal en la que fueron recolectados. La variación en la locación, orientación y escala de la configuración de landmarks debido al proceso de digitalización, se removió con la alineación y superposición de los landmarks y semilandmarks de todos los especímenes con un Análisis Generalizado de Procrustes (por sus siglas en inglés GPA, General Procrustes Analysis; Rohlf, 1999) en el programa CoordGen8 (Sheets 2014a). Los semilandmarks se deslizaron para alinearlos y confinarlos a la curva entre los landmarks adyacentes en SemiLand8 (Sheets 2014e) con el método de distancia Procrustes. La forma consenso (conjunto de coordenadas de landmarks y semilandmarks) para cada grupo de organismos se obtuvo como resultado de la superposición y el deslizamiento de semilandmarks de cada configuración (configuración anterior y costado abaxial). Las variables de forma obtenidas por la superposición y el

deslizamiento (denominadas *partial warps*) se utilizaron para hacer los análisis estadísticos multivariados entre los grupos de *S. biserialis*.

3.6 Análisis de datos

La fuerza de desalajo, el área del pie, el área del opérculo, el peso de la concha y la tasa metabólica estándar (SMR) se utilizaron como variables para caracterizar a los gasterópodos de las dos zonas del intermaral. La dimensionalidad de los datos de las cinco variables se redujo con un Análisis de Componentes Principales (por sus siglas en inglés PCA, Principal Component Analyses). El PCA descompone la varianza en dimensiones ortogonales (componentes principales) a través de combinaciones lineales de las variables originales. Los PC obtenidos del análisis, describieron y ordenaron la máxima variación de las cinco variables originales.

Las diferencias en las características metabólicas y de desempeño de los individuos de *S. biserialis* que habitan las zonas expuesta y protegida del intermareal, se evaluaron con un análisis multivariado de covarianza (por sus siglas en inglés MANCOVA, Multivariate Analysis of Covariance). Los puntajes obtenidos del PCA se utilizaron como las variables de respuesta en el MANOVA. El modelo completo del MANCOVA incluyó; la zona del intermareal, como factor con dos niveles (zona expuesta y protegida); y el peso seco del cuerpo blando de los organismos, como covariable. Los análisis estadísticos se realizaron en R versión 3.6.0 (R CoreTeam 2019). El estadígrafo utilizado en las pruebas de significancia fue Pillai. El valor de alfa (probabilidad de cometer un error tipo I) se estableció en 0.05 para todas las pruebas estadísticas.

Los patrones de variación y covariación de las variables de la forma de ambas vistas de la concha (vista ventral y lateral abaxial) se simplificaron realizando un análisis de componentes principales en PCAGen8 (Sheets 2014c). El PCA para cada vista de la concha se realizó utilizando los

datos del total de gasterópodos colectados en ambas zonas del intermareal (69 individuos). En el análisis se agregó una lista de miembros de grupo para identificar visualmente a los individuos de cada zona intermareal. Los puntajes obtenidos del PCA se utilizaron para describir las diferencias en la forma entre de los gasterópodos.

La alometría (variación de la forma asociada con la variación en el tamaño; Gould 1966), en muchos casos, es una fuente importante de variación en la integración de la variación de los caracteres morfológicos. La alometría de las conchas se evaluó realizando regresiones de las coordenadas Procrustes, con el tamaño centroide (por sus siglas en inglés CS, *Cetroid Size*, medida del tamaño matemáticamente independiente de la forma; Zelditch et al., 2004) transformado en escala logarítmica base 10. Las regresiones se realizaron por separado para ambas vistas de las conchas y para cada grupo de gasterópodos de las zonas intermareales. Los coeficientes de correlación que resultaron significativos en las regresiones, se les aplicó una prueba de bootstrap (1000 repeticiones) para definir si la magnitud de estos coeficientes se distinguía de aquellos producto del zar. Las regresiones y el remuestreo se realizaron en el software Regress8 (Sheets 2014e) utilizando un valor de α de 0.05.

La diferencia de la forma entre los gasterópodos de la zona expuesta y protegida del intermareal para las vista ventral y lateral abaxial de la concha se examinó utilizando el programa TwoGroup8 (Sheets 2014f). La significancia de la diferencia entre los grupos de gasterópodos se probó usando una prueba de F de Goodall. En el mismo programa se realizó un remuestreo por Bootstrap del valor de F. El valor de significancia obtenido en el re-muestreo es la fracción de las iteraciones, en este caso 1000, en las que F es mayor o igual que el valor obtenido con los datos originales. Las diferencias de la forma entre los individuos de las zonas expuesta protegida para cada vista de la concha evaluada por la prueba de F de Goodall se visualizaron por medio de gradillas de deformación y vectores.

Los patrones de integración morfológica y grado de correlación entre las vistas de la concha (ventral y lateral abaxial) y las variables metabólicas y de desempeño de los gasterópodos, se probó con un análisis de Mínimos Cuadros Parciales (por sus siglas en inglés PLS, *Partial Least Squares*). El análisis de PLS es un método que permite evaluar la covariación y correlación entre dos bloques de variables como producto de las combinaciones lineales de cada uno de los dos conjuntos de variables (Zelditch et al. 2004). La integración de las vistas de la concha se evaluó con un análisis de PLS por grupo de gasterópodos de cada zona (protegida y expuesta) utilizando las coordenadas Procrustes de la forma de la vista ventral de la concha en el primer bloque y las coordenadas Procrustes de la forma de la vista lateral abaxial de la concha en el segundo bloque. Los análisis de PLS para determinar el grado de asociación de la forma de la concha con las características metabólicas y de desempeño se realizaron por separado para cada una de las vistas de la concha, utilizando en el primer bloque las coordenadas Procrustes de la forma y en el segundo bloque las variables de fuerza de desalojo, tasa metabólica estándar y peso de la concha. Las tres variables del segundo bloque se relativizaron con el peso seco del cuerpo blando de los gasterópodos. La significancia de las correlaciones entre los bloques de variables se evaluó con una prueba de permutación de 1000 repeticiones. Todos los análisis de PLS y las permutaciones se ejecutaron el software PLSMaker8 (Sheets 2014d).

RESULTADOS

4.1 Características metabólicas y de desempeño

La variación de las características metabólicas y de desempeño de sujeción al sustrato de *Stramonita biserialis* se ordenó en cinco componentes principales. Los dos primeros componentes explicaron el 58.3% de la variación total (PC1 explicó el 36.8% y PC2 el 21.5 %), ambos componentes

(PC1 y PC2) se utilizaron para determinar los patrones de variación de los datos y la correlación de las variables originales (Fig. 3).

Las variables de desempeño (fuerza de desalojo, área del pie y área del opérculo) explicaron la mayor variación en el PC1 y contribuyeron a separar los organismos de las dos zonas del intermareal en el eje horizontal. Los gasterópodos de la zona expuesta se ubicaron del lado izquierdo del mapa de ordenación con los valores más altos de las variables de desempeño, mientras que los organismos de la zona protegida se ordenaron en el lado derecho con los valores más bajos (Fig. 3). La variable metabólica (SMR) también estuvo asociada al PC1 y débil, aunque positivamente correlacionada con las variables de desempeño. El peso de la concha contribuyó a separar a los gasterópodos en el eje vertical, pero en este caso no se observó un patrón asociado con la zona del intermareal en la que habitan los gasterópodos.

El metabolismo y el desempeño de sujeción al sustrato difieren entre los gasterópodos de *S. biserialis* que habitan las zonas expuesta y protegida del intermareal. Los resultados del MANOVA mostraron que los gasterópodos de la zona expuesta presentan una fuerza de desalojo mayor, un área del pie y del opérculo más grande, una tasa metabólica más alta, y una concha menos pesada, con respecto a los individuos de la zona protegida (Fig. 3), y que estas diferencias son mayores a las que podría producir el azar (Pillai = 0.47, $F_{(1,66)} = 10.88$, $p < 0.001$). Las diferencias entre los gasterópodos son distinguibles de aquellas relacionadas con el peso del cuerpo blando (covariable) que también resultó significativo en el modelo (MANOVA: Pillai = 0.77, $F_{(1,66)} = 41.24$, $p < 0.001$).

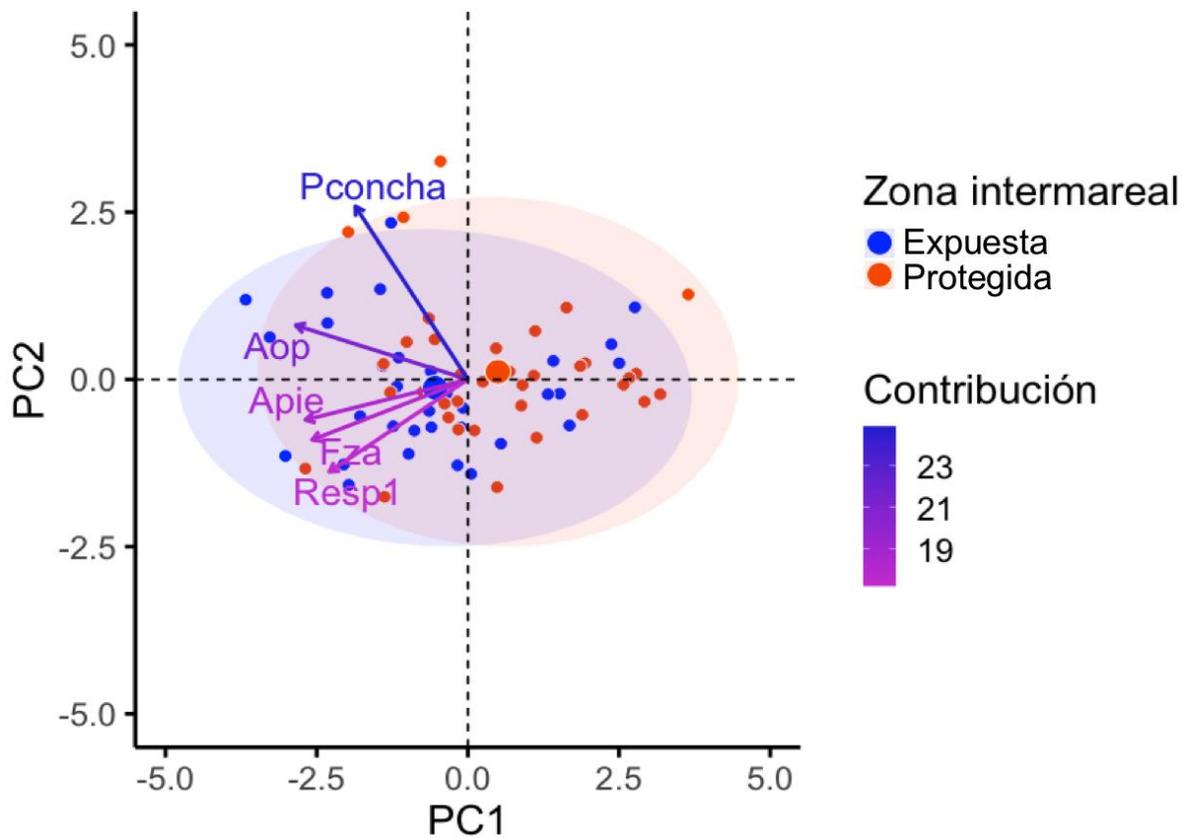


Figura 3. Análisis de componentes principales (PCA) de las variables metabólicas y de desempeño de los individuos de *S. biserialis*. Gráfico de dispersión del PC1 (eje x; 36.8% de varianza explicada) contra el PC2 (eje y; 21.5 de varianza explicada). Los vectores indican la dirección y la contribución de cada variable original (Pconcha= peso de la concha, Aop= área del opérculo, Apie= área del pie, Fza= fuerza de sujeción al sustrato, y Resp1= tasa metabólica estándar) a la distribución de la variación en el PC1 y PC2.

4.2 Características morfológicas de la concha

La talla de las conchas (largo, ancho y alto) no difieren entre los individuos de *Stramonita biserialis* que habitan en la zona expuesta del intermareal y los que habitan en la zona protegida (tabla 3). Los gasterópodos de ambas zonas intermareales presentaron diferencias en la forma y el peso de las conchas relativo a la masa muscular (tabla 3).

Tabla 3: Estadística descriptiva de las medidas morfométricas de la concha y resultados de las pruebas de t de Student comparando entre los gasterópodos de las zonas intermareales.

	Zona expuesta n = 33		Zona protegida n = 36		t	p
	Media	SD	Media	SD		
Largo	20.61	2.35	20.34	2.37	0.47	0.64
Ancho	13.54	1.68	12.95	1.62	1.48	0.14
Alto	10.15	1.03	10.13	1.30	0.07	0.94
Peso relativo	11.11	4.40	14.71	7.33	-2.50	0.01*

4.2.1 Vista ventral

Los dos primeros componentes principales explicaron el 54.8% de la variación en la forma de la vista ventral de la concha (PC1 explicó el 35.3% y PC2 el 19.5 %). El PC1 muestra la variación en el largo del ápice y los cambios en las dimensiones de la apertura de la concha (Fig. 4). El PC2 contiene la variación asociada principalmente con el cambio en la longitud de la última vuelta de la concha, y en menor medida con el largo del ápice (Fig. 4). La forma promedio de los gasterópodos de la zona expuesta del intermareal se encuentra en el cuarto cuadrante del gráfico de PCA (lado positivo del PC1 y lado negativo del P2), mientras que la forma promedio de los individuos de la zona protegida se encuentra en segundo cuadrante (lado negativo del PC1 y lado positivo del PC2, Fig. 4).

Las diferencias que presenta la forma de la vista ventral de la concha de los gasterópodos *S. biserialis*, resultaron significativas y están relacionadas con la zona intermareal en la que habitan estos organismos (Goodall's test: $F_{(1,66)} = 4.46$, $p < 0.001$; Fig. 5A). Los gasterópodos de la zona expuesta del intermareal presentan conchas con un ápice reducido en su longitud y una apertura relativamente amplia en comparación con los individuos que viven en la zona protegida (Fig. 5A). La variación en la amplitud de la apertura se observa en la deformación de la gradilla y en la dirección y longitud de los vectores que describen el contorno del labio externo a nivel de la última vuelta de la

concha, así como en los que describen el labio columelar, el cuello y la base de la concha. En las conchas de los individuos de la zona expuesta los vectores que describen del labio externo, el labio columelar, el cuello y la base muestran una dirección abaxial respecto al eje principal de la concha, mientras que, en las conchas de los gasterópodos de la zona protegida, con apertura reducida, estos vectores tienen una dirección adaxial al eje de la concha (Fig. 5A).

Los gasterópodos de la zona expuesta también tienden a presentar conchas con la última vuelta relativamente amplia y por lo tanto con una apertura de mayor longitud respecto a los individuos de la zona protegida, ya que los vectores del inicio del labio externo, las costillas de la última vuelta y la base de la concha se orientan abapicalmente, mientras que los vectores del labio columelar y el cuello se orienta adapicalmente (Fig. 5A)

Los cambios en la forma de la vista ventral de la concha no mostraron una relación alométrica con el logaritmo del tamaño centroide para los organismos de las dos zonas del intermareal, es decir que la forma de la vista ventral de la concha no varía con el cambio en su talla. La regresión de los gasterópodos de la zona protegida representó el 3.3% de la variación en la forma de la concha ($r=0.04$, $p=0.41$ obtenido con re-muestreo por Bootstrap de 1000 repeticiones), y la regresión de los organismos de la zona expuesta representó el 8.6% de la variación ($r=0.14$, $p=0.21$ obtenido con re-muestreo por Bootstrap de 1000 repeticiones).

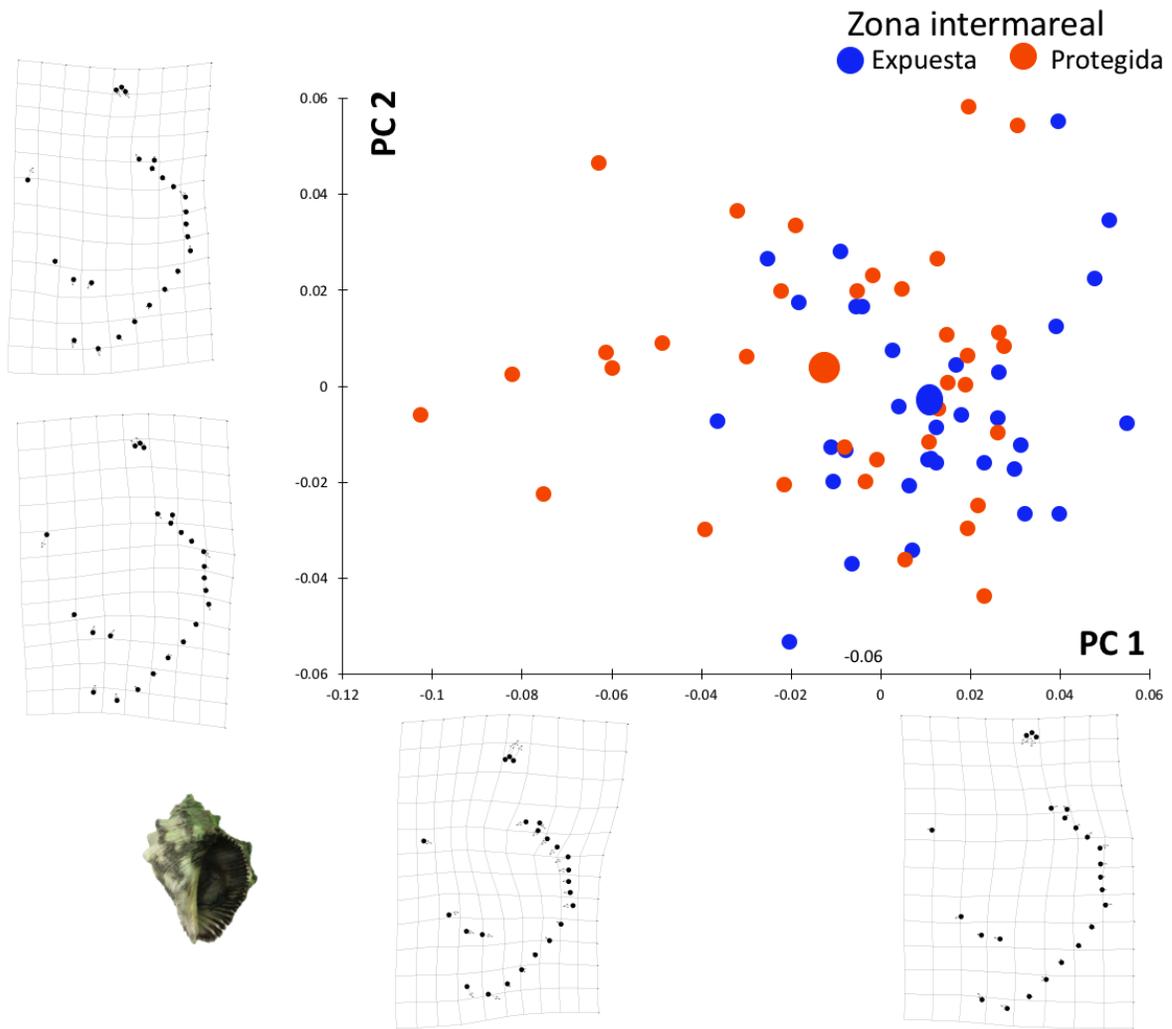


Figura 4. Análisis de componentes principales de forma de la vista ventral de la concha. Se presenta el gráfico de dispersión del PC1 (eje x; 35.3% de varianza explicada) contra el PC2 (eje y; 19.5% de varianza explicada) y las gradillas de deformación con vectores que muestran los cambios en la forma a lo largo de los ejes del PC1 y PC2.

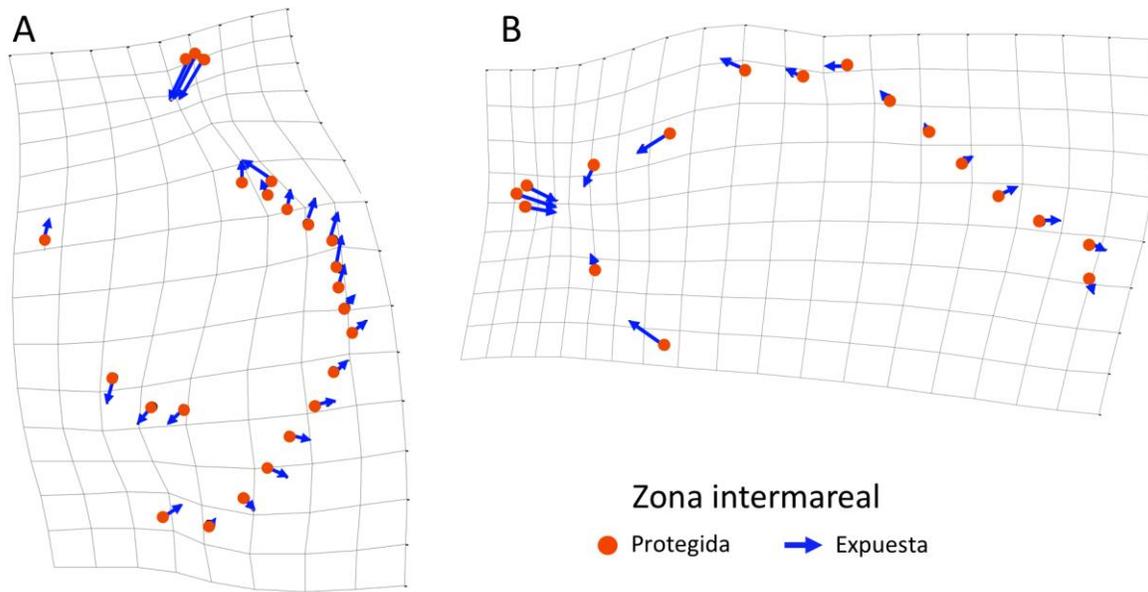


Figura 5. Gradillas de deformación con vectores que muestran la variación de forma de la concha entre los individuos de *S. biserialis* de las zonas protegida y expuesta del intermareal. A) Cambios de la vista ventral de la concha. B) Cambios en la vista lateral abaxial de la concha.

4.2.2 Vista lateral abaxial

La mayor variación de la forma de la vista lateral abaxial de la concha se explicó por los dos primeros componentes (PC1 explicó el 46.9% y PC2 el 15.9%). La variación de la forma se observa por la gradilla de deformación y los vectores que describen el ápice, la tercera, la cuarta y la última vuelta de la concha de los gasterópodos (Fig. 6).

La forma de la vista lateral abaxial presentó una relación alométrica con el logaritmo del tamaño centroide del 20.35% para los gasterópodos de la zona expuesta ($r= 0.36$, $p= 0.001$ obtenido con re-muestreo por Bootstrap de 1000 repeticiones). Sin embargo, para los organismos de la zona protegida la relación alométrica únicamente representó el 2.09% de la variación ($r= -0.05$, $p= 0.61$). La alometría en los gasterópodos *S. biserialis* que habitan en la zona expuesta indica que los mayores

cambios de forma en la vista lateral abaxial de la concha se presentan en los individuos con mayor tamaño centroide. De acuerdo con el resultado de alometría se realizó un segundo PCA para examinar la variación combinada del tamaño y la forma. Este PCA se realizó con las coordenadas Procrustes-SP obtenidas de la superposición de Procrustes Size Preserving de la vista lateral abaxial. El método de Procrustes Size Preserving eliminó solo el efecto de rotación y traslación, preservando el tamaño centroide de todos los individuos. El PCA incluyó los datos de todos los organismos de ambas zonas intermareales utilizando una lista de miembros de grupo.

Los dos primeros PCs explicaron el 62.5% de variación combinada del tamaño y la forma (PC1 explicó 45.4% y PC2 explicó 17.1%; Fig. 7). Los porcentajes de variación explicados por los dos primeros componente del primer PCA (efecto de la forma) y el segundo PCA (efecto combinado de tamaño y forma) son muy similares entre sí, lo cual indica que la variación del tamaño centroide se distribuye entre todos los componentes principales. La forma de la vista lateral abaxial de la concha presentó diferencias entre los gasterópodos de *Stramonita biserialis* de acuerdo con la zona intermareal en la que habitan (Goodall's test: $F(1,66) = 7.09$, $p < 0.001$). La forma promedio de los gasterópodos de la zona expuesta se encuentra en el cuarto cuadrante del gráfico del PCA (lado positivo del eje del PC1 y lado negativo del eje del PC2); Fig. 7). La forma promedio de los individuos de la zona protegida se encuentra en el cuadrante opuesto (segundo cuadrante, lado negativo del PC1 y en el lado positivo del PC2; Fig. 7). La variación explicada por el PC1 (45.4%) se asocia con cambios en la longitud del ápice, en el diámetro de la tercera y cuarta vuelta, y en la longitud del cuello. El PC2 contiene el 17.1% de la variación, la cual explica la posición relativa de la tercera y cuarta vuelta, y la expansión de la última vuelta de la concha (Fig. 7).

Los gasterópodos de la zona expuesta presentan conchas con ápice reducido en su longitud, con tercera y cuarta vuelta reducidas en su diámetro y con un cuello alargado, dando a la concha un

aspecto fusiforme, respecto de los gasterópodos de la zona protegida. La reducción del diámetro de las vueltas de la concha (tercera y cuarta) de los gasterópodos de la zona expuesta, se observa por la deformación de la gradilla, y la dirección adaxial de los vectores que describen sus bordes (Fig. 5B). El aumento relativo en la longitud del cuello de las conchas se observa por la deformación de la gradilla y por la dirección adapical que toman los vectores que describen las costillas de la cuarta vuelta y, por la dirección abapical de los vectores correspondientes al canal sifonal (Fig. 5B). La tercera y cuarta vueltas de las conchas de los gasterópodos de la zona expuesta están relativamente desplazadas hacia el ápice (longitud de vectores en dirección adapical) y su última vuelta presenta relativamente una menor altura, contribuyendo su aspecto fusiforme que presentan respecto a los gasterópodos de la zona protegida.

El tamaño centroide se utilizó como una medida general de tamaño de la concha. Para identificar las medidas tradicionales de talla con las que se encuentra relacionado, se realizaron tres regresiones de la forma de la vista ventral abaxial con el logaritmo del largo, alto y ancho de la concha. La regresión del largo de la concha resultó significativa explicando el 19.18% de la variación de la forma ($r=0.33$, $p=0.001$ obtenido con re-muestreo por Bootstrap de 1000 repeticiones). Los resultados de esta regresión son similares a los obtenidos en la regresión de la forma de la concha con el logaritmo del tamaño centroide, indicando que la variación del tamaño centroide entre los gasterópodos de la zona expuesta es similar al largo de la concha. Es decir, los gasterópodos con mayor longitud de concha son los que presentan mayores cambios en la forma.

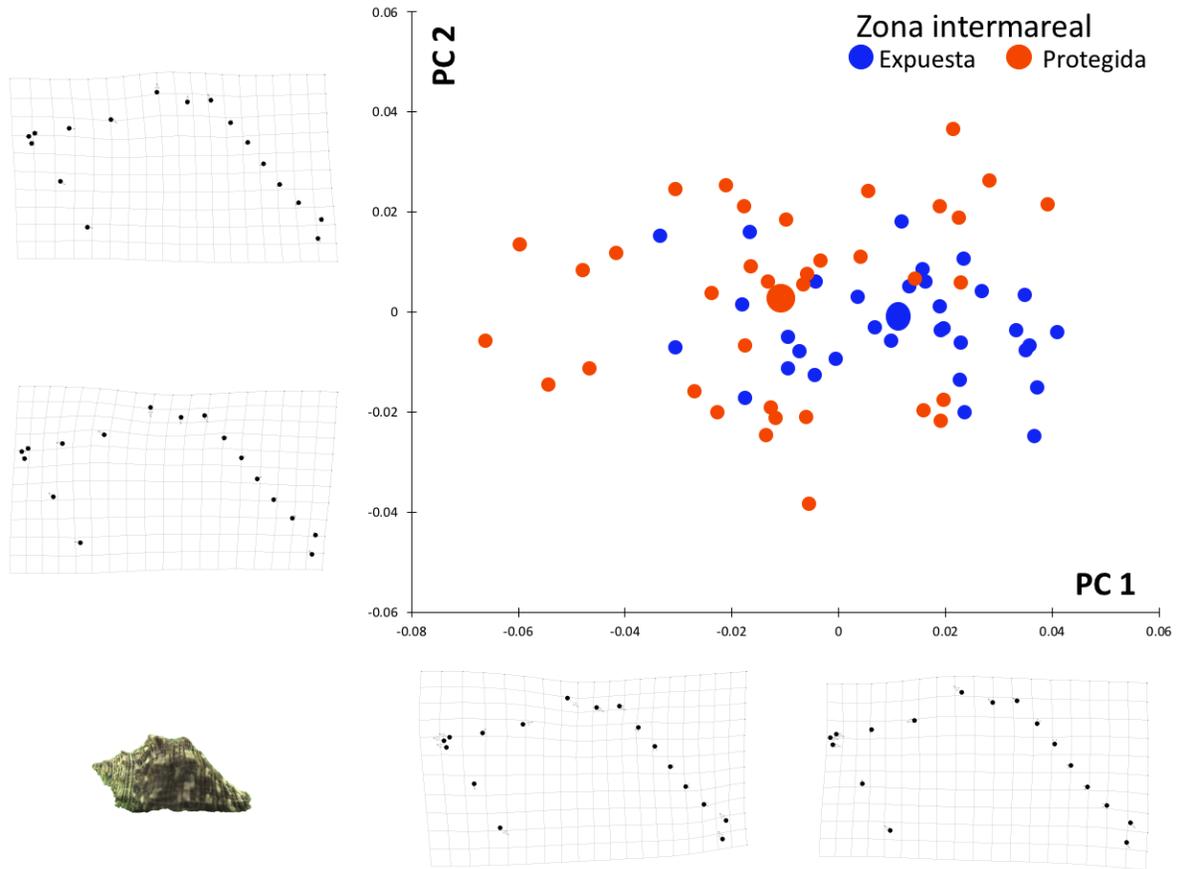


Figura 6. Análisis de componentes principales de forma de la vista lateral abaxial de la concha, se presenta el gráfico de dispersión del PC1 (eje x; 46.9% de varianza explicada) contra el PC2 (eje y; 15.9% de varianza explicada) y las gradillas de deformación con vectores que muestran los cambios en la forma a lo largo de los PC1 y PC2.

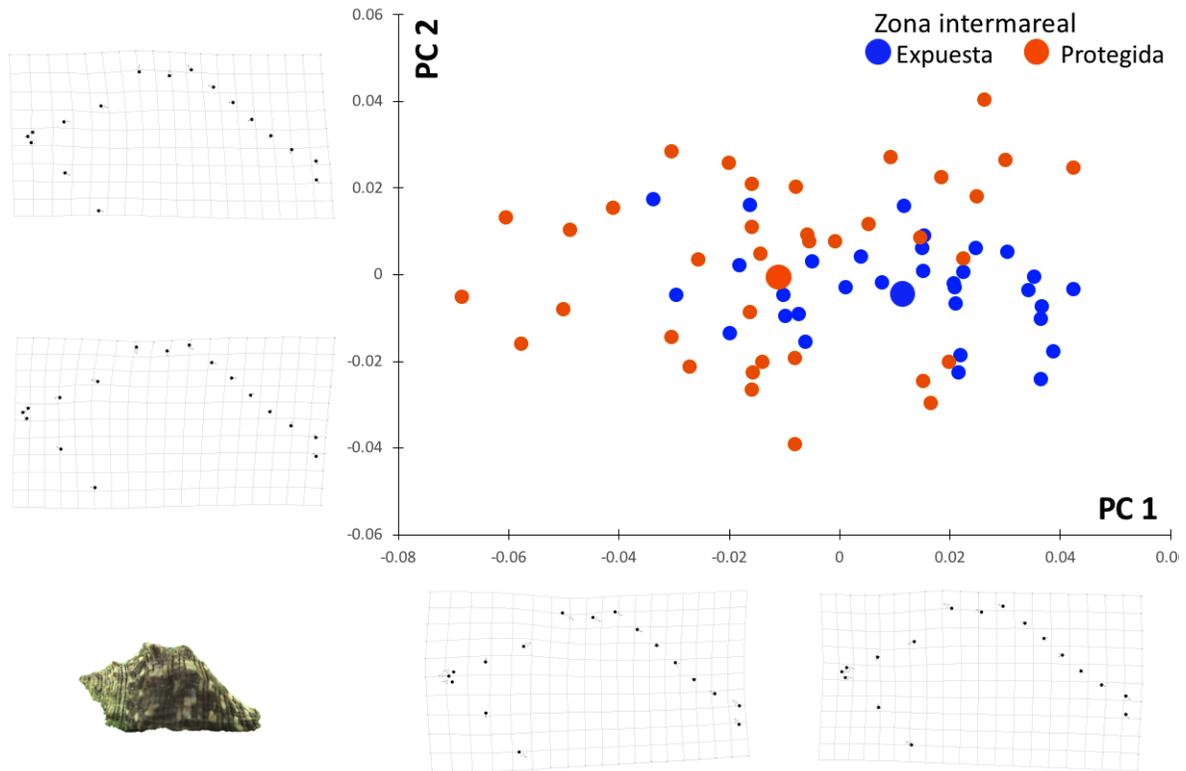


Figura 7. Análisis de componentes principales de la vista lateral abaxial preservando la variación del tamaño, se muestra el gráfico de dispersión del PC1 (eje x; 45.4% de varianza explicada) contra el PC2 (eje y; 17.1% de varianza explicada) y las gradillas de deformación con vectores que muestran los cambios en la forma a lo largo de los PC1 y PC2

4.3 Integración de las vistas de la concha y las características metabólicas y de desempeño

Los cambios de forma en las dos vistas de las conchas (ventral y lateral abaxial) están altamente correlacionados en los gasterópodos de la zona expuesta ($r= 0.88$, $p< 0.001$) y en los gasterópodos de la zona protegida del intermareal ($r= 0.82$, $p< 0.001$ obtenido con re-muestro por permutaciones de 1000 repeticiones). Los ejes del primer valor singular explicaron la más alta covarianza entre los bloques de variables de la forma en ambos grupos de gasterópodos (zona

expuesta: 75.68%; zona protegida: 80.63%). Los cambios de forma de las conchas son similares en las estructuras anatómicas que se corresponden entre las dos vistas evaluadas (Fig. 8).

La morfología de la concha de los gasterópodos y las características metabólicas (SMR) y de desempeño (fuerza de desalojo) presentan una fuerte y significativa correlación (vista ventral: $r=0.60$, $p<0.001$; vista lateral abaxial: $r=0.59$, $p<0.001$ obtenido con re-muestro por permutaciones de 1000 repeticiones). La similitud entre los índices de correlación de ambas vistas de la concha indican que los cambios en la forma corresponden a una sola estructura morfológica (concha). El par de ejes del primer valor singular para las dos vistas de la concha explicaron una alta covarianza entre la forma de la concha y las variables metabólicas y de desempeño (vista ventral: 78.94%; vista lateral abaxial: 87.05%). Los gráficos de contribución de las variables (Fig. 9B y 10B) indican que el desempeño de la fuerza de desalojo y el peso de la concha relativos al peso del músculo del gasterópodo están inversamente correlacionados, resultado similares al primer PCA (Fig. 3). El peso es el primer predictor de la forma en ambas vistas de la concha (vista ventral: 0.84; vista lateral abaxial 0.87), ya que la forma podría estar cambiando de acuerdo con el grosor. Mientras que el metabolismo (SMR) no explica la variación de la forma de la concha.

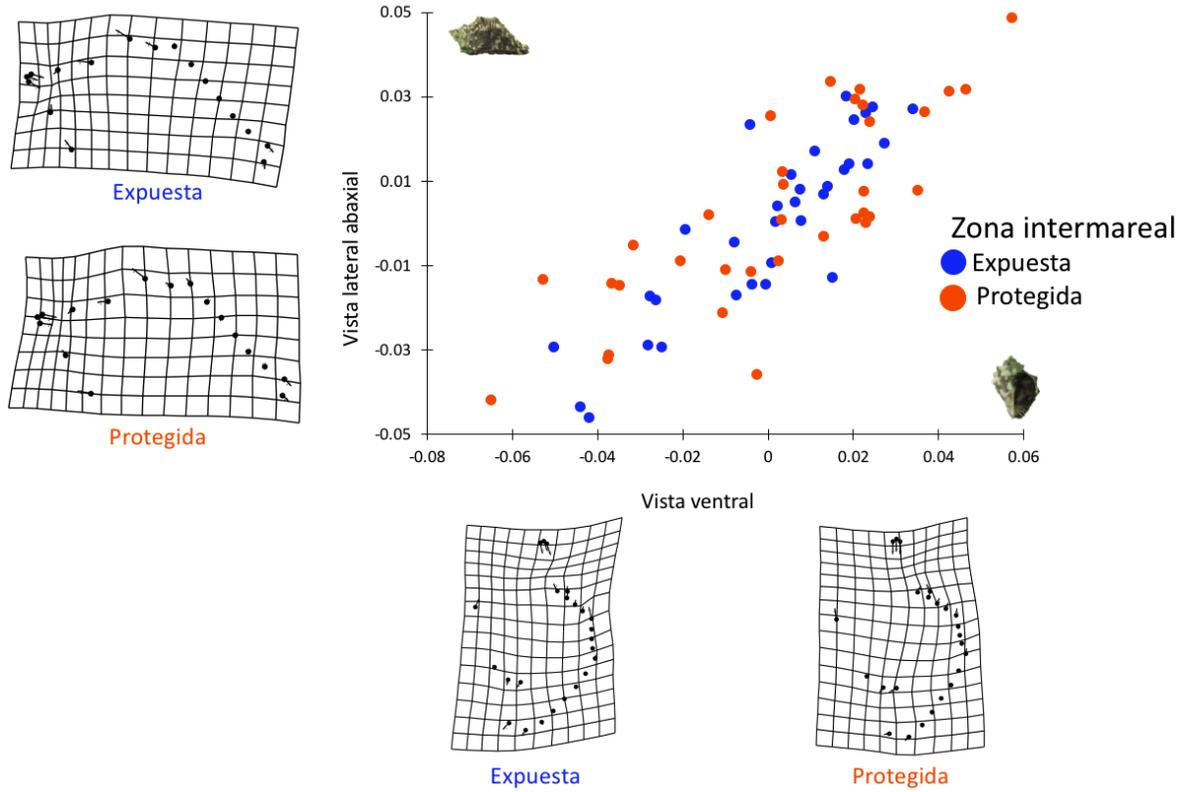


Figura 8. Patrones de covariación del Análisis de Mínimos Cuadrados Parciales. Los patrones de cambio de la forma de la concha se muestran en el gráfico de dispersión de correlación en el par de ejes de primer valor singular de la vista ventral (eje x) y la vista lateral abaxial (eje y) para los organismos de la zona expuesta y la zona protegida. Las gradillas de deformación y vectores muestran la deformación de la concha promedio (puntos) hacia los extremos (vectores) de cada bloque de variables y para cada grupo de organismos de las zonas intermareales.

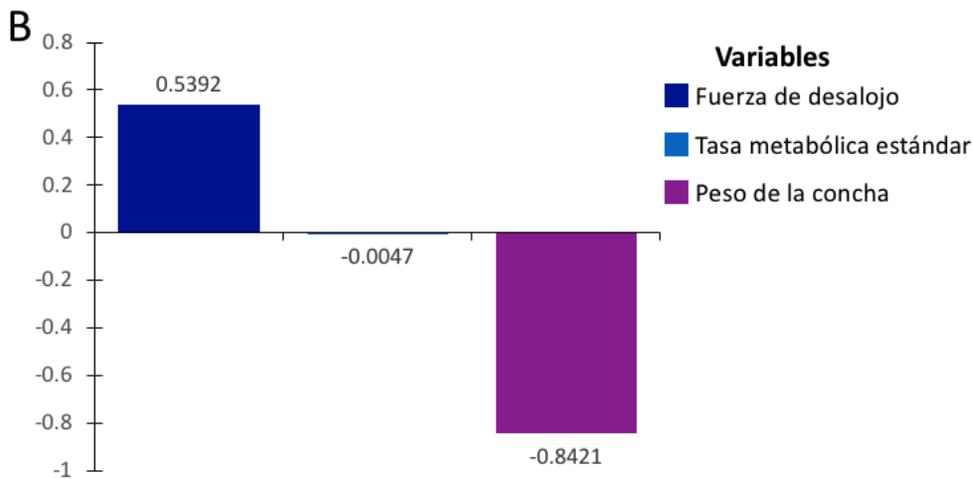
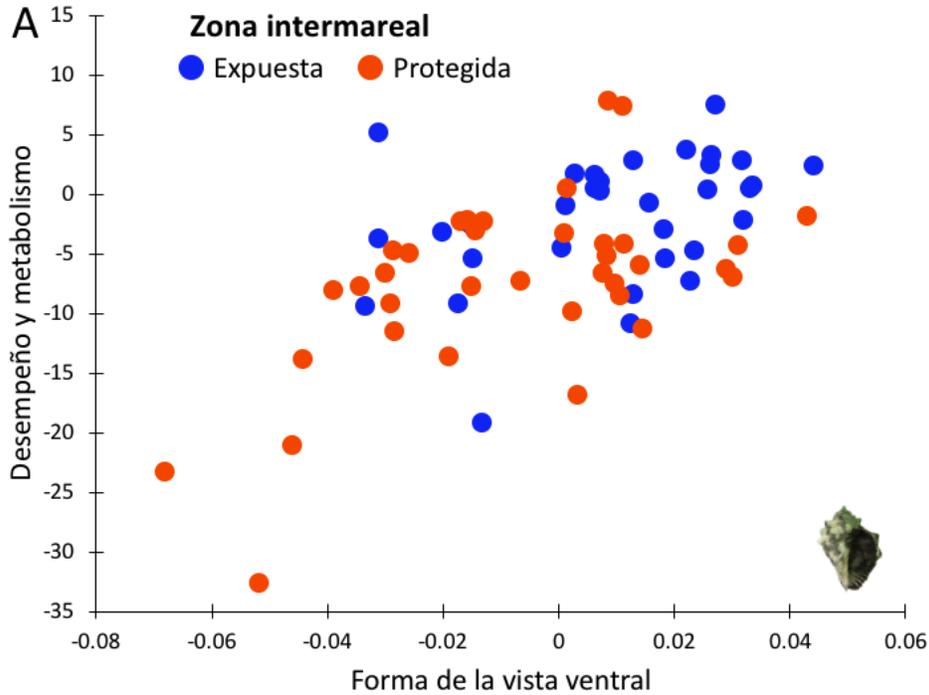


Figura 9: Análisis de Mínimos Cuadrados Parciales entre la covariación de la forma de la vista ventral de la concha y las variables de desempeño y metabolismo. (A) Gráfico de dispersión que muestra la proyección de los organismos de la zona expuesta y la zona protegida en los dos ejes del primer valor singular. (B) Gráfico que muestra la contribución de cada variable de desempeño y metabolismo a la proyección

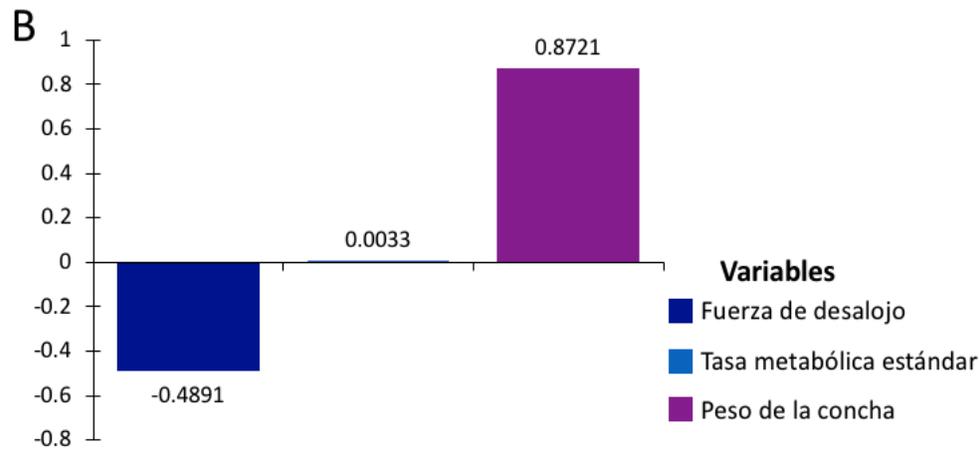
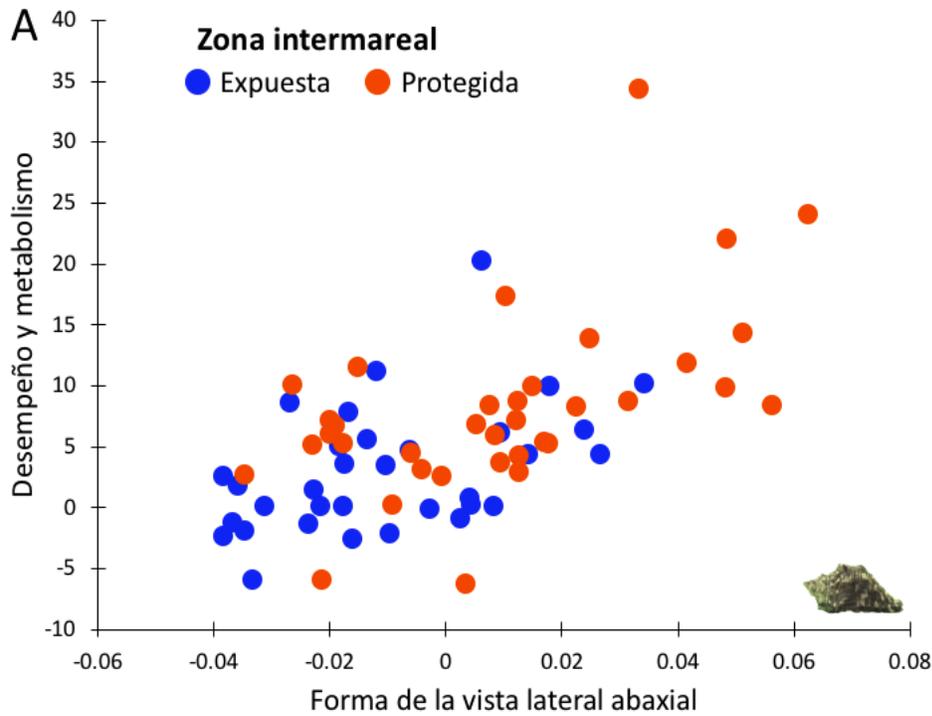


Figura 10: Análisis de mínimos cuadrados parciales entre la covariación de la forma de la vista lateral abaxial de la concha y las variables de desempeño y metabolismo. (A) Grafico de dispersión que muestra la proyección de los organismos de la zona expuesta y la zona protegida en los dos ejes del primer valor singular. (B) Gráfico que muestra la contribución de cada variable de desempeño y metabolismo a la proyección

DISCUSIÓN

Las diferencias fenotípicas de las poblaciones de gasterópodos intermareales son el resultado de las adaptaciones que han desarrollado para sobrevivir en entornos de gran heterogeneidad ambiental. Las variaciones fenotípicas en invertebrados de movilidad restringida incluyen cambios morfológicos y fisiológicos inducidos por factores abióticos como la exposición al oleaje y bióticos como la depredación (Denny 2006, Sepúlveda y Ibáñez 2012). La intensidad del oleaje y de la depredación es diferente a lo largo del intermareal; en la parte expuesta del intermareal la intensidad de la depredación es baja comparada con la exposición al fuerte rompimiento de las olas; mientras que en los sitios protegidos de las olas los depredadores ejercen una fuerte regulación sobre las comunidades (Menge 1978, Donovan y Taylor 2008). Los individuos de *Stramonita biserialis* expuestos al oleaje presentan una fuerza de sujeción al sustrato, un área de pie y un área opercular relativamente mayor que los individuos que habitan zonas protegidas del intermareal (Fig.3), de manera similar a investigaciones previas en otros gasterópodos. Por ejemplo, los gasterópodos *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792), *Cittarium pica* (Linnaeus, 1758), *Acanthina monodon* (Pallas, 1774), *Thais lamellosa* (Gmelin, 1791) que habitan en costas expuestas a la hidrodinámica del oleaje resistieron mayor fuerza de desalojo que las poblaciones presentes en costas protegidas (Bertness 1977, Solas et al. 2015, Forrester et al. 2016, Le Pennec et al. 2017). Los gasterópodos adaptados a ambientes de alta energía de las olas tienden a tener un área opercular grande, correlacionada con un área de la superficie del pie grande, una mayor fuerza de resistencia al desalojo, y por lo tanto con una mayor tenacidad (fuerza de desalojo por unidad de área del pie en contacto con la superficie; Denny, Daniel, y Koehl 1985), en comparación con gasterópodos que viven en costas de baja energía (Pascoal et al. 2012, Márquez et al. 2015).

Los gasterópodos intermareales pueden enfrentar las fuerzas del oleaje adhiriéndose fuertemente al sustrato, pero también desarrollando conchas con formas más hidrodinámicas. Los individuos de *S. biserialis* expuestos a las olas presentaron conchas con formas relativamente más fusiformes (espiras y cuello alargado) y con una apertura amplia, respecto a las conchas de los individuos encontrados en zonas protegidas (Fig. 4 y 7). Algunos autores afirman que los caracoles de costas expuestas tienen una apertura amplia de la concha que favorece la expansión de un pie más grande, confiriendo a los individuos una mejor adhesión al sustrato y por tanto una mayor capacidad de resistir las fuerzas del oleaje (Carvajal-Rodríguez et al. 2005, Conde-Padín et al. 2007, Guerra-Varela et al. 2009). Las conchas con morfología relativamente más fusiforme de *S. biserialis* podrían ser hidrodinámicamente favorables y reducir el arrastre por las olas (Trussell et al. 1993, Denny y Blanchette 2000).

Prowsel y Pile (2005) sugieren que las fuerzas selectivas en los ambientes barridos por las olas favorecen a los organismos más pequeños. Las conchas de los gasterópodos de *S. biserialis* de las zonas expuesta y protegida del oleaje no tuvieron diferencia de tallas. Sin embargo, los cambios alométricos en la forma de la concha de los caracoles expuestos a las olas indican que los organismos de mayor tamaño tienen una forma más fusiforme (Fig. 6). Los cambios en la forma de la concha podrían compensar la desventaja hidrodinámica de los organismos de tallas grandes expuestos a las olas, ya que por su talla serían los que enfrentarían una mayor fuerza de arrastre. Los gradientes de tamaño en los gasterópodos intermareales no tienen una causa común y es posible que la variación de tallas sea el resultado de la combinación de varios factores que interactúan entre sí (Donovan y Taylor, 2008). El riesgo de depredación en algunas especies de caracoles disminuye con el aumento de talla (Avery y Etter, 2006). Los individuos de *S. biserialis* de las zonas expuestas y protegidas fueron

de talla similar, aunque presentaron diferencias morfológicas en la concha que les confiere ventaja adaptativa frente a los desafíos de oleaje y depredación, respectivamente.

Las variaciones fenotípicas inducidos por el riesgo de depredación son muy comunes en poblaciones de invertebrados (Harvell 1984, Dodson 1989). La presencia de depredadores puede desencadenar en las presas cambios morfológicos, fisiológicos y/o conductuales. Los resultados morfométricos de las conchas de *S. biserialis* mostraron que individuos de la zona protegida presentan características que pueden ser ventajosas frente a los depredadores, dado el desafío que ejerce la depredación en sitios protegidos. Los gasterópodos de *S. biserialis* que habitan la zona protegida del intermareal presentan conchas relativamente más globosas (espiras cortas, última vuelta amplia y cuello corto) y con apertura reducida, en comparación con las conchas de los individuos de las zonas expuestas (Fig. 7). Varios autores han demostrado que conchas globosas con apertura reducida disminuyen la eficiencia de depredación de los cangrejos trituradores y peladores de conchas (Hughes et al. 1979, Trussell et al. 1993, Conde-Padín et al. 2007, Solas et al. 2015). La morfología globosa hace que las conchas sean menos manejables por los cangrejos peladores, y una apertura pequeña, reduce el espacio para insertar las quelas dentro de la concha y extraer el cuerpo de los gasterópodos (Appleton y Palmer, 1988; Trussell y Nicklin, 2002). Los cambios en la arquitectura de la concha (forma y grosor) son la principal defensa que tienen los gasterópodos intermareales de locomoción restringida contra cangrejos depredadores (Vermeij 1993). Las conchas de *S. biserialis* de las zonas protegidas resultaron ser relativamente más pesadas que las conchas de organismos de las zonas protegida; es decir, las dimensiones lineales similares, pero un mayor peso indica que las conchas de la zona protegidas son más gruesas que las de la zona expuesta. Los gasterópodos de conchas gruesas son menos vulnerables a los ataques de depredadores trituradores y peladores, al tener una mayor resistencia a la fractura por aplastamiento y tener una apertura reducida (Avery y Etter, 2006).

Trussell y Nicklin (2002) afirman que la producción de una concha más gruesa está acompañada de una reducción en la alimentación, el crecimiento somático, y la masa corporal. Los resultados obtenidos en este trabajo reflejan la misma relación entre el grosor de la concha y la masa corporal. Los caracoles de *S. biserialis* de conchas más gruesas (zona protegida) tienen menor tejido blando que los caracoles de conchas relativamente delgadas (zona expuesta). Las diferencias de grosor de concha y tejido blando en los gasterópodos de la zona expuesta y protegida podrían tener principalmente dos explicaciones. La primera es que el aumento de la tasa de calcificación para aumentar el grosor de la concha es energéticamente costoso para los gasterópodos, de manera que la asignación energética a crecimiento somático se ve reducida (Palmer 1992). En *Littorina littorea*, las conchas de crecimiento rápido son más delgadas y con un volumen interno mayor, en comparación con las conchas de crecimiento lento, las cuales son gruesas con un menor volumen interno (Trussell 2000). La segunda explicación a la menor masa corporal en gasterópodos de conchas gruesas se relaciona con la restricción espacial, puesto que las conchas de paredes gruesas reducen el volumen interno disponible para el crecimiento del tejido somático (Trussell 2000). Por el contrario, conchas más delgadas, con apertura más amplia y espiras alargadas tienen un mayor volumen interno que puede albergar una mayor cantidad de tejido (Palmer 1992, Stone 1998). La baja presión de depredación y tener un cuerpo blando de mayor masa, probablemente asociado a un pie más grande, son razones por las cuales tener mayor volumen interno de concha sería ventajoso para los gasterópodos que habitan en la zona expuesta del intermareal. Resulta difícil afirmar si la menor masa de tejido blando de los gasterópodos es una consecuencia del costo de la producción y engrosamiento de la concha, o si es una consecuencia indirecta relacionada con la morfología y el volumen interno de la concha.

La cantidad de masa de cuerpo blando de los gasterópodos también está relacionada con la alimentación; es decir, con la cantidad de alimento ingerido. *Stramonita biserialis* como depredador primario del intermareal se enfrenta a diferentes niveles de fuerza de oleaje y de riesgos de depredación durante la búsqueda del alimento dependiendo de la zona que habiten. La disponibilidad de alimento para los gasterópodos es mayor en la zona expuesta del intermareal que en la zona protegida (Leigh et al., 1987); pero la intensa acción de las olas en la zona expuesta puede restringir el tiempo de forrajeo de los organismos (Etter 1989). No obstante, individuos de *S. biserialis* de la zona expuesta han desarrollado adaptaciones morfológicas para enfrentar las fuerzas del oleaje, y probablemente esas características aunadas a la abundancia de alimento, les permita hacer una búsqueda exitosa de sus presas, y por lo tanto contar con energía disponible para el crecimiento. Richardson y Brown (1990) demostraron que la tasa de alimentación de los individuos de *Stramonita haemastoma* no se reduce por la exposición al oleaje, pero estos caracoles que vive en sitios expuestos eligen presas más pequeñas que les permiten disminuir el tiempo de manipulación y con ello probablemente reducir el riesgo de desalojo del sustrato.

Los caracoles de la zona protegida probablemente enfrentan mayores desafíos para la obtención de alimento respecto a los de la zona expuesta. Durante la marea alta, los organismos de la zona protegida se tienen que enfrentar a las fuerzas hidrodinámicas que, aunque son menores que en la zona expuesta podrían limitar el éxito de búsqueda e ingesta de las presas. La menor ingesta de alimento podría limitar el crecimiento de los gasterópodos de la zona protegida, como lo han sugerido otros autores (Brown y Quinn, 1988).

Los gasterópodos de *S. biserialis* que habitan en la zona expuesta al oleaje mostraron una tasa metabólica estándar mayor, que los gasterópodos de la zona protegida. Una tasa metabólica de mantenimiento alta a menudo está relacionada con poseer órganos grandes y con un mayor contenido

de enzimas, células y tejidos responsables de la producción de energía (mitocondrias y miocitos; Steyermark et al. 2005). De acuerdo con el modelo energético de rendimiento (Mathot y Dingemans, 2015), la tasa metabólica estándar refleja la maquinaria funcional que establece los límites de la capacidad aeróbica. Es decir, los organismos que requieren mayor energía aeróbica para sobrevivir son aquellos que tienen mayores costos de mantenimiento de sus tejidos corporales, de tal manera que los desafíos ambientales influyen en gran medida en su metabolismo (Seibel y Drazen, 2007). Los gasterópodos, y probablemente otros animales intermareales, que se enfrentan a mayor oleaje, asignan una gran cantidad de energía para sujetarse al sustrato (Innes y Houlihan, 1985), y por lo tanto el costo de mantenimiento de su medio interno debe ser mayor en comparación con gasterópodos que viven en zonas protegidas. En particular, la demanda metabólica de los gasterópodos, como consecuencia de enfrentar las fuerzas del oleaje, deben asociarse en gran parte a la energía asignada al músculo del pie para permanecer sujetos al sustrato y para la locomoción durante la búsqueda del alimento. Donovan y Taylor (2008) sugieren que el aumento de las demandas metabólicas se compensa con la mayor disponibilidad de alimento que existe en las zonas expuestas del intermareal. Por el contrario, la menor disponibilidad relativa de recursos alimenticios en la zona protegida favorece a los animales con baja tasa metabólica estándar que viven con menor demanda de energía aeróbica y por lo tanto cuentan con sistemas metabólicos (celulares y de tejido) menos costosos en cuanto a su mantenimiento. La menor influencia del oleaje en la zona protegida permite el establecimiento y desarrollo de una gran diversidad de organismos, propiciando a que factores bióticos, entendidos como depredación y competencia, sean los que impongan límites y regulen las comunidades en este ambiente (Bird et al. 2013).

Finalmente se concluye que los gasterópodos *Stramonita biserialis* de la zona expuesta presentan diferencias fenotípicas respecto a los gasterópodos de la zona protegida. Las

características fenotípicas de los caracoles de cada zona corresponden con los desafíos más importantes a los que se enfrentan. La zona expuesta del intermareal se encuentra constantemente golpeada por el oleaje y los gasterópodos que ahí viven enfrentan este desafío teniendo conchas delgadas, fusiformes y con apertura amplia, área opercular y área del pie amplias, resisten mayor fuerza de desalojo y una tasa metabólica mayor. En contraste, los gasterópodos que habitan en la zona protegida del intermareal se enfrentan a los desafíos de depredación desarrollando conchas gruesas, relativamente globosas y con apertura reducida, área opercular reducida y tasa metabólica baja. Mientras que los factores bióticos (depredación y competencia) limitan la actividad de los gasterópodos que habitan la zona relativamente protegida de las olas, el desafío hidrodinámico es el principal factor al que se enfrentan los organismos de la zona expuesta al oleaje. Por lo tanto, vivir en la zona protegida del intermareal rocoso podría ser más desafiante para los gasterópodos, que vivir en la zona expuesta, en el sentido en que el desafío de la vida mayormente se asocia más con la variabilidad ambiental que con la constancia de factores extremos.

LITERATURA CITADA

Appleton RD, Palmer AR (1988) Water-borne stimuli released by predatory crabs and damaged prey induce more predator-resistant shells in a marine gastropod. *Evolution* (N Y) 85:4387–4391.

Avery R, Etter RJ (2006) Microstructural differences in the reinforcement of a gastropod shell against predation. *Mar Ecol Prog Ser* 323:159–170.

Bach CE, Hazlett BA (2009) Shell shape affects movement patterns and microhabitat distribution in the hermit crabs *Calcinus elegans*, *C. laevimanus* and *C. latens*. *J Exp Mar Bio Ecol* 382:27–33.

Benard MF (2004) Predator-induced phenotypic plasticity in organisms with complex life histories. *Annu Rev Ecol Syst* 35:651–673.

- Benedetti-Cecchi L, Trussell GC (2014) Intertidal Rocky Shores. In: *Marine community ecology and conservation*. Bertness MD, Bruno JF, Silliman BR, Stachowicz JJ (eds) Sinauer Associates, p 203–225
- Bertness MD (1977) Behavioral and ecological aspects of shore-level size gradients in *Thais lamellosa* and *Thais emarginata*. *Ecology* 58:86–97.
- Bird CE, Franklin EC, Smith CM, Toonen RJ (2013) Between tide and wave marks: a unifying model of physical zonation on littoral shores. *PeerJ* 2013:1–19.
- Bookstein FL (1992) *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Brookes JI, Rochette R (2007) Mechanism of a plastic phenotypic response: predator-induced shell thickening in the intertidal gastropod *Littorina obtusata*. *J Evol Biol* 20:1015–1027.
- Brown KM, Quinn JF (1988) The effect of wave action on growth in three species of intertidal gastropods. *Oecologia* 75:420–425.
- Carvajal-Rodríguez A, Conde-Padín P, Rolán-Alvarez E (2005) Decomposing shell form into size and shape by geometric morphometric methods in two sympatric ecotypes of *Littorina saxatilis*. *J Molluscan Stud* 71:313–318.
- Castrejón AR (2014) Composición de la familia Muricidae (MOLLUSCA: GASTROPODA) asociada a la zona intermareal rocosa, en Guerrero, México.”
- Cech Jr JJ (1990) *Respirometry*. American Fisheries Society.
- Chappon C, Seuront L (2011) Variability in the motion behaviour of intertidal gastropods: ecological and evolutionary perspectives. *J Mar Biol Assoc United Kingdom* 91:237–244.
- Conde-Padín P, Grahame JW, Rolán-Alvarez E (2007) Detecting shape differences in species of the *Littorina saxatilis* complex by morphometric analysis. *J Molluscan Stud* 73:147–154.
- Denny M (2014) *Biology and the mechanics of the wave-swept environment*. Princeton University Press.
- Denny MW (2000) Limits to optimization: fluid dynamics, adhesive strength and the evolution of shape in limpet shells. *J Exp Biol* 203:2603–2622.
- Denny MW (2006) Ocean waves, nearshore ecology, and natural selection. *Aquat Ecol* 40:439–461.

- Denny MW (1987) Wave exposure rocky shore. *Trends Ecol Evol* 2.
- Denny MW, Blanchette CA (2000) Hydrodynamics, shell shape, behavior and survivorship in the owl limpet *Lottia gigantea*. *J Exp Biol* 203:2623–2639.
- Denny MW, Daniel TL, Koehl MAR (1985) Mechanical limits to size in wave-swept organisms. *Ecol Monogr* 55:69–102.
- Denny MW, Gaylord B (2010) Marine ecomechanics. *Ann Rev Mar Sci* 2:89–114.
- Ditsche P, Summers AP (2014) Aquatic versus terrestrial attachment: water makes a difference. *Beilstein J Nanotechnol* 5:2424–2439.
- Dodson S (1989) Preadator-induced reaction norms: cyclic changes in shape and size can be protective. *Bioscience* 39:447–452.
- Donovan DA, Taylor HH (2008) Metabolic consequences of living in a wave-swept environment: Effects of simulated wave forces on oxygen consumption, heart rate, and activity of the shell adductor muscle of the abalone *Haliotis iris*. *J Exp Mar Bio Ecol* 354:231–240.
- Etter RJ (1989) Life history variation in the intertidal snail *Nucella lapillus* across a wave-exposure gradient. *Ecology* 70:1857–1876.
- Forrester GE, Macfarlan RJA, Holevoet AJ, Merolla S (2016) Dislodgement force and shell morphology vary according to wave exposure in a tropical gastropod (*Cittarium pica*). *Mar Biol Res* 12:986–992.
- Garrity SD, Levings SC, Caffey HM (1986) Spatial and temporal variation in shell crushing by fishes on rocky shores of Pacific Panama. *J Exp Mar Bio Ecol* 103:131–142.
- Gould SJ (1966) Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol Rev Camb Philos Soc* 41:587–640.
- Guerra-Varela J, Colson I, Backeljau T, Breugelmans K, Hughes RN, Rolán-Alvarez E (2009) The evolutionary mechanism maintaining shell shape and molecular differentiation between two ecotypes of the dogwhelk *Nucella lapillus*. *Evol Ecol* 23:261–280.
- Harley CDG (2003) Abiotic stress and herbivory interact to set range limits across a two-dimensional stress gradient. *Ecology* 84:1477–1488.
- Harvell CD (1984) Predator-induced defense in a marine bryozoan. *Science* (80-) 224:1357–1359.

- Hughes RN, Elnor RW, Journal S, Feb N (1979) Tactics of a predator, *Carcinus maenas*, and morphological responses of the prey, *Nucella lapillus*. *J Anim Ecol* 48:65–78.
- Innes AJ, Houlihan DF (1985) Aerobic capacity and cost of locomotion of a cool temperate gastropod: A comparison with some Mediterranean species. *Comp Biochem Physiol -- Part A Physiol* 80:487–493.
- Johannesson K, Johannesson B, Rolan-Alvarez E (1993) Morphological differentiation and genetic cohesiveness over a microenvironmental gradient in the marine snail *Littorina saxatilis*. *Evolution (N Y)* 47:1770.
- Koehl MAR (1982) The interaction of moving water and sessile organisms (kelp, corals). *Sci Am* 247:124–134.
- Márquez F, Nieto Vilela RA, Lozada M, Bigatti G (2015) Morphological and behavioral differences in the gastropod *Trochus geversianus* associated to distinct environmental conditions, as revealed by a multidisciplinary approach. *J Sea Res* 95:239–247.
- Mathot KJ, Dingemanse NJ (2015) Energetics and behavior: unrequited needs and new directions. *Trends Ecol Evol* 30:199–206.
- McMahon RF (1988) Respiratory response to periodic emergence in intertidal molluscs. *Integr Comp Biol* 28:97–114.
- Menge BA (1978) Predation intensity in a rocky intertidal community. *Oecologia* 34:17–35.
- Palmer AR (1992) Calcification in marine molluscs: How costly is it? *Proc Natl Acad Sci U S A* 89:1379–1382.
- Pascoal S, Carvalho G, Creer S, Rock J, Kawahii K, Mendo S, Hughes R (2012) Plastic and heritable components of phenotypic variation in *Nucella lapillus*: an assessment using reciprocal transplant and common garden experiments. *PLoS One* 7.
- Le Pennec G, Butlin RK, Jonsson PR, Larsson AI, Lindborg J, Bergström E, Westram AM, Johannesson K (2017) Adaptation to dislodgement risk on waveswept rocky shores in the snail *Littorina saxatilis*. *PLoS One* 12:1–15.
- Prowse TAA, Pile AJ (2005) Phenotypic homogeneity of two intertidal snails across a wave exposure gradient in South Australia. *Mar Biol Res* 1:176–185.
- R CoreTeam (2019) R: A Language and Environment for Statistical Computing.

- Richardson TD, Brown KM (1990) Wave exposure and prey size selection in an intertidal predator. *J Exp Mar Bio Ecol* 142:105–120.
- Ricketts EF, Calvin J, Hedgpeth JW (1985) *Between pacific tides*. Stanford University Press, Stanford, Calif.
- Robles CD, Alvarado MA, Desharnais RA (2001) The shifting balance of littoral predator-prey interaction in regimes of hydrodynamic stress. *Oecologia* 128:142–152.
- Rohlf FJ (1999) Shape statistic: procrustes superimpositions and tangent spaces. *J Classif* 16:1197–223.
- Rohlf FJ (2013) *TpsDig2*.
- Rohlf FJ (2010) *TpsUtil2*.
- Rohlf FJ, Marcus LF (1993) A revolution morphometrics. *Trends Ecol Evol* 8:129–132.
- Rohlf FJ, Slice D (1990) Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. *Syst Zool* 39:40–59.
- Seibel BA, Drazen JC (2007) The rate of metabolism in marine animals: environmental constraints, ecological demands and energetic opportunities. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 362:2061–2078.
- Sepúlveda RD, Ibáñez CM (2012) Clinal variation in the shell morphology of intertidal snail *Acanthina monodon* in the Southeastern Pacific Ocean. *Mar Biol Res* 8:363–372.
- Sheets HD (2014a) *CoordGen8*.
- Sheets HD (2014b) *MakeFan8*.
- Sheets HD (2014c) *PCAGen8*.
- Sheets HD (2014d) *PLSMaker8*.
- Sheets HD (2014e) *SemiLand8*.
- Sheets HD (2014f) *TwoGroup8*.
- Solas MR, Hughes RN, Márquez F, Brante A (2015) Early plastic responses in the shell morphology of *Acanthina monodon* (Mollusca, Gastropoda) under predation risk and water turbulence. *Mar Ecol Prog Ser* 527:133–142.

- Steyermark AC, Miamen AG, Feghahati HS, Lewno AW (2005) Physiological and morphological correlates of among-individual variation in standard metabolic rate in the leopard frog *Rana pipiens*. *J Exp Biol* 208:1201–1208.
- Stone JR (1998) Landmark-based thin-plate spline relative warp analysis of gastropod shells. *Syst Biol* 47:254–263.
- Tomanek L (2002) Physiological ecology of rocky intertidal organisms: a synergy of concepts. *Integr Comp Biol* 42:771–775.
- Trussell GC (2000) Predator-induced plasticity and morphological trade-offs in latitudinally separated populations of *Littorina obtusata*. *Evol Ecol Res* 2:803–822.
- Trussell GC, Johnson AS, Rudolph SG, Gilfillan ES (1993) Resistance to dislodgement: habitat and size-specific differences in morphology and tenacity in an intertidal snail. *Mar Ecol Prog Ser* 100:135–144.
- Trussell GC, Nicklin M (2002) Cue sensitivity, inducible defense, and trade-offs in a marine snail. *Ecol Soc Am* 83:1635–1647.
- Vermeij GJ (2001) Distribution, history, and taxonomy of the *Thais* clade (Gastropoda: Muricidae) in the neogene of tropical America. *J Paleontol* 75:697–705.
- Vermeij GJ (1993) *Evolution and escalation: an ecological history of life*. Princeton University Press.
- Zelditch M, Swiderski D, Sheets H, Fink W (2004) *Geometric morphometrics for biologists*.