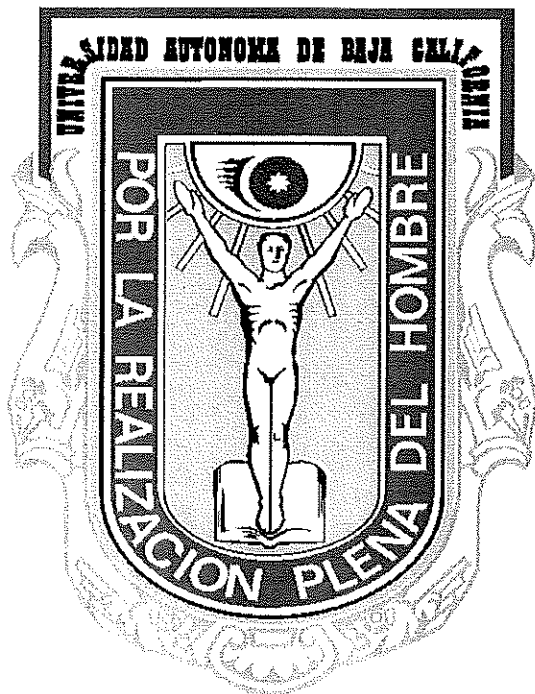


UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS



Análisis Morfológico del Género Quoyula en el Pacífico Mexicano

T E S I S

**QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS
PARA OBTENER EL GRADO DE**

Maestro en Ciencias en Oceanografía Costera

PRESENTA

Juan Carlos Solis Bautista

ENSENADA, BAJA CALIFORNIA, MEXICO. 15 DE SEPTIEMBRE DE 2006.

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS
POSGRADO EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

Análisis Morfológico del Género *Quoyula* en el Pacífico Mexicano

TESIS

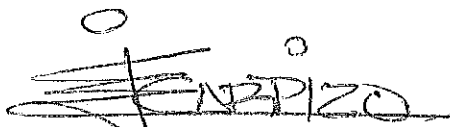
QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA
OBTENER EL GRADO DE

Maestro en Ciencias en Oceanografía Costera

PRESENTA

Juan Carlos Solis Bautista

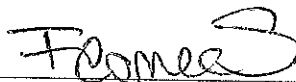
Aprobada por:



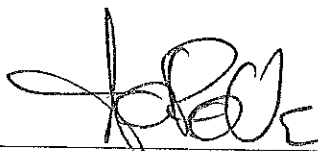
Dr. Eugenio Carpizo Ituarte
Presidente del jurado



Dr. Héctor Reyes Bonilla
Sinodal



Dr. Francisco Correa Sandoval
Sinodal



Dr. Jorge de la Rosa Vélez
Sinodal

Agradecimientos

Por medio de este apartado quiero dar las gracias por haberme apoyado para estudiar la maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca.

A los miembros de mi comité.

Al personal del Posgrado de la Facultad de Ciencias Marinas

Al personal del Instituto de investigaciones Oceanológicas

A la Universidad Autónoma de Guadalajara

A la universidad del MAR

A mi madre.

Por las instalaciones y la oportunidad de prepararme profesionalmente.

Universidad Autónoma de Baja California

G r a c i a s

Dedicatoria.....

Porque nunca abra a quien dedicarle mis triunfos y provocarle tal felicidad,
por que eres la persona más importaren de ni vida, y el verte feliz es mi aliciente
de seguir a delante.

Tu Hijo.

Y ustedes que siempre estarán en mi corazón.

Tacha-Plincho-Nel

Gracias.



RESUMEN

La clasificación de los organismos del género *Quoyula* Sowerby, 1834, debido a la variación en la forma de la concha y corta descripción taxonómica se ha prestado a confusión. Se han descrito dos especies *Q. monodonta* y *Q. madreporarum* con la única diferencia de un diente columelar. Posteriormente se propuso que este caracter no es conservativo, por lo que se retornó a solo una especie. Este gasterópodo desarrolla su ciclo de vida asociado a los corales de la familia Pocilloporidae, tienen gran importancia como consumidores de coral en el Océano Pacífico y su distribución depende directamente de los corales. Los estudios referentes a las variaciones morfológicas de la concha en gasterópodos han ayudado en la determinación de especies. Por lo que se propone un análisis morfológico y variación genética del género *Quoyula* en el Pacífico mexicano que aporte información que permite esclarecer la relación entre los morfotipos. Con esta premisa se analizaron, con estadística multivariada cuatro características de la concha de los organismos del género *Quoyula*, como dos morfotipos (con y sin diente) en tres provincias biogeográficas del Pacífico mexicano y en tres localidades de la provincia Corteziana. No se encontraron diferencias entre los morfotipos ni entre las poblaciones del Pacífico mexicano, y la especie presenta una clina de tamaño de norte a sur. Las diferencias biogeográficas en *Quoyula* son producto de la plasticidad con la que cuenta el grupo de gasterópodos. Esto se evidencia en esta especie al encontrar poblaciones que son visiblemente de tamaños diferentes pero que en el fondo es solo parte de la gama de respuestas que pueden tener los organismos ante ambientes marcadamente diferentes del Pacífico mexicano.

SUMMARY

The classification of organisms of the gender *Quoyula* Sowerby, 1834, due to the variation in the form of the shell and its poor taxonomic description it has been lent to confusion. Two species *Q. monodonta* and *Q. madreporarum* have been described with the only difference of a columellar tooth. Later it was proposed that this character is not preservative, because returned one species. This gastropod develops its cycle of life associated to the corals of the family Pocilloporidae, they have great importance like coral consumers in the Pacific Ocean and its distribution depends directly on the corals. The relating studies to the variations in the morphology of the shell in gastropods have helped in the determination of species. Because intends a morphologic analysis and genetic variation of the gender *Quoyula* in the Mexican Pacific that contributes information that allows to clarify the relationship among the morfotipos. With this premise they were analyzed, with multivariate statistical, four characteristics of the shell of the organisms of the gender *Quoyula*, as two morfotipos (with and without tooth) in three counties biogeography's of the Mexican Pacific and in three towns of the county Corteziana. They were not differences among the morfotipos neither among the populations from the Mexican Pacific, and the species presents a cline of size north to south. The differences biogeography's in *Quoyula* is product of the plasticity which the gastropods group counts. This is evidenced in this species when finding populations that are visibly of different sizes, but in the bottom it is part of the grate range of answers that the organisms can have in different atmospheres from the Mexican Pacific.

ÍNDICE

CONTENIDO	PÁGINA
RESUMEN	i
ÍNDICE	ii
Índice de tablas	v
Índice de figuras	vii
Índice de anexos	x
1.INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	6
Morfometría	7
Distribución	8
Genética	10
OBJETIVOS	12
2. METODOLOGÍA	
I. Área de estudio	13
1. Pacífico mexicano	13
2. Provincia biogeográfica Corteziana	15
El Portugués	17
Isla Espíritu Santo, El Corralito	17
Punta Arena de la Ventana	17
Punta Perico	18
3. Provincia biogeográfica Mexicana	18
La Bahía de Tenacatita, Playa La Mora	18
4. Provincia biogeográfica Panámica	20
Chachacual	20
La Entrega	21
Casa Mixteca	21
II. Análisis Morfológico	
Trabajo de campo	23
Caracteres morfológicos	24
Análisis de los datos	26
Trasformación de los datos	27
Análisis exploratorio de los caracteres morfológicos	27
Estadística multivariada	28

ÍNDICE

Continuación....

CONTENIDO	PÁGINA
III. Análisis molecular	29
Colecta de las muestras	29
Electroforesis	30
Estandarización	31
3. RESULTADOS	
I. Provincia biogeográficas del Pacífico mexicano	33
I.1. Descripción general	33
I.2. Estructura de Tallas	34
I.3. Análisis del diente columelar	37
I.4. Talla de primera madurez	38
I.5. Proporción de edades	39
I.6. Exploración de caracteres morfológicos	45
I.7. Análisis de la longitud total	49
II. Poblaciones dentro del Golfo de California	
2.1. Descripción general	53
2.2. Estructura de tallas	58
2.3. Proporción de juveniles y adultos	60
2.4. Exploración de caracteres	62
2.5. Análisis de la longitud total	67
2.6. Análisis del peso humedo	71
III. Análisis Multivariado	
3.1. Comparaciones entre morfotipos	77
3.2. Comparación entre localidades	79
3.3. Análisis de varianza multivariado de dos vías	92
IV. Análisis Genético	94
4. DISCUSIÓN	96
5. CONCLUSIONES	108
RECOMENDACIONES	109
6. LITERATURA CITADA	110
ANEXOS	vii

Índice de Tablas

CONTENIDO	PÁGINA
2. METODOLOGÍA	
Tabla II.1. Caracteres morfológicos medidos de la concha de los morfotipos del género <i>Quoyula</i> y peso húmedo en el Pacífico mexicano.	25
3. RESULTADOS	
1. Provincias biogeográficas del Pacífico mexicano	
Tabla I.2. Media de la longitud total de la concha y número de organismos de los morfotipos del género <i>Quoyula</i> capturados en el Pacífico mexicano.	34
Tabla I.3. Comparación de los morfotipos del género <i>Quoyula</i> en las poblaciones del Pacífico mexicano.	49
Tabla I.4. Comparación por morfotipo y considerando a los organismos del género <i>Quoyula</i> como una sola especie entre las localidades del Pacífico mexicano.	51
2. Poblaciones dentro del Golfo de California	
Tabla I.5. Media de la longitud total de la concha de los morfotipos y número de organismos del género <i>Quoyula</i> capturados en el Golfo de California.	53
Tabla I.6. Media de la longitud total de la concha y número de organismos de los morfotipos del género <i>Quoyula</i> capturados en el Golfo de California.	55
Tabla II.7. Comparación de los morfotipos del género <i>Quoyula</i> en las poblaciones del Golfo de California.	67
Tabla II.8. Comparación entre localidades por morfotipo así como considerando a los organismos del género <i>Quoyula</i> como una sola especie dentro del Golfo de California.	69
2. Poblaciones dentro del Golfo de California	
Tabla II.9. Comparación de los morfotipos del género <i>Quoyula</i> en las poblaciones del Golfo de California.	71
Tabla II.10. Comparación de los morfotipos y considerando a los organismo del género <i>Quoyula</i> como una sola especie entre las localidades del Golfo de California	73
Tabla II.11. Comparación de la longitud total y del peso húmedo dentro del Golfo de California considerando a los organismos del género <i>Quoyula</i> como especie.	75

Índice de Tablas

Continuación....

CONTENIDO	PÁGINA
3. Análisis Multivariado	
Tabla II.12. Comparación entre morfotipos en las tres poblaciones de las provincias biogeográficas del Pacífico mexicano y en tres poblaciones dentro del Golfo de California. Así como el análisis general del Pacífico mexicano y del Golfo de California.	78
Tabla II.13. Análisis de varianza entre las provincias biogeográficas del Pacífico mexicano en los morfotipos del género <i>Quoyula</i>	79
Tabla 3.14. Análisis de varianza entre las provincias biogeográficas del Pacífico mexicano de Monodonta, a partir de las distancias de Mahalanobis	80
Tabla 3.15. Análisis de varianza multivariado, a partir de las distancias de Mahalanobis, de Monodonta en el Golfo de California.	82
Tabla 2.16. Análisis de varianza multivariado, a partir de las distancias de mahalanobis, de Madreporarum en el Pacífico Mexicano.	84
Tabla 3.17. Análisis de varianza multivariado, a partir de las distancias de Mahalanobis, de Madreporarum en el Golfo de California.	86
Tabla 3.18. Análisis de varianza multivariado en el Pacífico mexicano, a partir de las distancias de Mahalanobis, considerando a los organismos del género <i>Quoyula</i> como una especie.	88
Tabla 3.19. Análisis de varianza multivariado en el Gof de California, a partir de las distancias de Mahalanobis, considerando a los organismos del género <i>Quoyula</i> como una especie.	89
Tabla 3.20. Análisis de varianza multivariado de dos vías para los morfotipos del género <i>Quoyula</i> en el Pacífico mexicano.	92
Tabla 3.21. Análisis de varianza multivariado de dos vías para los morfotipos del género <i>Quoyula</i> en el Golfo de California.	93

Índice de figuras

CONTENIDO	PÁGINA
1.INTRODUCCIÓN	
Figura 1.1. Organismo del género <i>Quoyula</i> , incrustado en la base de la ramificación del coral <i>Pocillopora verucosa</i> . El organismo esta ligeramente desplazado para denotar el crecimiento del coral.	2
Figura 1.2. Organismos del género <i>Quoyula</i> , resaltando el único carácter morfológico que los diferencia como especie según Kee (1971). a) <i>Quoyula monodonta</i> , con un diente columelar y b) <i>Quoyula madreporarum</i>	4
2. METODOLOGÍA	
I. Área de estudio.	
Figura I.3. Provincias biogeográficas dentro del Pacífico mexicano y las localidades donde se muestreó: a) Golfo de California, B.C.S.; b) Bahía de Tenacatita, Jalisco y c) Bahías de Huatulco, Oaxaca.	14
Figura I.4. Localidades muestreadas dentro de la provincia Corteziana: a) El Portugués; b) Isla Espíritu Santo, El Corralito; c) Punta Arenas de la Ventana y d) Punta Pericos.	16
Figura I.5. Playa Mora, dentro de Bahía de Tenacatita en el estado de Jalisco.	19
Figura I.6. Localidades muestreadas dentro de la bahías de Huatulco, Oaxaca. En la Provincia Panámica del Pacífico mexicano: a) Chachacual, b) La Entrega y c) Casa Mixteca.	21
II. Análisis Morfológico.	
Figura II.7. Rasgos morfológicos evaluados de la concha de <i>Q. madreporarum</i>	24
3. RESULTADOS	
1. Provincias biogeográficas del Pacífico mexicano.	
Figura I.8. Estructura de talla de <i>Monodonta</i> y <i>Madreporarum</i> , en tres provincias biogeográficas del Pacífico mexicano.	35
Figura I.9. Estructura de talla de la concha considerando a los organismos del género <i>Quoyula</i> como una especie en el Pacífico Mexicano.	36

Índice de figuras

Continuación....

CONTENIDO	PÁGINA
Figura I.10. Longitud de la espina (Le) de <i>Monodonta</i> en Punta Arenas de la Ventana.	37
Figura I.11. Talla de Primera madurez de los dos morfotipos del género <i>Quoyula</i> , (a y b); así como su estructura de tallas (c y d).	38
Figura I.12. Proporción de las tres edades en los morfotipos del género <i>Quoyula</i> en las tres provincias biogeográficas.	40
Figura I.13. Distribución de juveniles y adultos en los morfotipos del género <i>Quoyula</i> en el en las tres provincias biogeográficas.	42
Figura I.14. Distribución de edades dependiendo de: a) Tres edades y b) Juveniles y adultos. Considerando a los organismos como una especie.	44
Figura I.15. Relación entre los caracteres morfológicos de la concha de <i>Monodonta</i> y <i>Madreporarum</i> , en las tres provincias biogeográficas de México.	46
Figura I.16. Relación entre las características de la concha considerando a los organismos como una especie, en las provincias biogeográficas del Pacífico mexicano.	48
Figura I.17. Comparación de la longitud total de <i>Monodonta</i> y <i>Madreporarum</i> , en el Pacífico mexicano, así como el estadístico F y su valor P.	50
Figura I.18. Comparación de la longitud total de: a) los dos morfotipos y b) como una sola especie, entre las provincias biogeográficas del Pacífico mexicano.	52
2. Poblaciones dentro del Golfo de California.	
Figura 2.19. Estructura de tallas de <i>Monodonta</i> y <i>Madreporarum</i> , en tres localidades del Golfo de California.	57
Figura 2.20. Estructura de tallas de la longitud total de la concha de <i>Madreporarum</i> en el Golfo de California.	59
Figura 2.21. Distribución de juveniles y adultos en los morfotipos del género <i>Quoyula</i> en el Golfo de California.	60
Figura 2.22. Distribución de juveniles y adultos en el Golfo de California, considerando a los organismos como una especie.	61
Figura 2.23. Relación entre 7 caracteres de la concha analizadas de <i>Monodonta</i> y <i>Madreporarum</i> , en la provincia biogeográfica Corteziana.	63

Índice de figuras

Continuación....

CONTENIDO	PÁGINA
Figura 2.24. Relación entre 7 caracteres de la concha de <i>Q. madreporarum</i> , en las localidades de la provincia biogeográfica Corteziana. . .	64
Figura 2.25. Relación entre 4 caracteres de la concha de <i>Monodonta</i> y <i>Madreporarum</i> , en la provincia biogeográfica Corteziana, a) El Portugués, b) Isla Espíritu Santo y c) Punta Pericos.	65
Figura 2.26. Relación entre 4 caracteres de la concha analizadas de <i>Q. madreporarum</i> , en el Golfo de California.	66
Figura 2.27. Comparación de la longitud total entre <i>Monodonta</i> y <i>Madreporarum</i> , dentro del Golfo de California.	68
Figura 2.28. Comparación de la longitud total entre localidades dentro del Golfo de California, en las de los dos morfotipos del género <i>Quoyula</i>	70
Figura 2.29. Comparación del peso humedo entre los morfotipos del género <i>Quoyula</i> , dentro del Golfo de California.	72
Figura 2.30. Comparación del peso humedo entre las localidades dentro del Golfo de California, en los dos morfotipos del género <i>Quoyula</i>	74
Figura 2.31. Comparación de longitud total y peso entre las localidades dentro del Golfo de California considerando a los organismos del género <i>Quoyula</i> como una especie.	76
3. Análisis Multivariado.	
Figura 3.32. Análisis discriminante en las tres provincias biogeográficas del Pacífico mexicano.	81
Figura 3.33. Análisis discriminante de <i>Monodonta</i> en las tres localidades dentro del Golfo de California.	83
Figura 3.34. Análisis discriminante de <i>Madreporarum</i> en las tres provincias biogeográficas del Pacífico mexicano.	85
Figura 3.35. Análisis discriminante de <i>Madreporarum</i> en las tres localidades dentro del Golfo de California.	87
Figura 3.36. Análisis discriminante considerando a los organismos del género <i>Quoyula</i> como una especie, en las tres provincias biogeográficas del Pacífico mexicano.	90
Figura 3.37. Análisis discriminante considerando a los organismos del género <i>Quoyula</i> como una especie, en las tres regiones del Golfo de California.	91
4. Análisis genético.	
Figura 4.38. Proporción de alelos de PGI en los organismos del género <i>Quoyula</i> en tres poblaciones del Golfo de California.. . . .	95

Índice de Anexos

CONTENIDO	PÁGINA
METODOLOGIA	
Anexos I	ANÁLISIS MOLECULAR
I.1. Preparación del Gel.	xi
I.2. Sistemas enzimáticos	xii
I.3. Formulas de tinción.	xiii
I.4. Soluciones amortiguadoras	xiv
I.5. Soluciones para sustratos.	xiv
I.6. Solución fijadora	xv
I.7. Condiciones de la electroforesis eléctricas.	xvi
RESULTADOS	
Anexos II	ANÁLISIS MORFOLÓGICO
I. Provincias biogeográficas del pacífico mexicano	
II.8. Descripción general.	xvii
II. Poblaciones dentro del golfo de California	
II.9 Descripción general.	xviii
II.10 Exploración de caracteres morfológicos	xx
II.11 Grupos homegenesos.	xxiv
III. Análisis Multivariado	
II.12 Preceptos Estadísticos.	xxvii
Anexos III	ANÁLISIS GENÉTICO
III.13 Heterosigosis.. . . .	xxxix
III.14 Comparacion de heterocigosis entre morfotipos.	xxxiv
III.15 Comparacion de heterocigosis como especie	xxxvi

1. INTRODUCCIÓN

El punto de partida para el estudio de cualquier especie es una asignación taxonómica adecuada, de manera que el reconocimiento de especies permita unificar los conocimientos y realizar estudios poblacionales con una mayor certeza sobre el objeto de estudio (Brusca, 1980; Krebs, 1985). En el grupo de los gasterópodos se han reportado numerosas sinónimias, esto ha ocasionado problemas de identificación en muchas especies (Kee, 1971; Rolan, 1989; 1991; Fernández y Rolan, 1990; Skoglund, 1992; Rolan *et al.*, 1993; Guzmán *et al.*, 1998; Navarro *et al.*, 2000). En la Familia Coraliophilidae este problema se acentúa debido a la variación en la forma de la concha, aún dentro de la misma especie (Fernández y Rolan, 1990; Skoglund, 1992; Takada, 1992; Johnson y Cumming, 1995; Ismail *et al.*, 2000), en esta situación se encuentran los organismos del género *Quoyula* Sowerby, 1834 (Kee, 1971; Fujioka y Yamazato, 1983; Skoglund, 1992; Solis-Bautista *et al.*, 2004).

Los organismos de este género tienen gran importancia como consumidores de coral en el Océano Pacífico (Glynn *et al.*, 1972; Austin *et al.*, 1980; Guzmán, 1988^{a,b}; Wilson, 1990). Este gasterópodo desarrolla su ciclo de vida asociado a los corales de la Familia Pocilloporidae (considerados los principales constructores de arrecifes del Océano Pacífico Oriental y el Indo-Pacífico), se alimenta de los lípidos producidos por los pólipos (Fujioka y Yamazato, 1983; Soong y Ming-Hui, 2003), incluso en ocasiones el coral crece sobre la concha del caracol (Figura 1.1). En el aspecto reproductivo este género



presenta dimorfismo sexual, fecundación interna, cuidado parental y un desarrollo directo (Fujioka y Yamazato, 1983; Solis-Bautista, 2003).



Figura 1.1. Organismo del género *Quoyula*, incrustado en la base de la ramificación del coral *Pocillopora verucosa*. El organismo está ligeramente desplazado para denotar el crecimiento del coral.

La distribución del género *Quoyula* depende directamente de los corales de los que se alimenta, es una especie distribuida ampliamente (Keen, 1971), desde el Indo-Pacífico hasta la costa occidental de América (Natale, 1982). En el Océano Pacífico Oriental habita desde el Golfo de California, México, hasta las Islas Galápagos, Ecuador (Keen, 1971; Guzmán, 1988^b; Skoglund, 1992).



Las características diagnósticas para la identificación de los organismos de este género, según Keen (1971) son:

Descripción del Género:

Quoyula Iredale, 1912.

La abertura de la concha es globosa; es decir, hay pocos indicios que indiquen un canal anterior. El labio exterior es delgado y aplanado, doblado para encajar en el coral (Figura 1.1 y 1.2).

Q. madreporarum (Sowerby, 1834).

Concha globosa de coloración blanca y un color púrpura en la parte interior de la abertura opercular (Figura 1.2 a). La especie alcanza tallas de hasta 32.1 mm.

Q. monodonta (Blainville, 1882, ex Quoy & Gaimard, MS).

Concha globosa de coloración blanca y un color púrpura en la parte interior de la abertura opercular, con la característica de presentar un diente columelar en el extremo anterior del labio (Figura 1.2 b).

Por otra parte Skoglund (1992), menciona que este carácter de separación no es conservativo, por lo que se debe de considerar como sinonimia a *Q. monodonta* y como nombre de la especie *Q. madreporarum*, por antigüedad de descripción.

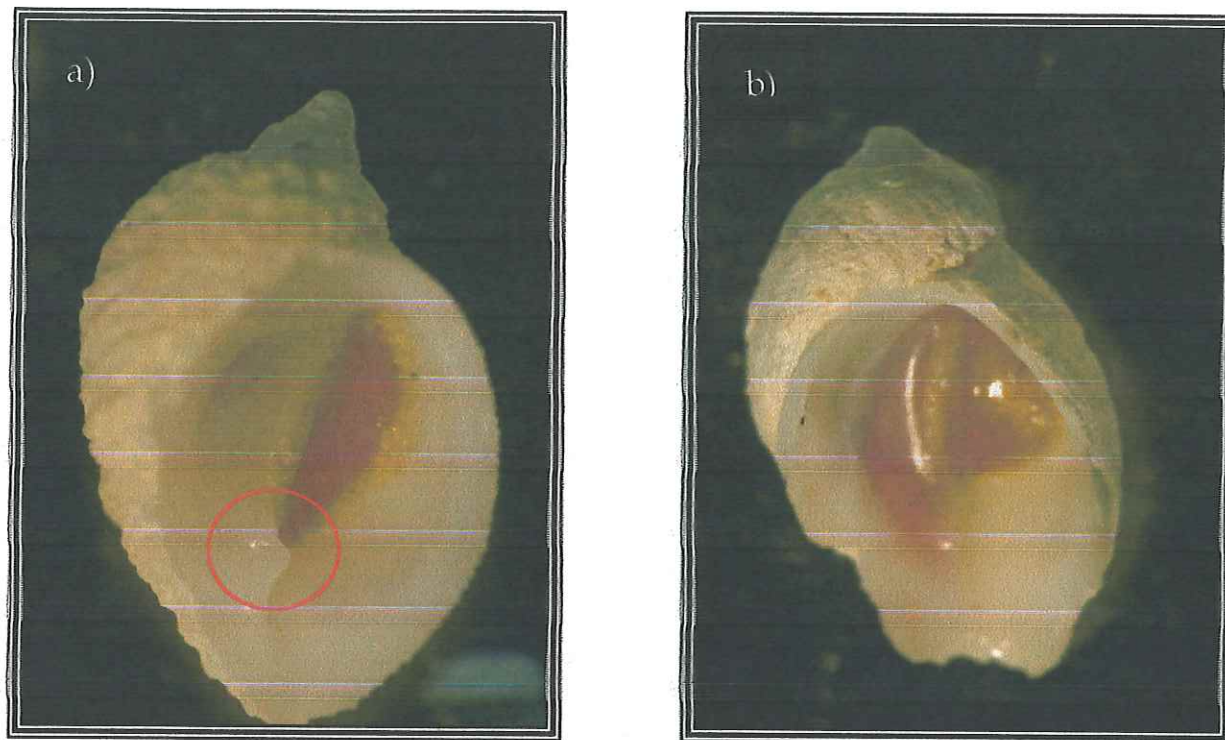


Figura 1.2. Organismos del género *Quoyula*, resaltando el único carácter morfológico que los diferencia como especie según Kee (1971). a) *Quoyula monodonta*, con un diente columelar y b) *Quoyula madreporarum*.

En general, para los gasterópodos la concha es uno de los caracteres primarios para la identificación y separación de especies (Kee, 1971; Rola, 1991; Guzmán *et al.*, 1998; Yuh-Wen *et al.*, 2002). La forma de la concha, opérculo y coloración son las características básicas de separación (Kee, 1971; Rolán y Fernández-Garcés, 1992; Skoglund, 1992), de manera que los estudios descriptivos son relativamente fáciles, sin embargo, en algunos casos las descripciones son demasiado cortas y poco precisas originando confusiones entre especies similares (Keen, 1971; Rolan, 1989; 1991; Fernández y Rolan, 1990;

Skoglund, 1992). Se ha mostrado que las variaciones en la concha pueden ser debidas a adaptaciones locales de cada población (Tissot, 1988; Vermeij, 1972, 1978; Trussell, 1996). A pesar de esto último la morfología de la concha provee información taxonómica importante, que se ha usado para interpretar relaciones evolutivas entre y dentro de taxas (Stearns y Koella, 1986; Vermeij, 1972; 1993; Trussell, 1996; Trussell y Etter, 2001). Los estudios referentes a las variaciones morfológicas de la concha en gasterópodos han ayudado en la determinación de especies, subespecies (Keen, 1971; Vermeij, 1972; Skoglund, 1992; Trussell, 1996).

Por otra parte, la aparición de nuevos métodos moleculares nos brindan la oportunidad de estudiar las especies más a fondo, partiendo del componente molecular de los organismos (Wyrski, 1965; Trussell, 1996, 2000^a y ^b; Parker *et al.*, 1998; Mayden, 2002; Kirby, 2004; Gallardo *et al.*, 2003), esto ha aumentado la posibilidad de resolver y establecer relaciones entre las especies cercanamente emparentadas y entre las poblaciones (Parker *et al.*, 1998; Simison y Lindberg, 1999; Trussell, 2000^b; Moragat *et al.*, 2001).

Al igual que las técnicas tradicionales, las moleculares se han diversificado y hay una serie de opciones dependiendo del material celular que se analice (Parker *et al.*, 1998). Las técnicas moleculares han sido ampliamente utilizadas en la separación (a cualquier nivel) de las especies en todos los grupos (Gillespie y Turelli, 1989; Goodacre y Wade, 2001; Weitere *et al.*, 2004), los trabajos en gasterópodos en este sentido son extensos (Johannesson *et al.*, 1993; Johnson y Cumming, 1995; Johannesson y Johannesson,



1996; Kyle y Boulding, 1998; Urabe, 1998; Goodacre, 2001; Trussell y Etter, 2001; Véliz *et al.*, 2003; Kim *et al.*, 2003; Kirby, 2004).

Así pues la comparación de poblaciones y de especies cercanas es de particular importancia. Los estudios realizados para detectar diferencias morfológicas y genéticas entre poblaciones de la misma especie han sido comunes en los últimos años (Moragat *et al.*, 2001; Reid, 2002; Oliverio, 2001; Vidigal, 1998; Collins *et al.*, 1996; Véliz *et al.*, 2003; Vermeij, 1978).

En el presente trabajo se describen las variaciones morfológicas de los organismos del género *Quoyula* en poblaciones de 3 provincias biogeográficas del Pacífico mexicano y se aporta información que permite esclarecer la relación entre *Q. madreporarum* y su sinonimia *Q. monodonta*.

ANTECEDENTES

Existen algunos datos sobre la biología poblacional de *Q. madreporarum* en la costa occidental de América. En Costa Rica la tasa de consumo de coral se ha estimado en 0.66 cm²/individuo/día, con densidades de 9.09 individuos/m² reportadas en 1985. Se han observado además incrementos poblacionales notables de esta especie después de fenómenos naturales como huracanes o el aumento de la temperatura del mar (Guzmán, 1988^b; Guzmán y Cortés, 1993). Para México solo existen reportes de *Q. madreporarum* en arrecifes de Oaxaca, Jalisco y el Golfo de California (Rodríguez-Palacios *et al.*, 1988; Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1992). En este último se estimaron

diversos parámetros poblacionales, reportándose una densidad de 2.08 individuos/litro, una tasa de sobrevivencia al primer año del 6.7 % y una constante de crecimiento isométrico de 1.8 (Solis-Bautista, 2003).

MORFOMETRÍA

En el género *Quoyula* existe un debate sobre la existencia de una o dos especies (Fujioka y Yamazato, 1983). El criterio de separación entre *Q. madreporarum* y *Q. monodonta* es la presencia/ausencia de un diente en la concha, que algunos autores marcan como no conservativo (Skoglund, 1992). Este criterio de separación es importante en la clasificación de las especies de gasterópodos depredadores de coral, pues la mayoría presentan estructuras especializadas dependiendo de su alimentación (Fujioka y Yamazato 1983, Rolan 1991). *Quoyula* tiene una forma de alimentación particular, al carecer de rádula, su alimentación se basa en la utilización de su maquinaria anatómica y enzimática en la degradación del carbonato de calcio (Ward, 1965; Mendinskaya, 1992, 1993; Cantor, 1995).

Con respecto a la variación de las concha entre localidades, se ha reportado una marcada diferencia en las tallas de los organismos de *Q. madreporarum* en Punta Arenas de la Venta, ubicada en el Golfo de California (media poblacional anual de la longitud total de 10.54 mm) con respecto a lo reportado previamente (tallas de hasta 25 –35 mm; Keen, 1971, Guzmán, 1998^b; Skoglund, 1992; Solis-Bautista, 2003).





DISTRIBUCIÓN

Las áreas de distribución de una especie están delimitadas por barreras biogeográficas dinámicas, de manera que es complicado determinar con exactitud los límites de distribución de las especies o intentar explicar la razón por la que se distribuyen en un área particular (Rolan *et al.*, 1993; Cumming, 1999; Mladenka y Minshall, 2001; Holland y Hadfield, 2002; Johannesson, 2003; Jablonski y Roy, 2003). Sin embargo, en ocasiones es posible identificar los procesos ecológicos que influyen en los límites de distribución de las poblaciones. Estos son percibidos por parámetros como natalidad, supervivencia y dispersión de los individuos.

Debido a la forma de vida de los organismos del género *Quoyula*, su distribución se encuentra limitada a la presencia de los corales de la familia Pocilloporidae; y los Pocilloporidos, como muchos de los corales formadores de arrecifes ocurren donde las condiciones favorecen su desarrollo (Veron y Pichon, 1976; Glynn, 1977; Reyes-Bonilla, 1990; Jordan, 1993). Los corales zooxantelados con mayor desarrollo se encuentran circunscritos en zonas de aguas cálidas de los trópicos. En el Océano Pacífico Oriental Tropical hay tres áreas de alta riqueza de especies: México, Costa Rica y Panamá (Glynn y Ault 2000; Cortés, 1997).

En México se cuenta con el 50 % de las especies registradas en el Océano Pacífico Oriental Tropical (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998) y el Golfo de California es la principal zona de endemismo coralino en México (Reyes-



Bonilla, 1993; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 2000). En la parte sur del Golfo se encuentran numerosas comunidades arrecifales. Más al sur, en las costas de Nayarit y Jalisco los arrecifes coralinos forman comunidades en formas de pequeños parches que son afectados gravemente en forma periódica por el fenómeno del ENSO ("El Niño Southern Oscillation") (Cortés, 1997; Beltrán-Ramírez, 1999; Medina-Rosas, 2000). En Oaxaca se tienen identificados arrecifes en franja con notable desarrollo (Cortés, 1986; Mitchell-Arana, 1994; Glynn y Leyte, 1997; Reyes-Bonilla y Leyte-Morales, 1998; Hernández-Ballesteros, 2002). En las tres provincias biogeográficas del Pacífico mexicano la fauna de corales hermatípicos se ve dominada por las especies del género *Pocillopora* spp. (Glynn y Leyte, 1997; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998; Leyte-Morales, 2001). Este género es considerado uno de los principales constructores de arrecifes del Pacífico Oriental y el Indo-Pacífico (Veron y Pichon, 1976).

En intervalos latitudinales de distribución de algunas especies, existen variaciones en los caracteres fenotípicos y no siempre tienen un valor adaptativo en las poblaciones (Moore, 2001), pero si se perciben como respuestas a un factor ambiental, sin influir en la supervivencia de los organismos (Goodacre, 2000, 2002; Holland y Hadfield, 2002; Mayden, 2002). En gasterópodos es común encontrar diferencias morfológicas principalmente en la concha (Johnson y Cumming, 1995; Goodacre, 2000, 2002; Mladenka y Minshall, 2001; Véliz *et al.*, 2003;).

GENÉTICA

El implemento de nuevos métodos celulares permite estudiar las especies más a fondo. En gasterópodos se han empleado, en general, distintos tipos de análisis con las diferentes formas del material genético (ADN, ADNm, ARN) y las expresiones de estos y variados métodos moleculares (RFLPs, RAPD, microsatélites, secuenciación, electroforesis enzimática (Winnepenickx *et al.*, 1996; Bargues y Mas-Coma, 1997; Arder *et al.*, 1998; Marko y Vermeij, 1999; Goodacre 2000; Knowlton, 2000; Kirvy, 2000; Kyle y Boulding, 2000; Goodacre y Wade 2001; Ford, 2002; Goodacre 2002; Holland y Hadfield, 2002; Nikula y Väinölä, 2003; Star *et al.*, 2003; Wolf *et al.*, 2003; Zhang y Hewitt, 2003). Las aplicaciones incluyen la delimitación de poblaciones biológicas, estudios relacionados con la evolución de los organismos, variación genética entre poblaciones, identificación de marcadores individuales en los distintos niveles taxonómicos para aspectos de conservación entre otros (Giokas, 2000; Holland y Hadfield, 2002; Knowlton, 2000; Kyle y Boulding, 2000; Kim *et al.*, 2003; Star *et al.*, 2003).

Recientemente, utilizando fragmentos como el 12S rADN, se han realizado estudios enfocados en entender la filogenia de la Familia Coralliofilidae. En todos los árboles se encontró, que la secuencia de *Quoyula* es la más antigua de la Familia (Oliverio y Mariottini, 2001).

Para los estudios poblacionales con métodos moleculares se han desarrollado diversas técnicas centradas en el reconocimiento de regiones informativas en el código genético (Parker *et al.*, 1998; Kirvy, 2000). La mayoría



de los procesos celulares son canalizados por enzimas las cuales tienen la habilidad de promover una reacción específica en condiciones químicas que prevalecen en los organismos vivos (Torpe, 1983). Estos ensayos electroforéticos revelan la expresión de genes en forma de proteínas y estas son producto de procesos evolutivos y también pueden ser utilizados como marcadores filogenéticos, esto ultimo en debate (Laurent *et al.*, 2002; Gallardo *et al.*, 2003; Lambert *et al.*, 2003).

A partir de lo mencionado por Skoglund (1992), en adelante se tomara como una especie *Quoyula madreporarum* con dos morfotipo: Monodonta, la que tienen diente y Madreporarum la que no lo tiene:



OBJETIVO GENERAL

Analizar morfológicamente y la variación genética del género *Quoyula* en el Pacífico mexicano.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Analizar la morfología del género.
- Describir poblacionalmente los morfotipos del género.
- Comparar entre los morfotipos del género.
- Analizar de manera multivariada, intrapoblacional y entre poblaciones los morfotipos del género.
- Analizar genéticamente los organismos del género dentro del Golfo de California.



2. METODOLOGÍA

I. ÁREA DE ESTUDIO

El presente estudio se enfocó de dos maneras diferentes, por un lado presentamos una visión a macro escala, en el que se toman como área de investigación tres provincias biogeográficas del Pacífico mexicano, y por otro lado una visión a meso escala en el que se muestrearon tres localidades dentro del Golfo de California.

La descripción inicia de manera general, tomando como referencia el Océano Pacífico mexicano, posteriormente se describen las provincias biogeográficas en esta parte del Pacífico y dentro de estas provincias los lugares donde se realizaron los muestreos.

PACÍFICO MEXICANO

El Océano Pacífico es el más grande de la tierra. En el Pacífico mexicano convergen tres provincias biogeográficas marinas, lo que ocasiona una diversidad de ambientes donde se presenta una gran cantidad de especies coralinas. Estas provincias son: Provincia Corteziana, Mexicana y Panámica (Figura 1.3). En la parte sur del Golfo de California (Provincia Corteziana) existe una zona coralina que, a pesar de no contar con la riqueza en especies de la zona del suroeste mexicano (Panámica) o del Caribe, es excepcional debido a que se encuentra en los límites de distribución de las formaciones coralinas.



Figura I.3. Provincias biogeográficas dentro del Pacífico mexicano y las localidades donde se muestreo: a) Golfo de California, B.C.S.; b) Bahía de Tenacatita, Jalisco y c) Bahías de Huatulco, Oaxaca.

PROVINCIA BIOGEOGRÁFICA CORTEZIANA

Esta parte del pacífico mexicano tiene particular importancia pues cuenta con dos zonas marcadamente diferentes. Por un lado la parte del Pacífico de la península de Baja California (norpacífico oriental) y por el otro lado de la península encontramos el Golfo de California o Provincia Corteziana, siendo esta última la provincia biogeográfica que presenta el desarrollo de arrecifes coralinos.

El Golfo de California o Mar de Cortés es un mar marginal que se ubica entre los 20° W y 32° N y varia de entre 100 y 200 km de ancho, con una batimetría variable (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1990). Constituye un mar situado en el Océano Pacífico Nororiental, está rodeado por regiones áridas y montañosas. Está considerado, en muchos aspectos, como único entre los mares marginales de todo el mundo y son sus características tan especiales de circulación de agua y viento los que lo hacen merecer esta distinción (Álvarez - Borrego y Lara-Lara, 1990; Solis-Bautista, 2003). Las características tropicales que se presentan en la parte Sur del golfo de California permiten el establecimiento de arrecifes coralinos (Sandoval, 1992; Beltrán-Ramírez, 1999).

La boca del Golfo presenta variaciones estacionales en sus propiedades fisicoquímicas por estar cerca del punto de encuentro de tres masas de agua: la Corriente de California (CC), la Corriente de Costa Rica (CCR) y el agua del Golfo de California (Bray y Robles, 1990; Arias-Aréchiga, 1998; Beltrán-Ramírez, 1999). El patrón de temperatura en el sur del Golfo de California es de 18° a 20°

C durante invierno y va aumentando hasta los 29° C en verano (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1990). En esta zona se realizaron muestreos en cuatro localidades (de norte a sur): El Portugués, Isla Espíritu Santo, Punta Arenas de la Ventana y Punta Pericos (Figura 1.4).

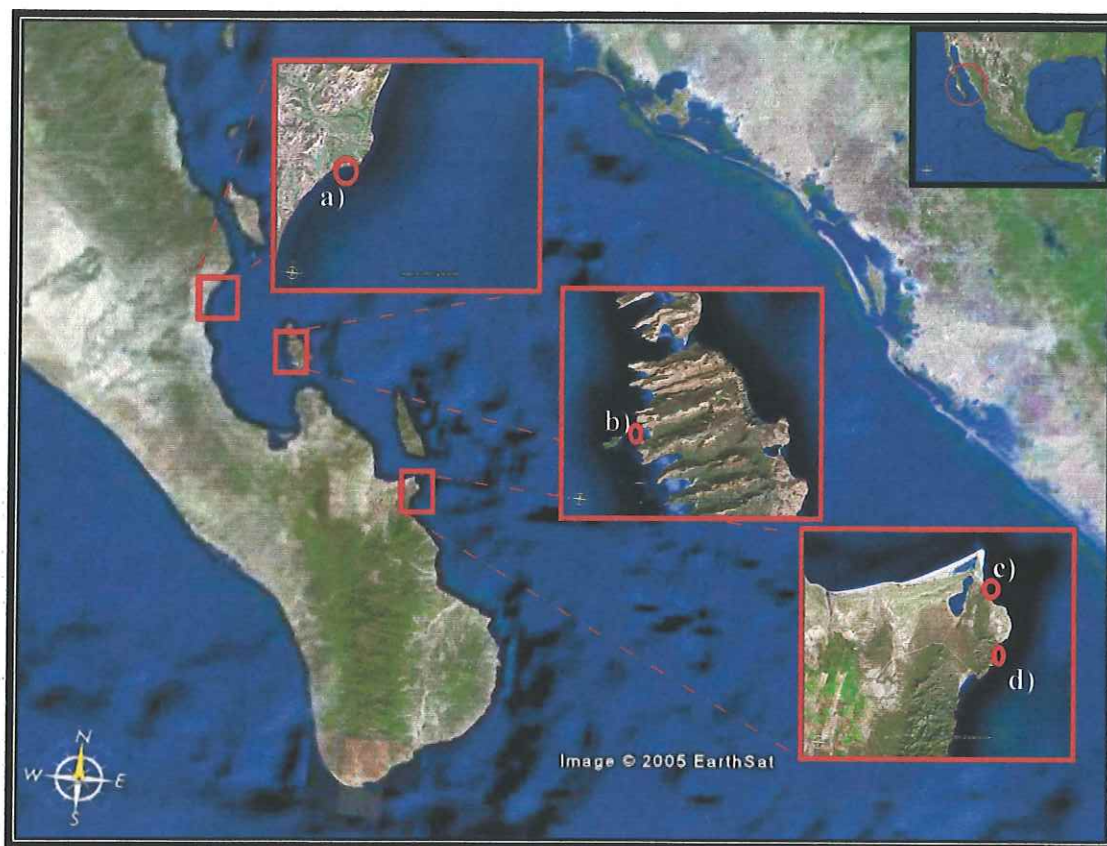


Figura 1.4. Localidades muestreadas dentro de la Provincia Corteziana: a) El Portugués, b) El Corralito, Isla Espíritu Santo, c) Punta Arenas de la Ventana y d) Punta Pericos.

El Portugués (24° 41' 56'' N y 110° 41' 58'' W), se localiza a unos 70 km de la ciudad de La Paz, al norte de la Bahía de La Paz. Es un campo tiburonero, en el que aproximadamente a 250 metros de la costa en un fondo

arenoso, hay una pequeña barra coralina de aproximadamente 10 metros de ancho y 40 metros de largo, en una profundidad que va desde los 40 cm hasta los 6 metros. Esta comunidad coralina se caracteriza por presentar colonias de la familia *Pocilloporidae* de gran tamaño y poco diferenciadas entre si, por el contrario las colonias de *Porites* se encuentran poco desarrolladas y dispersas en la parte arenosa.

Isla Espíritu Santo, El Corralito (24° 29'20'' N y 110° 23'22'' W).

La isla se localiza en la parte media de la Bahía de La Paz, aproximadamente a 30 km de la ciudad de La Paz. Las colectas se realizaron en la parte protegida de la isla en una pequeña bahía denominada "El corralito". Este se caracteriza por presentar una zona rocosa de tipo granítico, relacionado con el origen de la isla. En esta parte se encuentran pequeñas cabezas de coral dispersas en el fondo rocoso entre los 30 cm hasta una profundidad de 15 metros.

Punta Arena de la Ventana (24° 02'41'' N y 109° 49' 31'' W). Se caracteriza por presentar una plataforma somera paralela a la costa que esta constituida principalmente por roca granítica que tiene aproximadamente unos 70 metros de ancho y que ocupa áreas del intermareal hasta aproximadamente 3 metros de profundidad. El borde de la plataforma tiene una caída de hasta 7 metros, para llegar a una zona arenosa con rocas dispersas de gran tamaño. En la plataforma se desarrolla una comunidad coralina pequeña y formada por corales de los géneros *Pocillopora* y *Porites* (González-Peláez, 2001), a las que se encuentran asociados una gran cantidad de invertebrados y peces arrecifales característicos del Golfo de California (Beltrán-Ramírez, 1999).



Punta Perico ($24^{\circ} 00' 17''$ N y $109^{\circ} 48' 94''$ O) se localiza aproximadamente a unos 4.5 kilómetros al sur de Punta Arenas, con la particularidad de presentar grandes rocas a una profundidad de 2 a 10 metros. Sobre estas rocas se encuentran dispersas pequeñas colonias de corales de los géneros *Pocillopora* y *Porites*.

PROVINCIA BIOGEOGRÁFICA MEXICANA (JALISCO)

Se localiza entre $20^{\circ} 60'$ y los $19^{\circ} 10'$ Norte y entre $105^{\circ} 35'$ y $104^{\circ} 50'$ Oeste. Esta parte del Pacífico presenta una influencia de las zonas biogeográficas del norte y del sur. Las aguas en las costas de Jalisco provienen de distintas corrientes que convergen y presentan una variación estacional en cuanto a dirección, intensidad y proporción de las aguas provenientes de la Corriente de California (CC), Contra Corriente Ecuatorial (CCE) y la Corriente Costera de Costa Rica (CCC). La costa de la parte sur del estado tiene playas largas de arena con algunas zonas rocosas donde se han desarrollado pequeños parches coralinos (Medina-Rosas, 2000). En este lugar se recolectaron muestras en la localidad de playa La Mora en la Bahía de Tenacatita, Jalisco (Figura 1.5).

La Bahía de Tenacatita, Playa La mora ($19^{\circ}14'$ N y $104^{\circ}50'$ O).

Es una zona somera, con pendiente suave y un desarrollo coralino hasta una profundidad de 7 metros. Está situada en el litoral del Océano Pacífico al oeste del meridiano de $104^{\circ}50'$ Oeste y al Norte del paralelo $19^{\circ}14'$ Norte. Esta bahía presenta un litoral de 20 km de longitud, aproximadamente.



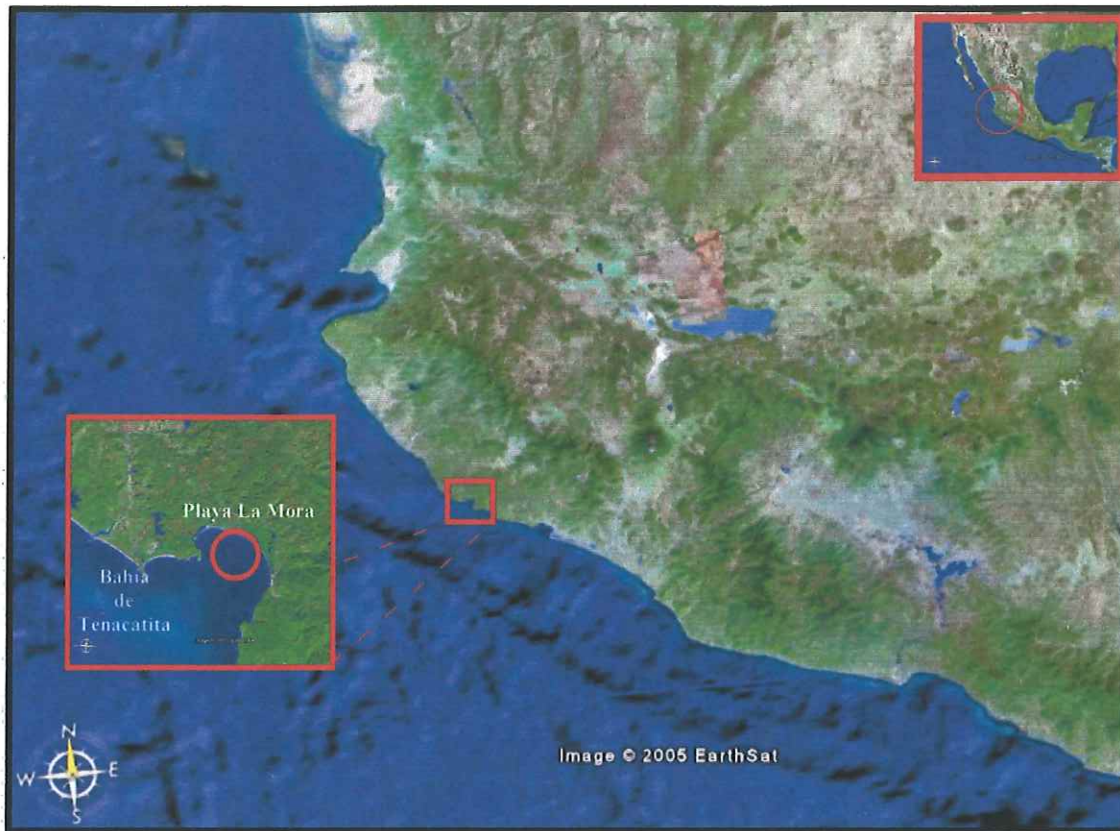


Figura I.5. Paya La Mora, dentro de Bahía de Tenacatita en el estado de Jalisco.

PROVINCIA BIOGEOGRÁFICA PANÁMICA (OAXACA)

Las costas del Pacífico denominada como Provincia Panámica están influenciadas por masas de agua provenientes de la Corriente de California (CC), *Contra Corriente Ecuatorial* (CCE) y la *Corriente Costera de Costa Rica* (CCC). Esto trae como consecuencia una mezcla de aguas con temperaturas que van desde los 12° C hasta 28° C. En Bahías de Huatulco se tomaron muestras de caracoles en tres localidades que incluyeron, Chachacual, La Entrega y Casa Mixteca (Figura 1.6).

La Bahía de Huatulco se localiza entre los 15° 44' 34" N y 96° 07' 35" O. La temperatura superficial del mar varía entre los 26 y 28° C con una salinidad entre 33.5 y 43.5 Unidades Prácticas de Salinidad (UPS) con variaciones estacionales mínimas (Fiedler, 1992). Cuenta con una estrecha costa rocosa con numerosas bahías y costas protegidas. En esta zona se han identificado 17 arrecifes de franja con distintos grados de desarrollo y es denominada como el sistema arrecifal más importante en la riqueza coralina del Pacífico mexicano (Glynn y Leyte-Morales, 1997; Leyte-Morales, 1997; López-Pérez y Reyes-Bonilla, 2000; Leyte-Morales, 2001; López-Pérez *et al.*, 2002). Es importante señalar que todos los arrecifes de Huatulco están presentes en bahías o detrás de las islas y piedras, sitios protegidos del efecto directo de las olas (Glynn y Leyte-Morales, 1997).

Chachacual (15° 42' 00" N y 96° 12' 51" O), es una bahía de fondo rocoso protegida del oleaje, la bahía contiene un arrecife coralino hacia el Este. La barra arrecifal se constituye principalmente por corales del género *Pocillopora* y de especies del género *Porites* y *Pavona* (Morales-Vallín, 2002).

La Entrega (15° 44' 34" N y 96° 07' 35" O), es una bahía de suelo arenoso, con una oscilación anual en la temperatura de 23.1-25.3° C (Álvarez *et al.*, 1998). Contiene una barra arrecifal de 324 metros de largo por 233 metros de ancho con una profundidad que va de un metro hasta los 13.3 m (Glynn y Leyte-Morales, 1997). Esta formada principalmente por un casco de Pocilloporidos muertos y parches de reclutas en posición de crecimiento, predominantemente colonias grandes del género *Pocillopora* y con una

presencia de juveniles con tamaños reducidos de especies del género *Porites* y *Pavona* (Morales-Vallín, 2002).

Casa Mixteca ($15^{\circ} 46' 00''$ N y $96^{\circ} 05' 01''$ O), esta formada por sustrato rocoso de pendiente pronunciada; en esta parte la comunidad coralina esta formada principalmente por especies de pociloporides, en parches de colonias pequeñas que se encuentran dispersas y van disminuyendo a medida que aumenta la profundidad. Los parches formados por las colonias de pociloporides, continúan la comunidad coralina con las especies *Pavona gigantea* y *Porites panamensis*.

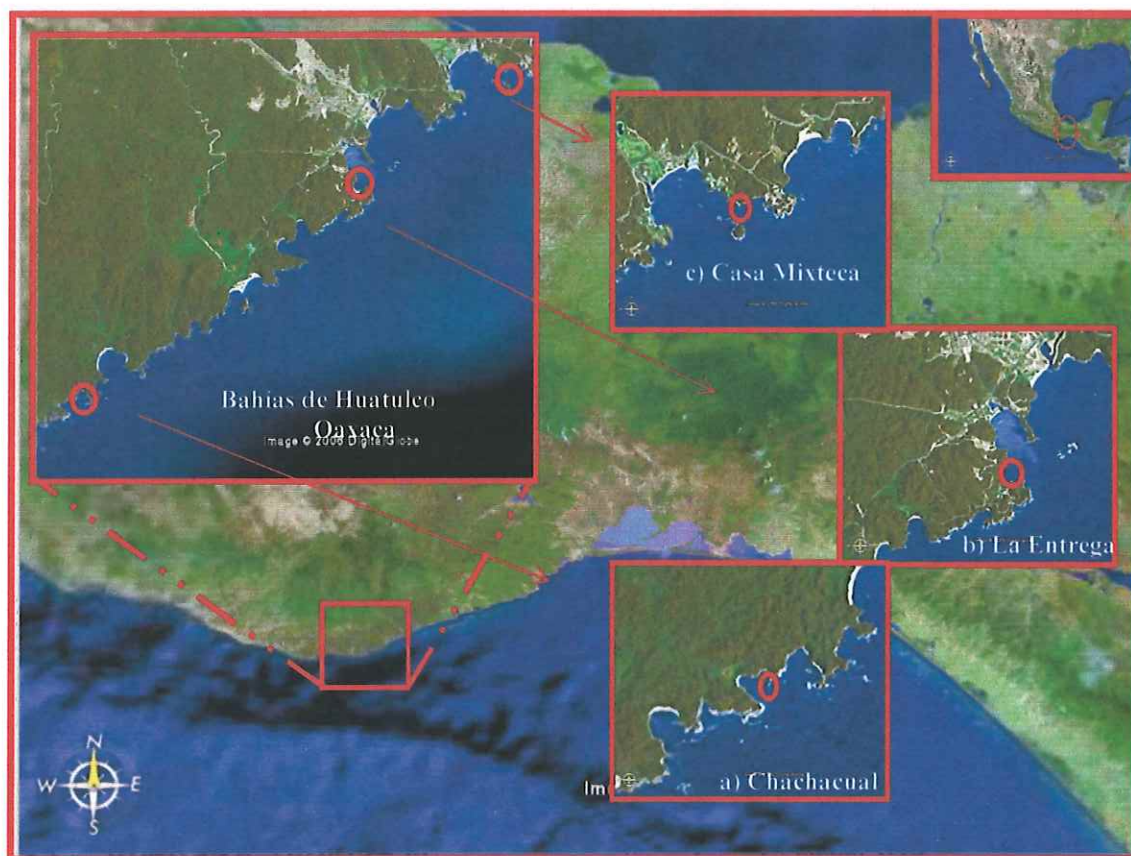


Figura 1.6. Localidades muestreadas dentro de la bahías de Huatulco, Oaxaca. En la Provincia Panámica del Pacífico mexicano: a) Chachacual, b) La Entrega y c) Casa Mixteca.



II. ANÁLISIS MORFOLÓGICO

1. TRABAJO DE CAMPO

Para el presente estudio se colectaron organismos del género *Quoyula*. Las visitas fueron durante un periodo anual en Bahías de Huatulco, Oax. 1994 – 1995; Punta Arenas de la Ventana, B.C.S. de 1997 - 1998 y La Mora, Tenacatita, Jal. 2002 - 2003.

En Oaxaca los muestreos fueron estacionales con un muestreo sin extracción de cabezas de coral y solo se recolectaron los organismos del género *Quoyula*. En Jalisco los muestreos fueron estacionales pero con la extracción de las cabezas de coral. Para Punta Arenas de la Ventana los muestreos fueron mensuales, con la extracción de cabezas coralinas.

El material se obtuvo utilizando buceo autónomo (entre 1 y 7 m de profundidad) para la colecta de los organismos. En el caso de la extracción de las cabezas coralinas, estas se separaron desde su base con martillo y cincel. Las cabezas de coral se colocaron en bolsas de plástico y fueron etiquetadas para su transportación al laboratorio de Ecología de Bentos de la UABCS (en el caso del Golfo de California) y de Ecología de Bentos del CUCVA (para Jalisco). Ya en el laboratorio, fueron fragmentadas y los individuos del género *Quoyula* fueron separados de las ramificaciones del coral. Los organismos extraídos del Golfo y de Jalisco fueron depositados en frascos, previamente etiquetados con la localidad y número de muestra, y transportados al Laboratorio de Biología y Ecología del Desarrollo del Instituto de Investigaciones

Oceanológicas de la Universidad Autónoma de Baja California (IIO-UABC), donde fueron posteriormente analizados. Para el caso de las muestras obtenidas en Oaxaca la medición de los organismos se realizó en el Laboratorio de Ecología de Bentos de la Universidad del Mar (UMAR).

Para el análisis dentro del Golfo de California se realizaron muestreos similares. Se recolectaron solo caracoles procedentes de: El Portugués; la localidad más norteña de Bahía de La Paz; "El Corralito" en Isla Espíritu Santo, frente a la ciudad de La Paz y la localidad más al sur denominada "Punta Pericos".

Las muestras fueron colectadas en un único muestreo durante el mes de octubre del 2003 mediante buceo autónomo. Los muestreos fueron realizados por dos grupos con dos personas cada uno, equipados con un martillo y un cincel, para fragmentar el coral y coleccionar los caracoles en una bolsa plástica para transportarlos a la playa. El tiempo aproximado de buceo fue de 1 hora con treinta minutos, colectando el mayor número de organismos en una profundidad aproximada de entre 1 y 5 metros. Los organismos fueron transportados al Laboratorio de Biotecnología del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), campus La Paz.

2. CARACTERES MORFOLÓGICOS

Los caracteres morfológicos analizados del género *Quoyula* en las tres provincias biogeográficas y dentro del Golfo de California, fueron: longitud total (LT), longitud de la espiral (LE), longitud de la abertura opercular (LB) y ancho

de la abertura opercular (AB; Figura II.7.). Las longitudes fueron tomadas con la ayuda de un microscopio estereoscópico con micrómetro (precisión ± 0.01 mm), además, se utilizaron parte de los datos obtenidos en años anteriores y reportados por Solís-Bautista (2003).

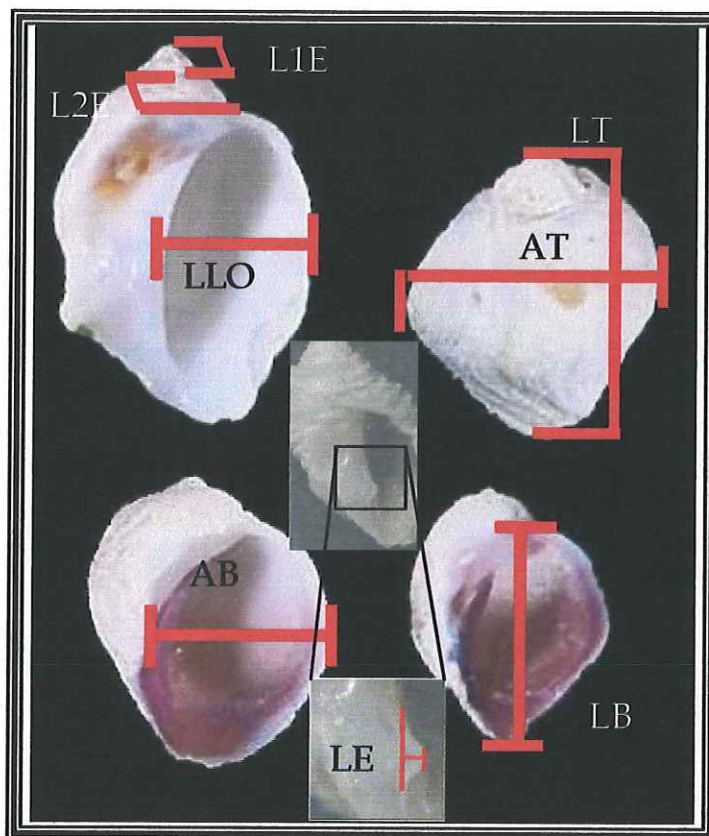


Figura II.7. Rasgos morfológicos evaluados de la concha de *Q. madreporarum*. LT Longitud total; L1E, Longitud de la primera espira; L2E Longitud de la segunda espira; AT Ancho total; LO Longitud de la abertura opercular; AO Ancho de la abertura opercular; LLO Longitud del labio al borde del opérculo; LE Longitud de la espina.

En el análisis dentro del Golfo de California fueron considerados además otros caracteres morfológicos; ancho total (AT), longitud del labio al opérculo (LLO) y las longitudes de la primera y segunda espiral (1E, 2E,

respectivamente; Tabla II.1). También se estimó el peso de los individuos con concha y sin esta, empleando una balanza electrónica Adventure Ohaus (precisión ± 0.1 mg).

Tabla II.1. Caracteres morfológicos medidos de la concha de los morfotipos del género *Quoyula* y peso húmedo en el Pacífico mexicano. Longitud total (Lt); Longitud de la espiral (Lt= 1E+2E); longitud de la apertura opercular (Lb), ancho de la apertura opercular (Ab), Ancho total (At); Longitud del labio al opérculo (Llo), las longitudes de la primera y segunda espiral (1E, 2E), Peso (P), longitud del Diente (Ld). *.- Suma de 1E y 2E.

	Caracteres analizados									
	Lt	Le	Lb	Ab	At	Llo	1E	2E	P	Ld
Golfo	✓	✓	✓	✓					✓	✓
Jalisco	✓	✓	✓	✓						
Oaxaca	✓	✓	✓	✓						
El Portugués	✓	✓*	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	
Isla	✓	✓*	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	
Punta Pericos	✓	✓*	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	

3. ANÁLISIS DE DATOS

Los datos obtenidos de las mediciones de las conchas se convirtieron a milímetros. El análisis de los datos se realizó con dos vertientes, una con fines comparativos y otra con fines descriptivos. Para esto se analizaron los datos de tres formas distintas. En primer lugar se trabajó con datos estandarizados, posteriormente con datos en milímetros y por último con las proporciones de la longitud total (en milímetros) con respecto a las demás características de la concha.

TRASFORMACIÓN DE LOS DATOS

Las magnitudes obtenidas por el micrómetro se convirtieron a milímetros (denominados en adelante como Datos Reales). Cada dato (en milímetros) fue estandarizado a partir de la media y desviación estándar del conjunto al que pertenecía, siendo esta la forma más adecuada para la comparación de datos con magnitudes diferentes (nombrados en adelante como datos Estandarizados (Zar, 1996; Jonson, 1998). A partir de los Datos Reales (en milímetros) se obtuvieron las proporciones de las variables con respecto a la longitud total (nombrados en adelante como Proporciones), brindándonos información descriptiva que caracteriza las poblaciones en función a las relaciones simples que puede presentar la morfología de la concha (Sokal y Rohlf, 1995).

ANÁLISIS EXPLORATORIO

De las medidas de los caracteres morfológicos se obtuvieron medidas de tendencia central y de dispersión de la población (media, mediana, moda y error). Se estimó la estructura de tallas, en longitud total y peso (casos específicos) por medio de histogramas de frecuencia (Steel y Torrie, 1995; Daniel, 1999; Zar, 1999). A estos datos se les aplicaron análisis *a priori* de multinormalidad (Daniel, 1999; Zar, 1999), y de homocedasticidad usando la prueba de Bartlett (Zar, 1996). Esto se hizo con el fin de determinar el tipo de estadístico a utilizar en análisis posteriores.

Se realizaron exploraciones de agrupamiento de las características de la concha, mediante correlaciones de los caracteres morfológicos (Jonhson, 1998; Zar, 1999), así como de los caracteres que aportan la mayor variabilidad. A los Análisis de Componentes Principales y a los resultados obtenidos se les aplicó análisis de varianza simple (Sparre y Venema, 1995; Daniel, 1999).

ESTADÍSTICA MULTIVARIADA

Con los caracteres determinados de las tres provincias biogeográficas se compararon los morfotipos del género *Quoyula*, mediante un análisis de varianza multivariada (Jonhson, 1998; Zar, 1999), el cual es un método ampliamente utilizado para estudiar diferencias entre muestras que se sospecha provienen de poblaciones diferentes y que involucran mediciones de variables dependientes (Fisher, 1936). De igual manera se realizaron las

comparaciones al nivel de provincias biogeográficas y dentro del Golfo de California, mediante un análisis MANOVA de dos vías.

Los morfotipos se compararon dentro de cada provincia biogeográfica, mediante un análisis de varianza multivariada de un factor (MANOVA simple Jonnson, 1998; Zar, 1999), examinando las posibles diferencias entre las características morfológicas entre las provincias biogeográficas. Asimismo se realizó de manera gráfica un Análisis Canónico Discriminante (Fisher, 1936). Aunado a lo anterior, se realizó una comparación de las distancias de Mahalanobis (Mahalanobis, 1936) y el porcentaje de agrupamiento.

Las comparaciones entre los morfotipos y poblaciones (al nivel provincia y entre provincias se realizaron mediante un análisis de varianza multivariada de dos vías (MANOVA; Jonnson, 1998, Zar, 1999), explorando las posibles interacciones de los factores (especies y poblaciones).

III. ANÁLISIS MOLECULAR

RECOLECTA DE LAS MUESTRAS

Para el análisis genético del género *Quoyula* dentro del Golfo de California, se recolectaron organismos de tres localidades: El Portugués, Isla Espíritu Santo y Punta Pericos.

Los organismos vivos fueron transportados al laboratorio de Biotecnología del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), Campus La Paz, donde fueron identificadas los dos morfotipos del género *Quoyula* y fueron

separados 30 organismos de manera aleatoria. Una vez separados, fueron secados y limpiados de epibiontes para ser congelados a -80°C en bolsas plásticas individuales. Una vez que se contaba con los organismos de cada localidad, se transportaron vía aérea (en una hielera cerrada herméticamente y con hielo seco en su interior para mantener la temperatura por debajo de los -10°C) al laboratorio de Genética de Poblaciones y Biología Molecular del IIO-UABC. En el laboratorio se retiró el hielo seco, fueron revisadas las muestras y posteriormente congeladas a -80°C . El manejo fue similar en todos los casos y el almacenamiento de las muestras fue de 5 meses previo al análisis genético.

ELECTROFORESIS

Al ser el primer análisis de enzimas en el género *Quoyula*, fue necesaria la estandarización de la técnica electroforética para esta especie. Como punto de partida se utilizaron los protocolos desarrollados por Correa-Sandoval (1991) para *Crassostrea virginica* y por Licona-Chaves (1999) para *Haliotis rufescens*. El protocolo utilizado estuvo en función del material disponible y se analizó la expresión de 6 sistemas enzimáticos polimórficos.

Los organismos fueron separados con la ayuda de un equipo de disección de las conchas, las cuales fueron previamente medidas y pesadas. Las conchas fueron puestas en bolsas para su almacenamiento, en algunos casos fue necesario romper por completo la concha. Una vez separado el espécimen, fue pesado, colocado sobre una caja de Petri donde fue fragmentado para proceder al homogeneizado. Este proceso se realizó con el

homogeneizador de tejido Tissue Terator 985-370 de velocidad variable, y una solución homogeneizadora de TRIS-HCl 0.2 M pH 8.0, con 2 mg ml⁻¹ de PMSF, para romper las paredes celulares del tejido e inhibir la actividad de las proteasas (Corre-Sandoval, 1991).

El homogeneizado se realizó manteniendo los tubos en una solución fría de entre -20 y -10° C (Hielo molido, sal de cocina y alcohol), esto con la finalidad de evitar una desnaturalización de las proteínas producto del aumento de la temperatura producida por la fricción del aparato. Una vez obtenido el homogeneizado, se separó en tres tubos Eppendorf de 0.5 ml con 40 µl de muestra cada uno, los cuales fueron etiquetados. Las muestras fueron almacenadas a -80° C durante un mes previo a su análisis.

ESTANDARIZACIÓN

Para encontrar las condiciones adecuadas de revelado y desplazamiento de las enzimas, se experimentó con distintas condiciones de preparación de gel; sistemas enzimáticos; condiciones eléctricas de electroforesis, estas especificaciones así como las soluciones amortiguadoras; soluciones para sustratos y solución fijadora se describen en el Anexo I.

Homogeneizado

Para homogeneizar el tejido los organismos se transfirieron del ultra congelador (-80° C) a una charola con una solución fría que brinda una

temperatura de entre -20° y -10° C (Hielo molido, sal de cocina y alcohol), mantenida dentro de una hielera con hielo a -5° C. Uno a uno los organismos se colocaron en una caja de Petri con la misma solución fría. Para la toma de las biometrías se depositaron los organismos sobre un molde de plastilina cubierto con Parafilm para facilitar la toma de datos, y utilizando un microscopio estereoscópico con micrómetro (precisión ± 0.01 mm), se tomaron estos datos. Posteriormente se pesaron con una balanza electrónica Adventure Ohaus (precisión ± 0.1 mg). Después de la biometría se procedió a separar la concha del tejido. La concha fue puesta en una bolsa de plástico para posibles revisiones posteriores y el tejido en tubos Eppendorf.

Para la extracción de enzimas se emplearon dos técnicas; centrifugación y ultrasonido. La primera consistió en colocar los tubos con el tejido homogeneizado en una centrífuga Eppendorf 5417R a 7490 g durante 15 minutos. Inmediatamente después se vació el sobrenadante en nuevos tubos etiquetados. El segundo proceso se realizó con el homogeneizador de tejido por tres periodos cortos de tiempo (2 segundos cada periodo).

Preparación de la celda electroforética

La preparación de la celda consistió en el montaje de las cámaras de electroforesis con los geles, se agregó la solución amortiguadora y se revisó por posibles fugas. Una vez verificado el funcionamiento de las celdas se retiraron los peines y se procedió al sembrado de las muestras. Al terminar la siembra se

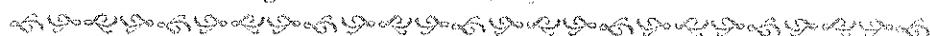
conectó la celda a la fuente de poder y se inició la electroforesis. Se anotaron las condiciones eléctricas, el tiempo de inicio y el tiempo estimado de salida.

Una hora antes de terminado el tiempo de la corrida electroforética se preparó la solución amortiguadora y se separaron las cantidades adecuadas para cada celda.

Al terminar el tiempo en la fuente de poder, los geles se retiraron de la celda, se marcaron haciendo una muesca en la parte inferior del mismo para identificación y referencia de las muestras sembradas (10 por cada gel).

Posteriormente los geles se depositaron en charolas, se agregó el sustrato previamente preparado, para revelar el sistema enzimático requerido. Una vez realizado lo anterior, se introdujo en la incubadora a 37° C y se vigilaron hasta obtener una buena coloración de las bandas. Una vez obtenido el revelado adecuado, se retiró el sustrato y se le agregó la solución fijadora, para proseguir al registro de los geles por medio de fotografías.

Los zimogramas elaborados a partir del revelado de cada enzima específica, muestran bandas coloreadas que representan zonas de actividad enzimática denominados electromorfos, los zimogramas fueron leídos utilizando la designación 01, 02 y 12 (Miller, 1997). Los datos obtenidos se analizaron con el programa para datos alozimicos y de genética de poblaciones (Tools for Population Genetic Analices; TFPGA, Versión 1.3; Miller, 1997).



3. RESULTADOS

Los resultados, están formados por dos secciones una donde se toma como base el criterio antes existente en la separación del género *Quoyula* en dos especies. Posteriormente se plantea la posibilidad de que se trate de una especie y de esta manera se hacen los análisis.

I. PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS DEL PACÍFICO MEXICANO

I.1. DESCRIPCIÓN GENERAL

Durante los muestreos, se colectaron 957 organismos del género *Quoyula*, dentro de los cuales 764 fueron identificados como *Monodonta* y 193 como *Madreporarum*. La proporción entre los morfotipos en el Pacífico mexicano fue significativa ($P = 0.0001$), encontrando que *Monodonta* siempre fue más abundante, de igual manera que entre localidades en el Golfo de California ($P < 0.0001$). En ambos morfotipos el número de organismos disminuyó en dirección Norte-Sur. El tamaño de la concha en términos generales fue más grande en *Madreporarum* dentro de las tres provincias biogeográficas (Tabla. I.2; Anexo II. Descripción general).

Tabla I.2. Media de la longitud total de la concha y número de organismos de los morfotipos del género *Quoyula* capturados en el Pacífico mexicano.

PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS				
Especie	Corteziana Mexicana Panámica			Total
	Medias de la Longitud total (mm) y (Número de organismo)			
Monodonta	9.52 (567)	13.95 (141)	14.38 (56)	10.70 (764)
Madreporarum	14.13 (127)	16.60 (41)	21.19 (25)	15.35 (193)
Total	694	182	81	957

I.2. ESTRUCTURA DE TALLAS

CONSIDERANDO DOS MORFOLOGIAS

Ordenando los datos de LT de la concha de los individuos de los dos morfotipos en el Pacífico mexicano en intervalos de 1 mm, se observó que los organismos más pequeños (0.79 mm) fueron de Monodonta en la Provincia Panámica y de 4.79 mm de Madreporarum en la Provincia Corteziana. Las tallas grandes, en ambas especies, se presentaron en la Provincia Panámica (Tabla.I.2.).

Dentro de las provincias las frecuencias se comportaron de manera diferente, Monodonta presentó la mayor frecuencia en tallas menores y Madreporarum en tallas mayores (Figura I.8.).

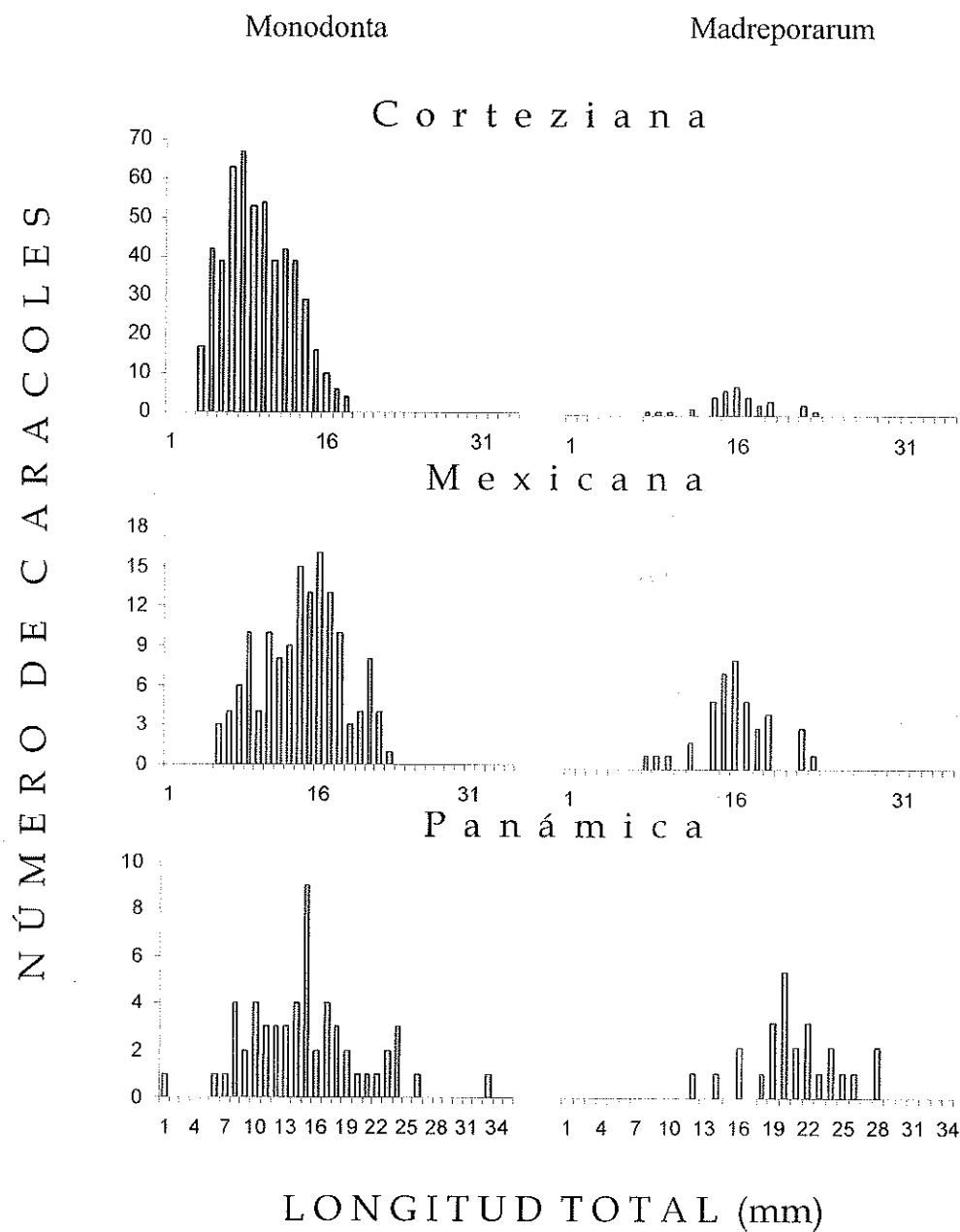


Figura .I.8. Estructura de tallas de *Monodonta* y *Madreporarum*, en tres provincias biogeográficas del Pacífico mexicano.

CONSIDERANDO COMO UNA ESPECIE

Haciendo esta consideración las tallas mayores se encontraron en Oaxaca, y fueron de hasta 32.02 mm (Anexo II. Descripción general). Se observó una tendencia al aumento de las frecuencias en tallas mayores en dirección Norte-Sur (Figura I.9.). Lo que sin duda fue evidente es la diferencia en el número de organismos entre las localidades.

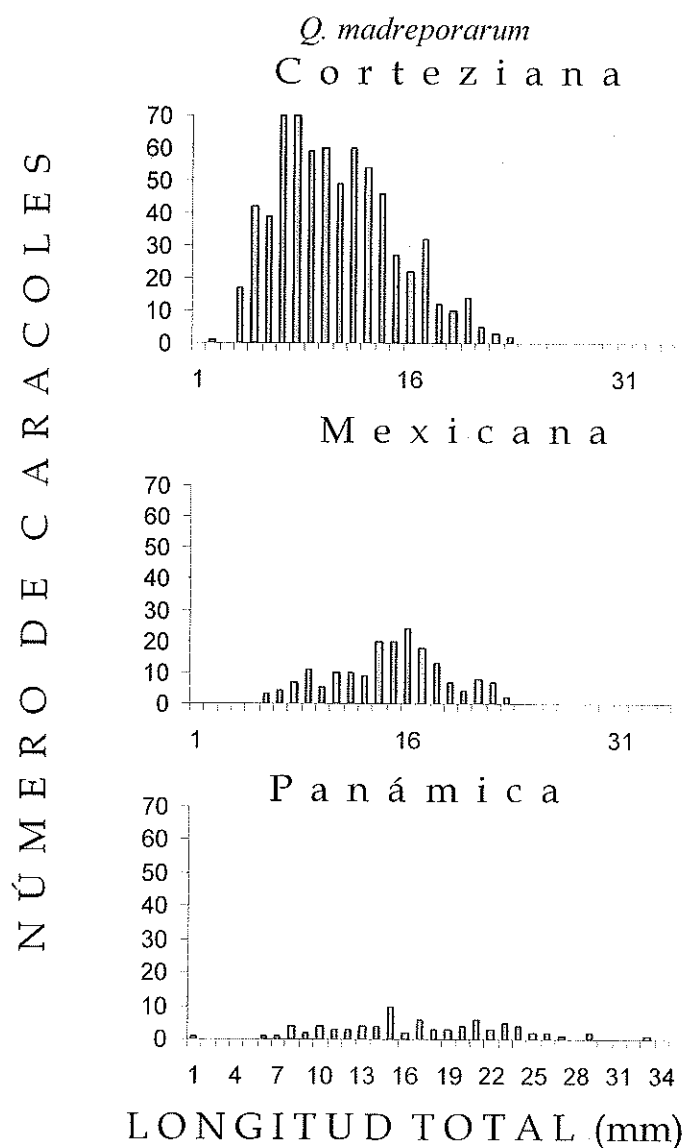


Figura I.9. Estructura de talla de la concha considerando a los organismos del género *Quoyula* como una especie en el Pacífico Mexicano.

I.3. ANÁLISIS DEL DIENTE COLUMELAR

El análisis del diente columelar para el caso de Monodonta solo en Punta Arenas de la Ventana, mostró que la mayor frecuencia está en aquellos organismos con un tamaño menor a 0.6 mm y el 67 % de las muestras se encontraron entre 0.2 y 0.3 mm (Figura I.10.).

n668

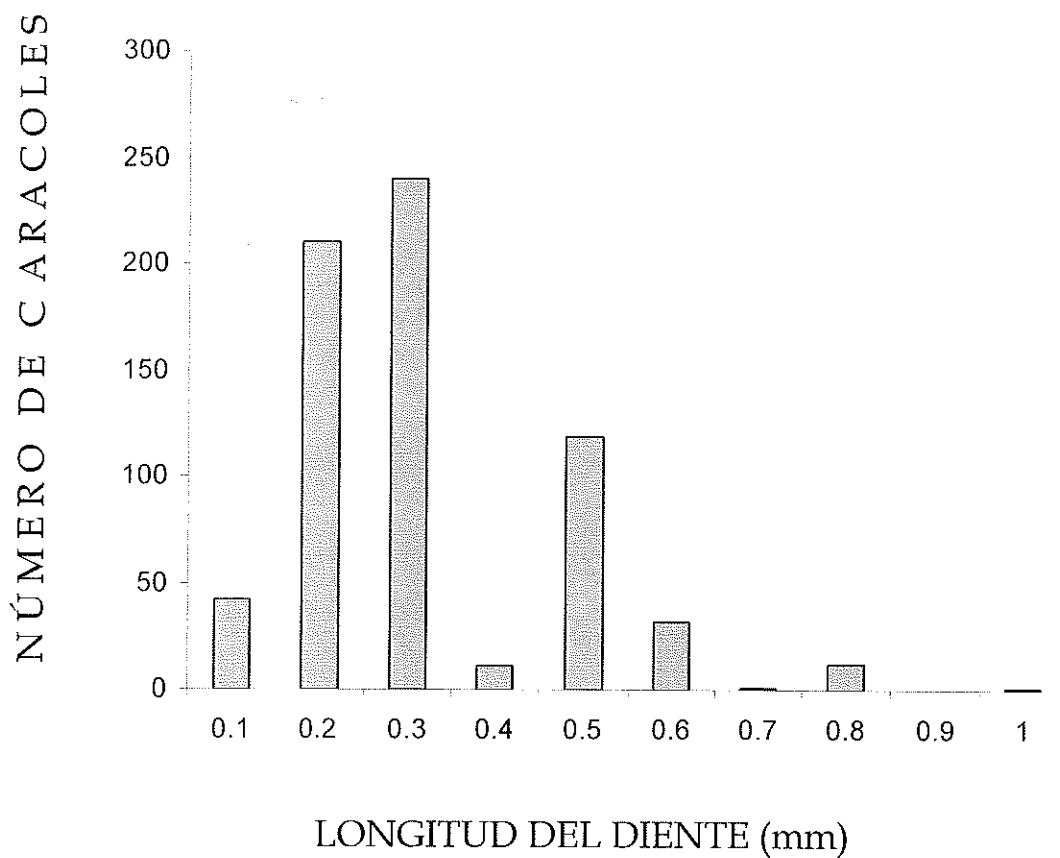


Figura I.10. Longitud del diente (L_e) de Monodonta en Punta Arenas de la Ventana, B.C.S.

I.4. TALLA DE PRIMERA MADUREZ

Para las hembras de *Monodonta* en el Golfo de California se estimó una talla de primera madurez de entre 14 y 15 mm de longitud total, mientras que para *Madreporarum* fue entre 16 y 17 mm (Figura I.11.).

Es importante resaltar que el número de organismos analizados de *Monodonta* fue de 28 mientras que de *Madreporarum* fue de 60, lo cual resulta considerablemente mayor.

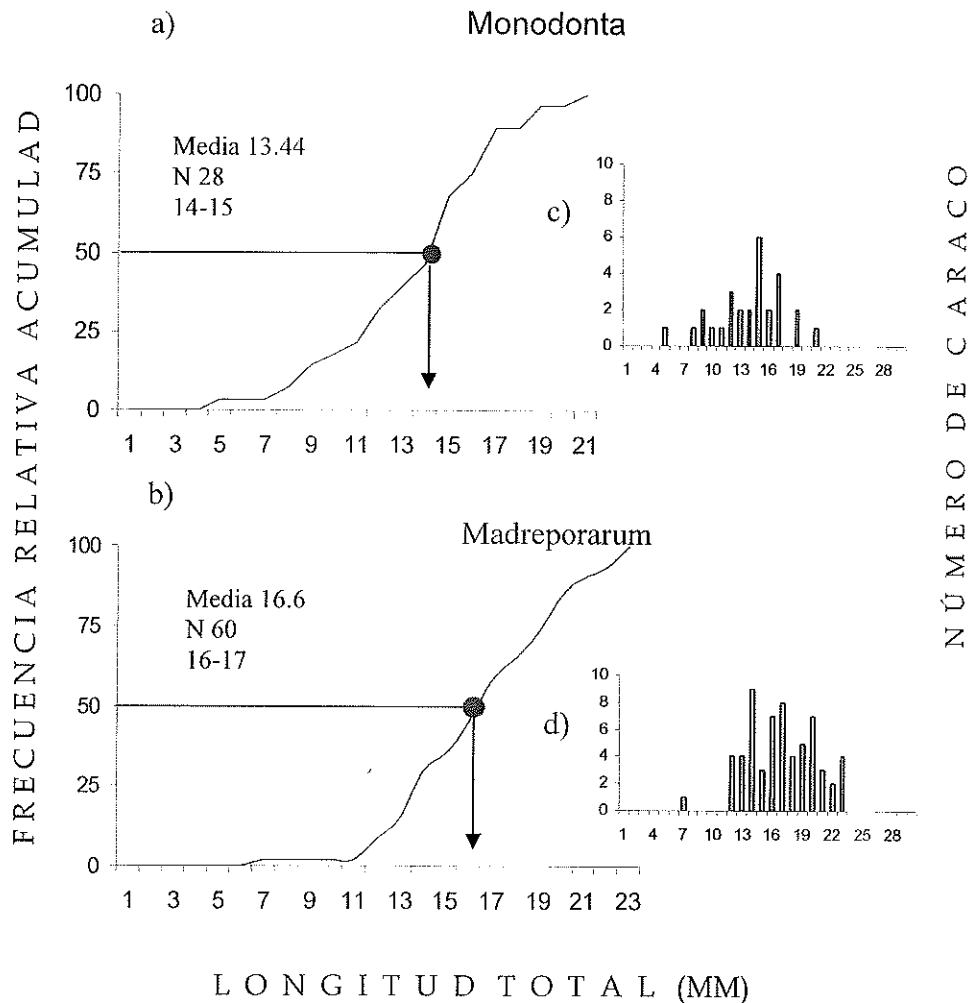
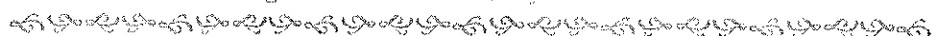


Figura I.11. Talla de Primera madurez de los dos morfotipos del género *Quoyula*, (a y b); así como su estructura de tallas (c y d).



I.5. PROPORCIÓN DE EDADES

CONSIDERANDO TRES EDADES EN LOS DOS MORFOTIPOS

Las proporciones dentro de las provincias biogeográficas presentaron una tendencia dominante para la edad de 2 años en ambas especies. Esta edad fue la más abundante en toda la muestra, en la mayoría de los casos estuvo por arriba del 50 %. En el Golfo de California y en Oaxaca la distribución fue diferente. En el Golfo el 66 % de los organismos recolectados de Monodonta se les estimó un año de edad y para Oaxaca en el morfotipo Madreporarum el 80 % de los organismos se les estimó una edad de tres años (Figura I.12.).

Para Monodonta las proporciones más bajas fueron para la edad de 3 años, en las tres provincias. En el Golfo de California se presentó la mayor proporción de una de las edades, correspondiente a la de un año. Para Madreporarum las proporciones mas altas fueron en las Provincia mexicana (81 %) y la Panámica (80 %), en los 2 y 3 años respectivamente (Figura I.12.).

Es importate resaltar que esto solo se hizo como un ejercicio, pues solo se cuenta con información relacionada a la edad y la talla de primera madures de la Provincia Corteziana.

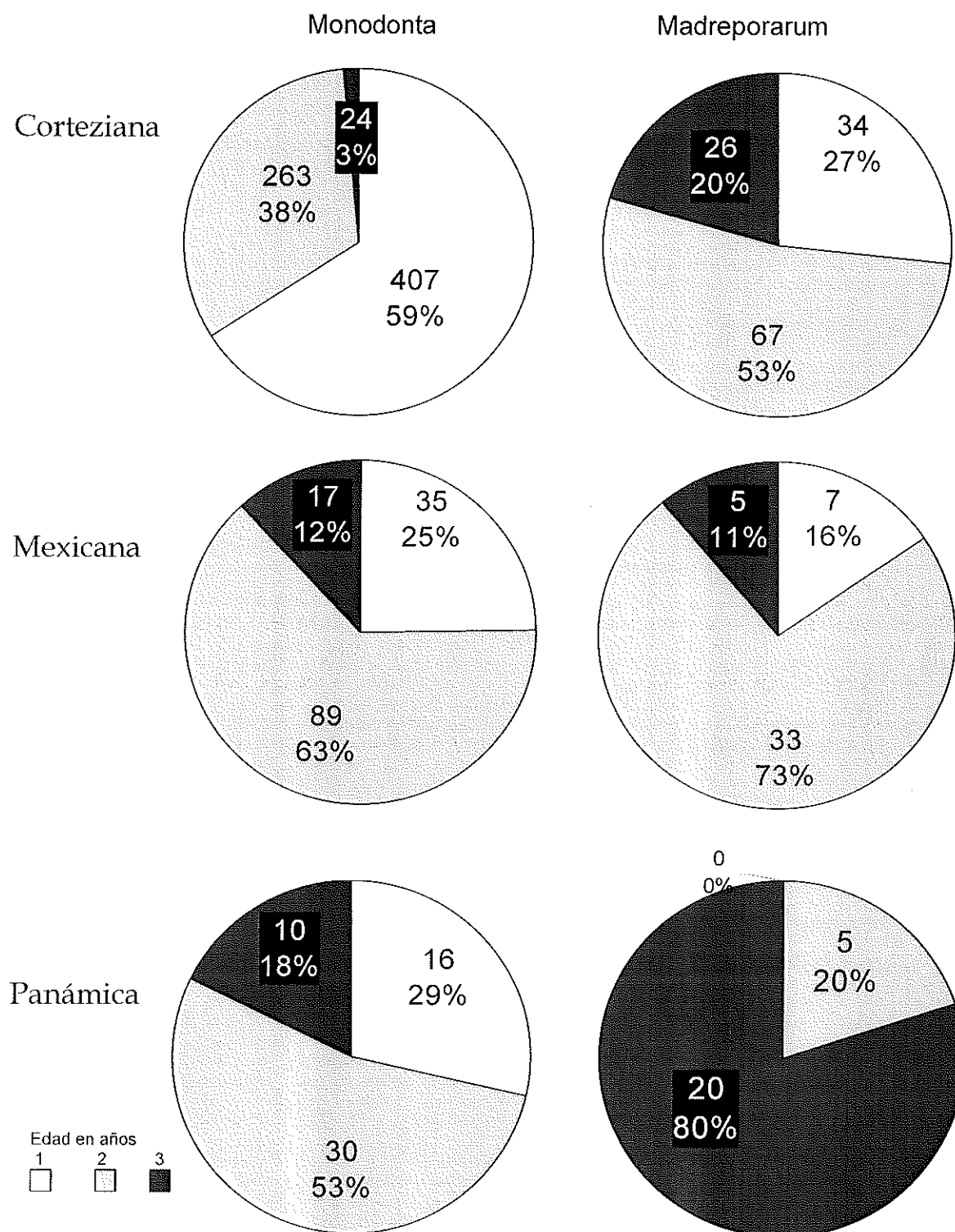
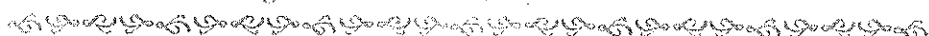


Figura I.12. Proporción de las tres edades en los morfotipos del género *Quoyula* en las tres provincias biogeográficas, indicando el número de organismos y el porcentaje dentro de la población. (tomado de Solis-Bautista 2003).



PROPORCIÓN DE ADULTOS Y JUVENILES EN LOS DOS MORFOTIPOS

Para Monodonta la etapa juvenil fue la dominante en todas las provincias, llegando a ser el 94 % de los organismos en el Golfo de California (Figura I.13.).

Por otro lado en Madreporarum, los juveniles fueron dominantes solo en las peovincias más nortañas (Golfo), mientras que para Oaxaca el número de organismos adultos fue mayor. En Jalisco las proporciones fueron más cercanas. Es interesante resaltar que en proporciones la etapa adulta fue la dominante siendo el número de organismos juveniles mayores.

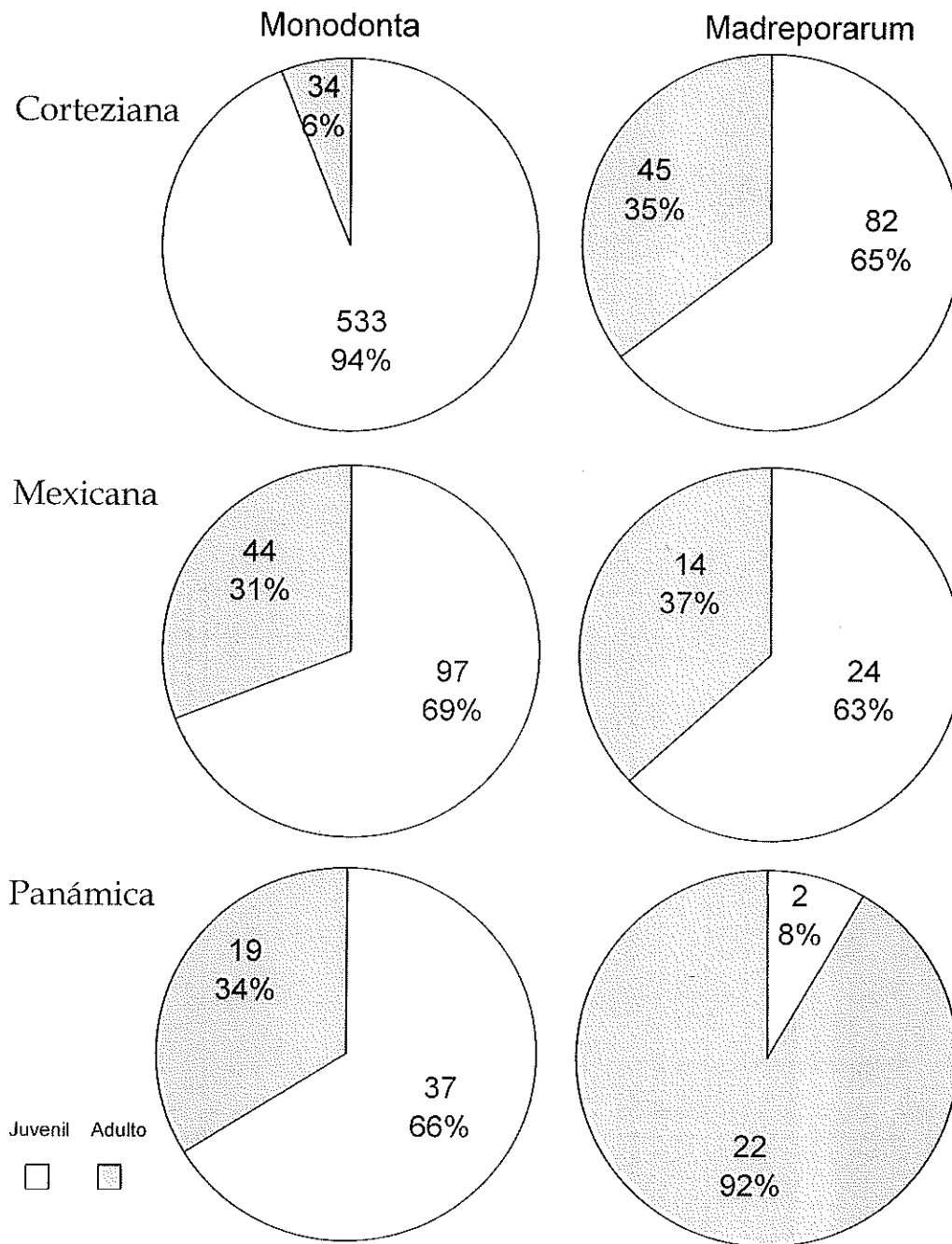
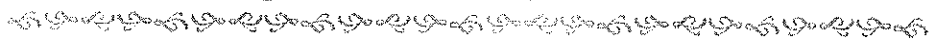


Figura I.13. Distribución de juveniles y adultos en los morfotipos del género *Quoyula* en las tres provincias biogeográficas. En Oaxaca para Madreporarum fue la única provincia donde los dominantes fueron los adultos. Se indica el número de organismos y el porcentaje dentro de cada población.



CONSIDERANDO A LOS ORGANISMOS COMO ESPECIE

Al considerar a los dos morfotipos como especie, se presentó el mismo patrón de separación por tres edades. Se observó una mayor cantidad de organismos de la edad de 2 años. En el sur las proporciones estuvieron equilibradas, pero el mismo resultado. En Jalisco fue clara la diferencia entre las edades, mientras que en el Golfo el número de organismos fue considerablemente mayor para los de un año de vida.

Para la separación en juveniles y adultos, las dos provincias más nortañas presentaron un mayor número de organismos juveniles. Para la parte sur la proporción juveniles/adultos estuvo más cercana, marcando la diferencia solo tres organismos (Figura I.14.).

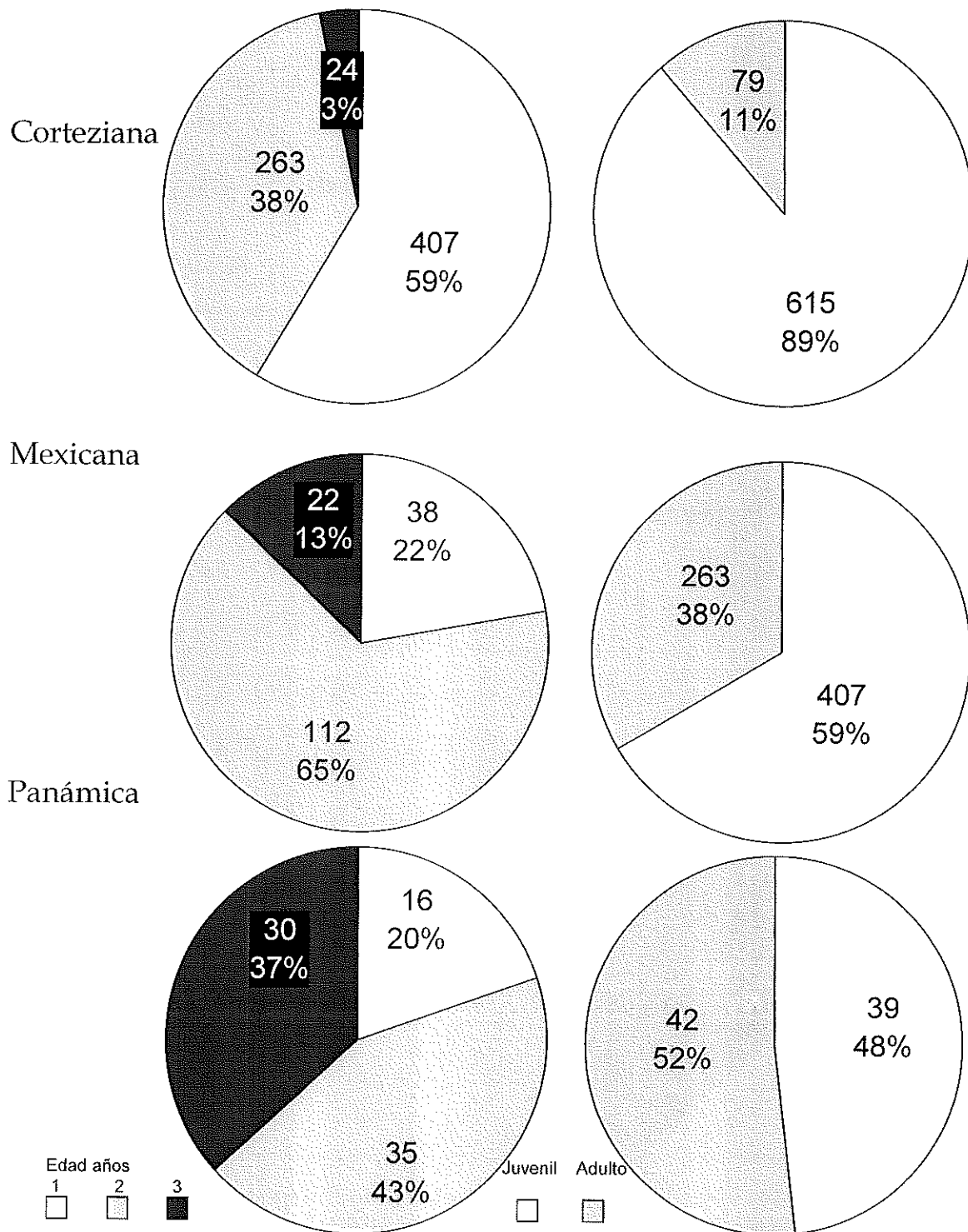
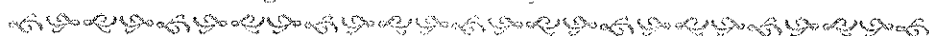


Figura I.14. Distribución de edades dependiendo de: a) Tres edades y b) Juveniles y adultos. Considerando a los organismos como especie. Indicando el número de organismos y el porcentaje dentro del población.



I.6. EXPLORACIÓN DE CARACTERES MORFOLÓGICOS CONSIDERANDO LOS DOS MORFOTIPOS

Los grupos de las características morfológicas que se formaron en este análisis fueron similares entre morfotipos, en todos los casos. La Longitud Total (LT) y Longitud del Opérculo (LB) y Ancho del Opérculo (AB) como un grupo que varió en las distancias dónde se unen estos dos caracteres morfológicos. El otro grupo formado fue el de la Longitud de la Espira (LE). En la Provincia Mexicana en Madreporarum la espira se relacionó más con el AB y LT. En la región sur de México (Provincia Panámica) las características morfológicas quedaron con mayor relación del AB con la LT y LB (Figura I.15.).

Es interesante resaltar que en las provincias extremos (Corteziana y Panámica), el grupo formado por la LT y LB fue igual en las dos especies; y en la parte media del Pacífico mexicano, la relación de LE y AB es la más estrecha de todas.

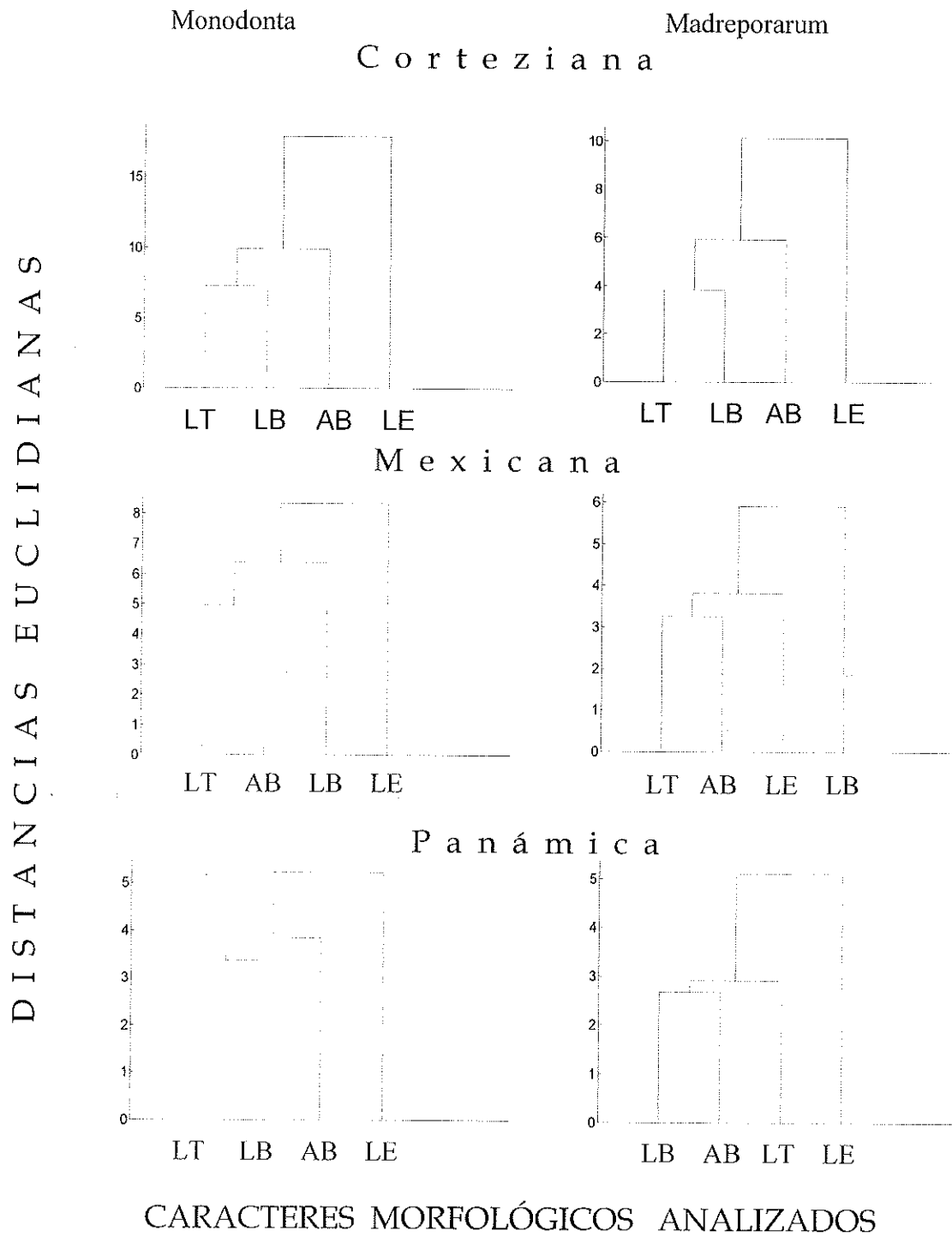
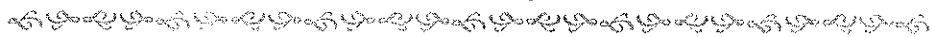


Figura I.15. Relación entre los caracteres morfológicos de la concha de Monodonta y Madreporarum, en las tres provincias biogeográficas de México. LT= Longitud Total; LE= Longitud de la Espira; AB= Ancho de la Apertura Opercular; LO= Longitud de la Apertura Opercular; las longitudes esta en milímetros.



CONSIDERANDO A LOS ORGANISMOS COMO ESPECIE

Los agrupamientos de los caracteres morfológicos considerando a los organismos como especie, fueron constantes. Longitud Total (LT) y el Ancho del Opérculo (AB) como primer grupo y Longitud del Opérculo (LO) con la Longitud de la Espira (LE) como el segundo grupo, en la Provincia Corteziana. En la región sur de México (Provincia Panámica) las características de LT y AB estuvieron más relacionadas con la LB. Y en la parte media del pacífico, la relación de LE y AB como primer grupo y LT y LB como segundo (Figura I.16.).



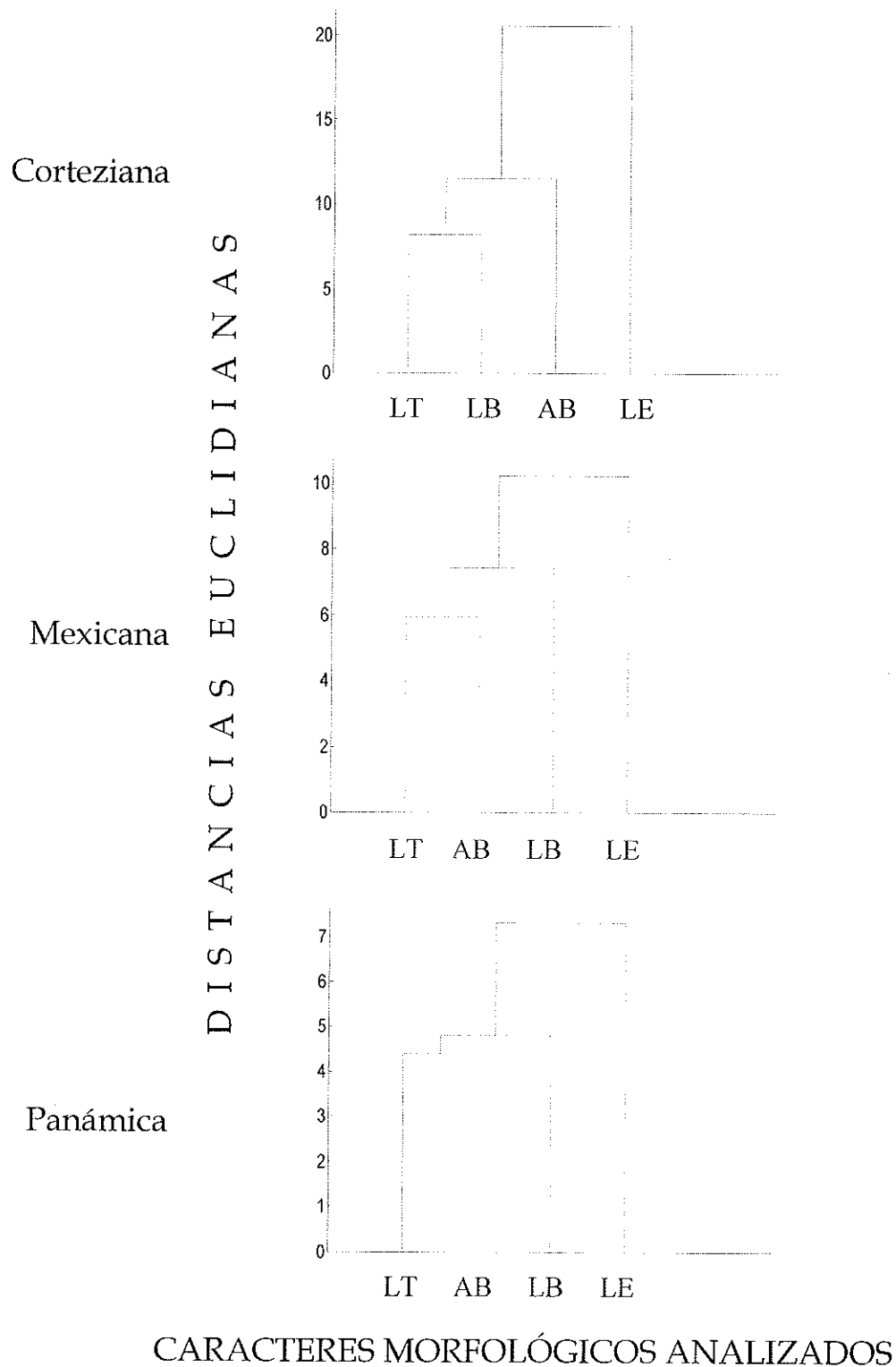


Figura I.16. Relación entre las características de la concha considerando a los organismos como especie, en las provincias biogeográficas del Pacífico mexicano. LT= Longitud Total; LE= Longitud de la Espira; AB= Ancho de la Abertura Opercular; LO= Longitud de la Abertura Opercular; las longitudes están en milímetros.



I.7. ANÁLISIS DE LA LONGITUD TOTAL EN LOS DOS MORFOTIPOS Y LAS PROVINCIAS

Comparando la longitud total entre los morfotipos por cada provincia biogeográfica se obtuvieron resultados muy similares, encontrando una diferencia en cuanto al tamaño entre los dos morfotipos (Tabla I.3.). En el Golfo de California la diferencia fue muy notoria, porque *Monodonta* presentó la media más pequeña (menor a 10 mm) de toda la muestra ($F_{1-692} = 157.78$; $P = 0.0000$). Para la segunda provincia biogeográfica la diferencia fue menos notoria, con una diferencia de 1.64 mm entre las medias de las dos morfotipos ($F_{1-181} = 5.70$; $P = 0.0180$). Por último, en la Provincia Panámica se presentó la mayor separación entre las medias de los dos morfotipos ($F_{1-79} = 30.0$; $P = 0.0000$; Figura I.17.).

Tabla I.3. Comparación de los morfotipos del género *Quoyula* en las poblaciones del Pacífico mexicano. Se presenta la media de la longitud total y el error estándar. =/≠. Resultado estadístico (Iguales / Diferentes).

Longitud Total (mm)				
Especie	Provincias Biogeográficas			
	Corteziana	Mexicana	Panámica	
Monodonta	9.5295 (0.1566)	13.9560 (0.3276)	14.3837 (0.6910)	
Vs	≠	≠	≠	
Madreporarum	14.13 (0.3310)	15.6037 (0.6075)	21.1968 (1.0342)	

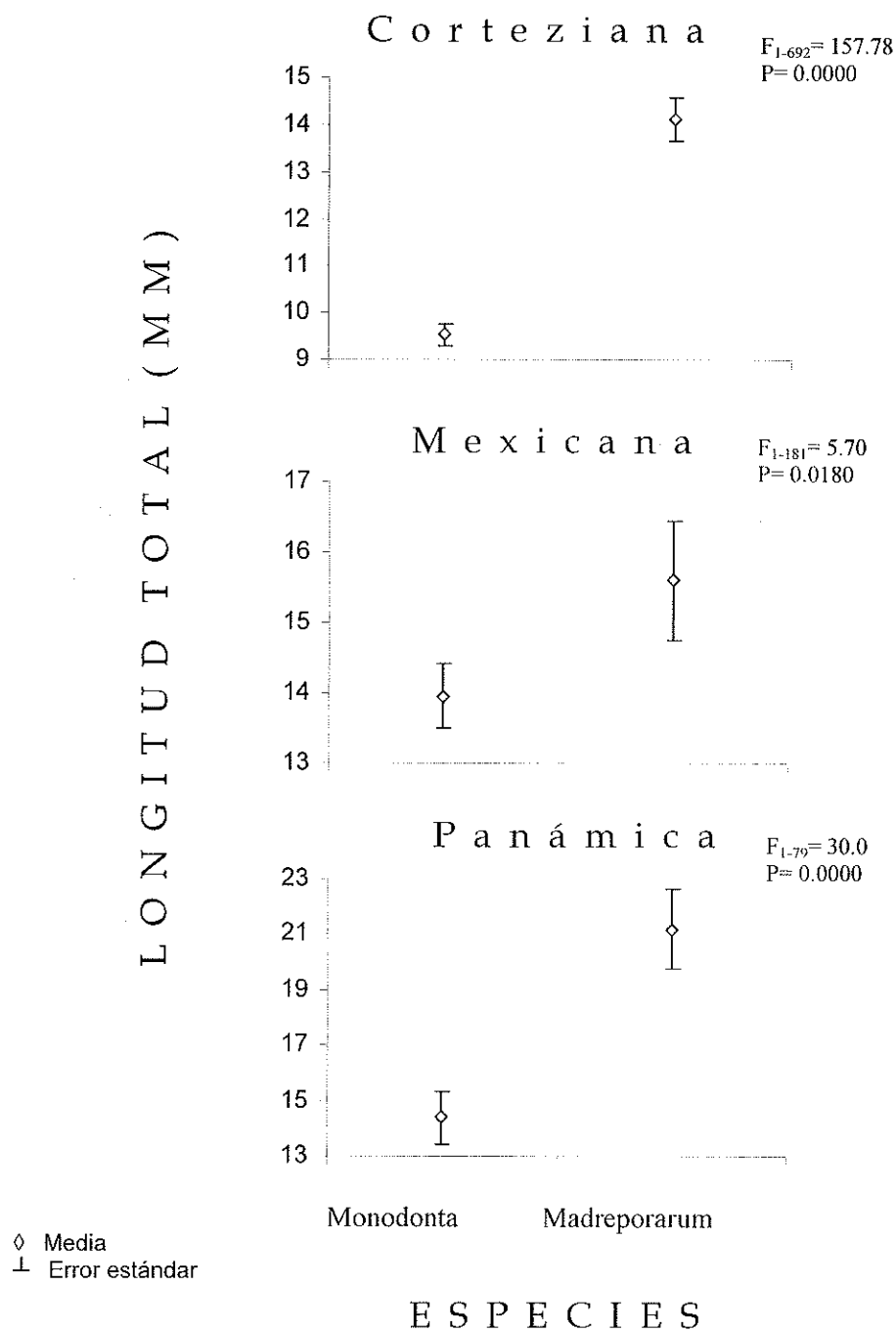


Figura I.17. Comparación de la longitud total de Monodonta y Madreporarum, en el Pacífico mexicano, así como el estadístico F y su valor P.

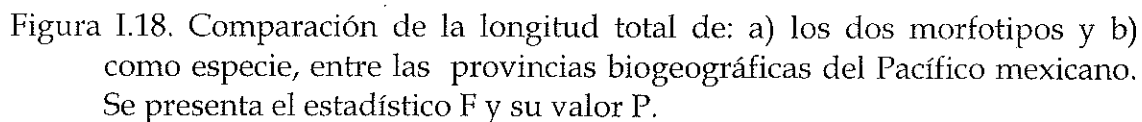
Con respecto a las localidades por morfotipo tenemos que para Monodonta las diferencia la marco el Golfo de California, con los organismos mas pequeños ($F_{2-761} = 100.13$; $P = 0.0000$), mientras en las dos provincias más al sur resultaron de igual tamaño. Para Madreporarum también fueron diferentes las poblaciones, con medias muy similares en las dos provincias más norteñas ($F_{2-190} = 33.73$; $P = 0.0000$; Tabla I.4. y Anexo II. Grupos homogéneos).

Al realizar el análisis considerando a los organismos como especie las tres provincias biogeográficas se separaron muy bien, estos presentaron diferencias significativas entre las longitudes de las tres poblaciones de Madreporarum ($F_{2-954} = 117.77$; $P = 0.0000$; Tabla I.4. y Figura I.18.).

Tabla I.4. Comparación por morfotipo y considerando a los organismos del género *Quoyula* como especie entre las localidades del Pacífico mexicano. Se presenta la media poblacional de la longitud total y entre paréntesis el error estándar. =/≠.- Resultado del estadístico (Iguales / Diferentes).

Provincias Biogeográficas Longitud Total (mm)				
Especie	Corteziana Vs Mexicana Vs Panámica			
Monodonta	9.5295 (0.1566)	13.9560 (0.3276)	14.3837 (0.6910)	≠
Madreporarum	14.13 (0.3310)	15.6037 (0.6075)	21.1968 (1.0342)	≠
Como una especie	10.3714 (0.1628)	14.3272 (0.3179)	16.4865 (0.4165)	≠





II. POBLACIONES DENTRO DEL GOLFO DE CALIFORNIA

II.1. DESCRIPCIÓN GENERAL

Durante el muestreo realizado en octubre del 2004 en la Bahía de La Paz, se colectaron un total de 250 organismos, 100 de Madreporarum y 150 de Monodonta. Del total de organismos, para esta parte, solo se tomaron 163 del género *Quoyula*, dentro de las cuales 90 correspondieron a de Monodonta y 73 a Madreporarum. En cada localidad se tomaron 30 organismos, con la excepción de El Portugués donde solo se colectaron 13 organismos de Madreporarum (Tabla II.5.).

Tabla II.5. Media de la longitud total de la concha de las especies y número de organismos del género *Quoyula* capturados en el Golfo de California.

Provincia Golfo de California				
Especie	El Portugués	Isla Espíritu Santo	Punta Pericos	Total
Monodonta	Media de la Longitud total (mm) y (número de organismo)			90
	13.95 (30)	17.78 (30)	16.33 (30)	
Madreporarum	15.30 (13)	20 (30)	15.06 (30)	73
Total	43	60	60	163





El comportamiento de cada una de las variables utilizadas se presenta en el (Anexo II. Exploración de Caracteres Morfológicos). El estudio de las características morfológicas de los morfotipos dentro del Golfo de California mostró que las poblaciones de Madreporarum fueron más grandes que Monodonta (Tabla II.5.).

Para los dos morfotipos, se presentaron las tallas más grandes en la localidad de la Isla. En la zona norte Monodonta fue más pequeña, esta característica se invirtió en el sur para Madreporarum, con excepción de Longitud Opercular donde Madreporarum en Punta Pericos fue más grande que en El Portugués (Anexo II. DESCRIPCIÓN GENERAL).

En el análisis tomando como criterio el agruparlos como especie se encontró que la población procedente de la Isla, fue en general más grande, con la excepción de la longitud de la abertura opercular. Por otro lado los organismos de la zona más norteña fueron en general más pequeños, solo para la longitud de la espira fue esta localidad la segunda más grande en este carácter. Por ultimo Punta Pericos presentó la apertura opercular más grande y una reducción en la espira, siendo las más pequeña entre las localidades, (Tabla II.6.).



Tabla II.6. Media de la longitud total de la concha y número de organismos del género *Quoyula* recolectados en el Golfo de California.

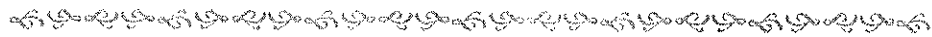
Provincia Corteziana Golfo de California			
Especie	El Portugués	Isla Espíritu Santo	Punta Pericos
	Longitud total en milímetros (número de organismos)		
<i>Q. madreporarum</i>	14.36 (43)	18.90 (60)	15.70 (60)

II.2. ESTRUCTURA DE TALLA

CONSIDERANDO DOS MORFOTIPOS

Los datos de LT se ordenaron en intervalos de 1 mm y se observó que las frecuencias de los dos morfotipos fueron muy similares con pocos organismos muy grandes y muy pequeños, y la gran mayoría en torno a la medias. De igual manera fue evidente, una marcada diferencia en cuanto a las frecuencias de *Monodonta* en las tallas de 13 a 15 mm (Figura 2.19.).

Se observó que los organismos más grandes en el Golfo de California de *Monodonta* fueron de 29.04 mm procedentes de la localidad de Punta Pericos y los más chicos de 7.45 mm originarios de la parte más norte dentro del Golfo. Para *Madreporarum* las frecuencias que se observaron en el Golfo fueron muy similares a *Monodonta*, pero con una media de tamaño mayor (30.13 mm). Los



organismos de *Madreporarum* de mayores tallas se encontraron en la Isla. Al Sur los organismos con tallas en torno a la medias y en la parte norte no se observó una tendencia clara.

Con los resultados obtenidos se pudo apreciar que en la zona norteña las mayores frecuencias estuvieron por debajo de la media (la media determinada para el Golfo de California), la Isla en tallas mayores y la zona sur del Golfo notoriamente menos dispersos agrupados alrededor de la media. Es importante resaltar que en los dos morfotipos la población de la Isla presentó los organismos más grandes.

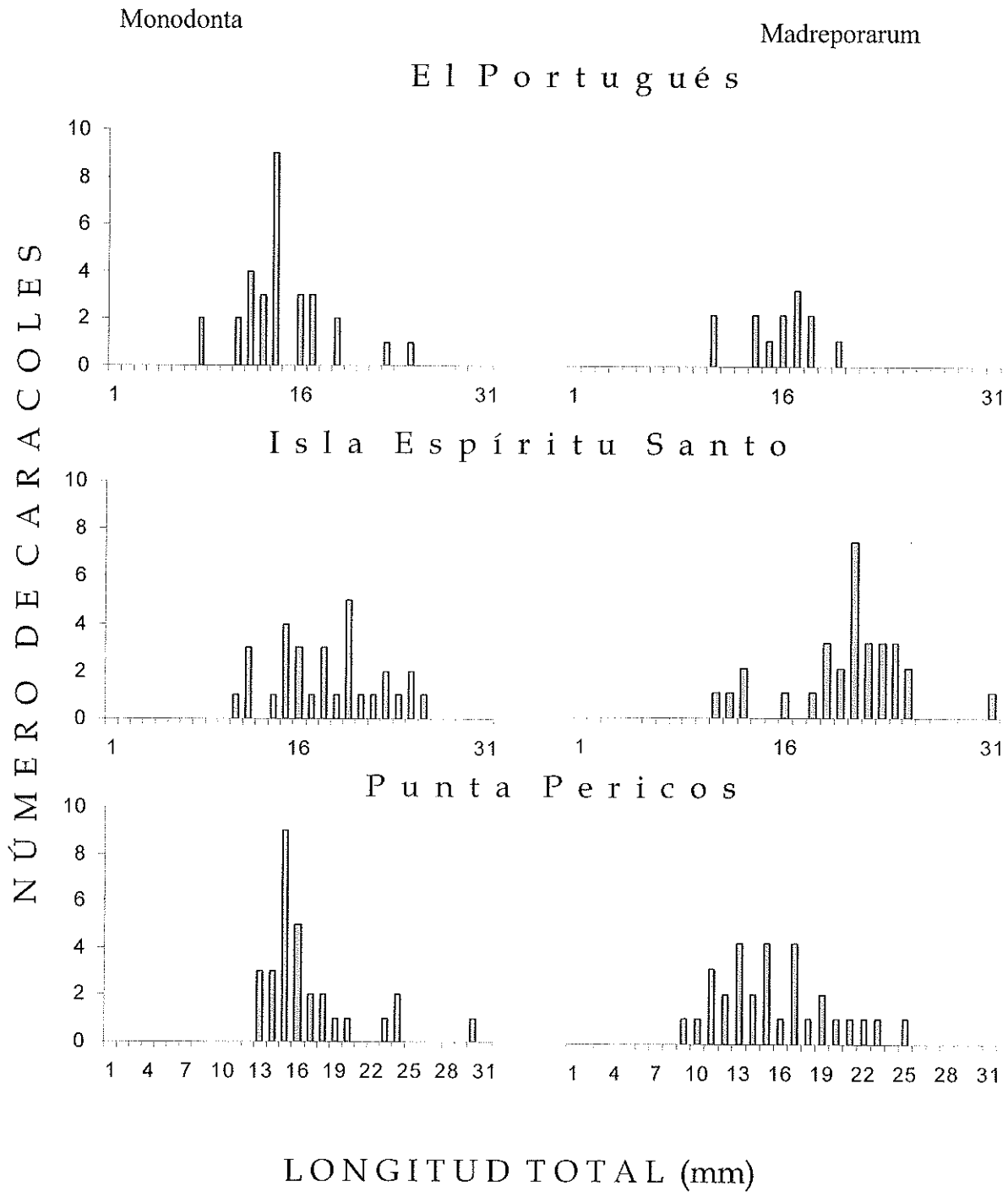
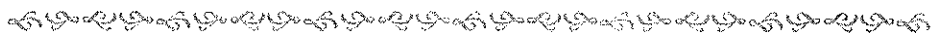


Figura 2.19. Estructura de tallas de los morfotipos Monodonta y Madreporarum, en tres localidades del Golfo de California.



CONSIDERANDO A LOS ORGANISMOS COMO ESPECIE

Al realizar la misma exploración pero considerando a los organismos como especie, tenemos que en general la estructura de tallas no sufrió cambios considerables, solo se aumentan las frecuencias de cada talla (Figura 2.20.). Las mayores tallas se presentaron en la Isla Espíritu Santo (hasta 30.13 mm), pero con baja frecuencia, mientras que en la parte Sur y Norte las mayores frecuencias se presentaron en las tallas más pequeñas (menores a 16 mm). Este análisis (como una especie) tenemos que presentan una distribución de la frecuencia de tallas que asemejan una curva normal.

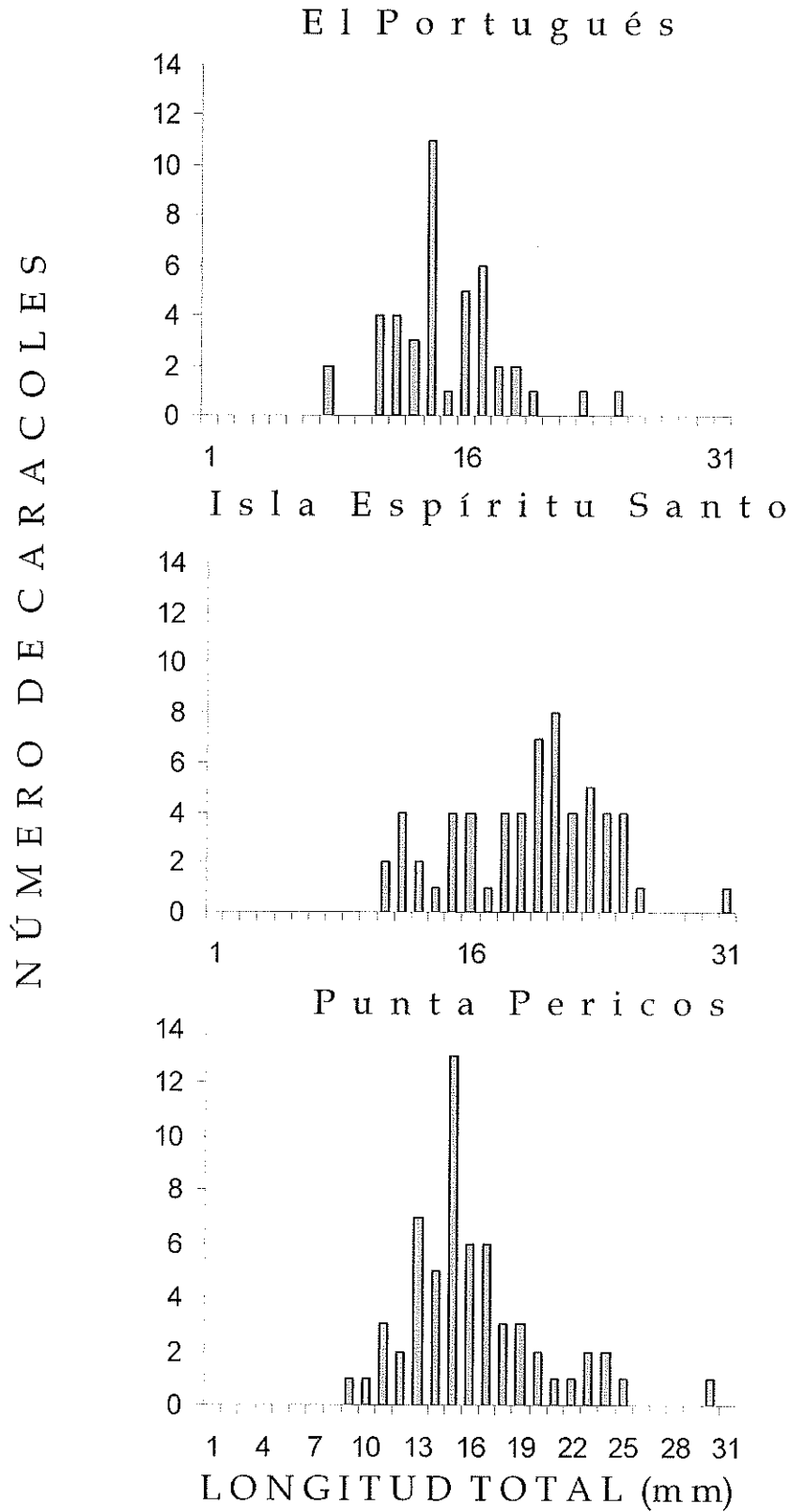


Figura 2.20. Estructura de talla de la longitud total de la concha de *Q. madreporarum* en el Golfo de California.

II.3. PROPORCIÓN DE JUVENILES Y ADULTOS CONSIDERANDO DOS MORFOTIPOS

Las proporciones dentro del Golfo para *Monodonta* fueron en su mayoría juveniles, solo en la Isla la proporción cambió, presentando organismos más grandes. Para la otra especie la situación fue similar. En Punta Pericos en los dos morfotipos las proporciones fueron muy similares (Figura 2.21).

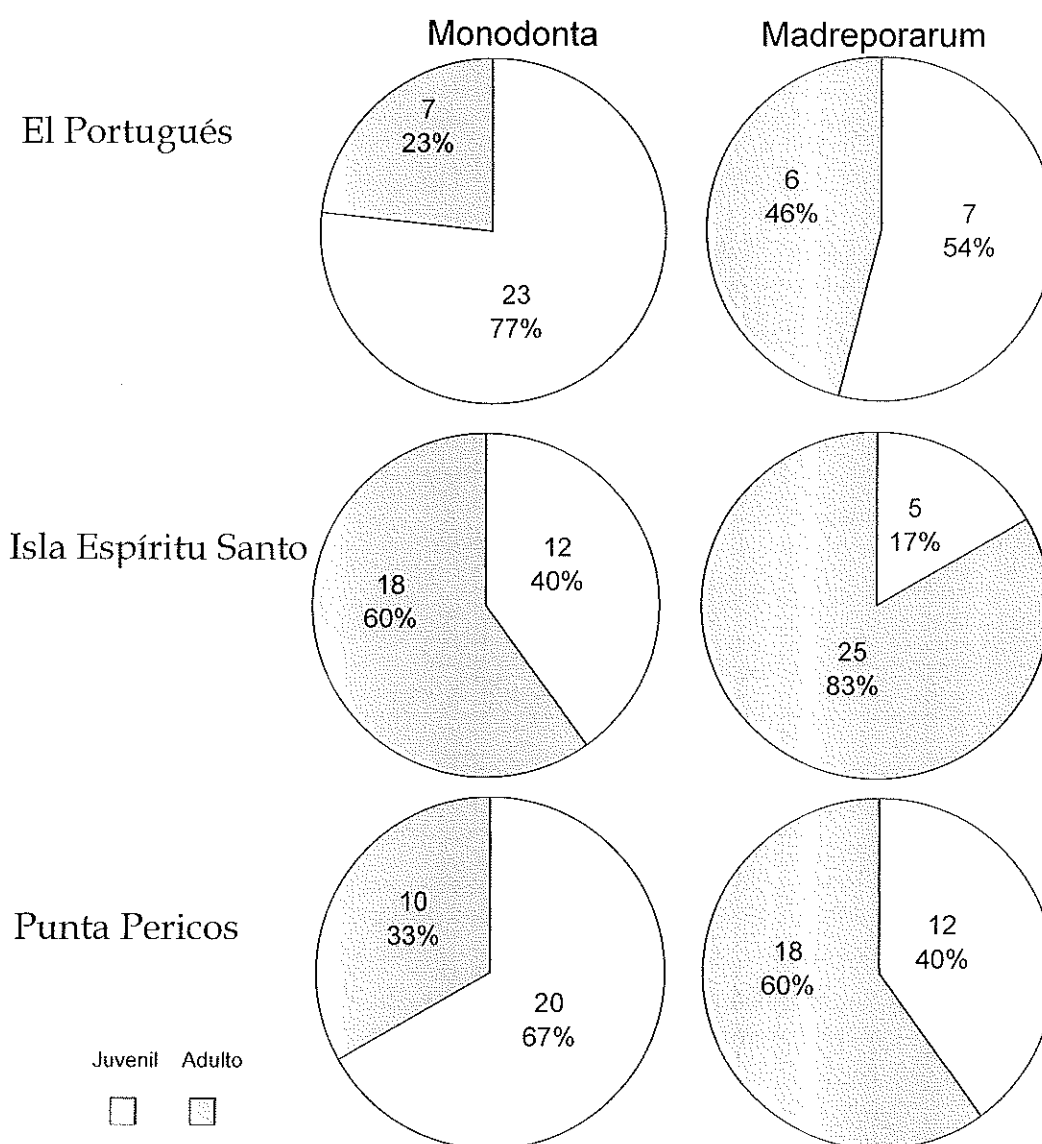


Figura 2.21. Distribución de juveniles y adultos en los morfotipos del género *Quoyula* en el Golfo de California.

CONSIDERANDO A LOS ORGANISMOS COMO UNA ESPECIE

Como especie se comportan de la misma manera que separadas, la mayoría de organismos en etapa juvenil y la población de la Isla marcando una excepción al contar con el número más grande de organismos adultos. El número de organismos en la poblaciones del Norte y del Sur, dentro del Golfo, fueron similares y por consiguiente las proporciones (Figura 2.22.).

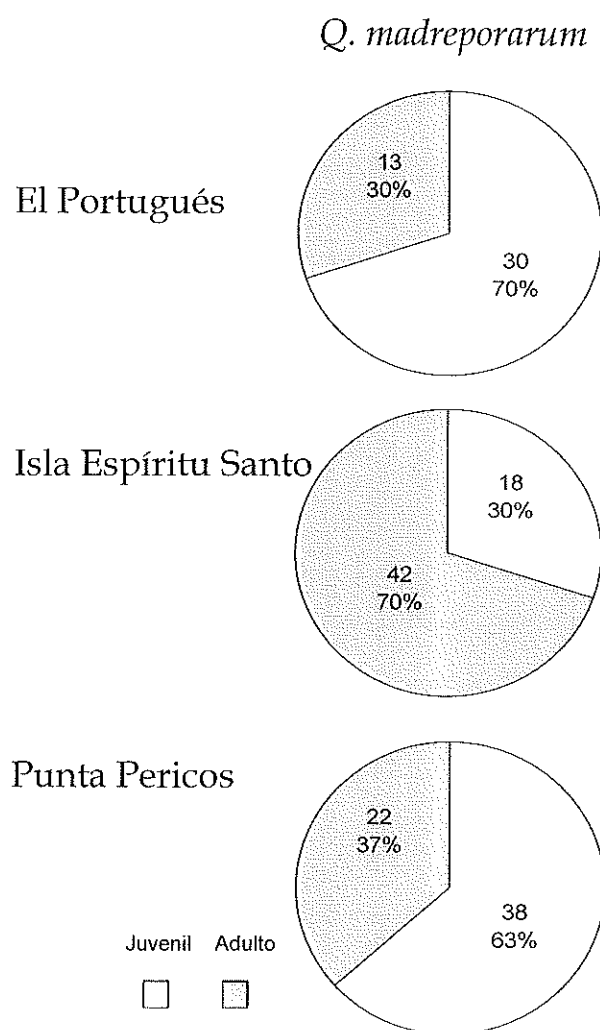


Figura 2.22. Distribución de juveniles y adultos en el Golfo de California, considerando a los organismos como una especie.



II.4. EXPLORACIÓN DE CARACTERES MORFOLÓGICOS

CONSIDERANDO LOS DOS MORFOTIPOS UTILIZANDO 7 CARACTERES DE LA CONCHA

Los grupos formados por las características de la concha en los dos morfotipos, analizando 7 variables incluidas el peso, tenemos que produjeron agrupamientos apreciablemente similares. Por un lado las correlaciones de las características morfológicas de Monodonta fueron iguales en las distintas localidades, variando las distancias que las unen. Se encontró una mayor relación entre la LT con la LO, AT, AO y P, y relacionadas en menor razón la LLO y LE con el resto de las características de la concha (Figura 2.23.).

Por otro lado para Madreporarum se muestra un patrón similar al de Monodonta, pero en El Portugués, sitio con el número de muestra diferente, las relaciones entre los caracteres morfológicos cambiaron.

Se encontró una relación más clara entre las características de la concha y consistente entre localidades para Monodonta (Anexo II Exploración de Caracteres Morfológicos). Por otro lado Madreporarum, cambió la agrupación de los caracteres morfológicos, pero se mantuvieron las relaciones de grupos cercanos y los que se separan como LE, LLO y P fueron los mismos.

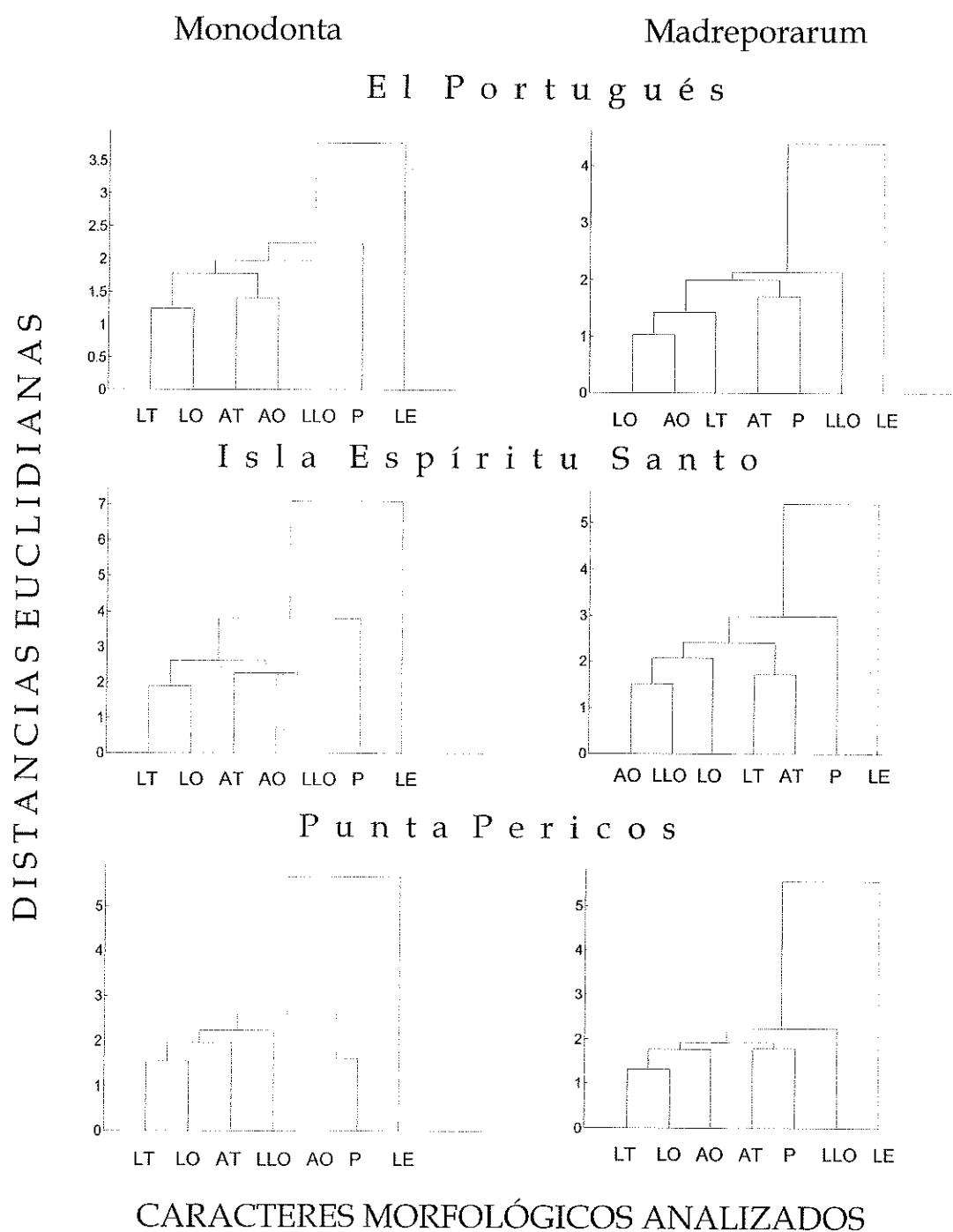


Figura 2.23. Relación entre 7 caracteres de la concha analizados de *Monodonta* y *Madreporarum*, en la provincia biogeográfica Corteziana; LT= longitud total; LE= longitud de la espira; AT= ancho total; LO= longitud de la apertura opercular; AO= ancho de la apertura opercular; LLO= longitud del labio al borde del opérculo; las longitudes están en milímetros; P= peso húmedo (gramos).

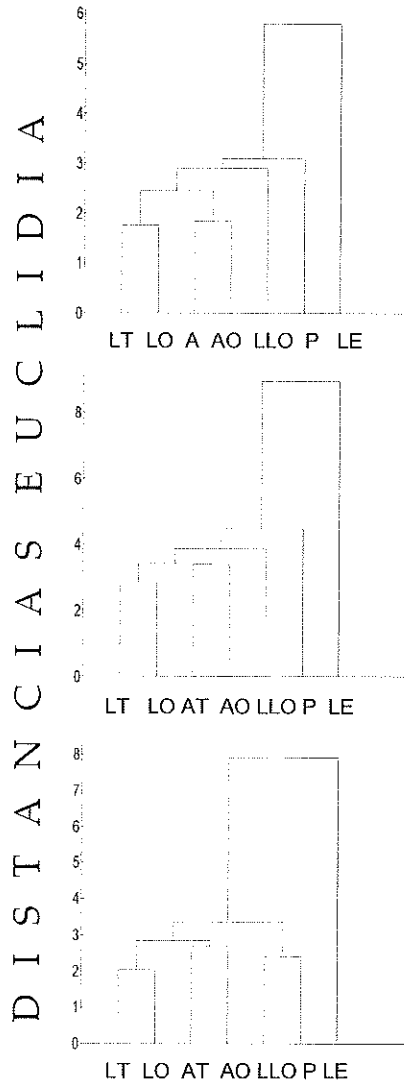
CONSIDERANDO A LOS ORGANISMOS COMO UNA ESPECIE ANALIZANDO 7 CARACTERES

En esta parte se puede notar que los caracteres morfológicos de las dos localidades norteñas se comportan de la misma manera, difiriendo un poco la zona sureña (Figura 2.24.).

El Portugués

Isla Espíritu Santo

Punta Pericos



CARACTERES MORFOLÓGICOS

Figura 2.24. Relación entre 7 caracteres de la concha de *Q. madreporarum*, en las localidades de la provincia biogeográfica Corteziana; LT= longitud total; LE= longitud de la espira; AT= ancho total; LO= longitud de la apertura opercular; AO= ancho de la apertura opercular; LLO= longitud del labio al borde del opérculo; las longitudes esta en milímetros; P= peso húmedo (gramos).

ANALIZANDO EN LOS DOS MORFOTIPOS CON 4 VARIABLES

El análisis con cuatro caracteres morfológicos arrojó la formación de dos grupos para Monodonta, mientras que para Madreporarum los grupos fueron similares en las dos localidades del norte del Golfo y en la parte sur las relaciones de las variables se invirtieron (Figura 2.25.).

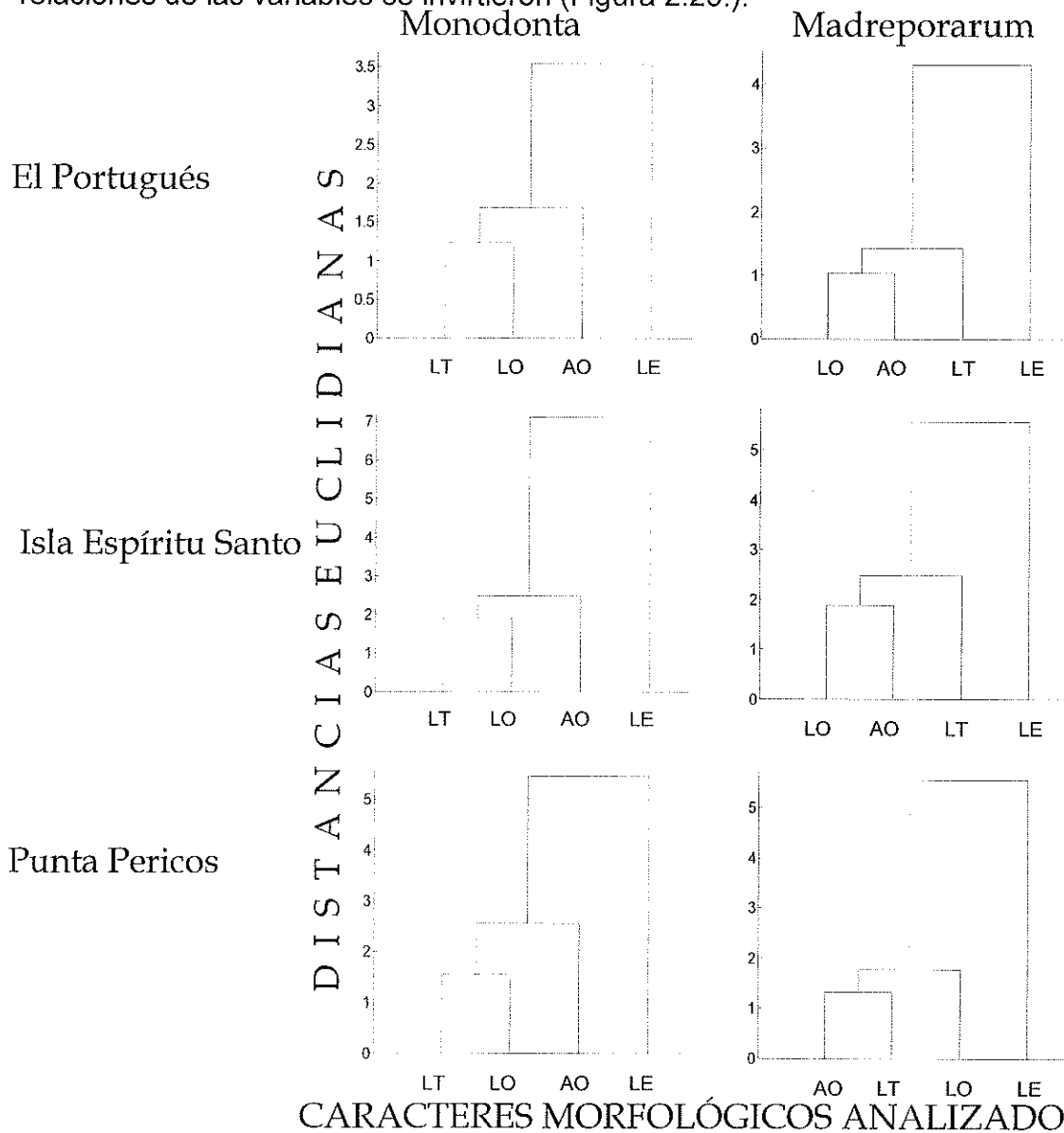
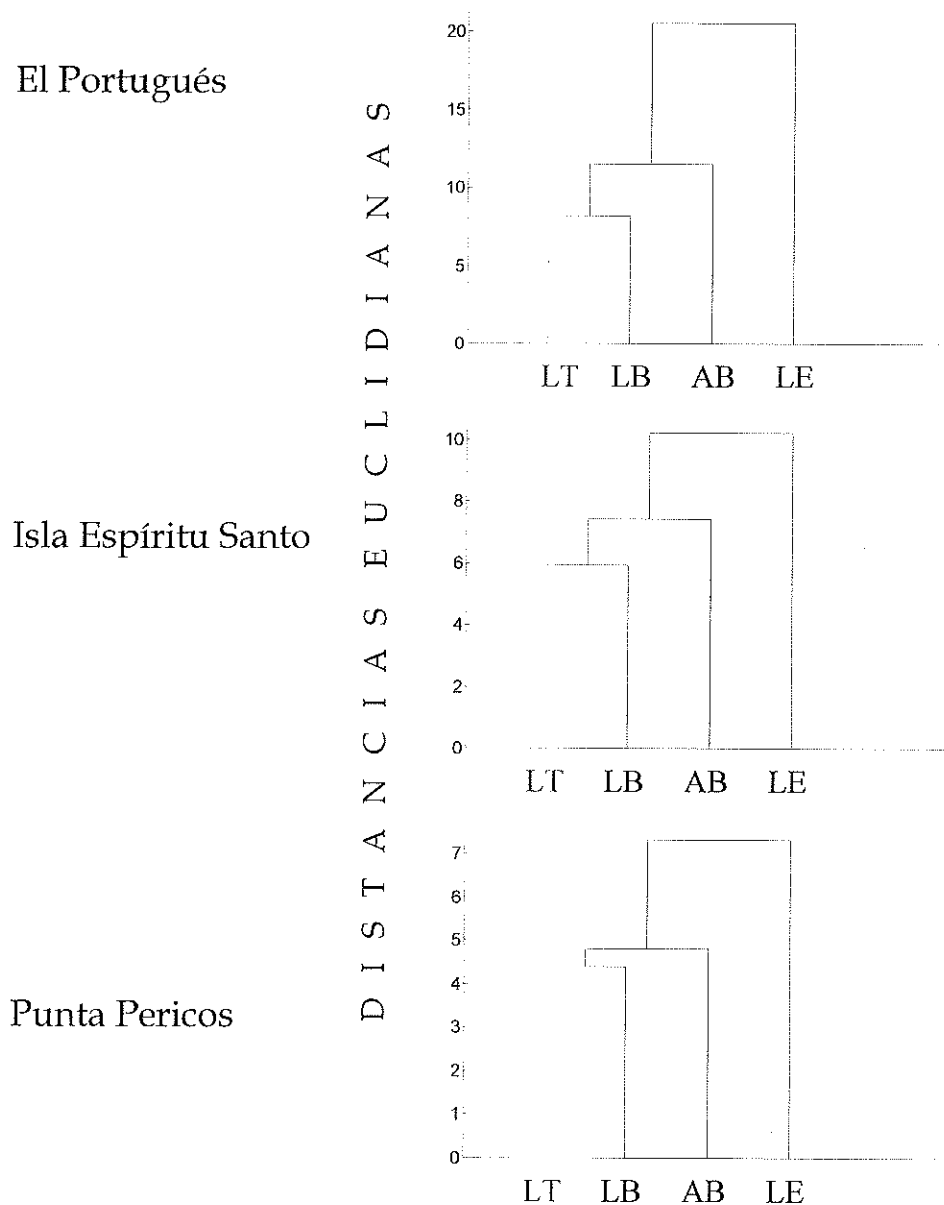


Figura 2.25 Relación entre 4 caracteres de la concha de Monodonta y Madreporarum, en la provincia biogeográfica Corteziana; LT= longitud total; LE= longitud de la espira; AT= ancho total; LO= longitud de la apertura opercular; AO= ancho de la apertura opercular; LLO= longitud del labio al borde del opérculo; las longitudes esta en milímetros.

CONSIDERANDO LOS ORGANISMOS COMO UNA ESPECIE Y ANALIZANDO 4 VARIABLES

Al juntar los morfotipos se reforzaron las relaciones existentes entre las variables, siendo constantes los grupos en las tres localidades (Figura 2.26.).



CARACTERES MORFOLÓGICOS ANALIZADOS

Figura 2.26. Relación entre 4 caracteres de la concha analizadas de *Q. madreporarum*, en el Golfo de California. LT= longitud total; LE= longitud de la esira; LO= longitud de la apertura opercular; AO= ancho de la apertura opercular.

II.5. ANÁLISIS DE LA LONGITUD TOTAL

Al comparar la longitud total en los dos morfotipos, para las tres poblaciones los resultados fueron similares, no hay diferencias entre los morfotipos. El Portugués ($F_{1-41} = 1.51$; $P = 0.2263$), Isla Espíritu Santo ($F_{1-58} = 4.26$; $P = 0.0436$) y Punta Pericos ($F_{1-58} = 1.55$; $P = 0.2182$; Tabla II.7. y Figura 2.27.).

Tabla II.7. Comparación de los morfotipos del género *Quoyula* en las poblaciones del Golfo de California. Se presenta la media poblacional y entre paréntesis el error estándar. =/≠.- Resultado del estadístico (Iguales / Diferentes).

Longitud Total (mm)				
Especie	Provincia Corteziana			
	El Portugués	Isla Espíritu Santo	Punta Pericos	
Monodonta	13.9565 (0.6035)	17.7843 (0.7619)	16.3373 (0.7202)	
Vs	=	=	=	
Madreporarum	15.305 (0.9161)	20.0078 (0.7619)	15.0694 (0.7202)	

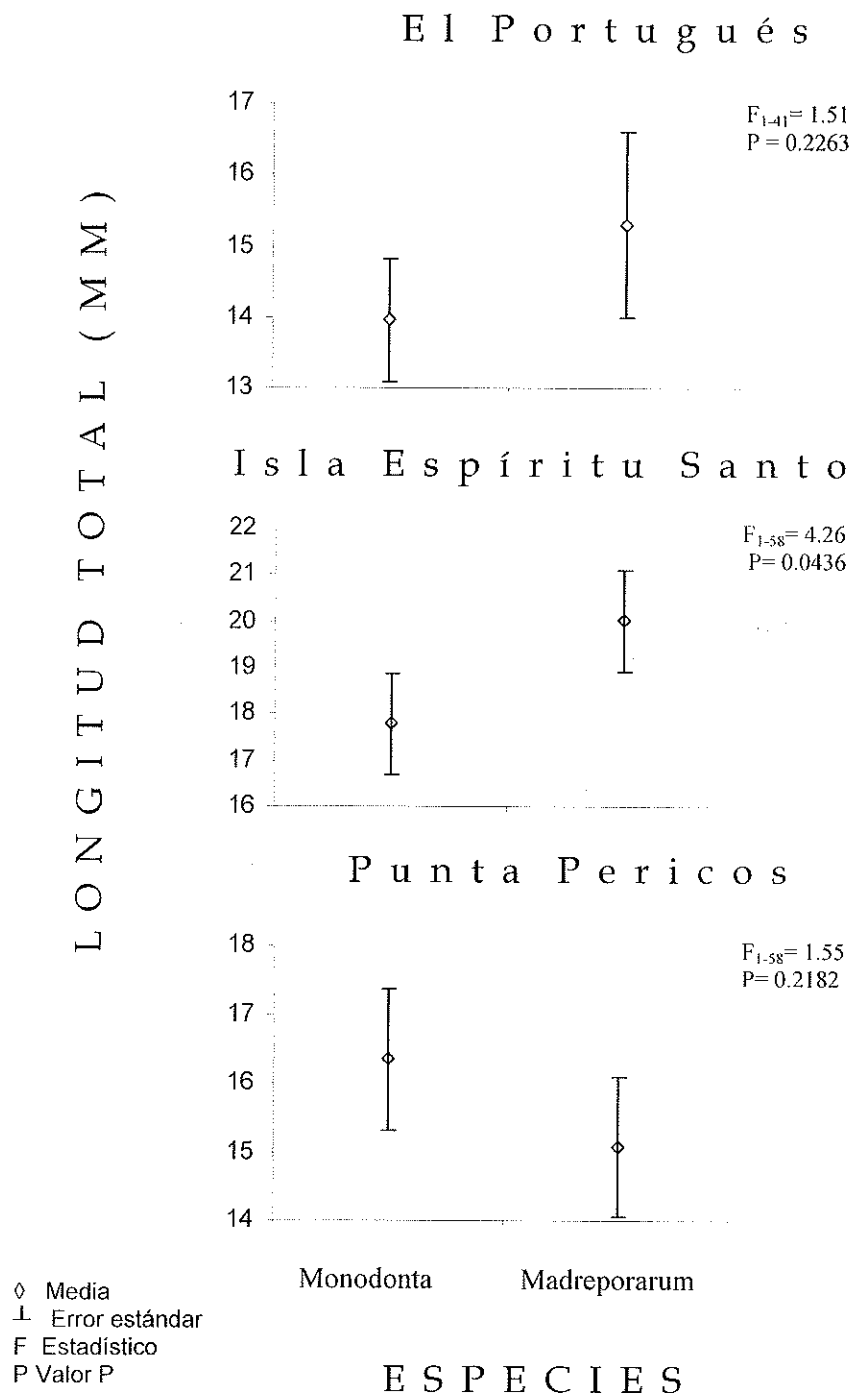


Figura 2.27. Comparación de la longitud total entre Monodonta y Madreporarum dentro del Golfo de California.

Por otro lado la comparación entre las localidades para los morfotipos fueron diferentes. Para *Monodonta* la diferencia la marcó El Portugués que resultó con las tallas más pequeñas (13.9 mm), mientras que en Punta Pericos e Isla Espíritu Santo las medias de la longitud total resultaron iguales (16.3 mm y 17.7 mm, respectivamente; $F_{2-87} = 7.48$; $P = 0.0010$). Para *Madreporarum* la diferencia en la longitud total se presentó en Isla Espíritu Santo, con una longitud media de 20 mm, mientras que las dos poblaciones restantes la media fue de 15 mm ($F_{2-70} = 13.88$; $P = 0.0000$; Figura 2.28.). Como una especie presentó la misma tendencia (Tabla II.8.).

Tabla II.8. Comparación entre localidades por morfo así como considerando a los organismo del género *Quoyula* como especie dentro del Golfo de California. Se presenta la media poblacional y entre paréntesis el Error Estándar. =/≠.- Resultado del estadístico (Iguales / Diferentes).

Provincia Corteziana				
Longitud Total (mm)				
Especie	El Portugués	vs Isla Espíritu Santo	vs Punta Pericos	
Monodonta	13.9565 (0.6035)	17.7843 (0.7619)	16.3373 (0.7202)	≠
Madreporarum	15.305 (0.9161)	20.0078 (0.7619)	15.0694 (0.7202)	≠
Como una especie	14.3642 (0.5998)	18.8961 (0.5078)	15.7033 (0.5078)	≠

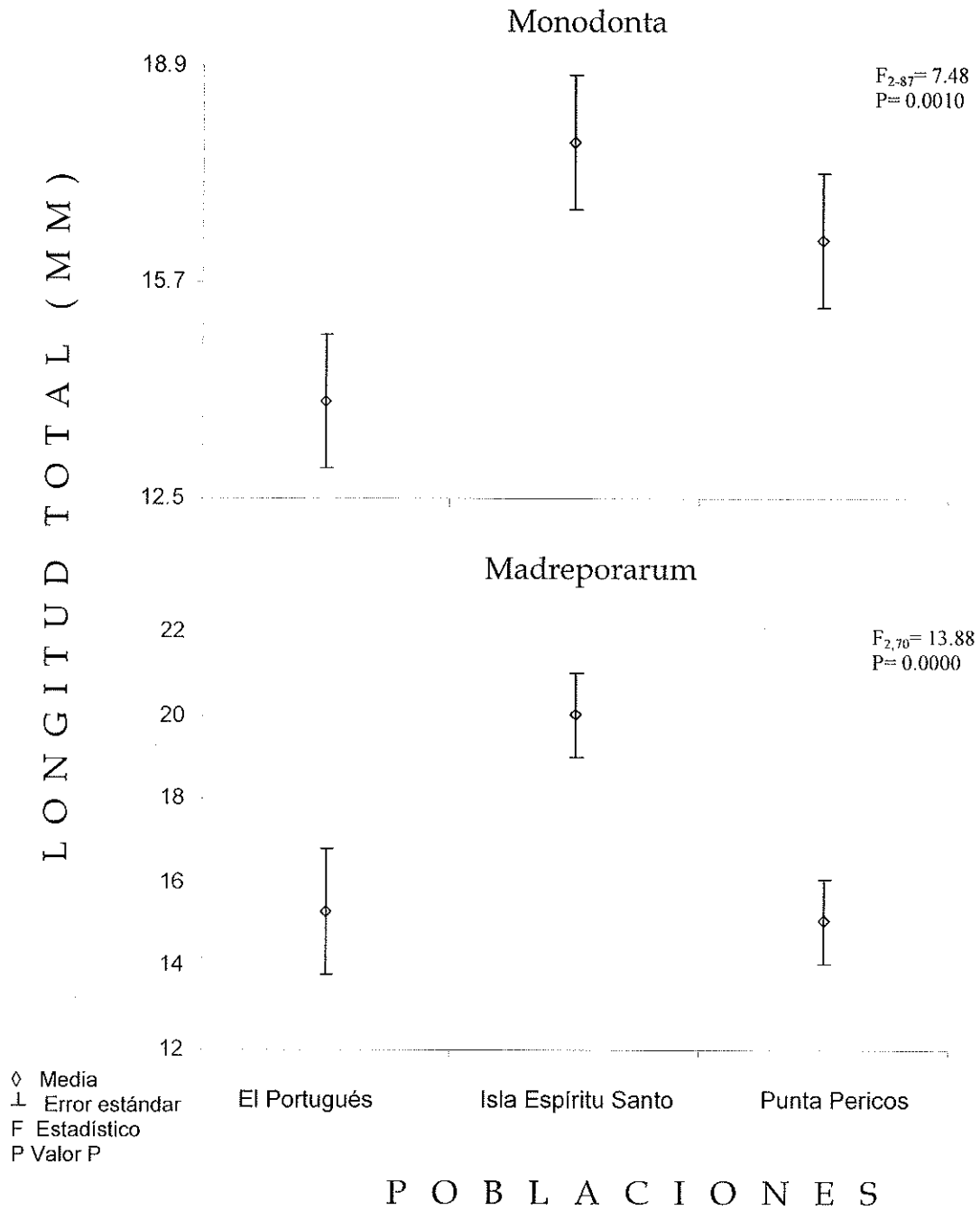


Figura 2.28. Comparación de la longitud total entre localidades dentro del Golfo de California, en las de los dos morfotipos del género *Quoyula*.

II.6. ANÁLISIS DEL PESO HUMEDO

La comparación del peso entre los morfotipos en cada una de las localidades resultó similar en los tres casos (Tabla II.9), El Portugués ($F_{1-41}=0.31$; $P=0.5840$), Isla Espíritu Santo ($F_{1-58}=1.17$; $P=0.2845$), Punta Pericos ($F_{1-58}=2.14$; $P=0.1492$), no se encontraron diferencias significativas entre los dos morfotipos. Los mayores pesos fueron en Isla Espíritu Santo y los menores se registraron en Madreporarum de Punta Perico y Monodonta en El Portugués (Figura 2.29).

Tabla II.9. Comparación de los morfod del género *Quoyula* en las poblaciones del Golfo de California. Entre morfotipos . Se presenta la media poblacional del peso y entre paréntesis el Error Estándar. =/≠.- Resultado del estadístico (Iguales / Diferentes).

Peso (gm)				
Especie	Provincia Corteciana			
	El Portugués	Isla Espíritu Santo	Punta Pericos	
Monodonta	0.5684 (0.0639)	1.1335 (0.1285)	0.7340 (0.1030)	
Vs	=	=	=	
Madreporarum	0.6336 (0.0971)	1.3299 (0.1285)	0.5210 (0.1030)	

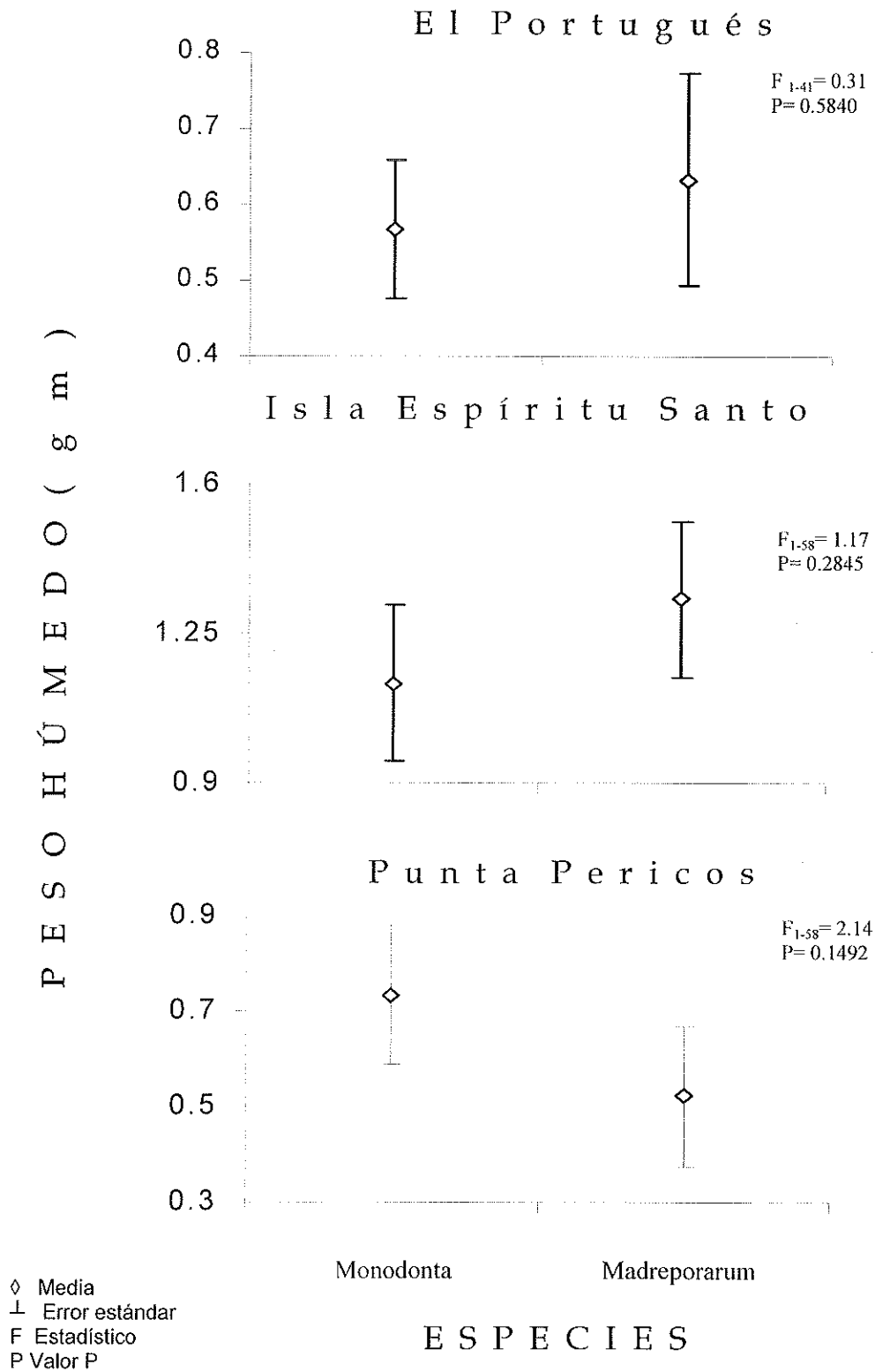


Figura 2.29. Comparación del peso humedo entre los morfotipos del género *Quoyula*, dentro del Golfo de California.

Por otro lado la comparación de las localidades resultó diferente, para Monodonta ($F_{2-87} = 6.91$; $P = 0.0016$) y Madreporarum ($F_{2-70} = 18.41$; $P = 0.0000$; Tabla II.10). Las diferencias se dieron en la población de Isla Espíritu Santo, las otras dos poblaciones fueron iguales y se encontraron pesos menores (Figura 2.30).

Tabla II.10. Comparación de los morfotipos y considerando a los organismo del género *Quoyula* como especie entre las localidades del Golfo de California. Se presenta la media poblacional del peso húmedo y entre paréntesis el Error Estándar. =/≠.- Resultado del estadístico (Iguales / Diferentes).

Peso Húmedo (gm)				
Especie	Provincia Corteziana			
	El Portugués	Vs Isla	Vs Punta Pericos	
Monodonta	0.5684	1.1335	0.7340	≠
	(0.0639)	(0.1285)	(0.1030)	
Madreporarum	0.6336	1.3299	0.5210	≠
	(0.0971)	(0.1285)	(0.1030)	
Como una especie	0.5881	1.2317	0.6275	≠
	(0.0882)	(0.7468)	(0.7468)	

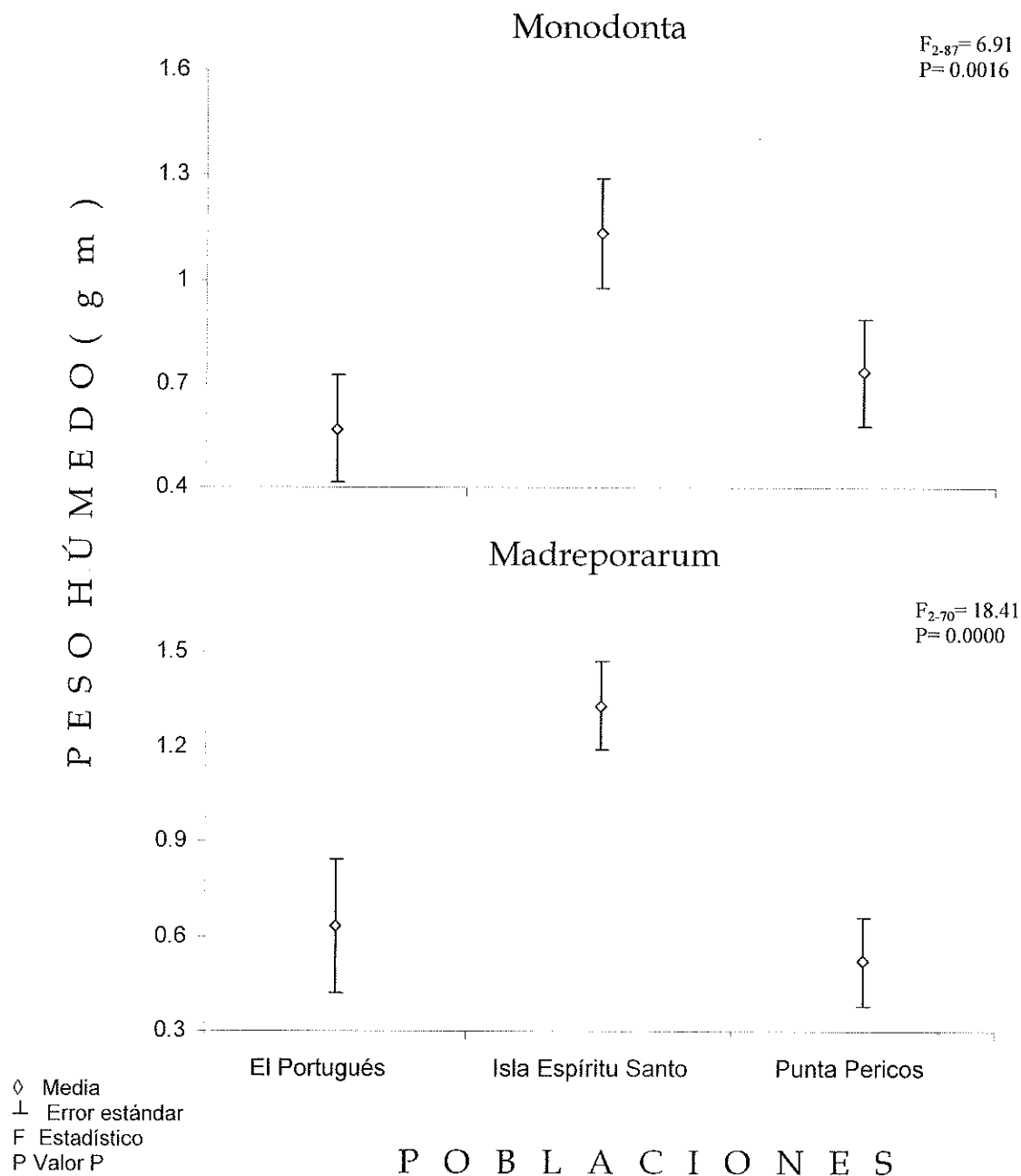


Figura 2.30. Comparación del peso humedo entre las localidades dentro del Golfo de California, en los dos morfotipos del género *Quoyula*.

ANÁLISIS DE LA LONGITUD Y PESO COMO ESPECIE

La longitud total y peso de las tres poblaciones del Golfo de California se comportaron de la misma manera, resultando diferentes entre las localidades (Tabla II.11). La longitud total fue diferente en la Isla Espíritu Santo, mientras que las otras dos poblaciones se mantuvieron iguales ($F_{2-160} = 18.70$; $P = 0.0000$). El peso resultó similar y los organismos más pesados se presentaron en la Isla y las otras dos poblaciones presentaron pesos menores ($F_{2-160} = 21.87$; $P = 0.0000$; Figura 2.31.).

Tabla II.11. Comparación de la longitud total y del peso húmedo dentro del Golfo de California considerando a los organismos del género *Quoyula* como especie. Se presenta la media poblacional del peso húmedo y entre paréntesis el Error Estándar. =/≠.- Resultado del estadístico (Iguales / Diferentes).

Peso Húmedo (gm)					
Como Especie	Provincia Corteziana				
	El Portugués		Isla Espíritu Santo		Punta Pericos
Longitud Total (mm)	14.3642 (0.5998)		18.8961 (0.5078)		15.7033 (0.5078) ≠
Peso húmedo (gm)	0.5881 (0.0882)		1.2317 (0.7468)		0.6275 (0.7468) ≠

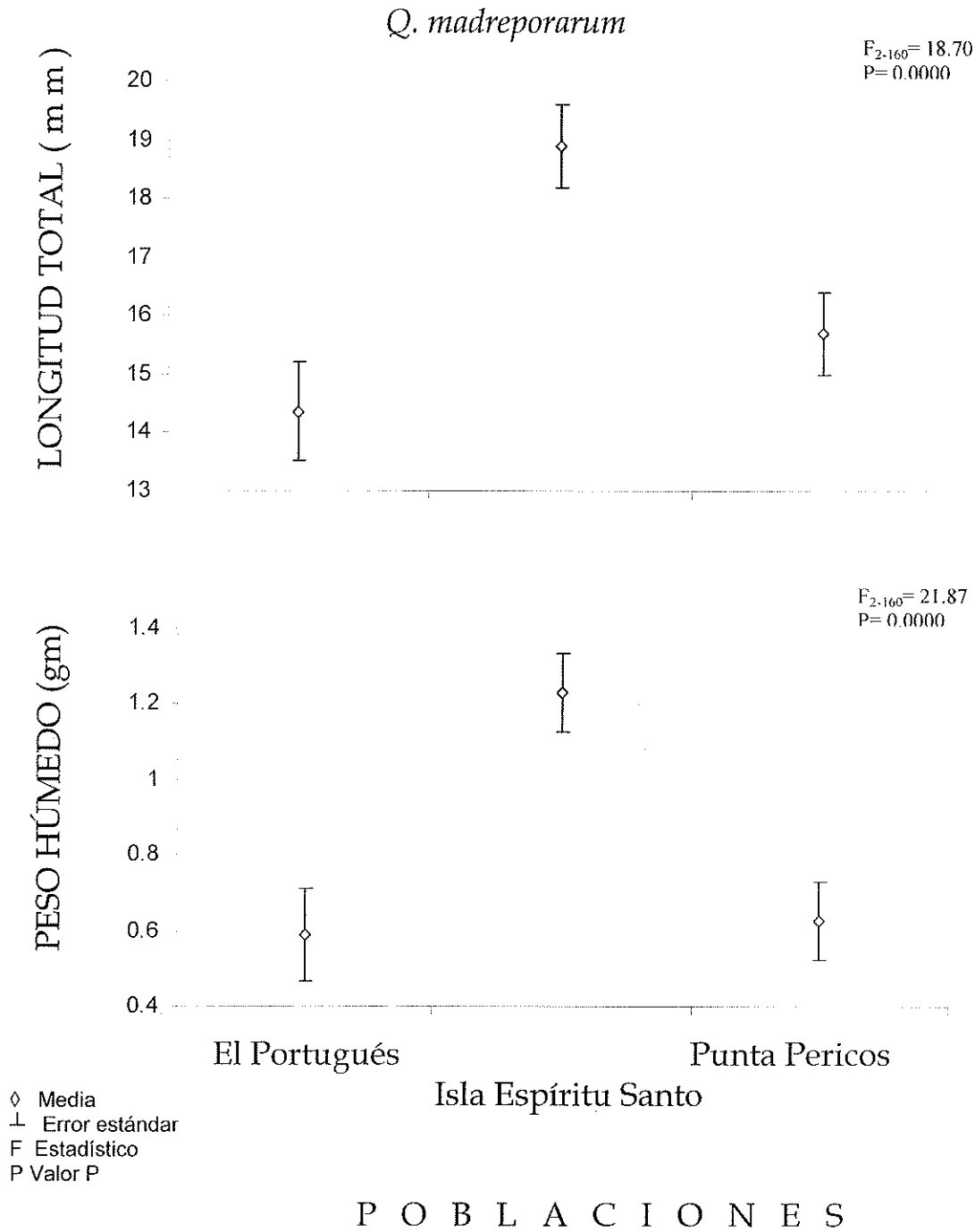
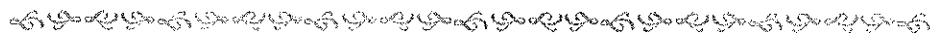


Figura 2.31. Comparación de longitud total y peso húmedo entre las localidades dentro del Golfo de California considerando a los organismos del género *Quoyula* como especie.



III. ANÁLISIS MULTIVARIADO

III.1. COMPARACIÓN ENTRE MORFOTIPOS

Todos los datos mostraron una distribución normal multivariada y con homogeneidad de varianza (Anexo II. Preceptos estadísticos). Es importante señalar que Madreporarum que provenía de El Portugués, no cumplió con el criterio de normalidad, pero se asumió tomando en cuenta la clara señal del resto de las poblaciones.

La comparación de los morfotipos dentro de las localidades mostró que los caracteres morfológicos de la concha fueron similares tanto en las diferentes provincias biogeográficas como dentro del Golfo de California.

Por otro lado a partir de los datos reales y las proporciones, se encontró que dentro del Golfo siguen el mismo comportamiento y no existieron diferencias entre los morfotipos, pero en las provincias biogeográficas Corteziana y Panámica si la hubo.

Al comparar los morfotipos dentro del Pacífico mexicano, sin importar la población de la que provenían, los resultados fueron iguales; no hubo diferencias en los morfotipos dentro del Golfo y en las distintas provincias biogeográficas solo se encontraron diferencias con respecto al tamaño (Tablas 3.12, Anexo II).

Dentro del Golfo de California los resultados fueron iguales con los distintos tipos de datos. De igual manera que en la provincia biogeográfica Mexicana.



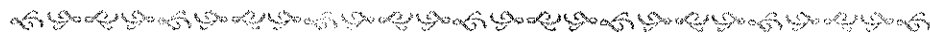
Tabla 3.12. Comparación entre morfotipos en las tres poblaciones de las provincias biogeográficas del Pacífico mexicano y en tres poblaciones dentro del Golfo de California, así como el análisis general del Pacífico mexicano y del Golfo de California. Est= Matriz de datos estandarizados a partir de la desviación estándar; Rea= Matriz de datos con magnitudes en milímetros (mm); Pro= Matriz de datos proporcionales a partir de la longitud total; N= Número de organismos; =/≠ esto corresponde a el resultado de estadístico (Iguales / Diferentes); 1.000= Valor P.

T² de HOTELLING

Monodonta		Vs			Madreporarum	
	n	Est.	Rea.	Pro.	n	
Total						
Corteziana	567	= 1.0000	≠ 0.0000	≠ 0.0044	127	694
Mexicana	141	= 1.0000	= 0.0804	= 0.1800	41	182
Panámica	56	= 1.0000	≠ 0.0000	≠ 0.0383	25	81

Portugués	30	= 1.0000	= 0.4954	= 0.8534	13	43
Isla	30	= 1.0000	= 0.1809	= 0.1359	30	60
Pericos	30	= 1.0000	= 0.8198	= 0.9988	30	60

Pacífico	856	= 1.0000	≠ 0.0000	≠ 0.0027	102
Golfo	90	= 1.0000	= 0.3684	= 0.3068	73



III.2. COMPARACIÓN ENTRE LOCALIDADES

En este apartado los resultados fueron similares en los dos morfotipos. Las características morfológicas de la concha, comparativamente no variaron en las tres provincias biogeográficas (Tablas 3.13). Pero de manera descriptiva existieron diferencias en los datos reales y las proporciones de la morfología de la concha en las tres provincias. Dentro de la Provincia Corteziana los resultados fueron iguales.

Tabla 3.13. Análisis de varianza de una vía entre las provincias biogeográficas del Pacífico mexicano en los morfotipos del género *Quoyula*. Est= Matriz de datos estandarizados a partir de la desviación estándar; Rea= Matriz de datos con magnitudes en milímetros (mm); Pro= Matriz de datos proporcionales a partir de la longitud total; N= Número de organismos; =/≠ esto corresponde a el resultado de estadístico (Iguales / Diferentes); 1.000= Valor P.

Análisis de Varianza Multivariado									

Monodonta

PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS

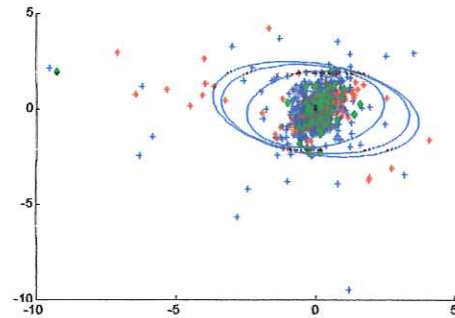
Para esta especie en el Pacífico mexicano se presentó una clara separación en la morfología de la concha de cada provincia biogeográfica (Tabla 3.14.). Pero comparativamente no presentó una diferencia entre las provincias.

Tabla 3.14. Análisis de varianza entre las provincias biogeográficas del Pacífico mexicano de Monodonta, a partir de las distancias de Mahalanobis. Est= Matriz de datos estandarizados a partir de la desviación estándar; Rea= Matriz de datos con magnitudes en milímetros (mm); Pro= Matriz de datos proporcionales a partir de la longitud total; N= Número de organismos; =/≠ esto corresponde a el resultado de estadístico (Iguales / Diferentes); 1.000= Valor P.

Análisis de varianza multivariado Distancias de mahalanobis Monodonta			
Población	Tipo de datos		
	Est.	Real.	Prop.
Corteziana vs Mexicana	= 1.0000	≠ 0.0000	≠ 0.0000
Corteziana vs Panámica	= 1.0000	≠ 0.0000	≠ 0.0000
Mexicana vs Panámica	= 1.0000	≠ 0.0000	≠ 0.0000
% Clasificación	76.98	91.35	88.66
N	856		

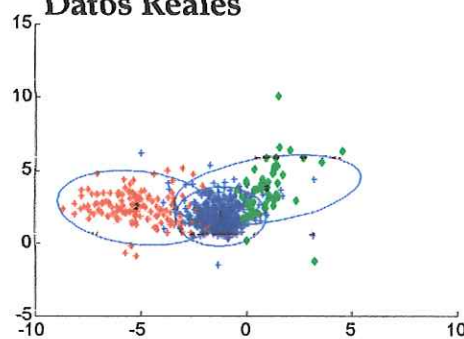
S
E
G
U
N
D
A

Datos Estandarizados



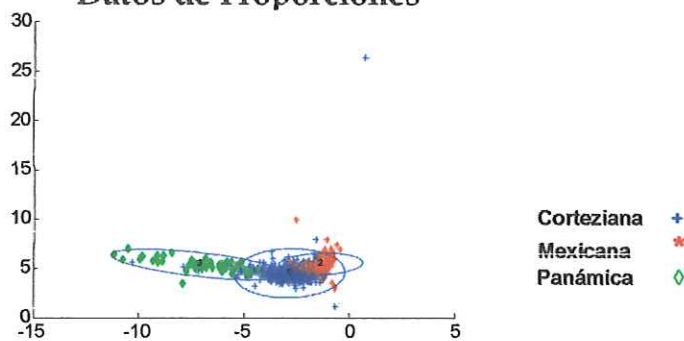
F
U
N
C
I
Ó
N

Datos Reales



C
A
N
O
N
I
C
A

Datos de Proporciones



PRIMERA FUCIÓN CANONICA

Figura 3.32. Análisis discriminante de Monodonta en las tres provincias biogeográficas del Pacífico mexicano.



GOLFO DE CALIFORNIA

Comparativamente la especie Monodonta, en las tres localidades del Golfo resultaron iguales. En las muestras del Golfo, se vieron marcadas diferencias entre las tres provincias (Tabla. II.5.), los organismos más grandes se encontraron en la Isla y los más pequeños en El Portugués.

Es interesante recalcar que los extremos (EL Portugués y Punta pericos) resultaron diferentes entre si pero iguales con respecto a la localidad situada en medio de los dos (Isla Espíritu Santo). Estas diferencias se encontraron en relación a las proporciones de los caracteres de la concha con respecto a la longitud total de los organismos (Tabla II.5).

Tabla 3.15. Análisis de varianza multivariado, a partir de las distancias de Mahalanobis, de Monodonta en el Golfo de California. Est= Matriz de datos estandarizados a partir de la desviación estándar; Rea= Matriz de datos con magnitudes en milímetros (mm); Pro= Matriz de datos proporcionales a partir de la longitud total; N = Número de organismos; =/≠ esto corresponde a el resultado de estadístico (Iguales / Diferentes); 1.000= Valor P.

Distancias de Mahalanobis Monodonta			
Población	Tipo de datos		
	Est	Real	Prop
Portugués vs Isla	= 1.0000	≠ 0.0027	= 0.8035
Portugués vs Punta Pericos	= 1.0000	≠ 0.0179	≠ 0.0089
Isla vs Punta Pericos	= 1.0000	≠ 0.0367	= 0.0645
% Clasificación	32.22	57.77	52.22
N	90	90	90



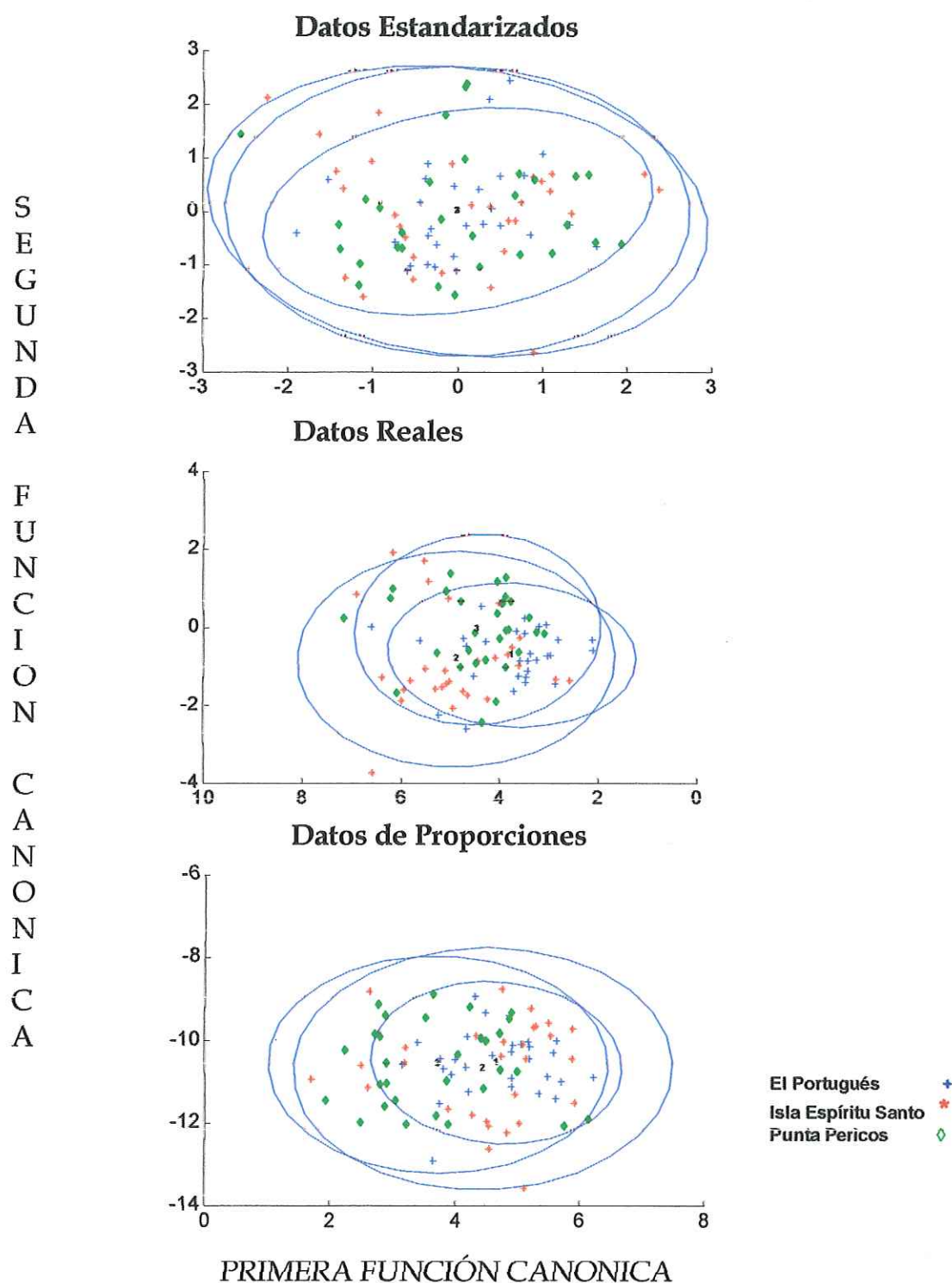


Figura 3.33. Análisis discriminante de Monodonta en las tres localidades del Golfo de California.

Madreporarum

PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS

Madreporarum presentó diferencias morfológicas en las tres provincias biogeográficas, con respecto al tamaño. De igual manera lo presentaron las proporciones de las características de la concha con respecto a la longitud total (Tabla 3.16.).

Por otro lado las provincias biogeográficas resultaron iguales, esto es, no existieron diferencias estadísticamente significativas en las características morfológicas de la concha (Figura 3.34).

Tabla 3.16. Análisis de varianza multivariado, a partir de las distancias de Mahalanobis, de Madreporarum en el Pacífico Mexicano. Est= Matriz de datos estandarizados a partir de la desviación estándar; Rea= Matriz de datos con magnitudes en milímetros (mm); Pro= Matriz de datos proporcionales a partir de la longitud total; N = Número de organismos; =/≠ esto corresponde a el resultado de estadístico (Iguales / Diferentes); 1.000= Valor P.

Análisis de Varianza Multivariado Madreporarum			
Población	Tipo de datos		
	Est	Real	Prop
Golfo vs Jalisco	= 1.0000	≠ 0.0000	≠ 0.0000
Golfo vs Oaxaca	= 1.0000	≠ 0.0000	≠ 0.0001
Jalisco vs Oaxaca	= 1.0000	≠ 0.0000	≠ 0.0000
% Clasificación	40.19	98.03	85.14
N	102		

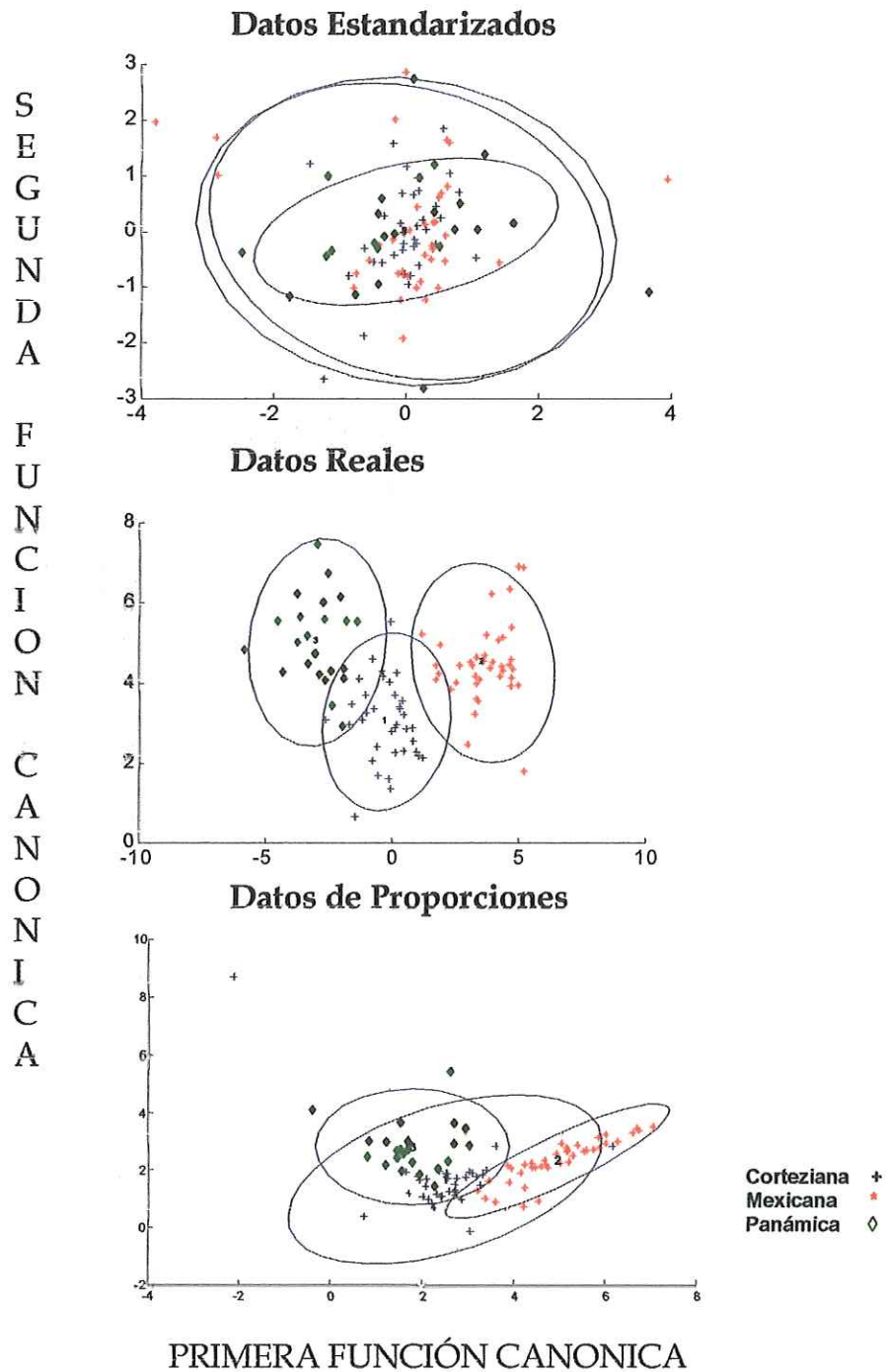


Figura 3.34. Análisis discriminante de Madreporarum en las tres provincias biogeográficas del Pacífico mexicano.

Esta misma especie pero dentro del Golfo de California, no presentó diferencias significativas entre las tres localidades.

Las provincias biogeográficas Norte y Sur, no difirieron en cuanto a la morfología de la concha (Tabla 3,17; Figura 3.35.).

Tabla 3.17. Análisis de varianza multivariado, a partir de las distancias de Mahalanobis, de Madreporarum en el Golfo de California. Est= Matriz de datos estandarizados a partir de la desviación estándar; Rea= Matriz de datos con magnitudes en milímetros (mm); Pro= Matriz de datos proporcionales a partir de la longitud total; N = Número de organismos; =/≠ esto corresponde a el resultado de estadístico (Iguales / Diferentes); 1.000= Valor P.

Análisis de Varianza Multivariado Madreporarum			
Población	Tipo de datos		
	Est.	Rea.	Prop.
Portugués vs Isla	= 1.0000	≠ 0.0077	= 0.0712
Portugués vs perico	= 1.0000	= 0.3857	= 0.1424
Isla vs perico	= 1.0000	≠ 0.0001	≠ 0.0458
% Clasificación	42.46	64.38	53.42
N	73		

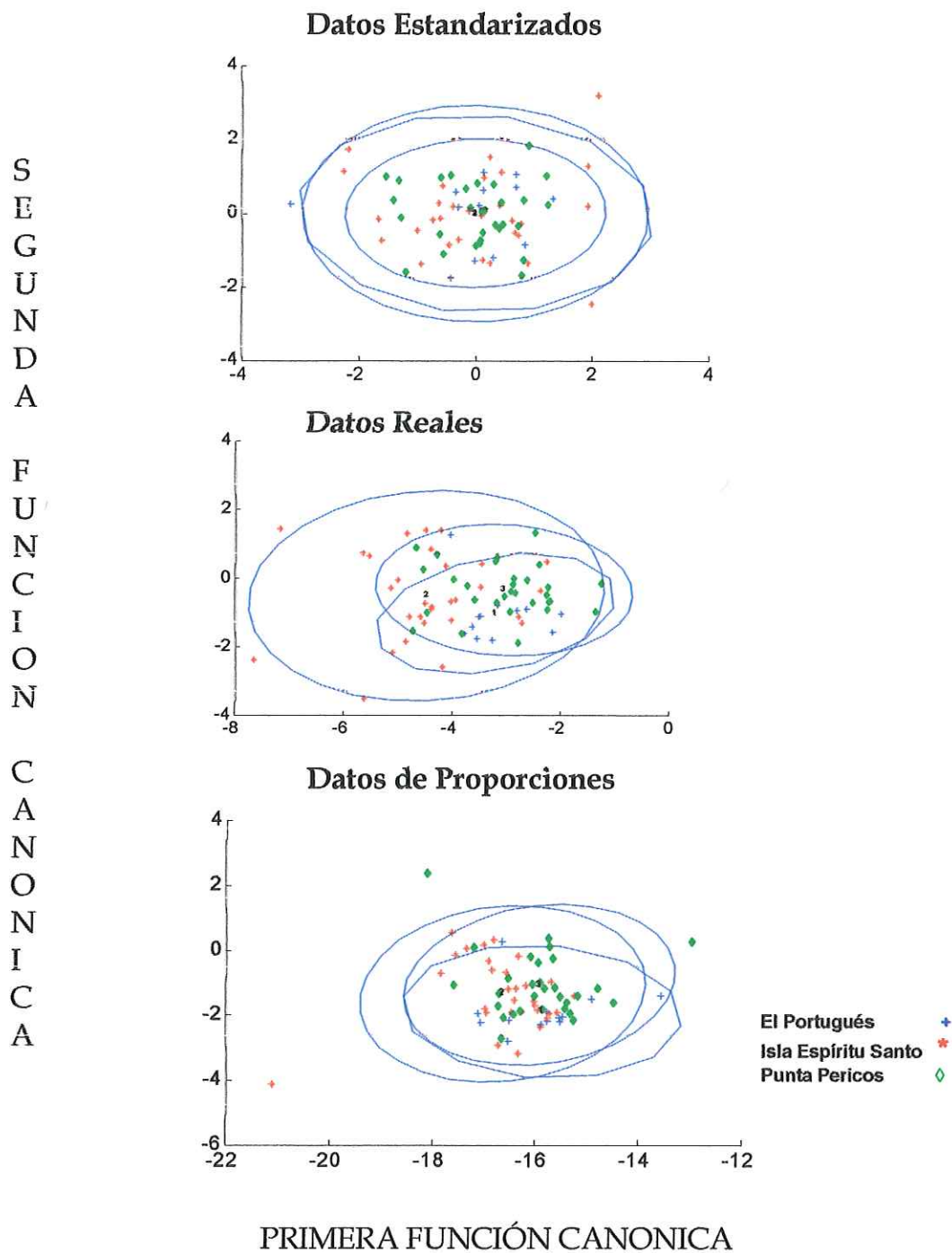


Figura 3.35. Análisis discriminante de Madreporarum en las tres localidades del Golfo de California.

CONSIDERANDO A LOS ORGANISMOS COMO ESPECIE

Considerando una especie los resultados son reiterativos. No existieron variaciones morfológicas en las provincias biogeográficas, solo se presentaron diferencias en las características de la concha (Tabla 3.18 y Figura 3.36). Por otra parte, dentro del Golfo de California las diferencias se encontraron en los datos reales. Las proporciones de la concha entre El Portugués e Isla Espiritu Santo resultaron iguales (Tabla 3.19 y Figura 3.37).

Tabla 3.18. Análisis de varianza multivariado en el Pacífico mexicano, a partir de las distancias de Mahalanobis, considerando a los organismos del género *Quoyula* como especie. Est= Matriz de datos estandarizados a partir de la desviación estándar; Rea= Matriz de datos con magnitudes en milímetros (mm); Pro= Matriz de datos proporcionales a partir de la longitud total; N= Número de organismos; =/≠ esto corresponde a el resultado de estadístico (Iguales / Diferentes); 1.000= Valor P.

Análisis de varianza multivariado <i>Q. madreporarum</i>			
Población	Tipo de datos		
	Est.	Real.	Prop.
Golfo vs Jalisco	= 1.0000	≠ 0.0000	≠ 0.0000
Golfo vs Oaxaca	= 1.0000	≠ 0.0000	≠ 0.0000
Jalisco vs Oaxaca	= 1.0000	≠ 0.0000	≠ 0.0000
% Clasificación	72.54	91.54	85.49
N	958		



Tabla 3.19. Análisis de varianza multivariado, a partir de las distancias de Mahalanobis en el Gofo de California, considerando a los organismos del género *Quoyula* como especie. Est= Matriz de datos estandarizados a partir de la desviación estándar; Rea= Matriz de datos con magnitudes en milímetros (mm); Pro= Matriz de datos proporcionales a partir de la longitud total; N= Número de organismos; =/≠ esto corresponde a el resultado de estadístico (Iguales / Diferentes); 1.000= Valor P.

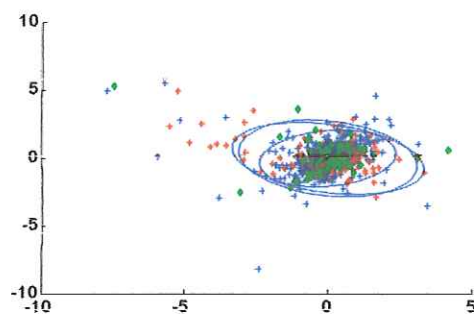
Análisis de Varianza Multivariado <i>Q. madreporarum</i>			
Población	Tipo de datos		
	Est.	Rea.	Prop.
Portugués vs Isla	= 1.0000	≠ 0.0000	= 0.0551
Portugués vs perico	= 1.0000	≠ 0.0120	≠ 0.0008
Isla vs perico	= 1.0000	≠ 0.0000	≠ 0.0061
% Clasificación	39.26	55.82	46.01
N	163	163	163

S
E
G
U
N
D
A

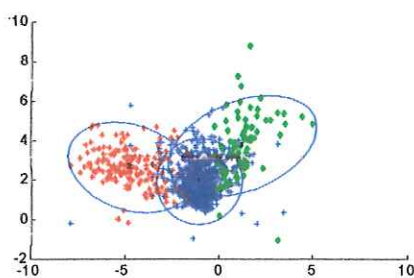
F
U
N
C
I
O
N

C
A
N
O
N
I
C
A

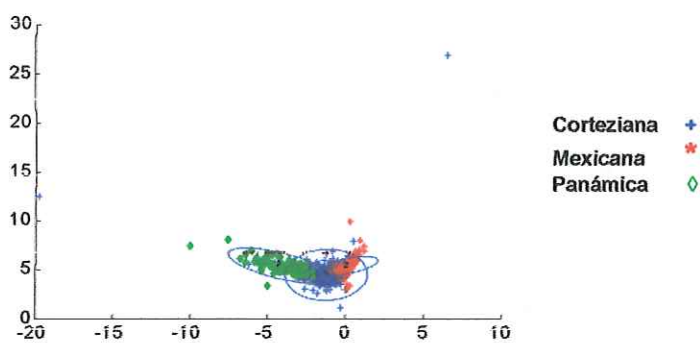
Datos Estandarizados



Datos Reales



Datos de Proporciones



PRIMERA FUNCIÓN CANONICA

Figura 3.36. Análisis discriminante del género *Quoyula* en las tres provincias Biogeográficas del Pacífico mexicano.

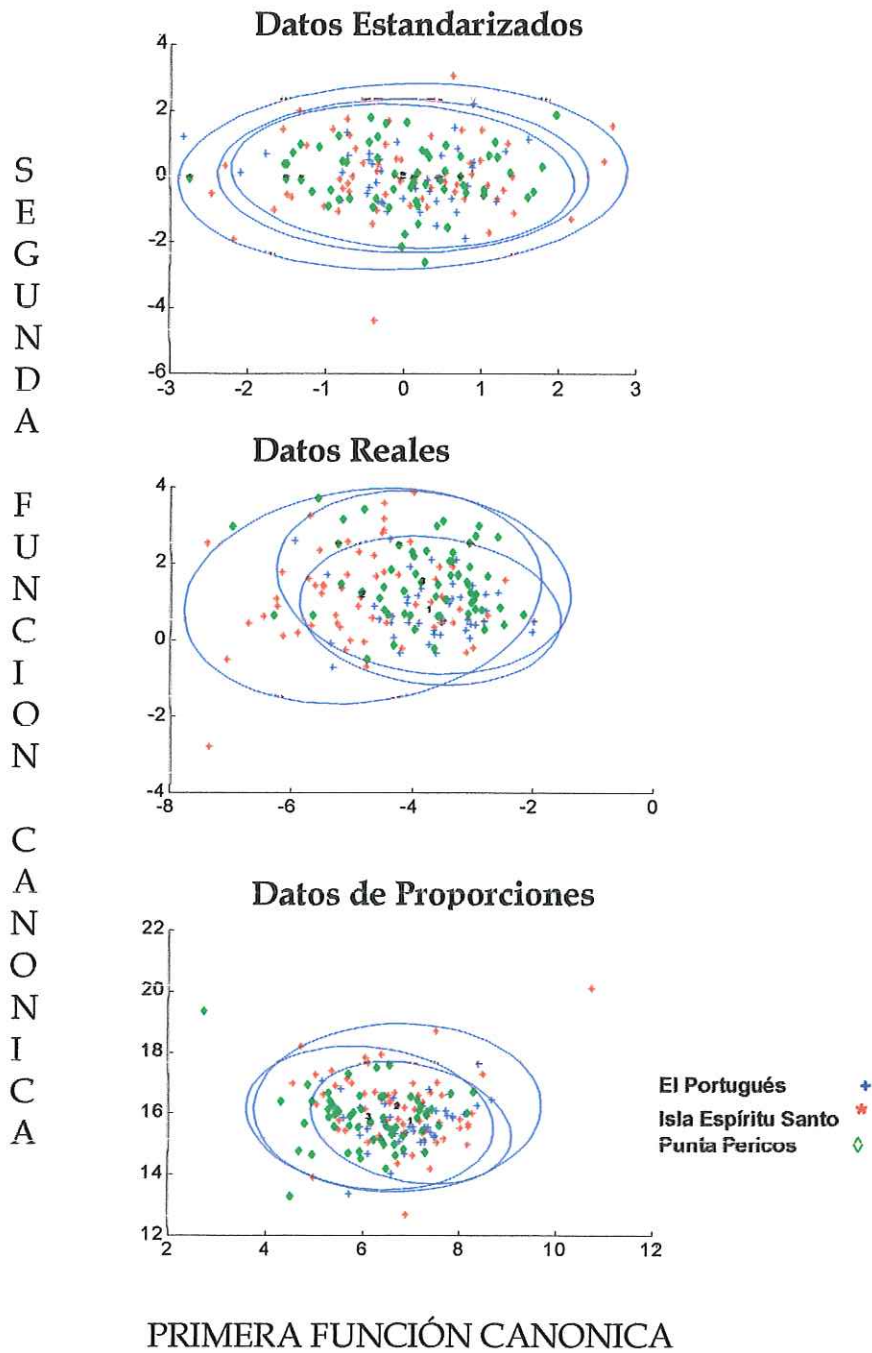


Figura 3.37. Análisis discriminante del género *Quoyula* en las tres localidades dentro del Golfo de California.



III.3. ANÁLISIS DE VARIANZA MULTIVARIADO DE DOS VÍAS

El análisis involucrando los dos morfotipos y las localidades, arrojó que no existen diferencias en cuanto a la morfología de las conchas de las distintas provincias biogeográficas. Lo anterior concuerda con lo observado en el Golfo de California (Tabla 3.20).

Por otro lado en los datos Reales y Proporciones de la concha del género *Quoyula* del Pacífico mexicano fueron diferentes y dentro del Golfo solo hubo diferencias en cuanto a las localidades. (Tabla 3.21).

Tabla 3.20. Análisis de varianza multivariado de dos vías para los morfotipos del género *Quoyula* en el Pacífico mexicano. Est= Matriz de datos estandarizados a partir de la desviación estándar; Rea= Matriz de datos con magnitudes en milímetros (mm); Pro= Matriz de datos proporcionales a partir de la longitud total; n = Número de organismos; =/≠ esto corresponde a el resultado de estadístico (Iguales / Diferentes); 1.0000= Valor P. Poblaciones: Golfo; Jalisco y Oaxaca ; morfotipos: Monodonto y Madreporarum ; Variables: LT, longitud total; LE, longitud de la espira; LB, longitud del opérculo y AB, ancho del opérculo.

Análisis de Varianza Multivariado de Dos Vías			
	Tipo de Datos		
	Est.	Rea.	Pro.
Interacción de factores	=	≠	≠
1 - 2	1.0000	0.0000	0.0000
Factor 1:	=	≠	≠
Poblaciones	1.0000	0.0000	0.0000
Factor 2:	=	≠	≠
Morfotipo	1.0000	0.0000	0.0000



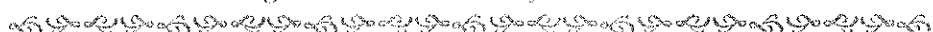
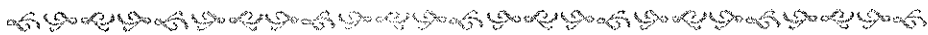


Tabla 3.21. Análisis de varianza multivariado de dos vías para los morfotipos del género *Quoyula* en el Golfo de California. Est= Matriz de datos estandarizados a partir de la desviación estándar; Rea= Matriz de datos con magnitudes en milímetros (mm); Pro= Matriz de datos proporcionales a partir de la longitud total; n = Número de organismos; =/≠ esto corresponde a el resultado de estadístico (Iguales / Diferentes); 1.000= Valor P. Poblaciones: El Portugués; Isla Espíritu santo; Punta Pericos. morfotipo: Monodonto y Madreporarum ; Variables: LT, longitud total; LE, longitud de la espira; LB, longitud del opérculo y AB, ancho del opérculo.

Análisis de Varianza Multivariado de Dos Vías			
	Tipo de Datos		
	Est.	Rea.	Pro.
Interacción de factores	=	=	=
1 - 2	1.0000	0.0858	0.4175
Factor 1:	=	≠	≠
Poblaciones	1.0000	0.0000	0.0000
Factor 2:	=	=	=
Morfotipo	1.0000	0.3041	0.2592





IV. ANÁLISIS GENÉTICO

Los resultados esperados en esta sección se reducen a la descripción de solo un sistema enzimático. El resultado obtenido en el análisis correspondiente al sistema enzimático de Glucosa-6-fosfato-isomerasa (PGI), presentó una tendencia clara en el dominio de uno de los alelos. Debido a lo limitado de este resultado solo se grafica la proporción de los alelos en cada una de las poblaciones, encontrando un dominio del alelo bb de más del 50% (Figura 4.38).

Es importante señalar que no se encontraron diferencias estadísticas en la comparación de los organismos separados por edades ni por morfotipo, y cuando se analizaron como una especie no se presentaron diferencias estadísticas entre las poblaciones (Anexo III).



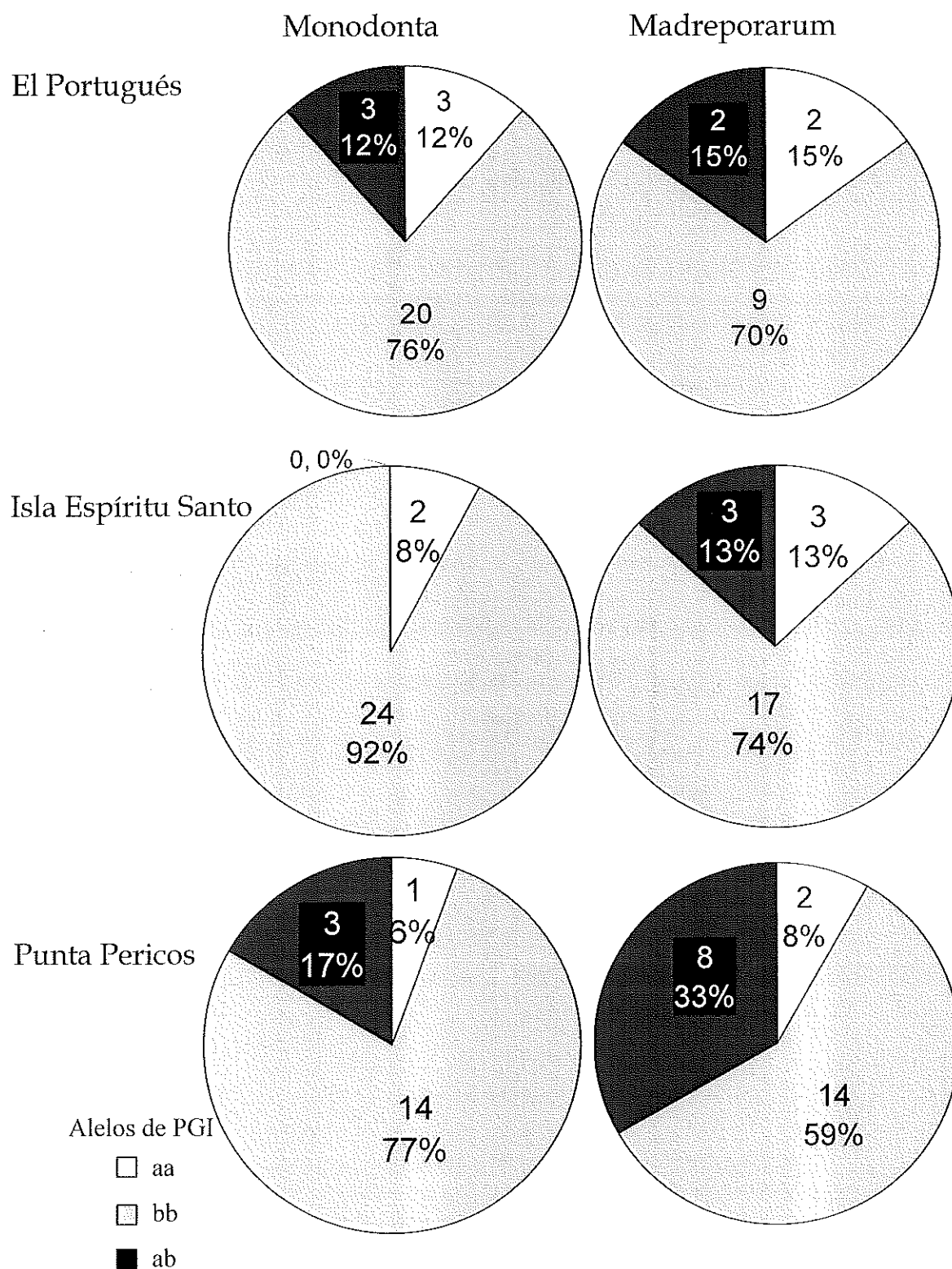
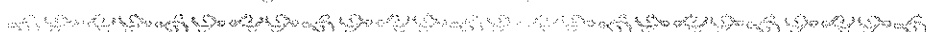


Figura. 4.38. Proporción de alelos de PGI en los organismos del género *Quoyula* en tres localidades del Golfo de California.



4. DISCUSIÓN

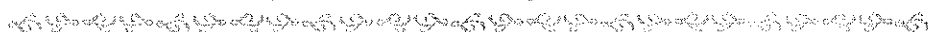
El uso de análisis multivariados se ha utilizado ampliamente en la descripción de numerosos ecomorfotipos, especies principalmente polimórficas. (Janson, 1983; Johannesson *et al.*, 1993; Reid, 1996; Wilding *et al.*, 2001; Janson y Sundberg, 1983; Johannesson, 1986; Grahame *et al.*, 1990; Johannesson y Johannesson, 1996; Carvajal-Rodríguez *et al.*, 2005).

Los resultados comparativos entre los morfotipos del género *Quoyula* nos indican que se comportan como una especie, con respecto a las características morfológicas de la concha, y no existieron diferencias entre las poblaciones del Pacífico mexicano. Esto es de esperarse si tomamos en cuenta que la separación del género *Quoyula* en dos especies a sido cuestionada y se a propuesto que *Q. monodonta* es sinonimia de *Q. madreporarum* debido a que el diente de la concha que los separa como especies es considerado como un carácter no conservativo (Skoglund, 1992; Solis-Bautista, 2003). Los resultados nos sugieren que la morfología de los organismos del género *Quoyula* es conservativa entre las tres provincias biogeográficas.

Lo anterior sugiere continuar con el nombre de *Q. madreporarum* como nombre científico para los organismos del género *Quoyula*, este nombre por antigüedad de descripción.

Utilizando como punto de separación el diente columelar dentro de los organismos del género, se considera que esta especie cuenta con dos morfotipos: Monodonta (Morfotipo 1) los organismos que tienen el diente y



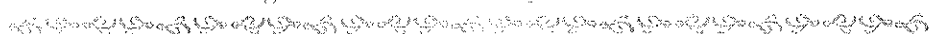


Madreorarum la que carece del diente como Morfotipo 2. Estas diferencias en la concha de los gasterópodos es causado principalmente por condiciones medioambientales y las variación morfológicas puede encontrarse en un sola población de una especie o varias morfologías para una especie, como en *Semisulcospira reiniana*, *Littorina saxatilis*, *L. obtusata*, *Nucella lapillus*, *Troschelia berniciensis*, *Cypraea annulus*, *C. Caputserpentis*, *Cepaea nemoralis* (Palmer, 1985; Collins *et al.*, 1996; Cook y Pettitt, 1998; Urabe, 1998; Truseell y Etter, 2001; Olavarria y Thurston, 2003; Ozygo, 2005; Carvajal-Rodríguez *et al.*, 2005).

En muchos tipos de estudios se ha sugerido que la variación en la forma de la concha es una adaptación a las diferentes condiciones medioambientales (Janson, 1983). En el caso de los organismos del género *Quoyula* los dos morfotipos se encuentran compartiendo el ambiente; en otras palabras viven en la misma cabeza de coral y existen diferencias descriptivas entre los morfotipos y entre las provincias biogeográficas.

Las variaciones morfológicas en una pendiente medioambiental se presentan en varias especies de gasterópodos (Vermeij, 1972), y las variaciones geográficas en la morfología de la concha se han descrito ampliamente en gasterópodos marinos (Smith y Newell, 1955; Johannesson, 1986; Chapman, 1995; Chapman, 1997), al nivel de diferenciación genética (Kyle y Boulding, 1998; Johannesson *et al.*, 1993; Johannesson y Johannesson, 1996) de la plasticidad del fenotipo (Trussell, 1996, 2000^b) y la interacciones entre el genotipo y el ambiente (Trussell, 2000^a).





En el Golfo de California el tamaño de las muestras, el tiempo en el que se recolectaron las misma y la forma de las colectas fueron iguales. Mientras tanto, para las provincias biogeográficas Mexicana y Panamica el número de muestreos fue diferente y las colectas se realizaron en años diferentes (Metodología II.1). En los dos casos los resultados fueron los mismos. Esto de alguna manera respalda la posibilidad de que, a pesar de las diferencias en el proceso de muestreo (dentro del Golfo *versus* provincias biogeográficas), los morfotipos se comportan como una especie, ya que al analizar la morfología de la concha esta claro que se conserva durante generaciones e igual en las provincias biogeográficas. La flexibilidad de respuesta de la concha en este caso está respondiendo a los cambios espaciales y variación en el ambiente (Trussell y Etter, 2001).

De manera descriptiva existieron diferencias entre las provincias biogeográficas, presentando un aumento de tamaño en dirección Norte-Sur. Las grandes variaciones en poblaciones naturales pueden ser el resultado de las grande variación en las condiciones medioambientales (Urabe, 1998). La plasticidad pueda estar detrás de la variación geográfica y tiene profundas implicaciones para la comprensión de la evolución, puede transformar una correlación genética positiva entre dos rasgos de la concha en un ambiente o negativa en otro ambiente (Trussell y Etter, 2001), como resultado *Quoyula* presenta un aumento en la densidad de organismos en el morfotipo Monodonta





en todos los ambientes analizados y de manera negativa en el morfotipo *Madreporarum* el ambiente, provoca una disminución en la densidad.

En el caso de que se tratase de dos especies, es poco probable que se comportaran morfológicamente de la misma manera en tiempo y espacios diferentes, en el mismo nicho ecológico (aún con un parentesco tan cercano). Por el contrario es más probable que si estamos hablando de una especie, las características adquiridas a partir de procesos evolutivos se mantengan en el tiempo y se comparten en este caso en las tres provincias biogeográficas. De esta manera, la plasticidad proporciona un mecanismo para mantener la variación genética dentro de la especie (Gillespie y Turelli, 1989) porque reduce la probabilidad que un solo fenotipo sea el óptimo en todos los ambientes. Esto se corrobora al encontrar diferencias descriptivas entre los morfotipos y diferencia entre las poblaciones de las provincias biogeográficas. Sin ser lo suficientemente fuertes para marcar una diferencia a nivel de especies.

La morfología de la concha es una característica en gasterópodos sujeta a muchos cambios (Kohn, 1983; Palmer, 1979; Takada, 1992; Truseell, 2000, a y b, 2002). Por el tipo de vida de los organismos del género *Quoyula* (los dos morfotipos) no se podría explicar las diferencias entre estos, debido a que los organismos se encuentran compartiendo la misma zona en la cabeza de coral en la que viven y se alimentan. Pensar en una separación de nicho que conlleve a una diferencia entre los morfotipos es poco probable y durante los muestreos no se encontró algún patrón que llevara a pensar que el origen de esta separación es ambiental, sin embargo, durante el muestreo no se hicieron



observaciones particulares para detectar esta posible diferencia. Es evidente la diferencia en tamaño y en la presencia de la espina, que denotan una clara separación entre los morfotipos. En la literatura referente a las diferencias morfológicas encontradas en otros gasterópodos de una misma especie se sugieren que es debido a factores a los que uno u otro morfotipo estén o no sometidos (Kirby, 2004). En este sentido, como observación personal no encontramos separaciones en el hábitat o algún otro factor, como depredadores, que pudieran explicar estas diferencias. Las proporciones entre los dos morfotipos en las tres provincias biogeográficas nos arrojaron que el morfotipo dominante es aquel que tiene la espina, en las tres provincias biogeográficas.

La plasticidad puede beneficiar a los genotipos y verse favorecido en ambientes particulares; la proporción en la que los genotipos y los fenotipos que se presentan en una población así como el mantenimiento de la variación genética, aunque la naturaleza de los mecanismos de la plasticidad son polémicos (Trussell y Etter, 2001).

En el grupo de gasterópodos las diferencias entre los organismos de una misma especie se pueden atribuir a la plasticidad del grupo (Kenn, 1971; Krebs, 1985; Trussell, 2000^a, 2001, 2002; Véliz *et al.*, 2003). Esta plasticidad se ve reflejada en la aparición de dos o más morfologías de la concha, aun siendo de la misma especie, como es el caso de *Acanthina brevidentata* y *Naticarius vittatus* que presentan morfologías más diferentes en tamaño y forma de la concha,



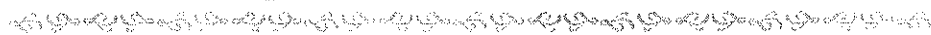
producto de las presiones ambientales a las que unas están sometidas y otras no (Madrigal-Castro *et al.*, 1984; Fernández y Rolan, 1990). En otros casos donde la morfología y la coloración de la concha cambian dependiendo del ambiente en el que se está desarrollando el organismo (Kenn, 1971; Guzmán *et al.*, 1998), de igual manera se encuentran diferencias en la concha influenciadas por la presencia de depredadores o competidores (Trussell, 2000^a y ^b; Delgado *et al.*, 2002). Pero aun existiendo diferencias tan marcadas en la concha, los morfotipos son considerados como una sola, debido a procesos asociados a la plasticidad del grupo, como en *Littorina saxatilis* (Palmer, 1990; Trussell, 2000^a, 2001, 2002; Johannesson, 2003) o en *Naticarius vittatus*, donde las diferencias no son demasiado importantes como para pensar que poblaciones distintas no pertenezcan a una misma especie (Fernández y Rolan, 1990).

En el caso de *Quoyula*, resulta interesante que los morfotipos se encuentran compartiendo el mismo nicho ecológico, cuando la aparición de distintas morfologías está relacionada a los distintos ambientes en los que se desarrollan. Posiblemente esto apoye que sea simplemente la variación en la expresión de la forma de la concha en el género. Esto es normal si pensamos que las diferencias que encontramos en la actualidad, en las distintas especies al igual que en el género *Quoyula* son producto de un cúmulo de cambios a lo largo de la historia de vida de la especie (Skoglund, 1992; Takada 1996; Tissot, 1998; Collin, 2003; Wakeley, 2004), por lo que es posible que en la actualidad no visualicemos las causas que producen las diferencia entre los morfotipos , pero

si, las consecuentes diferencias en las proporciones y en el tamaño. En algunos casos como *Cypraea caputserpentis* y la subespecie *caputophidii*; las densidades y los tamaños presentan una relación con la variación latitudinal, producto de las diferencias en el ambiente en el que se desarrollan (Fernández y Rolan 1990; Tissot, 1998), tal y como se presenta en *Quoyula* a lo largo del Pacífico mexicano.

Con respecto a las diferencias entre las provincias biogeográficas podemos decir que la clina se presentó en los dos morfotipos de un aumento en el tamaño en dirección Norte-- Sur. Es común que en gasterópodos se presenten diferencias latitudinales con respecto al tamaño, grosor de la concha, coloración entre otras (Tissot 1998; Trussell, 2000; Trussell y Etter, 2001; Olabarria y Thurston, 2003), como *Littorina obtusa*, que aumenta el grosor y en general la concha conforme disminuye la latitud (Trussell, 2000).

En algunas situaciones esta característica de aumento en el tamaño esta relacionada con el lugar de origen de la especie, donde las características ambientales son las mejores para un óptimo crecimiento, de igual manera en algunos otros gasterópodos las condiciones adversas a las que se enfrentan en el medio ambiente se ven reflejadas en una disminución en el tamaño, producto del estrés ambiental (Cossins y Bowth, 1987; Johannesson, 2003). En bivalvos del Pacífico, se presenta un aumento en el tamaño del cuerpo en dirección Norte - Sur a partir de los 24° de Latitud hasta unos 10° aproximadamente (Roy y Martien, 2001).



Los distintos efectos de la presiones de selección se puede esperar que sean más pronunciados en poblaciones marginales, donde la especie probablemente esta limitada por el clima, y donde las pequeñas variaciones en el ambiente pueden ser extremadamente importantes (Ozygo, 2005).

Con lo anterior y considerando que en la Provincia Corteziana se encuentran los límites de distribución de los arrecifes de coral y por ende de la especie de caracol objeto del presente estudio, estamos hablando entonces que la especie se encuentra en condiciones extremas, causando diferencias marcadas en los morfotipos , además que limita el desarrollo y esto se refleja en la disminución del tamaño, relacionado con la hipótesis que predice tamaño del cuerpo más pequeño a las latitudes altas, donde la disponibilidad de energía es reducida en comparación con las regiones ecuatoriales (Wright *et al.*, 1993; Roy y Martien, 2001). Esta clina en el fenotipo de la concha en moluscos, ocurre en numerosas especies marinas a niveles de meso y macro escala (Palmer, 1985,1979; Vermeij, 1993; Trussell, 2000). En este caso las comparaciones dentro de cada población no resultaron significativas, mientras que entre las poblaciones las variaciones en tamaño fueron menores, entre distancias que van de 5 km hasta los 1600 km (Anexo IV).

La formación y tamaño de la concha esta relacionado con varios factores bióticos y abióticos, como depredadores y otro tipo de interacciones así como la temperatura y carbonatos disueltos (Trussell, 2000; Palmer, 1992). Esto esta relacionado directamente con la capacidad de fijación de carbonatos por parte de los organismos (Palmer, 1992; Trussell, 2000; Kokita, 2003, Schöne *et al.*, 2003).

Como factores abióticos tenemos que las concentraciones de carbonatos disueltos en el agua de mar esta relacionado directamente con la temperatura, a mayor temperatura más carbonatos disponibles, y un aumento en el tamaño de la concha (Sverdrup *et al.*, 1942; Roy y Martien, 2001; Trussell, 2002) producto del bajo costo metabólico en la producción de los componentes orgánicos de la concha (Palmer, 1992; Vermeij, 1993; Trusseel, 2000). Esto sustenta que las diferencias obtenidas a nivel de las provincias biogeográficas se debe más a cuestiones ambientales relacionadas posiblemente con la temperatura. Siendo este uno de los principales factores que afectan el metabolismo de los organismos, relacionado directamente con el desarrollo (Vermeij, 1978; Palmer, 1981; Cossins y Bowth, 1987; Trussell, 2000, 2002; Sokolova y Hans-Otto, 2003) y es posiblemente esta misma razón por la que los organismos de *Quoyula* dentro del Golfo de California no presentaran diferencias en el tamaño.

Por otro lado con respecto a la característica del diente en la parte del labio columelar éste, esta relacionado con la forma de alimentación, algunos coralivoros, donde es utilizado como palanca para romper los coralites o en algunas otras ocasiones para fijarse mientras utiliza la rádula raspando el coral (Keen, 1971). Algunos autores piensan que este carácter en los organismos del género *Quoyula* es una simple reminiscencia de la especie, un carácter no conservativo (Skoglund, 1992).

Con respecto a los resultados obtenidos en la parte del análisis enzimático de La Glucosa-6-fosfato-isomerasa (PGI), podemos mencionar que PGI, denota una tendencia a la fijación del alelo bb. PGI es una enzima

dimérica de la familia de las isomerasas que cataliza la transformación de la glucosa-6-fosfato en fructosa-6-fosfato. PGI, está involucrada en diversos procesos como la glicolisis; gluconeogénesis; biosíntesis de carbohidratos y en algunos casos proporciona una entrada para la fructosa. La proteína es de funcionamiento múltiple y tiene diversos papeles dentro y fuera de la célula (Yuh-Ju *et al.*, 1999, Dahlhoff y Rank, 2000, Hansen *et al.*, 2004, Yanagawa *et al.*, 2005). La enzima es altamente polimórfica en poblaciones naturales de muchas especies de plantas y de animales por lo que es un sistema útil para tratar cuestiones de adaptación alozimica (Zera, 1987).

En el caso de PGI la temperatura actúa como factor selectivo crucial y es favorecida en algunos ambientes y en ectodermos es particularmente susceptible a la variación de la temperatura ambiental (Dahlhoff y Rank, 2000, Yanagawa *et al.*, 2005). Posiblemente esta razón es la causa que no encontremos diferencias entre las poblaciones dentro de una provincia biogeográfica. Zera (1987), menciona que en muchos casos las variaciones en el gen de PGI está asociada con la latitud.

En el género *Quoyula* no se encontraron grandes diferencias entre los organismos de las poblaciones dentro del Golfo de California, posiblemente porque se encuentra dentro de las mismas condiciones de temperatura. Sin embargo los resultados son muy limitados para poder llegar a alguna conclusión, por lo que solo se realizó una descripción de cómo se encuentra PGI en estas muestras.

Por otro lado la estandarización de los 6 sistemas enzimáticos polimórficos que se presenta en este trabajo es un gran avance y el primer paso para un análisis posterior que nos brinde otro panorama de la relaciones entre las poblaciones y los organismos del género *Quoyula*.

Como una análisis general podemos decir que las variaciones en el tamaño de los morfotipos y las diferencias biogeográficas son producto de la interacción entre el genotipo y el ambiente, en este caso es difícil establecer claramente a que factores bióticos o abióticos puedan estar influenciando las diferencias, debido a que todos los factores son importantes en la determinación de las características de los organismos que a su vez se verá reflejada como características poblacionales.

Los dos morfotipos comparten un mismo nicho ecológico; y no existe evidencia al parecer que se comportan como competidores, sino más bien como complementos. En otros organismos donde las especies de un mismo género o morfotipos de una misma especie presentan variaciones, estas se relacionan con el nicho en el que se desarrolle y que no comparten. Por lo que los distintos morfotipos no se encuentran juntos (Mckillup y Mckillup, 2002).

El concepto de especie por si solo define a varios organismos no importando la población en la que se encuentren. La plasticidad en gasterópodos esta bien estudiada, en este caso las variaciones morfológicas que presenta el género puede considerarse como menores, pensando que existen una gran cantidad de gasterópodos donde los morfotipos son

completamente diferentes entre si. La plasticidad en *Quoyula* puede ser evidente en el Pacífico al encontrarse con poblaciones que son visiblemente de tamaños diferentes pero que en el fondo es solo parte de la gama de respuestas que pueden tener los organismos ante ambientes marcadamente diferentes del Pacífico mexicano.



6. CONCLUSIONES

- Entre provincias biogeográficas
 - De acuerdo con los análisis realizados no existen diferencias entre las morfologías del género *Quoyula*, a lo largo del pacífico mexicano.
 - Los organismos del género *Quoyula* presentan una clina que indica un aumento de tamaño en dirección Norte-Sur.
 - El género *Quoyula* presenta dos morfotipos Monodonta con diente y Madreporarum sin diente.
 - El morfotipo Monodonta fue más abundante que el de Madreporarum y este último fue mayor en cada una de las provincias.
 - La provincia Corteziana presentó mayor número organismos del género *Quoyula*, posiblemente debido al tipo de muestreo.
 - En la provincia mexicana no se presentaron diferencias de ningún tipo entre los Morfos.
 - En términos generales los organismos de la provincia Panámica fueron más grandes que el resto de los organismos analizados en las otras zonas.
- Dentro de la provincia biogeográfica Corteziana.
 - Las poblaciones y los morfos con distintos tipos de datos no presentaron diferencia.





- Existen diferencias descriptivas en las magnitudes de los organismos a nivel poblacional (los organismos de la Isla Espíritu Santo son más grandes), pero los análisis con proporciones las poblaciones resultaron iguales.

Recomendaciones

- Extender este tipo de análisis a lo largo de la distribución de estos organismos.
- Realizar observaciones de campo para tratar de encontrar alguna separación ambiental que explique las diferencias entre los morfos.
- Realizar análisis con herramientas moleculares como ADN mitocondrial que ayuden a establecer la relación genética entre los morfos.
- Es necesario realizar estudios embriológicos con la finalidad de ver si las diferencias morfológicas se pueden distinguir durante el desarrollo.
- Realizar experimentos en condiciones de laboratorio para ver si existe una separación sexual entre las dos morfologías del género.





6. LITERATURA

Alistair, C.C. 2001. Taxonomic diversity gradients through geological time.

Diversity and distributions.7:175-189.

Álvarez-Borrego S. y J.R. Lara-Lara. 1990. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. In Dauphin J.P. y B.R.T.

Simoneit (Eds) **The Gulf and peninsular province of the Californias**.

The American Association of Petroleum Geologists. U.S.A.

Alvarez, L.G., A. Badan-Dangon y A. Valle.1989. On Coastal Currents off

Tehuantepec. Estuarine, Coastal and Shelf Science. 29: 89-96.

Austin, A.D.; A.S. Austin y P.F. Sale. 1980. Community Structure of the Fauna

Associated with the Coral *Pocillopora damicornis* (L.) on the Great

Barrier Reef. **Australian Journal Marine Freshwater Research**. 31:

163 – 74.

Bargues, M.D. y S. Mas-Coma.1997. Phylogenetic analysis of lymnaeid snails

based on 18s rDNA sequences. **Molecular Biology and Evolution**.

14(5): 569 – 577.

Bellido, A.; L. Madec; J.F. Arnaud y A. Guiller. 2002. Spatial structure of shell

polychromatism in populations of *Cepaea nemoralis*: new techniques

for an old debate. **Heredity**, 88: 75–82.

Beltrán-Ramírez, V.H.1999.Estructura de la comunidad de siete zonas coralinas del Sur del Golfo de California. **Tesis de Licenciatura**.

Universidad Autónoma de Baja California Sur, México. 90 pp,





Bray, N.A. y J.M. Robles. 1990. Physical oceanography of the Gulf of California.

In Dauphin J.P. y B.R.T. Simoneit (Eds) **The Gulf and peninsular province of the Californias**. The American Association of Petroleum Geologists. U.S.A.

Brusca, R. C. 1980. Common intertidal invertebrates of the gulf of California.

The University of Arizona press. Arizona. 513p.

Bush, G.L., 1994: Sympatric speciation: new wine in old bottles. Trends in Ecology & Evolution. 9:285-288.

Carvajal-Rodríguez, A.; P. Conde-Padín 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: 313–318.

Chapman, M.G. 1995. Spatial patterns of shell shape of three species of co-existing littorinid snails in New South Wales, Australia. Journal of Molluscan Studies, 61: 141–162.

Chapman, M.G. 1997. Relationships between shell shape, water reserves, survival and growth of highshore littorinids under experimental conditions in New South Wales, Australia. Journal of Molluscan Studies, 63: 511–529.

Cid-Becerra, J.A. Análisis biogeográfico, genético y morfométrico de *Lyropecten* (*Nodipecten*) *subnodosus* (Sowerby, 1835) (Mollusca:Bivalvia) en el Pacífico oriental tropical. Tesis Doctoral. UABC, Ensenada, México. 174 p.



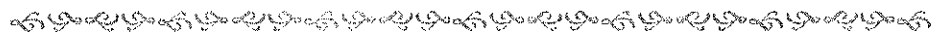


- Collin, R.** 2003. Worldwide patterns in mode of development in calyptraeid gastropods. **Marine Ecology Progress Series**. 247: 103–122.
- Collins, T., K.** 1996. Frazer, A. R. Palmer, G. J. Vermeij y M. Brown. Evolutionary history of Northern Hemisphere Nucella (Gastropoda: Muricacea): Molecular, morphological and paleontological evidence. **Evolution**. 50: 2287-2304.
- Cook, L.M.** 1998. A two-stage model for Cepaea polymorphism. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B**, 353: 1577–1593.
- Cook, L.M. y C.W.A Pettitt.** 1998. Morph frequencies in the snail Cepaea nemoralis: changes with time and their interpretation. **Biological Journal of the Linnean Society**, 64: 137–150.
- Correa-Sandoval, F.** 1988. Biogeografía de los cangrejos (Brachyura) del golfo de California. **Tesis de Maestría**. Centro de Investigación científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, México.
- Correa-Sandoval, F.** 1991. Caracterización biológica y bioquímica de algunas poblaciones de Artemia franciscana kellogg, 1906. **Tesis de Doctorado**. Centro de Investigación científica y de Educación Superior de Ensenada., Baja California, México. 154 pp.
- Cortés, J.** 1997. Biology and geology of eastern Pacific coral reef. **Coral Reef**. Supp: S39-S46.



- Cortés, J.** 1986. Biogeografía de corales hermatípicos: El Istmo Centro Americano. **Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología.** UNAM. 13:297-304.
- Cumming, R.L.** 1999. Predation on reef-building coral: multiscala variation in the density of three corallivorous gastropods, *Drupella* spp. **Coral Reef**, 18: 147 – 157.
- Cupul-Magaña, A. y P. Medina Rosas.** 2000. Estado Actual de los arrecifes coralinos de Jalisco y Nayarit, México. Res. **1er Congr. Nal. Arrecifes de coral.** Veracruz, Ver. México. p.59.
- Dahlhoff, E. P. y N. E. Rank.** 2000 Functional and physiological consequences of genetic variation at phosphoglucose isomerase: Heat shock protein expression is related to enzyme genotype in a montane beetle. **Proceedings of the National Academy of Sciences. Evolution** .97(18): 10056–10061.
- Daniel, W.W.** 1999. **Bioestadística; Base para el análisis de las ciencias de la salud.** 3ª Ed. UTHERA, Limusa, México. 878 pp.
- Delgado, GA., RA. Glazer, NJ. Stewrt.** 2002. Predator-induced behavioral and morphological plasticity in the tropical marine Gastropod *Strombus gigas*. **The Biological Bulletin.** 203(1):112-120.
- Erlandsson, J., V. Kostylev y E. Rolan-Alvarez.** 1999. Mate search and aggregation behaviour in the Galician hybrid zone of *Littorina saxatilis*. **Journal Of Evolutionary Biology.** 12: 891-896.

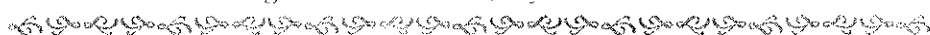




- Fernández, F. y E. Rolán.** 1989. Nuevo género y nuevas especies de la familia buciinidae rafinesque, 1815 (Mollusca, Neogastropoda) en la isla de saõ tome. 25(9-12) : 341-348 PP.
- Fernández, F. y E. Rolán.** 1990. Variaciones morfológicas de *Naticarius vittatus* (Gmelin in linne, 1791) con la descripción de una nueva especie y una nueva subespecie (Mollusca, Gastropoda). **Thalassas**. 8:77 – 84.
- Fiedler, P. C.** 1992. Seasonal Climatologies and Variability of Eastern Tropical Pacific Surface Waters. **NOAA. Technical Report. NMFS109 Southest Fisheries Science Center.** California, 65 pp.
- Fisher, R.A.** 1936. The use of multiple measurements in taxonomic problems: **Annals of Eugenics**.7:179-188.
- Ford, M.J.** 2002. Aplicacion of selective neutrality tests to molecular ecology. **Molecular Ecology**. 11: 1245 – 1262.
- Fujioka Y. y K. Yamazato.** 1983. Host selection of some Okinawan coral associated gastropods belonging to the genera *Drupella*, *Coralliophila* and *Quoyula*. **Galaxea**. 2: 59 - 73.
- Gillespie, J.H. y M. Turelli.** 1989. Genotype-environment interactions and the maintenance of polygenic variation. **Genetics** 121: 129–138.
- Glynn, P.W.; R.H. Stewart y J.E. McCosker.** 1972. Pacific coral reefs of Panamá: structure, distribution and predators. **Geology Rundschau**. 61: 483 - 519.
- Glynn, P.W.** 1977. Coral growth in upwelling and nonupwelling areas off the Pacific coast of Panama. **Journal of Marine Research**. 35: 567 – 587.

- Glynn, P.W. y Leyte-Morales. G.E.** 1997. Coral reef of Huatulco, west México: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. **Revista de Biología Tropical**. 45: 1033 – 1048.
- Glynn, P. W. y J. S. Ault.** 2000. A biogeographic análisis and review of the far eastern Pacific coral reef region. **Coral Reefs**. 19:1-23
- González–Peláez, S.C.** 2001. Biología poblacional del erizo café *Tripneustes depresses* A. Agassiz, 1863 (Echinodermata: Echinoidea), en el Sur del Golfo de California, México. **Tesis de Licenciatura**. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México. 69 pp.
- Goodacre, S.L. y C.M. Wade.** 2001. Patterns of genetic variation in Pacific island land snails: the distribution of cytochrome b lineages among society island partula. **Biological Journal of the Linnean society**. 73: 131-138.
- Goodacre, S.L.** 2001. Genetic variation in Pacific island land snail: population history versus current drift and selection. **Proceedings Of The Royal Society Of London Biological Sciences**. 268: 121-126.
- Goodacre, S.L.** 2002. Population structure, history and gene flow in a group of closely related land snails: genetic variation in Partula from the society island of the Pacific. **Molecular Ecology**. 11: 55 – 68.
- Grahame, J.; P.J. Mill y A.C. Brown.** 1990. Adaptive and nonadaptive variation in two species of rough periwinkle (*Littorina*) on British shores. **Hydrobiologia**, 193: 223–231.

- Guzmán, N., S. Saá y L. Ortlieb.** 1998. Catalogo descriptivo de los moluscos litorales (Gastropoda y Pelecypoda) de la Zona de Antofagas, 23° S (Chile). **Estudios oceanológicos.** 17:17-86.
- _____, H.M. 1988^a. Distribucion y abundancia de organismos coralívoros en los arrecifes coralinos de la Isla del Caño, Costa Rica. **Revista de Biología Tropical.** 36 (2^a): 191 - 207.
- _____, H.M. 1988^b. Feeding activity of the corallivorous gastropod *Quoyula monodonta* (Blainville). **Revista de Biología Tropical.** 36 (2^a): 209 - 212.
- Guzmán, H.M. y Cortés, J.** 1993. Arrecifes coralinos del Pacifico Oriental: revisión y perspectivas. **Revista de Biología Tropical.** 41: 535 - 557.
- Haase, M. y A. Bisenberger.** 2003. Conservation Biology Group, Department of Integrative Biology, University of Basle, Switzerland Allozymic differentiation in the land snail *Arianta arbustorum* (Stylommatophora, Helicidae): historical inferences *M. Haase and A. Bisenberger.* **Journal of Zoological Systematics & Evolutionary Research.** 41: 175–185.
- Hansen, T., D. Wendorff y P. Schönheit.** 2004. Bifunctional Phosphoglucose / Phosphomannose Isomerases from the Archaea *Aeropyrum pernix* and *Thermoplasma acidophilum* Constitute a Novel Enzyme Family within the Phosphoglucose Isomerase Superfamily. **The Journal of Biological Chemistry.** 279(3): 2262 – 2272.



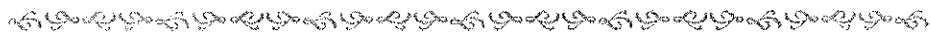
- Hernández-Ballesteros, L. M. 2002.** Aspectos biológicos que afectan la estructura de la comunidad de los corales zooxantelados (Anthozoa:Scleractinia) en el arrecife de La Entrega, Bahías de Huatulco, Oaxaca, Mexico. **Tesis de Maestría.** UMAR. 70 pp.
- Hillis, D.M., B.K. Mable y C. Moritz.** Applications of molecular systematics: the state of the field and a look to the future.
- Holland, B.H. y M. G. Hadfield.**2002. Islands within and island: phylogeography and conservation genetics of the endangered Hawaiian tree snail. **Molecular Ecology.** 11: 365 – 375.
- Lirio, T.** 2006. Geographical variation of shell morphology in *cypraea annulus* (Gastropoda: Cypraeidae). **Journal of Molluscan Studies.** 72: 31–38.
- Ismail, N.S.; A. Z. Elkarmi y S.M. Al-Morghrabi.** 2000. Population structure and shell morfometric of corallivorous gastropod *Drupella cornus* (Gastropoda: Prosobranchia) in the Gulf of Aqaba, Red Sea. **Indian Journal of Marine Sciences.** 29(2): 165 – 170.
- Jablonski D. y K. Roy K.** 2003. Geographical range and speciation in fossil and living mollusks. **Proceedings Of The Royal Society Of London Biological Sciences.**270: 401– 406.
- Janson, K.** 1983. Selection and migration in two distinct phenotypes of *Littorina saxatilis* in Sweden. **Oecologia,** 59: 58-61.
- Janson, K. y P. Sundberg.** 1983. Multivariate morphometric analysis of two varieties of *Littorina saxatilis* from the Swedish west coast. **Marine Biology,** 74: 49–53.

- Johannesson K.**; E. Rolán-Alvarez y A. Ekendahl. 1995. Incipient Reproductive Isolation between Two Sympatric Morphs of the Intertidal Snail *Littorina saxatilis*. **Evolution**. 49 (6):1180-1190.
- Johannesson, K.** 2003. Evolution in *Littorina*: ecology matters. **Journal of Sea Research**, 49: 107– 117.
- Johannesson, K.**, Johannesson, B. y Rolán-Alvarez, E. 1993. Morphological differentiation and genetic cohesiveness over a microenvironmental gradient in the marine snail *Littorina saxatilis*. **Evolution**, 47: 1770–1787.
- Johnson, M.S.** y R.L. Cumming. 1995. Genetic distinctness of three widespread and morphologically variable species of *Drupella* (Gastropoda, Muricidae). **Coral Reefs**. 14 (2): 71 - 78.
- Jonson, D.E.** 1998. **Métodos multivariados aplicados al análisis de datos**. International Thomson Editores. USA.
- Jordan, E.D.** 1993. **Atlas de los arrecifes coralinos del caribe mexicano. Parte 1 El sistema continental**. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.México. 110 pp.
- Kenn, A.M.** 1971. **Sea shell of tropical west america. Marine mollusca from Baja California to Peru**. Stanford University Press. 1064 pp.
- Kirby, R.R.** 2004. Genetic Variation in a Cline in a Living Intertidal Snail Arose in the Neogastropoda over 100 Million Years Ago. **Journal of Molecular Evolution**, 58:97–105.



- Knowlton, N.** 2000. Molecular genetic analyses of species boundaries in the sea. **Hydrobiologia**, 420: 73–90.
- Kosuge, S. y M. Suzuki.** Illustrated catalogue of latiaxis and its related groups family Coralliophilidae. **Institute of Malacology of Tokyo.**
- Krebs, C.J.** 1985. **Ecología;** Estudio de la distribución y la abundancia. Harla. México. 753pp.
- Kyle, C.J. y E.G. Boulding.** 2000. Comparative population genetic structure of marine gastropods (*Littorina spp.*) with and without pelagic larval dispersal. **Marine Biology**. 137:835-845.
- Lambert, J., C.D. Todd y J.P. Thorpe.** 2003. Genetic population structure of two intertidal nudibranch molluscs with contrasting larval types: temporal variation and transplant experiments. **Marine Biology**. 142: 461 – 471.
- Laurent, V., S. Planes y B. Salvat.** 2002. High variability of genetic pattern in giant clam (*Tridacna maxima*) population within French Polynesia. **Biological Journal of the Linnean Society**. 77:221-231.
- Leyte- Morales, G.E.** 1997. La colección de corales de la Universidad del Mar. **Ciencias Marinas**. 1: 3-16.
- Leyte-Morales, G. E.** 2001. Estructura de la comunidad de corales y características geomorfológicas de los arrecifes coralinos de bahías de Huatulco, Oaxaca, México. **Tesis de Maestría**. UMAR, 94 pp.
- Licona-Chavez, A.L.,** 1999. Análisis genético de *Haliotis refescens* en "abulones cultivados S.A. de C.V". **Tesis de Maestría**. Centro de





Investigación científica y de Educación Superior de Ensenada., Baja California, México. 120 pp.

López-Pérez, R.A. 1998. Morfometría del género *Porites* (Anthozoa:Poritidae) del Pacífico mexicano. **Tesis de Maestría**. UABC, Ensenada, México. 82p.

López-Pérez, R. A. y H. Reyes-Bonilla. 2000. Los corales constructores de arrecifes en el Pacífico mexicano. Una historia de 65 millones de años. **Ciencia**. 51(2):4-12.

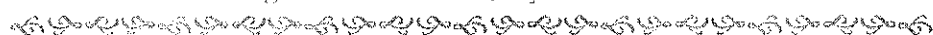
Mahalanobis, P.C. 1936. On the generalized distance in statistics. **Proceedings of the National Institute of Sciences of India** 2(1):49-55.

Marko, P.B. y G.J. Vermeij. 1999. Molecular phylogenetics and the evolution of labral spines among Eastern Pacific ocenebrine gastropods. **Molecular Phylogenetics and Evolution**. 13(2):275-288.

Masilamoni, J.G., K. Nandakumar, K.S. Jesudoss, J. Azariah, K.K. Satapathy y K.V.K. Naid. 2002. Influence of temperature on the physiological responses of the bivalve *Brachidontes striatulus* and its significance in fouling control. **Marine Environmental Research**. 53:51-63.

Mayden, R.L. 2002. On biological species, species concepts and individuation in the natural world. **Fish and fisheries**, 3:171-196.





- McShane**, P.E., D.R. Schiel, S.F. Mercer y T. Murray. Morphometric variation in *Haliotis iris* (Mollusca:Gastropoda): analysis of 61 population. New Zealand Journal of Marine and freshwater Research Abstracts.
- Medina-Rosa**, P. Reclutamiento de corales pétreos (Scleractinia) en los arrecifes coralinos de Jalisco y Nayarit, México. **Tesis de Maestría**. UABC. Ensenada, México. 2000. 58p.
- Medinskaya**, A.I. 1992. Anatomy of proboscis walls in Neogastropoda (Gastropoda) in relation to diet and feeding mechanism. **Rutenica**. 2 (1): 27 - 35.
- Medinskaya**, A.I. 1993. Anatomy of stomachs in some Neogastropoda from coastal waters of the Japan Sea. **Rutenica**. 3 (1): 17 - 24.
- Mitchell-Arana**, L.M. 1994. Perfil del coral y especies asociadas en La Entrega, Bahías de Huatulco, Oaxaca. **Tesis de Licenciatura**. UNAM. 74 pp.
- Ming-Hui**, C., Y. Yan-Wen y K. Soong. 1998. Preliminary observations on change of sex by the coral-inhabiting snail *Coralliophila violacea* (Lamark) (Gastropoda: Coralliophilidae). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. 230: 207-212.
- Mladenja**, G.C. y G. W. Minshall. 2001. Variation in the life history and abundance of three population of bruneau hot springsnails (*Pyrgulopsis bruneauensis*). **Western North American Naturalist**. 61(2): 204-212.
- Moragat**, D., M. Avendaño, J. Peña, M. L. Pennect, A. Tanguyt y J. Baron. 2001. Diferenciación genética y morfológica entre dos poblaciones del



pectínido *Argopecten purpuratus* de la costa norte de Chile. **Estudios Oceanológicos**. 20:51-60.

Mora-Pérez, M.G. 2002. Reclutamiento sexual y asexual de corales pétreos (Anthozoa: Scleractinia), en seis arrecifes coralinos de la costa de Oaxaca, México. **Tesis de Licenciatura**. UMAR, Puerto Ángel, Oaxaca. 70p.

Morales-Vallín, L. E. 2002. Estructura de tallas, distribución espacial y sobrevivencia de corales juveniles del coral *Pocillopora* Lamark 1816 (Anthozoa: Scleractinia), en Bahías de Huatulco, Oaxaca. **Tesis de Licenciatura**. UMAR. 86 pp.

Moore, P.D. 2001. Molecular biogeography. **Progress in Physical Geography**. 25 (4): 545-551.

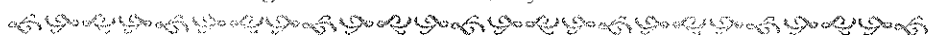
Natale, A.D. 1982. Extra-Mediterranean species of mollusca along the southern Italian coasts. **Malacologia**. 22(1-2): 571 – 580.

Nikura, R. y R. Väinölä. 2003. Phylogeography of *Ceratoderma glaucum* (Bivalvia: Cardiidae) across Europe: a major break in the Eastern Mediterranean. **Marine Biology**. 143: 339 – 350.

Olabarria, C. y M.H. Thurston. 2003. Latitudinal and bathymetric trends in body size of the Deep-sea gastropod *Troschelia berniciensis* (King). **Marine Biology**. 142: 723-730.

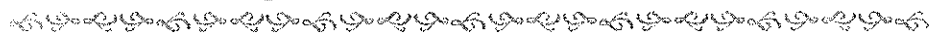
Oliverio, M. y P. A. Mariottini. 2001. Molecular framework for the phylogeny of Coralliophila and related muricoids. **Journal Molluscan Study**. 67: 215-224.





- Orr, M.R. y T.B. Smith. 1998. Ecology and speciation. **Tree** 13(12): 502-506.
- Oyvind, Hammer. **Morphometrics – brief notes**. Paläontologisches Institut und Museum. Zürich. 2002.
- Ozygo, M. 2005. *Cepaea nemoralis* (L.) in southeastern poland: association of morph frequencies with habitat. **Journal of Molluscan Studies**. 71: 93–103.
- Palmer, A.R. 1979. Fish predation and evolution of gastropod shell sculpture: experimental and geographic evidence. **Evolution**. 33(2): 697-713.
- Palmer, A.R. 1985. Quantum changes in gastropod shell morphology need not reflect speciation. **Evolution**. 39(3): 699-705.
- Palmer, A.R. 1990. Effect of crab effluent and scent of damaged conspecifics on feeding, growth, and shell morphology of the Atlantic dogwhelk *Nucella lapillus*. **Hydrobiologia**. 193: 155-182.
- Palmer, A.R. 1992. Calcification in marine molluscs: Who is it?. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 89: 1379-1382.
- Parker, P.G. A.A. Snow, M.D. Schug, G.C. Borton y P.A. Fuerst. 1998. What molecules can tell us about populations: choosing and using a molecular marker. **Ecology**, 79(2): 361–382.
- Pfenninger, M. S, Staubach. C. Albrecht, B. Streit y K. Schwenk. 2003. Ecological and morphological differentiation among cryptic evolutionary lineages in freshwater limpets of the nominal form-group *Ancylus fluviatilis* (O.F. Müller, 1774). **Molecular Ecology**. 12: 2731–2745.





Reyes-Bonilla, H. y L.E. Calderón-Aguilera.1992. Estimación de los efectos de tres depredadores sobre la estructura de la comunidad coralina del arrecife de Cabo Pulmo, B.C.S. **Resúmenes del IV Congreso de la Asociación de Investigadores del Mar de Cortés, U.A.B.C./IIO, Ensenada.** Resumen 58.

Reyes-Bonilla, H. y A. López-Pérez. 1998. Biogeography of the coral (Scleractinia) of the Mexican Pacific. **Ciencias Marinas.** 26: 211 - 224.

Reyes-Bonilla, H. 1990. Distribución, riqueza específica, aspectos biogeográficos y taxonómicos de los corales hermatípicos del Golfo de California. **Tesis de licenciatura.** UABCS. 128p.

Reyes-Bonilla, H. 1992. New records for hermatypic corals (Anthozoa: Scleractinia) in the Gulf of California, Mexico, with an historical and biogeographical discussion. **Journal of Natural History.**26:1163-1175.

Reyes-Bonilla, H. 1993a. Estructura de la comunidad, influencia de la depredación y biología poblacional de corales hermatípicos en el arrecife de Cabo Pulmo, Baja California Sur. **Tesis de maestría.** CICESE. México. 169p.

Reyes-Bonilla, H. y G. E. Leyte-Morales. 1998. Corals and coral reefs of the Puerto Angel region, west coast of Mexico. **Revista de Biología Tropical.** 46(3):679-681.





Roden, G.I. 1961. Sobre la circulación producida por el viento en el Golfo de Tehuantepec y sus efectos sobre la temperaturas superficiales.

Geofísica Internacional. 1: 55-72.

Roden, G.I. 1962. Aspectos Oceanográficos del Pacífico ecuatorial oriental.

Geofísica Internacional. 2(4): 77-92.

Rodríguez-Palacios, C.A.; L.M.A. Michell; G.D. Sandoval; P. Gómez; G. Greent.

1988. Los moluscos de las Bahías de Huatulco y Puerto Angel, Oaxaca. Distribución, Diversidad y Abundanci. **Universidad y**

Ciencia. 5: 85 – 94.

Rodríguez-Troncoso, A.P. Caracterización del ciclo reproductivo del

Pocillopora damicornis (Linnaeus, 1758), en el arrecife de La Entrega,

Oaxaca, México. **Tesis de Licenciatura.** UMAR. Puerto Ángel

Oaxaca. 2004. 52p.

Rodríguez-Zaragoza, F.A. Estructura de las Comunidades de corales

hermatípicos del Pacífico nortropical mexicano. **Tesis de Maestría.**

UABC, Ensenada, México. 2001. 118 p.

Rolán, E. 1989. Aportaciones al conocimiento de *belgrandiella rolandia boeters*,

1986 (Gastropoda, Hydrobiidae). Publicações ocasionais da

Sociedade Portuguesa de Malacologia. 13: 51-62pp.

Rolán, E. 1991. El género *Belgrandiella* wagner, 1927 en el norte de la península iberoamericana con descripción de tres especies nuevas

(Mollusca, Gastropoda, Hydrobiidae). **Thalassas,** 9: 99-122.



- Rolán, E. y F. Fernández. 1990. Variación morfológica de *Naticarius vittatus* (Gmelin in Linne, 1791) con la descripción de una nueva especie y una nueva subespecie (Mollusca, Gastropoda). **Thalassas**. 8: 77-84.
- Rolán, E. y R. Fernández-Garcés. LA familia triphoridae (Mollusca, Gastropoda) en la Isla de Cuba 1: el género *Metaxia* Monterosato, 1884. **Boletín Malacológico**. 28(5-12):169 – 176.
- Rolán, E., J. Otero-Schmitt, F. Fernández F. 1993. El género *Bactrocythara* (Gastropoda: Turridae: Mangeliinae) en África occidental, con descripción de una nueva especie. **Boletín Malacológico**. 29(9-12): 243-248 pp.
- Rolán, E. J. Guerra-Varela, I. Colson, R. N. Hughes Y E. Rolán-Alvarez. 2001. Morphological and genetic analysis of two sympatric morphs of the dogwhelk *Nucella lapillus* (Mollusca, Neogastropoda) from Galicia (NW Spain).
- Roy, K. y K.K Martien. 2001. Latitudinal distribution of body size in north-eastern Pacific marine bivalves. **Journal of Biogeography**. 28: 485-493.
- Rundle, H.D. 2005. Ecological speciation. **Ecology Letters**. 8: 336-352.
- Schluter, D. 1996. Ecology speciation in postglacial fishes. Philosophical Transactions of the Royal Society: **Biological Sciences**. 351: 807-814.
- Schluter, D. 2001. Ecology and the origin of species. **Trends in Ecology & Evolution**. 16(7): 372-380.



- Schöne, B.R., D.L. Tanabe, S.S. Dettman. 2003. Environmental controls on shell growth rates and $\delta^{18}\text{O}$ of the shallow-marine bivalve mollusk *Phacosoma japonicum* in Japan. **Marine Biology**. 142: 473-485.
- Sebens, K.P. 1982. Competition for space: Growth rate, reproductive output, and escape in size. **The American Naturalist**. 120(2): 189-197.
- Simison, W.B., y D.R. Lindberg. 1998. Morphological and molecular resolution of a putative cryptic species complex: a case study of *Notoacmea facicularis* (Menke, 1851) (Gastropoda : Patellogastropoda). **Journal Molluscan Study**. 65: 99-109.
- Skoglund, C. 1992. **The Festivus: Additions to the Panamic Province Bivalve (Mollusca) Literature 1971 to 1990**. A Publication of the San Diego Shell Club. Supplement. Vol. XXII.
- Smith, J.E. y G.E. Newell. 1955. The dynamics of the zonation of the common periwinkle (*Littorina littorea* (L.)) on a stony beach. **Journal of Animal Ecology**, 24: 35–56.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1995. **Biometry**. Freeman & Co, New York.
- Sokolova, L. M., A.L. Granovitch, V. Ja. Berger y K. Johannensson. 2000. Intraspecific physiological variation of the gastropod *Littorina saxatilis* related to the vertical shore gradient in the white and North Seas. **Marine Biology**. 137: 197 – 308.
- Sokolova, L. M. y P. Hans-Otto. 2002. Metabolic plasticity and critical temperatures for aerobic scope in a eurythermal marine invertebrate

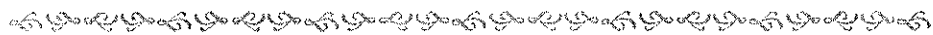


- (*Littorina saxatilis*, Gastropoda: Littorinidae) from different latitudes. **The Journal of Experimental Biology**. 206: 195-207.
- Soong, K. y C. Ming-Hui.**2003.Sex expression of an immobile coral-inhabiting snail, *Quoyula monodonta*. **Marine Biology**. 143: 351-358.
- Solis-Bautista, J.C.** Estructura poblacional de *Quoyula madreporarum* (Soweby, 1834) (Gastropoda: Corallophyllidae) en Punta Arena de la Ventana, Baja California Sur, México. **Tesis de Licenciatura**. UABCS, La Paz, México.2003. 72 p.
- Solis-Bautista, J.C., L.E.Calderón y H. Reyes-Bonilla.**2004. Growth series of *Quoyula monodonta* (Blainville, 1832, Ex Quoy & Gaimard Ms) (Gastropoda: Coralliophilidae), from the Golfo de California, México. **The Festivus**, XXXVI (3): 25 – 28.
- Sparre, P. y S.C. Venema.** 1995. **Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales**. FAO Documento técnico de pesca No. 306/1. DINADI-FAO. Roma. 420 pp.
- Star, B., S. Apte y J.P.A. Gardner.** 2003. Genetic structuring among population of the greenshell mussel *Perna canaliculus* revealed by analysis of randomly amplified polymorphic DNA. **Maine Ecology Progress Series**. 246: 171 – 182.
- Steel, D.G.R. y H.J. Torrie.** 1995. **Bioestadística: Principios y procedimientos**. McGraw-Hill. México, 622 pp.
- Stearns, S.C. y J.C. Koella.**1986. The evolution of phenotypic in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity.



- Evolution, 40: 893 – 913. in Gosselin, L.A. 1994. The Ecology or early juvenile *Nucella emarginata* (Gastropoda, Prosibbranchia) are hatching snails simply small adults? Phd dissertation. University of Alberta, Edmonton.
- Takada, Y.** 1992. Tide level variation of morph frequency and size structure in *Monodonta labio* (Gastropoda: Trochidae) at several boulder shores in Amakusa. **Venus Japan Journal of Malacology**. 51(3): 187 - 195.
- Tan, KS, L. LL.** 2001. Description of a new species of *Thais* (Mollusca: Neogastropoda: Muricidae) from Taiwan, based on morphological and allozyme analyses. **Zoological Science**. 18(9): 1275-1289.
- Thorpe, J.** 1983. Enzyme variation, genetic distance and evolutionary divergence in relation to levels of taxonomic separation. In Oxford, G.S., Rollinson, D. (Eds) Protein polymorphism: adaptive and taxonomic significance. **The Systematics Association Special volume**. Academic Press. 24: 134 – 152.
- Tissot, B.N.** 1988. Geographic variation and heterochrony in two species of cowries (Genus *Cypraea*). **Evolution**. 42(1):103 – 117.
- Trussell, G.C.** 1996. Phenotypic plasticity in an intertidal snail: the role of a common crab predator. **Evolution**, 50: 448–454.
- Trussell, G.C.** 2000^a. Phenotypic clines, plasticity, and morphological trade-offs in an intertidal snail. **Evolution**. 54(1): 151-166.

- _____, G.C. 2000^b. Predator-induced plasticity and morphological trade-offs in latitudinally separated populations of *Littorina obtusata*. **Evolutionary Ecology Research**.2: 803-822.
- Trussell, G.C. y R.J. Etter.** 2001. Integrating genetic and environmental forces that shape the evolution of geographic variation in a marine snail. **Genetic**.112-113: 321-337.
- Trussell, G.C.** 2002. Evidence of countergradient variation in the growth of an intertidal snail in response to water velocity. **Marine Ecology Progress Series**. 243: 123 -131.
- Urabe, M.** 1998. Contribution of genetic and environmental factors to shell shape variation in the lotic snail *semisulcospira reiniana* (Prosobranchia: Pleuroceridae). **Journal of Molluscan Studies**. 64, 329-343.
- Véliz, D., F. M. Winkler, C. Guisado.** 2003. Developmental and genetic evidence for the existence of three morphologically cryptic of *Crepidula* in northern Chile. **Marine Biology**, 143: 131-142.
- Vermeij, G.J.** 1972. Intraspecific shore-level size gradients in intertidal molluscs. **Ecology**, 53: 693–700.
- Vermeij, G.J.** 1978. Biogeography and adaptation: Patterns of Marine Life. **Harvard University Press. Cambridge U.S.A.** 332 p.
- Vermeij, G.J.** 1993. **A natural history of shells.** Princeton University Press,
- Veron, J. E. N.** 1995. **Corals in space and time: the biogeography and evolution of the scleractinia.** Constock-Cornell. Ithaca. 321 pp.



Veron, J. E. N. y Pichon. 1976. Scleractinia of Esatern Australia. Part I. Families
Thamnasteriidae, Strocoeniidae y Pocilloporidae. **Aus. Int. Mar.**

Monog. Ser. Vol 1. 56 pp.

Vizcaino-Ochoa, V. 2003. Biología reproductiva de tres especies de corales
formadores de arrecifes en Bahía Banderas, México. **Tesis de Maestría.**

UABC, 74 pp.

Weitere, M.; D. Tautz; D. Neumann y S. Steinfartz. 2004. Adaptive divergence

vs. environmental plasticity: tracing local genetic adaptation of

metamorphosis traits in salamanders. **Molecular Ecology**. 13: 1665–1677.

1677.

Wilbur, K.M. -1984.. *The mollusca. Vol.7: Reproduction.* Academic Press.

San Diego, E.U.A. 485 pp.

Wilson, E.A. 1990. Mass mortality of the reef coral *Pocillopora* on the south

Coast of Baja California Sur, México. **Bulletin Southern California**

Academy of Sciences. 89 (1): 39 – 41.

Winnepenninck, B., T. Backeljau y R.D. Wachter. 1996. Investigation of

molluscan phylogeny on the basis of 18s rRNA sequences. **Molecular**

Biology and Evolution, 13(10): 1306 – 1317.

Wyrski, K.1965.The annual and semiannual variation of sea surface

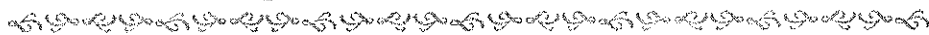
temperature in the north pacific ocean. **Limnology and oceanography**.

10(3): 307-313.

Yanagawa T, T. Funasaka, S. Tsutsumi, T. Raz, N. Tanaka y A. Raz . 2005.

Differential regulation of phosphoglucose isomerase / autocrine motility





factor activities by protein kinase CK2 phosphorylation. **Journal of Biological Chemistry**. 280(11): 10419 – 10426.

Yuh-Ju S., C. Chia-Cheng, C. Wei-Shone, W. Rong-Tsun, M. Meng¶ y H. Chwan-Deng. 1999. The crystal structure of a multifunctional protein: Phosphoglucose isomerase / autocrine motility factor / neuroleukin. **Proceedings of the National Academy of Sciences. Biochemistry**, 96: 5412 – 5417.

Yuh-Wen, C.; C. Hon-Cheng; L. Sin-Che y C. Chaolun-Allen. 2002. Morphometric analysis of shell and operculum variations in the viviparid snail, *cipangopaludina chinensis* (Mollusca: Gastropoda), in Taiwan. **Zoological Studies**. 41(3): 321 – 331.

Zang, D., G.M. Hewitt. 2003. Nuclear DNA analyses in genetic studies of populations: practice, problems and prospects. **Molecular Ecology**. 12: 563 – 584.

Zar, J.H. 1996. **Bioestatistical analysis**. Prentice Hall. New Jersey. 662 pp.

Zera, A. J. 1987. Temperature - dependent Kinetic Variation among Phosphoglucose Isomerase Allozymes from the Wing-polymorphic Water Strider, *Limnopus canaliculatus*. **Molecular Biology and Evolution**. 4(3): 266 - 285.



ANEXOS I

METODOLOGIA

ESTANDARIZACIÓN MOLECULAR

I.1. PREPARACIÓN DEL GEL

Con la finalidad de conseguir las mejores condiciones para un desplazamiento y revelado apropiado de las enzimas; se prepararon geles de poliacrilamida en la siguiente proporción por gel.

Gel	Cantidad
TME (ml)	40
Acrilamida (gr)	1.6
Bisacrilamida (gr)	0.128
Persulfato (gr)	0.04

I.2. SISTEMAS ENZIMÁTICOS

Características generales de los sistemas enzimáticos ensayados para el análisis electroforético a las poblaciones de los morfotipos del género *Quoyula*.

Loci = No. de loci expresados; E.C = Ecuación de identificación.

Sistema enzimático	Iniciales	Ecuación	Estructura cuaternaria	Loci
Glucosa fosfato isomerasa	PGI	E.C.5.3.1.9	Dimérica	1
Fosfoglucomutasa	PGM	E.C.2.7.5.1	Monomérica	1
Fosfogluconato deshidrogenasa	6PGDH	E.C.1.1.1.44	Dimérica	1
Esterasa	EST	E.C.3.1.1.1	Monomérica	2
Leucin amino peptidasa	LAP	E.C.3.4.1.1	Monomérica	3
Peptidasas	PEP	E.C.3.4.11 ó 13	Dimérica	3

I.3. FORMULAS DE TINCIÓN

Se emplearon en el análisis genético de las poblaciones del género *Quoyula*, el volumen que se especifica en éstas permite teñir un gel (10 Org.).
E.C = Ecuación de identificación. Las cantidades son para 90 ml cantidad para una celda con 20 organismo (dos geles).

Glucosa Fosfato Isomerasa (PGI; E.C.5.3.1.9)	
60 mg Fructosa-6-fosfato	60 mg MgCl ₂ ·6H ₂ O
12 mg NADP ⁺	60 U Glucosa-6-fosfato deshidrogenasa
21 mg MTT	90 ml Tris-HCl 0.1 M pH 8.0
6 mg PMS	
Peptidasas (PEP; E.C.3.4.11 ó 13)	
100 mg leucil leucina	25 mg O-dionisidina
50 mg peroxidasa	100 ml Tris-HCl 0.1 M pH 8.0
25 mg L-aminoácido oxidasa	
Leucinaminopeptidasa (LAP; E.C.3.4.1.1)	
a) Incubar en ácido bórico 0.5 M por 20 min a temperatura ambiente	b) Teñir con:
	60 mg sal rápida negra K
	45 mg L-leucil β naphthilamida
	30 mg MgCl ₂
	90 ml Tris-maleato pH 5.3
Esterasa (EST; E.C.3.1.1.1)	
100 mg sal azul rápido BB	10 ml Tris-HCl 0.5 M pH 7.1
3 ml solución substrato EST	87 ml H ₂ O destilada
Fosfoglucomutasa (PGM; E.C.2.7.5.1)	
150 mg glucosa-1-fosfato	210 mg MgCl ₂ ·6H ₂ O
12 mg NADP ⁺	60 U G6PDH
21 mg MTT	90 ml Tris-HCl 0.1 M pH 8.0
6 mg PMS	
Fosfogluconato Deshidrogenasa (6PGDH; E.C.1.1.1.44)	
90 mg Na-6-fosfogluconato	6 mg PMS
30 mg NADP ⁺	30 mg MgCl ₂ ·6H ₂ O
21 mg MTT	90 ml Tris-HCl 0.1 M pH 8.0
(Abreu-Grobois, 1983).	



I.4. SOLUCIONES AMORTIGUADORAS

Relación de compuestos, cantidades así como los pH del amortiguador utilizado para los electrodos, en el análisis genético del género *Quoyula*. Para una celda con 2 geles.

TME pH 7.8 (Electrodo)	
Tris	3.01
Ácido máleico	2.89
Na-EDTA	0.93
MgCl ₂ 6H ₂ O	1.01
NaOH	1.25
H ₂ O	250

I.5. SOLUCIONES PARA SUSTRATOS

Relación de compuestos, cantidades así como los pH de las soluciones utilizadas para los sustratos, en el análisis genético del género *Quoyula*.

Tris-HCl 0.1M pH 8.0			
Agua destilada	3	lt	
Tris base	36.34	gr	
Bajar pH → Ácido Clorhídrico.			
Subir pH → Tris.			

Tris-Maleato			
Tris	12.1	gr	
Ácido maleico	11.6	gr	
NaOH 1 M	24	ml	
Agua destilada	1	lt	
Bajar pH → Ácido maleico.			
Subir pH → Tris.			

Tris-HCl 0.5 M pH7.1			
Agua destilada	1	lt	
Tris base	60.57	gr	
Subir pH → Tris.			
Bajar pH → Ácido Clorhídrico.			

I.6. SOLUCIÓN FIJADORA

Relación de compuestos y cantidades utilizadas para la solución fijadora utilizada en el análisis genético del género *Quoyula*. Las cantidades indicadas son para preparar 2 litros, aproximadamente se necesitan 250 ml por celda.

Solución fijadora	
Agua destilada	1200 ml
Metanol	600 ml
Ácido acético	200 ml

I.7. CONDICIONES DE LA ELECTROFORESIS ELÉCTRICAS

El programa cuenta con tres pasos, en el primer paso, las condiciones son las mas altas del proceso, esto con la finalidad de que el materia genético contenido en los pozos se incorpore al gel de electroforesis; el segundo paso en la fuente de poder es el que favorece la migración de las macromoléculas, y por último las condiciones eléctricas se mantienen bajas para evitar la dispersión del material y que sea posible una mejor resolución en las bandas. Sistema: Sistema enzimático; Pasos: Programa en de la fuente de poder; Volt; Carga eléctrica (voltaje); Amp; Mili amperaje; W: Watts W. ;Tiempo: En horas.

Condiciones Electroforeticas					
Sistema	Pasos	Volt	Amp	W	Tiempo
PGI	1	120	120	15	0:15
	2	120	120	15	5:00
	3	100	50		pausa
PGM	1	120	120	15	0:15
	2	100	120	15	6:00
	3	100	50		pausa
6PGDH	1	120	120	15	0:15
	2	100	120	15	6:00
	3	100	50		pausa
PEP	1	120	120	15	0:15
	2	100	120	15	7:00
	3	100	50		pausa
EST	1	120	120	15	0:15
	2	100	120	15	6:00
	3	100	50		pausa
LAP		120	120	15	15
		100	120	15	6:00 h
		100	50		pausa

ANEXO II

RESULTADOS

I. PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS DEL PACÍFICO MEXICANO

II.8. DESCRIPCIÓN GENERAL

Media, máximo y mínimo de la Longitud Total (LT), Longitud de la Espira (LE), Longitud de la Apertura Opercular (LO) y Ancho de la Apertura Opercular (AB) de la concha de los morfotipos del género *Quoyula* en el Pacífico mexicano. N = número de organismos colectados; Longitud Total (LT); Longitud Espira (LE); Apertura Opercular (LO); Ancho Opercular (AB); Máximo (Max.); Mínimo (Min.).

Localidad	Morfo	Medidas	LT	L1E	LB	AB	N
Golfo							
Monodonta	Max. Media Min.	23.10	7.94	19.75	19.34	567	
		9.52	2.19	7.93	4.87		
		1.96	0.65	1.68	0.84		
Madreporarum	Max. Media Min.	22.90	4.20	18.74	11.20	127	
		14.13	2.43	10.39	6.81		
		6.66	0.28	3.82	1.90		
Jalisco							
Monodonta	Max. Media Min.	22.10	7.60	17.90	8.60	141	
		13.96	4.73	10.23	4.70		
		5.65	1.85	4.15	1.60		
Madreporarum	Max. Media Min.	22.70	6.95	19.25	8.30	41	
		15.60	5.04	11.64	5.49		
		7.45	3.35	6.10	2.55		
Oaxaca							
Monodonta	Max. Media Min.	32.02	2.64	23.93	14.61	56	
		14.38	1.41	11.11	7.37		
		0.79	0.09	0.61	0.38		
Madreporarum	Max. Media Min.	28.13	4.04	37.97	19.61	25	
		21.20	1.92	17.80	10.95		
		12.64	1.09	9.94	6.58		

II. POBLACIONES DENTRO DEL GOLFO DE CALIFORNIA

II.9. DESCRIPCIÓN GENERAL

Descripción general de medidas de tendencia central y dispersión de los parámetros merísticos tomados de la concha de los morfotipos del género *Quoyula* en el Golfo de California. 1.- El Portugués; 2.- Isla Espíritu Santo; 3.- Punta Pericos; a.- Monodonta; b, Madreporarum; LT, Longitud Total; L2E, Longitud de la Primera Espira; L1E, Longitud de la Segunda Espira; LE, Longitud de la Espira; AT, Ancho Total; LO, Longitud de la Apertura Opercular; AO, Ancho de la Apertura Opercular; LLO, Longitud del Labio al Borde del Opérculo; las longitudes esta en milímetros; P, Peso húmedo esta en gramos; STD, desviación estándar; EST, error estándar.

			LT	L2E	L1E	LE	AT	LO	AO	LLO	P
1	a	media	13.96	2.95	1.23	4.18	9.06	11.23	7.28	4.77	0.57
		máximo	24.05	5.18	2.18	7.35	15.06	19.92	11.34	7.82	1.80
		mínimo	7.45	1.55	0.66	2.31	5.05	5.98	3.99	2.58	0.15
		STD	3.60	0.85	0.40	1.18	2.38	2.97	1.89	1.37	0.39
		EST	0.66	0.16	0.07	0.22	0.43	0.54	0.35	0.25	0.07
	b	media	15.30	3.31	1.37	4.68	9.83	12.55	8.13	5.39	0.63
		máximo	19.29	4.31	2.11	6.00	12.29	16.35	10.19	7.71	1.05
		mínimo	10.81	2.20	0.73	3.66	6.81	8.14	5.16	3.64	0.24
		STD	2.45	0.59	0.37	0.83	1.55	2.33	1.50	0.98	0.24
		EST	0.67	0.16	0.10	0.23	0.65	0.43	0.42	0.27	0.07



Continuación...

2		LT	L2E	L1E	LE	AT	LO	AO	LL0	P
a	media	17.78	3.97	1.46	5.43	11.23	14.45	9.26	6.35	1.13
	máximo	25.46	11.72	3.24	12.60	18.40	21.88	14.88	11.74	2.81
	mínimo	10.44	2.02	0.74	2.81	3.95	7.82	5.25	3.65	0.26
	STD	4.16	1.76	0.54	1.89	3.16	3.53	2.47	2.08	0.68
	EST	0.76	0.32	0.99	0.34	0.58	0.64	0.45	0.38	0.07
	b media	20.01	3.84	1.41	5.25	12.54	16.00	10.11	7.04	1.33
	máximo	30.13	7.39	2.20	9.59	17.87	23.41	13.36	10.08	4.00
	mínimo	10.74	1.38	0.62	2.00	6.22	8.55	5.31	3.41	0.21
	STD	4.18	1.31	0.51	1.72	2.62	3.25	2.06	1.57	0.72
	EST	0.76	0.24	0.09	0.31	0.48	0.59	0.38	0.29	0.13
3		LT	L2E	L1E	LE	AT	LO	AO	LL0	P
a	media	16.34	3.07	1.18	4.26	10.02	13.78	8.67	5.76	0.73
	máximo	29.04	5.20	2.15	7.07	17.39	23.35	15.44	11.01	3.60
	mínimo	12.19	1.64	0.60	2.45	7.51	10.04	6.29	4.00	0.34
	STD	3.83	0.94	0.39	1.26	2.41	3.17	2.20	1.69	0.69
	EST	0.70	0.17	0.07	0.23	0.44	0.58	0.40	0.31	0.13
	b media	15.07	2.80	1.17	3.97	9.01	12.76	8.04	5.00	0.52
	máximo	24.73	5.08	2.31	6.86	15.51	21.94	13.66	8.54	1.80
	mínimo	8.01	1.01	0.35	1.36	5.05	6.96	4.22	2.66	0.08
	STD	4.05	0.82	0.45	1.16	2.40	3.63	2.47	1.55	0.39
	EST	0.74	0.15	0.08	0.21	0.44	0.66	0.45	0.28	0.07

II.10. EXPLORACIÓN DE CARACTERES MORFOLÓGICOS

Correlación de los caracteres morfológicos de los morfotipos del género *Quoyula* en el Golfo de California. LT, Longitud Total; LE, Longitud de la Espira; AT, Ancho Total; LO, Longitud de la Apertura Opercular; AO, Ancho de la Apertura Opercular; LLO, Longitud del Labio al Borde del Opérculo; las longitudes esta en milímetros.

Monodonta						
Correlación de los caracteres morfológicos						
	LT	LE	AT	LO	AO	LLO
El Portugués	1	0.8339	0.9197	0.9736	0.9463	0.9066
	0.8339	1	0.6944	0.7476	0.7625	0.7563
	0.9197	0.6944	1	0.956	0.9659	0.9258
	0.9736	0.7476	0.956	1	0.9556	0.9155
	0.9463	0.7625	0.9659	0.9556	1	0.9356
	0.9066	0.7563	0.9258	0.9155	0.9356	1
Isla Espíritu Santo	1	0.1794	0.8601	0.9376	0.8629	0.7389
	0.1794	1	0.131	0.1111	0.0804	0.1657
	0.8601	0.131	1	0.8971	0.9114	0.7705
	0.9376	0.1111	0.8971	1	0.9217	0.7629
	0.8629	0.0804	0.9114	0.9217	1	0.7485
	0.7389	0.1657	0.7705	0.7629	0.7485	1
Punta Pericos	1	0.6166	0.9226	0.9587	0.872	0.8525
	0.6166	1	0.4536	0.4493	0.3747	0.3507
	0.9226	0.4536	1	0.9448	0.9176	0.9435
	0.9587	0.4493	0.9448	1	0.9019	0.89
	0.872	0.3747	0.9176	0.9019	1	0.9554
	0.8525	0.3507	0.9435	0.89	0.9554	1

Madreporarum						
Correlación de variables						
	LT	LE	AT	LO	AO	LL0
El Portugués	1	0.2738	0.7994	0.9344	0.8927	0.7393
	0.2738	1	0.2229	0.1945	0.2126	0.0737
	0.7994	0.2229	1	0.8511	0.9396	0.8575
	0.9344	0.1945	0.8511	1	0.9552	0.7948
	0.8927	0.2126	0.9396	0.9552	1	0.8546
	0.7393	0.0737	0.8575	0.7948	0.8546	1
Isla Espiritu Santo	1	0.6034	0.9483	0.925	0.8565	0.8879
	0.6034	1	0.5477	0.3893	0.3864	0.448
	0.9483	0.5477	1	0.8977	0.8909	0.927
	0.925	0.3893	0.8977	1	0.9395	0.9093
	0.8565	0.3864	0.8909	0.9395	1	0.9602
	0.8879	0.448	0.927	0.9093	0.9602	1
Punta Pericos	1	0.5694	0.9258	0.97	0.9299	0.9075
	0.5694	1	0.45	0.4626	0.3538	0.4246
	0.9258	0.45	1	0.9512	0.9403	0.8955
	0.97	0.4626	0.9512	1	0.9602	0.9213
	0.9299	0.3538	0.9403	0.9602	1	0.9449
	0.9075	0.4246	0.8955	0.9213	0.9449	1

Monodonta						
Covarianzas de los caracteres morfológicos						
	LT	LE	AT	LO	AO	LL0
El Portugués	12.9688	3.5523	7.8783	10.4108	6.4529	4.4658
	3.5523	1.3993	1.954	2.626	1.7081	1.2237
	7.8783	1.954	5.6581	6.7521	4.3508	3.0121
	10.4108	2.626	6.7521	8.8163	5.373	3.718
	6.4529	1.7081	4.3508	5.373	3.5858	2.4232
	4.4658	1.2237	3.0121	3.718	2.4232	1.8708
Isla Espíritu Santo	17.3235	1.4079	11.2973	13.7669	8.8838	6.3888
	1.4079	3.5544	0.7794	0.7392	0.3747	0.6489
	11.2973	0.7794	9.9588	9.9872	7.1137	5.0516
	13.7669	0.7392	9.9872	12.446	8.0424	5.5912
	8.8838	0.3747	7.1137	8.0424	6.1178	3.8462
	6.3888	0.6489	5.0516	5.5912	3.8462	4.3158
Punta Pericos	14.6844	2.9796	8.5312	11.6308	7.3424	5.5221
	2.9796	1.5902	1.3802	1.7938	1.0382	0.7476
	8.5312	1.3802	5.8224	7.2175	4.8653	3.8484
	11.6308	1.7938	7.2175	10.023	6.2741	4.763
	7.3424	1.0382	4.8653	6.2741	4.8284	3.5488
	5.5221	0.7476	3.8484	4.763	3.5488	2.8575

Madreporarum						
Covarianzas de los caracteres morfológicos						
	LT	LE	AT	LO	AO	LLO
El Portugués	6.0013	0.5557	3.0415	5.3329	3.2834	1.7712
	0.5557	0.6864	0.2868	0.3753	0.2644	0.0597
	3.0415	0.2868	2.4121	3.0795	2.191	1.3024
	5.3329	0.3753	3.0795	5.428	3.3413	1.8111
	3.2834	0.2644	2.191	3.3413	2.2544	1.2549
	1.7712	0.0597	1.3024	1.8111	1.2549	0.9565
Isla Espíritu Santo	17.5123	4.3444	10.4081	12.5983	7.3758	5.8375
	4.3444	2.9606	2.4719	2.1803	1.3683	1.2111
	10.4081	2.4719	6.8791	7.6626	4.8087	3.82
	12.5983	2.1803	7.6626	10.5918	6.2921	4.6493
	7.3758	1.3683	4.8087	6.2921	4.2349	3.1044
	5.8375	1.2111	3.82	4.6493	3.1044	2.4684
Punta Pericos	16.4413	2.6775	9.0146	14.2766	9.2963	5.6971
	2.6775	1.3451	1.2533	1.9476	1.0116	0.7624
	9.0146	1.2533	5.7664	8.2907	5.5669	3.3292
	14.2766	1.9476	8.2907	13.1754	8.5935	5.1774
	9.2963	1.0116	5.5669	8.5935	6.0789	3.6069
	5.6971	0.7624	3.3292	5.1774	3.6069	2.3971

II.11. GRUPOS HOMEGENESOS

Resultados obtenidos a partir de mínimos cuadrados en la comparación de la longitud total de la concha en los organismos de las tres provincias biogeográficas para las dos morfologías y considerando a los organismos como especie.

Poblaciones	Morfortipo		Como especie
	Monodonta	Madreporarum	Q. madreporarum
Golfo de California	*	*	*
Jalisco	*	*	*
Oaxaca	*	*	*

Los * alineados verticalmente denotan igualdad de las medias en LT.

Resultados obtenidos a partir de mínimos cuadrados en la comparación de la longitud total de la concha en los organismos de las tres localidades dentro del Golfo de California para las dos morfologías.

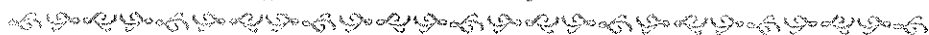
Poblaciones	Morfotipo	
	Monodonta	Madreporarum
El Portugués	*	*
Isla Espíritu Santo	*	*
Punta Pericos	*	*
Los * alineados verticalmente denotan igualdad de las medias en LT.		

Resultados obtenidos a partir de mínimos cuadrados en la comparación del peso humedo en los organismos de las tres localidades dentro del Golfo de California para las dos morfologías.

Poblaciones	Morfotipo	
	Monodonta	Madreporarum
El portugués	*	*
Isla	*	*
Punta Pericos	*	*
Los * alineados verticalmente denotan igualdad de las medias en peso.		

Resultados obtenidos a partir de mínimos cuadrados en la comparación del la longitud total y peso humedo en los organismos del las tres localidades dentro del Golfo de California para las dos morfologías.

Poblaciones	Longitud Total (mm)	Peso Humedo (gm)
El Portugués	*	*
Isla Espiritu Santo	*	*
Punta Pericos	*	*
Los * alineados verticalmente denotan igualdad de las medias en Peso.		



3. ANÁLISIS MULTIVARIADO

II.12. PRECEPTOS ESTADÍSTICOS

Pruebas de normalidad y homegeneidad de varianza requeridas para los análisis realizados.



NORMALIDAD			
Datos Estandarizados			
Población	Monodonta	Madreporarum	Como Especie
Golfo	659	36	695
	✓	✓	✓
	1.0000	1.0000	1.0000
Jalisco	141	41	182
	✓	✓	✓
	1.0000	1.0000	1.0000
Oaxaca	56	25	82
	✓	✓	✓
	1.0000	1.0000	1.0000
El Portugués	30	13	43
	✓	X	✓
	1.0000	0.0494	1.0000
Isla	30	30	60
	✓	✓	✓
	1.0000	1.0000	1.0000
Pericos	30	30	60
	✓	✓	✓
	1.0000	1.0000	1.0000
Pacífico	856	102	
	✓	✓	
	1.0000	1.0000	
Golfo	90	73	
	✓	✓	
	1.0000	1.0000	
Número de Organismos		30	
Normal / No normal		✓ / X	
Valor P		0.0494	

NORMALIDAD			
Datos Estandarizados			
Población	Monodonta	Madreporarum	Como Especie
Golfo	659	36	695
	✓	✓	✓
	1.0000	1.0000	1.0000
Jalisco	141	41	182
	✓	✓	✓
	1.0000	1.0000	1.0000
Oaxaca	56	25	82
	✓	✓	✓
	1.0000	1.0000	1.0000
El Portugués	30	13	43
	✓	X	✓
	1.0000	0.0479	1.0000
Isla	30	30	60
	✓	✓	✓
	1.0000	1.0000	1.0000
Pericos	30	30	60
	✓	✓	✓
	1.0000	0.9997	1.0000
Pacífico	856	102	
	✓	✓	
	1.0000	1.0000	
Golfo	90	73	
	✓	✓	
	1.0000	1.0000	
Número de Organismos		30	
Normal / No normal		✓ / X	
Valor P		0.0494	

NORMALIDAD			
Datos Estandarizados			
Población	Monodonta	Madreporarum	Como Especie
Golfo	659	36	695
	✓	✓	✓
	1.0000	1.0000	1.0000
Jalisco	141	41	182
	✓	✓	✓
	1.0000	1.0000	1.0000
Oaxaca	56	25	82
	✓	✓	✓
	1.0000	1.0000	1.0000
El Portugués	30	13	43
	✓	✓	✓
	1.0000	0.9728	1.0000
Isla	30	30	60
	✓	✓	✓
	0.0000	1.0000	1.0000
Pericos	30	30	60
	X	✓	✓
	0.0000	1.0000	1.0000
Pacífico	856	102	
	✓	✓	
	1.0000	1.0000	
Golfo	90	73	
	✓	✓	
	1.0000	1.0000	
Número de Organismos		30	
Normal / No normal		✓ / X	
Valor P		0.0494	

HOMOGENEIDAD DE VARIANZA

	Monodonta n	Est.	Rea.	Pro.	Madreporarum n
Golfo	659	= 0.5529	= 0.3620	≠ 0.0000	36
Jalisco	141	= 0.2031	= 0.4434	= 0.0785	41
Oaxaca	56	= 0.0985	≠ 0.0000	≠ 0.0000	25
Portugués	30	= 0.0506	= 0.4436	= 0.2456	13
Isla	30	= 0.4434	= 0.1862	= 0.6022	30
Pericos	30	= 0.5084	= 0.6554	= 0.0761	30
Pacífico	856	≠ 0.0000	≠ 0.0000	≠ 0.0000	102
Golfo	90	= 0.5084	= 0.2451	≠ 0.0072	73

Est. Matriz de datos estandarizados a partir de la desviación estándar.

Rea. Matriz de datos con magnitudes (mm).

Pro. Matriz de datos proporcionales a partir de la LT.

ANEXO III

RESULTADOS

4. ANÁLISIS GENÉTICO

Los resultados obtenidos en el análisis enzimático solo de Glucosa-6-fosfato-isomerasa (PGI), en los organismos del género *Quoyula* dentro del Golfo de California, no se encontraron diferencias: En las distintas combinaciones de las etapas (adultas y juveniles) ni entre poblaciones ni entre morfologías. El resultado fue el mismo cuando se consideraron los organismos como especie, no hay diferencias estadísticamente significativas.

III.13. HETEROSIGOSIS

Valores de heterosigosis de PGI en de los organismos del género *Quoyula* dentro del Golfo de California: a) Adultos, b), Juveniles y c) Considerando a los organismos como especie, Adultos y Juveniles.

a)

Localidad	Morfotipo	Hete.	Frec. %	N
El Portugués				
	Monodonta	37	75	10
	Madreporarum	40	71	7
Isla Espiritu santo				
	Monodonta	18	90	20
	Madreporarum	37	75	18
Punta Pericos				
	Monodonta	14	92	13
	Madreporarum	18	90	5

Continuación...

Localidad	Morfotipo	Hete.	Frec. %	N
No importando localidad				
	Monodonta	22	87	43
	Madreporarum	35	76	30
Adultos y Juveniles				
	Monodonta	2	85	71
	Madreporarum	31	80	58
Hete.	Heterocigosis.			
Frec. %	Frecuenciaalelica.			
N	Numero de muestra.			

b)

Localidad	Morfotipo	Hete.	Frec. %	N
El Portugués				
	Monodonta	30	81	19
	Madreporarum	27	83	6
Isla Espíritu santo				
	Monodonta	0	100	5
	Madreporarum	0	100	5
Punta Pericos				
	Monodonta	46	62	4
	Madreporarum	32	79	17
Hete.	Heterocigosis.			
Frec. %	Frecuenciaalelica.			
N	Numero de muestra.			

c)

Localidad	Hete.	Frec. %	N
El Portugués	23	78	42
Isla Espíritu santo	25	84	43
Punta Pericos	25	85	44
Hete.	Heterocigosis.		
Frec. %	Frecuencia alelica.		
N	Número de muestra.		

III.14. COMPARACION DE HETEROCIGOSIS ENTRE MORFOTIPOS

Comparaciones pareadas por tables de contingencias (Fisher's RxC test en TFPGA; Millar, 1997) del análisis de heterocigosis enzimática de la Glucosa-6-fosfato- isomerasa (PGI), en los organismos del género *Quoyula*: *Monodonta* (a) y *Madreporarum* (b), dentro del Golfo de California, como adultos (A) y juveniles (J). Se presenta; S.E.= Error estandar, p= Valoración estadística (Valor p; $p > 0.05$ significa igualdad).

Localidad	Base de Datos	Morfotipo	Etapas
El Portugués	1	a	A
	2	a	J
	3	b	A
	4	b	J
Isla Espíritu Santo	5	a	A
	6	a	J
	7	b	A
	8	b	J
Punta Pericos	9	a	A
	10	a	J
	11	b	A
	12	b	J

1 vs. 2	p = 0.7339 S.E. :0.0033	2 vs. 3	p = 0.4597 S.E. :0.0071	3 vs. 4	p = 0.6570 S.E. :0.0037
1 vs. 3	p = 1.0000 S.E. :0.0000	2 vs. 5	p = 0.3386 S.E. :0.0096	3 vs. 5	p = 0.1844 S.E. :0.0055
1 vs. 4	p = 0.6890 S.E. :0.0034	2 vs. 7	p = 0.5655 S.E. :0.0059	3 vs. 6	p = 0.1222 S.E. :0.0057
1 vs. 5	p = 0.1400 S.E. :0.0041	2 vs. 4	p = 1.0000 S.E. :0.0000	3 vs. 7	p = 1.0000 S.E. :0.0000
1 vs. 6	p = 0.1407 S.E. :0.0026	2 vs. 6	p = 0.3097 S.E. :0.0048	3 vs. 8	p = 0.1164 S.E. :0.0034
1 vs. 7	p = 1.0000 S.E. :0.0000	2 vs. 8	p = 0.3210 S.E. :0.0061	3 vs. 9	p = 0.1611 S.E. :0.0065
1 vs. 8	p = 0.1407 S.E. :0.0036	2 vs. 9	p = 0.2982 S.E. :0.0052	3 vs. 10	p = 1.0000 S.E. :0.0000
1 vs. 9	p = 0.2161 S.E. :0.0051	2 vs. 10	p = 0.3529 S.E. :0.0054	3 vs. 11	p = 0.3538 S.E. :0.0065
1 vs. 10	p = 0.6485 S.E. :0.0037	2 vs. 11	p = 1.0000 S.E. :0.0000	3 vs. 12	p = 0.7109 S.E. :0.0043
1 vs. 11	p = 0.6301 S.E. :0.0043	2 vs. 12	p = 1.0000 S.E. :0.0000		
1 vs. 12	p = 0.7452 S.E. :0.0032				

Continuacion

4 vs. 5	p = 0.6156 S.E. :0.0046	5 vs. 6	p = 0.5672 S.E. :0.0026	6 vs. 7	p = 0.1744 S.E. :0.0055
4 vs. 6	p = 0.4739 S.E. :0.0029	5 vs. 7	p = 0.1227 S.E. :0.0056	6 vs. 8	p = 1.0000 S.E. :0.0000
4 vs. 7	p = 0.7043 S.E. :0.0033	5 vs. 8	p = 0.5773 S.E. :0.0024	6 vs. 9	p = 1.0000 S.E. :0.0000
4 vs. 8	p = 0.4804 S.E. :0.0030	5 vs. 9	p = 1.0000 S.E. :0.0000	6 vs. 10	p = 0.0733 S.E. :0.0024
4 vs. 9	p = 0.5760 S.E. :0.0054	5 vs. 10	p = 0.0768 S.E. :0.0039	6 vs. 11	p = 1.0000 S.E. :0.0000
4 vs. 10	p = 0.3483 S.E. :0.0068	5 vs. 11	p = 1.0000 S.E. :0.0000	6 vs. 12	p = 0.1759 S.E. :0.0038
4 vs. 11	p = 1.0000 S.E. :0.0000	5 vs. 12	p = 0.3181 S.E. :0.0041		
4 vs. 12	p = 1.0000 S.E. :0.0000				
7 vs. 8	p = 0.1713 S.E. :0.0059	8 vs. 9	p = 1.0000 S.E. :0.0000	9 vs. 10	p = 0.0717 S.E. :0.0040
7 vs. 9	p = 0.0972 S.E. :0.0041	8 vs. 10	p = 0.0673 S.E. :0.0038	9 vs. 11	p = 1.0000 S.E. :0.0000
7 vs. 10	p = 0.6580 S.E. :0.0032	8 vs. 11	p = 1.0000 S.E. :0.0000	9 vs. 12	p = 0.2755 S.E. :0.0041
7 vs. 11	p = 0.4203 S.E. :0.0059	8 vs. 12	p = 0.1739 S.E. :0.0040		
7 vs. 12	p = 0.7701 S.E. :0.0036				
10 vs. 11	p = 0.2791 S.E. :0.0063	11 vs. 12	p = 0.6597 S.E. :0.0023		
10 vs. 12	p = 0.3723 S.E. :0.0057				

III.15. COMPARACION DE HETEROCIGOSIS COMO ESPECIE

Comparaciones pareadas del análisis de heterocigosis enzimática de la Glucosa-6-fosfato- isomerasa (PGI), en los organismos del género Quoyula dentro del Golfo de California. Se presenta; S.E.= Error estandar, p= Valoración estadística (Valor p; $p > 0.05$ significa igualdad)

Comparación como Especie Adultos y Juveniles	
El Portugués vs. Isla Espíritu Santo	
El Portugués vs. Punta Pericos	$p = 0.3118$; S.E. :0.0091
Isla Espíritu Santo vs. Punta Pericos	$p = 0.3338$; S.E. :0.0156
	$p = 1.0000$; S.E. :0.0000