



UNIVERSIDAD DE ORIENTE  
NÚCLEO DE SUCRE  
INSTITUTO OCEANOGRÁFICO DE VENEZUELA  
POSTGRADO EN CIENCIAS MARINAS  
PROGRAMA DE MAESTRIA



ESTUDIO MORFOMÉTRICO DEL DIMORFISMO SEXUAL DE  
LAS CONCHAS DE ESPECIES DE GASTRÓPODOS MARINOS  
COMUNES (MOLLUSCA: GASTROPODA) EN VENEZUELA

Trabajo de Grado presentado como requisito parcial para optar al  
título de *Magister Scientiarum* en Ciencias Marinas, Mención  
Biología Marina

**LEE ANN GALINDO PÉREZ**

Cumaná, junio de 2009

ESTUDIO MORFOMÉTRICO DEL DIMORFISMO SEXUAL DE LAS  
CONCHAS DE ESPECIES DE GASTRÓPODOS MARINOS  
COMUNES (MOLLUSCA: GASTROPODA) DE VENEZUELA

Aprobado en nombre de la Universidad de Oriente  
por el siguiente Jurado Examinador:

---

Dr. Héctor López (Asesor)

---

Dra. Carmen Alfonsi (Jurado)

---

MSc. Ernesto Ron (Jurado)

Categoría:

Cumaná, junio de 2009

## INDICE GENERAL

	Pág.
AGRADECIMIENTOS .....	vi
LISTA DE FIGURAS .....	viii
LISTA DE TABLAS .....	xix
RESUMEN .....	xxiv
INTRODUCCIÓN .....	1
1. Dimorfismo Sexual .....	1
2. Dimorfismo Sexual en Gasterópodos.....	5
3. El Método de Estudio .....	7
4. La Elección del Sistema Modelo .....	9
5. Objetivo General.....	10
6. Objetivos Específicos .....	11
MATERIALES Y MÉTODOS .....	16
1. Localidad de Muestreos .....	16
2. La muestra.....	17
3. Digitalización.....	18
4. Procesamiento de Datos .....	18
A. <i>El Método de las Cerchas</i> .....	19
B. <i>Thin Plate Spline (TPS):</i> .....	23
a. Estimación de dimorfismo sexual por talla.....	24
b. Estimación de dimorfismo sexual por forma (morfometría geométrica).....	24
RESULTADOS.....	29
MÉTODOS DE CERCHAS.....	29
1. <i>Strombus pugilis</i> ( $n = ♀ 73; ♂ 73$ ).....	29
2. <i>Strombus costatus</i> ( $n = ♀ 25; ♂ 25$ ).....	36
3. <i>Strombus gigas</i> ( $n = ♀ 21; ♂ 21$ ).....	41
4. <i>Phyllonotus margaritensis</i> ( $n = ♀ 25; ♂ 25$ ).....	47
5. <i>Chicoreus brevifrons</i> ( $n = ♀ 20; ♂ 20$ ) .....	51
6. <i>Melongena melongena</i> ( $n = ♀ 24; ♂ 24$ ) .....	55
7. <i>Fasciolaria tulipa</i> ( $n = ♀ 20; ♂ 20$ ).....	60
MÉTODOS DE TPS.....	65
1. <i>Strombus pugilis</i> ( $n = ♀ 73; ♂ 73$ ).....	67
2. <i>Strombus costatus</i> ( $n = ♀ 25; ♂ 25$ ).....	85
3. <i>Strombus gigas</i> ( $n = ♀ 21; ♂ 21$ ).....	104

4. <i>Phyllonotus margaritensis</i> (n = ♀ 25; ♂ 25) .....	121
5. <i>Chicoreus brevifrons</i> (n = ♀ 20; ♂ 20) .....	138
6. <i>Melongena melongena</i> (n = ♀ 24; ♂ 24) .....	155
7. <i>Fasciolaria tulipa</i> (n = ♀ 20; ♂ 20) .....	174
DISCUSIÓN .....	191
CONCLUSIONES .....	207
RECOMENDACIÓN .....	210
LITERATURA CITADA .....	211
ANEXO 1 .....	226
ANEXO 2 .....	235
ANEXO 3 .....	236

## DEDICATORIA

Parece mentira, cada vez que se derrumban mis fortalezas,  
cuando se caen mis sueños y esperanzas,  
cuando después de la tormenta comienza otra,  
cuando todo parece estar peor:  
aparece tu mano como una lucecita al final de la penumbra,  
tan delicada, tan simple, tan limpia, tan suave, tan tú.  
Todo cuanto hago es para honrarte:

**Bella Abuela Mati.**

## AGRADECIMIENTOS

Extiendo mi más sincero agradecimiento al Dr. Héctor López y al laboratorio del Genética y Morfología Evolutiva de Peces, del Instituto de Zoología Tropical - Universidad Central de Venezuela, por su valiosa contribución en la asesoría, disertación y cuidado del manuscrito del presente trabajo de investigación. Por brindarme su apoyo incondicional durante estos últimos meses. Fue de gran importancia la tutela del Dr. Roberto Cipriani del laboratorio de Evolución Morfológica - Universidad Simón Bolívar, por la concepción del problema, por el desarrollo metodológico del presente estudio y su abierta amistad.

A pesar de la distancia, el laboratorio de Carcinología de la Universidad de Oriente – Núcleo Nueva Esparta, ha sido de gran apoyo en todos los sentidos para la realización de la presente investigación. Muchas gracias al Prof. Juan Bolaños, el magisterante Enrique Hernández y el técnico Régulo López, así como los lancheros Alexis y Julián. Sin ellos, la obtención de la muestra hubiera sido imposible. Al apoyo de FUDENA, en la estación de Chichiriviche, por su colaboración en las colectas y la obtención de bibliografía. Al grupo de Trabajo de Investigación de Moluscos del Instituto Oceanográfico de Venezuela y el Laboratorio de Cultivo de Moluscos, liderizados por el Dr. Cesar Lodeiros, por su apoyo, su colaboración incondicional, su apoyo moral y principalmente por su sugerencias en la consecución de la presente tesis. A la Dra. Jazmine Arrivillaga, por su guía, enseñanzas y extensas horas de discusión.

Agradezco a Dr. James Rohlf de la Universidad del Estado de Nueva York, USA; Locke Rowe de la Universidad de Toronto, Canadá; Róger Sepúlveda de la Universidad de Valparaíso, Chile, quienes además de mis asesores, colaboraron en la comprensión de la aplicación de los procedimientos morfométricos y estadísticos. Igualmente se le agradece la colaboración y el intercambio bibliográfico al Dr. Luiz R. Simone del Museo de Zoología de La Universidad de Sao Paulo, Brasil; a la biblioteca del Museo de Historia Natural de Victoria, Australia; a Manuel Malaquías del Museo de Historia Natural del Londres, Inglaterra y al Dr. E. Mutlu de la Universidad Técnica del Medio Oriente, de Turkía.

A mi Nelsy, esa amiga que jamás dejó de creer en mí, de acompañarme y apoyarme. Gracias por ser y hacerme feliz. A los miembros del EvoMorf. A mis compañeros de laboratorio, de trabajo, de estudios, de viaje, de sueños y de entusiasmo: Enrique Hernández, Ernesto Ron e Isabel Magán ¡Quién diría que el camino iba a ser tan escarpado!. A mis compañeras de aquelarre Maribet Gamboa y Tatiana Caldera: hay cosas que no se pueden resumir con palabras...

Debo rendirle mi mejor tributo a mi Familia: Madre, Abuela, Hermanos Vlady y Gaby, Sobrina, Super-tías Maguie, Bertha y Jhonis, Tíos Miguel y Dany. ¿Cómo hubiere llegado aquí sin ustedes? Gracias de por vida. A esas personas que se hacen familia a lo largo de la vida: mi madre putativa Ingrid Castellanos, Carla Alcalá y su familia quienes me hacen sentir como hija adoptiva y mis vecinos, la familia Saldedo: Ileana, Carla y Carlos.

A Manuel Caballer, por hacer de este tránsito, una historia de amor.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Mapa del Estado Nueva Esparta. Los números señalan las zonas de muestreo. 1. Punta Arenas, Isla de Cubagua. 2. Bahía de Charagato, Isla de Cubagua. 3. Guayacancito, Isla de Margarita. 4. Brasil, Isla de Cubagua. 5. Laguna La Restinga, Isla de Margarita. .... 16
- Figura 2. Esquema de medidas de distancias euclídeas establecido sobre la cara ventral de los ejemplares. Se utiliza *Strombus pugilis* como el modelo a utilizar en el resto de las especies en estudio. .... 19
- Figura 3. Análisis de componentes principales realizado sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en las cerchas. Proyección de valores de los coeficientes de cada individuo de *Strombus pugilis* sobre el plano del CP1 al 9. Espacio entre el CP1 y el CP2 (A); CP2 y CP3 (B); CP3 y CP4 (C); el CP4 y CP5 (D), CP6 y el CP7 (E) y CP8 y CP9 (F). El CP10 no se presenta por razones de espacio. En rojo se representan las hembras y en azul los machos. .... 31
- Figura 4. Patrón alométrico de *Strombus pugilis* sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. A. Patrón para toda la muestra. B. Patrón para las hembras. C. Patrón para los machos. En rojo se representa la alometría negativa, en azul la alometría positiva y en negro la isometría. .... 33
- Figura 5. Análisis de componentes principales realizado sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. Proyección de valores de los coeficientes de cada individuo de *Strombus costatus* sobre el plano del CP1 al 10. Espacio entre el CP1 y el CP3 (A); CP2 y CP3 (B); CP4 y CP5 (C); el CP6 y CP7 (D); el CP8 y CP9 (E) y el CP9 y CP10 (F). En rojo se representan las hembras y en azul los machos. .... 37
- Figura 6. Patrón alométrico de *Strombus costatus* sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. A. Patrón para toda la muestra. B. Patrón para las hembras. C. Patrón para los machos. En rojo se representa la alometría negativa, en azul la alometría positiva y en negro la isometría. .... 40
- Figura 7. Análisis de componentes principales realizado sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. Proyección de valores de los coeficientes de cada individuo de *Strombus gigas* sobre el plano de los CP1 y CP2. En rojo se representan las hembras y en azul los machos. .... 41
- Figura 8. Análisis de componentes principales realizado sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. Proyección de valores de los coeficientes de cada individuo de *Strombus gigas* sobre el plano del CP2 al 11. Espacio entre el CP2 y el CP3 (A); CP4 y CP5 (B); CP6 y CP7 (C); el CP7 y CP8 (D); el CP9 y CP10 (E) y el CP10 y CP11 (F). En rojo se representan las hembras y en azul los machos. .... 44

- Figura 9. Patrón alométrico de *Strombus gigas* sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. A. Patrón para toda la muestra. B. Patrón para las hembras. C. Patrón para los machos. En rojo se representa la alometría negativa, en azul la alometría positiva y en negro la isometría ..... 46
- Figura 10. Análisis de componentes principales realizado sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. Proyección de valores de los coeficientes de cada individuo de *Phyllonotus margaritensis* sobre el plano del CP1 al 4. Espacio entre el CP1 y el CP2 (A); CP2 y CP3 (B); CP2 y CP4 (C). En rojo se representan las hembras y en azul los machos. .... 49
- Figura 11. Patrón alométrico de *Phyllonotus margaritensis* sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. A. Patrón para toda la muestra. B. Patrón para las hembras. C. Patrón para los machos. En rojo se representa la alometría negativa, en azul la alometría positiva y en negro la isometría. .. 50
- Figura 12. Análisis de componentes principales realizado sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. Proyección de valores de los coeficientes de cada individuo de *Chicoreus brevifrons* sobre el plano del CP 1 al 7. Espacio entre el CP1 y el CP2 (A); CP2 y CP3 (B); CP3 y CP4 (C); el CP4 y CP5 (D); el CP5 y CP6 (E) y el CP6 y CP7 (F). En rojo se representan las hembras y en azul los machos. .... 52
- Figura 13. Patrón alométrico de *Chicoreus brevifrons* sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. A. Patrón para toda la muestra. B. Patrón para las hembras. C. Patrón para los machos. En rojo se representa la alometría negativa, en azul la alometría positiva y en negro la isometría. .. 54
- Figura 14. Análisis de componentes principales realizado sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. Proyección de valores de los coeficientes de cada individuo de *Melongena melongena* sobre el plano de los CP1 y CP2. En rojo se representan las hembras y en azul los machos. .. 55
- Figura 15. Análisis de componentes principales realizado sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. Proyección de valores de los coeficientes de cada individuo de *Melongena melongena* sobre el plano del CP1 al 9. Espacio entre el CP2 y CP3 (A); CP3 y CP4 (B); CP4 y CP5 (C); el CP5 y CP6 (D); el CP8 y CP9 (E) y el CP5 y CP7 (F). En rojo se representan las hembras y en azul los machos. .... 58
- Figura 16. Patrón alométrico de *Melongena melongena* sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. A. Patrón para toda la muestra. B. Patrón para las hembras. C. Patrón para los machos. En rojo se representa la alometría negativa, en azul la alometría positiva y en negro la isometría. .. 59
- Figura 17. Análisis de componentes principales realizado sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. Proyección de valores de los coeficientes de cada individuo de *Fasciolaria tulipa* sobre el plano del CP1 al 6. Espacio entre el CP1 y el CP3 (A); CP2 y CP3 (B); CP3 y CP4 (C); el

	CP4 y CP5 (D); el CP5 y CP6 (E) y el CP2 y CP5 (F). En rojo se representan las hembras y en azul los machos. ....	61
Figura 18.	Patrón alométrico de <i>Fasciolaria tulipa</i> sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. A. Patrón para toda la muestra. B. Patrón para las hembras. C. Patrón para los machos. En rojo se representa la alometría negativa, en azul la alometría positiva y en negro la isometría. ..	64
Figura 19.	Localización de hitos y configuración consenso de la cara ventral (A) y lateral (B) de <i>Strombus pugilis</i> . La dispersión de los datos se muestra en forma de vectores. ....	66
Figura 20.	Distancias (Procrustes y Euclídeas) para datos de la cara ventral, de cada uno de los individuos de <i>Strombus pugilis</i> medidas tanto en el espacio de Kendall como en el espacio tangente. ....	67
Figura 21.	Regresión de la talla del centroide contra algunos de las deformaciones parciales significativas de <i>Strombus pugilis</i> . Gráficas de regresión a la izquierda incluyen variables de la cara ventral y a derecha las variables de la cara lateral. ....	69
Figura 22.	Cambios alométricos en la cara ventral de <i>Strombus pugilis</i> . Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos. ....	70
Figura 23.	Cambios alométricos en la cara lateral de <i>Strombus pugilis</i> . Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos. ....	71
Figura 24.	Variación de las deformaciones parciales en <i>Strombus pugilis</i> . Componente 15X (significativo para la cara ventral) y 11X (significativo para la cara lateral). A. valores negativos. B. valores positivos. ....	72
Figura 25.	Variación de las deformaciones parciales en <i>Strombus pugilis</i> . Componente 13Y (significativo para la cara ventral) y 10X (significativo para la cara lateral). A. valores negativos. B. valores positivos. ....	73
Figura 26.	Variación del componente X de la deformación parcial 1 (cara ventral y lateral) de las conchas de <i>Strombus pugilis</i> hembras. A. valores negativos. B. valores positivos. ....	74
Figura 27.	Variables significativas en los cambios (ventral y lateral) de forma de la concha de <i>Strombus pugilis</i> machos. ....	74
Figura 28.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara ventral de <i>Strombus pugilis</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D. ....	77
Figura 29.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara lateral de <i>Strombus pugilis</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos.	

	TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D.....	78
Figura 30.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = -1$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de <i>Strombus pugilis</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos.....	79
Figura 31.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 0$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de <i>Strombus pugilis</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. ....	79
Figura 32.	Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara ventral de <i>Strombus pugilis</i> . TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos. ....	82
Figura 33.	Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara lateral de <i>Strombus pugilis</i> . TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos. ....	83
Figura 34.	Promedio y desviación de la talla del centroide de machos (1) y hembras (2) de <i>Strombus costatus</i> . En lado ventral (a) y lateral (b).....	85
Figura 35.	Representación del componente uniforme en las configuraciones de ambos sexos de <i>Strombus costatus</i> . A. Ventral – Uni Y. A la izquierda valores negativos de Y. A la derecha valores positivos. B. Lateral – Uni X.	86
Figura 36.	Regresión de la talla del centroide contra algunos de las deformaciones parciales significativas de <i>Strombus costatus</i> . Gráficas de regresión a la izquierda incluyen variables de la cara ventral y a derecha las variables de la cara lateral.....	87
Figura 37.	Cambios alométricos en la cara ventral de <i>Strombus costatus</i> . Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos.....	88
Figura 38.	Cambios alométricos en la cara lateral de <i>Strombus costatus</i> . Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos.....	89
Figura 39.	Variación de las deformaciones parciales en <i>Strombus costatus</i> . Componente 3X, 16X (significativos para la cara ventral), 2X y 11X (significativo para la cara lateral). A. valores negativos. B. valores positivos.	90
Figura 40.	Variación de las deformaciones parciales en <i>Strombus costatus</i> . Componente 3Y y 4X (significativos para la cara ventral), 5X y 6X (significativos para la cara lateral). A. valores negativos. B. valores positivos. ....	91

Figura 41.	Variación de las deformaciones parciales significativas sólo para hembras de <i>Strombus costatus</i> . A. valores negativos. B. valores positivos.	93
Figura 42.	Variación de las deformaciones parciales significativas sólo para machos de <i>Strombus costatus</i> . A. valores negativos. B. valores positivos.	94
Figura 43.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara ventral de <i>Strombus costatus</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D.	96
Figura 44.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara lateral de <i>Strombus costatus</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D.	97
Figura 45.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = -1$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de <i>Strombus costatus</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos.	99
Figura 46.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 0$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de <i>Strombus costatus</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos.	99
Figura 47.	Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara ventral de <i>Strombus costatus</i> . TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos.	101
Figura 48.	Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara lateral de <i>Strombus costatus</i> . TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos.	102
Figura 49.	Promedio y desviación de la talla del centroide de machos (1) y hembras (2) de <i>Strombus gigas</i> . En lado ventral (a) y lateral (b).	104
Figura 50.	Regresión de la talla del centroide contra algunos de las deformaciones parciales significativas de <i>Strombus gigas</i> . Gráficas de regresión a la izquierda incluyen variables de la cara ventral, las de la derecha las variables de la cara lateral.	105
Figura 51.	Cambios alométricos en la cara ventral de <i>Strombus gigas</i> . Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos.	106
Figura 52.	Cambios alométricos en la cara lateral de <i>Strombus gigas</i> . Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos.	107

Figura 53.	Variación de las deformaciones parciales en <i>Strombus gigas</i> . Componente 13Y (significativo para la cara ventral) y 5Y (significativo para la cara lateral). A. valores negativos. B. valores positivos. ....	108
Figura 54.	Variación de las deformaciones parciales en <i>Strombus gigas</i> . Componente 2X, 16X (significativo para la cara ventral) y 2X (significativo para la cara lateral). A. valores negativos. B. valores positivos. ....	109
Figura 55.	Variación de las deformaciones parciales significativas sólo para hembras de <i>Strombus gigas</i> . A. valores negativos. B. valores positivos. ..	111
Figura 56.	Variación de las deformaciones parciales sólo significativas para machos de <i>Strombus gigas</i> . A. valores negativos. B. valores positivos. ...	112
Figura 57.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara ventral de <i>Strombus gigas</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D. ....	113
Figura 58.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara lateral de <i>Strombus gigas</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D. ....	114
Figura 59.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = -1$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de <i>Strombus gigas</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. ....	116
Figura 60.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 0$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de <i>Strombus gigas</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. ....	116
Figura 61.	Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara ventral de <i>Strombus gigas</i> . TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos. ....	119
Figura 62.	Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara lateral de <i>Strombus gigas</i> . TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos. ....	120
Figura 63.	Localización de hitos y configuración consenso de la cara ventral (A) y lateral (B) de <i>Phyllonotus margaritensis</i> . La dispersión de los datos se muestra en forma de vectores. ....	121
Figura 64.	Promedio y desviación de la talla del centroide de machos (1) y hembras (2) de <i>Phyllonotus margaritensis</i> . En lado ventral (a) y lateral (b). 123	
Figura 65.	Representación del componente uniforme en las configuraciones de ambos sexos de <i>Phyllonotus margaritensis</i> . Uni Y. A la izquierda valores positivos. A la derecha valores negativos. ....	123

Figura 66.	Regresión de la talla del centroide contra algunos de las deformaciones parciales significativas de <i>Phyllonotus margaritensis</i> . Las deformaciones 4, 8 y 10 son variables de la cara ventral. La deformación 5 es una variable de la cara lateral. ....	124
Figura 67.	Variación de las deformaciones parciales en <i>Phyllonotus margaritensis</i> . Componente 4Y, 8X, 10X (significativos para la cara ventral) y 5X (significativo para la cara lateral). A. valores positivos. B. valores negativos. ....	125
Figura 68.	Cambios alométricos en la cara ventral de <i>Phyllonotus margaritensis</i> . Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos. .	126
Figura 69.	Cambios alométricos en la cara lateral de <i>Phyllonotus margaritensis</i> . Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos. .	127
Figura 70.	Variación de las deformaciones parciales significativos sólo para hembras de <i>Phyllonotus margaritensis</i> . A. valores negativos. B. valores positivos. ....	128
Figura 71.	Variación de las deformaciones parciales significativos sólo para machos de <i>Phyllonotus margaritensis</i> . A. valores negativos. B. valores positivos. ....	129
Figura 72.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara ventral de <i>Phyllonotus margaritensis</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D. ....	130
Figura 73.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara lateral de <i>Phyllonotus margaritensis</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D. ....	131
Figura 74.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = -1$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de <i>Phyllonotus margaritensis</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. ....	133
Figura 75.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 0$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de <i>Phyllonotus margaritensis</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. ....	134
Figura 76.	Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara ventral de <i>Phyllonotus margaritensis</i> . TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos. ...	135
Figura 77.	Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de	

	hembras y machos en la cara lateral de <i>Phyllonotus margaritensis</i> . TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos. ....	136
Figura 78.	Representación del componente uniforme en las configuraciones de ambos sexos de <i>Chicoreus brevifrons</i> . A la izquierda valores negativos. A la derecha valores positivos. ....	139
Figura 79.	Regresión de la talla del centroide contra algunos de las deformaciones parciales significativas de <i>Chicoreus brevifrons</i> . Gráficas de regresión a la izquierda incluyen variables de la cara ventral y a derecha las variables de la cara lateral. ....	141
Figura 80.	Cambios alométricos en la cara ventral de <i>Chicoreus brevifrons</i> . Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos. .	142
Figura 81.	Cambios alométricos en la cara lateral de <i>Chicoreus brevifrons</i> . Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos. .	142
Figura 82.	Variación de las deformaciones parciales en <i>Chicoreus brevifrons</i> . Componente 12Y, 3Y, 5X y 6X, significativos para la cara ventral. Componente 7Y, 3X, 4X y 3Y, significativos para la cara lateral. A. valores negativos. B. valores positivos. ....	144
Figura 83.	Variación de los deformaciones parciales sólo significativas para hembras de <i>Chicoreus brevifrons</i> . A. valores negativos. B. valores positivos.	145
Figura 84.	Variación de los deformaciones parciales sólo significativas para machos de <i>Chicoreus brevifrons</i> . A. valores negativos. B. valores positivos.	146
Figura 85.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara ventral de <i>Chicoreus brevifrons</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D. ....	148
Figura 86.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara lateral de <i>Chicoreus brevifrons</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D. ....	149
Figura 87.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = -1$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de <i>Chicoreus brevifrons</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. ....	151
Figura 88.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 0$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de <i>Chicoreus brevifrons</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. ....	152

Figura 89.	Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara ventral de <i>Chicoreus brevifrons</i> . TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos. ....	153
Figura 90.	Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara lateral de <i>Chicoreus brevifrons</i> . TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos. ....	154
Figura 91.	Localización de hitos y configuración consenso de la cara ventral (A) y lateral (B) de <i>Melongena melongena</i> . La dispersión de los datos se muestra en forma de vectores.....	156
Figura 92.	Promedio y desviación de la talla del centroide de machos (1) y hembras (2) de <i>Melongena melongena</i> . En lado ventral (a) y lateral (b)...	157
Figura 93.	Representación del componente uniforme en las configuraciones de ambos sexos de <i>Melongena melongena</i> . A. Hembras – Uni X. A la izquierda valores negativos. A la derecha valores positivos. B. Machos – Uni Y. ...	158
Figura 94.	Regresión de la talla del centroide contra algunos de las deformaciones parciales significativas de <i>Melongena melongena</i> . Gráficas de regresión a la izquierda incluyen variables de la cara ventral y a derecha las variables de la cara lateral.....	159
Figura 95.	Cambios alométricos en la cara ventral de <i>Melongena melongena</i> . Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos..	160
Figura 96.	Cambios alométricos en la cara lateral de <i>Melongena melongena</i> . Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos..	161
Figura 97.	Variación de las deformaciones parciales en <i>Melongena melongena</i> . Componentes 5X y 5Y (significativos cara ventral), 2Y y 4Y (significativos cara lateral). A. valores negativos. B. valores positivos. ....	162
Figura 98.	Variación de las deformaciones parciales en <i>Melongena melongena</i> . Componentes 3X y 5X (significativos cara ventral), 7Y y 3Y (significativos cara lateral). A. valores negativos. B. valores positivos. ....	163
Figura 99.	Variación de las deformaciones parciales sólo significativos para hembras de <i>Melongena melongena</i> . A. valores negativos. B. valores positivos. ....	164
Figura 100.	Variación de las deformaciones parciales sólo significativos para machos de <i>Melongena melongena</i> . A. valores negativos. B. valores positivos. ....	166
Figura 101.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara ventral de <i>Melongena melongena</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los	

	machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D.....	166
Figura 102.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara lateral de <i>Melongena melongena</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D.....	168
Figura 103.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = -1$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de <i>Melongena melongena</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. ....	169
Figura 104.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = -1$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de <i>Melongena melongena</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. ....	171
Figura 105.	Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara ventral de <i>Melongena melongena</i> . TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos. ....	172
Figura 106.	Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara lateral de <i>Melongena melongena</i> . TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos. ....	173
Figura 107.	Localización de hitos y configuración consenso de la cara ventral y lateral de <i>Fasciolaria tulipa</i> . La dispersión de los datos se muestra en forma de vectores. ....	174
Figura 108.	Promedio y desviación de la talla del centroide de machos (1) y hembras (2) de <i>Fasciolaria tulipa</i> . En lado ventral (a) y lateral (b). ....	175
Figura 109.	Representación del componente uniforme en las configuraciones de ambos sexos de <i>Fasciolaria tulipa</i> . A. Hembras – Uni X. A la izquierda valores negativos. A la derecha valores positivos. B. Machos – Uni Y. ...	176
Figura 110.	Regresión de la talla del centroide contra algunos de las deformaciones parciales significativas de <i>Fasciolaria tulipa</i> . Gráficas de regresión a la izquierda incluyen variables de la cara ventral y a derecha las variables de la cara lateral. ....	177
Figura 111.	Cambios alométricos en la cara ventral de <i>Fasciolaria tulipa</i> . Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos.....	178
Figura 112.	Cambios alométricos en la cara lateral de <i>Fasciolaria tulipa</i> . Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos.....	179

Figura 113.	Variación de las deformaciones parciales en <i>Fasciolaria tulipa</i> . Componentes 5X y 5Y (significativos cara ventral), 2Y y 4Y (significativos cara lateral). A. valores negativos. B. valores positivos. ....	180
Figura 114.	Variación de las deformaciones parciales sólo significativos para hembras de <i>Fasciolaria tulipa</i> . A. valores negativos. B. valores positivos. ....	182
Figura 115.	Variación de las deformaciones parciales sólo significativos para machos de <i>Fasciolaria tulipa</i> . A. valores negativos. B. valores positivos. ....	183
Figura 116.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara ventral de <i>Fasciolaria tulipa</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D. ....	184
Figura 117.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara lateral de <i>Fasciolaria tulipa</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D. ....	186
Figura 118.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = -1$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de <i>Fasciolaria tulipa</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. ....	186
Figura 119.	Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = -1$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de <i>Fasciolaria tulipa</i> . En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. ....	187
Figura 120.	Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara ventral de <i>Fasciolaria tulipa</i> . TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos. ....	190
Figura 121.	Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara lateral de <i>Fasciolaria tulipa</i> . TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos. ....	190
Figura 122.	Morfología de la concha de <i>Strombus gigas</i> (tomado del catálogo de conchas de Malacolog 4.0.1, 2005). ....	227
Figura 123.	Morfología de la concha de <i>Strombus pugilis</i> (tomado del catálogo de conchas de Malacolog 4.0.1, 2005). ....	227
Figura 124.	Morfología de la concha de <i>Strombus costatus</i> (tomado del catálogo de conchas de Malacolog 4.0.1, 2005). ....	228
Figura 125.	Morfología de la concha de <i>Chicoreus brevifrons</i> (Fuente propia). ..	230
Figura 126.	Morfología de la concha de <i>Phyllonotus margaritensis</i> (tomado del catálogo de conchas de Malacolog 4.0.1, 2005). ....	231
Figura 127.	Morfología de la concha de <i>Melongena melongena</i> (tomado del catálogo de conchas de Malacolog 4.0.1, 2005). ....	233

Figura 128. Morfología de la concha de <i>Fasciolaria tulipa</i> (tomado del catálogo de conchas de Malacolog 4.0.1, 2005). .....	233
Figura 129. Esquema de las partes de la concha. Fuente: caracterización hecha de acuerdo con diferentes modelos disponibles en libros de zoología de invertebrados.....	235

## LISTA DE TABLAS

Tabla I. Estudios de dimorfismo sexual (DS) en moluscos gasterópodos. ....	12
Tabla II. Localización de los hitos empleados sobre la cara ventral para el presente estudio, con la finalidad de ser usados para la construcción de la cerchas. .	20
Tabla III. Análisis de componente principales (ACP) realizado sobre las variables de distancia de <i>Strombus pugilis</i> . Se resaltan las cargas de las variables que más contribuyen a la variabilidad total en los 10 primeros componentes. Ver Figura 2 para identificación de las variables.....	30
Tabla IV. Análisis de componente principales (ACP) realizado sobre las variables de distancia de <i>Strombus costatus</i> . Se resaltan las cargas de las variables que más contribuyen a la variabilidad total en los 10 primeros componentes. Ver Figura 2 para identificación de las variables.....	38
Tabla V. Análisis de componente principales (ACP) realizado sobre las variables de distancia de <i>Strombus gigas</i> . Se resaltan las cargas de las variables que más contribuyen a la variabilidad total en los 11 primeros componentes. Ver Figura 2 para identificación de las variables.....	42
Tabla VI. Análisis de componente principales (ACP) realizado sobre las variables de distancia de <i>Phyllonotus margaritensis</i> . Se resaltan las cargas de las variables que más contribuyen a la variabilidad total en los 4 primeros componentes. Ver Figura 2 para identificación de las variables.....	48
Tabla VII. Análisis de componente principales (ACP) realizado sobre las variables de distancia de <i>Chicoreus brevisfrons</i> . Se resaltan las cargas de las variables que más contribuyen a la variabilidad total en los 7 primeros componentes. Ver Figura 2 para identificación de las variables.....	53
Tabla VIII. Análisis de componente principales (ACP) realizado sobre las variables de distancia de <i>Melongena melongena</i> . Se resaltan las cargas de las variables que más contribuyen a la variabilidad total en los 9 primeros componentes. Ver Figura 2 para identificación de las variables.....	56
Tabla IX. Análisis de componente principales (ACP) realizado sobre las variables de distancia de <i>Fasciolaria tulipa</i> . Se resaltan las cargas de las variables que más contribuyen a la variabilidad total en los 6 primeros componentes. Ver Figura 2 para identificación de las variables.....	62
Tabla X. Localización de los hitos empleados en la cara ventral para especies del género <i>Strombus</i> en el presente estudio, con la finalidad de ser usados en la sobreposición de TPS.....	65
Tabla XI. Localización de los hitos empleados en la cara lateral para especies del género <i>Strombus</i> en el presente estudio, con la finalidad de ser usados en la sobreposición de TPS.....	66

Tabla XII.	Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral de <i>Strombus pugilis</i> .	70
Tabla XIII.	Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en las hembras de <i>Strombus pugilis</i> .	75
Tabla XIV.	Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en los machos de <i>Strombus pugilis</i> .	75
Tabla XV.	Deformaciones relativas a escala global ( $\alpha = 1$ ) obtenidas para <i>Strombus pugilis</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.	76
Tabla XVI.	Deformaciones relativas a escala local ( $\alpha = -1$ ) obtenidas para <i>Strombus pugilis</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.	80
Tabla XVII.	Deformaciones relativas sin ponderar ( $\alpha = 0$ ) obtenidas para <i>Strombus pugilis</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.	81
Tabla XVIII.	Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral de <i>Strombus costatus</i> .	92
Tabla XIX.	Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en las hembras de <i>Strombus costatus</i> .	92
Tabla XX.	Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en los machos de <i>Strombus costatus</i> .	95
Tabla XXI.	Deformaciones relativas a escala global ( $\alpha = 1$ ) obtenidas para <i>Strombus costatus</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.	95
Tabla XXII.	Deformaciones relativas a escala local ( $\alpha = -1$ ) obtenidas para <i>Strombus costatus</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.	98
Tabla XXIII.	Deformaciones relativas sin ponderar ( $\alpha = 0$ ) obtenidas para <i>Strombus costatus</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.	100
Tabla XXIV.	Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral de <i>Strombus gigas</i> .	108
Tabla XXV.	Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en las hembras de <i>Strombus gigas</i> .	110
Tabla XXVI.	Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en los machos de <i>Strombus gigas</i> .	110

Tabla XXVII. Deformaciones relativas a escala global ( $\alpha = 1$ ) obtenidas para <i>Strombus gigas</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.....	115
Tabla XXVIII. Deformaciones relativas a escala local ( $\alpha = -1$ ) obtenidas para <i>Strombus gigas</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.....	117
Tabla XXIX. Deformaciones relativas sin ponderar ( $\alpha = 0$ ) obtenidas para la cara ventral de <i>Strombus gigas</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.....	118
Tabla XXX. Localización de los hitos empleados en la cara ventral para especies de la familia Muricidae en el presente estudio, con la finalidad de ser usados en la sobreposición de TPS.....	122
Tabla XXXI. Localización de los hitos empleados en la cara lateral para especies de la familia Muricidae en el presente estudio, con la finalidad de ser usados en la sobreposición de TPS.....	122
Tabla XXXII. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral de <i>Phyllonotus margaritensis</i> .....	124
Tabla XXXIII. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en las hembras de <i>Phyllonotus margaritensis</i> .....	127
Tabla XXXIV. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en los machos de <i>Phyllonotus margaritensis</i> .....	128
Tabla XXXV. Deformaciones relativas a escala global ( $\alpha = 1$ ) obtenidas para <i>Phyllonotus margaritensis</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.....	132
Tabla XXXVI. Deformaciones relativas a escala local ( $\alpha = -1$ ) obtenidas para <i>Phyllonotus margaritensis</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.....	133
Tabla XXXVII. Deformaciones relativas sin ponderar ( $\alpha = 0$ ) obtenidas para <i>Phyllonotus margaritensis</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.....	134
Tabla XXXVIII. Componentes significativos de las deformaciones uniformes encontradas en la cara ventral y lateral de <i>Chicoreus brevifrons</i> .....	139
Tabla XXXIX. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral de <i>Chicoreus brevifrons</i> .....	143
Tabla XL. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en las hembras de <i>Chicoreus brevifrons</i> .....	145
Tabla XLI. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en los machos de <i>Chicoreus brevifrons</i> .....	146

Tabla XLII.	Deformaciones relativas a escala global ( $\alpha = 1$ ) obtenidas para <i>Chicoreus brevifrons</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.....	147
Tabla XLIII.	Deformaciones relativas a escala local ( $\alpha = -1$ ) obtenidas para <i>Chicoreus brevifrons</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.....	150
Tabla XLIV.	Deformaciones relativas sin ponderar ( $\alpha = 0$ ) obtenidas para <i>Chicoreus brevifrons</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.....	151
Tabla XLV.	Localización de los hitos empleados en la cara ventral para <i>Melongena melongena</i> en el presente estudio, con la finalidad de ser usados en la sobreposición de TPS.....	155
Tabla XLVI.	Localización de los hitos empleados en la cara lateral para <i>Melongena melongena</i> en el presente estudio, con la finalidad de ser usados en la sobreposición de TPS.....	156
Tabla XLVII.	Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral de <i>Melongena melongena</i> .....	164
Tabla XLVIII.	Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en las hembras de <i>Melongena melongena</i> .....	165
Tabla XLIX.	Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en los machos de <i>Melongena melongena</i> .....	165
Tabla L.	Deformaciones relativas a escala global ( $\alpha = 1$ ) obtenidas para <i>Melongena melongena</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.....	167
Tabla LI.	Deformaciones relativas a escala local ( $\alpha = -1$ ) obtenidas para <i>Melongena melongena</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.....	169
Tabla LII.	Deformaciones relativas sin ponderar ( $\alpha = 0$ ) obtenidas para <i>Melongena melongena</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.....	170
Tabla LIII.	Localización de los hitos empleados en la cara ventral para especies de <i>Fasciolaria tulipa</i> en el presente estudio, con la finalidad de ser usados en la sobreposición de TPS.....	174
Tabla LIV.	Localización de los hitos empleados en la cara lateral para especies de <i>Fasciolaria tulipa</i> en el presente estudio, con la finalidad de ser usados en la sobreposición de TPS.....	175
Tabla LV.	Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral de <i>Fasciolaria tulipa</i> .....	181

Tabla LVI. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en hembras y machos por separado de <i>Fasciolaria tulipa</i> .....	181
Tabla LVII. Deformaciones relativas a escala global ( $\alpha = 1$ ) obtenidas para <i>Fasciolaria tulipa</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.....	185
Tabla LVIII. Deformaciones relativas a escala local ( $\alpha = -1$ ) obtenidas para la cara ventral de <i>Fasciolaria tulipa</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.....	187
Tabla LIX. Deformaciones relativas sin ponderar ( $\alpha = 0$ ) obtenidas para la cara ventral de <i>Fasciolaria tulipa</i> . Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.....	188

## RESUMEN

Se estudiaron machos y hembras de siete especies de ceanogasteropodos provenientes del Estado Nueva Esparta, Venezuela, con el fin de identificar dimorfismo sexual, referido a talla y forma usando técnicas morfométricas de medidas de distancias (Métodos de Cerchas) y de sobreposición (Métodos de TPS); basadas en coordenadas de dos dimensiones en las caras ventral y lateral de las conchas. Las diferencias de talla se estimaron mediante la comparación de las tallas del centroide, indicando en la mayoría de los casos que las hembras son más grandes que los machos. Los patrones alométricos fueron estudiados a nivel general e intersexual a través de los coeficientes alométricos y las regresiones múltiples de las variables de forma contra talla del centroide como variable independiente, señalando diferencias relacionadas con cambios locales y globales. Se aplicaron tres técnicas de ordenación (Análisis de Componentes Principales, Deformaciones Relativas y Mínimos Cuadrados Parciales) para reificar la distribución de los organismos en el morfoespacio. Las configuraciones se distribuyen diferencialmente en el morfoespacio de acuerdo al sexo. Con mínimos cuadrados parciales se estudió la covarianza entre los grupos. A pesar de que fueron encontradas diferencias de tallas, en el patrón de crecimiento relativo y algunos rasgos dimórficos en la forma, no se pudo discretizar la forma de los sexos, ni esgrimir un modelo matemático para diferenciar los sexos en el campo,. Con los resultados presentados, se espera que con el uso de la morfometría, el estudio de los procesos relacionados con el dimorfismo sexual en gasterópodos reciba mayor atención y alcance.

Palabras o Frases Claves: diferencias sexuales, gasterópodos, dimorfismo, morfometría, *Strombus*, *Phyllonotus*, *Chicoreus*, *Melongena*, *Fasciolaria*, Moluscos,

## INTRODUCCIÓN

El estudio de la forma de un organismo y su variación, en grupos relacionados, reviste gran importancia en el entendimiento de la evolución y las interacciones entre el fenotipo, el genotipo y los aspectos ambientales (Monteiro *et al.*, 2002). Además, la forma total *sensus lato* (*s.l.*)(forma *sensus stricta* (*s.s.*) más talla) determina en parte, el número de nichos posibles que el organismo pueda asumir (Lindenfors, 2002). La forma *s.l.* de un individuo lo identifica y lo diferencia, tanto de otras especies como entre sus con-específicos. Un ejemplo de este último caso es el dimorfismo sexual.

### 1. Dimorfismo Sexual

La reproducción sexual es muy común en la naturaleza y los individuos de una misma especie que pertenecen a diferentes sexos pueden diferir en un sinnúmero de características. La expresión “dimorfismo sexual” incluye todos los rasgos que han evolucionado diferencialmente entre los sexos. Recientemente, con el advenimiento de nuevas técnicas analíticas que permiten estudiar la forma de los organismos de una manera rigurosa, se ha sugerido que el término dimorfismo sea empleado exclusivamente cuando los individuos de cada tipo posean formas *s.s.* (forma *s.l.* menos talla) diferentes (Humphries *et al.* 1981; Rohlf y Bookstein, 1987; Bookstein, 1989).

Así, a lo largo de la historia del estudio del dimorfismo *s.l.*, se han utilizado múltiples criterios para comparar a los individuos de diferentes sexos. Entre ellos, se encuentran las tasas de crecimiento (Estebenet, 1988; Presgrave *et al.*, 1999; Kurata y Kikuchi, 2000; Badyaev *et al.*, 2001; Cadini, 2001; Estebenet y

Martín, 2002; Young, 2005), la edad a la maduración sexual (Estebenet, 1988; Son y Hughes, 2000; Estebenet y Martín, 2002; Tatsuta *et al.*, 2004), el sistema inmunológico (Symondson *et al.*, 1999; Landzhov *et al.*, 2004), los caracteres organogénicos y bioquímicos (Parker, 1988; Jiménez-Arce, 1993; Presgrave *et al.*, 1999; Cadini, 2001; Schaefer *et al.*, 2003; Landzhov *et al.*, 2004), el desarrollo del aparato mandibular y la dentición (Maintenon, 2004; Mutlu, 2004; Phillips *et al.*, 2004), el peso y la forma *s.l.* (Cabana *et al.*, 1982; Cheverud *et al.*, 1985; Son y Hughes, 2000; Cadini, 2001; Cox Fernandes y Milton, 2002; Arnqvist y Rowe, 2002; Tatsuta *et al.*, 2004), los modos de comunicación (Ord *et al.*, 2001; Monnet y Cherry, 2002), el comportamiento (Rice y Holland, 1997; Székely *et al.*, 2000; Badyaev *et al.*, 2001; Blanckenhorn, 2005), el rol en la estructura social (Spuhler y Jored, 1975; Harvey, 1990), la competencia y la depredación (Cabana *et al.*, 1982; Parker, 1988), las áreas de distribución, la dieta (Shine, 1989; Székely *et al.* 2000; Legrand y Morse, 2000; Blondel *et al.*, 2002; Reimchen y Nosil, 2004) y los patrones de coloración (Swaddle *et al.*, 1999; Panhuis *et al.*, 2001).

El dimorfismo sexual es adaptativo (Fairbairn, 1990; Ord *et al.*, 2001; Lindenfors, 2002; Monnet y Cherry, 2002). Las diferencias en las presiones selectivas que actúan sobre las historias de vida entre los individuos de sexos opuestos, han hecho que los machos y hembras evolucionen correlacionada pero antagónicamente (Lande, 1980; Arnqvist y Rowe, 2002; Lindenfors, 2002; Monnet y Cherry, 2002). Entre los factores asociados a las diferentes presiones selectivas que actúan sobre cada sexo, figuran los aspectos ontogénicos (Badyaev, 2002), la alometría (Rosas y Bastir, 2002), la heterocronía, las divergencias ecológicas intersexuales - la dieta, la distribución espacial y la depredación - (Cheverud *et al.*, 1985; Dobson y Wigginton, 1996; Monnet y

Cherry, 2002), la competencia intraespecífica, (Monnet y Cherry, 2002), la misma selección sexual (Darwin, 1879; Andersson, 1994; Karubian y Swaddle, 2001) y la inercia filogenética (Lindenfors, 2002). Así, se asume que la evolución del dimorfismo sexual está directamente relacionada con los procesos selectivos que favorecen el mantenimiento del sexo, más que a los que le dieron origen (Lenski, 1999). Sin embargo, al igual que ocurre con otras adaptaciones, cuando un carácter dimórfico es muy antiguo en la historia evolutiva de un clado, es difícil reconocer cuál es la principal causa de su aparición (Lande, 1980) o la que controla su expresión en poblaciones actuales (Rosas y Bastir, 2002).

La mayoría de los modelos de dimorfismo sexual se basan en evidencias que provienen de estudios realizados en vertebrados superiores y especialmente, en especies donde los machos compiten por las hembras. En aquellos taxa cuyos machos son más grandes, el dimorfismo sexual se acentúa con el aumento de la talla corporal y cuando las hembras son más grandes que los machos, el dimorfismo decrece con la talla (Fig. 1). Esta premisa se conoce con el nombre de la Regla de Rensch (Ralls, 1977; Abouheif y Fairbairn, 1997; Székely *et al.*, 2004; Fairbairn, 2005). La Regla predice que el dimorfismo sexual de talla estará positivamente correlacionado con el promedio de la talla del cuerpo (hiperalometría) en taxa en los cuales los machos son el sexo más grande, y negativamente correlacionado con el promedio de la talla del cuerpo (hipoalometría) en taxa en los cuales las hembras sean el sexo más grande.

Aunque los machos y las hembras difieren estructuralmente, la dirección y magnitud de estas diferencias varían ampliamente entre taxa (Arak, 1988). La comprobación de la Regla de Rensch ha tenido gran interés y aceptación en el estudio del dimorfismo sexual en diferentes grupos y perspectivas, pues parece

indicar un patrón general del dimorfismo sexual (Fairbairn, 1997; Lindenfors *et al.*, 2002a; Lindenfors *et al.*, 2002b; Smith y Cheverud, 2002; Székely *et al.*, 2004; Kay *et al.*, 2005; Kappeler, 2005). Sin embargo, ha sido cuestionada (Reiss, 1986; Martin *et al.*, 1994), en principio porque la evidencia encontrada ha sido más contundente para clados cuya alometría favorece a los machos, y no así en casos donde las hembras son de mayor tamaño (Fairbairn, 1997). Siendo este último escenario el que involucra mayor número de especies, incluyendo a los gasterópodos, que es el caso que concierne en el presente estudio. Por otro lado, Reiss (1986) argumenta que no se puede resumir el equilibrio fisiológico ni el grado de evolución del dimorfismo sexual de tallas con un modelo analítico tan invariante como el planteado.

La correlación entre los sexos y los genes controladores, se evidencia en la regulación del patrón de la talla y el desplazamiento de su promedio en cada sexo y en el tiempo (Lande, 1980), por ello, las presiones sobre la talla dan como resultado que especies más grandes sean más dimórficas, o en sentido contrario, las fuerzas selectivas que actúan sobre el dimorfismo sexual también influyen en la evolución de la talla.

En aves y mamíferos es frecuente encontrar que los machos sean más robustos u ornamentados que las hembras (Ralls, 1977; Cabana *et al.*, 1982; Arak, 1988), mientras que lo contrario ocurre en reptiles, algunos anfibios, peces, invertebrados y plantas dioicas (Heaslip, 1969; Yonge, 1969; Ghislen, 1974; Arak, 1988; Okamoto, 1988; Shine, 1989; Harvey, 1990; Reymont y Kennedy, 1991, Delph *et al.*, 1996; Fairbairn, 1997; Legrand y Morse, 2000; Kurata y Kikuchi, 2000; Son y Hughes, 2000; Hormiga *et al.* 2000; Ord *et al.*, 2001; Monnet y Cherry, 2002; Blanckenhorn, 2005; Delph, 2005).

## 2. Dimorfismo Sexual en Gasterópodos

La forma de las conchas de gasterópodos puede variar como resultado de un gran número de fuerzas moldeadoras, tales como crecimiento alométrico diferencial; en respuesta a presiones ambientales y de selección; por restricciones mecánicas, debido a procesos de competencia, a la plasticidad fenotípica y/o al azar. Igualmente, las diferencias en la anatomía de los sexos (Ponder y Lindberg, 1997; Simone, 2005), llevan a la suposición de que éstas, deben ejercer algún tipo de influencia en la forma de la concha en cada uno de ellos.

Es común encontrar literatura que asegure que el dimorfismo sexual en la concha de gasterópodos está ausente o es poco evidente (Fretter, 1984; Rubbert y Barnes, 1994). Una revisión exhaustiva de la literatura revela algunos reportes sobre dimorfismo sexual en caenogasterópodos desde principios del siglo XX (Colton, 1905). Actualmente, el dimorfismo sexual *s.l.* ha sido encontrado en tres grandes clados: caenogasterópodos, vetigasterópodos y pulmonados (Tabla I).

Davis (1979), tomando como modelo la anatomía de individuos de la familia Pomatiopsitae, propuso que el dimorfismo sexual en gasterópodos debía ser un patrón que caracterizara a clados más que a especies particulares. Sin embargo, no se han realizado estudios comparativos relativos al dimorfismo sexual en clados de gasterópodos.

La tendencia general en trabajos sobre el dimorfismo sexual en gasterópodos ha sido enfocar el problema empleando la talla como la mejor aproximación para estimar las diferencias observadas (Colton, 1905; Goodrich, 1944; Abbott, 1949, 1960; Robertson, 1959; Randall, 1964; Matthews, 1969; Demian y Ibrahim, 1972; Nwe, 1974; Alcolado, 1976; Bandel, 1976; Sisson y

Wood, 1988; Cazzaniga, 1990; Matthews-Cascon *et al.*, 1990; Reed, 1993; 1994, 1995b; Kurata y Kikuchi, 2000; Son y Huges, 2000; Estebenet y Martín, 2002; Richter y Luque, 2004). Por otro lado, han proliferado las observaciones de dimorfismo sexual en la rádula (Arakawa, 1958a y b; Schilder y Schilder, 1961; Maes, 1966; Robertson, 1971; Maintenon, 2004; Mutlu, 2004; Matthews-Cascon *et al.*, 2005), las diferencias sexuales en cuanto a peso (Pearse y Thorson, 1967; Bernard, 1968; Fretter, 1984; Power y Keegan, 2001), la relación de medidas de distancia como ángulos, relación ancho-largo (Abbott, 1961; Weaver y du Pont, 1970; Hallers-Tjabbes, 1979; Ueno, 1997; Power y Keegan, 2001; Poppe y Tagaro, 2006) y el color (Griffiths, 1961; Schilthuizen *et al.*, 2003). Más recientemente, se han efectuado estudios referidos a diferencias en tasas de crecimiento (Son y Huges, 2000; Estebenet y Martín, 2002) (ver Tabla I).

Dada la complejidad de los factores que determinan la forma de las conchas y que la sistemática tradicional ( $\alpha$ -taxonomía) de gasterópodos ha utilizado casi principalmente características morfológicas de las mismas como caracteres diagnósticos de las especies, no resulta sorprendente encontrar que individuos de diferentes sexos hayan sido clasificados como especies diferentes. Lamy (1937) presentó la primera lista de especies cuyos sexos habían sido descritos como especies diferentes, y Pastorino (2007) ha encontrado otros ejemplos de esta confusión.

Por otra parte, los estudios de dimorfismo sexual en los que se emplea la forma (*s.s.*) de la concha son más escasos y en ocasiones las referencias hechas al respecto constituyen ejemplos de caracteres autapomórficos de algunas especies, tal como lo reportan Lindberg y Dobbertein (1981) para *Margarites vorticiferus* y Pastorino (2007) para *Olivella plata*.

Por último, se han realizado algunos intentos de modelar la estructura de la concha por medio de ecuaciones (Raup, 1966), y en algunos casos se han empleado caracteres de la forma para el establecimiento de hipótesis de relaciones filogenéticas de algunos grupos, aunque Wagner (2001) afirma que los caracteres de la concha evolucionaron muy rápido y presentan muy pocos estados útiles para hacer inferencias sobre la filogenia y que tales modelos no han tomado en cuenta los caracteres sexuales.

### **3. El Método de Estudio**

La comparación entre longitudes en de la forma ha sido copiosamente empleada en numerosos trabajos desde el advenimiento de la Biometría. En la Tabla I, se presenta un resumen de las aproximaciones que se han hecho sobre dimorfismo sexual en gasterópodos. Los métodos estadísticos multivariados aplicados a medidas de distancias, ángulos y proporciones, han sido las herramientas más comúnmente usadas para comparar la forma de los gasterópodos. Estas técnicas consideradas como morfometría tradicional analizan la forma a través del ajuste de modelos de parametrización de las medidas de distancia, tal como el Método de Cerchas. Sin embargo, las medidas lineales han presentado limitaciones a la hora de dar cuenta de la complejidad morfológica de las estructuras biológicas y en muchos casos han resultado ser incapaces de solucionar los problemas de escala como por ejemplo la talla del cuerpo (Rohlf y Bookstein, 1987). Por su parte, la interpretación de los resultados de la morfometría tradicional son preferidos a la hora de buscar patrones generales entre un amplio espectro de taxa. Desde los años 90, la morfometría geométrica permite estudiar las diferencias entre formas

considerando conceptos biológicos fundamentales (homología), cuantificando diferencias a varias escalas espaciales y separando la talla de la forma (Bookstein, 1991; Marcus *et al.*, 1996). Por ello, en el presente estudio se hizo uso de este tipo de modelos para comparar la forma de las conchas de machos y hembras de varias especies de gasterópodos marinos de la costa venezolana. Es importante resaltar que no se han encontrado en la literatura estudios en los cuales se estime el dimorfismo sexual en conchas de gasterópodos empleando modelos de sobreposición (TPS) ni en el que se incluyan varias especies dentro de un grupo monofilético.

Abouheif y Fairbain (1997) identificaron importantes factores que afectan el análisis del dimorfismo sexual, tales como el uso inapropiado de modelos de regresión lineal simples y, sobretodo, la falta de independencia filogenética. Los estudios comparativos de dos o más fenotipos pueden ser realizados usando incorrectamente métodos estadísticos, toda vez que la mayoría de las técnicas presuponen la independencia de las variables, cuando en la realidad no lo son, lo cual da lugar a hipótesis nulas con pendiente diferente de 0. Lo anterior se traduce en un error en la prueba de significación que se le aplique a los datos (Felsenstein, 1985; Cheverud *et al.* 1985). Las especies no pueden ser vistas como autómatas adaptativos, sino como entidades con historia y memoria contenida en su genética (en casos de epigenia) y reflejada en su estructura de varianza/covarianza (Cheverud *et al.*, 1985; Felsenstein, 1985). A la hora de comparar taxa dentro de un amplio contexto filogenético, se ha enfatizado que la historia evolutiva de las especies juega un importante rol cuando se realizan contrastes entre los atributos de las especies, la dirección y tasa de la evolución de estos atributos.

La posible influencia de la filogenia en la distribución del dimorfismo sexual ha sido objeto de algunos estudios en diversas especies de animales (Spuhler y Jored, 1975; Cheverud *et al.*, 1985; Abouheif y Fairbain, 1997; Hormiga *et al.*, 2000; Ord *et al.*, 2001; Arnqvist y Rowe, 2002). De hecho, Cheverud *et al.* (1985) demostraron que en algunas especies, el 50% del dimorfismo sexual en ciertos rasgos está explicado por el factor filogenético. Por ello, son necesarios estudios donde se identifiquen los pares o grupos de rasgos que interactúan en la diferenciación sexual siguiendo los métodos comparativos estándar, como los señalados por Felsenstein (1985), Cheverud *et al.* (1985) y Harvey y Pagel (1991).

El estudio del dimorfismo sexual empleando modelos de morfometría geométrica, permitirá estudios comparados de este rasgo a lo largo de un amplio número de especies, con el fin de conseguir estudiar patrones, aunque a *grosso modo*, de la evolución del dimorfismo sexual en los Caenogastéropodos.

#### **4. La Elección del Sistema Modelo**

Para el presente estudio fueron escogidas siete especies de caenogasterópodos, pertenecientes a las familias Strombidae (*Strombus pugilis* Linné 1758, *Strombus costatus* Gmelin 1791 y *Strombus gigas* Linné 1758), Muricidae (*Chicoreus brevifrons* (Lamarck, 1822) y *Phyllonotus margaritensis* (Abbott, 1958)), Melongenidae (*Melongena melongena* (Linné 1758)) y Fasciolaridae (*Fasciolaria tulipa* (Linné 1758)). Su descripción taxonómica puede ser encontrada en el Anexo 1. Las razones por las cuales estas especies fueron seleccionadas son las siguientes:

1. Son abundantes y habitan en diferentes ecosistemas en áreas costeras someras (Vera, 1978; Princz, 1980 y 1982).
2. La forma de sus conchas y sus diferencias sexuales nunca han sido estudiadas previamente con técnicas de morfometría geométrica.
3. Con anterioridad se ha hecho mención de diferencias sexuales (talla o peso) en algunas especies de estas familias desde diferentes perspectivas (Colton, 1905; Goodrich, 1944; Abbott, 1949, 1960; Randall, 1964; Alcolado, 1976; Reed, 1993 a y b, 1994, 1995 a y b; Ueno, 1997; Mutlu, 2004).
4. La biología de estas especies ha sido estudiada ampliamente debido a su importancia comercial (Appeldoorn, 1985; Seyer, 1998; Martín-Mora *et al.*, 1995; Briggs, 1998; Acosta, 1999; Delgado *et al.*, 2002; Pérez-Pérez y Aldana, 2000, 2003; Roy *et al.*, 2001; Stone, 2001; Aldana *et al.*, 2003; Glazer *et al.*, 2003; Latiolais, 2003; Simone, 2005).
5. El conocimiento del dimorfismo sexual en estas especies repercutirá significativamente en estudios de arqueomalacología.

La revisión bibliográfica sobre las variaciones de la forma de la concha según el sexo de los gasterópodos, no mostró trabajos que contemplen el uso de modelos de sobreposición de hitos homólogos, ni que se hayan contemplado tales variaciones dentro de grupos de especies en un contexto filogenético.

## **5. Objetivo General**

El objetivo del presente estudio es analizar los patrones de diferenciación morfométrica de la concha de gasterópodos machos y hembras de siete especies en el clado Caenogastéropoda, procedentes de aguas del Estado Nueva Esparta.

## 6. Objetivos Específicos

- Describir las diferencias de talla de las conchas de individuos machos y hembras de las siete especies mencionadas.
- Comparar los coeficientes alométricos entre los sexos de las siete especies mencionadas.
- Describir y analizar estadísticamente las diferencias de forma entre las conchas de individuos machos y hembras de estas taxa a diferentes escalas espaciales usando técnicas TPS (*Thin Plate Splines*), incluyendo deformaciones parciales y relativas.
- Estudiar la covariación de la forma de ambos sexos de las siete especies mencionadas, con la aplicación de mínimos cuadrados parciales.
- Comparar los patrones de forma entre los taxa mencionados.
- Identificar caracteres diagnósticos que pudieran servir de uso práctico a la hora de reconocer los sexos en el campo.

Tabla I. Estudios de dimorfismo sexual (DS) en moluscos gasterópodos.

Familia	Especie	Localidad	Tipo de DS	Observaciones	Metodología	Referencia
Vestigastropoda						
Trochidae	<i>Margarites vortificerus</i>	Pacífico	Diferencias de formas	Cuidado parental en el ombligo de las hembras	Observación	Lindberg y Dobberteen, 1981
Caenogastropoda						
Ampullariidae	<i>Pomacea canaliculata</i>	Argentina	Diferencias de tallas, formas y pesos	Machos más pesados. Diferencias en la apertura bucal, el opérculo y las tasas de crecimiento	Medidas de distancias y peso	Cazzaniga, 1990 Estebenet, 1998 Estebenet y Martín, 2002
	<i>Marisa cornuarietis</i>	Criadas en laboratorio, originaria de Puerto Rico	Diferencias de tallas y formas	Hembras más grandes. Apertura bucal y opérculo diferentes	Medidas de distancias	Demian y Ibrahim, 1972
Littorinidae	<i>Austrolittorina unifasciata</i>	Australia	Diferencias de tallas	Hembras más grandes	Medidas de distancias	Nwe, 1974
	<i>Lacuna pallidula</i>	Colombia	Diferencias de tallas	Hembras más grandes	Medidas de distancias	Bandel, 1976
Thiaridae	<i>Lavigeria nassa</i>	Tanzania	Diferencias de formas	Hembras más anchas	Medidas de distancias	Wagner y Michel, 1999
Strombidae	<i>Strombus pugilis</i>	Puerto Rico	Diferencias de tallas y pesos	Hembras más grandes y pesadas	Medidas de distancias y peso	Colton, 1905 Goodrich, 1944 Reed, 1993, 1994
	<i>Strombus alatus</i>	USA	Diferencias de tallas	Hembras más grandes	Medidas de distancias	Goodrich, 1944 Abbott, 1949
	<i>Strombus gigas</i>	Puerto Rico	Diferencias de tallas	Hembras más grandes y más gruesas	Medidas de distancias	Randall, 1964 Alcolado, 1976 Reed, 1994

	<i>Strombus costatus</i>	No indicado	Diferencias de tallas	Hembras más grandes	Medidas de distancias	Robertson, 1959
	<i>Strombus raninus</i>	No indicado	Diferencias de tallas	Hembras más grandes	Medidas de distancias	Robertson, 1959 Abbott, 1949
	<i>Lambis lambis</i>	Indo Pacífico	Diferencias de formas	Labios de las hembras de mayor tamaño	Medidas de distancias	Abbott, 1961 Ueno, 1997
	<i>Conomurex persicus</i>	Israel	Diferencias de rádulas	Diferencias en raquídeos y laterales, y en colores	Merística y medidas de distancias	Mutlu, 2004
	<i>Strombus luhuanus</i>	Japón	Diferencias de tallas	Hembras más grandes y menos anchas	Medidas de distancias	Reed, 1995b
	<i>Strombus flammeus</i>	Marianas	Diferencias de tallas	Hembras más grandes	Medidas de distancias	Abbott, 1949
	Varias especies	Indo Pacífico	Diferencias de tallas	DS varía entre localidades.	Observación	Abbott, 1949, 1960
Cypraeidae	<i>Cypraea gracilis</i>	No indicado	Diferencias de colores	Hembras de color rojo y machos marrones	Observación	Griffiths, 1961
	Varias especies	No indicado	Diferencias de rádulas	Rádula femenina más pequeña y el raquídeo presenta dimorfismo sexual	Merística y medidas de distancias	Schilder y Schilder, 1961
Naticidae	<i>Polinices lewisi</i>	Colombia	Diferencias de pesos	Machos más pesados	Medidas de pesos	Bernard, 1968 Fretter, 1984
Muricidae	<i>Nassa francoliana</i>	No indicado	Diferencias de rádulas	Raquídeo más grande en machos	Merística	Maes, 1966
	<i>Nucella lapillus</i>	Reino Unido	Diferencias de tallas y formas	Hembras más grandes. Encontraron Hipoalometría	Medidas de distancias	Son y Huges, 2000
	<i>Drupella sp.</i>	No indicado	Diferencias de rádulas	Diferencias en los dientes laterales	Merística y medidas de	Arakawa, 1958a y b

					distancias	
Melongenidae	<i>Pugilina morio</i>	Brasil	Diferencias de tallas	Hembras más grandes	Medidas de distancias	Matthews-Cascon <i>et al.</i> , 1990
Volutidae	<i>Voluta ebraea</i>	Brasil	Diferencias de tallas	Hembras más grandes	Medidas de distancias	Matthews, 1969
	<i>Voluta musica</i>	No indicado	Diferencias de formas	Hembras más grandes	Medidas de distancias	Weaver y du Pont, 1970
Buccinidae	<i>Buccinum undatum</i>	Norte de Europa	Diferencias de formas	Apertura bucal diferente. DS varía entre localidades.	Emplea análisis discriminantes sobre constantes y ángulos	Hallers-Tjabbes, 1979
	<i>Pisania pusio</i>	Brasil	Diferencias de rádulas	Diferencias en tamaño, forma y color	Medidas de distancias y observación	Matthews-Cascon <i>et al.</i> , 2005
	<i>Neptunea antiqua</i>	Irlanda Dinamarca	Diferencias de tallas, formas y pesos	Hembras más grandes y pesadas	Medidas de distancias y peso	Power y Keegan, 2001 Pearse y Thorson, 1967
	<i>Busycon canaliculatum</i>	USA	Diferencias de tallas	Hembras más grandes	Medidas de distancias	Sisson y Wood, 1988
Assimineidae	<i>Assiminea japonica</i>	Japón	Diferencias de tallas	Diferencias en curvas de crecimiento	Medidas de distancias	Karata y Kikuchi, 2000
	<i>Angustassiminea castanea</i>	Japón	Diferencias de tallas	Diferencias en curvas de crecimiento	Medidas de distancias	Karata y Kikuchi, 2000
Columbellidae	<i>Euplica varians</i>	Pacífico Oeste	Diferencias de rádulas	Diferencias en forma y color	Medidas de distancias y observación	Maintenon, 2004
	<i>Euplica versicolor</i>	Pacífico Oeste	Diferencias de rádulas	Diferencias en forma y color	Medidas de distancias y observación	Maintenon, 2004

Olivellidae	<i>Olivella plata</i>	Argentina	Diferencias de formas	Cresta desarrollada en la concha de hembras	Observación	Pastorino, 2007
	<i>Primovula concinna</i>	Pacífico	Diferencias de formas	No indicado	Observación	Poppe y Tagaro, 2006
Ficidae	<i>Ficus subintermedia</i>	No indicado	Diferencias en el cuerpo blando	El propodio de los machos es puntiagudo y el de las hembras no	Observación	Fretter, 1984
Coralliophilidae	<i>Coralliophila meyendorffii</i>	Mediterráneo	Diferencias de tallas	Hembras más grandes. Sexos con distintas áreas de distribución	Medidas de distancias	Richter y Luque, 2004
	<i>Babelomurex cariniferus</i>	Mediterráneo	Diferencias de formas	Hembras más anchas. Sexos con distintas áreas de distribución	Medidas de distancias	Richter y Luque, 2004
Tricollidae	<i>Tricolia variabilis</i>	No indicado	Diferencias de rádulas	Machos con menor cantidad de dientes marginales	Merística	Robertson, 1971
Pulmonados						
Diplommatinidae	<i>Opisthostoma (Plectostoma) concinnum</i>	Malasia	Diferencias de colores	Machos con ápices rojo	Observación	Schilthuizen <i>et al.</i> , 2003

## MATERIALES Y MÉTODOS

### 1. Localidad de Muestreos

Se colectaron las muestras manualmente en diversas localidades del Estado Nueva Esparta (Figura 1).

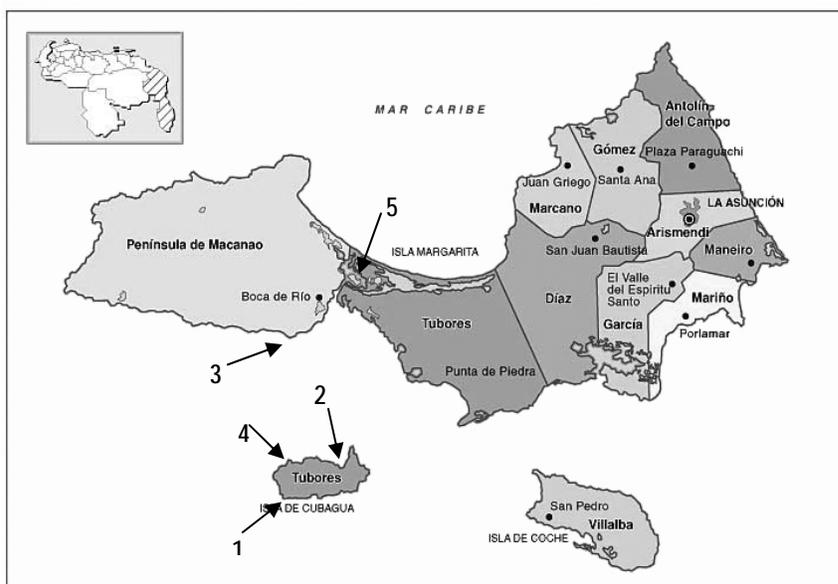


Figura 1. Mapa del Estado Nueva Esparta. Los números señalan las zonas de muestreo. 1. Punta Arenas, Isla de Cubagua. 2. Bahía de Charagato, Isla de Cubagua. 3. Guayacancito, Isla de Margarita. 4. Brasil, Isla de Cubagua. 5. Laguna La Restinga, Isla de Margarita.

Las especies del género *Strombus* fueron extraídas en praderas de fanerógamas marinas o en sustratos areno-fangosos en las islas de Cubagua (1 y 2, Fig. 1) y Margarita (3, Fig. 1). De las comunidades de octocorales presentes en la Isla de Cubagua (4, Fig. 1), se obtuvieron ejemplares de *Phyllonotus margaritensis*. Finalmente, se realizaron colectas en lagunas de

manglar del Parque Nacional Laguna de la Restinga (5, Fig. 1), para obtener conchas de *Melongena melongena*, *Fasciolaria tulipa* y *Chicoreus brevifrons*.

## **2. La muestra**

Fue colectado un número indeterminado de muestras de cada una de las especies antes mencionadas. El sexo fue determinado según la presencia o ausencia del pene completamente desarrollado en el costado derecho del cuerpo (Abbott, 1949). Se descartaron los individuos juveniles, los evidentemente deformados o aquellos con presencia de signos de imposex, afección que ha sido reportada por Hauquin *et al.* (2004), y cuya influencia sobre la forma de la concha no ha sido estudiada. Este procedimiento resultó en la eliminación de hasta el 78% del número total en cada muestreo. Se obtuvo una muestra de cuatrocientos dieciséis (416) ejemplares distribuidos entre machos y hembras de las especies en cuestión. Después de hervidos, se retiró el cuerpo blando del interior y las conchas fueron lavadas, limpiadas de epibiontes y etiquetadas para su posterior análisis. Cabe resaltar que la muestra es suficientemente significativa para ser empleada adecuadamente en métodos de sobreposición, de hecho, los estudios de dimorfismo sexual utilizando morfometría geométrica disponibles en la literatura, han empleado muestras desde 5 hasta 15 ejemplares por sexo (Arnqvist y Rowe, 2002; Bruner *et al.*, 2005; Cadrin y Silva, 2005; Pretorius 2005; Rosas y Bastir, 2002; Hood, 2000 y Corti *et al.*, 2001).

### **3. Digitalización**

Se capturaron registros fotográficos digitales de cada especie y sexo, una vez fijada una escala de referencia. Estas fotografías se realizaron con una cámara digital Ascer CS 5531 de 5,18 MPixel y 3X de aumento, instalada en una base con cuatro luces blancas de 40 W. Las fotos fueron tomadas desde dos planos: el plano de la abertura y el plano lateral del labio externo, los cuales se denominarán en lo sucesivo cara ventral y cara lateral, respectivamente. Para lograr las fotografías adecuadas, se determinó la zona de campo de mayor deformación focal, indicado por variaciones en un papel milimetrado. En función del tamaño de la concha fue ajustada la distancia del lente fotográfico, con el fin de disminuir el efecto de la deformación debida a la concavidad de éste en el centro del campo.

En las dos posiciones se procuró colocar el eje de espiralización y el plano de la abertura, perpendiculares al eje del lente. Para mantener la posición, las conchas eran ajustadas en una base de arena, plastilina o metras de acuerdo a su tamaño y peso. Una vez concluida la toma, se seleccionaron aleatoriamente grupos de 5 individuos por especie y se volvieron a fotografiar, así se estimó el error de fotografía al comparar los originales con las réplicas.

### **4. Procesamiento de Datos**

Se emplearon los métodos de morfometría geométrica diseñados para 2 dimensiones (Bookstein, 1991; Marcus *et al.*, 1996; Rohlf y Corti, 2000). Aplicaciones de esta metodología han sido usadas previamente para estudiar dimorfismo sexual en insectos (Arnqvist y Rowe, 2002; Pretorius 2005), peces

(Cadrin y Silva, 2005), lagartos (Bruner *et al.*, 2005), homínidos (Rao y Suryawanshi, 1998; Rosas y Bastir, 2002), murciélagos (Hood, 2000) y roedores (Corti *et al.*, 2001).

Sobre cada concha fueron seleccionados hitos morfológicos de los tipos I, II y III utilizando el programa TPSdig2, versión 2.05 (Rohlf, 2006). La clasificación de los hitos es la siguiente: Tipo I, son estructuras homólogas (intersección de estructuras), Tipo II, estructuras pseudo-homólogas y significado geométrico (máximos de curvatura), Tipo III, puntos de valor geométrico (puntos extremos) (Bookstein, 1991).

### A. El Método de las Cerchas

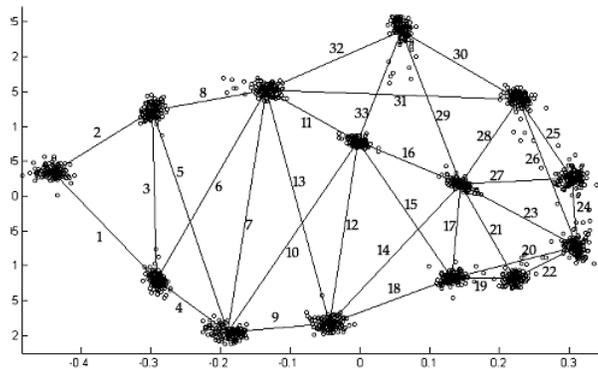


Figura 2. Esquema de medidas de distancias euclídeas establecido sobre la cara ventral de los ejemplares. Se utiliza *Strombus pugilis* como el modelo a utilizar en el resto de las especies en estudio.

Las variables morfológicas se analizaron empleando el Método de las Cerchas (Box-Truss) desarrollado por Strauss y Bookstein (1982), el cual consiste en determinar medidas de distancias entre los hitos homólogos. Esto resulta en un conjunto de variables (distancias) que describen las diversas áreas de la concha. El método ofrece ventajas sobre los métodos tradicionales,

en cuanto cubre toda el área del cuerpo en varias direcciones (longitudinal, diagonal y transversal), obteniéndose un registro exhaustivo de la configuración original de hitos. Además se pueden emplear distancias que pueden ser importantes a la hora de realizar estudios sistemáticos.

Tabla II. Localización de los hitos empleados sobre la cara ventral para el presente estudio, con la finalidad de ser usados para la construcción de la cerchas.

<b>Hitos colocados en las configuraciones ventrales</b>		
N°	Descripción	Tipo
1	Unión del canal sifonal posterior (anal) con la vuelta del cuerpo	I
2	Punto correspondiente a distancia intermedia del labio interno	III
3	Cambio de curvatura, inicio del canal sifonal anterior	II
4	Extremo izquierdo del canal sifonal anterior	I
5	Curvatura máxima del complejo fasciolar	II
6	Cambio de curvatura entre el inicio de la base y la fasciola	II
7	Máxima curvatura de la vuelta del cuerpo – fin de la base	II
8	Hombro	II
9	Sutura principal izquierda	I
10	Ápice	I
11	Sutura principal derecha	I
12	Punto correspondiente a distancia intermedia del labio exterior	III
13	Cambio curvatura inicio del sifón	II
14	Extremo derecho del canal sifonal anterior	I

Para la construcción de la cerchas se identificaron sobre las imágenes 14 puntos presuntamente homólogos para todas las conchas de las especies en estudio, localizadas en la cara ventral, según lo descrito en la Tabla II. Se obtuvieron las coordenadas de Bookstein con el programa IMP CoordGen6b (Sheets, 2001). Las distancias euclídeas se estimaron a partir de estas coordenadas, mediante el uso del programa IMP TmorphGen6 (Sheets, 2000),

siguiendo el protocolo de medidas que fue establecido por el presente trabajo (Figura 2) y dando como resultado un total de 33 variables.

Las variables se analizaron mediante el Análisis de Componente Principales (ACP), técnica exploratoria para grandes conjuntos de datos, cuyo propósito es simplificar la redundancia de la información llevándola a una forma más simple y fácil de interpretar. EL ACP es una técnica de ordenación de gran aplicación en estudios morfométricos, ya que permite estudiar las interrelaciones que existen entre los caracteres morfológicos de una especie, favoreciendo la detección de diferencias de forma entre sexos, que son de difícil discriminación (Bookstein *et al.* 1985).

En el ACP, los componentes constituyen una combinación lineal de las variables originales, el primer componente (CP1) de una matriz de varianza-covarianza de los logaritmos de las distancias, si es unipolar (cargas de igual signo y de valores aproximadamente parecidos), regularmente representa la mayor varianza de los caracteres originales y es interpretado como el componente de la talla, según la generalización multivariada de la ecuación alométrica (Jolicoeur, 1963; Burnaby, 1966).

Los componentes subsiguientes son bipolares (cargas con signos positivos o negativos) y se consideran el conjunto de variables que contrastan la forma; sin embargo, Mosimann (1970) apunta que este etiquetado del primer componente como talla es más arbitrario que realista. El autor indica que la independencia conceptual de la forma y la talla está definida por la ortogonalidad de los componentes, y que esta discriminación y los factores subsecuentes al primero, siguen conteniendo información de la talla y la

forma. Por esta razón se han diseñado varios protocolos para cizallar (*shear*) los datos, como es el caso de la transformación de Burnaby. El cizallamiento tiene como finalidad eliminar el efecto del tamaño a partir del CP2. Se aplicó la transformación de Burnaby para la remoción de la talla isométrica (transformación hecha directamente sobre las variables) y alométrica (transformación realizada sobre las variables previamente transformadas a sus logaritmos). Todo el procedimiento del método se hizo utilizando el programa Past 1.65 (Hammer *et al.*, 2007).

Los coeficientes alométricos estáticos permiten identificar los patrones de crecimiento de las distintas variables durante el desarrollo de la concha. Los patrones de alometría reflejan el crecimiento relativo de éstas variables y por lo tanto pueden ser alterados por cambios en la ontogenia y la heterocronía, entre otros factores que modifican el dinámico crecimiento de un organismo. Es de hacer notar que el diseño de muestreo descartó un amplio rango de tallas dada la imposibilidad de identificar el sexo en algunos gasterópodos antes de alcanzar la madurez sexual, momento en el cual la talla tiende a hacerse asintótica o el crecimiento se detiene por ser determinado. En este sentido, el análisis de los coeficientes alométricos está restringido a los cambios de talla presentes en gasterópodos adultos.

Los patrones de variación alométrica de cada especie fueron obtenidos a través de cálculo de los coeficientes alométricos estáticos multivariados derivados de los valores numéricos del CP1. Estos coeficientes indican la manera en la cual los diferentes caracteres cambian con el tamaño total (Strauss y Fuiman, 1985). Valores mayores a 1,03 indican alometría positiva,

menores al 0,97 alometría negativa y los ubicados entre 1,03 al 0,97 isometría. Por lo tanto, el análisis alométrico puede proveer información valiosa sobre las modificaciones de las trayectorias del crecimiento y de los patrones de covariación, con o sin información de la edad de los organismos (Klingenberg y Spence, 1993).

### ***B. Thin Plate Spline (TPS):***

En presente estudio se usaron las técnicas de TPS, siguiendo criterios provenientes de los modelos de deformación sobre láminas de metal infinitamente delgadas, empleadas en física (Rohlf, 1993; Adams *et al.*, 2004). Con la intención de describir más adecuadamente la forma, se determinaron los siguientes hitos homólogos: para las especies de la Familia Strombidae, se seleccionaron 20 hitos en la cara ventral y 14 hitos en la lateral; para las especies de la Familia Muricidae, 16 hitos ventrales y 12 laterales y para las Familias Melongenidae y Fasiolaridae se fijaron 15 hitos en la cara ventral y 12 en la lateral.

El método de Mínimos Cuadrados Generalizados de Procrustes (GLS, por sus siglas en inglés) fue usado para trasladar, escalar y rotar las configuraciones de hitos (Rohlf y Slice, 1990). Así se obtuvo un consenso para ser usado como referencia. El análisis de Procrustes (GLS) consiste, en calcular el promedio de las coordenadas mapeadas sobre la figura en estudio. Este promedio constituye el centroide de una configuración de puntos que representan la forma en estudio. Seguidamente, el centroide de cada configuración es trasladado al origen de un nuevo sistema de coordenadas y escalado a una unidad común de talla (Bookstein, 1986), que se denomina

talla del centroide (raíz cuadrada de la suma de las distancias cuadradas de todos los hitos desde el centroide). Finalmente, cada configuración es rotada para minimizar las diferencias de los mínimos cuadrados de cada hito (Rohlf y Slice, 1990). El proceso es iterado para generar la configuración consenso o forma promedio de todas las configuraciones de la misma muestra.

**a. Estimación de dimorfismo sexual por talla**

A lo largo de todo el análisis, se usó la talla del centroide como medida integrativa de la talla de las conchas, de acuerdo con lo sugerido por Marcus *et al.* (1996). Se realizó un análisis de medias (*t-student*) con las tallas del centroide de los sexos de cada especie, para conocer si existe dimorfismo sexual de tallas (Corti *et al.*, 2001).

**b. Estimación de dimorfismo sexual por forma (morfometría geométrica)**

La posibilidad de hacer una proyección de las configuraciones desde el espacio de Kendall al espacio euclídeo tangente de la configuración consenso, se estimó comparando (ortogonalmente) las distancias de Procrustes y las distancias Euclídeas entre ellas, usando del programa TPSsmall, versión 1.20 (Rohlf, 2003a). Si estas distancias son similares, el análisis puede realizarse empleando las técnicas de morfometría que se fundamentan en modelos de sobreposición.

El análisis de los residuales del GSL, fue descompuesto en los componentes uniformes (*affine*) y no uniformes (*no affine*) para cada especie por separado. El componente uniforme parametriza todas las fuentes de

variación de la forma que son uniformes (proporcionales y lineales) a lo largo de su geometría, es decir, a gran escala, obviando aquellas que estén espacialmente localizadas o sean cambios desproporcionados. Este componente uniforme se estimó mediante la Fórmula Estándar de Bookstein (1996).

Los cambios no homogéneos debidos a variaciones de posición de cada hito en particular, no son cambios lineales, ya que son producto de variaciones individuales de cada uno de ellos (Bookstein, 1991; Bookstein, 1996; Adams *et al.*, 2004). Los cambios no lineales en los hitos pueden ser descompuestos, a su vez, en términos de las proyecciones ortogonales de sus componentes (llamados deformaciones - *warps* - principales), correspondientes a deformaciones en diferentes escalas geométricas. El cálculo de las deformaciones principales de una configuración se basa en el cálculo de las energías de deformación sobre la lámina de metal. Usando la teoría de tensores, es posible relacionar el cambio no lineal de cada hito con la energía necesaria para deformar la lámina (Rohlf, 1993). De allí se construye una matriz de energías de plegamiento necesaria para desplazar cada hito. Los autovalores de esta matriz son la intensidad del cambio (magnitud del cambio) y los autovectores representan la dirección del desplazamiento. Los autovalores principales de la matriz permiten determinar los hitos que producen la mayor cantidad de cambios en la forma. Así, se puede detectar la existencia de cambios, los hitos que los producen y el carácter local o global de ese cambio (Adams *et al.*, 2004).

Los autovalores y autovectores de la matriz de energía de plegamiento se usan para llevar a cabo los análisis de deformaciones parciales y relativas. El análisis de deformaciones parciales consiste en la descomposición de la contribución de las deformaciones (*warps*) principales en el componente X y el Y. Las deformaciones parciales resultantes de los análisis TPS fueron utilizadas para identificar la escala de localización de los cambios de forma de acuerdo a cada hito calculado, usando el programa tpsRegr, versión 1.28 (Rohlf, 2003b). Sin embargo, el análisis estadístico de estas deformaciones es complicado dado que a pesar de ser ellos el resultado de una descomposición de autovectores y autovalores, éstos no son perpendiculares entre sí, y por lo tanto no son independientes. Por esta razón, se usarán las deformaciones relativas para poner a prueba la hipótesis de igualdad de centroides en los grupos formados por los individuos de cada sexo por especie. Para ello se usó el programa tpsRelw, versión 1.39 (Rohlf, 2004). El análisis de deformaciones (*warps*) relativas realiza una descomposición de valores singulares a raíz de la matriz de pesos, es decir, las deformaciones relativas son los componentes principales del espacio de la forma. Cada deformación relativa puede ser graficada como una deformación del espacio de la configuración de referencia. Las primeras dos deformaciones relativas son por lo general los indicativos de la mayor variación entre los organismos en estudio. La ecuación de la matriz de pesos, incluye el parámetro alfa ( $\alpha$ ) que permite ponderar las deformaciones que favorecen los cambios locales o globales (Bookstein, 1991). Dado que se desconoce dónde pueden encontrarse los rasgos dimórficos, el análisis de deformaciones relativas fue realizado para

tres valores del parámetro  $\alpha$ . Este parámetro le da peso a la variación de la forma en la escala geométrica y no debe ser confundido con el alfa estadístico, que es un criterio de significación. El  $\alpha = -1$  hace énfasis en cambios especialmente localizados. El  $\alpha = 1$  favorece la ponderación de los cambios a mayor escala y el  $\alpha = 0$ , no aporta peso alguno, así que el procedimiento es equivalente a un análisis de componentes principales de las configuraciones alineadas y proyectadas sobre el espacio tangente euclídeo.

La covariación de la forma de la concha entre machos y hembras de cada especie se estudió mediante un análisis de Mínimos Cuadrados Parciales de Dos Bloques (2B-PLS del inglés) siguiendo las recomendaciones de Rohlf y Corti (2000) y empleando el programa tpsPLS versión 1.14 (Rohlf, 2005). Porque es de interés encontrar las deformaciones a cualquier escala, se exploraron distintos valores de  $\alpha$  (-0,5; 0 y 1) para el cálculo de la matriz de ponderación, con el fin de explicar el mayor porcentaje de covariación. El 2B-PLS es un análisis de mínimos cuadrados parciales de la covariación entre las deformaciones parciales de los grupos. Esto resulta en un grupo de vectores (combinaciones lineales) de las deformaciones parciales de cada grupo de forma. Los vectores de un grupo son pareados con su correspondiente vector del otro grupo (columna por columna), de tal manera que  $i$ -ésimo vector del grupo A es independiente de todos los vectores excepto del  $i$ -ésimo vector del grupo B. Así se encuentra el o los pares de variables latentes (o dimensiones de la covarianza), las cuales cuentan como la máxima fracción de la covarianza entre los dos grupos (Rohlf y Corti, 2000). La prueba de

significación es a través de un test de permutación de las correlaciones y los valores singulares resultantes para cada dimensión.

Los datos de los planos de la apertura y lateral fueron analizados por separado. Los cambios de forma fueron visualizados gráficamente usando rejillas de *splines*, y se muestran las desviaciones de cada una de las configuraciones con respecto al consenso. Para todas las pruebas estadísticas realizadas, se empleó un  $\alpha$  estadístico de 0,05. A los efectos de facilitar la descripción de los resultados el Anexo 2 contiene las partes de una concha modelo y el Anexo 3 es un glosario de términos tanto morfométricos como adjetivos descriptores de la concha para mejor comprensión de los resultados y la discusión.

## RESULTADOS

Se utilizaron 416 ejemplares de especies pertenecientes a los géneros *Strombus* (n = 238) Familia Strombidae, *Phyllonotus* (n = 50) Familia Muricidae, *Chicoreus* (n = 40) Familia Muricidae, *Melongena* (n = 48) Familias Melongenidae y *Fasciolaria* (n = 40) Familia Fasiolaridae. En vista de que la muestra no permite seguir los métodos comparativos estándar para eliminar el efecto de la filogenia, cada especie será tratada por separado.

### MÉTODOS DE CERCHAS

Se seleccionaron los primeros componentes principales (suficientes para explicar el 90% o más de la variación total) de la matriz de varianza-covarianza de las 33 medidas de distancias transformadas logarítmicamente, en ejemplares pertenecientes a cada especie en estudio.

#### 1. *Strombus pugilis* (n = ♀ 73; ♂ 73)

Los 10 primeros componentes principales (CPs) representan el 92,43% de la variabilidad de los datos. Los valores de las cargas se reflejan en la Tabla III. El CP1 representa el 39,17% de la variabilidad total; los componentes dos en adelante representan la forma del cuerpo y el conjunto de ellos explican el 60,83% de la variación. Una vez realizada la remoción propuesta por Burnaby, los resultados encontrados tanto en el modelo isométrico como alométrico fueron similares a los encontrados en los datos sin cizallar, por lo que sólo se presentan estos últimos.

Tabla III. Análisis de componente principales (ACP) realizado sobre las variables de distancia de *Strombus pugilis*. Se resaltan las cargas de las variables que más contribuyen a la variabilidad total en los 10 primeros componentes. Ver Figura 2 para identificación de las variables.

	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5	CP 6	CP 7	CP 8	CP 9	CP 10
<b>Varianza Total (%)</b>	39,17	14,99	8,09	7,08	5,92	4,90	3,66	3,14	2,95	2,52
<b>% acumulado</b>	39,17	54,17	62,26	69,34	75,26	80,15	83,81	86,95	89,91	92,43
<b>Autovalor</b>	0,039	0,011	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<b>Variable</b>	<b>Autovectores</b>									
<b>1</b>	0,112	0,04	-0,21	0,04	0,07	0,04	-0,25	0,14	-0,17	-0,13
<b>2</b>	0,086	0,14	-0,18	0,01	0,17	0,09	<b>-0,36</b>	0,18	-0,20	-0,15
<b>3</b>	0,143	0,05	-0,17	0,00	0,08	0,00	-0,26	0,14	-0,12	-0,18
<b>4</b>	0,204	0,08	0,18	<b>-0,75</b>	0,11	<b>-0,31</b>	0,02	0,14	0,01	0,18
<b>5</b>	0,161	0,08	-0,08	-0,17	0,08	-0,08	-0,11	0,10	-0,03	-0,05
<b>6</b>	0,163	0,02	-0,14	-0,02	0,11	-0,06	-0,04	0,09	0,11	-0,07
<b>7</b>	0,173	0,11	-0,11	-0,07	0,06	-0,04	0,03	0,04	0,10	0,00
<b>8</b>	0,160	-0,28	-0,10	0,05	<b>0,35</b>	-0,27	0,16	0,03	<b>0,51</b>	-0,04
<b>9</b>	0,151	0,17	<b>-0,35</b>	<b>0,39</b>	0,11	0,00	-0,13	0,08	0,22	<b>0,49</b>
<b>10</b>	0,149	0,10	-0,14	0,04	0,07	0,01	0,08	0,00	0,16	-0,02
<b>11</b>	0,122	0,21	-0,16	-0,13	-0,09	0,14	0,14	-0,17	-0,22	0,18
<b>12</b>	0,177	0,09	-0,07	-0,01	0,02	-0,02	0,06	0,05	0,13	-0,13
<b>13</b>	0,184	0,14	-0,10	-0,05	0,00	-0,02	0,00	0,05	0,02	0,04
<b>14</b>	0,131	0,09	-0,08	0,00	0,03	0,08	0,21	-0,10	0,12	-0,25
<b>15</b>	0,172	0,16	-0,03	-0,01	-0,13	0,01	-0,05	0,13	0,02	-0,07
<b>16</b>	0,144	0,16	-0,19	-0,10	0,00	0,12	0,13	-0,16	-0,11	0,07
<b>17</b>	0,159	0,07	0,13	0,08	0,08	-0,04	-0,09	0,15	0,04	-0,02
<b>18</b>	0,115	0,18	-0,14	-0,02	-0,28	0,15	0,29	-0,11	0,23	<b>-0,55</b>
<b>19</b>	0,094	0,13	0,18	0,24	<b>0,37</b>	-0,01	<b>0,56</b>	0,25	<b>-0,36</b>	0,06
<b>20</b>	0,126	0,11	0,21	0,11	<b>0,39</b>	0,04	0,09	-0,25	-0,15	-0,02
<b>21</b>	0,181	0,10	0,26	0,14	-0,13	-0,07	-0,04	<b>0,35</b>	0,03	-0,13
<b>22</b>	0,153	0,09	0,21	-0,02	<b>0,34</b>	0,08	<b>-0,32</b>	<b>-0,62</b>	0,06	-0,12
<b>23</b>	0,182	0,10	<b>0,36</b>	0,16	0,00	-0,02	-0,09	0,08	-0,02	-0,18
<b>24</b>	0,348	<b>-0,52</b>	0,13	-0,08	-0,02	<b>0,60</b>	-0,04	0,16	-0,01	0,07
<b>25</b>	0,215	-0,21	-0,18	0,16	-0,20	<b>-0,54</b>	0,02	-0,20	<b>-0,37</b>	-0,12
<b>26</b>	0,273	<b>-0,31</b>	-0,04	0,05	-0,05	-0,04	0,03	-0,05	-0,23	-0,08
<b>27</b>	0,158	0,12	<b>0,35</b>	0,21	-0,29	-0,19	-0,17	-0,04	0,07	0,07
<b>28</b>	0,193	-0,06	0,10	0,06	-0,16	-0,09	0,02	-0,12	0,16	0,14
<b>29</b>	0,222	-0,17	-0,19	-0,07	-0,10	0,03	0,12	-0,14	-0,16	0,10
<b>30</b>	0,143	0,14	0,10	-0,03	-0,18	0,08	0,05	-0,02	0,08	0,15
<b>31</b>	0,127	0,25	0,05	-0,03	-0,15	0,11	0,04	-0,06	0,01	0,15
<b>32</b>	0,143	0,20	0,05	0,00	-0,14	0,12	0,01	-0,09	-0,04	0,17
<b>33</b>	0,234	-0,18	0,05	0,08	-0,11	-0,06	0,01	-0,10	0,09	0,16

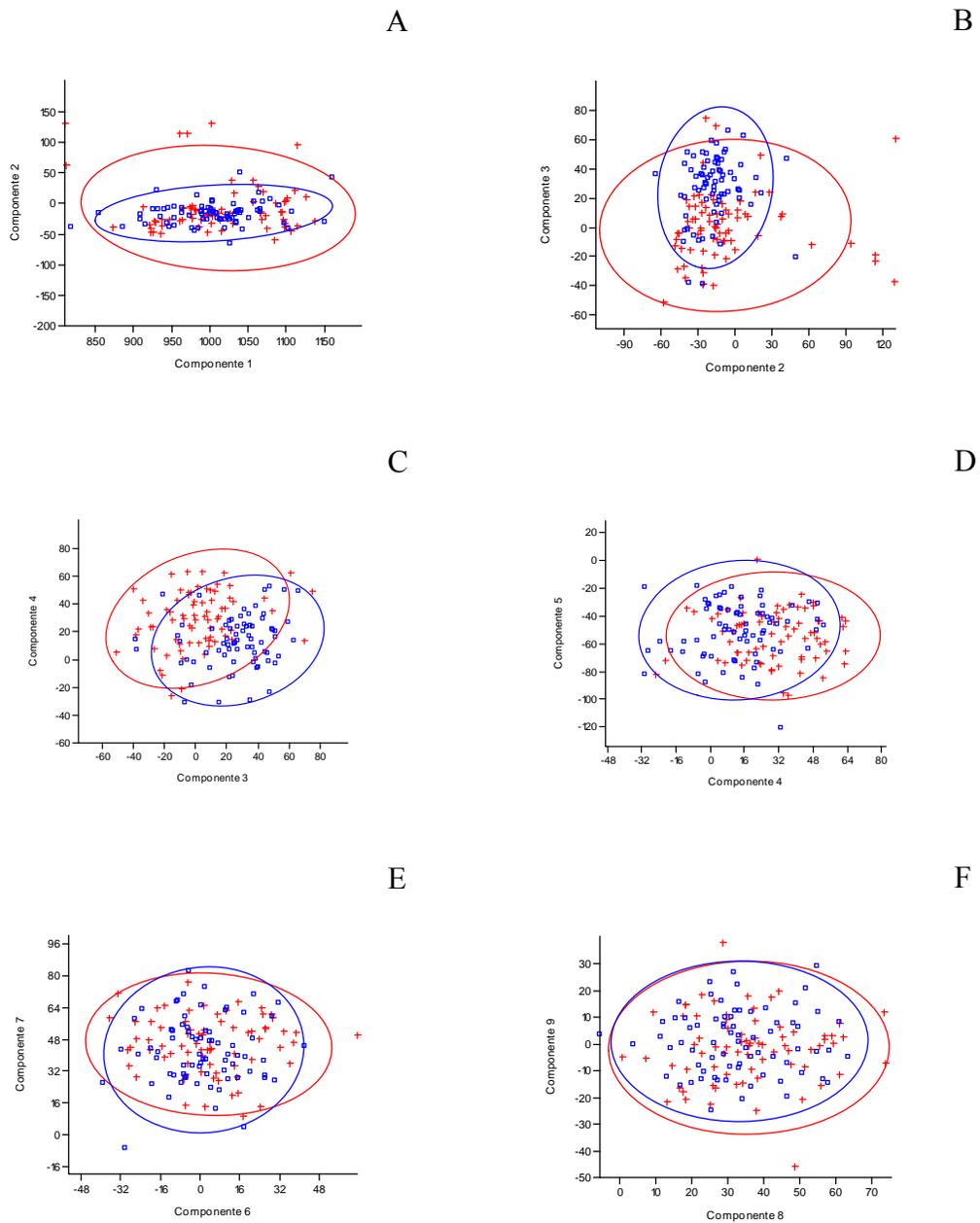


Figura 3. Análisis de componentes principales realizado sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en las cerchas. Proyección de valores de los coeficientes de cada individuo de *Strombus pugilis* sobre el plano del CP1 al 9. Espacio entre el CP1 y el CP2 (A); CP2 y CP3 (B); CP3 y CP4 (C); el CP4 y CP5 (D), CP6 y el CP7 (E) y CP8 y CP9 (F). El CP10 no se presenta por razones de espacio. En rojo se representan las hembras y en azul los machos.

El CP2 estuvo representado principalmente por las distancias 24, 25 y 26 (carga negativa), asociadas a la hendidura stromboida, indicando que esta estructura se hace menos conspicua en la medida que la abertura de la concha aumenta (distancia de la longitud de la abertura, 31). Igualmente, la medida de la primera mitad del labio interno aumenta (distancia 11) con la disminución del área entre la sutura principal y el inicio del sifón anal (distancia 8). El componente 3 puede considerarse como un componente del sifón en donde las distancias 20, 21, 22, 23 y 27 presentan las mayores cargas positivas, mientras que cambios entre el hombro y la base de la concha (distancia 9) contrastan con cargas negativas (Fig. 3).

El componente 4 explica diferencias en las variables 4 (casi exclusivamente) y 9. Los signos de las cargas indican que mientras la distancia entre la sutura principal y el hombro disminuye, la longitud entre la base y el hombro aumenta (lateral izquierdo). En el CP5 las cargas muestran el incremento en las variables relacionadas a la fasciola (distancias 19, 20 y 22) y el espacio entre la sutura principal y el inicio del sifón anal (distancia 8 - lateral derecho). Las distancias 24 y 25, presentan las mayores cargas del CP6, destacando características relacionadas con la hendidura stromboida. Las distancias 4 y 8, señalan la disminución del espacio desde la sutura principal y el hombro y/o el sifón anal, como ya ha sido indicado para el CP4 y CP5. La espira, enmarcada por las distancias 1, 2 y 3, disminuye de dimensiones según lo expresado por el CP7. En este componente la forma de la fasciola resulta de importancia (distancias 19 y 22, de cargas opuestas). El CP8 se circunscribe a una única cercha, que precisa la disminución del largo de la

fasciola en la medida en que el ancho aumenta (distancias 19, 20, 21 y 22). El componente 9 no representa ningún patrón definido, las mayores cargas se encontraron en las distancias 8 (entre la sutura principal y el sífon anal), 19 (una de las medidas de la fasciola) y 25 (la hendidura stromboida). En el CP10 se distingue la vuelta del cuerpo, indicando que la distancia entre el hombro y la base aumenta (9) a medida que disminuye la longitud de la base (18).

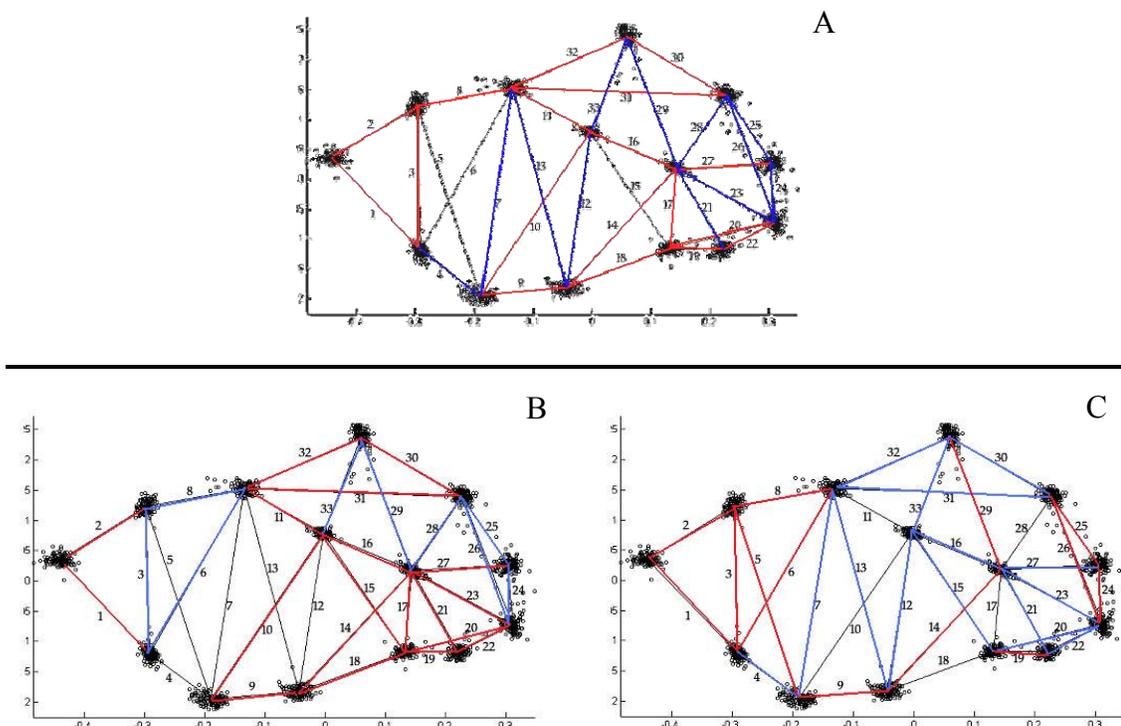


Figura 4. Patrón alométrico de *Strombus pugilis* sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. A. Patrón para toda la muestra. B. Patrón para las hembras. C. Patrón para los machos. En rojo se representa la alometría negativa, en azul la alometría positiva y en negro la isometría.

No se registra la separación conspicua de las formas inherentes a cada sexo, sin embargo se puede ver que estos componentes sustentan la hipótesis de dimorfismo sexual respecto a la forma, toda vez que los sexos están

delimitados por espacios distintos (Figura 3). En las gráficas se evidencia que las hembras (en rojo) son más variables que los machos (en azul). Estos últimos parecen explorar espacios de forma más restringidos.

El patrón alométrico de *Strombus pugilis*, es mayormente negativo, excepto en la zona del sifón anterior, forma que se define en el adulto (distancias 21, 23, 24 y 28), la hendidura stromboidea, la cual se desarrolla una vez alcanzada la madurez sexual (distancias 25 y 26), la anchura de la vuelta del cuerpo, indicando cambios que favorecen el espacio donde se localiza gran parte del cuerpo blando del gasterópodo (distancias 7, 12 y 13) y de la abertura de la concha (distancias 29 y 33) (Figura 4). En la figuras 4B y 4C se destaca que el patrón de crecimiento relativo entre hembras y machos es diferente. Es de hacer notar que estos coeficientes alométricos han sido calculados para una muestra de adultos de crecimiento determinado, de manera que sólo pueden ser apreciados los últimos cambios del proceso de desarrollo de la concha.

Se realizó el estudio de la Máxima Redundancia, es decir, un análisis de componentes principales que incluya todas las distancias trazables entre los hitos. Este procedimiento arrojó resultados similares a los hallados con la cerchas. El 95,44% de la variación de los datos es explicada con los primeros 12 componentes y el 49,27% de ésta refleja los componentes de forma. Si se compara el resultado del ACP de la cerchas (con 33 distancias) y de la Máxima Redundancia (con 91 distancia), se observa que para este último el CP1 representa mayor porcentaje de la variabilidad total, lo que indicaría que el tamaño de los ejemplares tiene mayor preponderancia en la explicación de

esta variación que para las 33 distancias. Igualmente, los componentes de forma explican menos de la variación total, así que el estudio de la Máxima Redundancia parece tener menos robustez, en este caso de estudio. A la hora de analizar las cargas, los resultados terminaron siendo igualmente informativos entre los dos métodos, sólo que en Máxima Redundancia, hay cargas significativas asignadas a distancias de difícil interpretación biológica. Por lo anteriormente expuesto, en lo sucesivo no se incluye los resultados de Máxima Redundancia para el resto de las especies.

## 2. *Strombus costatus* (n = ♀ 25; ♂ 25)

Los 10 primeros componentes principales (CPs) explican el 95,29% de la variabilidad de los datos (Tabla IV). Las proyecciones en el morfoespacio de los componentes principales que ayudan a discriminar las variables de talla y forma del sexo se representan en la Figura 5. El CP1, aunque con baja representatividad (29,08%), sustenta las diferencias de tallas entre los sexos, indicando que se registran mayores tamaños para las hembras. El conjunto de componentes de forma (del CP2 en adelante) justifican el 70,93% de la variación. Los factores del ACP no parecen evidenciar contundentemente la existencia de dimorfismo sexual, sin embargo, se encontraron rasgos diferenciales en algunos componentes (Figura 5B a la 5F).

Para el CP2, las distancias con cargas de mayor valor absoluto son las que contrastan el sifón anterior (distancias de cargas positivas 21, 23, 24 y 27), con la reducción del ancho de la abertura de la concha (distancia 29 - negativa). En el CP3, las variables relacionadas con la espira (1, 2 y 3) decrecen en la medida que el espacio entre la sutura principal y el hombro (4) aumentan. En el CP4, el ancho del sifón anterior (distancia 24) es la de mayor contraste respecto al largo y ancho de la fasciola (distancias 20 y 22). Igualmente, el largo del labio exterior (distancia 30) tiene carga contraria a la distancia 26, que corresponde a la hendidura stromboida, la cual es también de importancia para el CP5 según las cargas de las distancias 25 y 26, las que conjuntamente con el largo de la fasciola (distancia 19), se incrementan inversamente respecto al ancho del sifón (distancia 24). El ancho de la

apertura de la concha (distancias 30 y 31) se contraponen a la distancia entre el sifón anal y la sutura principal (distancia 8).

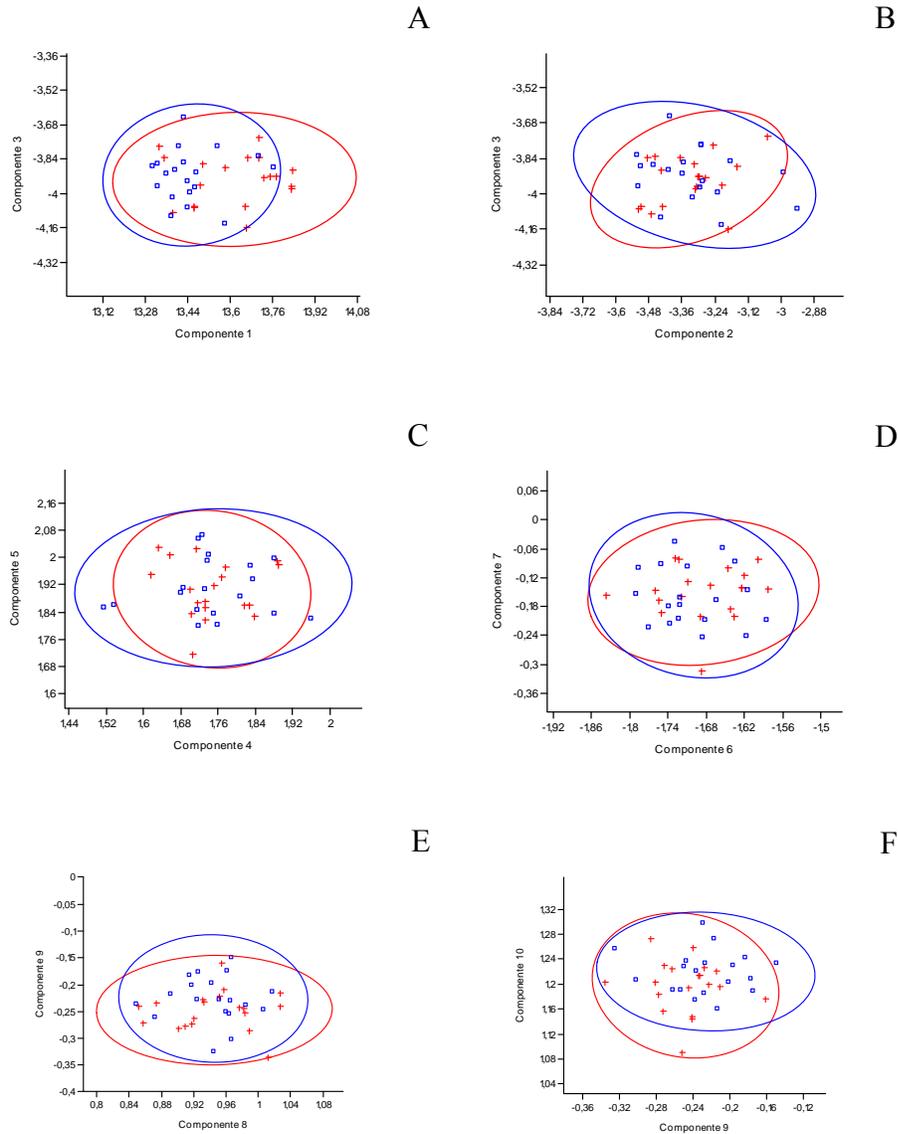


Figura 5. Análisis de componentes principales realizado sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. Proyección de valores de los coeficientes de cada individuo de *Strombus costatus* sobre el plano del CP1 al 10. Espacio entre el CP1 y el CP3 (A); CP2 y CP3 (B); CP4 y CP5 (C); el CP6 y CP7 (D); el CP8 y CP9 (E) y el CP9 y CP10 (F). En rojo se representan las hembras y en azul los machos.

Tabla IV. Análisis de componente principales (ACP) realizado sobre las variables de distancia de *Strombus costatus*. Se resaltan las cargas de las variables que más contribuyen a la variabilidad total en los 10 primeros componentes. Ver Figura 2 para identificación de las variables.

	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5	CP 6	CP 7	CP 8	CP 9	CP 10
<b>Varianza Total (%)</b>	29,08	22,02	14,17	9,13	7,28	4,14	3,59	2,40	1,81	1,68
<b>% acumulado</b>	29,08	51,09	65,26	74,40	81,68	85,82	89,41	91,80	93,61	95,29
<b>Autovalor</b>	0,03	0,02	0,01	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<b>Variable</b>	<b>Autovectores</b>									
<b>1</b>	0,041	-0,25	<b>-0,40</b>	-0,04	-0,10	0,20	-0,17	0,08	0,01	<b>0,52</b>
<b>2</b>	0,040	-0,15	<b>-0,37</b>	-0,10	-0,14	0,22	-0,21	<b>-0,38</b>	0,29	0,02
<b>3</b>	0,012	-0,30	<b>-0,38</b>	-0,02	-0,05	-0,02	-0,04	-0,07	-0,16	-0,06
<b>4</b>	0,223	0,18	<b>0,44</b>	0,02	0,09	0,21	-0,09	<b>-0,35</b>	0,19	<b>0,46</b>
<b>5</b>	0,125	-0,09	-0,01	-0,01	0,01	0,05	-0,04	-0,18	-0,10	0,11
<b>6</b>	0,093	-0,20	-0,17	0,06	0,08	-0,02	0,13	-0,10	-0,21	0,01
<b>7</b>	0,175	-0,09	0,01	0,02	0,05	0,02	0,06	-0,12	-0,20	-0,02
<b>8</b>	0,117	-0,14	0,01	0,29	<b>0,31</b>	0,00	<b>0,41</b>	<b>-0,35</b>	-0,13	0,20
<b>9</b>	0,213	-0,04	-0,01	-0,10	-0,19	0,07	0,25	-0,28	<b>0,46</b>	<b>-0,44</b>
<b>10</b>	0,174	-0,10	-0,02	0,02	0,02	0,00	0,08	-0,19	-0,07	-0,18
<b>11</b>	0,225	-0,11	0,13	-0,12	-0,16	-0,01	-0,01	0,13	-0,15	0,01
<b>12</b>	0,154	-0,07	-0,04	0,01	0,08	0,01	-0,02	-0,04	-0,15	-0,08
<b>13</b>	0,183	-0,06	0,02	-0,04	0,00	0,03	0,01	0,01	-0,13	0,00
<b>14</b>	0,170	-0,14	-0,01	0,04	0,03	-0,06	0,05	0,00	-0,16	-0,09
<b>15</b>	0,192	0,03	0,01	-0,12	-0,06	0,13	-0,05	0,06	-0,08	0,04
<b>16</b>	0,231	-0,15	0,16	-0,09	-0,17	0,02	-0,10	0,14	-0,07	0,13
<b>17</b>	0,181	0,05	-0,09	-0,10	0,15	-0,14	0,06	-0,12	-0,04	0,06
<b>18</b>	0,160	-0,12	0,00	0,06	-0,08	0,17	0,09	0,11	-0,21	-0,22
<b>19</b>	0,131	-0,02	0,07	-0,22	<b>0,38</b>	-0,15	<b>-0,58</b>	-0,21	-0,13	-0,21
<b>20</b>	0,130	0,08	-0,10	-0,21	0,18	<b>-0,40</b>	-0,13	-0,07	-0,02	0,00
<b>21</b>	0,183	0,22	-0,16	-0,08	0,13	0,13	0,15	0,03	0,05	0,11
<b>22</b>	0,144	0,15	-0,24	-0,25	-0,02	<b>-0,57</b>	0,29	0,08	0,18	0,26
<b>23</b>	0,130	<b>0,43</b>	-0,24	0,01	0,16	0,26	0,12	0,13	-0,22	-0,10
<b>24</b>	0,341	0,21	-0,14	<b>0,72</b>	<b>-0,30</b>	-0,26	-0,29	-0,01	0,06	0,00
<b>25</b>	0,094	-0,18	-0,01	0,06	<b>0,44</b>	0,17	0,02	<b>0,34</b>	0,22	0,02
<b>26</b>	0,155	-0,09	-0,05	0,23	0,26	0,04	-0,04	0,27	0,16	0,00
<b>27</b>	0,173	<b>0,44</b>	-0,27	-0,11	0,04	0,30	-0,06	0,02	0,04	-0,07
<b>28</b>	0,135	-0,08	-0,05	0,02	0,17	-0,03	-0,22	0,17	<b>0,30</b>	-0,07
<b>29</b>	0,186	-0,21	0,10	-0,02	-0,01	-0,03	0,01	0,19	0,16	0,01
<b>30</b>	0,230	0,01	0,09	-0,21	-0,25	0,01	0,07	0,16	-0,03	0,08
<b>31</b>	0,233	0,02	0,07	-0,19	-0,22	0,06	-0,04	0,08	-0,12	0,05
<b>32</b>	0,209	-0,09	0,03	-0,10	-0,08	0,10	-0,02	-0,04	0,03	-0,01
<b>33</b>	0,174	-0,19	0,00	0,02	0,07	0,02	0,13	0,08	0,27	-0,06

En el CP6 resaltan las variables relativas al sifón, las cuales aumenta de longitud en la medida que el ancho disminuye (distancias 23, 24 y 27); la fasciola cuyas cargas presentaron signos negativos elevados (20 y 22) y la espira (distancias 1, 2 y 4 con cargas positivas). El CP7 apunta a contrastes de las longitudes apical y adpical de la fasciola (distancias 19 y 22) y por otra parte, del ancho del sifón (distancias 24 y 28 con cargas negativas). Las cargas de las distancias 2 (negativa), 8 y 9 (positivas), presentaron elevados valores absolutos, pero no se puede describir ningún patrón claro a partir de ellas. En el CP8, resaltan las variables de la hendidura stromboida (distancias 25 y 26) y la mitad anterior de la concha (distancia 2 – espira; distancias 4, 8 y 9 – vuelta del cuerpo).

Para el CP9, la distancia del hombro a la base (distancia 9) aumenta mientras disminuye la de la base a la fasciola (distancia 18). Así mismo, el ancho del sifón (distancia 28) y la hendidura stromboida (distancia 25) aumentan mientras que el largo del sifón (distancia 23) disminuye. El CP10 describe variables asociadas con todo el costado izquierdo de la concha desde la fasciola (distancias 19 y 22), la vuelta del cuerpo (distancias 18, 9 y 4) y la espira (distancia 1).

El análisis de la alometría de *Strombus costatus* se simboliza en la Figura 6. Este patrón es mayoritariamente positivo, contrario a lo observado en *S. pugilis*. La vuelta del cuerpo y el labio tienen un crecimiento mayorante, mientras la espira, la fasciola y la hendidura stromboida se hacen menos conspicuos durante el desarrollo.

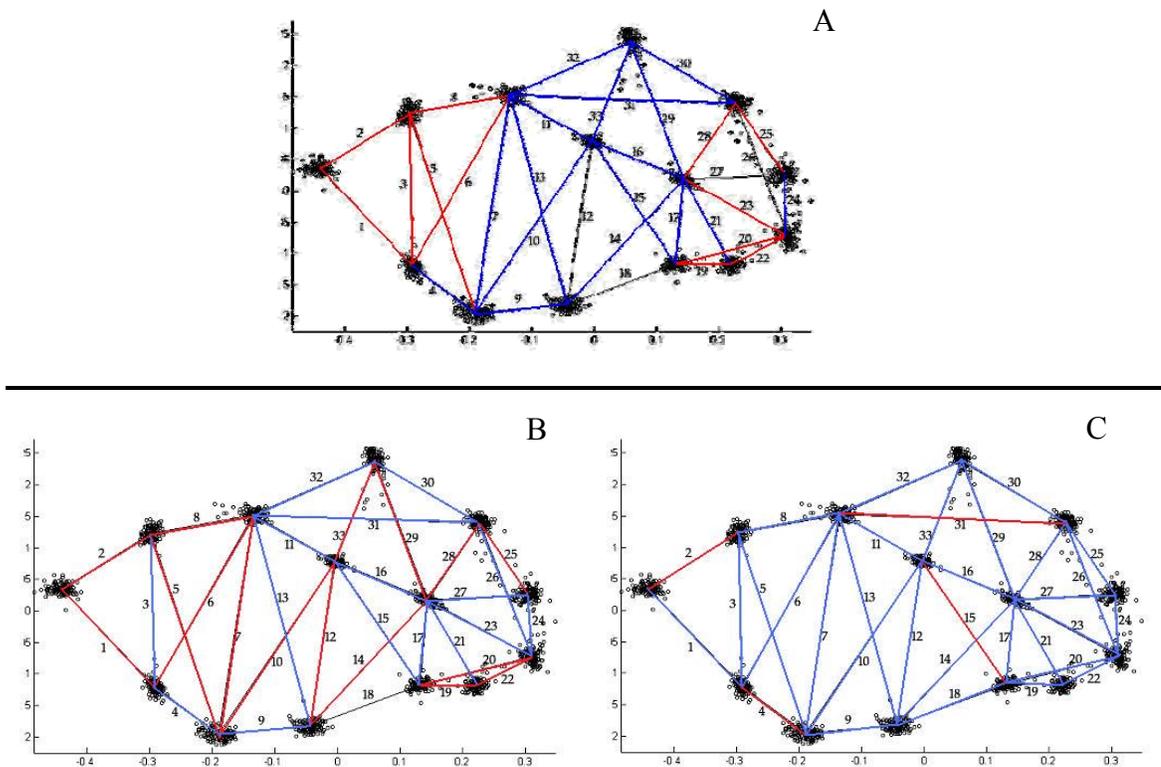


Figura 6. Patrón alométrico de *Strombus costatus* sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. A. Patrón para toda la muestra. B. Patrón para las hembras. C. Patrón para los machos. En rojo se representa la alometría negativa, en azul la alometría positiva y en negro la isometría.

### 3. *Strombus gigas* ( $n = \text{♀ } 21; \text{♂ } 21$ )

Los 11 primeros componentes principales (CPs) representan el 95,92% de la variabilidad de los datos (Tabla V). El CP1 representa el 28,63% de la variabilidad total observada para esta especie. El conjunto de componentes de forma (de dos en adelante) explican el 71,37% de la variación. El CP1 sustenta las diferencias de tallas entre los sexos, indicando que las hembras tienden a alcanzar mayor tamaño (Figura 7).

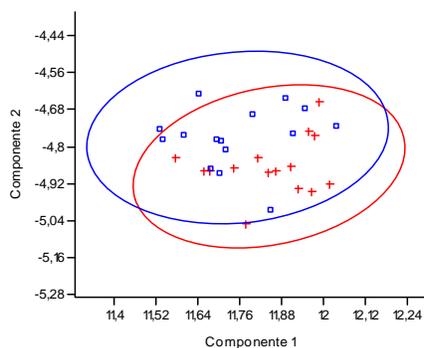


Figura 7. Análisis de componentes principales realizado sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. Proyección de valores de los coeficientes de cada individuo de *Strombus gigas* sobre el plano de los CP1 y CP2. En rojo se representan las hembras y en azul los machos.

El CP2 estuvo representado principalmente por el ancho y largo de la espira (distancias 1 y 3, con cargas negativas), la hendidura stromboida (distancias 25 y 26, con cargas negativas), el largo de la primera mitad de la vuelta del cuerpo (distancias 4 y 8 con cargas positivas, 9 y 11, negativas) y el largo del sifón anterior (distancia 23, con cargas positiva). Las variables relativas a la espira son relevantes por todos los otros componentes en discusión, con excepción del CP9 y el CP11.

Tabla V. Análisis de componente principales (ACP) realizado sobre las variables de distancia de *Strombus gigas*. Se resaltan las cargas de las variables que más contribuyen a la variabilidad total en los 11 primeros componentes. Ver Figura 2 para identificación de las variables.

	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5	CP 6	CP 7	CP 8	CP 9	CP 10	CP 11
<b>Varianza Total (%)</b>	28,63	14,42	13,36	9,85	7,06	6,50	4,30	4,06	3,21	2,49	2,04
<b>% acumulado</b>	28,63	43,05	56,41	66,26	73,32	79,82	84,12	88,18	91,39	93,88	95,92
<b>Autovalor</b>	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<b>Variable</b>	<b>Autovectores</b>										
<b>1</b>	0,196	-0,27	<b>-0,38</b>	-0,09	0,29	0,21	-0,19	-0,05	-0,14	-0,06	0,17
<b>2</b>	0,201	-0,14	<b>-0,37</b>	-0,23	0,06	-0,04	<b>0,34</b>	<b>0,34</b>	0,03	<b>-0,50</b>	-0,29
<b>3</b>	0,098	<b>-0,36</b>	-0,23	-0,10	0,08	0,02	-0,28	-0,10	0,15	0,04	-0,03
<b>4</b>	0,294	0,22	-0,06	<b>0,47</b>	0,05	<b>-0,31</b>	<b>0,36</b>	0,20	0,19	-0,08	0,28
<b>5</b>	0,157	-0,12	-0,10	0,09	0,13	0,01	0,05	-0,01	0,10	-0,04	0,10
<b>6</b>	0,144	-0,15	-0,04	0,01	0,12	0,02	-0,15	-0,13	0,07	0,01	0,01
<b>7</b>	0,174	-0,10	0,05	0,07	0,09	0,13	0,07	-0,03	0,07	-0,06	0,15
<b>8</b>	0,070	0,24	0,10	0,18	<b>0,66</b>	-0,08	-0,04	<b>-0,45</b>	-0,21	-0,19	-0,02
<b>9</b>	0,084	-0,29	<b>0,44</b>	-0,28	-0,11	0,18	<b>0,45</b>	-0,29	-0,04	-0,24	0,13
<b>10</b>	0,116	-0,07	0,19	-0,01	0,12	0,14	0,12	-0,05	0,09	-0,16	0,02
<b>11</b>	0,138	<b>-0,33</b>	0,11	0,22	-0,04	0,13	0,13	-0,08	-0,15	0,03	0,15
<b>12</b>	0,165	-0,01	0,09	-0,05	0,04	0,16	0,02	0,16	0,10	0,08	0,03
<b>13</b>	0,161	-0,13	0,05	0,01	-0,02	0,15	0,08	0,07	0,00	0,10	0,18
<b>14</b>	0,154	0,03	0,18	0,08	0,08	0,15	-0,04	0,14	0,09	0,05	-0,14
<b>15</b>	0,140	0,04	0,10	-0,06	-0,03	0,12	-0,09	0,17	0,04	0,07	0,14
<b>16</b>	0,108	-0,19	0,04	0,24	-0,10	0,07	-0,07	0,13	0,03	0,20	0,16
<b>17</b>	0,163	0,12	0,08	-0,17	0,01	-0,02	-0,01	0,06	0,01	0,03	0,06
<b>18</b>	0,151	0,17	<b>0,37</b>	0,12	0,16	<b>0,36</b>	-0,21	0,29	0,11	-0,13	<b>-0,30</b>
<b>19</b>	0,046	-0,04	-0,07	-0,12	0,08	-0,17	0,13	-0,25	<b>0,59</b>	0,27	-0,06
<b>20</b>	0,135	0,01	-0,06	-0,09	0,00	-0,17	0,19	-0,08	-0,07	0,17	0,00
<b>21</b>	0,155	0,18	0,05	-0,22	0,04	0,07	-0,08	0,05	0,05	0,15	0,12
<b>22</b>	0,156	0,06	-0,10	0,02	-0,08	-0,02	0,16	0,09	<b>-0,64</b>	0,22	-0,03
<b>23</b>	0,235	0,21	0,07	<b>-0,35</b>	0,07	-0,12	0,02	0,01	0,00	0,04	0,24
<b>24</b>	0,512	0,09	0,04	0,10	<b>-0,54</b>	-0,11	-0,29	<b>-0,41</b>	-0,02	-0,29	-0,12
<b>25</b>	0,060	<b>-0,31</b>	<b>0,30</b>	-0,07	0,17	<b>-0,46</b>	-0,19	0,24	-0,07	-0,02	0,14
<b>26</b>	0,071	-0,20	0,23	-0,02	0,01	<b>-0,36</b>	-0,19	0,10	-0,05	-0,11	0,11
<b>27</b>	0,221	0,19	0,07	<b>-0,43</b>	0,05	-0,06	0,02	0,01	-0,08	0,13	0,07
<b>28</b>	0,089	-0,10	0,10	-0,12	0,06	-0,19	-0,13	0,14	-0,07	-0,03	-0,25
<b>29</b>	0,050	-0,19	0,12	0,12	0,03	-0,13	0,09	-0,05	-0,05	0,17	-0,28
<b>30</b>	0,135	-0,05	0,00	0,00	0,08	0,09	0,14	-0,10	-0,03	<b>0,38</b>	-0,19
<b>31</b>	0,178	-0,11	0,01	0,03	0,01	0,11	0,02	0,04	-0,04	0,18	0,02
<b>32</b>	0,181	-0,09	0,02	0,02	0,00	-0,03	0,10	0,03	0,00	0,11	-0,23
<b>33</b>	0,101	-0,08	0,09	0,01	0,06	-0,17	0,14	-0,06	-0,02	0,15	<b>-0,44</b>

En el CP3, las distancias 9 y 18 presentan las cargas positivas más altas, siendo éstas las que indican cambios en el largo de la vuelta del cuerpo del lado izquierdo, espacio donde se aloja la mayor parte del cuerpo blando del gasterópodo. Las cargas de la hendidura stromboida (distancias 25 y 26 con cargas positivas) resultaron también significativa para este componente. En contraste, la distancia 1 (cargas negativas), indica la reducción del largo de la espira. El CP4 indica cambios proporcionales en la distancia entre el hombro y la sutura principal (distancia 4 – carga positiva) con la forma del sífon anterior (distancias 21, 23 y 27 – cargas negativas). En segundo plano figuran las distancias 11 y 16, indicativas de la forma del labio interno. En el CP5 resalta el ancho del sífon anterior (distancia 24) que contrasta con el área entre la sutura principal y el sífon anal (distancia 8). En el CP6, las mayores cargas se registraron para la hendidura stromboida (distancias 25, 26) y el área entre el hombro y la sutura principal (distancia 4), que se contrarresta con la variable entre la base y la fasciola (distancia 18, con carga positiva). El CP7 indica que el ancho del sífon anterior tiene importancia en los cambios de forma entre los sexos (distancia 24), así como el largo de la vuelta del cuerpo (distancias 9 y 18), el área entre el hombro y la sutura principal (distancia 4) y la longitud de la espira (distancia 2). El CP7 tiene estrecha similitud con el CP6. En el CP8, se destaca la distancia 2, largo de la espira, la distancia 8, entre la sutura principal y el sífon anal; las distancias 9 y 18, indican cambios en el largo de la vuelta del cuerpo del lado izquierdo, la distancia 24, del ancho del sífon y la distancia 25, de la hendidura stromboida. El CP9 describe la fasciola (distancias 19 y 22, de signos

contrarios), lo cual indica que la fasciola tiene mayor desarrollo en su porción apical que en la adapical.

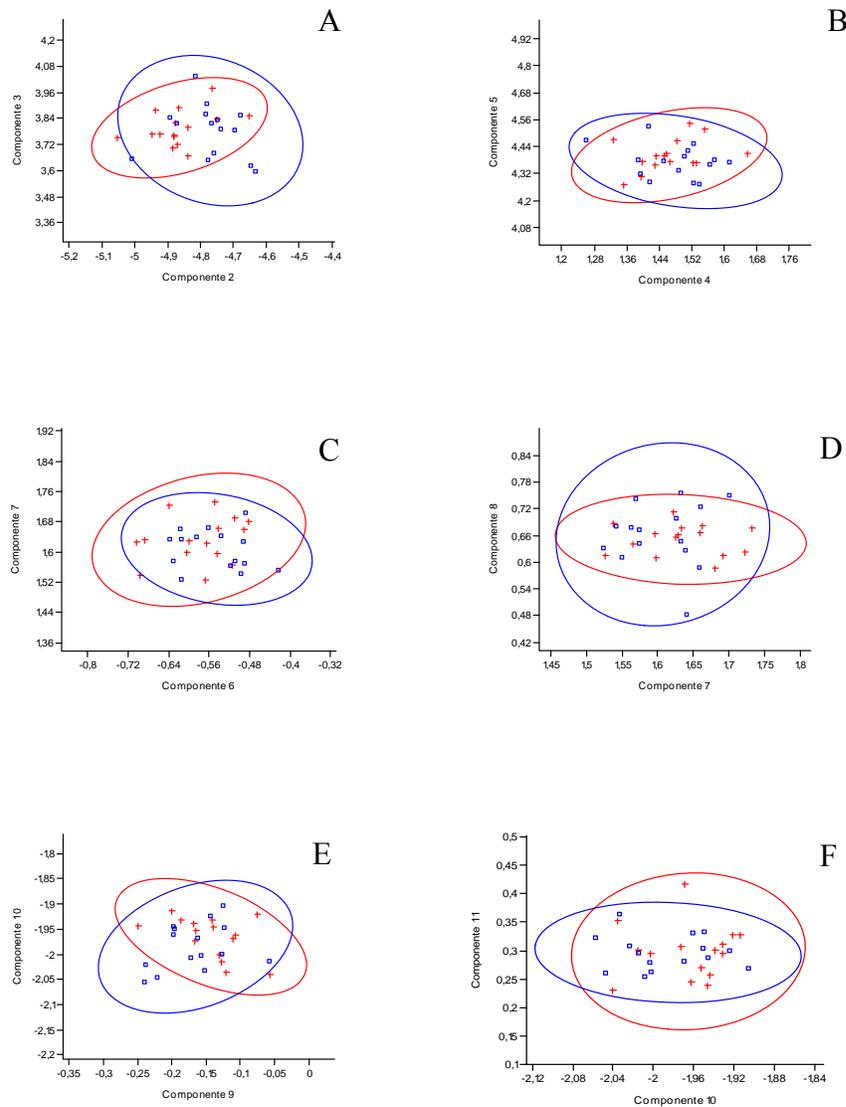


Figura 8. Análisis de componentes principales realizado sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. Proyección de valores de los coeficientes de cada individuo de *Strombus gigas* sobre el plano del CP2 al 11. Espacio entre el CP2 y el CP3 (A); CP4 y CP5 (B); CP6 y CP7 (C); el CP7 y CP8 (D); el CP9 y CP10 (E) y el CP10 y CP11 (F). En rojo se representan las hembras y en azul los machos.

El CP10 representa el largo del labio (distancia 30), la combinación de las variables en las que la zona fasciolar-sifonal (distancias 19, 22 y 24) y algunas distancias del largo de la concha como partes de la vuelta del cuerpo (distancias 9 y 16). La mayor carga la presentó la distancia 2, que describe la longitud de la espira. Finalmente, el CP11 señala la importancia de las distancias 33 (ancho de la abertura de la concha) y 18 (longitud entre la base y la fasciola).

En general, se observa que los representantes de cada sexo ocupan morfo-espacios diferentes; sin embargo, un estudio con sólo medidas de distancia no es suficiente para discriminar entre ellos ni reconocer dimorfismo sexual en las conchas. La proyección de algunos de los componentes se representa en la Figura 8. Los factores en los que se descompone la forma indican que existen rasgos diferentes entre los sexos descritos por varios de los componentes principales, por ejemplo CP2, CP3 y CP6. Los machos y las hembras de esta especie parecieran conservar cierta homogeneidad en la distribución de las variables de forma en el morfoespacio como se puede apreciar en las figuras 8A, 8B, 8C y 8F, contrario a lo reportado en las otras especies del mismo género, en las cuales los machos son más parecidos entre sí, que las hembras.

El análisis de la alometría de *Strombus gigas*, se grafica en la Figura 9. Se aprecia que el crecimiento relativo es diferente de acuerdo al sexo. La alometría mayorante se observó en el área de sifón y la fasciola, en la cresta del labio, la apertura de la concha y principalmente en las distancias que indican el ancho de la concha, excepto la que resume el ancho del ápice. Por

otra parte, parece que se reducen el espacio entre la base y el hombro, el ancho de la abertura y la hendidura stromboida se hace menos conspicua, con la talla del organismo.

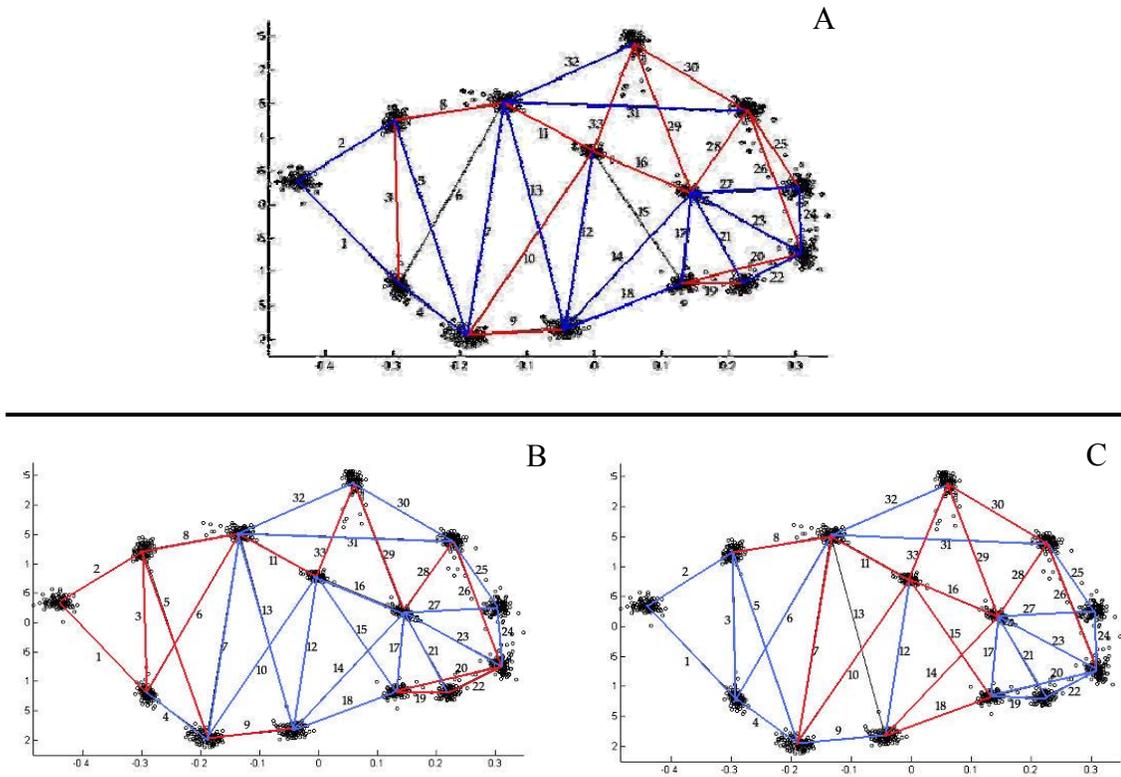


Figura 9. Patrón alométrico de *Strombus gigas* sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. A. Patrón para toda la muestra. B. Patrón para las hembras. C. Patrón para los machos. En rojo se representa la alometría negativa, en azul la alometría positiva y en negro la isometría

#### 4. *Phyllonotus margaritensis* (n = ♀ 25; ♂ 25)

Los 4 primeros componentes principales (CPs) representan el 96,41% de la variabilidad de los datos (Tabla VI). El CP1 en esta especie expresó el 88,96% de la covariación de las variables. El conjunto de componentes de forma (del dos en adelante) explican el 11,04% de la variación.

La Figura 10 muestra la distribución de los organismos de *P. margaritensis* en el morfoespacio definido por los CP 1 al 4. Los coeficientes del CP1 vs. CP2 se grafican en la Figura 10A, sustentando las diferencias de tallas entre los sexos, que favorecen los mayores tamaños de las hembras. El resto de factores del ACP muestran una diferenciación en la distribución de la forma de machos y hembras en el espacio (Figura 10B y 10C). Cada sexo ocupa morfoespacios diferentes, sin embargo, un estudio de sólo mediciones de distancia no es suficiente para discriminar entre sexos ni reconocer dimorfismo sexual en las conchas, tal como se ha mencionado para las especies anteriores. En general, en la Figura 10 se observa que las hembras son más variables que los machos. Los coeficientes de mayor valor en los componentes indican los caracteres responsables a la variabilidad encontrada, tal como se detallan a continuación: en el CP2, el complejo sifonal (distancias 23, 24, 25, 26 y 27) y la fasciola (distancias 19 y 22). En el CP3, se describe el sifón (distancias 24 y 25, de cargas opuestas) y el largo de la fasciola (distancias 19 y 22). Por último, el CP4 indica cambios en la distancias 3 y 4, las cuales representan el ancho de la espira y el área entre la sutura principal y el hombro, respectivamente. De igual manera, se encontró variabilidad en la distancia que define la base de la vuelta del cuerpo (distancia 18).

Tabla VI. Análisis de componente principales (ACP) realizado sobre las variables de distancia de *Phyllonotus margaritensis*. Se resaltan las cargas de las variables que más contribuyen a la variabilidad total en los 4 primeros componentes. Ver Figura 2 para identificación de las variables.

	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4
<b>Varianza Total (%)</b>	88,961	3,079	2,246	2,128
<b>% acumulado</b>	88,961	92,040	94,286	96,414
<b>Autovalor</b>	0,583	0,020	0,015	0,014
<b>Variable</b>	<b>Autovectores</b>			
<b>1</b>	0,181	-0,095	0,053	0,174
<b>2</b>	0,180	-0,118	0,020	-0,092
<b>3</b>	0,168	-0,095	0,053	0,233
<b>4</b>	0,181	-0,183	-0,186	<b>-0,763</b>
<b>5</b>	0,173	-0,105	-0,034	0,001
<b>6</b>	0,172	-0,075	0,004	0,059
<b>7</b>	0,173	-0,054	-0,043	0,051
<b>8</b>	0,172	-0,073	-0,043	-0,012
<b>9</b>	0,151	-0,070	-0,023	-0,028
<b>10</b>	0,170	-0,029	-0,018	0,107
<b>11</b>	0,176	-0,052	0,007	-0,004
<b>12</b>	0,172	-0,018	0,015	0,153
<b>13</b>	0,173	-0,047	-0,007	0,062
<b>14</b>	0,179	-0,035	0,026	0,140
<b>15</b>	0,174	0,017	-0,022	0,043
<b>16</b>	0,184	-0,106	0,020	0,011
<b>17</b>	0,182	-0,145	0,018	-0,064
<b>18</b>	0,179	0,061	0,021	<b>0,317</b>
<b>19</b>	0,178	0,290	0,225	0,076
<b>20</b>	0,167	0,032	0,085	-0,103
<b>21</b>	0,188	-0,009	0,015	0,049
<b>22</b>	0,167	-0,272	-0,014	-0,140
<b>23</b>	0,169	0,286	0,040	-0,085
<b>24</b>	0,147	<b>0,316</b>	<b>-0,893</b>	0,125
<b>25</b>	0,163	<b>0,459</b>	0,243	-0,195
<b>26</b>	0,163	<b>0,428</b>	0,038	-0,166
<b>27</b>	0,169	0,296	0,175	-0,094
<b>28</b>	0,176	-0,024	0,029	0,127
<b>29</b>	0,179	-0,086	0,015	-0,023
<b>30</b>	0,188	-0,112	0,012	0,008
<b>31</b>	0,180	-0,078	0,022	0,032
<b>32</b>	0,180	-0,075	0,018	0,009
<b>33</b>	0,184	-0,087	0,007	-0,006

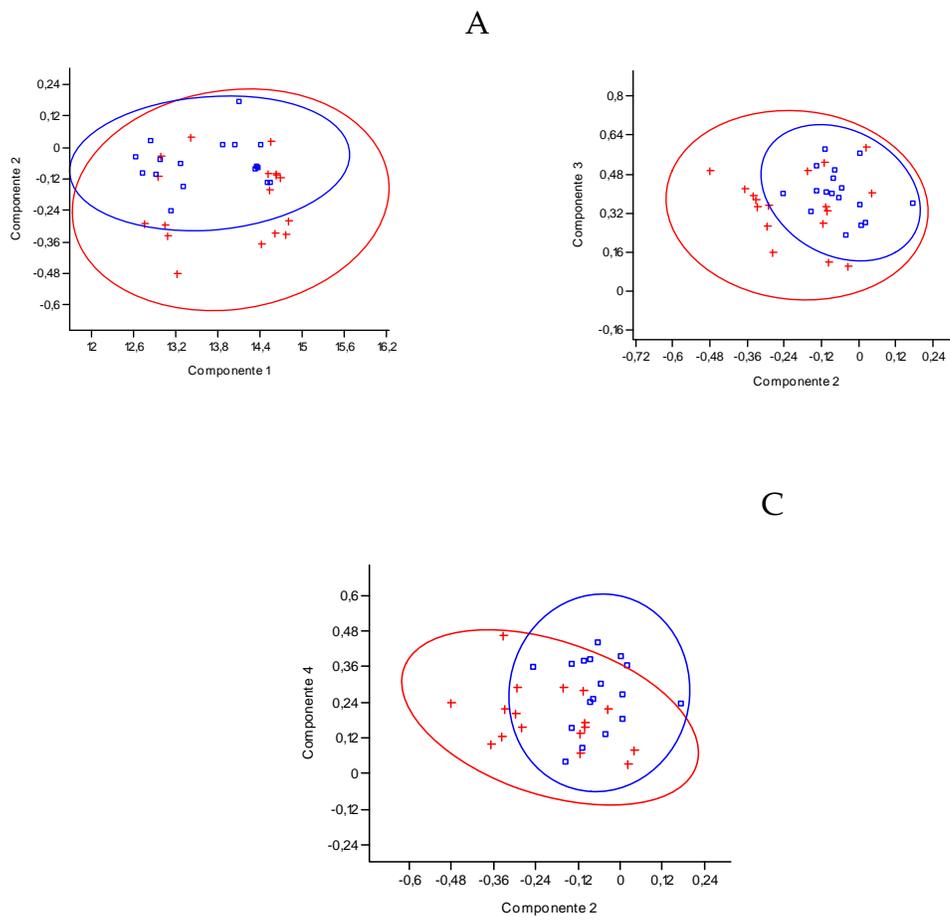


Figura 10. Análisis de componentes principales realizado sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. Proyección de valores de los coeficientes de cada individuo de *Phyllonotus margaritensis* sobre el plano del CP1 al 4. Espacio entre el CP1 y el CP2 (A); CP2 y CP3 (B); CP2 y CP4 (C). En rojo se representan las hembras y en azul los machos.

Una representación de los coeficientes alométricos se encuentra en la Figura 11. Resalta el hecho de que a pesar de existir diferencias encontradas en el ACP, el crecimiento relativo de machos y hembras no presento diferencias, contrario a lo encontrado en todas las otras especies. El patrón

presenta una tendencia a la isometría, excepto en el área sifonal, el ancho de la espira y la extensión de la vuelta del cuerpo, las cuales presentan alometría negativa. Por otra parte, la alometría positiva se encuentra en la longitud de la espira, la abertura de la concha y el labio.

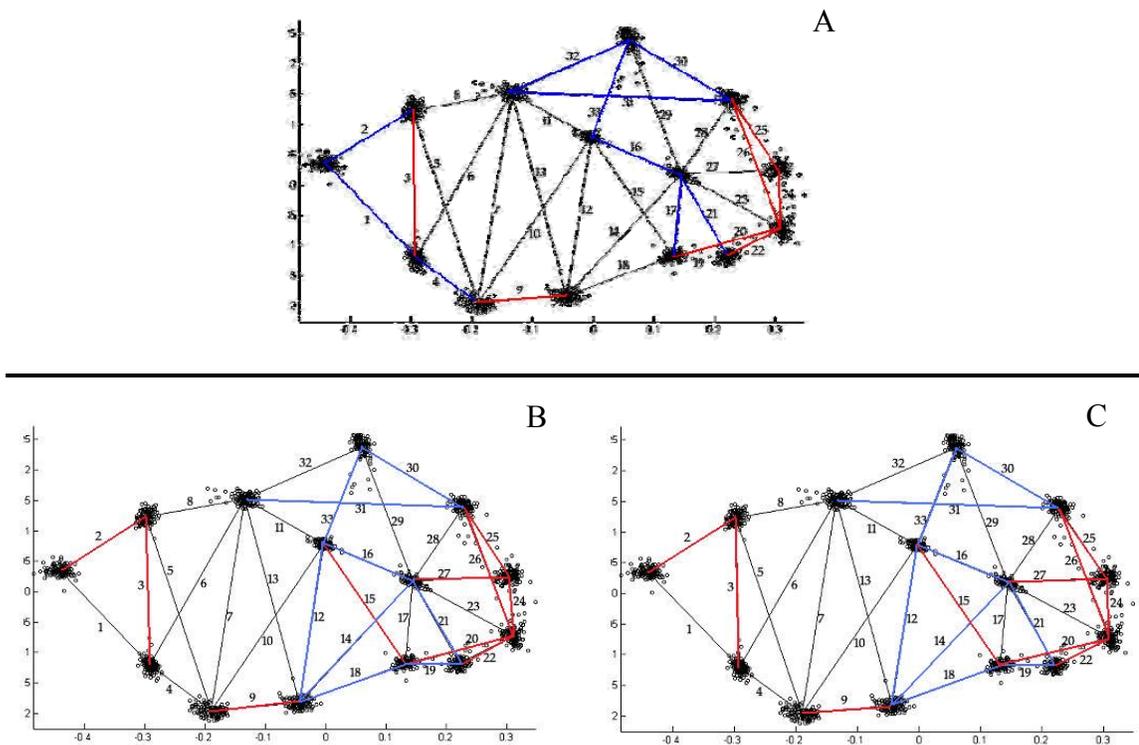


Figura 11. Patrón alométrico de *Phyllonotus margaritensis* sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. A. Patrón para toda la muestra. B. Patrón para las hembras. C. Patrón para los machos. En rojo se representa la alometría negativa, en azul la alometría positiva y en negro la isometría.

### 5. *Chicoreus brevifrons* (n = ♀ 20; ♂ 20)

Los 7 primeros componentes principales (CPs) representan el 96% de la variabilidad de los datos (Tabla VII). El CP1 de esta especie resume el 68,58% de la covariación de las variables, mientras que los componentes del 2 en adelante expresan el 31,42%.

La Figura 12 muestra las proyecciones de los coeficientes, indicando la distribución de machos y hembras de *C. brevifrons* en el espacio de la forma definido por los primeros componentes. La Figura 12A muestra que no se encontraron diferencias de talla entre los sexos. En la Figura 12B, se observa una relativa buena discriminación entre los sexos. En el CP2, las mayores cargas están relacionadas con la forma del sifón. El ancho vinculado con la distancia 28, contrasta con las distancias 25 y 26 concernientes al largo del sifón. En el CP3 destacan la fasciola (distancia 19); el área apical de la vuelta del cuerpo, es decir, el área comprendida entre el hombro o el sifón anal y las suturas principales (distancias 4 y 8). Por otra parte, resaltan también el ancho de la base del sifón (distancia 17), la mitad posterior de la vuelta del cuerpo (distancias 8, 9 y 11), donde se aloja la mayor porción del cuerpo blanco del gasterópodo y el ancho del sifón (distancia 24). Las distancias 17 y 24 presentan elevados coeficientes en el CP4, describiendo el ancho del sifón anterior en la región apical y adapical, respectivamente. El área comprendida entre el hombro y la sutura principal (distancia 4) resalta entre los resultados del CP5, así como, las cargas contrarias de las distancias 15, 17, 22 y 24, que caracterizan el ancho del sifón y de la mitad anterior de la vuelta del cuerpo y la longitud de la fasciola. Las distancias 4, 8, 9 y 15 (anteriormente descritas)

se distinguieron en el CP6. En último lugar, el CP7 señala variabilidad localizada en la forma de la espira (distancias 1, 2 y 3) y de la mitad anterior de la vuelta del cuerpo (distancias 14, 15 y 18).

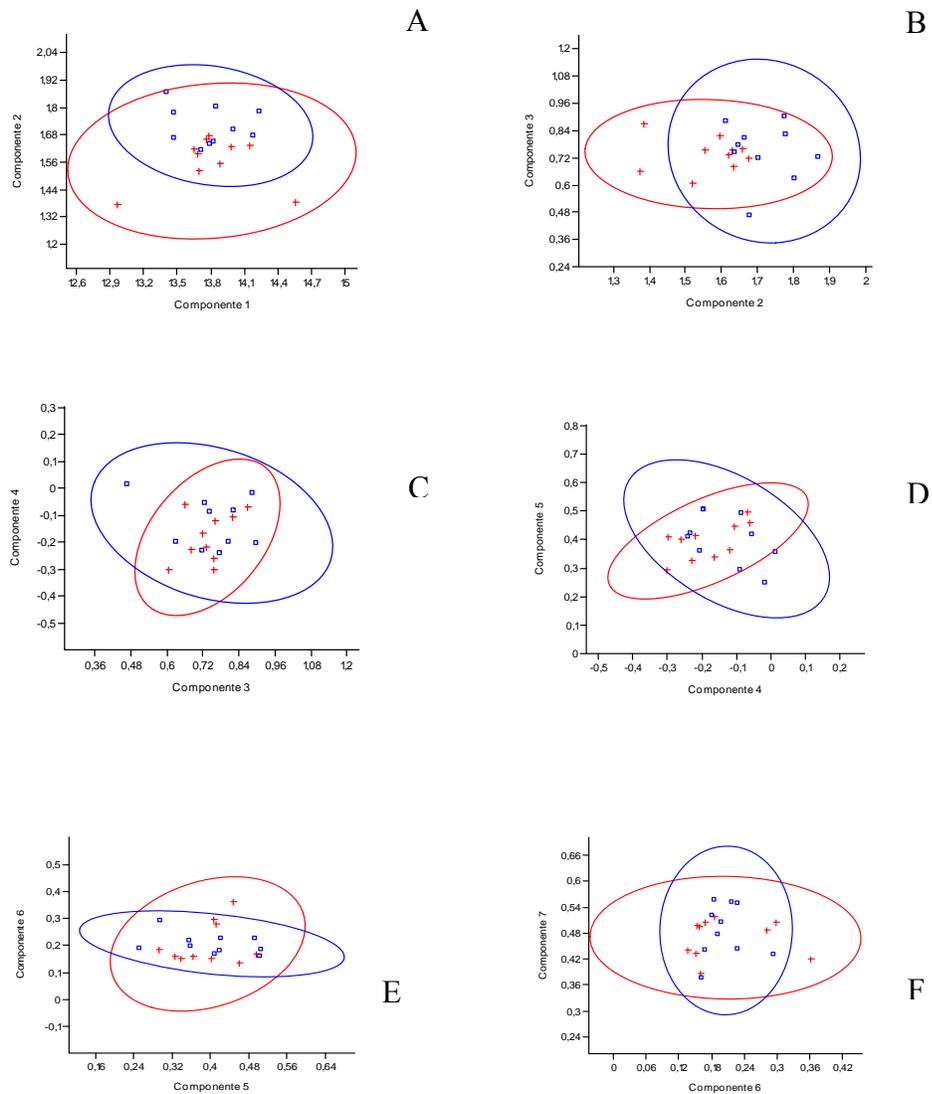


Figura 12. Análisis de componentes principales realizado sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. Proyección de valores de los coeficientes de cada individuo de *Chicoreus brevifrons* sobre el plano del CP 1 al 7. Espacio entre el CP1 y el CP2 (A); CP2 y CP3 (B); CP3 y CP4 (C); el CP4 y CP5 (D); el CP5 y CP6 (E) y el CP6 y CP7 (F). En rojo se representan las hembras y en azul los machos.

Tabla VII. Análisis de componente principales (ACP) realizado sobre las variables de distancia de *Chicoreus brevivfrons*. Se resaltan las cargas de las variables que más contribuyen a la variabilidad total en los 7 primeros componentes. Ver Figura 2 para identificación de las variables.

	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5	CP 6	CP 7
<b>Varianza Total (%)</b>	68,579	8,970	6,150	5,244	3,261	2,131	1,663
<b>% acumulado</b>	68,579	77,549	83,699	88,943	92,204	94,335	95,998
<b>Autovalor</b>	0,117	0,015	0,010	0,009	0,006	0,004	0,003
<b>Variable</b>	<b>Autovectores</b>						
1	0,165	0,167	0,000	-0,147	-0,058	0,172	0,226
2	0,163	0,119	-0,117	0,012	-0,092	0,044	0,205
3	0,191	-0,053	0,018	-0,051	0,037	-0,021	-0,232
4	0,165	0,123	<b>-0,450</b>	-0,020	<b>-0,490</b>	-0,249	0,153
5	0,181	0,010	-0,115	-0,019	-0,095	-0,101	-0,137
6	0,207	-0,017	-0,013	0,022	0,063	-0,129	-0,079
7	0,195	0,021	-0,037	0,019	0,034	-0,117	-0,100
8	0,205	0,019	-0,205	0,166	-0,062	<b>-0,351</b>	0,127
9	0,166	0,103	0,214	-0,159	-0,057	<b>-0,527</b>	0,042
10	0,169	0,029	0,025	0,114	-0,013	-0,111	-0,169
11	0,147	0,130	0,218	-0,045	0,088	0,035	-0,096
12	0,173	0,010	-0,073	0,182	0,010	0,048	-0,153
13	0,184	0,050	-0,013	0,023	0,047	-0,045	-0,084
14	0,162	0,026	-0,026	0,197	0,077	-0,021	-0,237
15	0,191	-0,018	-0,145	-0,196	-0,221	0,288	-0,240
16	0,164	0,097	-0,007	-0,056	0,091	-0,063	-0,025
17	0,173	-0,011	-0,297	<b>0,302</b>	0,239	0,128	0,090
18	0,161	-0,023	0,041	0,081	-0,102	0,076	<b>-0,537</b>
19	0,140	0,072	<b>0,394</b>	-0,067	0,201	-0,242	0,215
20	0,177	0,048	0,047	0,063	0,209	0,019	0,229
21	0,166	-0,018	0,043	-0,035	0,074	0,022	-0,103
22	0,204	-0,071	-0,270	0,264	<b>0,471</b>	0,125	0,199
23	0,187	0,042	0,032	-0,106	-0,004	0,197	0,098
24	0,110	0,145	<b>0,436</b>	<b>0,646</b>	<b>-0,447</b>	0,200	0,175
25	0,174	0,218	-0,023	-0,278	-0,084	0,201	0,110
26	0,174	0,223	0,004	-0,174	-0,059	0,192	0,152
27	0,187	0,020	0,014	-0,187	-0,034	0,198	0,062
28	0,248	<b>-0,865</b>	0,092	-0,065	-0,209	0,028	0,215
29	0,144	0,001	0,109	-0,147	0,045	-0,034	0,088
30	0,152	-0,099	0,120	-0,127	0,081	0,128	-0,018
31	0,157	-0,017	0,154	-0,049	0,058	0,113	-0,060
32	0,142	0,056	0,171	0,016	0,044	0,027	-0,083
33	0,167	-0,046	0,060	-0,009	0,070	-0,186	-0,067

Los coeficientes alométricos presentan evidencias de diferencias sexuales respecto al crecimiento relativo. En *Chicoreus brevifrons*, las variables con alometría negativa se encuentran asociadas al labio y la abertura de la concha, el ancho del sifón anterior, la espira y las distancias del lateral izquierdo. Las variables con alometría positiva se relacionan con la forma del sifón y la fasciola, así como las proporciones de la vuelta del cuerpo (Figura 13).

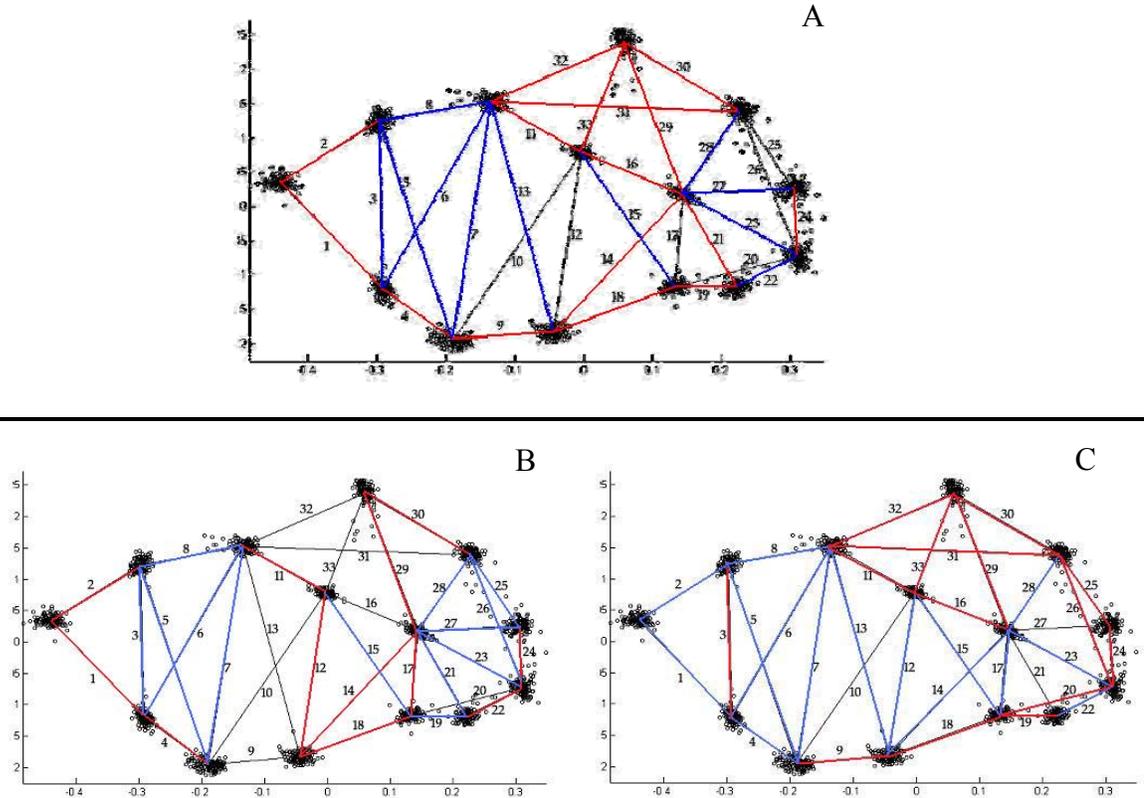


Figura 13. Patrón alométrico de *Chicoreus brevifrons* sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. A. Patrón para toda la muestra. B. Patrón para las hembras. C. Patrón para los machos. En rojo se representa la alometría negativa, en azul la alometría positiva y en negro la isometría.

## 6. *Melongena melongena* (n = ♀ 24; ♂ 24)

Los 9 primeros componentes principales (CPs) representan el 95,17% de la variabilidad de los datos (Tabla VIII). El CP1 explicó el 66,07% mientras que el conjunto de componentes de forma (de dos en adelante) representan el 33,93% del total de la varianza. El morfoespacio definido por el CP1 y el CP2, señala diferencias en cuanto a la talla, favoreciendo los mayores tamaños en las hembras (Figura 14).

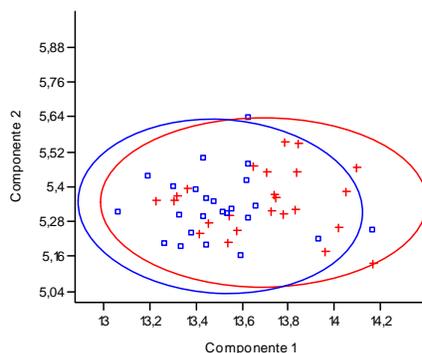


Figura 14. Análisis de componentes principales realizado sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. Proyección de valores de los coeficientes de cada individuo de *Melongena melongena* sobre el plano de los CP1 y CP2. En rojo se representan las hembras y en azul los machos.

Las cargas con valores numéricos altos que fundamentan la variación observada se detalla así: en el CP2 la espira (distancias 1 a la 3) y el área entre el hombro – sifón anal y respectivas suturas principales (distancias 4 y 8). En el CP3, predomina la fasciola (distancias 19 y 22) y la longitud del sifón anterior en el lateral derecho (distancia 25), donde ocurre la acumulación de las nuevas láminas de la concha.

Tabla VIII. Análisis de componente principales (ACP) realizado sobre las variables de distancia de *Melongena melongena*. Se resaltan las cargas de las variables que más contribuyen a la variabilidad total en los 9 primeros componentes. Ver Figura 2 para identificación de las variables.

	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5	CP 6	CP 7	CP 8	CP 9
<b>Varianza Total (%)</b>	66,073	11,39	4,084	3,446	3,108	2,122	1,983	1,553	1,412
<b>% acumulado</b>	66,073	77,463	81,547	84,993	88,101	90,223	92,206	93,759	95,171
<b>Autovalor</b>	0,069	0,012	0,004	0,004	0,003	0,002	0,002	0,002	0,001
<b>Variable</b>	<b>Autovalores</b>								
<b>1</b>	-0,070	<b>0,617</b>	0,116	0,054	0,195	0,201	0,090	-0,153	0,015
<b>2</b>	0,011	<b>0,351</b>	0,258	0,256	0,149	0,240	0,006	0,128	-0,207
<b>3</b>	0,002	<b>0,381</b>	0,036	-0,035	0,177	0,034	0,145	-0,012	0,112
<b>4</b>	0,238	-0,240	0,087	0,182	<b>-0,395</b>	<b>0,441</b>	<b>0,375</b>	-0,289	-0,127
<b>5</b>	0,113	0,119	0,044	0,038	-0,089	0,185	0,210	-0,148	0,005
<b>6</b>	0,112	0,193	0,017	0,036	-0,045	-0,094	-0,002	-0,080	0,151
<b>7</b>	0,156	0,071	0,007	0,038	-0,112	0,033	0,066	-0,043	0,062
<b>8</b>	0,138	0,231	-0,032	0,120	-0,227	-0,253	-0,120	<b>-0,425</b>	0,209
<b>9</b>	0,200	-0,008	-0,003	<b>0,309</b>	-0,170	-0,242	-0,162	<b>-0,304</b>	-0,034
<b>10</b>	0,163	0,056	0,017	0,107	-0,080	-0,175	0,090	-0,034	0,102
<b>11</b>	0,179	-0,003	-0,016	0,012	0,069	-0,144	0,278	0,090	0,066
<b>12</b>	0,150	0,069	0,034	0,088	-0,082	-0,170	0,052	0,148	0,134
<b>13</b>	0,162	0,046	0,008	0,063	-0,089	-0,024	0,030	0,061	0,060
<b>14</b>	0,176	0,049	0,010	0,013	0,023	-0,238	0,190	0,211	0,003
<b>15</b>	0,148	0,109	0,054	-0,063	-0,256	0,023	-0,120	0,148	-0,017
<b>16</b>	0,197	0,018	-0,050	-0,031	0,062	-0,083	0,156	0,099	-0,280
<b>17</b>	0,229	-0,131	-0,156	0,236	<b>0,334</b>	0,015	0,175	0,072	0,157
<b>18</b>	0,131	0,188	0,151	-0,159	-0,273	<b>-0,361</b>	0,127	<b>0,356</b>	0,018
<b>19</b>	0,148	0,121	<b>-0,717</b>	0,275	0,094	0,048	-0,182	0,064	-0,014
<b>20</b>	0,239	-0,085	-0,086	0,167	0,227	0,077	-0,044	0,068	0,153
<b>21</b>	0,120	0,034	-0,019	-0,080	-0,130	0,221	-0,248	0,278	0,088
<b>22</b>	0,285	-0,225	<b>0,344</b>	0,109	<b>0,311</b>	0,140	0,037	0,129	0,287
<b>23</b>	0,171	0,056	0,051	-0,040	-0,094	0,166	<b>-0,335</b>	0,098	0,140
<b>24</b>	0,172	-0,057	0,121	<b>-0,406</b>	0,290	-0,078	-0,105	<b>-0,385</b>	0,208
<b>25</b>	0,170	0,142	<b>-0,383</b>	<b>-0,436</b>	-0,096	0,240	0,245	0,043	-0,070
<b>26</b>	0,181	0,018	-0,129	<b>-0,359</b>	0,093	-0,008	0,097	-0,113	0,074
<b>27</b>	0,179	0,055	0,056	-0,115	-0,111	0,252	<b>-0,349</b>	0,038	0,104
<b>28</b>	0,214	-0,004	0,055	-0,097	-0,061	0,082	-0,215	0,041	0,070
<b>29</b>	0,210	-0,019	-0,008	-0,128	0,181	-0,131	-0,032	-0,159	<b>-0,337</b>
<b>30</b>	0,174	0,025	0,086	0,064	0,166	-0,073	-0,250	-0,052	<b>-0,530</b>
<b>31</b>	0,177	0,019	0,063	0,058	-0,005	-0,011	-0,020	0,123	-0,157
<b>32</b>	0,194	-0,017	0,096	-0,044	-0,049	-0,007	0,028	0,062	-0,145
<b>33</b>	0,213	-0,018	0,077	-0,136	0,059	-0,039	-0,087	-0,073	-0,274

En el CP4 la variabilidad está explicada por cambios en el triángulo formado por el ancho del sifón anterior, el largo de este sifón y la diagonal entre ellas (distancia 17, 24, 25 y 26), la fasciola (distancia 19) y la mitad posterior de la vuelta del cuerpo (distancia 9). El CP5 señala la importancia del área entre el hombro – sifón anal y respectivas suturas principales (distancias 4 y 8), variables de la mitad anterior de la vuelta del cuerpo (distancias 15 y 18), la fasciola (distancias 20 y 22) y el ancho de sifón anterior (distancias 17 y 24). En el CP6, el rasgo definido por la distancia 4 (con carga positiva), 8 y 18 (con cargas negativos) presenta coeficientes de elevados valores, tal como lo encontrado en el componente anterior. Se adicionan a éstas, las distancias que describen la espira (1 y 2, con cargas positivas), la vuelta del cuerpo (9 y 14, con cargas negativas) y el sifón anterior (21, 25 y 27, con cargas positivas). El CP7 apunta a la contribución de las medidas entre el hombro y ambas suturas principales (distancias 4 y 5), el largo (23, 25 y 27) y el ancho (21 y 28) del sifón anterior, el labio exterior (región adapical, distancia 30) y la distancia 11 entre el inicio del sifón anal y la zona media del labio interior. En el CP8, además de las distancias descritas 4, 8, 18, 21 y 24, se apunta la importancia del ancho del sifón (distancia 24) y el largo de la mitad posterior de la vuelta de cuerpo (distancia 9). Finalmente, la abertura de la concha y el labio posterior son descritos por las distancias 16, 29, 30 y 33, en el CP9. El espacio de forma delimitado por los factores del ACP se graficó en la Figura 15. La mejor distinción de la forma de los sexos la ofrece el CP3 (Fig. 15A y 15B) y CP5 (Fig. 15C, 15D y 15F). Los machos y las hembras parecen ser igualmente variables, excepto lo observado en la Figura 15B.

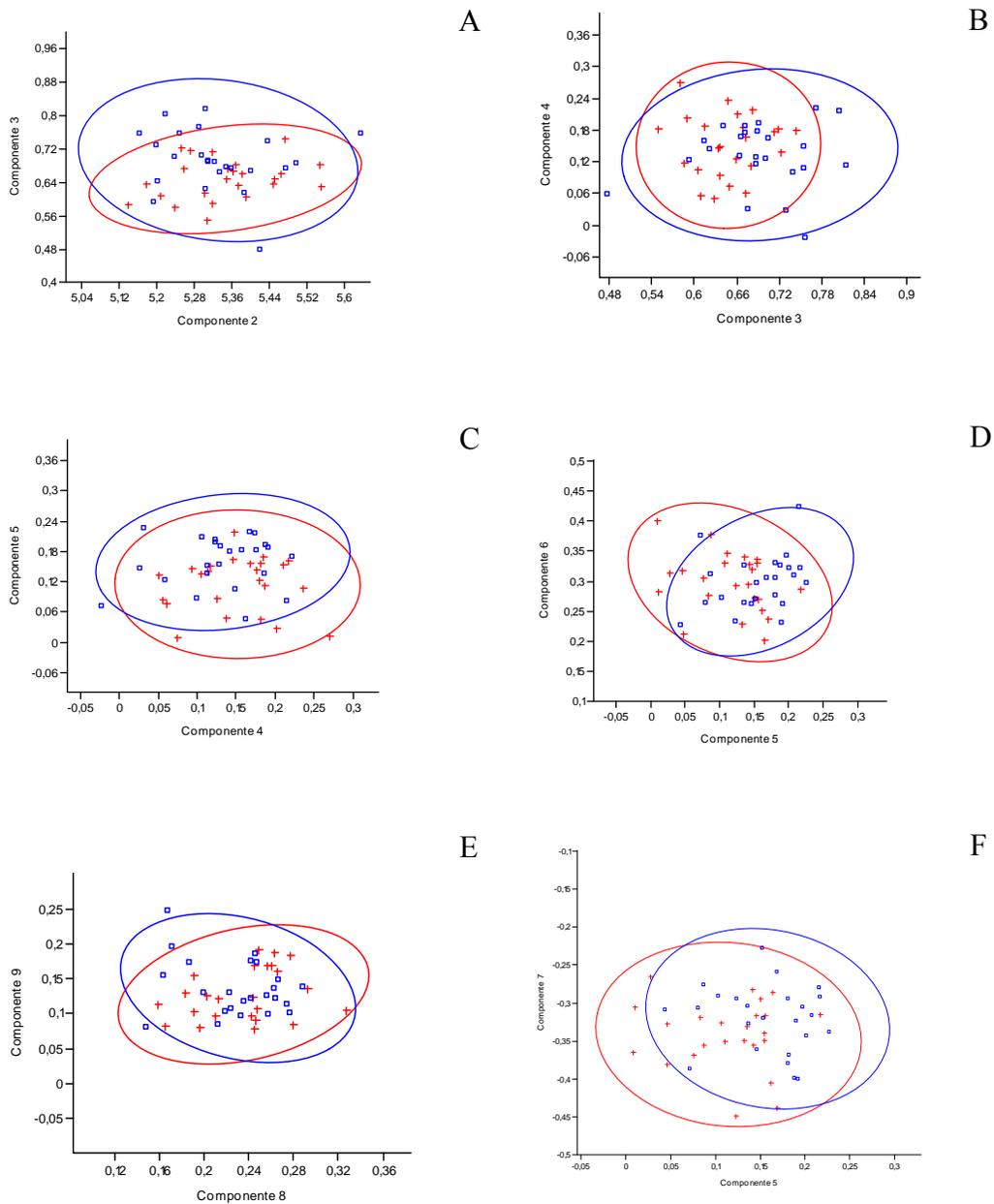


Figura 15. Análisis de componentes principales realizado sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. Proyección de valores de los coeficientes de cada individuo de *Melongena melongena* sobre el plano del CP1 al 9. Espacio entre el CP2 y CP3 (A); CP3 y CP4 (B); CP4 y CP5 (C); el CP5 y CP6 (D); el CP8 y CP9 (E) y el CP5 y CP7 (F). En rojo se representan las hembras y en azul los machos.

Los coeficientes alométricos demuestran diferencias en el patrón de asimetría entre los sexos. *Melongena melongena* presenta un patrón alométrico dividido en zonas bien definidas (Figura. 16). Las variables que resultaron tener alometría negativa se encuentran asociadas a la espira y la segunda mitad de la vuelta del cuerpo. La alometría positiva se encontró entre el labio (tanto interno como externo), la abertura de la concha, el sifón anterior, el largo de la fasciola y las distancias 4 y 9. Finalmente la isometría se observó en la primera mitad del cuerpo superior. El crecimiento relativo disminuye en la espira y crece en la región del labio, externo e interno y en el sifón.

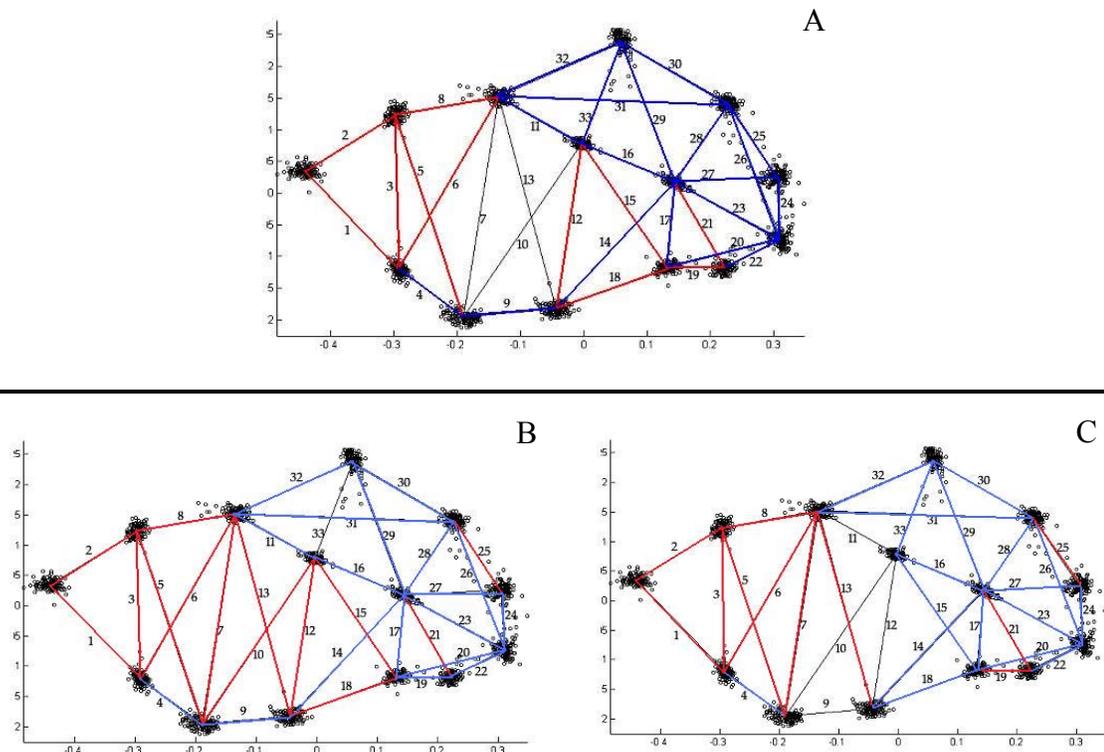


Figura 16. Patrón alométrico de *Melongena melongena* sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. A. Patrón para toda la muestra. B. Patrón para las hembras. C. Patrón para los machos. En rojo se representa la alometría negativa, en azul la alometría positiva y en negro la isometría.

### **7. *Fasciolaria tulipa* (n = ♀ 20; ♂ 20)**

Los 6 primeros componentes principales (CPs) representan el 96,04% de la variabilidad de los datos (Tabla IX).

El CP1 representó el 83,77% de la variabilidad, señalando la tendencia de tallas más grandes en el grupo de las hembras. El conjunto de componentes de forma (de dos en adelante) explican el 15,23% de la variación. El CP2 estuvo representado por la longitud entre la sutura principal izquierda y el hombro (distancia 4) la cual se reduce, contrario a las variables del largo del sifón (distancias 21, 23 y 27). Las distancias 17 y 28 describen características del ancho del sifón, aunque presentan cargas de signo contrario. En el CP3 resaltan caracteres relacionados con el sifón (distancias 20, 22 y 24, con cargas negativas) y la espira (distancia 1, con carga positiva). La mitad anterior de la vuelta del cuerpo tiende a alargarse (distancias 15 y 18, cargas positivas) en la medida que el sifón anterior se hace más estrecho (distancia 17, carga negativa). El CP4 presentó mayores cargas en la distancia 4 (distancia negativa), las distancias 15 y 17, indicativas del ancho de la mitad anterior de la vuelta del cuerpo, otra vez con cargas de signos opuestas, como han sido anteriormente descritas; y las distancias 19 y 20 cuyas cargas son positivas, las cuales contrastan con la 24, medida descriptora del ancho del sifón. En el CP5 fueron relevantes las distancias relacionadas con la espira (distancias 1 y 2), las del área entre el hombro y la suturas principal (distancia 4), las distancias relativas a la mitad anterior de la vuelta del cuerpo (distancias 12, 14 y 18), sifón anterior (distancias 25 y 28) y el labio exterior (distancia 30). Las variables 1, 2 y 4, tienen cargas de signos

negativos, indicando que el área apical de la concha tiende reducirse respecto al resto de la estructura cuyas cargas son positivas.

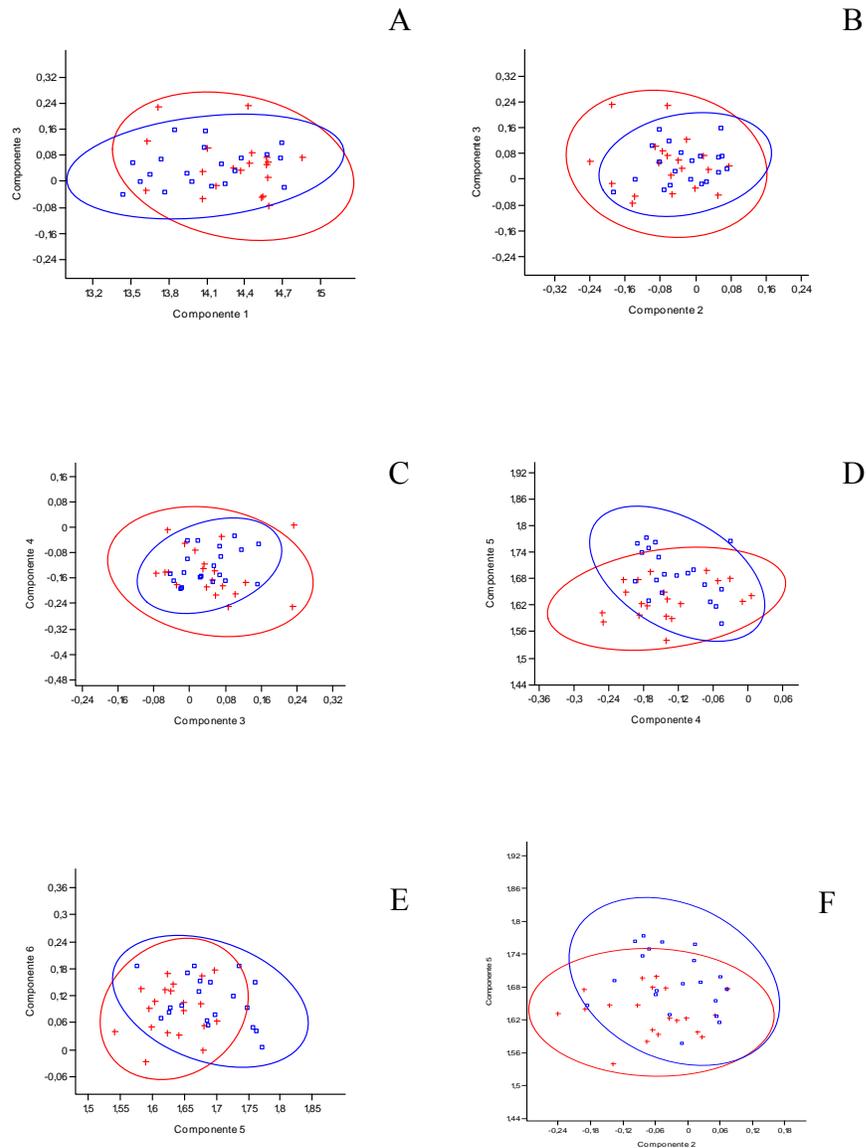


Figura 17. Análisis de componentes principales realizado sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. Proyección de valores de los coeficientes de cada individuo de *Fasciolaria tulipa* sobre el plano del CP1 al 6. Espacio entre el CP1 y el CP3 (A); CP2 y CP3 (B); CP3 y CP4 (C); el CP4 y CP5 (D); el CP5 y CP6 (E) y el CP2 y CP5 (F). En rojo se representan las hembras y en azul los machos.

Tabla IX. Análisis de componente principales (ACP) realizado sobre las variables de distancia de *Fasciolaria tulipa*. Se resaltan las cargas de las variables que más contribuyen a la variabilidad total en los 6 primeros componentes. Ver Figura 2 para identificación de las variables.

	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5	CP 6
<b>Varianza Total (%)</b>	83,768	3,518	2,840	2,386	1,805	1,721
<b>% acumulado</b>	83,768	87,286	90,126	92,512	94,317	96,038
<b>Autovalor</b>	0,150	0,006	0,005	0,004	0,003	0,003
<b>Variable</b>	<b>Autovalores</b>					
<b>1</b>	0,188	0,040	0,201	0,163	<b>-0,301</b>	-0,168
<b>2</b>	0,194	-0,025	0,185	0,142	-0,230	-0,176
<b>3</b>	0,184	0,020	0,144	0,045	-0,117	-0,088
<b>4</b>	0,201	-0,213	-0,097	<b>-0,326</b>	<b>-0,371</b>	-0,194
<b>5</b>	0,188	-0,043	0,079	-0,057	-0,183	-0,121
<b>6</b>	0,181	-0,042	0,117	-0,025	-0,052	-0,016
<b>7</b>	0,182	-0,050	0,085	-0,074	-0,052	-0,062
<b>8</b>	0,188	-0,063	0,171	0,066	-0,151	0,056
<b>9</b>	0,209	-0,152	0,037	-0,169	0,010	-0,138
<b>10</b>	0,170	-0,093	0,099	0,068	0,160	0,097
<b>11</b>	0,166	-0,152	0,061	0,008	0,138	0,083
<b>12</b>	0,143	-0,018	0,115	0,120	0,224	0,141
<b>13</b>	0,172	-0,054	0,067	-0,080	0,012	-0,050
<b>14</b>	0,149	-0,118	0,128	0,113	0,233	0,222
<b>15</b>	0,172	0,134	0,214	<b>-0,330</b>	0,116	-0,078
<b>16</b>	0,176	-0,132	0,046	-0,072	0,036	0,039
<b>17</b>	0,172	<b>-0,408</b>	-0,249	<b>0,446</b>	0,000	0,032
<b>18</b>	0,140	0,027	0,297	-0,036	<b>0,346</b>	0,265
<b>19</b>	0,207	0,162	-0,113	<b>0,453</b>	-0,137	0,212
<b>20</b>	0,179	0,090	-0,286	0,220	0,030	-0,035
<b>21</b>	0,200	<b>0,587</b>	0,127	0,009	-0,051	0,135
<b>22</b>	0,151	-0,013	<b>-0,464</b>	-0,020	0,179	-0,278
<b>23</b>	0,171	0,282	-0,193	-0,002	0,046	-0,062
<b>24</b>	0,131	-0,115	<b>-0,356</b>	<b>-0,414</b>	0,028	<b>0,430</b>
<b>25</b>	0,186	0,130	-0,144	-0,080	-0,235	0,266
<b>26</b>	0,186	0,070	-0,189	-0,103	-0,198	<b>0,301</b>
<b>27</b>	0,160	0,296	-0,162	-0,019	0,066	-0,097
<b>28</b>	0,117	0,201	-0,134	-0,019	<b>0,302</b>	<b>-0,372</b>
<b>29</b>	0,181	-0,181	0,021	-0,058	0,044	0,068
<b>30</b>	0,159	-0,069	-0,007	0,000	0,203	-0,162
<b>31</b>	0,157	-0,037	0,007	0,002	0,190	-0,102
<b>32</b>	0,168	-0,003	0,008	-0,013	0,161	-0,076
<b>33</b>	0,178	-0,080	0,043	-0,061	0,087	-0,041

En el CP6 se describe principalmente el ancho (distancias 24 y 28, con cargas opuestas) y largo (distancias 25 y 26, signos positivos) del sifón anterior, contrastando con las cargas opuestas de las distancias 19 y 22, las cuales describen la fasciola.

En la Figura 17 se grafica el espacio definido por el CP1 y CP3 (A), CP2 y CP3 (B), CP3 y CP4 (C), CP4 y CP5 (D), CP5 y CP6 (E) y CP2 y CP5 (F). En general las hembras son más variables que los machos. La discriminación de las formas de los sexos no es posible hacerla con las variables de distancia empleadas, sin embargo, de las figuras se puede extraer que los sexos ocupan morfoespacios diferentes.

El patrón alométrico de esta especie se representa en la Figura 18. La alometría positiva es el modelo imperante para *Fasciolaria tulipa*, principalmente en la espira (variables de la 1 a la 3), en el espacio entre las suturas principales y el hombro y/o el sifón anal (variables de la 5 a la 8), la abertura de la concha (variable 29 y 31), la longitud del sifón anterior (variable 21, 25 y 26) y la sección apical de la fasciola (variable 19). La alometría negativa se observó en la mitad anterior de la vuelta del cuerpo (variables 12, 14 y 18), el labio exterior (variable 30), el ancho del sifón anterior (variables 24, 27 y 28) y la segunda mitad de la fasciola (variable 22). La isometría se observó en la mitad posterior de la vuelta del cuerpo y algunas características del labio. Esta especie presenta una tendencia en el crecimiento relativo contrastante a la encontrada en *Melongena melongena*, a pesar de que ambas pertenecen a la Superfamilia Buccinoidea.

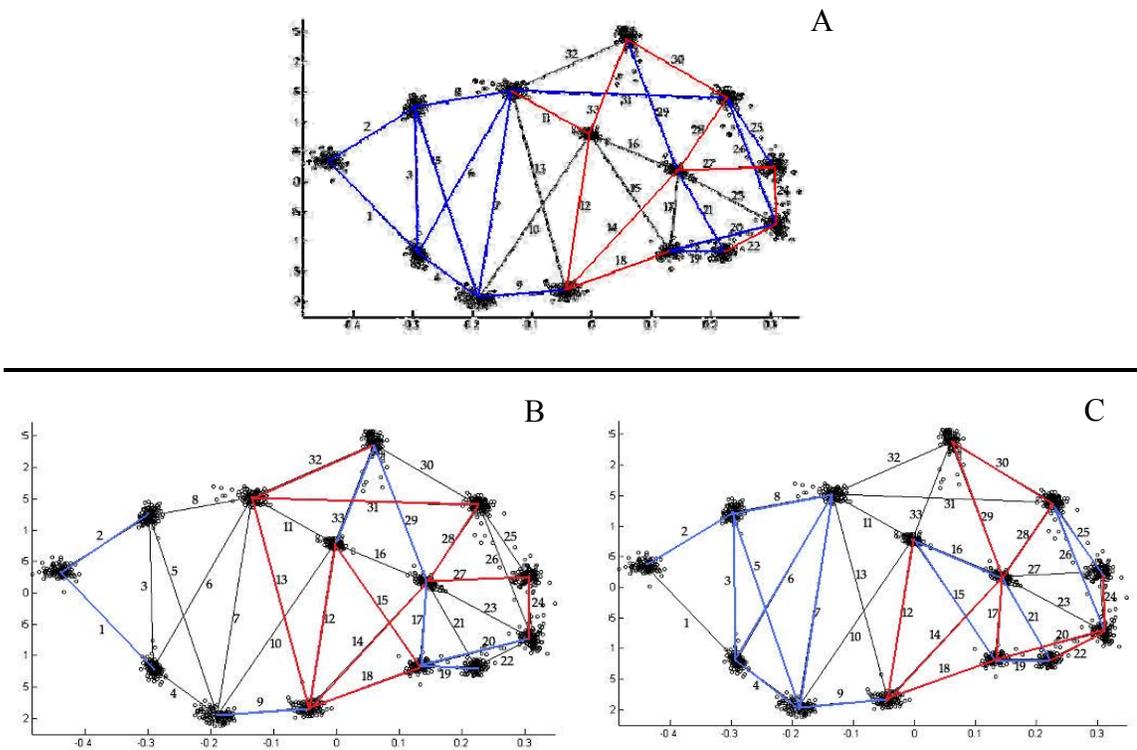


Figura 18. Patrón alométrico de *Fasciolaria tulipa* sobre el logaritmo de las distancias seleccionadas en la cerchas. A. Patrón para toda la muestra. B. Patrón para las hembras. C. Patrón para los machos. En rojo se representa la alometría negativa, en azul la alometría positiva y en negro la isometría.

## MÉTODOS DE TPS

### Género *Strombus*

La localización de los hitos en la concha fue igual en todas las especies del género *Strombus*. Las Tablas X y XI indican la localización y tipo de los hitos empleados para la cara ventral y lateral, respectivamente. En la Figura 19 se presenta la configuración consenso con sus respectivas desviaciones relativas a la posición de hitos para *Strombus pugilis*.

Tabla X. Localización de los hitos empleados en la cara ventral para especies del género *Strombus* en el presente estudio, con la finalidad de ser usados en la sobreposición de TPS.

N°	Descripción	Tipo
1	Unión del canal sifonal posterior (anal) con la vuelta del cuerpo	I
2	Escotadura interna del labio. Lugar donde se separa el labio de la vuelta del cuerpo	I
3	Punto correspondiente a distancia intermedia del labio interno	III
4	Cambio de curvatura, inicio del canal sifonal anterior	II
5	Extremo izquierdo del canal sifonal anterior	I
6	Curvatura máxima del complejo fasciolar	II
7	Cambio de curvatura entre el inicio de la base y la fasciola	II
8	Máxima curvatura de la vuelta del cuerpo – fin de la base	II
9	Hombro	II
10	Sutura principal izquierda	I
11	Ápice	I
12	Sutura principal derecha	I
13	Punto correspondiente a distancia intermedia de la cresta del labio	III
14	Máxima curvatura de la cresta posterior del labio	II
15	Punto correspondiente a distancia intermedia del labio	III
16	Inicio de la hendidura stromboida	I
17	Curvatura interna de la hendidura stromboida	II
18	Fin de la hendidura stromboida	I
19	Máxima curvatura de la cresta anterior del labio. Extremo derecho del canal sifonal anterior	II
20	Mínima curvatura de la cresta anterior del labio	II

Tabla XI. Localización de los hitos empleados en la cara lateral para especies del género *Strombus* en el presente estudio, con la finalidad de ser usados en la sobreposición de TPS.

Nº	Descripción	Tipo
1	Sutura principal	I
2	Hombro	II
3	Punto correspondiente a distancia intermedia de la vuelta del cuerpo	III
4	Inicio del área sifonal anterior	II
5	Mínima curvatura de la cresta anterior del labio	II
6	Fin de la hendidura stromboida	I
7	Curvatura interna de la hendidura stromboida	II
8	Inicio de la hendidura stromboida. Inicio de la abertura de la concha	I
9	Punto correspondiente a distancia intermedia del labio externo	III
10	Máxima curvatura de la cresta posterior del labio	II
11	Punto correspondiente a distancia intermedia del labio	III
12	Unión del canal sifonal posterior con la espira	I
13	Ápice	I
14	Sutura secundaria	I

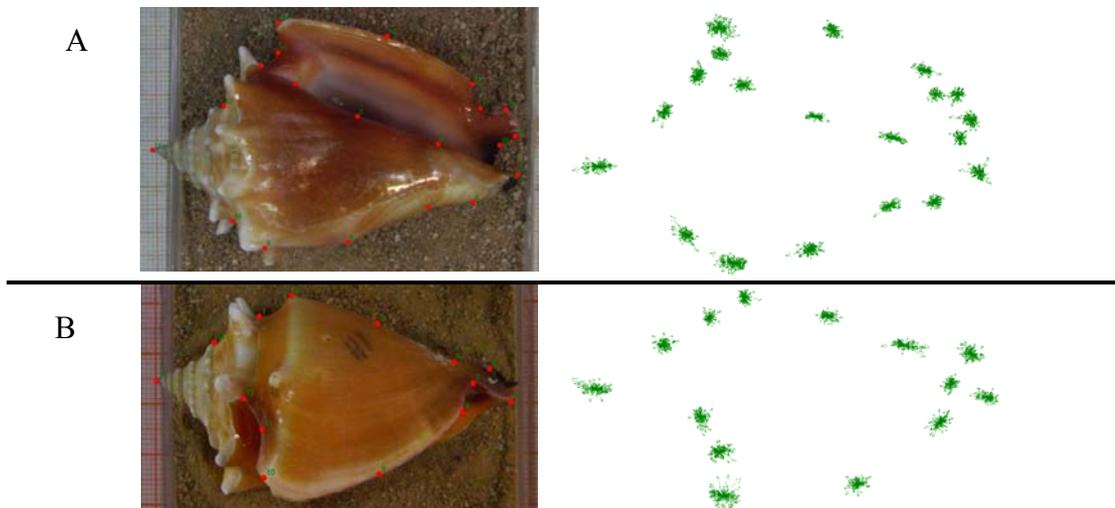


Figura 19. Localización de hitos y configuración consenso de la cara ventral (A) y lateral (B) de *Strombus pugilis*. La dispersión de los datos se muestra en forma de vectores.

Después de eliminar las diferencias debidas a traslación, escala y rotación con el método de Procrustes GLS, se realizó el cálculo de la relación de las distancias en el espacio de Kendall y el plano tangente, como se

presenta en la Figura 20. Las diferencias entre estas distancias resultaron ser suficientemente pequeñas, con una correlación cercana a 1 y pendiente de 0,9995, lo que permitió aplicar la metodología de TPS en las configuraciones de la cara ventral y la lateral de *S. pugilis*. Resultados similares fueron obtenidos para todas las configuraciones de las siete especies en estudio, por lo que a lo largo del texto sólo se hace referencia a ello sólo una vez.

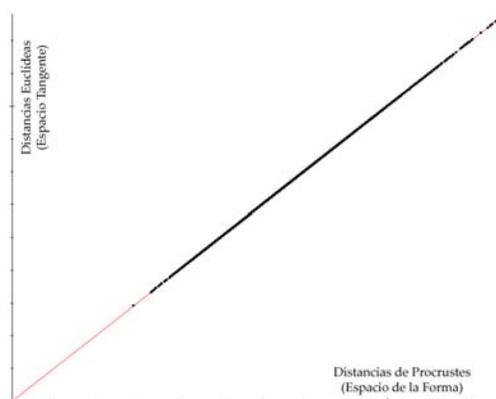


Figura 20. Distancias (Procrustes y Euclídeas) para datos de la cara ventral, de cada uno de los individuos de *Strombus pugilis* medidas tanto en el espacio de Kendall como en el espacio tangente.

### 1. *Strombus pugilis* (n = ♀ 73; ♂ 73)

#### a. Dimorfismo sexual de tallas:

El análisis de medias (*t-student*) basado en la talla del centroide, tanto de la cara ventral ( $t = -0,6742$ ;  $p < 0,5014$ ; permutación (1000) = 0,498) como lateral ( $t = -0,4192$ ;  $p < 0,6758$ ; permutación (1000) = 0,68), indica que no hay diferencias significativas entre la talla de los machos y hembras de *S. pugilis*, resultado que ratifica la tendencia presentada en el ACP usando medidas de distancia.

**b. Dimorfismo sexual de forma:**

*Componente lineal*

El efecto del componente uniforme, que indica cambios proporcionales en la estructura, no fue significativo para las configuraciones ventrales, ni laterales de esta especie.

*Componente no lineal*

**- Análisis de deformaciones parciales**

El análisis de la relación de las deformaciones parciales contra la talla del centroide encontró vectores significativos relacionados con cambio locales (asociados con la hendidura stromboida - DP 15 del ventral y 11 del lateral) y globales (relacionados con las proporciones de la vuelta del cuerpo - DP 13 del ventral y 10 del lateral). La relación de la talla del centroide con algunas de estas variables de forma se presenta en la Figura 21.

La comparación de la configuración consenso y las energías de deformación obtenida de cada configuración reveló la existencia de cambios, apoyando lo observado con las regresiones de las deformaciones parciales y la talla del centroide. El análisis realizado en la cara ventral empleando individuos hembras y machos, indica que los cambios de forma en la muestra están principalmente descritos por las deformaciones 6, 13 y 15 (Wilks' Lambda = 0,604;  $p = 0,0229$ ) (Tabla XII). La prueba de permutaciones (2,30%) de los datos obtenidos para las regresiones asegura un alto nivel de significación en estos resultados. En la cara lateral los componentes significativos fueron 4, 6, 10 y 11 (Wilks' Lambda = 0,955;  $p = 0,3313$ ) (Tabla

XII). La prueba de permutaciones de los datos obtenidos para las regresiones es de 31,50%.

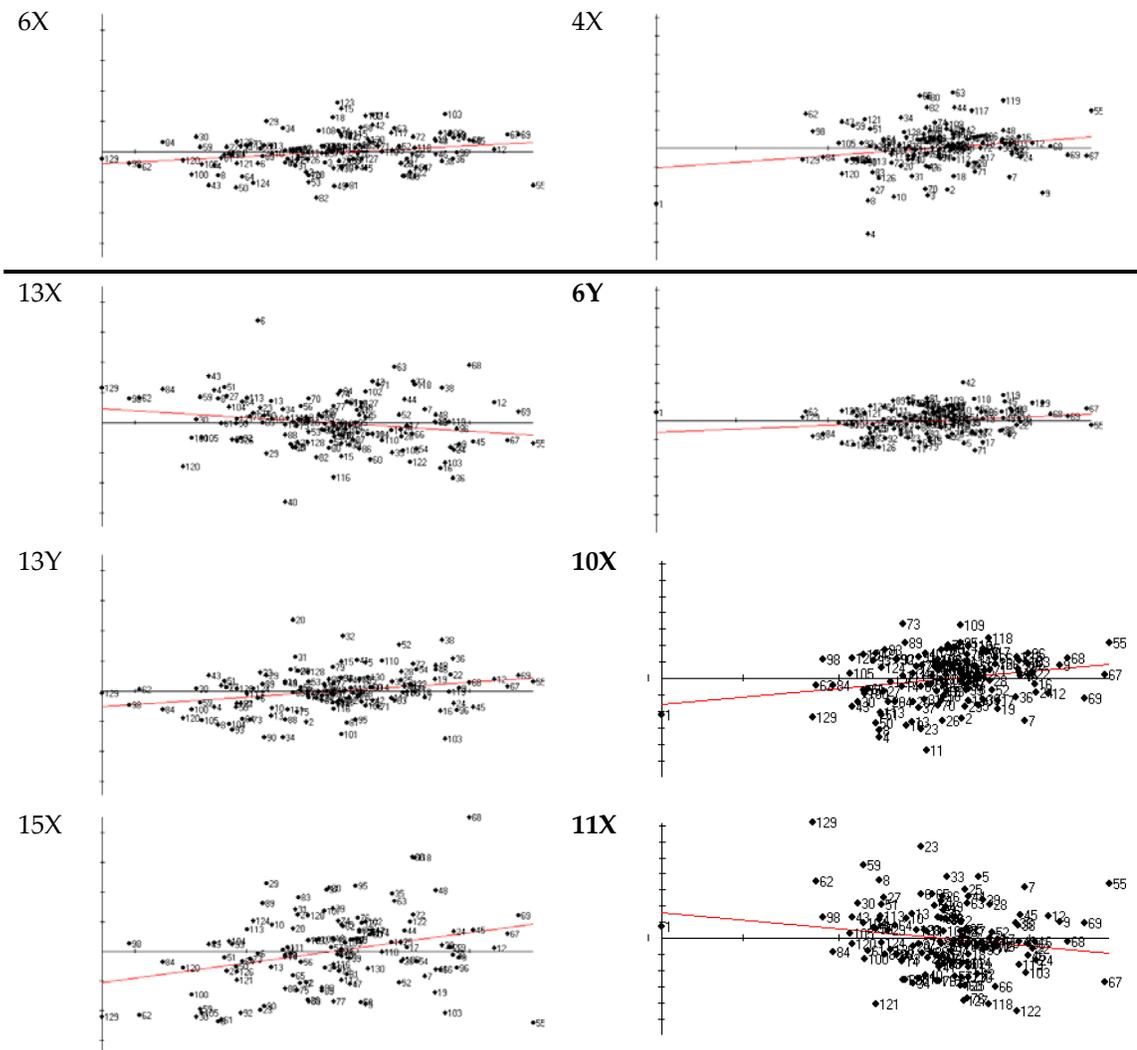


Figura 21. Regresión de la talla del centroide contra algunos de las deformaciones parciales significativas de *Strombus pugilis*. Gráficas de regresión a la izquierda incluyen variables de la cara ventral y a derecha las variables de la cara lateral.

Tabla XII. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral de *Strombus pugilis*.

Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$p$
<b>Cara ventral</b>				
6	0,0563	0,0066	0,0828	0,0009
13	0,0408	0,02112	0,0778	0,00131
15	0,0956	0,00034	NS	NS
<b>Cara lateral</b>				
4	0,0384	0,0255	NS	NS
6	NS	NS	0,0361	0,0303
10	0,0562	0,0066	NS	NS
11	0,0307	0,04604	NS	NS

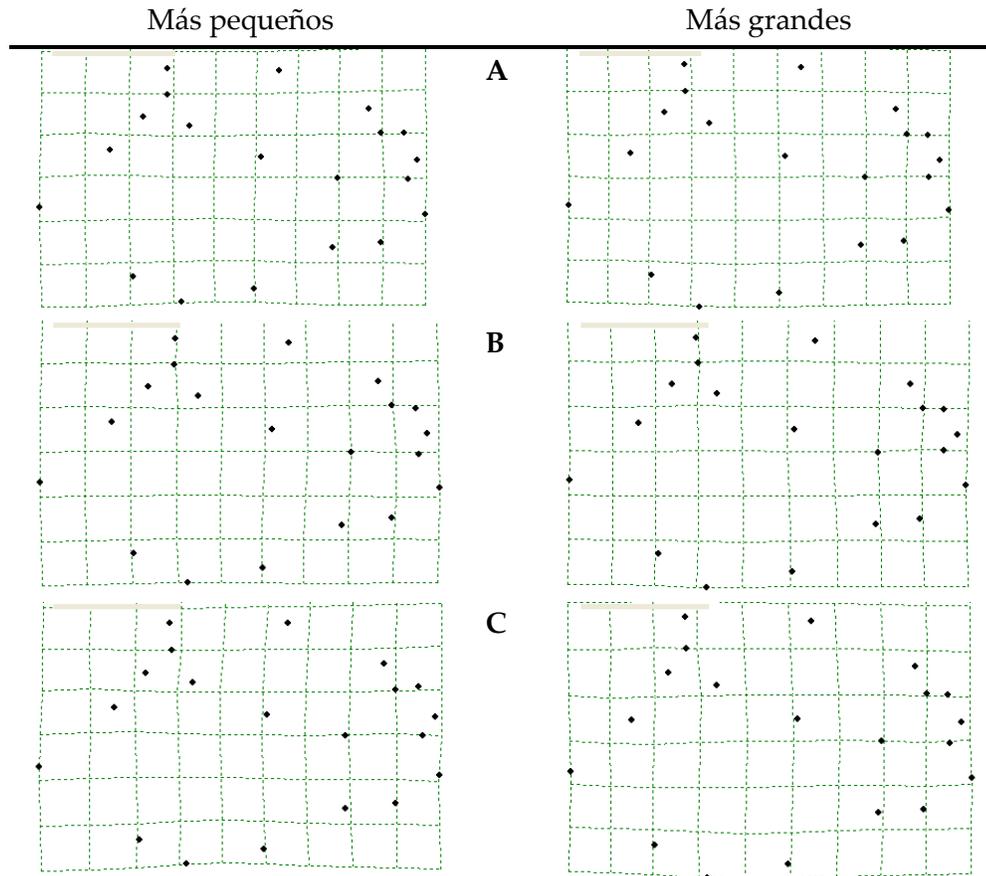


Figura 22. Cambios alométricos en la cara ventral de *Strombus pugilis*. Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos.

El cambio alométrico de la concha en *S. pugilis* está asociado a la forma de la espira y el complejo sifón-hendidura strómboida en las configuraciones ventrales (Fig. 22), mientras que diferencias en el desarrollo del labio se evidencian en las configuraciones laterales (Fig. 23).

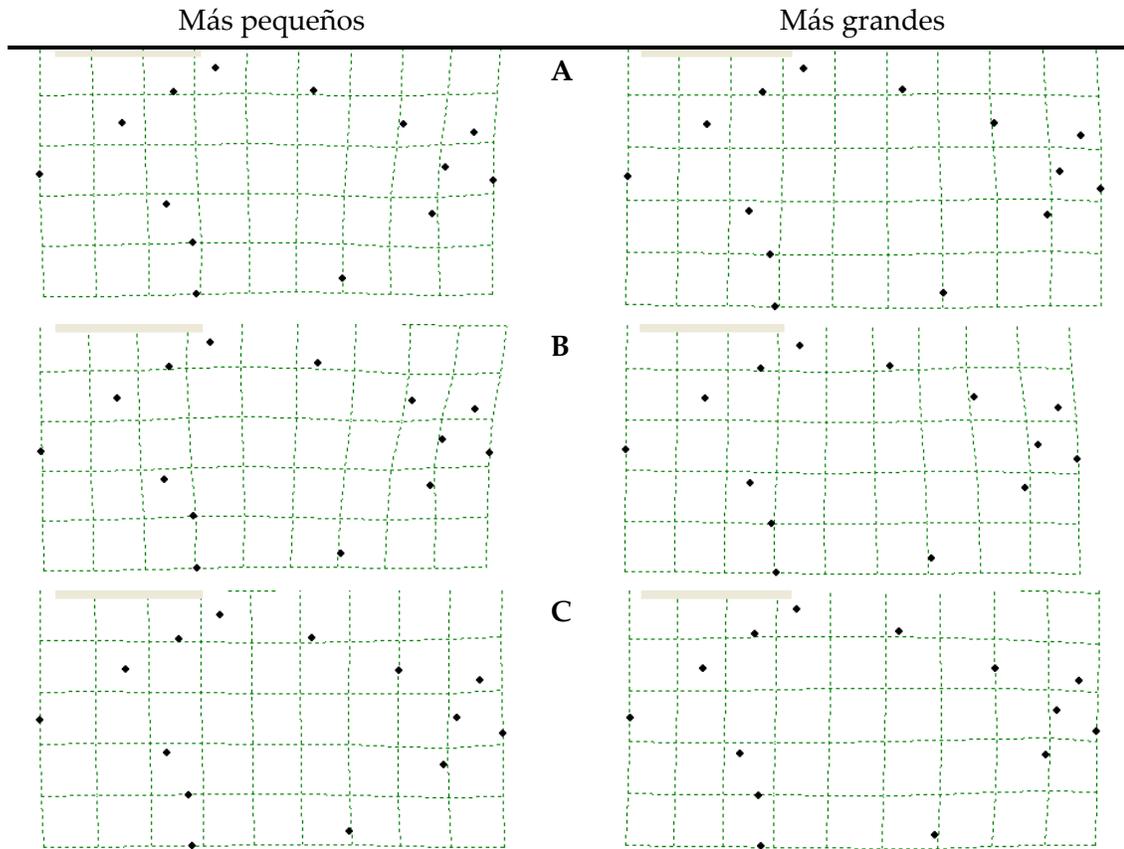


Figura 23. Cambios alométricos en la cara lateral de *Strombus pugilis*. Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos.

La deformación 15 del análisis ventral y el 11 del lateral, describen los cambios relacionados con la hendidura strómboida, estructura que se desarrolla una vez alcanzada la madurez sexual. Los extremos de variaciones en el componente X de ambas deformaciones se registran en la Figura 24. Por

otra parte, las deformaciones 13 de la cara ventral y 10 de la lateral describen cambios de forma relacionados con la cresta superior del labio y el canal anal, cuyos valores extremos en Y o en X según el caso, se muestran en la Figura 25. Al igual que el complejo de la hendidura strómboida, las características del labio experimentan un cambio abrupto una vez alcanzada la madurez sexual. Por ello, puede afirmarse que la estructura que se inicia en la cresta superior del labio y termina en la hendidura strómboida, varía de acuerdo al tamaño de individuos. Esta estructura reviste gran importancia pues son características diagnósticas de esta especie y de hecho de todo el género *Strombus*. Las otras deformaciones significativas están relacionadas con cambios generales de la forma de la concha.

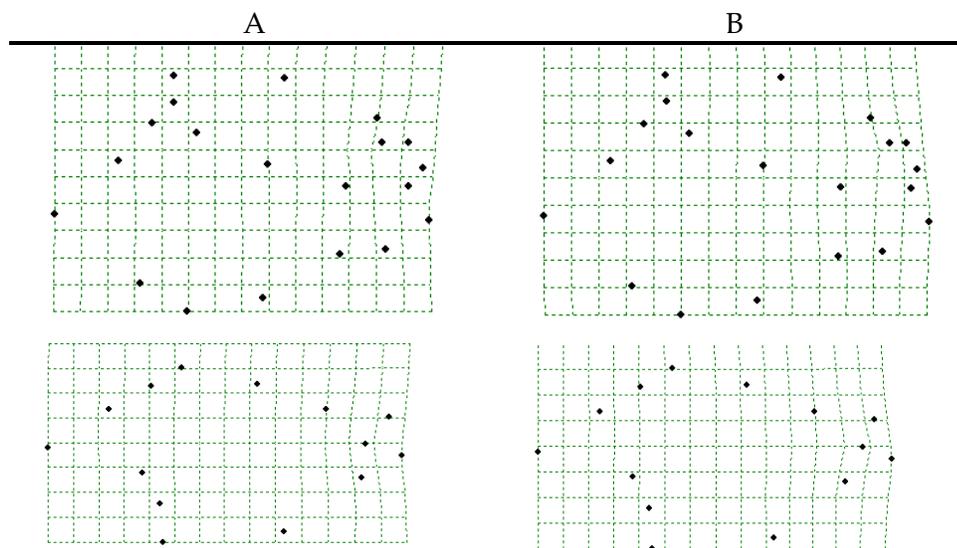


Figura 24. Variación de las deformaciones parciales en *Strombus pugilis*. Componente 15X (significativo para la cara ventral) y 11X (significativo para la cara lateral). A. valores negativos. B. valores positivos.

Un análisis de deformaciones parciales (Tabla XIII) hecho sólo con hembras, indica que además de la variación en la hendidura strómboida

(deformación 15) y la cresta del labio (deformación ventral 13 y la lateral 10), existen cambios alométricos relacionados con la forma alrededor del eje de la espira, lo que está descrito por la deformación 1 en la cara ventral y en la lateral (Fig. 26). La espira es el lugar donde se aloja una buena proporción de la masa visceral del organismo, y donde fundamentalmente se encuentra el hepatopáncreas.

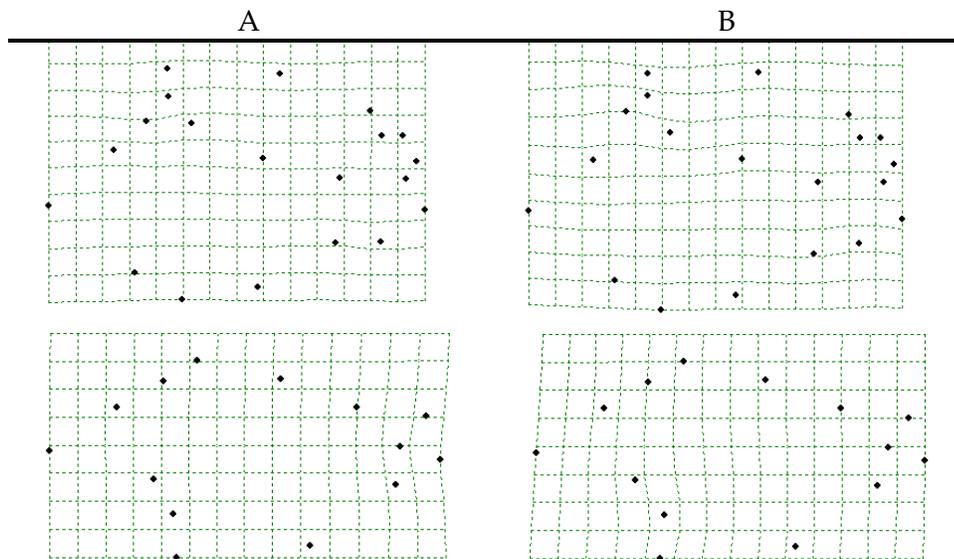


Figura 25. Variación de las deformaciones parciales en *Strombus pugilis*. Componente 13Y (significativo para la cara ventral) y 10X (significativo para la cara lateral). A. valores negativos. B. valores positivos.

El mismo análisis, esta vez hecho sólo con machos, indica que además de la variación en la hendidura strómboida (DP 11 y 15) y la cresta del labio (DP 13) (Tabla XIV), existen cambios alométricos relacionados con la forma relativa de la vuelta del cuerpo, descritos por diferentes DP tales como 6, 12 y 14 en el lado ventral, y DP 7 y 9 en el lateral. (Fig. 27).

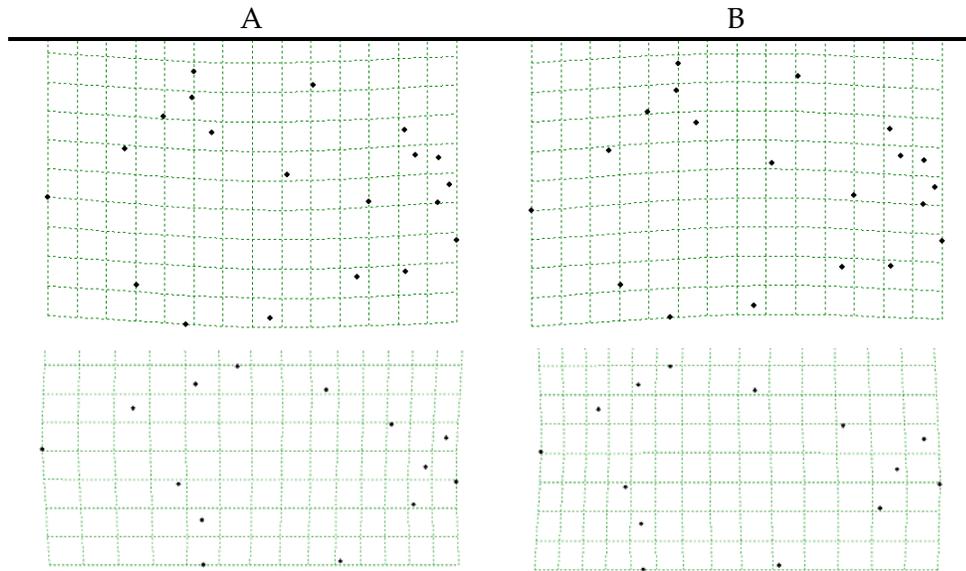


Figura 26. Variación del componente X de la deformación parcial 1 (cara ventral y lateral) de las conchas de *Strombus pugilis* hembras. A. valores negativos. B. valores positivos.

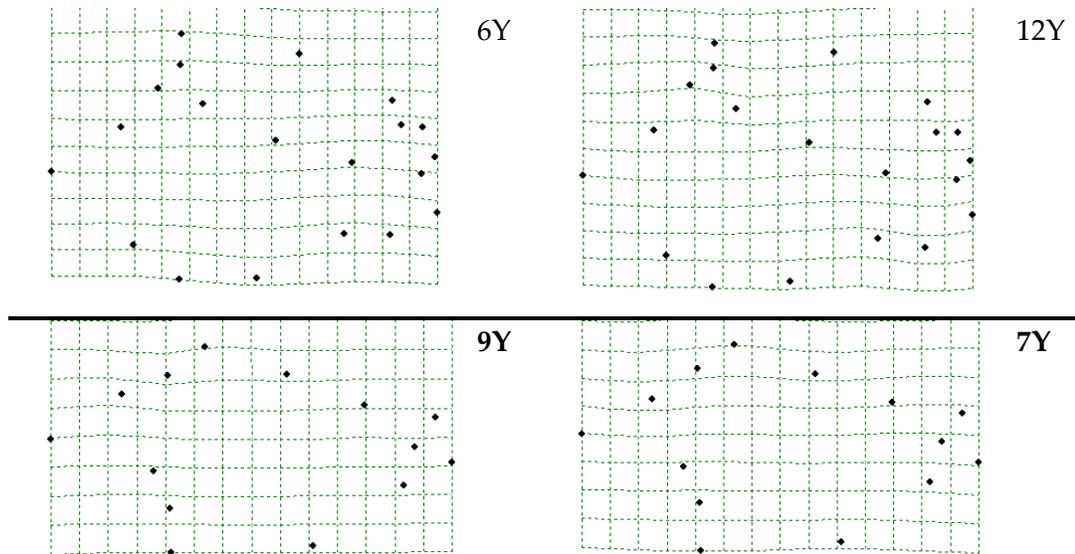


Figura 27. Variables significativas en los cambios (ventral y lateral) de forma de la concha de *Strombus pugilis* machos.

Tabla XIII. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en las hembras de *Strombus pugilis*.

Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$p$
<b>Cara ventral</b>				
1	0,0945	0,01274	NS	NS
13	NS	NS	0,1027	0,00926
15	0,0609	0,04754	NS	NS
<b>Cara lateral</b>				
1	0,1252	0,00383	0,1252	0,00383
10	0,1765	0,00049	NS	NS

Tabla XIV. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en los machos de *Strombus pugilis*.

Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$p$
<b>Cara ventral</b>				
6	NS	NS	0,1113	0,00660
11	0,1017	0,00961	NS	NS
12	NS	NS	0,1199	0,00471
13	0,0857	0,01795	NS	NS
14	0,1028	0,00921	NS	NS
15	0,1654	0,00077	NS	NS
<b>Cara lateral</b>				
7	NS	NS	0,1339	0,00272
9	0,1640	0,00082	NS	NS
11	0,0307	0,04604	NS	NS

#### - Análisis de deformaciones relativas

Cambios globales ( $\alpha = 1$ ): El 95,59% de la varianza total se explica con las primeras 8 deformaciones relativas (DR) resultantes del análisis hecho para la cara ventral (Tabla XV). De ellos, la deformación 1 representa el 36,73% y la deformación 2 el 24,97%. De los 24 DR resultantes del análisis de deformaciones relativas hecho para la cara lateral, el 95,71% de la varianza

total es explicada con las 6 primeras (Tabla XV); el 40,91% de ésta, corresponde a la deformación 1 y 32,83% a la deformación 2. La representación gráfica de estos dos componentes para la cara ventral, se muestra en la Figura 28 y en la Figura 29 para la cara lateral. Existen distancias significativas entre los centroides de las configuraciones de machos y hembras ( $p=0,49$ ).

Tabla XV. Deformaciones relativas a escala global ( $\alpha = 1$ ) obtenidas para *Strombus pugilis*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
Cara ventral			
1	0,16837	36,73%	36,73%
2	0,13880	24,97%	61,70%
3	0,11557	17,31%	79,01%
4	0,06729	5,87%	84,87%
5	0,05366	3,73%	88,60%
6	0,05079	3,34%	91,95%
7	0,04388	2,50%	94,44%
8	0,02979	1,15%	95,59%
Cara lateral			
1	0,22890	40,91%	40,91%
2	0,20504	32,83%	73,74%
3	0,12642	12,48%	86,22%
4	0,07459	4,34%	90,57%
5	0,06481	3,28%	93,85%
6	0,04886	1,86%	95,71%

Cambios locales ( $\alpha = -1$ ): del análisis de deformaciones relativas para la cara ventral, se alcanza acumular el 95,45% del total de la varianza con el aporte de 21 DR (Tabla XVI). De ellos, la deformación 1 representa el 15,77%, mientras la 2, el 11,04% (Fig. 30). En el caso de las configuraciones laterales,

los primeros 15 DR explican el 95,21% de la varianza total (Tabla XVI); el 22,47% de esta, corresponde a la deformación 1 y 14,33% a la deformación 2. La representación gráfica de estos dos componentes se muestra en la Figura 30. La distancia entre los centroides para las configuraciones de machos y hembras son estadísticamente significativas ( $p= 0,002$ ).

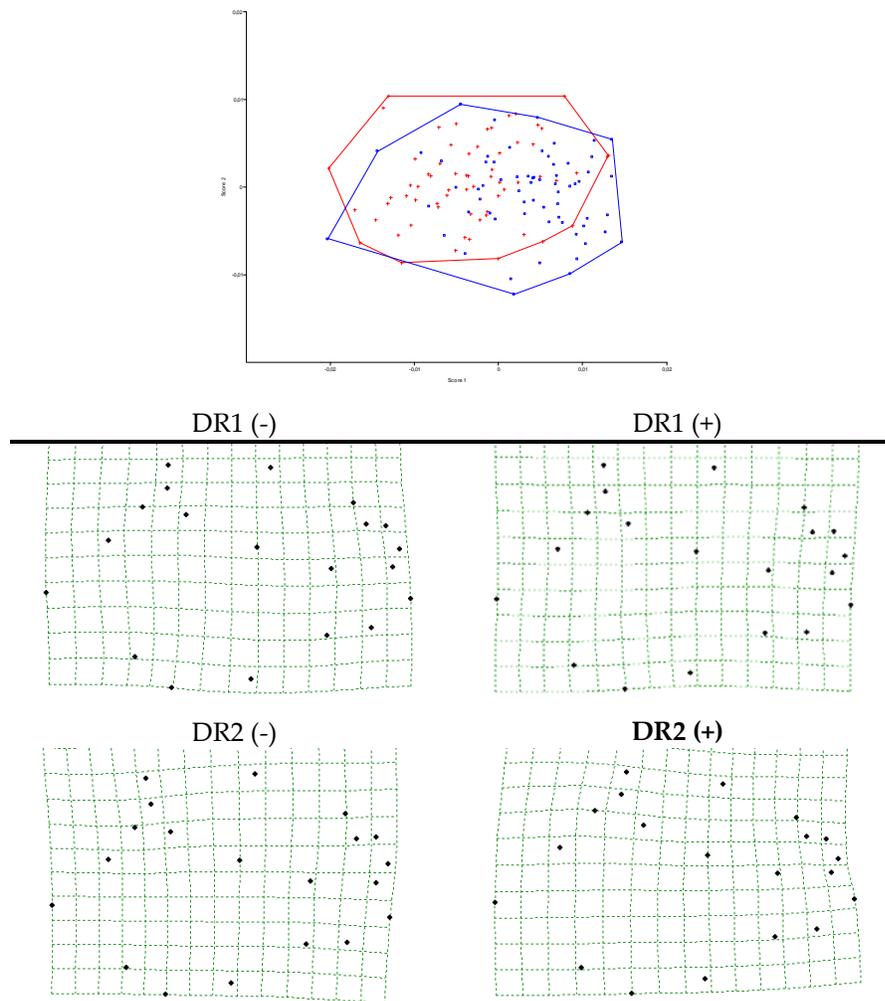


Figura 28. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara ventral de *Strombus pugilis*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D.

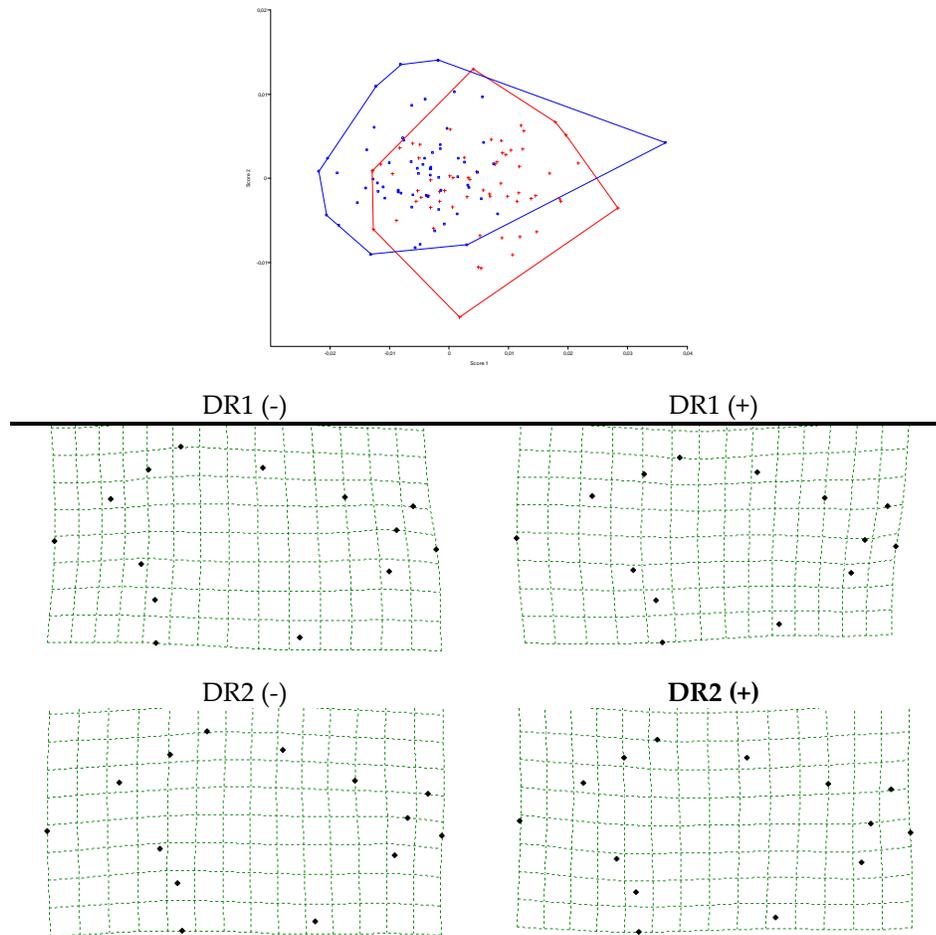


Figura 29. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara lateral de *Strombus pugilis*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D.

Sin ponderación ( $\alpha = 0$ ): 23 de los 36 DR resultantes del análisis de deformaciones relativas hecho para la cara ventral, explican el 95,70% de la varianza total (Tabla XVII). Las primeras dos deformaciones representan el 18,53% y 12,72%, respectivamente (Fig. 31). De los 24 DR resultantes del análisis de deformaciones relativas hecho para la cara lateral, el 95,85% de la varianza total es explicada con las 16 primeras (Tabla XVII); el 25,75% de esta,

corresponde a la deformación 1 y 16,64% a la deformación 2 (Fig. 31). La distancia entre los centroides para las configuraciones de machos y hembras no son estadísticamente significativas ( $p=0,636$ ).

**Cara ventral de la concha**

**Cara lateral de la concha**

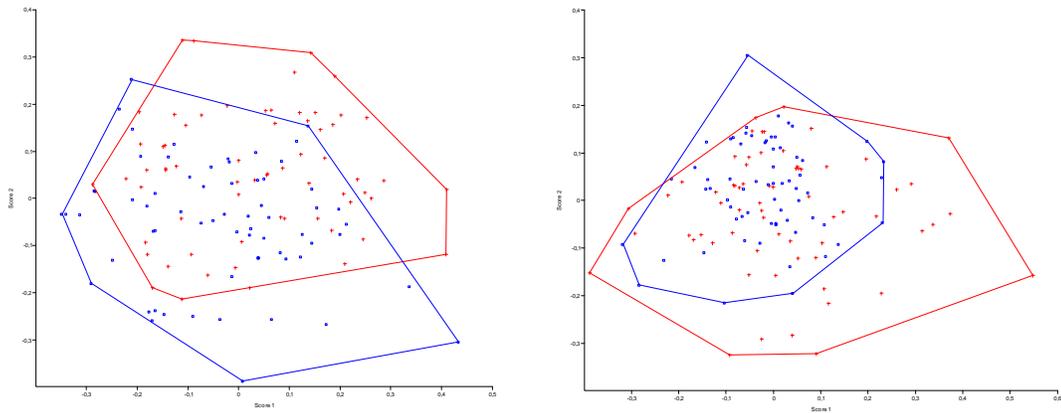


Figura 30. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = -1$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de *Strombus pugilis*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos.

**Cara ventral de la concha**

**Cara lateral de la concha**

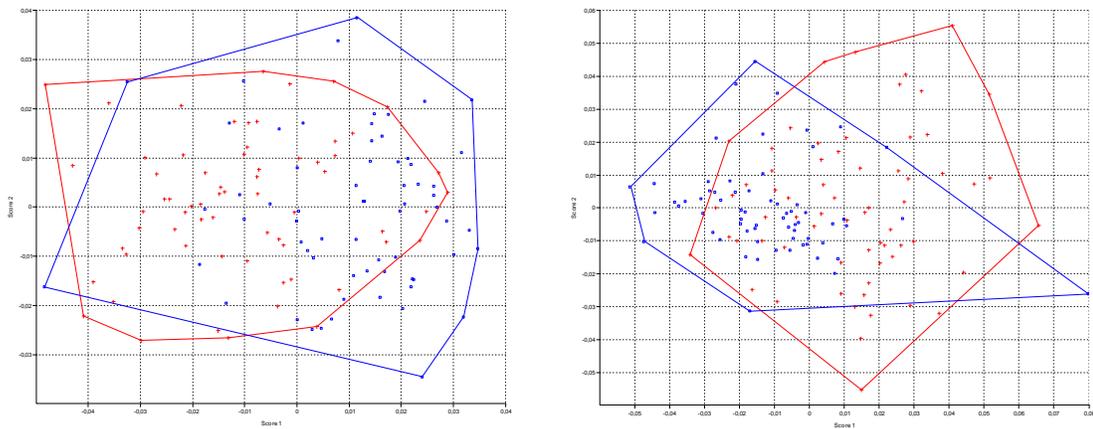


Figura 31. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 0$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de *Strombus pugilis*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos.

Tabla XVI. Deformaciones relativas a escala local ( $\alpha = -1$ ) obtenidas para *Strombus pugilis*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
<b>Cara ventral</b>			
1	1,34555	15,77%	15,77%
2	1,12602	11,04%	26,81%
3	1,04218	9,46%	36,27%
4	0,99880	8,69%	44,95%
5	0,89142	6,92%	51,87%
6	0,82825	5,97%	57,85%
7	0,77506	5,23%	63,08%
8	0,74912	4,89%	67,97%
9	0,66984	3,91%	71,87%
10	0,63625	3,53%	75,40%
11	0,61406	3,28%	78,68%
12	0,57673	2,90%	81,58%
13	0,52395	2,39%	83,97%
14	0,49368	2,12%	86,09%
15	0,47873	2,00%	88,09%
16	0,45949	1,84%	89,93%
17	0,42321	1,56%	91,49%
18	0,35593	1,10%	92,59%
19	0,34631	1,04%	93,63%
20	0,32790	0,94%	94,57%
21	0,31837	0,88%	95,45%
<b>Cara lateral</b>			
1	1,13956	22,47%	22,47%
2	0,91000	14,33%	36,80%
3	0,70960	8,71%	45,51%
4	0,69370	8,33%	53,84%
5	0,65121	7,34%	61,18%
6	0,62286	6,71%	67,89%
7	0,56126	5,45%	73,34%
8	0,51640	4,61%	77,95%
9	0,49897	4,31%	82,26%
10	0,46997	3,82%	86,08%
11	0,39612	2,72%	88,80%
12	0,34091	2,01%	90,81%
13	0,31209	1,69%	92,50%
14	0,28537	1,41%	93,90%
15	0,27434	1,30%	95,21%

Tabla XVII. Deformaciones relativas sin ponderar ( $\alpha = 0$ ) obtenidas para *Strombus pugilis*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
1	0,23250	18,53%	18,53%
2	0,19263	12,72%	31,25%
3	0,15683	8,43%	39,68%
4	0,14059	6,78%	46,46%
5	0,13197	5,97%	52,43%
6	0,12602	5,44%	57,87%
7	0,12058	4,98%	62,86%
8	0,11213	4,31%	67,17%
9	0,11144	4,26%	71,43%
10	0,09879	3,35%	74,77%
11	0,09472	3,08%	77,85%
12	0,09096	2,84%	80,68%
13	0,08427	2,43%	83,12%
14	0,07677	2,02%	85,14%
15	0,07577	1,97%	87,11%
16	0,06893	1,63%	88,74%
17	0,06587	1,49%	90,22%
18	0,05864	1,18%	91,40%
19	0,05584	1,07%	92,47%
20	0,05468	1,03%	93,50%
21	0,04893	0,82%	94,32%
22	0,04662	0,75%	95,06%
23	0,04331	0,64%	95,70%
Cara lateral			
1	0,29725	25,75%	25,75%
2	0,23898	16,64%	42,39%
3	0,20757	12,56%	54,95%
4	0,17042	8,46%	63,41%
5	0,14513	6,14%	69,55%
6	0,13448	5,27%	74,82%
7	0,12550	4,59%	79,41%
8	0,10993	3,52%	82,93%
9	0,09353	2,55%	85,48%
10	0,08640	2,18%	87,66%
11	0,08394	2,05%	89,71%
12	0,07132	1,48%	91,19%
13	0,06749	1,33%	92,52%
14	0,06519	1,24%	93,76%
15	0,06092	1,08%	94,84%
16	0,05889	1,01%	95,85%

## - Análisis de covarianza entre los sexos

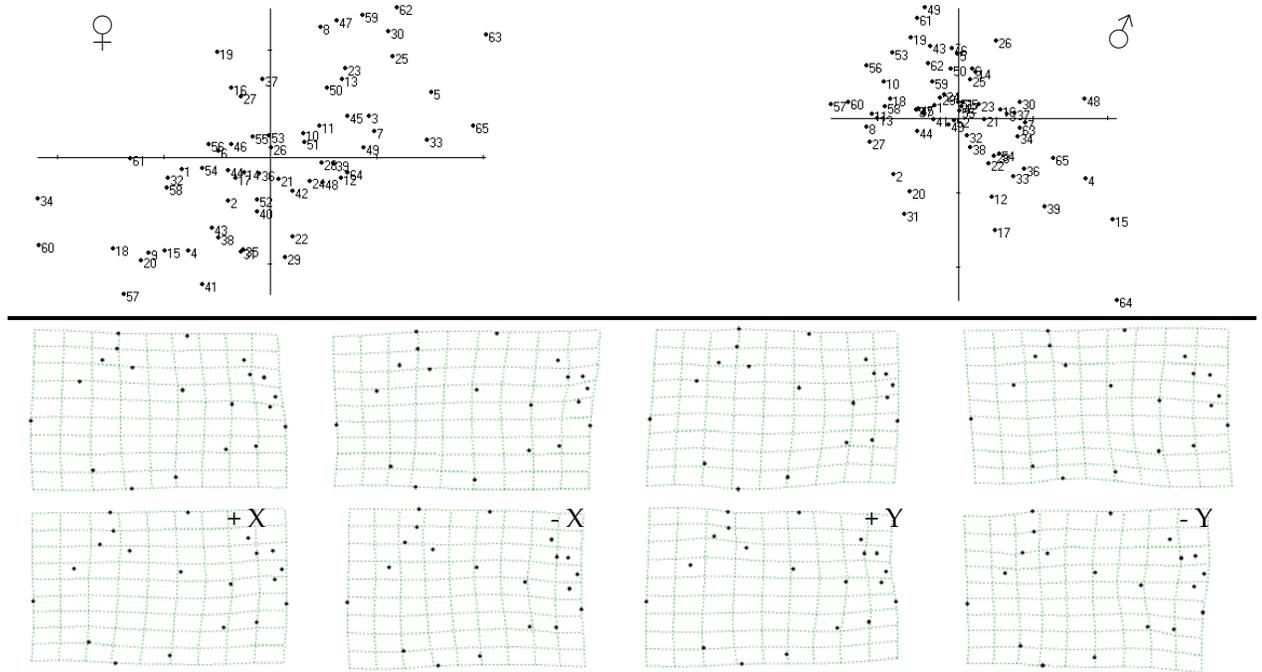


Figura 32. Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara ventral de *Strombus pugilis*. TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos.

El análisis de mínimos cuadrados parciales de dos bloques (2B-PLS) sobre la forma de machos y hembras reveló la existencia de 34 dimensiones (variables latentes que explican la covariación de la forma). Con el uso del alfa 1 se obtuvieron los mayores porcentajes de covarianza. Las primeras dos dimensiones, explican el 82,03% de la covarianza cuadrada perteneciente al componente no uniforme entre los grupos estudio (57,43% y 24,60%, respectivamente). Los machos y las hembras estuvieron correlacionados de acuerdo a un  $r = 0,29597$  en la primera dimensión y  $r = 0,30282$  en la segunda, para la cara ventral. El correspondiente análisis llevado a cabo con los datos laterales (alfa 1) revela que las dos primeras variables latentes explican el

77,60% de la covarianza cuadrada (48,75% y 28,86% respectivamente) y la correlación entre los sexos fue de  $r = 0,2172$  en la primera dimensión y  $r = 0,3978$  en la segunda.

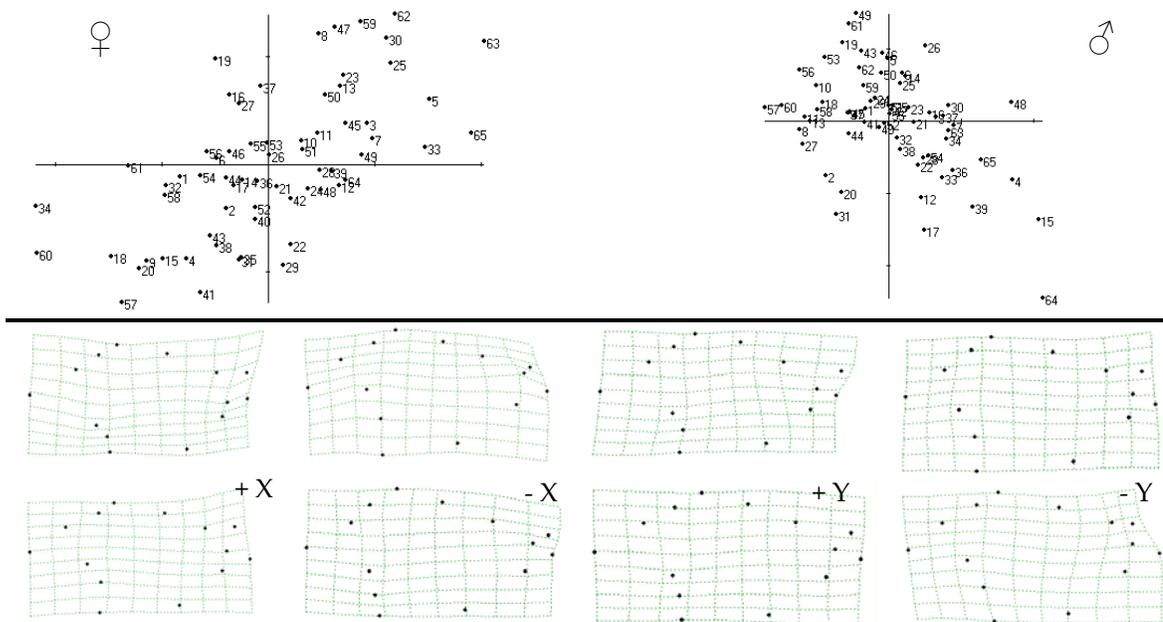


Figura 33. Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara lateral de *Strombus pugilis*. TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos.

Dado que la técnica de ordenación expresa la covariación de los dos grupos de forma ordenada en dimensiones, las Figuras 32 y 33 muestran gráficamente el primer par de variables latentes entre la forma de machos y hembras para cada uno de los dos lados en estudio (cada gráfica es como la ordenación análoga de un análisis de componentes principales, pero los ejes pueden estar correlacionados de cierta manera, Rohlf y Corti, 2000). Como los dos primeros pares de vectores no están altamente correlacionados, las ordenaciones entre machos y hembras, se esperan no sean muy similares.

Confirmadas por una prueba de permutaciones usando una prueba de 999 permutaciones aleatorias;  $p = 0,29$  (para el ventral) y  $0,38$  (para el lateral). Toda la covariación descrita por el 2B-PLS, es exclusivamente fenotípica, y no tienen peso alguno con similitudes que conlleven a conclusiones referentes a ancestros comunes (Harvey y Pagel, 1991) a menos que puedan ser discriminados los efectos de la filogenia.

## 2. *Strombus costatus* (n = ♀ 25; ♂ 25)

### a. Dimorfismo sexual de tallas:

El análisis de medias (*t-student*) basado en la talla del centroide, tanto de la cara ventral ( $t = -2,5561$ ;  $p < 0,015$ ; permutación (1000) = 0,016) como lateral ( $t = -2,1494$ ;  $p < 0,038$ ; permutación (1000) = 0,038), indica que hay diferencias significativas entre la talla de los machos y hembras de *S. costatus*. En la Figura 34 se evidencia que las hembras son de mayor talla que los machos. Este resultado que ratifica la tendencia que se observó en el CP1 del ACP, con los datos de las cerchas.

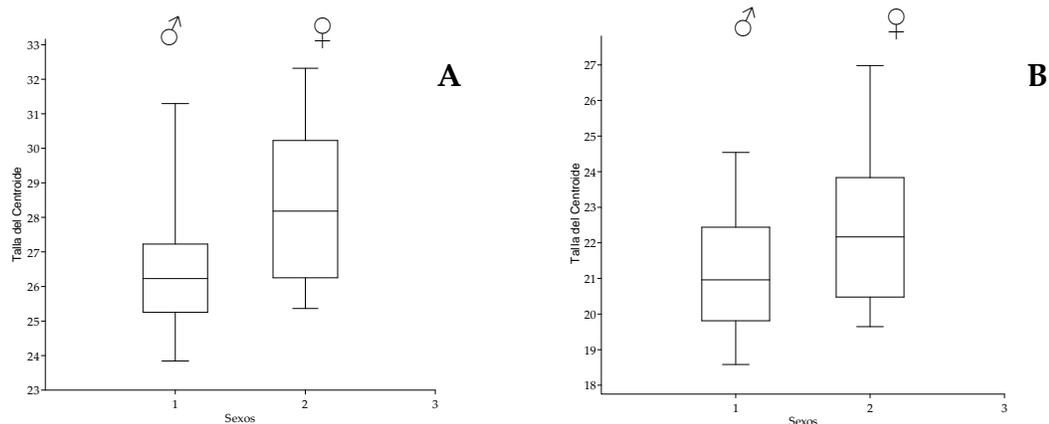


Figura 34. Promedio y desviación de la talla del centroide de machos (1) y hembras (2) de *Strombus costatus*. En lado ventral (a) y lateral (b).

### b. Dimorfismo sexual de forma:

#### *Componente lineal*

Para la cara ventral, el componente uniforme describe los cambios paralelos en la alineación en sentido labio-espira (Uni Y) y antero-posterior (Uni X). Lateralmente, describe cambios proporcionales en el sentido

abapical-adapical del hombro en dirección a la curvatura del labio (Uni Y) y en sentido dorsal-ventral (Uni X). El efecto del componente uniforme Y fue significativo a lo largo de la alometría tanto para hembras (Uni Y:  $r^2 = 0,309$ ;  $p = 0,014$ ), como para el análisis hecho con todas las configuraciones en conjunto (Uni Y:  $r^2 = 0,107$ ;  $p = 0,045$ ) (Fig. 35A) en la cara ventral. En la cara lateral, fue significativo el efecto del componente uniforme X a lo largo de la alometría tanto para hembras (Uni X:  $r^2 = 0,255$ ;  $p = 0,0275$ ), como para el análisis hecho con todas las configuraciones en conjunto (Uni X:  $r^2 = 0,184$ ;  $p = 0,007$ ) (Fig. 35B).

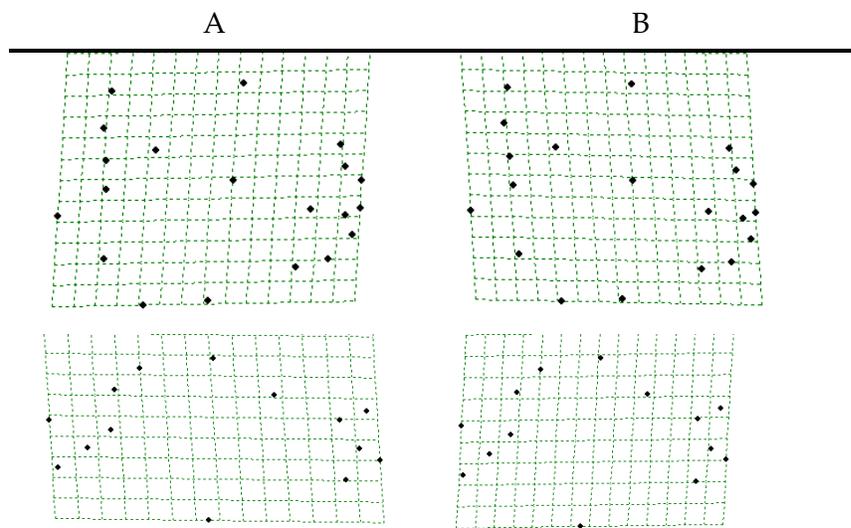


Figura 35. Representación del componente uniforme en las configuraciones de ambos sexos de *Strombus costatus*. A. Ventral – Uni Y. A la izquierda valores negativos de Y. A la derecha valores positivos. B. Lateral – Uni X.

### *Componente no lineal*

#### **- Análisis de deformaciones parciales**

El estudio de la alometría (correlación de las variables de forma vs. talla del centroide) (Fig. 36) señaló la existencia de diferencias significativas en

vectores relacionados con cambios locales (hendidura stromboida y desarrollo de la cresta del labio - DP 13, 14 y 16 de la cara ventral; 6, 8 y 11 de la cara lateral) y globales (relacionados con las proporciones de la vuelta del cuerpo - DP 3 y 9 de la cara ventral; 2, 3 y 9 de la cara lateral).

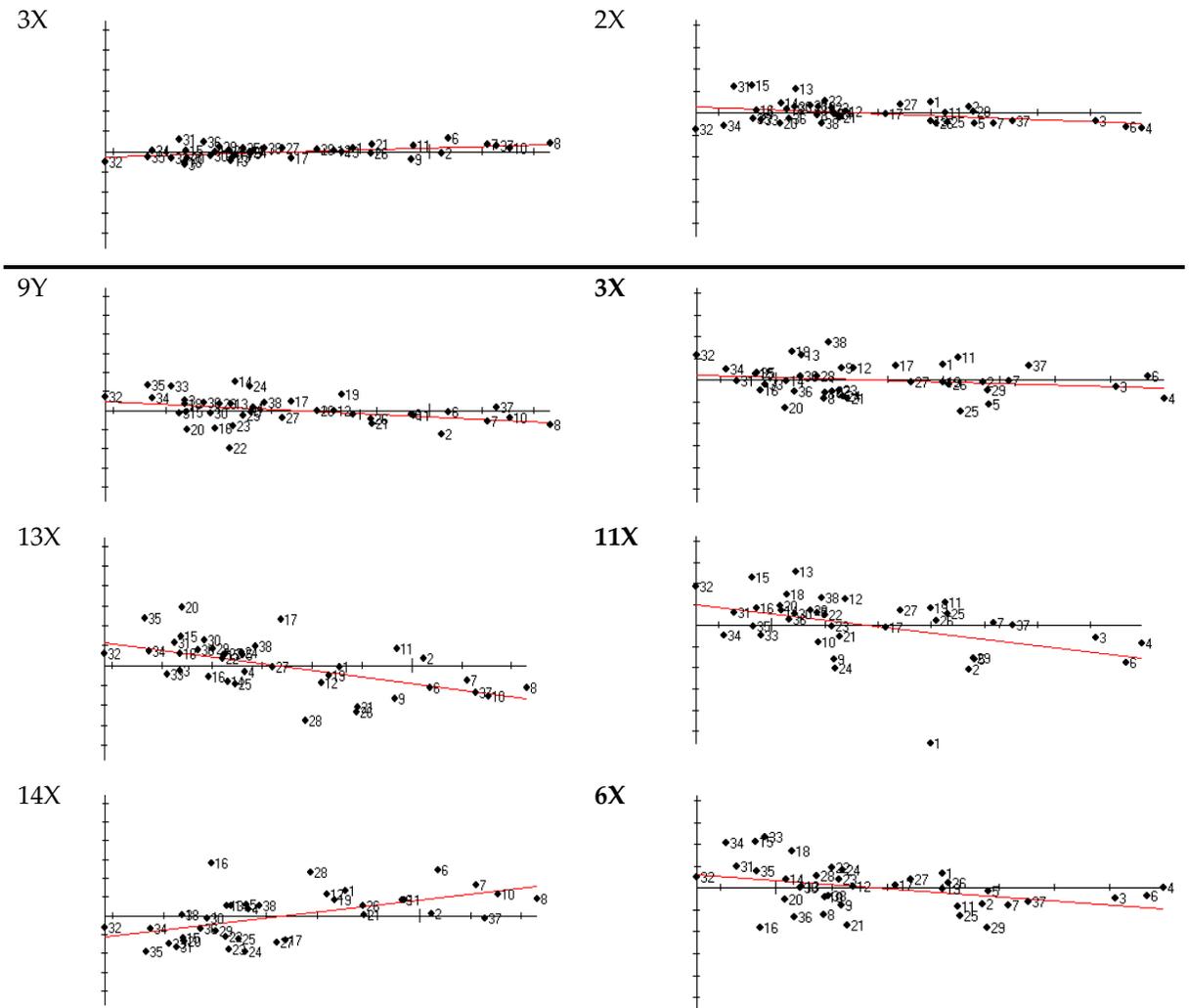


Figura 36. Regresión de la talla del centroide contra algunos de las deformaciones parciales significativas de *Strombus costatus*. Gráficas de regresión a la izquierda incluyen variables de la cara ventral y a derecha las variables de la cara lateral.

A nivel general, *S. costatus* desarrolla abaxialmente las proporciones del labio a medida que aumenta de talla (Fig. 37 cara ventral), resultado interesante, pues se dice que el género *Strombus* posee crecimiento determinado. En sentido lateral el crecimiento apunta al desarrollo del labio, incluyendo la cresta y la hendidura strómbiada (Fig. 38).

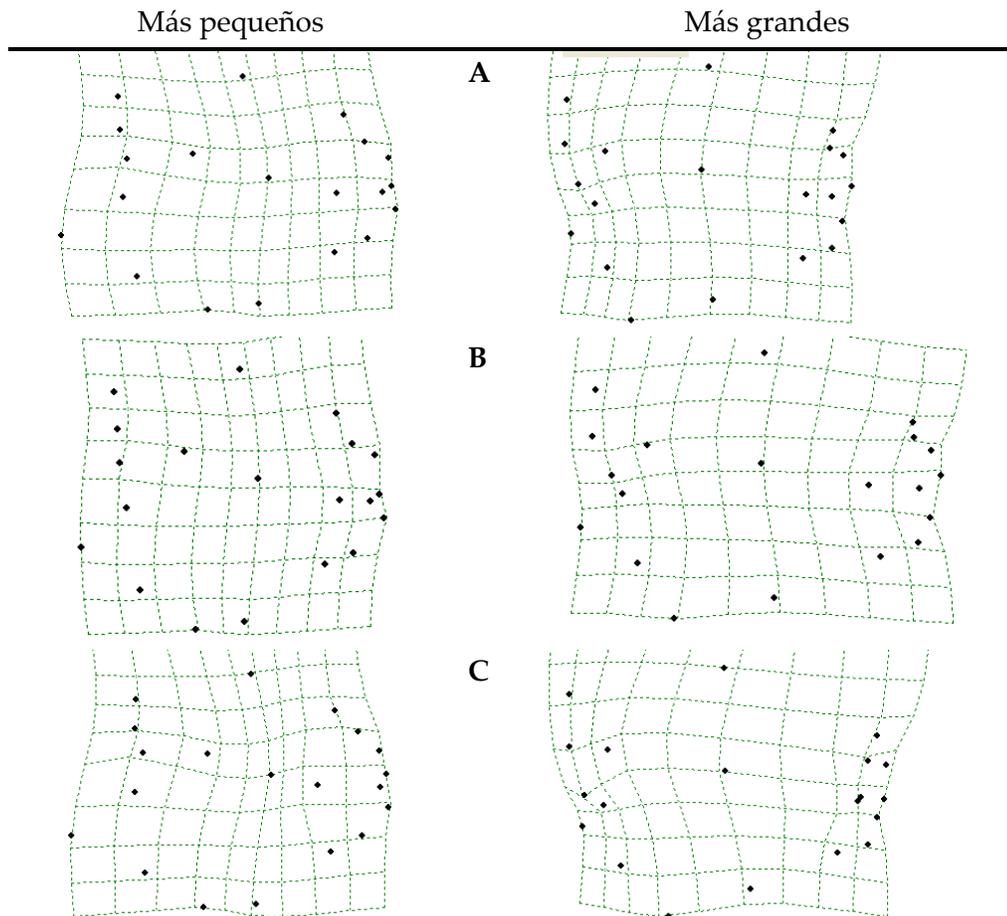


Figura 37. Cambios alométricos en la cara ventral de *Strombus costatus*. Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos.

La comparación de la configuración consenso y las energías de deformación obtenidas de cada configuración reveló la existencia de cambios,

apoyando lo observado con las regresiones de las deformaciones parciales y la talla del centroide. En el análisis realizado en la cara ventral empleando individuos hembras y machos, las deformaciones significativas en la cara ventral fueron los número 3, 9, 13, 14 y 16 (Tabla XVIII). Wilks' Lambda = 0,00034;  $p = 0,0229$ ; 8,3% de 1000 permutaciones resultaron ser iguales o mayores a lo observado. Las deformaciones parciales significativas en la cara lateral fueron 2, 3, 5, 6, 8, 9 y 11 (Tabla XVIII). Wilks' Lambda = 0,1036;  $p = 0,0029$ ; 0,5% de las permutaciones resultaron ser iguales o mayores a lo observado, asegurando un alto nivel de significación.

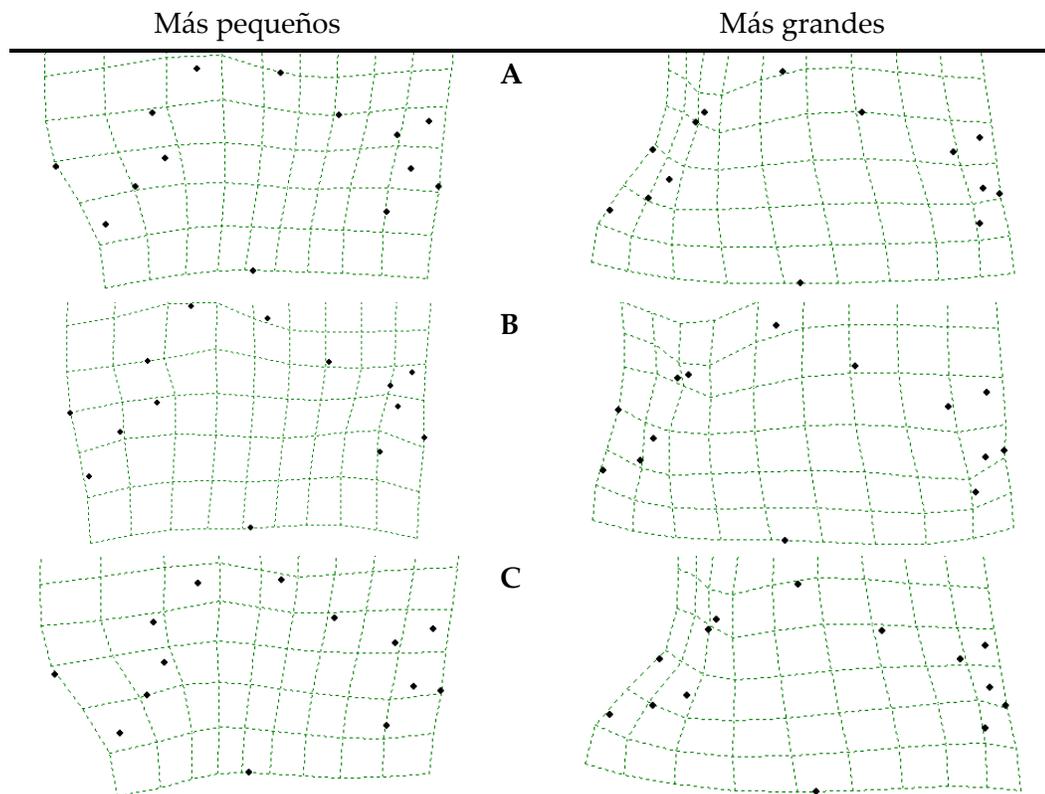


Figura 38. Cambios alométricos en la cara lateral de *Strombus costatus*. Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos.

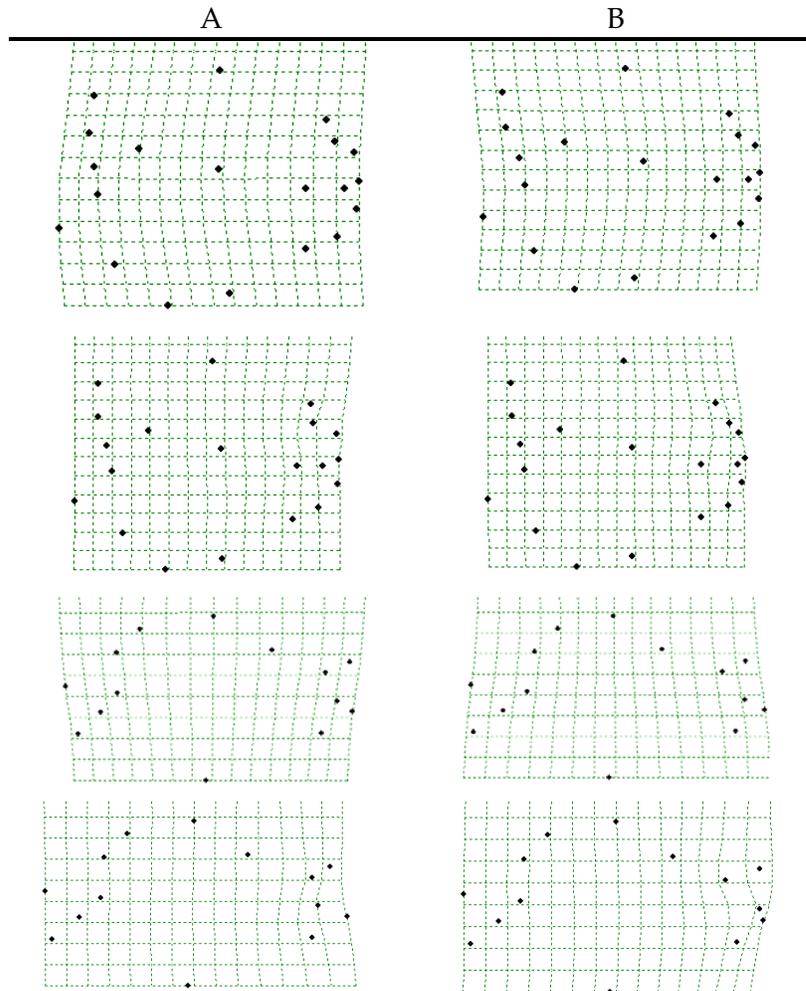


Figura 39. Variación de las deformaciones parciales en *Strombus costatus*. Componente 3X, 16X (significativos para la cara ventral), 2X y 11X (significativo para la cara lateral). A. valores negativos. B. valores positivos.

Estas deformaciones indican cuatro ejes de variación de la forma: 1, la forma de la vuelta del cuerpo (3X y 9Y de la cara ventral y 2X y 9Y de la cara lateral). 2, cambios en la forma de la hendidura stromboida en asociación con el sifón anterior (13X y 16X de la cara ventral y 8X y 11X de la cara lateral), 3, variaciones importantes del sifón anterior y la espira (3Y y 5X del lateral). Finalmente 4, diferencias en la cresta del labio (4X de la cara ventral y el 6X

de la cara lateral). Los extremos en Y o en X según el caso, se registran en las Figura 39 y 40 para cada fuente de variación.

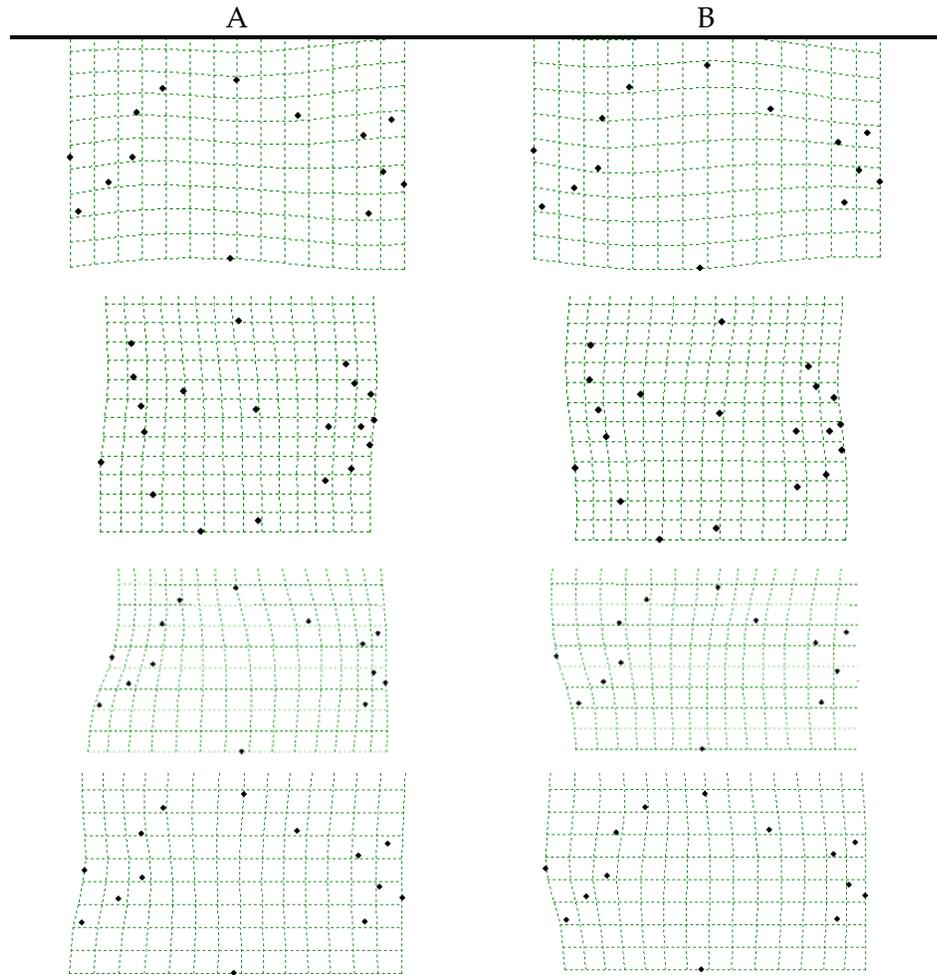


Figura 40. Variación de las deformaciones parciales en *Strombus costatus*. Componente 3Y y 4X (significativos para la cara ventral), 5X y 6X (significativos para la cara lateral). A. valores negativos. B. valores positivos.

El análisis de deformaciones parciales hecho sólo con hembras (Tabla XIX), indica que además de la variación en la cresta del labio (componente 3Y de la cara lateral), la hendidura stromboida (13X de la cara ventral) y la proporción de la vuelta del cuerpo (3X de la cara ventral), existen cambios en

el crecimiento relativo de las hembras relacionados con la forma de la vuelta de cuerpo, descrito por la DP 9 en la cara ventral y 2 en la lateral, el eje de espiralización (5Y – cara lateral) y el desarrollo del labio (1Y – cara lateral) (Fig. 41).

Tabla XVIII. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral de *Strombus costatus*.

Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$p$
<b>Cara ventral</b>				
3	0,2307	0,00228	NS	NS
9	NS	NS	0,1475	0,01727
13	0,3267	0,00018	NS	NS
14	0,3011	0,00036	NS	NS
16	0,1801	0,00792	NS	NS
<b>Cara lateral</b>				
2	0,1401	0,02062	NS	NS
3	0,1012	0,05163	NS	NS
5	0,1310	0,02557	NS	NS
6	0,1435	0,01901	NS	NS
8	0,1186	0,03424	NS	NS
9	NS	NS	0,2149	0,00338
11	0,1881	0,00652	NS	NS

Tabla XIX. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en las hembras de *Strombus costatus*.

Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$P$
<b>Cara ventral</b>				
3	0,4668	0,0013	NS	NS
9	NS	NS	0,2803	0,0198
13	0,2708	0,0224	NS	NS
<b>Cara lateral</b>				
1	NS	NS	0,2523	0,0284
2	0,5238	0,0005	NS	NS
3	NS	NS	0,2478	0,0301
5	NS	NS	0,3598	0,0066

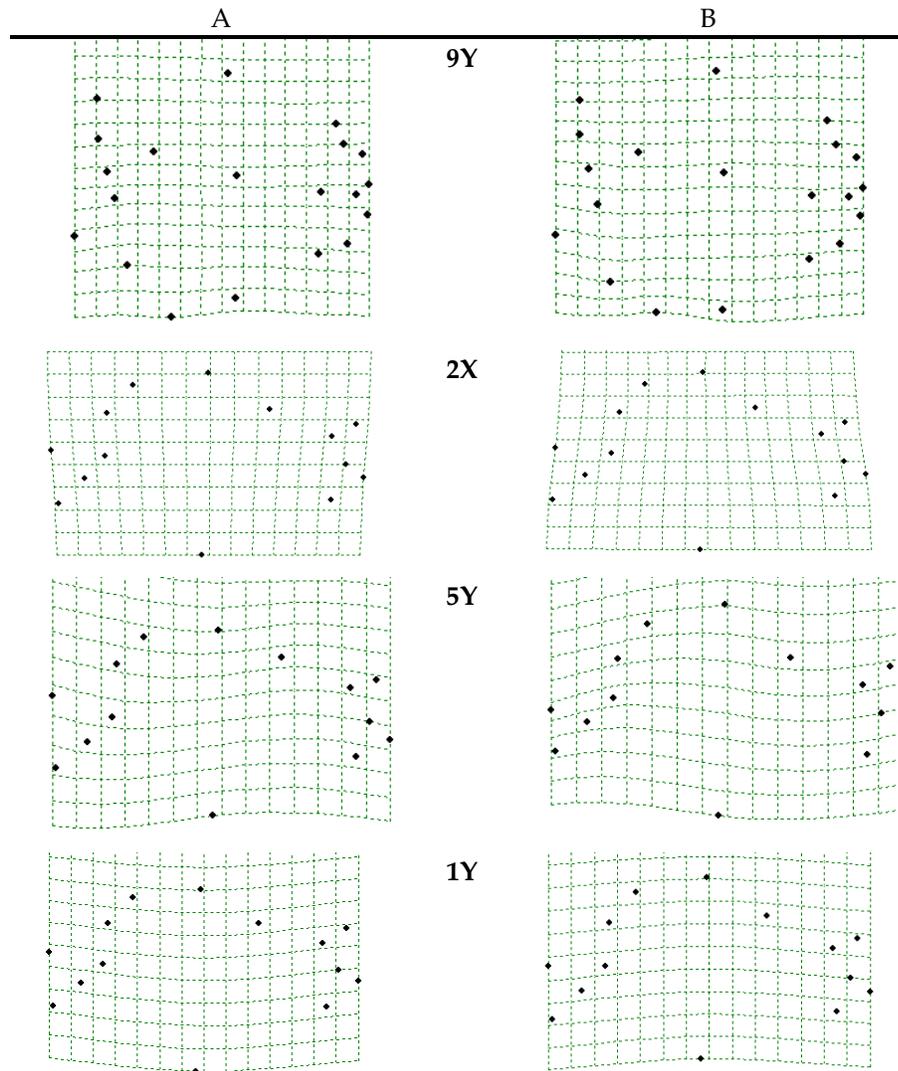


Figura 41. Variación de las deformaciones parciales significativas sólo para hembras de *Strombus costatus*. A. valores negativos. B. valores positivos.

El mismo análisis hecho con machos (Tabla XX), indica que además de la variación en la cresta del labio (componente 3Y – cara lateral), la hendidura stromboida (13X – cara ventral) y la proporción de la vuelta del cuerpo (3X – cara ventral), existen cambios alométricos relacionados con la forma relativa de la espira, descritos por el componente 10X del lado ventral y 5X del lado

lateral. Deformaciones en el labio son también significativas a lo largo de la alometría (2X de la cara ventral y 6X de la lateral) (Fig. 42).

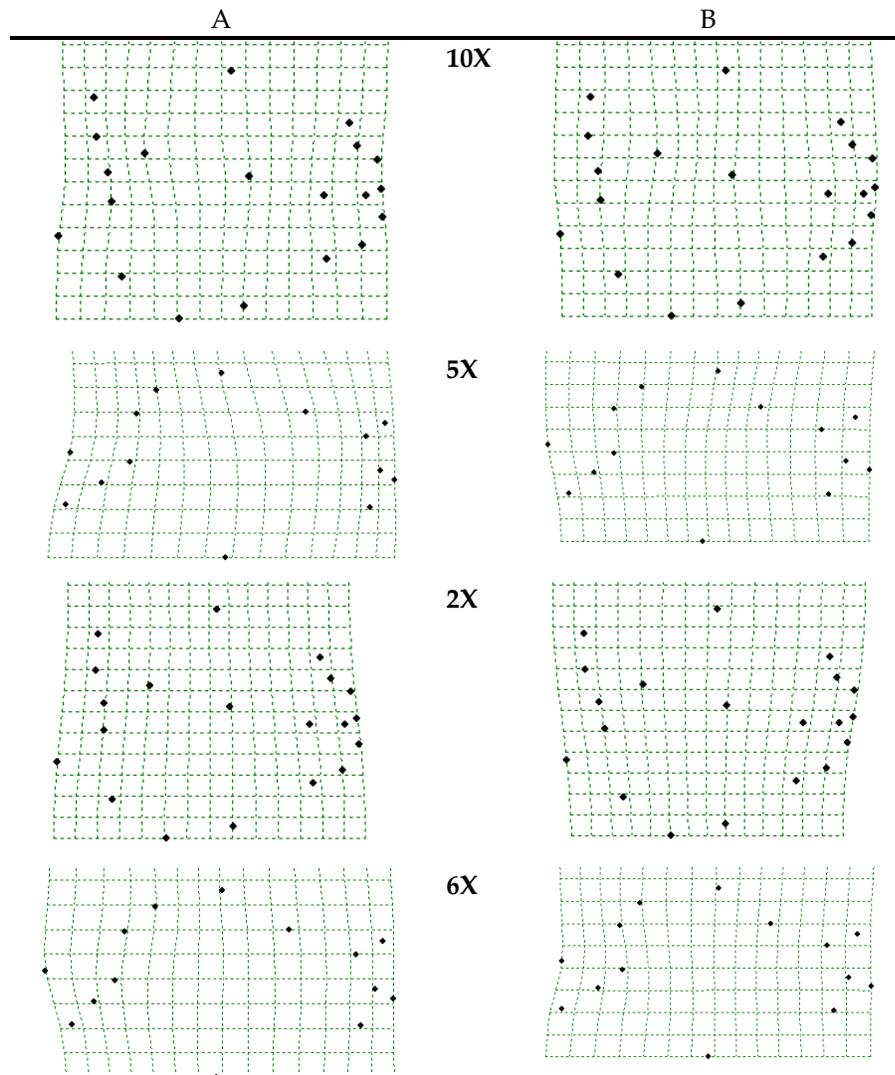


Figura 42. Variación de las deformaciones parciales significativas sólo para machos de *Strombus costatus*. A. valores negativos. B. valores positivos.

Tabla XX. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en los machos de *Strombus costatus*.

Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$P$
<b>Cara ventral</b>				
2	0,249	0,0297	NS	NS
3	0,3466	0,008	NS	NS
10	0,2182	0,0438	NS	NS
13	0,4769	0,0012	NS	NS
<b>Cara lateral</b>				
3	NS	NS	0,2586	0,0262
5	0,2933	0,0166	NS	NS
6	0,3403	0,0086	NS	NS

#### - Análisis de deformaciones relativas

Tabla XXI. Deformaciones relativas a escala global ( $\alpha = 1$ ) obtenidas para *Strombus costatus*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
<b>Cara ventral</b>			
1	0,16839	65,28%	65,28%
2	0,08558	16,86%	82,14%
3	0,05312	6,50%	88,63%
4	0,04189	4,04%	92,68%
5	0,03044	2,13%	94,81%
6	0,02563	1,51%	96,32%
<b>Cara lateral</b>			
1	0,12922	50,49%	50,49%
2	0,08155	20,11%	70,60%
3	0,05852	10,35%	80,95%
4	0,05140	7,99%	88,94%
5	0,03396	3,49%	92,43%
6	0,02730	2,25%	94,68%
7	0,02422	1,77%	96,45%

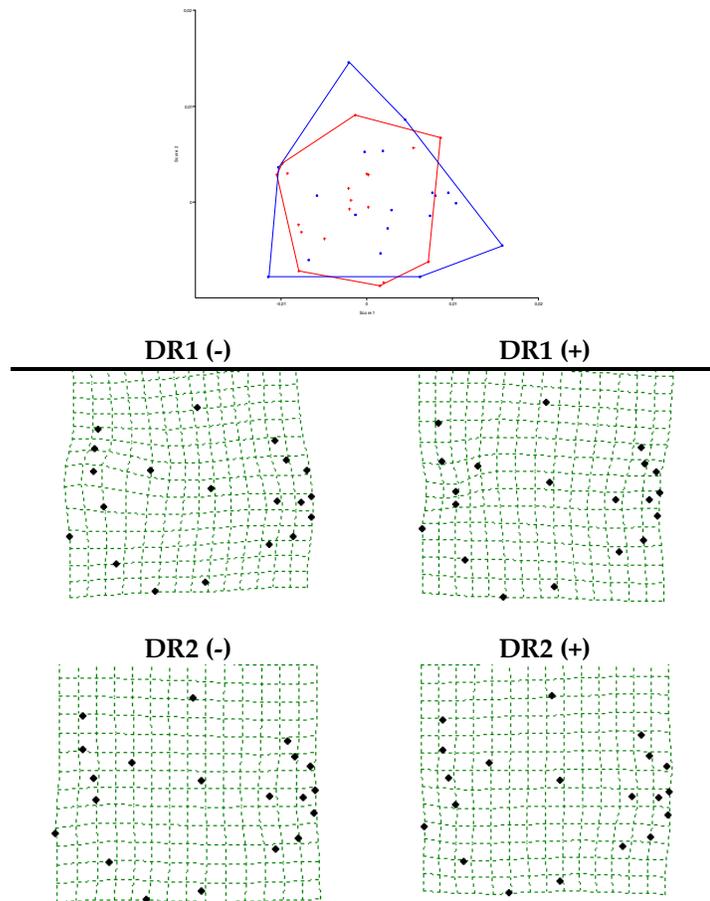


Figura 43. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara ventral de *Strombus costatus*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D.

Cambios globales ( $\alpha = 1$ ): El 96,32% de la varianza total se explica con las primeras 6 deformaciones relativas (DR) resultantes del análisis hecho para la cara ventral (Tabla XXI). De ellas, la deformación 1 representa el 65,28% y la deformación 2 el 16,86%. De las 24 DR resultantes del análisis de deformaciones relativas hecho para la cara lateral, el 96,45% de la varianza total es explicada con los 7 primeros (Tabla XXI); el 50,49% de esta, corresponde a la deformación 1 y 20,11% a la deformación 2. La

representación gráfica de estos dos componentes para la cara ventral, se muestra en la Figura 43 y en la Figura 44 para la cara lateral. La distancia entre los centroides para las configuraciones de machos y hembras son estadísticamente significativas ( $p=0,58$ ).

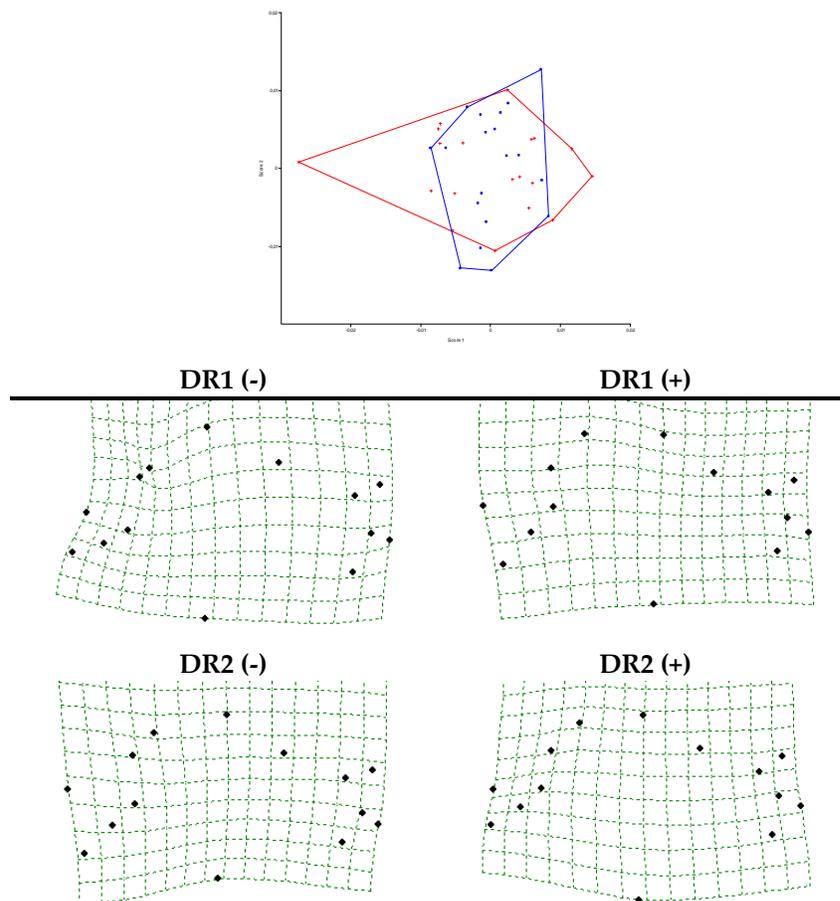


Figura 44. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara lateral de *Strombus costatus*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D.

Cambios locales ( $\alpha = -1$ ): Del análisis de deformaciones relativas para la cara ventral, se alcanza acumular el 95,34% del total de la varianza con el aporte de 14 DR (Tabla XXII). De ellas, la deformación 1 representa el 38,51%,

mientras la 2, el 11,45% (Fig. 45A). En el caso de las configuraciones laterales, los primeros 12 DR explican el 95,86% de la varianza total (Tabla XXII); el 31,67% de esta, corresponde a la deformación 1 y 14,27% a la deformación 2. La representación gráfica de estos dos componentes se muestra en la Figura 45B. La distancia entre los centroides para las configuraciones de machos y hembras son estadísticamente significativas ( $p = 0,08$ ).

Tabla XXII. Deformaciones relativas a escala local ( $\alpha = -1$ ) obtenidas para *Strombus costatus*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
<b>Cara ventral</b>			
1	0,22091	38,51%	38,51%
2	0,12044	11,45%	49,96%
3	0,11121	9,76%	59,71%
4	0,10215	8,23%	67,95%
5	0,08761	6,06%	74,00%
6	0,08109	5,19%	79,19%
7	0,06591	3,43%	82,62%
8	0,06108	2,94%	85,56%
9	0,05382	2,29%	87,85%
10	0,05130	2,08%	89,93%
11	0,04606	1,67%	91,60%
12	0,04377	1,51%	93,11%
13	0,03862	1,18%	94,29%
14	0,03641	1,05%	95,34%
<b>Cara lateral</b>			
1	1,03184	31,67%	31,67%
2	0,69258	14,27%	45,94%
3	0,62128	11,48%	57,42%
4	0,59044	10,37%	67,79%
5	0,49780	7,37%	75,17%
6	0,46265	6,37%	81,53%
7	0,35206	3,69%	85,22%
8	0,32675	3,18%	88,40%
9	0,30812	2,82%	91,22%
10	0,25571	1,95%	93,17%
11	0,22564	1,51%	94,68%
12	0,19888	1,18%	95,86%

**Cara ventral de la concha**

**Cara lateral de la concha**

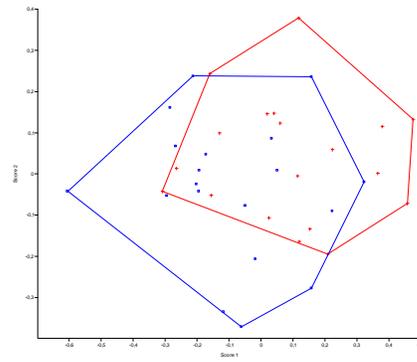
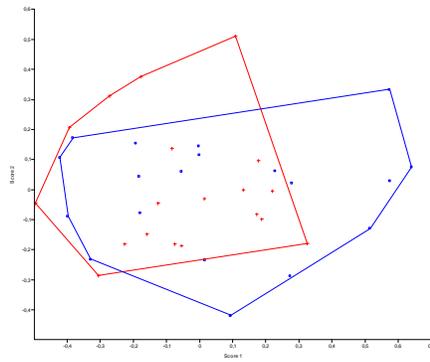


Figura 45. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = -1$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de *Strombus costatus*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos.

**Cara ventral de la concha**

**Cara lateral de la concha**

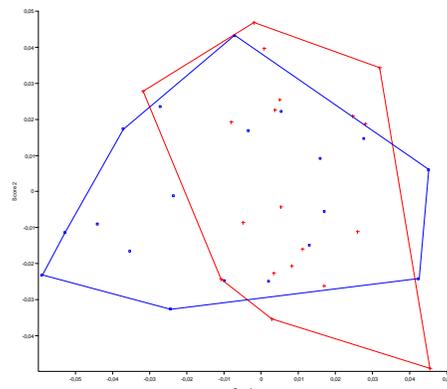
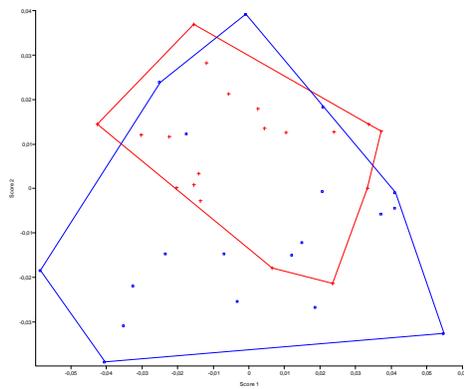


Figura 46. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 0$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de *Strombus costatus*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos

Sin ponderación ( $\alpha = 0$ ): 14 de los 36 DR resultantes del análisis de deformaciones relativas hecho para la cara ventral, explican el 95,34% de la varianza total (Tabla XXIII). Las primeras dos deformaciones representan el 38,51% y 11,45%, respectivamente (Fig. 46A). De los 24 DR resultantes del

análisis de deformaciones relativas hecho para la cara lateral, el 95,83% de la varianza total es explicada con las 13 primeras (Tabla XXIII); el 23,05% de esta, corresponde a la deformación 1 y 20,36% a la deformación 2 (Fig. 46B). La distancia entre los centroides para las configuraciones de machos y hembras son estadísticamente significativas ( $p = 0,27$ ).

Tabla XXIII. Deformaciones relativas sin ponderar ( $\alpha = 0$ ) obtenidas para *Strombus costatus*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
1	0,22091	38,51%	38,51%
2	0,12044	11,45%	49,96%
3	0,11121	9,76%	59,71%
4	0,10215	8,23%	67,95%
5	0,08761	6,06%	74,00%
6	0,08109	5,19%	79,19%
7	0,06591	3,43%	82,62%
8	0,06108	2,94%	85,56%
9	0,05382	2,29%	87,85%
10	0,05130	2,08%	89,93%
11	0,04606	1,67%	91,60%
12	0,04377	1,51%	93,11%
13	0,03862	1,18%	94,29%
14	0,03641	1,05%	95,34%
Cara lateral			
1	0,16906	23,05%	23,05%
2	0,15890	20,36%	43,41%
3	0,12219	12,04%	55,45%
4	0,11424	10,53%	65,98%
5	0,09692	7,58%	73,55%
6	0,08313	5,57%	79,13%
7	0,07628	4,69%	83,82%
8	0,06318	3,22%	87,04%
9	0,05391	2,34%	89,38%
10	0,05097	2,09%	91,48%
11	0,04729	1,80%	93,28%
12	0,04098	1,35%	94,64%
13	0,03841	1,19%	95,83%

- Análisis de covarianza entre los sexos

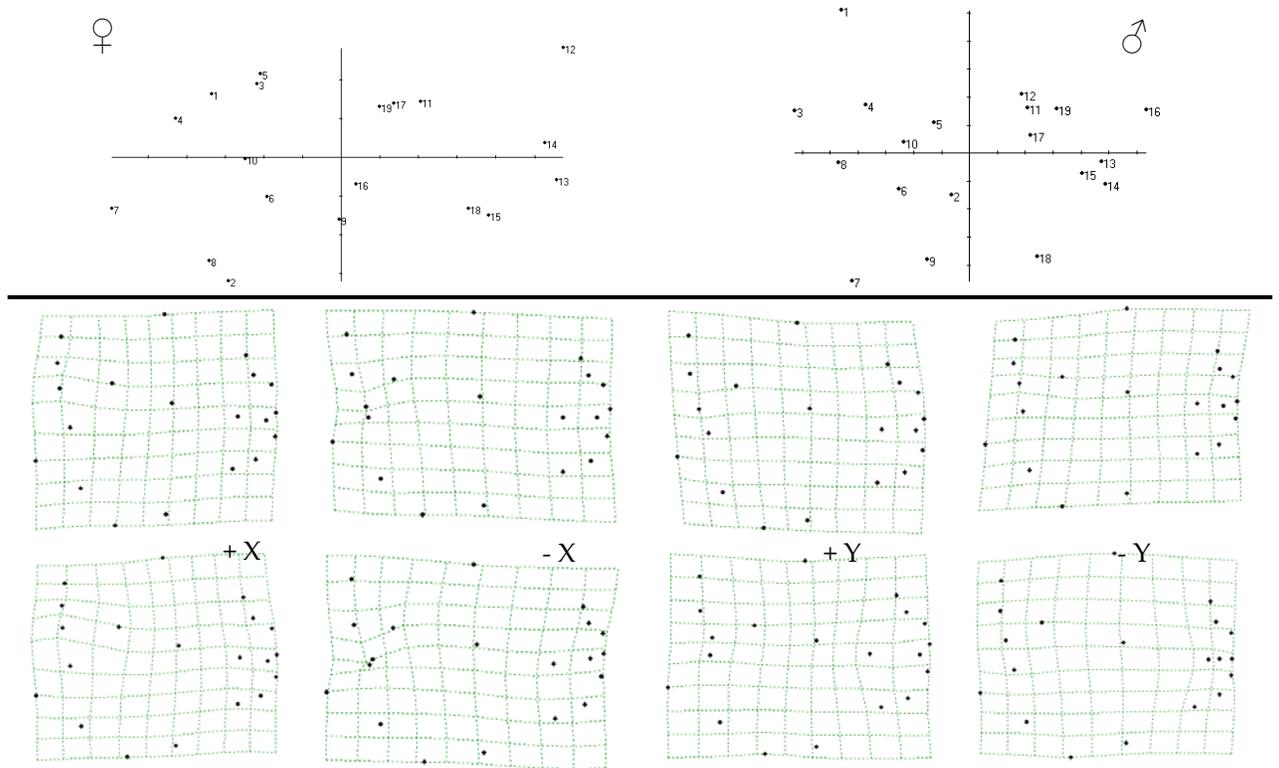


Figura 47. Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara ventral de *Strombus costatus*. TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos.

El análisis de mínimos cuadrados parciales de dos bloques (2B-PLS) de la forma de machos y hembras reveló la existencia de 18 dimensiones (variables latentes que explican la covarianza de la forma) que describen los cambios de forma para el valor de alfa 0, quien arrojó los mayores porcentajes. Las primeras dos dimensiones, explican el 91,32% de la covarianza cuadrada perteneciente al componente no uniforme entre los grupos estudio (85,87% y 5,45%, respectivamente). Los machos y las hembras

estuvieron correlacionados de acuerdo a un  $r = 0,8196$  en la primera dimensión y  $r = 0,6919$  en la segunda, para la cara ventral.

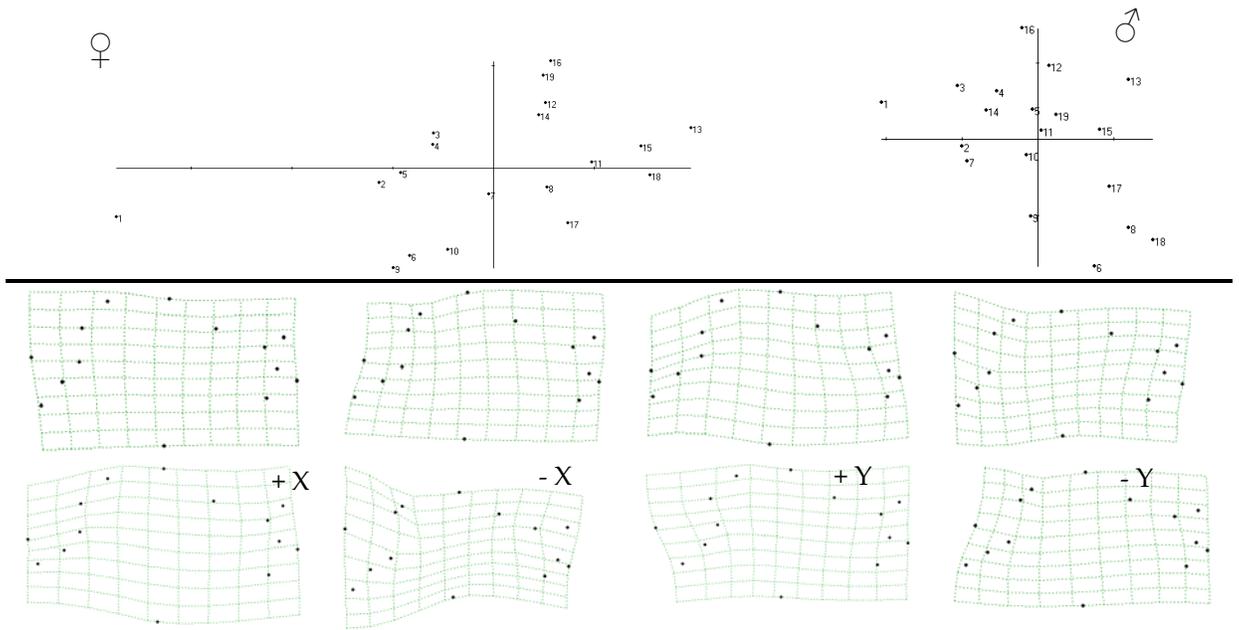


Figura 48. Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara lateral de *Strombus costatus*. TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos.

El correspondiente análisis llevado a cabo con los datos laterales revela que las dos primeras variables latentes explican el 93,42% de la covarianza total (81,25% y 12,17% respectivamente) y la correlación entre los sexos fue de  $r = 0,7667$  en la primera dimensión y  $r = 0,7408$  en la segunda. En este caso, los mayores porcentajes fueron obtenidos usando un  $\alpha = 1$ . Dado que la técnica de ordenación, expresa la covariación de los dos grupos de forma ordenada en dimensiones, las Figuras 47 y 48 muestran gráficamente el primer par de variables latentes entre la forma de machos y hembras para cada uno de los dos lados en estudio. Como los dos primeros pares de vectores no están

altamente correlacionados, las ordenaciones entre machos y hembras, se esperan no sean muy similares. Confirmadas por una prueba de permutaciones usando una prueba de 999 permutaciones aleatorias;  $p = 0,01$  (para el ventral) y  $0,028$  (para el lateral).

### 3. *Strombus gigas* (n = ♀ 21; ♂ 21)

#### a. Dimorfismo sexual de tallas:

El análisis de medias (*t-student*) basado en la talla del centroide, tanto de la cara ventral ( $t = -2,9044$ ;  $p < 0,007$ ; permutación (1000) = 0,005) como lateral ( $t = -2,5259$ ;  $p < 0,017$ ; permutación (1000) = 0,015), indica que hay diferencias significativas entre la talla de los machos y hembras de *S. gigas*, tal como sugieren los datos de distancias. La Figura 49 es una representación de estos resultados, en cual se muestra que las hembras son de mayor talla que los machos.

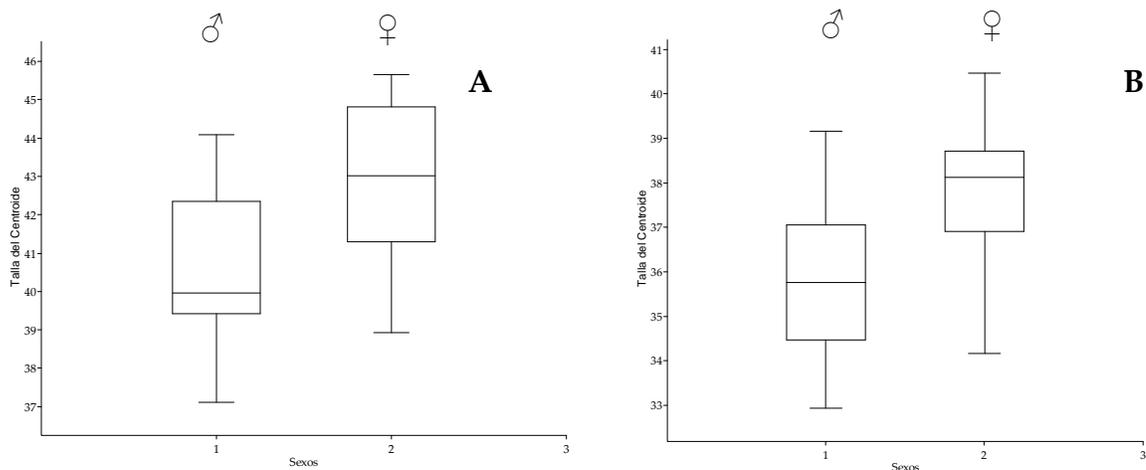


Figura 49. Promedio y desviación de la talla del centroide de machos (1) y hembras (2) de *Strombus gigas*. En lado ventral (a) y lateral (b).

#### b. Dimorfismo sexual de forma:

##### *Componente lineal*

El análisis del componente uniforme resultó ser no significativo tanto para la cara ventral como lateral. Estos resultados fueron los mismos tanto

para estudios hechos con los dos sexos en conjunto, como los hechos sobre hembras y machos por separado.

### *Componente no lineal*

#### - Análisis de deformaciones parciales

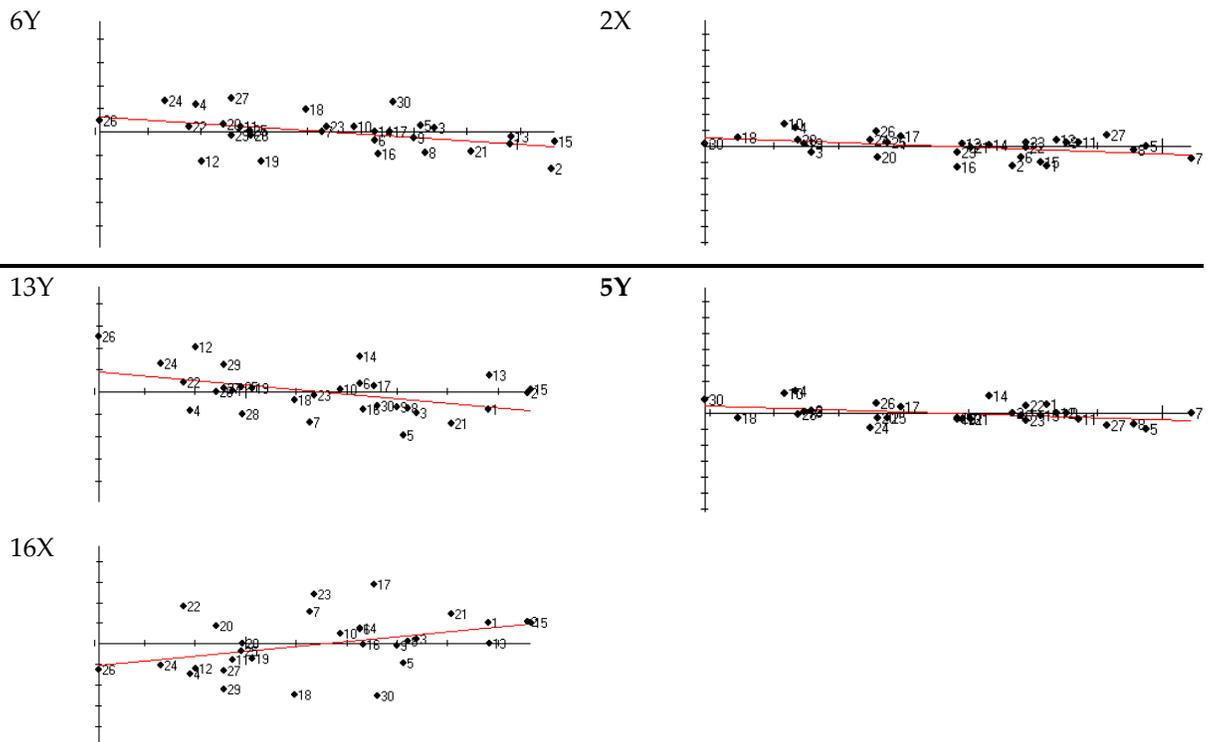


Figura 50. Regresión de la talla del centroide contra algunos de las deformaciones parciales significativas de *Strombus gigas*. Gráficas de regresión a la izquierda incluyen variables de la cara ventral, las de la derecha las variables de la cara lateral.

El estudio de la alometría (Fig. 50) encontró diferencias significativas en vectores relacionados con cambios locales, asociados con la hendidura stromboida, el sífon o al desarrollo de la cresta del labio (DP 13 y 16 de la cara ventral; DP 5 de la cara lateral) y globales, relacionados con las proporciones de la vuelta del cuerpo (DP 6 de la cara ventral; DP 2 de la cara lateral). A

nivel general *S. gigas*, cambia la forma del labio a medida que aumenta de talla, incluyendo el desarrollo de la cresta, la hendidura stromboida y el sifón (Fig. 51 - cara ventral), resultado es similar al obtenido para *Strombus costatus*. En la cara lateral, cambia la forma y la proporción del sifón a lo largo de la alometría, por otro lado se observan cambios en la cresta del labio (Fig. 52).

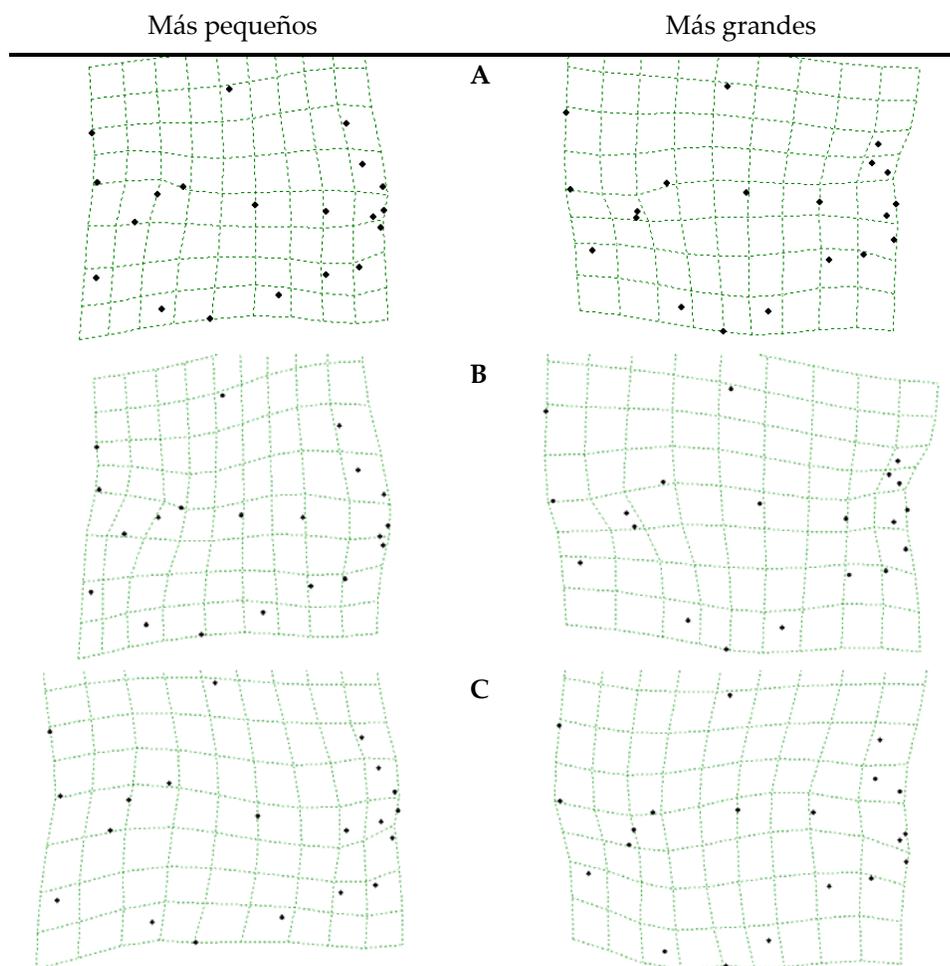


Figura 51. Cambios alométricos en la cara ventral de *Strombus gigas*. Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos.

La configuración consenso comparada con la energía de deformación mostró la existencia de cambios, apoyando lo observado con las regresiones anteriormente descritas (Tabla XXIV). Las deformaciones parciales significativas de un análisis hecho para la cara ventral y con los organismos de ambos sexos en conjunto, fueron la 6, 13 y 16. Wilks' Lambda = 0,739;  $p = 0,006$ ; el 69,5% de las 1000 permutaciones resultaron ser iguales o mayores a lo observado. Las deformaciones significativas en la cara lateral fueron la 2 y 5. Wilks' Lambda = 0,5372;  $p = 0,034$ ; el 70,15% de las 1000 permutaciones resultaron ser iguales o mayores a lo observado.

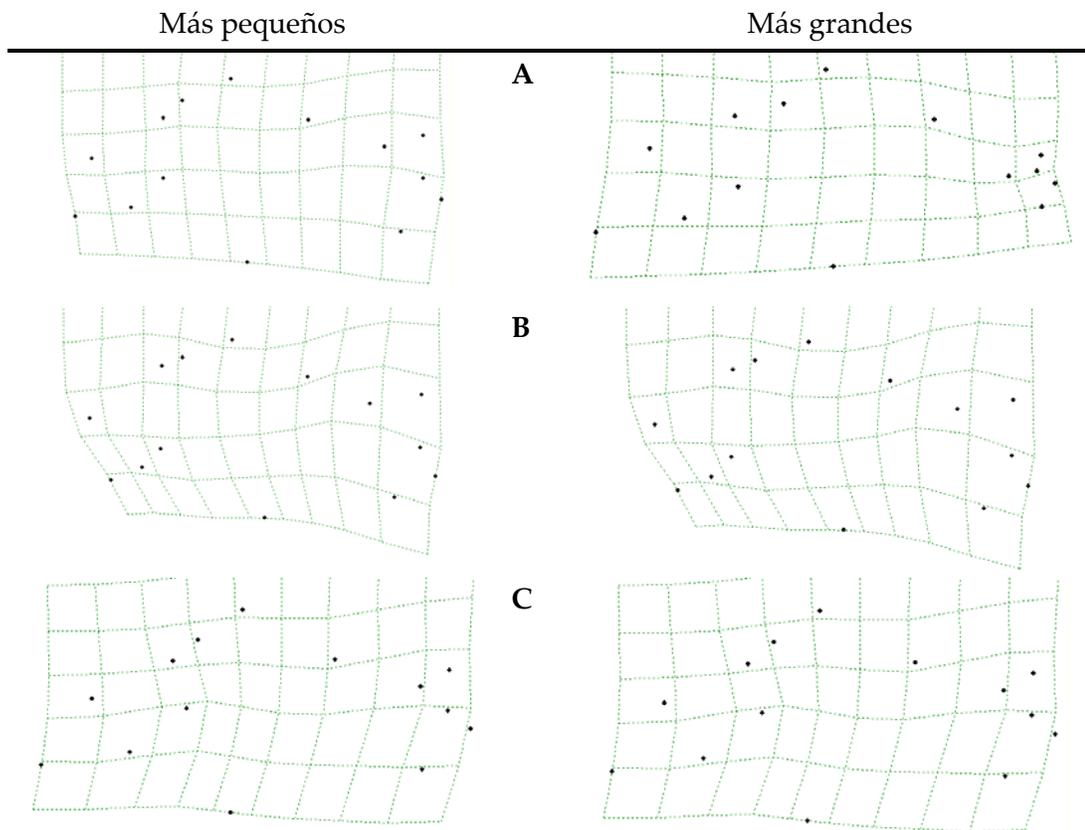


Figura 52. Cambios alométricos en la cara lateral de *Strombus gigas*. Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos.

Tabla XXIV. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral de *Strombus gigas*.

Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$p$
Cara ventral				
6	NS	NS	0,1912	0,01569
13	NS	NS	0,2049	0,01202
16	0,1535	0,03224	NS	NS
Cara lateral				
2	0,1689	0,02405	NS	NS
5	NS	NS	0,1789	0,01988

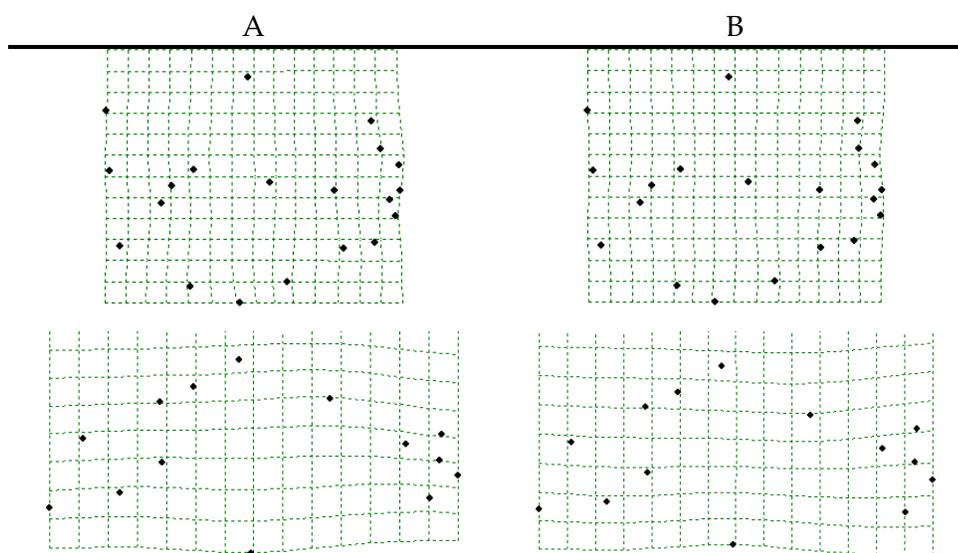


Figura 53. Variación de las deformaciones parciales en *Strombus gigas*. Componente 13Y (significativo para la cara ventral) y 5Y (significativo para la cara lateral). A. valores negativos. B. valores positivos.

Estas deformaciones describen por un lado variaciones en la hendidura stromboida en asociación con el sifón (13Y de la cara ventral y 5Y de la cara lateral) (Fig. 53). Esta variación parece ser importante en las tres especies de *Strombus*, a pesar de que la muestra no permite hacer comparación debido a

que el factor filogenético no puede ser sustraído. La cresta del labio fue también importante a la hora de estudiar el componente no uniforme de *S. gigas* (16X de la cara ventral y 2X de la cara lateral). Este componente X de la deformación 2 (cara lateral) caracteriza la forma de la vuelta del cuerpo junto con el componente Y de la deformación 6 (cara ventral) (Fig. 54).

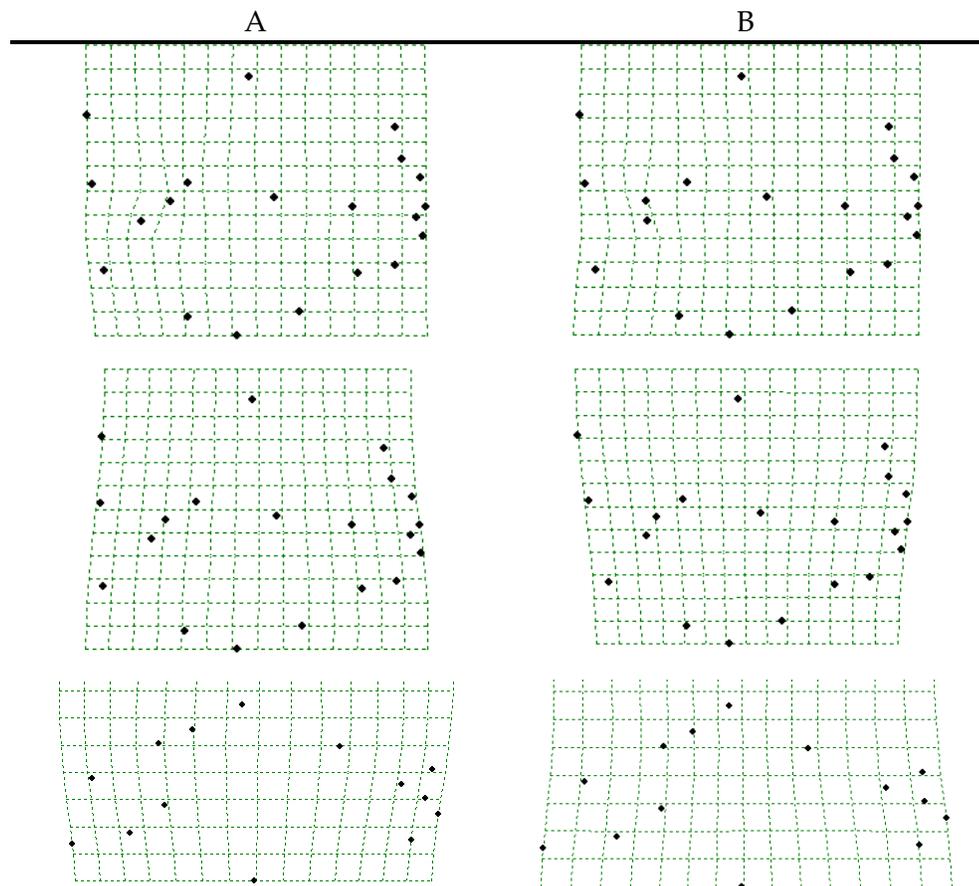


Figura 54. Variación de las deformaciones parciales en *Strombus gigas*. Componente 2X, 16X (significativo para la cara ventral) y 2X (significativo para la cara lateral). A. valores negativos. B. valores positivos.

Un análisis de deformaciones parciales hecho sólo con hembras (Tabla XXV), indica que hay dos ejes de cambio: 1. cambios en el patrón de forma del

labio. El componente 2X caracteriza la proporción del labio respecto a la espira y vuelta de la concha. Las deformaciones 4 y 6 describen cambios en la inclinación del labio con relación al eje de espiralización y finalmente 16X indica variaciones en la cresta. 2. variaciones de forma de la vuelta del cuerpo, como muestran los componentes 12Y de la cara ventral y las deformaciones 2 y 5 de la lateral (Fig. 55).

Tabla XXV. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en las hembras de *Strombus gigas*.

Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$p$
<b>Cara ventral</b>				
2	0,5084	0,00285	NS	NS
12	0,3397	0,0226	NS	NS
16	0,3780	0,01472	NS	NS
<b>Cara lateral</b>				
2	0,2661	0,0490	NS	NS
4	NS	NS	0,3387	0,02285
5	0,6646	0,00021	0,4857	0,00389
6	NS	NS	0,447	0,00643

Tabla XXVI. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en los machos de *Strombus gigas*.

Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$P$
<b>Cara ventral</b>				
5	0,2964	0,03588	NS	NS
14	0,3057	0,03256	NS	NS
13	NS	NS	0,6400	0,00034
<b>Cara lateral</b>				
9	NS	NS	0,2832	0,04115

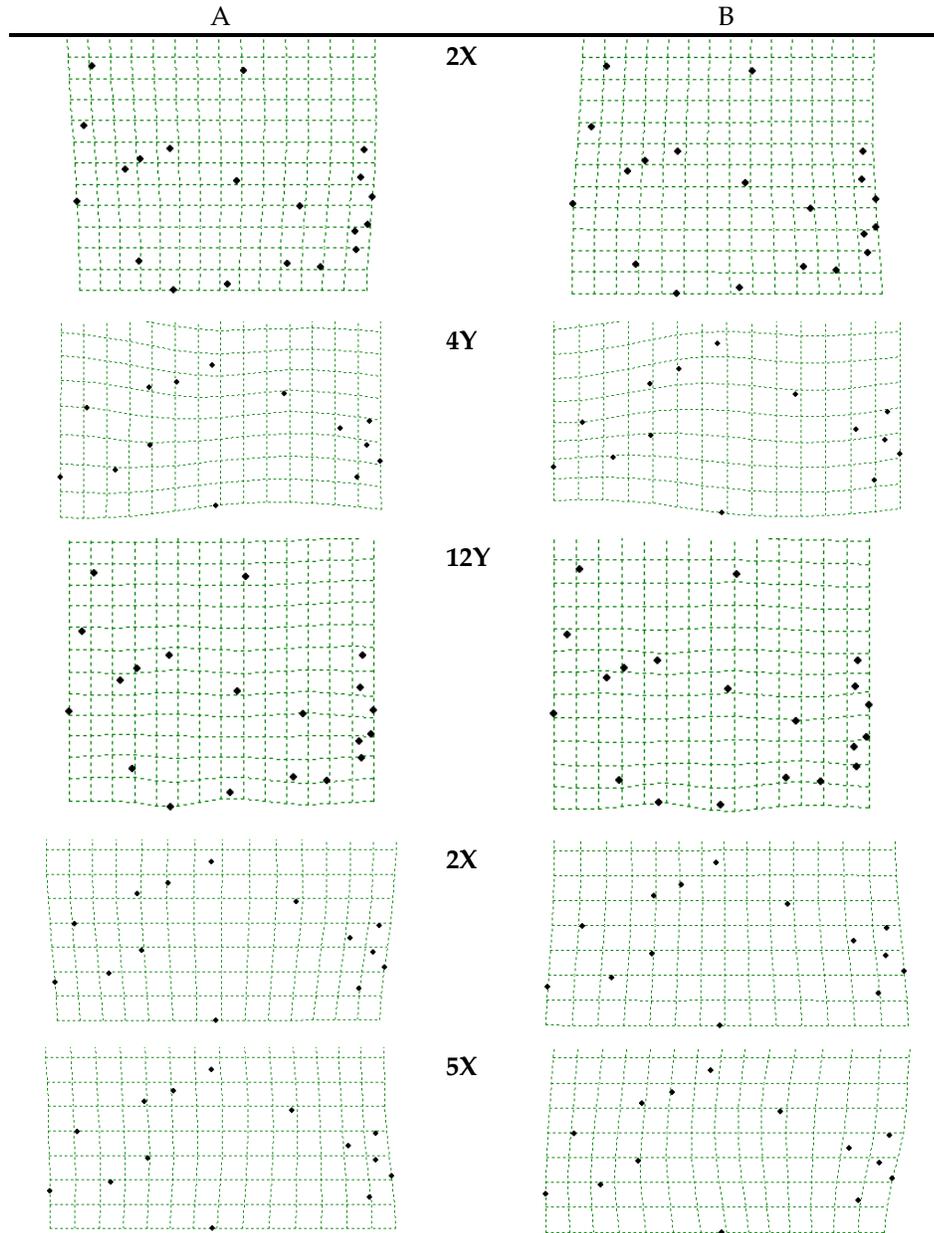


Figura 55. Variación de las deformaciones parciales significativas sólo para hembras de *Strombus gigas*. A. valores negativos. B. valores positivos.

El mismo análisis, hecho con machos (Tabla XXVI), indica que aunado a la contribución de la deformación 13 en la descripción de cambios relacionados con la hendidura stromboida, también contribuyen las

deformaciones 14 (cara ventral) y 9 (cara lateral). Por otro lado, contribuye la deformación 5, la cual indica patrones de cambio en el labio en la cara ventral (Fig. 56).

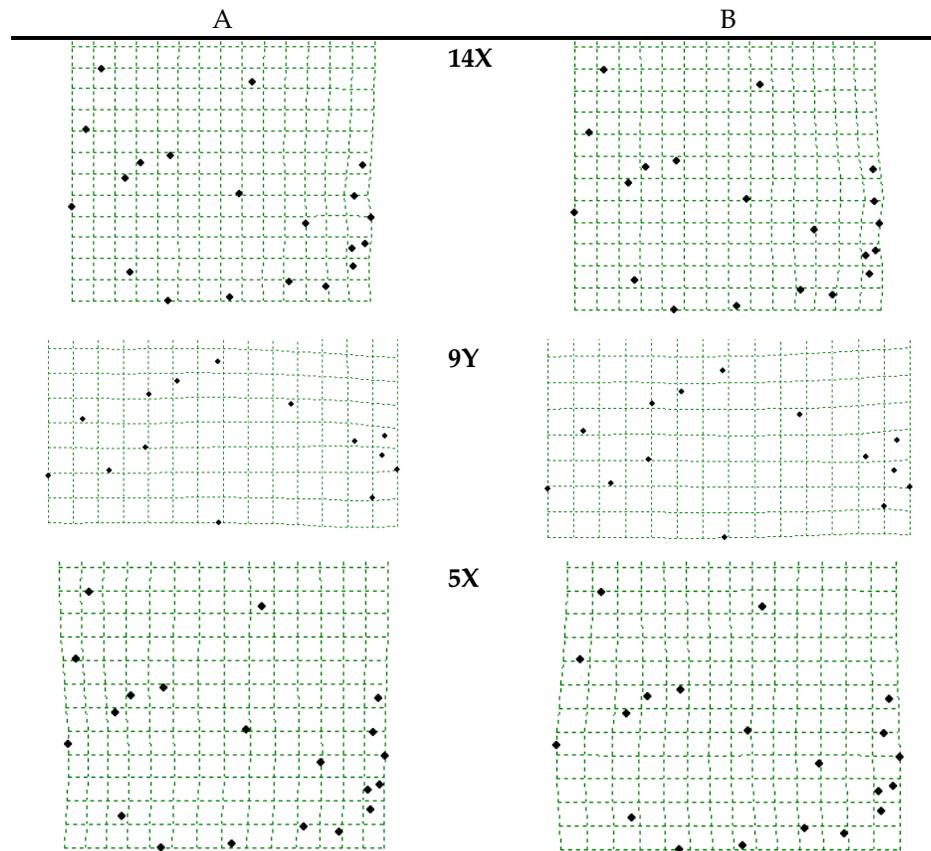


Figura 56. Variación de las deformaciones parciales sólo significativas para machos de *Strombus gigas*. A. valores negativos. B. valores positivos.

#### - Análisis de deformaciones relativas

Cambios globales ( $\alpha = 1$ ): El 96,54% de la varianza total se explica con las primeras 8 deformaciones relativas (DR) resultantes del análisis hecho para la cara ventral (Tabla XXVII). De ellos, la deformación 1 representa el 42,95% y la deformación 2 el 30,52%. De las 24 DR resultantes del análisis

hecho para la cara lateral, el 96,47% de la varianza total es explicada con los 5 primeros (Tabla XXVII); el 69,54% de esta, corresponde a la deformación 1 y 11,64% a la deformación 2. La representación gráfica de estos dos componentes para la cara ventral, se muestra en la Figura 57 y en la Figura 58 para la cara lateral. La distancia entre los centroides para las configuraciones de machos y hembras son estadísticamente significativas ( $p = 0,205$ ).

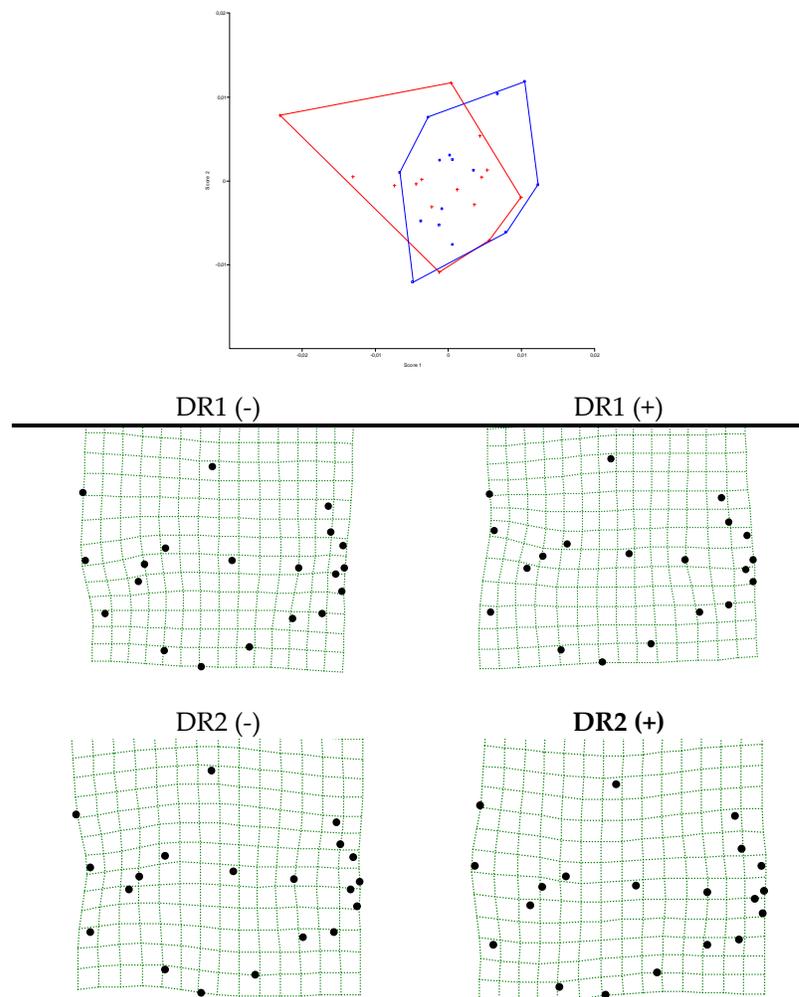


Figura 57. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara ventral de *Strombus gigas*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D.

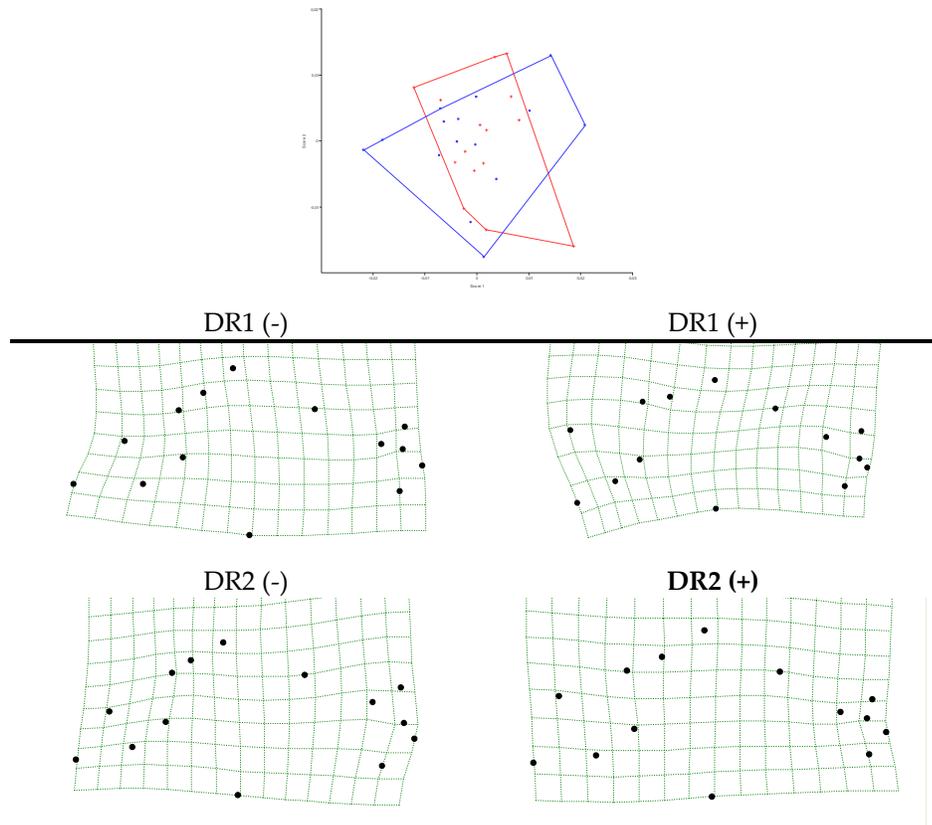


Figura 58. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara lateral de *Strombus gigas*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D.

Cambios locales ( $\alpha = -1$ ): Del análisis de deformaciones relativas para la cara ventral, se alcanza acumular el 95,31% del total de la varianza con el aporte de 15 DR (Tabla XXVIII). De ellas, la deformación 1 representa el 19,11%, mientras la deformación 2 el 14,70% (Fig. 59A). En el caso de las configuraciones laterales, las primeras 11 DR explican el 95,36% de la varianza total (Tabla XXVIII); el 27,33% de esta, corresponde a la deformación 1 y 15,8% a la deformación 2. La representación gráfica de estos dos componentes se muestra en la Figura 59B. La distancia entre los centroides

para las configuraciones de machos y hembras son estadísticamente significativas ( $p = 0,51$ ).

Tabla XXVII. Deformaciones relativas a escala global ( $\alpha = 1$ ) obtenidas para *Strombus gigas*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
Cara ventral			
1	0,11572	42,95%	42,95%
2	0,09754	30,52%	73,47%
3	0,05358	9,21%	82,68%
4	0,03678	4,34%	87,02%
5	0,03065	3,01%	90,03%
6	0,02988	2,86%	92,90%
7	0,02444	1,92%	94,81%
8	0,02321	1,73%	96,54%
Cara lateral			
1	0,18817	69,54%	69,54%
2	0,07699	11,64%	81,18%
3	0,05918	6,88%	88,05%
4	0,05639	6,25%	94,30%
5	0,03328	2,17%	96,47%

Sin ponderación ( $\alpha = 0$ ): 14 de las 29 DR resultantes del análisis hecho para la cara ventral, explican el 96,01% de la varianza total (Tabla XXIX). Las primeras dos deformaciones representan el 21,53% y 16,30%, respectivamente (Fig. 60A). De los 24 DR resultantes del análisis de deformaciones relativas hecho para la cara lateral, el 95,96% de la varianza total es explicada con los 11 primeros (Tabla XXIX); el 42,72% de esta, corresponde a la deformación 1 y 15,67% a la deformación 2 (Fig. 60B). La distancia entre centroides para las configuraciones de machos y hembras no son estadísticamente significativas ( $p = 0,030$ ).

Cara ventral de la concha

Cara lateral de la concha

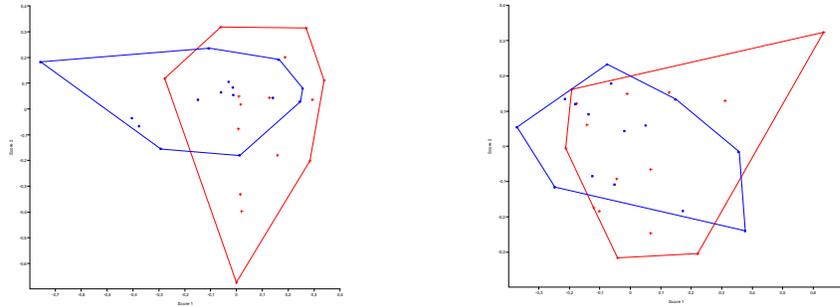


Figura 59. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = -1$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de *Strombus gigas*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos.

Cara ventral de la concha

Cara lateral de la concha

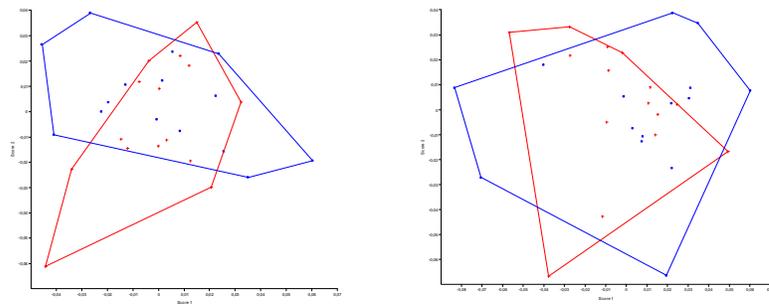


Figura 60. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 0$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de *Strombus gigas*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos.

Tabla XXVIII. Deformaciones relativas a escala local ( $\alpha = -1$ ) obtenidas para *Strombus gigas*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
<b>Cara ventral</b>			
1	0,91742	19,11%	19,11%
2	0,80465	14,70%	33,81%
3	0,71449	11,59%	45,40%
4	0,68116	10,53%	55,94%
5	0,59629	8,07%	64,01%
6	0,52701	6,31%	70,32%
7	0,47280	5,08%	75,39%
8	0,42284	4,06%	79,45%
9	0,41133	3,84%	83,29%
10	0,35756	2,90%	86,20%
11	0,33563	2,56%	88,75%
12	0,29905	2,03%	90,78%
13	0,28973	1,91%	92,69%
14	0,24814	1,40%	94,09%
15	0,23202	1,22%	95,31%
<b>Cara lateral</b>			
1	0,84106	27,33%	27,33%
2	0,63947	15,80%	43,13%
3	0,56608	12,38%	55,51%
4	0,49333	9,40%	64,92%
5	0,46317	8,29%	73,21%
6	0,39425	6,01%	79,21%
7	0,38363	5,69%	84,90%
8	0,30254	3,54%	88,44%
9	0,25200	2,45%	90,89%
10	0,24637	2,35%	93,24%
11	0,23434	2,12%	95,36%

Tabla XXIX. Deformaciones relativas sin ponderar ( $\alpha = 0$ ) obtenidas para la cara ventral de *Strombus gigas*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
<b>Cara ventral</b>			
1	0,15534	21,53%	21,53%
2	0,13519	16,30%	37,83%
3	0,12561	14,07%	51,91%
4	0,09002	7,23%	59,13%
5	0,08592	6,59%	65,72%
6	0,08281	6,12%	71,84%
7	0,06982	4,35%	76,19%
8	0,06310	3,55%	79,74%
9	0,06140	3,36%	83,10%
10	0,05984	3,19%	86,30%
11	0,05460	2,66%	88,96%
12	0,04682	1,96%	90,91%
13	0,04396	1,72%	92,64%
14	0,03652	1,19%	93,82%
15	0,03616	1,17%	94,99%
16	0,03384	1,02%	96,01%
<b>Cara lateral</b>			
1	0,23921	42,72%	42,72%
2	0,14487	15,67%	58,39%
3	0,12000	10,75%	69,15%
4	0,10205	7,78%	76,92%
5	0,08264	5,10%	82,02%
6	0,07107	3,77%	85,79%
7	0,06079	2,76%	88,55%
8	0,05721	2,44%	90,99%
9	0,05385	2,17%	93,16%
10	0,04676	1,63%	94,79%
11	0,03955	1,17%	95,96%

**- Análisis de covarianza entre los sexos**

El análisis 2B-PLS de la forma de machos y hembras reveló la existencia de 14 variables latentes que explican la covarianza de la forma para el valor de alfa 1, con el cual se encontraron los mayores porcentajes.

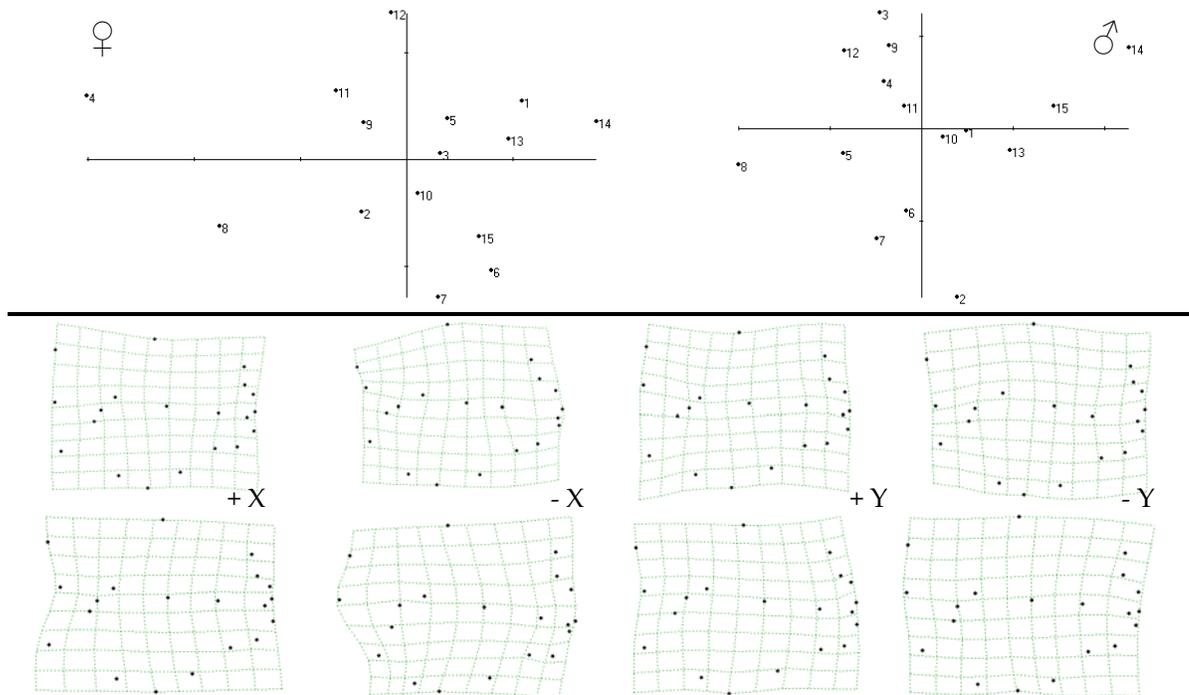


Figura 61. Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara ventral de *Strombus gigas*. TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos.

Las primeras dos dimensiones, explican el 81,58% de la covarianza cuadrada perteneciente al componente no uniforme entre los grupos de estudio (64,16% y 17,42%, respectivamente). Los machos y las hembras estuvieron correlacionados de acuerdo a un  $r = 0,6283$  en la primera dimensión y  $r = 0,6501$  en la segunda, para la cara ventral. El correspondiente análisis llevado a cabo con los datos laterales revela que las dos primeras variables latentes explican el 78,10% de la covarianza total (49,46% y 28,64%

respectivamente) y la correlación entre los sexos fue de  $r = 0,6996$  en la primera dimensión y  $r = 0,3498$  en la segunda. En este caso, los mayores porcentajes también fueron obtenidos usando un  $\alpha = 1$ .

Dado que la técnica de ordenación, expresa la covariación de los dos grupos de forma ordenada en dimensiones, las Figuras 61 y 62 muestran gráficamente el primer par de variables latentes entre la forma de machos y hembras para cada uno de los lados en estudio. Como los dos primeros pares de vectores no están altamente correlacionados, las ordenaciones entre machos y hembras, se esperan no sean muy similares. Confirmadas por una prueba de permutaciones usando una prueba de 999 permutaciones aleatorias;  $p = 0,010$  (para el ventral) y  $0,67$  (para el lateral).

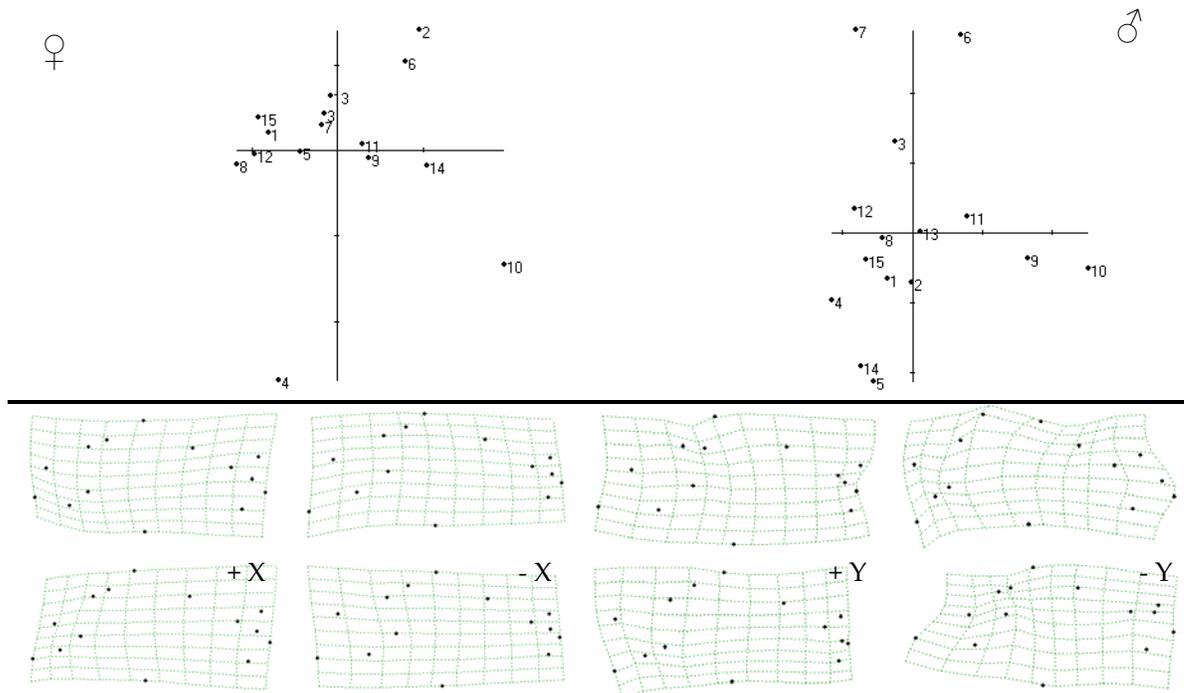


Figura 62. Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara lateral de *Strombus gigas*. TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos.

## Familia Muricidae

Se empleó la misma distribución de los hitos en las conchas de Murícidos (*Phyllonotus* y *Chicoreus*) para el presente estudio. Las Tabla XXX y XXXI indican la localización y tipo de los hitos empleados. En la Figura 63 se presenta la configuración consenso con sus respectivas desviaciones relativas a la posición de hitos para estos taxa. Se evaluaron las diferencias entre la distancias Procrustes y Euclídeas, resultando ser tan pequeñas que pudiera efectuarse la proyección al plano tangente y así aplicar la metodología TPS.

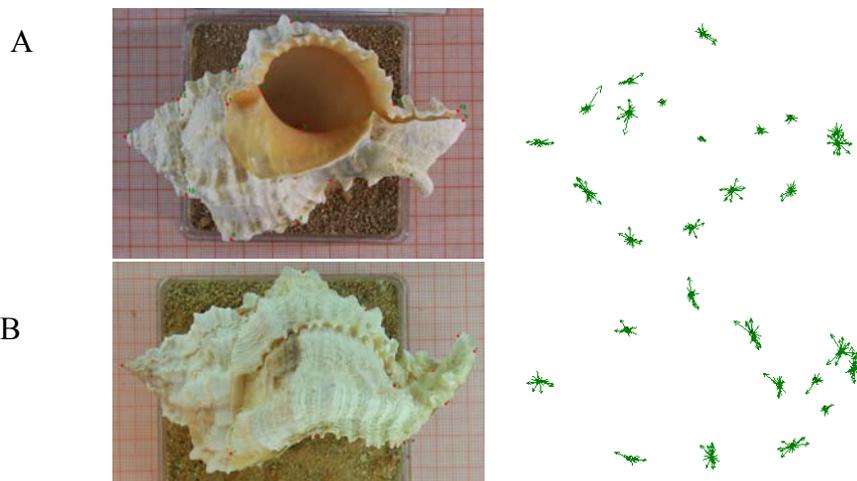


Figura 63. Localización de hitos y configuración consenso de la cara ventral (A) y lateral (B) de *Phyllonotus margaritensis*. La dispersión de los datos se muestra en forma de vectores.

### 4. *Phyllonotus margaritensis* ( $n = \text{♀ } 25; \text{♂ } 25$ )

#### a. Dimorfismo sexual de tallas:

El análisis de medias (*t-student*) basado en la talla del centroide, tanto de la cara ventral ( $t = -3,085; p < 0,004; \text{permutación } (1000) = 0$ ) como lateral ( $t = -2,9206; p < 0,006; \text{permutación } (1000) = 0,002$ ), indica que hay diferencias significativas entre la talla de los machos y hembras de *P. margaritensis*,

siendo las hembras de mayor talla que los machos, tal como se predijo en el análisis de distancias (Fig. 64).

Tabla XXX. Localización de los hitos empleados en la cara ventral para especies de la familia Muricidae en el presente estudio, con la finalidad de ser usados en la sobreposición de TPS.

Nº	Descripción	Tipo
1	Unión del canal sifonal posterior (anal) con la vuelta del cuerpo	I
2	Escotadura Interna del sifón anal, punto de inflexión donde inicia la abertura de la concha	I
3	Punto correspondiente a distancia intermedia del labio interno	III
4	Cambio de curvatura, inicio del canal sifonal anterior	II
5	Extremo izquierdo del canal sifonal anterior	I
6	Curvatura máxima del complejo fasciolar	II
7	Cambio de curvatura entre el inicio de la base y la fasciola	II
8	Máxima curvatura de la vuelta del cuerpo – fin de la base	II
9	Hombro	II
10	Sutura principal izquierda	I
11	Ápice	I
12	Sutura secundaria derecha	II
13	Sutura principal derecha	I
14	Máxima curvatura del labio exterior	III
15	Cambio de curvatura, fin del labio exterior	II
16	Extremo derecho del canal sifonal anterior	I

Tabla XXXI. Localización de los hitos empleados en la cara lateral para especies de la familia Muricidae en el presente estudio, con la finalidad de ser usados en la sobreposición de TPS.

Nº	Descripción	Tipo
1	Ápice	I
2	Sutura principal	I
3	Hombro	II
4	Punto correspondiente a la distancia intermedia de la vuelta del cuerpo	III
5	Inicio del área sifonal anterior	II
6	Punto correspondiente a la distancia intermedia del canal sifonal anterior dorsalmente	III
7	Extremo dorsal del canal sifonal anterior	I
8	Extremo ventral del canal sifonal anterior	I
9	Punto correspondiente a la distancia intermedia del canal sifonal anterior centralmente	III
10	Inicio de la abertura de la concha	II
11	Punto correspondiente a la distancia intermedia del labio externo	III
12	Unión del canal sifonal posterior con la espira	I

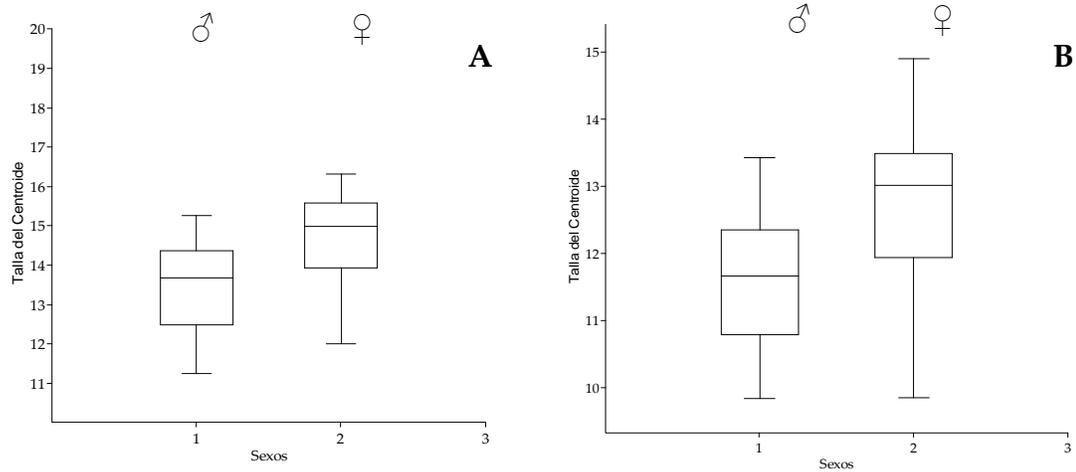


Figura 64. Promedio y desviación de la talla del centroide de machos (1) y hembras (2) de *Phyllonotus margaritensis*. En lado ventral (a) y lateral (b).

**b. Dimorfismo sexual de forma:**

*Componente lineal*

El estudio del componente uniforme tanto en la cara ventral y la cara lateral no resultó ser estadísticamente significativa, excepto en la cara lateral de las hembras en cuyo caso fue significativo el componente Uni Y ( $r^2 = 0,4196$ ;  $p = 0,0049$ ) que refiere a la inclinación diagonal de la vuelta del cuerpo (Fig. 65).

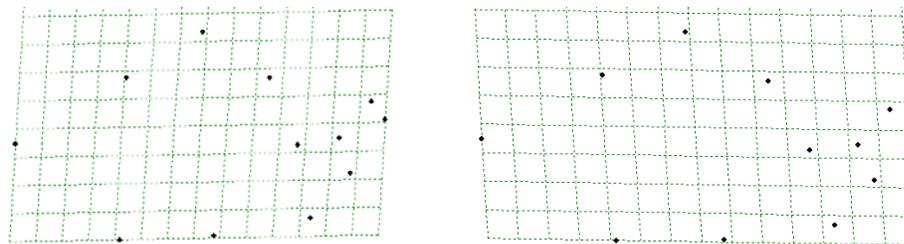


Figura 65. Representación del componente uniforme en las configuraciones de ambos sexos de *Phyllonotus margaritensis*. Uni Y. A la izquierda valores positivos. A la derecha valores negativos.

### *Componente no lineal*

#### **- Análisis de deformaciones parciales**

El estudio de la alometría prueba la correlación de la talla del centroide con las variables de forma (Fig. 66). El análisis de la relación de las deformaciones parciales contra la talla del centroide mostró diferencias significativas para los vectores relacionados con cambio globales, como por ejemplo, relacionados con las proporciones de la vuelta del cuerpo (DP 4 del ventral y 5 del lateral). La comparación del consenso y las energías de deformación obtenidas de cada configuración reveló la existencia de cambios, apoyando lo observado con las regresiones de las deformaciones parciales y la talla del centroide. Un análisis realizado en la cara ventral empleando individuos hembras y machos, indica que los cambios de forma en la muestra están principalmente descritos por las deformaciones 4 y 10 (Tabla XXXII).

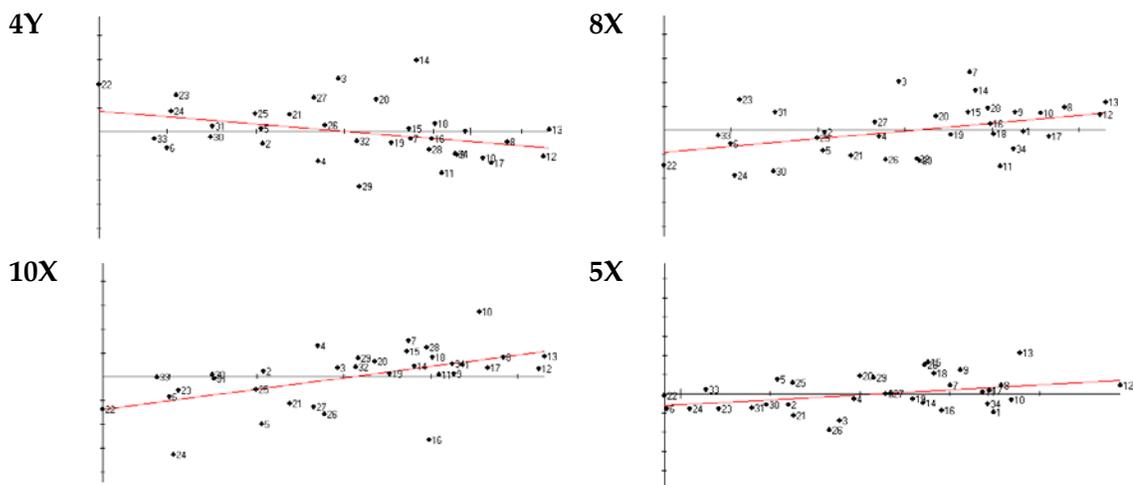


Figura 66. Regresión de la talla del centroide contra algunos de las deformaciones parciales significativas de *Phyllonotus margaritensis*. Las deformaciones 4, 8 y 10 son variables de la cara ventral. La deformación 5 es una variable de la cara lateral.

Tabla XXXII. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral de *Phyllonotus margaritensis*.

Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$p$
<b>Cara ventral</b>				
4	NS	NS	0,1312	0,0353
8		0,0196	NS	NS
10	0,284	0,0012	NS	NS
<b>Cara lateral</b>				
5	0,1352	0,0324	NS	NS

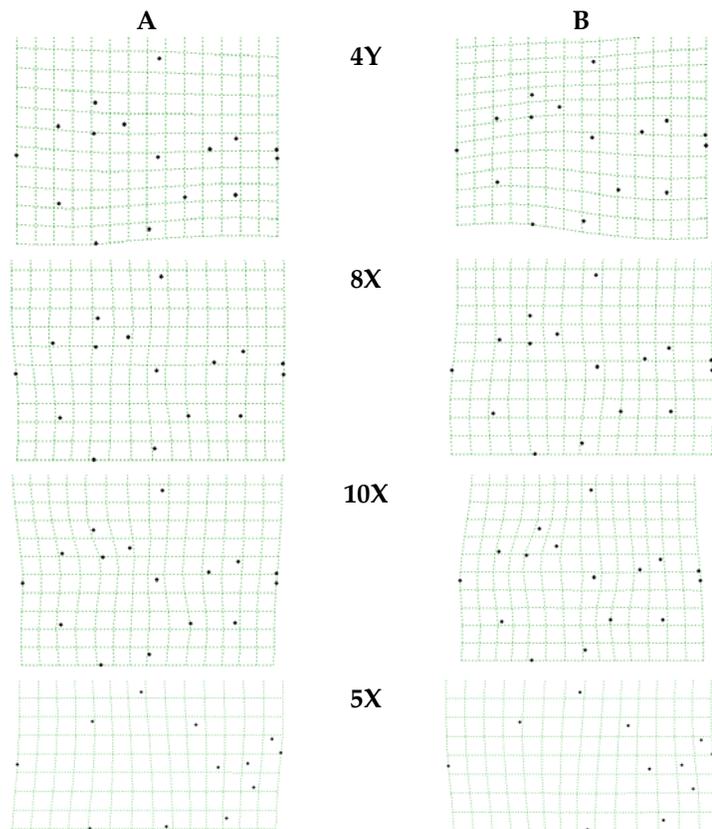


Figura 67. Variación de las deformaciones parciales en *Phyllonotus margaritensis*. Componente 4Y, 8X, 10X (significativos para la cara ventral) y 5X (significativo para la cara lateral). A. valores positivos. B. valores negativos.

La prueba de permutaciones (43,60%, respectivamente) de los datos obtenidos para las regresiones indica que el nivel de significación en estos resultados no es muy alto. En la cara lateral el único componente significativo

fue el 5X (Wilks' Lambda = 0,3356;  $p = 0,3256$ , la prueba de permutaciones = 31%). Los extremos de variaciones en estos componentes se grafican en la Figura 68. El cambio alométrico de la concha en *P. margaritensis* está asociado al tamaño de abertura y en la forma de la vuelta del cuerpo en las configuraciones ventrales (Fig. 68), mientras que diferencias en el desarrollo del sifón anterior se evidencian en las configuraciones laterales (Fig. 69).

Un análisis de deformaciones parciales hecho sólo con hembras (Tabla XXXIII), indica que en la cara ventral la vuelta del cuerpo está representada por dos de las tres deformaciones significativas (2X y 10Y) y por otra parte son importantes los cambios en el labio y la espira (9X). En la cara lateral, fue significativo el componente 9Y el cual describe cambios alométricos en la forma del sifón (Fig. 70).

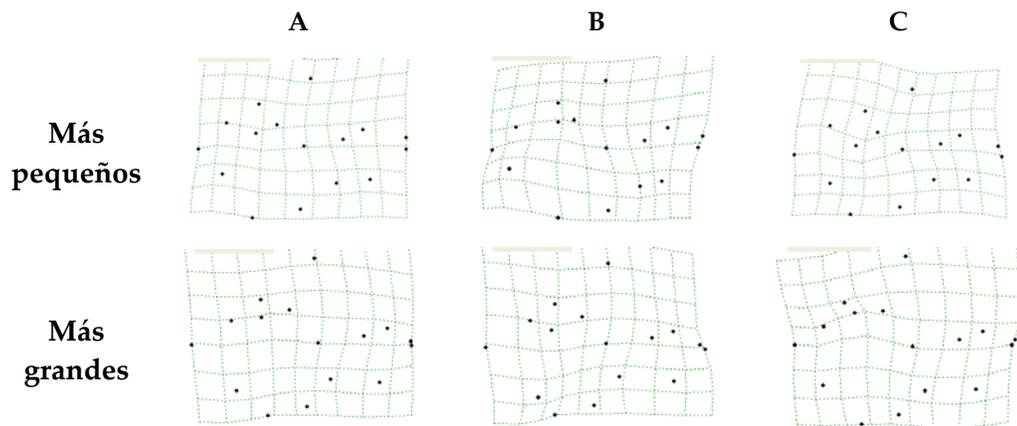


Figura 68. Cambios alométricos en la cara ventral de *Phyllonotus margaritensis*. Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos.

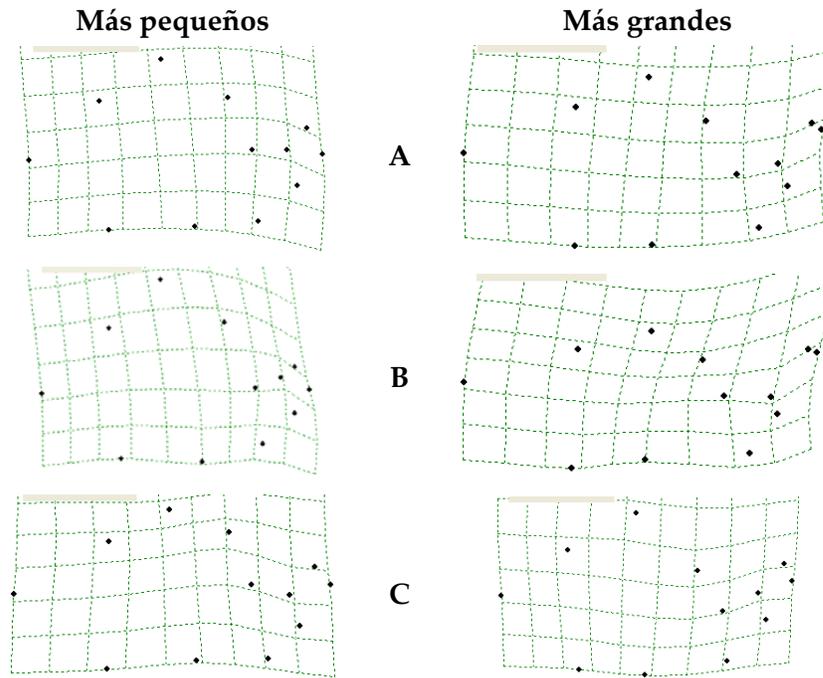


Figura 69. Cambios alométricos en la cara lateral de *Phyllonotus margaritensis*. Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos.

Tabla XXXIII. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en las hembras de *Phyllonotus margaritensis*.

Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$P$
<b>Cara ventral</b>				
2	0,339	0,0142	NS	NS
9	0,3152	0,019	NS	NS
10	NS	NS	0,2553	0,0386
<b>Cara lateral</b>				
9	NS	NS	0,2618	0,0358

El mismo análisis, hecho sólo con machos (Tabla XXXIV), indica que sólo en la cara ventral existen variables significativas y ninguna de ellas coincidió con las variables obtenidas para las hembras. Las deformaciones

significativos apuntan a cambios globales como diferencias en la abertura (2Y), en el sifón (3Y), la vuelta del cuerpo (4Y) y la espira (10X) (Fig. 71).

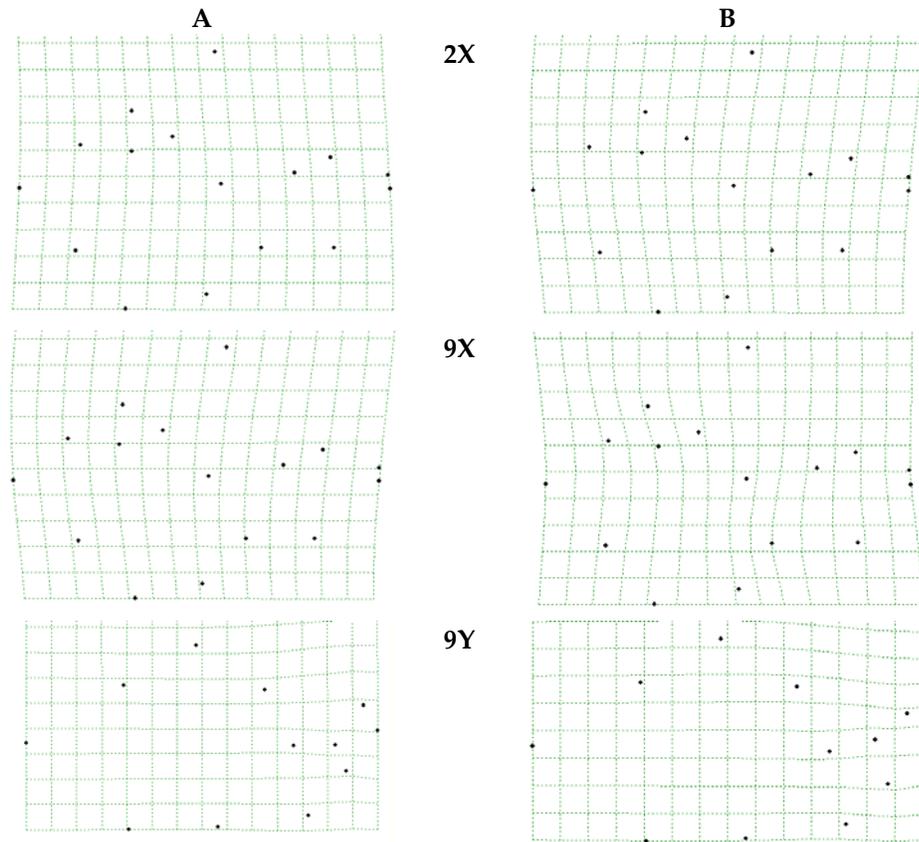


Figura 70. Variación de las deformaciones parciales significativas sólo para hembras de *Phyllonotus margaritensis*. A. valores negativos. B. valores positivos.

Tabla XXXIV. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en los machos de *Phyllonotus margaritensis*.

Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$p$
<b>Cara ventral</b>				
2	NS	NS	0,246	0,0432
3	NS	NS	0,2633	0,0352
4	NS	NS	0,2583	0,0372
10	0,319	0,0182	NS	NS

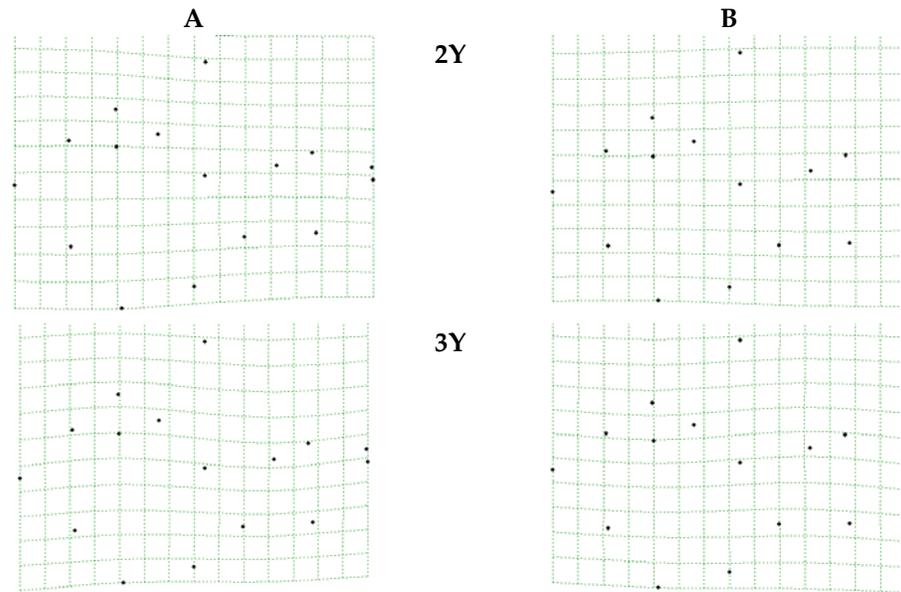


Figura 71. Variación de las deformaciones parciales significativas sólo para machos de *Phyllonotus margaritensis*. A. valores negativos. B. valores positivos.

#### - Análisis de deformaciones relativas

Cambios globales ( $\alpha = 1$ ): El 95,19% de la varianza total se explica con las primeras 7 deformaciones relativas (DP) resultantes del análisis hecho para la cara ventral (Tabla XXXV). De ellas, la deformación 1 representa el 35,38% y la deformación 2 el 27,90%. De los 20 DR resultantes para la cara lateral, el 96,64% de la varianza total es explicada con los 6 primeros (Tabla XXXV); el 43,73% de esta, corresponde a la deformación 1 y 23,71% a la deformación 2. La representación gráfica de estos dos componentes para la cara ventral, se muestra en la Figura 72 y en la Figura 73 para la cara lateral. La distancia entre los centroides para las configuraciones de machos y hembras son estadísticamente significativas ( $p = 0,437$ ).

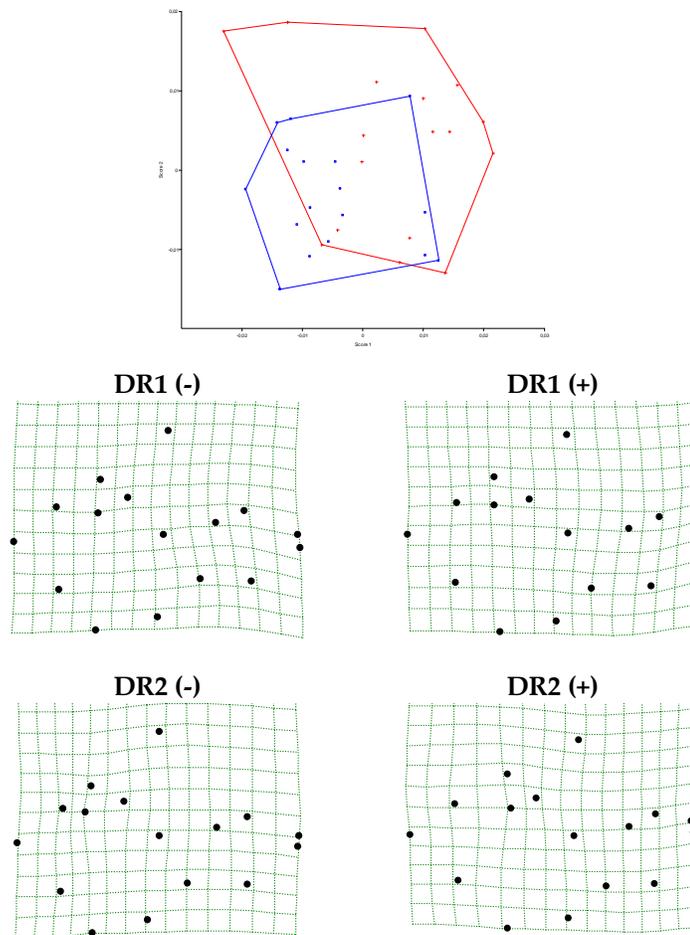


Figura 72. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara ventral de *Phyllonotus margaritensis*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D.

Cambios locales ( $\alpha = -1$ ): Del análisis de deformaciones relativas para la cara ventral, se alcanza acumular el 95,43% del total de la varianza con el aporte de 12 DR (Tabla XXXVI). De ellas, la deformación 1 representa el 25,05%, mientras la deformación 2 el 15,55% (Fig. 74A). En el caso de las configuraciones laterales, los primeros 11 RW explican el 95,53% de la varianza total (Tabla XXXVI); el 20,75% de esta, corresponde a la deformación

1 y 17,89% a la deformación 2. La representación gráfica de estos dos componentes se muestra en la Figura 74B. La distancia entre los centroides para las configuraciones de machos y hembras son estadísticamente significativas ( $p = 0,109$ ).

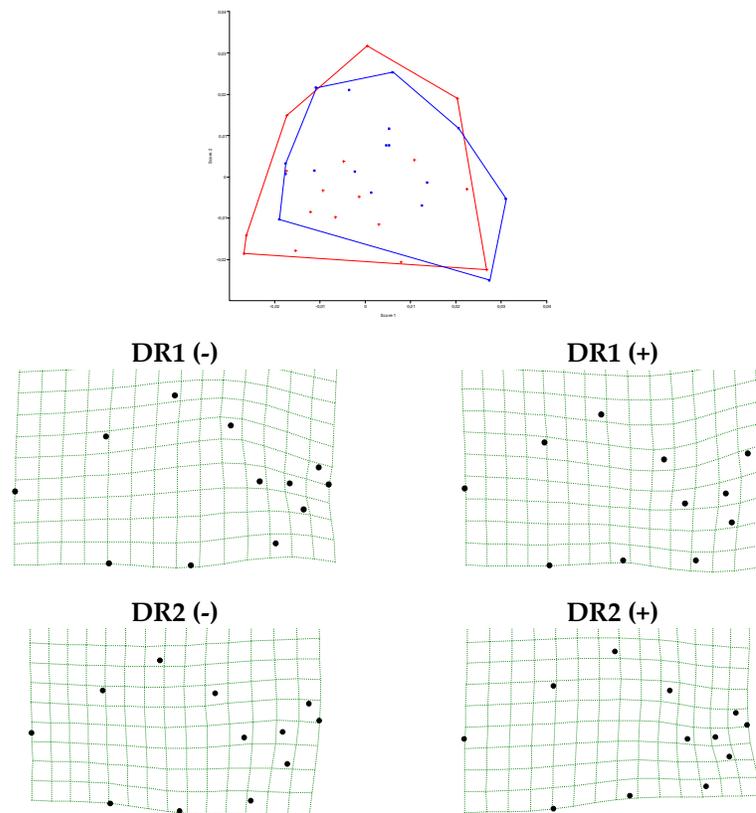


Figura 73. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara lateral de *Phyllonotus margaritensis*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D.

Sin ponderación ( $\alpha = 0$ ): 13 de los 28 DR resultantes del análisis de deformaciones relativas hecho para la cara ventral, explican el 95,24% de la varianza total (Tabla XXXVII). Las primeras dos representan el 20,08% y 14,89%, respectivamente (Fig. 75A). De los 20 DR encontradas para la cara

lateral, el 96,28% de la varianza total es explicada con los 11 primeros (Tabla XXXVII); el 32,55% de esta, corresponde a la deformación 1 y 19,65% a la deformación 2 (Fig. 75B). La distancia entre los centroides para las configuraciones de machos y hembras son estadísticamente significativas ( $p = 0,082$ ).

Tabla XXXV. Deformaciones relativas a escala global ( $\alpha = 1$ ) obtenidas para *Phyllonotus margaritensis*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
<b>Cara ventral</b>			
1	0,12343	35,38%	35,38%
2	0,10962	27,90%	63,28%
3	0,08157	15,45%	78,73%
4	0,05829	7,89%	86,61%
5	0,04361	4,42%	91,03%
6	0,03416	2,71%	93,74%
7	0,02494	1,44%	95,19%
<b>Cara lateral</b>			
1	0,17681	43,73%	43,73%
2	0,13019	23,71%	67,44%
3	0,11215	17,59%	85,04%
4	0,07149	7,15%	92,19%
5	0,04174	2,44%	94,62%
6	0,03800	2,02%	96,64%

**Cara ventral de la concha**

**Cara lateral de la concha**

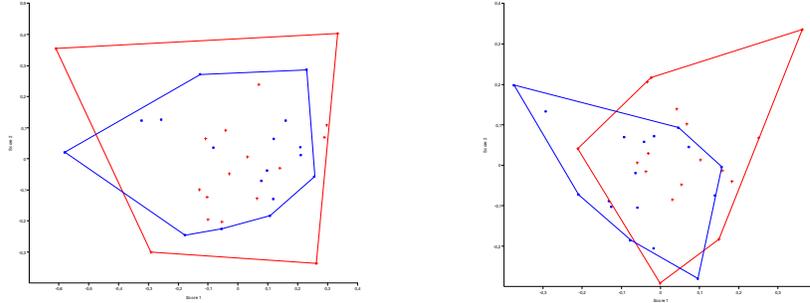
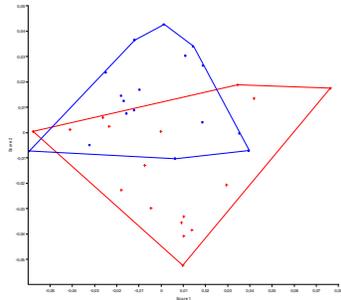


Figura 74. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = -1$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de *Phyllonotus margaritensis*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos.

Tabla XXXVI. Deformaciones relativas a escala local ( $\alpha = -1$ ) obtenidas para *Phyllonotus margaritensis*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
<b>Cara ventral</b>			
1	0,93247	25,05%	25,05%
2	0,73471	15,55%	40,60%
3	0,66951	12,91%	53,51%
4	0,57792	9,62%	63,13%
5	0,52888	8,06%	71,19%
6	0,50941	7,48%	78,66%
7	0,38401	4,25%	82,91%
8	0,36270	3,79%	86,70%
9	0,33175	3,17%	89,87%
10	0,29087	2,44%	92,31%
11	0,24609	1,74%	94,05%
12	0,21825	1,37%	95,43%
<b>Cara lateral</b>			
1	0,61093	20,75%	20,75%
2	0,56722	17,89%	38,64%
3	0,48795	13,24%	51,88%
4	0,46862	12,21%	64,08%
5	0,41180	9,43%	73,51%
6	0,33721	6,32%	79,83%
7	0,31226	5,42%	85,26%
8	0,28228	4,43%	89,69%
9	0,22291	2,76%	92,45%
10	0,18487	1,90%	94,35%
11	0,14604	1,19%	95,53%

**Cara ventral de la concha**



**Cara lateral de la concha**

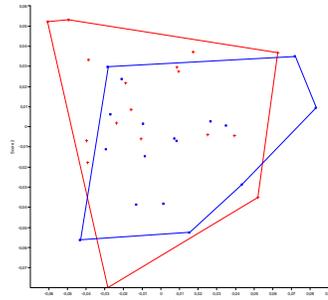


Figura 75. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 0$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de *Phyllonotus margaritensis*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos.

Tabla XXXVII. Deformaciones relativas sin ponderar ( $\alpha = 0$ ) obtenidas para *Phyllonotus margaritensis*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
<b>Cara ventral</b>			
1	0,16965	20,08%	20,08%
2	0,14605	14,89%	34,97%
3	0,14038	13,75%	48,72%
4	0,12840	11,50%	60,23%
5	0,10818	8,17%	68,39%
6	0,09959	6,92%	75,31%
7	0,08872	5,49%	80,81%
8	0,07106	3,52%	84,33%
9	0,06579	3,02%	87,35%
10	0,06218	2,70%	90,05%
11	0,05508	2,12%	92,17%
12	0,04810	1,61%	93,78%
13	0,04578	1,46%	95,24%
<b>Cara lateral</b>			
1	0,23651	32,55%	32,55%
2	0,18375	19,65%	52,20%
3	0,14772	12,70%	64,90%
4	0,11912	8,26%	73,16%
5	0,11322	7,46%	80,62%
6	0,09062	4,78%	85,40%
7	0,07271	3,08%	88,48%
8	0,07092	2,93%	91,40%
9	0,06025	2,11%	93,52%
10	0,04920	1,41%	94,92%
11	0,04827	1,36%	96,28%

### - Análisis de covarianza entre los sexos

El análisis 2B-PLS de la forma de machos y hembras reveló la existencia de 16 dimensiones que describen los cambios de forma para el valor de alfa 1, análisis del cual se obtuvieron los mayores porcentajes de covarianza. Las primeras dos dimensiones, explican el 85,88% de la covarianza cuadrada perteneciente al componente no uniforme entre los grupos estudio (65,57% y 20,32%, respectivamente). Los machos y las hembras estuvieron correlacionados de acuerdo a un  $r = 0,6673$  en la primera dimensión y  $r = 0,7547$  en la segunda, para la cara ventral.

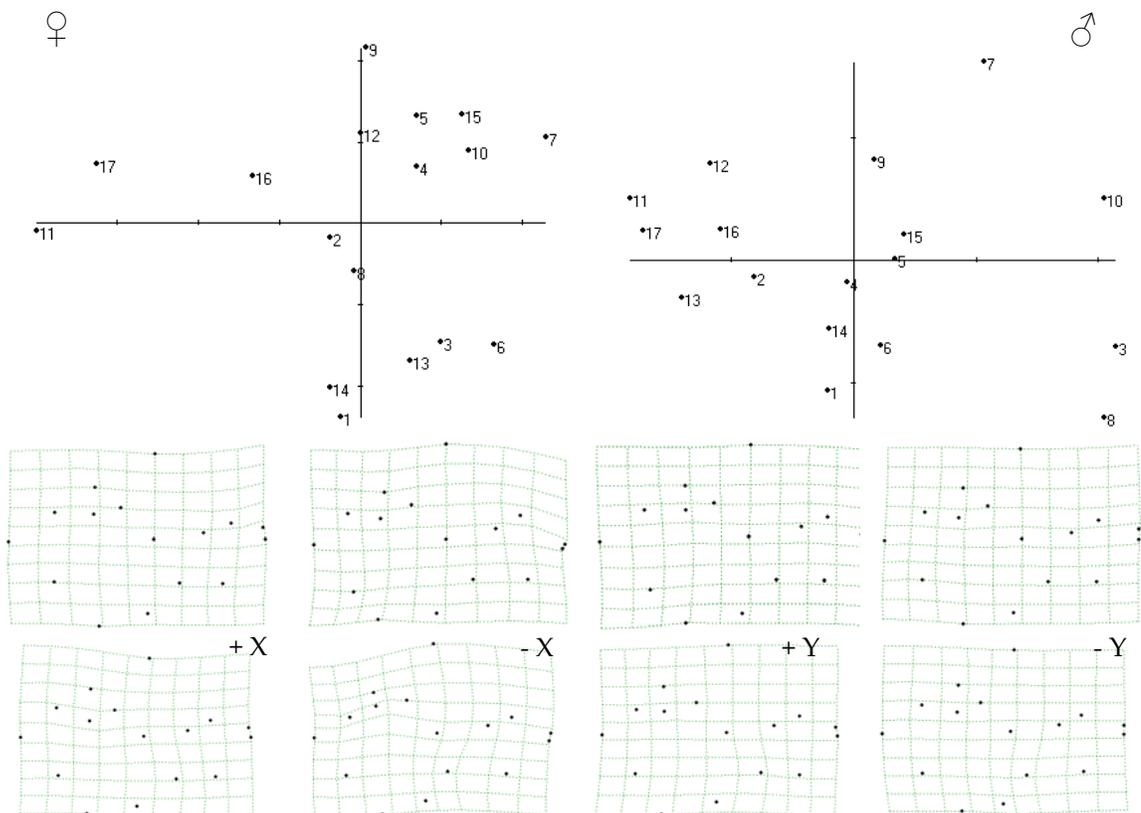


Figura 76. Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara ventral de *Phyllonotus margaritensis*. TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos.

El correspondiente análisis llevado a cabo con los datos laterales revela que de 16 dimensiones, las dos primeras variables latentes explican el 93,72% de la covarianza total (77,424% y 16,30% respectivamente) y la correlación entre los sexos fue de  $r = 0,5178$  en la primera dimensión y  $r = 0,4819$  en la segunda. Los mayores porcentajes fueron explicados usando un  $\alpha = 1$ . Dado que la técnica de ordenación, expresa la covariación de los dos grupos de forma ordenada en dimensiones, las Figuras 76 y 77 muestran gráficamente el primer par de variables latentes entre la forma de machos y hembras para cada uno de los dos lados en estudio (cada gráfica es como la ordenación análoga de un análisis de componentes principales, pero los ejes pueden estar correlacionados de cierta manera, Rohlf y Corti, 2000).

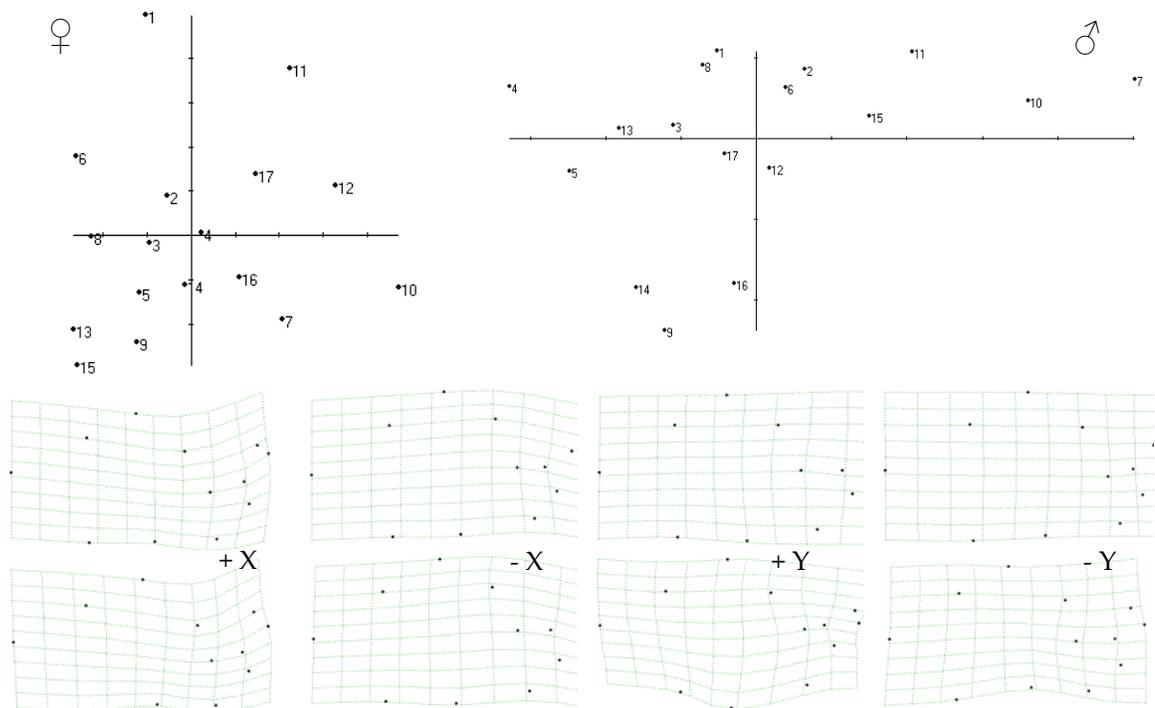


Figura 77. Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara lateral de *Phyllonotus margaritensis*. TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos.

Como los dos primeros pares de vectores no están altamente correlacionados, las ordenaciones entre machos y hembras, se esperan no sean muy similares. Confirmadas por una prueba de permutaciones usando una prueba de 999 permutaciones aleatorias;  $p = 0,40$  (para el ventral) y  $0,33$  (para el lateral). La hipótesis de dimorfismo sexual en esta especie no se ve completamente respaldada por los resultados encontrados.

## 5. *Chicoreus brevifrons* (n = ♀ 20; ♂ 20)

### a. Dimorfismo sexual de tallas:

El análisis de medias (*t-student*) basado en la talla del centroide, tanto de la cara ventral ( $t = -1,2165$ ;  $p < 0,24$ ; permutación (1000) = 0,237) como lateral ( $t = -1,2924$ ;  $p < 0,2126$ ; permutación (1000) = 0,216), indica que no hay diferencias significativas entre la talla de los machos y hembras de *C. brevifrons*. Este resultado ratifica la tendencia reportada por el ACP realizado con las medidas de distancia.

### b. Dimorfismo sexual de forma:

#### *Componente lineal*

Evidencias de dimorfismo sexual se ven reflejadas en las variaciones del componente uniforme (Tabla XXXVIII). Para la cara ventral, el componente uniforme describe los cambios de inclinación del labio respecto a la vuelta del cuerpo en distintas direcciones. Lateralmente, describe diferencias proporcionales en el sentido dorsal/ventral (Uni Y) y en sentido diagonal, la inclinación del hombro y el labio (Uni X). El efecto del componente uniforme en la cara ventral fue significativo tanto para el estudio de los sexos en conjunto, como de hembras y machos por separado (Fig. 78). En la cara lateral, la alometría se ve afectada por el componente *affine* en el caso de las hembras y del análisis conjunto (Fig. 78).

Tabla XXXVIII. Componentes significativos de las deformaciones uniformes encontradas en la cara ventral y lateral de *Chicoreus brevifrons*.

Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$p$
Cara ventral				
Conjunto	0,645	0,00002	0,609	0,00005
Hembras	0,743	0,0014	0,822	0,0003
Machos	0,547	0,0146	0,5098	0,0204
Cara lateral				
Conjunto	0,214	0,040	0,667	0,00001
Hembras	0,475	0,0275	0,8379	0,0002

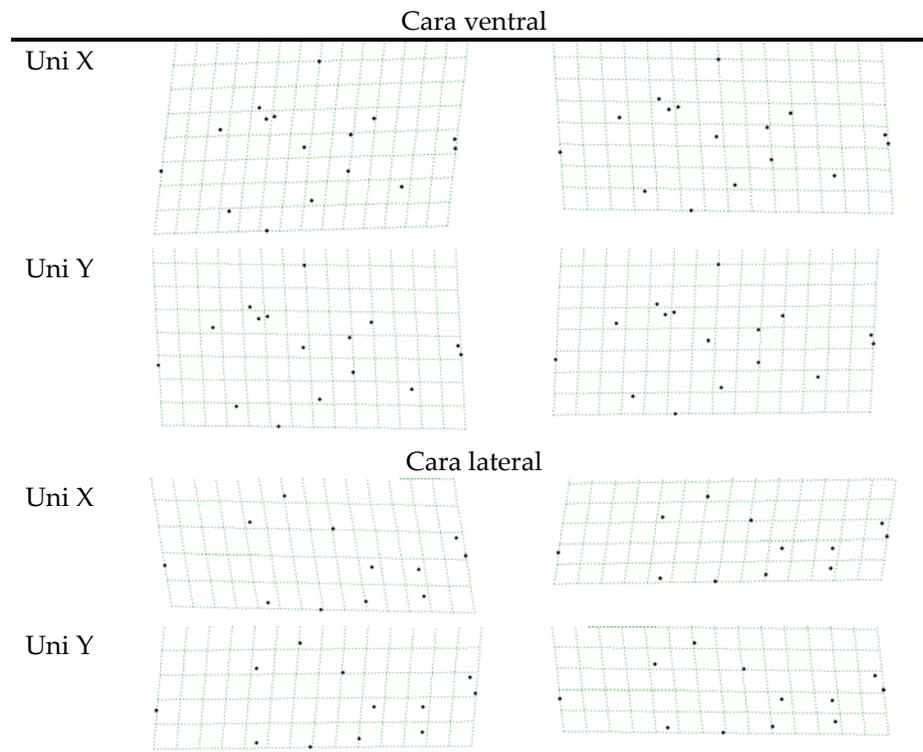


Figura 78. Representación del componente uniforme en las configuraciones de ambos sexos de *Chicoreus brevifrons*. A la izquierda valores negativos. A la derecha valores positivos.

### *Componente no lineal*

#### **- Análisis de deformaciones parciales**

El estudio de la alometría encontró diferencias significativas en vectores relacionados con cambios locales (asociados con la abertura, el sífon anterior

y el posterior - DP 5, 10 y 12 de la cara ventral; DP 4 y 7 de la cara lateral) y globales (relacionados con las proporciones de espira y la vuelta del cuerpo - DP 3 y 6 de la cara ventral; DP 2, 3 y 7 de la cara lateral) (Fig. 79). A nivel general, las formas más pequeñas de *C. brevifrons* tienen forma alargada de la espira, a medida que la concha crece la espira se ensancha, la vuelta del cuerpo cambia de forma y con ella, la abertura y el sifón anterior (Fig. 80 cara ventral). Lateralmente, la vuelta del cuerpo se va engrosando lo que modifica la forma del sifón anterior (Fig. 81).

La configuración consenso comparada con la energía de deformación mostró la existencia de cambios, apoyando lo observado con las regresiones anteriormente descritas. Las deformaciones parciales significativas de un análisis hecho para la cara ventral y con los organismos de ambos sexos en conjunto, fueron las siguientes: en la cara ventral los componentes fueron el 3, 4, 6, 10, 12 y 13 (Wilks' Lambda = 0,732;  $p = 0,863$ ; 83,6% de las 1000 permutaciones resultaron ser iguales o mayores a lo observado) (Tabla XXXIX). En la cara lateral las deformaciones significativas fueron el 2, 3, 4, 5, 6, 7 y 8 (Wilks' Lambda = 0,049;  $p = 0,238$ ; 76% de las 1000 permutaciones resultaron ser iguales o mayores a lo observado).

Los cambios de forma del sifón anterior son descritos por el componente Y de la deformación 7 de la cara lateral y el componente Y de la deformación 12 de la cara ventral. La vuelta del cuerpo descrita por patrones caracterizados por el componente X de las deformaciones 2 y 3 provenientes de los datos laterales y las deformaciones 3 y 10 de los datos ventrales. Los componentes 4X (cara lateral) y 5X (cara ventral) son los descriptores de

variaciones en la abertura de la concha. Finalmente, la espira varía de acuerdo con lo estimado por los componentes 6X (cara ventral) y 3Y (cara lateral) (Fig. 82).

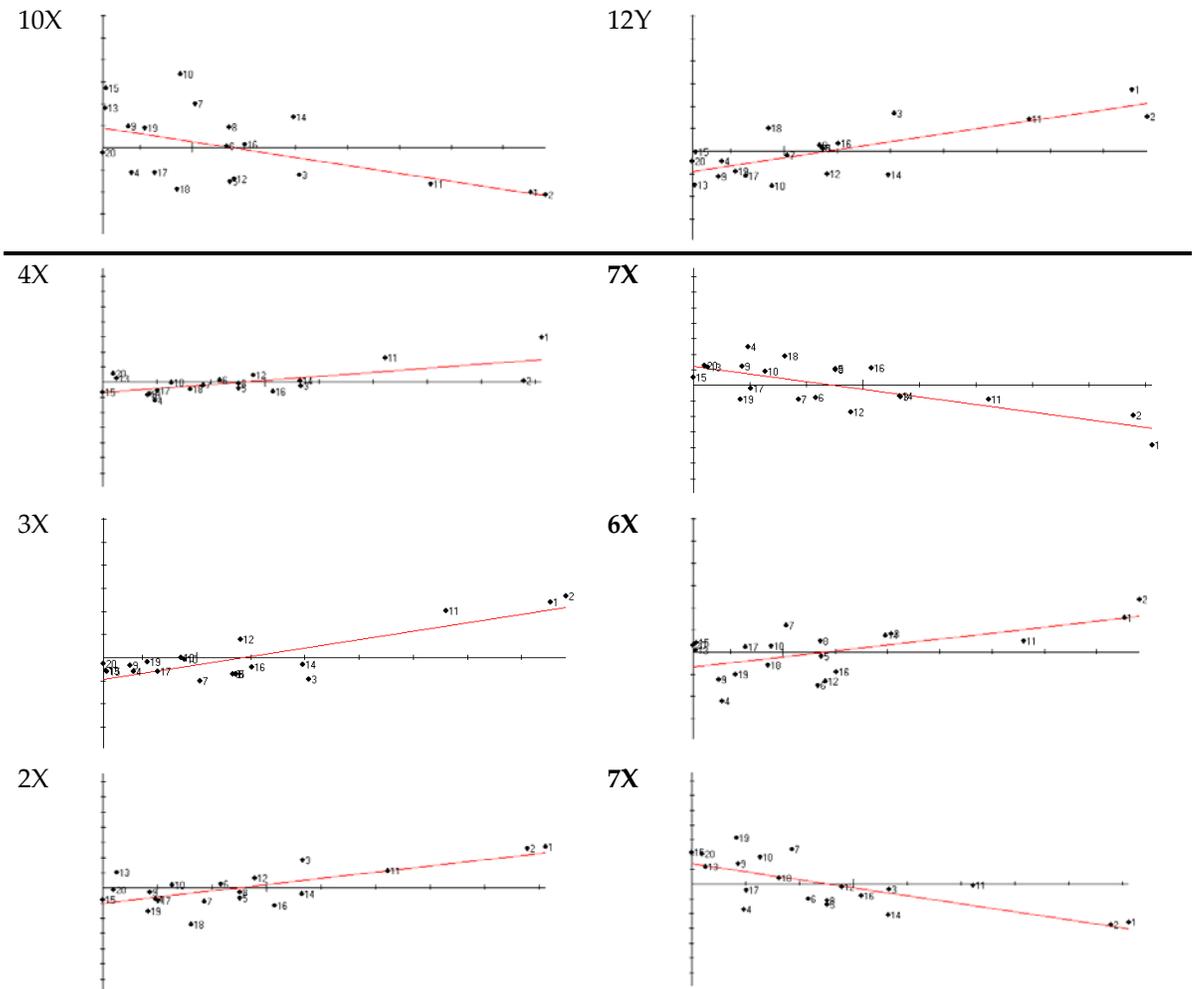


Figura 79. Regresión de la talla del centroide contra algunos de las deformaciones parciales significativas de *Chicoreus brevifrons*. Gráficas de regresión a la izquierda incluyen variables de la cara ventral y a derecha las variables de la cara lateral.

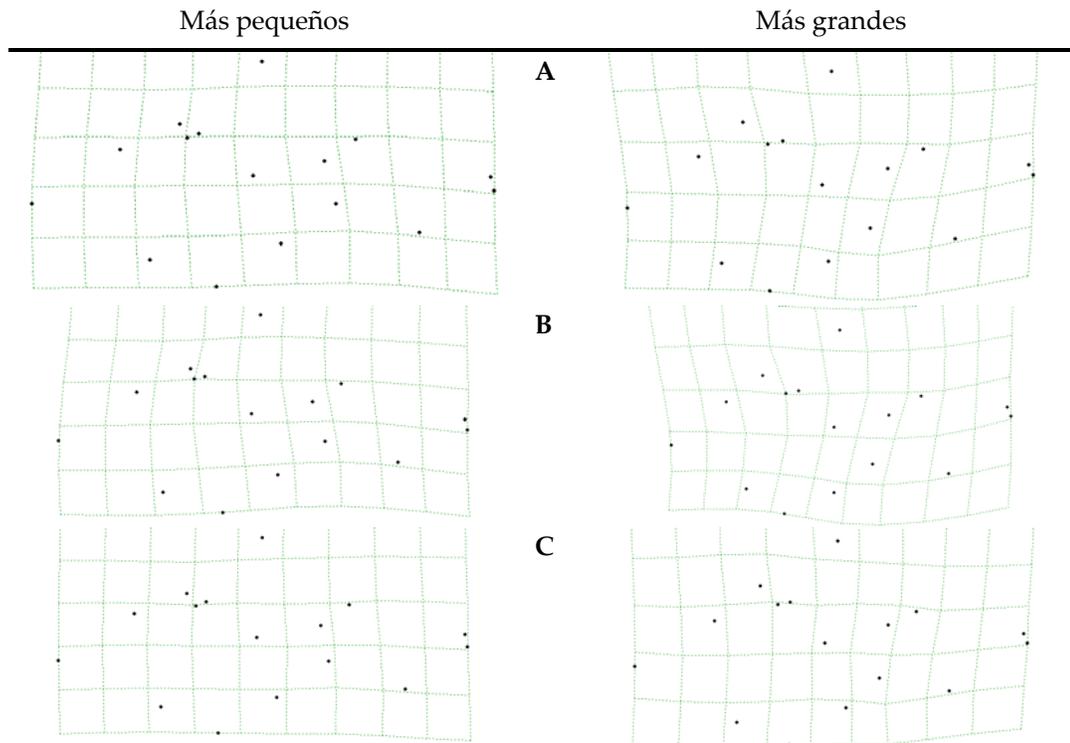


Figura 80. Cambios alométricos en la cara ventral de *Chicoreus brevifrons*. Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos.

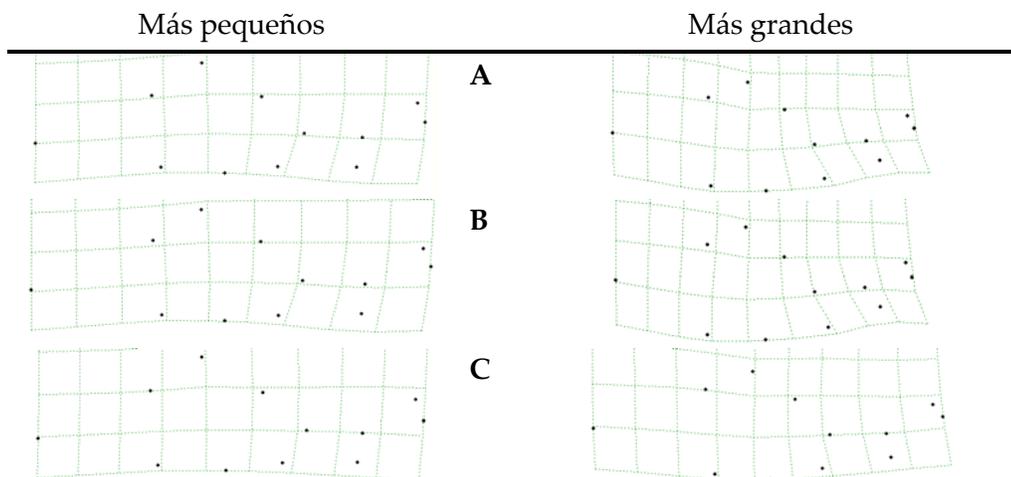


Figura 81. Cambios alométricos en la cara lateral de *Chicoreus brevifrons*. Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos.

Tabla XXXIX. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral de *Chicoreus brevisfrons*.

Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$p$
<b>Cara ventral</b>				
3	0,6879	0,00001	0,5075	0,0004
4	NS	NS	0,4548	0,0011
5	0,2774	0,01704	NS	NS
6	0,363	0,0049	NS	NS
8	0,3528	0,0058	NS	NS
10	0,2929	0,0137	NS	NS
12	NS	NS	0,5848	0,00009
13	NS	NS	0,3800	0,0038
<b>Cara lateral</b>				
2	0,5062	0,00044	NS	NS
3	0,2945	0,01343	0,3745	0,00414
4	0,4324	0,00163	0,4899	0,00059
5	0,3735	0,0042	NS	NS
6	0,4707	0,00084	NS	NS
7	0,4996	0,00049	0,5355	0,00025
8	NS	NS	0,3036	0,0118

Un análisis de deformaciones parciales hecho sólo con hembras, dio como resultado la significación estadística de las deformaciones 3, 6, 8, 10, 12 y 13, las cuales describen cambios en la cara ventral y las deformaciones 2, 3, 4, 5, 6, 7 y 8 quienes caracterizan patrones de la cara lateral, al igual que lo obtenido en el análisis donde se incluyen ambos sexos (Tabla XL). Sólo los componentes X de la deformación 1, Y de la deformación 10 y Y de la deformación 11, todos de la cara ventral, fueron significativos exclusivamente para las configuraciones de las hembras (Fig. 83) y dan cuenta de la forma de la abertura de la concha, del sifón posterior.

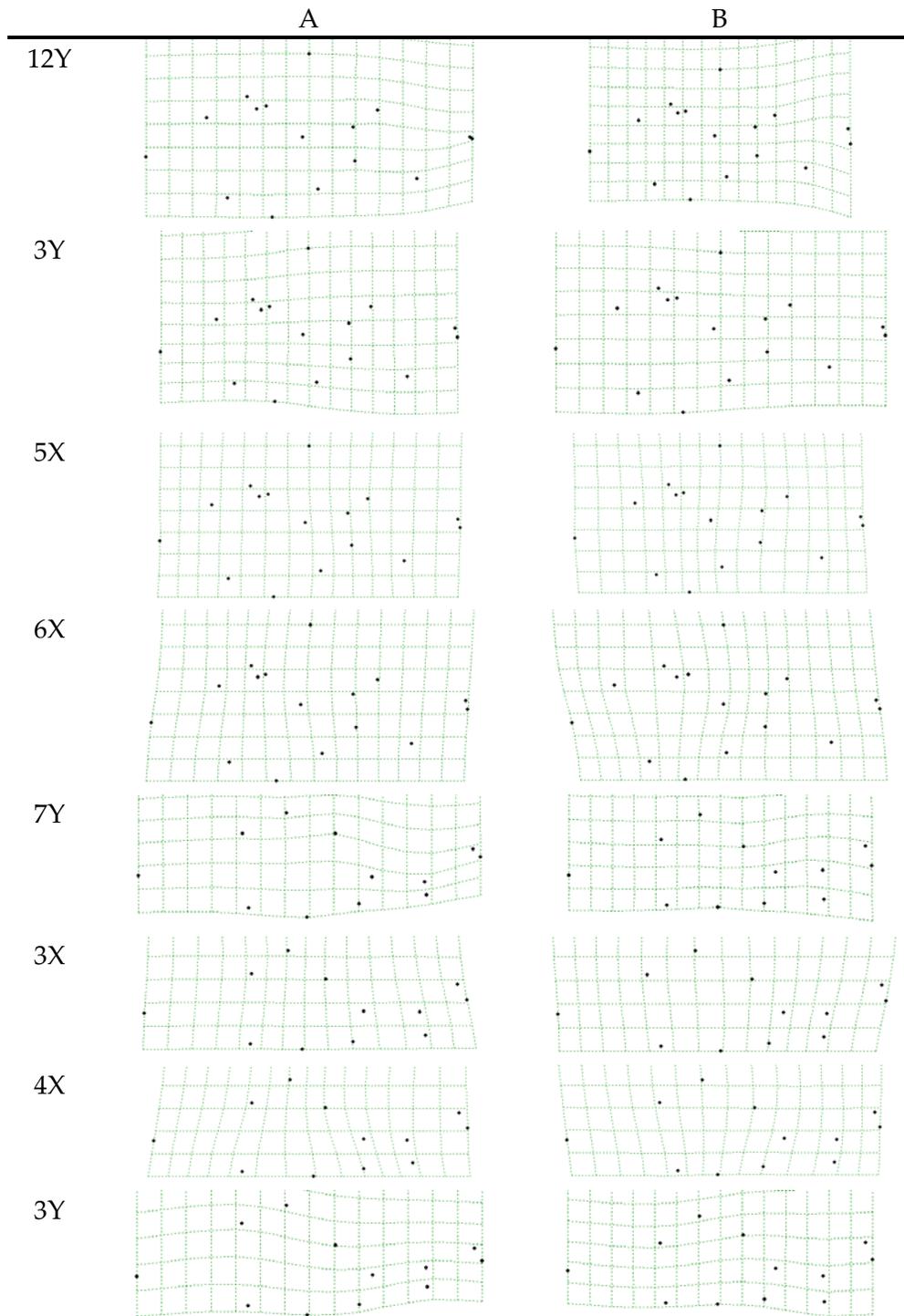


Figura 82. Variación de las deformaciones parciales en *Chicoreus brevifrons*. Componente 12Y, 3Y, 5X y 6X, significativos para la cara ventral. Componente 7Y, 3X, 4X y 3Y, significativos para la cara lateral. A. valores negativos. B. valores positivos.

Tabla XL. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en las hembras de *Chicoreus brevifrons*.

Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$p$
<b>Cara ventral</b>				
1	0,4347	0,0381	NS	NS
3	0,7859	0,00063	0,6189	0,0069
6	0,5575	0,0131	NS	NS
8	0,6446	0,0052	NS	NS
10	0,4219	0,0421	0,4626	0,0305
11	NS	NS	0,6831	0,0032
12	NS	NS	0,7193	0,0019
13	NS	NS	0,691	0,0029
<b>Cara lateral</b>				
2	0,7876	0,0006	NS	NS
3	0,4137	0,04482	NS	NS
4	0,6001	0,00485	NS	NS
5	0,5083	0,0207	NS	NS
6	0,8039	0,00044	NS	NS
7	0,4876	0,0247	0,7276	0,0017
8	NS	NS	0,5954	0,00894

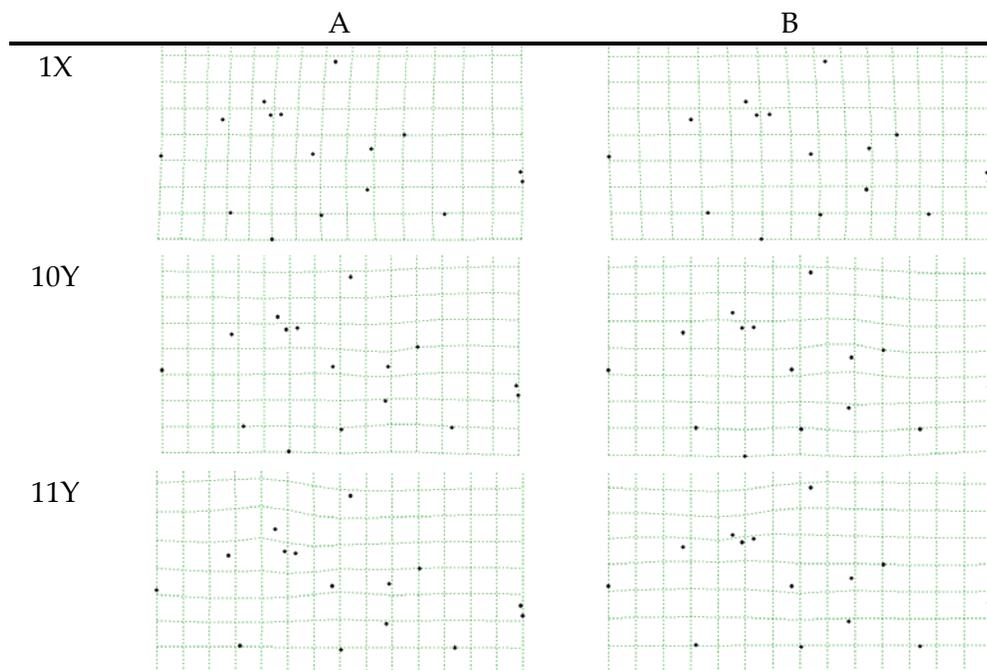


Figura 83. Variación de las deformaciones parciales sólo significativas para hembras de *Chicoreus brevifrons*. A. valores negativos. B. valores positivos.

Con el mismo análisis, esta vez hecho con machos, se encontró significación estadística de las deformaciones 3 y 4, para la cara ventral y las deformaciones 3, 4 y 7 para la cara lateral, al igual que lo obtenido en el análisis donde se incluyen ambos sexos (Tabla XLI). Sólo los componentes Y de la deformación 5 y X de la deformación 8, ambos de la cara lateral, fueron significativos exclusivamente para las configuraciones de los machos (Fig. 84) y dan cuenta de la forma de la espira y del sifón.

Tabla XLI. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en los machos de *Chicoreus brevifrons*.

Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$p$
<b>Cara ventral</b>				
3	0,6623	0,0042	0,4395	0,0367
4	NS	NS	0,6874	0,00302
<b>Cara lateral</b>				
3	NS	NS	0,4622	0,0259
4	NS	NS	0,5462	0,0146
5	NS	NS	0,7121	0,0021
7	0,4766	0,0271	NS	NS
8	0,6474	0,005	NS	NS

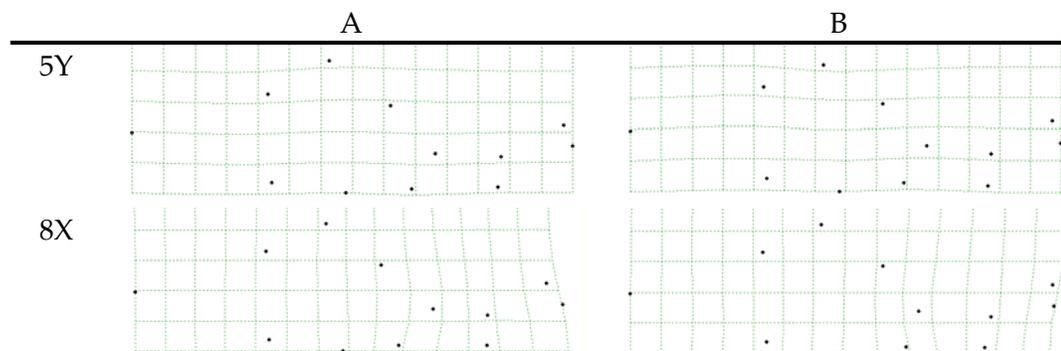


Figura 84. Variación de las deformaciones parciales sólo significativas para machos de *Chicoreus brevifrons*. A. valores negativos. B. valores positivos.

### - Análisis de deformaciones relativas

Tabla XLII. Deformaciones relativas a escala global ( $\alpha = 1$ ) obtenidas para *Chicoreus brevifrons*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
<b>Cara ventral</b>			
1	0,14282	54,42%	54,42%
2	0,08748	20,42%	74,84%
3	0,06716	12,03%	86,88%
4	0,05044	6,79%	93,67%
5	0,02960	2,34%	96,00%
<b>Cara lateral</b>			
1	0,16310	44,95%	44,95%
2	0,13449	30,56%	75,51%
3	0,09176	14,23%	89,73%
4	0,05444	5,01%	94,74%
5	0,03624	2,22%	96,96%

Cambios globales ( $\alpha = 1$ ): El 96% de la varianza total se explica con las primeras 5 deformaciones relativas (DR) resultantes del análisis hecho para la cara ventral (Tabla XLII). De ellas, la deformación 1 representa el 54,42% y la 2, el 20,42%. De los 19 DR resultantes del análisis de deformaciones relativas hecho para la cara lateral, el 96,96% de la varianza total es explicada con los 5 primeros (Tabla XLII); el 44,95% de esta, corresponde a la deformación 1 y 30,56% a la deformación 2. La representación gráfica de estos dos componentes para la cara ventral, se muestra en la Figura 85 y en la Figura 86 para la cara lateral. La distancia entre los centroides para las configuraciones de machos y hembras son estadísticamente significativas ( $p = 0,547$ ).

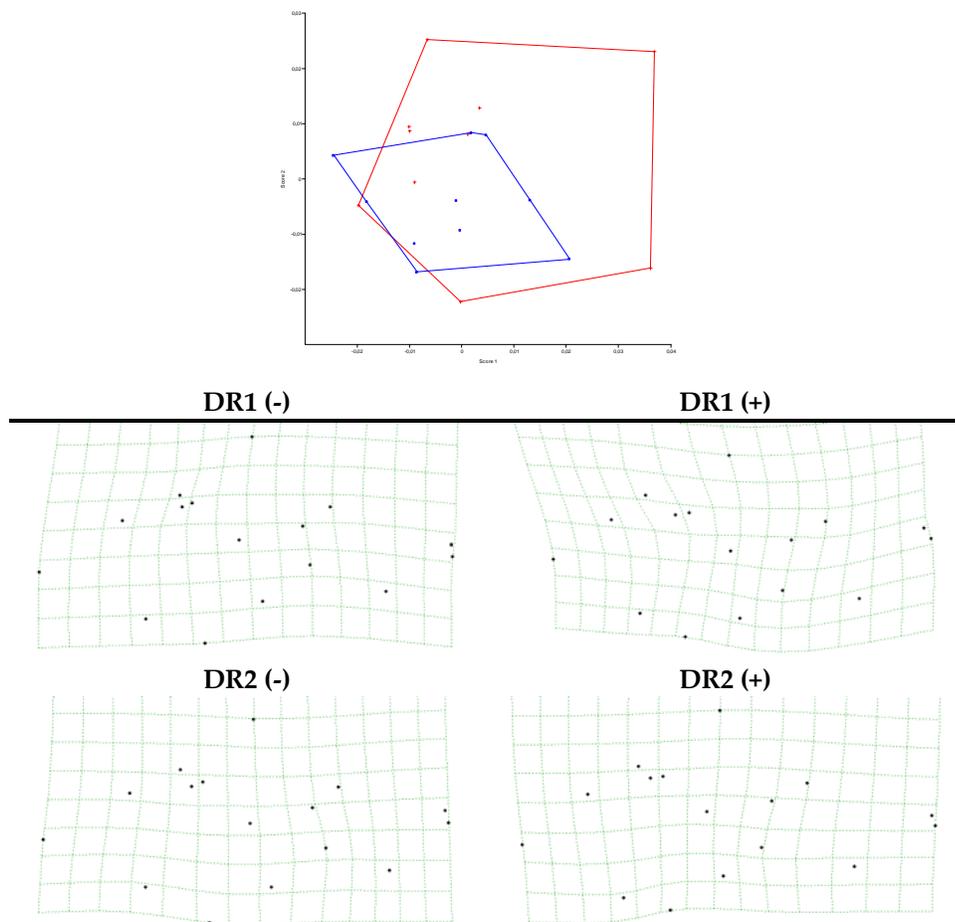


Figura 85. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara ventral de *Chicoreus brevisfrons*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D.

Cambios locales ( $\alpha = -1$ ): Del análisis de deformaciones relativas para la cara ventral, se alcanza acumular el 95,05% del total de la varianza con el aporte de 10 DR (Tabla XLIII). De ellas, la deformación 1 representa el 28,75%, mientras la deformación 2 el 20,76% (Fig. 87). En el caso de las configuraciones laterales, los primeros 9 DR explican el 96,15% de la varianza total (Tabla XLIII); el 53,72% de esta, corresponde a la deformación 1 y 12,05% a la deformación 2. La representación gráfica de estos dos componentes se

muestra en la Figura 87. La distancia entre los centroides para las configuraciones de machos y hembras son estadísticamente significativas ( $p = 0,209$ ).

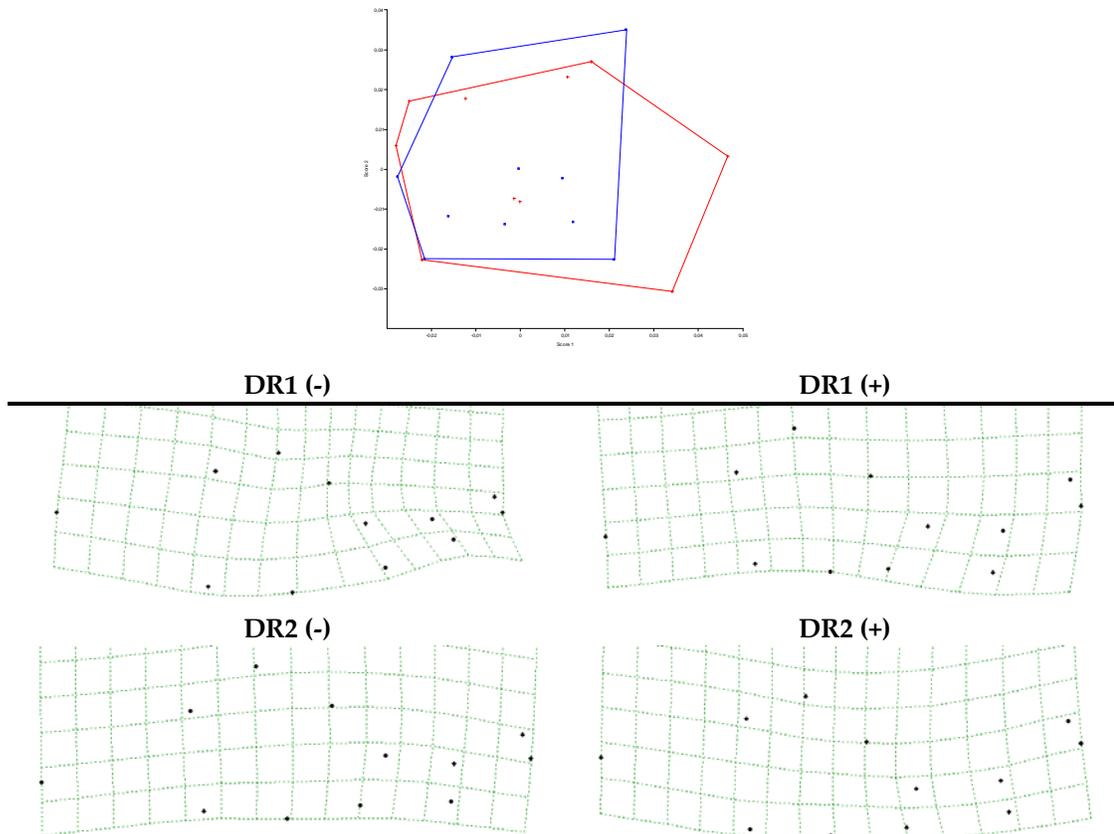


Figura 86. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara lateral de *Chicoreus brevifrons*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D.

Sin ponderación ( $\alpha = 0$ ): 10 de los 19 DR resultantes del análisis de deformaciones relativas hecho para la cara ventral, explican el 95,82% de la varianza total (Tabla XLIV). Las primeras dos deformaciones representan el 37,03% y 18,98%, respectivamente (Fig. 88). De los 19 DR resultantes del análisis de deformaciones relativas hecho para la cara lateral, el 95,41% de la

varianza total es explicada con los 8 primeros (Tabla XLIV); el 43,40% de esta, corresponde a la deformación 1 y 21,43% a la 2 (Fig. 88). La distancia entre los centroides para las configuraciones de machos y hembras son estadísticamente significativas ( $p = 0,684$ ).

Tabla XLIII. Deformaciones relativas a escala local ( $\alpha = -1$ ) obtenidas para *Chicoreus brevifrons*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
<b>Cara ventral</b>			
1	0,73378	28,75%	28,75%
2	0,62356	20,76%	49,51%
3	0,52331	14,62%	64,13%
4	0,38260	7,82%	71,94%
5	0,35882	6,87%	78,82%
6	0,31471	5,29%	84,11%
7	0,26279	3,69%	87,79%
8	0,23477	2,94%	90,74%
9	0,21464	2,46%	93,20%
10	0,18642	1,86%	95,05%
<b>Cara lateral</b>			
1	0,77084	53,72%	53,72%
2	0,36509	12,05%	65,78%
3	0,29911	8,09%	73,87%
4	0,29480	7,86%	81,72%
5	0,21465	4,17%	85,89%
6	0,19583	3,47%	89,36%
7	0,17779	2,86%	92,21%
8	0,16535	2,47%	94,69%
9	0,12729	1,47%	96,15%

Tabla XLIV. Deformaciones relativas sin ponderar ( $\alpha = 0$ ) obtenidas para *Chicoreus brevivfrons*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
1	0,17839	37,03%	37,03%
2	0,12770	18,98%	56,01%
3	0,10391	12,56%	68,57%
4	0,07781	7,05%	75,62%
5	0,06887	5,52%	81,14%
6	0,06168	4,43%	85,57%
7	0,05573	3,61%	89,18%
8	0,04747	2,62%	91,80%
9	0,04196	2,05%	93,85%
10	0,04109	1,96%	95,82%

Cara lateral			
DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
1	0,21915	43,40%	43,40%
2	0,15399	21,43%	64,83%
3	0,11307	11,55%	76,38%
4	0,09087	7,46%	83,84%
5	0,07027	4,46%	88,30%
6	0,05994	3,25%	91,55%
7	0,04883	2,15%	93,71%
8	0,04343	1,70%	95,41%

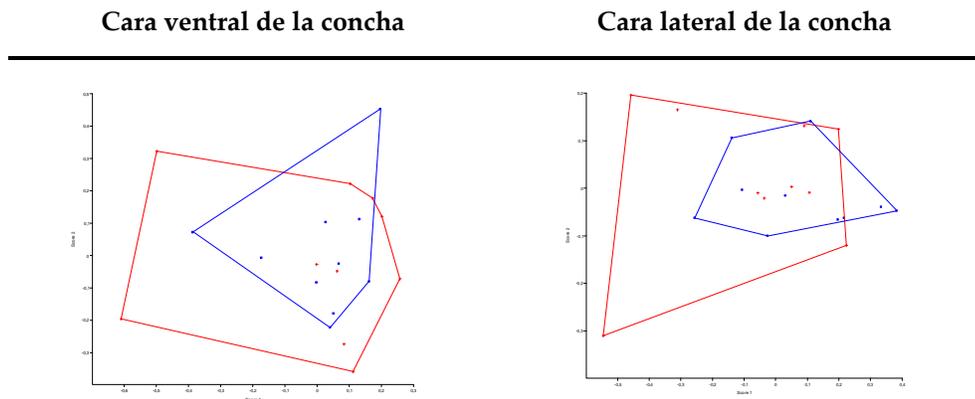


Figura 87. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = -1$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de *Chicoreus brevivfrons*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos.

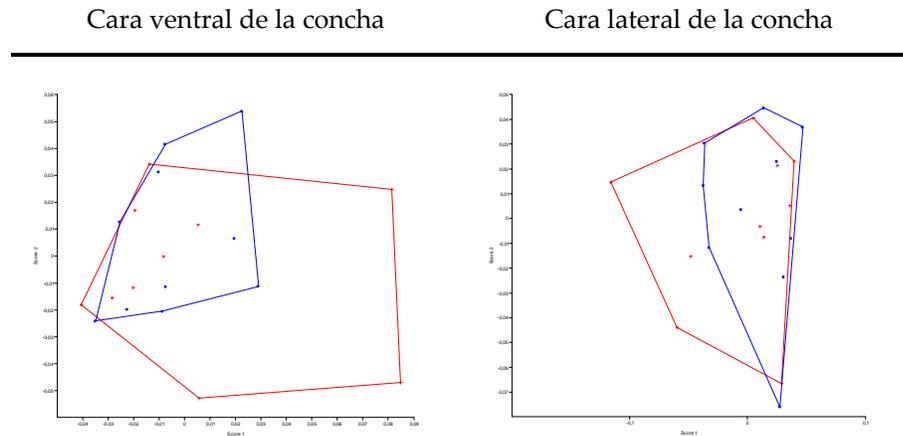


Figura 88. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 0$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de *Chicoreus brevifrons*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos.

#### - Análisis de covarianza entre los sexos

El análisis 2B-PLS de la forma de machos y hembras reveló la existencia de 9 dimensiones (variables latentes que explican la covarianza de la forma) que describen los cambios de forma para el valor de alfa 1, el cual arrojó los mayores porcentajes. Las primeras dos dimensiones, explican el 84,16% de la covarianza cuadrada perteneciente al componente no uniforme entre los grupos estudio (60,54% y 23,62%, respectivamente). Los machos y las hembras estuvieron correlacionados de acuerdo a un  $r = 0,6918$  en la primera dimensión y  $r = 0,6081$  en la segunda, para la cara ventral.

El correspondiente análisis llevado a cabo con los datos laterales revela que las dos primeras variables latentes explican el 93,43% de la covarianza total (85,22% y 8,21% respectivamente) y la correlación entre los sexos fue de  $r = 0,7279$  en la primera dimensión y  $r = 0,3555$  en la segunda. En este caso, los mayores porcentajes también fueron obtenidos usando un  $\alpha = 1$ .

Dado que la técnica de ordenación, expresa la covariación de los dos grupos de forma ordenada en dimensiones, las Figuras 89 y 90 muestran gráficamente el primer par de variables latentes entre la forma de machos y hembras para cada uno de los lados en estudio (cada gráfica es como la ordenación análoga de un análisis de componentes principales, pero los ejes pueden estar correlacionados de cierta manera, Rohlf y Corti, 2000).

Como los dos primeros pares de vectores no están altamente correlacionados, las ordenaciones entre machos y hembras, se esperan no sean muy similares. Confirmadas por una prueba de permutaciones usando una prueba de 999 permutaciones aleatorias;  $p = 0,036$  (para el ventral) y  $0,038$  (para el lateral).

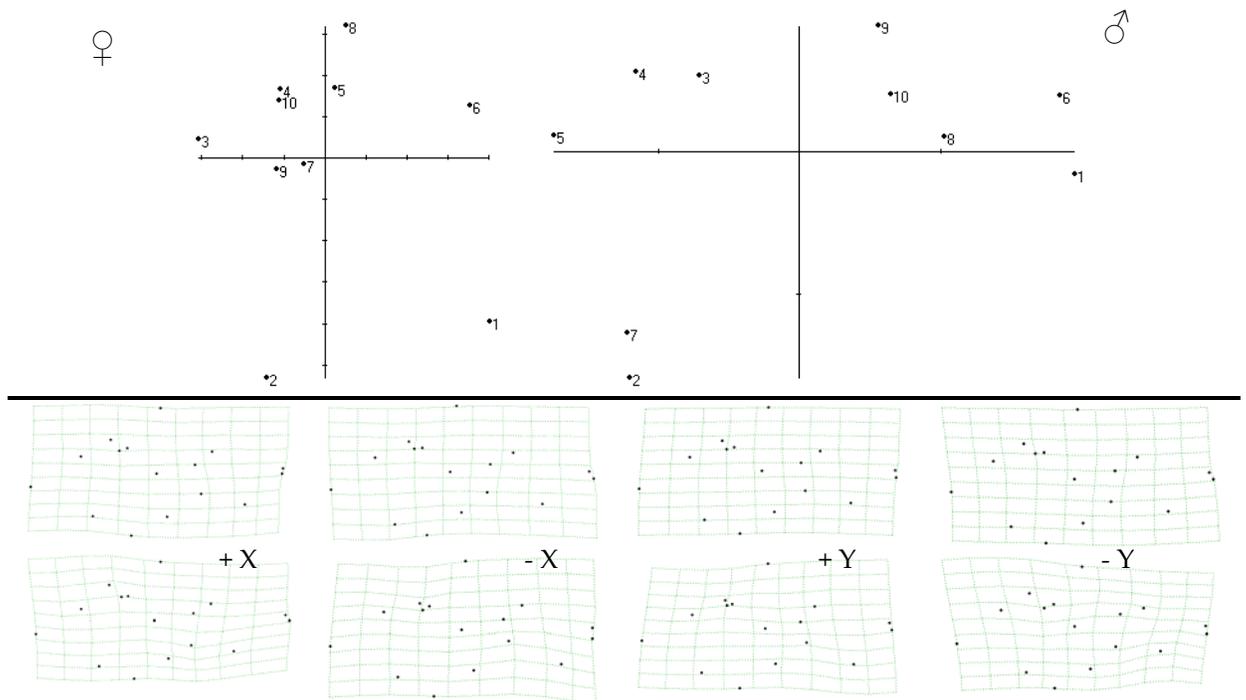


Figura 89. Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara ventral de *Chicoreus brevifrons*. TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos.

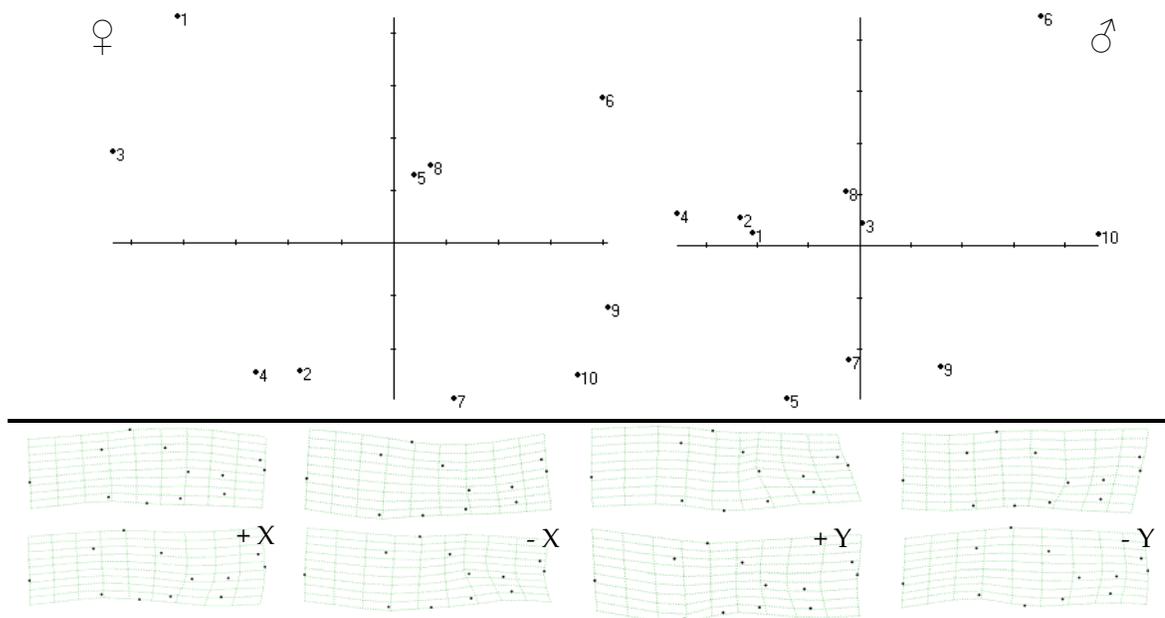


Figura 90. Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara lateral de *Chicoreus brevifrons*. TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos.

## Superfamilia Buccinoidea

### 6. *Melongena melongena* (n = ♀ 24; ♂ 24)

En las Tabla XLV y XLVI se describen la localización y tipo de los hitos empleados en las conchas de *Melongena* para el presente estudio. En la Figura 91 se presenta esta distribución y la configuración consenso con sus respectivas desviaciones relativas a la posición de los hitos antes mencionados. Al igual que en el resto de las especies se empleo la técnica de TPS una vez probado las diferencias entre las distancias de Procrustes y Euclídeas en la caras ventral y lateral.

Tabla XLV. Localización de los hitos empleados en la cara ventral para *Melongena melongena* en el presente estudio, con la finalidad de ser usados en la sobreposición de TPS.

Nº	Descripción	Tipo
1	Escotadura Interna del labio. Lugar donde se separa el labio de la vuelta del cuerpo	I
2	Punto correspondiente a distancia intermedia del labio interno	III
3	Cambio de curvatura, inicio del canal sifonal anterior	II
4	Extremo izquierdo del canal sifonal anterior	I
5	Curvatura máxima del complejo fasciolar	II
6	Cambio de curvatura entre el inicio de la base y la fasciola	II
7	Máxima curvatura de la vuelta del cuerpo	II
8	Hombro	II
9	Sutura principal izquierda	I
10	Ápice	I
11	Sutura principal derecha	I
12	Muesca del canal sifonal en el labio externo	I
13	Base de la escotadura del hombro	II
14	Máxima curvatura del labio exterior	II
15	Extremo derecho del canal sifonal anterior	I

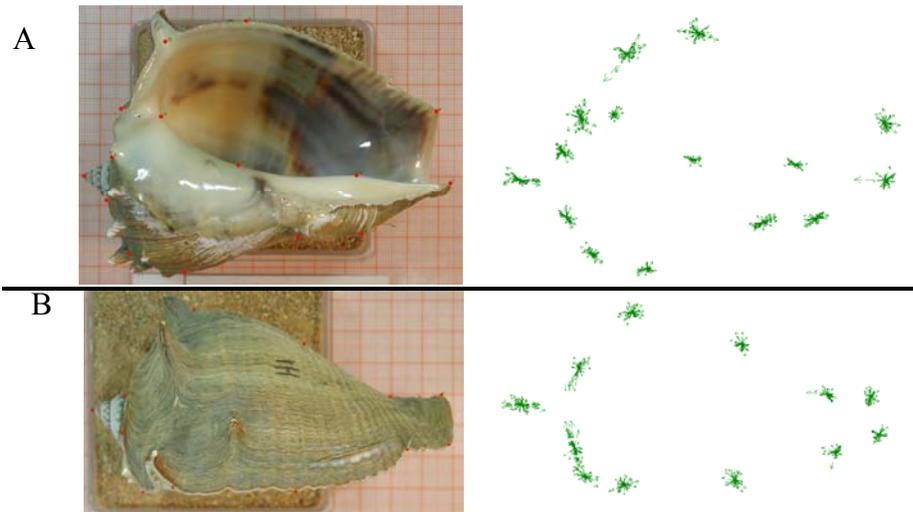


Figura 91. Localización de hitos y configuración consenso de la cara ventral (A) y lateral (B) de *Melongena melongena*. La dispersión de los datos se muestra en forma de vectores.

Tabla XLVI. Localización de los hitos empleados en la cara lateral para *Melongena melongena* en el presente estudio, con la finalidad de ser usados en la sobreposición de TPS.

N°	Descripción	Tipo
1	Ápice	I
2	Sutura principal	I
3	Hombro	II
4	Punto correspondiente a distancia intermedia de la vuelta del cuerpo	III
5	Inicio del área sifonal anterior	II
6	Extremo dorsal del canal sifonal anterior	I
7	Extremo ventral del canal sifonal anterior	I
8	Fin del área sifonal anterior	II
9	Punto correspondiente a distancia intermedia del labio externo	III
10	Base de la escotadura del hombro	II
11	Máxima curvatura de la cresta posterior del labio	II
12	Unión del canal sifonal posterior con la espira	I

#### a. Dimorfismo sexual de tallas:

El análisis de medias (*t-student*) basado en la talla del centroide, tanto de la cara ventral ( $t = -2,7273$ ;  $p < 0,009$ ; permutación (1000) = 0,009), indica que

hay diferencias significativas entre la talla de los machos y hembras de *M. melongena*, reforzando lo obtenido para el análisis de distancia. La Figura 92 es una representación de estos resultados, en cual se muestra que las hembras son de mayor talla que los machos. Sin embargo, para la cara lateral las diferencias de tallas no fueron significativas ( $t = -1,9771$ ;  $p < 0,054$ ; permutación (1000) = 0,056).

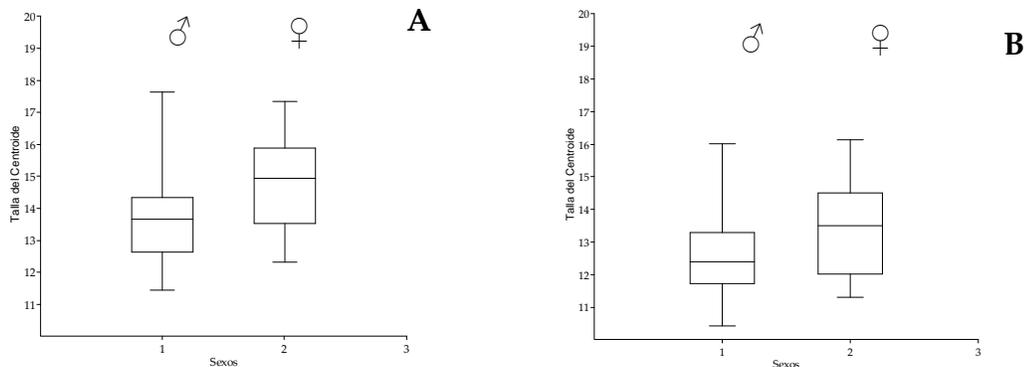


Figura 92. Promedio y desviación de la talla del centroide de machos (1) y hembras (2) de *Melongena melongena*. En lado ventral (a) y lateral (b).

## b. Dimorfismo sexual de forma:

### *Componente lineal*

En la cara lateral, el componente uniforme describe cambios en la inclinación del hombro en el sentido dorsoventral y rasgos de estiramiento dorso-ventral. El componente uniforme describe rasgos diferentes para cada sexo, para las configuraciones de las hembras resultó significativa la contribución de la proyección en X de la cara lateral ( $r^2 = 0,173$ ;  $p = 0,0432$ ). En el caso de los machos la significativa fue la proyección Y, igualmente para la cara lateral ( $r^2 = 0,1667$ ;  $p = 0,047$ ) (Fig. 93).

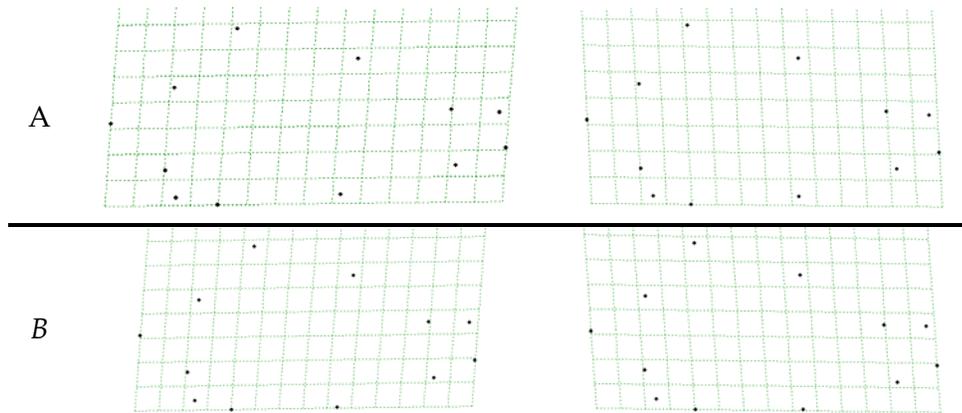


Figura 93. Representación del componente uniforme en las configuraciones de ambos sexos de *Melongena melongena*. A. Hembras – Uni X. A la izquierda valores negativos. A la derecha valores positivos. B. Machos – Uni Y.

### *Componente no lineal*

#### **- Análisis de deformaciones parciales**

El análisis de la relación de las deformaciones parciales contra la talla del centroide (Fig. 94) localizó vectores significativas relacionados con cambio locales, asociados con el sifón posterior (DP 7 y 12 del ventral y 9 del lateral) y globales, relacionados con las proporciones de la espira y la vuelta del cuerpo (DP 1 y 3 del ventral y 2 y 4 del lateral). En general, el cambio alométrico de la concha en *M. melongena* está asociado a la forma de la espira y el complejo sifonal en las configuraciones ventrales (Fig. 95), mientras que diferencias en el desarrollo del labio se evidencian en las configuraciones laterales (Fig. 96).

La comparación de la configuración consenso y las energías de deformación obtenidas de cada configuración reveló la existencia de cambios, apoyando lo observado con las regresiones de las deformaciones parciales y la talla del centroide. En el análisis realizado en la cara ventral empleando individuos hembras y machos, se obtuvieron 17 deformaciones significativas

que caracterizan variaciones en la cara ventral y lateral. Sin embargo sólo se hará mención de las diferencias más apreciables.

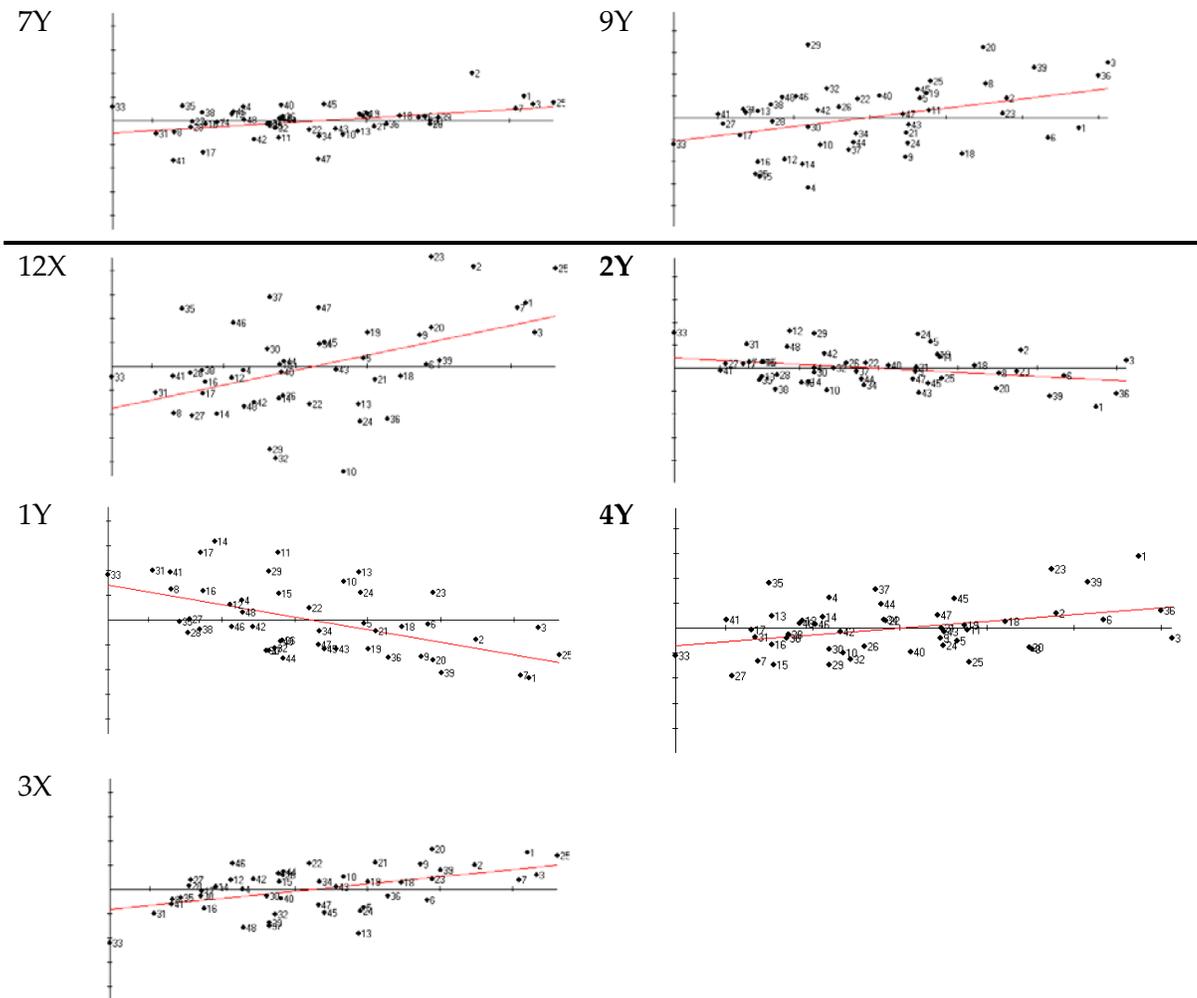


Figura 94. Regresión de la talla del centroide contra algunos de las deformaciones parciales significativas de *Melongena melongena*. Gráficas de regresión a la izquierda incluyen variables de la cara ventral y a derecha las variables de la cara lateral.

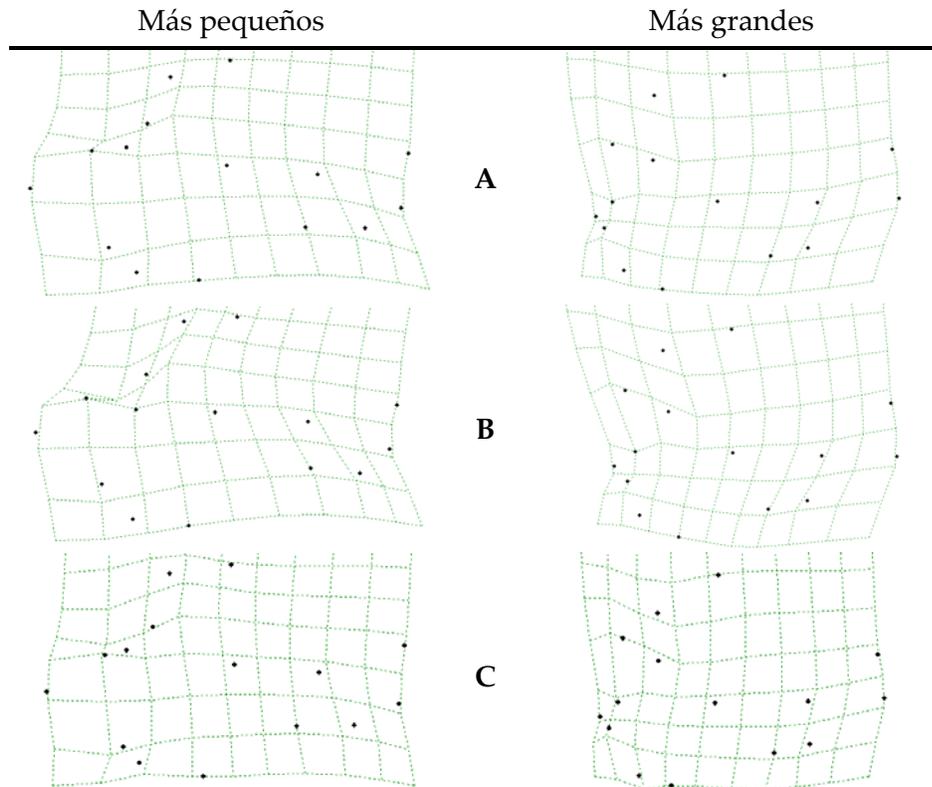


Figura 95. Cambios alométricos en la cara ventral de *Melongena melongena*. Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos.

La forma de *Melongena melongena* se puede descomponer principalmente en cuatro ejes: cambios en la vuelta del cuerpo, en el sifón anterior, en la espira y en el sifón posterior (Tabla XLVII). La vuelta del cuerpo está descrita por los componentes 1Y y 5Y para la cara ventral, y por 1Y, 2Y y 6Y para la cara lateral (Fig. 97). Los componentes 5X (cara ventral), 3Y, 4Y y 8X (cara lateral) caracterizan la forma del sifón anterior (Fig. 97). Las variaciones en la espira se estiman con los componentes 1X y 3X en las configuraciones ventrales, mientras que con 2Y y 5X en las laterales (Fig. 98). Diferencias en el sifón posterior se aprecian en lo estimado por las

deformaciones parciales 7 y 12 a nivel ventral y por las 7 y 9 a nivel lateral (Fig. 98). El análisis multivariado para los datos ventrales y laterales arrojó valores de Wilks' Lambda = 0,0961;  $p = 0,0001$  y 0,2171;  $p = 0,0001$ . La prueba de permutaciones (0,10% y 0,10%, respectivamente) de los datos obtenidos para las regresiones asegura un alto nivel de significación en estos resultados.

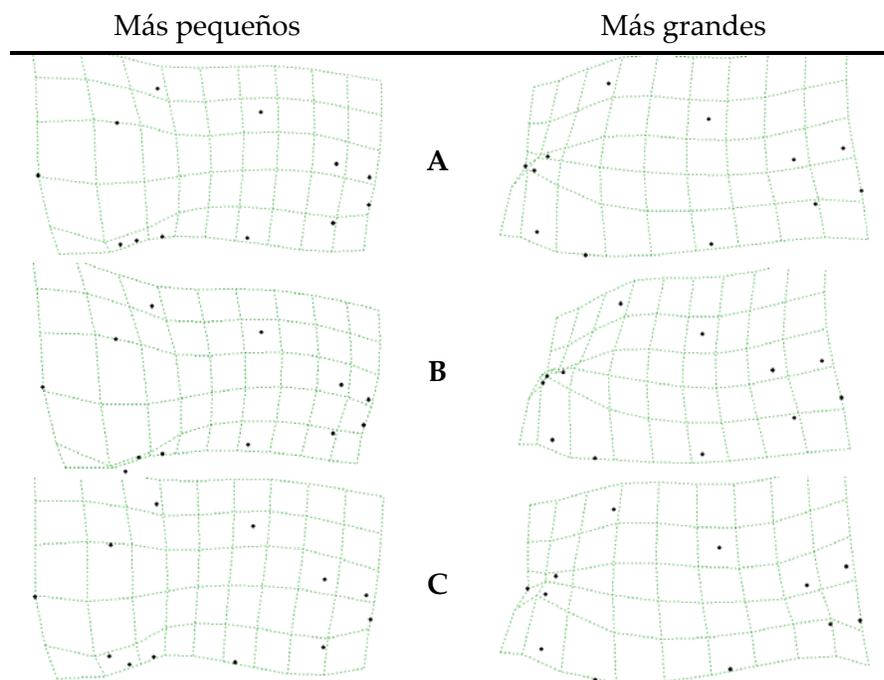


Figura 96. Cambios alométricos en la cara lateral de *Melongena melongena*. Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos.

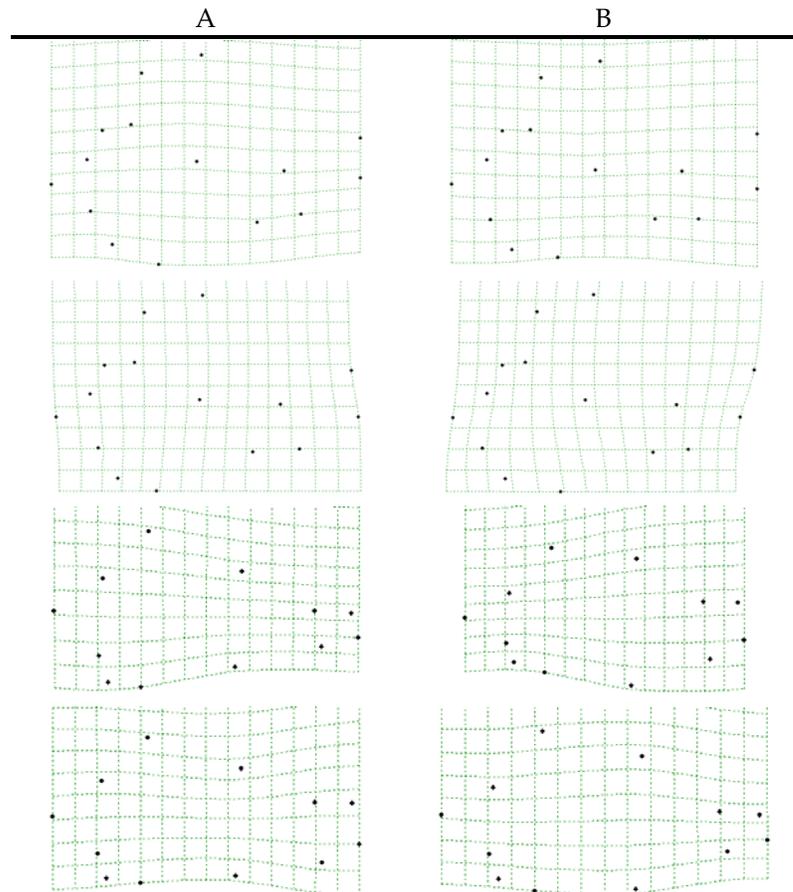


Figura 97. Variación de las deformaciones parciales en *Melongena melongena*. Componentes 5X y 5Y (significativos cara ventral), 2Y y 4Y (significativos cara lateral). A. valores negativos. B. valores positivos.

Un análisis de deformaciones parciales hecho con hembras, dio como resultado la validación estadística de 19 componentes, sin embargo la mayoría de ellos son también significativos para machos: 1Y y 3X, ambos de la cara ventral; 3Y, 8X y 9Y, de la cara lateral. Sólo 1X (cara ventral) y 8Y (cara lateral) son específicos a la forma de las hembras (Tabla XLVIII). Estas deformaciones parciales señalan cambios alométricos relacionados con la forma de la espira y el sifón (Fig. 99).

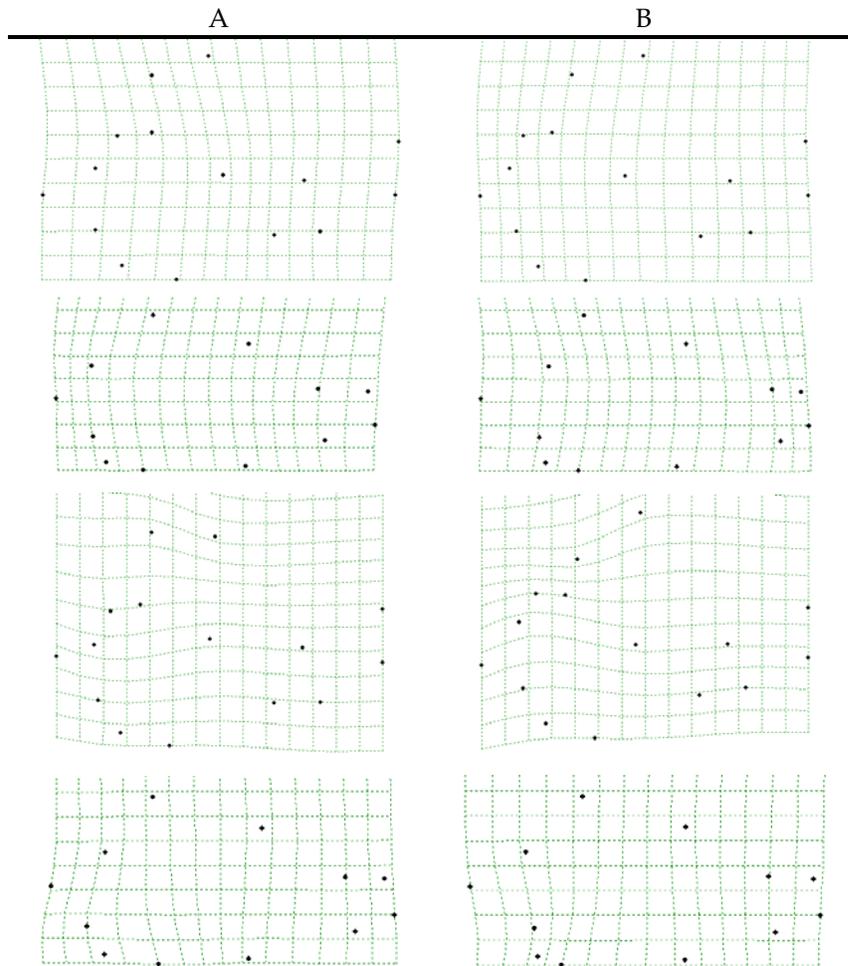


Figura 98. Variación de las deformaciones parciales en *Melongena melongena*. Componentes 3X y 5X (significativos cara ventral), 7Y y 3Y (significativos cara lateral). A. valores negativos. B. valores positivos.

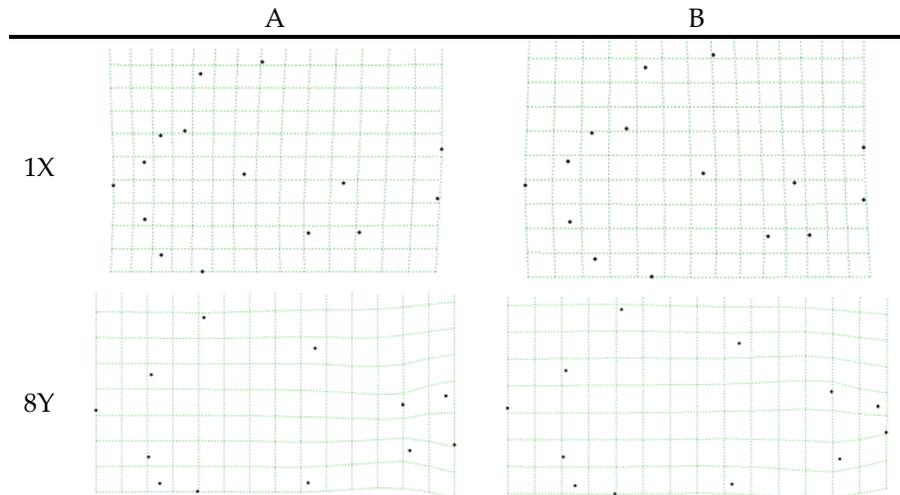


Figura 99. Variación de las deformaciones parciales sólo significativos para hembras de *Melongena melongena*. A. valores negativos. B. valores positivos.

Tabla XLVII. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral de *Melongena melongena*.

Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$p$
Cara ventral				
1	0,1216	0,0151	0,298	0,00006
3	0,2487	0,0003	NS	NS
5	0,1151	0,01833	0,0899	0,0384
7	NS	NS	0,1686	0,0038
12	0,2234	0,00069	0,1388	0,0091
Cara lateral				
1	NS	NS	0,263	0,00019
2	0,109	0,0219	0,109	0,0219
3	NS	NS	0,2891	0,00008
4	NS	NS	0,1372	0,0096
5	0,1502	0,0065	NS	NS
6	NS	NS	0,1402	0,0087
7	0,1057	0,0241	NS	NS
8	0,2451	0,00035	NS	NS
9	0,1417	0,0084	NS	NS

El mismo análisis, esta vez hecho sólo con machos, indica que los componentes 1Y y 3X (ambos de la cara ventral), 3Y, 8X y 9Y (los tres de la cara lateral) son significativos, sin embargo, estos también los son para hembras. Sólo el 2Y de la cara lateral, resultó ser una variable que describe cambios de las configuraciones de los machos. Este componente describe cambios alométricos en la métrica de la vuelta de la espira y da cuenta del desarrollo del labio exterior (Fig. 100).

Tabla XLVIII. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en las hembras de *Melongena melongena*.

Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$p$
Cara ventral				
1	0,3845	0,0012	0,5737	0,00002
3	0,1747	0,0421	NS	NS
Cara lateral				
3	NS	NS	0,4982	0,00012
8	0,4135	0,0007	0,2844	0,0073
9	NS	NS	0,2679	0,0096

Tabla XLIX. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en los machos de *Melongena melongena*.

Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$p$
Cara ventral				
1	NS	NS	0,5092	0,00009
3	0,224	0,0195	NS	NS
Cara lateral				
2	NS	NS	0,3665	0,00172
3	NS	NS	0,2294	0,0179
8	0,2824	0,0075	NS	NS
9	NS	NS	0,2297	0,0178

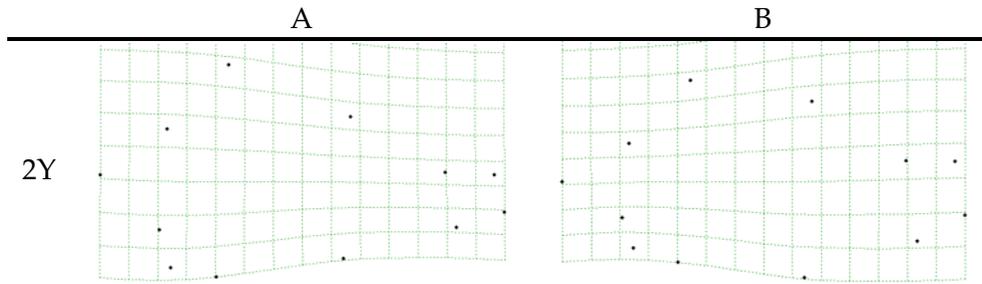


Figura 100. Variación de las deformaciones parciales sólo significativos para machos de *Melongena melongena*. A. valores negativos. B. valores positivos.

**- Análisis de deformaciones relativas**

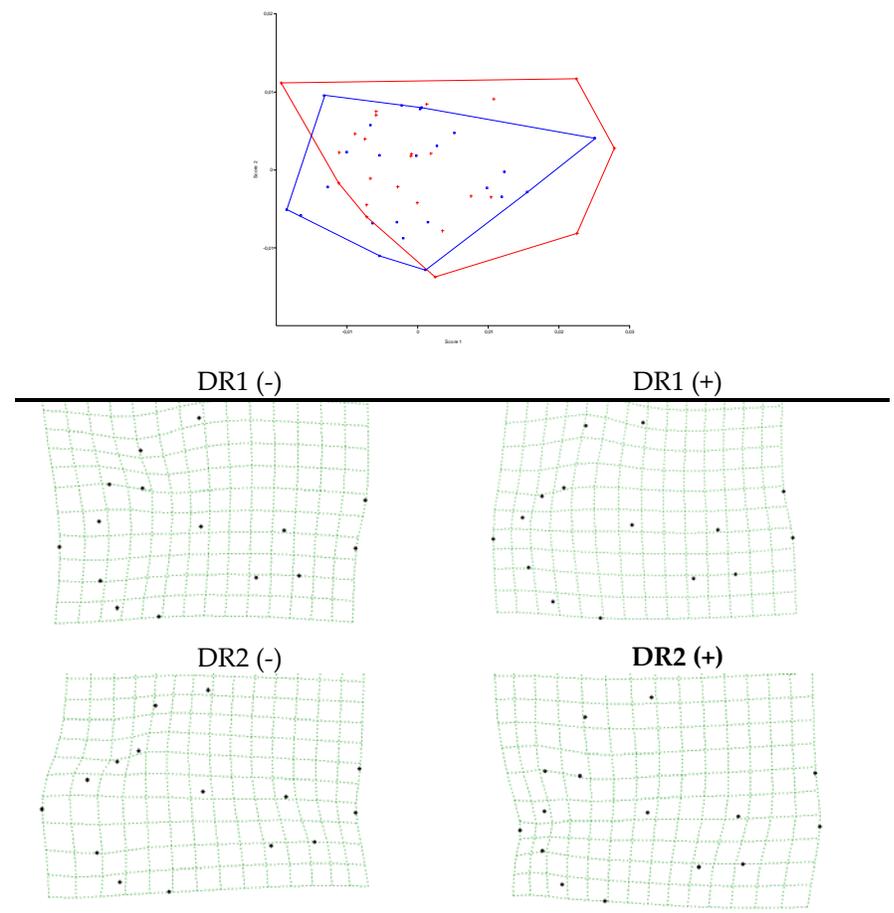


Figura 101. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara ventral de *Melongena melongena*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D.

Cambios globales ( $\alpha = 1$ ): El 96,11% de la varianza total se explica con las primeras 7 deformaciones relativas (DR) resultantes del análisis hecho para la cara ventral (Tabla L). De ellas, la deformación 1 representa el 38,93% y la deformación 2 el 31,27%. De las 20 DR resultantes del análisis hecho para la cara lateral, el 96,96% de la varianza total es explicada con las 7 primeras (Tabla L); el 39,45% de esta, corresponde a la deformación 1 y 23,86% a la deformación 2. La representación gráfica de estos dos componentes para la cara ventral, se muestra en la Figura 101 y en la Figura 102 para la cara lateral. La distancia entre los centroides para las configuraciones de machos y hembras son estadísticamente significativas ( $p = 0,83$ ).

Tabla L. Deformaciones relativas a escala global ( $\alpha = 1$ ) obtenidas para *Melongena melongena*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
<b>Cara ventral</b>			
1	0,13835	38,93%	38,93%
2	0,12399	31,27%	70,20%
3	0,08193	13,65%	83,85%
4	0,05030	5,15%	89,00%
5	0,03968	3,20%	92,20%
6	0,03340	2,27%	94,47%
7	0,02845	1,65%	96,11%
<b>Cara lateral</b>			
1	0,13563	39,45%	39,45%
2	0,10548	23,86%	63,30%
3	0,07884	13,33%	76,63%
4	0,06989	10,47%	87,11%
5	0,04816	4,97%	92,08%
6	0,03591	2,76%	94,85%
7	0,03138	2,11%	96,96%

Cambios locales ( $\alpha = -1$ ): Del análisis de deformaciones relativas para la cara ventral, se alcanza acumular el 95,95% del total de la varianza con el

aporte de 12 DR (Tabla LI). De ellas, la deformación 1 representa el 36,62%, mientras la deformación 2 el 18,80% (Fig. 103). En el caso de las configuraciones laterales, las primeras 10 DR explican el 95,01% de la varianza total (Tabla LI); el 51,01% de esta, corresponde a la deformación 1 y 10,54% a la deformación 2. La representación gráfica de estos dos componentes se muestra en la Figura 103. La distancia entre los centroides para las configuraciones de machos y hembras son estadísticamente significativas ( $p = 0.158$ ).

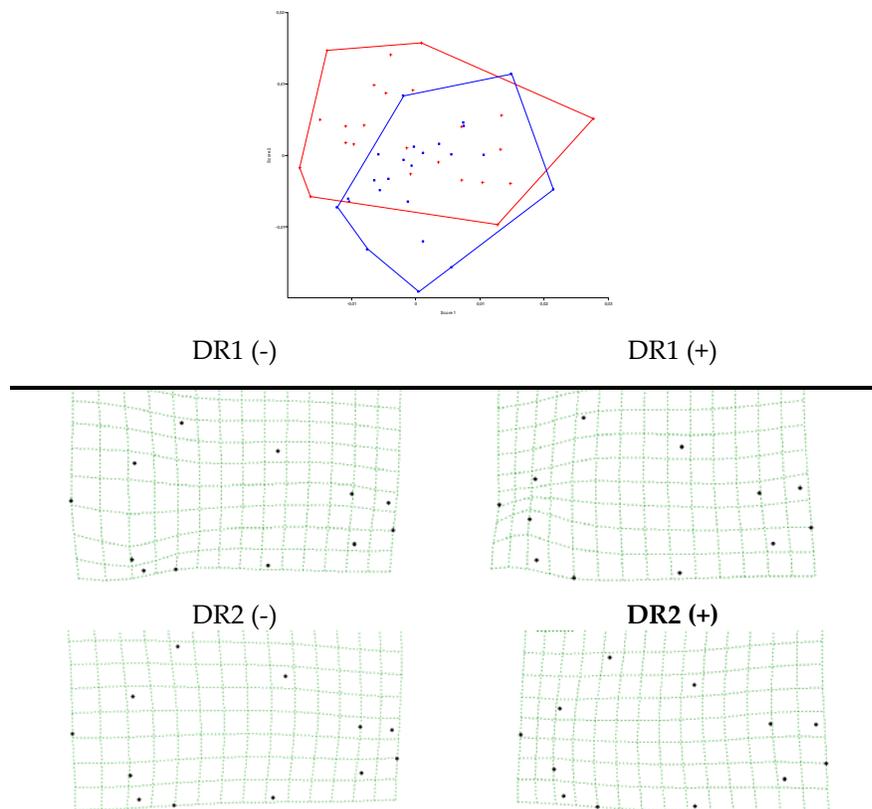


Figura 102. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara lateral de *Melongena melongena*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D.

Cara ventral de la concha

Cara lateral de la concha

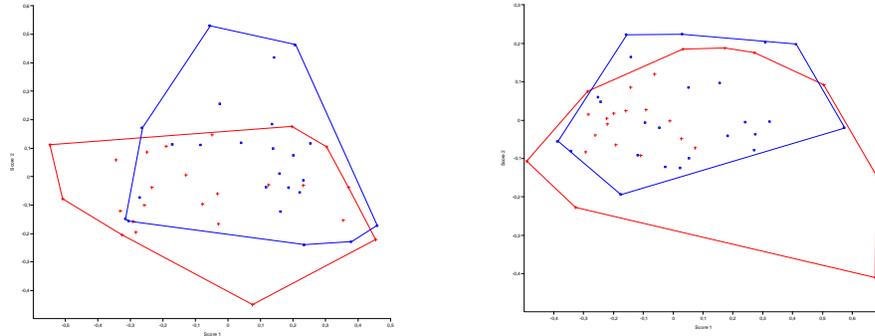


Figura 103. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = -1$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de *Melongena melongena*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos.

Tabla LI. Deformaciones relativas a escala local ( $\alpha = -1$ ) obtenidas para *Melongena melongena*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
<b>Cara ventral</b>			
1	1,26064	36,62%	36,62%
2	0,90325	18,80%	55,42%
3	0,72786	12,21%	67,63%
4	0,53382	6,57%	74,20%
5	0,49798	5,71%	79,91%
6	0,44688	4,60%	84,52%
7	0,37706	3,28%	87,79%
8	0,33473	2,58%	90,37%
9	0,28675	1,89%	92,27%
10	0,25249	1,47%	93,74%
11	0,22006	1,12%	94,85%
12	0,21834	1,10%	95,95%
<b>Cara lateral</b>			
1	1,35099	51,01%	51,01%
2	0,61406	10,54%	61,55%
3	0,52844	7,80%	69,35%
4	0,50049	7,00%	76,35%
5	0,45463	5,78%	82,13%
6	0,39679	4,40%	86,53%
7	0,33005	3,04%	89,57%
8	0,29130	2,37%	91,94%
9	0,23536	1,55%	93,49%
10	0,23332	1,52%	95,01%

Tabla LII. Deformaciones relativas sin ponderar ( $\alpha = 0$ ) obtenidas para *Melongena melongena*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
<b>Cara ventral</b>			
1	0,22187	28,35%	28,35%
2	0,19617	22,16%	50,50%
3	0,12104	8,44%	58,94%
4	0,11229	7,26%	66,20%
5	0,09358	5,04%	71,24%
6	0,09153	4,82%	76,07%
7	0,08121	3,80%	79,87%
8	0,07641	3,36%	83,23%
9	0,07327	3,09%	86,32%
10	0,06378	2,34%	88,66%
11	0,05919	2,02%	90,68%
12	0,05750	1,90%	92,58%
13	0,05483	1,73%	94,31%
14	0,04315	1,07%	95,38%
<b>Cara lateral</b>			
1	0,26745	39,77%	39,77%
2	0,14630	11,90%	51,67%
3	0,13432	10,03%	61,70%
4	0,11971	7,97%	69,67%
5	0,10103	5,67%	75,34%
6	0,09902	5,45%	80,79%
7	0,07908	3,48%	84,27%
8	0,07689	3,29%	87,56%
9	0,07056	2,77%	90,32%
10	0,06280	2,19%	92,52%
11	0,05406	1,62%	94,14%
12	0,04992	1,39%	95,53%

Sin ponderación ( $\alpha = 0$ ): 14 de los 26 DR resultantes del análisis de deformaciones relativas hecho para la cara ventral, explican el 95,38% de la varianza total (Tabla LII). Las primeras dos deformaciones representan el

28,35% y 22,16%, respectivamente (Fig. 104). De los 20 DR resultantes del análisis de deformaciones relativas hecho para la cara lateral, el 95,53% de la varianza total es explicada con los 12 primeros (Tabla LII); el 39,77% de esta, corresponde a la deformación 1 y 11,90% a la deformación 2 (Fig. 104). La distancia entre los centroides para las configuraciones de machos y hembras son estadísticamente significativas ( $p = 0,328$ ).

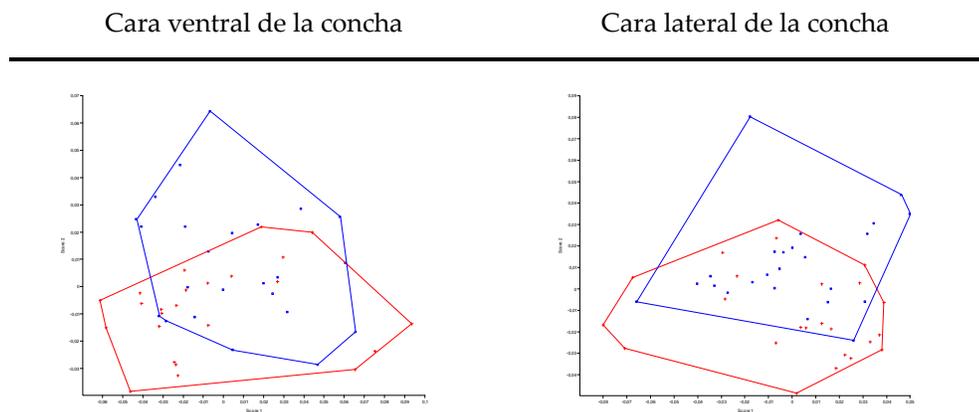


Figura 104. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = -1$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de *Melongena melongena*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos.

#### - Análisis de covarianza entre los sexos

El análisis 2B-PLS de la forma de machos y hembras reveló la existencia de 23 dimensiones que describen los cambios de forma para el valor de alfa 1, análisis del cual se obtuvieron los mayores porcentajes de covarianza. Las primeras dos dimensiones, explican el 91,08% de la covarianza cuadrada perteneciente al componente no uniforme entre los grupos estudio (81,64% y 9,44%, respectivamente). Los machos y las hembras estuvieron correlacionados de acuerdo a un  $r = 0,5528$  en la primera dimensión y  $r = 0,3796$  en la segunda, para la cara ventral.

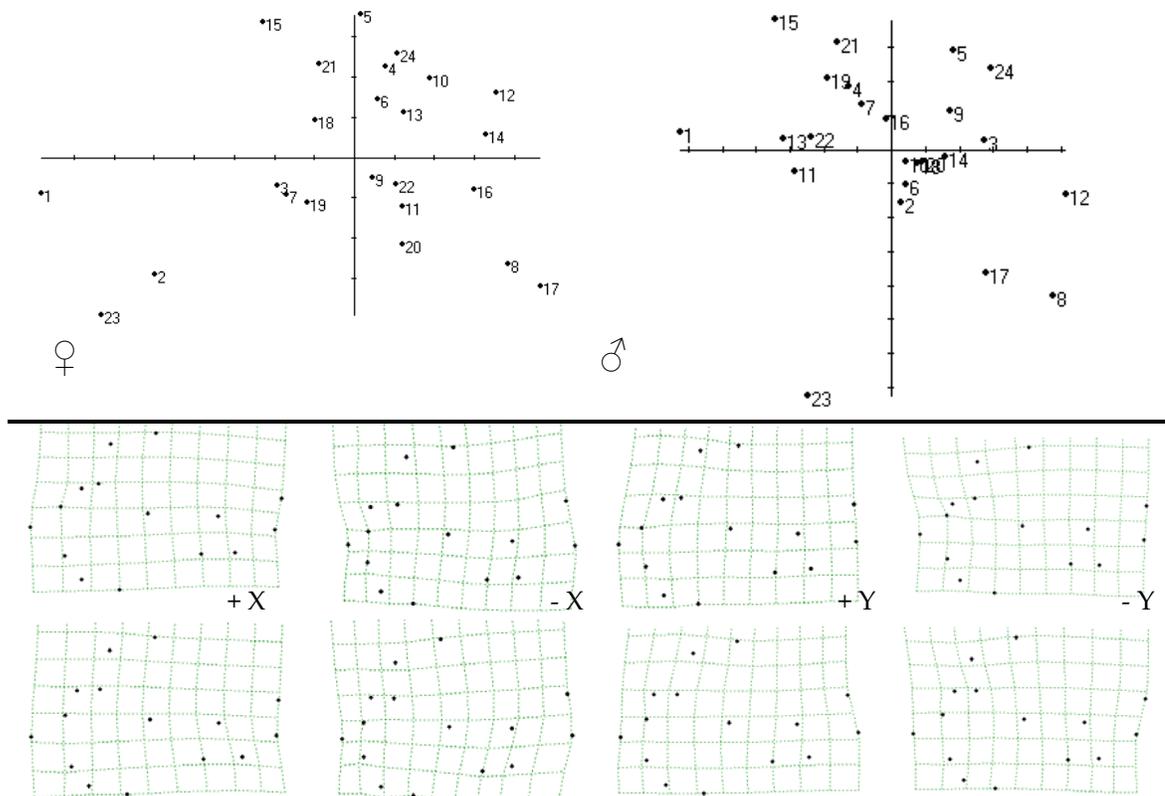


Figura 105. Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara ventral de *Melongena melongena*. TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos.

El correspondiente análisis llevado a cabo con los datos laterales revela que las dos primeras variables latentes explican el 94,97% de la covarianza total (84,8% y 10,18% respectivamente) y la correlación entre los sexos fue de  $r = 0,5211$  en la primera dimensión y  $r = 0,4145$  en la segunda. Dado que la técnica de ordenación, expresa la covariación de los dos grupos de forma ordenada en dimensiones, las Figuras 105 y 106 muestran gráficamente el primer par de variables latentes entre la forma de machos y hembras para cada uno de los dos lados en estudio (cada gráfica es como la ordenación

análoga de un análisis de componentes principales, pero los ejes pueden estar correlacionados de cierta manera, Rohlf y Corti, 2000).

Como los dos primeros pares de vectores no están altamente correlacionados, las ordenaciones entre machos y hembras, se esperan no sean muy similares. Confirmadas por una prueba de permutaciones usando una prueba de 999 permutaciones aleatorias;  $p = 0,61$  (para el ventral) y  $0,38$  (para el lateral).

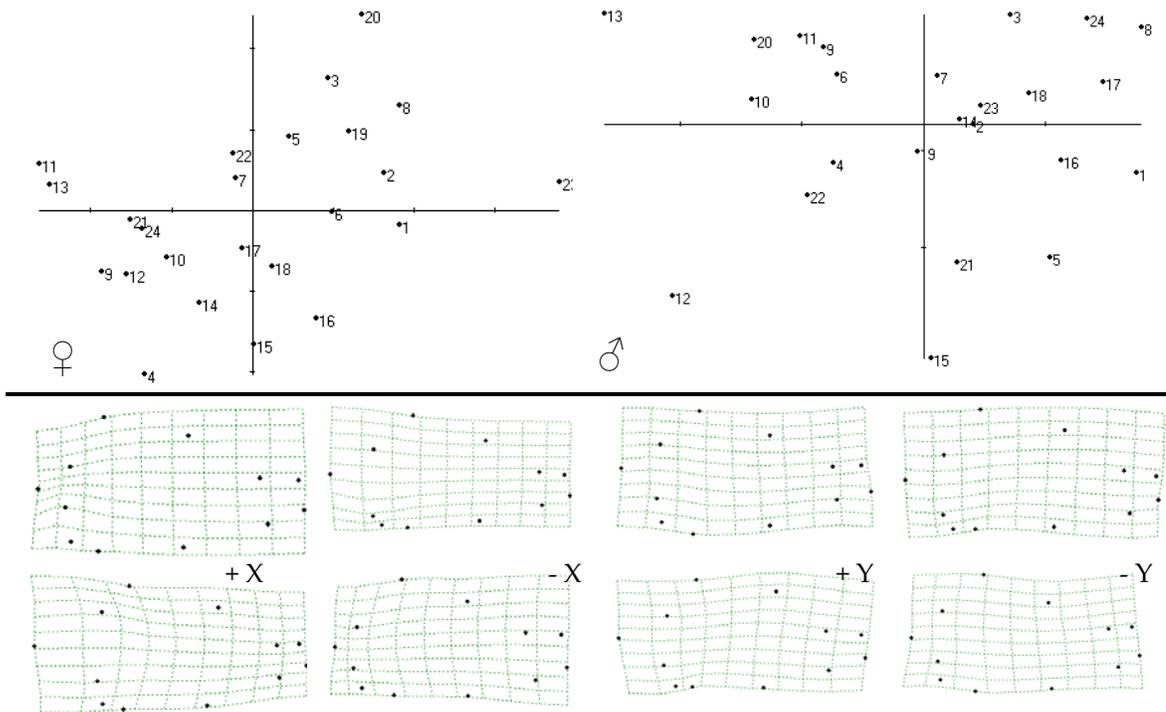


Figura 106. Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara lateral de *Melongena melongena*. TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos.

### 7. *Fasciolaria tulipa* (n = ♀ 20; ♂ 20)

Las Tabla LIII y LIV indican la localización y tipo de los hitos empleados en las conchas de *Fasciolaria*. En la Figura 107 se presenta esta distribución y la configuración consenso con sus respectivas desviaciones relativas a la posición de los *hitos* para *F. tulipa*.

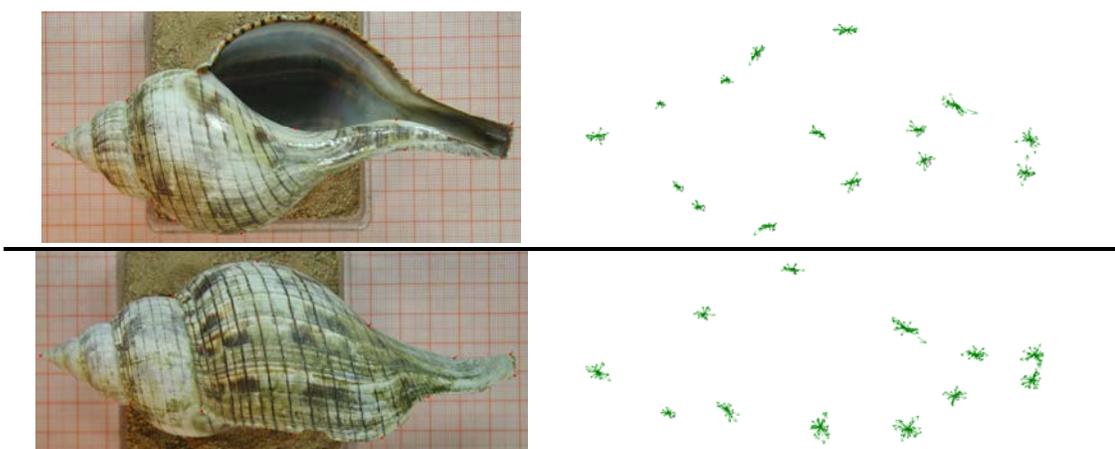


Figura 107. Localización de hitos y configuración consenso de la cara ventral y lateral de *Fasciolaria tulipa*. La dispersión de los datos se muestra en forma de vectores.

Tabla LIII. Localización de los hitos empleados en la cara ventral para especies de *Fasciolaria tulipa* en el presente estudio, con la finalidad de ser usados en la sobreposición de TPS.

Nº	Descripción	Tipo
1	Unión del canal sifonal posterior (anal) con la vuelta del cuerpo	I
2	Punto correspondiente a distancia intermedia del labio interno	III
3	Cambio de curvatura, inicio del canal sifonal anterior	II
4	Extremo izquierdo del canal sifonal anterior	I
5	Extremo derecho del canal sifonal anterior	I
6	Cambio de curvatura, fin de la región sifonal anterior	II
7	Punto correspondiente a distancia intermedia del labio	III
8	Fin del canal de ribletes	II
9	Sutura principal derecha	I
10	Ápice	I
11	Sutura principal izquierda	I
12	Hombro	II
13	Máxima curvatura de la vuelta del cuerpo	II
14	Inicio de la base de la vuelta del cuerpo	II
15	Curvatura máxima del complejo fasciolar	II

Tabla LIV. Localización de los hitos empleados en la cara lateral para especies de *Fasciolaria tulipa* en el presente estudio, con la finalidad de ser usados en la sobreposición de TPS.

Nº	Descripción	Tipo
1	Ápice	I
2	Sutura principal	I
3	Máxima curvatura de la vuelta del cuerpo (Hombro)	II
4	Punto correspondiente a distancia intermedia de la vuelta del cuerpo	III
5	Inicio del área sifonal anterior	II
6	Extremo dorsal del canal sifonal anterior	I
7	Extremo ventral del canal sifonal anterior	I
8	Inicio del área sifonal anterior	II
9	Cambio de curvatura entre el labio y la región sifinal	
10	Punto correspondiente a distancia intermedia del labio	III
11	Unión del canal sifonal posterior con la vuelta del cuerpo	I
12	Sutura principal	I

a. Dimorfismo sexual de tallas:

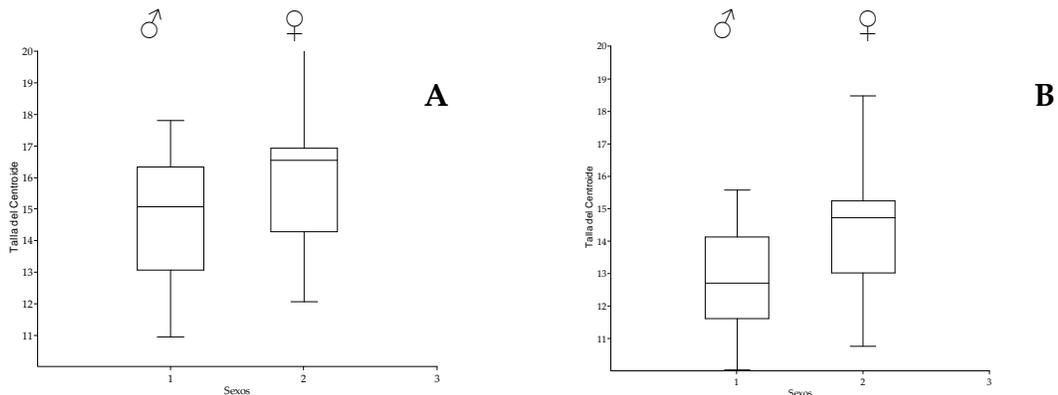


Figura 108. Promedio y desviación de la talla del centroide de machos (1) y hembras (2) de *Fasciolaria tulipa*. En lado ventral (a) y lateral (b).

El análisis de medias (*t-student*) basado en la talla del centroide, de la cara lateral ( $t = -2,5298$ ;  $p < 0,015$ ; permutación (1000) = 0,016), indica que hay diferencias significativas entre la talla de los machos y hembras de *F. tulipa*, como también indican los resultados de las cerchas. La Figura 108 es una representación de estos resultados, en cual se muestra que las hembras son de mayor talla que los machos. Sin embargo, para la cara ventral las diferencias

de tallas no fueron significativas ( $t = -1,78$ ;  $p < 0,083$ ; permutación (1000) = 0,091), tal como se encontró para *Melongena melongena*.

**b. Dimorfismo sexual de forma:**

***Componente lineal***

El componente uniforme X ( $r^2 = 0,4376$ ;  $p = 0,0015$ ) fue significativo para las configuraciones ventrales de las hembras, mientras que el Y ( $r^2 = 0,2897$ ;  $p = 0,0144$ ) lo fue para las configuraciones laterales de los machos (Fig. 109). Este componente X señala cambios proporcionales en el eje de inclinación de la máxima curvatura de abertura. Por otra parte, el componente Y indica cambios en la inclinación del hombro.

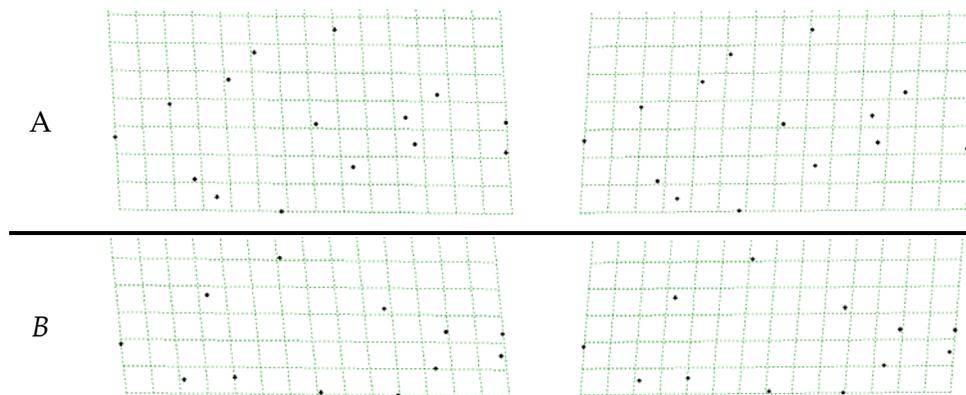


Figura 109. Representación del componente uniforme en las configuraciones de ambos sexos de *Fasciolaria tulipa*. A. Hembras – Uni X. A la izquierda valores negativos. A la derecha valores positivos. B. Machos – Uni Y.

***Componente no lineal***

**- Análisis de deformaciones parciales**

El análisis de la relación de las deformaciones parciales contra la talla del centroide halló vectores significativos relacionados con cambios locales y globales. La correlación de la talla del centroide con las variables de forma se

muestra en la Figura 110. En general, el cambio alométrico de la concha en *F. tulipa* está asociado a la forma de la vuelta del cuerpo y el sifón en las configuraciones ventrales (Fig. 111), mientras que diferencias en el desarrollo del labio se evidencian en las configuraciones laterales (Fig. 112).

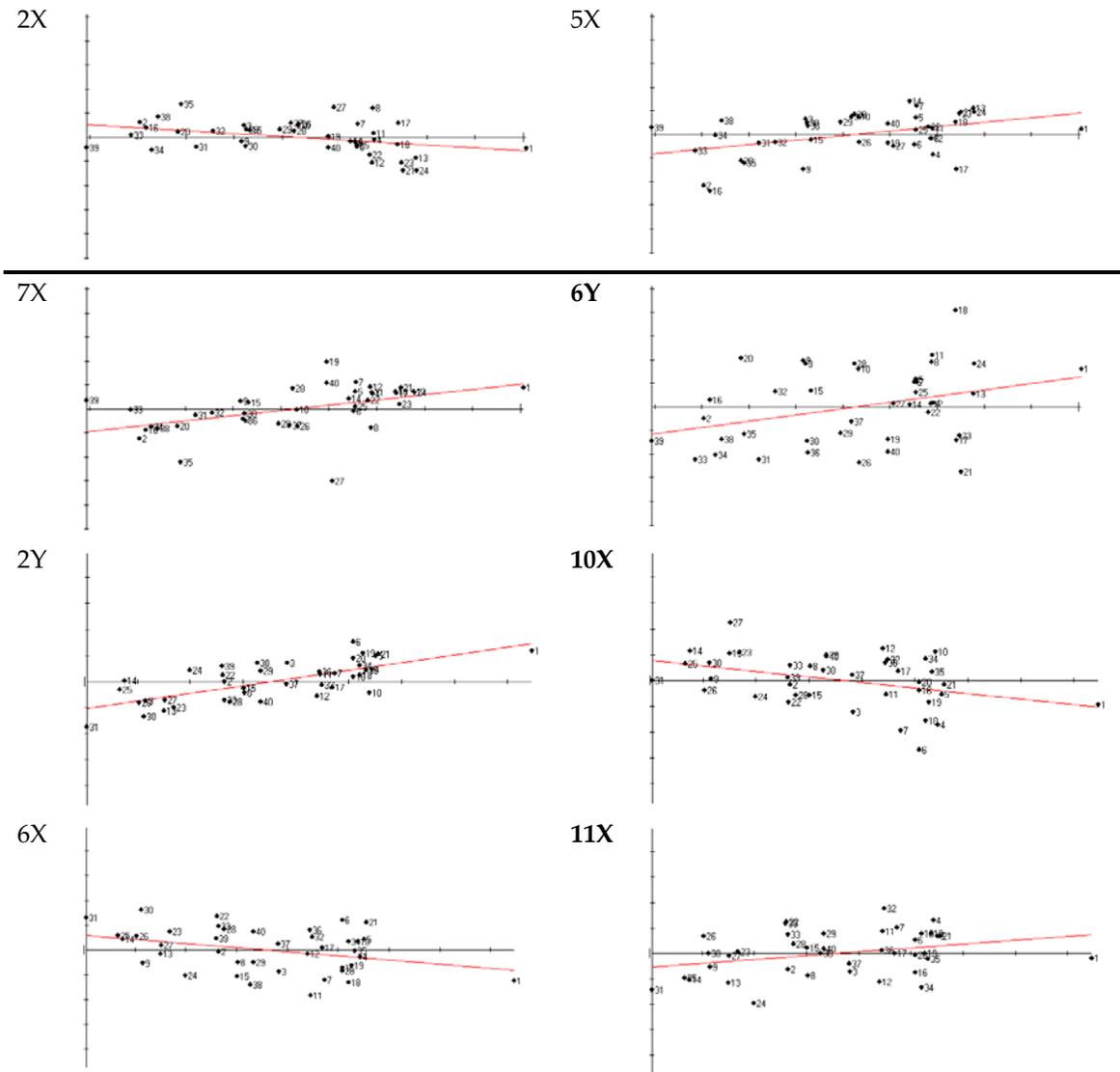


Figura 110. Regresión de la talla del centroide contra algunos de las deformaciones parciales significativas de *Fasciolaria tulipa*. Gráficas de regresión a la izquierda incluyen variables de la cara ventral y a derecha las variables de la cara lateral.

La comparación de la configuración consenso y las energías de deformación obtenidas de cada configuración reveló la existencia de cambios, apoyando lo observado con las regresiones de las deformaciones parciales y la talla del centroide (Tabla LV). Un análisis empleando tanto individuos hembras y machos, indica que los cambios de forma en la muestra de la cara ventral están principalmente descritos por los componentes 2X, 5X, 7X, 8Y y 12X (Wilks' Lambda = 0,1137;  $p = 0,0066$ ). La prueba de permutaciones (0,60%) de los datos obtenidos para las regresiones asegura un alto nivel de significación en estos resultados. En la cara lateral los componentes fueron 2Y, 4X, 6X, 8X, 8Y y 9Y (Wilks' Lambda = 0,1782;  $p = 0,0011$ ). La prueba de permutaciones (0,60%) de los datos obtenidos para las regresiones asegura un alto nivel de significación en estos resultados.

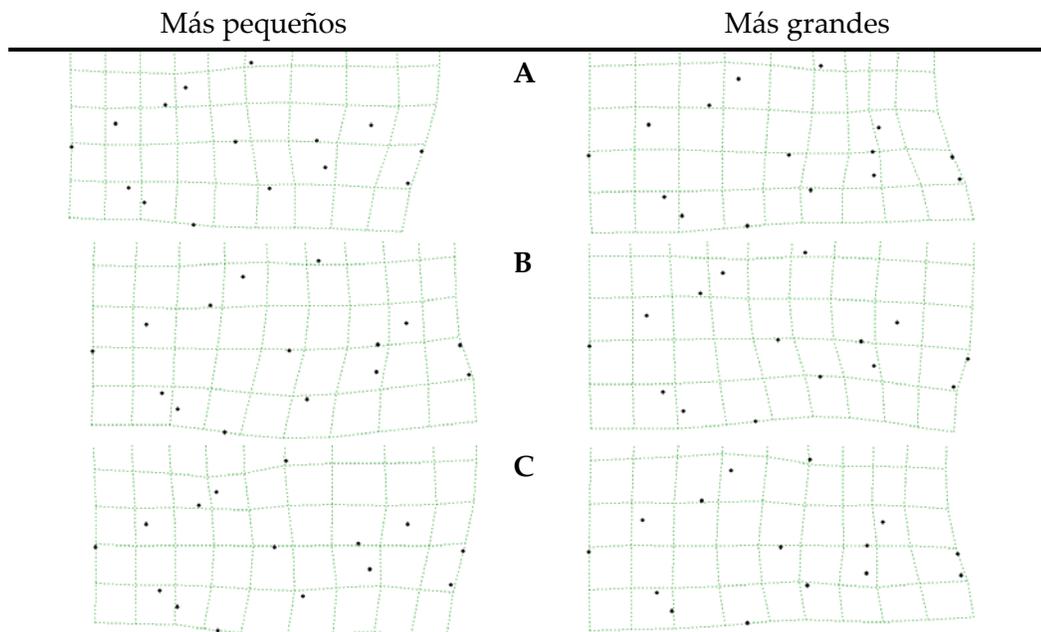


Figura 111. Cambios alométricos en la cara ventral de *Fasciolaria tulipa*. Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos.

El cambio alométrico de la concha en *F. tulipa* (Fig. 113) está asociado a la forma de la espira de acuerdo las variaciones de 2X y 7X (cara ventral) y 4X (cara lateral), la abertura caracterizado por los componentes 5X y 12X de los datos ventrales, la vuelta del cuerpo (componente 8Y de la cara ventral y 2Y de la lateral) y el sifón (componentes 4X, 8X y 8Y del lateral).

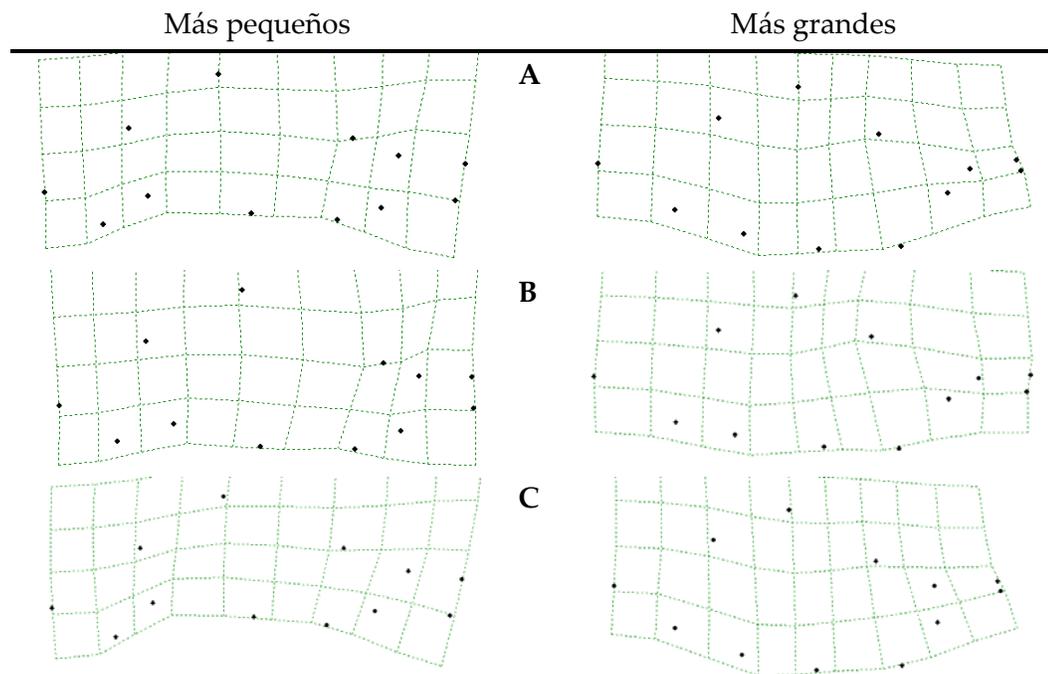
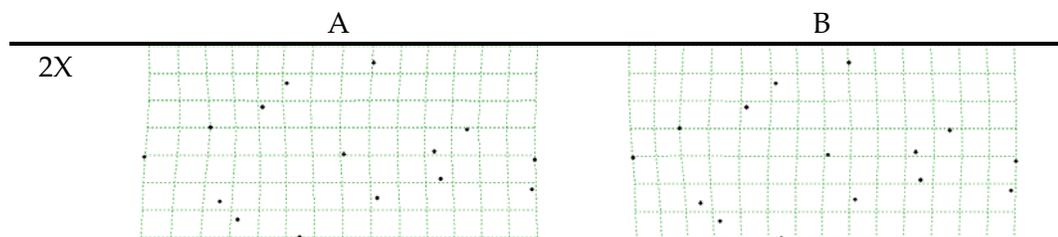


Figura 112. Cambios alométricos en la cara lateral de *Fasciolaria tulipa*. Rejillas muestran la deformación de la configuración consenso en el individuo más pequeño (izquierda) hasta el individuo más grande (derecha). A. Muestra de hembras y machos en conjunto. B. Hembras. C. Machos.



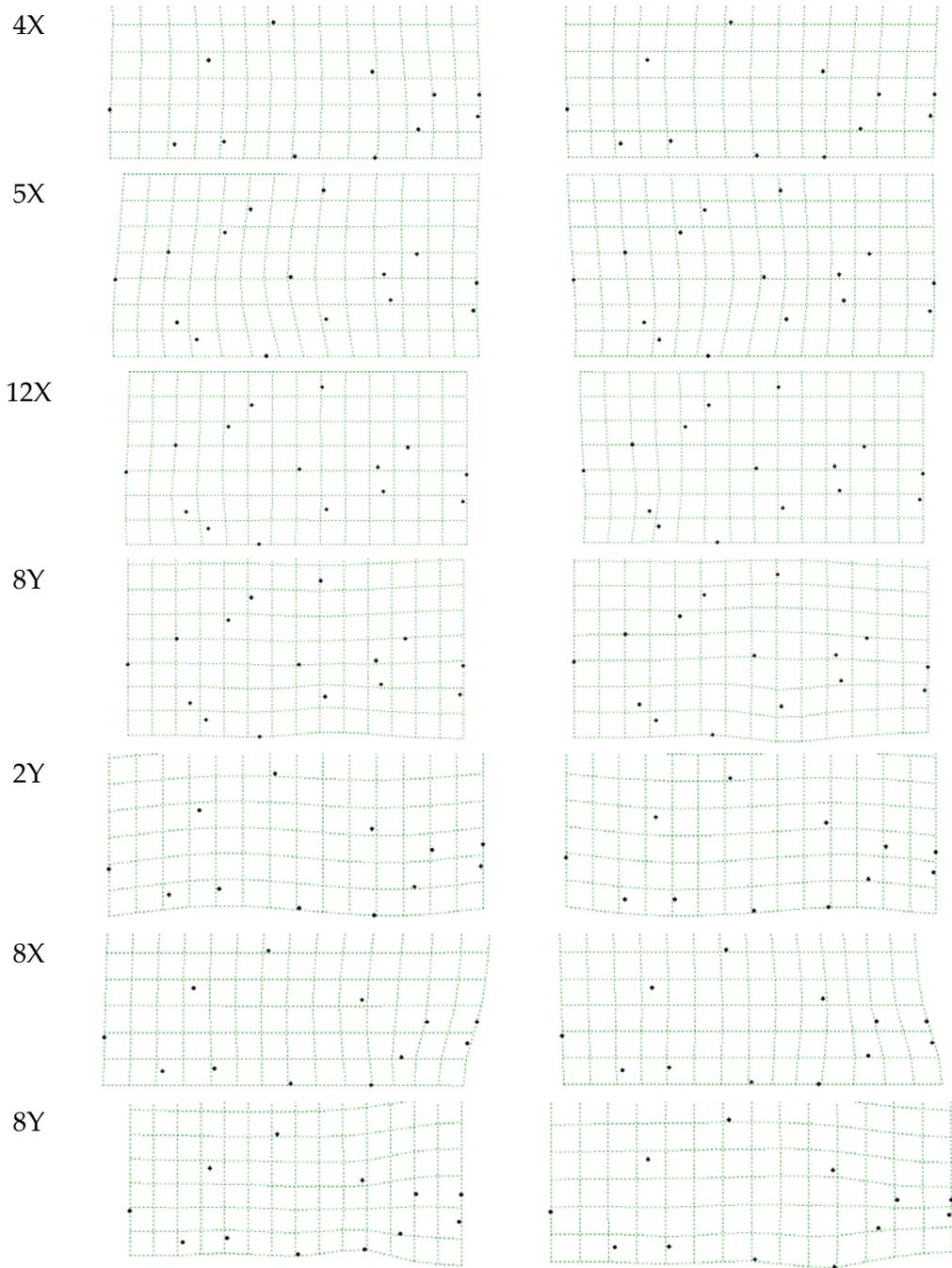


Figura 113. Variación de las deformaciones parciales en *Fasciolaria tulipa*. Componentes 5X y 5Y (significativos cara ventral), 2Y y 4Y (significativos cara lateral). A. valores negativos. B. valores positivos.

Tabla LV. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral de *Fasciolaria tulipa*.

Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	<i>r</i> <sup>2</sup>	<i>p</i>	<i>r</i> <sup>2</sup>	<i>p</i>
<b>Cara ventral</b>				
2	0,1357	0,0194	NS	NS
5	0,1906	0,0049	NS	NS
7	0,2382	0,0014	NS	NS
8	NS	NS	0,2774	0,0005
12	0,1161	0,0314	NS	NS
<b>Cara lateral</b>				
2	NS	NS	0,5024	0,0000
4	0,1518	0,01296	NS	NS
6	0,1218	0,0273	NS	NS
8	0,1041	0,0423	0,1021	0,0445
9	NS	NS	0,1714	0,0079

El análisis de deformaciones parciales hecho sólo con hembras, no resultó en la significación de alguna deformación excepto el uniforme en la cara ventral (Tabla LVI). Sin embargo, existen cambios alométricos relacionados con la deformación 2Y, 3X, y 8 (componentes X y Y) de las configuraciones laterales (Fig. 114). Estas variables dan cuenta de la forma de la espira, la vuelta del cuerpo y del sifón anterior. El mismo análisis, esta vez hecho sólo con machos (Tabla LVI), indica que existen cambios alométricos relacionados con la deformación 1X, 3X y 9X, de las configuraciones ventrales y las deformaciones 3Y y 7X de las configuraciones laterales (Fig. 115). Estas variables caracterizan patrones de cambio en la espira y sifón anterior.

Tabla LVI. Componentes significativos de las deformaciones parciales encontradas en la cara ventral y lateral en hembras y machos por separado de *Fasciolaria tulipa*.

Hembras				
Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$p$
Cara lateral				
1	NS	NS	0,4305	0,00168
3	0,3039	0,01175	NS	NS
8	0,2699	0,0189	0,2653	0,02011
Machos				
Deformación Parcial	Componente X		Componente Y	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$p$
Cara ventral				
1	0,3308	0,00798	NS	NS
3	0,2838	0,01559	NS	NS
9	0,2698	0,0189	NS	NS
Cara lateral				
3	NS	NS	0,2933	0,01364
7	0,3259	0,00857	NS	NS

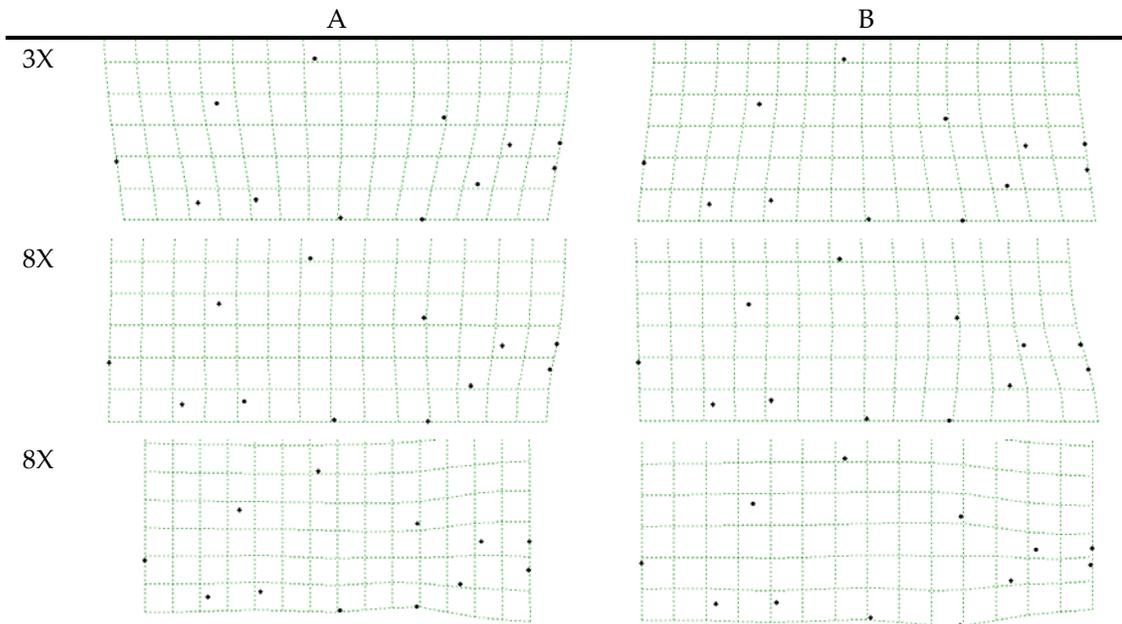


Figura 114. Variación de las deformaciones parciales sólo significativas para hembras de *Fasciolaria tulipa*. A. valores negativos. B. valores positivos.

A

B

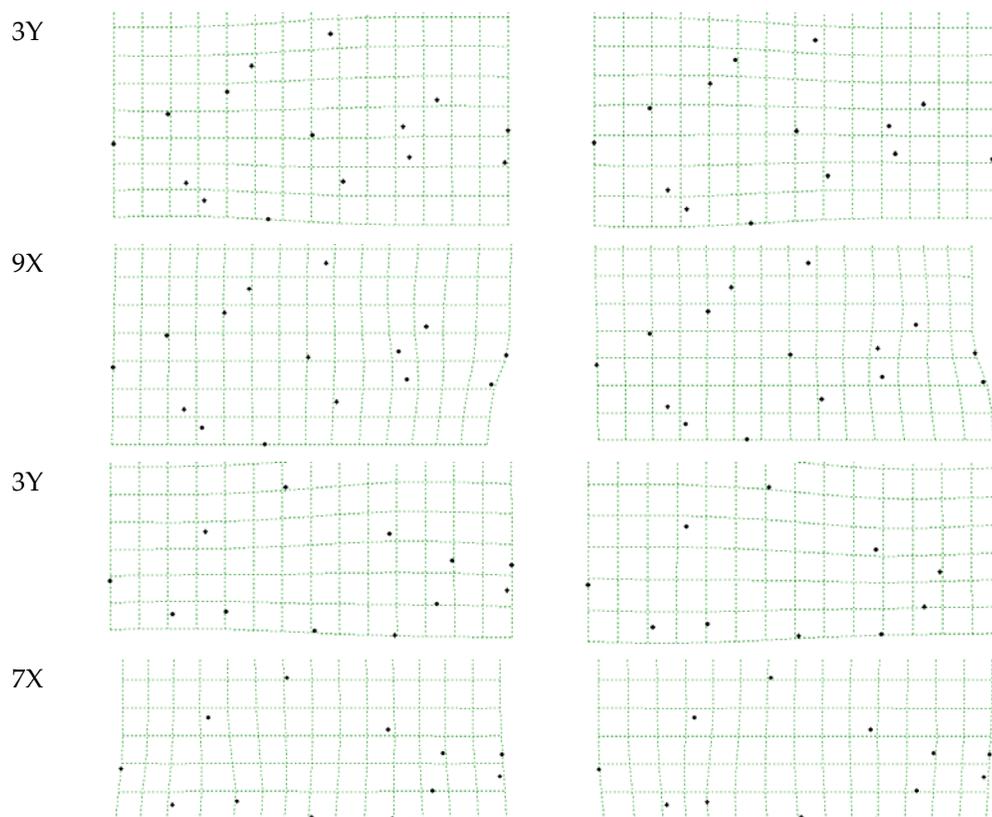


Figura 115. Variación de las deformaciones parciales sólo significativos para machos de *Fasciolaria tulipa*. A. valores negativos. B. valores positivos.

### - Análisis de deformaciones relativas

Cambios globales ( $\alpha = 1$ ): El 95,99% de la varianza total se explica con las primeras 6 deformaciones relativas (DR) resultantes del análisis hecho para la cara ventral (Tabla LVII). De ellas, la deformación 1 representa el 36,80% y la deformación 2 el 27,03%. De los 20 RW resultantes del análisis de deformaciones relativas hecho para la cara lateral, el 95,57% de la varianza total es explicada con los 5 primeros (Tabla LVII); el 40,93% de esta, corresponde a la deformación 1 y 29,67% a la deformación 2. La representación gráfica de estos dos componentes para la cara ventral, se muestra en la Figura 116 y en la Figura 117 para la cara lateral. La distancia

entre los centroides para las configuraciones de machos y hembras son estadísticamente significativas ( $p = 0,794$ ).

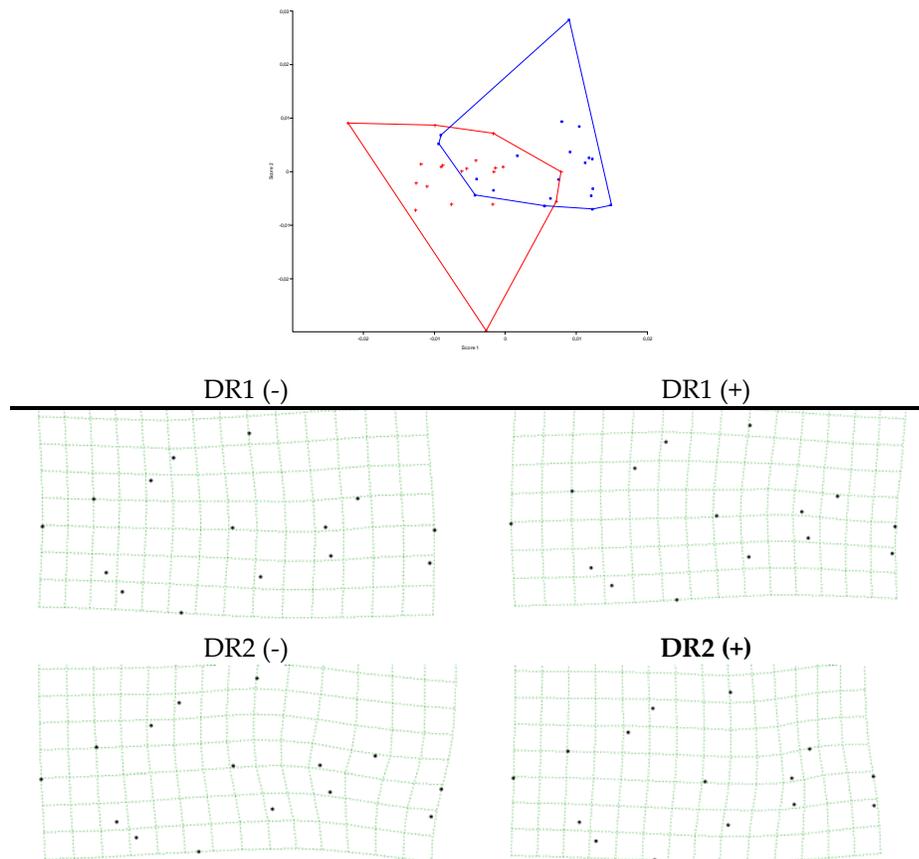


Figura 116. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara ventral de *Fasciolaria tulipa*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D.

Cambios locales ( $\alpha = -1$ ): Del análisis de deformaciones relativas para la cara ventral, se alcanza acumular el 95,27% del total de la varianza con el aporte de 13 RW (Tabla LVIII). De ellas, la deformación 1 representa el 35,79%, mientras la deformación 2 el 12,93% (Fig. 118). En el caso de las configuraciones laterales, las primeras 11 RW explican el 95,30% de la varianza total (Tabla LVIII); el 25,89% de esta, corresponde a la deformación 1

y 17,72% a la deformación 2. La representación gráfica de estos dos componentes se muestra en la Figura 118. La distancia entre los centroides para las configuraciones de machos y hembras no son estadísticamente significativas ( $p = 0,159$ ).

Tabla LVII. Deformaciones relativas a escala global ( $\alpha = 1$ ) obtenidas para *Fasciolaria tulipa*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
Cara ventral			
1	0,09318	36,80%	36,80%
2	0,07986	27,03%	63,83%
3	0,06125	15,90%	79,73%
4	0,04406	8,23%	87,96%
5	0,03762	6,00%	93,96%
6	0,02187	2,03%	95,99%
Cara lateral			
1	0,12566	40,93%	40,93%
2	0,10699	29,67%	70,60%
3	0,07718	15,44%	86,04%
4	0,04810	6,00%	92,04%
5	0,03690	3,53%	95,57%

Sin ponderación ( $\alpha = 0$ ): 13 de los 26 DR resultantes del análisis de deformaciones relativas hecho para la cara ventral, explican el 95,95% de la varianza total (Tabla LIX). Las primeras dos deformaciones representan el 20,13% y 19,36%, respectivamente (Fig. 119). De los 20 DR resultantes del análisis de deformaciones relativas hecho para la cara lateral, el 95,78% de la varianza total es explicada con los 11 primeros (Tabla LIX); el 26,33% de esta, corresponde a la deformación 1 y 20,30% a la deformación 2 (Fig. 119). La distancia entre los centroides para las configuraciones de machos y hembras son estadísticamente significativas ( $p = 0,270$ ).

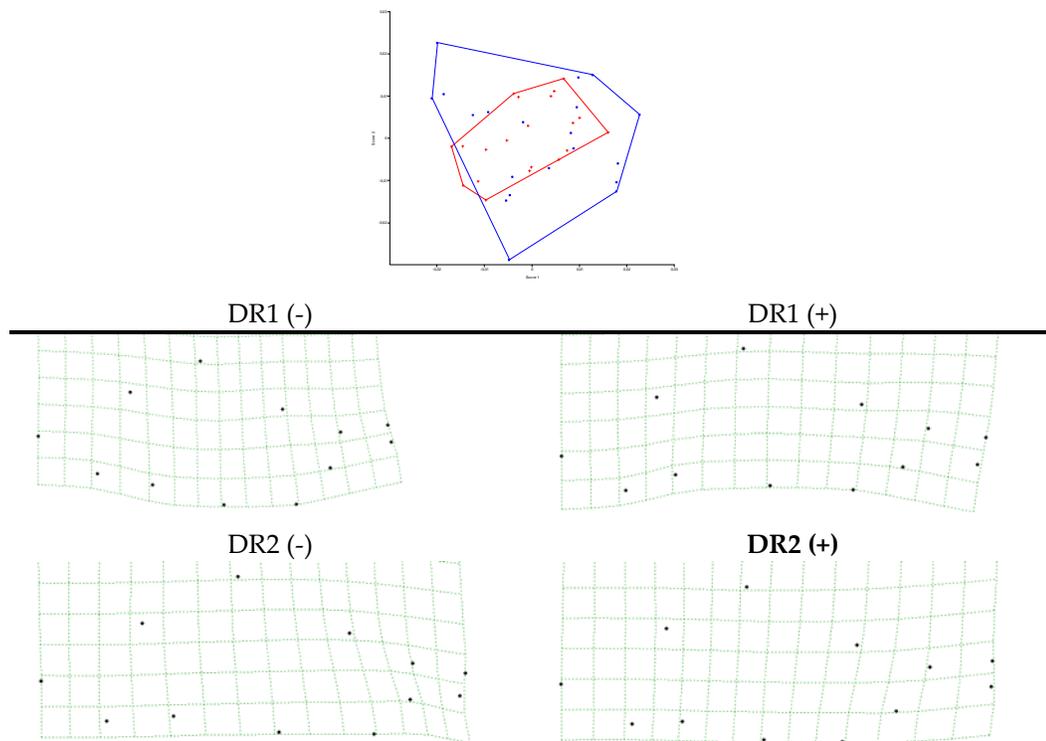


Figura 117. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = 1$ ) 1 y 2 de la cara lateral de *Fasciolaria tulipa*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos. TPS asociados con estos primeros DR se muestran con sus magnificaciones en 2D.

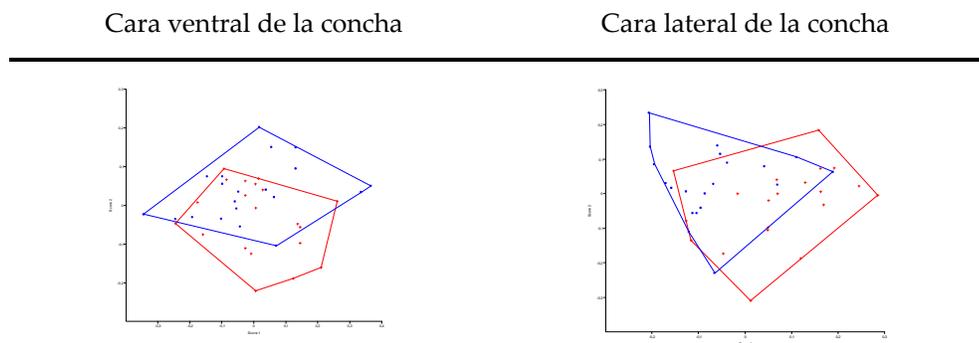


Figura 118. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = -1$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de *Fasciolaria tulipa*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos.

Cara ventral de la concha

Cara lateral de la concha

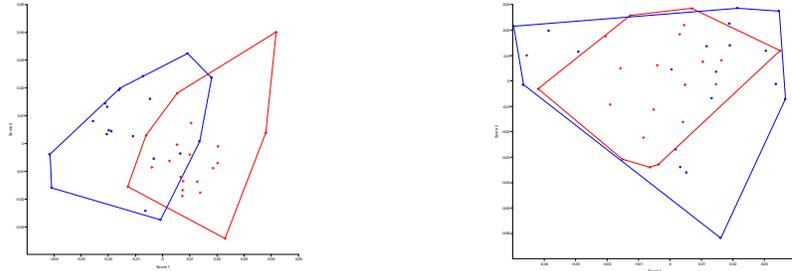


Figura 119. Análisis de deformaciones relativas ( $\alpha = -1$ ) 1 y 2 para la cara ventral y lateral de *Fasciolaria tulipa*. En rojo se representan las hembras, y en azul los machos.

Tabla LVIII. Deformaciones relativas a escala local ( $\alpha = -1$ ) obtenidas para la cara ventral de *Fasciolaria tulipa*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
<b>Cara ventral</b>			
1	0,66902	35,79%	35,79%
2	0,40220	12,93%	48,72%
3	0,32258	8,32%	57,04%
4	0,30522	7,45%	64,49%
5	0,28503	6,50%	70,98%
6	0,24680	4,87%	75,85%
7	0,22982	4,22%	80,08%
8	0,22746	4,14%	84,21%
9	0,19200	2,95%	87,16%
10	0,17224	2,37%	89,53%
11	0,16860	2,27%	91,81%
12	0,15419	1,90%	93,71%
13	0,13956	1,56%	95,27%
<b>Cara lateral</b>			
1	0,59346	25,89%	25,89%
2	0,49103	17,72%	43,61%
3	0,43545	13,94%	57,55%
4	0,37692	10,44%	67,99%
5	0,34223	8,61%	76,60%
6	0,26426	5,13%	81,73%
7	0,23954	4,22%	85,95%
8	0,21023	3,25%	89,19%
9	0,19673	2,84%	92,04%
10	0,15727	1,82%	93,86%
11	0,13998	1,44%	95,30%

Tabla LIX. Deformaciones relativas sin ponderar ( $\alpha = 0$ ) obtenidas para la cara ventral de *Fasciolaria tulipa*. Sólo se incluyen los componentes cuya contribución acumulada alcanza el 95% de la varianza.

DR	Valor Singular	Varianza	Varianza Acumulada
Cara ventral			
1	0,11610	20,13%	20,13%
2	0,11387	19,36%	39,48%
3	0,10235	15,64%	55,12%
4	0,08486	10,75%	65,88%
5	0,06967	7,25%	73,12%
6	0,06338	6,00%	79,12%
7	0,05769	4,97%	84,09%
8	0,04863	3,53%	87,62%
9	0,04136	2,55%	90,18%
10	0,03603	1,94%	92,11%
11	0,03142	1,47%	93,59%
12	0,02920	1,27%	94,86%
13	0,02701	1,09%	95,95%
Cara lateral			
1	0,15977	26,33%	26,33%
2	0,14028	20,30%	46,63%
3	0,12809	16,92%	63,56%
4	0,09142	8,62%	72,18%
5	0,08025	6,64%	78,82%
6	0,06794	4,76%	83,59%
7	0,05762	3,43%	87,01%
8	0,05233	2,82%	89,84%
9	0,05021	2,60%	92,44%
10	0,04483	2,07%	94,51%
11	0,03513	1,27%	95,78%

#### - Análisis de covarianza entre los sexos

El análisis 2B-PLS de la forma de machos y hembras reveló la existencia de 19 dimensiones (variables latentes que explican la covarianza de la forma) que describen los cambios de forma para el valor de alfa 1, análisis del cual se obtuvieron los mayores porcentajes de covarianza. Las primeras dos

dimensiones, explican el 93,35% de la covarianza cuadrada perteneciente al componente no uniforme entre los grupos estudio (71,84% y 21,51%, respectivamente). Los machos y las hembras estuvieron correlacionados de acuerdo a un  $r = 0,5254$  en la primera dimensión y  $r = 0,4094$  en la segunda, para la cara ventral.

El correspondiente análisis llevado a cabo con los datos laterales revela que las dos primeras variables latentes explican el 81,05% de la covarianza total (59,69% y 21,36% respectivamente) y la correlación entre los sexos fue de  $r = 0,2108$  en la primera dimensión y  $r = 0,3462$  en la segunda. Dado que la técnica de ordenación, expresa la covariación de los dos grupos de forma ordenada en dimensiones, las Figuras 120 y 121 muestran gráficamente el primer par de variables latentes entre la forma de machos y hembras para cada uno de los dos lados en estudio (cada gráfica es como la ordenación análoga de un análisis de componentes principales, pero los ejes pueden estar correlacionados de cierta manera, Rohlf y Corti, 2000).

Como los dos primeros pares de vectores no están altamente correlacionados, las ordenaciones entre machos y hembras, se esperan no sean muy similares. Confirmadas por una prueba de permutaciones usando una prueba de 999 permutaciones aleatorias;  $p = 0,71$  (para el ventral) y  $0,98$  (para el lateral).

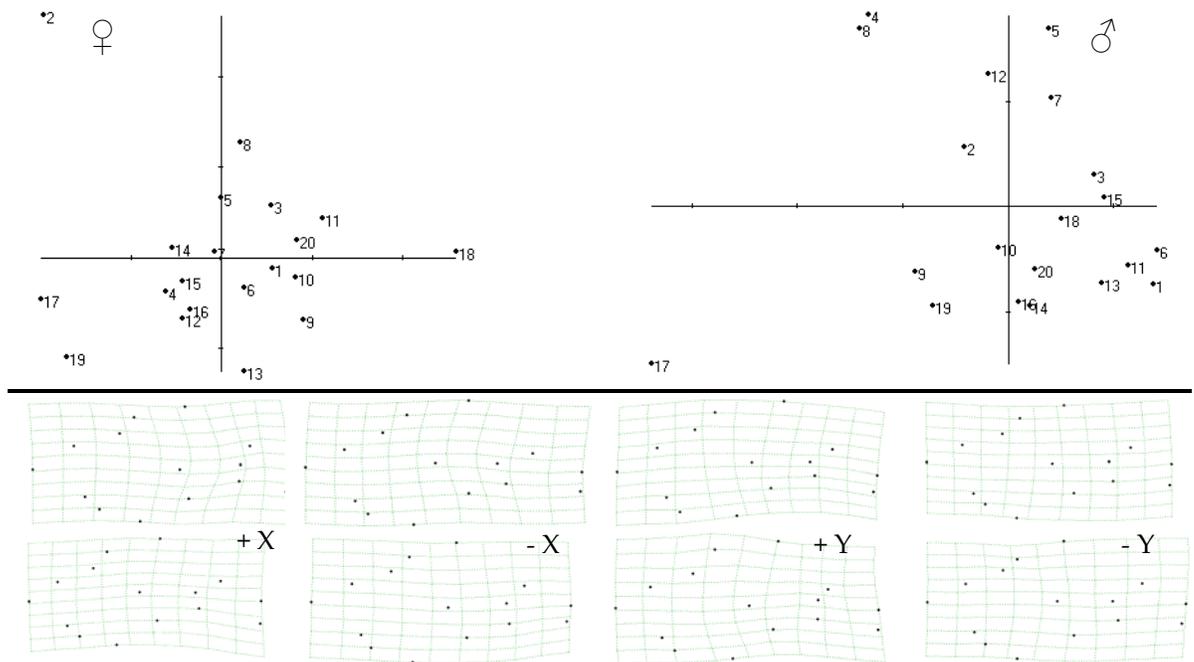


Figura 120. Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara ventral de *Fasciolaria tulipa*. TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos.

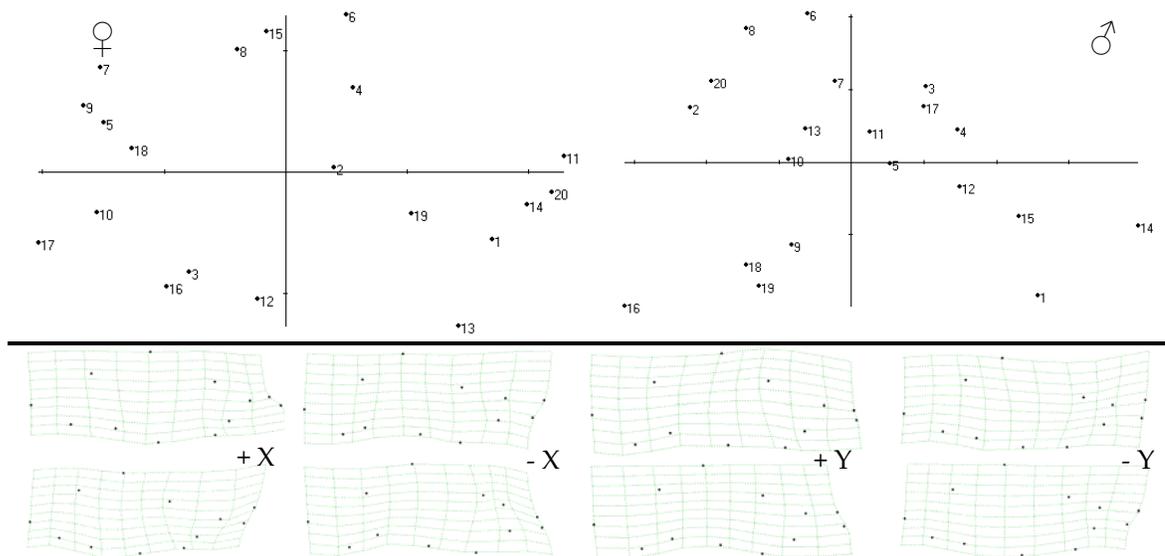


Figura 121. Mínimos Cuadrados Parciales (2B-PLS). Ordenación del primer par de variables latentes (Dimensión 1). TPS representan los cambios de forma de hembras y machos en la cara lateral de *Fasciolaria tulipa*. TPS de la fila superior representa a las hembras y la fila inferior a los machos.

## DISCUSIÓN

Los estudios de morfometría han ido logrando más detalles con el paso de los años, debido al progreso de los métodos estadísticos y herramientas computacionales que permiten explorar con mayor finura la varianza de la forma. En este contexto pueden ser replanteadas interrogantes que hasta hace poco parecían resueltas, como estudiar rasgos de dimorfismo sexual en gasterópodos dioicos y buscar patrones de cambio interespecífico en ellos. El mayor logro que han alcanzado los análisis multivariados, es proporcionar información por separado de la talla y la forma *s.s.* de un organismo (Bookstein *et al.* 1985), lo cual facilita el estudio de cambios funcionalmente importantes en la forma, sin la confusión que pueda crear el efecto de las diferencias de talla.

Diversos autores señalan que es incorrecto suponer *a priori* una relación entre la talla y el primer factor de una ordenación. Este factor da información sobre la dirección en la cual se presenta la máxima variación dentro de la data estudiada (Rohlf y Bookstein, 1987; Marcus, 1990; Adam *et al.* 2004, Dryden y Mardia, 1998), lo que no implica necesariamente que haya una relación entre el primer factor y la talla. De acuerdo con Rohlf y Bookstein (1985), esta falta de relación es especialmente cierta cuando las tallas de los individuos difieren poco entre sí, como es el caso de la muestra utilizada en el presente estudio. Es razonable entonces suponer que para este caso, el primer factor refleje diferencias intrínsecas de la forma de la concha y no necesariamente relacionadas con su talla. Es por ello que posiblemente los resultados sean los

mismos efectuando la remoción de talla de Burnaby o sin ella, además puede estarse subestimando el efecto de la forma s.s. en la ejecución del ACP para las medidas de distancia, restricción que no ocurre en los métodos de TPS.

En general, se encontró que los dos métodos morfométricos utilizados evidenciaron diferencias de tallas entre los sexos, donde las hembras tienden a ser más grandes que los machos. Estos resultados coinciden con lo reportado para *Strombus pugilis* aunque no se sustente con el presente trabajo (Colton, 1905; Goodrich, 1944 y Reed, 1993, 1994); *Strombus gigas* (Randall, 1964; Alcolado, 1976 y Reed, 1994); *Strombus costatus* (Robertson, 1959); *Strombus alatus* (Goodrich, 1944; Abbott, 1949); *Strombus raninus* (Robertson, 1959; Abbott, 1949); *Strombus luhuanus* (Reed, 1995b) y *Strombus flammeus* (Abbott, 1949). No se encontró ninguna referencia previa para los géneros *Phyllonotus*, *Chicoreus*, *Melongena* o *Fasciolaria*.

Las diferencias de talla, también han sido mencionadas en otros gasterópodos como *Voluta ebraea* (Matthews, 1969), *Marisa cornuarietis* (Demian y Ibrahim, 1972), *Austrolittorina unifasciata* (Nwe, 1974), *Lacuna pallidula* (Bandel, 1976), *Busycon canaliculatum* (Sisson y Wood, 1988), *Pugilina morio* (Matthews-Cascon *et al.*, 1990), *Pomacea canaliculata* (Estebenet, 1998); *Nucella lapillus* (Son y Huges, 2000), *Neptunea antiqua* (Power y Keegan, 2001) y *Coralliophila meyendorffii* (Richter y Luque, 2004), cuyos resultados siempre señalan que las hembras son de mayor talla que los machos, aunque esta premisa no puede entenderse como un patrón de grupo, dado que aun no es del todo claro si se trata de la condición mayoritaria.

El uso de las cargas del CP1 como coeficientes alométricos multivariados permitió determinar y comparar patrones de crecimiento relativo diferencial entre las especies. Por otro lado, se estudió la alometría haciendo uso de regresiones múltiples de las deformaciones parciales respecto a la talla del centroide. Se encontró que aunque estos patrones varían entre las especies estudiadas, en general los patrones alométricos indican cambios en el labio y/o la espira (área apical) en relación al resto al resto de la concha y el sifón (área abapical). Las razones de estas diferencias deberán ser estudiadas en futuras investigaciones.

Es de hacer notar que los patrones de cambios alométricos en el género *Strombus* no son del todo similares para las especies en estudio (Fig. 4, 22 y 23 – *S. pugilis*; Fig. 6, 37 y 38 – *S. costatus*; Fig. 9, 51 y 52 – *S. gigas*). A pesar de ello algunas variables de crecimiento relativo concuerdan; especialmente en la alometría positiva de la primera mitad de la vuelta del cuerpo, del labio externo y el sifón anterior. Por otro lado coinciden en la tendencia a la alometría negativa de las variables que describen la hendidura stromboida. Las diferencias en el patrón alométrico pueden indicar que el crecimiento relativo está relacionado con cambios propios de cada especie del género *Strombus* y no es el resultado de la inercia filogenética consecuencia del ancestro del clado.

La afirmación anterior se hace más evidente al comparar el patrón alométrico dentro de la Familia Muricidae, (*Phyllonotus margaritensis* – Fig. 11, 68 y 69 y *Chicoreus brevifrons* – Fig. 13, 80 y 81) y por otra parte, dentro de la Superfamilia Buccinoidea (*Melongena melongena* – Fig. 16, 95 y 96 y *Fasciolaria*

*tulipa*– Fig. 18, 111 y 112). Entre estos taxa, el crecimiento relativo parece ser contrastante; por ejemplo la abertura de la concha y el labio aumentan respecto de talla en *P. margaritensis*, mientras que en *C. brevifrons* ésta disminuye. Lo contrario ocurre con el crecimiento del sifón anterior. Por su parte, la espira de *F. tulipa* presenta alometría positiva y en *M. melongena* es negativa. La abertura de la concha de *M. melongena* se incrementa respecto a la concha, no obstante, un patrón predominantemente negativo se observa el *F. tulipa*.

A nivel intraespecífico, se encontraron diferencias en la alometría respecto al sexo en las especies de los géneros *Strombus* (Tabla IV, VI y VIII; Fig. 22, 23, 37, 38, 51 y 52), *Chicoreus* (Tabla XII; Fig. 80 y 81) y *Fasciolaria* (Tabla XVI; Fig. 111 y 112), revelando que los machos y las hembras crecen de acuerdo a patrones diferentes y por ende, su forma *s.l.* es dimórfica. Estos resultados coinciden con lo reportado para otras especies de gasterópodos como *Nucella lapillus*, *Assiminea japonica*, *Angustassiminea castanea* y *Pomacea canaliculata* (Cazzaniga, 1990; Estebenet, 1998; Son y Hugues, 2000; Karata y Kikuchi, 2000; Estebenet y Martín, 2002) en las cuales se han encontrado variaciones en las curvas de crecimiento para muestras con un amplio espectro de tallas, resultando las hembras proporcionalmente más anchas en todos los casos y más voluminosas en las especies marinas. En especies dulceacuícolas los machos tienden a ser más pesados.

Empleando las medidas de distancia para estimar los coeficientes alométricos (CA), se localizaron pocas variaciones entre los sexos de *M. melongena* (Tabla XIV), excepto en algunas variables que describen la vuelta

del cuerpo. Sin embargo, las Figuras 95 y 96 presentan diferencias significativas en el crecimiento relativo de cada sexo detectadas por medio de regresiones múltiples de las deformaciones parciales respecto a la talla del centroide. De forma similar, entre los representantes de *Phylonotus margaritensis* no fue registrado algún cambio alométrico asociado con el sexo (Tabla X) a partir del análisis de los CA, pero sí con lo obtenido con TPS (Fig. 68 y 69). Es evidente que esta diferencia de resultados es consecuencia del grado de resolución de ambos métodos, no representando una incongruencia real proveniente de la muestra.

Se ha discutido en la literatura que, aunque la selección sexual puede ser la mayor modeladora de la evolución de las estructuras neomórficas, el dimorfismo sexual puede ser producto del efecto alométrico diferencial (Cadrin y Silva, 2005; Fairbairn, 1997) o procesos heterocrónicos (Fairbairn, 1997). Tanto la heterocronía como el efecto de la selección sexual son fuerzas selectivas no sólo de una especie sino de todo el clado de la que ésta haya descendido, por ello los cambios deberían evidenciarse de forma similar en especies que estén cercanamente emparentadas, lo que no se apoya del todo con los resultados de la presente investigación dada las diferencias encontradas en las especies de *Strombus*, aunque ciertamente éstas revelan patrones aparentes más cercanos que los encontrados para la familia Muricidae y menos aún para la Superfamilia Buccinoidea. Como demuestra la data presentada, se evidencia la existencia de patrones para cada grupo estudiado y puede considerarse que es la alometría la responsable de algunos de los cambios encontrados entre los sexos. El crecimiento alométrico

diferencial en gasterópodos ha sido estudiado en Ampullariidae por Estebenet (1998), Muricidae por Son y Hughes (2000) y Assimineidae por Kurata y Kikuchi (2000). Estos autores encontraron diferencias en la tasa de crecimiento, según lo cual las hembras crecen menos rápido que los machos, presuntamente debido al gasto energético requerido para el desarrollo gonadal y la glándula de la albúmina (Estebenet, 1998; Kurata y Kikuchi, 2000). Asimismo, las diferencias alométricas disminuyen con la talla, apoyando la regla de Rensch (Fairbairn, 1997). Este dimorfismo hipoalométrico se ha atribuido a la presión selectiva de incrementar la fecundidad, que está positivamente correlacionado con la talla en la mayoría de los gasterópodos (Son y Hughes, 2000).

Lindberg y Dobberteen (1981) fueron los primeros en hacer referencia a cambios estructurales en conchas de gasterópodos, a pesar que existían citas previas de diferencias de talla (Colton, 1905; Goodrich, 1944; Abbott, 1949; Robertson, 1959; Randall, 1964; Matthews, 1969; Demian y Ibrahim, 1972; Nwe, 1974; Alcolado, 1976; Bandel, 1976). La concha de los gasterópodos adultos pueden presentar adaptaciones poco conspicuas asociadas al modo de reproducción o al esfuerzo reproductivo, por ejemplo en el tráquido *Margarites vortificerus*, el dimorfismo sexual está asociado con el cuidado parental, presentando formas de conchas tan diferentes, que éstas fueron descritas como especies separadas (Lindberg y Dobberteen, 1981).

Las conchas de gasterópodos son estructuras muy plásticas que reflejan diferencias existentes entre los individuos de una misma especie que viven en diferentes localidades (Chiun *et al.* 2002), que se alimentan en hábitat

diferentes (Glazer *et al.*, 2003;) o simplemente presenten variaciones por la expresión genética. Las diferencias en la forma de la concha entre los sexos de una especie pueden ser explicadas por factores que están fuertemente relacionados a la plasticidad fenotípica, las restricciones ancestrales, la adaptación al ambiente (Langerhans y DeWitt, 2002) y la explicación detrás de la teoría de selección sexual y la sexualidad (Andersson, 1994; Lenski, 1999). Es de hacer notar, que el presente estudio no pretende asegurar las razones por las cuales estas diferencias intersexuales e interespecíficas ocurren, puesto que está fuera del alcance de los objetivos planteados y porque ni siquiera está claro el mecanismo en la que las especies en cuestión “escogen” a su pareja. Por otro lado, Abbott (1949) discute que el grado de dimorfismo sexual en gasterópodos puede diferir de una localidad a otra, como ha sido demostrado en trabajos morfométricos para otros grupos de organismos marinos (Cadrin y Silva, 2005).

El empleo del ACP al conjunto de distancias descritas por las cerchas, no mostró diferencias conspicuas de forma de la concha entre los sexos de las especies de *Strombus*. A pesar de encontrar algunas evidencias de dimorfismo, fue necesario analizar al menos los 10 primeros factores productos del ACP para explicar el 90% de la varianza derivada de las medidas de distancia (Tabla III, V, VII y XIII), lo que no permite discriminar si el resultado es debido al azar o se trata de un rasgo explicativo. La interpretación de factores más allá de la cuarta dimensión suele carecer de sentido biológico o ser inalcanzable desde el punto de vista interpretativo. Sin embargo, el ACP permitió detectar rasgos de dimorfismo sexual en los otros

géneros en estudio, principalmente en *Phyllonotus margaritensis* (Tabla IX), *Chicoreus brevifrons* (Tabla XI) y *Fasciolaria tulipa* (Tabla XV). Es visto que el ACP funcionó para estos últimos grupos y no para el género *Strombus*, presuntamente por la significativa plasticidad que presenta la concha de este género. Es menester de futuras investigaciones, demostrar que el ACP es un método eficiente para conchas con menor variabilidad morfológica.

La utilización de los Métodos de las Cerchas y TPS en el mismo estudio, permitió comparar la información y compartimentar la variación de la forma. Debido a que los fundamentos de ambos tipos de técnicas son diferentes, una comparación estadística entre ambos no es posible, e incluso podría carecer de sentido. Sin embargo, la representación gráfica permite analizar varios aspectos de interés a la hora de cotejar las conchas de gasterópodos y sus caracteres sexuales. El contraste cualitativo entre ambos métodos arrojó resultados diferentes.

La forma de la concha nunca es realmente captada por las variables de distancia porque hace imposible el recuperar la estructura original. Esto implica una fuerte disminución de la resolución de los resultados, que podrían obtenerse si esta información fuese tomada en cuenta (Bookstein, 1991; Rohlf y Marcus, 1993; Adams *et al.* 2004). Sin embargo, la Cerchas permiten hacer inferencias sistemáticas y son de más fácil interpretación y aplicación en posibles políticas de administración de recursos.

El análisis de TPS trabaja desde la posición particular de estructuras, permitiendo conocer con más precisión la extensión, ubicación y escala de los cambios de forma, pudiendo de esta manera diferenciar los sexos y las

magnitudes del dimorfismo. Es presuntamente por ello, que el ACP no detecta diferencias sexuales que sí son señaladas por el TPS, a pesar de que los dos análisis utilizan los mismos hitos homólogos. El TPS tiene como limitación que sus resultados no pueden ser aplicados de forma práctica en el campo para el reconocimiento de los sexos. Es por ello que se hicieron necesarias las dos técnicas.

La reconstrucción de la forma a partir de los factores resultantes de las técnicas de ordenación (ACP, DR y PLS) empleadas en el presente trabajo (procedimiento conocido como reificación), permitió detectar las siguientes distinciones entre los sexos de cada especie:

1. *Strombus pugilis*: Las técnicas morfométricas empleadas señalan la importancia que tiene el complejo sifón-hendidura stromboida (CP2 del ACP, DP15 de la cara ventral y DP11 del lateral) en el dimorfismo sexual de *S. pugilis*. Esta estructura experimenta un conspicuo desarrollo durante el crecimiento (Fig. 22). En morfotipos de labios externos menos desarrollados, la hendidura es menos conspicua. Igualmente es menos visible en la medida que la abertura de la concha es más grande. Era de esperarse encontrar variaciones en esta región, pues la hendidura stromboida es el espacio por donde el gasterópodo extiende sus ojos pedunculados y por donde proyecta el pene a la hora de la cópula, por lo que en los machos, esta estructura es más notable como se muestra en la Figura 28. Por otra parte, se registraron cambios proporcionales en la vuelta del cuerpo (DP13 del ventral y DP10 del lateral): la mitad posterior aumenta (CP2 distancia 11) con la

disminución del área entre la sutura principal y el inicio del sifón anal (CP2 distancia 8, CP3 distancia 9). Además mientras la distancia entre la sutura principal y el hombro disminuye, la longitud entre la base y el hombro aumenta (CP4). Es así, que la vuelta del cuerpo es más estrecha en machos que en hembras (Fig. 27 y 29), resultando en hembras más anchas. Resultados similares han sido encontrados para otros gasterópodos como *Marisa cornuarietis* (Demian y Ibrahim, 1972), *Pomacea canaliculata* (Cazzaniga, 1990; Estebenet, 1998; Estebenet y Martín, 2002) y *Lavigeria nassa* (Wagner y Michel, 1999). Lo anterior podría explicarse por la necesidad anatómica de albergar una gónada más grande y la glándula de la albúmina. Las hembras presentan el eje de la espira más inclinado que los machos y tienden a presentar espiras más largas y angostas. Por otro lado, los machos tienen labios externos (sobre todo la cresta) más desarrollados que las hembras (Fig. 28 y 29). Una mejor visualización de la covariación de las formas de cada sexo se encuentra en las Figuras 32 y 33. El dimorfismo sexual respecto al ancho de la boca y el peso ha sido reportado para *Strombus pugilis* por (Colton, 1905, Goodrich, 1944, Reed, 1993, 1994) en distintas localidades del Caribe.

2. *Strombus costatus*: Los resultados de las cerchas no muestran un patrón de dimorfismo sexual definido, sin embargo los de TPS, detectaron cambios que guardan cierta relación con lo ya descrito para *S. pugilis*. Aspectos sobre el grado de resolución de ambos métodos ya han sido discutidos con anterioridad. Se encontraron diferencias en la

hendidura stromboida y el desarrollo de la cresta del labio (Fig. 37). La hendidura stromboida se hace menos notoria en la medida que el labio exterior se desarrolla. En machos la hendidura está mejor definida, de la misma forma que el sifón anterior. Por otro lado, en la Fig. 43 se indica que las hendiduras más conspicuas, están acompañadas de espiras más cortas. Concordando con lo encontrado en *S. pugilis*, las hembras tienen espiras más largas y ligeramente inclinadas (Fig. 38 y 41), pero los machos tienen crestas del labio más prominentes. Así mismo se describen variaciones en las proporciones de la vuelta del cuerpo (DP 3 y 9 de la cara ventral; 2, 3 y 9 de la cara lateral) (Fig. 42). Las hembras tienden a desarrollar vueltas del cuerpo más amplias (Fig. 44). En este sentido se crea una discordancia entre los métodos, pues el ACP para las cerchas señala que la espira se reduce a medida que aumenta la vuelta del cuerpo y se desarrolla más el labio externo (CP2 y CP3 – Fig. 5), contradiciendo lo que se ha dicho hasta ahora por el TPS. Las Figuras 47 y 48 presentan gráficamente la covariación entre las formas de cada sexo. Robertson (1959) determinó que las hembras de *S. costatus* son de mayor talla, sin embargo, también trabajó con medidas como el ancho y otras proporciones de la concha, apoyando lo hallado en la presente investigación.

3. *Strombus gigas*: Los ejes de variación en la forma de esta especie son la espira y la hendidura stromboida, las cuales se reducen en la medida en que aumenta la primera mitad de la vuelta del cuerpo y el largo del sifón anterior (Fig. 8, 51 y 52). Esta configuración

correspondería al grupo de las hembras, tal como se ha descrito previamente para las otras dos especies de *Strombus*. Se reduce el largo de la espira en formas con vueltas del cuerpo prominentes, quienes a su vez tienden a tener el labio (incluyendo la cresta y la hendidura stromboida) y el sifón más desarrollados. En este caso se estaría haciendo mención a la configuración de los machos (Fig. 51, 52 y 56), resultado similar al obtenido para *Strombus costatus* y *S. pugilis*. Por otro lado, en las hembras se detectaron cambios en la inclinación del labio con relación al eje de espiralización y las crestas están más separadas de la vuelta del cuerpo (Fig. 55), tal como demuestran las representaciones de la covariación de la forma (Fig. 61 y 62). Trabajos anteriores habían reportado que las hembras de *Strombus gigas* son más grandes y más gruesas que los machos (Randall, 1964, Alcolado, 1976, Reed, 1994).

4. *Phyllonotus margaritensis*: las hembras de *P. margaritensis* tienden a tener aberturas de la concha más comprimidas (DP4 del ventral y DP5 del lateral) y labios exteriores de menor tamaño (DP9X – ventral). Igualmente, tienen sifones anteriores más largos y angostos (DP9Y – lateral) (Fig. 70 y 71). En las Figuras 72 y 73, se demuestra que estos sifones son a su vez más inclinados. Así mismo, las hembras tienen fasciolas bien definidas (Fig. 10, 68 y 69). Mientras que en la Fig. 76 se observa como los machos tienen sifones posteriores más estrechos, lo que coincide con lo descrito por el CP4. La vuelta del cuerpo sufre una reducción significativa con la talla en hembras, mientras que en machos la proporción parece mantenerse a medida que el individuo crece (Fig.

68 y 69) aparentando ser más amplia en ejemplares grandes. Las espiras son más pequeñas en machos, pero proporcionalmente más anchas (Fig. 10 y 76).

5. *Chicoreus brevifrons*: la variación encontrada en esta especie guarda estrecha relación con lo señalado para *P. margaritensis*, lo que tiene sentido dado que la relación filogenética de estos dos géneros asciende a nivel de Familia. Las hembras tienen vueltas del cuerpo y espiras más estrechas, siendo las últimas más largas (CP2 y CP3- Fig. 81). El sifón anal está mejor desarrollado en hembras y es más largo (Fig. 83). Los machos presentan aberturas de la concha más circulares, más amplias que en las hembras. El sifón anterior es más grueso y largo en las hembras (CP2 y CP4; Fig. 80), además la fasciola está mejor definida (CP3; Fig. 89 y 90). Los machos presentan una ligera inclinación hacia la izquierda en función del eje de espiralización de la concha.

6. *Melongena melongena*: la covariación de las variables de forma para *M. melongena*, se presenta en las Fig. 105 y 106. Las dimensiones de la espira de los machos son mayores (CP2, Fig. 95 y 102). Éstos presentan sifones anales más conspicuos (CP2, DP7 y DP12 del ventral y DP9 del lateral), mientras que el sifón anterior está menos definido y es más angosto (CP4, Fig. 102). Visto lateralmente, el labio cubre mayor superficie, sin embargo tiene crestas menos prominentes (Fig. 96 y 100). Por otro lado, en las hembras el rasgo más resaltante es la vuelta del cuerpo (DP 1 y 3 del ventral y 2 y 4 del lateral). En éstas, la vuelta del cuerpo es más voluminosa y el crecimiento del labio externo

también es más grande que en los machos (Fig. 95, 99, 105 y 106). Adicionalmente la abertura de la concha es más amplia. En la Fig 101 se observa que la fasciola está más definida en hembras (CP3 y CP4).

7. *Fasciolaria tulipa*: los machos presentan un patrón proporcional en el eje de inclinación adoral-aboral, en dirección al hombro (UniY, Fig. 109). Por su parte, las hembras experimentan cambios proporcionales en el eje de inclinación de la máxima curvatura de abertura (UniX, Fig. 109). El sifón anterior es más delgado y corto en machos (CP2, CP3). Las hembras desarrollan el sifón arqueado a la izquierda de la concha. Las hembras tienen vueltas de cuerpo un poco más extendidas que los machos, la abertura de la concha es más amplia y las espiras más largas (CP3). La vuelta del cuerpo tiende a alargarse (CP3) en la medida que el sifón anterior se hace más estrecho (Fig. 111). La base de la concha le da mayor concavidad a la vuelta del cuerpo en las hembras (Fig. 116). Lateralmente, el labio exterior está más desarrollado en los machos (Fig. 112). Para la visualización de la covariación de las variables de forma se muestran las Figuras 120 y 121. Contrario a lo encontrado en todas las especies anteriores, las configuraciones de los machos están esparcidas por todo el morfoespacio, mientras que las hembras parecen agruparse alrededor del centro de los ejes con tendencia al cuadrante superior derecho (Fig. 117). En el caso de la muestra de la Superfamilia Buccinoidea no se presenta un patrón de dimorfismo sexual como en los otros dos grupos en estudio.

Los resultados usando medidas de distancia no muestran un patrón de dimorfismo sexual definido para el género *Strombus*, sin embargo las técnicas de sobreposición revelan cambios que guardan estrecha relación dentro del clado, evidenciando el efecto de la filogenia y su importancia a la hora de realizar estudios de dimorfismo sexual. Llama la atención que esta dependencia filogenética no fue evidente en los patrones alométricos.

Las relaciones filogenéticas entre los clados (Strombidae, Muricidae y Buccinoidea) en estudio están pobremente establecidas en la literatura, excepto la hipótesis publicada por Latiolais (2003) para 36 de las 95 identificadas para género *Strombus*. Esta limitación impide hacer inferencias más detalladas y la posibilidad de aplicar el método comparado de independencia filogenética propuesto por Felsenstein (1985) y aplicado en estudios de dimorfismo sexual en otros grupos de animales (Cheverud *et al.*, 1985; Hormiga *et al.*, 2000; Ord *et al.*, 2001; Arnqvist y Rowe 2002, entre muchos otros).

En las ordenaciones hechas con las especie de *Strombus*, las hembras parecen estar más esparcidas en el morfoespacio y los machos son más parecidos entre sí, con la excepción de lo obtenido por el ACP para medidas de distancia de *S. gigas*, donde se observa cierta homogeneidad en la ocupación (*conquista*) del espacio. La diversidad morfológica ha sido estudiada en el clado con anterioridad por Roy *et al.* (2001). Estos autores discuten sobre variaciones entre especies, sin embargo, en los resultados de la presente investigación se demuestra que esta diversidad se extiende también

al fenotipo de cada sexo. El hecho de que las hembras sean más diversas tiene muchas implicaciones evolutivas, por lo que se necesitan estudios más detallados antes de recurrir a interpretaciones de estos resultados.

A escala local, como es el caso presente, las dinámicas de especiación y extinción tienen un rol fundamental en la generación de diversidad morfológica, y la distribución de los organismos en el morfoespacio está muy ligada a las relaciones filogenéticas con sus congéneres (Roy *et al.*, 2001). En general, las especies cercanamente relacionadas y más aún sexos dentro de una especie, tienden a ser similares tanto en la talla como en la forma. Así que las pequeñas diferencias encontradas son un ejemplo de la correlación evolutiva que existe entre los sexos de una especie. Además esta correlación es antagónica como definieron Arnqvist y Rowe (2002), toda vez que las direcciones de este dimorfismo sexual suelen ser diferentes de acuerdo a las presiones ambientales y genéticas de cada sexo.

La familia Strombidae puede ser un buen modelo para hacer inferencias evolutivas del dimorfismo sexual, pues ofrece la posibilidad de comparar un gran número de especies presentes en el Indo-Pacífico y el Atlántico. En general se observa que los representantes de cada sexo ocupan morfoespacios diferentes, aunque no se registra la separación conspicua de las formas inherentes a cada sexo, los componentes sustentan la hipótesis de dimorfismo sexual en las conchas.

## CONCLUSIONES

Se investigó cómo la talla y la forma *s.s.* influyen la forma total de la concha de 7 especies de caenogastropodos, usando coordenadas de dos dimensiones en la cara ventral y lateral, y empleando dos técnicas morfométricas: una de medidas de distancias (Métodos de Carchas) y otra de sobreposición (Métodos de TPS). Fue estudiada la diferencia de tallas entre los sexos, los patrones alométricos a nivel general e intersexual y se aplicaron tres técnicas de ordenación (ACP, DW y PLS) para reificar la distribución de los organismos en el morfoespacio. A partir de los resultados se generaron las siguientes conclusiones:

1. Los métodos morfométricos utilizados permitieron identificar algunos rasgos de dimorfismo sexual aunque con diferentes precisiones, siendo el TPS de mayor resolución pero más difícil de interpretar que las Cerchas.
2. Entre los dos métodos morfométricos empleados se crean discordancias. Por medio de la construcción de las Cerchas, el patrón de cambios no se hacía evidente en todas las especies, virtud que sí presentó el TPS.
3. Se encontró dimorfismo sexual por talla en las especies de caenogasterópodos en estudio (géneros *Strombus*, *Phyllonotus*, *Melongena* y *Fasciolaria*), excepto *S. pugilis* y *Chicoreus brevifrons*. Este dimorfismo señala mayores tallas en las hembras que en los machos.

4. Se reportan diferencias en el patrón de crecimiento relativo dentro los clados mayores estudiados (género *Strombus*, Familia Muricidae y Superfamilia Buccinoidea).
5. Se encontraron diferencias alométricas relativas al sexo en las especies de caenogasterópodos estudiados según el análisis de deformaciones parciales. Sin embargo, los coeficientes alométricos calculados a partir de las medidas de distancia no estimaron alometría diferencial en *M. melongena* ni en *P. margaritensis*.
6. Existe un patrón general de dimorfismo sexual en las especies de *Strombus*, el cual consiste en hembras con espiras inclinadas y pequeñas, vueltas del cuerpo amplias, hendiduras stromboida poco conspicuas y labios menos desarrollados. Los machos tienden a desarrollar crestas más grandes y labios robustos, vueltas del cuerpo estrechas y la hendidura stromboida bien definida.
7. Existe un patrón general de dimorfismo sexual en las especies de la Familia Muricidae incluidas en el presente estudio. Las hembras se caracterizan por espiras alargadas y angostas, vueltas del cuerpo estrechas, abertura de la boca más amplia y sifones más largos que los machos. Estos últimos presentan el sifón anterior inclinado.
8. No se encontró un patrón de dimorfismo sexual en la Superfamilia Buccinoidea.
9. La muestra estudiada no presenta un patrón general, sin embargo, esta no es una conclusión que pueda extenderse para inferencias sobre la

evolución del dimorfismo sexual a nivel global entre ceanogasterópodos.

10. A pesar de que fueron encontradas diferencias de tallas, en el patrón de crecimiento relativo y algunos rasgos dimórficos en la forma, no se pudo discretizar la forma de los sexos, ni esgrimir un modelo matemático para que los malacólogos puedan diferenciar las formas de cada sexo en el campo.
11. Se espera que con el uso de la morfometría geométrica, el estudio de los procesos relacionados con el dimorfismo sexual en gasterópodos, reciba mayor atención.

## RECOMENDACIÓN

Se sugiere para próximas aproximaciones, investigar el efecto de la filogenia para lo cual es necesario encontrar un sistema modelo en el que se considere un amplio número de representantes y que se disponga de una filogenia conocida.

Igualmente se recomienda hacer estudios de aleatorización sobre cementerios de conchas con el fin de reconocer los sexos y así, hacer inferencias en dinámica de poblaciones y en arqueomalacología.

Se sugiere se realicen estudios morfométricos del dimorfismo sexual de un taxón en distintas localidades, para poner a prueba la presión modeladora que ejerce el ambiente en la expresión de las diferencias sexuales.

Es importante conocer el efecto de la ontogenia y las tasas de crecimiento en la diferenciación sexual de gasterópodos, así como otras diferencias como el peso, la posición del cuerpo blando dentro de la concha y la rádula.

Finalmente, deben efectuarse futuros experimentos con la finalidad de dilucidar aspectos relacionados con la selección sexual y la sexualidad de estas especies de importancia comercial.

## LITERATURA CITADA

- Abbott, R.T. 1949. Sexual Dimorphism in Indo-Pacific *Strombus*. *Nautilus*, 63(2): 58 - 61.
- Abbott, R.T. 1960. The Genus *Strombus* in the Indo-Pacific. *Indo-Pacific Mollusca*, 1(2): 33 - 144.
- Abbott, R.T. 1961. The Genus *Lambis* in the Indo-Pacific. *Indo-Pacific Mollusca*, 1(3): 147 - 174, photographic plate 121.
- Abbott, R.T. 1974. *American Seashells*. Second Edition, Van Nostrand Reinhold Company, New York, 663 pp.
- Abouheif, E. Fairbairn, D.J. 1997. A Comparative Analysis of Allometry for Sexual Size Dimorphism: Assessing Rensch's Rule. *American Naturalist*, 149(3): 540 - 562.
- Acosta, C.A. 1999. Dispersal Dynamics of Exploited Species in a Marine Reserve *Strombus gigas*. *Lobster Newsletter*, 12(1): 6 - 8.
- Adams, D.C. Rohlf, F.J. Slice, D.E. 2004. Geometric Morphometrics: Ten Years of Progress Following the Revolution. *Ital. J. Zool.* 71: 5-16.
- Alcolado, P.M. 1976. Crecimiento, Variaciones Morfológicas de la Concha y Algunos Datos Biológicos del Cobo *Strombus gigas* L. (Mollusca, Mesogastropoda). *Academia de Ciencias de Cuba Serie Oceanológica*, 34: 39pp.
- Aldana Aranda, D. Cardenas, E.B. Morales, I.M. Ochoa, R.I. Brule, T. 2003. Reproductive Patterns of *Strombus gigas* from Alacranes Reef versus Chinchorro Bank of Mexico. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 54: 202 - 225.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. New Jersey, Princeton University Press.
- Appeldoorn, R.S. 1985. Growth, Mortality and Dispersion in Juvenile, Laboratory-Reared Conchs, *Strombus gigas* and *S. costatus*, Released at an Offshore Site. *Bulletin of Marine Science*, 37(3): 785 - 793.
- Arak, A. 1988. Sexual Dimorphism in Body Size: a Model and a Test. *Evolution*, 42: 820 - 825.
- Arakawa, K.Y. 1958 a. On the Remarkable Sexual Dimorphism of the Radula of *Drupella*. *Venus*, 19: 206 - 214.
- Arakawa, K.Y. 1958 b. Some Notes on the Radula of *Purpura echinata* Lamarck. *Venus* 20: 69 - 75.

- Arnqvist, C. Rowe, L. 2002. Correlated Evolution of Male and Female Morphologies in Water Striders. *Evolution*, 56(5): 936 - 947.
- Badyaev, A.V. 2002. Growing apart: Ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends Ecol. Evol.* 17: 369 - 378.
- Badyaev, A.V. Whittingham, L.A. Hill, G.E. 2001. The Evolution of Sexual Size Dimorphism in the House Finch. III. Developmental Basis. *Evolution*, 55(1): 176 - 189.
- Bandel, K. 1976. Spawning, development and ecology of some higher Neogastropoda from the Caribbean Sea of Columbia (South America). *Veliger*, 19(2): 176 - 193.
- Bernard, F.R. 1968. Sexual dimorphism in *Polinices lewisi* (Naticidae). *Nautilus*, 82: 1 - 3.
- Blanckenhorn, W.U. 2005. Behavioral Causes and Consequences of Sexual Size Dimorphism. *Ethology*, 111: 977 – 1016.
- Blondel, J. Perret, P. Anstett, M.C. The' Baud, C. 2002. Evolution of sexual size dimorphism in birds: test of hypotheses using blue tits in contrasted Mediterranean habitats. *Journal of Evolutionary Biology*, 15: 440 – 450.
- Bookstein, F.L. Chernoff, B. Elder, R.L. Humphries, J.M. Jr. Smith, G.R. Strauss, R.E. 1985. *Morphometrics in Evolutionary Biology*. Special Publication 15. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 277 pp.
- Bookstein, F.L. 1986. Size and Shape Spaces for Landmarks Data in Two Dimensions. *Statist. Sci.* 1: 181-222.
- Bookstein, F.L. 1989. "Size and Shape": A Comment on Semantics. *Systematic Zoologist*, 38(2): 173 – 180.
- Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data*. Cambridge University Press, Cambridge, 435 p.
- Bookstein, F.L. 1996. Standard Formula for the Uniform Shape Component in Landmark Data. Pp: 153-168. en Marcus, L.F.; Cortin M.; Loy, A.; Naylor, G.J.P. y Slide, D.E. eds. *Advances in Morphometrics*, Life Sciences, 284, Plenum Press, New York.
- Briggs, J.C. 1998. Coincident Biogeographic Patterns: Indo-West Pacific Ocean. *Evolution*, 53: 326 – 335.
- Bruner, E. Costantini, D. Fanfani, A. Dell'Omo, G. 2005. Morphological Variation and Sexual Dimorphism of the Cephalic Scales in *Lacerta bilineata*. *Acta Zoologica*, 86: 245 – 254.

- Burnaby, T.P. 1966. Growth-Invariant Discrimination Functions and Generalized Distances. *Biometrics*, 22: 96 – 110.
- Cabana, G. Frewin, A. Peters, R.H. Randall, L. 1982. The Effect of Sexual Size Dimorphism on Variations in Reproductive Effort of Birds and Mammals. *American Naturalist*, 120: 17 – 25.
- Cadini, A. 2001. Growth and Form in *Marmota* (Rodentia, Sciuridae): Ontogenetic and Phylogenetic Implications of the Mandible Geometric Morphometrics. Biennial Conference. Newsletter, 17: Systematic Association, [www.systass.org](http://www.systass.org)
- Cadrin, S.X. Silva, V.M. 2005. Morphometrics Variation of Yellowtail Flounder. *ICES, Journal of Marine Science*, 62: 683 - 694.
- Capelo, J. Buitrago, J. 1998. Distribución Geográfica de los Moluscos Marinos en el Oriente de Venezuela. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales La Salle Tomo LVIII, número 150*: 145 – 179.
- Cazzaniga, N.J. 1990. Sexual Dimorphism in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *Veliger*, 33(4): 384 - 388.
- Cheverud, J.M. Dow, M.M. Leutenegger, W. 1985. The Quantitative Assessment of Phylogenetic Constraints in Comparative Analyses: Sexual Dimorphism in Body Weight among Primates. *Evolution*, 39(6): 1335 - 1351.
- Clench, W.J. Abbott, R.T. 1941. The genus *Strombus* in the Atlantic. *Johnsonia*, 25(1): 1 – 15.
- Clench, W.J. Turner, R. 1956. The family Melongenidae in the Western Atlantic. *Johnsonia*, 3(35): 161 – 187.
- Colton, H.S. 1905. Sexual Dimorphism in *Strombus pugilis*. *Nautilus*, 18: 138 - 140.
- Corti, M. Aguilera, M. Capanna, E. 2001. Size and Shape Change in the Skull Accompanying Speciation of South American Spiny Rats (Rodentia: *Proechimys* spp.). *Journal of Zoology, Lond*, 253: 537-547.
- Cox LR. 1960. Thoughts on the classification of the Gastropoda. *Proceedings of the Malacological Society of London* 33: 239 – 261.
- Cox Fernandes, C. Hilton, E.J. 2002. Osteological Basis for Sexual Dimorphism in *Apternotus bonapartii* (Castelnau) (Gymnotiformes). Colloquium at ICAZ.
- Darwin, C.R. 1879. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London.

- Davis, G.M. 1979. The Origin and Evolution of the Gastropod Family Pomatiopsitae, with Emphasis on the Mekong River Triculinae. *Acod. Nat. Sci. Philadelphia Monogr.* 20: 1 - 120.
- Delgado, G.A. Glazer, R. Stewart, N. 2002. Predator-Induced Behavioral and Morphological Plasticity in the Tropical Marine Gastropod *Strombus gigas*. *Biological Bulletin*, 203(1): 112 - 120.
- Delph, L.F. 2005. Processes that Constrain and Facilitate the Evolution of Sexual Dimorphism. *The American Naturalist*, 166: S1 - S4.
- Delph, L.F. Galloway, L.F. Stanton, M.L. 1996. Sexual Dimorphism in Flower Size. *American Naturalist*, 148: 299 - 320.
- Demian, E.S. Ibrahim, M. 1972. Sexual Dimorphism and Sex Ratio in the Snail *Marisa cornuarietis* (L.). *Bulletin of Zoological Society of Egypt*, 24: 52 - 63.
- Díaz, J.M. Puyana, M. 1994. Moluscos del Caribe Colombiano. Un Catálogo Ilustrado. *Conciencias. Fundación Natura. Invemar*, 291pp, LXXIV.
- Dobson, F.S. Wigginton, J.D. 1996. Environmental Influences on the Sexual Dimorphism in Body Size of Western Bobcats. *Oecologia* 108: 610 - 616.
- Estebenet, A.L. 1998. Sexual Dimorphism in *Pomacea*. *Malacologia*, 39(1-2): 207 - 213.
- Estebenet, A.L. Martín, P.R. 2002. *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae): Life-history Traits and their Plasticity. *BIOCELL*, 26(1): 83 - 89.
- Fairbairn, D.J. 1990. Factors Influencing Sexual Size Dimorphism in Temperate Waterspider. *American Naturalist*, 136: 61 - 86.
- Fairbairn, D.J. 1997. Allometry for Sexual Size Dimorphism: Pattern and Process in the Coevolution of Body Size in Males and Females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 659 - 687.
- Fairbairn, D.J. 2005. Allometry for Sexual Size Dimorphism: Testing Two Hypotheses for Rensch's Rule in the Water Strider, *Aquarius remigis*. *American Naturalist*, 166: S69 - S84.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the Comparative Methods. *American Naturalist*, 125(1): 1 - 15.
- Fernandez, J. 1997. Joyas de Cuba. Moluscos Marinos. Editorial Oriente, Santiago de Cuba. 222 pp.
- Fretter, V. 1984. Prosobranchs. En: K.M. Wilbur (Ed.), *The Mollusca. Reproduction*. Academic Press, New York. 1 - 45pp.

- Ghislen, M.T. 1974. *The Economy of Nature and the Evolution of Sex*. Berkeley, California: University of California Press.
- Glazer, R.A. Delgado, G.A. Kidney, J.A. 2003. Estimating Queen Conch (*Strombus gigas*) Home Ranges Using Acoustic Telemetry: Implications for the Design of Marine Fishery Reserves. *Proceedings Gulf and Caribbean Fisheries Research*, 14(2): 79 - 89.
- Goodrich, C. 1944. Variations in *Strombus pugilis alatus*. *Occas. Pap. Museum of Zoology, University of Michigan* 490, 10pp.
- Griffiths, R.J. 1961. Sexual dimorphism in Cypraeidae. *Proceeding of Malacological of the Society of London*, 34: 203 – 206.
- Hallers-Tjabbes, C.C. 1979. Sexual Dimorphism in *Buccinum undatum*, L. *Malacologia*, 18: 13 – 17.
- Hammer, O. Harper, D.A.T. Ryan, P.D. 2007. PAST: Palaeontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 99pp, version 1.65.
- Harvey, P. Pagel, M. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. New York, Oxford University Press.
- Harvey, A.W. 1990. Sexual Differences in Contemporary Selection Acting on Size in the Hermit Crab *Clibanarius digueti*. *American Naturalist*, 136: 292 – 304.
- Hauquin, L.G. Osorio, C. Verdugo, R. Collado, G. 2004. Morphological Changes in The Reproductive System of Females *Acanthina monodon* (Pallas, 1774) (Gastropoda: Muricidae) Affected by Imposex from The Coast of Central Chile. *Invertebrate Reproduction and Development*, 46(2-3): 111 - 117.
- Heaslip, W.G. 1969. Sexual Dimorphism in Bivalves. Westermann, G.E.G. (ed) *Sexual Dimorphism in Fossil Metazoa and Taxonomic Implications*, Schweizerbart, Stuttgart, 60 – 75.
- Hedrick, A.V., Temeles, E.J. 1989. The Evolution of Sexual Dimorphism in Animals: Hypotheses and Tests. *Trends Ecol. Evol.* 4: 136-138.
- Hood, C.S. 2000. Geometric Morphometric Approaches to the Study of Sexual Size Dimorphism in Mammals. *Hystrix*, 11(1): 77 – 90.
- Hormiga, G. Scharff, N. Coddington, J.A. 2000. The Phylogenetic Basis of Sexual Size Dimorphism in Orb-Weaving Spiders (Araneae, Orbiculariae). *Systematic Biology*, 49: 435 – 462.

- Hughes, H.P.I. 1976. Structure and Regeneration of the Eyes of Strombid Gastropods. *Cell and Tissue Research*, 171(2): 259 – 271.
- Humfrey, M. 1975. *Sea Shells of the West Indies. A Guide to the Marine Mollusks of the Caribbean*. Taplinger Publishing Company, Gran Bretaña, 351 pp.
- Humphries, J.M. Bookstein, F.L. Chernoff, B. Smith, G.R. Elder, R.L. Poss, S.G. 1981. Multivariate Discrimination by Shape in Relation to Size. *Systematic Zoology*, 30: 291 - 308.
- Jiménez-Arce, G. 1993. Chemical and Nutritional Composition in Relation with Size and Sex in the Marine Snail *Strombus gracilior* (Mesogastropoda: Strombidae) at Playa Panamá, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 41(3A): 345 - 349.
- Jolicoeur, P. 1963. The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics.*, 19: 497-499
- Jong, K.M. Coomans, H.E. 1988. Marine Gastropods from Curacao, Aruba and Bonaire. *Studies on the Fauna of Curacao and other Caribbean Islands*, 214: 1 – 168.
- Kappeler, P.M. 2005. The Evolution of Sexual Size Dimorphism in Prosimian Primates. *American Journal of Primatology*, 21(3): 201 – 214.
- Kurata, K. Kikuchi, E. 2000. Comparison of Life-History traits and Sexual Dimorphism between *Assiminea japonica* and *Angustassiminea castanea* (Gastropoda: Assimineidae). *Journal of Molluscan Studies*, 66: 177 – 196.
- Karubian, J. Swaddle, J.P. 2001. Selection on Females can Create “Larger Males”. *Proceeding of the Royal Society of London B*, 268: 725 – 728.
- Kay, R.F. Plavcan, J.M. Glander, K.E. Wright, P.C. 2005. Sexual Selection and Canine Dimorphism in New World Monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 77(3): 385 – 397.
- Klingenberg, C.P. Spence, J.R. 1993. Heterochrony and allometry: lessons from the water strider genus *Limnoporus*. *Evolution* 47:1834–1853.
- Kreipl, K. Poppe, G.T. Man in't Veld, L. de Türck, K. 1999. *A Conchological Iconography - The Family Strombidae*.
- Kurata, K. Kikuchi, E. 2000. Comparison of Life-History Traits and Sexual Dimorphism between *Assiminea japonica* and *Angustassiminea castanea* (Gastropoda: Assimineidae). *Journal of Molluscan Studies*, 66: 177 – 196.

- Lamy, E. 1937. Sur le Dimorphisme Sexuel des Coquilles. *Journal de Conchyliologie*, LXXXI: 283 - 301.
- Lande, R. 1980. Sexual Dimorphism, Sexual Selection, and Adaptation in Polygenic Characters. *Evolution*, 34: 292 – 307.
- Landzhov, B.V. Pastirova, A.B. Ovtscharoff, V.A. 2004. Postnatal Development Of The NADPH-Diaphorase- Reactivity And NOS-Immunoreactivity In The Visual And Auditory Areas Of The Thalamic Reticular Nucleus Of Male And Female Rats. Abstracts and Author Index. 12th International Congress of Histochemistry and Cytochemistry Cellular Interactions in Development and Disease Hosted by The Histochemical Society. University of California San Diego, La Jolla, 24 - 29 Julio.
- Latiolais, J.M. 2003. The Phylogenetic Underpinnings for Spatial Patterns of Morphological Disparity: Analyses Using Strombid Gastropods. Tesis de Master of Science. Graduate Faculty of the Department of Biological Sciences. Louisiana State University, 34 pp.
- Legrand, R.S. Morse, D.H. 2000. Factors Driving Extreme Sexual Dimorphism of a Sit-and-wait Predator under Low Density. *Biological Journal of the Linnaean Society*, 71: 643 – 664.
- Lenski, R.E. 1999. A Distinction between the Origin and Maintenance of Sex. *Journal of Evolutionary Biology*, 12: 1034 - 1035.
- Lindberg, D.R. Dobbertein, R.A. 1981. Umbilical Brood Protection and Sexual Dimorphism in the Boreal Pacific Gastropod, *Margarites vorticiferus* Dall. *Ins. Journal of Invertebrates Reproduction*, 3: 347-355.
- Lindenfors, P. 2002. Phylogenetic Analyses of Sexual Size Dimorphism. Department of Zoology. Stockholm University, Stockholm, 44 pp.
- Lindenfors, P. Tullberg, B.S. Biuw, M. 2002 a. Phylogenetic Analyses of Sexual Selection and Sexual Size Dimorphism in Pinnipeds. *Behav Ecol Sociobiol*, 52: 188 – 193.
- Lindenfors, P. Tullberg, B. S. Biuw, M. 2002 b. Phylogenetic Analyses of Sexual Selection and Sexual Size Dimorphism in Pinnipeds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(3): 188 – 193.
- Maes, V.O. 1966. Sexual Dimorphism in the Radula of the Muricid Genus *Nassa*. *Nautilus*, 79: 73 - 80.

- Maintenon, M. 2004. Sexually Dimorphic Radular Morphology in *Euplica varians* and *E. versicolor* (Neogastropoda: Columbellidae). *Molluscan Research*, 24: 179 – 185.
- Malacolog 4.0.1: Western Atlantic Mollusk Database. 2005. The Online Biodiversity Databases on this Web site are copyrighted by The Academy of Natural Sciences, 1900 Benjamin Franklin Parkway, Philadelphia, PA 19103.
- Marcus, L.F. Cortin, M. Loy, A. Naylor, G.J.P. Slide, D.E. (eds). 1996. *Advances in Morphometrics, Life Sciences*, 284, Plenum Press, New York.
- Martin R.D., Willner, L.A. Dettling, A. 1994. The Evolution of Sexual Size Dimorphism in Primates. Pages 159-200 in Short, R. V. and Balaban, E. eds. *The Differences between the Sexes*. Cambridge University Press: Cambridge.
- Martín-Mora, E. Stoner, A.W. James, F.C. 1995. Developmental Plasticity in the Shell of the Queen Conch *Strombus gigas*. *Ecology*, 76(3): 981 - 994.
- Matthews, H. 1969. Notas sobre a Família Volutidae no Nordeste Brasileiro (Mollusca: Gastropoda). *Arq. Ciên. Mar*, 9: 71 - 75.
- Matthews-Cascon, H. Matthews, H. Belucio, L. 1990. Notas sobre a Anatomia, Sistemática e Biologia de *Pugilina morio* Linnaeus, 1758 (Mollusca: Gastropoda). *Arq. Ciên. Mar*. 28: 3 - 8.
- Matthews-Cascon, H. Pereira Alencar, H.A. Guimarães Rabay, S. Mota, R.M.S. 2005. Sexual Dimorphism in the Radula of *Pisania pusio* (Linnaeus, 1758) (Mollusca, Gastropoda, Buccinidae). *Thalassas*, 21 (1): 29 – 33.
- Monnet, J.M. Cherry, M.I. 2002. Sexual Size Dimorphism in Anurans. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*. 269: 2301 - 2307.
- Monteiro, L.R. Diniz-Filho, J.A.F. Dos Reis, S.F. Araujo, E.D. 2002. Geometric Estimates of Heritability in Biological Shape. *Evolution*, 56(3), 2002, Pp. 563–572
- Moraes, R.B.C. Mayr, L.M. Penna-Franca, E. 1992. *Strombus pugilis* as a Monitor of Co-60 in the Region of the Nuclear Power Plant of Angra dos Reis (Brasil). *Fresenius Environmental Bulletin*, 1(12): 779 - 784.
- Mosimann, J.E. 1970. Size Allometry: Size and Shape Variables with Characterizations of the Lognormal and Generalized Gamma

- Distributions. *Journal of the American Statistical Association* 65:930-948.
- Mutlu, E. 2004. Sexual Dimorphism in Radula of *Conomurex persicus* (Gastropoda: Strombidae) in the Mediterranean Sea. *Marine Biology*, 145(4): 693 – 698.
- Nwe, T. 1974. *Littorina unifasciata* Gray and *L. praeterrmissa* May (Mesogastropoda, Littorinidae) in South Australia. Tesis de Doctorado, University of Adelaide.
- Okamoto, T. 1988. Analysis of Heteromorph Ammonoids by Differential Geometry. *Journal of Paleontology*, 31: 35 - 52.
- Ord, T.O. Blumstein, D.T. Evans, C.S. 2001. Intrasexual Selection Predicts the Evolution of Signal Complexity in Lizards. *Proceeding of the Royal Society of London B*, 268: 737 – 744.
- Panhuis, T.M. Butlin, R. Zuk, M. Tregenza, T. 2001. Sexual Selection and Speciation. *TRENDS in Ecology & Evolution*, 16(7): 364 – 371.
- Parker, G.A. 1998. Sperm Competition and the Evolution of Ejaculates: Towards a Theory Base. In: *Sperm Competition and Sexual Selection* (Ed. by T. R. Birkhead & A. P. Møller), pp. 3-54. London: Academic Press.
- Pastorino, G. 2007. Sexual dimorphism in shells of the southwestern Atlantic gastropod *Olivella plata* (Ihering, 1908) (Gastropoda: Olividae). *Journal of Molluscan Studies*, 73: 283-285..
- Pearse, J.B. Thorson, G. 1967. The feeding and reproductive biology of the red whelk, *Neptunea antiqua* (L.)(Gastropoda: Prosobranchia). *Ophelia*, 4: 227 - 314.
- Pérez Pérez, M. Aldana Aranda, D. 2000. Distribución, Abundancia, Densidad y Morfometría de *Strombus gigas* (Mesogasteropoda: Strombidae) en el Arrecife Alacranes, Yucatan, México. *Revista de Biología Tropical*, 48(1): 51 - 57.
- Pérez Pérez, M. Aldana Aranda, D. 2003. Actividad Reproductiva de *Strombus gigas* (Mesogasteropoda: Strombidae) en Diferentes Hábitat del Arrecife Alacranes, Yucatán. *Revista de Biología Tropical*, 51(4):119-126 (suppl. 114).
- Phillips, D.L. Plavcan, J.M. Daegling, D.J. 2004. Relationship Between Tooth Size and Mandibular Size and Shape in Primates. *AAPA 73rd Annual Meeting Abstracts: Search Results*.

- Ponder, W.F. Lindberg, D.R. 1997. Towards a Phylogeny of Gastropod Molluscs: an Analysis Using Morphological Characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 119: 83 - 265.
- Poppe, G.T. Tagaro S.P. 2006. Possible Sexual Dimorphism in Ovulidae: *Primovula concinna* (A. Adams y Reeve, 1848). *Visaya*. [www.conchology.be](http://www.conchology.be). 2 - 4
- Power, A.J. Keegan, B.F. 2001. Seasonal Patterns in the Reproductive Activity of There Whelk *Neptunea antique* (Mollusk: Prosobranquia) in the Irish Sea. *Journal of Marine Biology Ass, U.K.* 81: 243 - 250.
- Presgrave, D.C. Baker, R.H. Wilkinson, G.S. 1999. Coevolution of Sperm and Female Reproductive Tract Morphology in Stalk-Eyed Flies. *Proceeding of the Royal Society of London. B.*, 266: 1041 - 1047.
- Pretorius, E. 2005. Using Geometric Morphometrics to Investigate Wing Dimorphism in Males and Females of Hymenoptera – a Case Study Based on the Genus *Tachysphex* Kohl (Hymenoptera: Sphecidae: Larrinae). *Australian Journal of Entomology*, 44: 113 – 121.
- Princz, D. 1973. Moluscos Gastrópodos y Pelecípodos del Estado Nueva Esparta, Venezuela. *Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, 33: 169 - 222.
- Princz, D. 1980. Los Moluscos Marinos del Golfo de Venezuela. Estación de Investigaciones Marinas de Margarita, Fundación La Salle de Ciencias Naturales *Contribución*, 78: 51 – 76.
- Princz, D. 1982. Lista y Bibliografía de los Gasterópodos Marinos Vivos de los Mares de Venezuela, Trinidad e Islas de Sotavento. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, 37: 103 - 147.
- Princz, D. González, L.A. 1981. Los Moluscos Marinos del Parque Nacional Laguna de la Restinga, Isla de Margarita, Venezuela. Estación de Investigaciones Marinas de Margarita, *Contribución*, 98: 1 – 32.
- Ralls, K. 1977. Sexual Dimorphism in Mammals: Avian Models and Unanswered Questions. *American Naturalist*, 111: 917 – 938.
- Randall, J.E. 1964. Contributions to the Biology of the Queen Conch *Strombus gigas*. *Bulletin of Marine Science of Gulf and Caribbean*, 14(2): 246 - 295.
- Randall, J.E. 1964. Contributions to the Biology of the Queen Conch *Strombus gigas*. *Bulletin of Marine Science of Gulf and Caribbean*, 14(2): 246 - 295.

- Rao, C.R. Suryawanshi, S. 1998. Statistical Analysis of Shape through Triangulation of Landmarks: a Study of Sexual Dimorphism in Hominids. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 95: 4121 – 4125.
- Raup, D.M. 1966. Geometric Analysis of Shell Coiling: General Problems. *Journal of Paleontology*, 40(5): 1178-1190
- Reed, S.E. 1993 a. Size Differences between Sexes (Including Masculinized Females) in *Strombus pugilis* (Mesogastropoda, Strombidae). *Journal of Shellfish Research*, 12: 77 – 79.
- Reed, S.E. 1993 b. Gonadal Comparison of Masculinized Females and Androgynous Males to Normal Males and Females in *Strombus* (Mesogastropoda, Strombidae). *Journal of Shellfish Research*, 12: 71 – 75.
- Reed, S.E. 1994. Masculinized Females in the Genus *Strombus*: Aspects of their Biology and Possible Advantages for Mariculture of conch. Appeldrn, R.S. Rodríguez, B. (ed) *Queen conch Biology, Fisheries and Mariculture*. Fundación Científica Los Roques, 213 - 221.
- Reed, S.E. 1995 a. Reproductive Seasonality, Periodicity and Associated Behaviour in a Colony of *Strombus pugilis* (Mollusca, Gastropoda) in Puerto Rico. *American Malacological Bulletin*, 11(2): 117 – 121.
- Reed, S.E. 1995 b. Sexual Trimorphism in *Strombus luhuanus* Linne 1758 (Mollusca, Gastropoda) at Shirahama, Japan. *Journal of Shellfish Research*, 14: 159 – 160.
- Reimchen, T.E. Nosil, P. 2004. Variable Predation Regimes Predict The Evolution of Sexual Dimorphism in a Population of Threespine Stickleback. *Evolution*, 58(6): 1274 – 1281.
- Reiss, M.J. 1986. Sexual Dimorphism in Body Size: are Larger Species more Dimorphic?. *Journal of Theoretical Biology*, 121: 163-172.
- Reyment, R.A. Kennedy, W.J. 1991. Phenotypic Plasticity in a Cretaceous Ammonite Analyzed by Multivariate Statistical Methods: A Methodological Study. *Evolutionary Biology*, 25: 411 - 426.
- Rice, W.R. Holland, B.T. 1997. The Enemies within: Intergenomic Conflict, Interlocus Contest Evolution (ICE) and the Intraspecific Red Queen. *Behavior and Ecology Sociobiology*, 41: 1 - 10.
- Richter, A. Luque, A.A. 2004. Sex Change in Two Mediterranean Species of Coralliophilidae (Mollusca: Gastropoda: Neogastropoda). *Journal of Marine Biology Ass, U.K.*, 84: 383 - 392.

- Robertson, R. 1959. Observations on the Spawn and Veligers of Conchs (*Strombus*) in the Bahamas. Proceeding of Malacological of the Society of London, 33(4): 164 - 171.
- Robertson, R. 1971. Sexually Dimorphic Archaeogastropods and Radulae. Annu. Rep. Am. Malacol. Union., 75 - 78.
- Rodríguez, G. 1959. The Marine Communities of Margarita Island, Venezuela. Bulletin of Marine Science, 9(3): 237 - 280.
- Rohlf, F.J. 1993. Relative Warp Analysis and an Example of its Application to Mosquito Wings. Page 131 – 159, in Contribution to Morphometrics (Marcus, L.F. Bello, E. Garcia-Valdecasas, A. eds. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Rohlf, F.J. 2003 a. TPS Small versión 1,20. Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook.
- Rohlf, F.J. 2003 b. TPS Regr, versión 1,28. Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook.
- Rohlf, F.J. 2004. TPSRelw Relative Warps versión 1,39. Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook.
- Rohlf, F.J. 2005. TPS PLS version 1,14. Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook.
- Rohlf, F.J. 2006. TPS Dig2 versión 2,05. Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook.
- Rohlf, F.J. Bookstein, F.L. 1987. A Comment on Shearing as a Method for "Size Correction". Systematic Zoology, 36: 356 - 367.
- Rohlf, F.J. Corti, M. 2000. Use of Two Block Partial Least-Squares to Study Covariation in Shape. Systematic Biololy, 49(4): 740 - 753.
- Rohlf, F.J. Slice, D.E. 1990. Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. Systematic Zoology, 39: 40 – 59.
- Rosas, A. Bastir. M. 2002. Thin-Plate Spline Analysis of Allometry and Sexual Dimorphism in the Human Craniofacial Complex. American Journal of Physical Anthropology, 117: 236 – 245.
- Roy, K. Balch, D.P. Hellberg, M.E. 2001. Spatial patterns of morphological diversity across the Indo-Pacific: analyses using strombid gastropods. Proceedings of the Royal Society of London B 268: 2503-2508.
- Ruppert, E.E. Barnes, R.D. 1994. Invertebrate Zoology, sexta edición. Saunders College Publishing, Fort Worth. 1056 p.

- Schaefer, K. Mitteroecker, P. Gunz, P. Bernhard, M. Seidler, H. 2003. Cranial sexual dimorphism, allometry and mating system among hominoids. evolutionary changes in the craniofacial morphology of primates. 1st International Workshop in Honour of Prof. Dr. Dr. Richard N. Wegner (1884–1967).
- Schilder, F. A. Schilder, M. 1961. Sexual differences in cowries. Proceeding of Malacological of the Society of London, 74: 207 - 209.
- Schilthuizen, M. Rosmaineh B.R., Abdul Muji B.M.A. Salverda, M. van Oosten, H. Bernard, H. Ancrenaz, M. Lackman-Ancrenaz, I. 2003. The Ecology and Demography of *Opisthostoma (Plectostoma) concinnum s.l.* (Gastropoda: Diplommatinidae) on limestone outcrops along the Kinabatangan River. In: M. Maryati, B. Goossens, M. Ancrenaz and M. Andau (eds) *Lower Kinabatangan Scientific Expedition 2002*, pp. 55&ndash;71. University of Malaysia, Kota Kinabalu, Malaysia.
- Seyer, J.O. 1998. Comparative Optics of Prosobranch Eyes. Scripta Academica Lundensia.
- Sheets, H.D. 2000. IMP: TMorphGen6- Traditional Morphometrics Variables Generation Utility, Part of IMP- Integrated Morphometrics Package, last update: 4/5/03.
- Sheets, H.D. 2001 IMP: CoordGen6- Coordinate Generation Utility. Part of IMP- Integrated Morphometrics Package, last update: 3/24/03.
- Shine, R. 1989. Ecological Causes for the Evolution of Sexual Dimorphism: a Review of the Evidence. *Quarterly Review of Biology*, 64: 419 – 461.
- Simone, L.R.L. 2005. Comparative Morphological Study of Representatives of the Three Families of Stromboidea and the Xenophoroidea (Mollusca, Ceanogastropoda), with an Assessment of the Phylogeny. *Arquivos de Zoologia. Museo de Zoologia da Universidade de São Paulo*, 37(2): 141 - 267.
- Sisson, R.T. Wood, R.S. 1988. Observations on Some Life History Aspects of a Commercially Exploited Population of *Busycon canaliculatum* (L.) in Narragansett Bay, Rhode Island. *Journal of Shellfish Research*, 7: 176.
- Smith, R. J. Cheverud, J. M. 2002. Scaling of Sexual Dimorphism in Body Mass: A Phylogenetic Analysis of Rensch's Rule in Primates. *International Journal of Primatology*, 23(5): 1095 – 1135.

- Son, M.H. Hughes, R.N. 2000. Sexual Dimorphism of *Nucella lapillus* (Gastropoda: Muricidae) in North Wales, UK. *Journal of Molluscan Studies*, 66: 489 - 498.
- Spuhler, J. Jored, L. 1975. Primate Phylogeny, Ecology; and Social Behaviour. *Journal of Anthropological Research*, 31: 376 – 405.
- Stone, J.R. 2001. A Cladistic Analysis of Species of *Lambis* (Gastropods: Strombidae). *The Nautilus*, 115: 90-98.
- Strauss, R.E. Bookstein, F.L. 1982. The truss: body form reconstructions in morphometrics. *Syst. Zool.* 31 (2): 113-135.
- Strauss, R.E. Fuiman, L.A. 1985. Quantitative comparisons of body form and allometry in larval and adult Pacific sculpins (Teleostei: Cottidae). *Can. J. Zool.* (63): 1582-1589. Swaddle, J.P. Karubian, J. Pruett-Jones, S. 1999. A Novel Evolutionary Pattern of Reversed Sexual Dimorphism in Fairy Wrens: Implications for Sexual Selection. *Behavioral Ecology*, 11(3): 345 – 349.
- Symondson, W.O.C. Erickson, M.L. Liddell, J.E. 1999. Development of a Monoclonal Antibody for the Detection and Quantification of Predation on Slugs within the *Arion hortensis* agg. (Mollusca: Pulmonata). *Biological Control*, 16: 274 - 282.
- Székely, T. Freckleton, R.P. Reynolds, J.D. 2004. Sexual Selection Explains Rensch's Rule of Size Dimorphism in Shorebirds. *PNAS*, 101(33): 12224 – 12227.
- Székely, T. Reynolds, J.D. Figuerola, J. 2000. Sexual Size Dimorphism in Shorebirds, Gulls, and Alcids: the Influence of Sexual and Natural Selection. *Evolution*, 54(4): 1404 – 1413.
- Tatsuta, H. Mizota, K. Akimoto, S. 2004. Relationship between Size and Shape in the Sexually Dimorphic Beetle *Prosopocoilus inclinatus* (Coleoptera: Lucanidae). *The Linnean Society of London, Biological Journal of the Linnean Society*, 81: 219 – 233.
- Ueno, S. 1997. Sexual Dimorphism in Shell Shape of the Spider Shell *Lambis lambis* in Amitori Bay, Iriomote Island. *Bulletin of Institute of Oceanic Research and Development Tokay University*, 18: 11 - 15.
- Vera, B. 1978. Introducción al Conocimiento Taxoecológico de la Comunidad de *Thalassia* en las Aguas Costeras de la Región Nor-Occidental del Estado Sucre. Tesis de Pregrado. Universidad de Oriente, 101 pp.

- Wagner, P.J. 2001. Gastropod Phylogenetics: Progress, Problems, and Implications. *Journal of Paleontology*, 75(6): 1128–1140
- Wagner, C.E. Michel, E. Morphology and Life History of a Species Flock of Lake Tanganyikan Gastropods.
- Weaver, C.S. du Pont, J B. 1970. Living Volutes. Monograph Series No.1. Delaware Museum of Natural History. Greenville.
- Work, R.C. 1969. Systematic, Ecology, and Distribution of the Mollusks of Los Roques, Venezuela. *Bulletin of Marine Science*, 19(3): 614 - 711.
- Yonge, C.M. 1969. Functional Morphology and Evolution within the Carditacea (Bivalvia). *Proceeding of Malacological of the Society of London*, 38: 493 – 527.
- Young, K.A. 2005. Life-History Variation and Allometry for Sexual Size Dimorphism in Pacific Salmon and Trout. *Proceeding of the Royal Society of London B*, 272: 167 – 172.

## ANEXO 1

### DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES

#### **Género: *Strombus* Linné, 1758**

Está caracterizado por agrupar especies equipadas con un opérculo cónico, puntiagudo y angosto. La concha es robusta y gruesa. La apertura es alargada con varios canales sifonales y un canal anal conspicuo. El canal sifonal es grande y con apariencia de porcelana interiormente (Abbott, 1974; Humfrey, 1975). Todos los strombidos poseen una hendidura justo encima del canal sifonal conocido como hendidura strómboida, de la cual se asoma el bien desarrollado pedúnculo del ojo izquierdo (Abbott 1974). Tiene ojos pedunculados, coloridos y prominentes. Ellos desarrollan un labio aplanado y grueso una vez alcanzada la madurez sexual. Pie fuerte y ágil. Los integrantes de esta familia tienen un crecimiento determinado de la concha (Abbott, 1960), permitiendo la identificación no ambigua en las tallas adultas (Kreipl *et al.*, 1999; Latiolais, 2003; Simone, 2005). En Venezuela, los catálogos faunísticos sólo han reportado cinco especies, a saber: *S. gigas*, *S. costatus*, *S. raninus*, *S. gallus* y *S. pugilis* (Clench y Abbott, 1941; Rodríguez, 1959; Work, 1969; Abbott, 1974; Humfrey, 1975, Vera, 1978; Princz, 1973, 1980, 1982; Princz, y González, 1981, Jong y Coomans, 1988; Díaz y Puyana, 1994; Capelo y Buitrago, 1998). Estas especies son extremadamente activas y poseen cierto grado de inteligencia (Humfrey, 1975).

***Strombus (Eustrombus) gigas* Linné 1758 (Botuto) (Fig. 122)**

La talla del adulto oscila entre 12 y 32 cm. El color externo de la concha es amarillento, mientras que dentro de la apertura bucal la coloración es rosa intensa, amarilla o melocotón. Desarrolla conchas pesadas y sólidas, con un surco

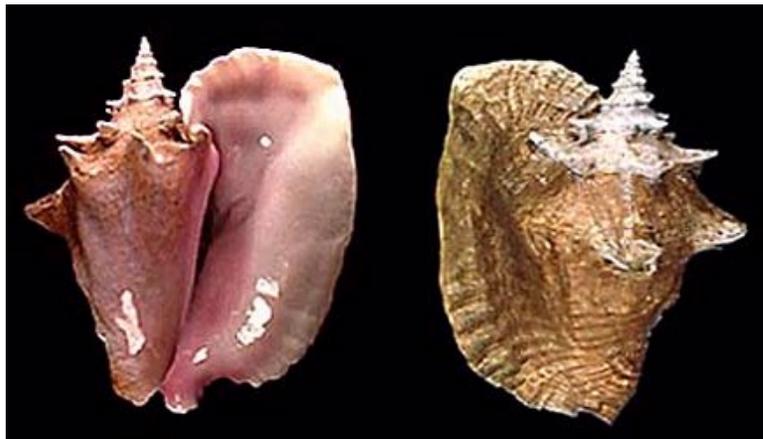


Figura 122. Morfología de la concha de *Strombus gigas* (tomado del catálogo de conchas de Malacolog 4.0.1, 2005).



Figura 123. Morfología de la concha de *Strombus pugilis* (tomado del catálogo de conchas de Malacolog 4.0.1, 2005).



Figura 124. Morfología de la concha de *Strombus costatus* (tomado del catálogo de conchas de Malacolog 4.0.1, 2005).

de espinas romas en la espira. De periostraco delgado y marrón, tiende a escamarse rápidamente una vez que el animal ha muerto. Especie de hábitos nocturnos. Pueden pesar hasta 3 kilogramos. Se encuentra entre 1 y 20 m en praderas de fanerógamas marinas, en fondos areno-coralinos donde abunden las algas calcáreas. Es altamente extraída para ser destinada a actividades antropogénicas, incluso en ciertas localidades ha alcanzado riesgos de extinción.

***Strombus pugilis* Linné 1758 (Concha Antillana o vaquita) (Fig. 123)**

La talla del adulto oscila entre 7 y 10 cm. El color externo de la concha es vistosamente naranja, con el canal sifonal comúnmente púrpura. Las primeras espiras contiene delgadas líneas longitudinales, la cuales desarrollan nodos y finalmente espinas en las últimas dos vueltas de la espira más externa. Opérculo marrón y en forma de garra, cargado de pequeños dientes en el margen externo. Estos organismos son extremadamente activos cuando se extraen del agua. Se encuentra entre 1 y 15 m en planicies fangosas

o de arena fina. Es extraída de forma regular por pescadores artesanales, aunque aún no se han reportado bajas significativas en las poblaciones. *Strombus pugilis* es un taxón ampliamente usado como modelo biológico, pues es de fácil obtención en el campo, se puede criar en el laboratorio con poca dificultad porque posee una vida corta, y como el resto de los *Strombus* tiene importancia comercial. Por ello, es común encontrarlo como modelo de maricultura (Reed, 1994), en estudios de radio-núcleo-actividad, porque poseen un elevado factor de bioacumulación (Moraes *et al.*, 1992) y en las ciencias neurológicas (Hughes, 1976), entre otras.

***Strombus (Aliger) costatus* Gmelin 1791 (Bembón o Pollito) (Fig. 124)**

La talla del adulto oscila entre 10 y 18 cm. El color externo de la concha es de amarillento pálido a blanco marfil. Los especímenes viejos poseen un parche aluminizado en el área parietal y en el labio exterior. Desarrollan conchas pesadas y sólidas, con espinas cortas y romas. Labio particularmente grueso. Opérculo similar a *S. gigas*. Se encuentra entre 1 y 20 m en praderas de fanerógamas marinas o en fondos de arena gruesa donde abundan las algas calcareas. *S. costatus* es mucho menos común que *S. gigas*, sin embargo, es fácil encontrar y con frecuencia son confundidos por pescadores artesanales. Los juveniles de esta especie no están cerca de aguas someras como los adultos.

**Género: *Chicoreus* Montfort, 1810**

Concha grande y pesada, con tres vérices prominentes provistas de espinas foliadas, con gruesos cordones e hilos espirales, canal sifonal ancho.

En Venezuela, los catálogos faunísticos sólo han reportado una especie representativa del género, a saber: *C. brevifrons* (Rodríguez, 1959; Work, 1969; Abbott, 1974; Humfrey, 1975, Vera, 1978; Princz, 1973, 1980, 1982; Princz, y González, 1981, Jong y Coomans, 1988; Díaz y Puyana, 1994; Capelo y Buitrago, 1998).

***Chicoreus brevifrons* (Lamarck, 1822) (Arrechón) (Fig. 125)**

Concha grande de hasta 200 mm. Ahusada, de espira alta, columnela lisa, labio externo sinuoso y dentellado, canal sifonal oblicuo, ancho, bordeado por espinas, algo curvado hacia el dorso, várices robustas, con espiras foliaceas y gruesas; color variable. Común sobre sustratos duros y blandos, pero con ciertos objetos duros, en aguas someras de hasta 60 m de profundidad. Presentan una gran gama de variación en la coloración y en el desarrollo espinosos (Díaz y Puyana, 1994).



Figura 125. Morfología de la concha de *Chicoreus brevifrons* (Fuente propia).

**Género: *Phyllonotus* Swainson, 1833**

Concha grande y globosa. Último giro amplio, callo ancho y extendido sobre la región parietal; canal sifonal ancho y curvado. Pseudosifón grande. En Venezuela, los catálogos faunísticos sólo mencionan tres especies representativas del género, a saber: *P. pomum*, *P. oculatus* y *P. margaritensis* (Rodríguez, 1959; Work, 1969; Abbott, 1974; Humfrey, 1975, Vera, 1978; Princz, 1973, 1980, 1982; Princz, y González, 1981, Jong y Coomans, 1988; Díaz y Puyana, 1994; Capelo y Buitrago, 1998).



Figura 126. Morfología de la concha de *Phyllonotus margaritensis* (tomado del catálogo de conchas de Malacolog 4.0.1, 2005).

***Phyllonotus margaritensis* (Abbott, 1958) (Fig. 126)**

Con 4 a 5 várices, columnela con 5 – 12 dientecillos y callo parietal de color naranja fuerte o rosado con una mancha marrón. Especie común en aguas someras en arenas coralinas y áreas de manglar.

**Género: *Melongena* Schumacher, 1817**

Concha grande y robusta, lisa o con espinas gruesas, último giro amplio, periostraco grueso. Espira corta, cóncava parcialmente inmersa en el último giro, espinas cortas y anchas sobre la periferia. En Venezuela, los catálogos faunísticos sólo han reportado una especie representativa del género, a saber: *M. melongena* (Clench y Turner, 1956; Rodríguez, 1959; Work, 1969; Abbott, 1974; Humfrey, 1975, Vera, 1978; Princz, 1973, 1980, 1982; Princz, y González, 1981, Jong y Coomans, 1988; Díaz y Puyana, 1994; Fernández, 1997; Capelo y Buitrago, 1998).

***Melongena melongena* (Linné 1758) (Casco'e Mula) (Fig. 127)**

Concha ovalada y gruesa de hasta 200 mm. Último giro muy amplio y globoso, ornamentado con 1-3 hileras espiralazas de espinas triangulares hacia la periferia y otra más hacia la base. El desarrollo de las espiras es muy variable, abertura amplia, canal sifonal corto y ancho. Canal anal conspicuo. Área parietal cubierta por un callo, color variable, usualmente blanco cremoso o amarillento con bandas marrones o púrpura. Localmente muy común sobre todo tipo de sustratos en aguas turbias y someras en zonas de manglar. Habita desde México hasta el Mar Caribe.



Figura 127. Morfología de la concha de *Melongena melongena* (tomado del catálogo de conchas de Malacolog 4.0.1, 2005).



Figura 128. Morfología de la concha de *Fasciolaria tulipa* (tomado del catálogo de conchas de Malacolog 4.0.1, 2005).

**Género: *Fasciolaria* Lamarck, 1799**

Concha grande, en forma de huso, canal sifonal largo y abierto, espira alta de giro muy convexo, columnela con unos cuantos pliegues cerca de la base, opérculo córneo, lanceolado. Labio externo denticulado en su margen interno. Animal de color rojo, amarillo o anaranjado. En Venezuela, los catálogos faunísticos sólo han reportado una especie representativa del

género, a saber: *F. tulipa* (Rodríguez, 1959; Work, 1969; Abbott, 1974; Humfrey, 1975, Vera, 1978; Princz, 1973, 1980, 1982; Princz, y González, 1981, Jong y Coomans, 1988; Díaz y Puyana, 1994; Capelo y Buitrago, 1998).

***Fasciolaria tulipa* (Linné 1758) (Cosa'e perra) (Fig. 128)**

Conocido como tulipán verdadero, debido a la forma que tiene su puesta de huevos, se encuentra ampliamente distribuido desde Carolina del Norte hasta Texas, en el Caribe y Brasil. Habita en praderas de fanerógamas marinas y fondos arenosos-coralinos, entre 3 y 40 m de profundidad. Se caracteriza por tener una concha fusiforme con un promedio de 9 giros completos en su espiral. Superficie lisa, con finas líneas de crecimiento, excepto por 2-3 surcos espirales debajo de la sutura. Labio exterior delgado, con finos denticulos en el borde interno. Opérculo grueso y pesado. Columnela con pliegue de colores. La coloración de la concha varía entre crema, el marrón claro y rojo-naranja; con manchas irregulares. El tamaño máximo de la concha es de 275 mm.

ANEXO 2

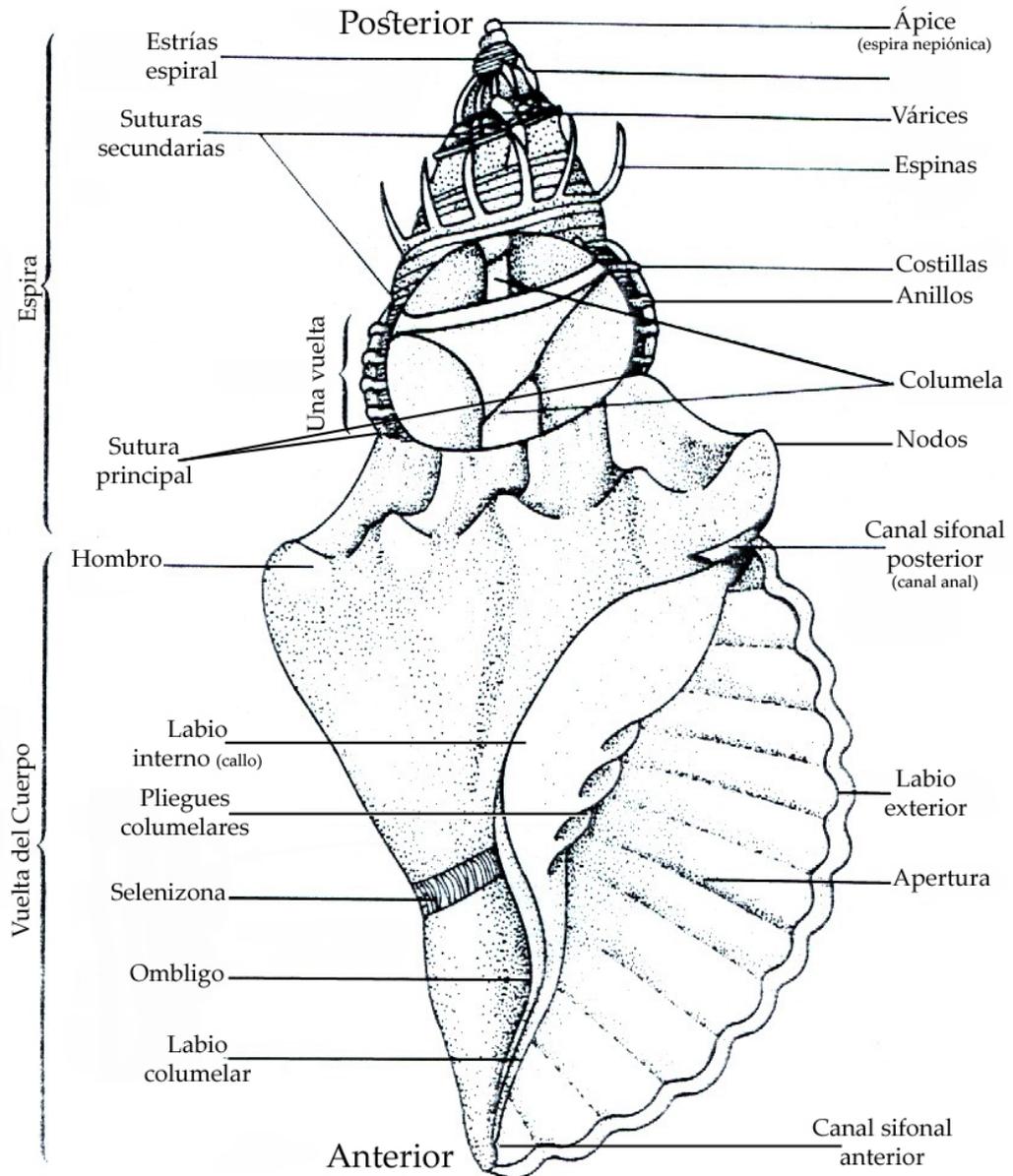


Figura 129. Esquema de las partes de la concha. Fuente: caracterización hecha de acuerdo con diferentes modelos disponibles en libros de zoología de invertebrados.

## ANEXO 3

### GLOSARIO

**Abapical:** de *ab*: predicativo que indica separación, y *apex* de ápice. Indicativo de separación desde el ápice de la concha hacia el exterior.

**Abaxial:** de *ab*: predicativo que indica separación, y *axe*: eje. Separación desde o en dirección contraria del eje teórico de enrollamiento hacia el exterior.

**Abertura:** orificio de la concha por donde las partes blandas del animal salen al exterior de gasterópodos, monoplacóforos, escafópodos y nautilodeos.

**Aboral:** alude a la parte de la concha separada de la boca o abertura.

**Adabertura:** de *ad*: prefijo latino que indica próximo. Indica posición hacia la abertura de la concha.

**Adapical:** de *ad*: prefijo latino que indica próximo, y *apex* de ápice. Indicativo que indica próximo al ápice o hacia el ápice.

**Adaxial:** de *ad*: prefijo latino que indica próximo, y *axe*: eje. Con relación o dirección hacia el eje teórico de enrollamiento.

**Adoral:** región de la cavidad bucal de gasterópodos.

**Alometría:** del gr. *Állos*: otro y *metréo*: medir. Desarrollo diferencia de una parte del organismo en relación al desarrollo total; medida de este desarrollo.

**Altura total:** distancia euclídea existente entre el ápice y el extremo del canal sifonal.

**Anchura total:** distancia euclídea existente entre la superficie externa de la concha y el diámetro totalmente opuesto. Se denomina también máximo de la espira.

**Anillos:** expresión inglesa que alude a la línea o estría de crecimiento periódica.

**Anterior:** situando la concha frente al observador, es la parte donde se deposita la cabeza y el canal sifinal, las espiras de la concha quedan situadas en el lado posterior.

**Apical:** perteneciente o relativa al ápice.

**Ápice – espira nepiónica – protoconcha:** del lat. *apex* ápice, punta o cima. Es la parte posterior de la concha de un gasterópodo. Es el extremo de la espira que generalmente consiste en el embrión de la concha o protoconcha, por ende es la más vieja. Su forma es diferente al resto de la teloconcha. Puede ser considerada como un *landmark* verdadero entre varios moluscos, pues es homóloga con el umbo de los bivalvos y el extremo posterior (el de menor diámetro) en escafópodos.

**Base:** extremo de la concha, opuesto al ápice, la zona extrema de la última vuelta de espira y parte delantera de la concha previo al canal sifonal anterior.

**Callo:** del lat. *callus*: piel endurecida. Formación calcárea formada en diversas zonas de la concha de los moluscos. Generalmente, se llama callo al crecimiento que se produce en la región columelar de la concha de los gasterópodos, sobre la parte ventral de la vuelta del cuerpo, en una fracción de esta parte o sobre el ombligo. La materia es

segregada por el manto y pulida por su contacto con el cuerpo blando del animal.

**Canal sifonal anterior:** hendidura o extensión semitubular de la abertura, donde se aloja el sifón inhalante. Puede presentarse abierto o cerrado, corto o largo.

**Canal sifonal posterior – canal anal:** hendidura o seno situado en la última vuelta de espira por donde asoma se asoma el sifón anal, exhalante o fasciola anal.

**Ceanogastropoda:** del gr. *kainós*: nuevo o reciente; *gaster*: vientre, estómago y *podós*: pie. Término propuesto por Cox (1960) para referirse a un orden de gasterópodos prosobranquios, con concha grande asimétrica, poliforme, de espira elevada y protoconcha multiespiral; un ctenidio, el izquierdo, monopectinado, corazón con una aurícula; probóscide presente en muchas especies y rádula de diversos tipos, generalmente con escaso número de dientes en cada hilera. Fase velígera planctotrófica y vida larvaria prolongada, lo que favorece la capacidad de dispersión de las especies del grupo.

**Columela:** de lat. *columella*: columnita, pilarcito. Columna maciza o hueca situada en el eje de la concha de gasterópodos alrededor de la cual se desarrollan las vueltas de la espira. En la última vuelta coincide con el interior de abertura.

**Concha:** exoesqueleto de algunos moluscos, entre los que se incluyen los ceanogastropodos

**Conquiología:** del gr. *konchylion*: concha y *logos*: palabras, razón. Parte de la malacología que estudia las conchas. Esta ciencia tuvo una importancia fundamental en las primeras clasificaciones de los moluscos. En la actualidad es sólo un parte característica en los ordenamientos taxonómicos, porque para su determinación concurren factores anatómicos, morfológicos, radulares, genéticos e incluso bioquímico del animal.

**Costillas:** del lat. *costa*. Estructura redondeada ornamental saliente de la concha, más gruesa que el cordón, dispuesta axial, o lateral sobre la superficie de la espira.

**Cuello:** del lat. *collum*. Extensión adapical dirigida anteriormente hacia el sifón inhalante.

**Dextrosa o dextrogira:** del lat. *dextrorsum*: a la derecha. Concha de gasterópodos enrollada hacia el lado derecho, es decir, colocada en posición vertical frente al observador con el ápice en la parte superior y el canal sifonal en el inferior, la abertura se encuentra situada en la parte derecha.

**Dimorfismo sexual:** coexistencia de un conjunto de caracteres que permiten distinguir el macho y la hembra pertenecientes a una misma especie.

**Dorsal, cara:** en gasterópodos, es el plano opuesto a la abertura.

**Eje de enrollamiento:** de lat. *axis*. En los gasterópodos es la línea central imaginaria desde donde se proyecta la estructura de una concha espiral alrededor del cual se desarrollan las vueltas de espiras; línea

real o imaginaria alrededor de la cual se conforma del cuerpo del animal simétricamente ordenados.

**Escotadura:** incisión en la concha que permite la colocación de algún órgano del cuerpo blando.

**Espinas:** protuberancia punzante que sobresale de la superficie normal de la concha, formando parte de la escultura.

**Espira:** del lat. *spira*. En los gasterópodos es cada una de las vueltas helicoidales desarrolladas desde el inicio de la protoconcha hasta la boca o abertura de la concha.

**Estrías espirales:** del lat. *stria*: pliegue. Raya o pequeño surco hueco que presentan las esculturas de algunas conchas, las cuales se proyectan a lo largo de la espira.

**Fasciola:** banda espiralaza y el alto relieve cercana abaxial de algunas conchas de gasterópodos, formada por sobreposiciones sucesivas de los borde del canal sifonal.

**Hendidura strómboida:** seno o acceso, en el borde bajo del labio externo de la concha de los Strombidos, mediante el cual se extiende en pedúnculo ocular izquierdo y el pene.

**Hombro:** es la parte adapical externa de la espira, puede ser redondeado, anguloso, aquillado, liso o con escultura característica (escamosa, con espigas, nódulos, láminas, etc.).

**Labio exterior:** del lat. *labrum*: labio. Margen final de la última vuelta o borde de la abertura, abarca desde la sutura de la vuelta del cuerpo hasta la parte más abapical de la columela y en dirección abaxial o exterior.

Delimitado por el borde basal que puede ser cortante o engrosado, liso, denticulado o plegado y cargado con múltiples procesos.

**Labio interior o columelar:** del lat. *labrum*: labio. Tabique formado por la última vuelta en la parte de la abertura opuesta al labio externo. Puede ser liso, acanalado, plegado o presentarse a modo de callosidad. Su borde adapical o borde parietal, formada por la superficie de la última espira y una parte abapical del huso o borde columelar.

**Líneas de crecimiento – arrugas – estrias:** ondulaciones o rebordes en la superficie de la concha, formada por la previa posición del labio en etapas anteriores de la vida del animal.

**Nodos:** protuberancia a forma de espina de gruesa base y extremo romo que sobre sale de la concha, sobre todo en el hombro.

**Ombigo:** del lat. *umbilicus*. Es la cavidad central constituida en la base de la concha alrededor de la cual se va formando el desarrollo de las espiras. Puede ser estrecho, ancho, cónico en forma de embudo y estar parcial o totalmente cubierto por el peristoma.

**Pliegues de la columela:** elevación espiral más o menos gruesa que discurre por el interior de la concha, generalmente en la columela. Son arrugas o crecimientos situados a lo largo de la columela y que se proyectan hacia el interior de la abertura de la concha, puede ser muy salientes o apenas visibles y están cubiertos por el cuello columelar.

**Posterior:** es el área situada más cerca del ápice, la parte adapical y en cuando el animal está extendido, es la parte extrema del metapodio del pie.

**Protoconcha:** es la concha formada en el estado de desarrollo del animal inmediatamente anterior al larvario.

**Selenizona:** del gr. *Selene*. Luna y *zoné*: ceñidor, faja. En gasterópodos primitivos, es la formación de un fasciola o banda espiral de forma semicircular, consecuente de las estrías de crecimiento, generalmente situada en la parte palatal del labio externo.

**Sinistrogira:** del lat. *sinister*: a la izquierda o sinistro. Concha de gasterópodos enrollada hacia el lado izquierdo o en sentido contrario a la agujas de reloj, es decir, colocada en posición vertical frente al observador con el ápice en la parte superior y el canal sifonal en el inferior, la abertura se encuentra situada en la parte izquierda.

**Suturas (comisura) principal:** línea de unión de las vueltas de espira.

**Suturas (comisura) secundarias:** línea de unión de las vueltas de espira.

**Várices:** estructura axial y que circunda el extremo aboral de la concha

**Ventral, cara:** en gasterópodos, es el plano de la abertura.

**Vuelta del cuerpo:** último giro de la espira en donde se ubica la mayor proporción del cuerpo blando del gasterópodo.

## HOJA DE METADATOS

Título	ESTUDIO MORFOMÉTRICO DEL DIMORFISMO SEXUAL DE LAS CONCHAS DE ESPECIES DE GASTRÓPODOS MARINOS COMUNES (MOLLUSCA: GASTROPODA) EN VENEZUELA
--------	--

### Autor(es)

Apellidos y Nombres	Código CVLAC / e-mail	
GALINDO P. LEE A.	CVLAC	12599600
	e-mail	akamaikai@gmail.com

### Palabras o frases claves:

Diferencias sexuales, gasterópodos, dimorfismo, morfometría, <i>Strombus</i> , <i>Phyllonotus</i> , <i>Chicoreus</i> , <i>Melongena</i> , <i>Fasciolaria</i> , Moluscos.
--

### Líneas y sublíneas de investigación:

Área	Subárea
Ciencias	Biología Marina Evolución Integración Morfológica Malacología

### Resumen (abstract):

Se estudiaron machos y hembras de siete especies de ceanogasteropodos provenientes del Estado Nueva Esparta, Venezuela, con el fin de identificar dimorfismo sexual, referido a talla y forma usando técnicas morfométricas de medidas de distancias (Métodos de Cerchas) y de superposición (Métodos de TPS); basadas en coordenadas de dos dimensiones en las caras ventral y lateral de las conchas. Las diferencias de talla se estimaron mediante la comparación de las tallas del centroide, indicando en la mayoría de los casos que las hembras son más grandes que los machos. Los patrones alométricos fueron estudiados a nivel general e intersexual a través de los coeficientes alométricos y las regresiones múltiples de las variables de forma contra talla del centroide como variable independiente, señalando diferencias relacionadas con cambios locales y globales. Se aplicaron tres técnicas de ordenación (Análisis de Componentes Principales, Deformaciones Relativas y Mínimos Cuadrados Parciales) para reificar la distribución de los organismos en el morfoespacio. Las configuraciones se distribuyen diferencialmente en el morfoespacio de acuerdo al sexo. Con mínimos cuadrados parciales se estudió la covarianza entre los grupos. A pesar de que fueron encontradas diferencias de tallas, en el patrón de crecimiento relativo y algunos rasgos dimórficos en la forma, no se pudo discretizar la forma de los sexos, ni esgrimir un modelo matemático para diferenciar los sexos en el campo,. Con los resultados presentados, se espera que con el uso de la morfometría, el estudio de los procesos relacionados con el dimorfismo sexual en gasterópodos reciba mayor atención y alcance.
---

### Contribuidores:

Apellidos y Nombres	ROL / Código CVLAC / e-mail					
Dr. Héctor López	ROL	CA	AS	TU	X	JU
	CVLAC	2.965.901				
	e-mail	helopez@ciens.ucv.ve				
Dra. Carmen Alfonsi	ROL	CA	AS	TU		JU X
	CVLAC					
	e-mail	calfonsir@hotmail.com				
MSc. Ernesto Ron	ROL	CA	AS	TU		JU X

	CVLAC	10.334.270
	e-mail	ernesto.ron@gmail.com

Fecha de discusión y aprobación:

Año	Mes	Día
2009	04	21

Lenguaje: SPA

Archivo(s):

Nombre de archivo	Tipo MIME
PG-GalindoLA.DOC	APPLICATION/WORD

Título o Grado asociado con el trabajo:

*Magister Scientiarum* en Ciencias Marinas, Mención Biología Marina

Área de Estudio: BIOLOGÍA MARINA

Institución(es) que garantiza(n) el Título o grado: UNIVERSIDAD DE ORIENTE