



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**REVISIÓN TAXONÓMICA DE LAS ESPECIES DE
LA FAMILIA ATLANTIDAE (GASTROPODA:
PTEROTRACHEOIDEA) EN EL PACÍFICO
MEXICANO UTILIZANDO ANÁLISIS
MORFOLÓGICOS Y GENÉTICOS**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

MARÍA MORENO ALCÁNTARA

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE DE 2015



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 12 del mes de Noviembre del 2015 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"REVISIÓN TAXONÓMICA DE LAS ESPECIES DE LA FAMILIA ATLANTIDAE (GASTROPODA: PTEROTRACHEOIDEA) EN EL PACÍFICO MEXICANO UTILIZANDO ANÁLISIS MORFOLÓGICOS Y GENÉTICOS"

Presentada por el alumno:

MORENO

Apellido paterno

ALCÁNTARA

materno

MARÍA

nombre(s)

Con registro:

B	1	3	0	8	6	6
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRIA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis

DR. GERARDO ACEVES MEDINA
Director de Tesis

DR. FRANCISCO JAVIER GARCÍA RODRÍGUEZ
Director de Tesis

DR. JAIME GÓMEZ GUTIÉRREZ

MC. JOSÉ RICARDO PALOMARES GARCÍA

DR. ALAN GIRALDO LÓPEZ

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 26 del mes de Noviembre del año 2015

El (la) que suscribe BM. MARÍA MORENO ALCÁNTARA Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B130866 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. GERARDO ACEVES MEDINA y DR. FRANCISCO JAVIER GARCÍA RODRÍGUEZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"REVISIÓN TAXONÓMICA DE LAS ESPECIES DE LA FAMILIA ATLANTIDAE (GASTROPODA:

PTEROTRACHEOIDEA) EN EL PACÍFICO MEXICANO UTILIZANDO ANÁLISIS MORFOLÓGICOS Y GENÉTICOS"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: maria0328@yahoo.com - gaceves@ipn.mx - fjpgarcia@ipn.mx

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.


BM. MARÍA MORENO ALCÁNTARA

Nombre y firma del alumno

A mis padres Antonio y María,
por apoyarme siempre en el cumplir mis sueños,

GRACIAS.

A mi hermano Tony,
siempre hay algo nuevo que aprender.

A Gerardo Aceves,
un honor poder aprender de ti todos estos años,
gracias por todo.

A las personas que lean este trabajo,
espero les sirva para poder comprender mejor
a estas grandezas de la naturaleza.

“The selection of a research topic takes careful consideration. In general, taking one’s strength into account is a profitable approach, particularly when one enjoys the task.”

“La selección de un tema de investigación requiere de cuidadosa consideración. En general, tomar en cuenta las fortalezas de uno es un enfoque beneficioso, sobre todo cuando uno disfruta la labor.”

Daniel Geiger, 2012

AGRADECIMIENTOS

A las autoridades, personal académico y administrativo del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN), por el apoyo brindado durante mis estudios de maestría.

A las beca otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), así como las beca tesis y BEIFI por parte del Instituto Politécnico Nacional (IPN).

A mis directores Dr. Gerardo Aceves Medina y Dr. Francisco Javier García Rodríguez por aceptar aprender conmigo y enseñarme tantas cosas durante el desarrollo de este proyecto. Gracias por ayudarme en mi desarrollo académico.

Al comité revisor: Dr. Jaime Gómez Gutiérrez, Dr. Alan Giraldo López y M.C. Ricardo Palomares García, por los aportes hechos al trabajo desde sus inicios y los comentarios realizados a este escrito.

A los proyectos de la Secretaría de Investigación y Posgrado IPN (SIP) SIP 20131136, SIP 20141170 y SIP 20151160 a cargo del Dr. Gerardo Aceves Medina, y SIP 20140781 y SIP 20150998 a cargo del Dr. Francisco Javier García Rodríguez.

A la Secretaría de Marina - Dirección General Adjunta de Oceanografía, Hidrografía y Meteorología; Jefatura de la Estación de Investigación Oceanográfica de Salina Cruz, a la tripulación del buque oceanográfico ARM BI-03 "ALTAIR" y al proyecto CONACyT 90331, por las muestras correspondientes a los cruceros TEHUANO 0707 y TEHUANO 0610.

A los proyectos del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM: PAPIIT IN219502 y IN210622 a cargo del Dr. Carlos Robinson, con los cuales se obtuvieron las muestras del crucero GOLCA 0701 a bordo del B/O "PUMA".

Al Dr. Raymundo Avendaño Ibarra por prestarme su microscopio estereoscópico para poder realizar la toma de fotografías de los organismos.

Al Dr. Alan Giraldo López y al Biól. Andrés Cuéllar Chacón por las facilidades otorgadas durante la estancia realizada en el laboratorio de Ciencias Oceanográficas en la Universidad del Valle en Cali, Colombia.

Al Ph.D. Paul Valentich-Scott por recibirme en el Santa Barbara Museum of Natural History (SBMNH) por confiar en mis conocimientos para organizar la colección de Atlantidae del museo, por los consejos dados y por permitirme aprender de su gran experiencia. Al Ph.D. Daniel Geiger por aconsejarme sobre el manejo en micromoluscos y dejarme experimentar con el microscopio electrónico.

A la Secretaría Académica y de Investigación (SAI) del CICIMAR, a la Coordinación de Cooperación Académica (CCA) del IPN y a las becas mixtas de CONACyT por los apoyos económicos otorgados para realizar las estancias en la Universidad del Valle, en Cali, Colombia y en el SBMNH, California, EUA.

A la M. en C. Mariana Díaz-Santana Iturríos por ayudarme en las primeras fases del trabajo de laboratorio.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE GENERAL	i
ÍNDICE DE TABLAS.....	iii
ÍNDICE DE FIGURAS	iv
RESUMEN	vii
ABSTRACT	viii
GLOSARIO.....	ix
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	3
JUSTIFICACIÓN	8
HIPÓTESIS	9
OBJETIVOS	10
Objetivo General	10
Objetivos Particulares	10
MATERIAL Y MÉTODOS.....	10
Obtención de muestras.....	10
Identificación morfológica	13
Análisis morfométrico.....	14
Análisis genético.....	16
RESULTADOS	19
Identificación morfológica	19
Análisis morfométrico.....	34
Análisis genético.....	37

DISCUSIÓN	46
Identificación morfológica	46
Análisis morfométrico.....	48
Análisis genético.....	50
Riqueza taxonómica	54
CONCLUSIONES.....	60
RECOMENDACIONES	61
LITERATURA CITADA	62
ANEXO 1. Relación de los organismos utilizados en el estudio.....	71
ANEXO 2. Comparación de las características presentadas en las especies de la familia Atlantidae.....	77
ANEXO 3. Clave de identificación de las especies de la familia Atlantidae presentes en el Pacífico mexicano.....	78
ANEXO 4. Fichas de identificación de las especies de la familia Atlantidae en el Pacífico mexicano.....	80

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Fórmula de la espiral calculada para cada una de las especies del género <i>Atlanta</i>	34
Tabla II. Resultados del análisis discriminante realizado para todas las especies.....	35
Tabla III. Resultados del análisis discriminante realizado para el grupo tres.	36
Tabla IV. Relación de las extracciones de ADN por especie, el número de secuencias obtenidas por gen y el porcentaje de efectividad.	38
Tabla V. Estimaciones de la distancia intraespecífica del gen COI calculado con el modelo de sustitución de dos parámetros de Kimura; n/a= no aplica.	41
Tabla VI. Estimaciones de la distancia neta interespecífica del gen COI calculado con el modelo de sustitución de dos parámetros de Kimura.	42
Tabla VII. Estimaciones de la distancia intraespecífica del gen 16SrRNA calculado con el modelo de sustitución de dos parámetros de Kimura; n/a= no aplica.....	45
Tabla VIII. Estimaciones de la distancia neta interespecífica del gen 16SrRNA calculado con el modelo de sustitución de dos parámetros de Kimura.	46
Tabla IX. Distancias intraespecíficas e interespecíficas del gen COI, calculadas por medio del modelo K2P para otros organismos.	52
Tabla X. Clasificación de las especies validas de la familia Atlantidae presentes en el Pacífico mexicano.	59

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Estaciones de muestreo de los cruceros A) TEHUANO 0707 y TEHUANO 0610 en el Golfo de Tehuantepec, México. B) GOLCA 0701 en el Golfo de California México, C) Trayecto hacia Isla Malpelo, Colombia y D) Isla Malpelo, Colombia. Únicamente se marcan los nombres de las estaciones de donde se obtuvieron organismos para los análisis morfométricos y/o genéticos.....	12
Figura 2. Caracteres morfológicos para la identificación de las especies de la familia Atlantidae. A) Forma generalizada de la concha del género <i>Atlanta</i> vista desde el lado derecho. B) Determinación estándar del número de espiras, a partir de un ángulo de 90° con respecto al plano de la espiral.	13
Figura 3. Morfología ocular de los organismos de la familia Atlantidae. L= lente, PD= porción distal del tejido pigmentado, PP= porción proximal de tejido pigmentado, VNP= ventana no pigmentada, BT= banda transversal no pigmentada. Modificado de Seapy (1990).....	14
Figura 4. Medidas tomada para el análisis morfométrico; A) A= diámetro de la concha sin la quilla, B= diámetro de la penúltima espiral, C= diámetro de la antepenúltima espiral. B) D= diámetro de la espiral central en el eje del plano la espiral, E= diámetro de la penúltima espira de la espiral central, F= diámetro de la antepenúltima espira de la espiral central, G= diámetro de la protoconcha, H= diámetro de la penúltima espira de la protoconcha, I= diámetro de la antepenúltima espira de la protoconcha.	16
Figura 5. Tipos de ojo encontrados. Tipo A: A) <i>A. californiensis</i> , B) <i>A. inflata</i> . Tipo B: C) <i>A. lesueurii</i> , D) <i>A. gibbosa</i> . Tipo C: E) <i>A. helicinoidea</i> , F) <i>O. inflatus</i>	20
Figura 6. Tipos de espiral. Espiral alta: A) <i>A. gibbosa</i> , B) <i>A. turriculata</i> . Espiral Baja: C) <i>A. gaudichaudi</i> , D) <i>A. plana</i>	21
Figura 7. Tipos de quilla. A) Alta redondeada, <i>A. oligogyra</i> , B) Alta truncada, <i>A. inflata</i> . C) Baja redondeada ondulante, <i>A. helicinoidea</i>	22
Figura 8. Grupo <i>lesueurii</i> – <i>oligogyra</i> . A) <i>Atlanta lesueurii</i> , organismo LEGT6., B) <i>Atlanta oligogyra</i> , organismo OLGT6.	24

Figura 9. Grupo <i>inflata</i> – <i>helicinoidea</i> - <i>californiensis</i> . A) <i>Atlanta helicinoidea</i> , organismo HEGT12. B) <i>Atlanta inflata</i> , organismo INFGT8. C) <i>Atlanta californiensis</i> , organismo CAGC14.	25
Figura 10. Grupo “ <i>peronii</i> ”. A) <i>Atlanta peronii</i> , organismo PEGT10. B) <i>Atlanta gaudichaudi</i> , organismo GAGT29. C) <i>Atlanta pacifica</i> , organismo SP2GT2. D) <i>Atlanta plana</i> , organismo PLGT1. E) <i>Atlanta echinogyra</i> , organismo ECGT5.....	27
Figura 11. Grupo <i>turriculata</i> – <i>brunnea</i> . A) <i>Atlanta turriculata</i> , organismo TUGT18. B) <i>Atlanta brunnea</i> , organismo BRGT10.....	30
Figura 12. Grupo <i>gibbosa</i> – <i>inclinata</i> – <i>tokiokai</i> . A) <i>Atlanta gibbosa</i> , organismo GIGT13. B) <i>Atlanta inclinata</i> , organismo INCGT9. C) <i>Atlanta inclinata</i> , organismo INCGT27. D) <i>Atlanta tokiokai</i> , organismo TOGT4. E) <i>Atlanta tokiokai</i> , organismo TOGT8.	31
Figura 13. <i>Atlanta frontieri</i> . A) Organismo SP1GT10. B) Organismo SP1GT27.....	32
Figura 14. <i>Oxygyrus inflatus</i> . A) Organismo juvenil, OXGT1. B) Organismo adulto, OXCO1.....	33
Figura 15. Análisis discriminante de las especies del género <i>Atlanta</i>	36
Figura 16. Análisis discriminante del grupo de especies con tamaño de protoconcha mediana.....	37
Figura 17. Dendrograma de similitudes genéticas construido a partir de las secuencias del gen COI de entre 336 hasta 680 bases, utilizando el método de vecino más cercano (NJ) con el modelo de sustitución K2P. Los números en los nodos indican el valor de soporte de bootstrap.....	39
Figura 18. Dendrograma de similitudes genéticas construido a partir de las secuencias del gen COI arregladas hasta 235 bases, utilizando el método de vecino más cercano (NJ) con el modelo de sustitución K2P. Los números en los nodos indican el valor de soporte de bootstrap.....	40
Figura 19. Dendrograma de similitudes genéticas construido a partir de las secuencias del gen 16SrRNA con secuencias de entre 264 hasta 559 bases, utilizando el método de vecino más cercano (NJ) con el modelo de sustitución K2P. Los números en los nodos indican el valor de soporte de bootstrap.....	43

Figura 20. Dendrograma de similitudes genéticas construido a partir de las secuencias del gen 16SrRNA arregladas hasta 138 bases, utilizando el método de vecino más cercano (NJ) con el modelo de sustitución K2P. Los números en los nodos indican el valor de soporte de bootstrap. 44

RESUMEN

La familia Atlantidae es un grupo de gasterópodos holoplanctónicos que actualmente está compuesto por *Oxygyrus inflatus*, *Protatlanta souleyeti*, y 22 especies de *Atlanta*. Estos organismos poseen una concha con espiral dextrógira cuya morfología es muy similar entre especies de *Atlanta*, lo que ha hecho que su taxonomía e identificación específica sean complejas. En el presente estudio se analizaron 426 organismos provenientes del Golfo de Tehuantepec y Golfo de California, México; Isla Malpelo, Colombia y organismos encontrados en el Museo de Historia Natural de Santa Bárbara, California, EUA, con la intención de llevar a cabo una revisión taxonómica de las especies de la familia Atlantidae recolectadas en el Pacífico mexicano utilizando análisis morfológicos, morfométricos y genéticos. La morfología de la concha fue el carácter de identificación más práctico y confiable, pero el tipo de ojo, la forma de la quilla y la espiral son caracteres adicionales que ayudan a diferenciar entre especies. A partir de estos caracteres, se conformaron seis agrupaciones, cada una con especies morfológicamente similares. Adicionalmente, todas las especies fueron analizadas morfométricamente para evaluar si la fórmula de la espiral era una herramienta útil para reducir las inconsistencias de identificación resultante de la similitud morfológica entre las especies. Sin embargo, el análisis mostró que la fórmula de la espiral varía con la talla de los organismos, por lo que concluimos que es inadecuada para la identificación específica. Alternativamente, se realizó un análisis discriminante utilizando las medidas de la protoconcha el cual separó las especies pero sólo dentro de los grupos morfológicos (con excepción del grupo *helicinoidea* – *inflata* – *californiensis*). El análisis genético basado en secuencias de los genes COI y 16SrRNA del ADNmt detectó clados especie-específicos. A partir de éste y del análisis morfométrico se sustentó que las especies *A. peronii*, *A. gaudichaudi* y *A. pacifica* conforman a una sola especie (*A. peronii* Lesueur, 1817) y que *A. echinogyra* y *A. plana* conforman otra especie (*A. echinogyra* Richter 1993). Con lo anterior se concluye que de las 18 especies del Pacífico mexicano sólo *Oxygyrus inflatus* y 13 especies de *Atlanta* son válidas. Se pone en duda los registros de *A. meteori* y *Protatlanta souleyeti* en ésta región del Pacífico Oriental Tropical.

ABSTRACT

The family Atlantidae is a group of holoplanktonic gastropods that includes *Oxygyrus inflatus*, *Protatlanta souleyeti*, and 22 species of the genus *Atlanta*. These organisms have a right coiled shell with similar morphology within *Atlanta* species, which has complicated their taxonomy and identification. In this study, 426 organisms collected from the Gulf of California and Gulf of Tehuantepec, Mexico; Malpelo Island, Colombia and the Santa Barbara Museum of Natural History collection were analyzed, with the goal of doing a taxonomic revision of the organisms found in the Mexican Pacific using morphological, morphometric and genetic analyses. The shell morphology was the most practical and reliable character for identification. However, the eye type, the shape of the keel and the spire are additional helpful characters to differentiate among species. Using those characters, six groups of morphologically similar species were formed. All species were used in a morphometric analysis to evaluate whether the whorl formula was a useful tool to improve the identification discrimination of species with similar morphologies. However, the analysis showed that the results obtained for the whorl formula vary among organisms of different sizes from the same species, so we concluded that the formula is an inadequate approach for species identification. Alternately, a discriminant analysis using measurements from the protoconch was performed, obtaining species separation but only within groups of morphologically similar species (with the exception of the *helicinoidea – inflata – californiensis* group). The genetic analysis based in sequences from COI and 16SrRNA genes from mtDNA detected species-specific clades. The morphometric and the genetic analyses supported that the species *A. peronii*, *A. gaudichaudi* and *A. pacifica* belong to a single species (*A. peronii* Lesueur, 1817), as well as *A. echinogyra* and *A. plana* belong to another single species (*A. echinogyra* Richter, 1993). With the information above, it is concluded that of the 18 species from the Mexican Pacific, only *Oxygyrus inflatus* and 13 species of *Atlanta* are valid. The presence of *A. meteori* and *Protatlanta souleyeti* is doubtful.

GLOSARIO

Carácter taxonómico: estructura observable de un organismo, utilizada para distinguirlo de otros. Los caracteres pueden referirse a la forma, estructura, función y comportamiento de los seres. Deben ser constantes, simples y objetivos.

Clado: Grupo de organismos que es monofilético.

Dendrograma: Diagrama en forma de árbol para representar la jerarquía de categorías según el grado de similitud y características compartidas.

Distancia genética: La proporción de elementos genéticos que no son compartidos por un conjunto de muestras

Especie críptica: Dos o más especies distintas que han sido erróneamente clasificadas bajo un solo nombre específico.

Especie nominal: Especie definida por su ejemplar tipo y que recibe un nombre.

Espira: Cada una de las vueltas de una espiral.

Espiral central: Las vueltas más delgadas que forman el centro de la concha rodeadas por la última vuelta; normalmente son las vueltas de la protoconcha más parte de la teloconcha.

Gen: Fragmento corto de ADN que codifica para la síntesis de una cadena polipeptídica.

Holoplancton: Organismos cuyos movimientos horizontales son dependientes de la dirección y fuerza de las corrientes y que presentan un ciclo de vida completamente pelágico.

Involuto: Que tiene varias espirales superpuestas.

Morfología: Disciplina encargada del estudio de la estructura de un organismo o sistema, en un contexto comparativo.

Morfometría: Análisis cuantitativo de la forma y/o estructura de los organismos.

Opérculo: Estructura de constitución córnea o calcárea que sella la abertura de la concha cuando el cuerpo se retrae en ella.

Ornamentación: Irregularidades en la superficie de la concha, las cuales pueden ser estrías, líneas de crecimiento y crestas entre otros.

Primer: Es una secuencia corta de ácidos nucleicos que sirve como punto de partida para la replicación del ADN; también es conocida como cebador, iniciador u oligonucleótido.

Protoconcha: Concha embrionaria que se desarrolla en la etapa juvenil. Normalmente presenta torsión y ornamentaciones

Quilla: Estructura laminar doble que puede ser calcárea o cartilaginosa y corre a lo largo de la parte externa de la concha en la familia Atlantidae.

Rádula: Serie de dientes quitinosos en la masa bucal que se usan en la captura de la presa. En la rádula se presentan un diente medio, uno lateral y un par adicional de dientes marginales, de manera que en todos los taxa se encuentra una fórmula 2-1-1-1-2.

Simpatría: Cuando dos o más especies viven en la misma área geográfica o en áreas que se traslapan y son capaces de encontrarse entre ellas.

Sinonimia: Existencia de más de un nombre científico para un mismo taxón.

Taxonomía: Teoría y práctica de la descripción y ordenamiento de la biodiversidad en un esquema jerárquico.

Teloconcha: La porción de la concha que se forma después de las etapas juveniles.

INTRODUCCIÓN

Los moluscos holoplanctónicos son organismos cuyos movimientos horizontales dependen de la dirección y fuerza de las corrientes y su ciclo de vida es completamente pelágico (Lalli & Gilmer, 1989). Dentro de este grupo de moluscos se encuentra a la superfamilia Pterotracheoidea, clasificada por Bouchet & Rocroi (2005) dentro del clado Littorinimorpha en el grupo informal Architaenioglossa. Ésta superfamilia anteriormente era conocida como la superfamilia Heteropoda Lamark, 1812, haciendo referencia a la modificación del pie en este grupo, el cual se presenta como una aleta natatoria aplanada lateralmente (Seapy & Lalli, 2007). Por ello, comúnmente se le conoce al grupo como heterópodos. Dicho nombre común se utiliza hasta la actualidad únicamente para hacer referencia al grupo y a los organismos contenidos en el mismo, ya que el nombre carece de validez taxonómica (Gofas, 2015).

Los heterópodos son alimento de múltiples especies de valor comercial como el dorado (*Coryphaena hippurus* y *C. equiselis*), el atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*), el lanzón (*Alepiaurus ferox* y *A. brevirostris*) y de otros organismos como tortugas marinas (*Caretta caretta*) y la medusa *Pelagea noctiluca*. Son a su vez depredadores de copépodos, larvas de peces, salpas, medusas, ctenóforos y en algunos casos de pterópodos (Ralph, 1957; Russell, 1960; Lalli & Gilmer, 1989). Debido a que estos organismos realizan grandes migraciones verticales (Lalli & Gilmer, 1989), son un componente importante en la transferencia de energía en los diferentes niveles de la columna de agua (Castro & Huber, 2007).

La superfamilia Pterotracheoidea contiene a las familias: Atlantidae, Carinariidae y Pterotrachidae. De éstas, Atlantidae es la de mayor abundancia y diversidad de especies (Richter & Seapy, 1999). La mayor parte de las especies de esta familia se consideran cosmopolitas, principalmente en áreas oceánicas y con preferencia por aguas cálidas y epipelágicas (van der Spoel, 1996).

La familia Atlantidae está compuesta actualmente por tres géneros. *Oxygyrus* y *Protatlanta* son monoespecíficos, mientras que el género *Atlanta* contiene 20 especies descritas válidas (Lalli & Gilmer, 1989; van der Spoel, 1996; Richter &

Seapy, 1999; De Vera & Seapy, 2006, Angulo-Campillo *et al.*, 2011). Estos organismos poseen una concha de aragonita, con espiral dextrógira de dimensiones menores a 10 mm en donde el organismo se puede retraer completamente. A lo largo de la espiral exterior, tiene una quilla (Lalli & Gilmer, 1989). La concha de los adultos (teloconcha) crece directamente a partir de la concha larvaria (protoconcha), la cual se encuentra en la porción interna de la concha adulta (Richter & Seapy, 1999).

La morfología de la concha, la ornamentación superficial, el número de espiras de la protoconcha y la forma de la espiral son algunos de los caracteres taxonómicos más relevantes para distinguir entre especies de la familia Atlantidae. Sin embargo, la determinación precisa del número espiras que tiene un organismo es compleja debido a que la transición entre la protoconcha y la teloconcha generalmente es difícil de detectar (Richter & Seapy, 1999; Angulo-Campillo, 2009) propiciando que las especies de *Atlanta* sean en general difíciles de identificar (van der Spoel, 1996). Esto es relevante porque, aunque existan otros caracteres adicionales para su identificación como lo son la morfología de los ojos, opérculo y rádula (Richter & Seapy, 1999), la morfología de la concha es la característica principal para la identificación a nivel específico.

La estructura y la anatomía de los heterópodos, específicamente de los atlántidos, ha sido relativamente bien estudiada (van der Spoel, 1972; Seapy, 1990; van der Spoel *et al.*, 1997; Seapy *et al.*, 2003; Angulo-Campillo, 2009). Los resultados demuestran que existen traslapes considerables entre los caracteres diagnósticos utilizados hasta la fecha para la identificación de las especies de la familia Atlantidae, particularmente debido a la existencia de especies que presentan caracteres morfológicos similares. Sin embargo, se han realizado pocos esfuerzos de investigación para revisar y sustentar la sistemática del grupo con datos genéticos (van der Spoel, 1996). Las especies de la familia Atlantidae han sido descritas utilizando únicamente criterios morfológicos, por tanto, es relevante abordar las revisiones taxonómicas complementadas mediante técnicas moleculares que permitan tener un criterio adicional de valor taxonómico.

En el presente estudio se realizó una revisión taxonómica de especies de la familia Atlantidae distribuidos en el Pacífico Mexicano. La investigación es soportada por análisis morfológicos, morfométricos y genéticos.

ANTECEDENTES

El género *Atlanta* fue descrito por primera vez por Lesueur en 1817, quien identificó como especie tipo a *A. peronii*. No obstante, la descripción tanto del género como de la especie es imprecisa. En ésta descripción únicamente se especifica que los organismos se retraen completamente en una concha espiralada transparente, la cual presenta una quilla, y que estos organismos se caracterizan por tener grandes ojos envueltos en una banda amplia de color negro, así como que el cuerpo en general está constituido por un tronco y dos aletas en formas de alas, en donde la derecha presenta un opérculo (Lesueur, 1817).

El género *Oxygyrus* fue descrito por Benson en 1835, quien comparó la morfología de las dos especies del género *Atlanta* descritas hasta ese momento con aquellos pertenecientes al nuevo género, haciendo énfasis en la forma involuta de la concha y la conformación de la quilla por una sustancia cartilaginosa en *Oxygyrus*. También comparó la forma general del organismo y del opérculo, nombrando como *O. inflatus* a la única especie de éste género (Benson, 1835).

El primer documento de relevancia taxonómica de las especies de la familia Atlantidae fue el Atlas de heterópodos, elaborado por Souleyet (1852) como resultado de la expedición realizada alrededor del mundo a bordo de la embarcación “La Bonite” (1836-1837). Éste Atlas es la primera descripción certera de organismos de la familia Atlantidae que incluye ilustraciones anatómicamente precisas de 16 especies, en donde algunas de ellas se describen por primera vez y que aún permanecen como especies válidas. Anterior a esta fecha, las descripciones de nuevas especies usualmente se basaban únicamente en fragmentos de organismos, u organismos que tenían la concha deteriorada o ausente (Tesch, 1949).

En años siguientes, se publicaron trabajos que intentaron esclarecer la problemática de la clasificación del grupo de los heterópodos. Denis (1862) propuso

una clasificación principalmente a nivel genérico de todos los heterópodos, basada en descripciones anatómicas previas. Aun así, no logró establecer una diferenciación entre especies del género *Atlanta*, debido a la semejanza que presentan los organismos y estableció que para poder discriminar entre especies era necesario examinarlas cuidadosamente y realizar una comparación morfológica precisa entre ellas. Por su parte, Smith (1888) realizó el reporte sobre los heterópodos recolectados por el H.M.S. "Challenger" en su expedición circumglobal. En él efectuó una revisión de la literatura existente sobre los heterópodos y enlistó todas las referencias publicadas por especie hasta esa fecha. En cuanto al género *Atlanta*, estableció que existe una gran similitud en la forma general de las especies que lo integran. Aun así, indicó que el número, la forma, el tamaño y la posición de la espiras constituyen caracteres que permiten distinguir entre especies. Sin embargo, su trabajo no presentó descripción alguna de dichas características para poder discriminarlas.

Tesch (1908) publicó la monografía sistemática de la familia Atlantidae utilizando los organismos depositados en la colección del Museo de Leiden, Holanda. Describió un nuevo género, *Protatlanta*, a partir del material utilizado por Souleyet (1852), distinguiéndolo de los otros dos géneros previamente descritos por la presencia de una concha planiespiral como la presente en las especies del género *Atlanta*, pero con la presencia de una quilla cartilaginosa como en *Oxygyrus*. Con ello nombró a la única especie de este género como *P. souleyeti*. En este trabajo también es la primera vez que se agrupan las 12 especies reconocidas hasta ese momento con respecto a la forma de la espiral, siendo formados los grupos: *peronii* (5 especies), *inflata* (3 especies), *turriculata* (2 especies) e *inclinata* (2 especies).

Tesch (1949) publicó los registros de heterópodos obtenidos durante la expedición oceanográfica "Dana" por el Atlántico y el Pacífico norte, realizando una recopilación de la información taxonómica conocida hasta entonces y estableció sinonimias que resultaron en la disminución de 30 especies nominales (tres de *Oxygyrus* y 27 de *Atlanta*) a 10 especies válidas en la familia Atlantidae (una de *Oxygyrus*, una de *Protatlanta* y 8 de *Atlanta*), concluyendo que la mayoría de las

descripciones realizadas hasta ese momento carecían de utilidad taxonómica. Además, enfatizó que, si bien disminuyó el número de especies validas, éste podría modificarse en un futuro debido a que varias especies estaban estrechamente relacionadas y podrían ser únicamente variedades.

Tokioka reportó los organismos recolectados por los B/O “Syunkotu-Maru” (Tokioka, 1955a) y el “Sôyô-Maru” (Tokioka, 1955b) en las aguas del sur de Japón, donde propuso que la amplitud relativa de la espiral interna comparada con la espiral externa del organismo podía ser una característica taxonómica relevante para la identificación de las especies de la familia Atlantidae y propuso el uso de la fórmula de la espiral como carácter de identificación específica.

Posteriormente, Thiriot-Quévieux (1973) realizó el primer estudio morfológico de las conchas de las especies de la familia Atlantidae utilizando un microscopio electrónico de barrido y observó con gran detalle las ornamentaciones presentes en *Oxygyrus inflatus* (= *O. keraudrenii*) Benson, 1835, *Protatlanta souleyeti* (E. A. Smith, 1888), *Atlanta peronii* Lesueur, 1817, *A. lesueurii* Gray, 1850, *A. inflata* Souleyet, 1852, *A. helicinoidea* (= *A. helicinoides*) Gray, 1850, *A. turriculata* d’Orbigny, 1836 y *A. brunnea* (= *A. fusca*) Gray, 1850. Sin embargo, su trabajo se enfocó más a revisar la literatura existente hasta el momento, únicamente confirmando las características de las especies que ya habían sido descritas anteriormente.

Richter (1972, 1986, 1987, 1990, 1993) por su parte, realizó una serie de relevantes publicaciones del género *Atlanta* mediante microscopía electrónica de barrido con el objeto de sustentar la validez de algunas especies que comúnmente se confundían o que se habían descartado a través de la historia del estudio del género. En estos análisis utilizó la forma general de la concha de los organismos, el tipo de ojo, el opérculo y la rádula. Con ello, en el primero de sus estudios Richter (1972) describió tres nuevas especies (*A. meteori*, *A. echinogyra* y *A. plana*). Posteriormente Richter (1986) comprobó la existencia de *A. oligogyra* Tesch, 1906 diferenciándola de *A. lesueurii* con quién había sido puesto en sinonimia años antes por Tesch (1946). En 1987 comparó las especies *A. inflata*, *A. helicinoidea*, *A. echinogyra* y *A. plana* las cuales habían sido confundidas repetidamente debido al

parecido de la ornamentación de las protoconchas y con esto reitera la validez taxonómica de las últimas dos especies (Richter, 1987). En el cuarto estudio (Richter, 1990) incluyó a las especies cuya espiral presenta cierta inclinación con respecto al eje de crecimiento de la última espiral. En éste comprobó las diferencias morfológicas entre las especies *A. tokiokai* Spoel y Troost, 1972, *A. inclinata* Gray, 1850, *A. gibbosa* Souleyet, 1852 y *A. meteori* Richter, 1972. En el quinto estudio describió dos nuevas especies *A. fragilis* y *A. frontieri*. Además estableció a *A. gaudichaudi* Gray, 1850 y *A. peronii* como especies distintas, las cuales presentan características morfológicas similares (Richter, 1993).

Seapy (1990) estudió las especies de la familia Atlantidae de las aguas circundantes a Hawaii y realizó una caracterización de ellas utilizando la morfología de la concha, el ojo y el opérculo. Además, estableció el método y los criterios para estandarizar el conteo de las espiras de la concha, lo que fortaleció su uso como el principal carácter taxonómico de identificación a nivel específico.

Con esta relevante implementación de estandarización del número de espiras, se observó que se pueden distinguir grupos de especies que comparten caracteres morfológicos similares y fueron denominadas como especies hermanas (con morfologías similares) (van der Spoel, 1996). Para facilitar la identificación van der Spoel (1996) ordenó a las especies del género *Atlanta* en cinco grupos basándose en sus características morfológicas, mientras que Richter & Seapy (1999) a su vez, reorganizaron a las especies del género *Atlanta* en siete grupos morfológicos con base en características de la concha, tipo de ojo, opérculo y rádula.

A la par de los estudios taxonómicos clásicos (morfológicos), el surgimiento de técnicas genéticas para develar las secuencias genéticas de los organismos, han demostrado su utilidad como elemento complementario en la taxonomía. Hebert *et al.* (2003) enfatizaron la necesidad de utilizar nuevos métodos de identificación de especies. Para ello plantearon el uso de secuencias de ADN y propusieron el uso de la subunidad I del gen mitocondrial citocromo oxidasa c (COI) como carácter de diferenciación entre especies cercanas. El gen COI muestra una alta incidencia de sustituciones de bases en la tercer posición del codón, lo que conduce a una tasa de

evolución molecular que es aproximadamente tres veces mayor que la de otros genes mitocondriales como lo es el gen que codifica para la subunidad grande del ARN ribosomal (16SrRNA). Aunque el gen mitocondrial 16srRNA es más conservado que el COI, se ha utilizado en distintos estudios donde la variación que presenta es suficiente para resolver diferencias a nivel específico. En cuanto a los moluscos, se ha utilizado el gen 16srRNA con fines taxonómicos en bivalvos de la familia Pectinidae (Feng *et al.*, 2005), cefalópodos (Boyle & Rodhouse 2005) y el género *Glaucus* de gasterópodos neustónicos (Churchill *et al.*, 2014). Además también ha sido utilizado en un grupo de copépodos calanoideos holoplanctónicos (Goetze, 2010).

Actualmente el único trabajo que aborda la diversidad genética dentro de los heterópodos es el de Jennings *et al.* (2010) en donde utilizaron el gen COI para estudiar la diversidad y el potencial de encontrar especies crípticas entre los moluscos holoplanctónicos. Este estudio se basó en la secuenciación del COI de seis especies de la familia Atlantidae, de los cuales cinco correspondieron al género *Atlanta* (*A. cf. inclinata*, *A. inclinata*, *A. gaudichaudi*, *A. peronii*, *Atlanta* sp.) y uno a la especie *Oxygyrus inflatus* (= *O. keraudrenii*), cuyas secuencias se encuentran depositadas en GenBank. Aunque en su estudio utilizaron muestras pertenecientes a siete regiones alrededor del mundo (Océano Atlántico este y noroeste, Océano Índico sur y sureste, Océano Ártico entre Europa y Canadá, la cuenca de Canadá y el Golfo de Alaska), todos los organismos pertenecientes a la familia Atlantidae fueron recolectados en el Océano Atlántico. Este estudio destacó que la identificación de estos organismos es compleja y sugieren más estudios para esclarecer dichos problemas taxonómicos.

Para el Domo de Costa Rica y la costa del Pacífico de Costa Rica, Sánchez-Nava, (1984) y Suárez-Morales *et al.*, (2009) han registrado 10 especies de heterópodos, mientras que para el Pacífico Mexicano McGowan (1967) registró 7 especies de la familia Atlantidae (*A. peronii*, *A. lesueurii*, *A. inflata*, *A. gaudichaudi*, *A. inclinata*, *A. turriculata*, *Atlanta* sp.) en un estudio realizado desde la bahía de San Francisco, EUA, hasta Punta Eugenia, Baja California Sur, México. Sánchez-Hidalgo

y Anda (1989) registró una especie en la costa occidental de Baja California Sur (*A. peronii*). En el Golfo de California, Zárate-Juárez (2006), Espinoza-Balvanera (2008) y Angulo-Campillo *et al.*, (2011) registraron 17 especies. Guerrero-Vázquez (1985) registra 2 especies en Bahía Matanchen, Nayarit. Moreno-Alcántara *et al.* (2014) registraron 17 especies en el Golfo de Tehuantepec. Actualmente, para el Pacífico mexicano se han registrado un total de 18 especies de heterópodos pertenecientes a la familia Atlantidae, de las 22 especies que actualmente son reconocidas a nivel mundial.

JUSTIFICACIÓN

En el género *Atlanta* existen varias especies que son morfológicamente similares (especies hermanas). Esto hace que tanto la taxonomía como la identificación de los organismos sean complicadas y que conserve cierta incertidumbre (Coan, 1965; van der Spoel, 1996). Debido a que presentan caracteres morfológicos y anatómicos similares entre especies, los organismos han sido clasificados en 7 grupos morfológicos (van der Spoel, 1997; Richter & Seapy, 1999) donde frecuentemente se observa un traslape de los caracteres diagnósticos entre las especies (Jennings *et al.*, 2010).

También se ha observado que varias especies presentan variaciones en cuanto a la forma y tamaño de la concha, lo cual sugiere que son formas o especies distintas, aunque los caracteres utilizados para la identificación de los organismos presentan características coincidentes, por ejemplo *Atlanta helicinoidea* forma "A"/"B", *A. inclinata* forma "A"/"B" (van der Spoel, 1996).

Si bien actualmente existen trabajos detallados con descripciones de las especies utilizando las características morfológicas de la concha, la gran mayoría se basan en imágenes obtenidas con microscopía electrónica de barrido (Richter, 1972; Richter, 1986; Richter, 1987; Richter, 1990; Richter, 1993; Seapy 1990; Seapy *et al.*, 2003), estableciendo diferencias entre especies con características que son difíciles de observar sin ésta técnica altamente demandante de tiempo y recursos económicos, complicando la identificación práctica y rutinaria de estos organismos.

Además, la propuesta morfométrica para identificación de especies del género *Atlanta* que se ha realizado (Tokioka, 1955a), únicamente tomó en cuenta a nueve de las 22 especies, lo que limita fuertemente la aplicabilidad de dicho método.

En el Pacífico Mexicano actualmente han sido registradas 16 de las 20 especies del género *Atlanta*, además de las especies *Oxygyrus inflatus* y *Protatlanta souleyeti*, (Angulo-Campillo *et al.*, 2011; Moreno-Alcántara *et al.*, 2014) lo que permite tener una visión amplia de la diversidad de la familia Atlantidae.

Recientemente en el Golfo de Tehuantepec México, se encontraron organismos pertenecientes al género *Atlanta* que presentan una combinación de caracteres diagnósticos que no se han podido asignar a algún grupo de especies previamente definidas (Moreno-Alcántara, 2012). Estos mismos organismos también han sido observados en el Golfo de California (Angulo-Campillo, com. pers.), lo que sugiere la presencia de nuevas especies que deben ser confirmadas, ya sea con una aproximación morfológica o utilizando herramientas moleculares.

Debido la complejidad en cuanto a la determinación específica de los organismos de la familia Atlantidae se realizará una revisión taxonómica de las especies incluidas en esta familia y que se encuentran en el Pacífico mexicano. Esto se hará utilizando distintos análisis complementarios (*i.e.* morfológicos, morfométricos y genéticos) para poder establecer las entidades taxonómicas presentes e identificar los caracteres taxonómicos de éstas para simplificar la determinación de los organismos.

HIPÓTESIS

Con base en los antecedentes y el conocimiento previo existente, se espera que al utilizar la combinación de técnicas basadas en el empleo de datos morfológicos, morfométricos y genéticos, y que no han sido aplicadas previamente en el grupo, se registre un número de especies distinto al actualmente reconocido dentro de la familia Atlantidae en el Pacífico mexicano, definiendo con mayor precisión la diversidad específica de la familia.

OBJETIVOS

Objetivo General

Realizar una revisión taxonómica de los organismos de la familia Atlantidae presentes en el Golfo de California y Golfo de Tehuantepec, México e Isla Malpelo, Colombia y la colección del Museo de Historia Natural de Santa Bárbara, California, EUA, con base en análisis morfológicos, morfométricos y genéticos.

Objetivos Particulares

Identificar las entidades taxonómicas con base en los criterios morfológicos tradicionales actualmente empleados en la literatura.

Determinar diferencias morfométricas entre especies del género *Atlanta*.

Detectar clados genéticos a partir de los niveles de divergencia específica de los genes COI y 16SrRNA, entre los organismos de la familia Atlantidae.

Determinar la riqueza taxonómica existente en el Pacífico mexicano y describir las características morfológicas de las especies.

MATERIAL Y MÉTODOS

Obtención de muestras

En este estudio se utilizaron organismos recolectados en el Golfo de California y Golfo de Tehuantepec, México. Los organismos del Golfo de Tehuantepec fueron recolectados en 13 estaciones en julio de 2007 (TEHUANO 0707) y en 16 estaciones en junio de 2010 (TEHUANO 0610) a bordo del B/O "Altair" (Fig. 1 A). Los organismos provenientes del Golfo de California fueron recolectados en tres estaciones en enero de 2007 durante el crucero GOLCA0701 a bordo del B/O "Puma" (Fig. 1 B). Adicionalmente, se revisaron organismos recolectados en un transecto de la costa de Colombia a la Isla Malpelo y alrededor de ésta isla realizado

en marzo de 2014 por la Universidad del Valle, Cali, Colombia y la Fundación Malpelo, en la Isla Malpelo, Colombia (Fig. 1 C, D), para determinar si existen diferencias entre distintas regiones del Pacífico. Todas las muestras obtenidas fueron fijadas y preservadas en etanol al 96% y depositadas en la colección de moluscos holoplanctónicos del CICIMAR-IPN.

A cada organismo se le asignó un código de identificación que consistió en las primeras dos letras del nombre de la especie (excepto en las especies *A. inflata* y *A. inclinata*, en las cuales se utilizaron las primeras tres letras del epíteto), seguido de la abreviación del lugar de donde provenía el organismo (GT para el Golfo de Tehuantepec, GC para el Golfo de California y CO para Isla Malpelo, Colombia), y finalizando con un número subsecuente para cada organismo. Para el caso de los organismos identificados como *Oxygyrus inflatus*, se utilizaron las dos primeras letras del género (v.gr. *Atlanta peronii* proveniente del Golfo de Tehuantepec= PEGT1). Los grupos de organismos que no pudieron ser asignados a una especie en el momento del análisis se nombraron como SP para denominar especie seguido de un número subsecuente por organismo (v. gr. *Atlanta* sp. 1 del Golfo de Tehuantepec= SP1GT1).

Además, se utilizaron organismos depositados en la colección del Museo de Historia Natural de Santa Barbara (SBMNH), California, EUA, únicamente para el análisis morfológico, los cuales se identificaron conforme a la clave de catálogo asignada por el museo.

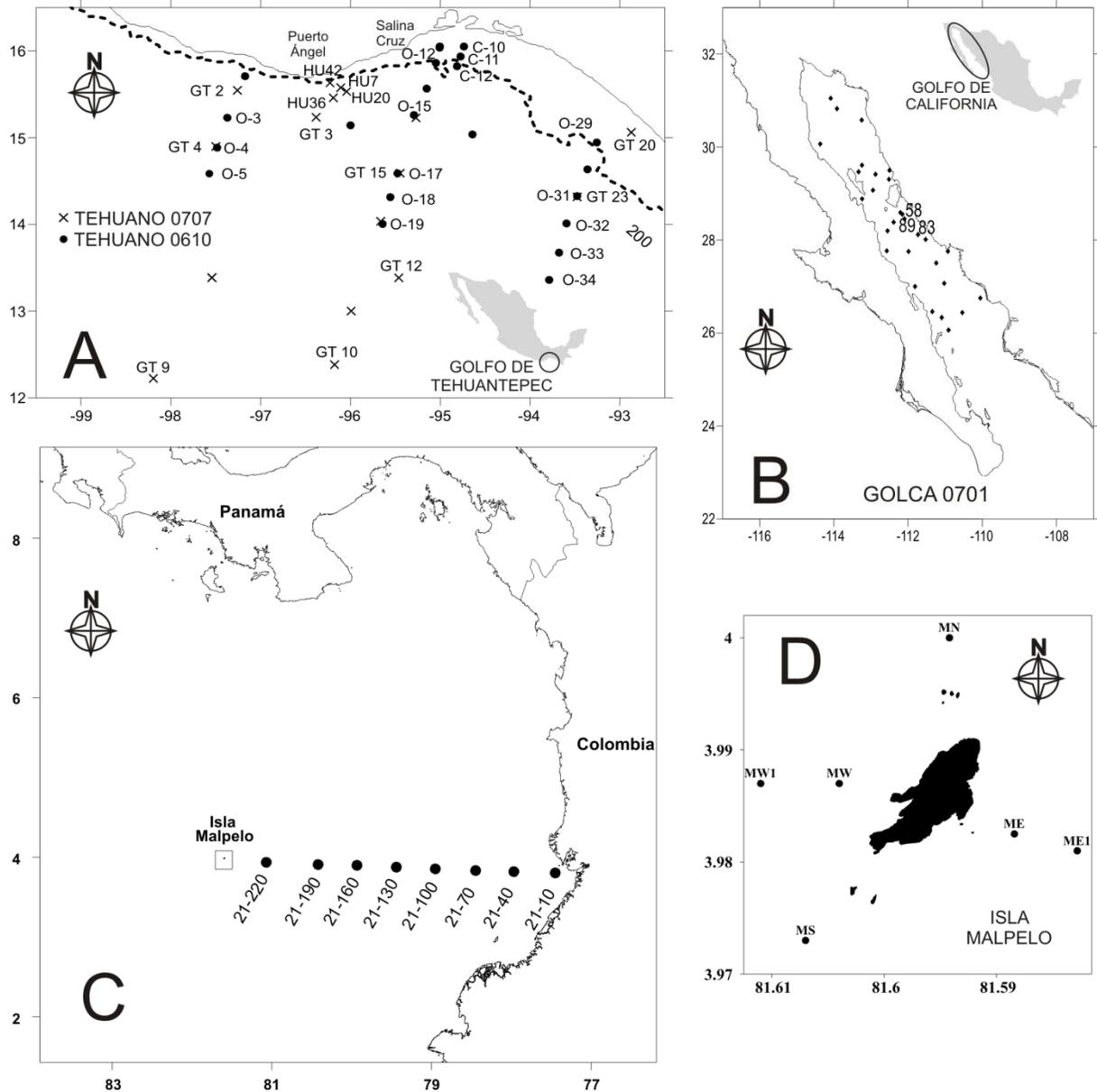


Figura 1. Estaciones de muestreo de los cruceros A) TEHUANO 0707 y TEHUANO 0610 en el Golfo de Tehuantepec, México. B) GOLCA 0701 en el Golfo de California México, C) Trayecto hacia Isla Malpelo, Colombia y D) Isla Malpelo, Colombia. Únicamente se marcan los nombres de las estaciones de donde se obtuvieron organismos para los análisis morfométricos y/o genéticos.

Identificación morfológica

Como base para la determinación de las especies, se utilizaron los criterios morfológicos propuestos por Seapy (1990), que incluyen el conteo de espiras y la identificación del tipo de ojo presente.

Para realizar el conteo de espiras, los organismos se colocaron sobre el lado izquierdo de la concha (Fig. 2 A), dejando el lado derecho de ésta hacia arriba y se posicionaron de modo que la protoconcha se alinea en relación con el plano de la espiral (Fig. 2 B). Para obtener el número de espiras de la protoconcha, se determinó que la zona de transición entre la protoconcha y la teloconcha corresponde a la porción de la concha donde el ancho de la espiral aumenta de forma abrupta (Richter & Seapy, 1999). Posteriormente, se determinó el tipo de ojo presente en cada organismo; en donde en el tipo A se observa en el tejido pigmentado semitriangular una ventana sin pigmentación; en el ojo tipo B, además de la venta sin pigmentación presenta una banda carente de pigmentación en la porción distal; y en el ojo tipo C se presenta una pigmentación continua que envuelve parcialmente el lente (Fig. 3).

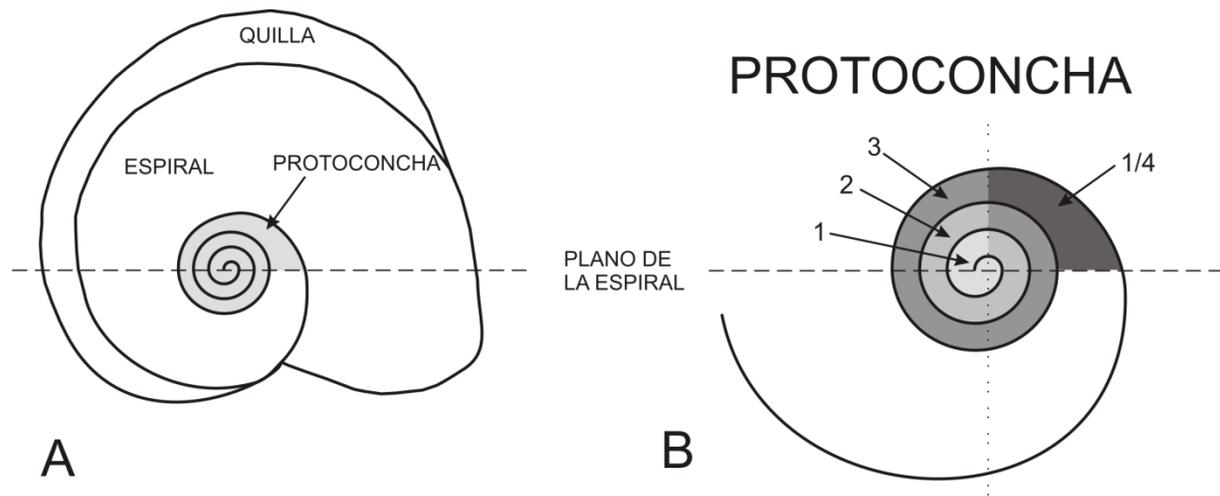


Figura 2. Caracteres morfológicos para la identificación de las especies de la familia Atlantidae. A) Forma generalizada de la concha del género *Atlanta* vista desde el lado derecho. B) Determinación estándar del número de espiras, a partir de un ángulo de 90° con respecto al plano de la espiral.

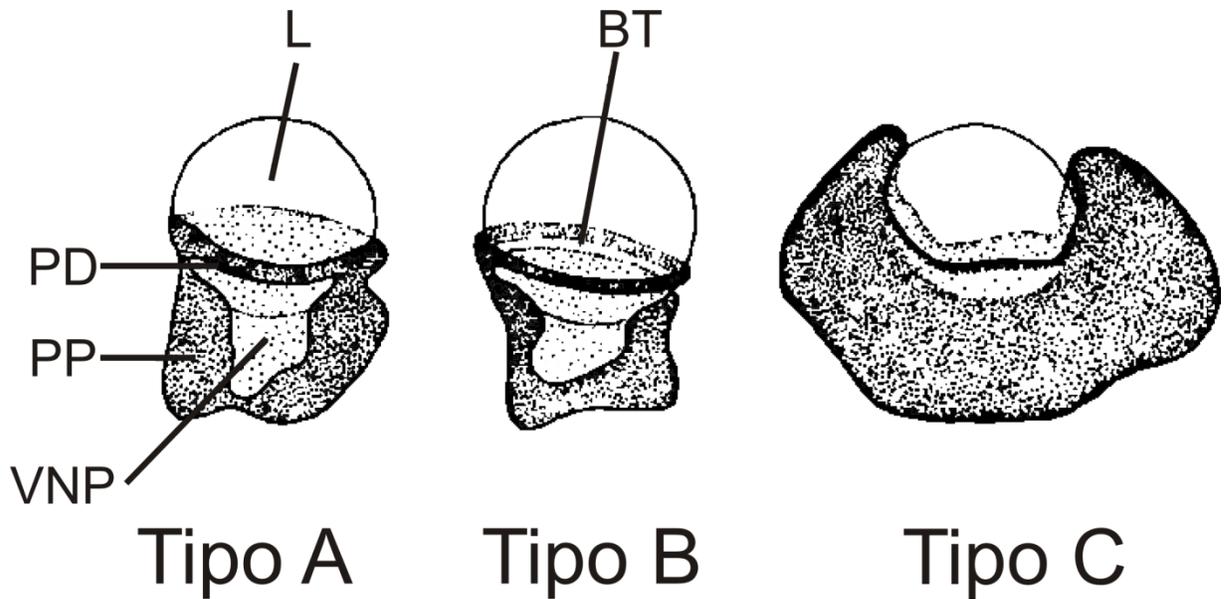


Figura 3. Morfología ocular de los organismos de la familia Atlantidae. L= lente, PD= porción distal del tejido pigmentado, PP= porción proximal de tejido pigmentado, VNP= ventana no pigmentada, BT= banda transversal no pigmentada. Modificado de Seapy (1990).

Una vez determinadas el número de espirales y el tipo de ojo presente en cada uno de los organismos, se utilizó la tabla de ocurrencia de caracteres en las especies propuesta por Richter & Seapy (1999). Con esta tabla se determinó la especie a la que pertenecían los organismos. Posteriormente, ésta determinación morfológica se corroboró con las descripciones de cada especie encontradas principalmente en los trabajos de Richter & Seapy (1999), Seapy (1990, 2011) y Seapy *et al.* (2003). En caso de duda se refirió a las descripciones originales.

Análisis morfométrico

Para realizar el análisis morfométrico, los organismos primero fueron fotografiados y posteriormente, las imágenes fueron medidas. Los organismos del Golfo de California y Golfo de Tehuantepec fueron fotografiados con ayuda de una cámara marca Canon modelo Powershot G11 acoplada a un microscopio estereoscópico Carl Zeiss modelo Stemi SV 11 Apo. Los organismos provenientes de Isla Malpelo fueron fotografiados utilizando una cámara Nikon modelo DS-Ri1 U3 acoplada a un estereoscopio marca Nikon modelo SMZ-1500. Los organismos del

SBMNH fueron fotografiados con una cámara Nikon modelo D1x acoplada a un estereoscopio Leica modelo MZ6.

En el caso de los organismos del Golfo de California y Golfo de Tehuantepec, así como los especímenes del SBMNH, California, EUA, a cada uno se le tomaron entre nueve y 22 fotografías con distinto enfoque las cuales posteriormente fueron alineadas y acopladas en el software Photoshop CC Versión: 14.2.1, utilizando las herramientas automatizadas de Photomerge y Photostack, esto para obtener una imagen del organismo completamente enfocado. Posteriormente, dichas imágenes acopladas fueron medidas utilizando en programa SigmaScan Pro 5. Para calibrar las medidas en el programa, se fotografió una reglilla de calibración de 5 mm marca Carl Zeiss, y dicha imagen se midió para determinar el número de pixeles que representaban 1 mm. Los organismos de Isla Malpelo fueron medidos utilizando el programa NIS ELEMENTS Br v. 4.10.01.

Las medidas que se tomaron de cada individuo fueron: (A) diámetro de la concha sin la quilla, (B) diámetro de la penúltima espiral en el eje en el cuál se midió A y (C) diámetro de la antepenúltima espiral en el eje en el que se midieron A y B. Estas medidas morfométricas se realizaron de acuerdo a lo propuesto por Tokioka (1955 a) para poder determinar la fórmula de la espiral (Fig. 4 A). Debido a que las medidas propuestas por Tokioka dependen del tamaño total del organismo, el cual varía dependiendo de la edad y el crecimiento del mismo, se tomaron otras medidas para eliminar este factor, las cuales fueron (Fig. 4 B): (D) el diámetro de la espiral central en el eje del plano laespiral, (E) el diámetro de la penúltima espira de la espiral central en el eje en que se midió D, (F) el diámetro de la antepenúltima espira de la espiral central en el eje en que se midió D y E, (G) el diámetro de la protoconcha, (H) el diámetro de la penúltima espira de la protoconcha en el eje que se midió G, y por último (I) el diámetro de la antepenúltima espira de la protoconcha en el eje que se midió G y H. En el caso de los organismos del SBMNH, únicamente se hicieron las mediciones A, B y C, esto debido a que la resolución de las imágenes no permitió realizar las demás mediciones.

Una vez obtenidas las medidas, se calculó la fórmula de la espiral, siendo esta una relación de proporciones dada por $A: B/A: C/A$. Esta fórmula se calculó para poder establecer si es de utilidad para diferenciar entre especies como lo propuso Tokioka (1955a).

Con el fin de detectar diferencias entre especies, con las medidas de $D - I$ se realizó una matriz de datos la cual fue analizada mediante un análisis discriminante utilizando el programa PAST v. 3.01 (Hammer *et al.*, 2001).

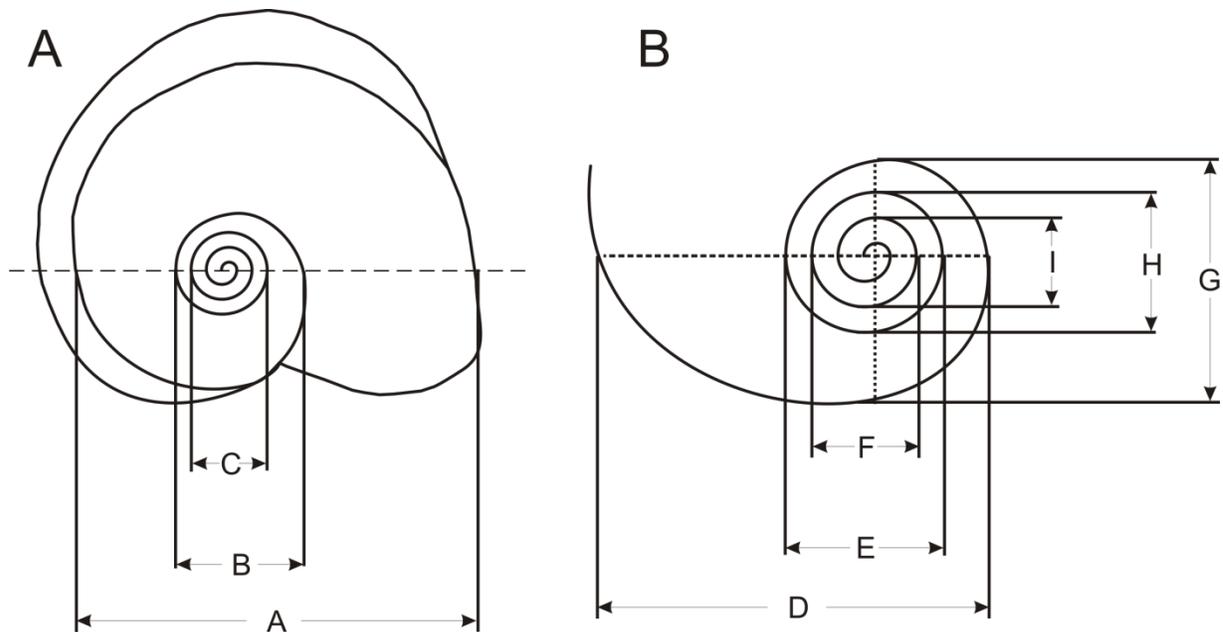


Figura 4. Medidas tomadas para el análisis morfométrico; A) A= diámetro de la concha sin la quilla, B= diámetro de la penúltima espiral, C= diámetro de la antepenúltima espiral. B) D= diámetro de la espiral central en el eje del plano la espiral, E= diámetro de la penúltima espira de la espiral central, F= diámetro de la antepenúltima espira de la espiral central, G= diámetro de la protoconcha, H= diámetro de la penúltima espira de la protoconcha, I= diámetro de la antepenúltima espira de la protoconcha.

Análisis genético

El ADN de los organismos seleccionados para el análisis genético se obtuvo modificando el protocolo propuesto por Selvamani *et al.* (2001) el cual consistió en colocar un organismo completo en un tubo de 200 μ L y dejarlo destapado por 20 min para que el etanol, en el cual se encontraba preservado el organismo, se evaporara.

Posteriormente el organismo se presionó contra la pared del tubo para romper la concha y se agregaron 40 µL de buffer de lisis (Tris-HCL 10 mM, pH 8.3, KCl 50 mM, 0.5% Tween-20), y 10 µL de proteinasa K (2.5 µg/µL). Seguido a esto, las muestras se incubaron por 18 horas a 47°C en promedio. Una vez concluido el tiempo, las muestras se incubaron a 95°C por 10 minutos, esto con el fin de desactivar la proteinasa K. En el caso de que las muestras no se utilizaran inmediatamente, éstas fueron congeladas a -20°C.

Se amplificaron los fragmentos de los genes COI y 16SrRNA del ADN mitocondrial vía una reacción en cadena de la polimerasa (PCR), empleando los primers LCO-1490 y HCO-2198 (Folmer *et al.*, 1994) y 16SAr_L y 16SBr_H (Palumbi *et al.*, 1991). Además, se diseñaron dos pares de primers utilizando el programa PRIMER 3 v. 0.4.0 (Untergasser *et al.*, 2012), un par para el gen COI con base en las secuencias reportadas por Jennings *et al.* (2010), y el otro para el gen 16SrRNA con base en secuencias obtenidas empleando 16SAr_L y 16SBr_H. Los primers diseñados en dirección 5'-3' fueron: Ainc_COI_F (CAGCCCGGAGCTCTGTTAG), Ainc_COI_R (TGGTAATAGCACCAAGTACA), Aper_16s_F (ACCATGAGGAGTCGAACCTG), Aper_16s_R (TCCAACATCGAGGTCAAAA).

Las reacciones de PCR se llevaron a cabo en un volumen final de 25 µl por muestra mezclando de 5 µl de Buffer Taq 5x, 0.5 µl de dNTP's (10mM), 0.6 µl de cada primer (10 µM), 4 µl de MgCl₂ (25 mM), 11.925 µl de agua milli-Q, 0.25 µl de Taq polimerasa (5 U/µl), 0.125 µl de BSA y 2 µl de la muestra de ADN extraído. El protocolo de la reacción de PCR consistió en una desnaturalización inicial a 94 °C por 4 min seguido por 35 ciclos, cada uno de los cuales se integraron por los siguientes pasos: 95 °C por 30 s para la desnaturalización, 50 °C en el caso de los primers para el gen COI y 55 °C para los primers del gen 16SrRNA por 1 min para el alineamiento, y 72 °C por 1 min para la extensión. Después de completar estos 35 ciclos, se llevó a cabo una extensión final a 72 °C por 5 min.

Para confirmar los productos amplificados, se realizaron electroforesis utilizando geles de agarosa al 1% teñidos con 2 µl de GelRed por cada 50 ml de gel.

Las amplificaciones exitosas fueron secuenciadas en ambas direcciones (Macrogen, Corea del Sur).

Una vez obtenidas las secuencias, se compararon con otras secuencias mediante el programa informático BLAST (Basic Local Alignment Search Tool) disponible en el sitio electrónico del NCBI (National Center for Biotechnology Information, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) (Altschul *et al.*, 1990). Para ambos genes se consideró secuencia válida aquellas que presentaron un porcentaje de similitud mayor o igual al 80% con especies del género *Atlanta*, o en su defecto, especies del clado Littorinimorpha, esto debido a las pocas secuencias que existen del género en el caso del COI, o nulas en el caso del 16SrRNA.

Todas las secuencias fueron arregladas y editadas utilizando el programa ChromasPro v 1.7.7 (Technelysium Pty Ltd). La secuencia de cada individuo fue obtenida con base en las dos cadenas amplificadas por cada uno de los dos primers de cada marcador. Posteriormente, todas las secuencias para cada gen fueron alineadas mediante el algoritmo Clustal W implementado en programa Mega 6 (Tamura *et al.*, 2011).

Se estimaron las distancias genéticas nucleotídicas intra e inter-específica considerando el modelo de sustitución de Kimura con 2 parámetros (K2P). La detección de grupos se observó a partir de la generación de dendrogramas de similitudes genéticas construidos mediante el método de vecino más cercano (Neighbor Joining) basado en el modelo de sustitución K2P. La robustez de las ramas internas en cada dendrograma fue soportado empleando 1,000 permutaciones.

Todos los análisis moleculares se hicieron en el Laboratorio de Genética de CICIMAR-IPN, bajo la responsabilidad del Dr. Francisco J. García Rodríguez.

RESULTADOS

Identificación morfológica

Se analizaron 426 especímenes de la familia Atlantidae de los cuales 362 provinieron del Golfo de Tehuantepec, 30 del Golfo de California y 34 de Isla Malpelo, Colombia, además de 25 organismos encontrados en el SBMNH provenientes de distintas localidades geográficas en el Océano Pacífico (Anexo 1). Estos organismos fueron identificados en dos géneros y 17 especies nominales.

De las 17 especies encontradas, 15 fue posible identificarlas con certidumbre taxonómica utilizando los trabajos de Richter & Seapy (1999), Seapy (1990) y Seapy *et al.* (2003). Dos grupos de organismos que fueron preliminarmente asignados como SP1 y SP2, se determinaron como *A. frontieri* Richter, 1993 y *A. pacifica* Tokioka 1955 respectivamente, utilizando las descripciones originales de ambas especies.

Con respecto a los caracteres morfológicos utilizados para la identificación y diferenciación entre especies, éstos fueron el tipo de ojo, la forma general de la espiral de la protoconcha y la forma de la quilla. En cuanto al tipo de ojo, se identificaron los tres tipos reportados en la literatura, sin embargo se observó que existen especies que presentan las siguientes variaciones:

El ojo tipo A presentó generalmente la porción pigmentada más larga que ancha, como si ésta formara un cilindro delgado (Fig. 5 A). Sin embargo, en la especie *A. inflata* Souleyet, 1852 la porción distal del tejido pigmentado se encontró retraída hacia la porción proximal en forma de “V” (Fig. 5 B).

El ojo tipo B fue generalmente más ancho que largo, en donde la banda transversal no pigmentada en la mayoría de las ocasiones se observó claramente a través del lente ocular. En algunos casos ésta banda fue difícil de observar de dicha forma, en ese caso se buscó el inicio de la banda entre la porción distal del tejido pigmentado y la ventana no pigmentada (Fig. 5 C, D).

El ojo tipo C únicamente se encontró en las especies *A. helicinoidea* Gray, 1850 (Fig. 5 E) y *O. inflatus* Benson, 1835 (Fig.5 F). Este tipo de ojo se caracterizó

por presentar el tejido pigmentado en forma de copa que envuelve al lente. En los organismos analizados se observó que el tejido de éste tipo de ojo generalmente se proyecta en la porción dorsal hacia el frente por encima del lente.

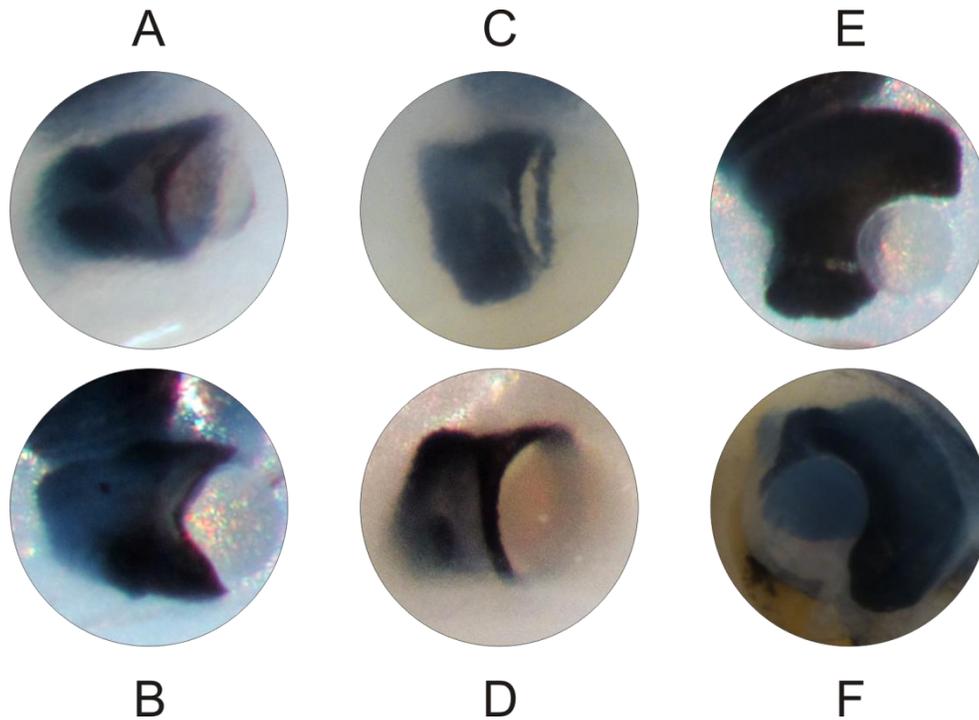


Figura 5. Tipos de ojo encontrados. Tipo A: A) *A. californiensis*, B) *A. inflata*. Tipo B: C) *A. lesueurii*, D) *A. gibbosa*. Tipo C: E) *A. helicinoidea*, F) *O. inflatus*.

En el género *Atlanta*, se observaron dos tipos generales de espirales en cuanto a su altura. Las espirales altas alcanzaron o superaron en vista lateral el plano de la última espiral (Fig. 6 A, B). Esta espiral se encontró en las especies *A. brunnea* Gray, 1850, *A. turriculata* d'Orbigny, 1836, *A. inclinata* Gray, 1850, *A. tokiokai* Spoel & Troost, 1972, y *A. gibbosa* Souleyet, 1852. Por otra parte, en las demás especies examinadas, se encontraron espirales bajas. Éstas espirales fueron aquellas que en vista lateral, no tuvieron la altura suficiente para llegar al plano de la última espira (Fig. 6 C, D).

También se pudieron distinguir dos tipos de espirales tomando en cuenta la inclinación de la protoconcha con respecto al eje de crecimiento de la última espiral:

las espirales sin inclinación, que fueron aquellas que se encontraron en el mismo eje de crecimiento y cuyo ápice se encontró a 90° de este eje (Fig. 6 B, C), y las espirales inclinadas, las cuales presentaron un ángulo distinto de 90° (Fig. 6 A, D).

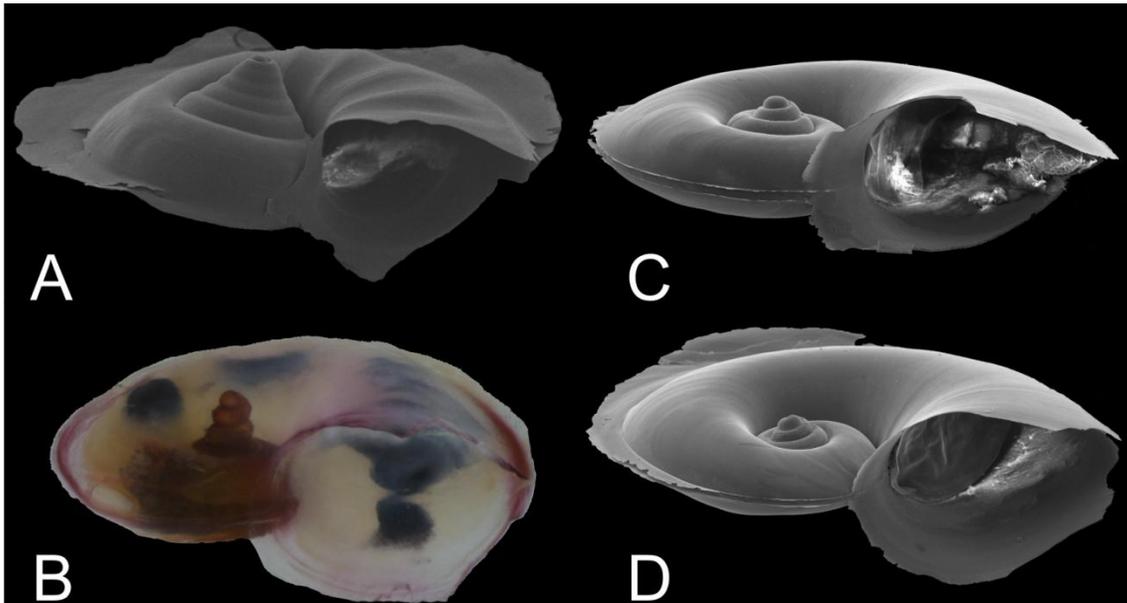


Figura 6. Tipos de espiral. Espiral alta: A) *A. gibbosa*, B) *A. turriculata*. Espiral Baja: C) *A. gaudichaudi*, D) *A. plana*.

Con respecto a la altura de la quilla se encontraron dos tipos: alta o prominente (Fig. 7 A, B) y baja muy cercana a la base de la quilla (Fig. 7 C). Además, por la forma que presentaron en el origen se clasificaron como redondeadas donde desde el punto de origen en la parte anterior presentan dicha forma (Fig. 7 A, C), y truncadas, las cuales surgen de manera abrupta verticalmente y posteriormente se redondean (Fig. 7 B). Una característica que se presenta en algunas especies independientemente de la altura de que la quilla es la ondulación total o parcial de la misma (Fig. 7 C), lo cual se pudo observar en las especies *A. helicinoidea* Gray, 1850, *A. californiensis* Seapy & Richter, 1993, y *A. frontieri*.

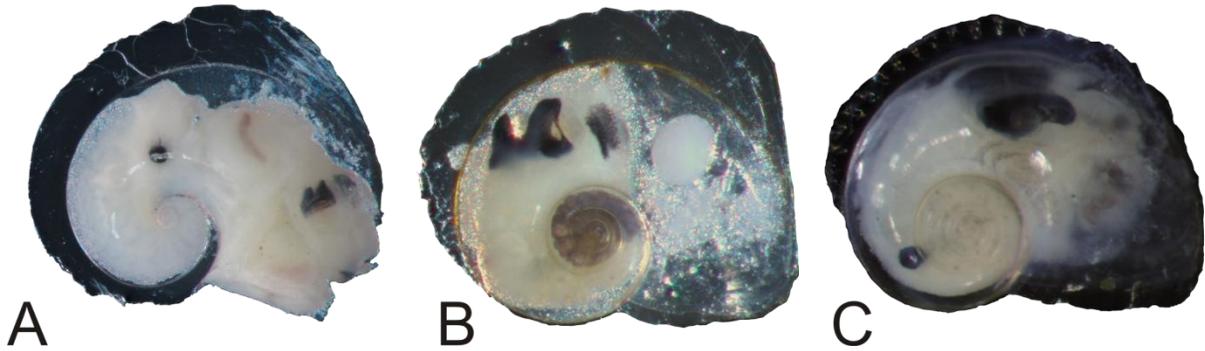


Figura 7. Tipos de quilla. A) Alta redondeada, *A. oligogyra*, B) Alta truncada, *A. inflata*. C) Baja redondeada ondulante, *A. helicinoidea*.

Aun teniendo en cuenta las características mencionadas anteriormente, existen grupos de especies con morfologías similares que llegaron a confundirse entre ellas. Así, se detectaron cinco grupos de especies con morfologías similares. Estos grupos fueron: 1) *A. lesueurii* Gray, 1850 – *A. oligogyra* Tesch, 1906; 2) *A. inflata* Souleyet, 1852 – *A. helicinoidea* Gray, 1850 – *A. californiensis* Seapy & Richter, 1993; 3) *A. peronii* Lesueur, 1817 – *A. gaudichaudi* Gray, 1850 – *A. pacifica* Tokioka, 1955 – *A. plana* Richter, 1972 – *A. echinogyra* Richter, 1972; 4) *A. turriculata* d'Orbigny, 1836 – *A. brunnea* Gray, 1850; 5) *A. inclinata* Gray, 1850 – *A. tokiokai* Spoel & Troost, 1972 – *A. gibbosa* Souleyet, 1852. La especie *A. frontieri* Richter, 1993 presentó características distintivas, logrando distinguirse con facilidad de otras especies.

El primer grupo se encontró conformado por *A. lesueurii* (Fig. 8 A) y *A. oligogyra* (Fig. 8 B), las cuales tienen $2 \frac{1}{2}$ espiras en la protoconcha. Sin embargo, *A. lesueurii* posee ojo tipo B y quilla alta truncada, mientras que *A. oligogyra* tiene ojo tipo A y quilla alta redondeada. Además otra característica útil para diferenciarlas fue que *A. lesueurii* no presenta coloración alguna en la protoconcha, mientras que *A. oligogyra*, dependiendo del estado y tiempo de preservación, puede presentar desde un color violeta intenso en toda la protoconcha en organismos que han estado hasta alrededor de seis meses preservados en etanol, hasta una ligera coloración violeta o

marrón en las suturas de las espiras de las protoconcha en organismos con mayor tiempo preservados.

El segundo grupo integró a las especies *A. inflata*, *A. helicinoidea* y *A. californiensis*. En este caso se observaron especies cuyas espiras se caracterizaron por tener un perfil redondeado, generando así que pareciera que las conchas están “infladas”. Las especies *A. helicinoidea* (Fig. 9 A) y *A. inflata* (Fig. 9 B) tienen $4 \frac{1}{2}$ espiras en la protoconcha y en ambas especies la protoconcha presenta ornamentación en forma de estrías paralelas a las suturas de la espiral, lo cual complica el conteo del número de espiras. Aun así, se pudieron diferenciar estas especies ya que *A. inflata* posee ojo tipo A en forma de “V” característico de ésta especie (Fig. 5 B), quilla alta truncada, base de la quilla color marrón rojizo y la espiral posterior a la protoconcha se amplía de forma rápida. *Atlanta helicinoidea* tiene el ojo tipo C, la quilla baja redondeada y ondulada (Fig. 7 C), la espiral posterior a la protoconcha se ensancha paulatinamente, además de que la concha en general tiene forma globosa y una coloración ligeramente amarillenta. Por último, *A. californiensis*, posee $3 \frac{1}{4}$ espiras sin ornamentación en la protoconcha, donde las suturas de dichas espiras se notaron superficiales y en ocasiones difíciles de distinguir, ojo tipo A, quilla alta redondeada con presencia de ondulaciones en la parte posterior únicamente y la base de la quilla marrón rojizo (Fig. 9 C).

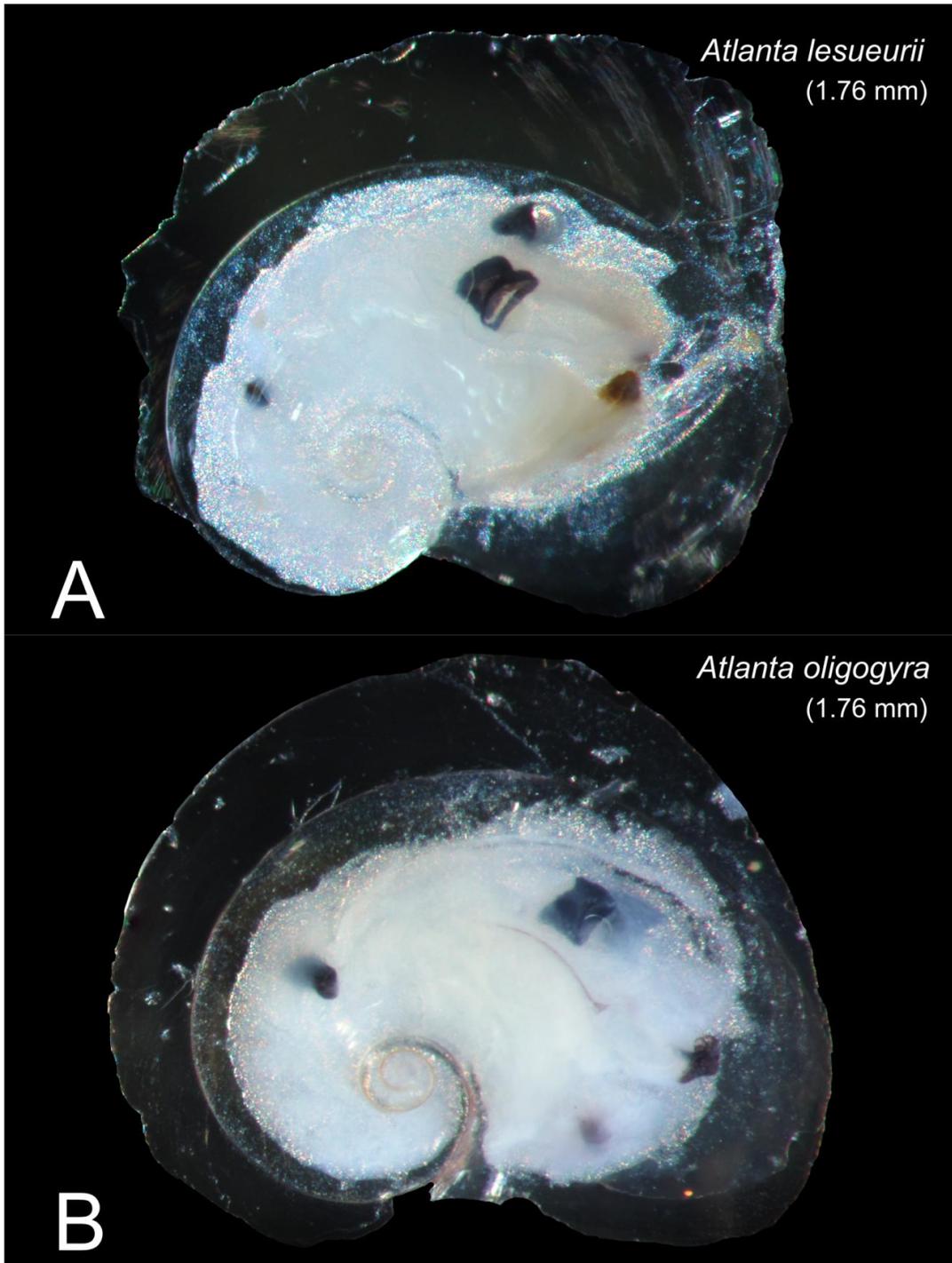


Figura 8. Grupo *lesueurii* – *oligogyra*. A) *Atlanta lesueurii*, organismo LEGT6., B) *Atlanta oligogyra*, organismo OLGT6.

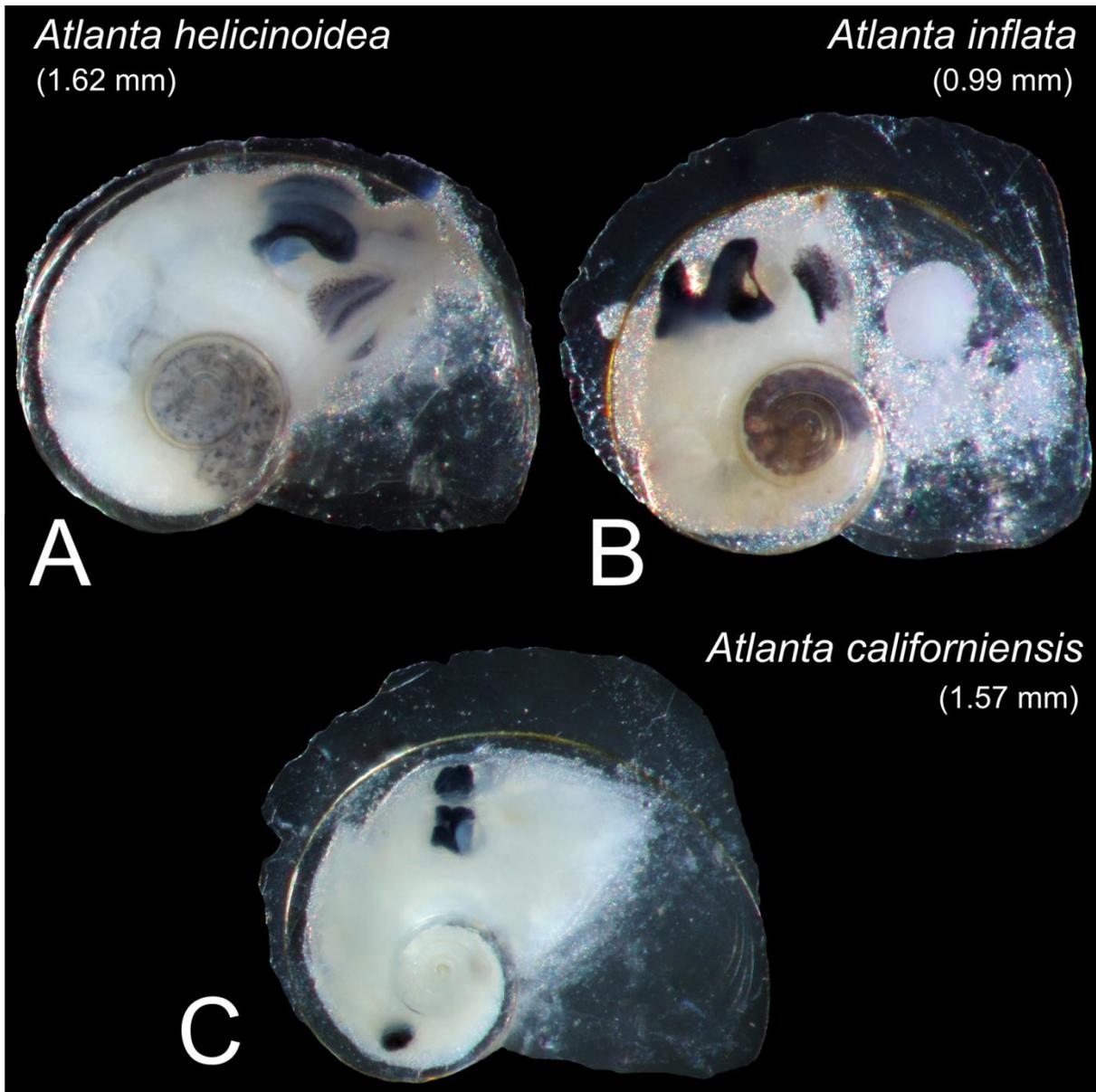


Figura 9. Grupo *inflata* – *helicinoidea* - *californiensis*. A) *Atlanta helicinoidea*, organismo HEGT12. B) *Atlanta inflata*, organismo INFGT8. C) *Atlanta californiensis*, organismo CAGC14.

El tercer grupo compuesto por *A. peronii*, *A. gaudichaudi*, *A. pacifica*, *A. plana* y *A. echinogyra* se caracterizó por especies que tienen entre $3 \frac{1}{4}$ y $3 \frac{3}{4}$ espiras en la protoconcha y coloración tanto en las suturas de la protoconcha como en la base de la quilla. Sin embargo este grupo fue dividido en dos subgrupos: aquellas especies cuya protoconcha no presenta ornamentación, quilla alta redondeada y tienen ojo tipo B (*A. peronii*, *A. gaudichaudi* y *A. pacifica*) y aquellas cuya protoconcha presenta ornamentaciones, quilla alta truncada y poseen ojo tipo A (*A. plana* y *A. echinogyra*). En el primer subgrupo, la especie *A. pacifica* (Fig. 10 C) se diferenció de las otras dos por la coloración violeta de las suturas de la protoconcha, mientras que la coloración de las suturas en *A. gaudichaudi* y *A. peronii* fue de color marrón. Además, en *A. pacifica* la espiral de la protoconcha es más elevada que en las otras dos especies. En cuanto a las otras dos especies, estas se diferenciaron por la altura de la espiral en la protoconcha, en donde en *A. peronii* (Fig. 10 A) tiene forma de domo muy bajo con suturas de las espiras superficiales, mientras que en *A. gaudichaudi* (Fig. 10 B) la espiral es un poco más alta y se alcanza a diferenciar las espiras dado que las suturas eran más profundas que en *A. peronii*. Aun así, distinguir entre especímenes de estas especies fue complicado.

Las especies del segundo subgrupo se diferenciaron principalmente en la forma de la última espiral de la protoconcha y la ornamentación. En *A. plana* se observaron algunas estrías como ornamentación y en la tercera espira de la protoconcha se presenta una cresta, la cual termina en la zona de transición entre las dos porciones de la concha (Fig. 10 D), mientras que la protoconcha de *A. echinogyra* se caracterizó por estar fuertemente ornamentada con estrías y aunque la tercera espira de la protoconcha también presenta una cresta, ésta espira se constriñe lateralmente formando un surco entre dicha espira y la siguiente (Fig. 10 E).

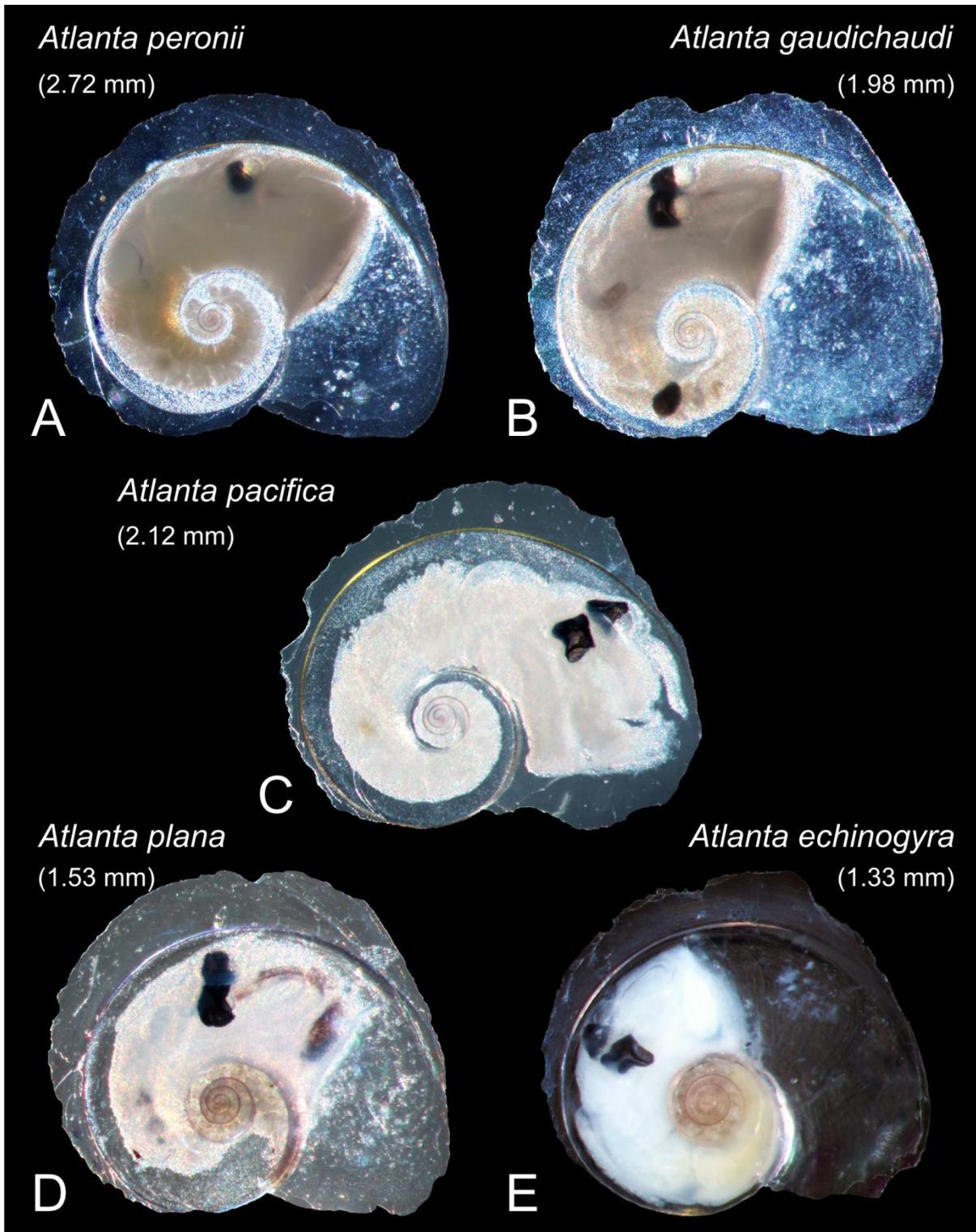


Figura 10. Grupo "peronii". A) *Atlanta peronii*, organismo PEGT10. B) *Atlanta gaudichaudi*, organismo GAGT29. C) *Atlanta pacifica*, organismo SP2GT2. D) *Atlanta plana*, organismo PLGT1. E) *Atlanta echinogyra*, organismo ECGT5.

Dentro del cuarto grupo se encontraron las especies *A. turriculata* y *A. brunnea*. Estas especies se caracterizaron por tener una espiral alta fuertemente enrollada, quilla alta redondeada y ojo tipo A. La especie *A. turriculata* se caracteriza por presentar $4 \frac{1}{4}$ espiras en la protoconcha, donde las primeras tres generan una forma de torre o tornillo (Fig. 11 A). La protoconcha de esta especie presentó distintas coloraciones como magenta, rojizo, marrón, dorado o ligeramente amarillento y la cual también se presenta en la base de la quilla la mayoría de las ocasiones. La lateral de la última espira de la protoconcha presenta estrías longitudinales. *A. brunnea* se identificó por la presencia de 4 espiras en la protoconcha, que tiene forma cónica y está fuertemente ornamentada con estrías. La concha en general tiene un color café o dorado, y las espiras de la teloconcha tienen ornamentaciones en forma de puntos dispuestos en líneas longitudinales paralelas (Fig. 11 B).

El quinto grupo se compuso por las especies *A. gibbosa*, *A. inclinata* y *A. tokiokai*. Estas especies se caracterizaron por presentar una espiral alta de base ancha, ojo tipo B y la espiral de la protoconcha inclinada. La especie *A. gibbosa* se caracterizó por tener la protoconcha con el mayor número de espiras (entre seis y siete) en el género. Los organismos de esta especie presentaron una concha incolora y sin ornamentación, en donde las suturas de la espiral fueron someras, a veces imperceptibles, quilla alta truncada y en organismos grandes la última espiral de la concha presentó ondulaciones en la parte interna (Fig. 12 A). La especie *A. inclinata* se determinó por tener $4 \frac{1}{2}$ espiras en la protoconcha cuyas suturas se observaron con una coloración marrón, la quilla alta redondeada y la base de ésta tuvo coloración marrón o dorada (Fig. 12. B, C). En el caso de *A. tokiokai*, la protoconcha se conformó por $5 \frac{1}{2}$ espiras las cuales presentaron una cresta entre ellas, con coloración ligeramente marrón en la protoconcha así como en la parte interna de la primera espira de la teloconcha, quilla alta truncada y la base de ésta incolora (Fig. 12. D, E). Las últimas dos especies se caracterizaron por tener la espiral inclinada, y la forma de la protoconcha similar, sin embargo, en el caso de *A. inclinata* se observó que la primera espira de la teloconcha únicamente se sobrepone en la

última espira de la protoconcha (Fig. 12. B) mientras que en *A. tokiokai* la primera espira de la teloconcha se sobrepone en la última y penúltima espiras (Fig. 12. D).

La especie *A. frontieri* se caracterizó por presentar 4 $\frac{1}{4}$ espiras en la protoconcha, ojo tipo B, quilla alta redondeada con ondulaciones en la parte posterior y difirió de las demás especies porque la espiral de la protoconcha es totalmente plana con coloración violeta presentando una cresta alta entre las suturas, lo que le confiere un perfil cuadrado y entre la cuarta y quinta espiras se presenta una cresta donde se observa el costado de la espira (Fig. 13).

La especie *Oxygyrus inflatus* (monoespecífica del género) se determinó por presentar una concha de color dorado, involuta, con estrías longitudinales en forma de zig-zag y ojo tipo C. La quilla raramente se encontró presente, pero en dichos casos, ésta se observó transparente con consistencia cartilaginosa (Fig. 14).

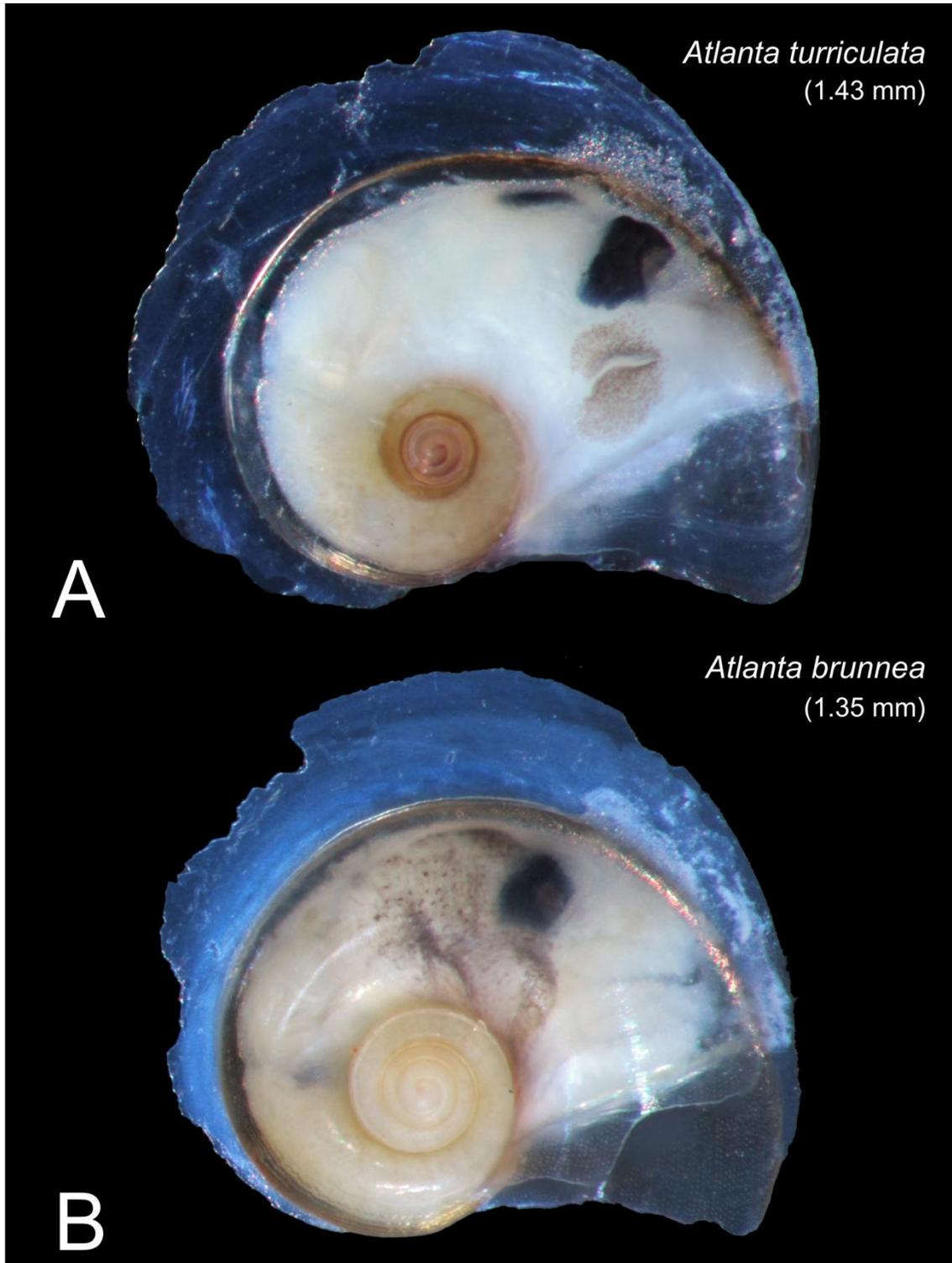


Figura 11. Grupo *turriculata* – *brunnea*. A) *Atlanta turriculata*, organismo TUGT18. B) *Atlanta brunnea*, organismo BRGT10.

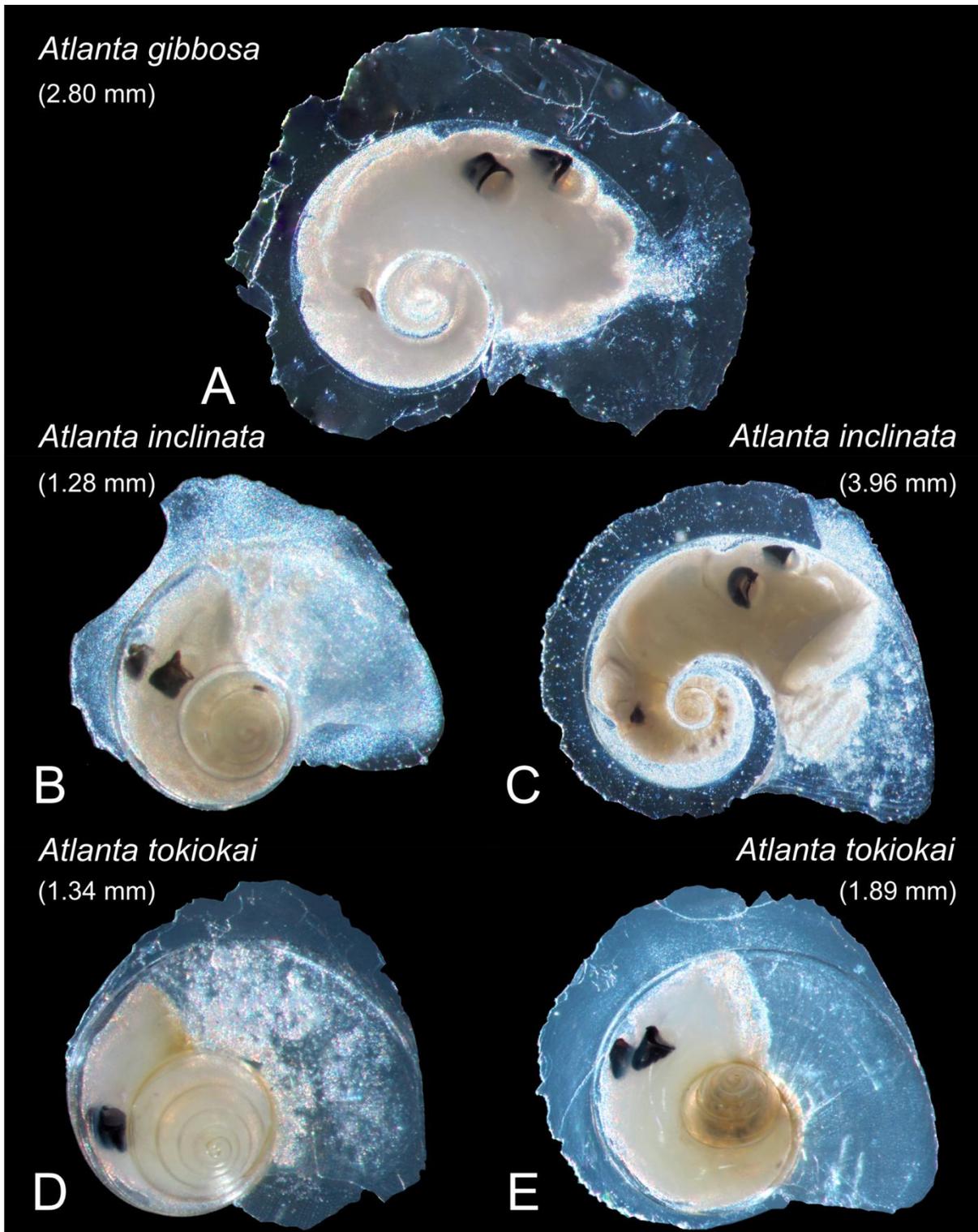


Figura 12. Grupo *gibbosa* – *inclinata* – *tokiokai*. A) *Atlanta gibbosa*, organismo GIGT13. B) *Atlanta inclinata*, organismo INCGT9. C) *Atlanta inclinata*, organismo INCGT27. D) *Atlanta tokiokai*, organismo TOGT4. E) *Atlanta tokiokai*, organismo TOGT8.

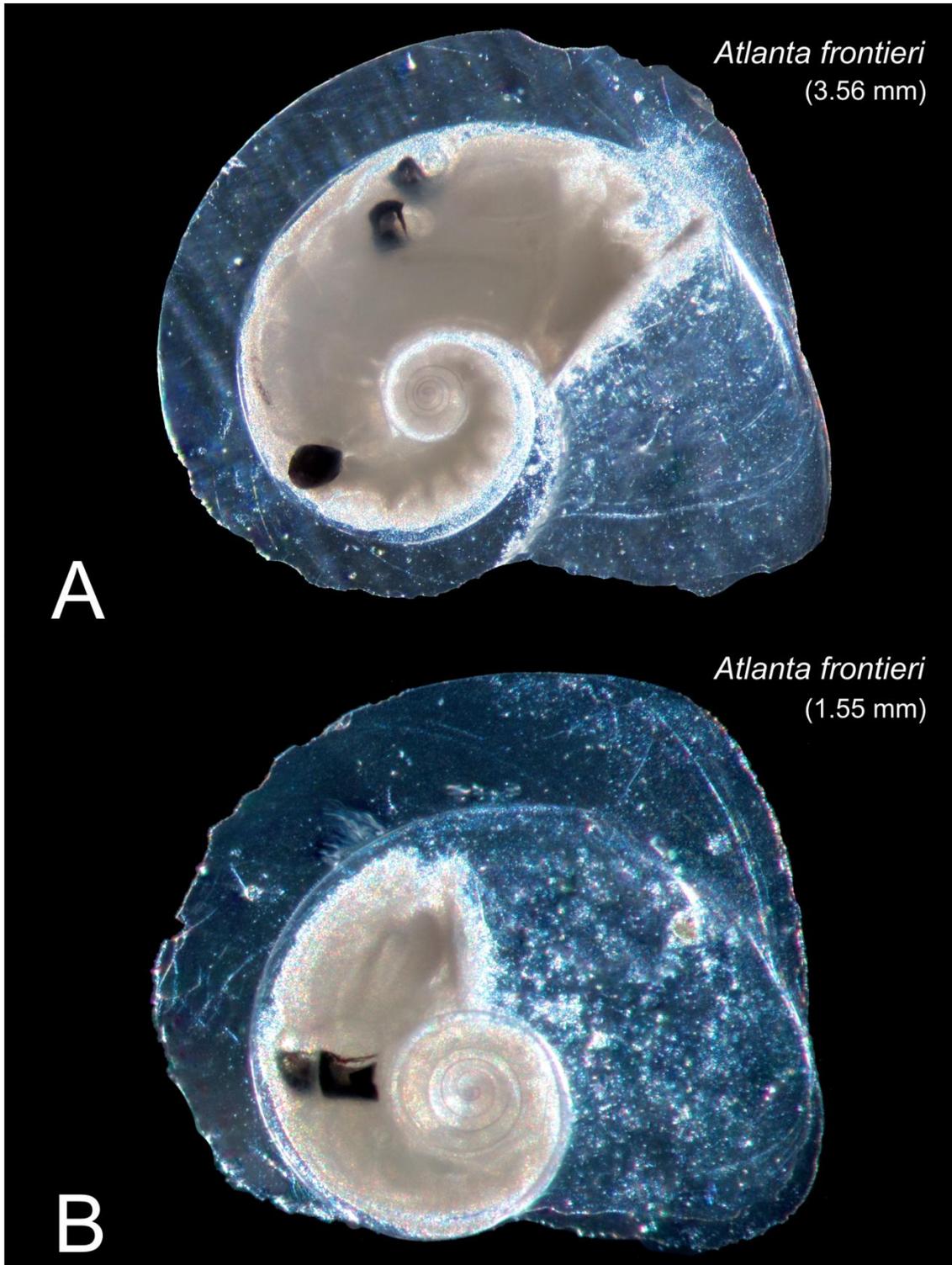


Figura 13. *Atlanta frontieri*. A) Organismo SP1GT10. B) Organismo SP1GT27.

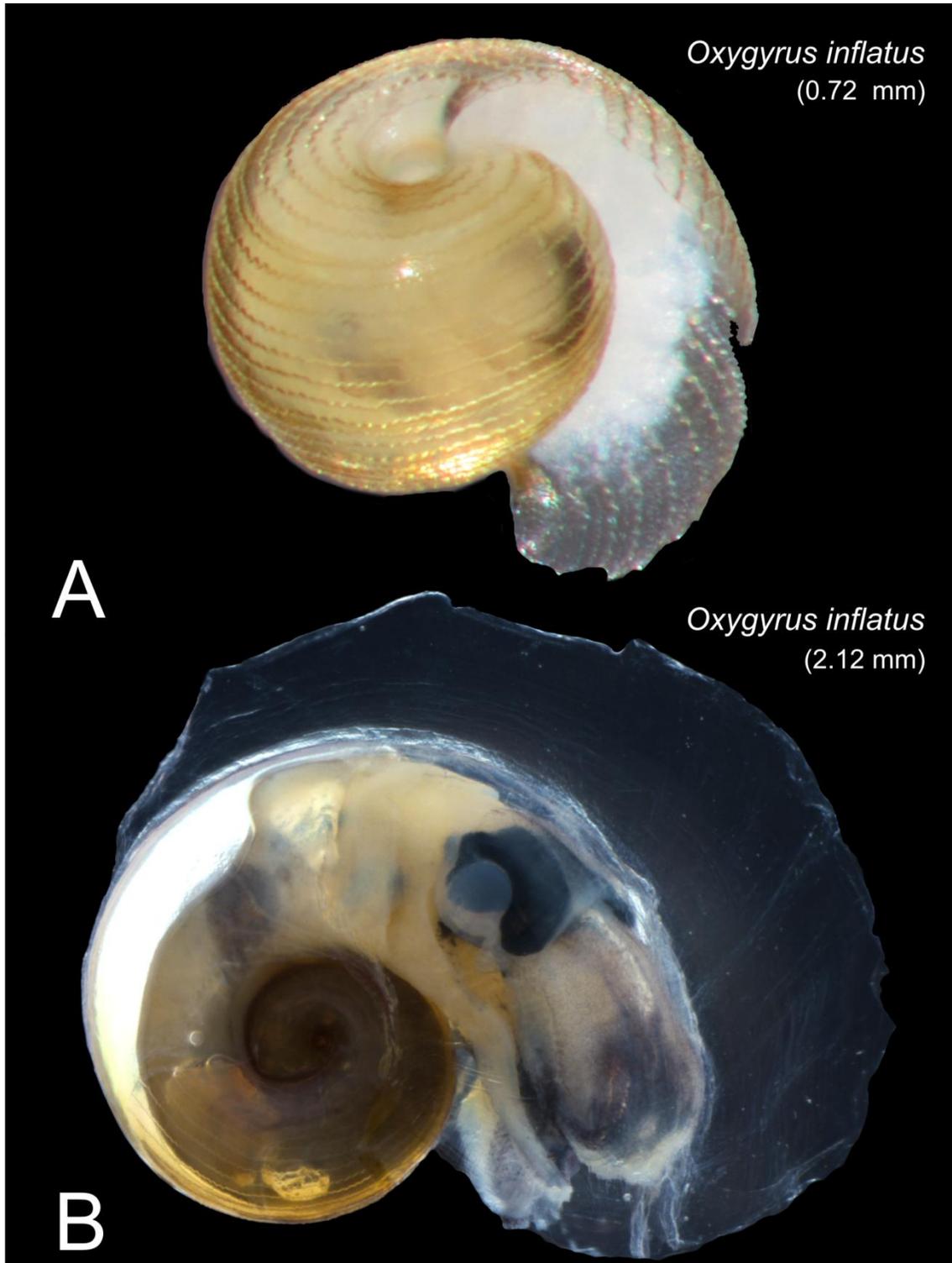


Figura 14. *Oxygyrus inflatus*. A) Organismo juvenil, OXGT1. B) Organismo adulto, OXCO1.

Análisis morfométrico

Con respecto al análisis morfométrico, se calcularon las fórmulas de la espiral para cada una de las especies (Tabla I). Se observó que dicha fórmula presenta una mayor variación entre organismos de diferente tamaño de la misma especie que entre organismos de diferentes especies. Esto es, que organismos con tallas menores presentan una fórmula de la espiral con valores mayores que organismos de la misma especie de talla mayor. Así mismo, organismos de especies distintas con tallas distintas presentan traslape y/o el mismo valor calculado para la fórmula de la espiral (e.g. *A. helicinoidea* de 1.80 mm y *A. brunnea* de 1.90 mm, *A. inflata* de 0.55 mm y *A. brunnea* de 0.66 mm). Estas observaciones sugieren que la fórmula de la espiral para la identificación específica propuesta por Tokioka no es un método adecuado como criterio de valor taxonómico para diferenciar entre especies del género *Atlanta*.

Tabla I. Fórmula de la espiral calculada para cada una de las especies del género *Atlanta*.

	Diámetro máximo medido (mm)	Fórmula de la espiral	Diámetro mínimo medido (mm)	Fórmula de la espiral
<i>Atlanta brunnea</i>	1.90	1:0.26:0.13	0.66	1:0.43:0.26
<i>Atlanta californiensis</i>	2.48	1:0.23:0.11	0.82	1:0.39:0.20
<i>Atlanta echinogyra</i>	1.33	1:0.27:0.16	1.11	1:0.30:0.18
<i>Atlanta frontieri</i>	5.75	1:0.26:0.07	0.20	1:0.34:0.19
<i>Atlanta gaudichaudi</i>	5.65	1:0.32:0.10	0.97	1:0.32:0.17
<i>Atlanta gibbosa</i>	4.68	1:0.24:0.13	1.00	1:0.62:0.46
<i>Atlanta helicinoidea</i>	1.80	1:0.26:0.13	0.70	1:0.44:0.25
<i>Atlanta inclinata</i>	5.10	1:0.24:0.09	1.00	1:0.46:0.31
<i>Atlanta inflata</i>	1.68	1:0.24:0.14	0.55	1:0.43:0.26
<i>Atlanta lesueurii</i>	3.17	1:0.15:0.06	1.08	1:0.25:0.10
<i>Atlanta oligogyra</i>	2.44	1:0.16:0.06	0.65	1:0.27:0.13
<i>Atlanta pacifica</i>	2.12	1:0.26:0.11	1.07	1:0.30:0.15
<i>Atlanta peronii</i>	9.16	1:0.30:0.10	0.79	1:0.38:0.20
<i>Atlanta plana</i>	1.53	1:0.27:0.14	0.53	1:0.48:0.29
<i>Atlanta tokiokai</i>	2.96	1:0.31:0.16	1.31	1:0.40:0.27
<i>Atlanta turriculata</i>	1.86	1:0.23:0.09	0.66	1:0.28:0.18

El análisis discriminante mostró que con las medidas tomadas, los dos primeros ejes explicaron el 94.15% de la varianza acumulada (Tabla II). La correlación del eje 1 con las medidas utilizadas fue relativamente baja (< 0.5) y similar, lo cual indica que cada una de estas medidas tiene una importancia parecida en la discriminación de los grupos. Se obtuvo un 73.9% de clasificación correcta entre las especies. En la figura 15 se observa la formación de tres grupos principales: 1) especies con tamaños pequeños de protoconcha (*oligogyra- lesueurii*, 2 ½ espiras), 2) especies cuyas protoconchas son de tamaño grande (*gibbosa – tokiokai – inclinata*, 4 ½ - 6 espiras), y 3) especies con tamaño de protoconcha mediana (3 ¼ - 4 ½ espiras). En todos los casos no se detectaron diferencias entre organismos de la misma especie provenientes de distintas regiones.

Tabla II. Resultados del análisis discriminante realizado para todas las especies.

Eje	Eigenvalor	% varianza explicada	Correlaciones con las variables utilizadas (medidas)					
			D	E	F	G	H	I
1	26.523	83.58	0.022	0.021	0.018	0.022	0.021	0.017
2	3.354	10.57	0.043	0.008	0.011	0.025	0.006	0.013
3	1.253	3.95	0.044	0.010	0.002	0.042	0.011	0.000
4	0.313	0.99	0.040	0.011	-0.005	-0.001	-0.003	-0.001

Se realizó un análisis discriminante subsecuente del grupo de especies con tamaño de protoconcha mediana. En éste se obtuvo una varianza acumulada en los dos primeros ejes del 82.7% (Tabla III). El porcentaje de clasificación correcta en este caso fue del 70.6%. Aun así, tomando en cuenta los grupos morfológicos previamente establecidos, se detectó que las especies *A. turriculata* y *A. brunnea* logran diferenciarse, mientras que las especies *A. helicinoidea*, *A. californiensis* y *A. inflata* se traslapan, sin lograr diferenciarse (Fig. 16). Por otra parte, se observa que el grupo de *A. peronii*, *A. gaudichaudi*, *A. pacifica*, *A. plana* y *A. echinogyra* se diferencia en dos grupos, el de *A. peronii*, *A. gaudichaudi* y *A. pacifica* y el de *A. plana* y *A. echinogyra* (Fig. 16), sin embargo dentro de estos grupos se observa una superposición de los datos en ambos subgrupos en donde no se detectan diferencias entre las especies de cada grupo.

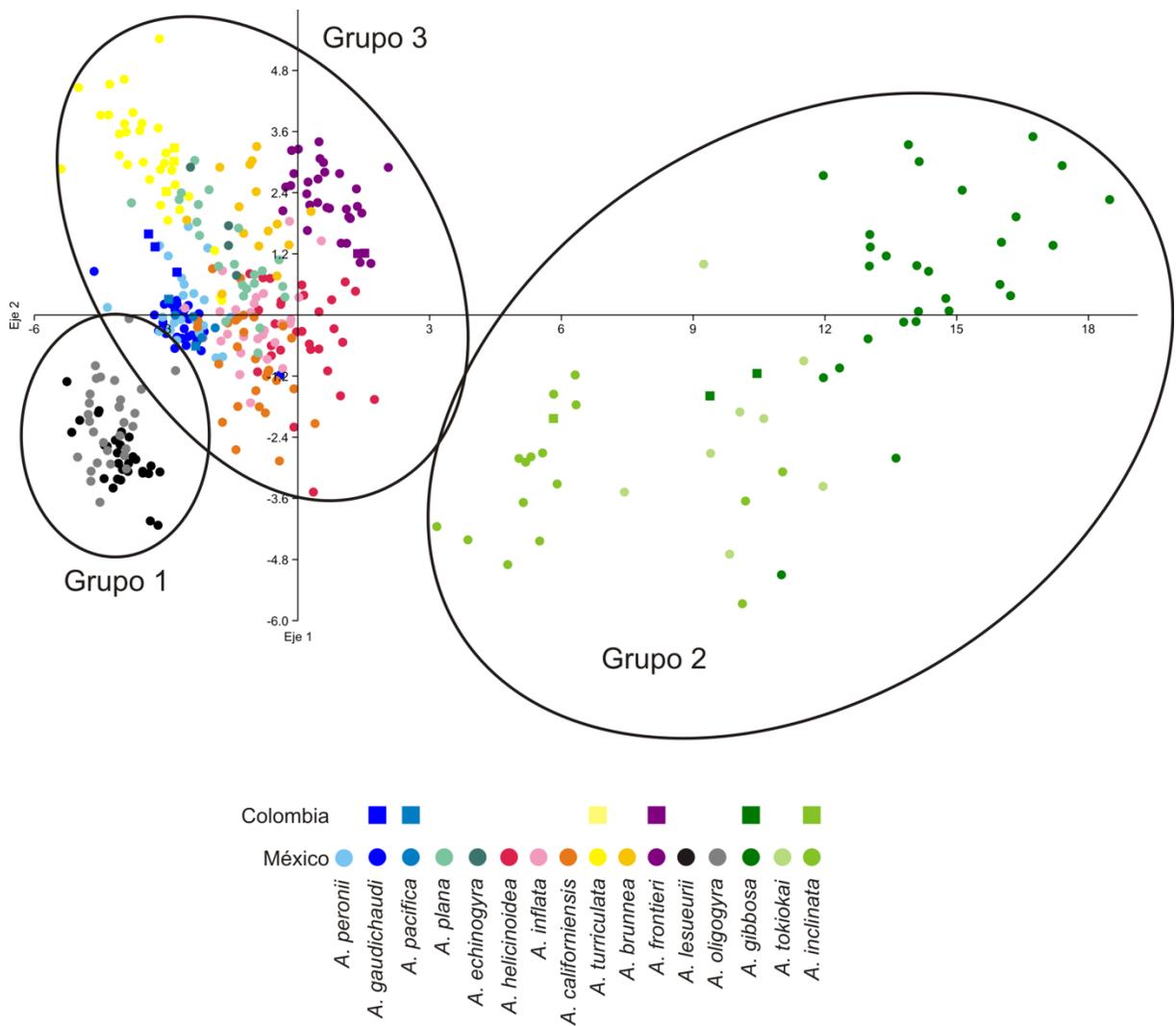


Figura 15. Análisis discriminante de las especies del género Atlanta

Tabla III. Resultados del análisis discriminante realizado para el grupo tres.

Eje	Eigenvlor	% varianza explicada	Correlaciones con las medidas realizadas					
			D	E	F	G	H	I
1	4.882	53.06	0.038	0.018	0.011	0.024	0.014	0.011
2	2.751	29.91	0.029	-0.002	0.004	0.017	0.000	0.005
3	1.427	15.51	-0.018	-0.003	0.002	-0.034	-0.008	0.001
4	0.12	1.3	-0.013	-0.010	-0.002	-0.003	0.004	0.003

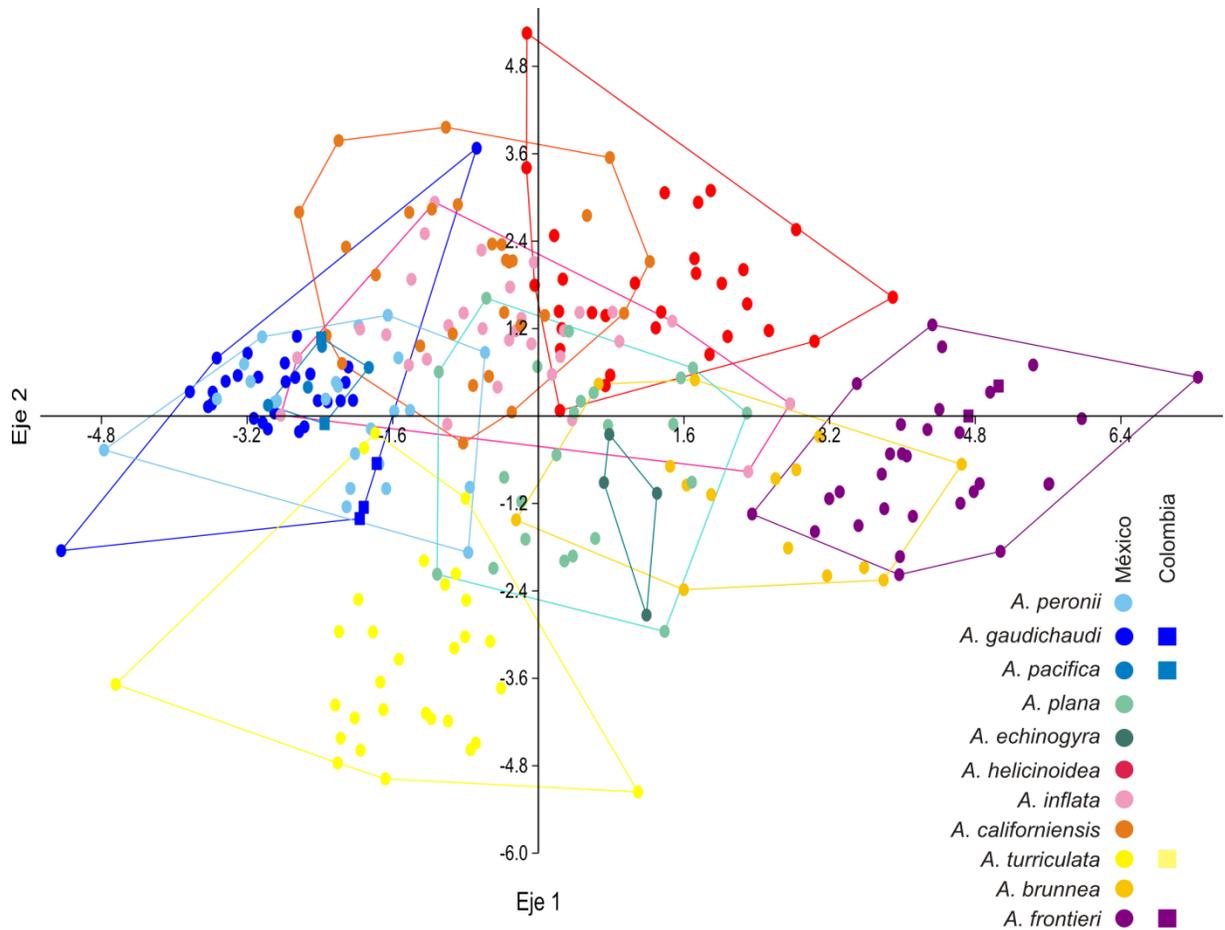


Figura 16. Análisis discriminante del grupo de especies con tamaño de protoconcha mediana.

Análisis genético

Se extrajo ADN de 150 individuos de la familia Atlantidae, de los cuales 144 pertenecieron al género *Atlanta*, mientras que 6 fueron de *Oxygyrus*. De estas extracciones únicamente se obtuvieron secuencias de 27 individuos para el gen COI mientras que para el gen 16SrRNA sólo se obtuvieron 36 secuencias. Con ello se determinó que el porcentaje de efectividad del método de extracción y amplificación utilizado fue de 18% para el gen COI y del 24% para el gen 16SrRNA (Tabla IV).

Tabla IV. Relación de las extracciones de ADN por especie, el número de secuencias obtenidas por gen y el porcentaje de efectividad.

Especie	Extracciones	COI		16SrRNA	
		Secuencias obtenidas	Porcentaje de efectividad (%)	Secuencias obtenidas	Porcentaje de efectividad (%)
<i>Atlanta brunnea</i>	6	0	0.00	1	16.67
<i>Atlanta californiensis</i>	6	1	16.67	3	50.00
<i>Atlanta echinogyra</i>	6	0	0.00	2	33.33
<i>Atlanta frontieri</i>	10	4	40.00	2	20.00
<i>Atlanta gaudichaudi</i>	11	2	18.18	2	18.18
<i>Atlanta gibbosa</i>	11	0	0.00	3	27.27
<i>Atlanta helicinoidea</i>	13	3	23.08	5	38.46
<i>Atlanta inclinata</i>	9	1	11.11	0	0.00
<i>Atlanta inflata</i>	8	2	25.00	0	0.00
<i>Atlanta lesueurii</i>	11	3	27.27	3	27.27
<i>Atlanta oligogyra</i>	13	1	7.69	3	23.08
<i>Atlanta pacifica</i>	5	1	20.00	3	60.00
<i>Atlanta peronii</i>	10	3	20.00	3	30.00
<i>Atlanta plana</i>	6	2	33.33	4	66.67
<i>Atlanta tokiokai</i>	8	3	37.50	0	0.00
<i>Atlanta turriculata</i>	11	2	18.18	2	18.18
<i>Oxygyrus inflatus</i>	6	0	0.00	0	0.00
Total	150	28	18.00	36	24.00

Con respecto al gen COI, las secuencias de los productos amplificados variaron en el número de bases obtenido desde 336 hasta 680. Se realizó un dendrograma de similitudes genéticas con esta información donde se observó la formación de clados. Las especies *A. gaudichaudi*, *A. peronii* y *A. pacífica* formaron un solo grupo, el cual fue denominado “grupo *peronii*”. Un organismo de *A. lesueurii* (LEGT15), no se agrupó junto a los otros organismos de su especie (Fig. 17).

Debido a que las distancias genéticas se calculan considerando las variaciones para cada una de los sitios nucleotídicos, las secuencias fueron ajustadas hasta obtener una misma longitud. En este caso las secuencias se recortaron a 235 bases. El dendrograma obtenido con esta información detectó los mismos de grupos que el realizado incluyendo el total de las bases (Fig.18).

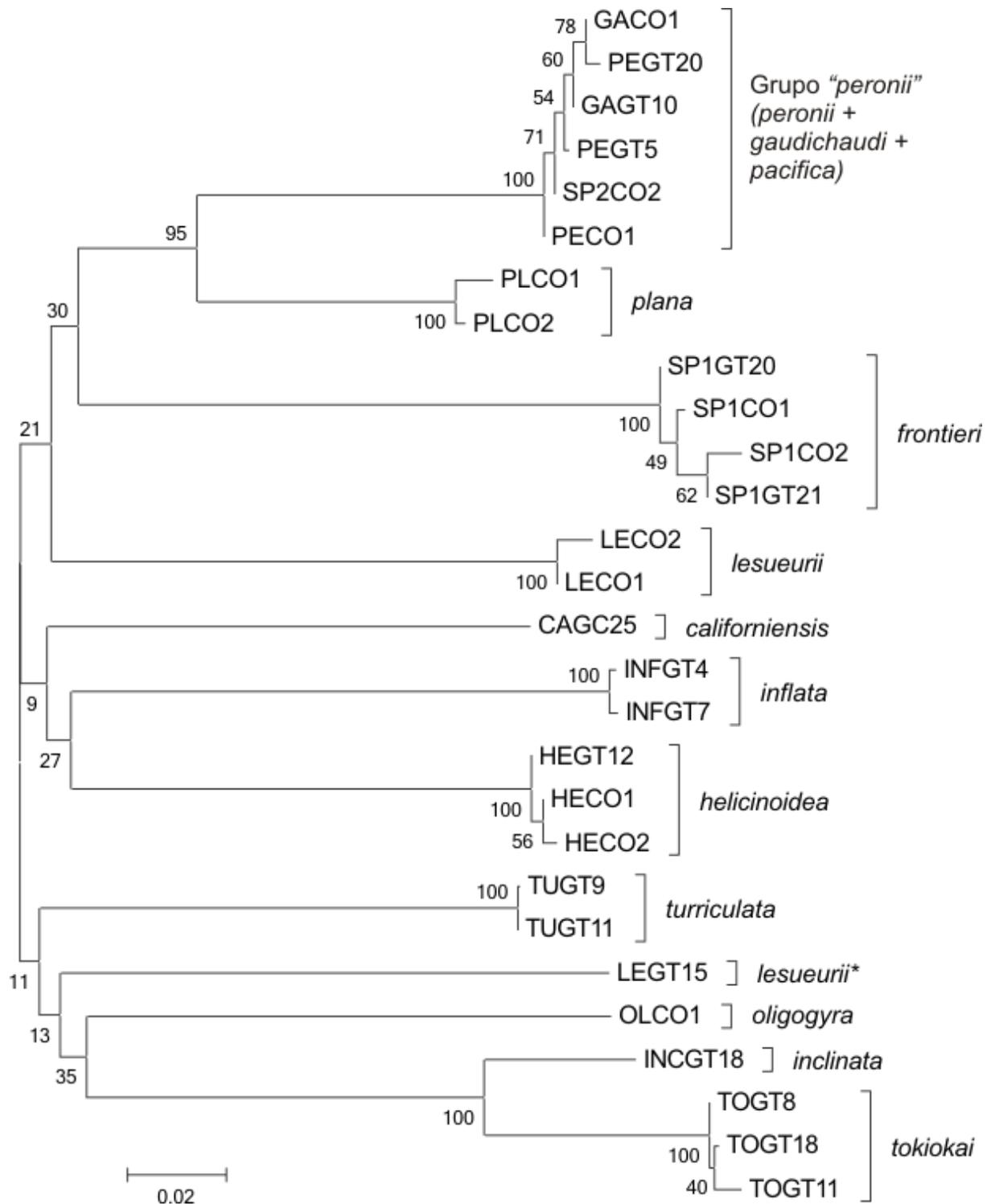


Figura 17. Dendrograma de similitudes genéticas construido a partir de las secuencias del gen COI de entre 336 hasta 680 bases, utilizando el método de vecino más cercano (NJ) con el modelo de sustitución K2P. Los números en los nodos indican el valor de soporte de bootstrap.

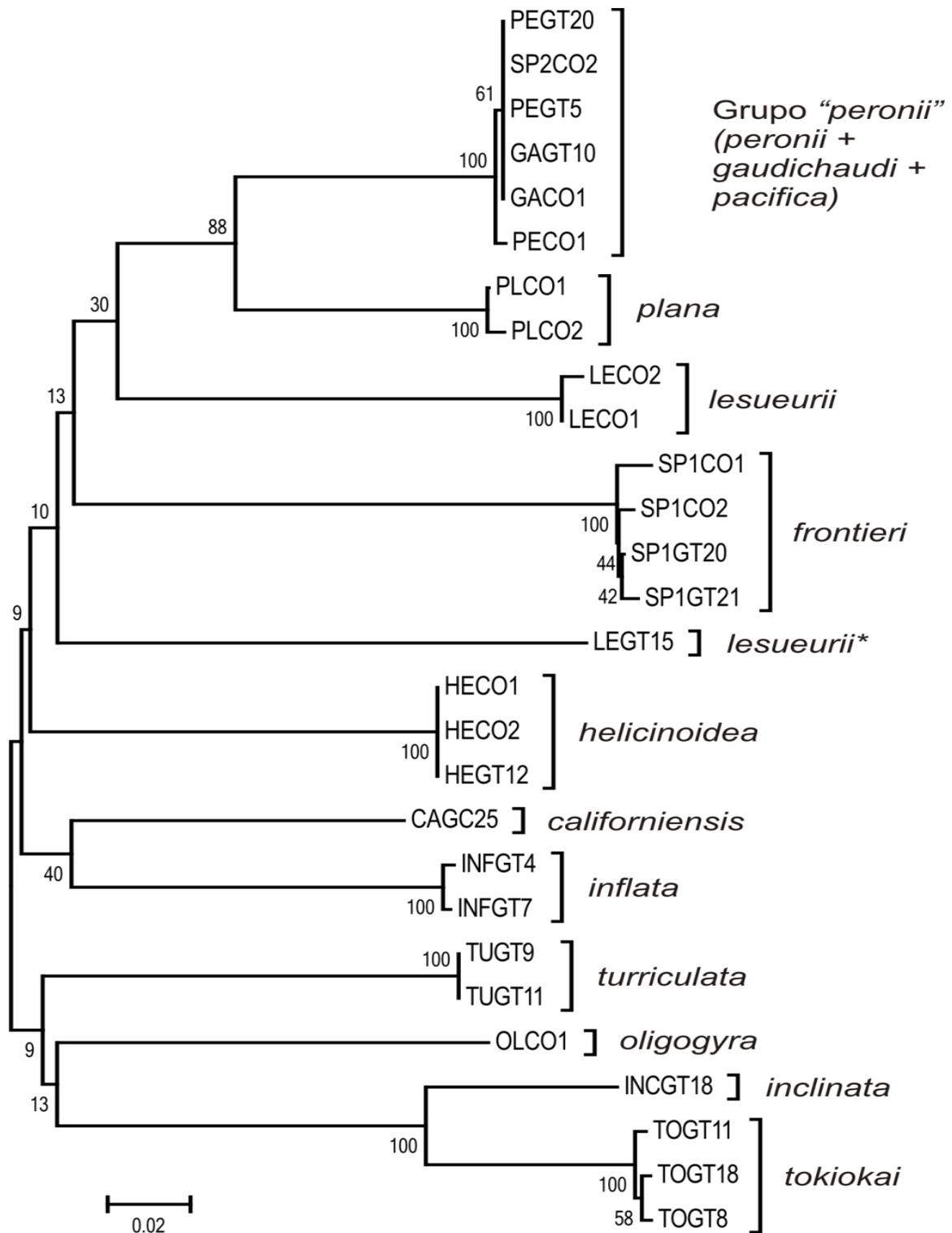


Figura 18. Dendrograma de similitudes genéticas construido a partir de las secuencias del gen COI arregladas hasta 235 bases, utilizando el método de vecino más cercano (NJ) con el modelo de sustitución K2P. Los números en los nodos indican el valor de soporte de bootstrap.

La distancia genética intra-específica obtenida a partir del COI fue en promedio 0.0036 (Tabla V). La especie *A. frontieri* presentó la mayor distancia (0.0085) mientras que las especies *A. helicinoidea* y *A. turriculata* tuvieron las menores, dado que las secuencias en cada una de ellas fueron iguales. Para aquellas especies representadas por un solo organismo, la distancia genética no pudo ser calculada. En cuanto a la distancia neta inter-específica (Tabla VI), se calculó que en promedio ésta es del 0.2323. La mayor distancia se encontró entre las especies *A. tokiokai* y *A. helicinoidea* (0.2959) y la menor entre *A. tokiokai* y *A. inclinata* (0.0961).

Tabla V. Estimaciones de la distancia intraespecífica del gen COI calculado con el modelo de sustitución de dos parámetros de Kimura; n/a= no aplica.

Especies	Distancia	Número de secuencias empleadas
<i>Atlanta californiensis</i>	n/a	1
<i>Atlanta frontieri</i>	0.0086	4
Grupo <i>peronii</i>	0.0014	6
<i>Atlanta helicinoidea</i>	0	3
<i>Atlanta inclinata</i>	n/a	1
<i>Atlanta inflata</i>	0.0043	2
<i>Atlanta lesueurii</i>	0.0043	2
<i>Atlanta lesueurii*</i>	n/a	1
<i>Atlanta oligogyra</i>	n/a	1
<i>Atlanta plana</i>	0.0043	2
<i>Atlanta tokiokai</i>	0.0057	3
<i>Atlanta turriculata</i>	0	2
Promedio	0.0036	

Tabla VI. Estimaciones de la distancia neta interespecifica del gen COI calculado con el modelo de sustitución de dos parámetros de Kimura.

	A. helicinoidea	A. inflata	A. californiensis	A. inclinata	A. tokiokai	A. oligogyra	A. lesueurii*	A. lesueurii	Grupo peronii	A. plana	A. frontieri	A. turriculata
A. helicinoidea												
A. inflata	0.204											
A. californiensis	0.187	0.170										
A. inclinata	0.268	0.250	0.235									
A. tokiokai	0.296	0.227	0.227	0.096								
A. oligogyra	0.203	0.253	0.189	0.249	0.234							
A. lesueurii*	0.237	0.248	0.220	0.299	0.301	0.229						
A. lesueurii	0.205	0.256	0.231	0.236	0.257	0.268	0.258					
Grupo peronii	0.224	0.233	0.237	0.254	0.252	0.210	0.235	0.202				
A. plana	0.239	0.207	0.191	0.270	0.268	0.217	0.224	0.192	0.123			
A. frontieri	0.233	0.218	0.250	0.274	0.301	0.294	0.262	0.255	0.224	0.240		
A. turriculata	0.207	0.227	0.195	0.235	0.249	0.207	0.244	0.230	0.214	0.190	0.273	

En cuanto al gen 16SrRNA, las secuencias variaron entre 264 y 559 bases. El dendrograma realizado con las secuencias (Fig. 19) mostró, al igual que el COI, la formación de clados, los cuales correspondieron en la mayoría de los casos a las especies identificadas morfológicamente, excepto para *A. gaudichaudi*, *A. peronii* y *A. pacifica* que formaron un solo grupo correspondiente al denominado “grupo *peronii*” en el análisis del gen COI, así como por *A. plana* y *A. echinogyra* en un segundo grupo, sugiriendo así que cada grupo corresponde únicamente a una especie. También se observó que el organismo denominado LEGT15 de la especie *A. lesueurii* no se agrupó junto a los otros organismos de su especie, como lo observado en el análisis del gen COI. Similar al COI, las secuencias fueron ajustadas hasta obtener un mismo tamaño para todas (138 pb). El dendrograma obtenido a partir de esta información, detectó las mismas agrupaciones (Fig. 20).

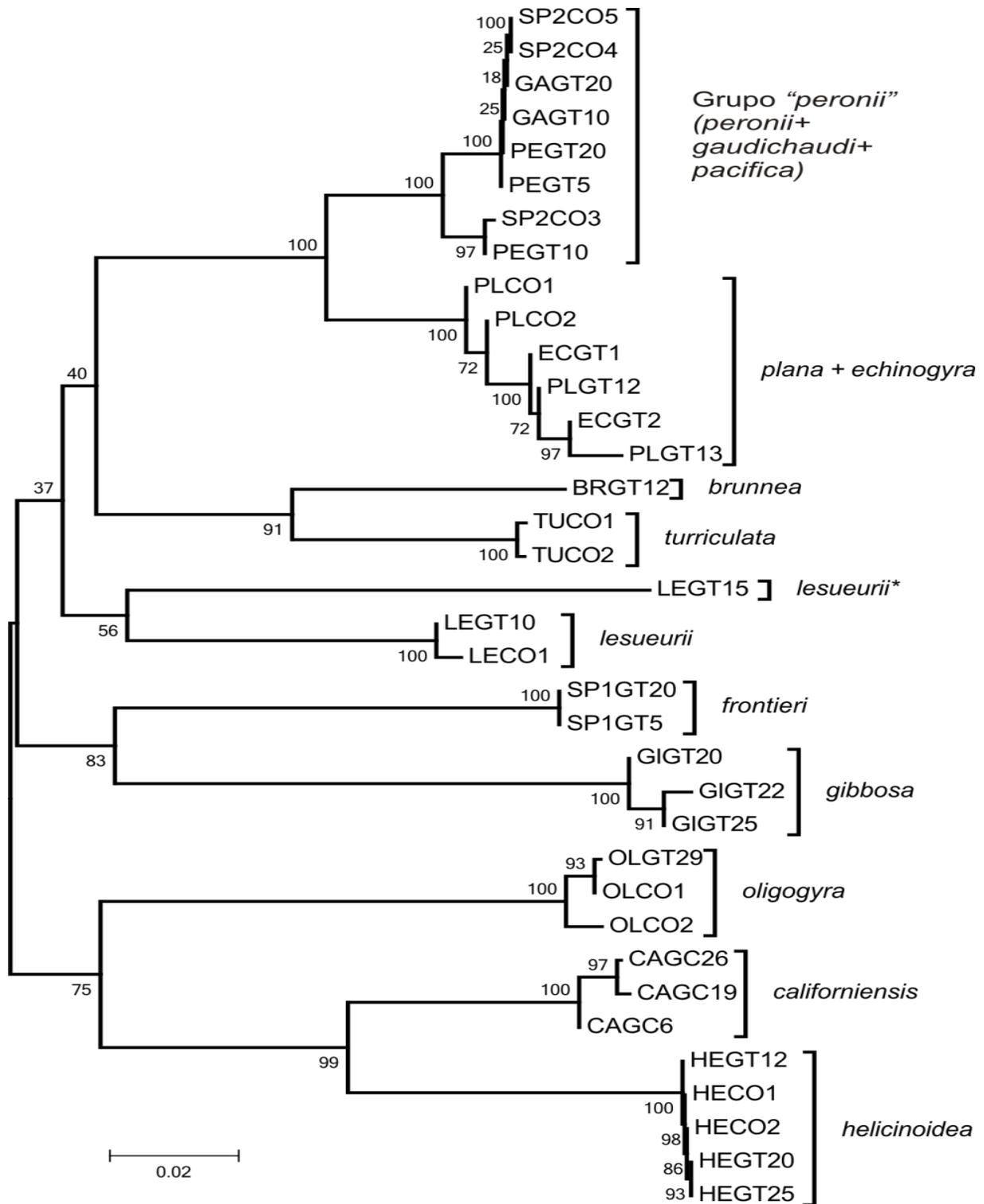


Figura 19. Dendrograma de similitudes genéticas construido a partir de las secuencias del gen 16SrRNA con secuencias de entre 264 hasta 559 bases, utilizando el método de vecino más cercano (NJ) con el modelo de sustitución K2P. Los números en los nodos indican el valor de soporte de bootstrap.

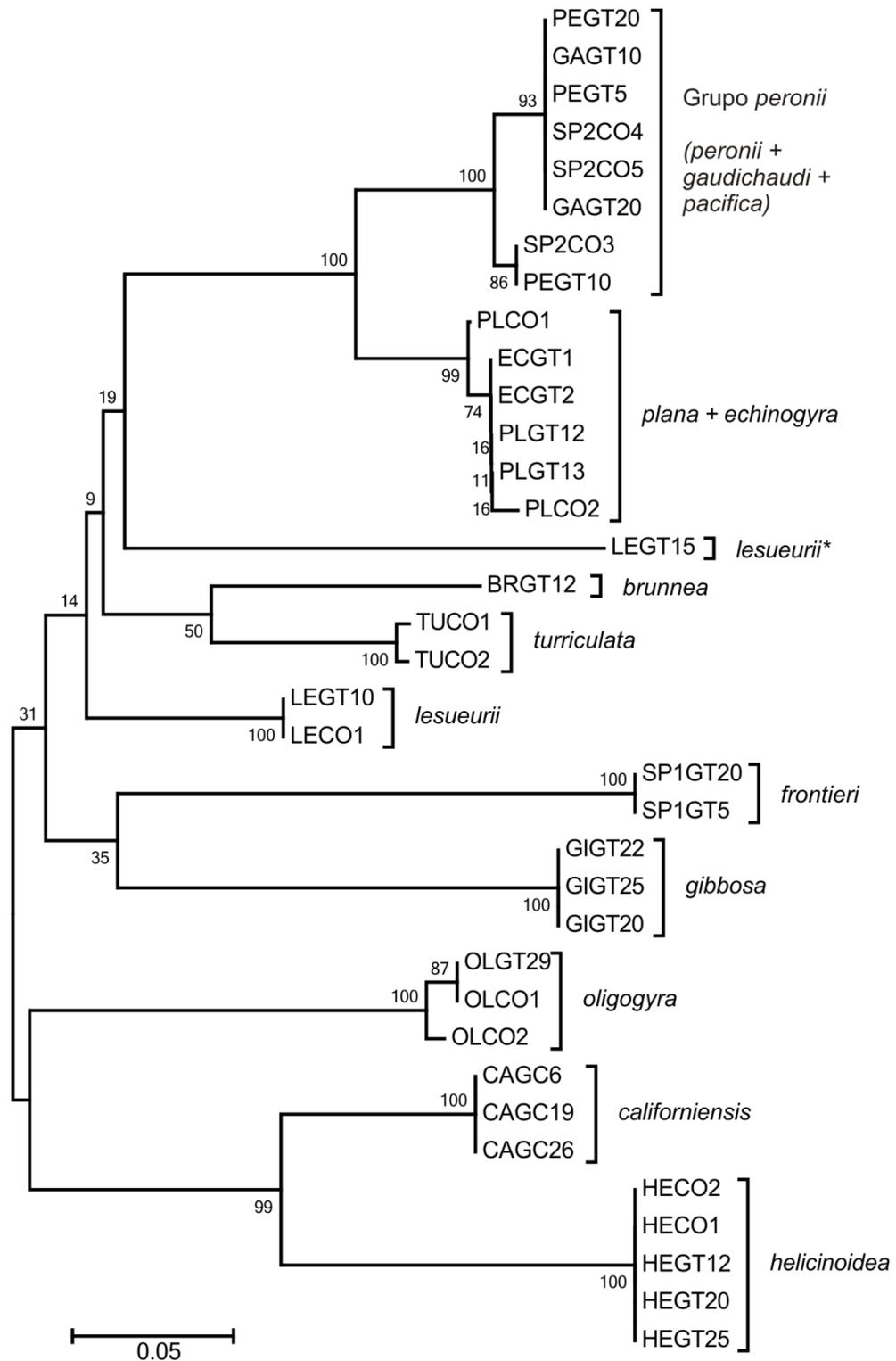


Figura 20. Dendrograma de similitudes genéticas construido a partir de las secuencias del gen 16SrRNA arregladas hasta 138 bases, utilizando el método de vecino más cercano (NJ) con el modelo de sustitución K2P. Los números en los nodos indican el valor de soporte de bootstrap.

La distancia genética intra-específica (Tabla VII) fue en promedio 0.0036. La especie *A. oligogyra* presentó la mayor distancia (0.0101), y las especies *A. helicinoidea*, *A. californiensis*, *A. frontieri* y *A. lesueurii* las menores (0). La distancia genética neta inter-específica (Tabla VIII) estimada fue en promedio 0.274. El valor mayor fue entre las especies *A. gibbosa* y *A. helicinoidea* (0.393) y el menor entre el grupo de *A. plana* y *A. echinogyra* y el grupo *peronii* (0.092).

Tabla VII. Estimaciones de la distancia intraespecífica del gen 16SrRNA calculado con el modelo de sustitución de dos parámetros de Kimura; n/a= no aplica.

Especies	Distancia	Número de secuencias empleadas
<i>A. brunnea</i>	n/a	1
<i>A. californiensis</i>	0	3
<i>A. oligogyra</i>	0.0101	3
<i>A. turriculata</i>	0.0075	2
<i>A. frontieri</i>	0	2
<i>A. plana</i> + <i>A. echinogyra</i>	0.0050	6
<i>A. gibbosa</i>	0	3
Grupo "peronii"	0.0097	8
<i>A. lesueurii</i> *	n/a	1
<i>A. lesueurii</i>	0	2
<i>A. helicinoidea</i>	0	5
Promedio	0.0036	

Tabla VIII. Estimaciones de la distancia neta interespecífica del gen 16SrRNA calculado con el modelo de sustitución de dos parámetros de Kimura.

	A. brunnea	A. californiensis	A. oligogyra	A. turriculata	A. frontieri	A. plana + A. echinogyra	A. gibbosa	Grupo peronii	A. lesueurii*	A. lesueurii	A. helicinoidea
<i>A. brunnea</i>											
<i>A. californiensis</i>	0.295										
<i>A. oligogyra</i>	0.230	0.286									
<i>A. turriculata</i>	0.141	0.312	0.220								
<i>A. frontieri</i>	0.310	0.298	0.359	0.347							
<i>A. plana + A. echinogyra</i>	0.231	0.267	0.279	0.210	0.306						
<i>A. gibbosa</i>	0.248	0.288	0.287	0.286	0.298	0.321					
Grupo <i>peronii</i>	0.248	0.312	0.287	0.214	0.332	0.092	0.293				
<i>A. lesueurii*</i>	0.288	0.353	0.356	0.252	0.292	0.256	0.323	0.272			
<i>A. lesueurii</i>	0.200	0.211	0.184	0.145	0.313	0.171	0.217	0.204	0.209		
<i>A. helicinoidea</i>	0.381	0.170	0.293	0.308	0.387	0.298	0.393	0.381	0.353	0.275	

DISCUSIÓN

Identificación morfológica

Varios autores han reconocido que la identificación de los organismos pertenecientes a la familia Atlantidae, particularmente aquellos del género *Atlanta*, es compleja (Tesch, 1949; van der Spoel 1972; Thiriot-Quiévreux, 1973; Richter, 1974; Seapy, 1990; Jennings *et al.*, 2010). Algunos de estos autores han propuesto incluir caracteres distintos a la concha, como el ojo, rádula y opérculo, para complementar el proceso de identificación de los organismos (Tokioka 1961; van der Spoel 1972; Thiriot-Quiévreux, 1973; Richter, 1974; Seapy, 1990).

Entre estos caracteres adicionales, el de mayor utilidad para determinar los especímenes fue el tipo de ojo. Sin embargo, en muchos estudios éste no fue tomado en cuenta debido a que la concha se vuelve opaca con algunos métodos de preservación, limitando así la observación de ésta estructura (Seapy, 1990).

Diversos autores también han utilizado la rádula como un carácter de utilidad taxonómica (Vayssière, 1904; Richter, 1961; Seapy, 1990), sin embargo se ha observado que esta estructura presenta dimorfismo sexual así como diferencias ontogénicas (Vayssière, 1904; Seapy & Richter, 1993; Richter & Seapy, 1999) lo que limita su utilidad como carácter de diferenciación interespecífica.

Otro carácter que ha sido utilizado para diferencias entre especies ha sido el opérculo (Tokioka, 1961; Richter, 1972). Sin embargo, no siempre ha resultado ser criterio discriminatorio suficiente para dicho fin, ya que no es visible debido a que se encuentra paralelo a la dirección de la observación y por dentro de la concha (van der Spoel, 1972). Además, al igual que la rádula (Newman, 1990), para obtener el opérculo se requiere en la mayoría de los casos un procesamiento destructivo de los organismos, lo cual es un proceso que consume mucho tiempo y no es fácil implementarlo rutinariamente.

Finalmente, la quilla no se había tomado en cuenta para diferenciar especies en estudios previos, debido principalmente a que es muy frágil y se daña considerablemente durante la captura de los organismos (Tesch, 1949). Aún así, en este estudio se observó que la quilla puede ser de utilidad, en coincidencia con lo referido por Richter & Seapy (1999), Seapy (1990) y Seapy (2011).

Aunque, la determinación de las especies de *Atlanta* es compleja, algunos autores agruparon especies morfológicamente similares para simplificar y mejorar las probabilidades de una correcta identificación de los organismos. Los trabajos más recientes que realizan estas agrupaciones fueron de van der Spoel (1976, 1996) y Richter & Seapy (1999).

En este sentido, van der Spoel (1976, 1996) reconoció seis grupos de especies morfológicamente semejantes: 1) grupo *peronii* (*A. peronii*, *A. gaudichaudi* y *A. pacifica*), 2) grupo *lesueurii* (*A. lesueurii* y *A. peresi*), 3) grupo *helicinoidea* (= *helicinoides*; *A. helicinoidea*, *A. helicinoidea* forma B y *A. fusca*), 4) grupo *turriculata* (*A. turriculata* y *A. turriculata* forma B), 5) grupo *inclinata* (*A. inclinata*, *A. gibbosa* y *A. tokioka*) y 6) grupo *inflata* (*A. inflata*, *A. echinogyra* y *A. plana*). Sin embargo, éste

autor no incluyó especies como *A. californiensis* ni *A. frontieri*, las cuales fueron descritas tiempo antes de su último trabajo (Richter, 1993; Seapy & Richter, 1993). Además considera a la especie *A. oligogyra* como sinónimo de *A. lesueurii* y tampoco reconoce a *A. meteori*. Por otra parte, la especie *A. peresi* actualmente no se ha logrado corroborar como especie válida (Bouchet & Gofas, 2015), así como las especies forma (*A. helicinoidea* forma B y *A. turriculata* forma B).

Richter & Seapy (1999) por su parte consolidaron ocho grupos basados en morfología, tipo de ojo, opérculo y rádula: 1) grupo *Oxygyrus inflatus* (= *O. keraudreni*; *O. inflatus* y *Protatlanta souleyeti*), 2) grupo *Atlanta brunnea* (= *A. fusca*; *A. brunnea* y *A. turriculata*), 3) grupo *A. inflata* (*A. inflata*, *A. helicinoidea* y *A. californiensis*), 4) grupo *A. lesueurii* (*A. lesueurii* y *A. oligogyra*), 5) grupo *A. peronii* (*A. peronii*, *A. fragilis*, *A. rosea* y *A. frontieri*), 6) grupo *A. gaudichaudi* (*A. gaudichaudi*, *A. plana* y *A. echinogyra*), 7) grupo *A. inclinata* (*A. inclinata* y *A. tokioka*) y 8) grupo *A. gibbosa* (*A. gibbosa* y *A. meteori*). Estos autores no incluyen a la especie *A. pacifica* ni a las especies forma y mantienen a *A. peresi* como una especie no asignada dado que no se conoce el tipo de ojo y ni la rádula de dicha especie.

Aunque los criterios utilizados en éste y otros trabajos difieren, algunos de los grupos aquí establecidos son coincidentes. Un ejemplo de ello son los grupos *inclinata* y *peronii* propuestos por van der Spoel (1976) así como los grupos *A. lesueurii*, *A. inflata*, *A. gaudichaudi* y *A. turriculata* de Richter y Seapy (1999). En los tres casos debido a que el principal criterio utilizado fue la morfología de la concha, reafirmando con ello la utilidad de ésta para la determinación específica.

Análisis morfométrico

El estudio, descripción y comparación de formas son técnicas necesarias e indispensables en la identificación de especies sobre todo en estudios basados en la morfología de organismos (Rohlf, 1990; Conde-Padín *et al.*, 2007). En los gasterópodos, el carácter morfológico más importante es la concha, cuyo estudio morfométrico generalmente se ha realizado utilizando medidas bidimensionales como lo son el ancho de la apertura, el diámetro de la concha o el ángulo apical

(Monnet *et al.*, 2009), donde las variables utilizadas son la distancia entre marcas o puntos de referencia (Rohlf, 1990).

Tokioka (1955a) propuso un método de análisis morfométrico para la familia Atlantidae basado en el diámetro de las conchas y la proporción de la espiral interna con respecto a éste, al cual denominó como fórmula de la espiral. En trabajos posteriores, Tokioka (1955a, 1955b, 1961) aplicó dicho análisis únicamente a nueve especies de *Atlanta*, sin poder diferenciar entre especies con él. De acuerdo con Janssen (2007), la fórmula de la espiral propuesta por Tokioka (1955a) cambia con el tamaño de la concha. Aun así, ésta cuantifica la posición de la protoconcha con respecto a la teloconcha y en conjunto con el diámetro total de la concha, por lo que se puede considerar como un método apropiado para comparar entre varias especies o al menos entre grupos de especies.

Sin embargo, son pocos los estudios que han tomado en cuenta éste método, por lo que se tiene registro de las fórmulas de la espiral para pocas especies (Tokioka 1955a, 1955b, 1961; Frontier, 1966; van der Spoel 1976; Janssen 2007).

En el presente trabajo se realizó el mismo análisis morfométrico con un mayor número de especies (16) y no se observó un patrón especie específico, debido a que especies distintas presentaron fórmulas de la espiral iguales, y a diferencia de Janssen (2007) tampoco se observó un patrón entre grupos de especies morfológicamente similares

Por otra parte, se observó que los valores reportados para algunas especies pueden ser erróneos. Por ejemplo las especies *A. inclinata*, *A. gaudichaudi*, *A. peronii* y *A. helicinoidea* no coincidieron con los valores de la fórmula previamente reportados (Tokioka 1955a; 1955b; 1961). Esto quizá dado por errores en la determinación de las especies o por diferencias en el número total de espiras. De acuerdo con Thiriot-Quievreux (1973), el número de espiras totales de un organismo (y con ello el tamaño de éste) dependen de la edad del animal. Por lo tanto es de esperar la variación de las fórmulas calculadas para los distintos organismos dentro de una misma especie, ya que esta fórmula depende principalmente del diámetro del

organismo (Tokioka 1955a), por lo que se concluye que ésta no es útil para discriminar entre especies ni entre grupos morfológicamente similares.

A la fecha no existen trabajos que traten la morfometría de la protoconcha como carácter taxonómico de este grupo de organismos. Sin embargo, al realizar las mediciones para obtener la fórmula de la espiral se observó que el tamaño de la espiral interna (protoconcha) era similar entre los organismos de la misma especie, por lo que quizá ésta medida, así como las demás medidas realizadas asociadas a esta porción de la concha, podría llegar ser útiles para la discriminación entre especies, aunque esto es algo que todavía debe de ser explorado a detalle.

El análisis discriminante mostró que con las diferentes mediciones utilizadas, se logró diferenciar entre grupos de especies pero no entre especies, corroborando la formación de los grupos morfológicos previamente establecidos, con una superposición entre las especies *A. peronii*, *A. gaudichaudi* y *A. pacifica* en un solo grupo y las especies *A. plana* y *A. echinogyra* conformando otro grupo. Con ello se concluye que la morfometría de la protoconcha no es funcional como criterio taxonómico para todo el género, quizás porque su tamaño y forma varía con la tasa de crecimiento, lo cual dependerá de la disponibilidad de alimento (Kemp & Bertness, 1984). Sin embargo, la morfometría de la protoconcha puede servir para diferenciar entre especies morfológicamente similares con excepción del grupo *helicinoidea – inflata – californiensis* (Fig. 16).

Análisis genético

El requisito esencial para la extracción exitosa y el subsecuente análisis genético es la presencia de ADN de la mejor calidad posible. Por lo tanto, la preservación adecuada de las muestras es indispensable ya que el principal objetivo de ésta es evitar cualquier actividad enzimática, principalmente de las nucleasas (Nagy, 2010). El ADN es particularmente susceptible a la degradación por nucleasas, las cuales rompen largas cadenas de ADN en pequeños fragmentos (Dawson *et al.*, 1998). En el caso de los gasterópodos, obtener ADN de buena calidad es difícil debido a la capacidad de los organismos de retraerse en la concha y sellarla con el

opérculo, lo cual resulta en una baja penetración del fijador y por lo tanto en una fijación inadecuada de los tejidos (Galindo *et al.*, 2014). En los organismos de la familia Atlantidae, esta situación se detectó en la mayoría de los organismos analizados, los cuales estaban retraídos completamente dentro de la concha sellándola con el opérculo (Seapy *et al.*, 2003), situación que probablemente condicionó la variación en la longitud de las secuencias obtenidas para ambos genes analizados, así como el bajo éxito de amplificación observado.

El bajo éxito de amplificación de genes ha sido destacado por varios autores para diferentes especies. Por ejemplo, Webb *et al.* (2006) analizando los genes COI, 16SrRNA y 18SrRNA de larvas de invertebrados marinos obtuvo un 22% de efectividad en su análisis, ya que de 63 pruebas realizadas únicamente 14 fueron exitosas, correspondiendo siete al gen COI y tres al 16SrRNA. Prosser *et al.* (2013) compararon el éxito de amplificación en cinco familias de microcrustáceos zooplanctónicos de agua dulce y lo relacionaron con el método de fijación y preservación de los organismos. Encontraron que los especímenes que fueron fijados en etanol y conservados a temperatura ambiente tuvieron un menor éxito en la amplificación (56.82%) que aquellos que posterior a la fijación con etanol se conservaron en refrigeración (81.93%). Por su parte, Maas *et al.* (2013) observaron el efecto anterior en pterópodos del género *Diacavolinia*. En dicho estudio observaron que muestras que se congelaron a -20°C posterior a la fijación con etanol tuvieron un mayor éxito (>98%) que aquellos que se mantuvieron por un periodo largo de tiempo (cuatro años aproximadamente) a temperatura ambiente (30%). Considerando que la actividad enzimática es modulada por la temperatura (Dawson *et al.*, 1998), probablemente la baja efectividad en la amplificación de ambos genes en el presente estudio es consecuencia de que las muestras utilizadas se conservaron a temperatura ambiente. Además, de acuerdo con Mass *et al.* (2013) el tiempo de preservación también puede afectar la calidad del ADN obtenido y por ende el porcentaje de amplificación, y para el presente estudio las muestras del Golfo del California y las del Golfo de Tehuantepec fueron tomadas en 2007 y 2010, y procesadas entre cinco y siete años después de su recolección.

Con respecto al tamaño de las secuencias obtenidas, Ferri *et al.* (2009) señalaron que la degradación del ADN puede complicar la obtención completa del gen que se quiera analizar. Además resaltan que si bien las secuencias de mayor tamaño proveen una mayor resolución, secuencias cortas pueden ser suficientes para una buena resolución a nivel específico. Esto se observó tanto en el gen COI (Fig. 18) como en el 16SrRNA (Fig. 20), en donde se ajustaron las secuencias a un tamaño menor del esperado (~600 pb), y aun así se tuvo una buena resolución al nivel específico, sin cambios en la conformación de clados con respecto a los dendrogramas construidos con secuencias de mayor longitud.

Las distancias genéticas estimadas considerando el modelo K2P para el gen COI fueron en promedio de 0.0036 intra-específicamente (Tabla V) y 0.2323 inter-específicamente (Tabla VI). Estos valores son similares a los valores reportados para otros grupos del zooplancton (Bucklin *et al.*, 2010), moluscos pectínidos (Feng *et al.*, 2011), pterópodos del género *Diacavolinia* (Maas *et al.*, 2013), el clado Littorinimorpha (Layton, 2012), y los heterópodos del Atlántico norte (Jennings *et al.*, 2010) (Tabla IX).

Tabla IX. Distancias intraespecíficas e interespecíficas del gen COI, calculadas por medio del modelo K2P para otros organismos.

Organismos	Distancia intraespecífica promedio	Distancia interespecífica promedio	Referencia
Larvas de invertebrados	0.0097	0.3745	Bucklin <i>et al.</i> , 2010
Pectínidos	0.0048	0.284	Feng <i>et al.</i> , 2011
<i>Diacavolinia</i>	0.0066-0.0157	0.0122	Maas <i>et al.</i> , 2013
Littorinimorpha	0.043	0.96	Layton, 2012
Heterópodos	0.0328	0.217	Jennings <i>et al.</i> , 2010
Atlantidae	0.0036	0.2323	Este trabajo

Con respecto al gen 16SrRNA la distancia genética intraespecífica promedio calculada fue de 0.0036 (Tabla VII), mientras que la interespecífica fue de 0.274 (Tabla VIII). Para este gen, las únicas distancias reportadas en la literatura fueron por Feng *et al.* (2011) para pectínidos, con registros de 0.001 intra-específicamente y de 0.231 inter-específicamente, resultado que coincidió con lo encontrado en el presente estudio.

A partir de la topología de los dendrogramas se observó que los patrones de variación fueron consistentes dentro de los grupos previamente identificados con criterios morfológicos y morfométricos, probando así que el uso de un único espécimen de una especie es útil y válido, como lo mencionan Bucklin *et al.* (2010). Además, con excepción del grupo “*peronii*” en ambos genes y el grupo *plana* – *echinogyra* en el gen 16SrRNA, los demás clados se conformaron por agrupaciones especie específicas, corroborando que la identificación morfológica inicial fue correcta (Feng *et al.*, 2011). En el caso de la formación de clados multiespecíficos, éstos se consideraron como una sola especie debido a que la distancia genética intraespecífica fue menor dentro de estos clados que en los conformados por una sola especie. En el caso del gen COI, en el grupo “*peronii*” se observó una distancia intraespecífica de 0.0014 mientras que la especie con mayor distancia registrada fue *A. frontieri* con 0.0086. Del mismo modo, con el gen 16SrRNA, se observó la formación de un clado multiespecífico del grupo “*peronii*” el cual tuvo una distancia intraespecífica de 0.0097, y la formación de un solo clado por las especies *A. plana* y *A. echinogyra*, el cual obtuvo 0.0050 de distancia intraespecífica, siendo que la especie con mayor distancia fue *A. oligogyra* con 0.0101. Maas *et al.* (2013), reportaron la formación de clados multiespecíficos al analizar cinco especies nominales del género *Diacavolinia*, donde la distancia interespecífica entre ellos fue similar a la distancia intraespecífica, con lo que se determinó que las cinco especies nominales examinadas conformaban una sola especie. Con esto se comprueba la utilidad tanto del gen COI como del 16SrRNA para la identificación, así como la buena resolución a nivel específico.

Las secuencias de las especies de *Atlanta* y *Oxygyrus* reportadas en el trabajo de Jennings *et al.* (2010) no se utilizaron dentro del análisis debido a que la identificación de las especies se realizó con bibliografía antigua y re-evaluada (Tesch, 1949; van der Spoel, 1976), lo que no permite corroborar la veracidad de la identificación específica.

Riqueza taxonómica

De las 18 especies nominales de la familia Atlantidae que se han registrado en el Pacífico mexicano (Angulo-Campillo *et al.*, 2011; Moreno-Alcántara *et al.*, 2014), para este estudio se encontraron a *Oxygyrus inflatus* y 16 de las 20 especies nominales de *Atlanta* conocidas a nivel mundial. Durante la presente investigación no se encontró en el material examinado los especímenes de *A. meteori* registrados por Angulo-Campillo *et al.* (2011), ni especímenes de *Protatlanta souleyeti* reportados previamente por Angulo-Campillo *et al.*, (2011) y Moreno-Alcántara *et al.*, (2014), esto quizá debido a una determinación errónea y/o por pérdida del material al ser utilizado para algún análisis destructivo (*i.e.* extracción de rádula o microscopía electrónica de barrido) lo que pone en duda su presencia en la zona. También se detectó que la especie que Moreno-Alcántara *et al.* (2014) reportaron como *Atlanta* sp. 1, corresponde a la especie *A. frontieri*, mientras que lo reportado por estos autores como *A. frontieri* corresponde a *A. peronii*. Este error de identificación probablemente se debió a que en la literatura utilizada para asignar a los organismos a nivel específico (Richter & Seapy, 1999) se indica que *A. frontieri* presenta $3 \frac{3}{4}$ espiras en la protoconcha, cuando ésta especie realmente presenta $4 \frac{1}{4}$ espiras en la protoconcha. En el presente trabajo, *A. frontieri* fue corroborada con la descripción original, ya que Richter & Seapy (1999) no presentan una descripción detallada de la misma. Además, se identificó la presencia de *A. pacifica* (Tokioka, 1955b) de la cual no se tenía registro previo en el Pacífico mexicano debido a que Richter & Seapy (1999) no la consideraron en su trabajo.

A nivel de especie, el concepto de morfoespecie es el que más se utiliza frecuentemente en la malacología, lo cual implica que una especie se compone de especímenes morfológicamente similares (Geiger, 2012). Debido a ello, generalmente aquellas formas que son diferentes se han clasificado como especies distintas. En este trabajo se observó que existen grupos de especies con morfologías similares que pueden llegar a confundirse, aunque se han tomado en cuenta por varios autores como entidades nominales distintas (Lalli & Gilmer, 1989; van der Spoel, 1996; Richter & Seapy, 1999). Específicamente en el grupo morfológico denominado como grupo “*peronii*” es donde se detectó una mayor confusión, especialmente se enfatiza en la dificultad para diferenciar entre las especies *A. peronii* Lesueur, 1817, *A. gaudichaudi* Gray, 1850 y *A. pacifica* Tokioka, 1955. Sin embargo, el análisis morfométrico y el análisis genético (distancia genética < 1%) soportaron que existe un agrupamiento entre estas tres especies nominales, concluyendo que éstas conforman una sola especie (*A. peronii*). Por su parte, *A. echinogyra* Richter, 1972 y *A. plana* Richter, 1972 presentaron una superposición en el análisis morfológico y morfométrico, así como un agrupamiento en un solo clado para el gen 16SrRNA (distancia genética < 1%), lo que permite concluir que conforman una sola entidad taxonómica o especie (*A. echinogyra*). Si bien no se logró amplificar el gen COI de estas dos especies, tomando en cuenta los resultados con el grupo anterior, se esperaría que estas dos especies nominales conformen un solo clado utilizando este marcador genético.

Desde que Lesueur describió a *A. peronii* en 1817, la principal forma de reconocer a esta especie era por su gran tamaño, el cual llega a alcanzar los 11 mm. Posteriormente en 1852, Souleyet describió la especie *A. gaudichaudi*, donde la diferenciaba de *A. peronii* por el tamaño general de la concha, siendo menor en *A. gaudichaudi*, la apertura opercular en ésta más ovalada y ancha que en *A. peronii* y la falta de inserción de quilla, condición que se presenta en *A. peronii*. Tesch (1949) hizo mención a que *A. peronii* no es una especie fácil de identificar ya que los organismos juveniles son muy similares a los de *A. gaudichaudi*. Además enfatizó que ambas especies son tan parecidas que con material abundante, es difícil diferenciarlas. Con ello pone en duda que *A. gaudichaudi* fuera una especie

separada de *A. peronii*, sugiriendo que *A. gaudichaudi* fuera una variedad de la *A. peronii*. Incluso, Tokioka (1955a) señaló que *A. peronii* podía tener o no la quilla inserta en aquellos organismos mayores a 2 mm. Además se percató de la presencia de organismos parecidos a *A. gaudichaudi* con la espiral de la protoconcha erguida y con suturas de color morado y describió con esto a la especie *A. pacífica* (Tokioka, 1955b). Posteriormente, realizó el estudio de los opérculos de estas especies en donde observó que a pesar de que *A. peronii* se considerara una especie bien conocida, fuera tan difícil de identificar (Tokioka, 1961). Con respecto a los opérculos observó que la diferencia más notoria entre *A. peronii* y *A. gaudichaudi* era el ancho de la apertura opercular, el cual era mayor en la segunda especie. Así mismo, notó que los opérculos de *A. gaudichaudi* y *A. pacífica* eran similares, por lo que puso en duda la validez de *A. pacífica*. van der Spoel (1972) al estudiar las partes blandas de los organismos de *Atlanta*, observó que no había diferencias entre *A. peronii* y *A. gaudichaudi*. Con ello estableció que *A. gaudichaudi* y *A. pacífica* eran formas de la especie *A. peronii* denominándolas *A. peronii* forma *gaudichaudi*, *A. peronii* forma *pacífica* y *A. peronii* forma *peronii* respectivamente. Posteriormente, en 1976 el mismo autor se retractó y elevó a especie a cada una de las formas. Por su parte Thiriot-Quievreux (1973), Newman (1990) y Seapy (1990) también reconocieron las similitudes entre *A. peronii* y *A. gaudichaudi* y la problemática con su taxonomía.

Atlanta plana y *A. echinogyra* fueron descritas por Richter (1972); estas especies difieren en la altura de la espiral de la protoconcha (sobresaliente en *A. echinogyra* y plana en *A. plana*) la coloración de las suturas de la espira (más débil en *A. plana*), el ancho de los ganchos presentes en el giro opercular (más finos en *A. plana*) y el tamaño general de la concha (más grande en *A. plana*). Posteriormente, Seapy (1990) estableció que *A. echinogyra* presenta mayor ornamentación en forma de estrías que *A. plana*.

La variación morfológica entre linajes de una especie puede atribuirse a diferencias genéticas o a la variabilidad ambiental que actúa en la expresión fenotípica de un genotipo. En organismos que secretan concha como los gasterópodos se ha observado que el ambiente, y específicamente la disponibilidad

de alimento, influye en la variación de la forma de la concha (Kemp & Bertness, 1984). Maas *et al.* (2013) observaron también en los pterópodos del género *Diacavolinia*, diferencias morfológicas de la concha en cinco especies. Sin embargo, con un análisis genético observaron que la distancia genética entre estas especies menor al 2%, lo cual sugirió un nivel alto de variación fenotípica con respecto a la morfología de la concha en *Diacavolinia strangulata*. Esto quizá debido a variaciones en la disponibilidad del alimento, el estado fisiológico del organismo, la temperatura del agua y la química ambiental del carbonato, que puede resultar en diferencias en tamaño y forma de la concha, explicando la simpatria de las formas. Aunque, Jennings *et al.* (2010) menciona que para comprender la variación morfológica en la concha y otras estructuras se han propuesto divisiones más finas de la especie, sin embargo la validez de éstas subdivisiones no ha sido sustentada genéticamente.

En el presente estudio se concluye que las especies *A. gaudichaudi* y *A. pacifica* son sinonimias de *A. peronii*, y *A. plana* es sinonimia de *A. echinogyra*, ya que se presentó evidencia robusta tanto morfológica como genética de que dichas especies nominales conforman una sola especie en cada uno de los casos, siendo el listado de las especies presentes en el Pacífico mexicano el que se sintetiza en la tabla XII.

En cuanto a la distribución de las especies sinonimizadas, las especies *A. peronii* y *A. gaudichaudi* se distribuyen en todos los océanos preferentemente en aguas tropicales y subtropicales (van der Spoel *et al.*, 1997; Richter & Seapy, 1999; Seapy, 2011) mientras que *A. pacifica* únicamente había sido registrada en el Pacífico noroeste (Tokioka, 1955b). Sin embargo, el organismo depositado en el Museo de Historia Natural de Santa Barbara, con número de catálogo SBMNH 266326 recolectado en Hawaii, EUA, aunque está identificado como *A. gaudichaudi*, éste presenta características morfológicas de *A. pacifica*, lo que ampliaría su distribución hacia el Pacífico noreste. En el caso de *A. echinogyra* y *A. plana*, ambas especies se distribuyen en el este del Océano Índico y Océano Pacífico (Richter, 1972; van der Spoel *et al.*, 1997; Richter & Seapy, 1999; Seapy, 2011). Dado que todas las especies se distribuyen en el Océano Pacífico y se tienen registro de todas

ellas en el Pacífico noreste, el sinonimizar *A. gaudichaudi* y *A. pacifica* con *A. peronii*, y *A. plana* con *A. echinogyra* no implica modificación alguna en cuanto a la distribución registrada de dichas especies.

El espécimen de *A. lesueurii* (LEGT15) que no se agrupó en el análisis de ambos genes, pero que sin embargo morfológicamente es consistente con la especie nominal asignada, podría corresponder a una especie críptica. Sin embargo, para poder determinar dicha situación se requiere un análisis con más organismos para determinar si se observa el mismo patrón, aunque no se descarta la hipótesis de la existencia de una nueva especie con similitud morfológica a *A. lesueurii*.

Si bien, se ha reconocido la existencia de especies simpátricas morfológicamente similares (van der Spoel, 1972), no existe información en cuanto a barreras en la distribución vertical de la columna de agua, ni se sabe sobre hibridación entre taxa. Por lo tanto, en estudios futuros se recomienda establecer la distribución vertical de las formas encontradas, así como su implicación ecológica y biogeográfica.

Tabla X. Clasificación de las especies validas de la familia Atlantidae presentes en el Pacífico mexicano.

Taxón

Superfamilia Pterotracheoidea (=Heteropoda) Rafinesque, 1814

Familia Atlantidae Rang, 1894

Género **Atlanta** Lesueur, 1817

Atlanta brunnea Gray, 1850

Atlanta californiensis Seapy y Richter, 1993

Atlanta echinogyra Richter, 1972

Atlanta frontieri Richter, 1993

Atlanta gibbosa Souleyet, 1852

Atlanta helicinoidea Gray, 1850

Atlanta inclinata Gray, 1850

Atlanta inflata Souleyet, 1852

Atlanta lesueurii Gray, 1850

Atlanta oligogyra Tesch, 1906

Atlanta peronii Lesueur, 1817

Atlanta tokiokai Spoel y Troost, 1972

Atlanta turriculata d'Orbigny, 1836

Género **Oxygyrus** Benson, 1835

Oxygyrus inflatus Benson, 1835

CONCLUSIONES

- La morfología de la concha es el principal carácter para la identificación y diferenciación entre especies de la familia Atlantidae. Sin embargo, caracteres como el tipo de ojo, la forma de la espiral de la protoconcha y la forma de la quilla se pueden utilizar para una mejor determinación a nivel específico.
- De acuerdo a la morfología de la concha, las especies del género *Atlanta* se pueden separar en cinco grupos, cada uno compuesto por especies morfológicamente similares que se pueden confundir y la especie *A. frontieri*, la cual no se agrupó con alguna otra especie. Los grupos son:
 1. *A. lesueurii* – *A. oligogyra*
 2. *A. helicinoidea* – *A. inflata* – *A. californiensis*
 3. *A. peronii* – *A. echinogyra*
 4. *A. turriculata* – *A. brunnea*
 5. *A. inclinata* – *A. tokiokai* – *A. gibbosa*
- La fórmula de la espiral para la identificación específica propuesta por Tokioka (1955) carece de utilidad para discriminar entre especies y entre grupos morfológicamente similares debido a que ésta depende del tamaño de los organismos.
- La morfometría de la protoconcha no es funcional como criterio taxonómico para diferenciar entre todas las especies de la familia Atlantidae. Sin embargo, puede servir para diferenciar entre especies morfológicamente similares con excepción del grupo *helicinoidea* – *inflata* – *californiensis*.
- La información genética, basada en fragmentos de genes mitocondriales COI (336 – 680 pb) y 16srRNA (264 – 599 pb) soporta la presencia de grupos monoespecíficos y corrobora la validez taxonómica de 13 especies del género *Atlanta*.
- El análisis de la información morfológica, morfométrica y genética permite proponer que las especies nominales *A. gaudichaudi*, *A. pacifica* y *A. peronii* integran una sola especie. Considerando que la primera especie descrita fue *A. peronii*, las otras dos entidades taxonómicas deben ser consideradas sinónimas a ésta.

- Las especies nominales *A. plana* y *A. echinogyra* integran una misma especie y debe considerarse a *A. plana* como sinónima de *A. echinogyra*.
- El organismo LEGT15, identificado morfológicamente como *A. lesueurii* es genéticamente distinto al grupo monoespecífico de *A. lesueurii*, soportando la existencia de una entidad taxonómica diferente que debe ser revisada con mayor profundidad, con la intención de tener una diagnosis para su identificación.
- Los resultados de este estudio indican la presencia en el Pacífico mexicano de las especies *Atlanta brunnea*, *A. californiensis*, *A. echinogyra*, *A. frontieri*, *A. gibbosa*, *A. helicinoidea*, *A. inclinata*, *A. inflata*, *A. lesueurii*, *A. oligogyra*, *A. peronii*, *A. tokiokai*, *A. turriculata*, *Oxygyrus inflatus* y una especie aún no identificada LEGT15.
- Las especies *A. meteori* y *Protatlanta souleyeti* no fueron identificadas en el presente trabajo pero fueron previamente reportadas en bibliografía para la región. Su ausencia en la zona puede deberse a la ausencia en el muestreo o a problemas en su determinación.

RECOMENDACIONES

- Para mejores resultados en el análisis genético se recomienda que las muestras sean relajadas previo a la fijación y posteriormente sean almacenadas en congelación.
- El análisis morfométrico empleado no fue suficiente para poder establecer diferencias, pero quizá con otro método morfométrico (*i.e.* morfometría geométrica) se podrían detectar diferencias de la forma entre especies.
- Para comprender el rol ecológico y/o la distribución en la vertical de las distintas formas de las especies *A. peronii* y *A. echinogyra* es necesario analizar muestras provenientes de métodos de muestreo distintos al utilizado en este estudio.

LITERATURA CITADA

- Angulo-Campillo, O. 2009. Taxocenosis de moluscos holoplanctónicos (Mollusca: Gastropoda) y su relación biogeográfica en el Golfo de California. Tesis de Doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, 258 p.
- Angulo-Campillo, O., G. Aceves-Medina, & R. Avedaño-Ibarra. 2011. Holoplanktonic mollusks (Mollusca: Gastropoda) from the Gulf of California, México. Check List, 7: 337-342.
- Altschul, S. F., W. Gish, W. Miller, E.W. Meyers & D.J. Lipman. 1990. Basic local alignment search tool. J. Mol. Biol, 215: 403–410
- Benson, W.H. 1835. Account of *Oxygyrus*: a new genus of pelagian shells allied to the genus *Atlanta* of Lesueur, with a note on some other pelagian shells lately taken on board the Ship Malcom. J Asiat Soc Benga, 4:173–176.
- Bouchet, P. & S. Gofas. 2015. *Atlanta peresi* Frontier, 1966. En: World Register of Marine Species. <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=138837> Accesado el 23-09-2015.
- Bouchet, P. & J.P. Rocroi. 2005. Classification and nomenclator of gastropod families. Malacologia, 47(1-2): 85-397.
- Boyle, P & P. Rodhouse. 2005. Cephalopods. Ecology and Fisheries. Blackwell Science, UK, 451 p.
- Bucklin, A. B.D. Ortman, R.M. Jennings, L.M. Nigro, C.J. Sweetmanb, N.J. Copley, T. Sutton & P.H. Wiebec. 2010. A “Rosetta Stone” for metazoan zooplankton: DNA barcode analysis of species diversity of the Sargasso Sea (Northwest Atlantic Ocean). Deep Sea Res. II, 57(24-26): 2234–2247.
- Castro, P. & M.E. Huber. 2007. Biología Marina. McGraw-Hill, España, 486 p.
- Churchill, C.K.C., A. Valdés & D. Ó Foighil. 2014. Molecular and morphological systematics of neustonic nudibranchs (Mollusca: Gastropoda:

Glaucidae: *Glaucus*), with descriptions of three new cryptic species. Invertebr. Syst., (28):174–195.

Coan, E. 1965. Generic units in the Heteropoda. The Veliger, 8 (1): 36-41.

Conde-Padín, P., J.W. Grahame & E. Rolán-Álvarez. 2007. Detecting shape differences in species of the *Littorina saxatilis* complex by morphometric analysis. J Molluscan Stud., 73(2):147–154.

Dawson, M.N., K.A. Raskoff & D.K. Jacobs. 1998. Field preservation of marine invertebrate tissue for DNA analyses. Mol. Mar. Biol. Biotechnol., 7(2):145–152.

De Vera, A., & R.R. Seapy. 2006. *Atlanta selvagensis*, a new species of heteropod mollusc from the Northeastern Atlantic Ocean (Gastropoda : Carinarioidea). Vieraea, 34: 45-54.

Denis J. 1862. On the Anatomy and Classification of the Heteropoda. Trans. R. Soc. Edinburgh, 23(1):1–20.

Espinosa-Balvanera, S.G. 2008. Distribución y abundancia de los gasterópodos holoplanctónicos en el Sur de las grandes islas del Golfo de California, durante el otoño de 1978. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, 58 p.

Feng Y., Q. Li, L. Kong & X. Zheng. 2011. DNA barcoding and phylogenetic analysis of Pectinidae (Mollusca: Bivalvia) based on mitochondrial COI and 16SrRNA genes. Mol. Biol. Rep., 38(1):291–9.

Ferri, G., M. Alú, B. Corradini, M. Licata & G. Beduschi. 2009. Species identification through DNA barcodes . Genet. Test. Mol. Biomarkers., 13 (3): 421–426.

Folmer, O., M. Black, W. Hoeh, R. Lutz, & R. Vrijenhoek. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase Subunit I from diverse metazoan invertebrates. Mol. Mar. Biol. Biotechnol., 3(5): 294-299.

- Frontier, S. 1966. Notes morphologiques sur les *Atlanta* récoltées dans le plancton de Nosy Bé (Madagascar). Cahiers ORSTOM, Océanographie, 4: 131-135.
- Galindo, L.A., N. Puillandre, E.E. Strong & P. Bouchet. 2014. Using microwaves to prepare gastropods for DNA barcoding. Molecular Ecology Resources, 14: 700–705.
- Geiger, D.L. 2012. Monograph of the little slit shells. Santa Barbara Museum of Natural History, EUA, 1291 p.
- Gofas, S. (2015). Heteropoda Lamarck, 1812. En: World Register of Marine Species <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=14775> accesado el 06-11-2015.
- Goetze, E. 2010. Species discovery in marine planktonic invertebrates through global molecular screening. Mol. Ecol., 19(5): 952–67.
- Guerrero-Vázquez, S. 1988. Distribución y Abundancia de los moluscos Pterópodos y Heterópodos (Gastropoda: Prosobranchia y Opisthobranchia) de la Bahía de Matanchen, San Blas, Nayarit, México. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara, 98 p.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper & P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica, 4(1): 1-9.
- Hebert, P.D.N., A. Cywinska, S.L. Ball & J.R. DeWaard. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. Proc. R. Soc. Lond., 270(1512): 313-321.
- Janssen, A.W. 2007. Holoplanktonic Mollusca (Gastropoda: Pterotracheoidea, Janthinoidea, Thecosomata and Gymnosomata) from the Pliocene of Pangasinan (Luzon, Philippines). Scripta Geol., 135: 29–177.

- Jennings, R.M., A. Bucklin, H. Ossenbrügger, & R.R. Hopcroft. 2010. Species diversity of planktonic gastropods (Pteropoda and Heteropoda) from six ocean regions based on DNA barcode analysis. Deep Sea Res. Pt. II, 57(24-26): 2199-2210.
- Kemp, P. & M.D. Bertness. 1984. Snail shape and growth rates: Evidence for plastic shell allometry in *Littorina littorea*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 81: 811-813.
- Lalli, M.C. & R.W. Gilmer. 1989. Pelagic Snails. The Biology of Holoplanktonic Gastropod Molluscs. Stanford University Press, EUA, 259 p.
- Layton, K. 2012. Examining patterns of genetic variation in Canadian marine molluscs through DNA barcodes. Tesis de doctorado, University of Guelph, 79 p.
- Lesueur, M. 1817. Sur deux nouveaux genres des mollusques, Atlante et Atlas. J Phys Chim D'Histoire Nat des Arts. LXXXV:390–393.
- Maas, A.E., L. Blanco-Bercial & G.L. Lawson. 2013. Reexamination of the species assignment of *Diacavolinia* pteropods using DNA barcoding. PLoS ONE 8(1): e53889. doi:10.1371/journal.pone.0053889
- McGowan, J. A. 1967. Distributional atlas of pelagic mollusks in the California Current region. CalCofi Atlas No. 6, State of California Marine Research Committee. 218 p.
- Monnet, C., C. Zollikofer, H. Bucher & N. Goudemand. 2009. Three-dimensional Morphometric Ontogeny of Mollusc Shells by Micro-Computed Tomography and Geometric Analysis. Palaeontologia Electronica, 12(3) 12A: 13 p. http://palaeo-electronica.org/2009_3/183/index.html
- Moreno-Alcántara, M. 2012. Distribución y abundancia de moluscos holoplanctónicos (Gastropoda: Pterotracheoidea, Thecosomata Y Gymnosomata) del Golfo de Tehuantepec. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, 116 p.

- Moreno-Alcántara M., G. Aceves-Medina, O. Angulo-Campillo & J.P. Murad-Serrano. 2014. Holoplanktonic molluscs (Gastropoda: Pterotracheoidea, Thecosomata and Gymnosomata) from the southern Mexican Pacific. J Molluscan Stud. 80(2):131–138.
- Nagy, Z.T. 2010. A hands-on overview of tissue preservation methods for molecular genetic analyses. Org. Divers. Evol., 10:91–105.
- Newman, L.J. 1990. The taxonomy, distribution and biology of *Atlanta gaudichaudi* Souleyet, 1852 (Gastropoda, Heteropoda) from the Great Barrier Reef, Australia. Am Malacol Bull., 8(1): 85–94.
- Palumbi, S.R., A. Martin, S. Romano, W.O. McMillan, L. Stice & G. Grabowski. 1991. The Simple Fool's Guide to PCR. Dept. of Zoology, University of Hawaii, Honolulu, 24 p.
- Prosser S., A. Martínez-Arce & M. Elías-Gutiérrez. 2013. A new set of primers for COI amplification from freshwater microcrustaceans. Mol. Ecol. Resour., 13 (6): 1151–1155.
- Ralph, P.M. 1957. A guide to the New Zealand Heteropod molluscs. Tuatara, 6(3): 116- 120.
- Richter, G. 1972. Zur Kenntnis der Gattung *Atlanta* (Heteropoda: Atlantidae). Archiv für Molluskenkunde, 102(1/3): 85-91.
- Richter, G. 1986. Zur Kenntnis der Gattung *Atlanta* (II). *Atlanta lesueuri* Souleyet und *Atlanta oligogyra* Tesch (Prosobranchia: Heteropoda). Archiv für Molluskenkunde, 117: 19-31.
- Richter, G. 1987. Zur Kenntnis der Gattung *Atlanta* (III), *Atlanta inflata*, *A. helicinoides*, *A. echinogyra* und *A. plana* (Prosobranchia: Heteropoda). Archiv für Molluskenkunde, 117: 177-201.
- Richter, G. 1990. Zur Kenntnis der Gattung *Atlanta* (IV). Die *Atlanta inclinata*-Gruppe (Prosobranchia: Heteropoda). Archiv für Molluskenkunde 119: 239-275.

- Richter, G. 1993. Zur Kenntnis der Gattung Atlanta (V). Die *Atlanta peroni*-Gruppe und *Atlanta gaudichaudi* (Prosobranchia: Heteropoda). Archiv für Molluskenkunde, 122: 189-205.
- Richter, G. & R.R. Seapy. 1999. Heteropoda, 621-647. En: Boltovskoy, D. (Ed.) South Atlantic Zooplankton Vol. 1. Backhuys Publishers, Países Bajos, 868 p.
- Rohlf, F.J. 1990. Morphometrics. Annu. Rev. Ecol. Syst., 21: 299-316.
- Russell, H.D. 1960. Heteropods and Pteropods as food of the fish genera, *Thunnus* and *Alepisaurus*. Nautilus, 74(2): 46- 56.
- Sánchez-Hidalgo y Anda, M. 1989. Gasterópodos holoplanctónicos de la costa occidental de Baja California Sur, en mayo y junio de 1984. Inv. Mar. CICIMAR, 4(1): 1-14.
- Sánchez-Nava, S. 1984. Sistemática, distribución y abundancia de los moluscos pelágicos (Gastropoda: Heretopoda y Pteropoda) en el Domo de Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, 180 p.
- Seapy, R.R. 1990. The pelagic family Atlantidae (Gastropoda: Heteropoda) from Hawaiian waters: A faunistic survey. Malacologia, 32(1): 107-130.
- Seapy, R.R. 2011. Atlanta Lesueur, 1817. Version 23 July 2011 (under construction). <http://tolweb.org/Atlanta/28752/2011.07.23> En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org>
- Seapy, R.R. & C.M. Lalli. 2007. Pelagic Gastropoda (Heteropods, Pteropods and Janthinids), 766-780. En: Carlton, J.T. (Ed.). The Light and Smith Manual: Intertidal Invertebrates from Central California to Oregon, University of California Press, 1001 p.
- Seapy, R.R. & G. Richter. 1993. *Atlanta californiensis*, a New Species of Atlantid Heteropod (Mollusca: Gastropoda) from the California Current. The Veliger, 36(4): 389–398.

- Seapy, R.R., C.M. Lalli, & F.E. Wells. 2003. Heteropoda from Western Australian waters, 513-546. En: Wells, F.E., D.I. Walker & D.S. Jones (Eds.) The Marine Flora and Fauna of Dampier, Western Australia. Perth: Western Australian Museum, 587 p.
- Selvamani, M.J.P., S.M. Degnan & B.M. Degnan. 2001. Microsatellite genotyping of individual abalone larvae: Parentage assignment in aquaculture. Mar. Biotechnol., 3: 478-485.
- Souleyet, L.F.A. 1852. Heteropodes, 289-392. En: Eydoux, J.F.T & L.F.A. Souleyet, Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette 'La Bonite', commandée par M. Vaillant, capitaine de vaisseau, publié par ordre du Gouvernement sous les auspices du Département de la marine. Zoologie, 2. Atlas. Société de Géographie, Paris, 197 p.
- Smith, E.A. 1888. Report on the Heteropoda collected by H.M.S. Challenger during the Years 1873-76. H.M.S. Challenger Reports, 23: 1-51.
- Suárez-Morales, E., R. Gasca, & I. Castellanos. 2009. Pelagic Gastropods. 357- 369 En: Wehrtmann, I.S. & J. Cortés (Eds.) Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America. Springer Science+Business Media B.V., Países Bajos, 538 p.
- Tamura, K., D. Peterson, N. Peterson, G. Stecheer, M. Nei, & S. Kumar. 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. Mol. Biol. Evol., 28: 2731-2739.
- Tesch, J.J. 1908 Systematic monograph of the Atlantidae (Heteropoda) with enumeration of the species in the Leyden Museum. Notes from the Leyden Museum. 30: 1–37.
- Tesch, J.J. 1949. Heteropoda. Dana Report. 34: 1–53.

- Tokioka, T. 1955a. On some plankton animals collected by the Syunkotu-Maru in May-June 1954-II. Shells of Atlantidae (Heteropoda). Publ. Seto Marine Biol. Lab., 4(2-3): 227-236.
- Tokioka, T. 1955b. Shells of Atlantidae (Heteropoda) collected by the Sôyô-Maru in the southern waters of Japan. Publ. Seto Marine Biol. Lab., 4(2-3): 237-250.
- Tokioka, T. 1961. The structure of the operculum of the species of Atlantidae (Gastropoda: Heteropoda) as a taxonomic criterion, with records of some pelagic mollusks in the North Pacific. Publ Seto Mar Biol Lab., 9(2):267–332.
- Thiriot-Quévieux, C. 1973. Heteropoda. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 11:237-261.
- Untergrasser A., I. Cutcutache, T. Koressaar, J. Ye, B.C. Faircloth, M. Remm, & S.G. Rozen. 2012. Primer3 - new capabilities and interfaces. Nucleic Acids Research, 40(15):e115
- van der Spoel, S. 1972. Notes on the identification and speciation of heteropoda (Gastropoda). Zool. Meded., 47 (45): 545-560.
- van der Spoel, S. 1976. Pseudothecosomata, Gymnosomata and Heteropoda. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht, Holanda, 484 pp.
- van der Spoel, S. 1996 Heteropoda, 407-457. En: Gasca, R & E. Suárez (Eds.) Introducción al Estudio del Zooplancton Marino. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR)/ CONACYT, México, 711 p.
- van der Spoel, S., L. Newman & K.W. Estep. 1997. Pelagic molluscs of the world. World Biodiversity Data Base, CD-ROM Series. Expert Center for Taxonomist Identification (ETI), Amsterdam and Paris: UNESCO.
- Vayssiére, A. 1904. Mollusques heteropodes provenant des campagnes des yachts Hirondelle et Princesse-Alice (1885-1903). Résultats des campagnes scientifiques accomplies sur son yacht par Albert 1er, Prince souverain de Monaco, 26: 3-65.

Webb, K.E., D.K. Barnes, M.S. Clark & D. Bowden. 2006. DNA barcoding: A molecular tool to identify Antarctic marine larvae. Deep Sea Res. Part II, 53 (8-10): 1053–1060.

Zárate-Juárez, K.M. 2006. Composición, Distribución y Abundancia de los Moluscos Holoplanctónicos (Gastropoda) en la Región de las Grandes Islas del Golfo de California, México, Otoño, 1978. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, 96 pp.

ANEXO 1. Relación de los organismos utilizados en el estudio.

Tabla 1. Organismos revisados en este estudio recolectados en el Golfo de Tehuantepec, Golfo de California e Isla Malpelo, Colombia, así como la estación de muestreo. Los organismos resaltados en negritas fueron utilizados en el análisis morfométrico y los señalados con asterisco (*) fueron utilizados en el análisis genético. T 0707= TEHUANO 0707, T 0610= TEHUANO 0610, GC= GOLCA 0701

Especie/ ID organismos	Crucero	Estación	Especie/ ID organismos	Crucero	Estación	Especie/ ID organismos	Crucero	Estación
<i>Atlanta tokiokai</i>			<i>Atlanta plana</i>			<i>Oxygyrus inflatus</i>		
TOGT1	T 0610	O-33	PLGT1	T 0610	O-32	OXGT1*	T 0610	O-34
TOGT2	T 0610	O-33	PLGT2*	T 0610	O-32	OXGT2*	T 0707	GT2
TOGT3	T 0610	O-33	PLGT3	T 0610	O-32	OXGT3*	T 0707	GT2
TOGT4	T 0610	O-31	PLGT4	T 0707	GT12	OXGT4*	T 0707	GT10
TOGT5*	T 0707	GT10	PLGT5*	T 0707	GT12	OXGT5*	T 0707	GT2
TOGT6	T 0707	GT10	PLGT6	T 0707	GT12	OXGT6*	T 0707	HU7
TOGT7	T 0707	GT10	PLGT7	T 0707	GT12	OXCO1	MALPELO	M5
TOGT8*	T 0707	GT10	PLGT8	T 0707	GT15			
TOGT9	T 0707	GT10	PLGT9	T 0707	GT15	<i>Atlanta echinogyra</i>		
TOGT10	T 0707	HU7	PLGT10	T 0707	GT15	ECGT1*	T 0707	HU20
TOGT11*	T 0707	HU36	PLGT11	T 0707	GT15	ECGT2*	T 0707	HU20
TOGT12	T 0707	HU36	PLGT12*	T 0707	GT4	ECGT3	T 0707	HU20
TOGT13	T 0707	HU36	PLGT13*	T 0707	GT4	ECGT4	T 0707	HU20
TOGT14	T 0707	GT2	PLGT14	T 0707	GT4	ECGT5	T 0707	HU20
TOGT15*	T 0707	GT2	PLGT15	T 0707	GT4	ECGT6	T 0707	HU20
TOGT16	T 0707	GT2	PLGT16	T 0610	C-11			
TOGT17	T 0707	GT15	PLGT17	T 0707	GT9			
TOGT18*	T 0707	GT10	PLGT18	T 0707	GT10			
TOGT19	T 0707	GT10	PLGT19	T 0707	GT15			
			PLGT20	T 0707	HU36			
			PLGT21	T 0707	HU36			
			PLGT22	T 0707	HU36			
			PLGT23	T 0707	GT15			
			PLCO1*	MALPELO	ME-01			
			PLCO2*	MALPELO	ME-01			

Tabla I. Continuación...

Especie/ ID organismos	Crucero	Estación	Especie/ ID organismos	Crucero	Estación	Especie/ ID organismos	Crucero	Estación
<i>Atlanta lesueurii</i>			<i>Atlanta gaudichaudi</i>			<i>Atlanta peronii</i>		
LEGT1*	T 0610	O-3	GAGT1	T 0610	O-29	PEGT1	T 0610	O-19
LEGT2	T 0610	O-3	GAGT2*	T 0610	O-29	PEGT2	T 0610	O-19
LEGT3*	T 0610	O-3	GAGT3	T 0610	O-29	PEGT3*	T 0610	O-19
LEGT4*	T 0610	O-33	GAGT4*	T 0610	O-3	PEGT4	T 0610	O-4
LEGT5*	T 0610	O-33	GAGT5*	T 0610	O-3	PEGT5*	T 0610	O-4
LEGT6	T 0610	O-33	GAGT6	T 0610	O-3	PEGT6	T 0610	O-4
LEGT7	T 0610	O-29	GAGT7*	T 0610	C-11	PEGT7	T 0610	O-4
LEGT8	T 0610	O-29	GAGT9*	T 0610	C-11	PEGT8	T 0610	O-3
LEGT9*	T 0610	O-29	GAGT10*	T 0610	O-19	PEGT9	T 0610	O-3
LEGT10*	T 0610	O-4	GAGT11	T 0610	O-19	PEGT10*	T 0610	O-3
LEGT11	T 0610	O-4	GAGT12	T 0610	O-19	PEGT11	T 0610	O-29
LEGT12	T 0610	O-4	GAGT13	T 0610	C-12	PEGT12	T 0610	O-29
LEGT13	T 0610	C-10	GAGT14	T 0610	C-12	PEGT13	T 0610	O-29
LEGT14	T 0610	C-10	GAGT15*	T 0610	C-12	PEGT14*	T 0610	C-11
LEGT15*	T 0610	C-10	GAGT17	T 0707	GT9	PEGT15*	T 0610	C-11
LEGT16	T 0707	GT10	GAGT18	T 0707	GT9	PEGT16*	T 0610	C-11
LEGT17	T 0707	GT10	GAGT19	T 0707	GT10	PEGT17	T 0707	GT4
LEGT18	T 0707	GT10	GAGT20*	T 0707	GT10	PEGT18	T 0707	GT4
LEGT19	T 0707	HU36	GAGT21	T 0707	GT10	PEGT19	T 0707	GT4
LEGT20*	T 0707	HU36	GAGT22	T 0707	GT12	PEGT20*	T 0707	GT10
LEGT21	T 0707	HU36	GAGT23	T 0707	GT12	PEGT21	T 0707	GT10
LEGT22	T 0707	HU42	GAGT24	T 0707	GT12	PEGT25*	T 0707	HU7
LEGT23	T 0707	HU42	GAGT25*	T 0707	HU7	PEGT26	T 0707	HU7
LEGT24	T 0707	HU42	GAGT26	T 0707	HU7	PEGT27	T 0707	HU7
LEGT25*	T 0707	GT9	GAGT27	T 0707	HU7	PECO1*	MALPELO	21-10
LEGT26	T 0707	GT9	GAGT28	T 0707	GT4	PECO2*	MALPELO	21-10
LEGT27	T 0707	GT9	GAGT29	T 0707	GT4			
LEGT28	T 0707	GT4	GAGT30	T 0707	GT4			
LEGT29	T 0707	GT4	GACO1*	MALPELO	MW			
LEGT30	T 0707	GT4	GACO2*	MALPELO	MW			
LECO1*	MALPELO	MN	GACO3	MALPELO	21-100			
LECO2*	MALPELO	MN	GACO4	MALPELO	21-100			
			GACO5	MALPELO	21-100			

Tabla I. Continuación...

Especie/ ID organismos	Crucero	Estación	Especie/ ID organismos	Crucero	Estación	Especie/ ID organismos	Crucero	Estación
<i>Atlanta</i>			<i>Atlanta</i>			<i>Atlanta</i>		
<i>inclinata</i>			<i>frontieri</i>			<i>helicinoidea</i>		
INCGT2	T 0707	GT15	SP1GT1	T 0610	O-15	HEGT1*	T 0610	C-11
INCGT3	T 0707	GT15	SP1GT2	T 0610	O-15	HEGT2*	T 0610	C-11
INCGT4	T 0707	GT2	SP1GT3	T 0610	O-15	HEGT3	T 0610	C-11
INCGT5*	T 0707	GT10	SP1GT4	T 0610	O-4	HEGT4*	T 0610	C-11
INCGT6	T 0707	GT10	SP1GT5*	T 0610	O-4	HEGT5*	T 0610	C-11
INCGT7	T 0707	GT10	SP1GT6	T 0610	O-4	HEGT6	T 0610	O-12
INCGT9*	T 0707	HU7	SP1GT7	T 0610	C-11	HEGT7	T 0610	O-12
INCGT10*	T 0610	O-32	SP1GT8	T 0610	C-11	HEGT8	T 0610	O-12
INCGT11*	T 0610	O-32	SP1GT9*	T 0610	C-11	HEGT9	T 0610	O-12
INCGT12	T 0610	O-32	SP1GT10*	T 0610	O-3	HEGT10*	T 0610	O-12
INCGT13	T 0610	O-32	SP1GT11	T 0610	O-3	HEGT11	T 0610	O-4
INCGT14	T 0610	O-19	SP1GT12	T 0610	O-3	HEGT12*	T 0610	O-4
INCGT15*	T 0610	O-19	SP1GT13	T 0610	O-19	HEGT13*	T 0610	O-4
INCGT16	T 0610	O-34	SP1GT14	T 0610	O-19	HEGT14	T 0610	O-4
INCGT17	T 0610	O-34	SP1GT15*	T 0610	O-19	HEGT15*	T 0610	O-31
INCGT18*	T 0610	O-34	SP1GT16*	T 0707	HU7	HEGT16	T 0610	O-31
INCGT19	T 0610	O-34	SP1GT17	T 0707	HU7	HEGT17	T 0610	O-31
INCGT20*	T 0610	O-34	SP1GT18	T 0707	HU7	HEGT18*	T 0610	O-31
INCGT21	T 0610	O-17	SP1GT19	T 0707	GT10	HEGT19	T 0707	HU20
INCGT22	T 0610	O-33	SP1GT20*	T 0707	GT10	HEGT20*	T 0707	HU20
INCGT23	T 0610	O-33	SP1GT21*	T 0707	GT10	HEGT21	T 0707	HU20
INCGT24*	T 0610	O-33	SP1GT22	T 0707	GT9	HEGT22	T 0707	HU20
INCGT25*	T 0610	O-33	SP1GT23	T 0707	GT9	HEGT23	T 0707	GT10
INCGT26	T 0610	O-33	SP1GT24	T 0707	GT9	HEGT24	T 0707	GT10
INCGT27	T 0610	O-31	SP1GT25*	T 0707	GT4	HEGT25*	T 0707	GT10
INCGT28	T 0610	O-31	SP1GT26	T 0707	GT4	HEGT26	T 0707	GT10
INCGT29	T 0610	O-31	SP1GT-27	T 0707	GT4	HEGT27	T 0707	GT4
INCGT30	T 0610	O-31	SP1GT28	T 0707	GT12	HEGT28	T 0707	GT4
INCCO1	MALPELO	MW1	SP1GT29	T 0707	GT12	HEGT29	T 0707	GT4
			SP1GT30	T 0707	GT12	HEGT30	T 0707	GT4
			SP1CO1*	MALPELO	MW	HECO1*	MALPELO	ME1
			SP1CO2*	MALPELO	MW	HECO2*	MALPELO	ME1
			SP1CO3	MALPELO	21-130			
			SP1CO4	MALPELO	ME			

Tabla I. Continuación...

Especie/ ID organismos	Crucero	Estación	Especie/ ID organismos	Crucero	Estación	Especie/ ID organismos	Crucero	Estación
<i>Atlanta inflata</i>			<i>Atlanta turriculata</i>			<i>Atlanta gibbosa</i>		
INFGT1	T 0610	C-10	TUGT1	T 0610	O-4	GIGT1	T 0610	O-17
INFGT2	T 0610	C-10	TUGT2	T 0610	O-4	GIGT2	T 0610	O-17
INFGT3	T 0610	C-10	TUGT3	T 0610	O-4	GIGT3*	T 0610	O-17
INFGT4*	T 0610	O-5	TUGT4*	T 0610	O-31	GIGT4	T 0610	O-17
INFGT5*	T 0610	O-5	TUGT5*	T 0610	O-31	GIGT5*	T 0610	O-17
INFGT6	T 0610	O-5	TUGT6	T 0610	O-31	GIGT6	T 0610	O-33
INFGT7*	T 0610	O-4	TUGT7	T 0610	O-32	GIGT7	T 0610	O-33
INFGT8	T 0610	O-4	TUGT8*	T 0610	O-32	GIGT8*	T 0610	O-33
INFGT9	T 0610	O-4	TUGT9*	T 0610	O-32	GIGT9	T 0610	O-33
INFGT10*	T 0610	O-17	TUGT10*	T 0610	O-19	GIGT10*	T 0610	O-33
INFGT11*	T 0610	O-17	TUGT11*	T 0610	O-19	GIGT11*	T 0610	O-33
INFGT12	T 0610	O-17	TUGT12	T 0610	O-19	GIGT12	T 0610	O-34
INFGT13	T 0610	C-11	TUGT13	T 0610	O-18	GIGT13	T 0610	O-34
INFGT14	T 0610	C-11	TUGT14	T 0610	O-18	GIGT14	T 0610	O-34
INFGT15*	T 0610	C-11	TUGT15*	T 0610	O-18	GIGT15*	T 0610	O-34
INFGT16	T 0707	GT20	TUGT16	T 0707	GT4	GIGT16	T 0610	O-34
INFGT17	T 0707	GT20	TUGT17	T 0707	GT4	GIGT17*	T 0610	O-34
INFGT18	T 0707	GT20	TUGT18	T 0707	GT4	GIGT18	T 0610	O-34
INFGT19	T 0707	HU20	TUGT19	T 0707	HU20	GIGT19	T 0610	O-34
INFGT20*	T 0707	HU20	TUGT20*	T 0707	HU20	GIGT20*	T 0707	GT4
INFGT21	T 0707	HU20	TUGT21	T 0707	HU20	GIGT22*	T 0707	GT10
INFGT22	T 0707	GT12	TUGT22	T 0707	GT2	GIGT23*	T 0707	GT12
INFGT23	T 0707	GT12	TUGT23	T 0707	GT2	GIGT24	T 0610	O-33
INFGT24	T 0707	GT12	TUGT24	T 0707	GT2	GIGT25*	T 0610	O-33
INFGT25*	T 0707	GT9	TUGT25*	T 0707	GT10	GIGT26	T 0610	O-33
INFGT26	T 0707	GT9	TUGT26	T 0707	GT10	GIGT27	T 0610	O-33
INFGT27	T 0707	GT9	TUGT27	T 0707	GT10	GIGT28	T 0707	HU36
INFGT28	T 0707	GT4	TUGT28	T 0707	HU7	GIGT29	T 0707	HU36
INFGT29	T 0707	GT4	TUGT29	T 0707	HU7	GIGT30	T 0707	HU36
INFGT30	T 0707	GT4	TUGT30	T 0707	HU7	GICO1	MALPELO	MW1
INFGC31	GC 0701	58	TUCO1*	MALPELO	21-190	GICO2	MALPELO	MW1
			TUCO2*	MALPELO	21-190	GICO3	MALPELO	MW1
			TUCO3	MALPELO	21-100			
			TUCO4	MALPELO	21-100			
			TUCO5	MALPELO	21-100			

Tabla I. Continuación...

Especie/ ID organismos	Crucero	Estación	Especie/ ID organismos	Crucero	Estación	Especie/ ID organismos	Crucero	Estación
<i>Atlanta oligogyra</i>			<i>Atlanta californiensis</i>			<i>Atlanta brunnea</i>		
OLGT1	T 0610	O-33	CAGC2	GC 0701	58	BRGT1	T 0707	HU20
OLGT2	T 0610	O-33	CAGC3	GC 0701	58	BRGT2*	T 0707	HU20
OLGT3	T 0610	O-33	CAGC4	GC 0701	58	BRGT3	T 0707	HU20
OLGT4	T 0610	O-33	CAGC5	GC 0701	58	BRGT4	T 0707	HU20
OLGT5*	T 0610	O-33	CAGC6*	GC 0701	58	BRGT5*	T 0707	HU36
OLGT6*	T 0610	O-19	CAGC7*	GC 0701	58	BRGT6	T 0707	HU36
OLGT7	T 0610	O-19	CAGC8	GC 0701	58	BRGT7	T 0707	GT9
OLGT8	T 0610	O-19	CAGC9	GC 0701	58	BRGT8	T 0707	GT9
OLGT9*	T 0610	O-19	CAGC10	GC 0701	58	BRGT9*	T 0707	HU42
OLGT10*	T 0610	O-19	CAGC11	GC 0701	89	BRGT10*	T 0707	GT2
OLGT11	T 0610	C-11	CAGC12	GC 0701	89	BRGT11	T 0707	GT2
OLGT12	T 0610	C-11	CAGC13	GC 0701	89	BRGT12*	T 0707	GT10
OLGT13*	T 0610	C-11	CAGC14	GC 0701	89	BRGT13*	T 0707	GT23
OLGT14	T 0610	C-11	CAGC15	GC 0701	89	BRGT14	T 0610	C-10
OLGT15*	T 0610	C-11	CAGC16	GC 0701	89	BRGT15	T 0707	GT3
OLGT16	T 0707	HU20	CAGC17	GC 0701	89			
OLGT17	T 0707	HU20	CAGC18	GC 0701	89	<i>Atlanta pacifica</i>		
OLGT18	T 0707	HU20	CAGC19*	GC 0701	89	SP2GT1*	T 0610	C-11
OLGT19	T 0707	HU20	CAGC20	GC 0701	89	SP2GT2	T 0610	C-11
OLGT20*	T 0707	HU20	CAGC21	GC 0701	89	SP2GT3*	T 0610	C-11
OLGT21*	T 0707	HU7	CAGC22	GC 0701	89	SP2GT4*	T 0610	C-11
OLGT22	T 0707	HU7	CAGC23	GC 0701	89	SP2CO1*	MALPELO	21-100
OLGT23	T 0707	HU7	CAGC24*	GC 0701	89	SP2CO2*	MALPELO	21-100
OLGT24	T 0707	HU7	CAGC25*	GC 0701	89	SP2CO3*	MALPELO	21-190
OLGT25*	T 0707	HU7	CAGC26*	GC 0701	83	SP2CO4*	MALPELO	21-190
OLGT26*	T 0707	GT2	CAGC27	GC 0701	83	SP2CO5*	MALPELO	21-190
OLGT27	T 0707	GT2	CAGC28	GC 0701	83			
OLGT28	T 0707	GT2	CAGC29	GC 0701	83			
OLGT29*	T 0707	GT2	CAGC30	GC 0701	83			
OLGT30	T 0707	GT2						
OLCO1*	MALPELO	ME1						
OLCO2*	MALPELO	ME1						

Tabla II. Relación de los organismos depositados en la colección del Museo de Historia Natural de Santa Barbara utilizados para el análisis morfométrico.

Especie	No. de catálogo SBMNH	Org. por lote	Estado	País	Latitud	Longitud
<i>Atlanta brunnea</i>	453275	1	Sonora	México	27°56'5"N	111°3'23"W
<i>Atlanta californiensis</i>	140129	5	California	EUA	33°4'24"N	118°24'42"W
<i>Atlanta californiensis</i>	345481	2	California	EUA	33°19'60"N	118°31'0"W
<i>Atlanta gaudichaudi</i>	266326	1	Hawaii	EUA	20°39'38"N	156°29'38"W
<i>Atlanta gaudichaudi</i>	453273	2	Baja California Sur	México	25°47'15"N	25°47'15"W
<i>Atlanta gaudichaudi</i>	453274	1	Nayarit	México	20°45'33"N	105°31'55"W
<i>Atlanta gaudichaudi</i>	453283	1	Guanacaste	Costa Rica	10°34'36"N	85°42'32"W
<i>Atlanta lesueurii</i>	112668	3	Kagoshima	Japón	30°23'30"N	129°36'30"E
<i>Atlanta peronii</i>	345478	1	Sonora	México	27°57'6"N	111°22'10"W
<i>Atlanta peronii</i>	345483	4	Baja California Sur	México	27°31'30"N	111°34'30"W
<i>Atlanta peronii</i>	453288	1	Hawaii	EUA	21°36'36"N	158°10'12"W
<i>Atlanta turriculata</i>	265890	2	Hawaii	EUA	20°41'22"N	156°30'2"W
<i>Atlanta turriculata</i>	453276	1	Colima	México	19°6'24"N	104°22'28"W

ANEXO 2. Comparación de las características presentadas en las especies de la familia Atlantidae.

Especie	Protoconcha					Teloconcha		Quilla		Tipo de ojo	Otras características
	No. Espiras	Ornamentación	Coloración	Altura espiral	Inclinación	Ornamentación	Coloración	Forma	Coloración de la Base		
<i>Atlanta lesueurii</i>	2 1/2	n/a	Transparente	Baja	n/a	n/a	Transparente	Alta truncada	Transparente	B	
<i>Atlanta oligogyra</i>	2 1/2	n/a	Violeta	Baja	n/a	n/a	Transparente	Alta redondeada	Transparente	A	
<i>Atlanta inflata</i>	4 1/2	Estrías longitudinales continuas	Dorada pálida	Baja	Ligera	n/a	Transparente	Alta truncada	Marrón-Rojizo	A	Ojo en forma de "V"
<i>Atlanta helicinoidea</i>	4 1/2	Estrías longitudinales continuas	Amarillenta pálida	Baja	Ligera	n/a	Amarillenta pálida	Baja redondeada	Transparente	C	Quilla ondulada
<i>Atlanta californiensis</i>	3 1/4	n/a	Transparente	Baja	n/a	n/a	Transparente	Alta redondeada	Marrón-Dorado	A	Suturas superficiales
<i>Atlanta peronii</i>	3 1/4 – 3 1/2	n/a	Suturas violeta o marrón	Baja	n/a	n/a	Transparente	Alta redondeada	Marrón-Rojizo	B	
<i>Atlanta echinogyra</i>	3 3/4	Estrías longitudinales intermitentes	Suturas violeta	Baja	Ligera	n/a	Transparente	Alta truncada	Violeta	A	
<i>Atlanta turriculata</i>	4 1/4	Cresta en las suturas	Magenta, Marrón, Dorado	Alta	n/a	n/a	Transparente	Alta redondeada	Magenta, Marrón, Dorado	A	Espiral como tornillo
<i>Atlanta brunnea</i>	4	Estrías longitudinales continuas	Dorada	Alta	n/a	Puntos	Dorada	Alta redondeada	Dorada	A	
<i>Atlanta gibbosa</i>	6	n/a	Transparente	Alta	Ligera	Ondulación	Transparente	Alta truncada	Transparente	B	Suturas superficiales
<i>Atlanta inclinata</i>	4 1/2	n/a	Suturas marrón	Alta	Fuerte	n/a	Transparente	Alta redondeada	Marrón, Dorada	B	
<i>Atlanta tokiokai</i>	5 1/2	Cresta entre suturas	Marrón	Alta	Fuerte	n/a	Marrón en la parte interna	Alta truncada	Transparente	B	
<i>Atlanta frontieri</i>	4 1/4	Cresta en las suturas	Suturas violeta	Baja	n/a	n/a	Transparente	Alta redondeada	Marrón	B	Espiral plana
<i>Oxygyrus inflatus</i>	n/a	Estrías longitudinales en forma de zig-zag	Dorada	n/a	n/a	n/a	n/a	Alta truncada	Transparente	C	Forma involuta, quilla cartilaginosa

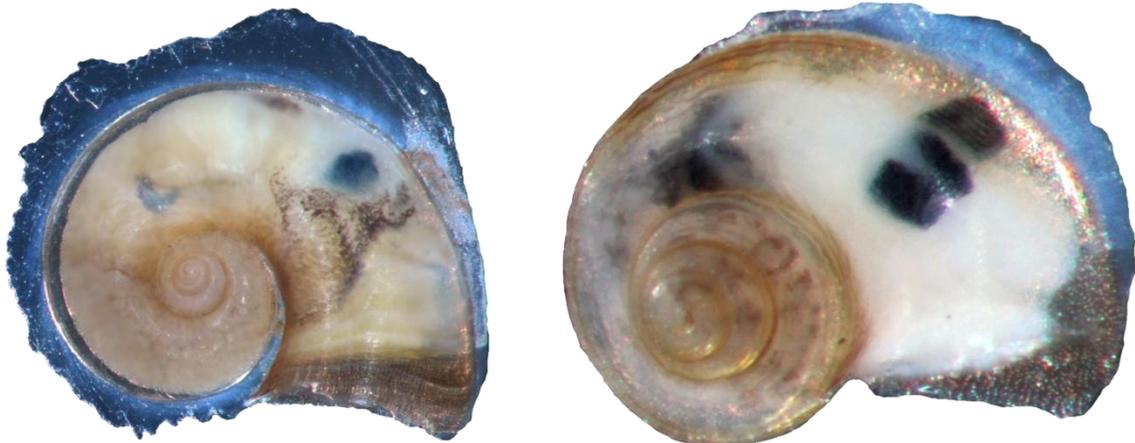
ANEXO 3. Clave de identificación de las especies de la familia Atlantidae presentes en el Pacífico mexicano.

1. a) Concha globosa color dorado, espiral involuta, estrías transversales en zig-zag, quilla cartilaginosa alta truncada..... *Oxygyrus inflatus*
 b) Concha calcárea aplanada lateralmente con espiral dextrógira..... *Atlanta*
2. a) Protoconcha con menos de tres espiras..... 3
 b) Protoconcha con más de tres espiras..... 4
3. a) Protoconcha sin coloración, suturas de la espiral profundas, quilla alta truncada, ojo tipo B..... *A. lesueurii*
 b) Protoconcha y/o suturas de la espiral color violeta, quilla alta redondeada, ojo tipo A..... *A. oligogyra*
4. a) Espiral baja (no sobrepasa la altura de la última espira)..... 5
 b) Espiral alta (sobrepasa la altura de la última espira)..... 11
5. a) Protoconcha con más de tres y menos de cuatro espiras..... 6
 b) Protoconcha con cuatro o más espiras..... 9
6. a) Sin ornamentación en la protoconcha, base de la quilla color marrón- rojizo.... 7
 b) Con ornamentación en la protoconcha, base de la quilla color violeta..... 8
7. a) Protoconcha globosa con $3 \frac{1}{4}$ espiras, suturas de la espiral superficiales sin coloración, ojo tipo A..... *A. californiensis*
 b) Protoconcha con $3 \frac{1}{4}$ - $3 \frac{1}{2}$ espiras, suturas de la espiral color marrón o violeta, ojo tipo B..... *A. peronii*
8. a) Protoconcha con $3 \frac{3}{4}$ espiras, suturas de la espiral color violeta, quilla alta truncada, ojo tipo A..... *A. echinogyra*
9. a) Protoconcha con $4 \frac{1}{4}$ espiras formando una espiral casi plana, suturas de la espiral color violeta con una cresta, quilla alta redondeada con base color marrón, ojo tipo B..... *A. frontieri*
 b) Protoconcha globosa con $4 \frac{1}{2}$ espiras con estrías longitudinales continuas... 10
10. a) Protoconcha y telocóncha con coloración amarillenta, quilla baja redondeada ondulada sin coloración en la base, ojo tipo C..... *A. helicinoidea*

- b) Concha transparente con suturas ligeramente doradas, quilla alta truncada con base color marrón-rojizo, ojo tipo A con forma de "V"..... *A. inflata*
11. a) Protoconcha sin inclinación..... 12
 b) Protoconcha inclinada..... 13
12. a) Concha color dorado, protoconcha con 4 espiras en forma de cono con estrías longitudinales, teloncha con hileras de puntos, ojo tipo A..... *A. brunnea*
 b) Protoconcha color marrón, magenta o dorado con 4 ¼ espiras en forma de tornillo, base de la quilla marrón o magenta..... *A. turriculata*
13. a) Protoconcha con 6 o 7 espiras, suturas de la espiral superficiales, concha sin coloración, ojo tipo B..... *A. gibbosa*
 b) Protoconcha con menos de 6 espiras..... 14
14. a) Protoconcha con 4 ½ espiras, suturas de las espiras color marrón, quilla alta redondeada con base color marrón, la primer espira de la teloncha se sobrepone sobre la última espira de la protoconcha..... *A. inclinata*
 b) Protoconcha con 5 ½ espiras con una cresta en medio, coloración marrón en la parte interna de la primera espira de la teloncha, quilla alta truncada, primer espira de la teloncha se sobrepone sobre la última y penúltima espira de la protoconcha..... *A. tokiokai*

ANEXO 4. Fichas de identificación de las especies de la familia Atlantidae en el Pacífico mexicano.

Atlanta brunnea Gray, 1850



Sinónimos

Atlanta fusca Souleyet, 1852

Descripción

Concha color dorado con espiral dextrógira aplanada lateralmente, con hileras de pequeños puntos en la teloconcha. Protoconcha con espiral alta en forma cónica con 4 espiras y ornamentada con estrías longitudinales. Quilla calcárea transparente alta redondeada con base incolora. Ojo tipo A.

Talla de la concha sin quilla

Máxima: 1.90 mm Mínima: 0.66 mm

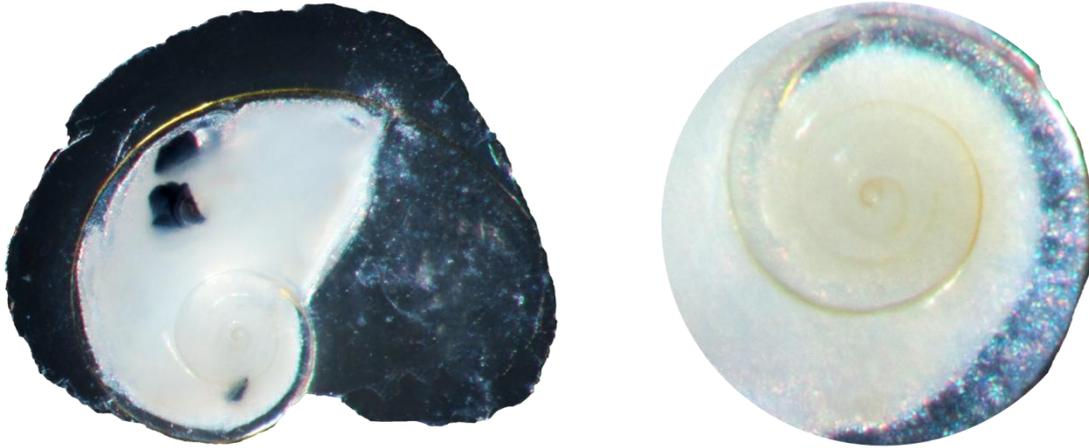
Tamaño promedio de la protoconcha

0.65 ± 0.6 mm

Distribución

Circumtropical

Atlanta californiensis Seapy & Richter, 1993



Descripción

Concha con espiral dextrógira aplanada lateralmente. Protoconcha con espiral baja con $3\frac{1}{4}$ espiras con suturas superficiales que pueden ser desde incoloras hasta doradas, sin ornamentación. Quilla calcárea transparente alta redondeada con base color marrón – dorado. Ojo tipo A.

Talla de la concha sin quilla

Máxima: 2.45 mm Mínima: 0.82 mm

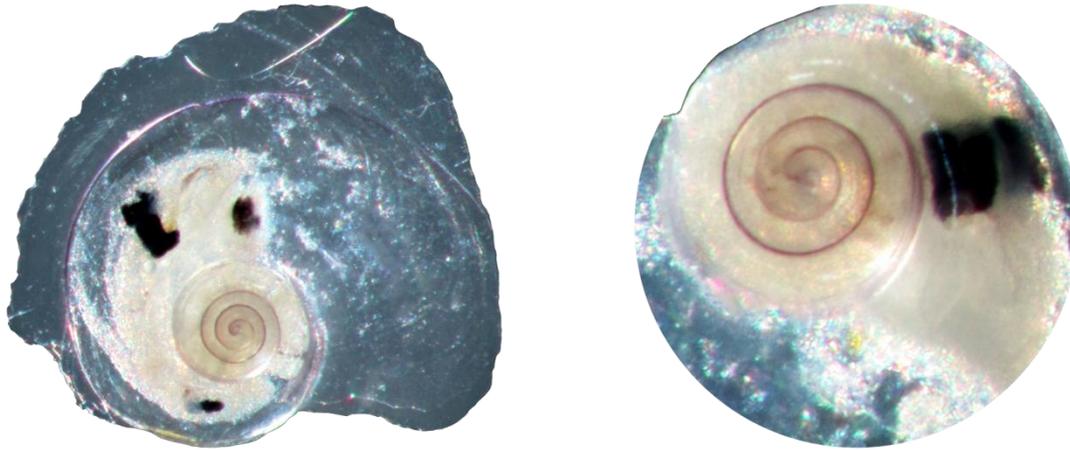
Tamaño promedio de la protoconcha

0.45 ± 0.04 mm

Distribución

Océano Pacífico americano: desde British Columbia, EUA hasta Golfo de Tehuantepec, México; Golfo de California, México.

Atlanta echinogyra Richter, 1972



Sinónimos

Atlanta plana Richter, 1972

Descripción

Concha con espiral dextrógira aplanada lateralmente. Protoconcha con espiral cónica baja inclinada con $3\frac{3}{4}$ espiras con suturas color violeta y ornamentación en forma de estrías longitudinales intermitentes las cuales pueden aparecer desde escasas hasta recubrir toda la protoconcha. La lateral de la tercera espira se observa con perfil cuadrado; la última espira de la protoconcha puede o no estar constreñida. Quilla calcárea transparente alta truncada con base color violeta. Ojo tipo A.

Talla de la concha sin quilla

Máxima: 1.68 mm Mínima: 0.53 mm

Tamaño promedio de la protoconcha

0.54 ± 0.06 mm

Distribución

Océano Índico: Norte y Australia; Océano Pacífico americano: Hawaii, EUA, Golfo de California y Golfo de Tehuantepec, México, Isla Malpelo Colombia.

Atlanta frontieri Richter, 1993



Descripción

Concha con espiral dextrógira aplanada lateralmente. Protoconcha con espiral baja plana con 4¼ espiras con suturas color violeta, ornamentadas con una cresta. La lateral de la cuarta espira se observa con perfil cuadrado. Quilla calcárea transparente alta redondeada con base color marrón. Ojo tipo B.

Talla de la concha sin quilla

Máxima: 5.75 mm Mínima: 1.11 mm

Tamaño promedio de la protoconcha

0.57 ± 0.05 mm

Distribución

Océano Índico: Norte y Sureste; Océano Pacífico americano: Golfo de California y Golfo de Tehuantepec, México, Isla Malpelo Colombia.

Atlanta gibbosa Souleyet, 1852



Descripción

Concha incolora con espiral dextrógira aplanada lateralmente. Protoconcha con espiral cónica alta ligeramente inclinada con 6 a 7 espiras sin ornamentación, con suturas superficiales transparentes o doradas. La última espira de la concha presenta ondulaciones en la parte interna y no se sobrepone a la protoconcha. Quilla calcárea transparente alta truncada con base incolora. Ojo tipo A.

Talla de la concha sin quilla

Máxima: 4.68 mm Mínima: 1.00 mm

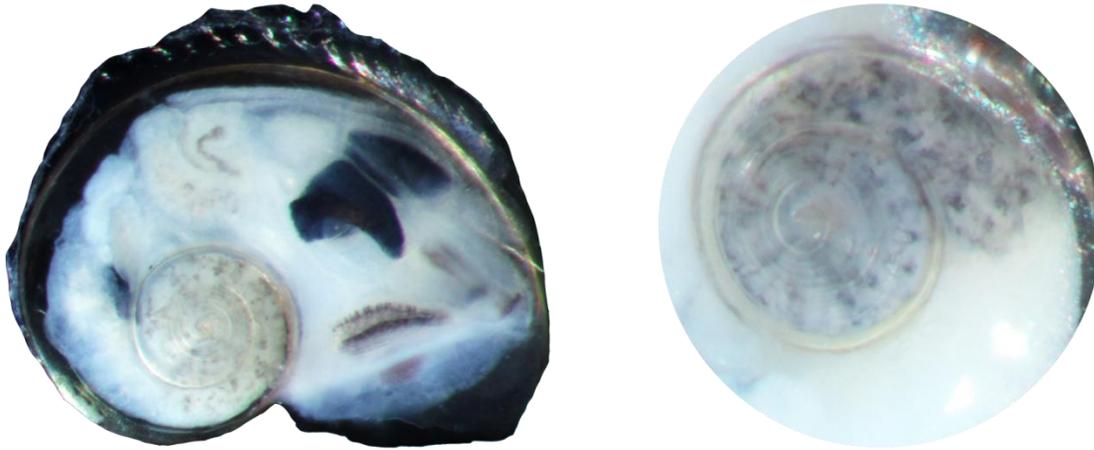
Tamaño promedio de la protoconcha

0.77 ± 0.09 mm

Distribución

Océano Índico; Océano Pacífico; Océano Pacífico americano: Golfo de Tehuantepec, México, Isla Malpelo, Colombia.

Atlanta helicinoidea Gray, 1850



Sinónimos

Atlanta depressa Souleyet, 1852

Atlanta helicinoides Souleyet, 1852

Descripción

Concha pálida amarillenta con espiral dextrógira aplanada lateralmente con perfil globoso. Protoconcha con espiral baja ligeramente inclinada con 4½ espiras con estrías longitudinales continuas y paralelas. Quilla calcárea transparente baja redondeada ondulada con base incolora. Ojo tipo C.

Talla de la concha sin quilla

Máxima: 1.80 mm Mínima: 0.67 mm

Tamaño promedio de la protoconcha

0.46 ± 0.03 mm

Distribución

Circumtropical.

Atlanta inclinata Gray, 1850



Sinónimos

Atlanta affinis Tesch, 1906
Atlanta inclinata Souleyet, 1852
Atlanta macrocarinata Bonnevie, 1920
Atlanta megalope Richter, 1961

Descripción

Concha con espiral dextrógira aplanada lateralmente. Protoconcha con espiral alta inclinada con 4½ espiras con suturas color marrón. La primera espira de la teloconcha únicamente se sobrepone en la última espira de la protoconcha. Quilla calcárea transparente alta redondeada con base color marrón o dorado. Ojo tipo A.

Talla de la concha sin quilla

Máxima: 5.1 mm Mínima: 1.00 mm

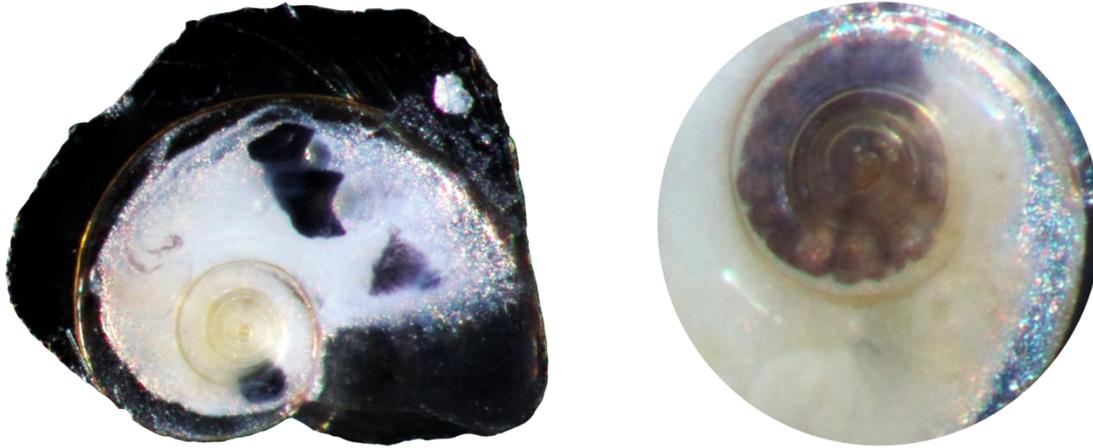
Tamaño promedio de la protoconcha

0.60 ± 0.06 mm

Distribución

Circumtropical.

Atlanta inflata Gray, 1850



Sinónimos

Atlanta inflata Souleyet, 1852
Atlanta quoyana Souleyet, 1852
Atlanta quoyii Gray, 1850

Descripción

Concha con espiral dextrógira aplanada lateralmente. Protoconcha con espiral baja ligeramente inclinada con 4½ espiras con suturas color dorado, ornamentada con estrías longitudinales continuas. Quilla calcárea transparente alta truncada con base color marrón – dorado. Ojo tipo A en forma de “V”.

Talla de la concha sin quilla

Máxima: 1.30 mm Mínima: 0.55 mm

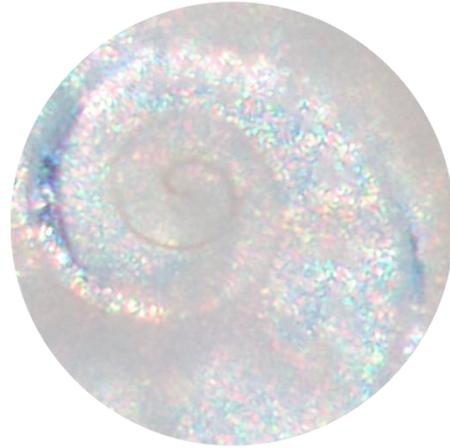
Tamaño promedio de la protoconcha

0.40 ± 0.04 mm

Distribución

Océano Pacífico.

Atlanta lesueurii Gray, 1850



Sinónimos

Atlanta lesueuri Souleyet, 1852

Descripción

Concha incolora con espiral dextrógira aplanada lateralmente. Protoconcha con espiral baja con 2½ espiras, sin ornamentación. Quilla calcárea transparente alta truncada. Ojo tipo B.

Talla de la concha sin quilla

Máxima: 3.17 mm Mínima: 1.08 mm

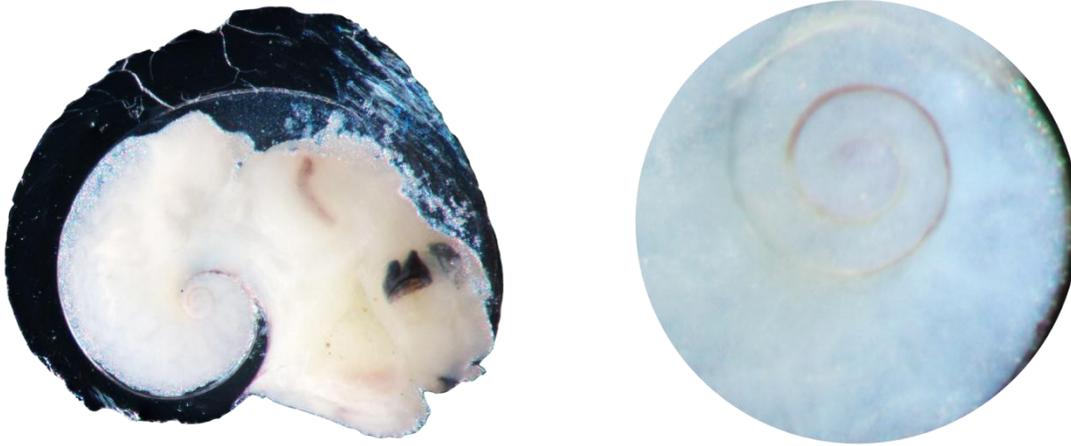
Tamaño promedio de la protoconcha

0.30 ± 0.03 mm

Distribución

Circumtropical.

Atlanta oligogyra Tesch, 1906



Descripción

Concha con espiral dextrógira aplanada lateralmente. Protoconcha con espiral baja en forma de domo con 2½ espiras con suturas superficiales con coloración violeta, sin ornamentación. Quilla calcárea transparente alta redondeada. Ojo tipo A.

Talla de la concha sin quilla

Máxima: 2.44 mm Mínima: 0.65 mm

Tamaño promedio de la protoconcha

0.32 ± 0.06 mm

Distribución

Océano Índico; Océano Pacífico.

Atlanta peronii Lesueur, 1817



Sinónimos

Atlanta keraudrenii Lesueur, 1817
Steira lamanoni Eschscholtz, 1825
Atlanta costae Mandralisca, 1840
Ladas planorboides Forbes, 1844
Atlanta gaudichaudi Gray, 1850

Atlanta gaudichaudii Souleyet, 1852
Atlanta steindachneri Oberwimmer, 1898
Atlanta pacifica Tokioka, 1955
Schizotrochus palaeomphaloides
Nordsieck, 1973

Descripción

Concha con espiral dextrógira aplanada lateralmente. Protoconcha con $3\frac{1}{4}$ - $3\frac{1}{2}$ espiras, espiral que puede ser desde baja como domo hasta medianamente alta en forma cónica con las espiras bien marcadas, sin ornamentación y suturas color marrón o violeta. Quilla calcárea transparente alta redondeada con base color marrón rojizo. Ojo tipo B.

Talla de la concha sin quilla

Máxima: 9.16 mm Mínima: 0.79 mm

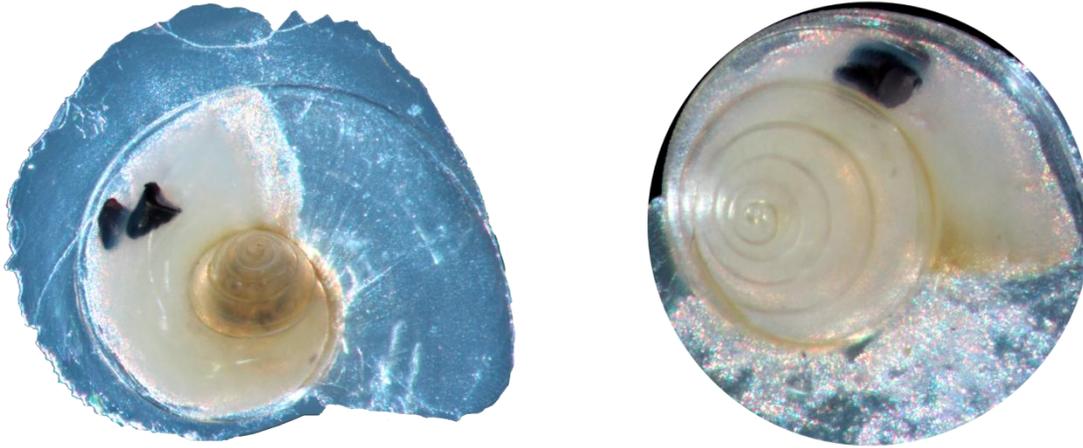
Tamaño promedio de la protoconcha

0.41 ± 0.04 mm

Distribución

Circumtropical.

Atlanta tokiokai van der Spoel & Troost, 1972



Descripción

Concha con espiral dextrógira aplanada lateralmente. Protoconcha ligeramente marrón con espiral alta inclinada con 5½ espiras, con una cresta entre las espiras. Primer espira de la telioconcha con coloración marrón en la parte interna sobreponiéndose en la última y penúltima espiras. Quilla calcárea transparente alta truncada. Ojo tipo B.

Talla de la concha sin quilla

Máxima: 2.96 mm Mínima: 1.07 mm

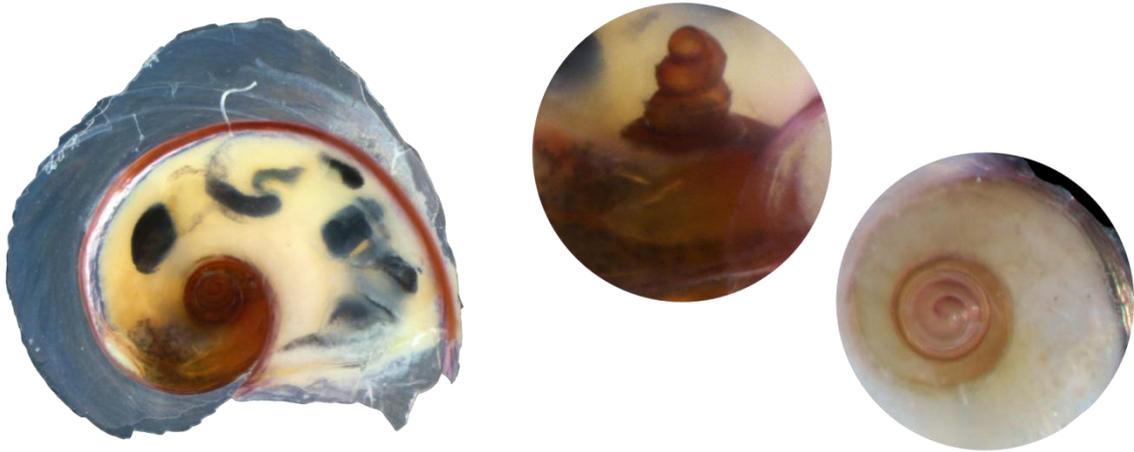
Tamaño promedio de la protoconcha

0.71 ± 0.12 mm

Distribución

Circumtropical.

Atlanta turriculata d'Orbigny, 1836



Descripción

Concha con espiral dextrógira aplanada lateralmente. Protoconcha marrón o magenta con espiral alta en forma de tornillo con $4\frac{1}{4}$ espiras con cresta en las suturas. Quilla calcárea transparente alta redondeada con base color marrón o magenta. Ojo tipo A.

Talla de la concha sin quilla

Máxima: 1.86 mm Mínima: 0.66 mm

Tamaño promedio de la protoconcha

0.44 ± 0.06 mm

Distribución

Océano Índico; Océano Pacífico.

Oxygyrus inflatus Benson, 1835



Sinónimos

Oxygyrus keraudreni (Lesueur, 1817)
Atlanta rangi d'Orbigny, 1836
Atlanta bivonae Mandralisca, 1840

Bellerophina minuta Forbes, 1844
Oxygyrus rangii Gray, 1850
Atys globulinus Nordsieck, 1972

Descripción

Concha dorada con espiral dextrógira involuta con estrías longitudinales en forma de zig-zag. Quilla transparente cartilaginosa que se desprende fácilmente. Ojo tipo C.

Talla de la concha sin quilla

Máxima: 2.12 mm Mínima: 0.72 mm

Distribución

Circumtropical.