

## VARIABILIDAD FENOTÍPICA DE *Nodilittorina* EN LA RESERVA DE PARACAS\* PHENOTYPIC VARIABILITY OF *Nodilittorina* IN THE PARACAS RESERVE

Leonardo Romero<sup>1</sup> y Mutsunori Tokeshi<sup>2</sup>

### Resumen

El presente trabajo muestra las observaciones realizadas en setiembre de 1999, en las proporciones fenotípicas de *Nodilittorina peruviana* y *Nodilittorina araucana*, en 7 orillas rocosas de la parte norte de la Reserva Nacional de Paracas. Los individuos fueron evaluados en relación a los caracteres de su conchilla, como son la pigmentación blanca zigzag en *N. peruviana* y la escultura espiral en *N. peruviana* y *N. araucana*. Se observó que existen diferencias significativas entre las orillas rocosas respecto a las proporciones mencionados. Estas diferencias podrían ser relacionadas con la heterogeneidad geológica y geográfica del área de estudio.

**Palabras Clave:** *Nodilittorina*, Paracas, plasticidad fenotípica, Perú.

### ABSTRACT

Phenotypic characters of *Nodilittorina peruviana* and *Nodilittorina araucana* were surveyed in September 1999, on seven rocky shores north of the Paracas Reserve. Shell zigzag white pigmentation and spiral sculpture were recorded for *N. peruviana* and *N. araucana*. Significant differences were observed between rocky shores in relation to the above mentioned characters, which are possibly related to geological and geographical heterogeneity.

**Key words:** *Nodilittorina*, Paracas, phenotypic plasticity, Perú.

### Introducción

Los Litorínidos son pequeños caracoles de distribución mundial y que se caracterizan por habitar la parte superior del ambiente intermareal. Estos moluscos han sido objeto de innumerables estudios sobre los diferentes aspectos de su biología, ecología y sistemática. Son reconocidos como un grupo de mucha plasticidad porque pueden presentar diferentes fenotipos ante las variables ambientales (McQuaid, 1996). Por ejemplo especies como *Nodilittorina unifasciata*, *Nodilittorina pyramidalis* (Chapman, 1997), *Littorina saxatilis* (Guralnik y Kurpius, 2001), *Littorina scutulata* y *Littorina plena* (Rugh, 1997) pueden presentar variaciones en el grosor y forma de la conchilla en relación al la exposi-

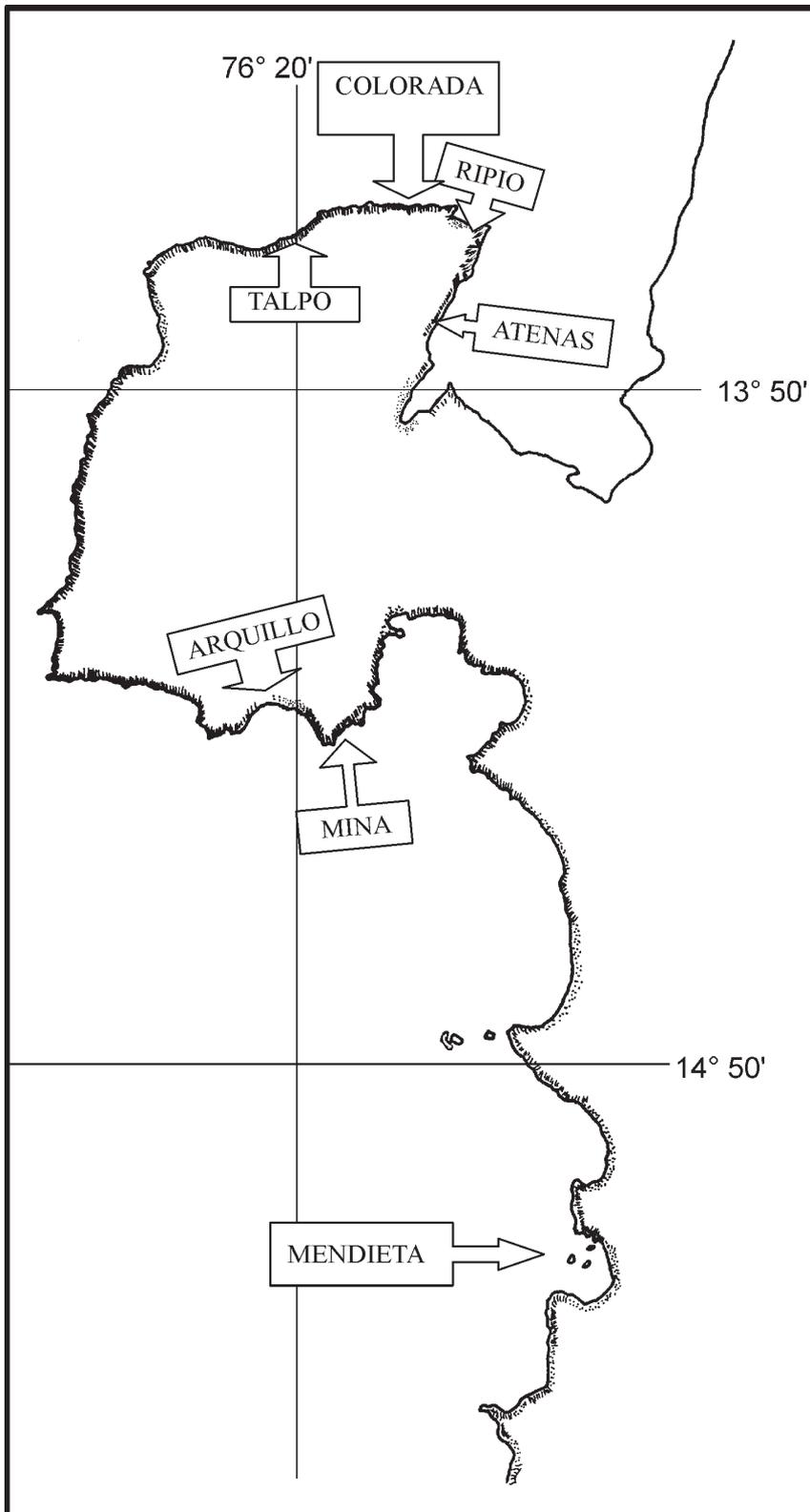
ción al oleaje; *Nodilittorina australis* presenta cambios en la escultura de la conchilla asociado a ciertas características ambientales originando el morfo *nodosa* (Johnsón y Black, 1999); *Nodilittorina unifasciata* puede presentar variabilidad en la forma de agregación y movimiento en relación al ambiente (Chapman, 1998).

En el Perú se reportan 9 especies de la Familia Littorinidae (Paredes et al., 1999) de las cuales dos especies, *Nodilittorina peruviana* y *Nodilittorina araucana*, se encuentran habitando la zona de estrés térmico y de salpicadura de las orillas rocosas de la provincia Peruano-Chilena. *N. peruviana* también se distribuye ligeramente más abajo, y puede encontrarse en la zona medio litoral inferior. Las orillas rocosas de la Reserva de Paracas presentan gran variabilidad de paisajes en la orilla rocosa dentro de escalas de pocos kilómetros, lo cual favorece la diversidad de comunidades y de especies intermareales. Podemos preguntarnos si esa diversidad puede extenderse también a la diversidad de fenotipos de algunas especies

\* Este estudio fue financiado por la WWF con el contrato Q-45 y el Fondo Educativo de Desarrollo Universitario (FEDU).

<sup>1</sup> Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Apartado 1898, Lima 100, Perú. lromeroc@unmsm.edu.pe

<sup>2</sup> Amakusa Marine Biological Laboratory, Kyushu University, Japan.



**Figura 1.** Mapa del área de estudio. Parte norte de la Reserva Nacional de Paracas. Se señalan las orillas rocosas estudiadas.

como los Litorinidos. En el presente trabajo se dan a conocer los resultados de las observaciones sobre la frecuencia de los fenotipos de pigmentación y escultura en las conchillas de *N. peruviana* y *N. araucana*, en diferentes orillas rocosas de la parte norte de la Reserva Nacional de Paracas.

## Material y métodos

### Área de Estudio

El área de estudio (Fig. 1) comprende la parte norte de la Reserva Nacional de Paracas, donde los paisajes de las orillas marinas son bastante variados, en particular por la diversidad geológica. Allí podemos apreciar diferentes tipos de rocas que a su vez proporcionan diversa fisiografía en relación a su proceso de erosión.

El área de estudio comprendió siete diferentes orillas (Tabla 1) ubicadas entre la parte norte de la Península de Paracas y la parte norte de la Bahía Mendieta.

El área se sitúa en la unidad geomorfológica de la denominada Cordillera de la Costa, la cual al llegar al mar lo hace como acantilados o riscos que promedian los

50 a 100 m de altura, en algunos lugares llegan hasta los 400 m, formando playas en su mayoría de cantos rodados y orillas rocosas formadas por peñas, peñones y macizos (Fernández-Dávila, 1993, Newell, 1956).

Nuestras observaciones permiten clasificar las orillas de la zona de estudio, en relación con su geología y condiciones fisiográficas, de la siguiente manera:

**1. Las orillas rocosas formadas por roca del Complejo Basal de la Costa.** Son las más duras y estables y característicamente están formadas por granito rojo. Estas rocas son las más antiguas pertenecientes a la era Precámbrica. Estos granitos han sido observados, por ejemplo, formando las orillas rocosas macizas de la zona comprendida entre Punta Pejerrey y Talpo, y también en la orilla de peñones en el lado sur de El Playón. Podemos observar que sobre este Complejo Basal suprayacen otras rocas sedimentarias como las de la Formación Chocolate o Paracas. A este tipo de orilla rocosa se continúa por lo general un fondo de cantos rodados, también de granito rojo, que procederían de un estrato de conglomerados, observable

**Tabla 1.** Orillas estudiadas y características más importantes

Lugares Estudiados	Tipo de Roca	Fisiografía	Exposición al oleaje
Athenas	Arenisca arcillosa	Macizo arenisca deleznable	Protegida
Punta Colorada	Complejo basal	Macizo granito rojo	Expuesta
Punta Ripio	Complejo basal	Macizo granito rojo	Expuesta
Talpo	Complejo basal/ Arenisca arcillosa	Macizo granítico rojo y peñones de arenisca	Expuesta
Arquillo	Formación Ambo	Peñones de arenisca y rocas de granito	Expuesta
La Mina	Formación Ambo	Macizo de arenisca	Protegida
Mendieta	Arenisca arcillosa	Macizo de arenisca	Protegida

**Tabla 2.** Numero de individuos de *N. peruviana* y *N. araucana* y lugares estudiados. Se indican la presencia (1) o ausencia (0) de escultura espiral; el grado de pigmentación blanca zigzag, completo (1), parcial (2), escaso/ sin (3).

ESPECIE	ESCULTURA	PIGMENT	ATENAS	COLORADA	RIPIO	TALPO	ARQUILLO	LA MINA	MENDIETA	Total
araucana	0		16	83	33	35	19	35	19	240
	1		57	33	20	27	107	79	40	363
peruviana	0	1	29	54	44	2	6	111	179	425
		2	25	141	128	104	0	77	275	750
		3	3	20	0	124	1	0	103	251
	1	1	83	44	22	1	4	61	67	282
		2	110	28	11	19	5	17	47	237
		3	12	2	5	5	0	0	7	31
<b>Total</b>		335	405	263	317	142	380	737	2579	

en la base de algunos acantilados de la Formación Paracas en la Península de Paracas. En ciertos lugares este estrato debió hundirse y erosionarse y formar las playas de cantos rodados.

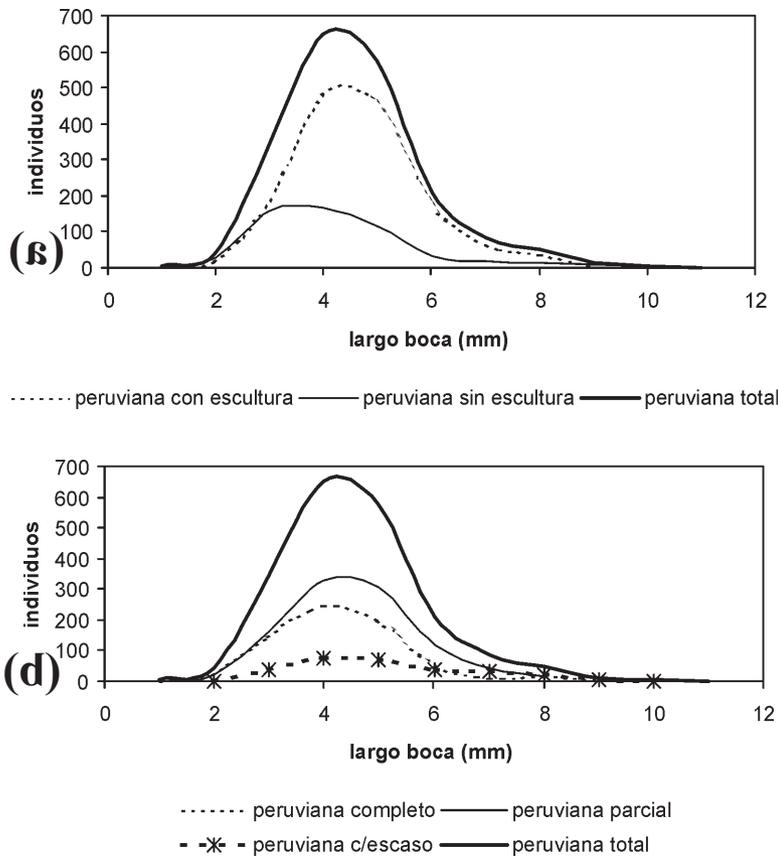
**2. Las orillas de roca sedimentaria Arenisca de la Formación Ambo.** Pertenecen al Carbonífero. Orilla constituida por Areniscas de color gris verdoso con granos finos a gruesos y en algunos estratos se observan inclusiones de granos de 1 a 2 cm de diferentes tipos, graníticos, volcánicos, etc. Estas rocas presentan láminas de carbón con abundantes fósiles vegetales. Con estas rocas podemos encontrar orillas rocosas formadas por peñas redondeadas en el lado oeste de Cerro Prieto (= Arquillo) y en las orillas macizas de La Mina.

**3. Las orillas de roca Arenisca Arcillosa de color amarillo ocre.** Estas rocas pertenecen a la Formación Paracas del Terciario Temprano, y están constituidas por limolitas amarillentas, con lutitas de hojuelas, areniscas fosfáticas gris verdosas y presen-

cia de bentonita. Está roca esta ampliamente distribuida en toda la Reserva de Paracas, y pueden observarse orillas formadas por esta roca en Lagunillas, La Catedral y Mendieta. La fisiográfica de estas orillas está dada por grandes macizos de contornos redondeados por la erosión, frecuentemente socavados y fragmentados por la acción de las olas.

**Material biológico**

*N. peruviana* puede alcanzar hasta 2,3 cm de altura de la conchilla, la coloración externa es negra azulada o marrón oscuro, y en algunos lugares se pueden observar individuos gris violáceo. Presentan unas franjas blancas zigzagueantes, muy conspicuas en algunos individuos y que en otros individuos pueden no estar presentes; el opérculo es color café oscuro, y en algunos ejemplares puede observarse una conspicua escultura espiral. En Chile se han realizado estudios que indican que las tallas de *N. peruviana* en sectores protegidos son mayores que las que viven en sectores expuestos (Guzmán y col. 1998).



**Figura 2.** *Nodilittorina peruviana* (a) Distribución de la frecuencia de la ornamentación (escultura espiral) por talla, expresada como el diámetro de boca (abertura de la concha). Se muestra los dos fenotipos (con y sin escultura) y la frecuencia total. (b). Distribución de la frecuencia del color (líneas blancas zigzagueantes) por talla, expresada como el diámetro de boca (abertura de la concha). Se muestra los dos fenotipos (completa: líneas definidas en toda la concha, parcial: manchas blancas y s/escasa: sin manchas blancas o inconspicuas) y la frecuencia total.

*N. araucana* es más pequeña, aunque algunos ejemplares pueden alcanzar 1 cm aproximadamente. La coloración externa es marrón verdosa, dependiendo del grado de desecación que sufra (aunque en Chile la describen como gris azulado, algunas veces con tonos amarillentos). Algunos ejemplares observados presentan, además, una pigmentación amarillenta y cancelada, en la última vuelta corporal, y en otros casos pueden ser totalmente marrón oscuro. El opérculo es pardo, fácilmente distinguible del de *N. peruviana*; también se encuentran algunos individuos con escultura espiral.

Se sabe que estas dos especies presentan cópula interna y que colocan una cápsula con un solo huevo que tendrá desarrollo planctónico, siendo éste su principal medio de dispersión (Jordan & Ramorino, 1975; Reid, 2002).

En el presente trabajo se consideraron los siguientes caracteres:

- Como *indicador de la talla* el diámetro anteroposterior de la boca de la conchilla, debido a que muchos individuos presentaban el ápice roído. Los valores del diámetro de la boca fueron agrupados en intervalos de 1 mm.

- Para *N. peruviana* se anotó la característica de pigmentación zigzag blanca con los grados de:

1. *completa*, para los casos en que las líneas zigzagueantes estuvieran a todo lo largo de la concha;

2. *parcial*, para los casos en que solo se observan manchas; y

3. *S/ escasa*, para los casos en que no se apreciaba o que no podía identificarse claramente las líneas.

- Tanto para *N. peruviana* y *N. araucana*, se observó la presencia de la *escultura espiral*.

- En *N. araucana* no se considero pigmentación amarillenta y cancelada por que muy pocos individuos la presentaban.

Fueron analizados un total de 1976 *N. peruviana* y 603 *N. araucana*, procedentes de un total de 7 orillas rocosas (Tabla 2).

**El muestreo**

Los muestreos se realizaron durante los periodos de marea baja en septiembre de 1999. El muestreo fue tomando en cuenta un esfuerzo de 15 minutos de colecta a lo largo de un transecto lineal de 10 m, considerándose hasta 50 cm a los lados del transecto para *N.*

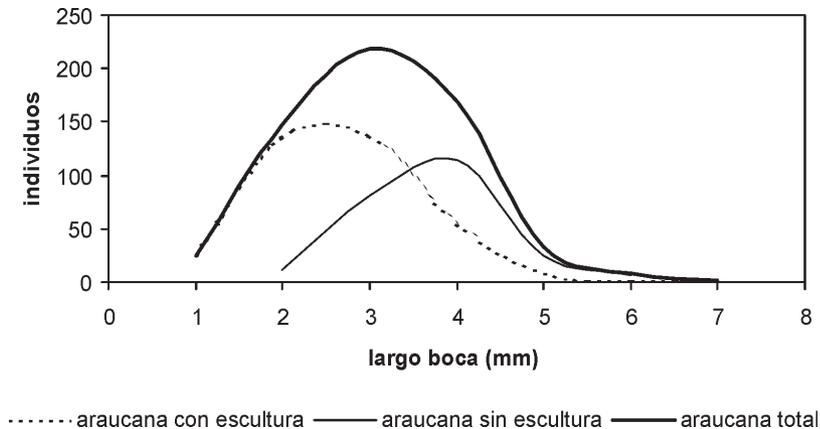
*peruviana* y hasta 1 m para el caso de *N. araucana*. En cada orilla estudiada se realizaron tres transectos.

Para determinar la significancia de las proporciones fenotípicas observadas se contrastó con el estadístico Chi cuadrado utilizando las proporciones totales obtenidas para cada carácter, ya sea escultura o pigmentación como los valores esperados. Además, para encontrar las relaciones entre las áreas realizamos un análisis de agrupamientos con el índice de Distancia Euclidiana y el método de aglomeración de ligamiento simple. Las pruebas estadísticas se realizaron con ayuda del programa SPSS versión 7.

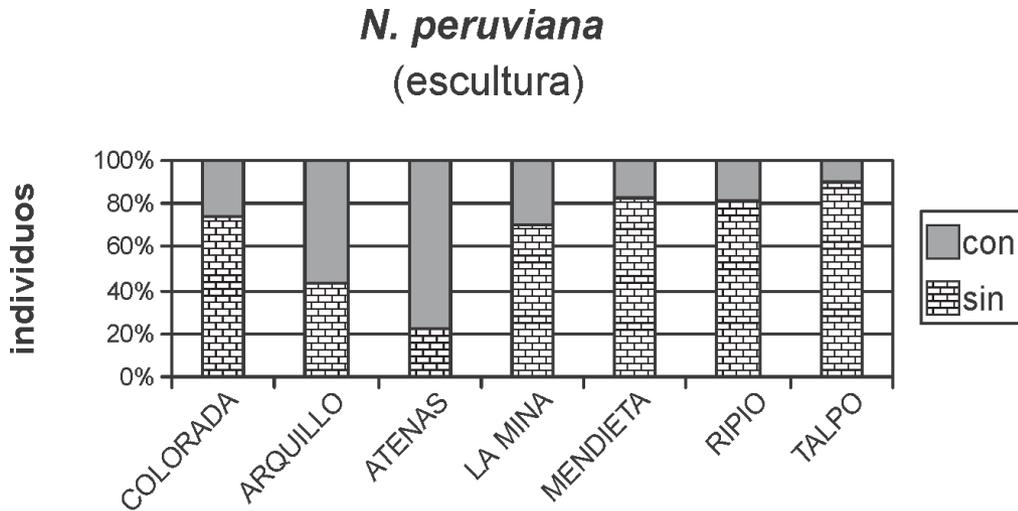
**Resultados y discusión**

**Talla y caracteres estudiados**

Los caracteres considerados para *N. peruviana*, como son la escultura u ornamentación y la pigmentación blanca en zigzag, se distribuyen dentro las diferentes tallas de manera normal, indicando que no hay posibilidad de asociar la presencia de los caracteres con la edad. En las Figuras 2a y 2b, observamos que la tendencia general en *N. peruviana* a presentar ornamentación (28%) es mucho menor que a no presentarla (72%). Algo semejante se observa respecto de la pigmentación blanca zigzagueante donde los individuos con



**Figura 3.** Distribución de la frecuencia de la ornamentación (escultura espiral) por talla, expresada como el diámetro de boca (apertura de la concha) en littorina araucana. Se muestra los dos fenotipos (con y sin escultura) y la frecuencia total.



**Figura 4.** Histograma porcentual de las proporciones de la presencia de escultura o no en individuos *Nodilittorina peruviana* procedentes de diferentes áreas de estudio en la Reserva de Paracas.

manchas (parcial) predominan (50%) sobre los que presentan líneas definidas (completa) (36%) y los que no la presentan —s /escaso— (14%).

En *N. araucana* se observa que la mayoría de los individuos presentan escultura (60%) contra los que no presentan (40%) (Fig.3). Puede observarse diferencias en las distribuciones de ambos fenotipos de *N. araucana* (con escultura y sin escultura); con una tendencia a que los de mayor talla no presentan escultura y que los que presentan escultura sean de menor talla. Pero un análisis comparando las dos distribuciones indica que las diferencias no son estadísticamente significativas según la prueba de Kolmogorov - Smirnov. ( $Z = 0,535$ ,  $P = 0,938$ , prueba de dos colas)

#### Variabilidad espacial

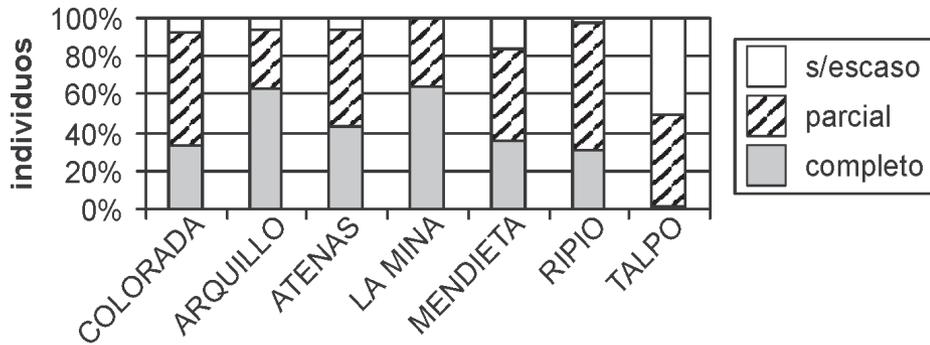
Las tallas de *N. peruviana* y *N. araucana* en los diferentes lugares no presentan diferencias notables (Fig. 4). Esto indicaría que la estructura de tallas en los lugares estudiados son muy semejantes, por lo que las diferen-

cias en la presencia de caracteres no se debería a posibles diferencias en estructura de edades.

Podemos observar que las proporciones de los individuos de *N. peruviana* con escultura son marcadamente diferentes en Talpo (casi el 90% sin escultura) y Atenas (casi el 80% con escultura) con respecto a las demás (Fig.5). Si asumimos que las proporciones globales (sin = 70% y con = 30%) son los valores esperados, encontramos que las frecuencias Atenas, Ripio, Talpo y Mendieta son significativamente diferentes, mientras que Arquillo, Punta Colorada y La Mina no son significativamente diferentes de estas proporciones (prueba de  $\chi^2$ ,  $P < 0,001$ , g. l.= 1)

Al observar las variaciones en la pigmentación blanca zigzagueante de *N. peruviana*, podemos observar que las diferencias más relevantes están en Talpo (donde no hay individuos con pigmentación completa), La Mina (donde todos los individuos presentan pigmentación) (Fig. 6). Si realizamos una prueba de

***N. peruviana***  
(pigmentación)



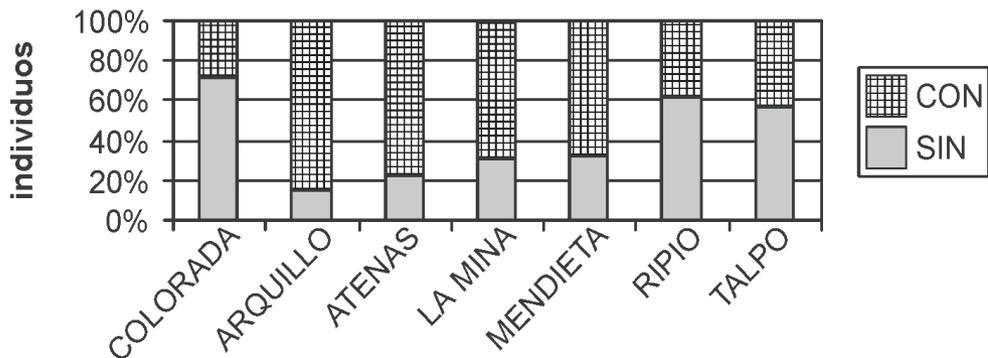
**Figura 5.** Histograma porcentual de las proporciones de la presencia de pigmentación blanca zigzagueante en individuos *Nodilittorina peruviana* procedentes de diferentes áreas de estudio en la Reserva de Paracas.

$\chi^2$  ( $P < 0,001$ , g. l. = 2) considerando las proporciones globales como las esperadas (36, 50 y 14%), encontramos que las diferencias no significativas se dan para Arquillo y Mendieta mientras que los demás lugares se alejan significativamente de esas proporciones.

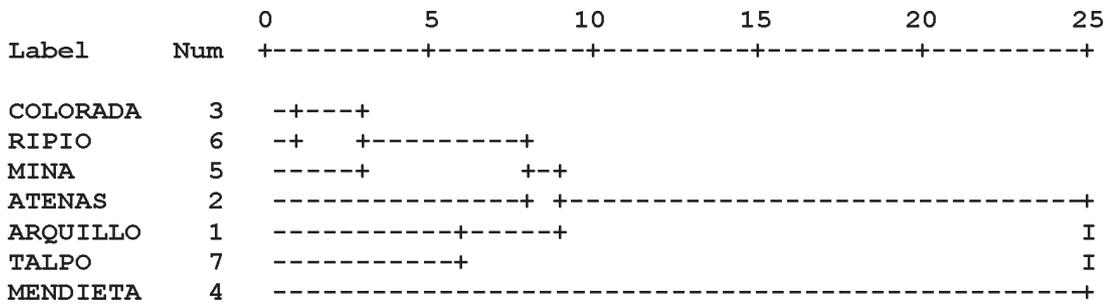
terres estudiados y los intervalos de tallas podemos elaborar un dendrograma que nos permita ver las relaciones que hay entre las áreas de estudio. Este agrupamiento se realizó tomando en cuenta la estructura de tallas y la presencia de los caracteres, efectuándose una

Considerando la frecuencia de los carac-

***N. araucana***  
(escultura)



**Figura 6.** Histograma porcentual de las proporciones de la presencia de escultura o no en individuos *Littorina peruviana* procedentes de diferentes áreas de estudio en la Reserva de Paracas.



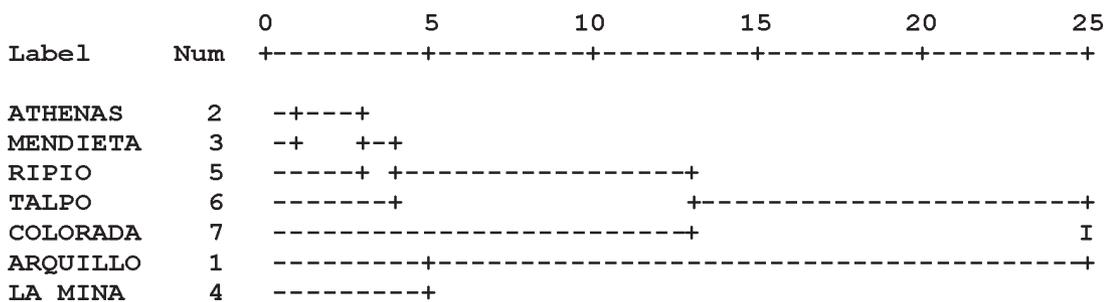
**Figura 7.** Dendrograma de las relaciones entre las áreas de estudio en la Reserva de Paracas, para los datos de *N. peruviana* que relacionan los caracteres de pigmentación y escultura con la estructura de tallas. Se elaboró utilizando Distancia Euclidiana

matriz elaborada a partir de la Distancia Euclidiana y luego por agrupamiento aritmético (simple ligado) se construye el dendrograma. Observamos (Fig. 7) que Ripio, Punta Colorada y La Mina forman un primer agrupamiento muy cercano entre sí al que se agrega Athenas, un segundo agrupamiento el de Talpo y Arquillo, mientras que Mendieta queda alejado de estos dos agrupamientos. Podemos observar que los agrupamientos parecen obedecer más a la posición geográfica que al tipo de roca o exposición, por este motivo Mendieta estaría alejado de los dos grupos principales.

En *N. araucana*, en general observamos que las proporciones de los individuos con escultura son mayores (60,2%) que los que no

las tienen (39,8%) (Fig. 8). Considerando a estos valores como los valores esperados encontramos que solamente La Mina y Mendieta tienen valores que no son significativos estadísticamente mientras que los demás lugares presentan diferencias. Podemos destacar que esas diferencias con respecto a los valores generales son mayores en Punta Colorada donde casi el 75% no presenta escultura y en Arquillo donde casi el 85% presenta escultura.

Al igual que *N. peruviana* se elaboró un dendrograma a partir de una matriz de Distancias Euclidianas y el método de simple ligamiento. Podemos encontrar un agrupamiento con 5 de los 7 lugares estudiados dentro de este agrupamiento destaca el de Athenas con Mendieta que se juntan con Ripio y Talpo



**Figura 8.** Dendrograma de las relaciones entre las áreas de estudio en la Reserva de Paracas, para los datos de *N. araucana* que relacionan los caracteres de pigmentación y escultura con la estructura de tallas. Se elaboró utilizando Distancia Euclidiana.

y un poco más lejano Punta Colorada, mientras que Arquillo y La Mina forman otro agrupamiento muy diferente (Fig. 8). Posiblemente esta asociación surja por el tipo de roca ya que Athenas, Mendieta y Talpo presentan rocas sedimentarias de la formación Paracas, mientras que Arquillo y La Mina presentan Areniscas de la Formación Ambo. Por otro lado, las rocas de Ripio y Punta Colorada eran de rocas de Granito Rojo pero sobre ellas se encontraban rocas de la Formación Paracas.

La información que hemos podido obtener permite establecer de manera general que existen diferencias significativas en las proporciones fenotípicas entre las orillas estudiadas, lo cual indicaría que existen factores que influyen en esta diversidad. El análisis de asociación indicaría que no solamente el tipo de sustrato sino también otros factores como los geográficos estarían relacionándose con la proporción de fenotipos observados.

### Literatura citada

- Chapman, M. G. 1997. Relationships between shell shape, water, reserves, survival, and growth of highshore Littorinids under experimental conditions in New South Wales, Australia. *J. Moll. Stud.* 63:511-529
- Chapman, M. G. 1998. Variability in trail-following and aggregation in *Nodilittorina unifasciata* Gray. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 224: 49 – 71
- Fernández Dávila, M. 1993. Geología de los cuadrángulos de Pisco, Guadalupe, Punta Grande, Ica y Cordova. *Boletín N° 47, INGEMMET.*
- Guzmán N. S. Saá & L. Ortileb. 1998. Catálogo descriptivo de los moluscos litorales (Gastropoda y Pelycyopoda) de la zona de Antofagasta, 23° S (Chile). *Estud. Oceanol.* 17: 17-86.
- Johnson M. S. and R. Black. 1999. *Nodilittorina nodosa* (Gray, 1839) is a plastic morphotype of *Nodilittorina australis* (Gray, 1826). *J. Moll. Stud.* 65: 111-119
- Jordán, J. & L. Ramorino. 1975. Reproducción de *Littorina* (A.) *peruviana* (Lamarck, 1822) y *Littorina* (A.) *araucana* Orbigny, 1840. *Revista Biología Marina (Valparaiso)*, 15, 3: 227-261
- McQuaid C. D. 1996. Biology of the gastropod family Littorinidae. I Evolutionary aspects. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review.* 34: 233-262.
- Newell, N. D. 1956. Reconocimiento Geológico de la Región de Pisco-Nazca. *Bol. Soc. Soc. Geol del Perú N° 30*, 261-295.
- Paredes C., F. Cardoso, J. Tarazona. 1999. Estado actual del conocimiento de los moluscos en el Perú. *Rev peru. Biol.* 6: 5-47
- Reid D. G. 1990. A cladistic phylogeny of the genus *Littorina* (Gastropoda): implications for evolution of reproductive strategies and for classification. *Hydrobiologia* 193: 1-19
- Reid D. G. 2002. The genus *Nodilittorina* von Martens, 1897 (Gastropoda: Littorinidae) in the Eastern Pacific Ocean, with a discussion of Biogeographic provinces of the Rocky-Shore fauna. *The Veliger*, 45: 85-170.
- Rugh N. S. 1997. Differences in shell morphology between the sibling species *Littorina scutulata* and *Littorina plena* (Gastropoda: Prosobranchia). *The Veliger* 40: 350-357.