

# Genética Poblacional del Caracol Rosado *Strombus gigas* en la Península de Yucatán : Implicaciones para su Manejo y Pesquería

JORGE A. TELLO CETINA y LUIS A. RODRÍGUEZ GIL

*Instituto Tecnológico De Merida*

*Av. Tecnológico S/n*

*A.P. 9-11*

*Merida, Yucatán. México*

## RESUMEN

La estructura genética poblacional del caracol rosado *Strombus gigas* en la Península de Yucatán, México, se determinó mediante la expresión de isoenzimas en geles de poliacrilamida.

Muestras de músculo de cincuenta organismos, capturados en cuatro sitios de la Península de Yucatán, se utilizaron para detectar la expresión genotípica revelada por la expresión de cincuenta y cinco loci, como resultados de treinta sistemas enzimáticos.

Se utilizó el programa TFPGA ( Tools for population genetics analices), para efectuar el análisis de datos de frecuencias génicas de aloenzimas de las poblaciones en su versión 1.3. Los parámetros determinados fueron: Estadística descriptiva, Estadística F, Distancias genéticas, Equilibrio de Hardy – Weinberg, UPGMA y el número de migrantes como indicador del flujo de genes.

Los valores de heterocigosis, en un rango de 0.3240 para la OCTDH 2 y un valor de 0.0440 para FUM, con un valor de heterocigosis promedio de 0.0366, los de Fis con un rango de 0.0835 para la OCTDH 2 hasta 0.3600 para la FUM y un valor promedio de -0.0492, los de Fst de 0.1039 con un rango de 0.0082 para LAP 2 hasta 0.1967 para MDH 2 nos indican una deficiencia de heterocigosis, pero corresponden a los reportados para especies de invertebrados marinos. El número de migrantes derivado de la ecuación de Slatkin resulto de 2.156 por generación, que en forma global nos indican un cierto grado de variabilidad entre las poblaciones y que corroboran los bajos valores de distancia genética de Nei, que con 0.0053 en el nodo que relaciona a la población de Alacranes nos señalo la separación de esta con las otras poblaciones.

En función de los resultados señalados se puede considerar que las poblaciones de *Strombus gigas* en el Caribe Mexicano presentan un cierto grado variabilidad.

**PALABRAS CLAVES:** Caracol rosado, *Strombus gigas*, estructura genética poblacional, Yucatán, México

## Population Genetics of the queen conch *Strombus gigas* on the Yucatan Peninsula: Implications for its Management and Fisheries

Genetic population structure of the pink snail, *Strombus gigas*, in the Yucatan Peninsula, Mexico, was determined by means of the isozymes expression in polyacrylamide gels.

Samples of muscle of fifty organisms, captured in four places of the Yucatan Peninsula, were used to detect the genotypic expression revealed by the expression of fifty five loci, as results of thirty enzymatic systems.

The TFGA program was used (Tools for population genetics analyzes), to make the analysis of genics frequencies data of the populations in its version 1.3. The parameters used were: Descriptive statistical, statistic F, Genetic distances, Equilibrium of Hardy - Weinberg, UPGMA and the number of migrants as indicator of the gene flow.

The heterozygosity values, in a range of 0.3240 for the OCTDH 2 and a value of 0.0440 for FUM, with a value of heterozygosity average of 0.0366, values of Fis with a range of 0.0835 for the OCTDH 2 up to 0.3600 for the FUM and a value average of -0.0492, those of Fst 0.1039 with a range of 0.0082 for LAP 2 up to 0.1967 for MDH 2 indicate us a heterozygosity deficiency, but they correspond to reported for moluscs marines species. The derived number of migrants of the equation of Slatkin is of 2.156 by generation indicate a certain grade of variability among the populations in global form and they corroborate the first values of genetics distance of Nei that with 0.0053 in the node that relates the population of Alacranes point out the separation of this population with the others populations.

The results of this study suggest that the populations of *Strombus gigas* in the Mexican Caribbean present a certain grade of variability.

**KEY WORDS:** Queen conch, *Strombus gigas*, population genetics, isozymes, Yucatán, México

### INTRODUCCIÓN

La caracterización de la estructura genética poblacional es vital para especies de importancia comercial y ecológica ya que esta nos indica la heterogeneidad o homogeneidad de poblaciones sobre grandes regiones geográficas (Bates y Innes 1995).

El caracol rosado (*Strombus gigas* Linnaeus, 1758) es un gran molusco gasterópodo marino de significativa importancia económica para el área marina del Caribe. El rango nativo de la distribución de la especie se extiende desde el sur de la Florida a Venezuela y el este de América central a las Bahamas y las Islas Indias del oeste, una población aislada habita también las aguas costeras de las Bermudas.

Sin embargo, y como resultado de un severo esfuerzo de pesca y la destrucción del

hábitat de este molusco, las pesquerías de *S. gigas* en la mayoría de las regiones del Caribe (Stoner y Ray 1993) se han visto seriamente disminuidas y en algunos casos se ha llegado a la desaparición del recurso, lo que motivó que *S. gigas* fuera considerada una especie comercialmente amenazada a nivel mundial en 1983 (Stoner 1994) y añadida, en 1992, al apéndice II del convenio sobre comercio internacional de especies en peligro de extinción (CITES) (Stoner et al. 1996), propiciándose con esta medida que la pesquería de *S. gigas* en áreas de Venezuela, México, Belice, Cuba, Colombia y los Estados Unidos hayan sido cerradas estacionalmente por periodos multianuales. (Stoner et al. 1996 ). Este problema se agrava debido a la falta de datos sobre la especie en algunas áreas del Caribe, principalmente aquellos sobre abundancia de juveniles y adultos, la distribución y abundancia de larvas y la estructura genética de los mismos. El recurso caracol, en México se maneja actualmente con una veda que va de abril a noviembre y que aparentemente coincide con la temporada reproductiva. Otra medida reguladora es la talla mínima, que se bajó de 22 cm a 20 cm de longitud sifonal debido a presiones de los pescadores. Es claro que esta nueva talla afecta también al stock reproductivo y al reclutamiento. Finalmente, la cuota de captura de 2.5 toneladas por mes, no es respetada por los pescadores, quienes además completan sus cuotas con caracoles juveniles.

En este sentido y considerando las características de *S. gigas* en la Península de Yucatán, como son: su desconocimiento genético poblacional, su elevada importancia económica y el alto nivel de explotación a la que se encuentra sometida la pesquería, se hizo necesario realizar este trabajo el cual con sus resultados coadyuvará en la determinación en forma conjunta con las dependencias correspondientes y al establecimiento de los mecanismos y estrategias que tiendan a manejar la pesquería del caracol rosado *Strombus gigas* en el país, de un modo científico y razonado para que con ello se pugne por preservar el recurso en beneficio de la economía del país y de la vida misma.

#### METODOLOGÍA

La colecta de los organismos se realizó en cuatro sitios en las costas de la Península de Yucatán (Figura 1). Con la ayuda de pescadores, cincuenta caracoles de todas las tallas se obtuvieron por medio de buceo a pulmón en Punta Allen, Banco Chinchorro y Arrecife de Alacranes.

Muestras de músculo, se homogeneizaron en un volumen igual de buffer de extracción consistente de Tris Hcl 12.1 g, EDTA 336 mg, NADP<sup>+</sup> mg y ajustado a un pH de 7 ( Shaklee y Keenan, 1986), se centrifugaron a 10 000 rpm por 10 min. a 7 °C en una centrífuga refrigerada. Geles de poliacrilamida al 7.7 %, preparados para ser utilizados con el sistema nativo ( Brewer, 1970 ), se utilizaron para efectuar el corrido electroforético, el revelado histoquímico y la determinación fenotípica de las muestras.

La presencia fenotípica se determinó siguiendo los procedimientos dados por de Shaw y Prasad (1970 ), Brewer et al., (1970) y Shaal y Anderson (1974). Loci presumidos y alelos fueron designados por medio del sistema de nomenclatura

utilizado por Shaklee y Keenan (1986). Múltiples loci de una enzima en particular se designaron numéricamente (1,2,3, etc.) considerando el de más rápida a más baja movilidad anodal. Alelos de un locus en particular fueron designados por su movilidad anódica relativa y nombrando al alelo como 100 y los demás por arriba y por debajo de este con los valores respectivos. Loci y alelos fueron designados de acuerdo al sistema de nomenclatura propuesto por Shaklee y Keenan (1986). Múltiples loci de una enzima en particular se designaron numéricamente en relación de la más alta a la más baja movilidad anódica. Un locus se considera polimórfico si el alelo más frecuente tiene una probabilidad menor que 95 %. (Towsend y Shing, 1984) y el nivel de Heterocigósisis con relación a la ley de Equilibrio de Hardy-Weinberg.

Se utilizó el programa denominado TFGPA (Tools for population genetics analices), para efectuar el análisis de datos genéticos de aloenzimas de poblaciones (Miller, 2000) en su versión 1.3. Los diversos parámetros determinados son: Estadística descriptiva, Estadística F, Distancias genéticas, Pruebas de robustez para Hardy – Weinberg, UPGMA.

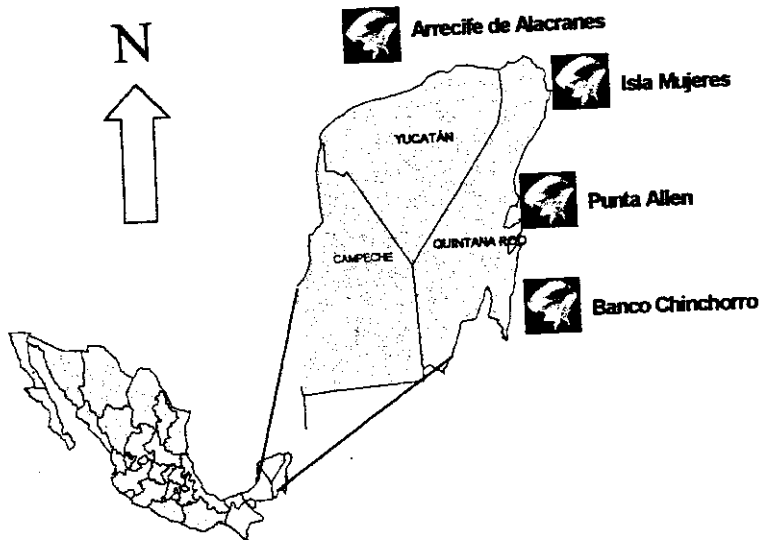


Figura 1. Sitio de colecta del caracol *Strombus gigas* en la Península de Yucatán

## RESULTADOS

Los loci que no fueron monomórficos se utilizaron para determinar el nivel de polimorfismo. En la Tabla 1 se presentan los resultados promedio de los valores de heterocigósisis, así como los de polimorfismo en tres formas diferentes y los valores globales. El valor de 0.0366 de heterocigósisis global, se puede considerar bajo. Sin

embargo, al efectuar el análisis con los loci que presentaron variabilidad, 8 en el caso del músculo se determinó que el valor de heterocigosis utilizando ese criterio es de 0.2203.

**Tabla 1. Resultados de estadística descriptiva para las poblaciones y el total de músculo de *Strombus gigas***

Parámetro	Alacranes	Chinchorro	Isla Mujeres	Punta Allen	Global
Tamaño promedio de muestra	50	50	50	50	187.500
Heterocigosis promedio	0.0375	0.0354	0.0310	0.0155	0.0366
Heterocigosis promedio insesgada	0.0379	0.0358	0.0313	0.0157	0.0367
Heterocigosis promedio directa	0.0353	0.0357	0.0366	0.0181	0.0356
% Loci polimorficos sin criterio	9.3023	14.8936	14.8936	6.9767	16.6667
% Loci polimorficos 99 %	9.3023	14.8936	14.8936	6.9767	16.6667
% Loci polimorficos 95 %	9.3023	14.8936	14.8936	6.9767	12.5000

Se presentan los valores de polimorfismo, 9.3023 % para el Arrecife de Alacranes, 14.8936 % para Banco Chinchorro, 14.8936 % para Isla Mujeres, de 6.9707 % para Punta Allen con un valor global del 12.5000 % en todas las poblaciones, no indicándose una diversidad apreciable y una clara heterogeneidad de las poblaciones.

En la prueba de Chi Cuadrada y de Haldane, sus resultados en forma global se aprecian en la Tabla 2, en la que se tiene que la EST 2, la G6PDH 2, la LAP 2 y la MDH 2 son los loci que presentaron significancia para la primera prueba y para la segunda, efectuada en las mismas poblaciones, nos indicó que los loci EST 2, LAP 2 y MDH 2 resultaron ser significativamente diferentes, estableciéndose que de los 8 loci que presentaron variación en el tejido de músculo en las cuatro poblaciones analizadas casi el 50 de ellos se apartan de la condición de equilibrio.

Cuando se efectuó el análisis de remuestreo utilizando los métodos de Monte Carlo y la Cadena de Markov para cada uno de los sitios de muestreo se confirmó que la EST 2 y la MDH 2 son los loci que presentan variabilidad y estableciéndose que posiblemente sean las mismas causas las causantes de la baja heterogeneidad en las poblaciones.

Tabla 2. Pruebas de Bondad de ajuste para el equilibrio de Hardy – Weinberg, Haldane y Chi Cuadrada, en músculo de *Strombus gigas* para todas las poblaciones.

Locus	Genotipo	Observados	Esperados	Haldane	$\chi^2$
EST 2	1 1	122	129.6050	0.0002***	0.0006 ***
	1 2	78	62.7900		
	2 2	0	7.6050		
PGM 2	1 1	160	162.0000	0.2285	0.1161
	1 2	40	36.0000		
	2 2	0	2.0000		
FUM	1 1	191	191.1013	1.0000	0.7448
	1 2	9	8.7975		
	2 2	0	0.1013		
G6PDH 1	1 1	69	69.7225	1.0000	0.6000
	1 2	29	27.5550		
	2 2	2	2.7225		
G6PDH 2	1 1	190	189.1513	0.0317***	0.0248 ***
	1 2	9	10.6975		
	2 2	1	0.1513		
LAP 2	1 1	107	110.0817	0.0444***	0.0404 ***
	1 2	43	36.8367		
	2 2	0	3.0817		
MDH 2	1 1	142	128.0000	0.0000***	0.0000 ***
	1 2	36	64.0000		
	2 2	2	8.0000		
OCTDH 2	1 1	99	95.2017	0.0735	0.0556
	1 2	41	48.5967		
	2 2	10	6.2017		

Los valores de  $F_{is}$  y los del índice de fijación  $F_{st}$ , Tabla 3, van desde 0.0835 para la OCTDH 2 hasta 0.3600 para la FUM con un valor promedio de  $-0.0492$ , para el primer parámetro y los segundos presentan un valor promedio de 0.1039 con un rango de 0.0082 para LAP 2 hasta 0.1967 para MDH 2.

Los valores de Distancia genética se presentan en forma resumida en la Tabla 4, todas las poblaciones son comparadas de manera pareada, los establecidos por el modelo de la distancia insesgada de Nei 1978 fueron los que tuvieron los valores más bajos en todas las poblaciones y los de distancia establecidos con el modelo de Roger's y modificado por Wright fueron los mayores. En el primer caso la relación Banco Chinchorro – Isla Mujeres tuvo el valor menor de 0.0011 y la relación Arrecife de Alacranes – Punta Allen fue el de mayor valor, en el segundo caso la relación Banco Chinchorro – Isla Mujeres fue el de menor valor con 0.0378 y la relación Arrecife de Alacranes – Punta Allen con 0.0834 fue el mayor, e independientemente de cual haya sido el modelo que se utilizara los valores menores y mayores siempre se mantuvieron entre las poblaciones de Banco Chinchorro – Isla

Mujeres y la de Arrecife de Alacranes – Punta Allen y ocurriendo lo mismo en el caso de los valores de identidad independientemente del modelo que se utilice.

**Tabla 3.** Resultados de estadístico F en músculo de *Strombus gigas*

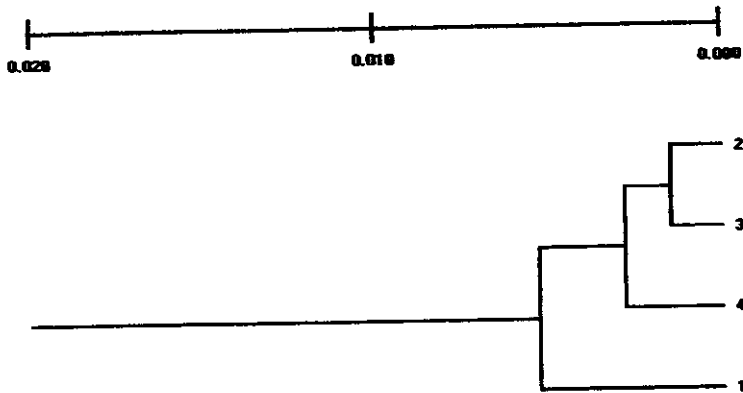
Loci	Alelo	F	$\hat{e}$	$\hat{f}$
EST 2	1	-0.2036	0.1189	0.3660
	2	-0.2036	0.1189	0.3660
	Alelos totales	-0.2036	0.1189	0.3660
PGM 2	1	-0.0935	0.0555	0.1577
	2	-0.0935	0.0555	0.1577
	Alelos totales	-0.0935	0.0555	0.1577
FUM	1	0.0000	0.0816	0.0889
	2	0.0000	0.0816	0.0889
	Alelos totales	0.0000	0.0816	0.0889
G6PDH 1	1	0.0000	0.0915	0.1007
	2	0.0000	0.0915	0.1007
	Alelos totales	0.0000	0.0915	0.1007
G6PDH 2	1	0.1667	0.0268	0.1437
	2	0.1667	0.0268	0.1437
	Alelos totales	0.1667	0.0268	0.1437
LAP 2	1	-0.1609	0.0082	0.1706
	2	-0.1609	0.0082	0.1706
	Alelos totales	-0.1609	0.0082	0.1706
MDH 2	1	0.4667	0.1967	0.3361
	2	0.4667	0.1967	0.3361
	Alelos totales	0.4667	0.1967	0.3361
OCT 2	1	0.1924	0.1189	0.0835
	2	0.1924	0.1189	0.0835
	Alelos totales	0.1924	0.1189	0.0835
Todos Los Loci		0.0598	0.1039	- 0.0492

En la Figura 2 se puede ver el Dendograma obtenido del análisis Cluster utilizando el modelo de distancia original de Nei 1972 en el cual el máximo valor de distancia de 0.0053 lo presentó el nodo que relaciona a las poblaciones del Arrecife de Alacranes con las demás y el menor valor lo presenta el nodo de Banco Chinchorro – Isla Mujeres con 0.0015.

Tabla 4. Distancias genéticas para músculo de *Strombus gigas*

Fuente	Relación de poblaciones					
	1-2	1-3	1-4	2-3	2-4	3-4
Distancia original de Nei 1972	0.0045	0.0043	0.0070	0.0015	0.0034	0.0022
Distancia mínima de Nei 1972	0.0044	0.0042	0.0070	0.0014	0.0034	0.0022
Distancia mínima insesgada de Nei 1978	0.0041	0.0039	0.0068	0.0011	0.0031	0.0019
Distancia original de Roger 1972	0.0171	0.0179	0.0220	0.01109	0.0188	0.0136
Distancia de Roger modificada por Wright	0.0663	0.0646	0.0834	0.0378	0.0580	0.0466

1. Arrecife Alacranes 2.- Banco Chinchorro 3.- Punta Allen 4.- Isla Mujeres



1.- Arrecife de Alacranes, 2.- Banco Chinchorro, 3.- Isla Mujeres, 4.- Punta Allen

Figura 2. UPGMA Cluster de músculo de *Strombus gigas* usando la distancia original de Nei 1972.



## DISCUSIÓN

Las cuatro poblaciones de *Strombus gigas* analizadas en las costas de la Península de Yucatán presentan una baja variabilidad y una poca diferenciación geográfica entre ellas, los valores de heterocigosis son relativamente bajos e indican una cierta deficiencia de heterocigotos, el por ciento de polimorfismo es relativamente bajo, 12.50 % global para el músculo, si se compara con el 58 % en promedio para invertebrados marinos (Saavedra et al. 1993).

Estos bajos niveles de variabilidad pueden tener diversos orígenes o causas desde el poder considerar que sea una causa intrínseca de la especie o bien deberse a la historia de vida de los organismos y al nivel de explotación de las poblaciones en el área, así como a un posible bajo número del tamaño de muestra utilizado o bien a errores de interpretación en la resolución o conteo de las frecuencias génicas expresadas en los geles (Heist et al. 1995).

Los niveles de heterocigosis promedio global, de 0.0366 para el músculo, aunque se puede considerar bajo cae dentro de los típicamente esperados para especies de invertebrados marinos en general ya que la deficiencia de heterocigotos es una característica común encontrada en estudios en invertebrados marinos (Mamuri et al. 1998, Boisselier et al. 1999) aunque las características reproductoras de muchas de esas especies reflejen el clásico modelo panmítico de las poblaciones genéticas (Bierley et al. 1996) y que pudiendo concluir que los bajos niveles de heterocigotos pueden ser debidos al resultado de la mezcla de poblaciones (Efecto Wahalund), varios tipos de selección, la presencia de alelos nulos o la pérdida de cromosomas causando estimaciones incorrectas de las fracciones fenotípicas (Creasey et al. 1996).

En el caso de *S. gigas* los bajos valores de  $F_{st}$  entre las poblaciones nos indican que no se puede considerar al efecto Wahalund como la causa de este fenómeno, aunque se mantiene la idea de que existe la entrada de migrantes (2.156) en las poblaciones. Como no se consideró la presencia de alelos nulos, es menester pensar que la alternativa factible de que esta ocurriendo en las poblaciones se deba al efecto de algún tipo de selección.

No obstante que se ha sugerido y en algunos casos demostrado el flujo de genes, los resultados obtenidos mediante el análisis por  $\chi^2$  - Cuadrada y la prueba de Haldane nos indican que solo un mínimo de loci son significativamente diferentes. Así mismo las pruebas de randomización efectuadas en los loci que mostraron significancia también soportaron lo antes establecido, lo cual corrobora que algún factor desconocido como puede ser el error de muestreo, la mala interpretación de geles, la selección en un locus, entre otros afectando estos loci podrían ser los responsables para la significancia de la prueba.

Aunque el fenómeno de baja heterocigosis observada puede causar problemas con el uso de datos electroforéticos en la discriminación de poblaciones de las poblaciones de *Strombus gigas*, al utilizar parámetros como lo son la identidad y la distancia genética estos trabajan bien cuando los valores de heterocigosis encontrados en especies bajo investigación son bajos y se tiene un número suficiente

de loci, con los cuales se subsana el problema de contar con un tamaño pequeño de muestra (Bierley et al. 1996).

Los valores de distancia e identidad para *S. gigas* en gónada y los de músculo nos indican que son valores típicos para especies o poblaciones que se encuentran bien mezcladas.

Los valores de identidad marcadamente altos, así como los similares y bajos de distancia genética son comunes para especies con vida planctónica de gran dispersión similares a *S. gigas*.

Los dendogramas generados por las medidas de distancia utilizadas y el análisis UPGMA Cluster fueron similares pero no idénticos al agrupar las poblaciones. Los valores de distancias fueron diferentes en todos los casos, sin embargo, en ninguno se cambio la distribución de las poblaciones en el análisis Cluster. El cambio sustancial se tiene al efectuar el análisis en tejidos diferente, la población que presenta la mayor separación o distancia respecto a las otras es la de Alacranes.

La población del Arrecife de Alacranes es la que presenta el mayor valor de distancia y que en función del análisis de corrientes que privan en el área del Golfo de México, se puede considerar lógico que la distribución y variación de esta población con las otras tres sea lo esperado, al ser la más diferente de las cuatro.

No obstante variaciones estocásticas en la corriente de agua, los vientos de superficie, eventos meteorológicos y aun remolinos localizados podrían afectar la dispersión de las larvas y modificar el reclutamiento de estas en localidades particulares, (Bucklin et al. 1989) corroboraron y concluyeron que tales eventos pueden mantener el estado de discreción de las poblaciones en forma espacial o temporalmente, lo que a final de cuentas evitan la homogenización del plancton durante el transporte y si consideramos el hecho de que en Punta Allen se tiene la presencia de la Bahía de la Ascensión se puede pensar en procesos locales que hayan permitido el asentamiento de larvas y su posterior aislamiento que a final de cuentas nos de la pauta par establecer la diferenciación y valores de distancia de esta población con las otras analizadas en las otras localidades.

#### LITERATURA CITADA

- Bates, J.A. and D.J. Innes. 1995. Genetic variation among populations of *Mytilus spp.* in eastern Newfoundland. *Marine Biology* 124:417-424.
- Bierley, A.S., A.L. Alicock, and J.P. Torpe. 1996. Biochemical genetic evidence supporting the taxonomic separation of *Loligo edulis* and *Loligo chinensis* (Cephalopoda: Teuthoidea) from the genus *Loligo*. *Marine Biology* 127:97-104.
- Boisselier – Dubayle, M.C. and S. Gofas. 1999. Genetic relationships between marine and marginal – marine populations of *Cerithium* species from the Mediterranean Sea. *Marine Biology* 135:671-682.
- Brewer, G.Y. 1970. *An Introduction to Isozyme Techniques*. Academic Press, New York, New York USA. 186 pp.
- Bucklin, A., M.M. Rienecker, and C.N.K. Mooers. 1989. Genetic traces of

- zooplankton transport in coastal filaments of Northern California. *Journal of Geophysics Research* **94**:8277-8288.
- Creasey, S., A.D. Rogers, and P.A. Tyler. 1996. Genetic comparison of two populations of the deep sea vent shrimp *Rimicaris exoculata* (Decapoda: Bresiliidae) from the Mid-Atlantic ridge. *Marine Biology* **125**:473-482
- Heist, E.J., J.E. Graves, and J.A. Musick. 1995. Population genetics of the sandbar shark (*Carcharhinus plumbeus*) in the Gulf of Mexico and Mid Atlantic Bight. *Copeia* **5**:556-562.
- Mamuris, Z., A.P. Apostolidis, and C. Triantaphyllidis. 1998. Genetic protein variation in red mullet (*Mullus Barbatius*) and striped red mullet (*M. surmuletus*) populations from the Mediterranean Sea. *Marine Biology* **130**: 353-360.
- Miller, M. 2000.- TFGA, a windows program for the analyses of allozyme and molecular population genetic data. Version 1.3. Department of Biological Sciences. Northern Arizona University, Arizona USA.
- Saavedra, C., C. Zapata, A. Gerra, and G. Alvarez. 1993. Allozyme variation in european populations of the oyster *Ostrea edulis*. *Marine Biology* **115**:85-95.
- Shaklee, J.B and C.P. Keenan. 1986. A practical laboratory guide to the techniques and methodology of electrophoresis and its application to fish fillet identification. CSIRO. Marine Research Laboratories, Australia.
- Shaal, B.A. and W.W. Anderson. 1974. An outline of techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from the american oyster *Crassostrea virginica* G. Technical Report Series. *Georgia Marine Science* Number 74-3.
- Shaw, R.Ch. and R. Prasad. 1970. Starch gel electrophoresis of enzymes. A compilation of recipes. *Biochemical Genetics* **4**:297-320.
- Stoner, A. and M. Ray. 1993. Aggregations dynamics in juvenile queen conch (*Strombus gigas*): population structure, mortality, growth, and migration. *Marine Biology* **116**:571-582.
- Stoner, A.W., R. Glazer, and P. Barile. 1996. Larval supply to queen conch nurseries: Relationships with recruitment process and population size in Florida and the Bahamas. *Journal Shellfish Research* **15**(2):404-420.
- Stoner, W.A. 1994. Significance of habitat and stock pre-testing for enhancement of natural fisheries: Experimental analyses with queen conch *Strombus gigas*. *Journal of the World Aquaculture Society* **25**(1).
- Towsend, D.R. and R.S. Shing. 1984. Genetic variation for a monomer and dimer equilibria of esterase 5 in *Drosophila pseudoobscura*, *D. Persimilis* y *D. miranda*. *Canadian Journal of Genetics. Cytology* **28**:374-381.