

Genética poblacional del caracol rosado *Strombus gigas* en la Península de Yucatán: Implicaciones para su manejo y pesquería

Population genetics of the pink snail *Strombus gigas* in the Yucatan Peninsula: Implications for its management and fishery

Jorge A. Tello-Cetina^{1*}
Luis A. Rodríguez-Gil¹
Faustino Rodríguez-Romero²

¹ Instituto Tecnológico de Mérida
Av. Tecnológico s/n
Apartado postal 9-11
Mérida, Yucatán. México
* E-mail: 74080625@itmerida.mx

² Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México
Apartado postal 70-305
México, DF, México

Recibido en agosto de 2004; aceptado en diciembre de 2004

Resumen

Se determinó la estructura genética poblacional del caracol rosado *Strombus gigas* en la Península de Yucatán, México, mediante la expresión de isoenzimas en geles de poliacrilamida. Se utilizaron muestras de músculo de 50 organismos, capturados en cada uno de los cuatro sitios de la Península de Yucatán seleccionados, para caracterizar la expresión genotípica revelada por la expresión de 55 loci en 30 sistemas enzimáticos. Se utilizó el programa TFPGA versión 1.3 para procesar los datos de frecuencias génicas de aloenzimas de las poblaciones en estudio. 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 OCTDH 2 hasta 0.0440 para FUM y promedio de 0.0366, los de *Fis*, con un rango de 0.0835 para OCTDH 2 hasta 0.3600 para la FUM y promedio de -0.0492 , y los de *Fst*, con un rango de 0.0082 para LAP 2 hasta 0.1967 para MDH 2 y promedio de 0.1039, indican una deficiencia de heterocigotos. El número de migrantes derivado de la ecuación de Slatkin resultó de 2.156 por generación, lo que en forma global indica un cierto grado de variabilidad entre las poblaciones y es consistente con los bajos valores de distancia genética de Nei encontrados, particularmente en el nodo que sugiere la separación de la población de Alacranes de las otras poblaciones estudiadas, con un valor obtenido de 0.0053. Por los resultados, se concluye que las poblaciones de *S. gigas* en el Caribe mexicano presentan niveles de variabilidad genética que no reflejan fragilidad para su subsistencia.

Palabras clave: genética de poblaciones, isoenzimas, *Strombus gigas*.

Abstract

The genetic population structure of the pink snail *Strombus gigas* in the Yucatan Peninsula, Mexico, was determined by isozyme expression in polyacrylamide gels. Muscle samples of 50 organisms, captured at four sites of the Yucatan Peninsula, were used to characterize the genotypic expression as revealed by the expression of 55 loci in 30 enzymatic systems. The TFPGA program was used to analyze genic frequency data. The following parameters were determined: descriptive statistics, *F* statistic, genetic distances, Hardy-Weinberg equilibrium, UPGMA and the number of migrants as indicator of gene flow. Heterozygosity values ranged from 0.3240 for OCTDH 2 to 0.0440 for FUM, with a mean value of 0.0366; *Fis* values ranged from 0.0835 for OCTDH 2 to 0.3600 for FUM, with a mean value of -0.0492 ; and *Fst* values ranged from 0.0082 for LAP 2 to 0.1967 for MDH 2, with a mean value of 0.1039, suggesting heterozygote deficiency. The number of migrants derived from the Slatkin equation is 2.156 per generation, which suggests a certain degree of variability among populations and corroborates the low values obtained for Nei's genetic distance, of 0.0053 for the node showing the separation of the population from Arrecife de Alacranes from the other populations. We conclude that the *S. gigas* populations studied here do not present genetic fragility for their subsistence.

Key words: population genetics, isozymes, *Strombus gigas*.

Introducción

La caracterización de la estructura genética poblacional constituye un criterio de gran utilidad para la preservación de especies de importancia comercial y ecológica ya que ésta es indicadora de la heterogeneidad u homogeneidad de las poblaciones a lo largo de grandes regiones geográficas (Bates y Innes, 1995). El caracol rosado *Strombus gigas* L. es un molusco gasterópodo marino grande (fig. 1), de importancia económica para el área marina del Caribe. El rango biogeográfico de la especie se extiende desde el sur de la Florida hasta Venezuela y del este de América Central hasta las Bahamas y las Islas de las Indias Occidentales. En las aguas costeras de las Bermudas también ha sido reportada una población aislada.

Como resultado de un intenso esfuerzo de pesca y de 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. Esto 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 su pesquería fuera cerrada estacionalmente por periodos multianuales en áreas de Venezuela, México, Belice, Cuba, Colombia y los Estados Unidos (Stoner *et al.*, 1996). El problema de supervivencia en estos organismos se agrava debido a la falta de datos sobre la especie en algunas áreas del Caribe, principalmente datos sobre



Figura 1. *Strombus gigas* de la Península de Yucatán (México).
Figure 1. *Strombus gigas* from the Yucatan Peninsula (Mexico).

Introduction

Characterization of the population genetic structure is a very useful criterion to preserve commercially and ecologically important species because it is an indicator of the heterogeneity or homogeneity of populations in large geographic regions (Bates and Innes, 1995). The pink snail *Strombus gigas* L. is a large marine gastropod mollusc (fig. 1) of economic importance for the Caribbean region. The biogeographic range of the species extends from southern Florida to Venezuela and from eastern Central America to the Bahamas and West Indies; an isolated population also inhabits the coastal waters of Bermuda.

As a result of intense fishing effort and destruction of this mollusc's habitat, the *S. gigas* fisheries in most areas of the Caribbean (Stoner and Ray, 1993) have seriously declined and in some cases the resource has disappeared. In 1983, *S. gigas* was considered a commercially threatened species world-wide (Stoner, 1994) and in 1992 it was added to Appendix II of the Convention on International Trade in Endangered Species (CITES) (Stoner *et al.*, 1996). Closed seasons were therefore established for the fishery during multiannual periods in areas off Venezuela, Mexico, Belize, Cuba, Colombia and the United States (Stoner *et al.*, 1996). Survival of these organisms is further aggravated because of the lack of data on the species in some areas of the Caribbean, mainly information on the abundance of juveniles and adults, the distribution and abundance of larvae, and the genetic structure of the populations.

In Mexico, *S. gigas* is currently managed with a closed season from April to November, which apparently coincides with its reproductive cycle. Minimum extraction size is another regulatory measure, but as a result of the pressure exerted by fishermen this was reduced from 22 cm to 20 cm of siphonal length. It is clear that this new size can affect the reproductive pool and recruitment. Moreover, the catch quota of 2.5 tons per month is not respected by the fishermen, who also complement their assigned quotas with juvenile snails.

In view of the lack of basic information on the genetics of the *S. gigas* populations from the Mexican Caribbean off the Yucatan Peninsula, this study aims to determine the genetic structure of the four most important populations of this species in the area. This information will help to establish appropriate mechanisms and strategies for a better management of this commercially-important resource.

Material and methods

Organisms were obtained from four sites on the coasts of the Yucatan Peninsula (fig. 2). Fifty snails of all sizes were collected by free diving at Punta Allen, Banco Chinchorro and Arrecife de Alacranes, and using SCUBA at Islas Mujeres, with the help of local fishermen at each site.

abundancia de juveniles y adultos, la distribución y abundancia de larvas y la estructura genética de sus poblaciones.

El recurso *S. gigas* en México, se maneja actualmente con una veda de abril a noviembre que aparentemente coincide con su ciclo reproductivo. Otra medida reguladora es la talla mínima de extracción, que se redujo de 22 cm a 20 cm de longitud sifonal debido a las presiones ejercidas por los pescadores dedicados a su captura. Es claro que esta nueva talla puede afectar también al acervo reproductivo y al reclutamiento. Finalmente, la cuota de captura de 2.5 toneladas por mes, no es respetada por los pescadores, quienes además complementan sus cuotas asignadas con caracoles juveniles.

En vista de la falta de información fundamental sobre la genética de las poblaciones de *S. gigas* del Caribe mexicano adyacente a la Península de Yucatán, que sirva como base para la mejor explotación y para complementar las normas de la pesquería de este recurso dada su elevada importancia comercial, el objetivo del presente trabajo fue determinar la estructura genética de las cuatro poblaciones más importantes de *S. gigas* en el área con el fin de coadyuvar al establecimiento de mecanismos y estrategias adecuados para el mejor manejo de su pesquería.

Material y métodos

La obtención de los organismos se realizó en cuatro sitios de las costas de la Península de Yucatán (fig. 2). De cada sitio y con la ayuda de pescadores locales, se recolectaron 50 caracoles de todas las tallas, por medio de buceo libre en Punta Allen, Banco Chinchorro y Arrecife de Alacranes y por medio de SCUBA en Isla Mujeres.

Muestras de músculo se homogeneizaron en un volumen igual de buffer de extracción consistente en 12.1 g de Tris HCl, 336 mg de EDTA y 20 mg de NAD⁺, ajustado a un pH de 7 (Shaklee y Keenan, 1986), y se centrifugaron a 10,000 rpm por 10 min en una centrífuga refrigerada a 7°C. Para efectuar el corrido electroforético, el revelado histoquímico y la determinación fenotípica de las muestras se utilizaron geles de poliacrilamida al 7.7%, preparados para ser usados con el sistema nativo (Brewer, 1970).

La presencia fenotípica se determinó siguiendo los procedimientos de Shaw y Prasad (1970), Brewer (1970) y Shaal y Anderson (1974). Se designaron presuntos loci y alelos por medio del sistema de nomenclatura utilizado por Shaklee y Keenan (1986). Los múltiples loci de una enzima en particular se designaron numéricamente (1, 2, 3, etc.) en orden de mayor a menor movilidad anodal. Los alelos de un locus en particular fueron designados por su movilidad anódica relativa y nombrando al alelo más frecuente como 100 y a los demás por arriba y por debajo de éste con los valores respectivos. Un locus se consideró polimórfico si el alelo más frecuente tiene una probabilidad menor que 95% (Towsend y Shing, 1984). El nivel de heterocigosis se determinó con relación a la ley del equilibrio de Hardy-Weinberg.

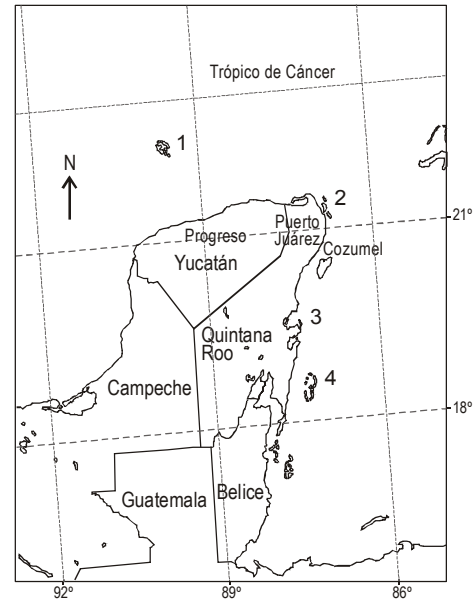


Figura 2. Sitios de colecta de *Strombus gigas* en la Península de Yucatán (México).

Figure 2. Sites for the collection of *Strombus gigas* in the Yucatan Peninsula (Mexico).

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

Muscle samples were homogenized in an equal volume of extraction buffer consisting of 21.1 g Tris HCl, 336 mg EDTA and 20 mg NAD⁺, at a pH of 7 (Shaklee and Keenan, 1986). The samples were centrifuged at 10,000 rpm for 10 min in a centrifuge refrigerated at 7°C. Polyacrylamide gels (7.7%), prepared to be used with the native system (Brewer, 1970), were used in the electrophoretic run, the histochemical development and the phenotypic determination of the samples. The phenotypic presence was determined following the procedures of Shaw and Prasad (1970), Brewer (1970) and Shaal and Anderson (1974). Presumptive loci and alleles were designated according to the nomenclature proposed by Shaklee and Keenan (1986). Multiple loci of a particular enzyme were designated numerically (1, 2, 3, etc.) in order of decreasing anodal mobility. Alleles of a particular locus were designated according to their relative anodic mobility; the most frequent allele was assigned the value of 100, and the others above and below this allele were assigned the respective values. A locus is considered polymorphic if the most frequent allele has a probability of less than 95% (Towsend and Shing, 1984). The level of heterozygosis was determined based on Hardy-Weinberg equilibrium.

The TFGA (Tools for Population Genetic Analyses) program, version 1.3, was used to analyze the genetic data of alloenzymes of populations (Miller, 2000). The following parameters were determined: descriptive statistics, *F* statistic, genetic distance, robustness tests for Hardy-Weinberg and unweighted pair group method with arithmetic mean (UPGMA).

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

Table 1. Descriptive statistics results for the populations and total muscle of *Strombus gigas* (mean sample size, mean heterozygosity, unbiased mean heterozygosity, direct mean heterozygosity, % polymorphic loci without criterion, % polymorphic loci 99%, and % polymorphic loci 95%).

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

Se utilizó el programa TFGA (*Tools for population genetic analyses*) versión 1.3, para efectuar el análisis de los datos genéticos de las aloenzimas de las poblaciones (Miller, 2000). Los parámetros determinados fueron: estadística descriptiva, estadística *F*, distancia genética, pruebas de robustez para Hardy-Weinberg y los del método de grupos de pares con media aritmética (UPGMA).

Resultados

Únicamente se utilizaron los loci que no fueron monomórficos para determinar el nivel de polimorfismo. En la tabla 1 se presentan los resultados medios de los valores de heterocigosis, así como los de polimorfismo en tres formas diferentes y los valores globales. El valor de 0.0366 de heterocigosis global se puede considerar bajo. Sin embargo, al efectuar el análisis con los ocho loci que presentaron variabilidad, se encontró un valor de heterocigosis de 0.2203. Asimismo, se presentan los valores de polimorfismo, 9.3023% para el Arrecife de Alacranes, 14.8936% para Banco Chinchorro, 14.8936% para Isla Mujeres y 6.9707% para Punta Allen, con un valor global de 12.5000% en todas las poblaciones. Estos valores indicaron diversidad intrapoblacional con poca heterogeneidad interpopulacional.

La tabla 2 presenta los valores globales obtenidos con las pruebas de chi cuadrada y de Haldane. Se aprecia que los loci EST 2, G6PDH, LAP 2 y MDH 2 presentaron significancia diferencias significativas para la primera prueba mientras que EST 2, LAP 2 y MDH 2 fueron significativamente diferentes con la segunda prueba. Luego entonces, de los 8 loci que presentaron variación en el tejido de músculo en las cuatro poblaciones analizadas, casi 50 de ellos se apartan de la condición de equilibrio. El análisis de remuestreo utilizando los métodos de Monte Carlo y la cadena de Markov para cada uno de los sitios de muestreo confirmó que solamente EST 2 y MDH 2 son los loci que presentan alguna variabilidad.

En la tabla 3 se muestran los valores de *F_{is}*, que van desde 0.0835 para la OCTDH 2 hasta 0.3600 para EST 2 y un promedio de -0.0492, mientras que los del índice de fijación (*F_{st}*)

Results

Only the loci that were not monomorphic were used to determine the level of polymorphism. Table 1 shows the mean heterozygosity values, the values for three different forms of polymorphism and the overall values. The overall heterozygosity value of 0.0366 can be considered low; however, the analysis with eight loci that presented variability revealed a heterozygosity value of 0.2203. The polymorphism values were 9.3023% for Arrecife de Alacranes, 14.8936% for Banco Chinchorro, 14.8936% for Isla Mujeres and 6.9707% for Punta Allen, with an overall value of 12.5000% for all the populations. These values indicated intrapopulation diversity with little interpopulation heterogeneity.

The overall values obtained using the chi-square and Haldane tests are given in table 2. Loci EST 2, G6PDH, LAP 2 and MDH 2 presented significant differences in the first test, whereas EST 2, LAP 2 and MDH 2 were significantly different in the second test. Of the eight loci that presented variation in the muscle tissue in the four populations analyzed, nearly 50% diverge from the equilibrium condition. The resampling analysis using the Monte Carlo and Markov chain methods for each sampling site confirmed that only loci EST 2 and MDH 2 present some variability.

Table 3 shows that the *F_{is}* values range from 0.0835 for OCTDH 2 to 0.3600 for EST 2, with a mean value of -0.0492, and that the fixation index (*F_{st}*) values range from 0.0082 for LAP 2 to 0.1967 for MDH 2, with a mean value of 0.1039.

The genetic distance results are summarized in table 4. All the populations were compared in pairs. The lowest values were obtained with Nei's (1978) unbiased distance for all the populations and the highest with Rogers' (1972) distance modified by Wright (1978). In the first case, the lowest value (0.0011) corresponded to the Banco Chinchorro/Isla Mujeres relation and the highest to the Arrecife de Alacranes/Punta Allen relation. In the second case, the lowest value (0.0378) corresponded to the Banco Chinchorro/Isla Mujeres relation and the highest (0.0834) to the Arrecife de Alacranes/Punta Allen relation. Regardless of what model was used, the lowest and highest values always corresponded to the Banco

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.**Table 2.** Goodness-of-fit test for Hardy-Weinberg equilibrium and Haldane and chi-square tests on *Strombus gigas* muscle for all the populations.

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

Tabla 3. Resultados del estadístico *F* en músculo de *Strombus gigas*.**Table 3.** *F* statistic results for *Strombus gigas* muscle.

Locus	Alelo	<i>F</i>	<i>F_{st}</i>	<i>F_{is}</i>
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

presentan un rango de 0.0082 para LAP 2 hasta 0.1967 para MDH 2, con un promedio de 0.1039.

Los valores de distancia genética se presentan en forma resumida en la tabla 4. Todas las poblaciones son comparadas de manera pareada. Los valores obtenidos mediante el modelo de distancia insesgada de Nei (1978) fueron los más bajos en todas las poblaciones, mientras que los mayores fueron los de distancia establecidos con el modelo de Rogers (1972) y modificado por Wright (1978). En el primer caso la relación Banco Chinchorro-Isla Mujeres tuvo el valor más bajo (0.0011), y la relación Arrecife de Alacranes-Punta Allen fue la de valor más alto; en el segundo caso la relación Banco Chinchorro-Isla Mujeres fue la que presentó el valor más bajo (0.0378), y la relación Arrecife de Alacranes-Punta Allen (0.0834) fue la mayor. Independientemente del modelo utilizado, los menores y mayores valores de relación siempre se mantuvieron entre los

Chinchorro/Isla Mujeres and Arrecife de Alacranes/Punta Allen pairs of populations, respectively. The same occurred for the identity values obtained.

Figure 3 shows the dendrogram obtained with the cluster analysis using Nei's (1972) original distance model. The highest distance value (0.0053) corresponded to the node that relates the Arrecife de Alacranes population to the others and the lowest (0.0015) corresponded to the Banco Chinchorro/Isla Mujeres node.

Discussion

The four *S. gigas* populations studied on the coast of the Yucatan Peninsula presented low variability and little geographic differentiation. The heterozygosity values are relatively low and indicate heterozygote deficiency. The overall

pares de poblaciones Banco Chinchorro-Isla Mujeres y Arrecife de Alacranes-Punta Allen, al igual que lo ocurrido con los valores de identidad obtenidos.

En la figura 3 se presenta el dendrograma obtenido por el análisis de agrupamiento utilizando el modelo de distancia original de Nei (1972). El máximo valor de distancia (0.0053) lo presentó el nodo que relaciona a la población del Arrecife de Alacranes con las demás y el menor valor lo presentó el nodo de Banco Chinchorro-Isla Mujeres (0.0015).

Discusión

Las cuatro poblaciones de *S. gigas* de las costas de la Península de Yucatán que fueron analizadas presentaron baja variabilidad y poca diferenciación geográfica entre ellas. Los valores de heterocigosis son relativamente bajos e indican una deficiencia de heterocigotos. El valor de polimorfismo encontrado (12.50% global para el músculo) es relativamente bajo si se compara con el promedio para invertebrados marinos (58%; Saavedra *et al.*, 1993). Estos bajos niveles de variabilidad pueden tener diversos orígenes, desde una circunstancia propia de la especie, hasta el esfuerzo pesquero a que son sometidas las poblaciones del área o el tamaño de muestra utilizado (Heist *et al.* 1995). El valor de heterocigosis media global de 0.0366 encontrado para el músculo, aunque bajo, se encuentra dentro de los valores determinados para especies de invertebrados marinos en general, ya que la deficiencia de heterocigotos es una característica común que se presenta en estos organismos (Mamuris *et al.*, 1998; Boisselier-Dubayle y Gofas, 1999) a pesar de que las características reproductoras de muchas de estas especies reflejen el clásico modelo panmítico de las poblaciones genéticas (Bierley *et al.*, 1996). No obstante, siempre existe la posibilidad de que otros factores influyan para que se presenten niveles bajos de heterocigotos tales como el resultado de la mezcla de poblaciones (efecto Wahlund), los diversos tipos de selección, la presencia de alelos nulos o la pérdida de cromosomas que podrían causar estimaciones incorrectas de las fracciones fenotípicas (Creasey *et al.*, 1996). En el caso de *S. gigas* los bajos valores de *Fst* determinados entre

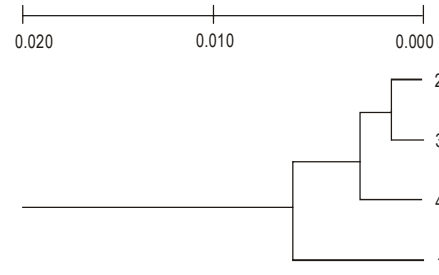


Figura 3. Análisis de agrupamiento UPGMA de músculo de *Strombus gigas* usando la distancia original de Nei 1978.

Figure 3. UPGMA cluster analysis of *Strombus gigas* muscle using Nei's (1978) original distance.

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

polymorphism value of 12.50% for muscle is relatively low in comparison to the 58% on average for marine invertebrates (Saavedra *et al.*, 1993). These low levels of variability can have different origins, from a condition peculiar to the species, to the fishing effort exerted on the populations in the area or the size of the sample used (Heist *et al.*, 1995). The mean overall heterozygosity value of 0.0366 recorded for the muscle, though low, is within the values determined for marine invertebrate species in general, since heterozygote deficiency is a common characteristic of these organisms (Mamuris *et al.*, 1998; Boisselier-Dubayle and Gofas, 1999), occurring even though the reproductive characteristics of many of these species reflect the classic panmictic model of genetic populations (Bierley *et al.*, 1996). Nevertheless, there is always the possibility that other factors intervene in the occurrence of low levels of heterozygotes, such as the result of the mixture of populations (Wahlund effect), the diverse types of selection, the presence of null alleles or the loss of chromosomes, which could result in incorrect estimates of the phenotypic fractions (Creasey *et al.*, 1996). In the case of *S. gigas*, the low *Fst* values determined for the populations indicate that the Wahlund effect cannot be considered responsible for this phenomenon, though the possibility that migrants (2.156) entered the population is not discarded. As the presence of null

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

Table 4. Genetic distances for *Strombus gigas* muscle.

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

Fuente	Relación de poblaciones					
	1 – 2	1 – 3	1 – 4	2 – 3	2 – 4	3 – 4
Distancia original de Nei (1978)	0.0045	0.0043	0.0070	0.0015	0.0034	0.0022
Distancia mínima de Nei (1978)	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 Rogers (1972)	0.0171	0.0179	0.0220	0.01109	0.0188	0.0136
Distancia de Rogers modificada por Wright	0.0663	0.0646	0.0834	0.0378	0.0580	0.0466

las poblaciones indican que no se puede considerar al efecto Wahalund como la causa de este fenómeno, aunque se mantiene la posibilidad de que exista entrada de migrantes (2.156) en las poblaciones. Como no se consideró la presencia de alelos nulos, la alternativa factible que puede explicar lo que está ocurriendo en estas poblaciones es que este efecto se deba a 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-cuadrada y la prueba de Haldane señalan que solo un mínimo de loci son significativamente diferentes. Las pruebas de aleatoriedad efectuadas en los loci que mostraron diferencias significativas también sugieren la posibilidad de que algún factor desconocido pudiera ser el responsable de los resultados del análisis estadístico. Aunque la baja heterocigosis observada puede dificultar la discriminación de las poblaciones de *S. gigas*, el uso de parámetros como la identidad y la distancia genética resultan útiles cuando los valores de heterocigosis encontrados en especies bajo investigación son bajos y se tiene un número suficiente de loci, con lo cual se subsana el problema de contar con un tamaño pequeño de muestra (Bierley *et al.*, 1996).

Los valores de distancia e identidad genética para *S. gigas* en muestras de músculo de este estudio se encuentran dentro de los valores típicos de especies o poblaciones bien mezcladas. Los valores de identidad marcadamente altos, así como los valores similares y bajos en términos de distancia genética son comunes para especies que, de manera similar que *S. gigas*, tienen una vida planctónica de gran dispersión.

Los dendrogramas generados por las medidas de distancia utilizadas y por el análisis de agrupamiento UPGMA fueron similares pero no idénticos al agrupar las poblaciones. Los valores de distancias fueron diferentes en todos los casos; sin embargo, ninguno cambió la distribución de las poblaciones en el agrupamiento, siendo la población de Arrecife de Alacranes la que presentó la mayor distancia respecto a las otras. Este resultado es congruente con el patrón de corrientes que prevalece en esta área del Golfo de México y que propicia que la estructura y variación genética de esta población, comparada con las otras tres, sea la que manifieste mayores diferencias. No obstante, variaciones estocásticas en las corrientes marinas, los vientos de superficie, eventos meteorológicos y aun remolinos localizados, podrían afectar la dispersión de las larvas y modificar el reclutamiento de éstas 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 temporal, lo que finalmente evita la homogeneización del plancton durante el transporte. En el caso de Punta Allen, la Bahía de la Ascensión genera procesos oceanográficos locales que facilitan el confinamiento de estos organismos desde sus formas larvarias y da como resultado la diferenciación y valores de distancia genética característicos de esta población.

alleles was not considered, a feasible explanation for what is happening in these populations is that this effect is due to some type of selection.

Though gene flow has been suggested, and in some cases demonstrated, the results obtained from the chi-square and Haldane tests indicate that only a minimum of loci are significantly different. The randomness tests applied to the loci that showed significant differences also suggest the possibility that some unknown factor may have been responsible for the statistical analysis results. Even though the low heterozygosis observed may hamper the distinction of the populations of *S. gigas*, the use of parameters like identity and genetic distance are useful when low heterozygosis values are obtained for the species under investigation and there are a sufficient number of loci; this remedies the problem of counting with a small sample size (Bierley *et al.*, 1996).

The genetic distance and identity values obtained in this study for *S. gigas* from muscle samples fall within the typical values for well-mixed populations or species. The notably high identity values, as well as the similar and low genetic distance values are common for widely-scattered planktonic species, similar to *S. gigas*.

The dendrograms generated by the distance measurements used and the UPGMA cluster analysis were similar but not identical on grouping the populations. The distance values were different in all cases; however, none changed the distribution of the populations in the cluster analysis, the population from Arrecife de Alacranes presenting greatest distance relative to the others. This result concurs with the prevailing pattern of currents in the area of the Gulf of Mexico, which determines that the genetic variation and structure of this population as opposed to the other three is the one that presents most differences. Nevertheless, stochastic variations in marine currents, surface winds, meteorological events and even eddies may affect the dispersion of larvae and modify their recruitment in certain localities. Bucklin *et al.* (1989) corroborated and concluded that such events can maintain separate populations in space and time, preventing homogenization of plankton during transport. In the case of Punta Allen, local oceanographic processes are generated in Ascensión Bay that facilitate the confinement of these organisms since their larval stages, resulting in the differentiation and characteristic genetic distance values of this population.

English translation by Christine Harris.

Referencias

- Bates, J.A. and Innes, D.J. (1995). Genetic variation among populations of *Mytilus* spp. in eastern Newfoundland. *Mar. Biol.*, 124: 417–424.
- Bierley, A.S., Alicock, A.L. and Torpe, J.P. (1996). Biochemical genetic evidence supporting the taxonomic separation of *Loligo edulis* and *Loligo chinensis* (Cephalopoda: Teuthoidea) from the genus *Loligo*. *Mar. Biol.*, 127: 97–104.

- Boisselier-Dubayle, M.C. and Gofas, S. (1999). Genetic relationships between marine and marginal-marine populations of *Cerithium* species from the Mediterranean Sea. *Mar. Biol.*, 135: 671–682.
- Brewer, G.Y. (1970). An Introduction to Isozyme Techniques. Academic Press, New York, 186 pp.
- Bucklin, A.M., Rienecker, M. and Mooers C.N.K. (1989). Genetic traces of zooplankton transport in coastal filaments of northern California. *J. Geophys. Res.*, 94: 8277–8288.
- Creasey, S., Rogers, A.D. and Tyler, P.A. (1996). Genetic comparison of two populations of the deep sea vent shrimp *Rimicaris exoculata* (Decapoda: Bresiliidae) from the mid-Atlantic ridge. *Mar. Biol.*, 125: 473–482.
- Heist, E.J., Graves, J.E. and Musick, J.A. (1995). Population genetics of the sandbar shark (*Carcharhinus plumbeus*) in the Gulf of Mexico and mid-Atlantic Bight. *Copeia*, 5: 556–562.
- Mamuris, Z., Apostolidis, A.P. and Triantaphyllidis, C. (1998). Genetic protein variation in red mullet (*Mullus Barbus*) and striped red mullet (*M. surmuletus*) populations from the Mediterranean Sea. *Mar. Biol.*, 130: 353–360.
- Miller, M. (2000). TFGPA, a windows program for the analyses of allozyme and molecular population genetic data. Version 1.3. Dept. of Biological Sciences, Northern Arizona University.
- Nei, M. (1978). Genetic distance between populations. *Am. Nat.*, 106: 283–292.
- Rogers, J.S. (1972). Measures of genetic similarity and genetic distance. *Univ. Tex. Publ.*, 7213: 145–153.
- Saavedra, C., Zapata, C., Guerra, A. and Alvarez, G. (1993). Allozyme variation in European populations of the oyster *Ostrea edulis*. *Mar. Biol.*, 115: 85–95.
- Shaklee, J.B. and Keenan, C.P. (1986). A practical laboratory guide to the techniques and methodology of electrophoresis and its application to fish fillet identification. CSIRO. Marine Research Laboratories, Australia, Rep. 177, 60 pp.
- Shaal, B.A. and Anderson, W.W. (1974). An outline of techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from the American oyster *Crassostrea virginica* G. Tech. Rep. Ser., Georgia Marine Science, No. 74–3.
- Shaw, R.C. and Prasad, R. (1970). Starch gel electrophoresis of enzymes. A compilation of recipes. *Biochem. Genet.*, 4: 297–320.
- Stoner, A.W. (1994). Significance of habitat and stock pre-testing for enhancement of natural fisheries: Experimental analyses with queen conch *Strombus gigas*. *J. World Aquacult. Soc.*, 25(1).
- Stoner, A. and Ray, M. (1993). Aggregations dynamics in juvenile queen conch (*Strombus gigas*): Population structure, mortality, growth, and migration. *Mar. Biol.*, 116: 571–582.
- Stoner, A.W., Glazer, R. and Barile, P. (1996). Larval supply to queen conch nurseries: Relationships with recruitment process and population size in Florida and the Bahamas. *J. Shellfish Res.*, 15(2): 404–420.
- Towsend, D.R. and Shing, R.S. (1984). Genetic variation for a monomer and dimer equilibria of esterase 5 in *Drosophila pseudoobscura*, *D. Persimilis* and *D. miranda*. *Can. J. Genet. Cytol.*, 28: 374–381.
- Wright, S. (1978). Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 4. Variability Within and Among Natural Populations. Univ. Chicago, Chicago, 580 pp.