

## ORGANOGENESIS LARVARIA DE *Strombus gigas* (MESOGASTROPODA: STROMBIDAE) EN EL ARRECIFE ALACRANES DURANTE EL PERIODO MÁXIMO DE SU ÉPOCA REPRODUCTIVA

### Larval organogenesis of *Strombus gigas* (Mesogastropoda: Strombidae) in Alacranes reef during the period of greatest reproduction

N Brito-Manzano, ✉ D Aldana-Aranda, E de la Cruz-Lázaro, MA Estrada-Botello

(NBM)(ECL)(MAEB) División Académica Ciencias Agropecuarias km 25 carretera Villahermosa-Teapa  
nancy.brito@daca.ujat.mx (DAA) CINVESTAV IPN Unidad Mérida

**Artículo recibido:** 4 de octubre de 2005, **aceptado:** 7 de abril de 2006

**RESUMEN.** Con el fin de describir el desarrollo ontogenético de las larvas de *Strombus gigas* se recolectaron masas de huevos del medio natural y se cultivaron bajo condiciones de laboratorio durante mayo, junio y julio, correspondientes al máximo de la época reproductiva en el arrecife Alacranes, durante 1997, 1998, 1999 y 2000. La misma técnica de cultivo experimental fue empleada: incubación por cinco días en contenedores de 19 l, alimentación con *Tetraselmis suecica* a una concentración de 1 000 células algales por ml, 200 larvas por litro y temperatura de  $28 \pm 1$  °C. Al eclosionar, las larvas de mayo presentaron dos lóbulos del velum, una y media vueltas de espira de la concha y tentáculo derecho, mientras que las de junio y julio desarrollaron cuatro lóbulos, dos vueltas de espira y tentáculo derecho. El asentamiento se observó por primera vez a los 26 días para las larvas de junio y julio (42%), mientras que el 29% de las de mayo se asentaron a los 29 días. Las mortalidades promedio registradas en los cuatro años fueron de 70, 63 y 74% para mayo, junio y julio respectivamente. Los resultados obtenidos demuestran que la organogénesis de las larvas de junio y julio de la época reproductiva es más rápida que la de mayo.

**Palabras clave:** *Strombus gigas*, cultivo experimental, organogénesis, época reproductiva.

**ABSTRACT.** Egg masses of *Strombus gigas* were collected and reared under laboratory conditions during May, June and July, corresponding to the maximum reproductive season in Alacranes reef, during 1997, 1998, 1999 and 2000, in order to describe the ontogenetic development of the larvae. The same experimental rearing technique was used: incubation for five days in 19 l containers, feeding with *Tetraselmis suecica* at a concentration of 1 000 algal cells per ml, 200 larvae per liter and a temperature of  $28 \pm 1$  °C. At hatching, the May larvae presented two velar lobes, one and half shell whorls and a right tentacle, whereas the June and July larvae developed four lobes, two shell whorls and a right tentacle. Settlement was first observed after 26 days for the June and July larvae (42%), while 29% of the May larvae were observed to settle after 29 days. Average recorded mortalities for the four years were 70, 63 and 74% for May, June and July respectively. The results obtained show that the organogenesis of the June and July larvae (the reproductive season) is faster than that in May.

**Key words:** *Strombus gigas*, experimental culture, organogenesis, reproductive season.

## INTRODUCCIÓN

En el Caribe la captura de *Strombus gigas* (Linnaeus, 1758) en los años 80 representó la segunda pesquería desde el punto de vista económico después de la langosta espinosa (Appeldoorn 1994; Theile 2001) y continúa siendo un recurso pesquero importante. Los desembarcos han sido estimados en 55 000 toneladas métricas en los nueve

países del Caribe donde su captura es permitida (Chakalall & Cochrane 1997; Theile 2005).

En algunas zonas del Caribe donde se distribuye, como Bahamas, Belice, Colombia y República Dominicana, debido a la sobre pesca sus poblaciones han decrecido más abajo del 30% de la población (Berg & Olsen 1989; Theile 2005). Este recurso está en una crisis regional, derivada

principalmente de la sobreexplotación, a tal grado que el Convenio sobre Comercio Internacional de Especies en Peligro de Extinción (CITES) vigila el comercio de *S. gigas*, y la incluyó, desde 1992, en la lista de especies comercialmente amenazadas (Stoner et al. 1996). En México, el panorama es similar, ya que la pesquería de *S. gigas* se encuentra sobreexplotada. (Baqueiro-Cárdenas 1994; Appeldoorn 1994; de Jesús-Navarrete 1999; Pérez-Pérez & Aldana-Aranda 2000).

Las investigaciones sobre *S. gigas* han seguido la evolución pesquera del recurso, los primeros trabajos se relacionaron con la biología general de la especie (Randall 1964; D'Asaro 1965), después se dirigieron a la evaluación pesquera (Brownell 1977; Brownell et al. 1977; Barnett 1980; Ballantine & Appeldoorn 1983), posteriormente y ante los efectos de la sobre pesca, se iniciaron los estudios para su cultivo a partir de masas de huevos recolectadas en el medio natural.

En el arrecife Alacranes, Aldana-Aranda et al. (2003) registraron que la población de *S. gigas* tiene una continua gametogénesis a lo largo del año, aunque la presencia del 40% de los organismos post-desovados durante julio, sugieren un importante desove de mayo a julio. En éste sentido, se presentan los resultados obtenidos en el laboratorio de Biología Marina del CINVESTAV-IPN, en términos de cultivos realizados con masas de huevos recolectadas en el Arrecife Alacranes Yucatán, México, durante la época reproductiva de mayo, junio y julio, con el fin de conocer la organogénesis larvaria durante el máximo de dicha época.

## MATERIAL Y MÉTODOS

El sitio de muestreo seleccionado se ubicó dentro del Arrecife Alacranes (22 ° 29 ' N y 89 ° 45 ' W). En éste sitio se tendió un transecto de 100 m de longitud y 10 m de ancho (Pérez-Pérez & Aldana-Aranda 2000). Dentro del área del transecto, mediante buceo autónomo se localizaron a las hembras que se encontraban ovopositando y se procedió a obtener las masas de huevos, a fin de asegurar la frescura de la masa, estimar el momento de eclosión y asegurar que se tratase de la especie objeto de estudio (Davis et al. 1987).

A las 98 horas de la oviposición ocurrió la eclosión masiva de larvas velígeras, efectuando un recambio de agua por sifón y recolectando las larvas en un tamiz de seda de 54 mm de luz de malla, el cual se mantuvo siempre sumergido en un recipiente con agua de mar esterilizada. Posteriormente las larvas se colocaron en un recipiente de 25 l con agua filtrada.

Las larvas de *S. gigas* recién eclosionadas se cultivaron en una densidad de 200 larvas/l en recipientes de 4 l con tres repeticiones con agua de mar filtrada y esterilizada por tratamiento ultravioleta. El cultivo se realizó a temperatura ambiente (28 ± 1 °C) y foto período natural durante 30 días (Davis 1994 a; 1994 b; 1998; 2000 a; 2000 b; Davis et al. 1987; Davis et al. 1996). La microalga *Tetraselmis suecica* se utilizó como única fuente de alimento a una concentración de 1 000 células/ml. El alimento se proporcionó en una sola ración una vez al día por la mañana, después del recambio de agua. El sistema de cultivo que se empleó fue estático y sin aireación, en virtud de que fueron cultivos pequeños y los recambios de agua fueron totales cada 24 horas por medio de sifoneo con una manguera de 5 cm de diámetro (Davis 1994 b; 1998; 2000 a; Davis et al. 1993; Davis et al. 1987; Davis et al. 1996). La luz de malla de los tamices aumentó conforme avanzó la edad y el tamaño de las larvas, de 54 mm al momento de la eclosión, hasta los 300 mm a los 30 días de cultivo.

## Desarrollo organogénico

Para el seguimiento del desarrollo organogénico larval, de cada repetición se extrajeron al azar 30 larvas cada 24 horas, para realizar las observaciones al microscopio, la cuales fueron hechas diariamente desde la eclosión hasta el momento del asentamiento, con base en las observaciones realizadas por Brito-Manzano & Aldana-Aranda (2002), en la aparición de las características morfológicas siguientes: número de lóbulos del velum, número de vueltas de la espira, aparición del corazón adulto, de la probóscis, de la rádula, aparición del pedúnculo ocular izquierdo, migración de los ojos a los pedúnculos oculares, pigmentación del pie y pigmentación del manto y asentamiento. Estas características morfológicas fueron nu-

meradas en orden de aparición cronológica y su porcentaje fue medido a lo largo de la vida larval.

## Mortalidad

Para calcular el porcentaje de mortalidad, cada día después del recambio de agua, a la densidad inicial de larvas se le restó la densidad del día en el que se realizó el recambio y la diferencia se usó como base para el cálculo de la tasa de mortalidad. Al final del experimento fueron contadas todas las larvas vivas de los recipientes de cultivo y sus respectivas repeticiones, para calcular la tasa final de mortalidad.

## Análisis de datos

Para analizar las diferencias de la mortalidad entre años y dado que los resultados obtenidos con esta característica, fueron valores de porcentaje, se transformaron a datos normales con la función  $\text{Arcsen } x^{1/2}$  para su posterior análisis con un ANOVA de una vía, con un nivel de significancia del 95 %. Previamente al análisis se evaluaron los supuestos de normalidad (Kolmogorov-Smirnov) y de homocedasticidad (Cochran's) de los datos transformados. Las diferencias estadísticas entre las medias de la mortalidad fueron identificadas con el método de comparación múltiple de Tukey. El Programa Estadística (Anónimo 1999) fue usado para los análisis estadísticos (Sokal & Rohlf 1995; Zar 1996; Mead *et al.* 2002).

## RESULTADOS

### Desarrollo organogenético

Un total de 21 características del desarrollo morfológico larvario de *S. gigas* fueron observadas durante los cultivos realizados en los meses de mayo, junio y julio de 1997, 1998, 1999 y 2000 (Tabla 1). Dichas características fueron enumeradas de forma cronológica según el día de aparición.

**Tabla 1.** Descripción de las 21 características del desarrollo morfológico larvario de *Strombus gigas*, observadas en los cultivos realizados durante mayo, junio y julio en los años de 1997, 1998, 1999 y 2000.

**Table 1.** Description of the 21 characteristics of the larval morphological development of *Strombus gigas*, observed in the cultures of May, June and July of 1997, 1998, 1999 and 2000.

Características del desarrollo larvario	
1	2 lóbulos, 1.5 vueltas de espira, tentáculo derecho
2	2 lóbulos, 2.0 vueltas de espira, tentáculo derecho
3	4 lóbulos, 2.0 vueltas de espira, tentáculo derecho
4	4 lóbulos, 2.5 vueltas de espira, tentáculo derecho
5	4 lóbulos, 3.0 vueltas de espira, tentáculo derecho
6	4 lóbulos, 3.5 vueltas de espira, tentáculo derecho
7	Aparición del corazón adulto
8	Inicia formación del tentáculo izquierdo
9	6 lóbulos, 3.0 vueltas de espira, tentáculo derecho
10	Inicia migración de los ojos a los tentáculos
11	6 lóbulos, 3.5 vueltas de espira, tentáculos
12	Pigmentación del manto
13	Pigmentación del pie
14	6 lóbulos, 4.0 vueltas de espira, tentáculos
15	Aparición de la probóscis
16	Finaliza la migración de los ojos
17	6 lóbulos, 4.5 vueltas de espira, tentáculos
18	Aparición de la rádula
19	Comportamiento natatorio-reptante
20	Pigmentación verde oscura del pie
21	Asentamiento (velum reabsorbido, pie funcional, concha opaca, cambio de vida planctónica a bentónica)

La evolución de las características evaluadas en términos de porcentaje y días de aparición, mostró que las larvas del mes de mayo durante el período de evaluación, eclosionaron con dos lóbulos del velum, una y media vueltas de espira de la concha y con el tentáculo ocular derecho. En cambio éstas características no se observaron en las larvas de junio y julio (Tabla 2).

Con respecto a la formación de seis lóbulos del velum y tres vueltas de espira de la concha, las larvas cultivadas en mayo de los cuatro años la presentaron a los 13 días, en el cultivo de julio. Ésta característica solamente se presentó en 1997, a los 11 días en el 54% de las larvas, mientras que en los cultivos de junio no se observó dicha característica.

La probóscis apareció a los 19 días de cultivo en el 28, 29, 51 y 48% de los especímenes para los años 1997, 1998, 1999 y el 2000, respectivamente.

**Tabla 2.** Características morfológicas del desarrollo larvario de *Strombus gigas* en los cultivos realizados durante mayo, junio y julio de 1997, 1998, 1999 y 2000. La primera columna se refiere al número de característica descrito en la tabla 1.

**Table 2.** Morphological characteristics of the larval development of *Strombus gigas* in the cultures of May, June and July of 1997, 1998, 1999 and 2000. The first column refers to the number of the characteristic described in table 1.

	Años de cultivo larvario																							
	1997				1998				1999				2000											
	mayo	junio	julio		mayo	junio	julio		mayo	junio	julio		mayo	junio	julio									
Día	%	día	%	día	%	día	%	día	%	día	%	día	%	día	%	día	%							
1	1	100	---	---	---	---	---	1	100	---	---	---	---	1	100	---	---	---	---					
2	4	100	---	---	---	---	---	3	100	---	---	---	---	3	100	---	---	---	---					
3	5	54	1	100	1	100	5	100	1	100	1	100	4	59	1	100	1	100	5	41	1	100	1	100
4	8	40	5	100	5	100	7	47	5	100	5	100	4	41	5	100	5	100	7	48	5	100	5	100
5	10	38	7	100	7	100	9	53	7	100	7	100	9	55	7	100	7	100	9	54	7	100	7	100
6	10	59	9	38	9	100	10	100	9	38	9	38	9	45	9	38	9	44	9	41	9	44	9	38
7	11	54	7	53	8	57	9	40	7	55	7	56	11	37	7	56	7	56	11	38	9	49	6	52
8	11	40	11	34	11	28	9	40	11	40	11	33	11	37	11	39	11	39	11	34	11	42	11	38
9	13	37	---	---	11	54	13	40	---	---	---	---	13	52	---	---	---	---	13	55	---	---	---	---
10	13	25	13	37	13	31	13	29	13	46	13	31	12	25	13	37	13	39	13	30	13	39	13	31
11	14	43	11	18	11	32	14	60	11	18	11	38	15	48	11	18	11	33	15	45	11	23	11	38
12	15	57	15	33	15	29	15	41	15	33	15	32	15	44	15	33	15	37	15	46	15	35	15	32
13	15	38	15	31	15	31	17	36	15	31	15	33	17	35	15	31	15	35	17	40	15	31	15	33
14	17	33	17	78	17	68	15	38	17	78	17	75	15	45	17	78	17	82	15	53	17	81	17	75
15	19	28	16	45	17	52	19	29	18	50	17	49	19	51	17	48	17	53	19	48	17	44	16	44
16	21	17	23	100	21	100	22	100	21	100	21	100	23	100	21	100	21	100	23	100	21	100	23	100
17	23	98	21	39	21	37	23	29	21	39	21	41	23	35	21	39	21	49	23	38	21	41	21	41
18	23	25	21	45	21	100	21	21	21	46	21	100	21	29	25	43	21	100	21	30	21	67	21	85
19	27	28	25	43	27	49	27	41	25	25	25	47	27	48	25	48	25	57	27	48	25	51	27	85
20	27	38	27	42	27	44	27	42	25	63	27	45	27	45	25	45	25	54	27	46	25	50	27	44
21	29	29	27	44	27	40	29	26	27	61	27	53	29	26	27	45	25	49	29	26	26	58	27	53

te, para los cultivos de mayo. Mientras que en los cultivos de junio y julio se desarrolló entre los 16 y 17 días entre el 45 y 50 % de los individuos. La aparición de la rádula se observó por primera vez en los cultivos realizados en junio y julio alrededor de los 21 días, mientras que en los cultivos de mayo se registró entre los 23 y los 25 días.

El asentamiento de las primeras larvas se observó entre los 25 y 27 días en porcentajes que oscilaron entre 44 y 60 %, en los cultivos realizados en junio y julio, mientras que en los de mayo, el asentamiento se registró hasta los 29 días en porcentajes de 26 % en los cuatro años de cultivo. En general, se puede observar que el desarrollo morfológico (asentamiento) de las larvas de los cultivos realizados en junio y julio durante los cuatro años de cultivo fue mejor y en menor tiempo que las larvas cultivadas en mayo (Tabla 2).

### Mortalidad larvaria

En la variación de los porcentajes de mortalidad registrados durante los 30 días de cultivo larvario, se detectó que en los cultivos realizados en mayo de los cuatro años, las mortalidades fueron de 77 % (1997), 76 % (1998), 63 % (1999) y del

66 % (2000), presentando diferencias significativas (Tukey;  $F = 4.1708$   $p = 0.001$ ), mientras que los cultivos realizados en junio, las mortalidades oscilaron entre el 62 y 66 %, sin diferencias significativas (Tabla 3). Para los cultivos realizados en julio, se observó la mayor mortalidad con un 78 % en el 2000, encontrando diferencias significativas entre los cuatro años de cultivo (Tukey;  $F = 3.2506$ ,  $p = 0.001$ ). Solamente las mortalidades de los cultivos realizados en el año de 1999, no presentaron diferencias significativas (Tukey;  $p = 0.001$ ).

### DISCUSIÓN

Las larvas de los cultivos realizados en mayo de los cuatro años en los que se realizaron cultivos, eclosionaron con dos lóbulos del velum y una y media vueltas de espira de la concha, igual a lo registrado en la literatura para la misma especie (D'Asaro 1965; Brownell 1977; Brownell et al. 1977; Davis et al. 1990; Davis et al. 1993; Davis 1994 a; 2000 a).

En cambio, las larvas de los cultivos llevados a cabo en los meses de junio y julio eclosionaron con cuatro lóbulos del velum y dos vueltas de espira de la concha. Estas características fueron ob-

servadas por los mismos autores previamente mencionados entre el cuarto y quinto día, lo cual puede atribuirse a la madurez sexual de las hembras.

D'Asaro (1965) y Davis (1994 a; 2000 a) registraron la aparición de la probóscis entre el vigésimo primero y el vigésimo tercero día de cultivo. Brownell (1977) la detectó a los 25 días, mientras que en el presente estudio ésta característica se observó entre los días 16 y 19 de vida larvaria, en todos los cultivos realizados, a lo largo de los cuatro años de investigación.

Brownell (1977) registró la aparición de la rádula en las larvas a los 25 días. A diferencia del presente trabajo, en el que las larvas cultivadas en todos los meses de ésta investigación, presentaron ésta característica, entre el día 20 y el 22 de vida larval.

En este trabajo se encontró que las larvas fueron competentes para la metamorfosis entre los 21 y 24 días después de la eclosión. Las larvas de los cultivos realizados en mayo tardaron 24 días en ser competentes para la metamorfosis, mientras que las de los cultivos realizados en junio y julio lo lograron en 21 días. Davis *et al.* (1990) y Davis (1994 a; 2000 a) mencionaron que las larvas son competentes para la metamorfosis aproximadamente a los 21 días después de la eclosión. En cambio, Ballantine & Appeldoorn (1982; 1983) la detectaron desde los 12 hasta los 22 días y entre 14 y 35 días, después de la eclosión, respectivamente. Sidall (1983) la observó entre los 20 y 23 días, mientras que Ray & Davis (1989), la detectaron entre 21 y 40 días. Davis *et al.* (1987), obtuvieron la metamorfosis entre 21 y 40 días después de la eclosión. Davis *et al.* (1990) y Davis *et al.* (1993), la obtuvieron a los  $21 \pm 2$  días y a los 21 días de cultivo, respectivamente. Sin embargo, Goodwin (1983) registró que la metamorfosis ocurrió 30 días después de la eclosión larvaria. Davis & Hesse (1983) en 28 días y Corral & Ogawa (1987) entre los 25 y 60 días.

Los porcentajes de mortalidad registrados en el presente trabajo oscilaron entre 62 y 78 %, en junio y julio respectivamente. Algunos autores, observaron en general tasas de mortalidad del 100 % (Brownell 1977; Brownell *et al.* 1977; Ballantine & Appeldoorn 1982; Hensen 1983; Davis *et al.* 1987; Iversen *et al.* 1987; García-Santaella & Aldana-

Aranda 1994). Otro grupo de investigadores registró tasas de mortalidad entre 40 y 80 % (Corral & Ogawa 1987; Heyman *et al.* 1989; Ray & Davis 1989; Baqueiro-Cárdenas 1994; García-Santaella & Aldana-Aranda 1994) y algunos encontraron tasas de mortalidad comprendidas entre 1 y 20 % (Pillsbury 1985; Davis 2000 a).

**Tabla 3.** Resultado del porcentaje de mortalidad acumulado a los 30 días en los cultivos de *Strombus gigas*. Letras diferentes dentro de una columna indican diferencias significativas (Tukey,  $p = 0.001$ ).

**Table 3.** Results of the mortality percentage accumulated after 30 days in the *Strombus gigas* culture. Different letters in a column indicate significant differences (Tukey,  $p = 0.001$ ).

Años	Meses	Mortalidad (%)
1997	mayo	77 <sup>a</sup>
	junio	62 <sup>b</sup>
	julio	77 <sup>a</sup>
1998	mayo	76 <sup>a</sup>
	junio	63 <sup>b</sup>
	julio	77 <sup>a</sup>
1999	mayo	63 <sup>a</sup>
	junio	62 <sup>a</sup>
	julio	62 <sup>a</sup>
2000	mayo	66 <sup>a</sup>
	junio	66 <sup>a</sup>
	julio	78 <sup>b</sup>

A lo largo de su desarrollo organogenético, las larvas pierden el velum que les permite alimentarse y nadar, por lo que atraviesan por un período de ayuno, debido a que las branquias no están bien desarrolladas (Labarta-Fernández 1997). Cuando las branquias están bien desarrolladas, de nuevo comienzan a alimentarse. Por otra parte, el inicio del proceso de la metamorfosis implica el mayor gasto energético y también representa un período durante el cual se observan altas tasas de mortalidad (D'Asaro 1965; Brownell 1977; Brownell *et al.* 1977; Sidall 1983; Creswell 1994; Heyman *et al.* 1989; García-Santaella & Aldana-Aranda 1994; Weil & Laughlin 1994; Davis 1994 a; 2000 a). Este período se ha registrado entre los 18 y 23 días de vida larval.

En el presente trabajo la metamorfosis inició entre los días 21 y 24. Durante los cuales también se registraron porcentajes elevados de mortalidad en comparación con las otras mortalidades observadas a lo largo de los cultivos (más del 20 %). Estuvieron comprendidas en un 20 % para los cul-

tivos realizados en 1997 y el 2000, en un 30 % para los cultivos realizados en 1999, mientras que el mayor porcentaje de mortalidad fue observado en los cultivos realizados en 1998 con un 40 %.

De acuerdo con los resultados obtenidos durante la presente investigación se concluye que la organogénesis larvaria de los cultivos realizados durante junio y julio es más rápida que la de los cultivos llevados a cabo en mayo, probablemente a

que los organismos están más maduros y aptos para la reproducción.

## AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue realizado con el apoyo del proyecto CI1\*0432 ME (JR) de la CEE, P65 000 ME del Consejo Científico y Técnico de la Embajada de Francia, beca 90032 del CONACYT, México.

## LITERATURA CITADA

- Aldana-Aranda D, Baqueiro-Cárdenas E, Martínez-Morales I, Ochoa RI, Brulé T (2003) Reproductive patterns of *Strombus gigas* from Alacranes Reef versus Chinchorro Bank of México. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 54:202-225.
- Appeldoorn RS (1994) Queen conch management and research: status, needs and priorities. En: Appeldoorn RS, Rodríguez B (eds) *Strombus gigas* Queen conch, biology, fisheries and mariculture. Fundación Científica Los Roques, Caracas. 276 pp.
- Ballantine DL, Appeldoorn RS (1982) Hatchery culture and reseeding of queen conch, *Strombus gigas* in Puerto Rico. No. FSE43-81-126-12. National Marine Fisheries Service, Puerto Rico. 20 pp.
- Ballantine DL, Appeldoorn RS (1983) Queen conch culture and future prospects in Puerto Rico. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 35:57-63.
- Baqueiro-Cárdenas E (1994) Cultivo de juveniles del caracol reina, *Strombus gigas*, en Quintana Roo, México. En: Appeldoorn RS, Rodríguez B (eds) *Strombus gigas* Queen conch, biology, fisheries and mariculture. Fundación Científica Los Roques, Caracas. 276 pp.
- Barnett R (1980) Preliminary research a Pride Foundation report on the handling techniques used in the mariculture of *Strombus gigas* veliger larvae at Pine Cay in 1980. Foundation for Pride, Miami. 9 pp.
- Berg CJ, Olsen DA (1989) Conservation and management of queen conch (*Strombus gigas*) fisheries in the Caribbean. 18:421-442. En: Caddy JF (ed) Marine Invertebrate Fisheries. Their assessment and management. Wiley, U.S.A. 509 pp.
- Brito-Manzano N, Aldana-Aranda D (2002) Modelo del desarrollo larvario de *Strombus pugilis* versus *Strombus gigas*. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 53: 212-217.
- Brownell WN (1977) Reproduction, laboratory culture and growth of *Strombus gigas*, *Strombus costatus* and *Strombus pugilis* in Los Roques, Venezuela. Bull. Mar. Sci. 27:668-680.
- Brownell WN, Berg CJ Jr, Haines KC (1977) Fisheries and aquaculture of the conch, *Strombus gigas* in the Caribbean. FAO Fisheries Report, 200:59-69.
- Chakalall B, Cochrane KL (1997) The queen conch fishery in the caribbean - An approach to responsible fisheries management. Proc. Gulf. Carib. Fish. Inst. 49: 531-554.
- Corral JL, Ogawa J (1987) Cultivo masivo de larvas de caracol *Strombus gigas* en estanques de concreto. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 38:345-351.
- Creswell L (1994) An historical overview of queen conch mariculture. En: Appeldoorn RS Rodríguez B (eds) *Strombus gigas* Queen conch, biology, fisheries and mariculture. Fundación Científica Los Roques, Caracas. 276 pp.
- D'Asaro ChN (1965) Organogenesis, development and metamorphosis in the queen conch *Strombus gigas*, with notes on breeding habits. Bull. Mar. Sci. 15:359-416.
- Davis M (1994 a) Short-term competence in larvae of queen conch *Strombus gigas* shifts in behavior, morphology and metamorphic response. Mar. Ecol. Prog. Ser. 104:101-108.

- Davis M (1994 b) Mariculture techniques for queen conch (*Strombus gigas* L.): Egg mass to juvenile stage. p 231-252. En: Appeldoorn RS, Rodríguez B (eds) *Strombus gigas* Queen conch, biology, fisheries and mariculture. Fundación Científica Los Roques, Caracas. 276 pp.
- Davis M (1998) The effects of natural foods, temperature and salinity on the length of larval life for the tropical gastropod *Strombus gigas*. Ph.D. Dissertation. Florida Institute of Technology, Melbourne, Florida. 197pp.
- Davis M (2000 a) The combined effects of temperature and salinity on growth, development, and survival for tropical gastropod veligers of *Strombus gigas*. J. Shellf. Res. 19(2):883-889.
- Davis M (2000 b) Queen conch (*Strombus gigas*) culture techniques for research, stock enhancement and growout markets. p. 127-159. En: Fingerman M, Nagabhushanam R (eds) Recent advances in Marine Biotechnology, Seaweeds and Invertebrates. Science Publishers, Inc., New Hampshire. 198 pp.
- Davis M, Hesse RC (1983) Third World level conch mariculture in the Turks and Caicos Islands. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 35:73-82.
- Davis M, Bolton CA, Stoner WA (1993) A comparison of larval development, growth and shell morphology in Three Caribbean *Strombus* species. The Veliger 36:236-244.
- Davis M, Hesse RC, Hodgkins G (1987) Commercial hatchery produced Queen conch, *Strombus gigas*, seed for the research and grow-out market. Proc. Gulf Carib. Fish. Inst. 38: 326-335.
- Davis M, Hodgkins GA, Stoner AW (1996) A mesocosm system for ecological research with marine invertebrate larvae. Mar. Ecol. Prog. Ser. 130:97-104.
- Davis M, Heyman WD, Harvey W, Withstandley CA (1990) A comparison of two inducer, KCl and *Laurencia* extracts, and techniques for the commercial scale induction of metamorphosis in queen conch *Strombus gigas* Linnaeus, 1758 larvae. J. Shellfish. Res. 9:67-73.
- De Jesús-Navarrete A (1999) Distribución y abundancia de larvas velígeras del caracol rosado *Strombus gigas* Linné, 1758, en Banco Chinchorro, Quintana Roo, México. Tesis de Doctorado, CINVESTAV IPN Unidad Mérida. 215 p.
- García-Santaella E, Aldana-Aranda D (1994) Effect of algal food and feeding schedule on larval growth and survival rates of the Queen conch *Strombus gigas* (Mollusca, Gastropoda) in Mexico. Aquaculture 128:261-268.
- Goodwin MH (1983) Overview of conch fisheries and culture. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 35:43-45
- Hensen RR (1983) Queen conch management and culture in the Netherlands Antilles. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 35:53-56.
- Heyman WD, Dobbertein RA, Urry LA, Heyman AM (1989) Pilot hatchery for the queen conch, *Strombus gigas*, shows potential for inexpensive and appropriate technology for larval aquaculture in the Bahamas. Aquaculture 77:277-285.
- Iversen ES, Rutherford ES, Bannerot SP, Jory DE (1987) Biological data on Berry Islands (Bahamas) queen conchs, *Strombus gigas*, with mariculture implications. Fish. Bull. 85(2):299-310.
- Labarta-Fernández UE (1997) Desarrollo larvario de *Ostrea edulis* L. Nutrición y reservas energéticas. Tesis Doctoral. Facultad de Biología. Universidad de Santiago de Compostela. 259 pp.
- Mead R, Curnow RN, Hasted AM (2002) Statistical methods in agriculture and experimental biology. Third Edition. Chapman & Hall/CRC. Washington, D.C. 472 pp.
- Pérez-Pérez M, Aldana-Aranda D (2000) Distribución, abundancia, densidad y morfometría de *Strombus gigas* (Mesogasteropoda: Strombidae) en el arrecife Alacranes, Yucatán, México. Rev. Biol. Trop. 48(1):51-57.
- Pillsbury KS (1985) The relative food value and biochemical composition of five phytoplankton diets for Queen conch *Strombus gigas* (Linné) larvae. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 90:221-234.
- Randall JE (1964) Contributions to the biology of the queen conch *Strombus gigas*. Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb. 14:246-295.

- Ray M, Davis M (1989) Algae production for commercially grown queen conch *Strombus gigas*. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 39:453-457.
- Sidall SE (1983) Biological and economic outlook for hatchery production of Queen conch. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 35:46-53.
- Sokal RS, Rohlf FJ (1995) Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. Third Edition. W.H. Freeman and Company. New York. 887 pp.
- Stoner AW, Glazer RA, Barile PJ (1996) Larval supply to queen conch nurseries: relationships with recruitment process and population size in Florida and the Bahamas. J. Shellfish Res. 15(2): 407-420.
- Theile S (2001) Queen conch fisheries and their management in the Caribbean. Technical report to the CITES Secretariat. TRAFFIC Europe, Brussels. 109 pp.
- Theile S (2005) Status of the Queen Conch *Strombus gigas* stocks, management and trade in the Caribbean: A CITES Review. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst 56:675-696.
- Weil E, Laughlin RA (1994) Laboratory culture of *Strombus gigas* L. in the Dos Mosquises Marine Station, Los Roques National Park, Venezuela: Final results. En: Appeldoorn RS, Rodríguez B (eds) *Strombus gigas* Queen conch Biology, Fisheries and Mariculture. Fundación Científica Los Roques, Caracas. 276 pp.
- Zar JH (1996) Biostatistical Analysis. Third Edition. Prentice-Hall, Englewood Cliffs. 918 pp.