

Crecimiento y supervivencia de los mejillones *Perna perna*, *Perna viridis*
y de un morfotipo indefinido bajo cultivo suspendido

Growth and survival of the mussels *Perna perna*, *Perna viridis*
and an undefined morphotype in suspended culture

Trinidad Urbano¹
César Lodeiros^{1*}
Marcos De Donato²
Vanessa Acosta³
Dwight Arrieche⁴
Maximiano Núñez¹
John Himmelman⁵

¹ Laboratorio de Acuicultura, Departamento de Biología Pesquera
Instituto Oceanográfico de Venezuela
Universidad de Oriente, Núcleo Sucre
Cumaná 6101, Venezuela
* E-mail: clodeiro@sucre.udo.edu.ve

² Laboratorio de Genética Molecular, Instituto de Investigaciones en Biomedicina y Ciencias Aplicadas
Universidad de Oriente
Cumaná 6101, Venezuela

³ Departamento de Biología, Escuela de Ciencias
Universidad de Oriente, Núcleo Sucre
Cumaná 6101, Venezuela

⁴ Departamento de Biomedicina, Instituto de Investigaciones en Biomedicina y Ciencias Aplicadas
Universidad de Oriente
Cumaná 6101, Venezuela

⁵ Département de Biologie
Université Laval
Québec, Canadá G1K 7P4

Recibido en septiembre de 2004; aceptado en mayo de 2005

Resumen

Se evaluaron el crecimiento y la influencia de factores ambientales bajo condiciones de cultivo suspendido del mejillón *Perna perna* L., *P. viridis* L. y una variante o morfotipo indefinido, que comparte sustrato y características morfológicas y de color de ambas especies. El estudio fue conducido durante 10 meses en la localidad de Turpialito, Golfo de Cariaco, Venezuela. Las tres poblaciones experimentales, sembradas con una talla inicial homogénea (45–50 mm) presentaron un patrón de crecimiento similar; sin embargo, *P. viridis* mostró tasas de crecimiento significativamente menores a las de *P. perna* y del morfotipo, alcanzando al final del estudio 71.2, 77.0 y 77.8 mm de longitud dorso-ventral de la concha, respectivamente. Los análisis de correlatividad de los factores ambientales y el crecimiento no mostraron una modulación definida del crecimiento somático debido a factores ambientales; no obstante, la actividad reproductiva, especialmente cuando se inicia por primera vez, puede actuar como factor endógeno negativo. Aunque los resultados muestran similar respuesta fisiológica de los mejillones, se observó mayor similitud entre *P. perna* y el morfotipo y diferencias suficientes entre éstas y *P. viridis*, sugiriendo que las dos primeras pueden estar más relacionadas genéticamente. Sin embargo, existieron diferencias entre el morfotipo y *P. perna*, en cuanto a las características fenotípicas de la concha, supervivencia e índice gonadosomático, que pueden establecer diferencias genéticas definidas. La mayor producción gonádica en la variante sugiere su selección para el cultivo.

Palabras clave: mejillones, *Perna*, morfotipo, Venezuela.

Abstract

We evaluated the growth and influence of environmental factors under suspended culture conditions of the mussels *Perna perna* L. and *P. viridis* L. and of an undefined variant or morphotype sharing the substrate and morphological and color characteristics of both species. The animals were grown for ten months at Turpialito Bay, located in the Gulf of Cariaco, Venezuela. The three experimental populations, seeded with an initial homogeneous size (45–50 mm), showed a similar growth pattern; however, *P. viridis* showed significantly smaller growth rates than those of *P. perna* and the morphotype, with a final dorsoventral shell length of 71.2, 77.0 and 77.8 mm, respectively. Correlativity analyses of environmental and growth factors could not define the somatic growth modulation due to environmental factors, but reproductive activity, particularly when it begins for the first time, may act as a negative endogenous factor. Although the results show similar physiological responses from the mussels, a greater similarity was observed between *P. perna* and the morphotype, and there were enough differences between them and *P. viridis* to suggest that the first two could be more genetically related. Nevertheless, differences were found between the morphotype and *P. perna* in regard to the phenotypic characteristics of the shell, survival and the gonadosomatic index, which may indicate significant genetic differences. Greater gonadal production in the variant could be advantageous for aquacultural activities.

Key words: mussels, *Perna*, morphotype, Venezuela.

Introducción

La mitilicultura es una actividad comercial desarrollada en diversos países, principalmente en Europa y Asia, donde el 60% de la producción mundial se atribuye a España y China. Las especies más cultivadas son: *Mytilus edulis*, *M. galloprovincialis*, *M. trossulus*, *Perna perna*, *P. viridis* y *P. canaliculus* (Hickman, 1992).

En Venezuela, el cultivo de mejillones se inició en la década de los años sesenta con el establecimiento de balsas de mejillones (*P. perna*) en el nororiente del país. No obstante, en la actualidad prácticamente toda la producción es resultado de la extracción ya que desde 1986 el cultivo colapsó debido principalmente a la incidencia de biotoxinas e ineficiencias en el manejo de los cultivos (Vélez y Lodeiros, 1990). A partir de la década de los noventa se encuentra funcionando un programa de vigilancia continua de la biotoxicidad en moluscos bivalvos comerciales, presentando los mitílidos un gran potencial para ser cultivados en concordancia con un desarrollo socio-económico de las comunidades pesqueras de la región.

Las especies comerciales de mejillones en Venezuela *P. perna* y *P. viridis* son explotadas intensivamente sin la ejecución de políticas de administración del recurso, lo cual conduce a explotaciones inadecuadas que generan un desbalance entre la extracción y el reclutamiento, produciendo sobreexplotación de los bancos, por lo cual surge la necesidad de desarrollar el cultivo de dichos moluscos. En este sentido recientemente se han realizado una serie de estudios sobre la biología, ecología y fisiología de estos mejillones (Segnini *et al.*, 1998; Prieto *et al.*, 1999; Tejera *et al.*, 2000; Arrieche *et al.*, 2002; Marcano *et al.*, 2002; García, 2003; Segnini, 2003) que, junto con el control sanitario, coadyuvaría a la proyección de su cultivo.

El mejillón marrón *P. perna* se encuentra en la zona nororiental de Venezuela. Posee una distribución subtropical, abarcando las costas occidentales de África y de Asia austral, y la costa Atlántica de Suramérica, desde Uruguay hasta las costas nororientales de Venezuela, donde han formado bancos naturales debido a las condiciones favorables de temperatura y disponibilidad de alimento generadas por las surgencias costeras que ocurren en la zona.

Introduction

Mussel cultivation is a commercial activity developed in several countries, mainly in Europe and Asia, with 60% of the world production coming from Spain and China. The most cultivated species are *Mytilus edulis*, *M. galloprovincialis*, *M. trossulus*, *Perna perna*, *P. viridis* and *P. canaliculus* (Hickman, 1992).

In Venezuela, the cultivation of these organisms started in the 1960s when mussel rafts (*P. perna*) were deployed in the northeastern part of the country. Nowadays, however, almost all the production depends on fisheries, after the collapse of this activity in 1986 primarily due to the incidence of biotoxins and the mishandling of cultivation (Vélez and Lodeiros, 1990). Since the 1990s, a continuous monitoring program of the biotoxicity in commercial bivalve mollusks has been in operation, the mytilids representing a great culture potential for the socioeconomic development of the fishing communities in the region.

The commercial species of mussels in Venezuela, *P. perna* and *P. viridis*, are intensively fished without the implementation of resource management policies, and the resulting imbalance between extraction and natural repopulation has led to overexploitation of the banks. The cultivation of these mollusks has therefore become important. In this respect, a number of studies have recently been carried out on the biology, ecology and physiology of these mussels (Segnini *et al.*, 1998; Prieto *et al.*, 1999; Tejera *et al.*, 2000; Arrieche *et al.*, 2002; Marcano *et al.*, 2002; García, 2003; Segnini, 2003), which together with sanitary control would contribute to the expansion of their culture.

The brown mussel *P. perna* has a subtropical distribution, occurring on the western coasts of Africa and southern Asia, and on the Atlantic coast of South America, from Uruguay to Venezuela. On the northeastern coasts of Venezuela this species has formed natural banks, probably as a result of the favorable temperature conditions and food availability caused by upwelling in the area.

Unlike *P. perna*, the green mussel *P. viridis* comes from the Indo-Pacific and has a tropical distribution. It occurs from the

A diferencia de *P. perna*, el mejillón verde *P. viridis* es un mejillón nativo de la región del Indo-Pacífico y posee una distribución tropical que abarca desde el Golfo Pérsico hasta las Filipinas y desde el este de China hasta Indonesia, siendo una especie importante para la acuicultura en esos países. Este mejillón ha sido introducido accidentalmente en Trinidad y el Caribe desde los años noventa y desde entonces se ha extendido a las costas de Venezuela (Agard *et al.*, 1992; Rylander *et al.*, 1996; Lodeiros *et al.* 1999).

Ambas especies son morfológicamente distintas. *Perna perna* posee un periostraco marrón, y los bordes anterior y posterior de su concha son rectos, siendo la parte interna de color violáceo y poco nacarada. En contraste, el periostraco de *P. viridis* usualmente es verde, los bordes anterior y posterior de la concha son curvados y el interior de la concha es nacarado. Recientemente se ha observado en la costa norte de la Península de Araya, noreste de Venezuela, que ambas especies comparten el mismo sustrato con una variante que presenta características morfológicas y color de la concha tanto de *P. perna* como de *P. viridis*. Esta variante posee una coloración de la concha verde-amarillento, internamente nacarada, similar a la de *P. viridis* y los bordes anterior y posterior de su concha son rectos como los de *P. perna* (fig. 1). La variante ha generado interés por determinar su origen, dadas las características deseables que presenta para su cultivo, considerándosele hasta ahora una variante o morfotipo indeterminado. El objetivo del presente estudio fue evaluar el crecimiento y la supervivencia, junto con la influencia de variables ambientales, de las especies *P. perna* y *P. viridis* y del morfotipo, en condiciones de cultivo suspendido.

Materiales y métodos

El estudio fue conducido durante 10 meses (de octubre de 2002 a agosto de 2003) en la Estación Hidrobiológica de Turpialito (EHT) del Instituto Oceanográfico de Venezuela de la Universidad de Oriente (E), ubicada en el Golfo de Cariaco, al noreste de Venezuela (10°26'56" N; 64°02'00" W). Las "semillas" de *P. perna*, *P. viridis* y la variante, se recolectaron mediante buceo en apnea a profundidades de 1–2 m en la localidad de Guayacán, Península de Araya (10°42' N; 63°46' W).

Bioensayo

Las semillas se transportaron en contenedores isotérmicos a la EHT, donde se separaron por especie y morfotipo (poblaciones experimentales), seleccionando organismos experimentales de longitud dorso-ventral de la concha homogéneas (40–50 mm), las cuales no mostraron diferencias significativas (ANOVA $P > 0.05$; $n = 30$ por población). Los mejillones fueron colocados en cestas plásticas utilizadas para el cultivo de ostras (cilíndricas con diámetro de 40 cm y altura de 8 cm), suspendidas de una cuerda larga o *long line* de 100 m de longitud, fijada al fondo con bloques de concreto y ubicada a unos 30 m de la costa. Las cestas se mantuvieron a una profundidad

Persian Gulf to the Philippines and from eastern China to Indonesia, having become an important aquacultural species in these countries. This mussel was accidentally introduced into Trinidad and the Caribbean in the 1990s and since then it has extended to the coasts of Venezuela (Agard *et al.*, 1992; Rylander *et al.*, 1996; Lodeiros *et al.* 1999).

Both species are morphologically different. *Perna perna* has a brown periostracum, and the anterior and posterior shell margins are straight, the inner shell being violaceous and slightly pearly. The periostracum of *P. viridis*, on the other hand, is usually green, and the anterior and posterior shell margins are curved and the inner side is completely pearly. Recent observations on the northern coast of the Araya Peninsula, northeastern Venezuela, have revealed that both species share the same substrate with a morphological variant whose shape and color are similar to those of *P. perna* and *P. viridis*. This variant has a yellowish-green shell, with a pearly inner side, similar to that of *P. viridis*, and the anterior and posterior margins are straight, like *P. perna* (fig. 1). Since there are no conclusive studies about its origin, we refer to it as a variant or undefined morphotype, which has generated interest particularly given its culture potential. The objective of this research was to evaluate the growth and survival, as well as the influence of environmental variables, of *P. perna*, *P. viridis* and the morphotype under suspended culture conditions.



Figura 1. Especies de mejillón *Perna perna* (color marrón), *Perna viridis* (color verde) y la variante morfológica (color verde-amarillento), provenientes de la localidad de Guayacán (noreste de Venezuela).

Figure 1. Mussel species *Perna perna* (brown), *P. viridis* (green) and the morphological variant (yellowish green) obtained from the village of Guayacán, northeastern Venezuela.

de aproximadamente 2 m. Se colocaron tres réplicas por cada grupo o población experimental, a una densidad de 100 mejillones por cesta, más dos cestas adicionales de sustitución, en caso de pérdida de organismos por mortalidad o extravío. El desdoble consistió en la disminución mensual de la densidad debido a los muestreos.

Previo a la colocación de las cestas, se tomó al azar una muestra de cinco ejemplares de cada una de las réplicas, los cuales fueron llevados al Laboratorio de Acuicultura de la Universidad de Oriente, Núcleo de Sucre, para realizar los análisis merísticos correspondientes.

A fin de evaluar el crecimiento, cada 15 días se analizaron cinco individuos por réplica, a los cuales se les determinó longitud dorso-ventral de la concha (alto; At), utilizando un vernier digital (± 0.01 m). La masa seca de la gónada, músculo y resto de tejido somático de los mejillones fueron deshidratados ($60\text{--}70^\circ\text{C}/72$ h) y pesados en una balanza analítica (± 0.001 g). Se consideró como índice reproductivo a la masa seca de las gónadas como un porcentaje del tejido somático.

La supervivencia se estimó mediante un recuento semanal de los ejemplares muertos en cada réplica.

Variables ambientales

A fin de evaluar la influencia de los factores ambientales en el crecimiento y supervivencia de los organismos, se tomaron muestras semanales de agua, por triplicado, con una botella Niskin de 2 L para la determinación de oxígeno por el método de Winkler y la salinidad mediante un refractómetro de 1‰ de apreciación. Además se tomaron muestras de agua en envases de 2 L, previamente filtradas con una malla de $153\ \mu\text{m}$, para estimar la disponibilidad del alimento mediante la biomasa del fitoplancton (clorofila *a*) y el seston total. Las muestras fueron retenidas en filtros Whatman GF/F de $0.7\ \mu\text{m}$ de diámetro de poro, utilizando un equipo de filtración al vacío. Para el análisis de clorofila *a* se empleó el método colorimétrico, mientras que la determinación del seston se realizó mediante técnicas gravimétricas descritas por Strickland y Parsons (1972). En el sitio de cultivo se colocó un termógrafo electrónico (Sealog-Vemco) para registrar la temperatura a intervalos de 30 min.

Análisis estadísticos

Las diferencias de crecimiento entre las poblaciones experimentales se evaluaron mediante observación correlativa de las curvas obtenidas, contrastando las medias de los parámetros de crecimiento mediante un ANOVA de una vía, utilizando la prueba *a posteriori* de Duncan en los casos donde el ANOVA indicó diferencias significativas ($P < 0.05$). Estos análisis se aplicaron para corroborar las diferencias observadas en los gráficos, dependiendo del análisis de correlatividad de las curvas, ya sea en cada punto de muestreo para todos los tratamientos o entre muestreos en el tiempo de estudio.

Para diferenciar las curvas de crecimiento se realizaron regresiones de las variables de crecimiento en el tiempo,

Materials and methods

The study lasted 10 months (from October 2002 to August 2003) and was carried out in the Turpialito Hydrobiological Station (EHT) of the Instituto Oceanográfico de Venezuela (Universidad de Oriente), located in the Gulf of Cariaco, north-eastern Venezuela ($10^\circ 26' 56''$ N; $64^\circ 02' 00''$ W). The seeds of *P. perna*, *P. viridis* and the variant were collected by apnea diving at 1–2 m depths close to the village of Guayacán, Araya Peninsula ($10^\circ 42'$ N; $63^\circ 46'$ W).

Bioassay

The seeds were carried in isothermic containers to EHT, where the two species and the morphotype (experimental populations) were sorted, selecting experimental organisms with homogeneous dorsoventral shell length (40–50 mm), which did not show significant differences (ANOVA, $P > 0.005$; $n = 30$ per population). The mussels were put in plastic, cylindrical baskets (40 cm in diameter and 8 cm high) used for cultivating oysters. The baskets were suspended from a 100-m long line, fastened to the sea bottom with concrete blocks and placed 30 m from the coast. They were kept at a depth of 2 m. Three replicates of each group or experimental population were placed, at a density of 100 mussels per basket, plus two additional substitution baskets, in case of loss of organisms due to mortality or any other cause.

Prior to placing the baskets, five random specimens were taken from each replicate and transported to the Aquaculture Laboratory at Oriente University (Núcleo de Sucre) to conduct the meristical analyses.

To evaluate growth, five individuals per replicate were analyzed every 15 days. The dorsoventral length of the shell (height, At) was determined using a digital vernier (± 0.01), and the dry mass of the gonad, muscle and remaining somatic tissue of the mussels was dehydrated ($60\text{--}70^\circ\text{C}/72$ h) and weighed on an analytical scale (± 0.001 g). A percentage of the somatic tissue was regarded as the reproductive rate of the dry mass of the gonads.

Survival was estimated through a weekly count of dead specimens in each replicate.

Environmental variables

To evaluate the influence of environmental factors on the growth and survival of the organisms, weekly samples of water were taken, in triplicate, with a 2-L Niskin bottle to determine oxygen, using Winkler's method, and salinity, using a 1‰ appreciation refractometer. Furthermore, water samples, previously filtered with a $153\text{-}\mu\text{m}$ mesh, were taken in 2-L bottles to determine the availability of food based on phytoplankton biomass (chlorophyll *a*) and total seston. The samples were retained in GF/F Whatman filters of $0.7\text{-}\mu\text{m}$ pore diameter, using vacuum-filtration equipment. A colorimetric method was used for the analysis of chlorophyll *a*, while the gravimetric

contrastando sus pendientes mediante un análisis múltiple según las recomendaciones de Zar (1984).

Resultados

Crecimiento de la concha

Tanto las especies *P. viridis* y *P. perna* como el morfotipo presentaron un patrón de crecimiento de la longitud de la concha similar (fig. 2a), particularmente en los primeros tres meses (octubre a diciembre de 2002), caracterizado por un crecimiento lento, seguido de incrementos continuos, para entrar en un periodo de crecimiento casi nulo entre abril y mayo de 2003, mostrando luego elevados incrementos, particularmente en los dos últimos meses del experimento (julio a agosto). La pendiente en la relación de crecimiento expresada en los cambios de la longitud de concha (At) en el tiempo (días) del morfotipo ($\log At = \log 0.00074 d + \log 1.654$; $r^2 = 0.96$) resultó ser significativamente mayor ($P < 0.05$) que la de *P.*

techniques described by Strickland and Parsons (1972) were used for the determination of seston. An electronic thermograph (Sealog-Vemco) was placed in the cultivation site to record temperature at 30-min intervals.

Statistical analysis

Growth differences among the experimental populations were evaluated through correlative observation of the curves obtained, contrasting the growth parameter means with a one-way ANOVA and using Duncan's *a posteriori* test when the ANOVA indicated significant differences ($P < 0.05$). These analyses were applied to confirm the differences seen in the graphs, depending on the curve correlativity analysis, either at each sampling point for all treatments or between samplings throughout the study.

To differentiate the growth curves, regressions of growth variables were carried out in time, comparing their slopes by a multiple analysis as suggested by Zar (1984).

Results

Shell growth

Perna perna, *P. viridis* and the morphotype showed a similar growth pattern for shell length (fig. 2a), particularly during the first three months (October to December 2002), characterized by slow growth, followed by a steady increase to enter a period of almost no growth between April and May 2003, and finally a high growth rate, especially in the last two months of the experiment (July and August). The slope of the growth rate curve, expressed by the changes in shell length (At) through time (days), of the morphotype ($\log At = \log 0.00074 \text{ days} + \log 1.654$; $r^2 = 0.96$) was greater ($P < 0.05$) than that of *P. viridis* ($\log At = \log 0.00057 d + \log 1.665$; $r^2 = 0.92$), and similar to that of *P. perna* ($P > 0.05$) ($\log At = \log 0.00063 d + \log 1.673$; $r^2 = 0.89$), while the latter was not significantly different from that of *P. viridis*. By the end of the experiment, both the morphotype and *P. perna* attained statistically equivalent sizes (ANOVA, Duncan $P > 0.05$; 77.76 and 76.98 mm, respectively), and both were bigger ($P < 0.05$) than *P. viridis* (71.18 mm). This same trend was seen in the dry mass of the shell (fig. 2b), which showed significantly greater growth ($P < 0.05$) in both *P. perna* and the morphotype, and was significantly different ($P < 0.05$) to the growth of *P. viridis*. The growth pattern for the shell mass was similar to the one recorded for shell length, with a very slow increase at the beginning of the experiment, followed by an interruption between April and July, to finish with a greater increase in the last two months of the study.

Growth of somatic tissue

The production in dry mass of the muscle (fig. 3a) and of the remaining somatic tissue (fig. 3b) showed similar variations among the mussels under study. The pattern was similar

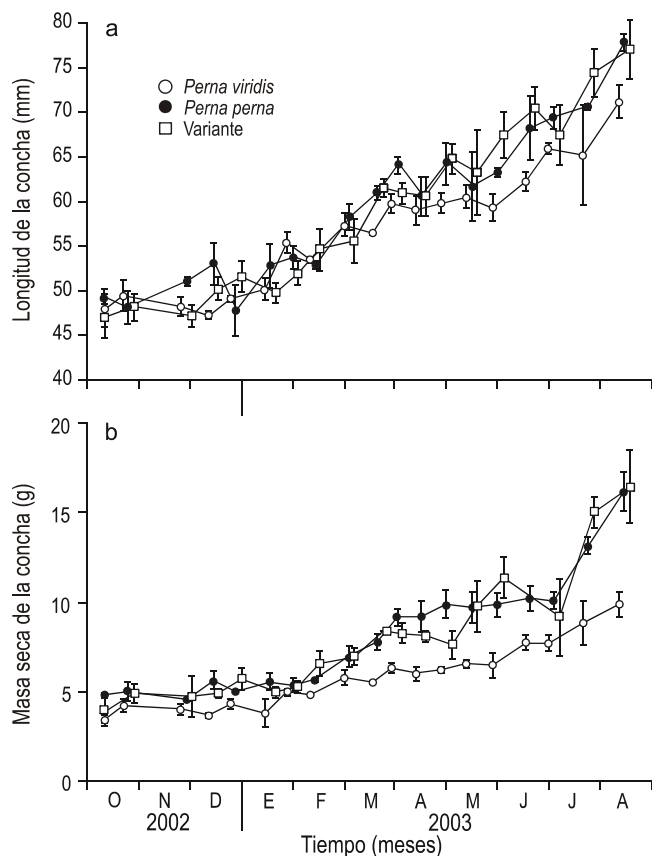


Figura 2. Longitud antero-posterior (a) y masa seca de la concha (b) de *Perna perna*, *P. viridis* y la variante morfológica. Las líneas verticales muestran el error estándar de los promedios. Los puntos en cada muestreo fueron separados para visualizar mejor el índice de dispersión de las medias.

Figure 2. Anteroposterior length (a) and dry mass of the shell (a) of *Perna perna*, *P. viridis* and the morphological variant. Vertical lines show the standard error of the averages. The dots in each sampling were separated for a better visualization of the dispersion rates of the means.

viridis ($\log At = \log 0.00057 d + \log 1.665$; $r^2 = 0.92$) y similar a la de *P. perna* ($P > 0.05$) ($\log At = \log 0.00063 d + \log 1.673$; $r^2 = 0.89$), mientras ésta no fue significativamente diferente que la de *P. viridis*. Al final del estudio, tanto el morfotipo como *P. perna* alcanzaron tallas estadísticamente equivalentes (ANOVA, Duncan $P > 0.05$; 77.76 y 76.98 mm, respectivamente) y ambas superiores ($P < 0.05$) a *P. viridis* (71.18 mm). Esta misma tendencia se evidenció en la masa seca de la concha (fig. 2b), la cual presentó un crecimiento mayor tanto en *P. perna* como en el morfotipo, siendo significativamente diferente ($P < 0.05$) al crecimiento de *P. viridis*. El patrón de crecimiento de la masa de la concha fue similar al mostrado en la longitud, con incrementos muy lentos al principio del estudio, seguidos por un receso entre abril y julio, para culminar con un aumento más elevado en los dos últimos meses de la experiencia.

Crecimiento del tejido somático

La producción en masa seca del músculo (fig. 3a) y del resto de tejido somático (fig. 3b), mostró variaciones similares entre los mejillones estudiados, siguiendo un patrón similar al de la concha, con mínimo crecimiento durante los primeros cinco meses del estudio, seguido de un patrón irregular de pequeños incrementos y descensos hasta el mes de julio, a partir del cual se observó un incremento pronunciado hasta el final del experimento (ANOVA, Duncan $P < 0.05$).

Crecimiento gonádico

El tejido gonádico (fig. 4a) alcanzó dos picos de máxima producción que coincidieron en los tres grupos experimentales, correspondientes a los periodos de finales de marzo/abril y julio/agosto. Sin embargo, el morfotipo siempre alcanzó valores medios mayores (ANOVA, Duncan $P < 0.05$), aunque la alta variabilidad entre las réplicas, mostrada por los elevados índices de dispersión en las tres poblaciones experimentales, no generaron diferencias significativas al final del estudio (ANOVA, $P = 0.11$). *Perna viridis* presentó poca producción a lo largo del experimento, con excepción de los dos últimos meses. El morfotipo, en contraste con las dos especies, mostró un pico de desarrollo gonádico entre finales de enero y mediados de febrero, sugiriendo elevada madurez sexual a menor longitud de concha que las especies analizadas. La relación de la talla (alto) con respecto al índice gonádico muestra que el morfotipo presenta una mayor actividad reproductiva (organismos con elevados y bajos índices reproductivos, indicativos de alta madurez sexual y desove) a tallas de 40 mm, en contraste con las dos especies, las cuales muestran esta actividad a tallas sobre los 45–50 mm (fig. 4b).

Mortalidad

La mortalidad acumulada al final del estudio (fig. 5a) fue de $30.0 \pm 9.48\%$ para *P. perna*, significativamente superior (ANOVA, Duncan $P < 0.05$) a las de *P. viridis* y el morfotipo

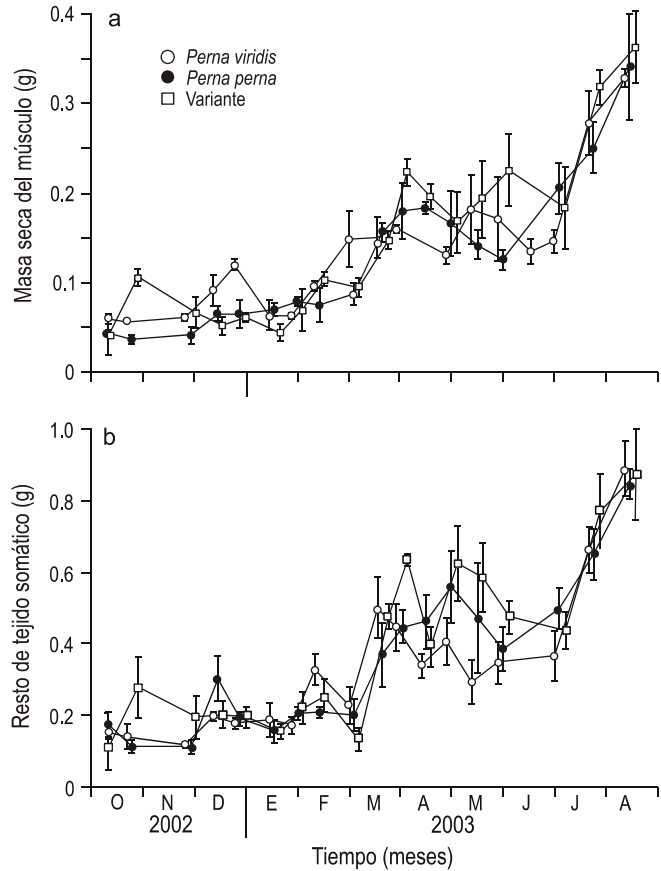


Figura 3. Masa seca del músculo (a) y del resto de tejido somático (b) de *Perna perna*, *P. viridis* y la variante morfológica. Las líneas verticales muestran el error estándar de los promedios. Los puntos en cada muestreo fueron separados para visualizar mejor el índice de dispersión de las medias.

Figure 3. Dry mass of the muscle (a) and of the remaining somatic tissue (b) of *Perna perna*, *P. viridis* and the morphological variant. Vertical lines show the standard error of the averages. The dots in each sampling were separated for a better visualization of the dispersion rates of the means.

to that of the shell, with little growth during the first five months of the study, followed by an irregular pattern of little increase and decrease through July, and then a marked increase until the end of the experiment (ANOVA, Duncan $P < 0.05$).

Gonadic growth

The gonadic tissue (fig. 4a) reached two peaks of maximum production that coincided in the three experimental groups, corresponding to the end of the March/April and July/August periods; however, higher average values of gonadic tissue mass were obtained for the morphotype (ANOVA, Duncan $P < 0.05$). The high variability among the replicates, indicated by the high dispersion rates in the three experimental populations, did not reveal significant differences at the end of the study (ANOVA, $P = 0.11$). *Perna viridis* showed little production throughout the experiment, except during the last two months. The morphotype, unlike the other two species, showed a peak

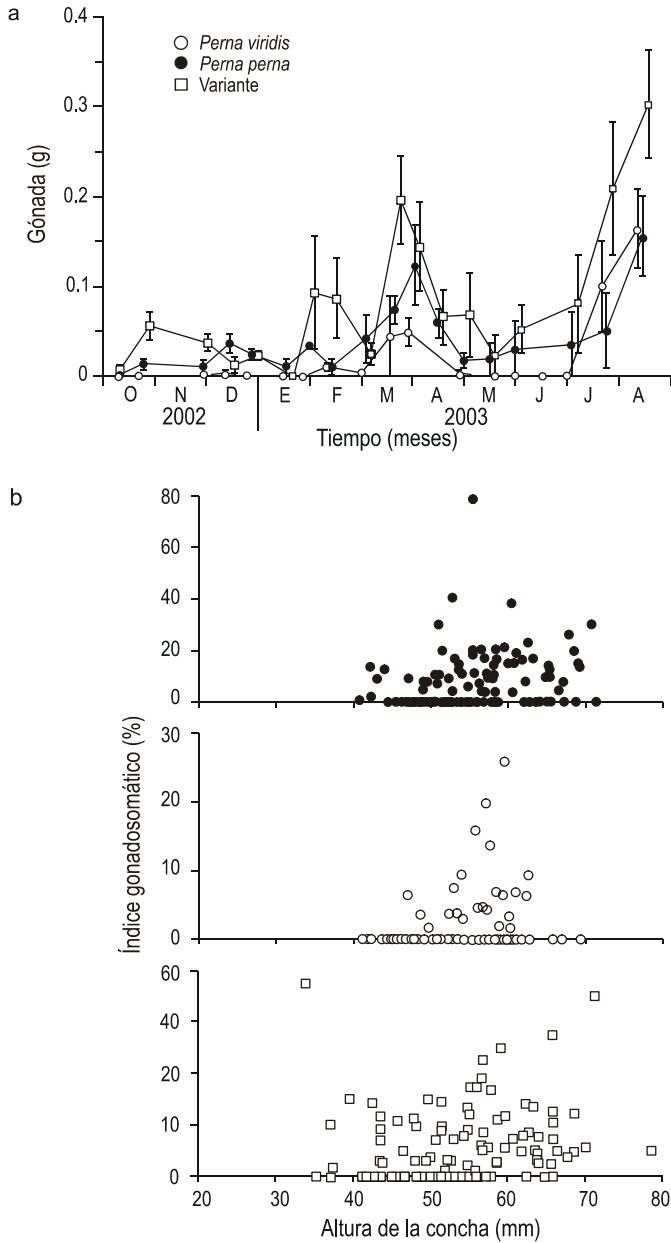


Figura 4. Masa seca de la concha (a) y relación longitud de la concha e índice gonadosomático (b) de *Perna perna*, *P. viridis* y la variante morfológica. En (a) las líneas verticales muestran el error estándar de los promedios. En (b) los puntos en cada muestreo fueron separados para visualizar mejor el índice de dispersión de las medias.

Figure 4. Dry mass of the shell (a) and relation between shell length and gonadosomatic index (b) for *Perna perna*, *P. viridis* and the morphological variant. In (a), vertical lines show the standard error of the average. In (b), the dots in each sampling were separated for a better visualization of the dispersion rates of the means.

($12.8 \pm 5.78\%$ y $11.1 \pm 6.69\%$, respectivamente). La mortalidad mensual (fig. 5b) durante el experimento mostró valores bajos (<10%), con una alta variabilidad. Los mayores porcentajes de mortalidad se registraron para *P. perna*. En la mayoría de los muestreos se observó la presencia del gasterópodo *Cymatium* sp. asociado con valvas del mejillón vacías.

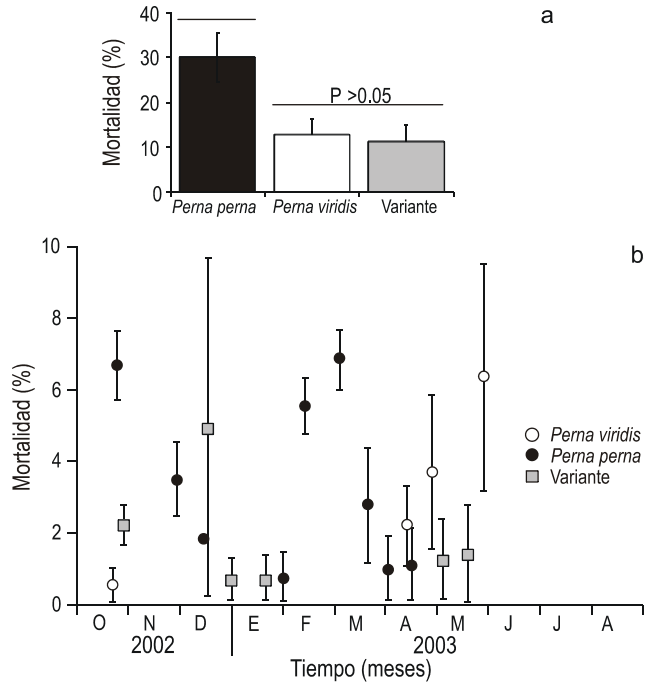


Figura 5. Mortalidad acumulativa (a) y mensual (b) durante el periodo experimental de *Perna perna*, *P. viridis* y la variante morfológica. Las líneas verticales muestran el error estándar de los promedios. En (b) los puntos en cada muestreo fueron separados para visualizar mejor el índice de dispersión de las medias.

Figure 5. Final mortality (a) and monthly mortality (b) during the experimental period of *Perna perna*, *P. viridis* and the morphological variant. Vertical lines show the standard error of the averages. In (b) the dots in each sampling were separated for a better visualization of the dispersion rates of the means.

of gonadic development from late January to mid-February, suggesting higher sexual maturity at smaller size than in the other species analyzed. The relation between size (height) and gonadic index shows that the morphotype has greater reproductive activity (organisms with high and low reproductive rates, indicating high sexual maturity and spawning) at a size of 40 mm, whereas *P. perna* and *P. viridis* show this activity at sizes over 45–50 mm (fig. 4b).

Mortality

The final mortality of $30.0 \pm 9.48\%$ for *P. perna* (fig. 5a) was significantly higher (ANOVA, Duncan $P < 0.05$) than that of $12.8 \pm 5.78\%$ and $11.1 \pm 6.69\%$ for *P. viridis* and the morphotype, respectively. Monthly mortality (fig. 5b) during the experiment showed low values (<10%) with high variability. The gastropod *Cymatium* sp. was observed in most of the samplings, associated with empty mussel valves.

Environmental factors

Temperature showed a marked variation in the study area (fig. 6a), with values ranging from 29.9°C in October 2002 to

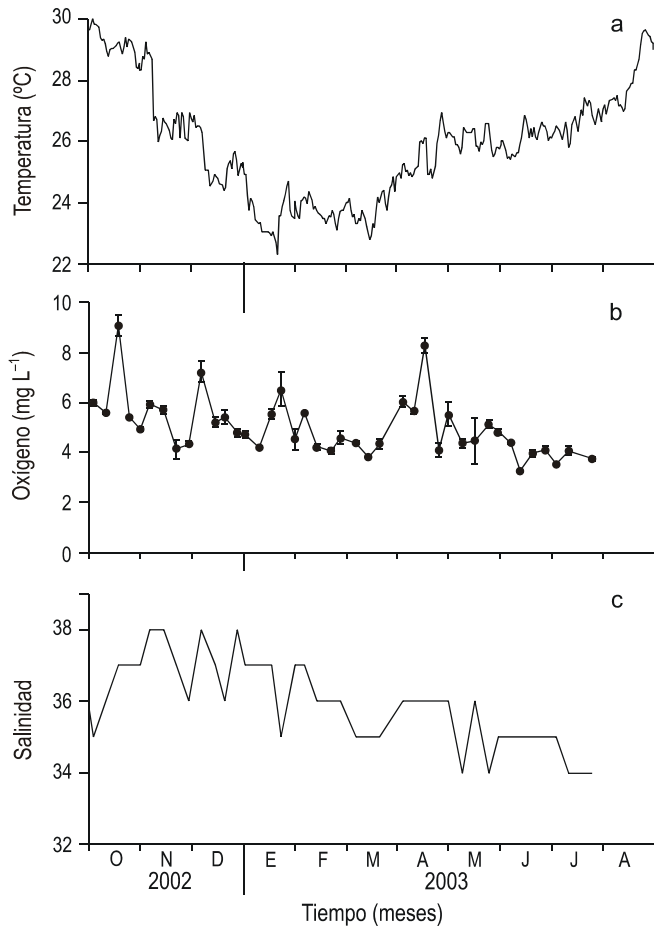


Figura 6. Temperatura (a), concentración de oxígeno (b) y salinidad (c) en la zona del cultivo experimental.

Figure 6. Temperature (a), oxygen concentration (b) and (c) salinity in the experimental cultivation area.

Factores ambientales

La temperatura mostró una variación marcada en la zona de estudio (fig. 6a), con valores que van desde 29.9°C en octubre de 2002 hasta 22.5°C a mediados de enero de 2003. Después se presentaron bajas temperaturas (24°C) hasta mediados de marzo, cuando nuevamente se incrementan hasta 26–27°C, y así se mantuvieron hasta el final del estudio. El oxígeno presentó una alta variabilidad, con valores generalmente por encima de 4 mg L⁻¹ (fig. 6b). Al transcurrir el experimento se evidenció una leve disminución de la concentración de oxígeno. Se observó un patrón similar en la salinidad, la cual varió de 34‰ a 38‰ en todo el periodo experimental (fig. 6c).

Los valores de biomasa fitoplanctónica estimada por clorofila *a* (fig. 7a) mostraron, generalmente, un patrón inverso a la temperatura, coincidiendo los máximos con los periodos de menor temperatura. Generalmente cuando las temperaturas fueron máximas, la clorofila *a* estuvo por debajo 1 µg L⁻¹ y, cuando aquellas fueron bajas, éstas estuvieron por encima de 2 µg L⁻¹, alcanzando máximos de 8–9 µg L⁻¹.

22.5°C in mid-January 2003. The low temperatures remained (24°C) until mid-March and then increased again to 26–27°C until the end of the study. Oxygen showed high variability, with values generally greater than 4 mg L⁻¹ (fig. 6b). A slight decrease in oxygen concentration was detected as the experiment elapsed. A similar pattern was observed for salinity, which varied from 34‰ to 38‰ during the whole experimental period.

The values of phytoplankton biomass, estimated as chlorophyll *a* concentration (fig. 7a), generally showed an inverse pattern to temperature, the highest values coinciding with the lowest periods of temperature. In general, when temperature was highest, chlorophyll *a* was below 1 µg L⁻¹, and when it was low, chlorophyll *a* was over 2 µg L⁻¹, reaching maximum peaks of 8–9 µg L⁻¹.

The pattern for seston (fig. 7b) was similar to that of chlorophyll *a*. Values ranging from 20 to 50 mg L⁻¹, with a maximum of 68 mg L⁻¹, coincided with the low temperatures recorded between December 2002 and March 2003. For the rest of the period, the seston values remained under 20 mg L⁻¹.

Discussion

The results show that the three experimental populations underwent a similar growth pattern during the research, indicating that the cultivation conditions and the environmental parameters of the area had a similar influence on the species; however, *P. viridis* showed smaller growth rates than *P. perna* and the morphotype.

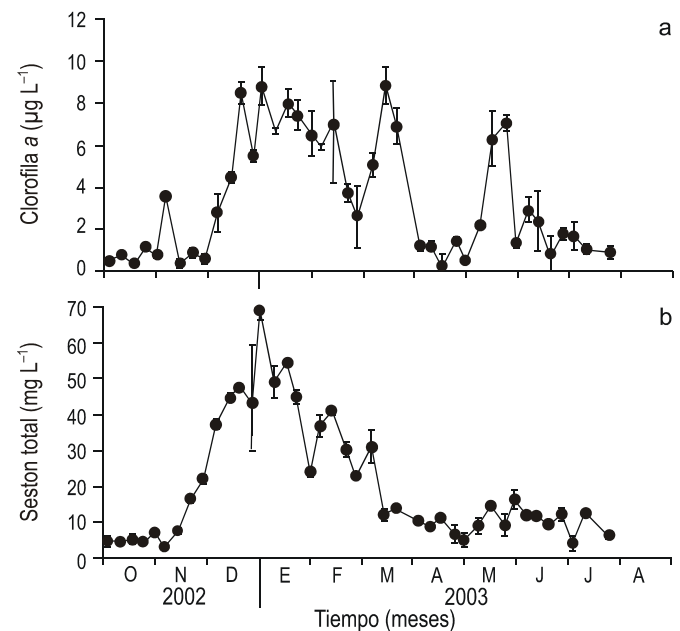


Figura 7. Biomasa fitoplanctónica estimada por clorofila *a* (a) y seston total (b) en la zona del cultivo experimental.

Figure 7. Phytoplankton biomass, estimated as chlorophyll *a* (a), and total seston (b) in the experimental cultivation area.

El patrón del seston (fig. 7b) resultó similar al de clorofila *a*, presentando valores entre 20 y 50 mg L⁻¹, con máximo de 68 mg L⁻¹, lo que coincide con las bajas temperaturas registradas entre diciembre de 2002 y marzo de 2003. En el resto del periodo, los valores de seston se mantuvieron por debajo de 20 mg L⁻¹.

Discusión

Los resultados muestran que las tres poblaciones experimentales presentaron un patrón de crecimiento similar durante el ensayo, indicando que las condiciones de cultivo y los parámetros ambientales de la zona tuvieron una influencia similar en las especies; sin embargo, *P. viridis* mostró menores tasas de crecimiento de *P. perna* y el morfotipo.

En general, el patrón de crecimiento mostrado por los mejillones difiere del crecimiento generalizado para la mayoría de los bivalvos cultivados en la misma zona, como *Euvola ziczac* (Lodeiros y Himmelman, 1994, 2000), *Pinctada imbricata* (Lodeiros *et al.*, 2002), *Pteria colymbus* (Lodeiros *et al.*, 1999), *Lyropecten (Nodipecten) nodosus* (Lodeiros *et al.*, 1998, Acosta *et al.*, 2000), *Argopecten nucleus* (Lodeiros *et al.*, 1993) y *Pinna carnea* (Narváez *et al.*, 2000), los cuales presentan crecimientos acelerados al inicio del cultivo con posteriores reducciones de los mismos. De igual manera, difieren de los resultados reportados por Tejera *et al.* (2000) para *P. perna* y *P. viridis* cultivados en cuerdas de caucho en la misma zona y durante la misma época del año, quienes reportaron un crecimiento acelerado de noviembre a enero, en un periodo asociado con altas temperaturas y baja disponibilidad de alimento considerado como un periodo crítico para los bivalvos en la zona (Lodeiros y Himmelman, 1994, 2000). A diferencia de los resultados de Tejera *et al.* (2000), en el presente trabajo el lento crecimiento, tanto en longitud de concha como en tejidos blandos, durante los primeros meses (periodo de estratificación del agua) no puede ser explicado por la diferencia en tiempo de siembra ya que ésta fue sólo de un mes. La diferencia en la talla de siembra parece más evidente, siendo marcadamente superior en nuestro estudio (45–50 mm). Los organismos estudiados por Tejera *et al.* (2000), sembrados a una talla de 20–30 mm, crecieron exponencialmente y alcanzaron tallas similares a la de la siembra de nuestro estudio, y luego dejaron de crecer, coincidiendo con el periodo de mayor producción gonádica. En nuestro estudio se muestran elevados y bajos índices reproductivos en tallas de 40–45 mm, indicando actividad reproductiva. De esta manera, la reproducción pudo influir negativamente como un factor endógeno que resta energía para el crecimiento somático de los organismos estudiados en el periodo inicial del experimento cuando no existe elevada disponibilidad de alimento. Probablemente esto no ocurrió en el estudio de Tejera *et al.* (2000) debido a que no alcanzaron tallas para la reproducción en el periodo de baja disponibilidad de alimento, no siendo ésta limitante para el crecimiento de los mejillones juveniles. Esta situación ha sido mostrada para otras especies en la zona de estudio como

In general, the growth pattern observed for the mussels differs from that of most bivalves cultivated in the same area, such as *Euvola ziczac* (Lodeiros and Himmelman, 1994, 2000), *Pinctada imbricata* (Lodeiros *et al.*, 2002), *Pteria colymbus* (Lodeiros *et al.*, 1999), *Lyropecten (Nodipecten) nodosus* (Lodeiros *et al.*, 1998; Acosta *et al.*, 2000), *Argopecten nucleus* (Lodeiros *et al.*, 1993), and *Pinna carnea* (Narváez *et al.*, 2000), which show steep increases at the beginning of the culture, followed by a slower growth rate. It also differs from the results obtained by Tejera *et al.* (2000) for *P. perna* and *P. viridis* cultivated on rubber lines in the same area and during the same period of the year. These authors reported accelerated growth from November to January, a period associated with high temperatures and low food availability and regarded as a critical period for bivalves in the area (Lodeiros and Himmelman, 1994, 2000). In this research, however, the slow growth, in both shell length and soft tissues, during the first months (period of water stratification) cannot be explained by the difference in seeding time, which was only one month. The difference in seeding size, which was markedly higher in our research (45–50 mm), could account for the differences. The organisms studied by Tejera *et al.* (2000) were seeded at a size of 20–30 mm and grew exponentially, reaching sizes similar to those at seeding in our study, and then ceased to grow, coinciding with the period of greater gonadic production.

In this study, high and low reproductive rates were found at sizes of 40–45 mm, showing reproductive activity. Hence, reproduction could have had a negative influence, as an endogenous factor that took away energy for the somatic growth of the organisms at the beginning of the experiment, when food was scarce. This probably did not occur in the population studied by Tejera *et al.* (2000), because the mussels did not reach a reproductive size during the period of low food availability and the energy available was directed toward growth, since no energy demand was needed for reproduction. This hypothesis has been demonstrated for other species in the study area, such as *Euvola ziczac* (Lodeiros and Himmelman, 2000). Another hypothesis is that the differences found were due to physiological stress because of the use of culture baskets, which unlike the cultivation lines used by Tejera *et al.* (2000), allowed the organisms to be more densely clustered (T. Urbano, personal observation) and reduced the amount of food available per area unit. Thus, the low availability of food recorded could have been a limiting factor in this study.

An additional hypothesis is that the baskets allowed the gathering and sheltering of postlarvae and juveniles of the gastropod *Cymatium* sp. This caused the animals stress and led to low growth rates, since the mussels were unable to have their valves continuously open to prevent the invasive effect of predators, resulting in lesser consumption of food. These results indicate the advantage of using cultivation lines for mussels and possibly other organisms with gregarious behavior (e.g., pearl oysters *Pinctada imbricata* and *Pteria colymbus*). The line culture system would allow a more appropriate distribution of “seeds”, and thus a lesser struggle for food. At the

Euvola ziczac (Lodeiros y Himmelman, 2000). Una hipótesis alternativa es que las diferencias encontradas fueron debidas al estrés fisiológico debido a la utilización de cestas de cultivo, las cuales, a diferencia de las cuerdas de cultivo utilizadas por Tejera *et al.* (2000), permitieron un mayor grado de agregación de los organismos (T. Urbano, observación personal) y por lo tanto un efecto de mayor densidad de individuos por unidad área, permitiendo que la baja disponibilidad de alimento registrada pudiera haber sido una limitante en nuestro estudio. Una hipótesis adicional es que las cestas permitieron el reclutamiento y resguardo de postlarvas y juveniles del gasterópodo *Cymatium* sp., ocasionando su presencia un estrés que produjo tasas bajas de crecimiento al no permitir la continua apertura de las valvas de los mejillones para evitar el efecto invasivo de los depredadores y provocando una menor ingesta de alimento. Estos resultados sugieren la ventaja de utilizar cuerdas de cultivo para el mejillón y probablemente para otros organismos con comportamiento gregario (ostras perleras: *Pinctada imbricata*, *Pteria colymbus*). El sistema de cultivo en cuerdas permitiría una distribución de "semillas" más adecuada, y en consecuencia una menor competencia por el alimento. A la vez, en el sistema de cuerdas, al no poseer protección externa como con las cestas, los invertebrados asociados al cultivo, incluyendo gasterópodos como *Cymatium* sp., podrían ser controlados de forma natural por otros organismos.

Las bajas temperaturas y la alta disponibilidad de alimento como consecuencia del periodo de surgencia en el Golfo de Cariaco (Lodeiros y Himmelman, 2000), pudieron haber sido los promotores del incremento tanto en longitud, como en tejidos somático y gonádico, observado a partir de enero de 2003 y que se prolongó hasta abril, principalmente en *P. perna* y el morfotipo. No obstante, aunque esta mayor disponibilidad de alimento se observó en diciembre de 2002, los mejillones no manifestaron crecimiento. Por otro lado, el aumento posterior de temperatura y la baja disponibilidad de seston pudieron ser los factores determinantes del reducido crecimiento que se observó en todos los tejidos somáticos durante el periodo de abril a julio. No obstante, a partir de julio se presentó un crecimiento acelerado de todos los tejidos en las poblaciones experimentales, coincidiendo con temperaturas altas, lo que contrastó con el comportamiento mostrado en los organismos de menores tallas en los tres primeros meses de cultivo. Estos incrementos podrían ser explicados por la mayor capacidad de filtración e incorporación de la energía del seston que pudiesen tener los organismos de tallas intermedias (65–67 mm) en las diferentes poblaciones experimentales estudiadas, aunado a condiciones de temperaturas altas (no estresantes) que generan mayor crecimiento, y la poca incidencia del gasterópodo *Cymatium* sp. A pesar de las argumentaciones antes señaladas, las asociaciones y disociaciones encontradas en nuestro estudio en la correlatividad de los factores ambientales y el crecimiento, no permiten determinar una modulación ambiental definida del crecimiento de los mejillones. Para verificar las hipótesis antes señaladas es necesario un análisis de la influencia de los factores ambientales en el crecimiento de estos

same time, the lines, not having external protection like the baskets, would allow the natural control of other organisms associated with the culture, such as gastropods, including *Cymatium* sp.

Low temperatures and high food availability as a result of the upwelling period in the Gulf of Cariaco (Lodeiros and Himmelman, 2000), could have promoted the increase in length as well as in somatic and gonadic tissues from January to April, mainly in *P. perna* and the morphotype. However, although this situation of greater food availability was also observed in December, the mussels did not experience any growth. The subsequent increase in temperature and the lower seston availability could be the key factors responsible for the small growth observed in all somatic tissues for the April–July period. After July, a steep growth of all tissues in the experimental populations was detected, coinciding with high temperatures, in contrast with the behavior shown by smaller organisms during the first three months of cultivation. These increases could be explained by a greater ability of the mid-size organisms (65–67 mm) to filter seston and to incorporate energy into growth, together with high temperature conditions (not stressing) causing greater growth and little incidence of the gastropod *Cymatium* sp. Nevertheless, despite all these arguments, the associations and disassociations found in our research for the environmental factors and growth did not allow the determination of a clear environmental modulation of growth in the mussels. An analysis of the influence of environmental factors on the growth of these bivalves, considering their size, food availability and temperature in open containers such as baskets, is necessary to validate the above mentioned hypotheses.

The stress caused by environmental variations could have induced the spawning observed in April in all the populations, after the first marked peak of gonadic production; however, after July, a second peak of gonadic development was observed in the three experimental populations. This suggests that these mussels have two marked periods of greater gonadic production, with more sporadic spawning throughout the year, indicated by the high variability of the gonadosomatic index.

Even though a similar growth pattern was found in the three populations, greater similarity was evidenced between *P. perna* and the morphotype, and there were enough differences between them and *P. viridis* to suggest that the first two could be more genetically related. There are, however, differences between the morphotype and *P. perna* in regard to the shell's phenotypic characteristics, survival and gonadosomatic index, indicating some degree of genetic difference. This raises the question whether the variant is a genotype segregating in the population of *P. perna*, controlled by one gene that has a pleiotropic effect or by a few mixed genes segregated in a combined manner, or whether these two are separate populations or sub-populations. If the latter is true, these populations should be reproductively isolated since they are sympatric, otherwise their differences would have disappeared as a result of interbreeding, which is not the case here. Our group is therefore

bivalvos teniendo en cuenta su talla, la disponibilidad de alimento y la temperatura en recintos no cerrados como las cestas.

El estrés causado por las variaciones ambientales pudo ocasionar el desove observado en abril en las dos especies y la variante, luego del primer pico marcado de producción gonádica; sin embargo, a partir de julio se observó un segundo pico de desarrollo gonádico en las tres poblaciones experimentales, lo que permite establecer que estos mejillones presentan dos periodos marcados de mayor producción de gónadas, con desoves menores a lo largo del año, indicados por la alta variabilidad del índice gonadosomático.

A pesar de que se encontró un patrón similar de crecimiento en las tres poblaciones, se observó mayor similitud entre *P. perna* y el morfotipo, y diferencias suficientes entre éstos y *P. viridis* como para sugerir que los dos primeros pudiesen estar más relacionadas genéticamente. Sin embargo, existen diferencias entre el morfotipo y la especie *P. perna* en cuanto a las características fenotípicas de la concha, supervivencia e índice gonadosomático que sugieren diferencias genéticas definidas. Esto trae consigo la incógnita sobre si la variante es un genotipo que se encuentra segregándose en la población de *P. perna*, controlado por un gen con efecto pleiotrópico o pocos genes ligados que se segregan de manera conjunta, o más bien estas dos constituyen poblaciones o subpoblaciones separadas. En dicho caso, estas poblaciones deberían estar aisladas reproductivamente por ser simpátricas, ya que de no existir los mecanismos de aislamiento, las diferencias entre ambas poblaciones desaparecerían producto del entrecruzamiento (*interbreeding*); sin embargo, no fue ésta la tendencia que se observó. En este sentido, este grupo de investigación está llevando a cabo estudios para la caracterización genética de los tres tipos de poblaciones por técnicas moleculares que podrán discernir sobre la presencia de un flujo genético entre poblaciones. Además, de comprobarse que el morfotipo indeterminado sea una variante fenotípica de *P. perna* o *P. viridis*, se propone realizar cruces entre la variante y la especie más relacionada para discernir el modo de determinación genética de las diferencias fenotípicas.

El hecho de que el morfotipo presentara mayor producción de gónadas y una talla mínima de madurez menor, sugiere diferencias con respecto a *P. perna* que podrían conllevar a una ventaja por tener mayor número de huevos que *P. perna*. Si bien se estima una proporción muy baja de los individuos con la característica de variante en las poblaciones de las que se recolectó (<2%), según las informaciones de los lugareños y observaciones personales, estos organismos no eran muy evidentes en años anteriores. Esto sugiere que la variante pudiera estar teniendo un mayor éxito reproductivo que *P. perna* y *P. viridis*, pudiendo entonces estar ocurriendo una selección a favor de ella, lo cual puede comprobarse con un monitoreo a largo plazo de las poblaciones estudiadas.

Los resultados de este trabajo muestran que tanto *P. perna* como la variante o morfotipo indefinido poseen tasas de crecimiento superiores a las de *P. viridis* en cultivo suspendido en

conducting research to genetically characterize these three types of populations using molecular techniques, which will allow determination of the presence of a genetic flow between populations. Furthermore, if the undefined morphotype is proven to be a phenotypic variant of *P. perna* or *P. viridis*, crossing experiments between the variant and the more related species should be conducted in order to establish the genetic determination of the phenotypic differences.

The fact that the morphotype showed greater gonadic production and a smaller minimum size of maturity indicates differences in relation to *P. perna*, giving it an advantage since it has more eggs than this species. Though the variant occurs in a small proportion (<2%), these organisms were not very common in previous years, according to the local inhabitants and personal observations. This suggests that the variant could have a greater reproductive success than *P. perna* and *P. viridis*, and that selection could be favouring the morphotype. This can be demonstrated through long-term monitoring of the populations under study.

Our results show that both *P. perna* and the variant, or undefined morphotype, have greater growth rates than *P. viridis* in suspended cultures, using baskets in the Gulf of Cariaco. A modulation of somatic growth cannot be defined owing to environmental factors; however, reproductive activity, particularly when it starts for the first time, can act as a negative endogenous factor for somatic growth. From the perspective of organism culture, the variant shows the greatest fecundity potential and early maturity, which is an advantage over the other two mussel species. Since a smaller growth rate was obtained using baskets, the use of lines is suggested as a cultivation system.

Acknowledgements

We thank the staff from the Hydrobiological Station at Turpialito Bay for technical assistance, as well as M. Guevara from the Aquacultural Laboratory of Oriente University for his collaboration. This research was partially funded by the Research Council of Oriente University and by the Fisheries Biology Department of the Oceanographic Institute of Venezuela. We also appreciate the corrections, critical opinions and suggestions of the anonymous reviewers that helped to improve this article. We thank R. Pardo for helping in the English translation of the manuscript.

English translation by the authors.

-
- Lodeiros, C., Rengel, J.J., and Himmelman, J.H. (1999). Growth of *Pteria colymbus* (Röding, 1798) in the Golfo de Cariaco, Venezuela. *J. Shell. Res.*, 18: 155–158.
- Lodeiros, C. and Himmelman, J.H. (1994). Relation among environmental conditions and growth in the scallop *Euvola (Pecten) ziczac* (L.) in suspended culture. *Aquaculture*, 119: 345–358.
- Lodeiros, C. and Himmelman, H. (2000). Identification of factors affecting growth and survival of the tropical scallop *Euvola*

cestas en el Golfo de Cariaco. No se puede definir una modulación del crecimiento somático debida a factores ambientales; no obstante, la actividad reproductiva, especialmente cuando se inicia por primera vez, puede actuar como factor endógeno negativo para el crecimiento somático. Desde el punto de vista del cultivo de organismos, la variante presenta la mayor fecundidad y madurez temprana, lo cual constituye una ventaja sobre las dos especies de mejillón. El menor crecimiento encontrado utilizando cestas en comparación con el sistema de cuerdas sugiere la utilización de estas últimas como sistema de cultivo.

Agradecimientos

Se agradece la colaboración técnica del personal de la Estación Hidrobiológica de Turpialito, así como la asistencia de M. Guevara del Laboratorio de Acuicultura extensión plancton del Instituto Oceanográfico de Venezuela de la Universidad de Oriente. La investigación fue parcialmente financiada por el Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente y Dpto. de Biología Pesquera del Instituto Oceanográfico de Venezuela. Se agradecen las correcciones, críticas y sugerencias de los revisores anónimos, lo cual condujo a mejorar sustancialmente el artículo. Se agradece la colaboración de R. Aprdo en la ayuda para la traducción del manuscrito al inglés.

Referencias

- Acosta, V., Freitas, L. y Lodeiros, C. (2000). Efecto de la densidad sobre el crecimiento y la supervivencia de juveniles del pectínido *Lyropecten (Nodipecten) nodosus* (Pteroida: Pectinidae), bajo condiciones de cultivo suspendido en el Golfo de Cariaco, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.*, 48: 799–806.
- Agard, J.R., Kishore, R. and Baine, B. (1992). *Perna viridis* (Linnaeus, 1758). First records of the Indo-Pacific green mussel (Mollusca: Bivalvia) in the Caribbean. *Mar. Stud.*, 3: 59–60.
- Arrieche, D., Licet, B., García, N., Lodeiros, C. y Prieto, A. (2002). Índice de condición, gonádico y de rendimiento del mejillón marrón *Perna perna* (Bivalvia: Mytilidae), del morro de Guarapo, Venezuela. *Interciencia*, 27: 613–619.
- García, Y. (2003). Producción secundaria del mejillón verde *Perna viridis* (Bivalvia: Mytilidae) en el Morro de Guarapo, costa norte del Estado Sucre, Venezuela. Tesis de licenciatura. Departamento de Biología, Universidad de Oriente, 48 pp.
- Hickman, R.W. (1992). Mussel cultivation. In: E. Gosling (ed.), *The Mussel Mytilus: Ecology, Physiology, Genetics and Culture*. *Dev. Aquacult. Fish. Sci.*, 25: 465–510.
- (*Pecten*) *ziczac* in the Golfo de Cariaco, Venezuela. *Aquaculture*, 182: 91–114.
- Lodeiros, C., Freitas, L., Núñez, M. and Himmelman, J.H. (1993). Growth of the Caribbean scallop *Argopecten nucleus* (Born 1780) in suspended culture. *J. Shellfish Res.*, 12: 291–294.
- Lodeiros, C., Rengel, J., Freitas, L. and Himmelman, J.H. (1998). Growth and survival of the tropical scallop *Lyropecten (Nodipecten) nodosus* maintained in suspended culture at three depths. *Aquaculture*, 165: 41–50.
- Lodeiros, C., Marín, B. y Prieto, A. (1999). Catálogo de Moluscos del Nororiente de Venezuela. Clase Bivalvia. Edición APUDONS, 109 pp., 9 láminas.
- Lodeiros, C., Pico, D., Prieto, A., Narváez, N. and Guerra, A. (2002). Growth and survival of the pearl oyster *Pinctada imbricata* (Röding 1758) in suspended and bottom culture in the Golfo de Cariaco, Venezuela. *Aquacult. Int.*, 10: 327–339.
- Marcano, M., Arrieche, D., Lodeiros, C. y Prieto, A. (2002). Estructura poblacional en los estadios de desarrollo gonadal de machos y hembras de *Perna viridis* (Mytilidae) en el Morro de Guarapo, Estado Sucre, Venezuela. *Acta Cient. Venez.*, 53 (Sup. 1): 88.
- Narváez, N., Lodeiros, C., Freitas, L., Núñez, M., Pico, D. y Prieto, A. (2000). Abundancia de juveniles y crecimiento de *Pinna carnea* (Mytiloidea: Pinnacea) en cultivo suspendido. *Rev. Biol. Trop.*, 48(4): 785–797.
- Prieto, A., Vázquez, M. and Ruíz, L.J. (1999). Energetic dynamics of growth in a mussel population *Perna perna* (Filibranchia: Mytilidae) in the northeast of Sucre State, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.*, 47(3): 399–410.
- Rylander, K., Pérez, J. and Gómez, J. (1996). The distribution of the brown mussel *Perna perna* and the green mussel *Perna viridis* (Mollusca: Bivalvia: Mytilidae) in northeast Venezuela. *Caribb. Mar. Stud.*, 5: 86–87.
- Segnini, M. (2003). Influence of salinity on the physiological conditions in mussels, *Perna perna* and *Perna viridis* (Bivalvia: Mytilidae). *Rev. Biol. Trop.*, 51: 153–158.
- Segnini, M., Chung, S. and Pérez, J. (1998). Salinity and temperature tolerances of the green and brown mussels, *Perna viridis* and *Perna perna* (Bivalvia: Mytilidae). *Rev. Biol. Trop.*, 46: 121–125.
- Strickland, J.D.H and Parsons, T.R. (1972). *A Practical Handbook of Seawater Analysis*. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, Bull. 167 (2nd ed.), 310 pp.
- Tejera, E., Oñate, I., Núñez, M. y Lodeiros, C. (2000). Crecimiento inicial del mejillón marrón *Perna perna* (Linné, 1758) y verde *Perna viridis* (Linné, 1758) bajo condiciones de cultivo suspendido en el Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Cent. Invest. Biol.*, Univ. Zulia, 34: 143–158.
- Vélez, A. y Lodeiros, C. (1990). El cultivo de moluscos en Venezuela. En: A. Hernández (ed.), *Cultivo de Moluscos en America Latina*. Red Regional de Entidades y Centros de Acuicultura de América Latina. CIID-Canada, pp. 345–369.
- Zar, J.H. (1984). *Biostatistical Analysis*. 2nd ed. Prentice-Hall, New Jersey, 663 pp.