

Research Article

Ciclo gametogénico de la ostra *Pinctada imbricata* en cultivo suspendido en el Golfo de Cariaco, Venezuela

Patricia Romero-Ferreira¹, Dwight Arrieche², Vanessa Acosta³, Luis Pérez³ & César Lodeiros^{1,4}

¹Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná, Estado Sucre, Venezuela

²Instituto de Investigaciones en Biomedicina y Ciencias Aplicadas (IIBCA-UDO)
Vicerrectorado Académico, Universidad de Oriente, Cumaná, Estado Sucre, Venezuela

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

⁴Escuela Superior Politécnica del Litoral, ESPOL, Centro Nacional de
Acuicultura e Investigaciones Marinas, CENAIM, Ecuador

Corresponding author: Patricia Romero-Ferreira (patricia2075@gmail.com)

RESUMEN. La ostra perla, *Pinctada imbricata* es una especie autóctona que potencialmente puede ser usada para la acuicultura en el Golfo de Cariaco. Se examinó el desarrollo gonadal mensual de una cohorte de juveniles ($27,38 \pm 2,70$ mm) de la ostra perla en un sistema de cultivo suspendido. El desarrollo gonádico se analizó durante todo el periodo de estudio (abril 2012-febrero 2013), alcanzando el primer máximo de madurez sexual a los cinco meses de la fijación. Las hembras mostraron un descenso sostenido del índice gonadal a partir de diciembre asociado al período de surgencia, mientras que los machos presentaron fluctuaciones que corresponden a desoves parciales sin vaciar completamente las gónadas. La mayor frecuencia de desoves durante la surgencia, cuando existe mayor disponibilidad de alimento sugiere que posee una estrategia reproductiva oportunista. La proporción sexual se mantuvo uniforme en el lapso de estudio con una mayor abundancia de machos (53%) al inicio del cultivo, mostrando que la etapa de transición sexual de cambio de sexo se observó en una baja proporción de la población. Además, el desarrollo gametogénico, estuvo asociado con la productividad primaria (Chl-*a*) y disponibilidad partículas orgánicas en el medio ambiente (seston orgánico). En cultivo, la ostra alcanzó una talla de $43,85 \pm 5,66$ mm. El incremento en tamaño de la concha fue mayor durante los primeros cinco meses, deteniéndose en un desove parcial asociado a una alta producción primaria, a partir del cual disminuyó el incremento en el tamaño de la concha, pero aumentó la producción de gametos.

Palabras clave: *Pinctada imbricata*, histología gonadal, cohorte, índice de surgencia, Golfo de Cariaco.

Gametogenic cycle of the oyster, *Pinctada imbricata*, in suspended culture in the Gulf of Cariaco, Venezuela

ABSTRACT. The pearl oyster, *Pinctada imbricata* is an indigenous species that can potentially be used for aquaculture in the Gulf of Cariaco. In this work we examined the monthly gonadal development of a juvenile cohort (27.38 ± 2.70 mm) of the pearl oyster in a hanging culture system. Gonadal development was recorded throughout the study period (April 2012-February 2013), reaching the first maximum sexual maturity within five months of fixation. The females showed a sustained decrease of the gonadal index from December associated to the upwelling period, whereas the males presented oscillations that correspond to partial spawning without completely emptying the gonads. The greater frequency of spawning during upwelling, when there is greater availability of food, suggests that he has an opportunistic reproductive strategy. The sex ratio remained unchanged in the study period with a tendency to have more males (53%) at the beginning of the culture, evidencing that the stage of sexual transition of sex change is experienced by a low proportion of the population. Gametogenic development, in turn, was associated with primary productivity (Chl-*a*) and the availability of organic particles (organic seston). In culture, the oyster reached a size of 43.85 ± 5.66 mm. The increase in shell size was high during the first five months, stopping associated with a partial spawning with high primary production, from which the increase of the shell decreased in exchange for higher gametes production.

Keywords: *Pinctada imbricata*, gonad histology, cohort, upwelling index, Gulf of Cariaco.

INTRODUCCIÓN

La ostra perla *Pinctada imbricata* es un bivalvo de distribución cosmopolita en la franja tropical y subtropical representando una de las especies más importantes del Atlántico y del Mar Caribe, (Urban, 2000, O'Connor & Lawler, 2004). Habita la franja costera sobre fondos rocosos o de arena gruesa, formando grupos de diferentes tamaños unidos por el biso, desde la zona intermareal hasta 30 m de profundidad. En Venezuela, la extracción de perlas impulsó la colonización española de la región nororiental hasta el agotamiento del recurso perlífero y actualmente, se pesca artesanalmente en los bancos cercanos a la islas de Margarita, Cubagua y Coche, Península de Araya y Golfo de Cariaco, para el consumo de la carne fresca y procesada (Mackenzie *et al.*, 2003; Lodeiros & Freitas, 2008).

El ciclo reproductivo del género *Pinctada* varía de acuerdo a la distribución latitudinal (Tranter, 1958, 1959; Pouvreau *et al.*, 2000; Urban, 2000; Gómez *et al.*, 2005), por lo tanto el estudio de la biología reproductiva de este género constituye un campo que ha demandado cada vez más atención, sobre todo, para suplir el mercado de la producción de perlas (Saucedo & Monteforte, 1997; Pouvreau *et al.*, 2000; Saucedo *et al.*, 2002). Además, permite predecir los periodos de reclutamiento, estimar la mejor época para la obtención de semilla hasta conformar la población adulta, establecer vedas y determinar la talla mínima de captura.

La histología gonadal de la ostra perla *P. imbricata* sólo ha sido estudiada en poblaciones naturales (Ruffini, 1984; León, 1986) y la factibilidad de cultivo se ha enfocado en el crecimiento y supervivencia (Lodeiros *et al.*, 2002; Semidey *et al.*, 2010; Márquez *et al.*, 2011; Pérez *et al.*, 2016). La protandria se ha inferido por la proporción sexual de poblaciones con menos del 1% de los organismos (Ruffini, 1984), y se carece de evidencias histológicas posiblemente por la estructura de la gónada que está mezclada con los órganos, lo que dificulta la identificación macroscópica del sexo y madurez, siendo necesaria su disección para el análisis histológico. Southgate & Lucas (2008) sugieren que las células germinales son potencialmente ambisexuales, siendo la diferenciación sexual determinada por la interacción de factores ambientales y genéticos. Además, las ostras perleras no tienen simultáneamente gónadas funcionales de ambos sexos y esta condición ha sido interpretada como una fase de transición sexual.

El Golfo de Cariaco en conjunto con la Fosa de Cariaco, es un sistema dinámico de alta productividad primaria, sometida a ciclos de vientos intensos, acom-

pañado de afloramiento fitoplanctónico por el agua de la fosa más fría y rica en nutrientes que genera la surgencia costera (Okuda *et al.*, 1978). En este sistema existe un período de mayor productividad primaria y pulsos de alta productividad intercalados anualmente que influyen en el crecimiento y reproducción de los organismos marinos (Mann, 1993; Freitas *et al.*, 2014).

Dado que la histología gonadal de la ostra perla solo ha sido reportada en poblaciones, naturales y que el desarrollo gametogénico es modulado por el ciclo de nutrientes, la producción de gametos de una cohorte de juveniles debería fluctuar de acuerdo a los componentes ambientales asociados al engorde y crecimiento hasta conformar la población adulta. Los objetivos de este trabajo son evaluar el desarrollo gonadal de una cohorte de juveniles y evidenciar la transición sexual, la cual aportará información para proponer estrategias de extracción del recurso en cultivo con mayor rendimiento y aportar conocimientos para la preservación de los bancos naturales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Obtención de las muestras y sistema de cultivo

Para el cultivo experimental se utilizaron juveniles (25-30 mm de longitud de la concha) colectados en la Bahía de Charagato, al norte de la Isla de Cubagua, Estado Nueva Esparta, Venezuela (10°49'40"N, 64°11'36"W), que fueron trasladados a la Estación Hidrobiológica de Turpialito de la Universidad de Oriente (EHT-UDO), Golfo de Cariaco (10°26'56"N, 64°02'00"W). Para el cultivo se emplearon 15 cilindros de malla de polipropileno de 60 cm de longitud con 15 cm de diámetro con abertura de 3 mm. En cada cilindro se fijaron 100 ejemplares (27,4 ± 2,70 mm de longitud de la concha), enrollando con malla Trical biodegradable y se colocaron en un *longline* a 2 m de profundidad.

Obtención y procesamiento de las muestras histológicas

Entre abril 2012 y febrero 2013, mensualmente se retiró un cilindro del *longline* y se tomaron al azar 15 individuos. Se midió la longitud antero-posterior (Lt) y la altura de la concha (Al) (±0,01 mm). Para el análisis histológico se abrió la concha y el tejido blando se sumergió en fijador de Davidson tamponado para organismos marinos (120 min). Se disectó una fracción de la glándula digestiva con tejido gonadal y se sumergió en fijador fresco por 48 h y se procesaron por la técnica convencional de corte y tinción (HE) para microscopía de luz (Shaw & Battle, 1957).

Con los cortes histológicos se determinó el sexo, maduración gonadal y ciclo gametogénico siguiendo la clasificación para ostras perleras en los estadios: indiferenciado (I), desarrollo activo (II), madurez (III),

desove (IV) y postdesove (V) (Tranter, 1958; Southgate & Lucas, 2008). Mensualmente se obtuvo la proporción sexual (macho:hembra) y la cantidad de individuos en cada estadio de maduración se transformó a porcentaje para estimar el ciclo gametogénico de cada sexo.

Por las características de la gónada, que está mezclada con los órganos y tejidos, se estimó el índice gonádico (IG) asignando un valor absoluto a cada estado de madurez sexual; 0 para la indiferenciación sexual (I), 1 a desarrollo activo (II), 2 a madurez (III), 3 a desove (IV) y 4 a postdesove (V) (Hefferman & Walker, 1989; Serna-Gallo *et al.*, 2014).

$IG = (0 \times N_I + 1 \times N_{II} + 2 \times N_{III} + 3 \times N_{IV} + 4 \times N_V) / N_t$
donde N_i es la cantidad de individuos de cada estado de madurez y N_t es el número total de individuos.

En los cortes histológicos se estimó el área de 15 folículos gonadales de cada individuo, y se midió el diámetro de 50 ovocitos usando el programa ScopePhoto 3.0. Para la estandarización del diámetro de los folículos de la gónada femenina y masculina, y de los ovocitos, se obtuvo el diámetro teórico (μm) mediante la fórmula de la circunferencia. El diámetro de los ovocitos se utilizó para clasificar el tipo de ovocito según el estado de madurez sexual (Southgate & Lucas, 2008).

Parámetros ambientales

Los parámetros ambientales se registraron de muestras de agua recolectadas en el *longline* durante el periodo de cultivo, los cuales están integrados al programa de Monitoreo Ambiental de la EHT-UDO con data de 10 años continuos. La temperatura se registró cada 60 min con un termógrafo (Sealog-Vemco, 0,01°C). El oxígeno disuelto (OD; mg L^{-1}), la clorofila-*a* (Chl-*a*; $\mu\text{g L}^{-1}$) y seston (mg L^{-1}) se registraron cada semana, colectando agua a 2 m de profundidad desde una embarcación con una botella Niskin de 5 L, fijando inmediatamente tres alícuotas para cuantificar el OD (Carpenter, 1965). En el laboratorio se tamizó el agua con una malla de 60 μm , y se filtró bajo vacío, con filtros Whatman GF/C para determinar el seston total, seston orgánico, seston inorgánico y Chl-*a* (Strickland & Parsons, 1972).

Análisis de datos

Los datos ambientales así como los datos histológicos se promediaron mensualmente y se obtuvo la desviación estándar para los análisis estadísticos. Con los datos ambientales y los datos de vientos de la estación meteorológica del Instituto Autónomo del Aeropuerto Internacional Santiago Mariño (IAAISM), se calculó el índice de surgencia (IS) aplicando la fórmula de Bowden (1983):

$$UI = (t_{sx}/rw f) \times 100$$

donde, f es el parámetro de Coriolis, t_{sx} es la tensión del viento de superficie, rw es la densidad media del agua ($1,025 \text{ kg m}^{-3}$). El parámetro de Coriolis (f) fue calculado con la ecuación:

$$f = 2 \times w \text{ sen } (F_i)$$

donde, w es la velocidad angular de rotación de la tierra ($7,29 \times 10^{-5} \text{ si}$), F_i es la posición latitudinal en el lugar i . El término t_{sx} representa la tensión del viento de superficie medida en el eje de x perpendicular a la costa que se obtuvo por la ecuación:

$$t_{sx} = k \times ra \times W^2$$

donde k es el coeficiente empírico de arrastre (1,11 a 3,25 en función de la velocidad del viento), ra es la densidad promedio del aire (1220 kg cm^{-3}) y W es la velocidad del viento.

Análisis estadístico

Se comprobó la proporción sexual 1:1 macho:hembra con una prueba de Chi-cuadrado (χ^2) (Zar, 2010). El diámetro de los ovocitos se analizó mediante ANOVA y las diferencias significativas se comprobaron por la prueba *a posteriori* de Scheffé. El diámetro de los folículos gonadales en machos y hembras se analizó con la prueba de Kruskal-Wallis (Zar, 2010). Se establecieron las interrelaciones entre las variables ambientales con el diámetro de los folículos, área de los folículos y diámetro de ovocitos utilizando un Análisis de Componentes Principales (ACP) y gráficos biplot (Johnson & Wichern, 1992). Los resultados se expresaron como la media \pm desviación estándar (DE). Las diferencias significativas se establecieron al 95% de confianza ($P < 0,05$).

RESULTADOS

La temperatura incrementó de junio a noviembre 2012 con valores máximos en octubre ($28,47 \pm 0,78^\circ\text{C}$) y noviembre ($28,25 \pm 0,42^\circ\text{C}$), para luego disminuir gradualmente en enero ($24,36 \pm 0,95^\circ\text{C}$) y febrero ($22,86 \pm 0,44^\circ\text{C}$). Los menores valores de clorofila-*a* se registraron en octubre ($0,32 \pm 0,23 \mu\text{g L}^{-1}$) y noviembre ($0,14 \pm 0,01 \mu\text{g L}^{-1}$) con máximo en febrero ($2,64 \pm 2,57 \mu\text{g L}^{-1}$), mostrando un comportamiento inverso a la temperatura. El seston total y seston inorgánico presentaron los mayores valores entre junio y noviembre 2012, disminuyendo en un patrón similar a la temperatura, mientras que el seston orgánico presentó un incremento aislado en octubre y se mantuvo relativamente estable el resto del periodo de estudio (Fig. 1).

Se procesaron 165 ejemplares, donde la longitud de la concha incrementó gradualmente detectándose diferencias significativas ($P < 0,05$) entre meses, alcanzando

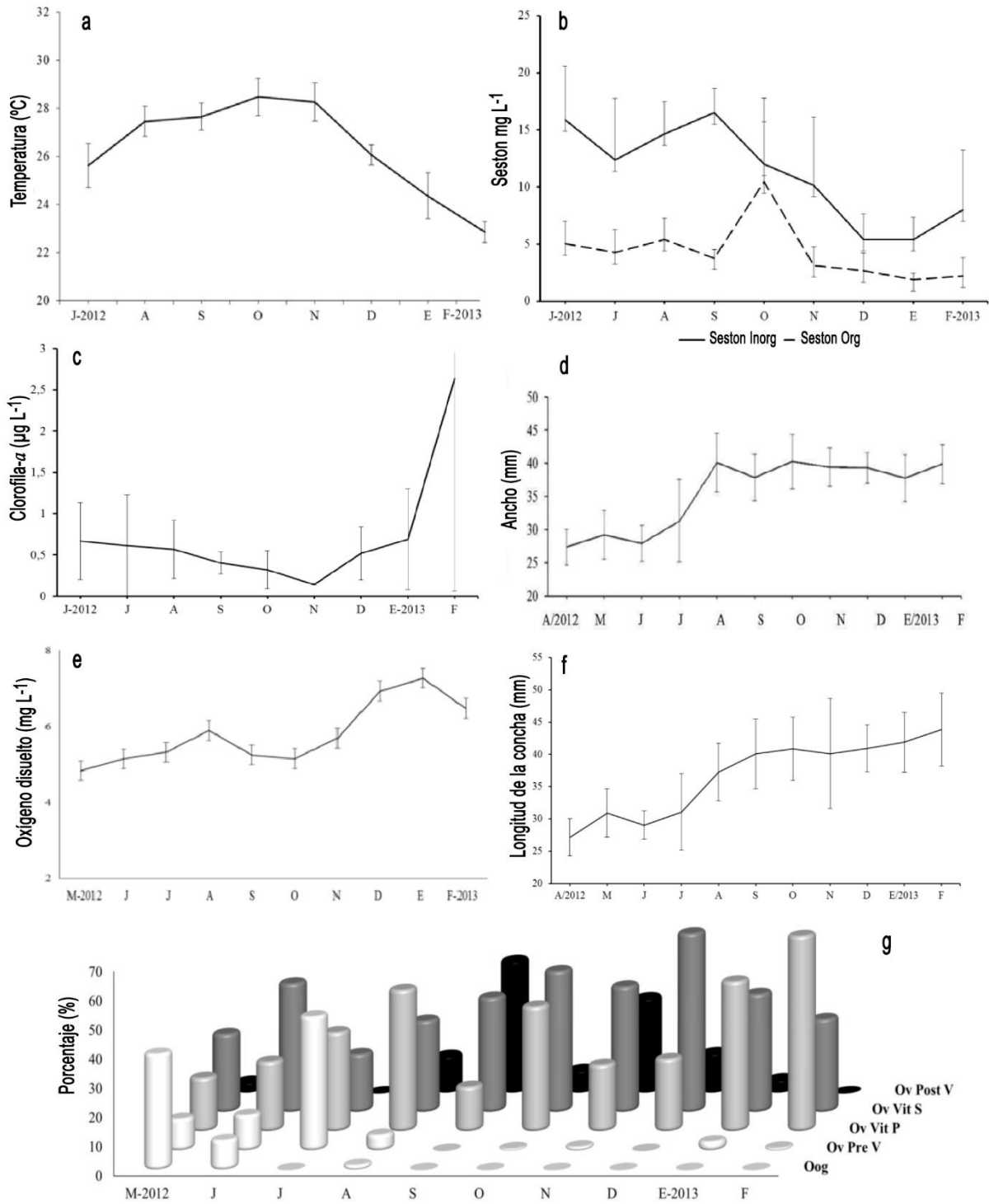


Figura 1. Distribución mensual de a) Temperatura, b) seston, c) clorofila-*a*, d) ancho de la concha, e) oxígeno disuelto, f) longitud de la concha y porcentaje y tipo de Ovocito (Oogonia, O. Previtelogénico, O. Vitelogénico primario, O. Vitelogénico secundario y O. Postvitelogénico de *Pinctada imbricata*.

una Lt de $43,85 \pm 5,66$ mm. La altura de la concha, alcanzó su valor más alto entre junio y agosto 2012 ($40,01 \pm 4,46$ mm), y se mantuvo constante hasta el

final del cultivo. Entre la longitud y la altura de la concha se observó una correlación positiva significativa ($r = 0,86$; $P < 0,05$). La muestra estuvo

integrada por 114 machos y 49 hembras en una proporción sexual (3:1) con diferencias significativas (χ^2 ; $P < 0,05$). Mensualmente hubo mayor proporción de machos entre abril-julio 2012, y a partir de agosto no se detectaron diferencias significativas entre machos y hembras ($P > 0,05$).

Durante el estudio, todos los individuos presentaron gónadas desde el inicio del desarrollo con actividad gametogénica, siendo notable que a partir de Lt $27,38 \pm 2,70$ mm las secciones histológicas mostraron la presencia de gametos y no se observaron ejemplares indiferenciados. El tejido gonadal de *P. imbricata* se diferencia a partir de folículos ovaes que están rodeados de células adipogranulares y células vesiculares, ubicadas en el lado externo de la glándula digestiva. En la gónada masculina, los folículos en desarrollo activo (II) son pequeños y compactos ($125-200 \mu\text{m} \phi$), con capas periféricas de espermatogonias y dentro del folículo se encuentran espermatoцитos y escasos espermatozoides en el lumen. En la fase de desarrollo (III) los espermatozoides están densamente empaquetados y el tejido conectivo ha sido desplazado por los folículos. En el desove parcial (IV) los folículos disminuyen de diámetro ($90-200 \mu\text{m}$), dejando espacios con espermatozoides dispersos. En el postdesove (V) los folículos están completamente desorganizados, con espermatozoides residuales y no se observan espermatogonias. En algunos machos se observó un indicio de reversión sexual, donde el tejido alrededor del folículo está compacto y en la pared del folículo se observan ovogonias (Fig. 2).

En las gónadas femeninas, el desarrollo activo, marca el inicio de la ovogénesis. Los acinos ($60-90 \mu\text{m} \phi$) están rodeados de oogonias ($8-10 \mu\text{m} \phi$) que luego se diferencian en ovocitos previtelogénicos ($12-14 \mu\text{m} \phi$), que son células inmaduras en contacto con la pared del acino, con algunas células auxiliares. Los acinos aumentan de diámetro ($120 \mu\text{m}$) y el tejido conectivo y las células adipogranulares disminuyen. En la madurez, los folículos ocupan todo el espacio de la gónada y están llenos de ovocitos maduros (postvitelo-génicos) con más de $48 \mu\text{m}$ de diámetro. El acino posee un diámetro promedio de $280 \pm 47 \mu\text{m}$. En el desove, las membranas de los folículos se ven destruidas, con escasas células germinales en el borde del folículo.

En las hembras, se identificaron cinco fases del desarrollo de los ovocitos, existiendo una variación de la frecuencia en cada tipo durante los meses de cultivo. El diámetro de los ovocitos aumentó progresivamente entre mayo ($18,62 \pm 10,79 \mu\text{m}$) y septiembre 2013 ($37,75 \pm 12,14 \mu\text{m}$), y luego disminuyó en octubre ($27,77 \pm 6,63 \mu\text{m}$). El valor máximo se obtuvo en noviembre ($49,48 \pm 46,13 \mu\text{m}$), progresivamente disminuyó entre diciembre ($34,53 \pm 22,86 \mu\text{m}$), enero ($25,44 \pm 5,91 \mu\text{m}$) y febrero ($29,38 \pm 4,75 \mu\text{m}$). Durante

noviembre predominaron los ovocitos vitelo-génicos secundarios y los ovocitos postvitelogénicos (Fig. 1g).

En el ciclo reproductivo (Fig. 3), los machos presentaron individuos en desarrollo activo inicial y avanzado con predominio del estadio de desarrollo activo en abril (80%) y julio (57%). Entre agosto (40%) y noviembre (53%) hubo mayor proporción de machos maduros. La especie desovó durante casi todos los meses, con ejemplares en estadio de desove en septiembre (33%), octubre (30%), noviembre (38%) y diciembre (20%), y postdesoves en junio, julio, agosto, octubre, diciembre y enero. En las hembras los períodos de máxima de madurez fueron septiembre (67%), octubre (60%), noviembre (57%) y diciembre (45%), y desovó en diciembre, enero y febrero (20, 29 y 30%) (Fig. 3). El índice gonadal fue de $1,9 \pm 0,38$ para machos y $1,8 \pm 0,37$ para las hembras, sin diferencias significativas entre sexos ($P < 0,05$). En ambos sexos el IG aumentó hasta junio seguido de un descenso; posteriormente en los machos aumentó con escasas variaciones hasta febrero que bajó a un mínimo, mientras que en las hembras aumentó hasta noviembre, seguido de un descenso de varios meses (Fig. 3).

El Análisis de Componentes Principales indicó una asociación positiva entre los factores ambientales con el diámetro del folículo, área del folículo y diámetro de ovocitos, explicando el 80% de la varianza total. El diámetro y área del folículo gonadal se asoció positivamente con la clorofila-*a*, índice de surgencia y el oxígeno disuelto, mientras que el diámetro de ovocitos se asoció positivamente con la temperatura y el seston orgánico. El diámetro de los ovocitos estuvo en relación inversa con la Chl-*a* (Fig. 4).

DISCUSIÓN

La cohorte de *Pinctada imbricata* incrementó mensualmente el tamaño de la concha, la cual se detuvo al alcanzar 40 mm Lt en agosto, que coincidió con un máximo de madurez gonadal e IG, y un aumento de la productividad primaria recurrente, que en los bivalvos de esta región se asocia con desoves secundarios (Freites *et al.* 2014). El cual fue seguido por un período de alta temperatura y baja productividad, en la cual el escaso incremento en tamaño de la concha sugiere que es recomendable hacer la cosecha de todos los organismos para iniciar un nuevo ciclo de cultivo en el próximo reclutamiento. La disponibilidad de una población de organismos con gametos en gran parte del período de estudio, permite obtener gametos viables para la producción de semillas en el laboratorio. (Lodeiros, 2016). La obtención de semillas de la ostra perla se puede considerar una etapa que promete avanzar en los cultivos de moluscos marinos, sin embar-

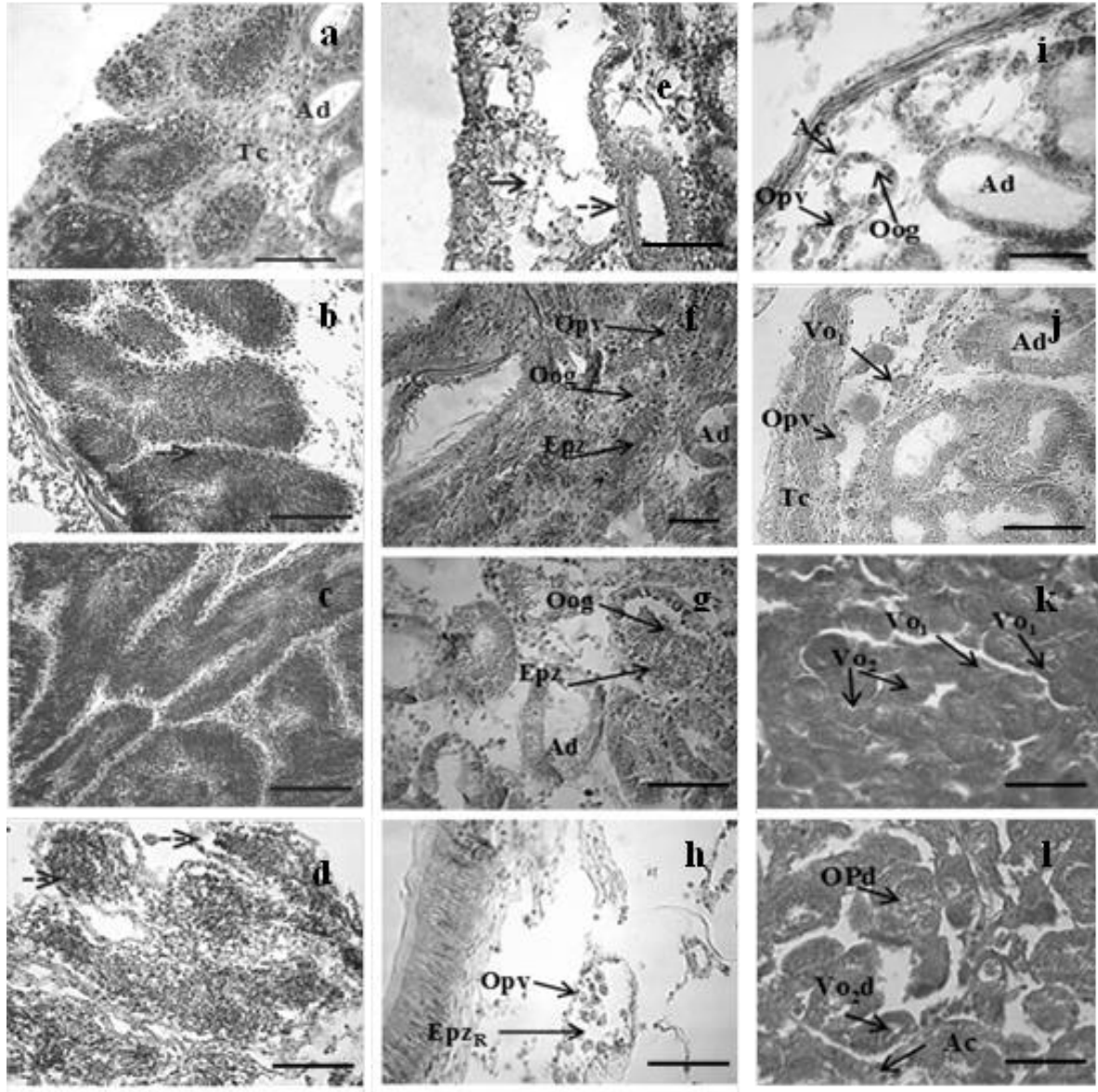


Figura 2. Estadios de maduración gonadal en *Pinctada imbricata*. a-e) Gónada masculina, f-h) fase de transición sexual y i-l) femenina. Ad: adenómero, Tc: tejido conjuntivo, Opv: ovocito previtelogénico, Oog: oogonia, Epz: espermatozoide, Epz_R: espermatozoides residual, Ac: acino, Vo₁, Vo₂, Vo_{2d}: ovocito vitelogénico primario, secundario y ovocito vitelogénico secundario en desintegración, OPd: Ovocito postvitelogénico en desintegración. Barra: 50 μ m.

go alcanzar 20-25 mm Lt para la siembra aún tiene varios retos a superar.

La proporción sexual a pesar de la baja cantidad de ejemplares examinados, conservó la tendencia favorable a los machos en las menores Lt para equilibrarse posteriormente con las hembras. Este resultado se mantiene dentro del rango de tendencia de poblaciones naturales (Ruffini, 1984). Kimani *et al.* (2006) reportaron una proporción sexual de 1:0,72, por el contrario *Pinctada margaritifera* en la Polinesia Francesa (5:1) (Pouvreau *et al.*, 2000) y *Pinctada maza-*

tanica (4:1) en el golfo de California (Gómez, 2008) predominaron los machos, que a diferencia de la ostra perla son de mayor tamaño, más longevos y alcanzan la madurez sexual en más tiempo. El bajo porcentaje de ejemplares en transición con vestigios de gametos masculinos y oogonias, coincide con reportes usualmente menores al 1% (Pouvreau *et al.*, 2000; Saucedo *et al.*, 2002; Kimani *et al.*, 2006). Esta condición ha sido interpretada como una fase de transición sexual afectada por factores ecofisiológicos, donde la proporción sexual puede estar condicionada con factores am-

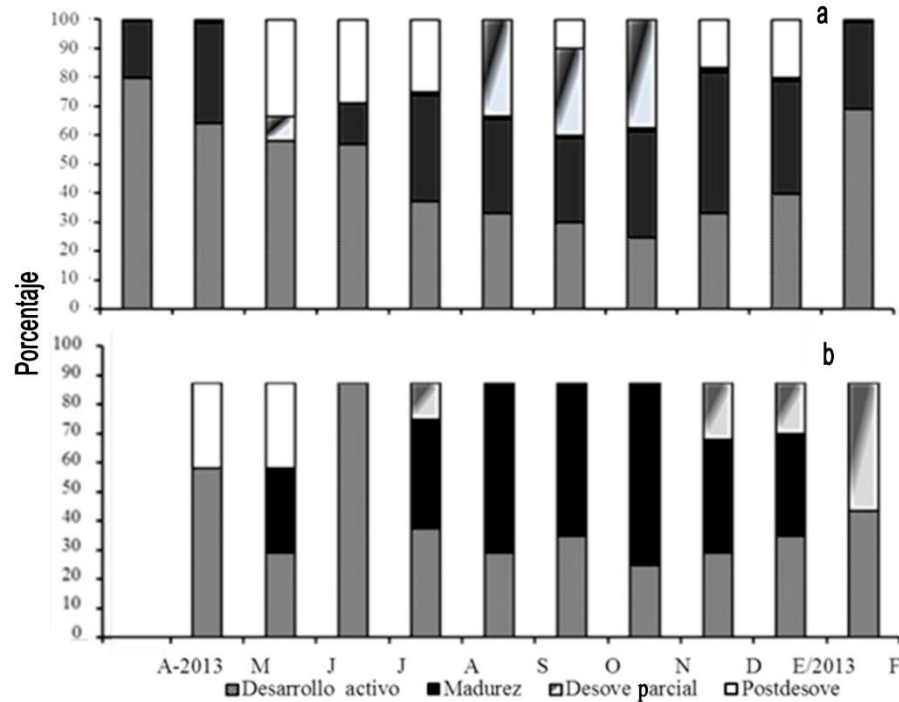


Figura 3. Histograma de frecuencia porcentual de las fases de maduración gonadal en a) machos y b) hembras de *Pinctada imbricata* en el Golfo de Cariaco, Venezuela.

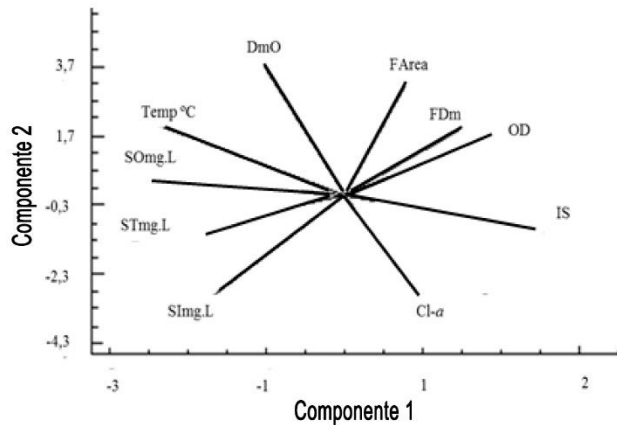


Figura 4. Proyecciones ortogonales del análisis de componentes principales (ACP) del diámetro-área de folículos y diámetro de ovocitos de *Pinctada imbricata* y factores ambientales en la zona de cultivo, golfo de Cariaco. SO, SI, ST: Seston orgánico, inorgánico y total respectivamente, Dm: diámetro de ovocitos, F. Área: área del folículo; FDm: diámetro del folículo; OD: oxígeno disuelto; IS: índice de surgencia; Cl-*a*: Clorofila-*a*.

bientales que generan la dominancia de machos (Southgate & Lucas, 2008)

En el Caribe, Urban (2000) y Marcano (1984) señalan que *P. imbricata* presenta dos máximos picos

reproductivos (reproducción bimodal) entre enero-junio y septiembre-diciembre. León *et al.* (1986) en la Isla de Margarita (Venezuela) y Kimani *et al.* (2006) en Kenya reportan que esta especie se reproduce todo el año, con un máximo en noviembre-diciembre. Estos estudios corresponden a las tendencias de una población natural, a diferencia de nuestra investigación, en la cual se siguió el desarrollo continuo de la gónada hasta alcanzar los 40 mm de Lt. Durante los primeros cinco meses la proporción de ovocitos vitelogénicos fue baja con escaso desarrollo gonadal sugiriendo mayor gasto energético para el crecimiento somático, y posteriormente, el gasto energético se invierte (mayor para reproducción), limitando el crecimiento de la concha.

Los machos, presentaron más eventos de liberación de gametos, a la vez que el IG varió poco durante los desoves parciales, que se corresponden con folículos relativamente grandes repletos de espermatozoides viables, a excepción de los organismos en transición gonadal que evidencian la desintegración completa de la gónada con la aparición progresiva de una nueva población de células germinales.

La reproducción continua a través del año es típica de especies tropicales y zonas con mínimas fluctuaciones ambientales, como ha sido reportado en el nororiente de Venezuela para *Crassostrea rhizophorae* (Vélez, 1977), *Perna perna* (Arrieche *et al.*, 2002),

Atrina seminuda (Freites *et al.*, 2010a), *Anadara notabilis* (Freites *et al.*, 2010b) y *Arca zebra* (Lista *et al.*, 2008), los cuales desovan varias veces al año y tienen una baja proporción de organismos en reproductivo.

La gametogénesis se asoció con la biomasa fitoplanctónica, índice de surgencia, seston orgánico y la temperatura como los principales moduladores, como de los gametos masculinos con el área, diámetro de los folículos y diámetro de los ovocitos. Sin embargo, entre sexos se detectaron diferencias en la preferencia del alimento, con la clorofila-*a* para machos y seston orgánico para las hembras, aspecto que pudiera explicar la falta de sincronización de la maduración durante el período de estratificación, así como establecer protocolos para el acondicionamiento reproductivo y engorde.

El cultivo de la ostra perla a partir de cohortes desde la fase de semilla, así como las experiencias obtenidas en cultivos (Lodeiros *et al.*, 2002; Márquez *et al.*, 2011) con diferentes técnicas de confinamiento, demuestran que la ostra perla tiene un gran potencial para desarrollar técnicas de cultivo a mayor escala. La ostra perla conserva un patrón de desarrollo bastante uniforme en ambos sexos con una tasa de supervivencia alta. Sin embargo, es recomendable que en cultivo alcancen la talla mínima de extracción (50 mm Lt) para obtener un mejor rendimiento en carne, además del uso dual de la concha por el nácar y presentar el producto con un certificado de origen para evitar sanciones en la comercialización.

CONCLUSIONES

Pinctada imbricata produce gametos desde la talla efectiva para uso de semilla, alcanzando una longitud cercana a 45 mm y un buen desarrollo gonadal en cinco meses en ambos sexos, siendo recomendable iniciar su extracción para consumo humano en ese plazo. La disponibilidad de alimento (clorofila-*a* y seston) favorecieron el desarrollo gonadal asociado al ciclo de nutrientes, en que la producción y liberación de gametos coincidió con el período de surgencia, presentando una estrategia reproductiva dual, siendo oportunista en el período de surgencia y de tipo conservador con menor proporción de desoves durante la estratificación. El IG de ambos sexos incrementó con la talla y disminuyó con los desoves. La madurez sexual fue asincrónica entre sexos, con tendencia a ser más uniforme en las hembras y con mayor frecuencia de liberación de gametos en los machos, sin llegar a vaciar completamente los folículos.

AGRADECIMIENTOS

A Jesús Rosas por la donación de los juveniles de ostra perla (ECAM, UDO). Al proyecto FONACIT-UDO 2011000344 “Estación Hidrobiológica de Turpialito del Instituto Oceanográfico de Venezuela de la Universidad de Oriente como Centro de Monitoreo Ambiental y Producción de Semillas de Moluscos Bivalvos” y al proyecto “Estrategias energéticas y reproductivas de *Euvola zizac* y *Perna perna*” del Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente (CI-02-040400-1702-11).

REFERENCIAS

- Arrieche, D., B. Licet, N. García, C. Lodeiros & A. Prieto. 2002. Índice de condición, gonádico y de rendimiento del mejillón marrón *Perna perna* (Bivalvia: Mytilidae), del Morro de Guarapo, Venezuela. *Interciencia*, 11: 613-619.
- Bowden, K. 1983. *Physical oceanography of coastal waters*. Ellis Horwood Ltd., London, 455 pp.
- Carpenter, J. 1965. The accuracy of the Winkler method for dissolved oxygen. *Limn. Oceanogr.*, 10: 135-140.
- Freites, L., C. Lodeiros, D. Arrieche & A. Dales. 2014. Reproductive tactics of marine shellfish species from North-Eastern Venezuela: ecophysiological implications. In: E. Baqueiro-Cardenas (ed.). *Spawning: biology, sexual strategies and ecological effects*. Nova Science Publication, New York, pp. 73-105.
- Freites, L., C. Córdova, D. Arrieche, C. Montero, N. García & J. Himmelman. 2010a. Reproductive cycle of the penshell *Atrina seminuda* (Mollusca, Bivalvia) in northern waters from Venezuela. *Bull. Mar. Sci.*, 86(4): 785-801.
- Freites, L., L. Montero, D. Arrieche, J.M. Babarro, P.E. Saucedo-Lastra, C. Córdova & N. García 2010b. Influence of environmental factor on the reproductive cycle of the eared ark *Anadara notabilis* (Röding, 1798) in northeastern Venezuela. *J. Shellfish Res.*, 29(1): 69-75.
- Gómez, E., C. Rodríguez & P. Saucedo. 2005. Digital image analysis of lipid and protein histochemical markers for measuring oocyte development and quality in pearl oyster *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856). *J. Shellfish Res.*, 4: 1197-1202.
- Gómez, E. 2008. Evaluación de indicadores cualitativos y cuantitativos de calidad de gónada y tejidos somáticos de la madreperla *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856) relacionados con la reproducción. Tesis en Ciencias Marinas, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, 121 pp.

- Hefferman, P. & R. Walker. 1989. Quantitative image analysis methods for use in histological studies of bivalve reproduction. *J. Mollusc. Stud.*, 55: 135-137.
- Johnson, R. & D. Wichnern. 1992. Applied multivariate statistical analysis. Prentice-Hall, New York, 312 pp.
- Kimani, E., K. Mavuti & T. Mukiyama. 2006. The reproductive activity of the pearl oyster *Pinctada imbricata* Röding, 1798 (Pteriidae) in Gazi Bay, Kenya. *Trop. Zool.*, 19: 159-174.
- León, L. 1986. Estudio sobre la fijación y el índice de engorde de la ostra perla *Pinctada imbricata* Röding, 1798 en tres bancos naturales del nororiente de Venezuela. Trabajo de Ascenso, Universidad de Oriente, Núcleo de Nueva Esparta, 63 pp.
- Lista, M., A. Prieto, C. Velásquez, C. Lodeiros & G. Hernández. 2008. Variación mensual del índice de condición y madurez sexual en la pepitona *Arca zebra*, del banco de Chacopata, Península de Araya, Estado Sucre, Venezuela. *Saber*, 20(1): 29-38.
- Lodeiros, C. 2016. Estación hidrobiológica de Turpialito del Instituto Oceanográfico de Venezuela de la Universidad de Oriente como centro de monitoreo ambiental y producción de semillas de moluscos bivalvos, especie objetivo: ostra perla *Pinctada imbricata*. Informe Técnico Final, proyecto UDO-FONACIT 2011000344, 41 pp.
- Lodeiros, C. & L. Freitas. 2008. Estado actual y perspectivas del cultivo de moluscos bivalvos en Venezuela. In: A. Lovatelli, A. Farías & I. Uriarte (eds.). Estado actual del cultivo y manejo de moluscos bivalvos y su proyección futura: factores que afectan su sustentabilidad en América Latina. Taller Técnico Regional de la FAO. 20-24 de agosto de 2007, Puerto Montt, Chile. FAO Actas de Pesca y Acuicultura, 12. Roma, pp. 135-150.
- Lodeiros, C., D. Pico, A. Prieto, N. Narváez & A. Guerra. 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.
- Mackenzie, C., L. Troccoli & L. León. 2003. History of the Atlantic pearl-oyster, *Pinctada imbricata*, industry in Venezuela and Colombia, with biological and ecological observations. *Mar. Fish Rev.*, 65: 1-20.
- Mann, K.H. 1993. Physical oceanography, food chains, and fish stocks; a review. *ICES J. Mar. Sci.*, 5: 105-119.
- Marcano, V. 1984. Aspectos biológicos de la reproducción de la ostra perla, *Pinctada imbricata*, (Röding, 1798) (Mollusca-Bivalvia) de Punta Las Cabeceras, Isla de Cubagua. Estado Nueva Esparta, Venezuela. Tesis de Licenciatura, Universidad Oriente, Cumaná, 64 pp.
- Márquez, A., C. Lodeiros, D. Semidey, M. Carpio & C. Graziani. 2011. Crecimiento y supervivencia de la ostra perlífera *Pinctada imbricata* (Röding, 1798), bajo diferentes sistemas de confinamiento en cultivo suspendido. *Zootec. Trop.*, 29: 3.
- O'Connor, W. & N. Lawler. 2004. Reproductive condition of the pearl oyster, *Pinctada imbricata*, Röding, in Port Stephens, New South Wales, Australia. *Aquacult. Res.*, 35: 385-396.
- Okuda, T., J. Benítez-Alvarez, J. Bonilla & G. Cedeño. 1978. Características hidrológicas del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, 17: 69-88.
- Pérez, E., C. Lodeiros, D. Semidey, E. Uribe & L. Freitas. 2016. Crecimiento, supervivencia e influencia de factores ambientales en tres cohortes de la ostra perla *Pinctada imbricata*, en cultivo suspendido en el Golfo de Cariaco, Venezuela. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 44(1): 99-112.
- Pouvreau, S., A. Gangnery, J. Tiapari, F. Lagarde, M. Garnier & A. Bodoy. 2000. Gametogenic cycle and reproductive effort of the tropical blacklip pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (Bivalvia: Pteriidae), cultivated in Takapoto Atoll (French Polynesia). *Aquat. Living Resour.*, 13: 37-48.
- Ruffini, E. 1984. Desarrollo larval experimental de la ostra perla *Pinctada imbricata* (Röding, 1798) (Mollusca: Bivalvia) y algunas observaciones sobre su reproducción en el banco natural de Punta Las Cabeceras, Isla de Cubagua, Venezuela. Trabajo de Grado, Universidad Oriente, Cumaná, 51 pp.
- Saucedo, P. & M. Monteforte. 1997. Breeding cycle of pearl oysters *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856) and *Pteria sterna* (Gould, 1851) at Bahía de La Paz, Baja California Sur, Mexico. *J. Shellfish Res.*, 16: 103-110.
- Saucedo, P., I. Racotta, H. Villarreal & M. Monteforte. 2002. Seasonal changes in the histological and biochemical profile of the gonad, digestive gland, and muscle of the Calafia mother-of-pearl oyster, *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856) associated with gametogenesis. *J. Shellfish Res.*, 21: 127-135.
- Semidey, D., A. Márquez & C. Lodeiros. 2010. Crecimiento y supervivencia de la madre perla *Pinctada imbricata* (Röding, 1798), bajo condiciones de cultivo suspendido, en cuerdas y cestas perleras. *Zootec. Trop.*, 28: 521-533.
- Serna-Gallo, I., J.M.J. Ruíz-Velasco, H. Acosta-Salmón, E. Peña-Messina, G. Torres-Zepeda & P.E. Saucedo. 2014. Growth and reproduction patterns of the winged pearl oyster, *Pteria sterna* cultivated in tropical environments of Mexico: implications for pearl farming. *Cienc. Mar.*, 40(2): 75-88.
- Shaw, B. & H. Battle. 1957. The gross and microscopic anatomy of the digestive tract of the oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). In: D. Howard & C.

- Smith (eds.). Histological techniques of marine bivalve molluscs. NOAA Tech. Memo, USA, pp. 114-123.
- Southgate, P. & J. Lucas. 2008. The pearl oyster. Elsevier, Amsterdam, 544 pp.
- Strickland, J. & T. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. Bull. Fish. Res. Bd. Can., 29: 310 pp.
- Tranter, D. 1958. Reproduction in Australian pearl oysters (Lamellibranchia). I. *Pinctada albina* (Lamarck): primary gonad development. Aust. J. Mar. Freshwat. Res., 9: 135-143.
- Urban, H. 2000. Culture potential of the pearl oyster *Pinctada imbricata* from the Caribbean. I. Gametogenic activity, growth, mortality and production of a natural population. Aquaculture, 189: 361-373.
- Vélez, A. 1977. Ciclo anual de reproducción del ostión *Crassostrea rhizophorae* (Goulding) de la Bahía de Mochima. Bol. Inst. Oceanogr., Universidad Oriente, Cumaná, 16: 87-98.
- Zar, J.H. 2010. Biostatistical analysis. Prentice Hall, New York, 944 pp.

Received: 12 March 2015; Accepted: 15 October 2016