



Cultivo suspendido de la ostra perlera alada *Pteria colymbus* (Röding), en diferentes condiciones hidrográficas y métodos de cultivo

Hanging culture of the winged pearl oyster *Pteria colymbus* (Röding), in different hydrographic conditions and culture methods

Jormil Revilla^{1,2}, José H. Peñuela-Jiménez³, Adrián Márquez⁴,
 0000-0002-9278-1080  0000-0002-1368-3862  0000-0001-9122-6539

César Lodeiro^{5,7}, Pedro Saucedo⁶ y Luis Freites^{7*}
 0000-0001-9598-2235  0000-0002-2155-9677  0000-0002-6432-7366

1. Doctorado en Acuicultura. Programa Cooperativo Universidad de Chile, Universidad Católica del Norte, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile. jormilesteban@gmail.com
 2. Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Larrondo 1281, Coquimbo, Chile. jhpj85@hotmail.com
 3. Facultad de Medicina, Universidad Católica del Norte, Campus Guayaacán, Larrondo 1281, Coquimbo, Chile. jhpj85@hotmail.com
 4. Escuela Superior Politécnica del Litoral (ESPOL), Centro Nacional de Acuicultura e Investigaciones Marinas (CENAIM), Campus Gustavo Galindo, Km 30,5 vía Perimetral P.O. Box 09-01-5863, Guayaquil, Ecuador. ajmm16@hotmail.com
 5. Grupo de Investigación en Biología y Cultivo de Moluscos, Escuela de Acuicultura y Pesquerías, Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Técnica de Manabí, Bahía de Caráquez, Manabí, Ecuador. cesarlodeirosseijo@yahoo.es
 6. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. La Paz, Baja California Sur 23000, México. psaucedo04@cibnor.mx
 7. Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Apartado Postal 245, CP: 6101, Cumaná, Venezuela. lfreitesv@yahoo.es
- * Autor de correspondencia.

RESUMEN

El desempeño de los juveniles de ostra perla alada *Pteria colymbus* fue evaluado bajo condiciones suspendidas, en cinco métodos de cultivo y en los periodos hidrográficos de surgencia y no surgencia. Los métodos de cultivo comprendieron recintos que confinaban las ostras (BTBC, BBO y BTO); y otros dos que no las confinaban (OFOB y FNS). La altura inicial de la concha de las ostras osciló entre 31 y 35 mm, en ambas temporadas. El incremento en la concha y la masa seca de los tejidos blandos mostraron diferencias significativas entre estaciones. El mayor crecimiento se produjo con los métodos no confinados OFOB y FNS. El análisis ANOVA II mostró diferencias significativas entre las variables obtenidas tanto en las estaciones como en los métodos de cultivo. El Análisis de Componentes Principales mostró que las interacciones entre las variables: temperatura (relación inversa), UI, Clorofila y POM (relación directa) explicaron 89 % de la variabilidad del crecimiento de las ostras. Dadas las bajas tasas de supervivencia, atribuidas a depredadores observados dentro de los recintos cerrados y al mayor crecimiento observado en los métodos de cultivo sin confinamiento, se recomienda el empleo de los métodos FNS y OFOB, aprovechando el biso producido por *P. colymbus*.

PALABRAS CLAVES: Mar Caribe, ostra alada, cultivo de moluscos, supervivencia, surgencias costeras.

ABSTRACT

The performance of the winged pearl oyster *Pteria colymbus* juveniles under suspended culture conditions was evaluate, including five culture methods and two seasons: upwelling and non-upwelling. Culture methods comprised enclosures confining the oysters: BTBC, BBO and BTO; and two other unconfined-oyster: OFOB and FNS. The initial shell height of the oysters ranged between 31–35 mm in both seasons. The increase in shell size and dry mass of soft tissues showed significant differences between seasons. Greatest growth occurred with the OFOB and FNS unconfined methods. The ANOVA II analysis showed significant differences between the variables obtained in both stations and culture methods. Principal Component Analysis showed that the interactions between the variables: temperature (inverse relationship), and UI, chl-*a* and POM (direct relationship) explained 89 % of the variability of the growth of the oysters. Given the low survival rates, attributed to the presence of predators within the closed enclosures and the higher growth seen in the culture methods without confinement, we recommend using the FNS and OFOB methods, taking advantage of the byssus produced by *P. colymbus*.

KEYWORDS: Caribbean Sea, winged oysters, shellfish farming, survival, coastal upwelling.

INTRODUCCIÓN

En el mar Caribe, los moluscos bivalvos siempre han mantenido la expectativa de su cultivo masivo, particularmente en la costa nororiental de Venezuela. Se ha prestado especial atención al cultivo de algunas especies como el mejillón marrón *Perna perna*, la ostra de mangle *Crassostrea rhizophorae* y la ostra americana *C. virginica*, los cuales han sido objeto de cultivo comercial por décadas. De manera similar, otras especies para las cuales se han desarrollado cultivos experimentales incluyen las vieiras *Euvola ziczac*, *Nodipecten nodosus* y *Argopecten nucleus*, el mejillón verde *Perna viridis* y las ostras perlíferas *Pteria colymbus* y *Pinctada imbricata* (Lodeiros y Freites, 2008).

Una de las especies de ostra perlífera con doble meta de producción (fuente de proteínas para humanos y producción de perlas) es la ostra alada perlera del Atlántico, *P. colymbus* (Röding, 1798). Esta especie epibéntica de la familia Pteriidae alcanza una altura máxima de la concha de 60-70 mm, habita la zona submareal a profundidades entre 3 y 10 m, se adhiere a substratos duros como las rocas y los octocorales y está distribuida a lo largo del Atlántico occidental, desde Carolina del Norte hasta el sur de Brasil (Díaz y Puyana, 1994; Lodeiros *et al.*, 1999a). En Colombia, Brasil y Venezuela se han realizado algunos estudios encaminados a determinar la viabilidad biológica del cultivo de *P. colymbus*, específicamente para obtener semillas con recolectores artificiales y para cultivarlos en el campo hasta un tamaño comercial de 5-6 cm (Lodeiros *et al.*, 1999b; Márquez *et al.*, 2000; Urban, 2000; Mengual *et al.*, 2011; Freites *et al.*, 2017). Asimismo, Lara *et al.* (2009) y Romero *et al.* (2009) adaptaron y transfirieron esta tecnología de cultivo a las comunidades indígenas de La Guajira, en el área del Caribe colombiano. Hasta el momento, los resultados de la integración de esta tecnología como parte de programas de capacitación para el sustento han sido alentadores.

El desarrollo de métodos óptimos de cultivo para maximizar el crecimiento y la supervivencia de las ostras perlíferas juveniles ha sido importante para reducir el tiempo que se requiere para alcanzar un tamaño operable para la producción de perlas (Millione y Southgate, 2011). En el caso de la *P. sterna*, una especie emparentada con *P. colymbus*, algunos autores han determinado un crecimiento y supervivencia diferenciales en individuos ubicados en distintos tipos de recinto en cultivos suspendidos (Millione y Southgate, 2011) o entre el cultivo suspendido y el cultivo en el fondo del mar (Gaytán-Mondragón *et al.*, 1993). Por

INTRODUCTION

In the Caribbean Sea, bivalve mollusks have always been maintained under the expectation of being massively cultivated, particularly in the northeastern coast of Venezuela. Special attention was given to the cultivation of some species, such as the brown mussel *Perna perna*, the mangrove oyster *Crassostrea rhizophorae* and the American oyster *C. virginica*, which have been the subject of commercial cultivation for decades. Similarly, other species for which experimental crops have been developed include the scallops *Euvola ziczac*, *Nodipecten nodosus* and *Argopecten nucleus*, the green mussel *Perna viridis*, and the pearl oysters *Pteria colymbus* and *Pinctada imbricata* (Lodeiros and Freites, 2008).

One of the pearl oyster species with dual production targets (human protein source and pearl production) is the winged pearl oyster of the Atlantic, *P. colymbus* (Röding, 1798). This epibenthic species of the family Pteriidae reaches a maximum shell height of 60-70 mm, inhabits the subtidal zone at depths between 3 and 10 m, attaches to hard substrates such as rocks and octocorals, and is distributed along the western Atlantic, from North Carolina to southern Brazil (Díaz and Puyana, 1994; Lodeiros *et al.*, 1999a). In Colombia, Brazil and Venezuela, some studies aimed to determine the biological feasibility of *P. colymbus* cultivation have been performed, particularly to obtain seeds with artificial collectors and grow them to commercial size of 5-6 cm on-field (Lodeiros *et al.*, 1999b; Márquez *et al.*, 2000; Urban, 2000; Mengual *et al.*, 2011; Freites *et al.*, 2017). Further, Lara *et al.* (2009) and Romero *et al.* (2009) adapted and transferred this culturing technology to indigenous communities in the Guajira in the Colombian Caribbean area. So far, the results of integrating this technology as part of continuous livelihood training programs have been encouraging.

Developing optimal culture methods to maximize growth and survival in juvenile pearl oysters is important to reduce the time required to reach operable size for pearl production (Millione and Southgate, 2011). For *P. sterna*, a related winged pearl oyster species, some authors have determined a differential growth and survival of the animals placed in different types of enclosures in hanging culture (Millione and Southgate, 2011) or between suspended and bottom culture on the seabed (Gaytán-Mondragón *et al.*, 1993). Gaytán-Mondragón *et al.* (1993), for example, reported 99 % survival of the oysters in pocket nets, 84 % in lanterns nets and 98 % in bottom cages, concluding that the

ejemplo, Gaytán-Mondragón *et al.* (1993) reportaron un 99 % de supervivencia de ostras en cestas tipo bolsillo, 84 % en las linternas y 98 % en jaulas de fondo. Concluyeron que el tipo de cesta y la ubicación tienen un rol importante en el cultivo de la especie. Millione y Southgate (2011) mostraron que la elección del sitio y el método de cultivo son parámetros importantes para optimizar el crecimiento y supervivencia de *P. penguin* durante la fase de criadero de su cultivo. El método de cultivo también tiene influencia sobre la calidad de las medias perlas (mabés) producidas por *P. sterna* (Ruiz-Rubio *et al.*, 2006), ya que no hubo diferencias significativas en el crecimiento de las ostras perlas contenidas en jaulas de plástico y redes de bolsillo, pero hubo un mayor rendimiento de perlas de calidad comercial para las que se cultivaron en jaulas de plástico.

El sur del mar Caribe, y en particular la costa nororiental de Venezuela, se encuentra bajo la influencia de la surgencia costera (Okuda *et al.*, 1978; Jury, 2018). Las altas concentraciones de nutrientes durante periodos específicos del año estimulan la productividad del fitoplancton, y se ha planteado la hipótesis de que los ciclos de ausencia y presencia de surgencia modulan la disponibilidad de alimento planctónico para algunas especies bentónicas, que a su vez influyen en sus patrones de crecimiento (Puccinelli *et al.*, 2016). Los vientos alisios predominantes que soplan paralelos a la costa y la topografía de la plataforma continental favorecen la surgencia de aguas subtropicales ricas en nutrientes, con una intensificación estacional entre diciembre y abril (Müller-Karger y Aparicio-Castro, 1994; Freitas *et al.*, 2017). Hace poco, Rueda-Roa *et al.* (2018) mostraron la presencia de un ciclo de surgencia a mitad de año (junio-agosto) en la costa nororiental de Venezuela, que se atribuye a la intensificación de la corriente del Caribe durante este periodo. Este patrón ayuda a mantener un ecosistema de alta productividad y variabilidad en la columna de agua, que a su vez afecta las características de la temperatura y la clorofila (Okuda *et al.*, 1978; Rueda-Roa, 2012; Müller-Karger *et al.*, 2013).

El objetivo de este estudio fue evaluar el crecimiento y supervivencia de juveniles de *P. colymbus* (hasta talla comercial) en cinco métodos de cultivo suspendido, durante dos temporadas hidrográficas que ocurren en el Golfo de Cariaco (surgencia y sin surgencia), como una estrategia para avanzar en la optimización de un método viable de cultivo para esta especie de bivalvo, en el marco de la producción de mariscos del Mar Caribe.

enclosure device plays an important role on the cultivation of the species. Millione and Southgate (2011) showed that site selection and culture unit are important parameters for optimizing the growth and survival of *P. penguin* during its culture's nursery phase. The enclosure system also exerts an influence on the quality of half pearls (mabés) produced by *P. sterna* (Ruiz-Rubio *et al.*, 2006), as no significant differences occurred in the growth of the oysters held in plastic cages and pocket nets, but a greater yield of commercial quality pearls occurred in those grown in plastic cages.

The Southern Caribbean Sea, and particularly the northeastern coast of Venezuela, is under the influence of coastal upwelling (Okuda *et al.*, 1978; Jury, 2018). The high concentrations of nutrients during particular periods of the year stimulates the productivity of phytoplankton, and it has been hypothesized that the cycles of upwelling and relaxation (non-upwelling) modulate the availability of planktonic food for some benthic species, influencing, in turn, their growth patterns (Puccinelli *et al.*, 2016). The predominant trade winds blow parallel to the coast and the topography of the continental shelf favor the upwelling of sub-tropical waters rich in nutrients, with a seasonal intensification between December and April (Müller-Karger and Aparicio-Castro, 1994, Freitas *et al.*, 2017). Recently, Rueda-Roa *et al.* (2018) showed the presence of a mid-year upwelling cycle (June-August) in the northeastern coast of Venezuela, attributed to the intensification of the Caribbean Current during this period. This pattern helps to maintain a highly productive ecosystem and the variability in the water column, affecting, in turn, the temperature and chlorophyll traits (Okuda *et al.*, 1978; Rueda-Roa, 2012; Müller-Karger *et al.*, 2013).

The goal of this study was to evaluate the growth and survival of *P. colymbus* juveniles (until final grow-out) in five methods of hanging culture, during the two hydrographic seasons that occur within the Gulf of Cariaco (upwelling and non-upwelling). This as a strategy to advance in the optimization of a feasible culturing method of this bivalve species in shellfish farming in the Caribbean Sea.

MATERIALES Y MÉTODOS

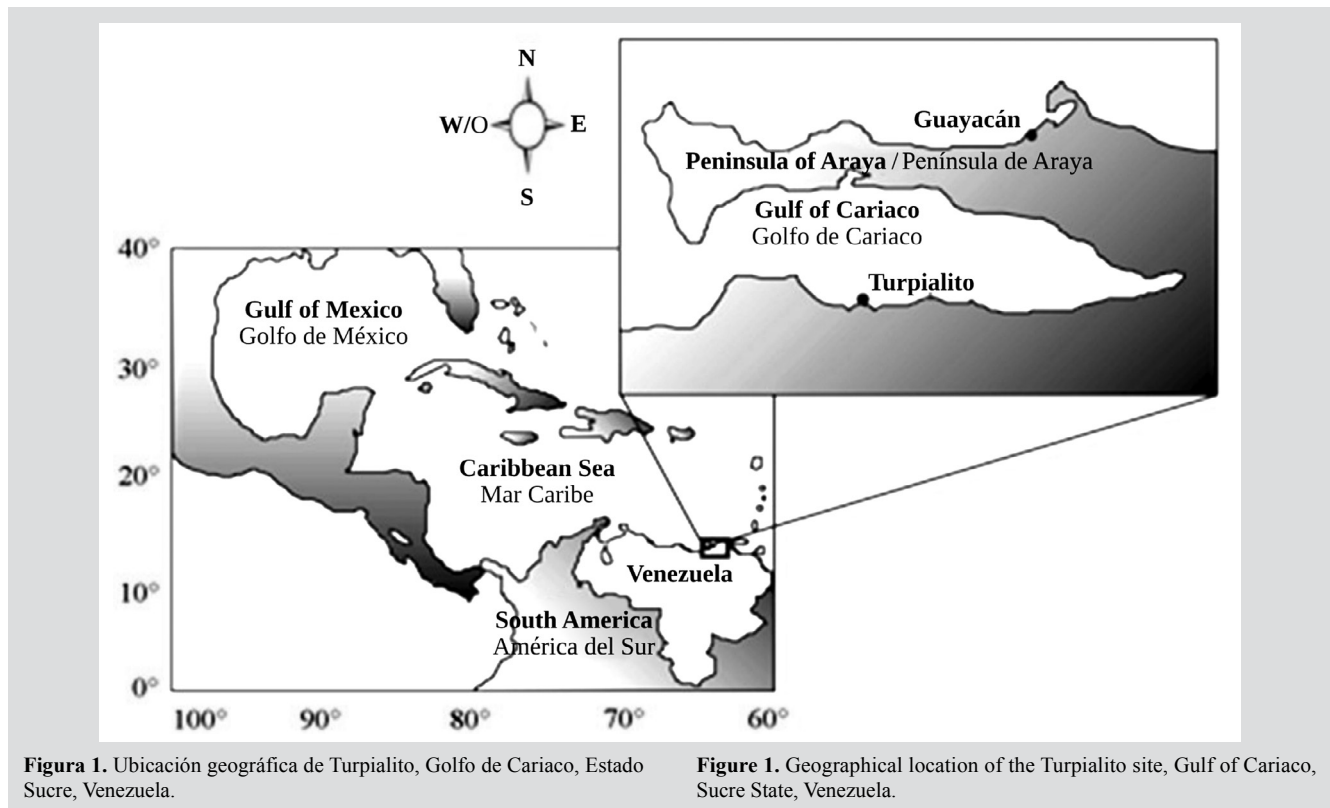
Fuente de juveniles y diseño experimental

Los juveniles se obtuvieron del desove natural en 2014 por medio de bolsas (bolsas de cebolla verde llenas de cinco bolsas de cebolla verde) y después se suspendieron de una línea larga de 100 m de largo, ubicada en Turpialito (Figura 1), estado de Sucre, Venezuela ($10^{\circ} 26' 56''$ N; $64^{\circ} 02' 00''$ W). Esta línea larga se ubicó de manera paralela y a 50 m de la costa, en un lugar con una profundidad de 7-8 m, donde se sumergieron cinco métodos de cultivo a 4 m de profundidad.

MATERIALS AND METHODS

Source of juveniles and experimental design

Juveniles were obtained from the natural spatfall 2014 using bag collectors (green onion bags filled with five green onion bags) and then suspended from a 100-m long line placed in the Turpialito site (Figure 1), Sucre State, Venezuela ($10^{\circ} 26' 56''$ N; $64^{\circ} 02' 00''$ W). The long line was set parallel to the coastline, 50 m away from it, in a place with a depth of 7–8 m, where five culture methods were submerged at 4 m depth.



Cada método de cultivo estudiado incluyó tres recintos (réplicas) que contenían las ostras: canastas con tapas arriba y abajo (BTBC), canastas sin tapas abajo (BBO) y canastas sin tapas arriba (BTO); así como dos métodos sin confinamiento: ostras fijadas sobre canastas (OFOB) y ostras fijadas sobre cuerdas de redes de pesca (FNS), mediante un soporte de malla diseñado para este fin. Se utilizaron tres réplicas con 15 juveniles cada una en cada uno de los cinco métodos de cultivo (225 ostras). Para el muestreo inicial de las variables biométricas de las ostras, se tomaron tres réplicas adicionales de cinco juveniles cada una (15 ostras adicionales

Each culture method studied included three enclosures (replicates) that confined the oysters: baskets top and bottom closed (BTBC), baskets bottom opened (BBO), and baskets top opened (BTO); as well as, two methods without enclosure: oysters fixed over baskets (OFOB) and oysters fixed over fishing net strings (FNS) using biodegradable mesh support designed for this purpose. Three replicates with fifteen juveniles each were used per each of the five culture methods (225 oysters), and for the initial sampling of the oyster's biometrical variables, three additional replicates of five juveniles each were taken (15 extra oysters,

para un total de 240 ostras por temporada). Las dimensiones de los distintos métodos de cultivo (con un área aproximada de 1500 cm²) y sus principales características se muestran en la Figura 2. Todas las canastas se fabricaron con redes de plástico de propileno Ø de 2×2 cm², con un diseño que permitió la evaluación del método menos afectado por la acción depredadora de gasterópodos de la familia Ranellidae. Esto, teniendo en cuenta que los bivalvos no confinados suelen mostrar tasas menores de depredación que los bivalvos confinados (Semidey *et al.*, 2010).

for a total of 240 oysters per season). The dimensions of the different culture methods (approximately 1500 cm² area) and main features are shown in Figure 2. All baskets were manufactured with 2×2 cm² Ø polypropylene plastic net, with a design that allowed the evaluation of the method that's less affected by the predatory action of ranellid gastropods. This, considering that unconfined bivalves usually show lower predation rates than confined bivalves (Semidey *et al.*, 2010).

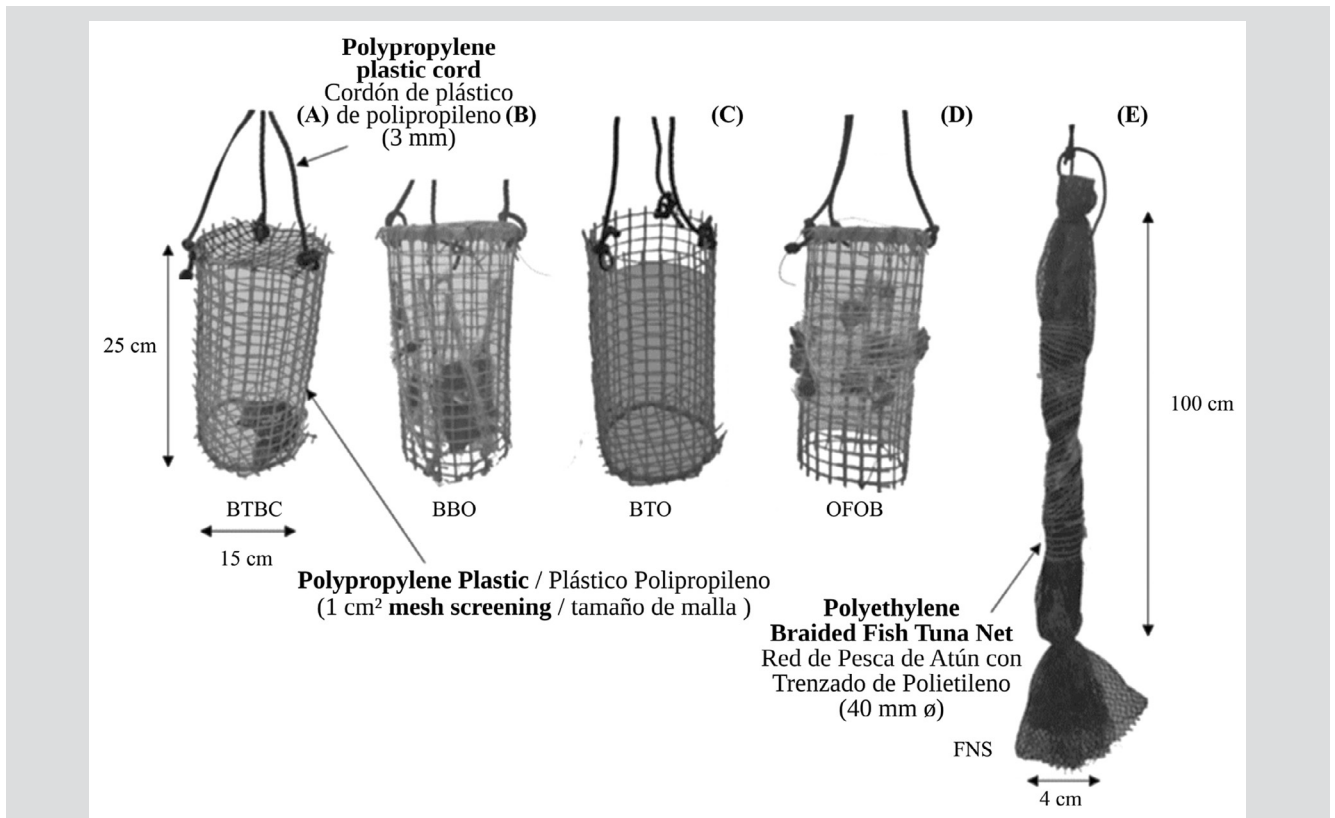


Figura 2. Diferentes tipos de métodos de cultivo suspendido utilizados para el crecimiento de juveniles de la ostra perliera *P. colymbus* con individuos confinados: A) canastas con tapas arriba y abajo; B) canastas sin tapas abajo; canastas sin tapa arriba (BTO); e individuos no confinados: D) ostras fijadas sobre canastas (OFOB); y E) sobre cuerdas de redes de pesca (FNS).

Figure 2. Different types of culture-hanging methods used for grow-out of juveniles of the winged pearl oyster *P. colymbus* with confined individuals: A) Baskets top and bottom closed (BTBC); B) Baskets bottom opened (BBO); C) Baskets top opened (BTO); and unconfined individuals: D) Oysters fixed over baskets (OFOB) and E) Fishing net strings (FNS).

Crecimiento y supervivencia

La altura inicial de la concha de las ostras era de $33,28 \pm 2,2$ mm, tanto para la temporada de surgencia como para la temporada sin surgencia. Las características de crecimiento y supervivencia se evaluaron por 90 días durante cada temporada, de julio a septiembre de 2014 (sin surgencia) y de marzo a mayo de 2015 (surgencia), que fueron establecidas por los regímenes de vientos alisios y la

Growth and survival

The shell height of the oysters was measured at 33.28 ± 2.2 mm at the start of the studies of both the upwelling and non-upwelling seasons. Growth and survival traits were evaluated for 90 days during each season, July-September 2014 (non-upwelling) and March-May 2015 (upwelling), established by the trade wind regimes and Caribbean Current, which allowed for the evaluation of influence of

corriente del Caribe, lo cual permitió evaluar la influencia de la variabilidad ambiental. Durante ambos periodos de cultivo, no se llevaron a cabo controles de depredadores y competidores; estos solo se realizaron al final de ambos periodos.

Para medir el crecimiento de las ostras en cada tratamiento, se tomaron de manera aleatoria tres réplicas con cinco ostras de cada uno de los tratamientos. Después de remover toda la fauna incrustada de la superficie de la concha, se midió su altura con un calibre digital (Mitutoyo, $\pm 0,01$ mm). La masa seca de las incrustaciones, la concha y los tejidos blandos (STDM) de las ostras se obtuvieron mediante deshidratación en un horno a $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ por 72 h y se pesaron en una balanza digital (OHAUS Adventurer, $\pm 0,001$ g).

Se evaluó la supervivencia por medio del conteo de especímenes vivos al final de cada temporada para los distintos métodos de cultivo. La presencia o ausencia de depredadores se tuvo en cuenta para cada caso, en aras de establecer su influencia en el rendimiento de las ostras. El índice de condición adimensional (CI) se calculó como la relación de la masa seca de los tejidos blandos dividida entre la masa seca total de la ostra, por 100 (Narváez *et al.*, 2008).

Factores ambientales

La temperatura del agua se midió continuamente en intervalos de 60 min utilizando un termógrafo electrónico (Minilog, Vemco, Canadá, $0,01\text{ }^{\circ}\text{C}$). Se tomaron muestras de agua semanales (a las profundidades de cultivo) con una botella Niskin (5-L). Se incluyó una submuestra para determinar la concentración de oxígeno con el método Winkler, de acuerdo con las recomendaciones de Strickland y Parsons (1972). El agua restante de la botella Niskin se transfirió a contenedores opacos de plástico para transportarla al laboratorio, después de lo cual se prefiltraron dos réplicas de 1,5-L ($153\text{ }\mu\text{m}$) para remover el material de partículas grandes y el zooplancton y después determinar la clorofila *a* y el material particulado orgánico (POM). Estas muestras se filtraron con filtros pre-quemados GF/F de $0,7\text{-}\mu\text{m}$ ($450\text{ }^{\circ}\text{C}$ por 4 h), se pesaron y se enjuagaron con formiato isotónico de amonio ($0,5\text{ M}$). Se deshidrataron los filtros a $60\text{ }^{\circ}\text{C}/24\text{ h}$ para determinar el POM usando métodos gravimétricos. Luego de incinerar los filtros a $450\text{ }^{\circ}\text{C}/4\text{ h}$ en un horno de mufla, se determinó el seston inorgánico. Se estimó la abundancia de fitoplancton como la clorofila *a* (Chl-*a*) por medio del método espectrofotométrico, siguiendo las recomendaciones de Strickland y Parsons (1972). Al final de cada sesión, se

environmental variability. During both cultivation periods, neither predator nor competitor controls were carried out, only at the end of the periods.

To measure the growth of the oysters in each treatment, five oysters were randomly selected and taken from each of the treatments, to form three new replicates. After removing all the fouling fauna from the shell surface, shell height was measured with a digital caliper (Mitutoyo, ± 0.01 mm). The dry mass of the fouling, shell, and soft tissues dry mass (STDM) of the oysters were obtained by dehydration in an oven at $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ for 72 h and weighing on a digital balance (OHAUS Adventurer, ± 0.001 g).

Survival was evaluated by counting the live specimens at the end of each season, in the different culture methods. The presence or absence of predators was considered in each case, to establish their influence on the oyster performance. The dimensionless condition index (CI) was calculated as the ratio of dry mass of soft tissues divided by the total dry mass of the oyster, by 100 (Narváez *et al.*, 2008).

Environmental factors

Water temperature was continuously measured in intervals of 60 min, using an electronic thermograph (Minilog, Vemco, Canada, $0.01\text{ }^{\circ}\text{C}$). Weekly water samples were taken (at culture depths) with a Niskin bottle (5-L), including a subsample to determine the oxygen concentration with the Winkler method, according to recommendations of Strickland and Parsons (1972). The remaining water from the Niskin bottle was transferred to opaque plastic containers to be transported to the laboratory; after which two 1.5-L replicates were pre-filtered ($153\text{ }\mu\text{m}$) to remove large particulate matter and zooplankton and then used to determine chlorophyll *a* and organic particulate matter (POM). These samples were filtered on pre-combusted GF/F $0.7\text{-}\mu\text{m}$ filters ($450\text{ }^{\circ}\text{C}$ for 4 h), weighed, and rinsed with isotonic ammonium formate (0.5 M). Filters were dehydrated at $60\text{ }^{\circ}\text{C}/24\text{ h}$ to determine the POM by gravimetric methods, then after the incineration of the filters at $450\text{ }^{\circ}\text{C}/4\text{ h}$ in a muffle furnace, the inorganic seston was determined. Phytoplankton abundance was estimated as chlorophyll *a* (Chl-*a*) using the spectrophotometric method following Strickland and Parsons (1972). At the end of each season, the fouling on the oyster shells was carefully extracted and weighed after drying at $80\text{ }^{\circ}\text{C}/72\text{ h}$.

For the determination of the upwelling index, the methodology proposed by Freitas *et al.* (2017) was considered, using the formula described by Bowden (1983)

extrajeron con cuidado las incrustaciones de las conchas y se pesaron después de secarlas a 80 °C/72 h.

Para determinar el índice de surgencia, se consideró la metodología propuesta por Freitas *et al.* (2017), utilizando la fórmula descrita por Bowden (1983) y modificada por Lavin *et al.* (1991). Para determinar la velocidad del viento y la altura de las olas (H) durante las temporadas evaluadas, se utilizó la base de datos de la plataforma virtual Windguru (<https://www.windguru.cz/67638>).

Análisis estadístico

La homogeneidad de la varianza de los datos se confirmó con el test de Levene. A continuación se realizó un análisis de varianza de un solo factor (ANOVA I) para buscar diferencias significativas en los incrementos del tamaño y la masa de la concha, la masa de tejidos blandos, las incrustaciones biológicas, la supervivencia y el índice de condición de las ostras, de los cinco tratamientos de cultivo para en cada temporada de cultivo (surgencia o sin surgencia) y las variables ambientales que se observaron en ambas temporadas. Las variables biométricas que mostraron diferencias significativas ($p < 0,05$) se evaluaron mediante un análisis de Tukey *a posteriori*. Los datos de tamaño y biomasa se transformaron previamente a Log_{10} (Zar, 1996). Además, se ejecutó un análisis de varianza de dos factores (ANOVA II) para detectar si la temporada, los métodos de cultivo y la interacción de estas dos fuentes de variación influenciaban los resultados que se obtuvieron. Cuando se observaron diferencias significativas en algunas interacciones, se realizó un análisis ortogonal de contraste siguiendo las recomendaciones de Yossa y Verdegem (2015). En este caso, se evaluaron las diferencias significativas entre medias usando el test de Duncan y el software SPSS 23.0 (IBM SPSS Statistics). Todos los análisis restantes se llevaron a cabo con el paquete estadístico SYSTAT 12.02.A.

El método de gestión gráfica, o Análisis de Componentes Principales (PCA), se utilizó para identificar la modulación de la variabilidad ambiental y su influencia en la masa de tejidos blandos, el CI y la mortalidad entre las dos temporadas de estudio y los métodos de cultivo (Chatfield y Collins, 1980). En este caso se utilizó el paquete estadístico CANOCO (v. 4) (Ter y Smilauer, 1998).

and modified by Lavin *et al.* (1991). For the determination of wind velocity and wave height (H) during the evaluated seasons, the daily database of the Windguru virtual platform (<https://www.windguru.cz/67638>) was used.

Statistical analysis

The homogeneity of the variance data was confirmed with the Levene test. Then, a one-way analysis of variance (ANOVA I) was used to check for significant differences in the increments in shell size, shell mass, soft tissue mass, Fouling, survival and oyster condition index between the five culture treatments, in each culture season (upwelling or non-upwelling), and the differences between the environmental variables seen in both seasons. The variables that showed significant differences ($p < 0.05$) were evaluated by a *posteriori* analysis of Tukey. The size and biomass data were previously transformed to Log_{10} (Zar, 1996). Additionally, a two-way analysis of variance (ANOVA II) was run to detect if the season, culture methods and the interaction of both of these variation sources influenced the results obtained. When significant differences were observed in some interactions, an orthogonal contrast analysis was developed following recommendations by Yossa and Verdegem (2015). In this case, significant differences among means were evaluated by the Duncan's test using SPSS 23.0 software (IBM SPSS Statistics). All the remaining analyses were carried out with the statistical package SYSTAT 12.02.A.

The method of graphic management or Principal Components Analysis was used to identify the environmental variability modulation and its influence on the increase in soft tissues mass, CI, and mortality in both study seasons and culture methods (Chatfield and Collins, 1980). In this case, the CANOCO statistical package (v. 4) was used (Ter and Smilauer, 1998).

RESULTADOS

Variables biométricas entre métodos de cultivo y las temporadas de surgencia y sin surgencia

Crecimiento de la concha

En general, los aumentos en la altura de la concha durante la temporada sin surgencia fueron significativamente más altos (ANOVA I, $p < 0,05$) en las ostras cultivadas en canastas BTBC ($13,76 \pm 0,35$ mm), BTO ($12,95 \pm 0,29$ mm) y FNS ($11,50 \pm 0,67$ mm), en comparación con aquellas cultivadas en canastas OFOB ($10,71 \pm 1,00$ mm) y BBO ($10,20 \pm 0,18$ mm), donde el crecimiento fue más bajo (Figura 3). Durante la temporada de surgencia, las ostras con incrementos más altos en la altura de la concha (ANOVA I, $p < 0,05$) fueron aquellas que se cultivaron en FNS ($30,98 \pm 0,69$ mm) y OFOB ($30,24 \pm 1,09$ mm), lo cual contrasta con aquellas cultivadas en canastas BTBC ($28,49 \pm 0,24$ mm), BTO ($28,42 \pm 0,24$ mm) y BBO ($27,63 \pm 0,19$ mm), donde el crecimiento fue más bajo (Figura 3).

RESULTS

Biometric variables seen between culture methods, upwelling and non-upwelling seasons

Shell growth

In general, the increments in shell height during the non-upwelling season were significantly higher (ANOVA I, $p < 0.05$) in oysters cultured in baskets BTBC (13.76 ± 0.35 mm), BTO (12.95 ± 0.29 mm) and FNS (11.50 ± 0.67 mm), compared to those cultivated in baskets OFOB (10.71 ± 1.00 mm) and BBO (10.20 ± 0.18 mm), where the growth was lower (Figure 3). During the upwelling season, the oysters with significantly higher increments in shell height (ANOVA I, $p < 0.05$), were those cultivated in FNS (30.98 ± 0.69 mm) and OFOB (30.24 ± 1.09 mm), in contrast to those cultivated in baskets BTBC (28.49 ± 0.24 mm), BTO (28.42 ± 0.24 mm), and BBO (27.63 ± 0.19 mm) where the growth was lower (Figure 3).

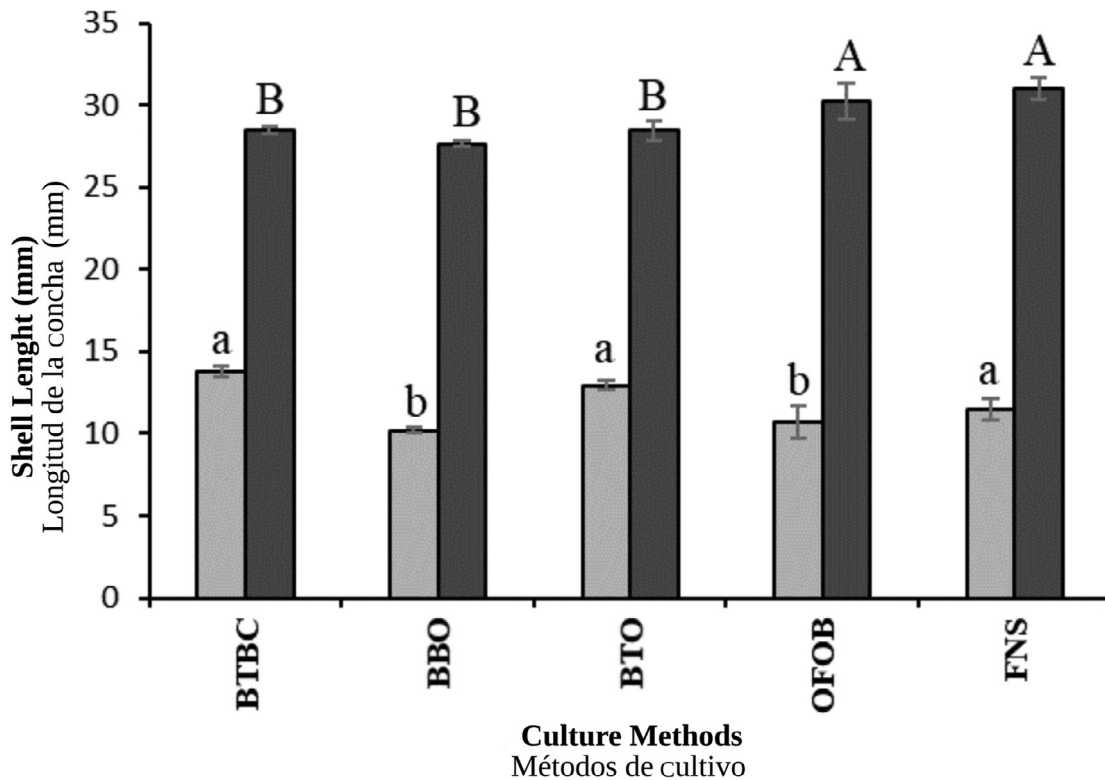


Figura 3. Incrementos que se observaron en la altura de la concha de la ostra perliera *P. colymbus* para cada método de cultivo y temporada hidrológica (barras claras: sin surgencia; barras oscuras: con surgencia). Las letras idénticas en superíndice indican la falta de diferencias significativas a $p < 0,05$. Las líneas verticales indican la desviación estándar.

Figure 3. Shell height increments seen in the winged pearl oyster *P. colymbus* for each culture method and hydrographic season (light bars: non-upwelling; dark bars: upwelling). Identical superscript letters denote lack of significant differences at $p < 0.05$. The vertical lines indicate the standard deviation.

Masa seca de tejidos blandos (STDM)

Durante la temporada sin surgencia, el incremento de la masa seca de tejidos blandos fue significativamente mayor (ANOVA I, $p < 0,05$) en las ostras cultivadas en canastas BTBC ($0,63 \pm 0,04$ g), FNS ($0,61 \pm 0,01$ g) y OFOB ($0,58 \pm 0,01$ g), en comparación con aquellas cultivadas en BTO ($0,52 \pm 0,03$ g) y BBO ($0,50 \pm 0,04$ g), donde el crecimiento fue menor (Figura 4A). Durante la temporada de surgencia, las ostras que mostraron incrementos significativamente más altos en la masa seca de tejidos blandos (ANOVA I, $p < 0,05$) fueron las cultivadas en FNS ($5,28 \pm 0,03$ g) y OFOB ($5,19 \pm 0,11$ g); las ostras con el menor crecimiento fueron las cultivadas en BTBC ($4,77 \pm 0,22$ g), BBO ($4,67 \pm 0,29$ g) y BTO ($4,66 \pm 0,30$ g) (Figura 4A).

Masa seca de la concha

Durante la temporada sin surgencia, el incremento de la masa seca de la concha fue significativamente más alto (ANOVA I, $p < 0,05$) en ostras cultivadas en canastas BTBC ($4,45 \pm 0,19$ g), OFOB ($4,44 \pm 0,31$ g), FNS ($4,19 \pm 0,35$ g) y BTO ($3,94 \pm 0,45$ g), en comparación con aquellas cultivadas en BBO ($3,66 \pm 0,41$ g), donde el crecimiento fue menor (Figura 4B). Al final de la temporada de surgencia, las ostras que mostraron incrementos significativamente más altos en la masa seca de la concha (ANOVA I, $p < 0,05$) fueron las cultivadas en FNS ($10,20 \pm 0,11$ g), OFOB ($9,91 \pm 0,16$ g) BTBC ($9,47 \pm 0,59$ g); y las ostras con el crecimiento más bajo fueron las cultivadas en BTO ($8,93 \pm 0,70$ g) y BBO ($8,73 \pm 0,25$ g) (Figura. 4B).

Índice de condición (CI)

En la temporada sin surgencia, el CI no mostró diferencias significativas (ANOVA I, $p > 0,05$) entre los métodos FNS ($14,53 \pm 0,31$), BTBC ($14,25 \pm 0,37$), BBO ($13,93 \pm 0,72$), BTO ($13,62 \pm 0,48$) y OFOB ($13,57 \pm 0,29$) (Figura 4C). Durante la temporada de surgencia, las ostras que mostraron incrementos significativamente mayores en el CI (ANOVA I, $p < 0,05$) fueron aquellas cultivadas en OFOB ($37,63 \pm 0,59$) y FNS ($37,48 \pm 0,09$), mientras que las ostras con el menor crecimiento fueron las cultivadas en BTO ($36,23 \pm 0,47$), BTBC ($35,58 \pm 0,22$) y BBO ($35,33 \pm 0,35$) (Figura. 4C).

Soft tissue dry mass (STDM),

During the non-upwelling season, the increment of soft tissues dry mass was significantly greater (ANOVA I, $p < 0.05$), in oysters cultured in baskets BTBC (0.63 ± 0.04 g), FNS (0.61 ± 0.01 g) and OFOB (0.58 ± 0.01 g), compared to those cultivated in BTO (0.52 ± 0.03 g) and BBO (0.50 ± 0.04 g) where the growth was lower (Figure 4A). During the upwelling season, the oysters showing significantly higher increments in soft tissues dry mass (ANOVA I, $p < 0.05$) were those cultivated in FNS (5.28 ± 0.03 g) and OFOB (5.19 ± 0.11 g); the oysters with the lowest growth were cultivated in BTBC (4.77 ± 0.22 g), BBO (4.67 ± 0.29 g) and BTO (4.66 ± 0.30 g) (Figure 4A).

Shell dry mass

During the non-upwelling season, the increment of shell dry mass was significantly greater (ANOVA I, $p < 0.05$), in oysters cultured in baskets BTBC (4.45 ± 0.19 g), OFOB (4.44 ± 0.31 g), FNS (4.19 ± 0.35 g) and BTO (3.94 ± 0.45 g), compared to those cultivated in BBO (3.66 ± 0.41 g) where the growth was lower (Figure 4B). At the end of the upwelling season, the oysters showing significantly higher increments in shell dry mass (ANOVA I, $p < 0.05$) were those cultivated in FNS (10.20 ± 0.11 g), OFOB (9.91 ± 0.16 g) and BTBC (9.47 ± 0.59 g); and the oysters with the lowest growth were cultivated in BTO (8.93 ± 0.70 g) and BBO (8.73 ± 0.25 g) (Figure 4B).

Condition index (CI)

In the non-upwelling season, the CI did not show significant differences (ANOVA I, $p > 0.05$), between any of the methods, FNS (14.53 ± 0.31), BTBC (14.25 ± 0.37), BBO (13.93 ± 0.72), BTO (13.62 ± 0.48) and OFOB (13.57 ± 0.29) (Figs. 4C). During the upwelling season, the oysters showing significantly higher increments in CI (ANOVA I, $p < 0.05$) were those cultivated in OFOB (37.63 ± 0.59) and FNS (37.48 ± 0.09); while the oysters with lower growth were cultivated in BTO (36.23 ± 0.47) BTBC (35.58 ± 0.22) and BBO (35.33 ± 0.35) (Figure 4C).

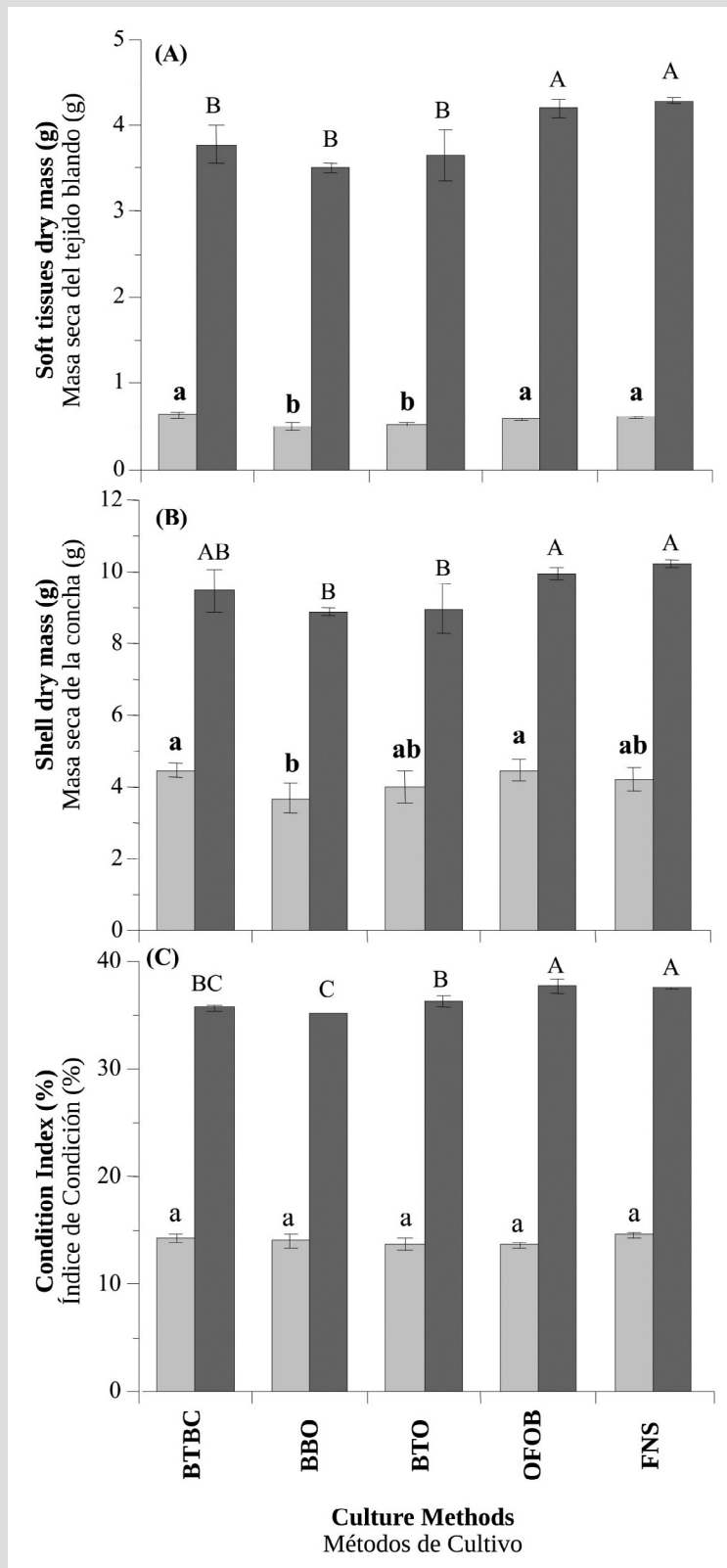


Figura 4. A) Masa seca de los tejidos blandos, B) concha e C) índice de condición de los juveniles de la ostra perlífera *P. colymbus*, en cada método de cultivo y durante las dos temporadas (barras claras: sin surgencia; barras oscuras: surgencia). Las letras idénticas en superíndice denotan la falta de diferencias significativas a $p < 0.05$. Las líneas verticales indican la desviación estándar.

Figure 4. A) Dry mass of the soft tissues; B) shell and C) condition index of the juvenile pearl oyster *P. colymbus*, in each culture method and during the two seasons (light bars: no upwelling; dark bars: upwelling). Identical letters in superscript denote the lack of significant differences at $p < 0.05$. The vertical lines indicate the standard deviation.

Supervivencia y masa de incrustaciones

Supervivencia

No se observaron diferencias significativas entre los métodos de cultivo (ANOVA I, $p > 0,05$), independientemente de la variabilidad en cada tratamiento, en especial durante la temporada sin surgencia (Figura 5A). Las canastas BTBC mostraron la supervivencia más alta ($52,78 \pm 9,62 \%$) durante la época sin surgencia, mientras que las canastas BTO ($88,90 \pm 10,18 \%$) hicieron lo mismo durante la temporada de surgencia.

Survival and fouling mass

Survival

No significant differences in survival rates were seen between culture methods (ANOVA I, $p > 0.05$), regardless of the variability in each treatment, especially during the non-upwelling season (Figure 5A). The baskets BTBC ($52.78 \pm 9.62 \%$) showed the highest survival during non-upwelling, while baskets BTO ($88.90 \pm 10.18 \%$) did it during the upwelling season.

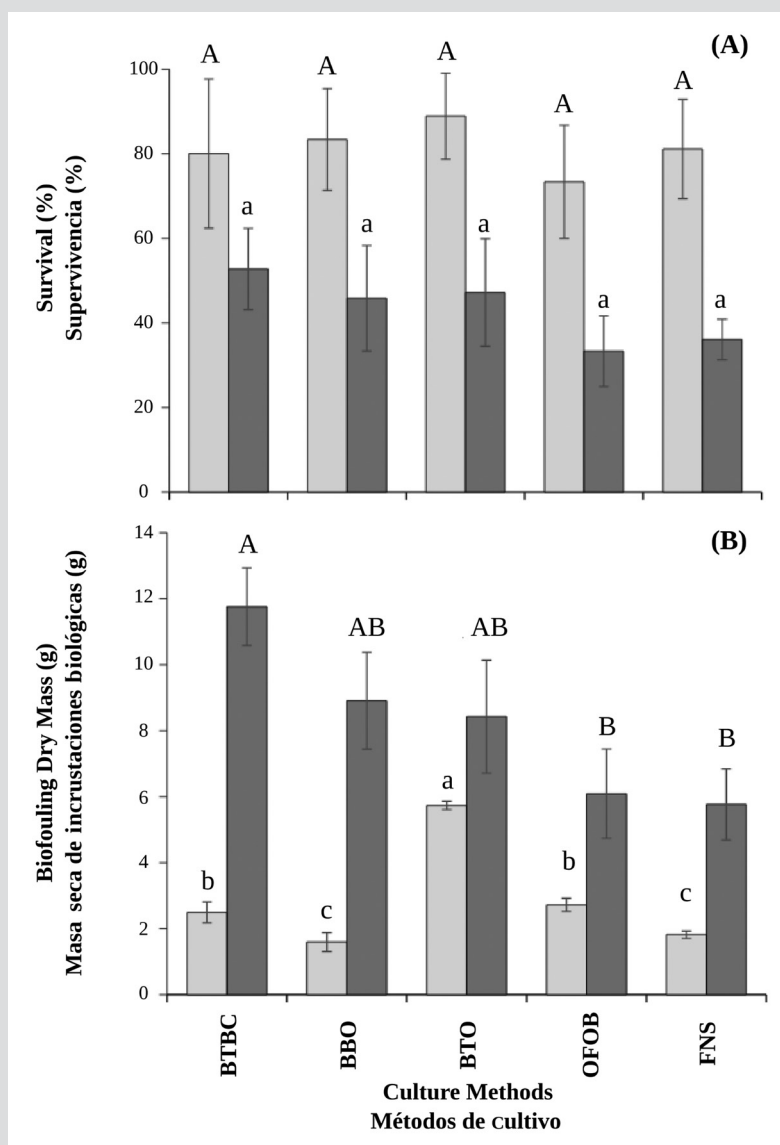


Figure 5. A) Supervivencia y B) masa seca de las incrustaciones biológicas fijadas sobre la superficie de la concha de la ostra alada *P. colymbus* en cada método de cultivo y durante las dos temporadas (barras claras: sin surgencia; barras oscuras: surgencia). Las letras idénticas en el superíndice denotan la falta de diferencias significativas a $p < 0,05$. Las líneas verticales indican la desviación estándar.

Figure 5. A) Survival and B) fouling dry mass fixed on the shell surface of the winged pearl oyster *P. colymbus*, in each culture method and during the two seasons (light bars: no upwelling; dark bars: upwelling). Identical superscript letters denote lack of significant differences at $p < 0.05$. The vertical lines indicate the standard deviation.

Incrustaciones biológicas

Durante la temporada sin surgencia se observaron diferencias significativas en la biomasa de las incrustaciones biológicas entre los métodos de cultivo (ANOVA I, $p < 0,05$), con las más altas masas de incrustaciones observadas en el tratamiento BTO ($5,73 \pm 0,125$ g) (Figura 5B). Durante la temporada de surgencia se observó una biomasa seca de incrustaciones significativamente más alta (ANOVA I, $p < 0,05$) en las ostras cultivadas con los tratamientos BTBC ($11,76 \pm 1,18$ g), BBO ($8,91 \pm 1,47$ g) y BTO ($8,43 \pm 1,71$ g).

Crecimiento, incrustaciones biológicas, índice de condición y supervivencia entre temporadas

Todas las variables biométricas (altura de la concha, supervivencia, masa seca de tejidos blandos, masa seca de la concha, incrustaciones e índice de condición) mostraron diferencias significativas entre temporadas y métodos de cultivo, así como en la interacción entre estos dos factores (ANOVA II, $p < 0,05$, Tablas 1, 2), a excepción de la supervivencia, que no mostró diferencias significativas ($p > 0,05$) entre métodos de cultivo ni en la interacción entre temporadas y métodos de cultivo. Estos resultados se deben a que todas las variables biométricas estudiadas mostraron tasas mayores en la temporada de surgencia que en la temporada sin surgencia, así como en la interacción entre ambas fuentes de variación (temporada y método de cultivo), que mostraron una sinergia evidente.

Tabla 1. Resultados del ANOVA de dos factores que evalúa el efecto de los factores temporada (surgencia y sin surgencia) y los métodos de cultivo sobre los parámetros de crecimiento y supervivencia en la ostra perlífera alada *P. colymbus*.

Variable	Fuentes de variación	d.f.	Suma de cuadrados	Tasa F
Altura de la concha	A: Temporadas	1	1.166	3805.441***
	B: Métodos de cultivo	4	0.019	15.410***
	Interacción: A*B	4	0.022	18.320***
	Error	20	0.006	
Supervivencia	A: Temporadas	1	4971.939	50.041***
	B: Métodos de cultivo	4	519.609	1.307 NS
	Interacción: A*B	4	81.35	0.205 NS
	Error	20	1987.165	

NS: no es significativo/ not significant; * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$

Fouling

During the non-upwelling season, significant differences in fouling biomass were seen between culture methods (ANOVA I, $p < 0.05$) with the higher fouling mass concentrations seen in the BTO treatment (5.73 ± 0.125 g) (Figure 5B). During the upwelling season, significantly higher dry fouling biomass (ANOVA I, $p < 0.05$) was observed in the oysters cultivated in the BTBC (11.76 ± 1.18 g), BBO (8.91 ± 1.47 g) and BTO (8.43 ± 1.71 g) treatments.

Growth, fouling, condition index and survival inter seasons

All biometric variables (shell height, survival, soft tissues dry mass, shell dry mass, fouling and condition index) showed significant differences between seasons and culture methods, as well as the interaction between both of these factors (ANOVA II, $p < 0.05$, Table 1, 2), except for survival, which didn't show significant differences ($p > 0.05$) between culture methods and season and culture methods interaction. These results are due to the fact that all the biometric variables studied showed higher rates in the upwelling season than in the non-upwelling season, as well as in the interaction between both sources of variation (season and culture methods) which showed evident synergy.

Table 1. Results of the two-way ANOVA evaluating the effect of the season (upwelling and non-upwelling) and culture methods as factors on the parameters of growth and survival in the winged pearl oyster *P. colymbus*.

Tabla 2. Resultados del ANOVA de dos factores que evalúan el efecto de la temporada (surgencia y sin surgencia) y el método de cultivo como factores sobre los parámetros de crecimiento, incrustaciones biológicas y el índice de condición en la ostra perlífera *P. colymbus*.

Variable	Fuentes de variación	d.f.	Suma de cuadrados	Tasa F
Masa de tejidos blandos	A: Temporadas	1	1.839	8173.760*** 9.790*** 2.904*
	B: Métodos de cultivo	4	0.009	
	Interacción: A*B	4	0.003	
	Error	20	0.005	
Masa seca de la concha	A: Temporadas	1	0.971	1012.184*** 5.928** 0.859 NS
	B: Métodos de cultivo	4	0.023	
	Interacción: A*B	4	0.003	
	Error	20	0.019	
Incrustaciones biológicas	A: Temporadas	1	1.761	399.681*** 24.044*** 19.583***
	B: Métodos de cultivo	4	0.424	
	Interacción: A*B	4	0.345	
	Error	20	0.008	
Índice de condición	A: Temporadas	1	9715.069	363592.434*** 22.481*** 22.513***
	B: Métodos de cultivo	4	2.403	
	Interacción: A*B	4	2.406	
	Error	20	0.534	

NS: no es significativo/ not significant; * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$

Table 2. Results of the two-way ANOVA evaluating the effect of the season (upwelling and non-upwelling) and culture method as factors on growth parameters, fouling and condition index, in the winged pearl oyster *P. colymbus*.

Variables ambientales

Todas las variables ambientales, excepto la temperatura observada durante la temporada de surgencia (Figura 6E), mostraron fluctuaciones notables durante las dos temporadas de cultivo (Fig. 6A, B, C, D). A excepción de los datos de la Chl-*a*, el resto de los parámetros fisicoquímicos y biológicos mostraron diferencias significativas entre temporadas (ANOVA I, $p < 0,05$).

Índice de surgencia: este índice, representado por el registro gráfico del transporte de Ekman ($\text{Km}^3 \text{s}^{-1} \cdot 1000$), mostró un valor mayor ($2,4 \pm 0,24$) durante la temporada de surgencia (marzo, abril y mayo de 2015) (Figura 6A) y disminuyó ($0,3 \pm 0,31$) durante la temporada sin surgencia (julio, agosto y septiembre de 2014), lo cual indica una fuerte estratificación de la columna de agua. **Oxígeno disuelto:** las concentraciones más altas, que iban desde $6,1 \text{ mg L}^{-1}$ hasta $9,6 \text{ mg L}^{-1}$, ocurrieron durante la temporada sin surgencia, mientras que los valores mínimos ($3,5 \text{ mg L}^{-1}$) ocurrieron durante la temporada de surgencia (Figura 6B). **Clorofila a:** los valores de Chl-*a* más altos se observaron durante la temporada de surgencia (Figura 6C), específicamente en marzo y mayo ($52 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$ y $5,1 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$, respectivamente). Las concentraciones más bajas de Chl-*a* se registraron durante la temporada sin surgencia en agosto ($0,3 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$). **Seston:** el material orgánico particulado (POM) mostró variabilidad en ambas temporadas, con promedios de $2,8 \pm 1,35 \text{ mg L}^{-1}$ para la surgencia y $3,8 \pm 1,01 \text{ mg L}^{-1}$ para la temporada sin

Environmental variables

All physicochemical variables, except for temperature during the upwelling season (Figure 6E), showed marked fluctuations during the two culture seasons (Figure 6A, B, C, D). Except for the Chl-*a* data, the remaining physicochemical and biological parameters showed significant differences between each season (ANOVA I, $p < 0.05$).

Upwelling index: this index represented by the graphic record of the Ekman transport ($\text{Km}^3 \text{s}^{-1} \cdot 1000$) showed a higher value (2.4 ± 0.24) during the upwelling season (March, April and May 2015) (Figure 6A) and dropped (0.3 ± 0.31) during the non-upwelling season (July, August and September 2014), indicating strong water stratification. **Dissolved oxygen:** higher concentrations ranging from 6.1 mg L^{-1} to 9.6 mg L^{-1} occurred during the non-upwelling season, while minimum (3.5 mg L^{-1}) values occurred during the upwelling season (Figure 6B). **Chlorophyll a:** the highest Chl-*a* values were seen during the upwelling season (Figure 6C), specifically in March and May ($5.2 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$ and $5.1 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$, respectively). The lowest Chl-*a* concentrations were recorded during the non-upwelling season in August ($0.3 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$). **Seston:** particulate organic matter (POM) showed variability in both seasons, with averages of $2.8 \pm 1.35 \text{ mg L}^{-1}$ for the non-upwelling season, and $3.8 \pm 1.01 \text{ mg L}^{-1}$ for the upwelling season (Figure 6D). **Temperature:** this trait showed maximum values during the non-upwelling season

surgencia (Figura 6D). **Temperatura:** esta variable mostró los valores máximos en septiembre, durante la temporada sin surgencia (29,2 °C), y los mínimos en marzo, durante la temporada de surgencia (24,2 °C) (Figura 6E).

in September (29.2 °C) and minimum values during the upwelling season in March (24.2 °C) (Figure 6E).

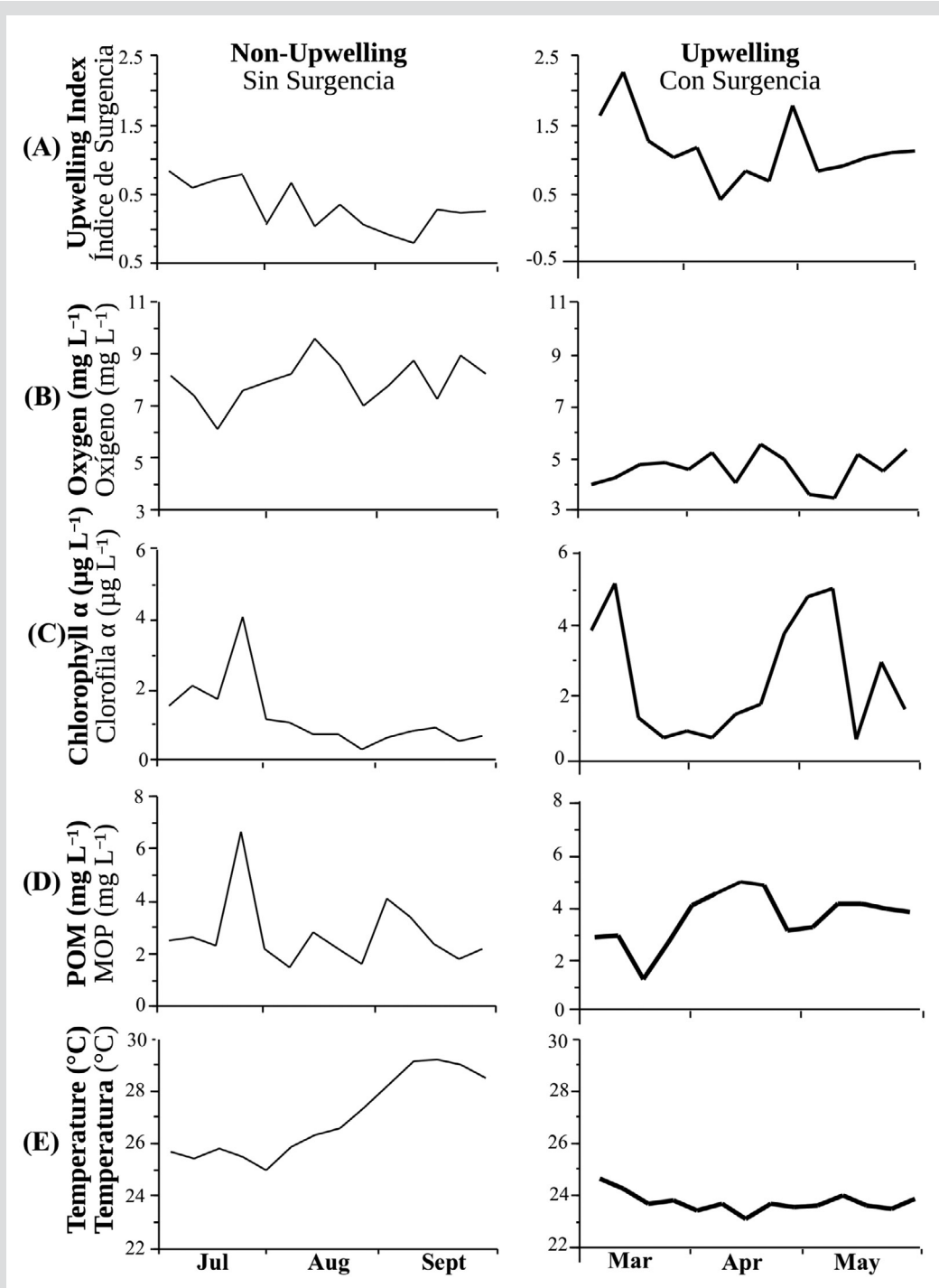


Figura 6. Variación semanal de factores fisicoquímicos en el sitio Turpialito y durante las dos estaciones hidrográficas. A) índice de surgencia; B) oxígeno disuelto; C) clorofila *a*; D) materia orgánica particulada (POM); y E) temperatura. Líneas gruesas: temporada de surgencia (marzo a mayo); líneas delgadas: temporada sin surgencia (julio a septiembre).

Figure 6. Weekly variation of physicochemical factors during the two hydrographic seasons in Turpialito site. A) upwelling index; B) dissolved oxygen; C) chlorophyll *a*; D) particle organic matter (POM) and E) temperature. Wide lines: Upwelling season (March through May); thin lines: Non-upwelling season (July through September).

Relación entre las variables ambientales, el crecimiento de las ostras, las incrustaciones biológicas, el CI y la mortalidad

El Análisis de Componentes Principales (PCA) mostró que los dos primeros componentes de la representación ortogonal (Figura 6) explicaban 89,7 % de la variación, lo que indica que la representación gráfica es confiable. Las variables que presentaron una correlación positiva mayor con el primer componente fueron la altura de la concha, la biomasa seca de tejidos blandos (STDM), el índice de condición (CI) y el índice de surgencia (UI), mientras que la supervivencia y la temperatura se correlacionaron en forma negativa con estas variables (Figura 7). La ecuación que explica la varianza observada es la siguiente:

$$0,373101*altura\ de\ la\ concha + 0,377168*STDM + 0,377216*CI + 0,302155*Incrustaciones - 0,352164*Supervivencia + 0,207782*Chl-a - 0,352679*Temperatura + 0,285581*POM + 0,334394*UI$$

Relationship between environmental variables, oyster growth, fouling, CI and mortality

The Analysis of Principal Components showed that the first two components of the orthogonal representation (Figure 6) explained 89.7 % of the variation, indicating that the graphic representation is reliable. The variables that presented a greater positive correlation with the first component were, shell height, soft tissues dry biomass (STDM), condition index (CI), and upwelling index (UI), while survival and temperature were negatively correlated with these variables (Figure 7). The equation explaining the observed variance is as follows:

$$0.373101*shell\ height + 0.377168*STDM + 0.377216*CI + 0.302155*Fouling - 0.352164*Survival + 0.207782*Chl-a - 0.352679*Temperature + 0.285581*POM + 0.334394*UI$$

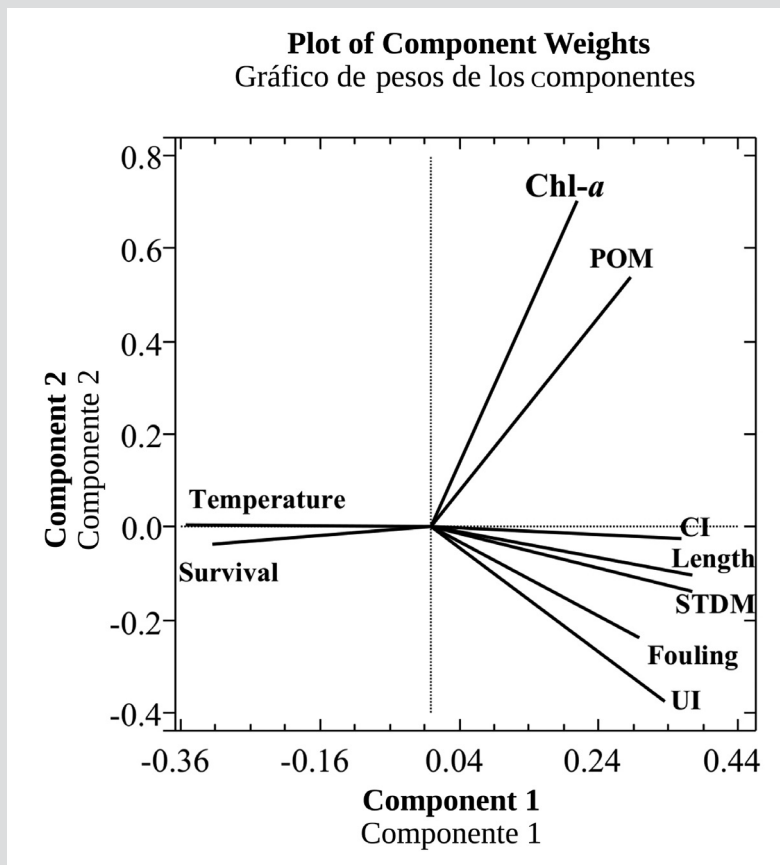


Figura 7. Gráfico bidimensional del Análisis de Componentes Principales de las variables; masa seca de tejidos blandos (STDM), altura de la concha, índice de condición (CI), supervivencia, clorofila a (Chl-a), materia orgánica particulada (POM), temperatura, índice de surgencia (UI) e incrustaciones, temporadas de surgencia y sin surgencia.

Figure 7. Two-dimensional chart of the Principal Component Analysis of the variables; soft tissues dry mass (STDM), shell height, condition index (CI), survival, chlorophyll a (Chl-a), Particle organic matter (POM), temperature, Upwelling index (UI) and fouling, upwelling and non-upwelling seasons.

DISCUSIÓN

Varios estudios muestran que el método de cultivo tiene un efecto importante en el crecimiento y supervivencia de diferentes especies de ostra perlífera de los géneros *Pinctada* (Southgate y Beer, 2000; Urban, 2000; Lodeiros *et al.*, 2002) y *Pteria* (Saucedo y Monteforte, 1997; Fu *et al.*, 2007; Millione y Southgate, 2011). Estos hallazgos son consistentes con nuestros resultados, los cuales muestran que el método de cultivo tuvo un efecto significativo en el crecimiento de la concha, la masa de tejidos blandos y el índice de condición de ostras juveniles. Así, nuestros resultados indican que la selección del método de cultivo es un parámetro importante para optimizar el crecimiento y supervivencia de *P. colymbus* en cultivos suspendidos.

El rendimiento (crecimiento/supervivencia) de las ostras cultivadas en el exterior de las canastas (OFOB) es similar al registrado por Mengual *et al.* (2011), en la bahía de Mochima (en el nororiente de Venezuela) y con la misma especie. Los autores atribuyeron el uso exitoso del método de cultivo tubular (sin confinamiento) a una tasa más baja de depredación por parte de caracoles y cangrejos. Sin embargo, la desventaja de este método tubular es la pérdida de ostras por el desprendimiento del biso, probablemente debido a las fuertes olas causadas por los vientos alisios presentes durante la temporada de surgencia. El efecto de la acción de las olas en el crecimiento y supervivencia del cultivo de vieiras *Euvola ziczac* y *Nodipecten nodosus* fue demostrado por Freitas *et al.* (1999). Se observó un caso similar en las cuerdas de red de pesca (FNS), donde no se registró la presencia de depredadores (caracoles y cangrejos). Aun así, la supervivencia fue de < 60 %, no pudiendo atribuir claramente la mortalidad a la depredación o al desprendimiento de individuos.

Se recomienda realizar más estudios enfocados en mejorar las técnicas de cultivo por medio del aprovechamiento de la capacidad de asentamiento de las ostras con la fuerza de su biso. En comparación con cualquier otro método, FNS fue el único que no favoreció la agregación de ostras, probablemente a causa de una menor competencia intraespecífica, lo cual podría estar relacionado con los valores más altos de crecimiento que allí se observaron. De manera concordante, la ostra perlífera de labio negro *Pinctada margaritifera* también mostró mayores tasas de crecimiento en redes de bolsillo, donde cada individuo está confinado en un único compartimiento (Friedman y Southgate, 1999a, 1999b; Southgate y Beer, 2000).

Los resultados de este trabajo muestran una variación marcada en el crecimiento y la supervivencia de juveniles de

DISCUSSION

Several studies show that the cultivation method exerts an important effect on the growth and survival of different species of pearl oysters of the genus *Pinctada* (Southgate and Beer, 2000; Urban, 2000; Lodeiros *et al.*, 2002) and *Pteria* (Saucedo and Monteforte, 1997; Fu *et al.*, 2007; Millione and Southgate, 2011). These findings are consistent with our results, which show culture method had a significant effect on the growth of the shell, soft tissues mass and condition index of juvenile oysters. Thus, our results indicate that the selection of culture methods is an important parameter for optimizing the growth and survival of *P. colymbus* under suspended culture.

The performance (growth/survival) of the oysters grown in the outer section of the baskets (OFOB) is similar to that reported by Mengual *et al.* (2011) in Mochima bay (northeast Venezuela) with the same species. The authors attributed the success in the use of a tubular culture method (unconfined) to a lower predation rate by snails and crabs. However, the disadvantage of this tubular method is the loss of oysters by detachment of the byssus, probably due to the strong waves caused by the Trade winds present during the upwelling season. The effect of the wave action in the growth and survival in the culture of scallops *Euvola ziczac* and *Nodipecten nodosus* was demonstrated by Freitas *et al.* (1999). A similar case was observed in the fishing mesh strings (FNS), where the presence of predators (snails, crabs) was not reported. Still, survival was < 60 %, and in this case, mortality could not be clearly attributed to the predation or detachment of individuals.

Future studies aimed to improve culture techniques through harnessing the settlement capacity of the oysters with the strength of their byssus are recommended. Compared to any other method, FMS was the only one not favoring the aggregation of oysters, likely because of a lower intraspecific competition, which in turn could be related to the higher growth values observed here. Consistently, the black-lip pearl oyster *Pinctada margaritifera* also showed higher growth rates in pocket nets where individuals are confined within a single compartment (Friedman and Southgate, 1999a, 1999b; Southgate and Beer, 2000).

Our results show a marked variation in the growth and survival of *P. colymbus* juveniles, which were influenced by environmental factors recorded in the Turpialito area during the two seasons. These results contrast with those reported by Lodeiros *et al.* (1999b), showing that

P. colymbus, a consecuencia de los factores ambientales que se registraron en el área de Turpialito durante las dos temporadas. Estos resultados contrastan con lo registrado por Lodeiros *et al.* (1999b), indicando que *P. colymbus* solo se vio poco afectada por cambios marcados en las condiciones ambientales de la misma localidad. Freitas *et al.* (2017) discutieron que el estudio de Lodeiros *et al.* (1999b) cubrió sobretodo la temporada de surgencia y alta productividad (enero a julio) y mostraron que *P. colymbus* alcanzó su altura máxima de la concha (60 mm) y la masa del tejido somático durante la temporada de surgencia, pero no compararon las tasas de crecimiento alcanzadas en ambas temporadas o periodo de cultivo. Estos resultados contrastan con los del presente estudio, donde se establecieron diferencias claras en el crecimiento de *P. colymbus* al comparar ambas temporadas (surgencia y sin surgencia), lo cual indica que la variabilidad ambiental ejerce una influencia importante en el patrón de crecimiento de la ostra perlífera alada *P. colymbus* durante las dos temporadas.

Durante los meses de mayor surgencia costera, el crecimiento de la altura de la concha y la masa seca de tejidos blandos escaló en 246 y 862 % respectivamente, en comparación con lo que se registró durante los meses de recesión de dicha surgencia. Estos aumentos están estrechamente relacionados con la alta disponibilidad de biomasa de fitoplancton, lo cual responde a una mayor magnitud de los vientos alisios que causan la surgencia costera, la mezcla de la columna de agua y la disminución de la temperatura, con su correspondiente aumento en las concentraciones de nutrientes (amonio, nitrito, fosfato y silicato) y en la producción general de fitoplancton (Calvo-Trujillo *et al.*, 2015). En este estudio, la contribución general de los factores ambientales que explican un gran porcentaje de la variabilidad en el crecimiento de los compartimientos corpóreos durante las dos temporadas fue alta (> 85 %) y mantuvo una relación negativa con la temperatura del agua y una positiva con la Chl-*a* y la materia orgánica particulada.

En este estudio, la fracción orgánica del seston (POM) y la Chl-*a* (que fueron > 1 $\mu\text{g L}^{-1}$) modularon la mayoría de los parámetros de crecimiento de las ostras en ambas temporadas, considerando que, para Saxby (2002), dicha concentración de Chl-*a* no es una limitante para el crecimiento del organismo. Lodeiros y Himmelman (2000) subrayaron el efecto que tiene la energía contenida en el fitoplancton sobre el crecimiento de la vieira *Euvola ziczac* en condiciones de cultivo suspendido en el golfo de Cariaco en Venezuela. Los autores analizaron las variabilidades temporales y espaciales en las comunidades de productores primarios (dominadas por nanoflagelados) durante la temporada sin surgencia (de octubre a diciembre)

P. colymbus was only lightly affected by marked changes in environmental conditions in the same locality. Freitas *et al.* (2017) discussed how the study of Lodeiros *et al.* (1999b) which started in December 1993, and covered the complete upwelling and high productivity seasons (January to July), showed *P. colymbus* displaying rapid increases in shell and somatic tissue growth, reaching maximum shell heights of 60 mm during the non-upwelling season (August-October), which contrasts with our results, where clear differences were established in the growth of *P. colymbus* obtained in both seasons (upwelling and non-upwelling), indicating that environmental variability exerts an important influence on the growth pattern of the winged pearl oyster *P. colymbus* during both seasons.

During the months of major coastal upwelling, the growths in shell height and soft tissues dry mass surged to 246 % and 862 %, respectively, compared to what was registered during the months of coastal upwelling recession. Such increases are closely related to the high availability of phytoplankton biomass that responds to the greater magnitude of the trade winds causing the coastal upwelling, the mixing of the water column, and the decrease in temperature with its corresponding increase in nutrient concentrations (ammonium, nitrite, phosphate and silicate) and overall phytoplankton production (Calvo-Trujillo *et al.*, 2015). In this study, overall contribution of environmental factors that explain a high percentage of the variability in the growth of corporal compartments during the two seasons was high (> 85 %) and maintained a negative relationship with water temperature and a positive relationship with Chl-*a* and POM traits.

In this experiment, the organic fraction of seston (POM) and Chl-*a* values (which were > 1 $\mu\text{g L}^{-1}$) modulated most of the growth parameters of the oysters in both seasons (this considered as non-limiting for the growth of the organism by Saxby (2002). Lodeiros and Himmelman (2000) highlighted the effect that the energy contained in phytoplankton has on the growth of the scallop *Euvola ziczac* under suspended culture conditions in the Cariaco gulf, Venezuela. The authors analyzed the spatial and temporal variabilities in the communities of primary producers (dominated by nanoflagellates) during the non-upwelling season (October through December), and compared that to what was observed in the upwelling season, where diatoms dominate the phytoplankton community. Consequently, studying the role that the energy quality of POM plays in the diet of the bivalves is highly recommended to provide

y las compararon con lo que se observó durante la temporada de surgencia, cuando las diatomeas dominan la comunidad de fitoplancton. En consecuencia, el estudio del rol que desempeña la calidad de la energía contenida en la fracción orgánica de la materia particulada, que incluye al fitoplancton, en la dieta de los bivalvos es muy recomendable para suministrar información que se pueda comparar con el conocimiento existente sobre los mecanismos de alimentación de las especies.

También quedó claro que las ostras experimentaron una baja mortalidad cuando la productividad primaria descendió (temporada sin surgencia), circunstancias confirmadas por el resultado del PCA, donde se observa una relación directa entre la supervivencia y la temperatura. En nuestro estudio se observaron tasas bajas de supervivencia, y estas estuvieron probablemente relacionadas con la presencia de depredadores como los caracoles gasterópodos *Linatella caudata* y *Cymatium pileare* y el cangrejo decápodo *Pilumnus caribaeus*. Este patrón se hizo más evidente en las canastas cerradas, donde las ostras se mantuvieron confinadas (datos cualitativos no mostrados), que en los artefactos donde las ostras estaban fijadas afuera. De manera consistente, Malavé *et al.* (2012) reportaron un aumento en las tasas de reclutamiento de caracoles depredadores de la familia *Cymatiidae* durante las temporadas de surgencia en el golfo de Cariaco, Venezuela. Esto probablemente ocurre porque los depredadores se aprovechan de la protección que brinda la cesta cuando la colonizan para continuar con sus acciones depredadoras, lo cual probablemente no sucede cuando las ostras se fijan por fuera del contenedor.

Además, una vez el depredador mata a una ostra no confinada, esta cae al lecho marino, y es probable que esto cause que el depredador caiga con ella, alejándolo del resto de bivalvos y cesando su efecto negativo sobre el resto de las ostras. De manera similar, Freites *et al.* (2000) describieron cómo el cangrejo depredador *Calappa cinerea* se aprovecha del refugio que proveen los contenedores de cultivo de fondo de la vieira *Euvola ziczac*, causando una mortalidad 27 % más alta que la que ocurre con otros métodos de cultivo donde el cangrejo está expuesto a ciertos depredadores. Estos resultados concuerdan con numerosas investigaciones que resaltan el efecto nocivo de algunos depredadores para el cultivo de bivalvos, en su mayoría peces de las familias Balistidae y Monacanthidae (Alagarswami, 1987; Freites *et al.*, 2017) y cangrejos y caracoles (Monteforte y García-Gasca, 1994; Freites *et al.*, 2000; Lodeiros *et al.*, 2002; Villarroel *et al.*, 2004; Semidey *et al.*, 2010).

Dados estos resultados, se pueden considerar dos estrategias relativamente efectivas para contrarrestar la

information that can be compared with the existing knowledge on the feeding mechanisms of the species.

It was also clear that the oysters experienced low mortality when primary productivity (non-upwelling season) fell, a circumstance that is confirmed by the result of the PCA analysis, where a direct relationship between survival and temperature is observed. In our study, low survival rates were observed, and were likely related to the presence of predators, such as the gastropod snails *Linatella caudata* and *Cymatium pileare* and the Decapod crab *Pilumnus caribaeus*. This pattern was more evident in the closed baskets where the oysters remained confined (qualitative data not shown) than in the devices where the oysters were fixed outside. Consistently, Malavé *et al.* (2012) reported an increment in the recruitment rates of predator snails of the family *Cymatiidae* during the upwelling seasons in the Gulf of Cariaco, Venezuela. This probably occurs because predators take advantage of the protection provided by the enclosure when they colonize it, in order to continue their predatory actions, which cannot happen with oysters fixed outside the enclosure.

Moreover, once the predator kills and unenclosed oyster, the oyster falls to the seabed, and it is likely that this causes the predator to fall down with it, taking it away from the rest of the bivalves, and stopping the negative effect on the rest of the oysters. Similarly, Freites *et al.* (2000) described how the predator crab *Calappa cinerea* takes advantage of the refuge provided by the bottom culture enclosures of the scallop *Euvola ziczac*, causing 27 % higher mortality than that occurred with other cultivation methods where the crab is exposed to certain predators. These results agree with numerous investigations highlighting the harmful effect of certain predators contained within bivalve culturing devices, mostly fish of the families Balistidae and Monacanthidae (Alagarswami, 1987, Freites *et al.*, 2017), and crabs and snails (Monteforte and García-Gasca, 1994; Freites *et al.*, 2000; Lodeiros *et al.*, 2002; Villarroel *et al.*, 2004; Semidey *et al.*, 2010).

Given these results, two relatively effective strategies to counteract the presence of predators may be considered: 1) the location of the culture site for culturing the target bivalve species that withstand desiccation periods in the intertidal zone, such as oysters and mussels (Buitrago *et al.*, 2009; Núñez *et al.*, 2010), and 2) the introduction of certain invertebrate organisms such as sea urchins within culturing devices as biocontrol mechanisms for basket fouling (Lodeiros and García, 2004; Sonnenholzner

presencia de depredadores: 1) ubicar el sitio de cultivo para las especies de bivalvos objetivos como ostras y mejillones de manera que resista períodos de desecación en la zona intermareal (Buitrago *et al.*, 2009; Núñez *et al.*, 2010) y 2) introducir ciertos organismos invertebrados como erizos de mar en los artefactos de cultivo como mecanismos de biocontrol de incrustaciones biológicas en las canastas (Lodeiros y García, 2004; Sonnenholzner *et al.*, 2017), así como para reducir la incidencia de especies identificadas como depredadoras (Malavé *et al.*, 2012).

Teniendo en cuenta que se ha observado un reclutamiento continuo de larvas de *P. colymbus* a lo largo del año, con picos en agosto y diciembre (Márquez *et al.*, 2000), sugerimos desplegar los colectores de larvas en noviembre para cosechar los juveniles en enero. Asimismo, se recomienda colgar los artefactos de cultivo en los meses siguientes para aprovechar la alta productividad primaria en el área, estimulada por la surgencia costera (enero-agosto). Esta es una estrategia para disminuir el tiempo requerido (dentro de los primeros seis a ocho meses) cosechando las ostras que tengan un tamaño apto para el consumo humano (Lodeiros *et al.*, 1999b) o para la producción de medias perlas (mabé) y redondas.

La viabilidad del cultivo de *P. colymbus* es posible mediante elementos de bajo costo, específicamente aquellos que reducen el riesgo de incidencia de depredadores (para organismos no confinados), aprovechando la producción natural de bisos de esta especie. Dados estos resultados, recomendamos las cuerdas de redes de pesca (FNS) como el artefacto ideal para el cultivo suspendido de juveniles de *P. colymbus* hasta el crecimiento final a un tamaño comercial (consumo e implantación, injerto). Esto, de acuerdo con Southgate (2008), quien concluye que los métodos de cultivo sin el confinamiento de una jaula o red aumentan la disponibilidad de alimento y la circulación del agua, favoreciendo, a su vez, el rendimiento de la ostra.

CONCLUSIONES

Estos resultados mostraron mayores tasas de crecimiento en ostras cultivadas durante los periodos de surgencia. Sin embargo, las tasas de supervivencia fueron más bajas en esta temporada, como consecuencia de una mayor presencia de depredadores. Con esto en mente, se recomienda mantener el cultivo bajo revisiones constantes durante este periodo para controlar la incidencia de depredadores, lo cual incrementaría el rendimiento (crecimiento/supervivencia) de las ostras en el cultivo.

et al., 2017) and also for reducing the incidence of species identified as predators (Malavé *et al.*, 2012).

Considering that a continuous recruitment of spat has been observed throughout the year, with peaks in August and December (Márquez *et al.*, 2000), we suggest deploying the spat collectors in November to harvest the juveniles in January. Similarly, it is recommended to hang-out the culture devices in the subsequent months to take advantage of the high primary productivity in the area, stimulated by coastal upwelling (January-August). This is a strategy to accelerate the time needed (within the first six-eight months) to harvest the oysters with size suitable for human consumption (Lodeiros *et al.*, 1999b) or for half-pearl (mabé) and round pearl production.

The viability of the culture of *P. colymbus* is feasible using low-cost elements, particularly those that reduce the risks of incidence of predators (unconfined organisms), taking advantage of the natural and strong byssus production of this species. Given these results, we recommend the fishing net string (FNS) as the ideal device for the hanging culture of *P. colymbus* juveniles until final grow-out to commercial size (implantation, grafting). This in accordance with Southgate (2008) who concludes that cultivation methods without the enclosure of a cage or net increase food availability and greater circulation of water, favoring, in turn, the oyster's performance.

CONCLUSIONS

Our results showed higher growth rates in the oysters cultivated during the upwelling periods, however, the survival rates were lower in this season, as a consequence of higher presence of predators. With this in mind, it is recommended to keep the culture under constant revisions during this period to control the incidence of predators, which would increase the performance (growth / survival) of the oysters in culture.

The culture method that showed the greatest growth of the winged pearl oysters *P. colymbus* was the unconfined method "fishing net strings" (FNS), followed by the "oysters fixed over baskets" (OFOB) method.

Interactions between temperature (inverse relationship), Chlorophyll *a* and Particle Organic matter (POM) (direct relationship), were able to explain a high percentage the growth variances in the individuals, showing the modulating effect of the environment has on the yield of the winged pearl oysters *P. colymbus*.

El método de cultivo que mostró el mayor crecimiento de las ostras aladas *P. colymbus* fue el método sin confinamiento sobre cuerdas de redes de pesca (FNS), seguido del método que involucra ostras fijadas sobre canastas (OFOB).

Las interacciones entre la temperatura (relación inversa), la clorofila *a* y el material orgánico particulado (POM) (relación directa) fueron capaces de explicar un alto porcentaje en la varianza del crecimiento de los individuos, mostrando el efecto modulador del medio ambiente en los rendimientos de las ostras perliíferas aladas *P. colymbus*.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por el proyecto “Estación Hidrobiológica de Turpialito del Instituto Oceanográfico de Venezuela. Universidad de Oriente and Centro de Monitoreo Ambiental y Producción de Semillas de Moluscos Bivalvos” (Subvención Fonacit-UDO 2011000344). Los autores agradecen a Luis G. Freites-Estrella por mejorar el manuscrito en inglés.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was funded by the project “Estación Hidrobiológica de Turpialito del Instituto Oceanográfico de Venezuela. Universidad de Oriente and Centro de Monitoreo Ambiental y Producción de Semillas de Moluscos Bivalvos” (Grant number FONACIT-UDO 2011000344). The authors thank Luis G. Freites-Estrella for improving the English-language manuscript.

BIBLIOGRAFÍA/LITERATURE CITED

- Alagarwami, K. 1987. Cultured pearls-production and quality. In: Alagarwami, K. (ed). Pearl Culture. Bull. Cent. Mar. Fish. Res. Inst. Cochin. India., 39: 107-111. <http://eprints.cmfri.org.in/id/eprint/2674>
- Bowden, K.F. 1983. Physical oceanography of coastal waters. Ellis Horwood Ltd, England, 302 p.
- Buitrago, E., J. Buitrago, L. Freites y C. Lodeiros. 2009. Identificación de factores que afectan al crecimiento y la supervivencia de la ostra de mangle. *Crassostrea rhizophorae* (Guilding, 1828). bajo condiciones de cultivo suspendido en la laguna de La Restinga. Isla de Margarita. Venezuela. Zootecnia Trop., 27(1): 079-090.
- Calvo-Trujillo, A., J. Díaz-Ramos, S. Subero-Pino, L. Charzeddine-Charzeddine, K. Rincones-Reyes, L. Troccoli-Ghinaglia, M. Elguezabal-Méndez, B. Marín y B. Márquez. 2015. Variación a corto plazo del fitoplancton en la bahía de Turpialito. Golfo De Cariaco, Venezuela, durante la época de lluvias. Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, 53(1): 13-24.
- Díaz, J. y M. Puyana. 1994. Moluscos del Caribe colombiano. Un Catálogo Ilustrado. Colciencias. Fundación Natura-Invenmar. Bogotá. 367 p.
- Freites, L., J. Côté, J.H. Himmelman and C.J. Lodeiros. 1999. Effect of wave action on the growth and survival of scallops *Euvola ziczac* and *Lyropecten nodosus* in hanging culture. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 239: 47-59. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(99\)00029-5](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(99)00029-5)
- Freites, L., C. Lodeiros and J. Himmelman. 2000. Impact of predation by gastropods and decapods recruiting onto culture enclosures on the survival of the scallop *Euvola (=Pecten) ziczac* (L.) in suspended culture. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 244: 297-303. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(99\)00149-5](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(99)00149-5)
- Freites, L., M. Rojas, A.W. Dale, A. Márquez, J. Revilla, C. Lodeiros and L. Troccoli. 2017. Influence of environmental variables during seasonal upwelling on growth of the winged oyster *Pteria colymbus* in a tropical ecosystem. Aquac. Intern., 25: 1653-1666. <https://doi.org/10.1007/s10499-017-0141-2>
- Freites, L., F. Jara, M. Gregori, J. Villón, A. Márquez and D. Rodríguez-Pesantes. 2019. Hanging culture of juveniles of the winged oyster *Pteria sterna* in two baskets of different design. AquaTechnica, 1: 28-39.
- Friedman, K.J. and P.C. Southgate. 1999a. Grow-out of blacklip pearl oysters. *Pinctada margaritifera* collected as wild spat in Solomon Islands. J. Shellfish Res., 18: 159-168.
- Friedman, K.J., and P.C. Southgate. 1999b. Grow-out of blacklip pearl oysters. *Pinctada margaritifera* (Linnaeus, 1758) on chaplets in suspended culture in Solomon Islands. J. Shellfish Res., 18: 451-458.
- Fu, S., C. Deng, F. Liang, H. Huang and R. Xie. 2007. Study on techniques of round-pearl and artificial cultivation in *Pteria penguin* (Roding). J. Guangdong Ocean. Univ., 27: 34-37.



- Gaytán-Mondragón, I., C. Cáceres-Martínez and M. Tobías-Sánchez. 1993. Growth of the pearl oyster *Pinctada mazatlanica* and *Pteria sterna* in different culture structures at La Paz Bay. Baja California Sur. Mexico. *J. World Aquac. Soc.*, 24 (4): 541-546. <https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.1993.tb00585.x>
- Jury, M.R. 2018. Eastern Venezuela coastal upwelling in context of regional weather and climate variability. *Reg. Stud. Mar. Sc.*, 18: 219-228. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2017.10.010>
- Lara, O.L., J.C. Gómez-León y C. Romero. 2009. Cultivo piloto experimental de los bivalvos (*Pinctada imbricata*, *Pteria colymbus* y *Argopecten nucleus*) en bahía Portete. Departamento de la Guáajira, Caribe colombiano. *Foro Iberoam. Rec. Mar. Acuic.*, II. 437-445.
- Lodeiros, C. y L. Freites. 2008. Estado actual y perspectivas del cultivo de moluscos bivalvos en Venezuela: 135-150. En A. Lovatelli, A. Fariás e I. Uriarte (Eds). *Estado actual del cultivo y manejo de moluscos bivalvos y su proyección futura: factores que afectan su sustentabilidad en América Latina*. FAO *Actas Pesca Acuicultura*.
- Lodeiros, C. and N. García. 2004. The use of the sea urchins to control fouling during suspended culture of bivalves. *Aquaculture*, 231: 293-298. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2003.10.022>
- Lodeiros, C. J. and J.H. Himmelman. 2000. Identification of factors affecting growth and survival of the tropical scallop *Euvola (Pecten) ziczac* in the Golfo de Cariaco. Venezuela. *Aquaculture*, 182: 91-114. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00245-8](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00245-8)
- Lodeiros, C., B. Marín y A. Prieto. 1999a. Catálogo de moluscos de las costas nororientales de Venezuela: Clase Bivalvia. Ediciones Apudons, Caracas. 109 p.
- Lodeiros, C., J. Rengel and J.H. Himmelman. 1999b. Growth of *Pteria colymbus* (Röding, 1798) in Golfo de Cariaco. Venezuela. *J. Shellfish Res.*, 18: 155-158.
- Lodeiros, C., D. Pico, A. Prieto, N. Narváez and 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. *Aquac. Intern.*, 10 (4): 327-339. <https://doi.org/10.1023/A:1022451608405>
- Malavé, C., L. Freites, C. Lodeiros, J. Mendoza, L. Troccoli and A.W. Dale. 2012. Annual recruitment, predation rates and biocontrol of *Linatella caudata* (Mollusca: Gastropoda) in suspended enclosure culture of the pearl oyster *Pinctada imbricata* *Aquaculture*, 355: 75-83. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.03.037>
- Márquez, B., C. Lodeiros, M. Jiménez y J.H. Himmelman. 2000. Disponibilidad de juveniles por captación natural de la ostra alada *Pteria colymbus* (Bivalvia: Pteriidae) en el Golfo de Cariaco. Venezuela. *Rev. Biol. Trop.*, 48 (1): 151-158.
- Mengual, M., C. Lodeiros y A. Marquez. 2011. Crecimiento y supervivencia de la ostra alada *Pteria colymbus* (Röding, 1798), en estructuras tubulares en la Bahía de Mochima, estado Sucre, Venezuela. *Zootecnia Trop.*, 29: 219-229.
- Milione, M. and P.C. Southgate. 2011. Environmental conditions and culture method effects on growth and survival of juvenile winged pearl oyster. *Pteria penguin*. *J. Shellfish Res.*, 30(2): 223-229. <https://doi.org/10.2983/035.030.0205>
- Monteforte, M. and A. García-Gasca. 1994. Spat collection studies on pearl oysters *Pinctada mazatlanica* and *Pteria sterna* (Bivalvia, Pteriidae) in Bahía de La Paz, South Baja California, Mexico. *Hydrobiologia*, 291: 21-34. <https://doi.org/10.1007/BF00024236>
- Müller-Karger, F.E. and R. Aparicio-Castro. 1994. Mesoscale processes affecting phytoplankton abundance in the southern Caribbean Sea. *Cont. Shelf Res.*, 14: 199-221. [https://doi.org/10.1016/0278-4343\(94\)90013-2](https://doi.org/10.1016/0278-4343(94)90013-2)
- Müller-Karger, F., G.T. Taylor, Y. Astor, R.C. Thunnell, M.I. Scranton, R. Varela, L. Troccoli, L. Lorenzoni, E. Montes, K.A. Fanning and C. Benítez-Nelson. 2013. The CARIACO Basin ocean time-series. *LOICZ Inprint*, 1: 3-17. <https://doi.org/10.1002/palo.20034>
- Narváez, M., L. Freites, M. Guevara, J. Mendoza, H. Guderley, C. Lodeiros and G. Salazar. 2008. Food availability and reproduction affects lipid and fatty acid composition of the brown mussel. *Perna perna* (Linné, 1758), raised in suspension culture. *Comp. Biochem. Physiol. (B)*, 149: 293-302. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2007.09.018>
- Núñez, M.P., C. Lodeiros, E. Ramirez, N. Narváez y C. Graziani. 2010. Crecimiento y sobrevivencia de la ostra de mangle *Crassostrea rhizophorae* bajo condición de cultivo intermareal y submareal. *Zootecnia Trop.*, 28 (2): 239-254.
- Okuda, T., J. Benítez-Álvarez, J. Bonilla y G. Cedeño. 1978. Características hidrográficas del Golfo de Cariaco. Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 17: 69-88.
- Puccinelli, E., C. D. McQuaid and M. Noyon. 2016. Spatio-temporal variation in effects of upwelling on the fatty acid composition of benthic filter feeders in the southern Benguela ecosystem: Not all upwelling is equal. *PloS One*, 11. e0161919. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161919>
- Romero, C., J. Gómez-León y O. Lara. 2009. Cultivo experimental de bivalvos (*Pinctada imbricata*, *Pteria colymbus* y *Argopecten nucleus*): proyecto piloto con la comunidad Wayuu en bahía Portete. Departamento de la Guajira, Caribe colombiano. *Foro Iberoam. Rec. Mar. Acuic.*, II: 433-445.
- Rueda-Roa, D. 2012. On the spatial and temporal variability of upwelling in the Southern Caribbean Sea and its influence on the ecology of phytoplankton and of the Spanish sardine (*Sardinella aurita*). Ph.D. Thesis. University of South Florida. Tampa, USA.
- Rueda-Roa, D.T., T. Ezer and F.E. Müller-Karger. 2018. Description and mechanisms of the mid-year upwelling in the southern Caribbean Sea from remote sensing and local data. *J. Mar. Sci. Eng.*, 6: 36. <https://doi.org/10.3390/jmse6020036>
- Ruiz-Rubio, H., H. Acosta-Salmón, A. Olivera, P.C. Southgate and C. Rangel-Dávalos. 2006. The influence of culture method and culture period on quality of half-pearls ("mabé") from the winged pearl oyster *Pteria sterna* Gould. 1851. *Aquaculture*, 254: 269-274. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.09.030>
- Saucedo, P. and M. Monteforte. 1997. Repopulation experiments of pearl oyster *Pteria sterna* (Gould, 1851) natural beds at Bahía de La Paz. Baja California Sur. Mexico. *Ambio*, 26: 522-528. <https://www.jstor.org/stable/4314660>

- Saxby, S.A. 2002. A review of food availability, sea water characteristics and bivalve growth performance at coastal culture sites in temperate and warm temperate regions of the world. Fish. Res. Rep. Dep. Fish. Western Australia., 132. 42 p.
- Semidey, D., A. Márquez y C. Lodeiros. 2010. Crecimiento y supervivencia de la madre perla *Pinctada imbricata* (Röding 1798) bajo condiciones de cultivo suspendido. en cuerdas y cestas perleras. Zootecnia Trop., 28(4): 521-533.
- Sonnenholzner, J., G. Alcivar, A. Márquez y C. Lodeiros. 2017. Los erizos *Arbacia incisa* y *Eucidaris thouarsii* (Echinodermata) como agentes de biocontrol del “fouling” en canastas de cultivo de *Crassostrea gigas* (Mollusca: Ostreidae). Rev. Biol. Trop., 65: 35-41.
- Southgate, P.C. 2008. Pearl oyster culture: 231-272. In: P. C. Southgate and J. S. Lucas (Eds). The pearl oyster. Oxford: Elsevier Science. The Netherlands.
- Southgate, P.C. and A.C. Beer. 2000. Growth of blacklip pearl oyster (*Pinctada margaritifera* L.) juveniles using different nursery culture techniques. Aquaculture, 187: 97-104. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00392-0](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00392-0)
- Strickland, J. and T. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. Second edition. Fish. Res. Board of Canada. Bull., 167.
- Ter. B.C.J.F. and P. Šmilauer. 1998. CANOCO reference manual and user's guide to CANOCO for Windows: software for canonical community ordination (v. 4). Microcomputer Power. New York. 351 p.
- Urban, H.J. 2000. Culture potential of the pearl oyster *Pinctada imbricata* from the Caribbean. II. Spat collection, and growth and mortality in culture systems. Aquaculture, 189: 375-388. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(00\)00393-8](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(00)00393-8)
- Villarroel, E., E. Buitrago and C. Lodeiros. 2004. Identification of environmental factors affecting growth and survival of the tropical oyster *Crassostrea rhizophorae* in suspended culture in the Golfo de Cariaco. Venezuela. Rev. Cient. Fac. Cienc. Vet. Luz, 14 (1): 28-35.
- Yossa, R. and M. Verdegem. 2015. Misuse of multiple comparison tests and underuse of contrast procedures in aquaculture publications. Aquaculture, 437: 344-350. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.12.023>
- Zar, J. 1996. Biostatistical analysis. Prentice Hall. New Jersey. 940 p.

RECIBIDO/RECEIVED: 18/05/2020

ACEPTADO/ACCEPTED: 11/08/2021