

Ciclo reproductivo de *Geukensia demissa* (Bivalvia: Mytilidae) en la playa de Nazaret,
El Moján, Estado Zulia, Venezuela

Reproductive cycle of *Geukensia demissa* (Bivalvia: Mytilidae) on a beach at Nazaret,
El Moján, Zulia State, Venezuela

María Báez¹
Yajaira García de Severeyn¹
Héctor Severeyn²

¹ Laboratorio de Cultivo de Invertebrados Acuáticos

² Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Acuáticos

Departamento de Biología

Facultad de Ciencias

Universidad del Zulia

Maracaibo, Estado Zulia, Venezuela

Recibido en enero de 2004; aceptado en agosto de 2004

Resumen

Geukensia demissa es un mitilido que invadió el estuario del Lago de Maracaibo. De este mejillón, por ser una especie nueva en el lago, se desconocen todos los aspectos relacionados con su biología reproductiva, por lo que en este trabajo se describió el ciclo reproductivo de este molusco bivalvo, a partir de una población ubicada en el Estrecho del Lago de Maracaibo (Nazaret). Durante 12 meses (enero a diciembre) fueron recolectados 80 animales en la playa de Nazaret, sector El Moján. A cada animal se le realizó una disección, tomando muestras del fluido gonadal que posteriormente se observaron al microscopio para determinar la presencia y el estado de madurez de los gametos. Los diferentes estados de desarrollo gametogénico fueron tomados de la clasificación descrita por Shafee (1989). El índice gonadal se calculó mediante la ecuación $IG = \Sigma (n \times V)/N$. Los resultados mostraron que esta especie tiene un ciclo reproductivo continuo, presentando ejemplares maduros y desovados durante todo el año. Se observaron dos procesos gametogénicos: el primero comenzó en la época seca y se extendió hasta el comienzo de la época lluviosa, cuando los gametos alcanzaron su máxima madurez; el segundo comenzó en la época lluviosa (septiembre) y se extendió hasta finales de noviembre cuando los gametos volvieron a estar maduros. Se observaron dos picos de desove, uno en el mes de julio y el otro a finales de diciembre. No se observó 100% de desove en la población. Se pudo apreciar sincronía en la madurez y el desove tanto en las hembras como en los machos.

Palabras clave: *Geukensia demissa*, mejillón, ciclo reproductivo, Venezuela.

Abstract

The mytilid *Geukensia demissa* invaded Lake Maracaibo and since it is a new species at this location, little is known about its reproductive biology. We describe the reproductive cycle of this bivalve mollusk on a beach (Nazaret) located along the straight that leads into Lake Maracaibo. During 12 months (January to December), 80 specimens were collected monthly from this beach. The animals were dissected and samples of their gonadal fluid were microscopically examined to detect gametes. The different stages of gonadal development are described according to Shafee, (1989). The gonad index was calculated by the equation $IG = \Sigma (n \times V)/N$. Results indicated that *G. demissa* presents a continuous reproductive cycle, with mature, spawning animals occurring throughout the year. Two gametogenic processes occurred, one beginning during the dry season and extending until the onset of the rainy season, and another beginning during the rainy season and extending until late November, when the animals are once again mature. Two spawning peaks were observed, one in July and the other in December; 100% spawning in the population was not observed. Synchrony was found in spawning and maturation in both male and female mussels.

Key words: *Geukensia demissa*, mussel, reproductive cycle, Venezuela.

Introducción

Geukensia demissa (Dillwyn, 1817) es un mejillón abundante en los niveles más bajos de las playas, especialmente en las orillas de sistemas estuarinos o pantanosos. Las poblaciones de este mejillón han sido reportadas desde el Golfo de San Lorenzo (Canadá) hasta el noreste de la Florida donde es abundante en lagos salobres y estuarinos. También se ha observado en zonas pantanosas del Atlántico medio, y se encuentra especialmente distribuido en Carolina del Norte, donde vive enterrado en el fango. Se introdujo en la Bahía de San Francisco, California, en la década de los ochenta (Fox, 1994; Rehder, 1998).

En Venezuela este mejillón se introdujo en el Sistema del Lago de Maracaibo aproximadamente en 1994 y se ha venido distribuyendo y extendiendo rápidamente por toda la zona noroccidental del Estrecho del Lago de Maracaibo. Después de haber sido encontrado en los bancos de La Rosita, se ha detectado también en pequeños parches en El Moján (Nazaret), los Coquitos y en el Refugio de Fauna Silvestre Los Olivitos en el Estado Zulia. En Venezuela ha ampliado su rango de distribución hasta el Caribe (Romero *et al.*, 1996, 2002).

La información disponible sobre *G. demissa* en zonas tropicales es escasa y se refiere principalmente a su distribución y taxonomía. La mayoría de los estudios realizados en esta especie son de zonas templadas, enfocados a crecimiento y ecología pero pocos dedicados a establecer su ciclo reproductivo o aspectos relacionados con éste. Uno de estos pocos trabajos fue realizado por Brousseau (1982), quien describió la gametogénesis y el desove en una población de *G. demissa* en Westport, Connecticut. Posteriormente, Borrero (1987) comparó los ciclos reproductivos de poblaciones de *G. demissa*, que ocupan diferentes niveles de marea en el mismo hábitat estuarino en Carolina del Norte (EUA), y finalmente Franz (1996) trabajó con el tamaño y edad de primera reproducción de *G. demissa*, en dos niveles de marea en un estuario de New Cork (EUA).

El objetivo de este trabajo fue estudiar el ciclo reproductivo de *G. demissa* en la playa de Nazaret, Estado Zulia, Maracaibo, Venezuela, y compararlo con los estudios realizados en aguas más septentrionales.

Materiales y métodos

Durante un periodo de 12 meses (enero a diciembre) se recolectaron mensualmente 80 animales. Éstos fueron extraídos manualmente y al azar de un banco natural en la población de Nazaret, sector El Moján (10°55' N, 71°45' W), Estado Zulia, Venezuela (fig. 1), midiendo además en el lugar de recolecta los parámetros fisicoquímicos salinidad y temperatura, con un salinómetro refractómetro y un termómetro, respectivamente.

A cada animal se le realizó una disección, tomando muestras de fluido gonádico que posteriormente se observaron al microscopio para determinar la presencia y el estado de madurez de los gametos. Los diferentes estados de desarrollo

Introduction

Geukensia demissa (Dillwyn, 1817) is an abundant mussel in the lowest levels of beaches and especially along the margins of estuarine or marsh systems. Populations of this mussel have been reported from the Gulf of St. Lawrence (Canada) to north-eastern Florida, where it is abundant in brackish and estuarine lakes. It has also been observed in marshy areas of the mid-Atlantic, and it is particularly distributed in North Carolina (USA), where it lives buried in the mud. It was introduced into San Francisco Bay, California, in the 1980s (Fox, 1994; Rehder, 1998).

In Venezuela, this mussel was introduced into the Lake Maracaibo system in 1994 and since its discovery at a bank in La Rosita mangrove, it has rapidly dispersed throughout the northwestern area and the straight that leads into Lake Maracaibo. It has been detected in small patches at El Moján (Nazaret), Los Coquitos and in the Los Olivitos Wildlife Refuge in Zulia State. Its report for Venezuela extended its distribution range to the Caribbean (Romero *et al.*, 1996, 2002).

Little information is available on *G. demissa* in tropical areas and it refers mainly to its geographical distribution and taxonomy. Most of the studies on this species have been conducted in temperate areas and focus on its growth and ecology. Only a few studies have aimed to determine the reproductive cycle or related aspects. Brousseau (1982) described gametogenesis and spawning in a population of *G. demissa* from Westport, Connecticut (USA). Later on, Borrero (1987) compared the reproductive cycles of populations that occupy different tide levels in the same estuarine habitat in North Carolina (USA). Finally, Franz (1996) studied the size and age at first reproduction in two tide levels at an estuary of New Cork (USA).

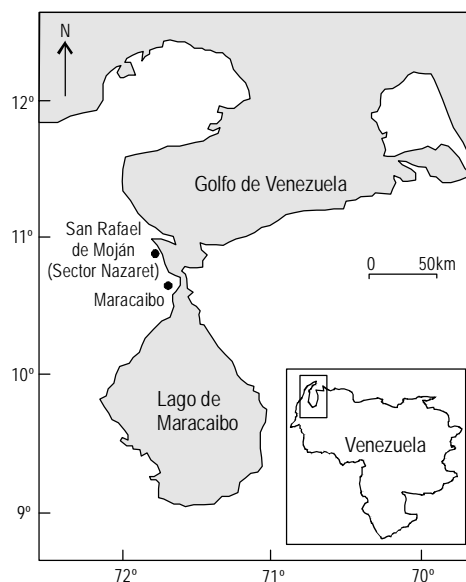


Figura 1. Ubicación geográfica de la estación de muestreo.
Figure 1. Geographic location of the sampling site.

gametogénico fueron tomados de la clasificación descrita por Shafee (1989). Estos estados se definen de la siguiente manera:

Estado de reposo (REP)

El sexo es indeterminado y no se observan folículos, ni en el tejido de la gónada ni en el del manto. Los canales genitales se observan confusos debido al tejido conectivo densamente empaquetado.

Desarrollo temprano (D.TEM)

Se hacen aparentes los primeros signos de gametogénesis, además se observan pequeños grupos de células germinales dentro de los folículos, los cuales pueden apreciarse alargados y empaquetados.

Desarrollo tardío (D.TAR)

Los folículos, tanto en machos como en hembras, ocupan gran parte del tejido gonádico y del manto. En los machos los folículos ocupan amplias bandas donde se pueden observar las espermatidas y los espermatozoides. En las hembras, los óvulos se observan alargados y adheridos a la pared folicular por un delgado pedúnculo de citoplasma, pero también se observan algunos óvulos maduros libres en el lumen folicular.

Morfológicamente maduro (M.M)

En los machos se aprecian los folículos empaquetados y ocupando toda el área del tejido gonadal y del manto con espermatozoides ordenados y convergiendo hacia el centro del lumen, pero también se pueden observar algunos espermatozoides y espermatidas. En las hembras, la mayoría de los óvulos alcanzaron su máximo tamaño y se observan estrechamente empaquetados dentro de los folículos.

Desovado (DES)

En las hembras se hacen visibles gran número de óvulos maduros expandidos en los folículos; en los machos se pueden apreciar densas bandas de espermatozoides maduros, el lumen se observa parcialmente empaquetado pero su arreglo en lamelas no desaparece.

Postdesove (P.DES)

Los folículos se colapsan y degeneran. Los amebocitos atacan los gametos y se observan células de desecho celular.

El índice gonádico se calculó mediante la ecuación:

$$IG = \frac{\sum n \times V}{N}$$

donde *IG* = índice gonádico, *n* = número de mejillones en cada estado, *V* = valor numérico del estado y *N* = tamaño de la muestra.

The objective of this research was to study the reproductive cycle of *G. demissa* on a beach at Nazaret, Zulia State, Maracaibo, Venezuela, and to compare it with other studies carried out in more northern waters.

Materials and methods

During a period of 12 months (January to December), we collected 80 animals monthly. They were removed manually and at random from a natural bank in Nazaret, El Moján (10°55" N, 71°45" W), Zulia State, Venezuela (fig. 1).

At the collection site, salinity and water temperature were measured with a refractometer and a mercury thermometer, respectively.

Each animal was dissected and a sample of the gonadal fluid was taken, which was later observed under the microscope to determine sex and the state of maturity of the gametes. The different stages of gametogenic development were classified according to Shafee (1989). These stages, following this author's numeric rules, are described below.

Resting stage (REP; 0)

The sex is uncertain and follicles are not observed, neither in the gonadal tissue nor in the mantle tissue. The genital channels appear confused because of the densely-packed connective tissue.

Early development (D.TEM; 1)

The first signs of gametogenesis become evident. Small groups of germinal cells are also observed inside the follicles, which appear lengthened and packed.

Late development (D.TAR; 2)

The follicles in both males and females occupy great part of the gonadal tissue and the mantle. In males, the follicles occupy wide bands where spermatids and sperms can be observed. In females, lengthened ova are observed, attached to the follicular wall by a thin cytoplasmatic peduncle, though some free mature ova are also found in the follicular lumen.

Morphologically mature (M.M; 3)

In males, packed follicles are observed occupying the whole area of the gonadal tissue and the mantle, with orderly sperms converging toward the center of the lumen; some spermatocysts and spermatids can also be observed. In females, most of the ova reached their maximum size and they are found closely packed inside the follicles.

Spawned (DES; 2)

In females, a great number of mature ova become visible, expanded in the follicles. In males, dense bands of mature

Los valores numéricos de cada estadio se definieron según Shafee (1989) de la siguiente manera: estado de reposo = 0; desarrollo temprano = 1; desarrollo tardío = 2; morfológicamente maduro = 3; desovado = 2; postdesove = 1.

Finalmente se aplicó un análisis de regresión lineal simple que permitió obtener la ecuación que predice la influencia de la salinidad sobre el índice gonádico.

Resultados

La tabla 1 muestra la distribución temporal de los estados de madurez gonádica del ciclo reproductivo de *G. demissa* para machos y hembras. Se pudo apreciar sincronía en la madurez y el desove de machos y hembras al presentar los mayores porcentajes de madurez en junio (35% para machos y 19% para hembras) y noviembre (43% para cada sexo). En cuanto al porcentaje de desove, se observó un pico en julio (19% para machos y 21% en hembras) y otro en diciembre (40% y 29%, respectivamente). La tabla 2 muestra los estados de desarrollo gonadal de *G. demissa*. Allí se observa el mayor porcentaje de organismos en desarrollo temprano encontrado en marzo y abril (71% y 47%, respectivamente). Se observó desarrollo tardío en casi todos los meses, pero su mayor porcentaje ocurrió en abril (34%). Se observaron organismos en etapa de madurez durante todo el año, pero los picos de madurez ocurrieron en junio y noviembre (54% y 86%, respectivamente).

Se registraron bajos porcentajes de desove que ocurrieron durante casi todo el año aunque se observaron dos picos, uno al principio de la época lluviosa (julio, 40%) y otro al inicio de la época seca (diciembre, 69%). El estado de postdesove se observó mayormente en los meses de enero y febrero (50% y 59%, respectivamente) y el estado de reposo se observó durante todo el año en porcentajes variables.

Por otro lado, se puede apreciar cómo la gametogénesis comenzó en enero y se extendió hasta finales de mayo, cuando los organismos alcanzan la máxima madurez para luego desovar entre los meses de junio y julio. Luego tuvo lugar un nuevo y rápido proceso gametogénico y los animales volvieron a estar maduros en los meses de octubre y noviembre para volver a desovar en diciembre.

Las figuras 2 y 3 muestran la relación entre el índice gonadal, los desoves y los cambios de salinidad. El análisis de regresión demuestra que la relación es estadísticamente significativa (fig. 2).

Discusión

El ciclo gametogénico de los moluscos es en general anual, pero el periodo, la duración e incluso el número de ciclos, varían en el ámbito de la especie, de población a población y para cada zona (Bussani, 1983; Bautista, 1989). Los resultados del presente estudio muestran que *G. demissa* presenta ejemplares maduros y desovados durante casi todo el año. Esto

sperms are visible; the lumen is observed partially packed but its lamellar arrangement does not disappear.

Post-spawn (P.DES; 1)

The follicles collapse and degenerate. Amoebocytes attack the gametes, and cells of cellular waste are observed.

The gonadic index (GI) was calculated using the following equation:

$$GI = \frac{\sum n \times V}{N}$$

where n is the number of mussels in each stage, V is the numeric value of the stage and N is the size of the sample.

Finally, a simple linear regression analysis was applied to obtain the equation that predicts the influence of salinity on the gonadic index.

Results

Table 1 shows the temporary distribution of the gonadal maturity stages of the reproductive cycle of *G. demissa* for males and females. Synchrony was observed in maturity and male and female spawns. The highest maturity percentages were recorded in June, with 35% for males and 19% for females, and in November, with 43% for each sex. Spawning peaked in July, with 19% for males and 21% for females, and again in December, with 40% and 29%, respectively. Table 2 shows that the highest percentage of organisms in early development occurred in March (71%) and April (47%); the late development stage was observed in almost every month, but the highest percentage (34%) was found in April. Organisms in the stage of maturity occurred throughout the year, but there was a peak in June (54%) and November (86%).

Low spawning percentages were recorded. Spawning occurred throughout most of the year, though two peaks were observed: one at the beginning of the rainy season (July), with 40%, and another at the beginning of the dry season (December), with 69%. The post-spawn stage was primarily observed in January and February (50% and 59%, respectively), and the resting stage occurred during the whole year in variable percentages.

As can be seen, gametogenesis began in January and extended until late May, when the population reached maximum maturity, and spawning occurred between June and July. A new gametogenic process then took place and the animals were mature again in October and November, and spawned again in December.

In this respect, figures 2 and 3 show the relationship between the gonadic index, spawning and water salinity changes. The regression analysis demonstrates that the relationship is statistically significant (fig. 2).

Tabla 1. Estados de madurez gonádica (%) de *Geukensia demissa* en la población de Nazaret de enero a diciembre de 2001: REP = estado de reposo, D.TEM = desarrollo temprano, D.TAR = desarrollo tardío, M.M = morfológicamente maduro, DES = desovado y P.DES = postdesove.

Table 1. Stages of gonadal maturity (%) in males and females of *Geukensia demissa* from the Nazaret population, from January to December 2001: REP = resting stage, D.TEM = early development, D.TAR = late development, M.M = morphologically mature, DES = spawned and P.DES = post-spawn.

Estado de madurez	Mes (2001)											
	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Machos												
REP	15	6	2	8	4	12	34	22	8	3	5	9
D.TEMP	---	---	60	40	15	---	---	---	10	12	---	---
D.TAR	---	---	22	20	25	23	---	11	9	10	4	---
M.M	5	5	5	10	29	35	18	29	25	28	43	8
DES	25	26	---	---	---	3	19	6	6	---	---	40
P.DES	46	59	---	---	---	---	5	4	---	---	---	9
Hembras												
D.TEMP	---	3	11	7	2	---	---	---	6	---	---	---
D.TAR	---	---	---	14	14	---	---	---	---	13	5	---
M.M	---	---	---	1	---	19	---	1	3	34	43	1
DES	5	1	---	---	11	8	21	14	14	---	---	29
P.DES	4	---	---	---	---	---	3	13	19	---	---	4

Tabla 2. Distribución de los estados de madurez gonádica (%) de *Geukensia demissa* en la población de Nazaret: REP = estado de reposo, D.TEM = desarrollo temprano, D.TAR = desarrollo tardío, M.M = morfológicamente maduro, DES = desovado y P.DES = postdesove.

Table 2. Distribution of the gonadal maturity stages (%) of *Geukensia demissa* in the Nazaret population: REP = resting stage, D.TEM = early development, D.TAR = late development, M.M = morphologically mature, DES = spawned and P.DES = post-spawn.

Mes, 2001	Estado de madurez						S (%)	Índice gonadal
	REP	D.TEM	D.TAR	M.M	DES	P.DES		
Enero	15	---	---	5	30	50	9	1.2
Febrero	6	3	---	5	27	59	20	1.3
Marzo	2	71	22	5	---	---	25	1.3
Abril	8	47	34	11	---	---	18	1.4
Mayo	4	17	39	29	11	---	10	1.7
Junio	12	---	23	54	11	---	13	2.3
Julio	34	---	---	18	40	8	14	1.3
Agosto	22	---	11	30	20	17	10	1.6
Septiembre	8	16	9	28	20	19	10	1.7
Octubre	3	12	23	62	---	---	2	2.4
Noviembre	5	---	9	86	---	---	2	2.7
Diciembre	9	---	---	9	69	13	2	1.7

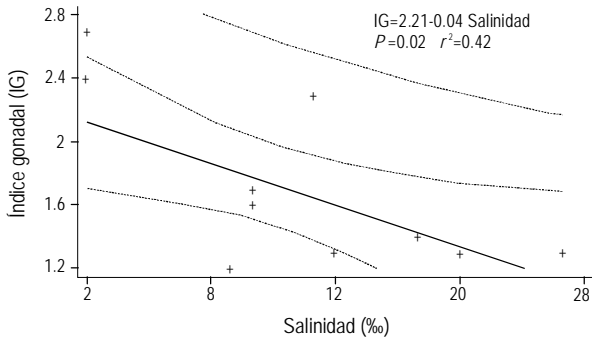


Figura 2. Regresión lineal del índice gonadal de *Geukensia demissa* con respecto a la salinidad en la estación Nazaret.

Figure 2. Linear regression of the gonadic index of *Geukensia demissa* relative to water salinity at the site in Nazaret.

coincide con lo informado por Ruiz *et al.* (1998) quienes señalan que los moluscos bivalvos en las zonas tropicales se caracterizan por tener desoves prolongados y procesos gametogénicos continuos, en contraste con los moluscos bivalvos de zonas templadas. Durante este estudio se observaron dos procesos gametogénicos, uno de menor intensidad en el que los organismos alcanzaron el mayor porcentaje de madurez al inicio de la época de lluvia (mayo a junio) y otro de mayor intensidad al inicio de la época seca (octubre a noviembre). Esta diferencia entre los dos procesos de gametogénesis sugiere que el comportamiento reproductivo de la especie es el resultado de la interacción de los factores ambientales ocurridos en el estuario del Lago de Maracaibo, principalmente la salinidad, la cual regula el patrón de maduración y desove de tal manera que modula el incremento en el número de hembras desovantes, coincidiendo con el mayor pico de desove en esta población. Esto se puede apreciar en la figura 2, donde el análisis de regresión demuestra que existe una relación significativa entre el índice gonádico y la salinidad.

Geukensia demissa es una especie originaria de zonas templadas subtropicales donde ocurren todas las estaciones del año y donde los cambios de temperatura, principalmente entre una estación y otra, son tan marcados que inducen en los organismos respuestas en su ciclo reproductivo. Los organismos que habitan en sistemas tropicales, donde sólo se dan dos estaciones en el año, se comportan de manera distinta. Según Cáceres y Figueras (1998) los mejillones, aun siendo de la misma especie, pero localizados en condiciones ambientales diferentes, presentan diferencias entre sus ciclos reproductivos y éstas pueden ser atribuidas a muchos factores, siendo los más importantes la temperatura, la salinidad, el fotoperiodo y el alimento, y en segundo lugar la reserva de nutrientes, los ciclos hormonales y el genotipo. La figura 3 muestra la variación del índice gonadal con respecto a la salinidad en la zona de estudio. En ella se puede apreciar que los descensos en el índice gonadal, los cuales implican la presencia de desoves, coinciden con los inicios de la época lluviosa (julio) y la época seca (diciembre). Esto sugiere que cambios drásticos en la salinidad

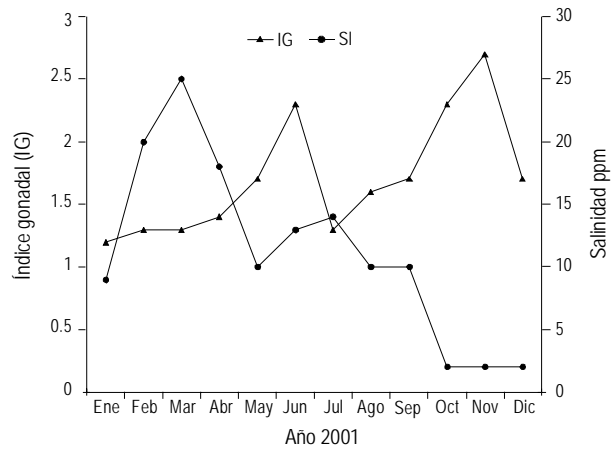


Figura 3. Variación del índice gonadal de *Geukensia demissa* con respecto a la salinidad en la población de Nazaret.

Figure 3. Variation of the gonadic index of *Geukensia demissa* relative to water salinity in the population from Nazaret.

Discussion

The gametogenic cycle of mollusks is in general annual, but the period, duration and even the number of cycles vary depending on the environment of the species and from population to population (Bussani, 1983; Bautista, 1989). The results obtained in the present study show that mature and spawned individuals of *G. demissa* occur throughout most of the year. These results coincide with that reported by Ruiz *et al.* (1998), who indicate that bivalve mollusks in tropical areas characteristically present prolonged spawning and continuous gametogenic processes, in contrast to bivalve mollusks from temperate areas. Two gametogenic processes were observed during this study: one of lesser intensity, when organisms reached the highest percentage of maturity at the beginning of the rainy season (May–June), and another of greater intensity at the beginning of the dry season (October–November). This difference between both gametogenic processes suggests that the reproductive behavior of the species is the result of the interaction of an environmental factor in the estuary of Lake Maracaibo, mainly salinity, with the maturation pattern. This factor could regulate spawning in such a way that it modulates the increase in the number of spawning females, a fact that coincides with the highest spawning peak observed for this population. This can be appreciated in figure 2, where the regression analysis demonstrates that a significant relationship exists between the gonadic index and salinity.

Geukensia demissa is a native species of subtropical temperate areas where it occurs throughout the year, and where the changes in temperature are so marked that they induce responses in the organisms' reproductive cycle. Organisms found in tropical areas, where there are only two seasons in the year, behave differently. According to Cáceres and Figueras (1998), even mussels of the same species but subject to different environmental conditions present differences in their

inducen el desove y la actividad reproductiva, la cual se ve favorecida en condiciones de baja salinidad.

Estos resultados son similares a los obtenidos por Puyana (1995) para *Mytilopsis sallei* en el Caribe colombiano, quien señala que esta especie mostró dos picos de desove, uno entre octubre y noviembre y otro entre marzo y abril, coincidiendo con los descensos en la salinidad. De forma similar, *Crassostrea rhizophorae* en las costas venezolanas se reproduce a lo largo del año, pero presenta dos picos de desove cuando hay variaciones marcadas en la salinidad relacionadas con la época de lluvia (Vélez, 1976). Otras especies estuarinas tropicales como los venéridos *Anomalocardia brasiliana* (Gotta, 1980), *Meretrix meretrix*, *M. casta* y *Katelysia pina* (Jayabal and Kalvani, 1986) y árcidos como *Anadara* spp. (Natajaram, 1983; Broom, 1985) (citados por Puyana, 1995) tienen periodos reproductivos bastante largos, pero presentan picos de desove asociados con cambios de salinidad. Algo similar observó Urban (2000) en *Pinctada imbricata*, en Cabo de la Vela en las costas caribeñas, donde se observaron dos picos de desove principales, uno en junio y otro en octubre. En el caso concreto de *G. demissa* nuestros resultados difieren de los observados por Brousseau (1982) en Westport, Connecticut (EUA), quien observó un solo periodo de desove al año desde junio hasta agosto, relacionado con los cambios de temperatura. Otras especies de distribución subtropical como *Perna picta* (Shafee, 1989) en las costas Atlánticas de Marruecos, y *Tapes decussatus* (Rodríguez y Arnaiz 1998) en España, también presentan un periodo único de desove, desde marzo hasta junio. Los resultados obtenidos en *G. demissa* en esta investigación parecen demostrar que las poblaciones ubicadas en aguas tropicales tienen una estrategia reproductiva distinta a la encontrada en aguas templadas, como es el caso también de la almeja estuarina *Polymesoda caroliniana*, (Courtney, 1983).

Según Bautista (1989), la temperatura es uno de los factores principales que intervienen en el ciclo reproductivo; sin embargo, durante este estudio este parámetro no sufrió variaciones bruscas o notables a lo largo del año de estudio (28–35°C), contrario al caso de la salinidad que tuvo caídas bruscas evidentes. Aunque la variación observada en la temperatura parecería amplia, ésta sólo refleja el efecto de los cambios diarios ya que la actividad de campo se realizó a distintas horas del día. A este respecto la condición importante del muestreo era recolectar *G. demissa* en marea baja. Así, valores de 28°C indican la temperatura mínima anual del agua, temprano en la mañana, y valores de 35° corresponden a la máxima de temperatura anual que se observó alrededor de las 2:00 pm.

Otras especies de bivalvos que viven en el Sistema de Maracaibo, como *Polymesoda solida* (García de Severejn *et al.*, 1994) y *Tivela mactroides* (Severejn *et al.*, 1996), ambas asociadas con ambientes estuarinos, coinciden en la estrategia reproductiva detectada para *G. demissa*, confirmando que al menos en este sistema ecológico, los moluscos bivalvos que allí viven o los que logran introducirse, desarrollan estrategias reproductivas similares influenciadas principalmente por las

reproductive cycles. This can be attributed to many factors, the most important being temperature, salinity, photoperiod and food, followed by food reserves, hormonal cycles and genotype. Figure 3 shows the variation of the gonadic index relative to salinity in the study area, and as can be seen, the drop in the gonadic index, which implies the occurrence of spawning, coincides with the onset of the rainy season (July) and of the dry season (December). This suggests that drastic changes in salinity could induce spawning and the reproductive activity, which is favored under conditions of low salinity.

These results are similar to those obtained by Puyana (1995) for *Mytilopsis sallei* in the Colombian Caribbean, who reported two spawning peaks for this species, one between October and November and another between March and April, coinciding with decreased water salinity. Likewise, *Crassostrea rhizophorae* reproduces throughout the year on the coasts of Venezuela, but it presents two peaks of reproduction when marked variations in salinity occur related to the rainy season (Vélez, 1976). Other tropical estuarine species, such as the venerids *Anomalocardia brasiliana*, *Meretrix meretrix*, *M. casta* and *Katelysia pina* (Jayabal and Kalvani, 1986), and arcids like *Anadara* spp., have quite long reproductive periods, but they present spawning peaks associated with changes in salinity (Puyana, 1995). Urban (2000) also reported two spawning peaks for *Pinctada imbricata* at Cabo de la Vela on the Caribbean coast, one in June and another in October. In the specific case of *G. demissa*, our results differ from those reported by Brousseau (1982) for Westport, Connecticut (USA), who observed a single annual spawning period from June to August, related to changes in temperature. Other species of subtropical distribution, such as *Perna picta* (Shafee, 1989) on the Atlantic coast of Morocco and *Tapes decussatus* (Rodríguez and Arnaiz, 1998) in Spain, also present one spawning period from March to June. The results obtained for *G. demissa* in this study seem to demonstrate that populations from tropical waters have a different reproductive strategy than those from temperate waters. This is also the case of the estuarine clam *Polymesoda caroliniana* (Courtney, 1983).

According to Bautista (1989), temperature is one of the main factors controlling the reproductive cycle; however, in the present study, unlike salinity, this parameter did not show abrupt or notable variations during the year of study (28–35°C). Although the variation in temperature recorded could seem wide, it only reflects the effect of daily changes, since the field work was carried out at different hours of the day. In this respect, an important condition of the sampling was to collect *G. demissa* during low tide. Thus, a value of 28°C indicates the annual minimum temperature of the water early in the morning and a value of 35°C indicates the maximum annual temperature around 2:00 p.m.

Other bivalve species that inhabit the Lake Maracaibo system, such as *Polymesoda solida* (García de Severejn *et al.*, 1994) and *Tivela mactroides* (Severejn *et al.*, 1996), both associated with estuarine environments, coincide in the reproductive strategy detected for *G. demissa*. This confirms that at

variaciones predominantes en las condiciones de salinidad. *Geukensia demissa*, a pesar de estar presente en el Lago de Maracaibo debido a una introducción accidental (probablemente en el casco o agua de lastre de un barco carguero o en las patas de un ave migratoria), para poder sobrevivir en allí tuvo que adaptarse desarrollando una estrategia reproductiva distinta a la usada en su ecosistema subtropical de origen.

least in this ecological system, the bivalve mollusks found there and those that are introduced develop similar reproductive strategies, influenced mainly by the predominant variations in the salinity conditions. *Geukensia demissa* was introduced into the lake accidentally (probably on a ship's hull or in ballast water, or on the legs of migratory birds) and, to survive, it had to adapt and develop a different reproductive strategy than that used in subtropical ecosystems.

Referencias

- Bautista, C. (1989). Tecnología de los Moluscos. Ediciones Mundi Prensa, Madrid, España, 166 pp.
- Borrero, F. (1987). Tidal height and gametogenesis: Reproductive variation among populations of *Geukensia demissa*. Biol. Bull., 173: 160–168.
- Brousseau, D. (1982). Gametogenesis and spawning in a population of *Geukensia demissa* (Pelecypoda: Mytilidae) from Westport Connecticut. Veliger, 24(3): 247–251.
- Bussani, M. (1983). Guía Práctica del Cultivo del Mejillón. Editorial Acribia, Zaragoza, España, 252 pp.
- Cáceres, J. and Figueras, A. (1998). Long-term survey on wild and cultured mussels (*Mytilus galloprovincialis* LmK) reproductive cycles in the Ría de Vigo (NW Spain). Aquaculture, 162: 141–156.
- Courtney, H. (1983). A note on the reproductive season of the Carolina marsh clam *Polymesoda caroliniana* (BOSC) in an irregularly flooded Mississippi Marsh. Gulf Res. Rep., 41(3): 281–284.
- Franz, D. (1996). Size and age at first reproduction of the ribbed mussel marsh. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 205: 1–13.
- Fox, R. (1994). [Http://www.lander.edu/rsfox/geukensi.html](http://www.lander.edu/rsfox/geukensi.html).
- García de Severeyn, Y., Severeyn, H. and Ewald, J. (1994). Early development of the estuarine clam, *Polymesoda solida* (Bivalvia: Corbiculidae), in Lake Maracaibo, Venezuela. Bull. Am. Malacal. Union, 11: 56–62.
- Jayabal, R. and Kalyani, N. (1986). Reproductive cycle of some bivalves from Vellar Estuary, east coast of India. Indian J. Mar. Sci. 15: 59–60.
- Puyana, M. (1995). Aspectos biológicos y ecológicos de *Mytilopsis sallei* (Recluz, 1849) (Bivalvia: Dreissenidae) en bancos de ostras de la Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe Colombiano. Bol. Inst. Invest. Mar. Punta Betin, 24: 39–53.
- Rehder, H. (1998). The Audubon Society Pocket Guides. Chanticleer Press, 180 pp.
- Rodríguez, E. and Arnaiz, R. (1998). Gametogenesis and energy storage in a population of grooved carpet-shell clam, *Tapes decussatus* (Linné, 1787), in northwest Spain. Aquaculture, 162: 125–139.
- Romero, J., Ramírez, Y., López, M., Godoy, A. y Severeyn, H. (1996). Distribución y abundancia de *Geukensia demissa* (Bivalvia: Mytilidae) en el manglar de La Rosita, Estado Zulia. Acta Cient. Venez., 47, Supl. N° 1, p. 39.
- Romero, J., Severeyn, H., Ramírez, Y., Chavez, R. y López, M. (2002). *Geukensia demissa* (Dillwyn, 1817) (Bivalvia: Mytilidae), nuevo género y especie de mejillón para Venezuela y el Caribe. Bol. Cent. Invest. Biol., 36: 231–243.
- Ruiz, E., Cabrera, J., Cruz, R. y Palacios, J. (1998). Crecimiento y ciclo reproductivo de *Polymesoda radiata* (Bivalvia: Corbiculidae) en Costa Rica. Rev. Biol. Trop., 46: 643–648.
- Severeyn, H., Morales, F., Godoy, A. y Delgado, J. (1996). Dinámica poblacional de la almeja *Tivela mactroides* en la playa de Caño Sagua. Edo. Zulia, Venezuela. Invest. Cient., 3:16–28.
- Shafee, M. (1989). Reproduction of *Perna picta* (Mollusca: Bivalvia) from the Atlantic coast of Morocco. Mar. Ecol. Prog. Ser., 53: 235–245.
- Urban, J. (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. (1976). Crecimiento, edad y madurez sexual del ostión *Crassostrea rhizophorae* de Bahía de Mochima. Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente, 15: 65–72.

English translation by the authors.