

UNIVERSIDAD NACIONAL
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

ESTRUCTURA, DINAMICA Y CICLO REPRODUCTIVO DE LAS
POBLACIONES DE *Crassostrea rhizophorae* EN ESTERO VIZCAYA Y
ESTERO NEGRO, LIMON, COSTA RICA.

TESIS SOMETIDA A CONSIDERACION DEL TRIBUNAL EXAMINADOR DE
LA ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OPTAR AL GRADO DE LICENCIATURA EN BIOLOGIA MARINA
CON ENFASIS EN ACUACULTURA.

FRANCISCO ANTONIO ALARCON ALBA

Campus Omar Dengo

1991

i

"Esta tesis fue Aprobada por el Tribunal
examinador de la Escuela de Ciencias Biológicas de la
Universidad Nacional como requisito parcial para optar por el
grado de Licenciatura en Biología Marina con énfasis en
Acuacultura".

NOTA: 9.5

Dr. Eduardo Zamora Madriz

Eduardo Zamora
Presidente del Tribunal

Dr. Jorge Jiménez Ramón

Jorge A. Jiménez
Tutor

M.Sc. Jorge Alfaro Montoya

Jorge Alfaro
Miembro del Tribunal

Lic. Jorge Cabrera Peña

Jorge Cabrera
Miembro del Tribunal

Lic. José A. Palacios

José A. Palacios
Miembro del Tribunal

Francisco Antonio Alarcón Alba

Francisco Antonio Alarcón Alba
Graduando

DEDICATORIA

A mis padres:

Juan Francisco Alarcón Medina y Esperanza Alba de Alarcón.
Quienes con su apoyo, ejemplo y guía me han permitido ser el
ser humano que soy.

A mi esposa:

Ileana Ma. Sánchez Campos

Quien con su amor, apoyo y constante estímulo me ha ayudado a
seguir adelante.

A mi hija:

Virginia Sofía Alarcón Meza

Quien con su sola existencia me brinda alegría y estímulo.

A mis hermanas:

Angélica, Mayra, Ninfa y Nineth

Quienes siempre me han brindado apoyo, ejemplo y consejo.

AGRADECIMIENTOS

Al Programa **UNA-JICA** de Investigación y Desarrollo del Cultivo de Moluscos y Crustáceos, en especial a su Coordinador el Dr. Eduardo Zamora Madriz por el valioso apoyo material y moral que hizo posible este estudio. Al Servicio Alemán de Intercambio Académico **DAAD** por su apoyo económico que contribuyó decisivamente a la realización de esta investigación. A mis compañeros del Programa **UNA-JICA** en especial a Mauricio Vargas, Rita Requena, Alonso Baldizón, Marco Tulio Picado, Tsuneo Iwao y Yamileth Aguilar, quienes con su ayuda llena de entusiasmo, esfuerzo y solidaridad me permitieron emprender tareas de grandes dimensiones indispensables para la realización de este trabajo. A Warner Vargas por su colaboración con la cuantificación de las muestras de fitoplancton. Finalmente a todos mis compañeros de la Escuela de Ciencias Biológicas que en diferentes ocasiones colaboraron amablemente en diversas tareas propias de esta investigación.

INDICE

I.	Introducción -----	1
	Objetivos -----	6
II.	Antecedentes -----	8
III.	Materiales y Métodos -----	15
	1. Los Sitios de Estudio -----	15
	2. Determinación del estado de madurez sexual -----	19
	3. Obtención de datos ambientales -----	21
	4. Cuantificación de Fitoplancton -----	21
	5. Determinación del Índice de Condición -----	25
	6. Cuantificación de la fijación de juveniles -----	25
	7. Cuantificación de larvas planctónicas -----	26
	8. Muestreo de la Población -----	27
	9. Estudio de Cohortes -----	27
IV.	Resultados y Discusión -----	29
	1. Maduración sexual, desove y variaciones ambientales -----	29
	2. Proporción de sexos y Hermafroditismo -----	48
	3. Índice de condición -----	55
	4. Fijación de juveniles -----	63
	5. Larvas planctónicas -----	71
	6. Estructura de tallas de las poblaciones -----	74
	7. Cohortes -----	79
	8. Cuantificación global de las poblaciones -----	87
V.	Conclusiones -----	94
VI.	Recomendaciones -----	97
	Bibliografía -----	99

INDICE DE FIGURAS

Fig. 1.	Localización de las poblaciones de <i>Crassostrea rhizophorae</i> estudiadas -----	16
Fig. 2.	Vista externa de los pilotes de los puentes sobre Estero Vizcaya y Estero Negro -----	17
Fig. 3.	Vista subacuática de las poblaciones de <i>Crassostrea rhizophorae</i> estudiadas -----	18
Fig. 4.	Aspecto histológico de gónadas de machos en diferentes fases de maduración sexual -----	22
Fig. 5.	Aspecto histológico de gónadas de hembras en diferentes fases de maduración sexual -----	23
Fig. 6.	Aspecto histológico de gónadas de hermafroditas en diferentes fases de desarrollo -----	24
Fig. 7.	Frecuencia relativa de cada estadio de madurez sexual a través del tiempo -----	30
Fig. 8.	Frecuencia relativa del estadio Maduro y la lluvia mensual a través del tiempo -----	32
Fig. 9.	Frecuencia relativa del estadio Maduro y el Oxígeno a través del tiempo -----	33
Fig. 10.	Frecuencia relativa del estadio Maduro y la Salinidad a través del tiempo -----	41
Fig. 11.	Frecuencia relativa del estadio Maduro y la Temperatura a través del tiempo -----	42
Fig. 12.	Frecuencia relativa del estadio Maduro y la Biomasa de Fitoplancton a través del tiempo ---	46
Fig. 13.	Frecuencia relativa de machos en Estero Vizcaya y Estero Negro a través del tiempo -----	49
Fig. 14.	Distribución de sexos por clase de talla -----	49
Fig. 15.	Frecuencia relativa del estadio Maduro e Índice de condición a través del tiempo -----	56
Fig. 16.	Fijación de juveniles/m ² y lluvia a través del tiempo -----	60

Fig. 17.	Indice de condición promedio por clase de talla en Vizcaya a través del tiempo -----	61
Fig. 18.	Indice de condición promedio por clase de talla en Estero Negro a través del tiempo -----	62
Fig. 19.	Perfiles de distribución de temperatura, salinidad, oxígeno y larvas/L en la columna de agua a través del tiempo -----	72
Fig. 20.	Distribución de tallas de la población en el pilote I (Vizcaya) para ostras vivas y ostras muertas a través del tiempo -----	75
Fig. 21.	Distribución de tallas de la población en el pilote II (Vizcaya) para ostras vivas y ostras muertas a través del tiempo -----	76
Fig. 22.	Distribución de tallas de la población en el pilote III (Esteros Negro) para ostras vivas y ostras muertas a través del tiempo -----	77
Fig. 23.	Distribución de frecuencia por tallas del Cohorte seguido en Estero Negro a través del tiempo -----	80
Fig. 24.	Sobrevivencia del Cohorte seguido en Estero Negro a través del tiempo -----	81
Fig. 25.	Distribución de frecuencia por tallas del cohorte seguido en Vizcaya a través del tiempo -----	82
Fig. 26.	Sobrevivencia del Cohorte seguido en Estero Vizcaya a través del tiempo -----	83
Fig. 27.	Promedio de ostras vivas/m ² a través del tiempo -----	88
Fig. 28.	Porcentaje de ostras vivas por estrato de población a través del tiempo -----	89

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Tasas de crecimiento promedio de los juveniles de mayor talla colectados en el estrato superior en los picos de fijación de <i>C rhizophorae</i> en Estero Vizcaya y Estero Negro -----	66
Cuadro 2. Resultado del Analisis de Varianza para la tasa de crecimiento de los juveniles de mayor talla colectados en el estrato superior en los picos de fijación en Estero Vizcaya y Estero Negro -----	66
Cuadro 3. Densidades de fijación de juveniles/m ² durante los picos de fijación en el estrato superior de las poblaciones en Estero Vizcaya y Estero Negro -----	68
Cuadro 4. Resultados del Análisis de Varianza para la densidad de fijación de juveniles/m ² durante los picos de fijación en Estero Vizcaya y Estero Negro -----	68
Cuadro 5. Cuadro de Vida del Cohorte de <i>C rhizophorae</i> seguido en Estero Negro a través del tiempo --	84
Cuadro 6. Cuadro de Vida del Cohorte de <i>C rhizophorae</i> seguido en Vizcaya a través del tiempo -----	84
Cuadro 7. Total de individuos colectados por pilote y por profundidad a través del período de estudio en las poblaciones de <i>C rhizophorae</i> en Estero Vizcaya y Estero Negro de Enero de 1989 a Enero de 1990 -----	90

RESUMEN

Las poblaciones de *Crassostrea rhizophorae* estudiadas se encuentran muy cerca de las bocas de Estero Vizcaya y Estero Negro en la provincia de Limón, sobre la costa Caribe de Costa Rica ($9^{\circ} 50' N$ y $83^{\circ} 00' O$). El estudio se realizó entre enero de 1989 y febrero de 1990.

Para el estudio de estas poblaciones mensualmente se realizaron las siguientes actividades: Determinación del estado de madurez sexual mediante el estudio histológico de las gónadas, obtención de datos ambientales mediante mediciones *in situ* y colecta de información meteorológica, cuantificación del fitoplancton, determinación del índice de condición, cuantificación de la fijación de juveniles, cuantificación de larvas planctónicas, toma cuantitativa de muestras de la población y seguimiento de cohortes.

Las poblaciones de *Crassostrea rhizophorae* de Estero Vizcaya y Estero Negro alcanzan sus picos de madurez sexual durante las estaciones secas, las cuales generalmente ocurren en esa zona durante febrero-marzo y setiembre-octubre. No obstante, en Estero Negro durante casi todo el año existen individuos sexualmente maduros. En ambas poblaciones ocurren desoves masivos al final de las estaciones secas, cuando la salinidad y temperatura alcanzan valores máximos.

Los picos de fijación de juveniles en ambas poblaciones tienen lugar durante las estaciones lluviosas (estos picos variaron entre $12,957 \pm 1,809$ y $17,500 \pm 5,503$ juveniles/m² en Estero Vizcaya y entre $16,625 \pm 1500$ y $207,025 \pm 6894$ juveniles/m² en Estero Negro). Las mayores fijaciones ocurren al inicio de las lluvias en Estero Vizcaya, con un mes de retraso en Estero Negro. En ambas poblaciones la densidad

de fijación de juveniles se incrementa con la profundidad.

Debido a drásticas disminuciones de oxígeno disuelto en el agua ocurre masiva mortalidad en ambas poblaciones, la cual alcanza niveles catastróficos en Estero Vizcaya (40.0% en el estrato superior y 56% en el estrato inferior en Estero Negro y 90.6% para el estrato superior y 99.4% para el estrato inferior en Estero Vizcaya, mortalidades estimadas respecto a la densidad de población promedio para cada estrato). La caída de los niveles de oxígeno sucede durante la época seca después de masiva reproducción y muerte de plancton y bajo condiciones de gran estratificación de la columna de agua. Estas mortalidades parecen ocurrir cíclicamente asociadas a estaciones más secas de lo común.

Las mortalidades catastróficas coinciden con períodos de reproducción pero no llegan a impedirla. Los juveniles fijados en Estero Vizcaya después de masiva mortalidad en la población, presentaron velocidades de crecimiento significativamente mayores que los fijados en períodos normales.

Las poblaciones estudiadas presentan rasgos de hermafroditismo secuencial protándrico. Los individuos alcanzan la primera madurez sexual como machos y en posteriores ciclos de maduración sexual y desove maduran como hembras. La transformación de sexos ocurre entre los 50 y 60 mm de altura. Un pequeño porcentaje de la población (1.0%) cambia de sexo dentro de un mismo ciclo de maduración sexual presentando ambos sexos al mismo tiempo.

ESTRUCTURA, DINAMICA Y CICLO REPRODUCTIVO DE LAS POBLACIONES DE *Crassostrea rhizophorae* EN ESTERO VIZCAYA Y ESTERO NEGRO, LIMON, COSTA RICA.

I. INTRODUCCION:

Las ostras, desde hace mucho tiempo, han sido una importante fuente de alimento para muchos pueblos del mundo, especialmente en Asia. Excavaciones e investigaciones históricas indican que en Japón el consumo masivo de ostras comenzó hace varios miles de años y que el cultivo sistemático de *Crassostrea gigas* se inició a principios del siglo diecisiete en la bahía de Hiroshima (Ventilla, 1984).

En la época actual son varios los países del mundo que cultivan ostras a escala comercial. Los más importantes productores son Estados Unidos, Japón, Corea y Francia (Anon, 1980).

Pero no solo existen ostras en las regiones templadas, muchas especies de ostras se extienden a través del trópico. En los países tropicales las ostras generalmente son cosechadas de los bancos naturales y sólo en muy pocos países se ha desarrollado su cultivo comercial. Actualmente 11 países tropicales en el mundo, seis en América Latina, están produciendo ostras cultivadas principalmente del género *Crassostrea* (FAO, 1984).

Crassostrea rhizophorae, conocida como ostión de mangle, es una ostra tropical que vive sobre las raíces de los árboles de mangle en zonas estuarinas asociadas con bajas y fluctuantes salinidades (Farfante, 1954). *C rhizophorae* es encontrada a través de todas las islas del Caribe desde, Florida hasta Venezuela, y en la costa continental desde la

Los principales trabajos de investigación sobre esta especie realizados en Costa Rica son: el ensayo de diferentes materiales para colectores de semilla (Alfaro, et al., 1984; Alfaro 1985; Alfaro et al., 1985; Alfaro y Zamora 1985.), ensayo de sistemas flotantes de cultivo (Alfaro, 1985; Quesada, et al., 1985), evaluación de lugares adecuados para el cultivo (Alfaro, 1985; Quesada et al., 1985) cuantificación de las tasas de filtración (Madrigal, et al., 1985 a), determinación del índice de condición (Cabrera, et al., 1983), determinación de tallas comerciales (Cabrera, et al., 1983), evaluación del crecimiento a talla comercial (Alfaro, 1985; Cabrera, et al., 1983), distribución preliminar de tallas de la población de Vizcaya (Madrigal et al., 1985 b), procedimientos de depuración de ostras para el mercado (Madrigal, 1985), estudio de la factibilidad económica de su cultivo (Pacheco, 1987) y finalmente al desarrollo de técnicas de reproducción artificial y cría de larvas (Alarcón, 1987; Yukihiro y Alarcón, 1987; Picado, 1989; Requena, 1989; Vargas, 1989).

Los estudios hasta ahora realizados en las poblaciones naturales de ***Crassostrea rhizophorae*** de Costa Rica se resumen así:

Entre Enero y Junio de 1982 en el Estero Vizcaya se dio seguimiento a un grupo de ostras mantenidas en un sistema flotante de cultivo cercano a la población natural. Se obtuvieron datos de crecimiento y se observó que la ostra más pequeña con signos de madurez sexual fue de 13 mm, aunque no se observaron individuos desovados menores de 21 mm (Pacheco, et al., 1983). Desafortunadamente de este trabajo no se obtuvieron datos acerca de la sobrevivencia de las ostras estudiadas, ni se midió ningún parámetro ambiental a lo largo de éste período.

Alfaro (1985) obtuvo en 1984, en Estuario Vizcaya, Costa Rica, los siguientes datos de fijación de "semilla" y parámetros ambientales.

Variaciones mensuales de temperatura, salinidad y asentamiento de ostras en Estuario Vizcaya, Limón.

Fecha: 1984	Temperatura		Salinidad		Asentamiento de semilla
	Om	lm	Om	lm	
Mayo 14	26	27	1	8	ausencia
Julio 24	27	30	8	23	presencia
Agosto 20	26	27	1	4	ausencia
Septiembre 17	31	32	2	22	presencia
Octubre 16	32	35	5	18	presencia

Fuente: Alfaro. (1985)

Estos datos sugirieron una gran influencia de la salinidad sobre la fijación de semillas en esta población. Sin embargo, la fijación de juveniles no fue cuantificada, y tampoco se evaluó toda la columna de agua, lo que no permite tener una visión clara de los procesos que allí ocurren. Muestreos preliminares realizados en este estuario (observación personal), sugirieron que éste es fuertemente estratificado, presentando salinidades que van desde 0 g/L hasta 28 g/L desde la superficie al fondo, en tan solo 5 metros de profundidad. La población de ostras no comienza sino a 1.5 m por debajo de la superficie, por tanto, ni la simple presen-

cia o ausencia de fijación de semillas, ni la temperatura y salinidad en la superficie y a 1 m de profundidad, aportaron mucho al conocimiento de la población.

Finalmente en Diciembre de 1983, Madrigal et al. (1985 b) mediante un muestreo por cuadrantes al azar, tomaron 6 muestras de la población de ostras en Estero Vizcaya. Determinaron que en esa fecha el 66.6% de los individuos de la población estaban comprendidos entre 42 y 78 mm, un 18.4% con tallas inferiores a 42 mm y un 15% con tallas superiores a los 78 mm. La determinación de la distribución por tallas de la población es de gran importancia, pero en un ambiente estuarino como el de Vizcaya, conocido por sus drásticas fluctuaciones, una determinación aislada en el tiempo aporta muy poca información acerca de la población, máxime si ésta no fue acompañada por la medición de ningún tipo de parámetro ambiental.

Sobre la población de ostras de Estero Negro en Limón, no se ha publicado ningún estudio hasta la fecha.

Dada la falta de información sobre el ciclo de maduración sexual y desove de las poblaciones de Estero Vizcaya y Estero Negro, no es posible determinar las mejores épocas para la colecta de semillas y/o reproductores maduros sexualmente para el desove artificial en laboratorio.

Las poblaciones de *Crassostrea rhizophorae* de Estero Vizcaya y Estero Negro, aunque pequeñas, son las principales del país. Por lo tanto se plantea esta investigación con el fin de obtener la información biológica que permita el manejo racional de las mismas.

OBJETIVOS**Objetivo General:**

Estudiar la estructura, dinámica y ciclos reproductivos de las poblaciones de **Crassostrea rhizophorae** de Estero Vizcaya y Estero Negro en Limón, Costa Rica.

Objetivos específicos:

1. Determinar la época del año en que alcanzan sus picos máximos los procesos de maduración sexual y desove en las poblaciones de **Crassostrea rhizophorae** de Estero Vizcaya y Estero Negro, así como los factores ambientales determinantes.
2. Estudiar las variaciones en la proporción de sexos en las poblaciones de **C rhizophorae** de Estero Vizcaya y Estero Negro y su relación con la actividad reproductiva.
3. Conocer la variación estacional de los índices de condición promedio en ambas poblaciones así como los factores ambientales relacionados.
4. Determinar la época del año en que la fijación de juveniles alcanza sus valores máximos en ambas poblaciones así como los factores ambientales relacionados.
5. Estudiar las variaciones estacionales de la densidad de larvas planctónicas en la columna de agua en ambos esteros y su relación con los procesos reproductivos de las respectivas poblaciones de **C. rhizophorae**

6. Conocer las variaciones de la sobrevivencia y el crecimiento en ambas poblaciones de *C rhizophorae*.
7. Establecer laa variación estacional de la composición por tallas de las poblaciones estudiadas.
9. Determinar la existencia de estratificación vertical en las poblaciones en cuanto a: densidad, distribución por tallas, índice de condición de los individuos, madurez sexual, presencia de larvas planctónicas y fijación de semillas.

II. ANTECEDENTES

La actividad reproductiva de los moluscos bivalvos, tanto en la zona templada como en el trópico presentan patrones cíclicos (Angel, 1986).

El ciclo de la actividad sexual en los bivalvos involucra el inicio de la gametogénesis, el crecimiento de los espermatocitos y oocitos, incluyendo el proceso de vitelogénesis en las hembras; la maduración fisiológica de los gametos que han alcanzado su máximo tamaño, y su liberación al medio durante el desove (Bayne, 1975). En estrecha relación con este ciclo está el ciclo de síntesis, almacenamiento y utilización de las reservas de carbohidratos y lípidos (Bayne, 1975). Dichas reservas son almacenadas en el tejido conectivo de la gónada en el género **Crassostrea** (Loosanoff, 1965).

El ciclo gametogénico, aunque es regulado mediante mecanismos nerviosos y hormonales (Lubet, 1955), ocurre como respuesta a cambios cíclicos de factores ambientales, los cuales actúan como disparadores y sincronizadores (Bayne, 1975).

En la zona templada se ha comprobado que la temperatura es la principal variable ambiental que dispara la iniciación de la gametogénesis, determina el tiempo durante el cual se dará el crecimiento y maduración de los gametos y dispara el desove (Loosanoff y Davis, 1963). Sin embargo, dado que la producción de gametos representa un gasto de energía para el animal, resulta indispensable el suministro de nutrientes ya sea en forma de abundante alimento en el medio, o como reservas en los tejidos (Bayne, 1975).

Las ostras tropicales de zonas estuarinas, aunque no están sometidas a grandes variaciones de temperatura, sí están sometidas a rápidos y drásticos cambios de salinidad y repentinas inundaciones de barro y sedimentos durante la época lluviosa (Angell, 1986).

Los factores ambientales que determinan los ciclos de maduración sexual y desove de las ostras tropicales aún no han sido claramente establecidos (Angell, 1986). Existe gran polémica entre diferentes investigadores acerca de cuales son los factores ambientales determinantes para la maduración sexual y desove de las ostras tropicales. En diferentes momentos han surgido diferentes teorías que pretenden tener una respuesta.

Por un lado están los seguidores de la llamada "Orton's Rule" quienes sostienen que al igual que en las zonas templadas, en el trópico son las variaciones de temperatura el factor principal en el ciclo gametogénico (Stephen, 1980).

En Costa Rica se ha observado que **Anadara tuberculosa**, **Anadara grandis** y **Chione subrugosa** desovan cuando la temperatura se incrementa (Cruz, 1984, 1986 a,b).

Por otra parte, están los seguidores de la llamada "Crip's Rule" quienes afirman que existe una relación entre los ciclos de reproducción de los bivalvos tropicales y los períodos de alta disponibilidad de alimento planctónico para las larvas Braley (1982). Incluso algunos seguidores de esta teoría como Lasiak (1986) aseguran que especies como **Crassostrea cucullata** y el mejillón **Perna perna** que habitan regiones donde ocurren frecuentes surgencias o "upwelling" con el consecuente afloramiento de fitoplancton, presentan ciclos de

maduración y desove asincrónicos e intermitentes como una estrategia adaptativa para asegurar la sobrevivencia de algunas larvas en tan impredecible ambiente. Este concepto ya había sido planteado anteriormente por Griffiths (1977) como una tendencia en poblaciones de moluscos de litoral en zonas de frecuentes surgencias o "upwelling".

Ruíz et al. (1969) reportó que el alto contenido de carbohidratos en la carne, el cual ocurre en periodos post-desove, en **Crassostrea rhizophorae** en Venezuela está asociado a las surgencias o "upwelling" ocurridas en la zona.

Finalmente están los seguidores de la llamada "Hornell's Rule" quienes afirman que existe evidencia experimental de la influencia de la salinidad y los cambios en la composición iónica del agua sobre el ciclo de maduración sexual y desove de ostras tropicales (Stephen, 1980). Según este autor, el patrón gametogénico está sincronizado por los procesos de incremento y disminución de la salinidad asociados al régimen de lluvias. Afirma que el desove ocurre como respuesta a la disminución de la salinidad del agua durante el inicio de las lluvias.

Angell (1973) reportó que **Crassostrea rhizophorae** en la laguna La Restinga en Venezuela madura sexualmente durante los periodos de baja salinidad asociados a la estación lluviosa.

En costa Rica Cruz (1986 a,b) observó que **Anadara grandis** y **Chione subrugosa** el descenso de la salinidad coincidió con el desove. Igual tendencia fué observada en **Protothaca asperrima** por Palacios et al., (1986) y en **Mytela guyanensis** por Cruz (1989).

Sin embargo como discute ampliamente Cruz (1989), aunque la mayoría de los autores coinciden en que el descenso de la salinidad es lo que estimula el desove, en otras especies se ha reportado que el desove mas bien ocurre cuando las salinidades suben. Tal el caso en Costa Rica de **Anadara tuberculosa** (Cruz, 1984). Así como lo reportado por López y Gómez (1982) aceca de que el desarrollo de los gametos en **Sacostrea lugubris** y **S. echinata** en el oeste de Filipinas coincide con los períodos de alta salinidad.

Chin y Lim (1975) reportaron que en Malasia **Crassostrea belcheri** desova durante la estación lluviosa y que la maduración sexual ocurre durante la época seca cuando la salinidad tiende a ser más alta y estable.

Según Coe (1943) el 96% de las especies de moluscos bivalvos conocidas son dioicas o gonocóricas, es decir que poseen sexos separados y definidos a través de todo el ciclo de vida. Sin embargo en un pequeño porcentaje de especies los individuos presentan células sexuales masculinas y femeninas simultáneamente o secuencialmente.

Según Fretter y Graham (1964) las ostras del género **Crassostrea** muestran lo que Coe (1943) llamó hermafroditismo alternativo, es decir que aunque no presentan gametos masculinos y femeninos al mismo tiempo, los individuos cambian de sexo en forma errática sin patrón definido.

La proporción de sexos reportada para **Crassostrea rhizophorae** varía ampliamente. Por ejemplo Nascimento y Lunetta (1978) encontraron que el 83.5% de los individuos entre 40-60 mm fueron hembras. Littlewood y Gordon (1988) reportaron que en ese mismo rango de tallas el porcentaje de hembras varió

entre 18% y 43.6%. Velez (1982) reportó que la proporción de sexos se mantuvo aproximadamente 1:1. Nikolic y Bofill (1971) reportaron proporciones macho a hembra de aproximadamente 0.67. Nascimento y Da Silva (1980) reportaron proporciones que variaron desde 0.05 hasta 0.41. Pacheco et al (1983) reportaron proporciones de sexos de 3.03.

Para explicar el por qué de tanta variación en la proporción de sexos Littlewood y Gordon (1988) sugieren que probablemente la estructura de edades y tallas de las poblaciones de ostras podría ser el principal factor a considerar, dado que se han reportado casos de hermafroditismo de naturaleza protándrica en esta especie (Angell, 1973; Nascimento y Da Silva, 1980; Velez, 1982).

Diversos autores han encontrado que existe correlación entre el Índice de condición y el ciclo gametogénico en moluscos bivalvos (Cruz, 1989). Por lo tanto, y dado que su determinación es mucho más rápida y sencilla que el análisis histológico de las gónadas, muchos autores estudian el ciclo reproductivo mediante el índice de condición (Angell, 1986). Asimismo el índice de condición se utiliza para determinar la calidad o gordura de un bivalvo desde el punto de vista de su comercialización (Lucas y Benninger, 1985).

Chin y Lim (1975) anotan que en *Crassostrea belcheri* el índice de condición fue alto durante los períodos de reducida fluctuación de salinidad (menos de 2.5 partes por mil) y declinó cuando las variaciones de salinidad fueron de 5 partes por mil ó más durante la época lluviosa, lo cual ellos atribuyeron al desove.

Diversos autores han estudiado el ciclo reproductivo de

los moluscos bivalvos cuantificando directamente las variaciones en la densidad de fijación de juveniles (García, 1976; Pellizato, 1984; Haven y Fritz, 1985; Littlewood y Gordon, 1988). Este método permite no solo inferir los períodos de desove, sino también estimar las posibilidades de obtención de "semilla" para proyectos de cultivo.

Los cultivadores de ostras en el trópico se enfrentan con el problema de la predicción de las fijaciones masivas de semilla de las poblaciones naturales, dado que éstas podrían desovar continuamente en muy pequeñas cantidades. Otras veces se enfrenta el problema de la excesiva densidad de fijación, que causa mortalidad en la semilla colectada. Y finalmente a diferencia de lo que ocurre en las aguas templadas, durante los períodos de fijación los competidores son un serio problema en el trópico (Angell, 1986) por lo que una estimación precisa de los picos de fijación permitiría disminuir la competencia de otros organismos por el espacio del colector.

La fijación de "semillas" de ostras tropicales usualmente ocurre todo el año, aunque presenta picos de intensidad (Angell, 1986). La densidad de fijación de "semillas" de **Crassostrea rhizophorae** en Venezuela alcanza sus picos máximos durante los períodos de más baja salinidad y varía de acuerdo a la profundidad con más densas fijaciones cerca de la superficie (Angell, 1973). Se ha comprobado asimismo que la fijación de semillas puede ser muy localizada y que unas pocas decenas de metros pueden resultar en diferencias dramáticas de la densidad de fijación. Lo anterior ocurre debido a la influencia de feromonas en la fijación gregaria en los alrededores de la población de adultos (Veitch y Hidu, 1971; Hidu et al. 1978).

Tests
1613

912658

BCA1299A
BIBLIOTECA-UNA

La determinación de la abundancia de larvas en el agua es otro método utilizado con frecuencia para la predicción de las fijaciones masivas en poblaciones de moluscos bivalvos (Rojas, 1969; Angell, 1973; Alcaraz y Dominguez, 1985; Scheltema, 1989).

En la laguna Larestinga en Venezuela, se encontraron larvas de *C rhizophorae* en el agua durante todo el año, presentando picos de abundancia en enero y febrero cuando la salinidad disminuye (Angell, 1973).

En Lago Harbor, Nigeria, Sandison (1966) estableció que la salinidad ejerce una influencia dominante sobre la distribución y abundancia de las larvas de la ostra *C gassar*, presentando éstas un óptimo de preferencia de 30 partes por mil.

El conocimiento de la distribución por tallas de una población a lo largo del año se ha utilizado en poblaciones de diferentes especies para evaluar el estado de la misma, es decir, si está en expansión o incremento, si es una población que disminuye, si está estable o si está estacionaria (Krebs, 1986).

Para comprender mejor los procesos ocurridos dentro de una población natural, es muy importante conocer acerca de la natalidad y la mortalidad. Tanto la mortalidad como la fecundidad varían de acuerdo a la edad de los individuos. El más confiable método para la determinación de la mortalidad y la fecundidad específicas por edad en poblaciones de reproducción continua o al menos con generaciones traslapadas, es seguir el destino de un grupo de individuos nacidos en el mismo intervalo de tiempo. Este grupo es llamado "cohorte" (Begon y Mortimer, 1986).

III. MATERIALES Y METODOS

1. LOS SITIOS DE ESTUDIO

Las poblaciones de *Crassostrea rhizophorae* estudiadas en este trabajo se encuentran ubicadas muy cerca de las bocas de Estero Vizcaya y Estero Negro en la provincia de Limón, sobre la costa Caribe de Costa Rica ($9^{\circ} 50' N$ y $83^{\circ} 00' O$). (Fig. 1)

En ambos esteros, las poblaciones de *C rhizophorae* están restringidas a la superficie de los pilotes de los puentes que dan paso a la carretera que une la ciudad de Limón con Sixaola. Dos pilotes en Estero Vizcaya y uno en Estero Negro (Fig. 2). La profundidad en donde se encuentran los pilotes es de aproximadamente 5 m en Estero Vizcaya y 4 m en Estero Negro.

En Estero Vizcaya la población consiste en una banda de aproximadamente 3 m. de altura sobre cada pilote (Fig. 3). Esta banda inicia 1.5 m. por debajo de la superficie del agua, y se extiende hasta aproximadamente 0.5 m antes de llegar al fondo. En estero Negro la población es una banda de aproximadamente 2.5 metros de altura sobre un único pilote. Dicha banda inicia 0.5 m por debajo de la superficie del agua y se extiende hasta aproximadamente 0.5 m antes del fondo.

Para el estudio de estas poblaciones, mensualmente desde enero de 1989 hasta enero de 1990, se realizaron las siguientes actividades: Determinación del estado de madurez sexual, obtención de datos ambientales, cuantificación del fitoplancton, determinación del índice de condición, cuantificación de la fijación de juveniles, cuantificación de larvas planctóni

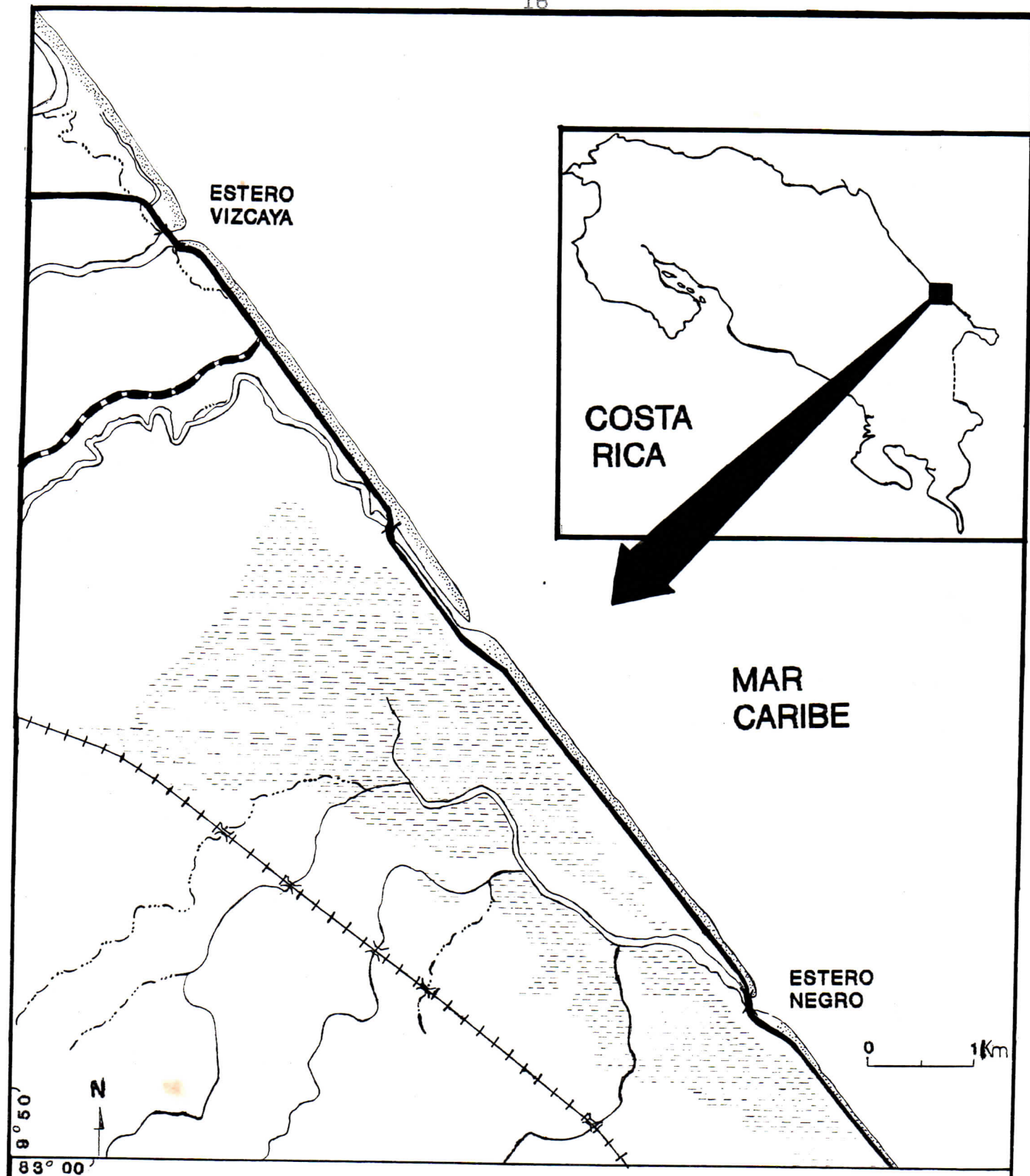


Fig. 1 Localización de las poblaciones de *Crassostrea rhizophorae* en a=Estero Vizcaya y b=Estero Negro en Limón, Costa Rica.



Fig. 2 Vista externa de los Pilotes de los puentes sobre
a=Estero Vizcaya y b= Estero Negro. Sustratos de las pobla-
ciones de *Crassostrea rhizophorae* estudiadas

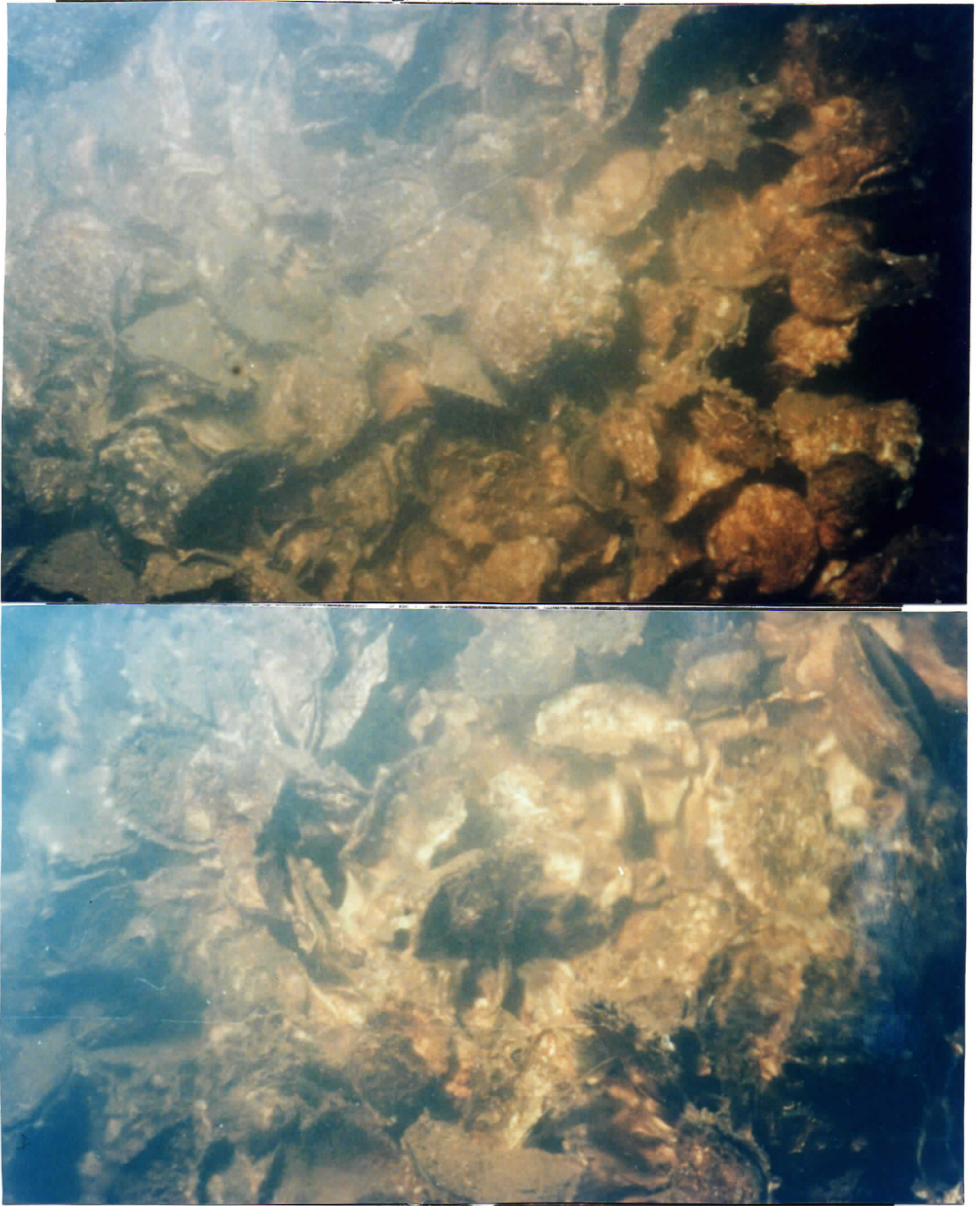


Fig. 3 Vista Subacuática de las poblaciones de *Crassostrea rhizophorae* estudiadas. Fotografías tomadas a 2 y 3 metros de profundidad.

cas, muestreo de la población y seguimiento de cohortes.

2. DETERMINACION DEL ESTADO DE MADUREZ SEXUAL

Para la determinación del estado de madurez sexual se prepararon cortes histológicos de las gonadas de una muestra de 6 individuos de diferentes tallas por cada estrato de población en cada pilote, lo cual implicó un promedio de 33 ostras por mes. En total se prepararon cortes histológicos de las gonadas de 400 individuos.

A cada individuo se le midió la altura de concha, se separó el cuerpo blando y se fijó con formalina bufferizada al 10 %. De cada individuo se tomaron tres secciones transversales, una a la altura de los palpos labiales, otra intermedia y otra a la altura del músculo aductor.

Todas las muestras fueron procesadas según las técnicas convencionales de deshidratación e inclusión en parafina. Se hicieron tres cortes transversales de 6-8 μm de espesor, uno en cada una de las secciones obtenidas de cada ostra. Los cortes fueron teñidos en hematoxilina y eosina y sellados de acuerdo a los procedimientos convencionales (Howard, 1983). En total se prepararon 1,200 cortes histológicos correspondientes a 400 ejemplares.

La condición gonadal de la muestra se estableció analizando los cortes histológicos y agrupando a los individuos en 5 estadios, los cuales fueron variaciones y combinaciones de los usados para esta especie por otros autores (Angell, 1973; Nascimento y Lunetta, 1978; Nascimento y Da Silva, 1980; Velez, 1976). La escala de madurez sexual utilizada en este trabajo fué la siguiente:

Escala de Madurez sexual

0. Reposo

El tejido gonadal está formado solamente por tejido conectivo interfolicular que rodea a la masa visceral. No se observan folículos y si existen son muy pequeños y contienen células germinales indiferenciadas.

1. Inicial

Folículos muy pequeños formándose en la membrana genital localizada en la periferia de la masa corporal. En los machos se observan muchas espermatogonias que le dan apariencia granulosa al folículo, concentradas principalmente en las paredes foliculares internas. En las hembras se observan oogonios formándose en las paredes foliculares internas.

2. Madurando

Folículos de tamaño moderado creciendo entre tejido conectivo que está presente en cantidad variable alrededor de la masa visceral. En los machos junto a los espermatogonios se observan espermatozoides en cantidad moderada en el lumen de los folículos con sus flagelos dirigidos hacia el centro del lumen. En las hembras se ven oogonias, oocitos primarios y algunos oocitos pedunculados creciendo en las paredes foliculares internas.

3. Maduro

Folículos grandes ocupando toda la gónada. El tejido conectivo prácticamente desaparece por la yuxtaposición de las paredes de los grandes folículos. Las paredes de los folículos son muy delgadas. En los machos los folículos están llenos de grandes masas de espermatozoides con sus flagelos hacia el lumen folicular. En las hembras la mayoría de los oocitos con pedúnculos o libres en el lumen folicular

ocupando todo el espacio.

4. Desovado

Los folículos se ven reducidos, semivacios y con las paredes rotas. En las hembras se observan en el lumen unos pocos ovulos grandes y redondeados y en los machos unos pocos grupos de espermatozoides.

En las Figuras 4 y 5 se presenta el aspecto histológico de las gónadas en los diferentes estadios de desarrollo sexual considerados en este trabajo, para machos y hembras respectivamente.

3. OBTENCION DE DATOS AMBIENTALES

Se establecieron 2 estaciones de muestreo en Estero Vizcaya (Pilotes I y II) y una en Estero Negro (Pilote III). Se realizaron mediciones en la columna de agua a intervalos de 1 m de profundidad en cada estación. Las mediciones se realizaron entre las 11:00 y las 15:00 horas. La salinidad, la temperatura y el oxígeno disuelto se midieron in situ mediante un termo-salinómetro portátil YSI 33M -s-c-t y un oxigenómetro portátil YSI, 51B respectivamente.

Se obtuvo el registro diario de precipitación pluvial y brillo solar tomado en la estación meteorológica del aeropuerto de Limón, localizada a 6 Km de la boca del río Vizcaya y a 14 Km de la boca de Estero Negro.

4. CUANTIFICACION DEL FITOPLANCTON

En cada estación de muestreo, mediante una botella Niskin, se colectaron muestras de agua a intervalos de 1 metro de profundidad. Las muestras se fijaron con 3-4 ml de

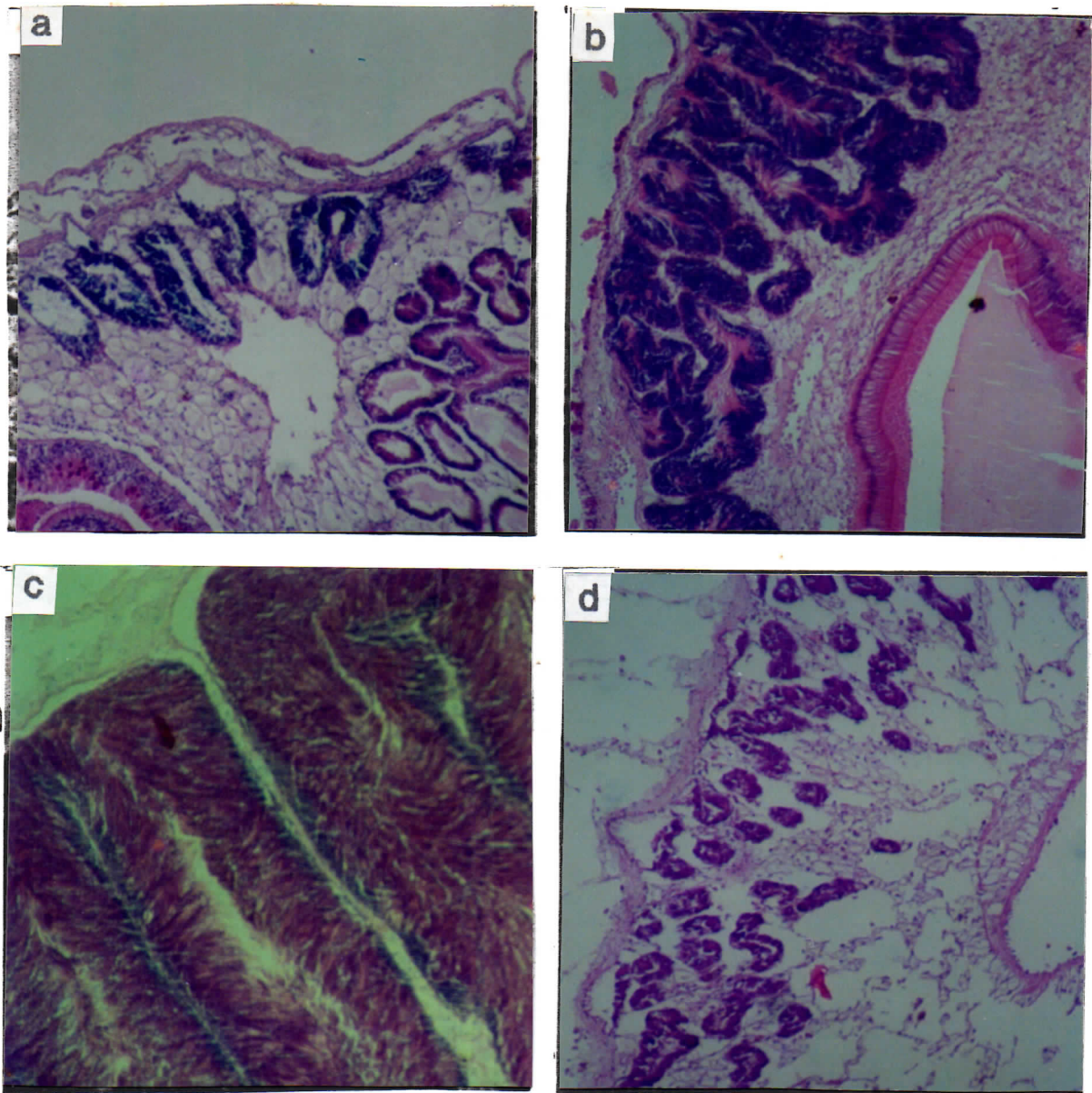


Fig. 4 Aspecto histológico de gonadas de machos en diferentes fases de maduración sexual. a=Inicial, b=Madurando, c=Maduro, y d=Desovado.

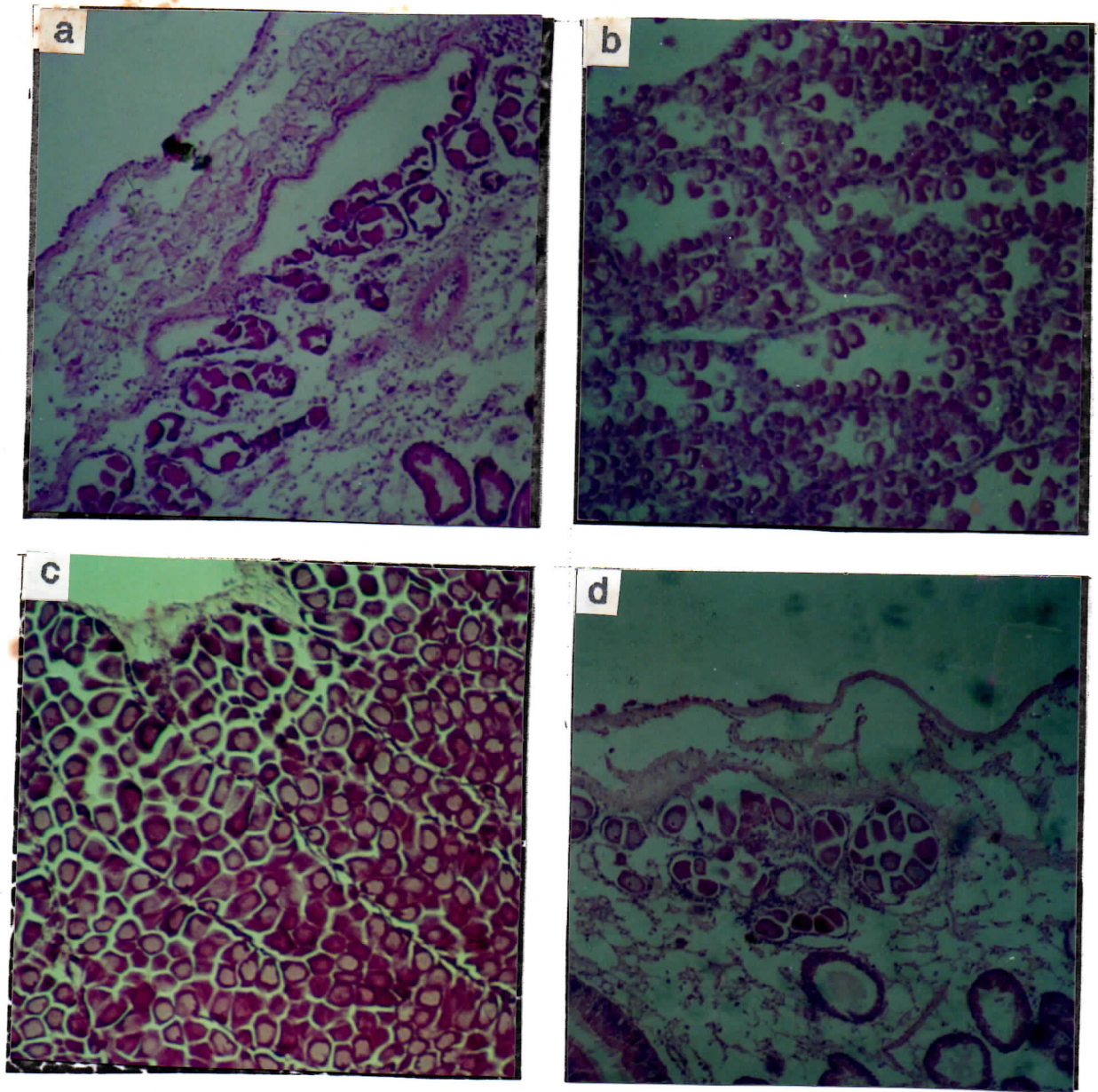


Fig. 5 Aspecto histológico de gonadas de hembras en diferentes fases de maduración sexual. a=Inicial, b=Madurando, c=Maduro y d=Desovado.

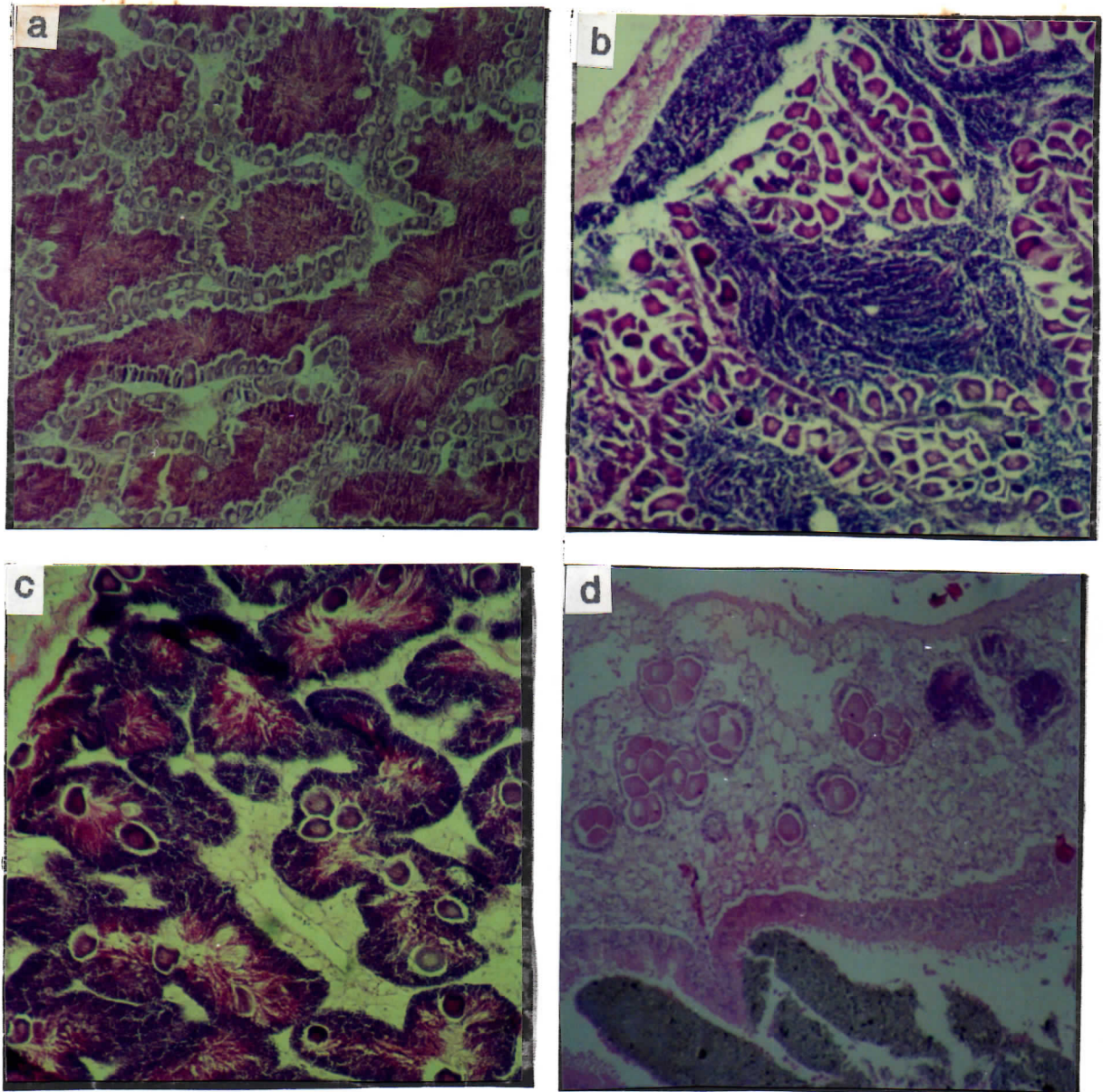


Fig. 6 Aspecto histológico de las gonadas de hermafroditas en diferentes fases de desarrollo. a=macho maduro/hemb madurando, b=macho/hemb maduros, c=desovado como hemb, d=desovado.

solución de lugol-acido acético (Sournia,1978). Finalmente se determinó la profundidad del disco de Secchi.

Las muestras fueron entregadas al laboratorio de Fito-plancton Marino de la Universidad Nacional quienes realizaron su identificación y cuantificación.

5. DETERMINACION DEL INDICE DE CONDICION

Para la determinación del índice de condición, se tomó una muestra de 15 ostras del estrato superior y 15 ostras del estrato inferior de la población en cada pilote. La muestra se tomó incluyendo el mas amplio rango de tallas posible. En total se determinó el índice de condición de 866 individuos.

El índice de condición utilizado fué el recomendado por Nascimento y Pereira (1980) y Walne (1970). A cada ostra se le determinó la altura de concha, el volúmen total, el volúmen de concha, el volúmen intervalvar y el peso seco de la carne. El volúmen fué medido mediante el método mejorado recomendado por Rodhouse (1977). El peso seco de la carne se determinó después de secarla por 36 horas a una temperatura de 70 grados celsius. El índice de condición se calculó mediante la siguiente relación:

$$IC = \text{Peso seco de carne (g)} \times 1,000 / \text{Vol. total} - \text{Vol.concha}$$

6. CUANTIFICACION DE LA FIJACION DE JUVENILES

Cada mes fueron colocados colectores en cada uno de los pilotes y retirados al mes siguiente. Se utilizaron placas de asbesto de 5.0 x 10.0 cm como sustrato para la colecta de juveniles. Las placas de asbesto fueron sujetadas en posición horizontal a una cuerda común de tal manera que quedaron

3 placas en cada cuerda. Las placas fueron sujetadas a intervalos de 90 centímetros una de la otra y colocadas de tal manera que quedaron cubriendo el ámbito de profundidades ocupado por cada población estudiada. Es decir que quedó una cercana al límite superior, otra a mitad del estrato superior y la última a mitad del estrato inferior de las poblaciones. Se colocaron 3 cuerdas por cada pilote cubriendo diferentes puntos, lo que dió 3 repeticiones por estrato, 9 colectores por pilote sumando 27 colectores por mes.

En el laboratorio cada colector fué analizado mediante un estereoscopio. Se contaron todos los juveniles fijados y se midió la altura y longitud de la concha a una submuestra de hasta 80 individuos por colector. La submuestra se tomó abarcando el más amplio rango de tallas posible entre los juveniles presentes siguiendo transectos a lo ancho del colector a intervalos de 2 ó 3 cm, hasta completar los 80 individuos.

7. CUANTIFICACION DE LARVAS PLANCTONICAS

En cada estación de muestreo mediante una botella Niskin, se tomaron muestras de agua a intervalos de 1 metro desde la superficie hasta el fondo. Cada muestra fué concentrada *in situ* mediante un tamiz de 45 μ m de abertura de malla y se fijaron con formalina al 10% .

En el laboratorio cada muestra fué analizada al microscopio. Se contó y midió la altura y longitud de las valvas de todas las larvas velíger de bivalvos presentes. En total se contaron y midieron 5,891 larvas. La medición se hizo con la intención de separar las larvas por especies mediante sus proporciones morfométricas según lo reportado por Andrews y Chanley (1971) y Kilgour et al (1990).

8. MUESTREO DE LA POBLACION

Para su estudio, las poblaciones fueron divididas en dos estratos, la mitad superior y la mitad inferior de la banda de ostras de cada pilote. Mediante buceo SCUBA en cada uno de los 3 pilotes se extrajeron muestras de la población. Para extraer cada muestra, se colocó un marco de madera de 0.25 m x 0.25 m sobre el banco de ostras evitando las áreas muestreadas anteriormente, y mediante cincel y martillo se extrajeron cuidadosamente todas las ostras contenidas en dicho cuadrante. En cada estrato de cada pilote se colectaron 2 muestras, es decir 4 muestras por pilote.

En el laboratorio las ostras de cada muestra fueron separadas y medidas. Se registraron por separado las medidas de las ostras vivas y las de las ostras muertas. En total durante este estudio se colectaron y midieron 10,341 ostras vivas y 17,124 ostras muertas dando un total de 27,373 individuos.

9. ESTUDIO DE COHORTES

Para estudiar el crecimiento y la sobrevivencia en las poblaciones se siguieron cohortes a través del tiempo. Para colectar los cohortes, en cada uno de los tres pilotes se colocaron 8 placas de asbesto de 20 x 10 cm. Estos colectores se sujetaron a una cuerda común de tal manera que quedaron en posición horizontal y distribuidos verticalmente en la banda ocupada por la población en cada pilote.

Cada mes ^l Los individuos seleccionados fueron contados y se les midió la altura de concha. Regularmente se eliminó a los juveniles que se fueron agregando al grupo posteriormen-

te. Estas mediciones y conteos se realizaron en el campo sacando los colectores a la superficie. El estudio de cohortes tuvo como fin construir tablas de vida para las poblaciones tal como lo indicado por Begon y Mortimer (1986).

IV. RESULTADOS Y DISCUSION

1. MADURACION SEXUAL, DESOVE Y VARIACIONES AMBIENTALES

En la población de *Crassostrea rhizophorae* de Estero Vizcaya pueden identificarse dos períodos durante los cuales existió un alto porcentaje de individuos en completa madurez sexual (estadio 3). El primero, de enero a marzo (42%-75% en el estrato superior, y 50%-92% para el estrato inferior). El segundo, de agosto a noviembre (45%-82% en el estrato superior y 50%-58% en el estrato inferior). Sin embargo en el mes de octubre durante el segundo pico de madurez se registró un número anormalmente bajo de individuos maduros (Figs. 7 a y b).

La frecuencia relativa de cada estadio de madurez sexual (Fig. 7 a y b) sugiere que aunque durante casi todo el año hubo individuos en diferentes estadios de maduración sexual, hubo desoves masivos en marzo-abril extendiéndose en menor medida a mayo y luego durante octubre-noviembre.

No se reporta la frecuencia relativa de cada estadio de madurez sexual para el estrato inferior de la población de Estero Negro por dos razones: 1. La mayor parte del año las tallas de la mayoría de los individuos de la muestra de ese estrato variaron entre 5 mm y 25 mm y no sobrepasaron los 30 mm de altura de concha, lo cual dificultó la preparación de los cortes histológicos. 2. durante varios meses no se encontró individuos vivos en dicho estrato lo que no permitió presentar un registro continuo.

En el estrato superior de la población de Estero Negro durante casi todo el año se encontró un importante porcentaje de individuos en completa madurez sexual (mayor del 50% la

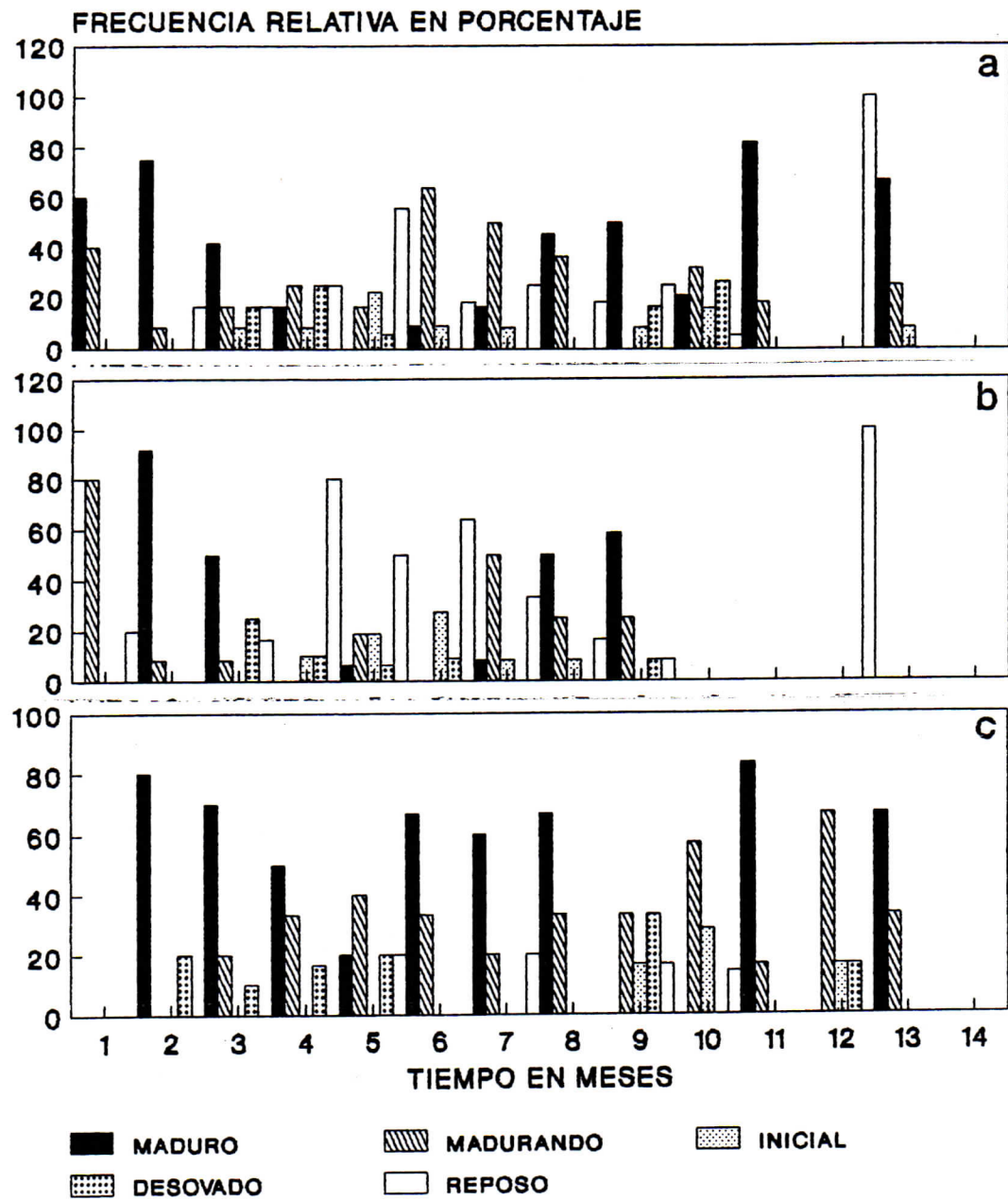


Fig. 7 Frecuencia relativa de cada estadio de madurez sexual a través del tiempo. a=Vizcaya arriba, b=Vizcaya abajo, c=Estero Negro arriba.

mayor parte del tiempo y 20% en el mes de mayo). No se encontraron individuos sexualmente maduros durante dos periodos, Setiembre-octubre y durante diciembre. La frecuencia relativa de cada estadio de madurez sexual (Fig. 7 c) sugiere que ocurrieron desoves importantes en la población de Estero Negro durante abril-mayo, setiembre y durante noviembre.

El porcentaje de individuos en diferentes estadios de madurez estuvo relacionado con los patrones de precipitación y contenido de oxígeno disuelto.

El régimen de lluvias durante el estudio siguió el patrón característico de esa zona, el cual presenta dos estaciones secas cada año. La primera estación seca ocurrió durante febrero-marzo (200.2 y 195.7 mm de precipitación mensual respectivamente) y la segunda durante setiembre-octubre (175.5 mm , 61.3 mm y 203.9 mm de precipitación mensual). Las estaciones lluviosas durante el estudio ocurrieron durante mayo-julio (332.4 , 269.2 y 335.9 mm) y durante diciembre-enero-90 (449.9 y 501.3 mm) (Fig. 8).

En el estrato superior de la población de Estero Vizcaya se registró un máximo de oxígeno disuelto de 9.25 mg/L en el mes de mayo y un mínimo de 0.8 mg/L en el mes de setiembre, con un valor medio de 5.4 ± 1.7 mg/L. En el estrato inferior se registró un máximo de oxígeno disuelto de 9.8 mg/L durante enero de 1990 y un mínimo de 0.1 mg/L en octubre, con un valor medio de 4.2 ± 2.3 mg/L. Mientras que en la población de Estero Negro en el estrato superior se registró un valor máximo de 5.2 mg/L durante mayo y agosto y un mínimo de 1.0 mg/L durante octubre y noviembre, con un valor medio de 3.1 ± 1.6 mg/L (Fig. 9).

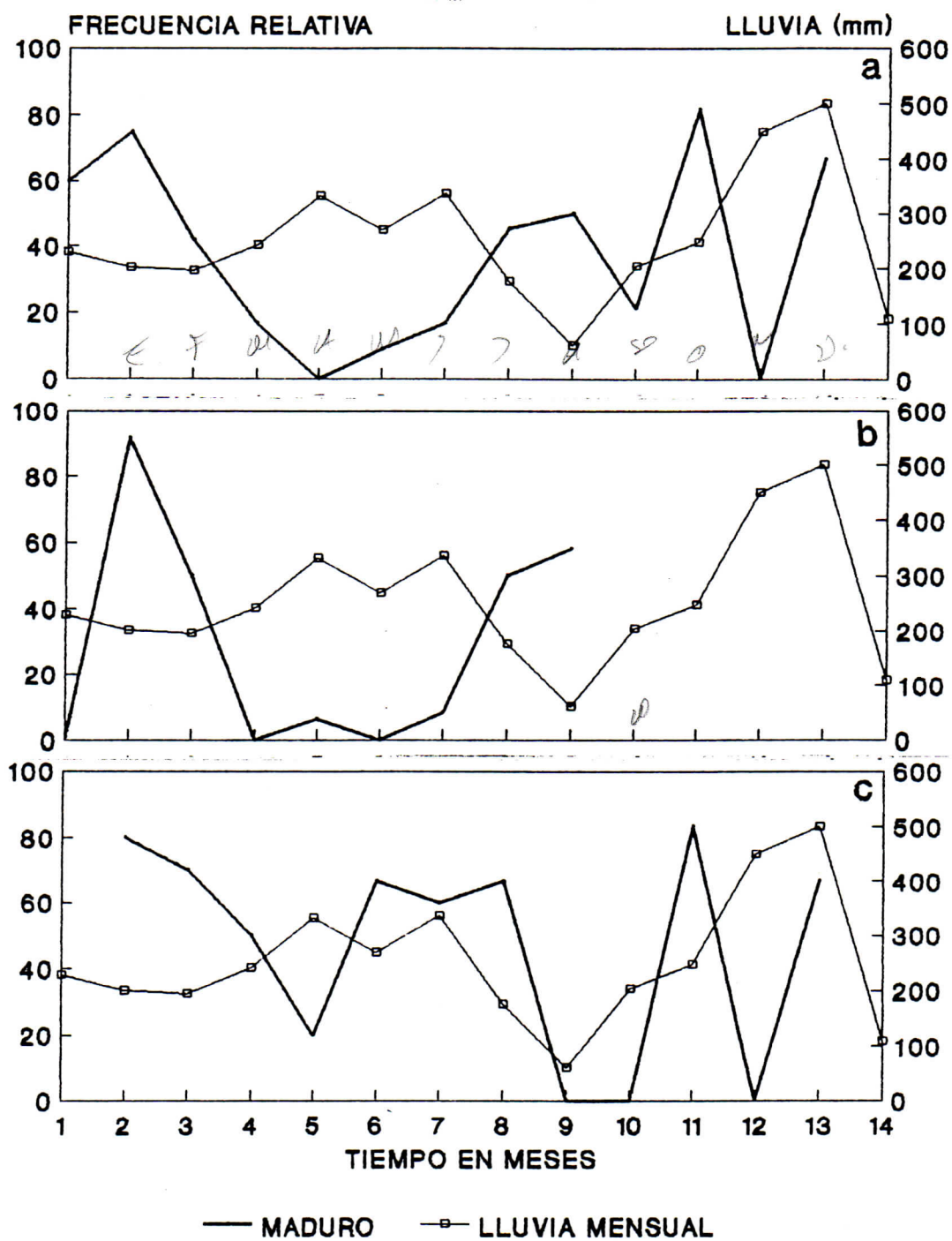


Fig. 8 Frecuencia relativa del estadio MADURO y lluvia mensual a través del tiempo. a=Vizcaya arriba b=Vizcaya abajo, c=Estero Negro arriba.

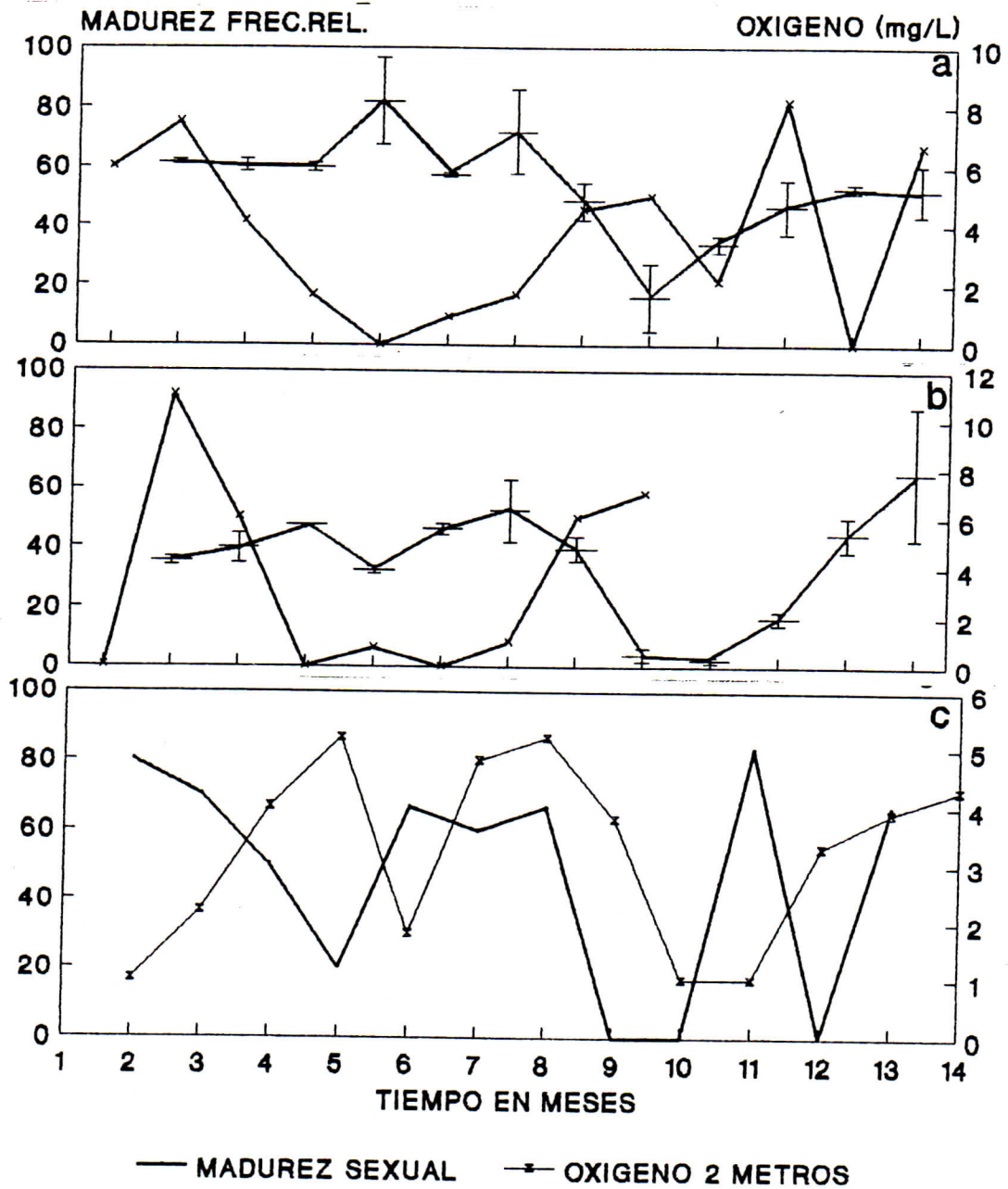


Fig. 9 Frecuencia relativa del estadio MADURO y OXIGENO a través del tiempo a=Vizcaya arriba b=Vizcaya abajo, c=Estero Negro arriba.

Entre enero y agosto, los coeficientes de correlación entre el porcentaje de individuos en estadio 3 (Maduros) y la lluvia mensual fueron de: -0.73, -0.72, -0.83 y -0.78 para los pilotes I arriba, I abajo, II arriba y II abajo de la población de Vizcaya respectivamente, y de -0.61 para la población de Estero Negro. Las correlaciones para la población de Estero Vizcaya fueron estadísticamente significativas ($P < 0.05$), no así para la población de Estero Negro. La correlación entre lluvia y porcentaje de individuos maduros se perdió a partir del mes de setiembre para ambas poblaciones.

Durante los primeros ocho meses del año la lluvia mensual en la zona y la madurez sexual de las ostras estuvieron claramente correlacionadas en forma negativa en la población de Estero Vizcaya y en menor grado en la población de Estero Negro. Es decir que conforme disminuyó la cantidad de lluvia, aumentó el porcentaje de individuos maduros sexualmente.

La correlación entre ambas variables se perdió a partir del mes de setiembre debido a que otra variable ambiental, el oxígeno disuelto, que hasta ese momento había permanecido a niveles normales, disminuyó drásticamente afectando críticamente a la población sobrepasando la influencia normal del régimen de lluvias.

De enero a julio los niveles de oxígeno disuelto habían variado para el estrato superior de la población de Estero Vizcaya entre 5.7 mg/L y 9.2 mg/L, y para el estrato inferior de la población entre 4.0 mg/L y 7.2 mg/L. Sin embargo a partir de agosto los niveles de oxígeno disuelto disminuyeron hasta llegar a valores críticos de 0.8 mg/L en el estrato superior durante el mes de setiembre y 0.1 mg/L en el estrato inferior durante el mes de octubre (Fig. 9). Esta crisis de

oxígeno fué tal que como veremos más adelante provocó la muerte masiva de todo el estrato inferior de la población de Vizcaya y disminuyó catastróficamente el número de individuos en el estrato superior. Asimismo dicha crisis disminuyó drásticamente el número de individuos maduros sexualmente en la población, justo durante los meses en que se hubiese esperado un pico de madurez sexual debido a la disminución de las lluvias (Figs. 8 y 9).

Las ostras del género *Crassostrea* muestran gran capacidad para regular su tasa de consumo de oxígeno dentro de un amplio rango de porcentajes de saturación sin recurrir al metabolismo anaeróbico. Sin embargo la capacidad de regulación disminuye considerablemente con el incremento de temperatura y/o la disminución de salinidad (Shumway y Kolehn, 1982). Durante setiembre y octubre, cuando ocurrió la crisis de oxígeno, la salinidad en ambas poblaciones fue alta, sin embargo fue entonces cuando las temperaturas del agua alcanzaron sus picos máximos de 34° y 35°, lo cual pudo disminuir la capacidad de las ostras para regular la tasa de consumo de oxígeno.

Probablemente la población, especialmente la del estrato inferior se vio obligada a recurrir al metabolismo anaeróbico para intentar sobrevivir. Es bien conocido que los bivalvos son capaces de resistir períodos de stress ambiental cerrando las valvas y entrando en una fase de metabolismo anaeróbico. El paso de metabolismo aeróbico a metabolismo anaeróbico en los bivalvos normalmente ocurre cuando la tensión de oxígeno en la cavidad del manto cae a niveles muy bajos después que el molusco ha cerrado sus valvas en respuesta al stress ambiental (Akberali, 1985).

Bayne (1975) realizó experimentos de laboratorio que

probaron que en los bivalvos existe una cierta capacidad "buffer" respecto de la gónada, que les permite dar una respuesta fisiológica general al stress sin alterar el proceso de gametogénesis en las gónadas. Este autor también comprobó que esta capacidad "buffer" solo existe cuando los gametos no han alcanzado la completa madurez. Sin embargo cuando los gametos han alcanzado la completa madurez el stress ambiental invariablemente lleva a la reabsorción de los espermios y óvulos y a la recesión de la gónada.

Cuando se presentó la crisis de oxígeno de setiembre y octubre, tanto la población de Vizcaya como la de Estero Negro se encontraban en el inicio de su segundo pico de madurez. Probablemente los individuos maduros iniciaron la reabsorción de las gónadas y esto explica la súbita disminución del número de individuos maduros. Sin embargo aquellas ostras que sobrevivieron a la crisis de oxígeno y que se encontraban en estadios más tempranos de la gametogénesis continuaron el proceso de maduración sexual pese al stress ambiental. Debido a esto durante el mes de noviembre cuando el nivel de oxígeno disuelto ascendió en ambos estuarios se registró entre la población sobreviviente un pico de madurez sexual y de reproducción.

El pico de frecuencia relativa de individuos maduros que se presentó en enero-90 en ambas poblaciones resulta difícil de explicar dada la abundante lluvia durante dicho mes. En este trabajo solo es posible sugerir posibilidades. Investigaciones realizadas en otras especies han demostrado que la respuesta de dichas especies a un extremo ambiental difiere con el estadio de su ciclo de vida. Los estadios larval, juvenil y adulto presentan diferentes tolerancias frente a un mismo gradiente ambiental (Vernberg, 1975). Asimismo Nell y Holliday (1988), comprobaron que tanto para *Crassostrea gigas*

como para *Saccostrea commercialis*, existió una diferencia significativa en los óptimos de salinidad para las larvas, los juveniles de 1 mg., los juveniles de 0.6 g. y los adultos dentro de la misma especie.

Durante enero-90 la distribución de tallas de ambas poblaciones indica que la moda se encontraba entre 10-20 mm en Estero Vizcaya y entre 30-40 mm en Estero Negro (Figs. 20, 21 y 22). Es decir que en su mayoría las poblaciones estuvieron formadas durante dicho mes por individuos muy jóvenes en su primera madurez sexual. Estos individuos jóvenes podrían presentar rangos de tolerancia muy diferentes de los de una población adulta con una distribución normal de tallas. Lo que haría a las poblaciones de noviembre-89-enero-90 poco comparables con las poblaciones existentes antes de la muerte catastrófica de setiembre-octubre.

En todo caso, como se ha dicho, fue el régimen de lluvias el que en terminos generales pareció influir el ciclo de maduración sexual y reproducción en las poblaciones estudiadas. Sin embargo queda por analizar de que manera ocurrió esto.

El régimen de lluvias incidió sobre las poblaciones de Estero Vizcaya y Estero Negro a través de muy diversas variables ambientales con las cuales éste estuvo relacionado directa o indirectamente. Se trató en realidad de una compleja red de interrelaciones que operó en el tiempo de manera dinámica. Algunas de estas variables fueron: la salinidad del agua, la temperatura, los sedimentos, el suministro de nutrientes al agua y las horas de sol por día que en conjunto afectaron la productividad primaria, la que a su vez influyó sobre la cantidad de zooplancton y ambos incidieron sobre la producción y consumo de oxígeno. Las lluvias también inci-

dieron sobre la condición de estratificación o mezcla de estos estuarios, condición que impidió o facilitó la difusión del oxígeno a los estratos inferiores, etc.

Los perfiles de salinidad, temperatura y oxígeno disuelto presentados en la Fig. 19 muestran que tanto Estero Vizcaya como Estero Negro son estuarios altamente estratificados, lo cual normalmente ocurre donde el flujo del río domina fuertemente al movimiento mareal (Levinton, 1982). La estratificación se acentuó durante las épocas secas febrero-marzo y setiembre-octubre. Dicha estratificación llegó a ser sumamente marcada en el mes de octubre (Ver curvas de temperatura en la Fig. 19)

La capa de agua más caliente a 1 metro de profundidad atrapada entre dos capas más frías fue característica de la estratificación extrema durante la época seca, sobre todo durante el mes de octubre. En este estudio se interpreta que el agua más fría de la superficie correspondió al río que sale. La delgada capa muy caliente (35° - 35.5°) encontrada a 1 metro de profundidad correspondió a la capa superficial del mar que había sido calentada durante el día y que entraba al estuario sobrepasando el umbral de una boca casi cerrada por la acumulación de sedimentos, los cuales fueron mantenidos allí por acción de la fuerte corriente de deriva que corre paralela a la costa. El agua relativamente más fría por debajo de esta capa caliente, fue agua estancada que había permanecido en el estero desde algún tiempo atrás y que durante la época seca de octubre alcanzó niveles de anoxia. Esta condición anóxica ocurrió ante la imposibilidad de mezclarse con las capas superiores y ante la acumulación de una gran cantidad de plancton producido al final de la época lluviosa (agosto) que murió y precipitó hacia el fondo y al descomponerse acabó con el oxígeno disuelto de la capa infe-

rior. Fue hasta la llegada de las lluvias de noviembre que se rompió la estratificación y los niveles de oxígeno se restablecieron.

El efecto de las lluvias sobre la estratificación vertical de ambos estuarios fue más notorio durante los meses de mayo y diciembre. Sin embargo en mayo las lluvias aunque bajaron la profundidad de la haloclina no llegaron a mezclar completamente la columna de agua. Mientras que en diciembre las lluvias hicieron retroceder la "cuña de sal" alcanzándose un importante nivel de mezcla en toda la columna de agua (Fig 19).

Las diferencias entre Estero Vizcaya y Estero Negro están asociadas principalmente al hecho de que Estero Vizcaya recibe un flujo de agua dulce mucho mayor que Estero Negro (Glude, 1981). Esto se reflejó en las características del fondo de ambos estuarios. Mientras que Estero Vizcaya presentó un fondo arenoso, Estero Negro presentó un grueso fondo lodoso.

La Salinidad para el estrato superior de la población de Estero Vizcaya varió desde un máximo de 27 g/L durante octubre hasta un mínimo de 0 g/L durante mayo, con un valor medio de 15.6 ± 10.3 g/L. En el estrato inferior varió de un máximo de 28.5 g/L durante octubre hasta un mínimo de 2.0 g/L durante mayo y diciembre, con un valor medio de 17.6 ± 9.5 g/L. Mientras que en la población de Estero Negro en el estrato superior la salinidad varió desde un máximo de 30 g/L durante agosto hasta un mínimo de 0 g/L durante diciembre, con un valor medio de 22.5 ± 9.6 g/L (Fig. 10).

La Temperatura para el estrato superior de la población de Estero Vizcaya varió desde un máximo de 34.0° durante

octubre hasta un mínimo de 23.0° durante diciembre, con un valor medio de $28.6^{\circ} \pm 3.1^{\circ}$. En el estrato inferior varió desde un máximo de 33° durante octubre hasta un mínimo de 23.5° durante diciembre, con un valor medio de $28.2^{\circ} \pm 2.7^{\circ}$. Mientras que en la población de Estero Negro para el estrato superior varió desde un máximo de 35.0° durante octubre hasta un mínimo de 23.5° durante diciembre, con un valor medio de $29.7^{\circ} \pm 2.6^{\circ}$ (Fig. 11).

Se encontraron correlaciones estadísticamente significativas entre la lluvia y la salinidad, así como entre la lluvia y la temperatura del agua en el estrato superior de ambas poblaciones. Los coeficientes de correlación fueron: -0.79 , -0.81 y -0.80 para lluvia y salinidad, y -0.75 , -0.80 y -0.73 para lluvia y temperatura en los pilotes I arriba, II arriba en Vizcaya y III arriba en Estero Negro respectivamente ($P < 0.05$). Sin embargo, no se encontró correlación entre estas variables para el estrato inferior en ambas poblaciones.

De enero a agosto existió correlación significativa entre madurez sexual y salinidad y madurez sexual y temperatura del agua en el estrato superior de las poblaciones. En el Pilote II arriba de Estero Vizcaya (0.76 y 0.85 respectivamente $P < 0.05$) y en el Pilote III arriba en Estero Negro (0.79 para madurez y Salinidad $P < 0.05$). No se encontró ninguna correlación entre madurez sexual y salinidad ni entre madurez y temperatura del agua en el estrato inferior de las poblaciones estudiadas.

El hecho de que sí se haya encontrado correlación significativa entre la madurez sexual y la temperatura y entre la madurez sexual y la salinidad para el estrato superior de las poblaciones, pero no para el estrato inferior, sugiere que

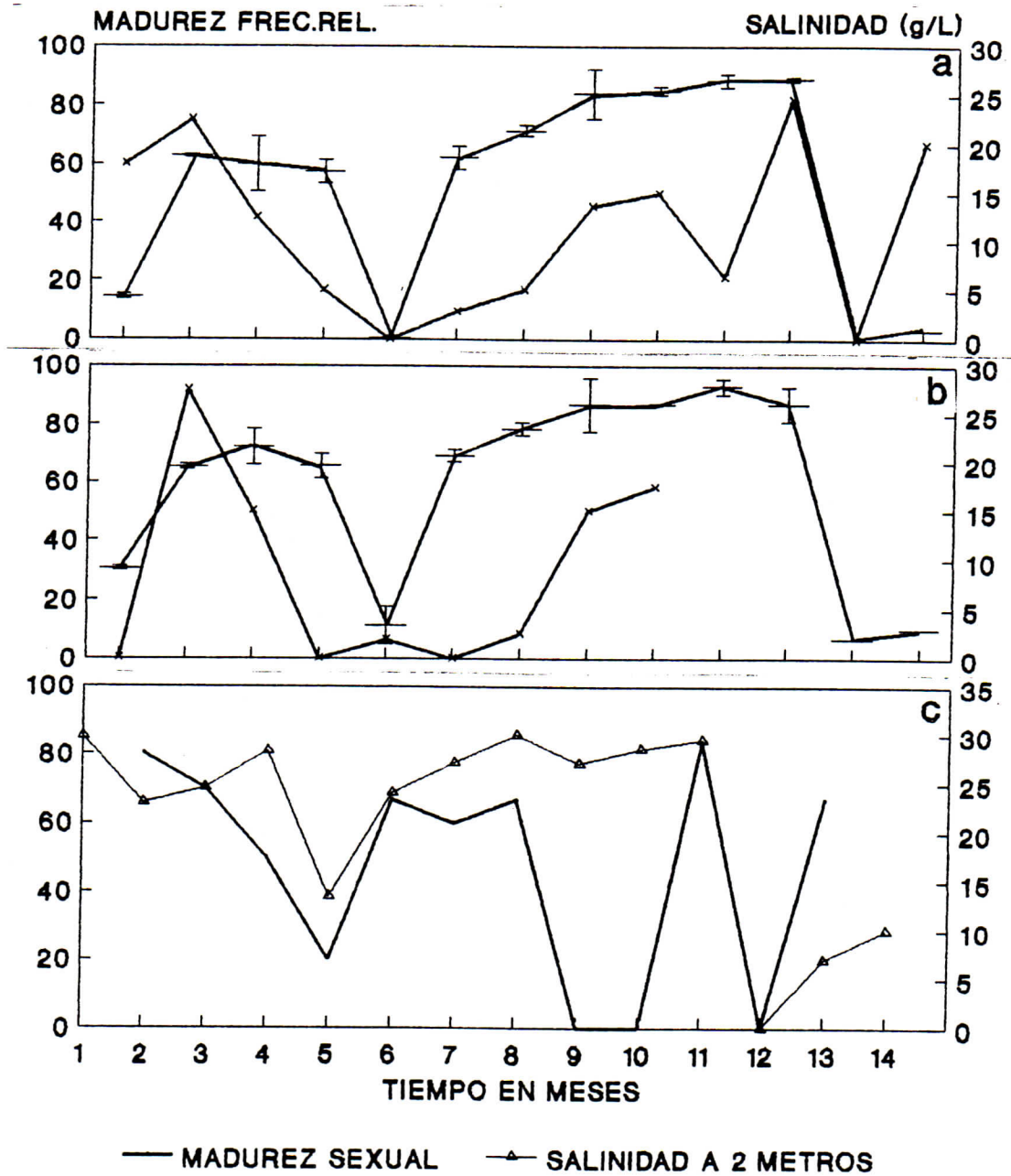


Fig. 10 Frecuencia relativa del estadio MADURO y Salinidad a través del tiempo. a-Vizcaya arriba b-Vizcaya abajo, c-Estero Negro arriba.

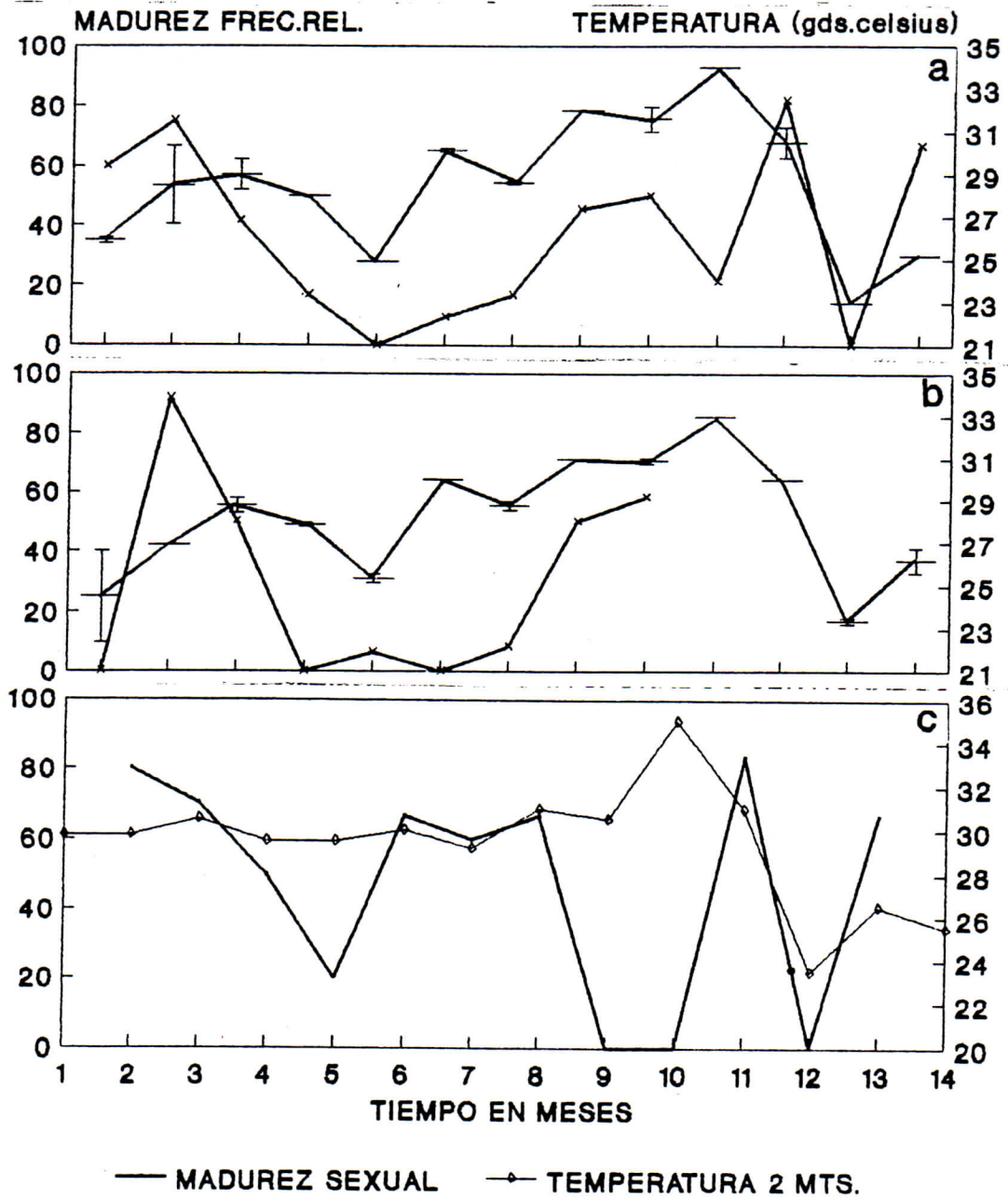


Fig. 11 Frecuencia relativa del estadio MADURO y Temperatura a través del tiempo. a=I arriba b=I abajo c=II arriba, d=II abajo e=III arriba.

probablemente existieron otras variables asociadas a la lluvia que afectaron el ciclo reproductivo en dicho estrato. Una de ellas pudo ser la cantidad de sedimentos arrastrados por el agua que probablemente se incrementó durante la época lluviosa, sedimentos que tendieron a acumularse hacia los estratos de mayor profundidad. Desafortunadamente esto no pudo verificarse en este estudio por carecer de datos sobre la cantidad de sedimentos acumulados en estos estuarios a través del tiempo.

Las poblaciones de Estero Vizcaya y Estero Negro alcanzaron sus picos de madurez sexual durante las estaciones secas cuando la salinidad y la temperatura del agua tendieron a incrementarse. Los desoves masivos ocurrieron al final de los períodos secos, cuando la salinidad y temperatura alcanzaron sus valores máximos.

Lo anterior contrasta con lo reportado por Angell (1973) quien observó que en las poblaciones naturales de *C rhizophorae* en el noreste de Venezuela, fue durante los períodos de más baja salinidad y reducida temperatura que se presentó la más pronunciada maduración de las gónadas.

Esta aparente contradicción se aclara al analizar las características específicas de los ambientes habitados por esta especie en ambos casos. En Estero Vizcaya y Estero Negro *C rhizophorae* se encuentra en un ambiente donde la salinidad media se acerca al límite inferior del rango de tolerancia de la especie (15.6 ± 10.3 g/L y 22.5 ± 9.6 g/L respectivamente). Mientras que las poblaciones estudiadas en Venezuela se encuentran cercanas al límite superior del rango (valor medio de 38.51 g/L, no se reporta desviación estándar). Por lo tanto resulta fácil comprender por qué los picos de maduración en las poblaciones de Estero Vizcaya y

Estero Negro ocurren durante el período seco cuando la salinidad sube y en las poblaciones estudiadas en Venezuela durante el período lluvioso cuando la salinidad baja.

Por su parte Littlewood y Gordon (1988) sugieren que los mayores desoves de *C rhizophorae* en Jamaica ocurren al inicio de las estaciones lluviosas, es decir en abril y octubre. Lo cual es semejante a lo encontrado en el presente estudio. Las diferencias probablemente corresponden a las características específicas del ambiente donde vive cada población.

Por otra parte, las poblaciones de *C rhizophorae* de la bahía de Todos os Santos en Brasil presentan dos picos de madurez sexual y desove durante el año, marzo-mayo y setiembre-octubre (Nascimento y Lunetta, 1978; Ramos y Nascimento, 1980; Dos Santos y Nascimento, 1980). Además el índice de condición de esta especie en Venezuela, según Rojas y Ruíz (1972), se incrementa desde enero hasta mayo y luego cae bruscamente, lo cual fué atribuido por estos autores a la maduración sexual y el desove. Por su parte, Velez (1976) reportó que la mayor "actividad reproductiva" de *Crassostrea rhizophorae* en la bahía de Mochima, Venezuela ocurre entre julio y noviembre.

Desafortunadamente ninguno de los autores anteriores proporcionan información sobre las variaciones ambientales coincidentes con estos procesos. Debido a esto no es posible interpretar el significado en términos ambientales de los meses reportados en cada población estudiada. Esto no permite comparar adecuadamente con las épocas de reproducción encontradas para esta especie en Estero Vizcaya y Estero Negro.

Como se ha dicho, existe polémica entre diferentes investigadores acerca de cuales son los factores exógenos que

afectan la reproducción de las ostras tropicales. Por un lado los seguidores de la llamada "Orton's Rule" que sostienen que aún en el trópico es la temperatura el factor principal para la reproducción, y por otra parte los seguidores de la llamada "Hornell's Rule" quienes sostienen que en el trópico es la salinidad el factor clave para la reproducción y que la temperatura no influye la gametogénesis ni el desove (Braley, 1982). Así por ejemplo Broom (1982) afirma que es la disminución de salinidad al inicio de las lluvias el mecanismo que dispara el desove más que los cambios de temperatura.

En nuestro caso resulta muy difícil separar ambas variables pues ambas estuvieron fuertemente correlacionadas entre sí. No es posible subestimar el efecto de la temperatura sobre el ciclo reproductivo de las poblaciones estudiadas, pues se registraron variaciones desde valores mínimos de 23° durante las estaciones lluviosas hasta valores máximos de 35° durante las estaciones secas. Es decir que la temperatura varió en un ámbito de 12°, lo cual es muy notable para poblaciones de ostras tropicales.

En Estero Vizcaya la biomasa de fitoplancton en el agua varió desde un máximo de 55.62 mg/L x100 durante junio hasta un mínimo de 0.002 mg/L x100 durante enero-90, con un valor medio de 13.12 ± 15.7 mg/L x100. Mientras que en Estero Negro se registró un máximo de biomasa de fitoplancton de 22.96 mg/L x100 durante abril y un mínimo de 0.94 mg/L x100 durante enero-90, con un valor medio de 5.77 ± 6.14 mg/L x100 (Fig. 12).

Durante la estación lluviosa de Mayo-Julio las ostras de Estero Vizcaya presentaron sus mas bajos índices de condición. Asimismo, los estadios de reposo (0) e inicial (1) del ciclo de maduración sexual presentaron una alta frecuencia

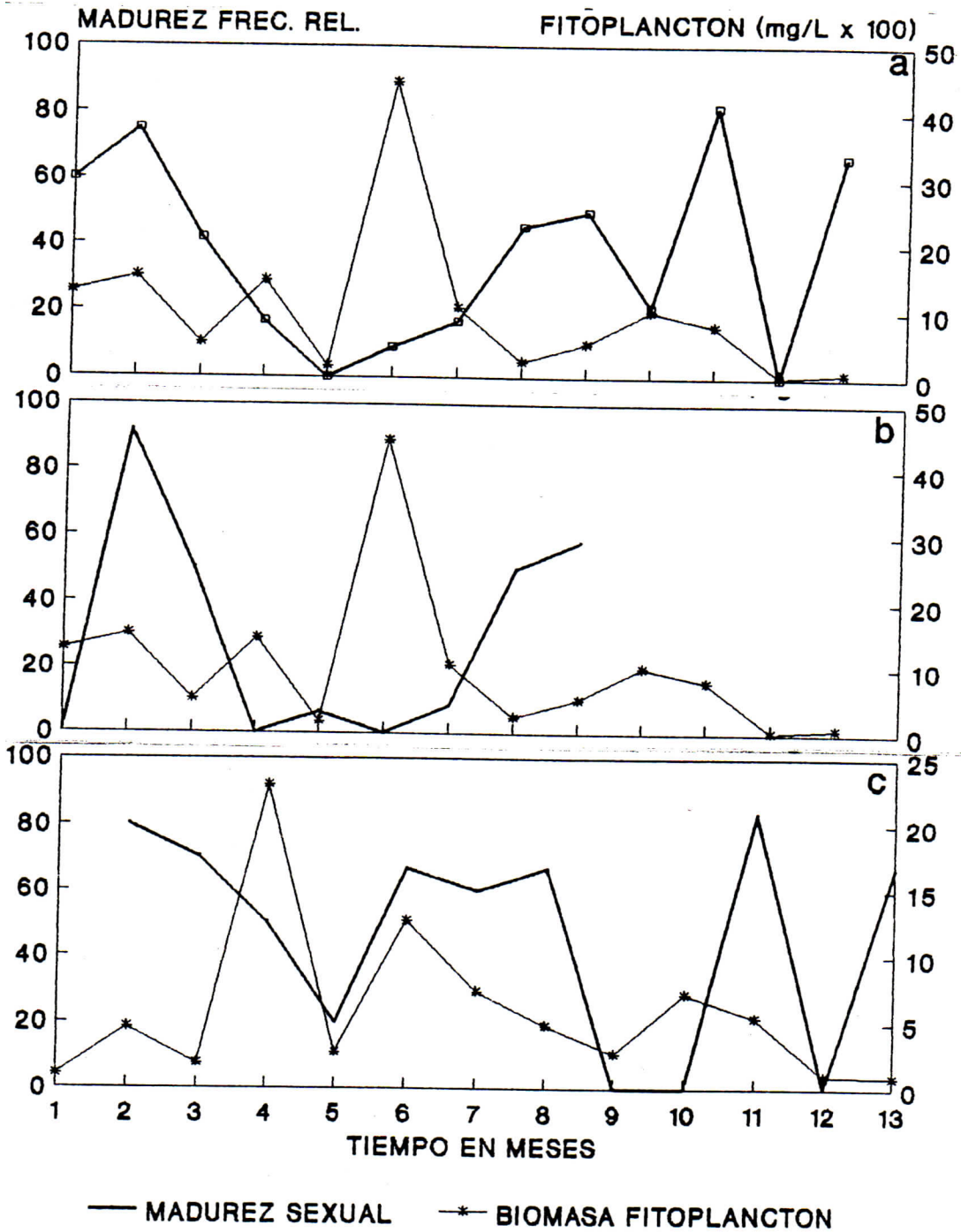


Fig. 12 Frecuencia relativa del estadio MADURO y BIOMASA FITOPLANCTON a través del tiempo. a=Vizcaya arriba, b=Vizcaya abajo, c=Estero Negro arriba.

relativa (78%, 27% y 33% respectivamente para el estrato superior y 69%, 91% y 42% respectivamente para el estrato inferior). Durante este mismo período ocurrieron los picos máximos de biomasa de fitoplancton en el agua (Fig. 10). En este período de gran disponibilidad de alimento las poblaciones tuvieron una intensa alimentación que probablemente les permitió acumular la energía necesaria para la gametogénesis. Esto ya ha sido verificado para otras especies por Thangavelu y Sanjeevaraj (1988) quienes evaluaron el impacto del ambiente en los cambios de la composición bioquímica de la carne de bivalvos tropicales. Esto también coincide con lo encontrado por Stephen (1980) en la ostra tropical *Crasostrea madrasensis*, quien concluyó que la fase de relativa inactividad gametogénica coincide con períodos de gran disponibilidad de alimento porque es el período para la acumulación de los nutrientes que serán utilizados mas tarde durante la gametogénesis.

2. PROPORCION DE SEXOS Y HERMAFRODITISMO

El 1% de los individuos cuyas gonadas fueron analizadas en este estudio fueron hermafroditas. En estos individuos se estableció la presencia de esperma y ovocitos en un mismo folículo. En la figura 6 se presenta el aspecto histológico de las gónadas de hermafroditas en diferentes fases de desarrollo sexual.

En la población de Estero Vizcaya la proporción de sexos se alejó de 1:1 en dos períodos durante el año. De febrero a abril cuando prevalecieron los machos, y en octubre cuando prevalecieron las hembras. En la población de Estero Negro prevalecieron las hembras de enero a marzo y durante octubre, mientras que los machos prevalecieron en el período que va de abril a setiembre y durante enero-90 (Fig. 13).

Se encontró una marcada diferencia en la proporción de sexos de acuerdo a la distribución por clases de talla de los individuos analizados. Los machos predominaron en las tallas juveniles y las hembras en las tallas mayores. La proporción de machos aumentó progresivamente con la talla hasta alcanzar un máximo de 87.5% entre 30 y 40 mm de altura de concha. A partir de los 50 mm la proporción de machos decreció mientras que la de hembras aumentó hasta alcanzar un máximo de 61% entre 60 y 70 mm de altura de concha. A partir de los 55 mm de altura de concha el número de hembras sobrepasó al número de machos (Fig. 14).

Diferentes autores han reportado el hallazgo de individuos hermafroditas en diferentes poblaciones de *C rhizophorae* (Angell, 1973; Nascimento y Da Silva, 1980; Velez, 1982). Se ha sugerido que esto obedece a casos de hermafroditismo protándrico en esta especie.

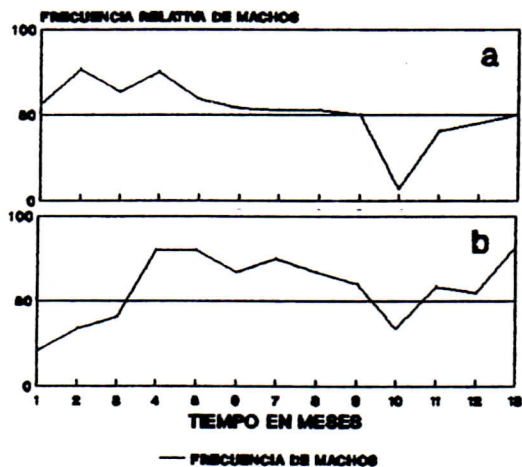


Fig. 13 Frecuencia relativa de MACHOS en a=ESTERO VIZCAYA Y b=ESTERO NEGRO a través del tiempo. Para este grafico solo se consideraron los machos y hembras definidos.

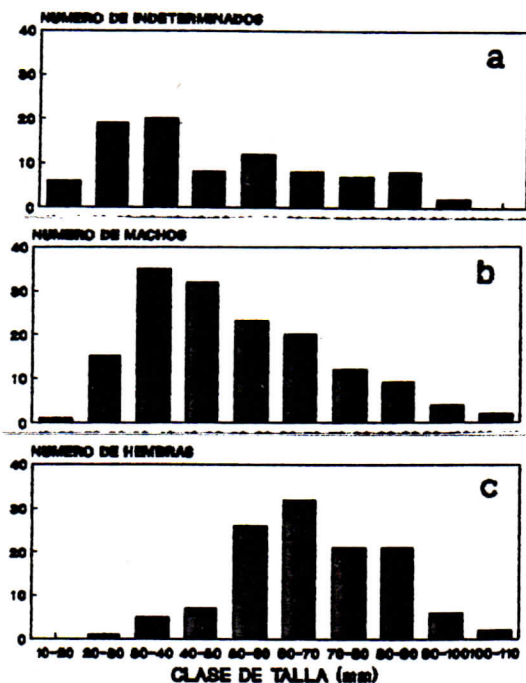


Fig. 14 Distribución de Sexos por clase de talla considerando a ambas poblaciones y a todo el Período de estudio en su conjunto.

Fretter y Graham (1964) discuten que en *Crassostrea virginica*, *Crassostrea gigas* y *Crassostrea cucullata* entre los individuos jóvenes prevalecen los machos y en los más viejos las hembras. Sin embargo estos autores adjudicaron el cambio de sexo observado en dicho género a casos de lo que Coe (1943) llamó hermafroditismo alternativo, en el cual según este autor, los cambios de sexo ocurren de manera errática. Asimismo, Le Dantec (1968) reportó que en *Crassostrea angulata* los individuos cambian de sexo de un ciclo sexual a otro. Este autor interpretó este fenómeno como casos de "sexualidad alternativa" de acuerdo a la clasificación de Coe (1943).

Según Herlin-Houtteville (1975) el hermafroditismo puede ser básicamente simultáneo o secuencial. En el hermafroditismo secuencial si el sexo inicial es macho la condición es conocida como Protandria y si el sexo inicial es hembra la situación es Protoginea (Warner, 1975).

Las poblaciones estudiadas en este trabajo muestran características de hermafroditismo secuencial protándrico y no del hermafroditismo alternativo de la clasificación de Coe (1943), dado que el cambio de sexo no ocurrió de manera errática. Los individuos con rasgos de hermafroditismo simultáneo encontrados en las poblaciones estudiadas correspondieron a individuos en transformación, en los cuales se superpusieron las etapas de macho y de hembra. Su número fue pequeño probablemente debido a que la mayoría tiende a cambiar de sexo entre un ciclo de maduración y desove y otro y no dentro de un mismo ciclo.

Según el modelo de Warner (1975) para poblaciones en las que la fecundidad de los machos disminuye con la edad o permanece constante, y el apareamiento sexual no ocurre al

azar, está favorecido el hermafroditismo protogineo. Mientras que para poblaciones en las que la fecundidad de las hembras se incrementa con la edad y el apareamiento sexual ocurre al azar está favorecido el hermafroditismo protándrico. Este último caso es el más cercano al de las poblaciones estudiadas, lo cual apoya la interpretación de hermafroditismo protándrico hecha en este estudio.

El hecho que los machos predominaran en las tallas menores y las hembras en las tallas mayores, coincide con lo encontrado en esta especie por otros autores (Farfante, 1954; Nascimento y Da Silva, 1980; Littlewood y Gordon, 1988 y Vélez, 1982). Además sugiere que efectivamente en estas poblaciones ocurrió un cambio de sexo de naturaleza protándrica. Es decir que la primera maduración sexual en su mayoría ocurrió como machos y posteriormente conforme los individuos crecieron, en posteriores ciclos de maduración maduraron como hembras. El hermafroditismo protándrico de esta especie resulta notable pues según Coe (1943), el gonocorismo es la regla entre los pelecypodos dado que sólo un 4% de las especies conocidas presentan algún tipo de hermafroditismo.

Como ya se dijo, fue a partir de los 50 mm cuando la proporción de machos decreció mientras que la de hembras aumentó hasta alcanzar un máximo entre 60 y 70 mm. Dado que a partir de los 55 mm de altura el número de hembras sobrepasó al número de machos, podría sugerirse que 55 mm de altura de concha fué la talla crítica donde la transformación de sexos tuvo lugar para la mayoría de los individuos colectados en este estudio.

Velez (1982) analizó la distribución de sexos por clase de talla de una población de *C rhizophorae* estudiada en

Venezuela encontrando la misma tendencia. Es decir que los machos prevalecieron en las tallas pequeñas y las hembras en las tallas mayores. Sin embargo él encontró que fue a partir de los 44 mm de altura de concha que el número de hembras comenzó a sobrepasar al número de machos, es decir 11 mm más pequeños que en Estero Vizcaya y Estero Negro. Nascimento y Lunetta (1978) reportaron que después de los 40 mm las hembras prevalecieron alcanzando el 83.5% en los individuos entre 40 y 60 mm.

La edad crítica promedio a la cual ocurre la transformación de sexos en una población será más temprano o más tarde según se requiera suministrar más o menos hembras respectivamente de acuerdo a si la población se encuentra en una situación de baja o de alta densidad, constituyéndose así en un mecanismo de control de la población (Warner, 1975). De acuerdo con esto, y dado que la talla promedio de la transformación de sexos parece ser mayor, se podría esperar que las poblaciones de Estero Vizcaya y Estero Negro presenten una densidad comparativamente mayor que las estudiadas por Vélez (1982) en Venezuela y por Nascimento y Lunetta (1978) en Brasil. Lo cual parece ser el caso, dado que en Venezuela y Brasil las poblaciones crecen sobre raíces de mangle como es usual en esta especie. Hernández y Márquez (1983) reportaron densidades que oscilan entre 1.2 y 2.66 ostras/m² en las poblaciones de los manglares de Ciénaga Grande, Colombia. Mientras que en las poblaciones estudiadas en este trabajo las ostras crecen aglomeradas sobre muros subacuáticos a densidades de 500, 1,000 y 1,500 ostras/m² en Estero Negro, Vizcaya arriba y Vizcaya abajo respectivamente.

Considerando la naturaleza protándrica de estas poblaciones así como la talla promedio a la que ocurre la transformación de sexo, no sería recomendable cosechar masivamente

solo individuos mayores de 60 mm, que fue la talla comercial recomendada por Cabrera, et al. (1983) para Estero Vizcaya, dado que esto establecería una presión muy fuerte sobre las hembras que podría llegar a afectar la fecundidad de la población. Lo cual podría ser grave en poblaciones de muy pequeñas dimensiones que parecen estar sometidas a mortalidades catastróficas cíclicas. Quizás lo más adecuado sería una cosecha balanceada en cuanto a tallas que no altere drásticamente la proporción de sexos en la población.

Velez (1982) reportó que en todos los ejemplares bisexuales que examinó encontró la fase de macho en regresión y la de hembra en desarrollo y que los gametos de las dos fases sexuales no fueron funcionales. Sin embargo en este estudio se encontraron individuos hermafroditas con muestras de desove parcial de óvulos conservando los espermios maduros y también individuos hermafroditas con desove casi completo de óvulos y espermios, lo cual indica que incluso en esta etapa de transición permanecieron sexualmente activos (Fig. 6 c y d).

El hermafroditismo protándrico de esta especie permite varias ventajas evidentes como ha sido apuntado por otros autores. En primer lugar, reduce las posibilidades de que durante los desoves masivos de la población se fecunden óvulos con espermios de individuos provenientes de un mismo cohorte, lo cual produciría cruces consanguíneos entre hermanos. Pues hermanos del mismo cohorte funcionarían como miembros de un solo sexo. Machos de cohortes jóvenes fecundarán óvulos de hembras de cohortes más viejos. En segundo lugar, esta especie madura sexualmente a muy temprana edad: 10 mm a 4 semanas (Vélez, 1976); 13 mm a 3 semanas (Pacheco, et al., 1983); 20-25 mm a 8 semanas (Nascimento y Da Silva, 1980). Por lo tanto, es muy difícil para individuos tan

jóvenes que se encuentran en una etapa de intenso crecimiento destinar la energía necesaria para la producción de ovocitos en la cantidad requerida para la fecundación externa. Finalmente, dado que en esta especie la fecundidad se incrementa con la talla (Alarcón, 1987), resulta adaptativamente ventajoso cambiar a hembra al alcanzar tallas mayores.

Se ha dicho que frente a las condiciones ambientales adversas, en las poblaciones tienden a prevalecer los machos como estrategia adaptativa por el mayor costo energético que implica la producción de óvulos (Zamora com. pers.). Sin embargo la predominancia de un sexo u otro durante algunos períodos en las poblaciones estudiadas mas que a una estrategia adaptativa frente a las condiciones ambientales, pareció obedecer a variaciones en la composición de tallas de la población. En octubre cuando las condiciones ambientales fueron altamente adversas tanto en Estero Vizcaya como en Estero Negro disminuyó la proporción de machos y aumentó drásticamente la proporción de hembras (Fig 13). Esto probablemente se explica porque en ese mes los individuos sobrevivientes tendieron a ser de las tallas mayores, es decir hembras (Figs. 20i, 21i y 22i).

3. INDICE DE CONDICION

El índice de condición promedio en la población de Estero Vizcaya presentó dos picos de valores relativamente altos durante el año. El primero fué en febrero (60.3 ± 16.1) y el segundo en noviembre (84.3 ± 14.7), aunque el índice de condición en el segundo período comenzó a ascender desde octubre y se mantuvo alto incluso hasta enero-90. Se registraron valores mínimos durante mayo, junio y julio (31.7 ± 11.9 ; 32.4 ± 8.2 y 35.3 ± 12.2 respectivamente) (Fig. 15).

Al igual de lo ocurrido para el análisis histológico de las gónadas, no se reportan las variaciones del Índice de condición para el estrato inferior de la población de Estero Negro por dos razones: 1. La mayor parte del año las tallas de la mayoría de los individuos de la muestra de ese estrato variaron entre 5 mm y 25 mm y no sobrepasaron los 30 mm de altura de concha, lo cual dificultó la determinación del índice de condición. 2. durante varios meses no se encontró individuos vivos en dicho estrato por lo que no fué posible presentar un registro continuo.

En el estrato superior de la población de Estero Negro el índice de condición se mantuvo relativamente alto desde febrero hasta mayo con un pico en abril (61.7 ± 8.6) y luego un segundo pico en el mes de noviembre (57.7 ± 17.3). Los valores mínimos se registraron durante agosto (32.1 ± 9.3) y setiembre (35.1 ± 12) (Fig. 15).

Los valores máximos encontrados en el presente estudio fueron comparables a los encontrados por Nascimento y Pereira (1980) para *Crassostrea rhizophorae* en la bahía Todos os Santos en Brasil (59.0 ± 16.2 y 71.8 ± 30.5) y a los encon

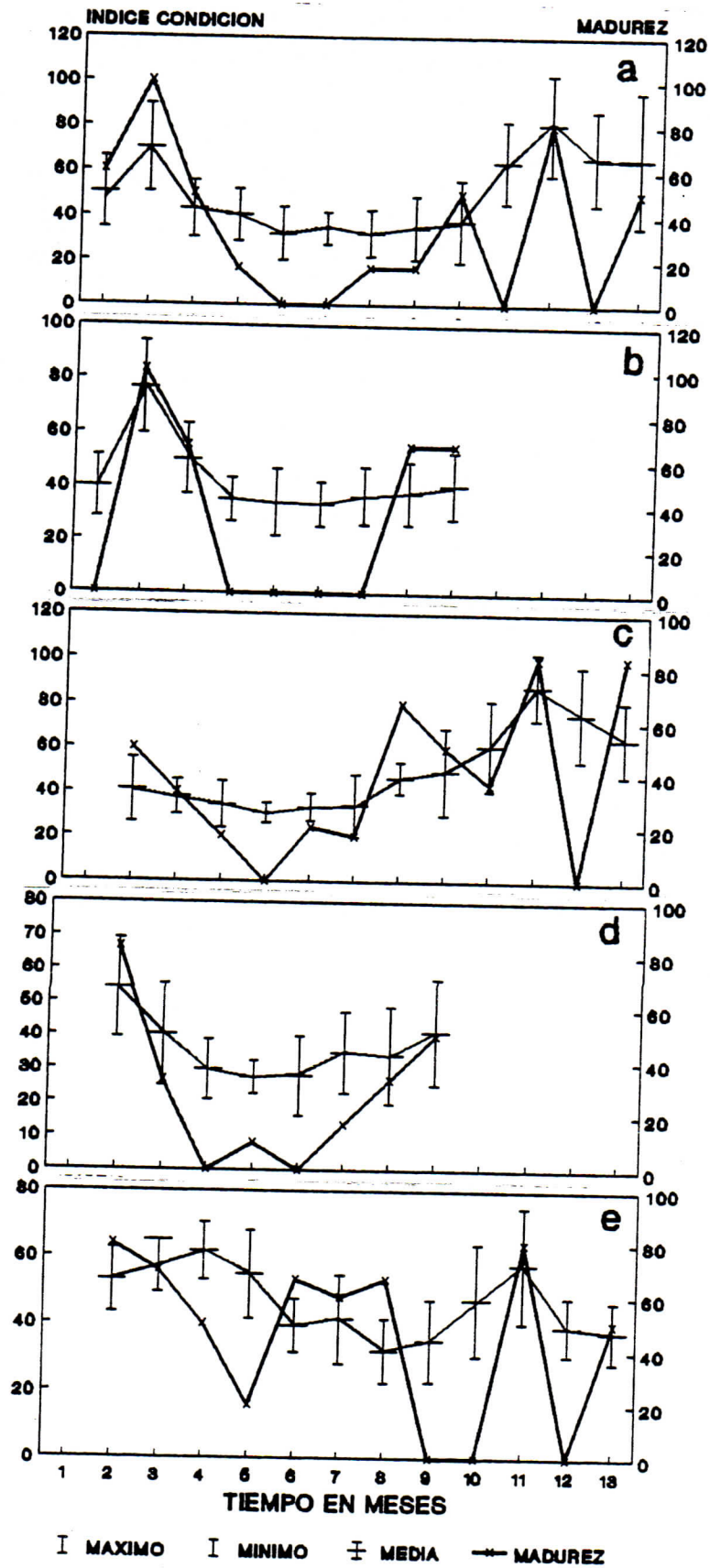


Fig. 15 Frecuencia relativa del estadio MADURO e INDICE CONDICION a través del tiempo. a=I arriba, b=I abajo c=II arriba d=II abajo e=III arriba.

trados por Muniz et al.(1986) para *Crassostrea brasiliana* y *Crassostrea gigas* en Cabo Frio, Brasil (79.4 y 72.3 respectivamente) durante los períodos de madurez sexual.

En la Población de Estero Vizcaya para el período de Enero a Agosto, los coeficientes de correlación entre madurez sexual e índice de condición fueron 0.95, 0.78, 0.55 y 0.90 para los pilotes I arriba, I abajo, II arriba y II abajo respectivamente. En la población de Estero Negro la correlación fué de 0.29 en el Pilote III arriba. Las correlaciones fueron estadísticamente significativas para los pilotes I arriba, I abajo y II abajo de Estero Vizcaya ($P < 0.05$), no así para el pilote III arriba de Estero Negro, ni para el Pilote II arriba en Estero Vizcaya. La correlación entre índice de condición y Madurez sexual se perdió a partir del mes de setiembre.

Se observó para cada mes de muestreo, cierta tendencia de las ostras de las tallas menores a presentar índices de condición más altos que las ostras de las tallas mayores (Figs. 17 y 18).

El índice de condición mostró ser en general un aceptable indicador del grado de madurez sexual durante los primeros ocho meses del año. Sin embargo la correlación entre estas variables se perdió a partir de setiembre perdiéndose así el valor del índice de condición como indicador del grado de madurez.

Nascimento y Pereira (1980) encontraron que para *Crassostrea rhizophorae* el índice de condición promedio de la clase de talla menor (21-40 mm) fué significativamente más alto que el del resto de clases de talla. Asimismo, Muniz et al.(1986) comprobaron en *Crassostrea gigas* que los más bajos

valores medios de índice de condición prevalecieron entre los individuos más grandes verificándose una diferencia estadísticamente significativa para el índice de condición de acuerdo a las tallas de la muestra. Lo anterior confirma la tendencia observada en este estudio (Figs.17 y 18). Estos autores explican esta tendencia basados en el hecho de que las ostras jóvenes son usualmente más planas y tienen muy poco espacio interno entre las valvas. Por lo tanto sus índices de condición son relativamente más altos porque sus cuerpos ocupan casi toda la cavidad de la concha.

La correlación entre índice de condición y madurez sexual se perdió posiblemente debido a que las poblaciones estuvieron sometidas a niveles de anoxia durante setiembre y octubre, lo cual constituyó un fuerte stress ambiental. Probablemente las poblaciones entraron en la fase de metabolismo anaeróbico, la cual aunque le permitió sobrevivir a una parte de la población, obligó a los individuos sobrevivientes, ante la imposibilidad de alimentarse, a agotar todas las reservas de energía presentes en los tejidos corporales, excepto la de las gónadas en gametogénesis, según lo demostrado por Bayne, (1975). Es decir que se presentó el caso poco frecuente de individuos "flacos" pero maduros sexualmente.

Además de lo anterior, a partir de setiembre se produjo una drástica variación en la composición de tallas de la población. Entre setiembre y octubre sobrevivieron principalmente ostras grandes lo cual tendió a producir índices promedio comparativamente menores que los que hubiera presentado una población con distribución normal de tallas. En los meses anteriores las muestras para índice de condición e histología de gónadas se habían tomado abarcando individuos del más amplio rango de tallas posible. Sin embargo la

catastrófica mortalidad sufrida por la población en setiembre y octubre obligó a coleccionar tan solo individuos grandes.

Los hechos anteriores podrían explicar por qué pese a encontrarse en un período de alto número de individuos maduros, el índice de condición ascendió muy levemente durante setiembre y octubre.

El caso inverso ocurrió en el mes de diciembre cuando la mayor parte de la población correspondió a las tallas menores por lo que, como se ha dicho, el índice de condición tendió a ser más alto. Esto explicaría el alto índice de condición registrado pese a que las poblaciones se encontraban en un estado de indiferenciación sexual.

De lo anterior se concluye que el índice de condición podría ser un aceptable indicador del grado de madurez sexual de estas poblaciones, siempre y cuando se tenga presente la distribución de tallas de la muestra y las condiciones ambientales prevalecientes.

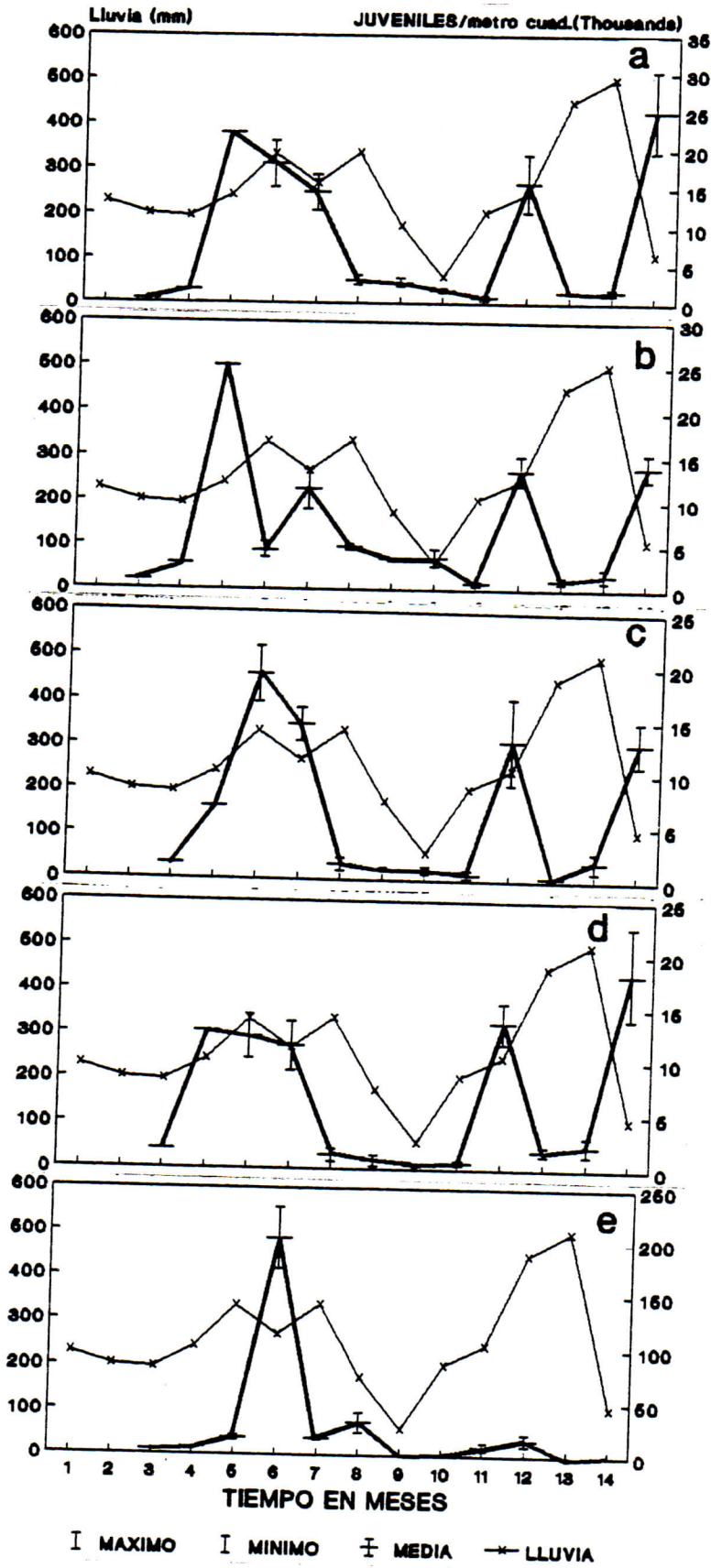


Fig. 16 Juveniles fijados/metro cuadr. y Lluvia mensual a través del tiempo. a=I arriba, b=I abajo, c=II arriba, d=II abajo, e=III arriba.

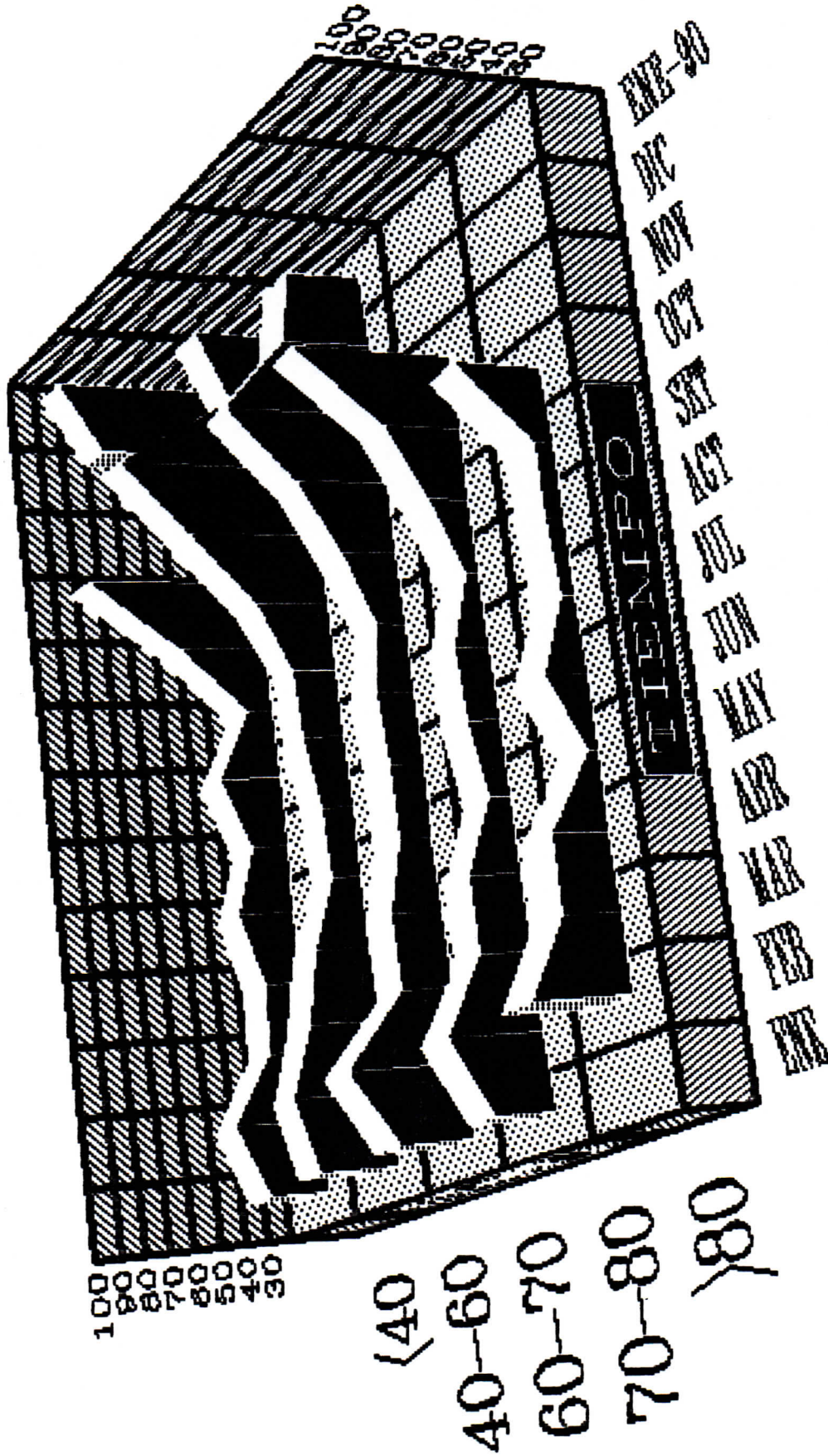


Fig. 17 INDICE DE CONDICION promedio por clase de talla para la poblacion de VIZCAYA a través del tiempo.

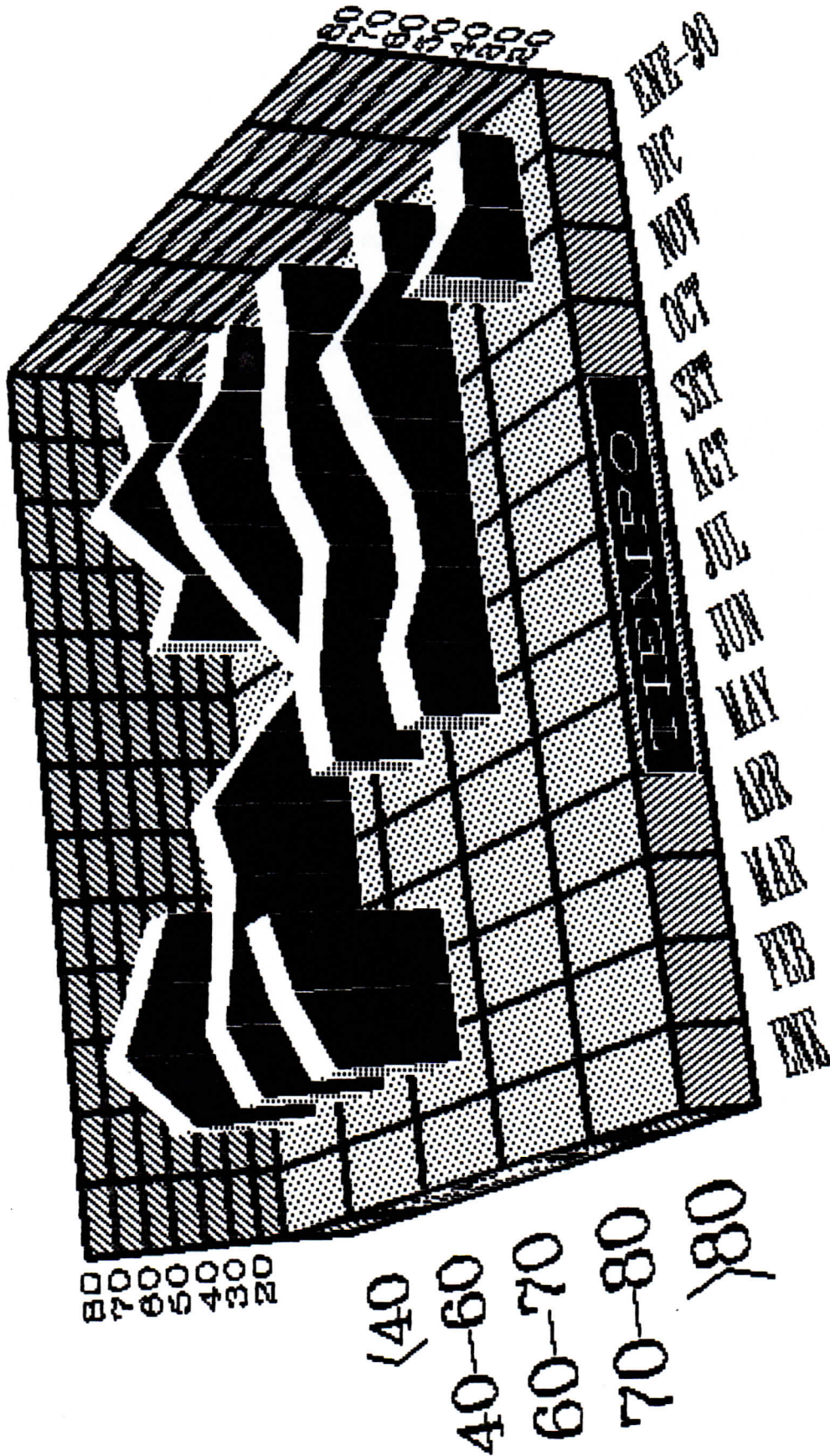


Fig. 18 INDICE DE CONDICION promedio por clase de talla para la poblaci3n de ESTERO NEGRO a trav3s del tiempo.

4. FIJACION DE JUVENILES

En ambas poblaciones estudiadas se observaron dos períodos de alta fijación de juveniles. En la población de Estero Vizcaya el primer período fué de abril a junio ($16,687 \pm 8450$; $15,090 \pm 7,277$ y $12,957 \pm 1,809$ juveniles/m²) y el segundo durante el mes de noviembre ($13,955 \pm 1,206$ juveniles/m²), observándose un nuevo pico en febrero-90 ($17,500 \pm 5,503$ juveniles/m²). En la población de Estero Negro hubo un primer período de alta fijación de juveniles desde mayo hasta agosto ($16,625 \pm 1,500$; $207,025 \pm 6,894$; $19,615 \pm 4,787$ y $42,035 \pm 15,244$ juveniles/m²) y luego un segundo período de noviembre a diciembre ($16,110 \pm 8,600$ y $15,365 \pm 233$ juveniles/m²) (Fig.16).

Los valores mínimos registrados en la fijación de juveniles en Estero Vizcaya fueron de 717 ± 102 juveniles/m² durante octubre y $1,192 \pm 600$ juveniles/m² durante diciembre. En la población de Estero Negro los mínimos registrados fueron de 450 ± 253 durante agosto y 83 ± 24 juveniles/m² durante enero-90 (Fig. 16).

En Ciénaga Grande Colombia, la densidad de fijación durante los picos de reproducción de *C rhizophorae* varió entre 3,000 y 10,000 juveniles/m² (Wedler, 1980). Bonnet et al. (1975) encontraron que en Guyana durante los picos de fijación de esta especie se obtuvieron hasta 8,000 juveniles/m². Chin y Lim (1975) establecieron en Malasia que para *Crassostrea belcheri*, la densidad de fijación que produjo el mejor crecimiento y sobrevivencia y resultó adecuada para propósitos comerciales fué de 7,800 a 12,500 juveniles/m². Lo anterior indica que las densidades de fijación de juveniles ocurridas durante los picos de reproducción de las poblaciones estudiadas, fueron comparativamente altas. Lo cual

corresponde muy bien a la alta densidad relativa de dichas poblaciones, y permite apreciar su alto valor como fuente de "semilla" para el cultivo comercial.

Aunque no se encontró una correlación estadísticamente significativa entre fijación de juveniles y la lluvia, los picos de fijación invariablemente ocurrieron dentro de las estaciones lluviosas, sobre todo al inicio de cada período de lluvias (Fig. 16). Esto coincide con lo observado para esta especie en Jamaica. Littlewood (1988) reporta que en Jamaica la fijación de juveniles de *C rhizophorae* es más abundante durante las estaciones lluviosas, las cuales inician en abril y octubre en dicha isla. Al igual que lo observado en el presente trabajo, en Jamaica los picos de fijación se prolongan hasta por tres meses debido a que la liberación de gametos en esta especie aparentemente es parcial, continuando por varios meses mediante desoves sucesivos (Littlewood, 1988).

Como se dijo anteriormente, fué durante el período lluvioso que se presentaron los picos de biomasa de fitoplancton. Esta coincidencia apoya la llamada "Crisp's Rule" la cual propone una relación entre los períodos de gran abundancia de larvas y fijación de juveniles de bivalvos tropicales con los períodos de alta disponibilidad de alimento (Stephen, 1980). Sin embargo, esto también podría interpretarse como una coincidencia en el tiempo resultante del efecto cíclico de una relación entre la abundancia de alimento y las etapas de acumulación de energía previo a la gametogénesis, como se ha apuntado anteriormente, las cuales ocurren coincidentemente después de desoves masivos en la población.

En todo caso, los picos de fijación de juveniles en las poblaciones estudiadas ocurrieron durante la época lluviosa.

Esto difiere de lo observado por Alfaro (1985), quien en el período de mayo-setiembre no obtuvo fijación de juveniles en Estero Vizcaya. Según explica debido a que la disminución de la salinidad y la temperatura fueron desfavorables para la reproducción de la población.

Durante el presente estudio el período lluvioso de abril a agosto fue casi idéntico al promedio de 47 años de lluvias registradas en esa zona.

Durante el segundo período lluvioso noviembre-enero-90 las lluvias registradas fueron más intensas que durante el primero, lo cual podría explicar por qué el pico de fijación de juveniles se limitó al mes de noviembre reduciéndose drásticamente durante diciembre y enero-90. Otro factor que podría explicar el porque la fijación se limitó al mes de noviembre durante el segundo pico, es que el número de ostras que se reprodujeron en ese período fué sumamente pequeño dada la mortalidad catastrófica sufrida durante setiembre-octubre.

Se calculó la tasa de crecimiento promedio (mm/30 días) para el 15% de juveniles fijados de mayor talla del estrato superior durante cada pico de fijación (Cuadro 1). Se realizó un Análisis de Varianza considerando el pilote y la fecha de fijación como tratamientos. Se encontró que hubo diferencias significativas entre las tasas de crecimiento de las diferentes fechas de fijación (Cuadro 2). Por lo que se realizó una prueba de DUNCAN para evaluar la diferencia entre medias, encontrándose que para la población de Vizcaya (Pilotes I y II) hubo una diferencia altamente significativa entre la tasa de crecimiento promedio de los juveniles fijados durante el pico de noviembre y los fijados en el pico de mayo, entre los fijados en el pico de febrero-90 y los de mayo y no así entre los picos de noviembre y febrero-90.

CUADRO No.1
 TASAS DE CRECIMIENTO PROMEDIO (mm/30 días) DE LOS JUVENILES
 DE MAYOR TALLA COLECTADOS EN EL ESTRATO SUPERIOR EN LOS PICOS
 DE FIJACION DE *C rhizophorae* EN ESTERO VIZCAYA (I Y II) Y
 ESTERO NEGRO (III). (III)

PILOTE Y FECHA DE FIJACION	REPETICION			PROMEDIO
	A	B	C	
PILOTE I MAYO	2.49	1.73	2.02	2.08
PILOTE I NOV	5.83	5.70	5.03	5.52
PILOTE I FEB-90	5.25	4.46	4.38	4.69
PILOTE II MAYO	1.36	2.73	2.04	2.04
PILOTE II NOV	7.60	4.90	5.80	6.10
PILOTE II FEB-90	5.34	4.60	7.01	5.65
PILOTE III JUNIO	1.43	1.44	1.43	1.43
PILOTE III DIC	6.90	4.70	6.38	5.99

CUADRO No.2
 RESULTADOS DEL ANALISIS DE VARIANZA PARA LA TASA DE CRECIMIENTO
 DE LOS JUVENILES DE MAYOR TALLA COLECTADOS EN EL ESTRATO SUPERIOR
 DURANTE LOS PICOS DE FIJACION EN ESTERO VIZCAYA Y ESTERO NEGRO

FUENTES DE VARIACION	GRADOS LIBERTAD	SUMA CUADRADOS	CUADRADO MEDIO	VALOR F
ENTRE TRAT	7.00	83.15	11.87	16.47
DENTRO DE TRAT	16.00	11.53	0.72	
TOTAL	23.00	94.68		

COEFICIENTE DE VARIACION = 94.68

Asimismo en la Población de Estero Negro (Pilote III) hubo diferencia estadísticamente significativa entre la tasa de crecimiento de los juveniles fijados en junio y los fijados en diciembre.

Para la densidad de fijación promedio en el estrato superior (Cuadro 3), se realizó un análisis de Varianza considerando el pilote y la fecha de fijación como tratamientos (Cuadro 4) Se encontró que hubo diferencia entre las densidades de fijación de los diferentes picos por lo que se realizó una prueba de DUNCAN para evaluar la diferencia entre medias encontrándose que solo hubo diferencias significativas entre la densidad de fijación del pico de junio en Estero Negro y los demás picos considerados, no así entre el resto de los picos de fijación.

La diferencia significativa entre las tasas de crecimiento de los juveniles fijados durante los picos posteriores a la mortalidad catastrófica (picos de noviembre y febrero-90 en Vizcaya y diciembre en Estero Negro) y los picos de fijación ocurridos anteriormente (mayo en Vizcaya y junio en Estero Negro), podría tener una explicación diferente para cada población.

En el caso de Estero Vizcaya no se encontraron diferencias significativas en las densidades de fijación. Por lo tanto la explicación más factible podría ser que los juveniles fijados después de la mortalidad catastrófica de setiembre-octubre fueron los hijos de las ostras más fuertes de la población que lograron sobrevivir a la crisis ambiental sufrida. Lo cual podría estar asociado a sus más altas tasas de crecimiento. Es interesante destacar que esta condición se mantuvo en los individuos del pico de fijación siguiente (febrero-90).

CUADRO No.3

DENSIDADES DE FIJACION DE JUVENILES/m² DURANTE LOS PICOS DE FIJACION EN EL ESTRATO SUPERIOR DE LAS POBLACIONES DE *C rhizophora* EN ESTERO VIZCAYA (I Y II) Y ESTERO NEGRO (III).

PILOTE Y FECHA DE FIJACION	REPETICION			PROMEDIO
	A	B	C	
PILOTE I MAYO	18,250	20,000	16,050	18,100
PILOTE I NOV	17,500	11,400	18,300	15,730
PILOTE I FEB-90	17,700	26,700	30,500	25,000
PILOTE II MAYO	17,250	19,250	20,875	19,150
PILOTE II NOV	13,600	8,500	17,000	13,030
PILOTE II FEB-90	10,900	15,100	12,800	12,900
PILOTE III JUNIO	174,125	200,950	231,400	202,150
PILOTE III DIC	18,800	18,300	9,500	15,530

CUADRO No.4

RESULTADOS DEL ANALISIS DE VARIANZA PARA LA DENSIDAD DE FIJACION DE JUVENILES/m² DURANTE LOS PICOS DE FIJACION EN EL ESTRATO SUPERIOR EN ESTERO VIZCAYA Y ESTERO NEGRO

FUENTES DE VARIACION	GRADOS LIBERTAD	SUMA CUADRADOS	CUADRADO MEDIO	VALOR F
ENTRE TRAT.	7.00	90.25	12.89	117.18
DENTRO DE TRAT.	16.00	1.87	0.11	
TOTAL	23.00	92.12		

Podría suponerse que las más altas tasas de crecimiento registradas estuvieron asociadas a condiciones ambientales más favorables. Sin embargo esta posibilidad es poco probable dado que durante ese período se registró muy baja salinidad en el agua, muy baja biomasa de fitoplancton, baja temperatura y se observó gran cantidad de sedimentos arrastrados por el agua, todo lo anterior asociado a las intensas lluvias de la época.

Otra explicación podría ser una probable superioridad genética de esta generación. Newkirk y Haley (1979) comprobaron la existencia de diferencias genéticas en dos poblaciones de *Crassostrea virginica* localizadas a pocos kilómetros de distancia dentro de un mismo estuario en Nueva Escocia, Canadá. Esta diferencia genética se expresó en diferentes tasas de crecimiento ante una salinidad determinada y diferentes respuestas de crecimiento ante cambios ambientales, en larvas obtenidas de reproductores provenientes de ambas poblaciones. Es necesario comprobar experimentalmente si existen o no diferencias genéticas entre los juveniles fijados después de mortalidades catastróficas en la población y los fijados en períodos normales en Estero Vizcaya y Estero Negro. Dado que esto podría tener gran trascendencia en futuros programas de selección y mejoramiento animal dentro de proyectos de cultivo de esta especie.

En el caso de la población de Estero Negro se encontró que la densidad de fijación durante el pico de diciembre fué significativamente menor que la del pico de junio anterior. Por lo tanto las mayores tasas de crecimiento de los juveniles del pico de diciembre en Estero Negro probablemente se debieron a la más baja densidad de fijación. Sin embargo no es posible descartar del todo la posibilidad de la diferencia genética de los juveniles producidos en esta población

después de la crisis.

Se encontró una marcada estratificación vertical en la intensidad de fijación de juveniles. Las mayores fijaciones se registraron en el estrato inferior y las menores fijaciones en el estrato superior en ambas poblaciones.

La estratificación vertical en la intensidad de fijación de juveniles, probablemente sigue la estratificación de salinidades. A mayor profundidad mayor salinidad y mayor densidad de fijación. Claro que a mayor profundidad menor oxígeno disuelto y mayor deposición de sedimentos. La tendencia observada indicó que estas variables tuvieron un menor efecto sobre la densidad de fijación de juveniles. El efecto de la mayor deposición de sedimentos fué minimizado por la tendencia de los juveniles a fijarse en el lado inferior de los colectores, y el oxígeno disuelto fué generalmente alto durante la época lluviosa cuando tuvieron lugar los mayores picos de fijación.

5. LARVAS PLANCTONICAS

La densidad de larvas de bivalvos presentes en la columna de agua varió en forma errática a lo largo del año. No se encontró correlación entre la densidad de larvas de bivalvos y ninguna de las otras variables consideradas a través del tiempo. La densidad de larvas disminuyó drásticamente durante los meses lluviosos de mayo y diciembre. Justo cuando se presentaron fuertes picos de fijación de juveniles en Estero Vizcaya y Estero Negro respectivamente.

Por lo tanto, la densidad de larvas en el agua resultó ser un mal indicador del comportamiento reproductivo de las poblaciones estudiadas. Esto difiere de lo encontrado por Angell (1973) para las poblaciones de *C. rhizophorae* en la laguna La Restinga en Venezuela. Quien encontró picos de abundancia de larvas durante los períodos de mayor actividad reproductiva.

En el presente estudio no fué posible la separación por especies de las larvas colectadas, por lo tanto se mezclaron larvas de las otras poblaciones de bivalvos que comparten el mismo sustrato oscureciendo las tendencias correspondientes a la especie en estudio. Por otra parte la abundancia de larvas pudo cambiar muy fácilmente en cuestión de días, por ejemplo después de aguaceros que arrastraran las larvas hacia el mar, por lo que un muestreo mensual no fue representativo de la condición prevaleciente durante todo el mes.

Sin embargo, el perfil de distribución vertical de larvas en la columna de agua mostró una tendencia consistente a incrementarse con la profundidad de acuerdo al incremento de salinidad y cerca del fondo a disminuir de acuerdo a la disminución del oxígeno disuelto (Fig 19).

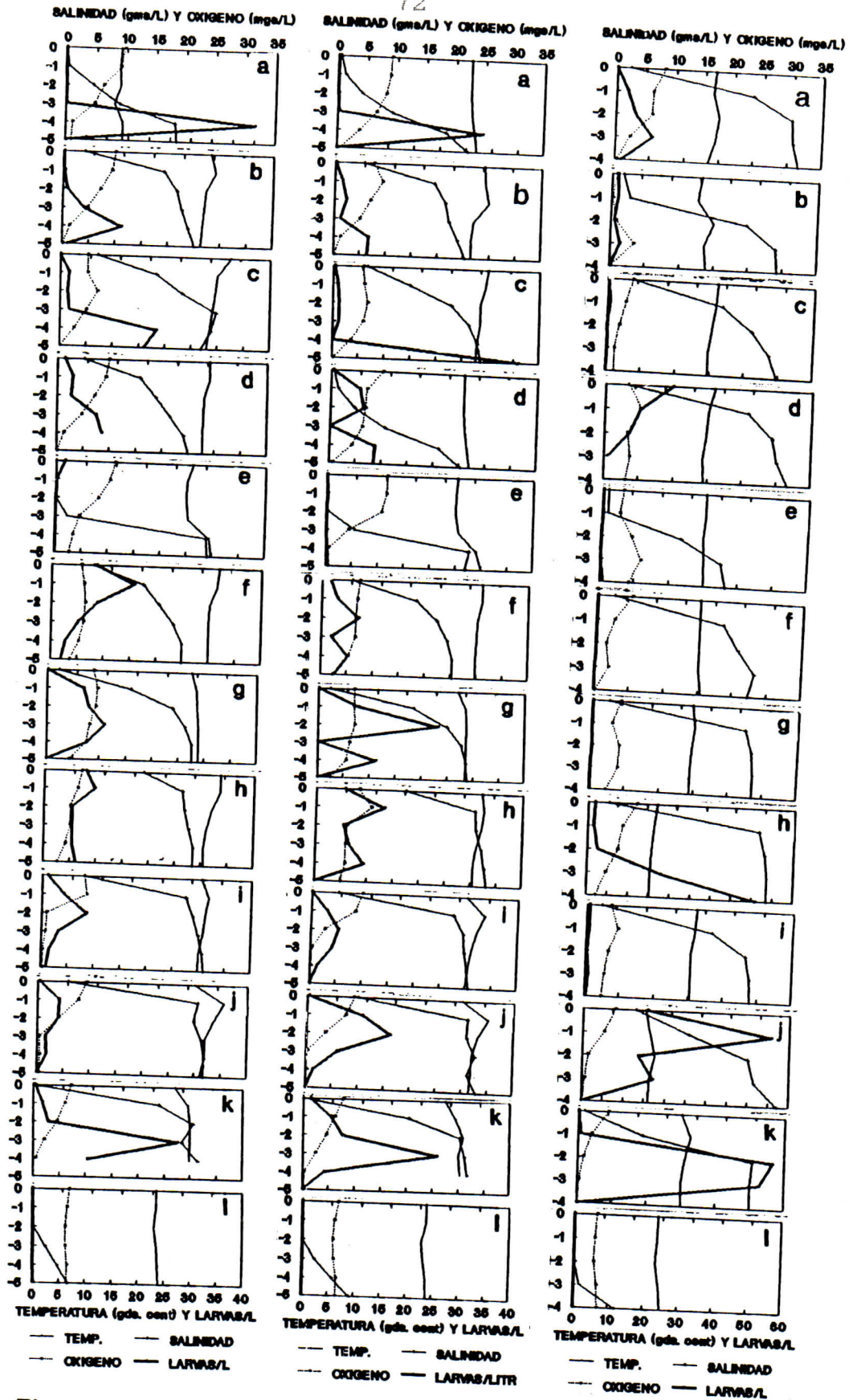


Fig. 19 Perfiles de distribución de Temperatura, Salinidad Oxígeno y Larvas/L en la columna de agua, desde a=ENERO hasta l=Diciembre Pilotes I, II y III respectivamente.

Lo anterior fue totalmente opuesto a lo observado por Angell (1973) en la laguna La Restinga en Venezuela. Quien encontró que tanto la fijación de juveniles como la abundancia de larvas en el agua fue mucho mayor en los primeros cincuenta centímetros por debajo de la superficie. Según este autor, esto se debió a que las aguas de muy alta salinidad (mas de 40 g/L) que se forman en las partes someras de la laguna fluyen hacia el mar por el fondo de la laguna. Lo anterior describe un panorama totalmente opuesto al de Estero Vizcaya y Estero Negro.

Mediante experimentos de laboratorio se ha comprobado que las larvas de *Crassostrea virginica* son capaces de nadar activamente a través de una discontinuidad de salinidad de 3 g/L a una velocidad que varía entre los 13.32 y 36.72 cm/hora (Mann, 1988). La distribución de las larvas en la columna de agua en Estero Vizcaya y Estero Negro podría explicarse como una adaptación de las larvas a mantenerse cerca del fondo para ser llevadas estuario arriba por la "cuña de sal" que entra desde el mar y no ser arrastradas estuario afuera por la corriente neta que fluye hacia afuera por la superficie (Pritchard, 1953; Seliger, et al., 1982). Y dado que el flujo del estrato inferior en la laguna La Restinga es hacia el mar las larvas tienden a concentrarse en la superficie como lo observó Angell (1973). Sin embargo también es muy posible que las larvas simplemente se concentren en donde las condiciones ambientales sean más favorables. En Estero Vizcaya y Estero Negro cerca del fondo porque allí la salinidad se acerca más a los valores óptimos de su rango de tolerancia (25-37 g/L; Dos Santos y Nascimento, 1985), y en la laguna hipersalina de La Restinga se concentran en la superficie por la misma razón.

6. ESTRUCTURA DE TALLAS DE LA POBLACION

En las Figuras 20, 21 y 22 se presenta la distribución de tallas a través del tiempo de la población de *C. rhizophorae* en los pilotes de ambas poblaciones estudiadas, tanto de los individuos vivos (a la izquierda), como de los individuos muertos (a la derecha). En cada caso se representó a ambos estratos de la población en diferente serie de barras.

En ambas poblaciones estudiadas se observaron dos períodos en los cuales predominaron los juveniles en la población, abril-julio y noviembre-enero-90, coincidiendo con los períodos de mayor fijación de juveniles ya discutido, lo cual indica que hubo éxito en el reclutamiento y que la fijación en los colectores en terminos generales reflejó bien las tendencias estacionales en las poblaciones.

Se observó un rápido desplazamiento de los individuos desde la clase 0-10 mm hacia las clases 10-20 y 20-30 mm en el período de noviembre a diciembre en Estero Vizcaya, no así en Estero Negro (Figs. 20, 21 y 22). Esto podría estar asociado a un ambiente más favorable, sin embargo, como se dijo anteriormente, es poco probable dadas las bajas salinidades y la baja biomasa de fitoplancton registradas durante ese período. Asimismo podría estar asociado a la probable superioridad genética antes sugerida para los juveniles del pico de noviembre en Estero Vizcaya.

El incremento de los juveniles (nuevos reclutas) en la población de Estero Vizcaya durante el pico de abril-julio fue mayor en el estrato inferior de la población, lo cual coincidió con la tendencia observada en los colectores de juveniles. Mientras que en el pico de noviembre-diciembre fue mayor en el estrato superior. Asimismo en la población de

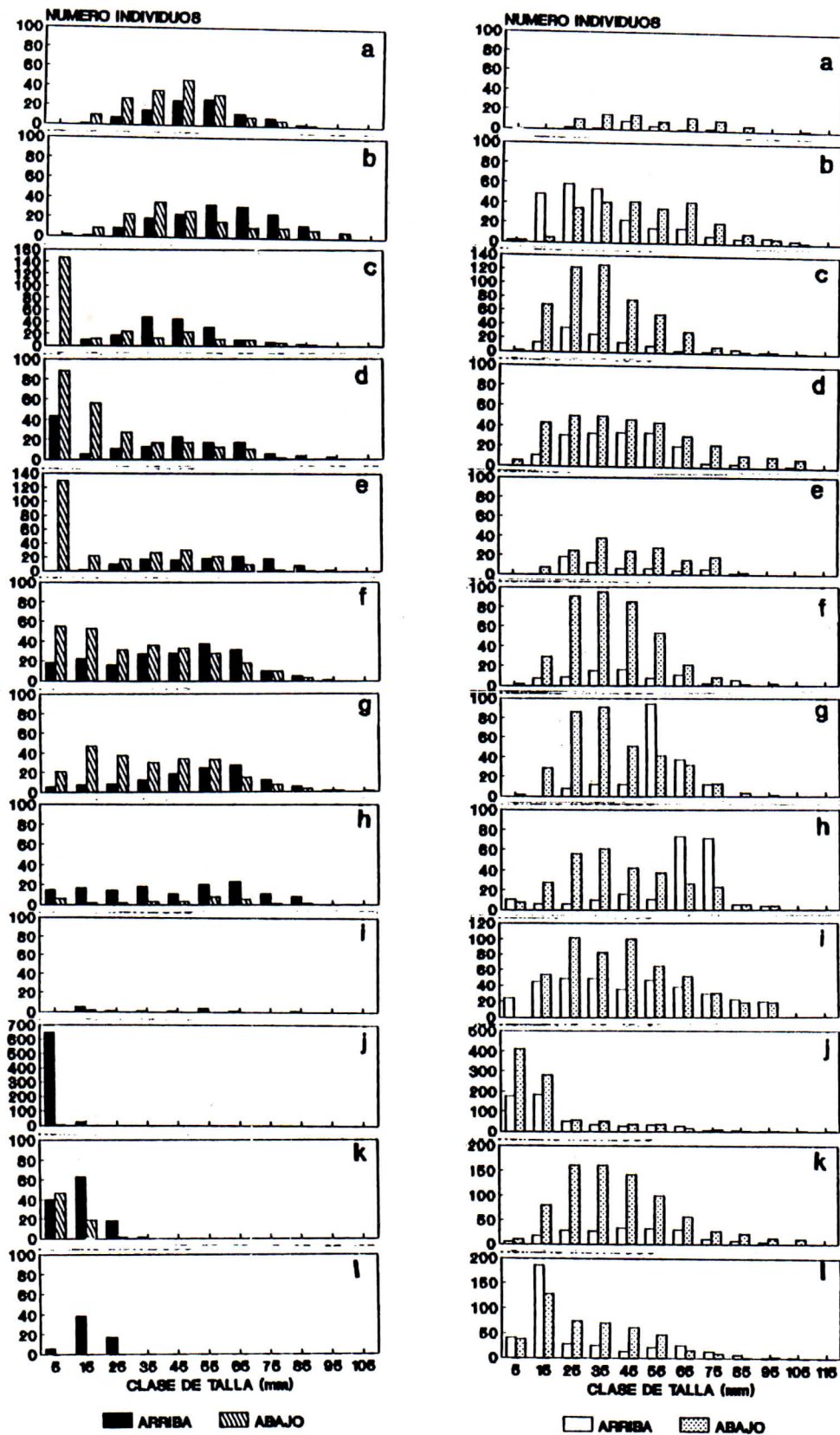


Fig. 20 Distribución de tallas de la población de *C. rhizophorae* en PILOTE I a través del tiempo, desde a-FEBRERO 1989 hasta l-ENERO 1990. Población VIVA y MUERTA respectivamente

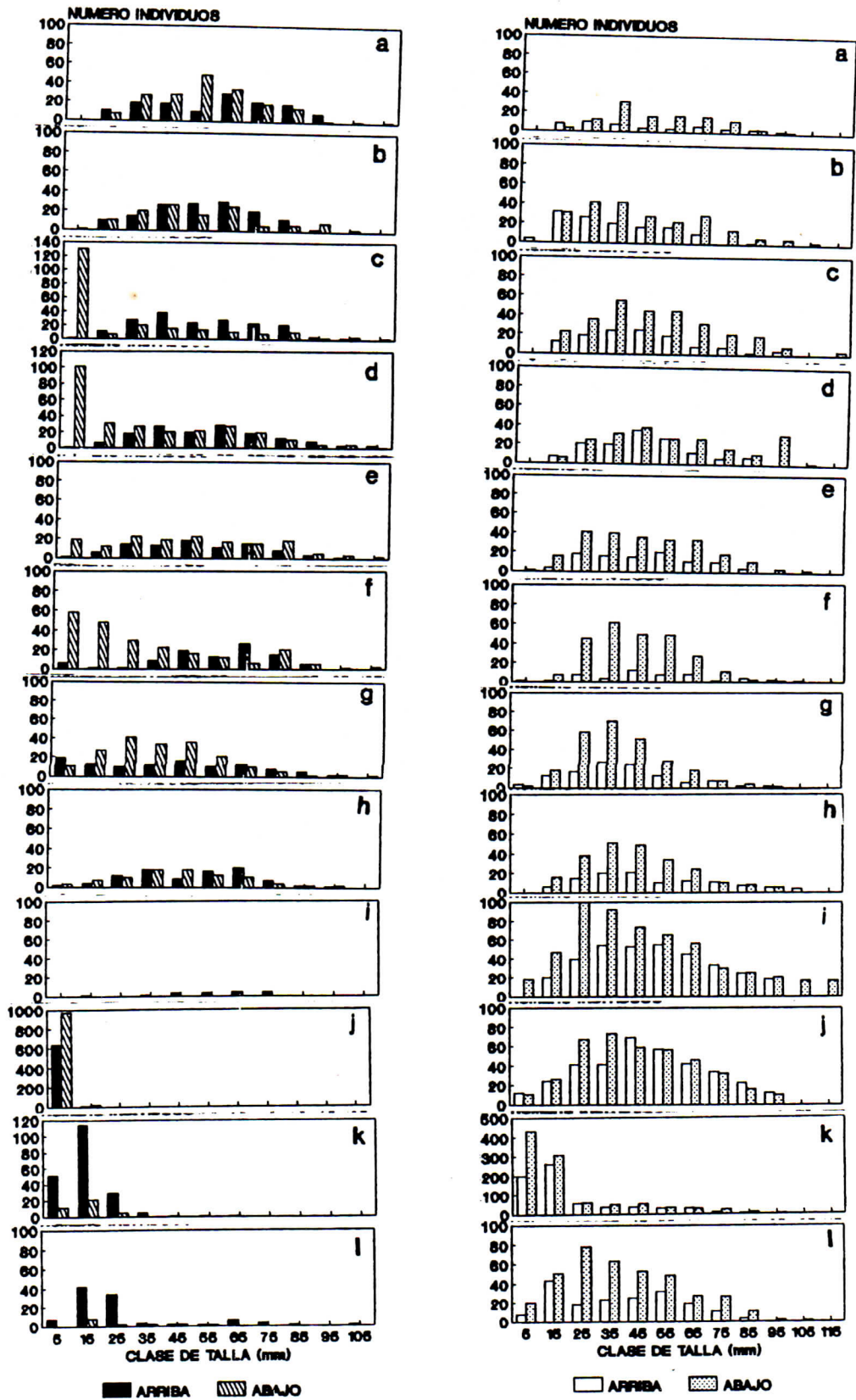


Fig. 21 Distribución de tallas de la población de *C. rhizophorae* en PILOTE II a través del tiempo, desde a=FEBRERO 1989 hasta l=ENERO 1990. Población VIVA y MUERTA respectivamente

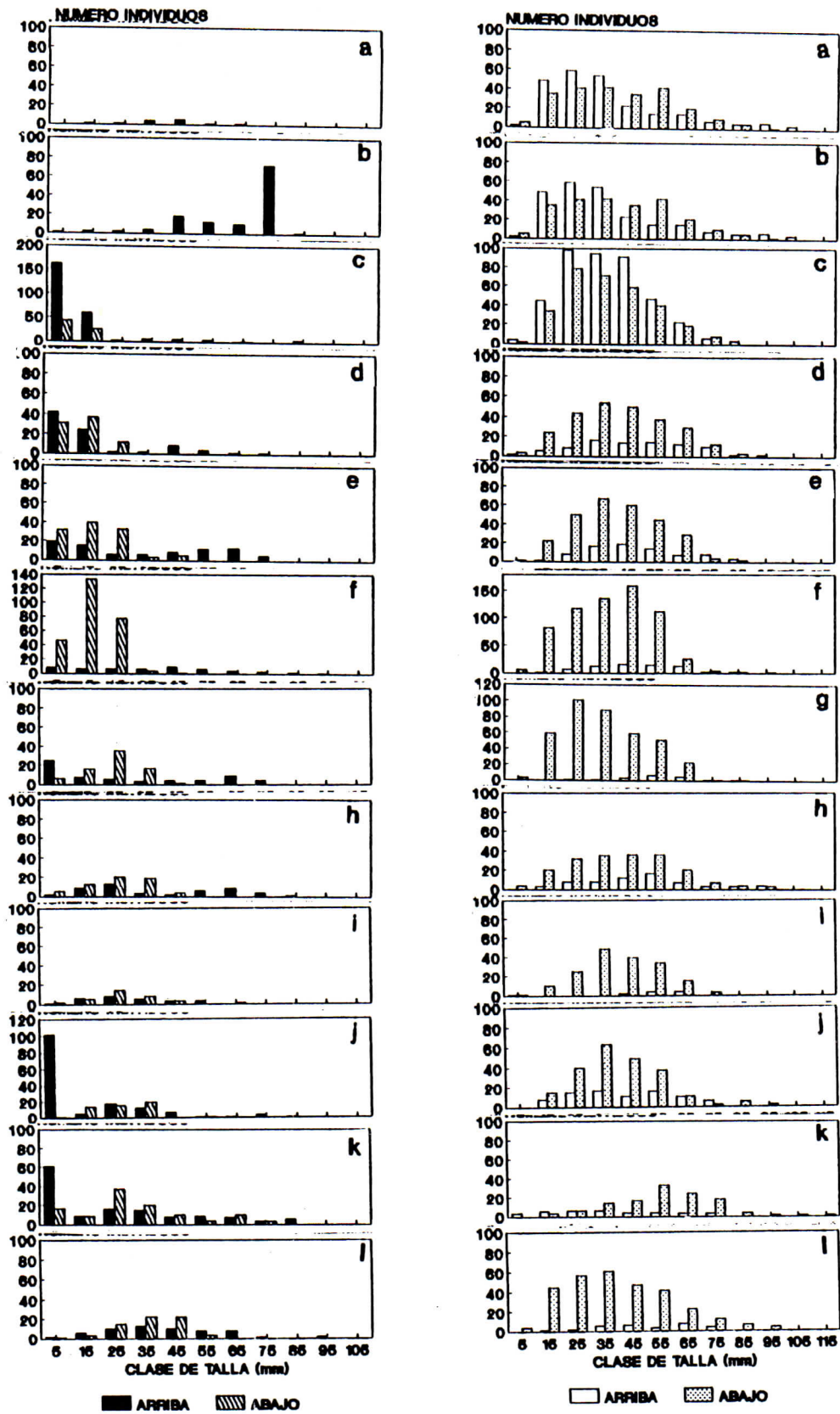


Fig. 22 Distribución de tallas de la población de *C. rhizophorae* en PILOTE III a través del tiempo, desde a-FEBRERO 1989 hasta l-ENERO 1990. Población VIVA y MUERTA respectivamente

Estero Negro, en ambos picos el incremento de reclutas en términos generales fue mayor en el estrato superior (Figs. 20, 21 y 22). Esta tendencia opuesta a la observada en los colectores puede estar relacionada con la gran cantidad de detritus sedimentado y acumulado entre las conchas de las ostras muertas del estrato inferior durante el período seco de setiembre-octubre, lo cual limitó el sustrato disponible para la fijación. Esto no ocurrió con los colectores colocados para registrar la densidad de fijación, los cuales en todos los casos fueron superficies limpias de fácil colonización.

Las figuras 20, 21 y 22 por un lado y la 28 por otro, registran y confirman que en ambas poblaciones ocurrió una mortalidad catastrófica durante los meses de setiembre y octubre. La mortalidad llegó a ser total en el estrato inferior de las poblaciones en el mes de octubre debido a la anoxia ocurrida como ya se discutió. Al estudiar las figuras 20, 21 y 22 puede establecerse que aunque la mortalidad fue generalizada, los sobrevivientes tendieron a ser individuos de las tallas mayores en ambas poblaciones, lo cual tuvo implicaciones ya discutidas sobre la proporción de sexos y el índice de condición registrados.

Finalmente las figuras 20, 21 y 22 sugieren que se produjo una masiva mortalidad entre los nuevos reclutas del pico de noviembre-enero-90, no así entre los nuevos reclutas del pico de abril-julio, lo cual indica que existió una más intensa presión de selección sobre esta generación.

7. COHORTES

El seguimiento de cohortes no fue posible en Estero Vizcaya dadas las mortalidades catastróficas que se presentaron. Sin embargo en Estero Negro se logró seguir un cohorte a lo largo de 9 meses. En las figuras 23, 24, 25 y 26 se muestra el crecimiento y la sobrevivencia del cohorte de Estero Negro y el cohorte de mayor duración en Estero Vizcaya respectivamente.

En los cuadros 5 y 6 se presentan los Cuadros de Vida de los cohortes de Estero Negro y Estero Vizcaya respectivamente. Los valores q_x son una medida de la intensidad de la mortalidad sufrida por cada cohorte en diferentes edades. Los valores K_x también reflejan la intensidad de la mortalidad por edades, sin embargo a diferencia de los valores q_x , los K_x sí pueden ser sumados lo que permite obtener una medida total de la mortalidad. Además los valores K_x por ser estandarizados pueden ser comparados con otros cohortes y con otras especies (Begon y Mortimer, 1986). En este caso a diferencia de lo discutido por Levinton (1982) para el molusco bivalvo *Gemma gemma* la mortalidad no sigue un patrón definido al incrementarse la edad. El Cuadro de Vida de *Gemma gemma* discutido por Levinton (1982) presenta dos etapas, la primera de una fuerte disminución de la mortalidad con la edad hasta llegar a los 11 meses, y la segunda de un incremento sostenido de la mortalidad con la edad hasta llegar a los 21 meses.

En el Cuadro de Vida obtenido en el presente estudio para *C rhizophorae* en Estero Negro se observa una fuerte disminución de la mortalidad al pasar de 0 a 2 meses y luego un súbito incremento en la mortalidad al cuarto mes (mes de octubre 1989) seguido de un incremento sostenido hasta el

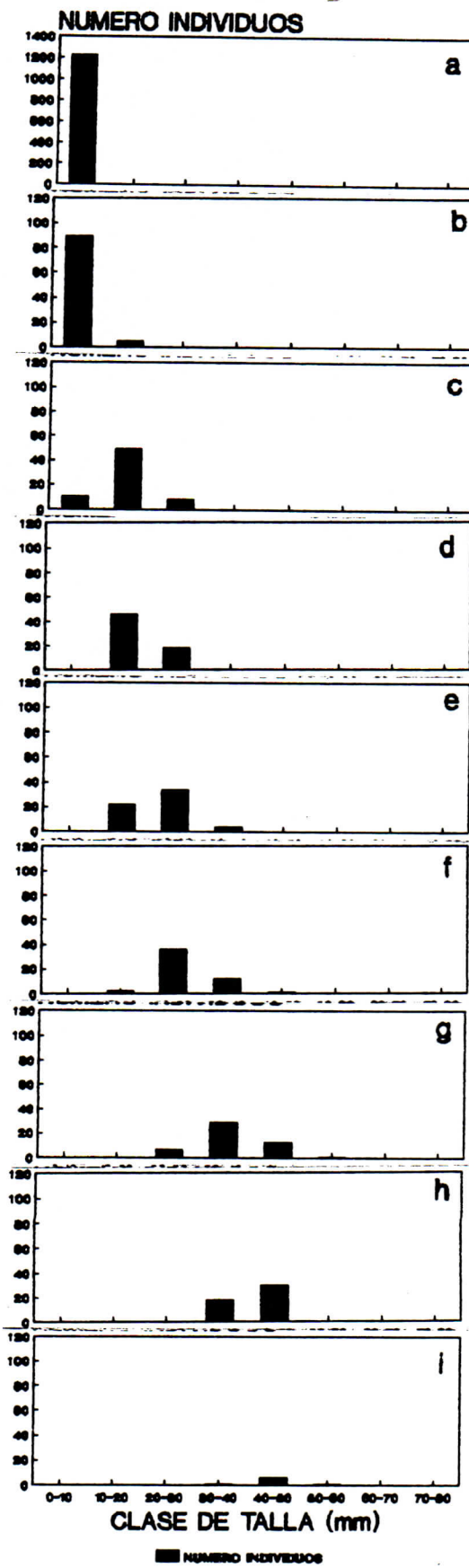


Fig. 23 Distribución de Frecuencia por tallas del COHORTE monitoreado en ESTERO NEGRO desde a=Junio 1989 hasta i=FEBRERO 1990.

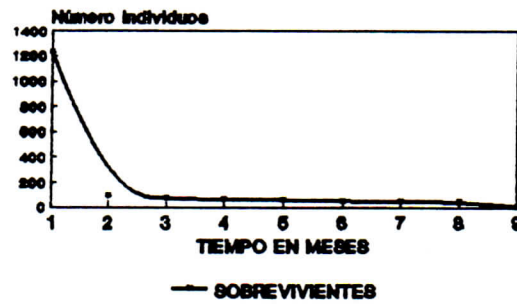


Fig. 24 Supervivencia del Cohorte de ESTERO NEGRO desde JUNIO de 1989 hasta FEBRERO de 1990

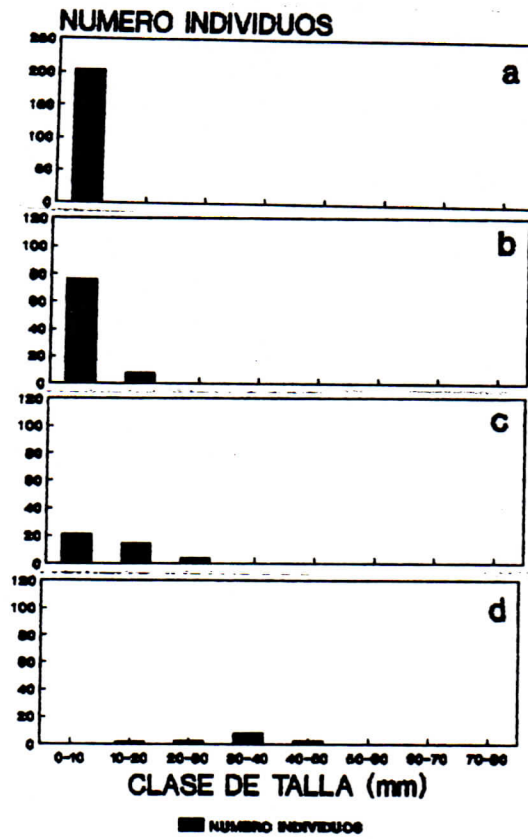


Fig. 25 Distribución de Frecuencia por tallas del COHORTE monitoreado en ESTERO VIZCAYA desde a-JUNIO hasta b-SETIEMBRE de 1989.



Fig. 26 Supervivencia del cohorte de ESTERO VIZCAYA desde JUNIO de 1989 hasta OCTUBRE del mismo año.

CUADRO No.5

TABLA DE VIDA DEL COHORTE DE *C rhizophorae* SEGUIDO
EN ESTERO NEGRO DE JUNIO DE 1989 A FEBRERO DE 1990

EDAD EN MESES	ax	Lx	dx	qx	Log10 ax	Log10 Lx	Kx
0	1,227	1,000	923	0.923	3.088	3.000	1.115
1	94	77	22	0.285	1.973	1.886	0.141
2	68	55	2	0.036	1.832	1.740	0.019
3	65	53	5	0.094	1.813	1.724	0.042
4	59	48	6	0.125	1.771	1.681	0.055
5	52	42	1	0.024	1.716	1.623	0.017
6	50	41	2	0.049	1.699	1.613	0.018
7	48	39	32	0.820	1.681	1.591	0.778
8	8	7	7	1.000	1.903	0.845	
9	0	0					
Kx TOTAL							2.185
Kx 0-2							1.275

CUADRO No.6

TABLA DE VIDA DEL COHORTE DE *C rhizophorae* SEGUIDO
EN ESTERO VIZCAYA DE JUNIO DE 1989 A OCTUBRE DE 1989

EDAD EN MESES	ax	Lx	dx	qx	Log10 ax	Log10 Lx	Kx
0	204	1000	588	0.588	2.310	3.000	0.386
1	84	412	216	0.524	1.924	2.615	0.322
2	40	196	118	0.602	0.602	2.292	0.398
3	16	78	78	1.000	1.000	1.892	
4	0	0					
Kx TOTAL							1.106

noveno mes. La mortalidad ocurrida al cuarto mes en este estudio, probablemente no refleja lo que Levinton (1986) llama "el cambiante riesgo ecológico como función de la edad" sino más bien drásticos cambios ambientales que se tradujeron en súbitos incrementos de la mortalidad en el cohorte no como función de la edad, sino como ya hemos visto, en forma generalizada en toda la población.

Dadas las grandes fluctuaciones ambientales que generaron masivas mortalidades en las poblaciones estudiadas, en este trabajo no fué posible establecer las diferentes tasas de mortalidad características para cada clase de edad como lo discutido por Begon y Mortimer (1986). Como hemos visto, el efecto de los drásticos desequilibrios ambientales se sobrepuso a la "normal" mortalidad específica por edades dentro de las poblaciones.

Las curvas de sobrevivencia obtenidas del estudio de los cohortes (Figs. 24 y 26) corresponden a lo que Begon y Mortimer (1986) discuten como Curvas tipo III, las cuales, según estos autores, son comunes en especies marinas que producen millones de huevos de los cuales muy pocos sobreviven para convertirse en adultos.

Los cohortes de Estero Negro y de Estero Vizcaya mostraron un crecimiento mucho más lento del reportado por Pacheco et al.(1983) para Estero Vizcaya (65 mm al 6o. mes) y por Velez (1976) para la bahía Mochima en Venezuela (el 52% de los individuos fueron mayores de 50 mm a los 8 meses). Pero fué muy semejante al reportado por Nascimento y Da Silva (1980) para la bahía Todos os Santos en Brasil (talla promedio 19 mm al 4o. mes). La diferencia entre el crecimiento observado en el presente trabajo y el reportado para Estero Vizcaya por Pacheco et al.(1983) probablemente se debió a la

fuerte presión ambiental sufrida por las poblaciones durante el período de estudio (segundo semestre del año), la cual parece no haberse presentado durante las observaciones de 1982 (primer semestre del año). Sin embargo esto no se pudo verificar dado que en dicho trabajo no se reportaron datos ambientales.

8. CUANTIFICACION GLOBAL DE LAS POBLACIONES

En la figura 27 se muestra la variación del promedio de densidad de ostras vivas por metro cuadrado a través del tiempo para el estrato superior y el estrato inferior de ambas poblaciones estudiadas.

La densidad de ostras vivas en Estero Vizcaya se mantuvo oscilando alrededor de 1000 ostras/m² en el estrato superior y alrededor de 1500 ostras/m² en el estrato inferior. Se presentaron mínimos y máximos que se alejaron de estos valores durante octubre y noviembre respectivamente.

En Estero Negro la densidad de ostras vivas se mantuvo oscilando alrededor de 500 ostras/m² en ambos estratos. Se presentaron dos picos máximos que se alejaron de estos valores durante abril y noviembre-diciembre para el estrato superior, y durante julio y diciembre en el estrato inferior (Ver Fig. 27).

Pese a que el ambiente en Estero Negro fue más estable que el ambiente en Estero Vizcaya, la densidad de la población en Estero Negro fue mucho menor que en Estero Vizcaya. Además en Estero Negro parte del tiempo la población estuvo limitada al estrato superior y la mayor parte del año las ostras del estrato inferior no superaron los 30 mm en promedio. Esto probablemente se debió en parte a que en Estero Negro la productividad primaria fue mucho menor que en Estero Vizcaya, alcanzando un valor medio de biomasa de fitoplancton (5.77 mg/L x 100) mucho menor que el alcanzado en Estero Vizcaya (13.12 mg/L X 100). Además en Estero Negro los niveles de oxígeno en el estrato inferior (3.1 ± 1.6 mg/L) fueron en promedio mucho menores que en Estero Vizcaya (5.4 ± 1.7 mg/L).

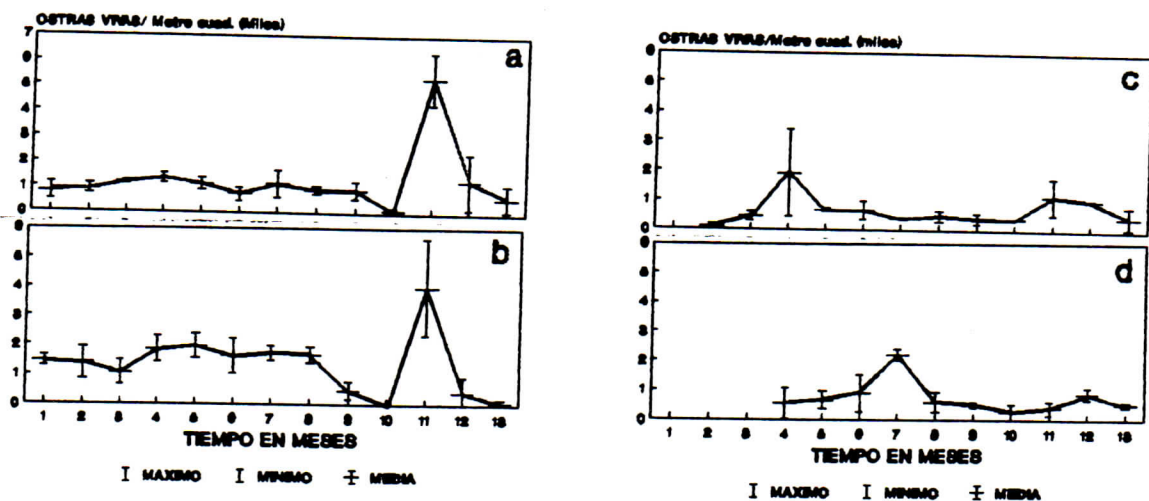


Fig. 27 Promedio de ostras vivas por metro cuadrado a través del tiempo. a=VIZCAYA ARRIBA, b=VIZCAYA ABAJO, c=ESTERO NEGRO ARRIBA y d=ESTERO NEGRO ABAJO.

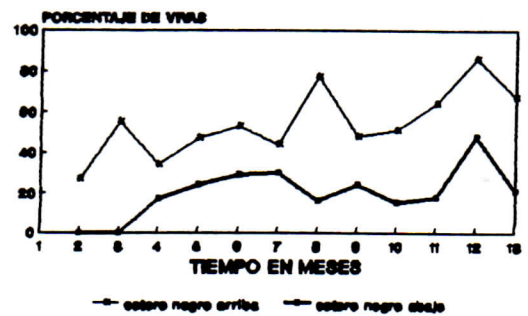
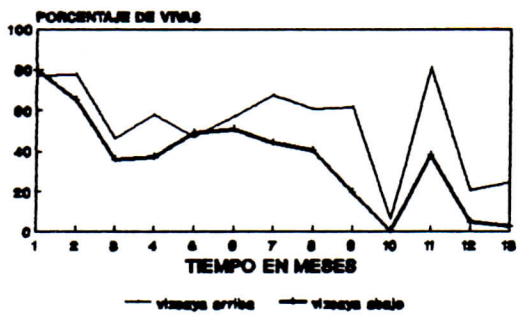


Fig. 28 Porcentaje de ostras vivas de la muestra colectada para EL ESTRATO SUPERIOR E INFERIOR de la población a través del tiempo. ESTERO VIZCAYA Y ESTERO NEGRO respectivamente.

CUADRO No.7
 TOTAL DE INDIVIDUOS COLECTADOS POR PILOTE Y POR
 PROFUNDIDAD A TRAVES DEL PERIODO DE ESTUDIO DE
 LAS POBLACIONES DE *C rhizophorae* EN ESTERO VIZCAYA
 Y ESTERO NEGRO DE ENERO DE 1989 A ENERO DE 1990

ESTRATO SUPERIOR DE LAS POBLACIONES				
	PILOTE I	PILOTE II	PILOTE III	TOTAL
OSTRAS VIVAS	2,086	1,958	1,032	5,076
OSTRAS MUERTAS	2,091	2,036	1,046	5,173
TOTAL	4,171	3,994	2,078	10,249

ESTRATO INFERIOR DE LAS POBLACIONES				
	PILOTE I	PILOTE II	PILOTE III	TOTAL
OSTRAS VIVAS	1,824	2,505	933	5,265
OSTRAS MUERTAS	4,862	3,779	3,310	11,951
TOTAL	6,689	6,284	4,243	17,216

Se estimó el área total ocupada por la población de Estero Vizcaya en 48 metros cuadrados, 24 metros cuadrados en cada uno de los estratos superior e inferior considerando a ambos pilotes.

Esto permitió estimar que el número total de individuos en el estrato superior de la población de Vizcaya varió desde un máximo de $127,632 \pm 24,456$ ostras durante el mes de noviembre hasta un mínimo de $2,880 \pm 2,188$ ostras durante el mes de octubre. En el estrato inferior de la población de Vizcaya el número total de individuos estimados varió desde un máximo de $95,923 \pm 39,667$ ostras durante el mes de noviembre hasta un mínimo de 192 ± 384 ostras durante el mes de octubre.

Se estimó el área total ocupada por la población de Estero Negro en 17.5 metros cuadrados, 8.75 metros cuadrados en cada uno de los estratos superior e inferior. Esto permitió estimar que el número total de individuos en el estrato superior de Estero Negro varió desde un máximo de $16,940 \pm 12,724$ ostras durante el mes de abril hasta un mínimo de 980 ± 700 ostras durante el mes de febrero-89. En el estrato inferior varió desde un máximo de $19,180 \pm 1,680$ ostras durante el mes de julio hasta un mínimo de 0 durante febrero-marzo.

La estimación que se hace en este trabajo de las dimensiones del banco y de las variaciones en el número total de individuos en la población de estero Vizcaya difiere de lo reportado por Madrigal et al (1985 b), quienes estimaron la población de Estero Vizcaya en 17.12 m^2 con un total de individuos de $19,760 \pm 100$ ostras con un 90% de confiabilidad.

Pese a que la observación reportada por Madrigal et al. (1985 b) fué puntual en el tiempo, los autores al encontrar que un 45% de los individuos de la muestra fueron mayores de 60 mm consideraron que, aunque debido a lo reducido del área colonizada el banco no puede explotarse intensivamente, la población tiene un alto potencial de explotación si se mantienen individuos mayores de 40 mm como reproductores. Los resultados obtenidos en la presente investigación sugieren que quizás lo más recomendable sería que estas poblaciones solamente sean consideradas como fuente de "semillas" o como fuente de reproductores, pero que no sean explotadas directamente, ni siquiera de manera poco intensiva. Las presiones ambientales sobre las poblaciones son tan drásticas, que las hacen muy vulnerables a presiones adicionales, ya sea de pesca o de otro tipo causadas por el hombre. Por otra parte, dichas fluctuaciones ambientales mantienen una presión de selección que hace posible obtener juveniles y/o reproductores de muy alta calidad si se les colecta en el momento oportuno, sobre todo en Estero Vizcaya.

En el cuadro 7 se resume el total de individuos vivos y muertos contados y medidos a lo largo de todo el estudio para cada pilote y estrato de ambas poblaciones. El número total de ostras muertas colectadas en el estrato inferior duplicó al número del estrato superior, aunque el total de ostras vivas colectadas fue muy similar en ambos estratos de población.

Las ostras muertas permanecen pegadas al resto de la población por algún tiempo, luego por efecto de la corriente de agua y la descomposición del ligamento de la charnela se pierde la valva superior y finalmente la valva inferior cuando se trata de individuos pequeños. Existe una tendencia de las conchas de individuos muertos, sobre todo de las

tallas medianas y grandes, a acumularse.

El número total de ostras muertas del estrato inferior duplicó al número total de ostras muertas en el estrato superior en ambas poblaciones. Esto indica que las mortalidades mayores históricamente han ocurrido en el estrato inferior y no en el estrato superior de las poblaciones.

Lo anterior apoya lo observado en este estudio. Es decir que las mortalidades masivas cíclicas que habían sido observadas en estas poblaciones no habían sido causadas por la disminución de la salinidad durante las fuertes lluvias como ocurre en Ciénaga Grande, Colombia (Hernández y Márquez, 1983) y como había sido sugerido para Estero Vizcaya por Alfaro (1985), sino por las drásticas disminuciones de oxígeno disuelto ocurridas durante las estaciones secas. Mas exáctamente durante las estaciones secas en las cuales la lluvia fue sustancialmente menor al promedio para esa época. Tal como ocurrió durante setiembre de 1989, y como se repite cada 2 ó 3 años de acuerdo al registro histórico de lluvias del Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica.

V. CONCLUSIONES

1. Las poblaciones de *Crassostrea rhizophorae* de Estero Vizcaya y Estero Negro son muy pequeñas debido a la carencia de más sustrato en el área que reúne las condiciones ambientales correspondientes al rango de tolerancia de esta especie. Las fronteras de esta área están establecidas en el extremo superior por las bajas salinidades y en el extremo inferior por los bajos niveles de oxígeno disuelto y el exceso de sedimentos. El tamaño de estas poblaciones disminuye aún más cuando, como ocurre periódicamente, alguno de estos factores limitantes se acentúa haciendo retroceder las fronteras del área habitable.
2. La población de *Crassostrea rhizophorae* de Estero Vizcaya alcanza sus picos de madurez sexual durante las estaciones secas, las cuales generalmente ocurren en esa zona durante Febrero-Marzo y Setiembre-October.
3. La población de Estero Negro también presenta picos de madurez sexual durante las estaciones secas, sin embargo a diferencia de lo que ocurre en Estero Vizcaya, en Estero Negro durante casi todo el año se puede encontrar un importante porcentaje de individuos sexualmente maduros.
4. Tanto en Estero Vizcaya como en Estero Negro ocurren desoves masivos al final de las estaciones secas, cuando la salinidad y temperatura alcanzan valores máximos.

5. Los picos de fijación de juveniles en ambas poblaciones coinciden con las estaciones lluviosas. Las mayores fijaciones ocurren al inicio de las lluvias en Estero Vizcaya, con un mes de retraso en Estero Negro. En ambas poblaciones la densidad de fijación de juveniles se incrementa con la profundidad.

6. Debido a drásticas disminuciones de oxígeno disuelto en el agua ocurre masiva mortalidad en ambas poblaciones, llegando a niveles catastróficos en Estero Vizcaya. Esta disminución del oxígeno sucede durante la época seca asociada a altos grados de estratificación de la columna de agua posteriores a masivas reproducciones y muertes de plancton. Estas mortalidades catastróficas parecen ocurrir cíclicamente asociadas a estaciones más secas de lo común.

7. Las mortalidades catastróficas pese a coincidir con períodos de reproducción de la población, no llegan a impedirle. Los juveniles de *C rhizophorae* fijados en Estero Vizcaya después de períodos de mortalidad catastrófica presentaron velocidades de crecimiento significativamente mayores que los fijados en períodos normales.

8. Los miembros de las poblaciones de *C rhizophorae* de Estero Vizcaya y Estero Negro muestran características de hermafroditismo secuencial protándrico. Los individuos en su mayoría alcanzan la primera madurez sexual como machos y en posteriores ciclos de maduración sexual y desove maduran como hembras. La transformación de sexos tiene lugar en promedio entre los 50 y 60 mm de altura. Un pequeño porcentaje de la población cambia de sexo dentro de un mismo ciclo de madura-

ción sexual presentando ambos sexos al mismo tiempo.

9. El índice de condición utilizado en este trabajo podría ser un aceptable indicador del grado de madurez sexual en estas poblaciones siempre que se tenga presente la distribución de tallas de la muestra y las condiciones ambientales prevaletientes.

10. La densidad de larvas de bivalvos en Estero Vizcaya y Estero Negro tiende a incrementarse con la profundidad de acuerdo al incremento de salinidad y cerca del fondo tiende a disminuir de acuerdo a la disminución del oxígeno disuelto. La densidad de larvas en el agua es un mal indicador de la actividad reproductiva de las poblaciones estudiadas.

11. La distribución de tallas de la población varió claramente de acuerdo a períodos de reclutamiento, períodos de masiva mortalidad, períodos de intenso crecimiento y períodos de relativa estabilidad. Por lo tanto el análisis de la composición de tallas de estas poblaciones brindará información confiable sobre el estado de las mismas.

12. Pese a su mayor estabilidad, la población de Estero Negro presentó menor densidad poblacional que la de Estero Vizcaya. Esto parece estar asociado a la menor biomasa de fitoplancton promedio y a los mas bajos niveles de oxígeno promedio prevaletientes en Estero Negro.

VI. RECOMENDACIONES

1. Dado su pequeño tamaño y el delicado equilibrio gracias al cual estas poblaciones sobreviven en tan fluctuante ambiente, no es recomendable su explotación directa. Estas poblaciones deberán ser tratadas como corresponde a valiosas fuentes naturales de reproductores y "semillas" para el desarrollo de la ostricultura de esta especie en Costa Rica.
2. En el caso de una industria ostrícola de esta especie basada en la producción artificial de "semillas" en laboratorio, los ciclos de cría de larvas deberán programarse teniendo presente que, en estas poblaciones, es durante las dos épocas secas de la zona que se podrá obtener reproductores en óptimas condiciones para desovar. Sin embargo Estero Negro podría funcionar como una fuente más permanente de reproductores.
3. En el caso de una industria ostrícola basada en la colecta de "semillas" del medio natural, las poblaciones de Estero Vizcaya y Estero Negro funcionarán como excelentes fuentes de "semilla". La programación de siembra y cosecha en una empresa productora de esta ostra deberá hacerse teniendo presente que los colectores deberán colocarse al inicio de las estaciones lluviosas de esta zona. Sin embargo podrá colectarse buena cantidad de juveniles hasta por tres meses durante los períodos lluviosos. Para evitar la fijación insuficiente o la fijación excesiva de "semillas" por colector, deberá regularse la época, la profundidad y el período durante el cual se colocarán los colectores.

4. Cuando la estación seca sea más drástica y prolongada de lo usual deberá medirse el oxígeno disuelto en el agua a la profundidad en que se encuentra la población. Si se registran niveles muy bajos de oxígeno disuelto, en principio deberá evitarse la colecta de reproductores, pues las ostras aunque maduras sexualmente estarían sometidas a gran estrés.

5. Aunque deberá comprobarse experimentalmente, las observaciones hechas durante el presente trabajo sugieren que es posible obtener "semillas" de más rápido crecimiento especialmente en Vizcaya, durante períodos posteriores a mortalidades catastróficas en las poblaciones, las cuales ocurren, como se ha dicho, durante estaciones secas inusualmente drásticas. Por lo tanto, en el caso de una industria ostrícola de esta especie basada en la colecta de "semillas" del medio natural, sería recomendable realizar un chequeo mensual permanente de los datos de precipitación pluvial en la zona.

6. Durante la colecta de reproductores la muestra deberá incluir individuos del más amplio rango de tallas posible para asegurar la representación equilibrada de ambos sexos. Esto permitirá la posibilidad de selección de los mejores machos y las mejores hembras para la fecundación controlada en el laboratorio.

BIBLIOGRAFIA

- Akberali, H.B. 1985. Effects of environmental stress on marine bivalve molluscs. *Advances in marine Biology*, 22:101-198.
- Alarcón, F.A. 1987. Ensayos sobre reproducción artificial de *Crassostrea rhizophorae* Guilding, 1828. (Pelecypoda: Ostreidae). Investigación para obtención del grado de Bachiller en Biología Marina. Escuela Ciencias Biológicas, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. 87 p.
- Alcaraz, M. y M. Domínguez. 1985. Larvas de moluscos lamelibranquios la ría de Pontevedra (NO de España): ciclo anual. *Inv. Pesq.*, 42:165-173.
- Alfaro, J.; J. Salas; J. Cabrera y A. Vargas. 1984. Uso de un colector experimental para captación larval de *Crassostrea rhizophorae* Guilding, 1828 en Estero Damas, Costa Rica. *Rev. Lat. Acui.*, 21:23-28.
- Alfaro, J.; R. Quesada; E. Zamora; E. Madrigal y O. Pacheco. 1985. Análisis comparativo de sustratos para la colecta de juveniles del ostión de manglar *Crassostrea rhizophorae*, Guilding, 1828 en Estero Vizcaya, Limón, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 33:1-6.
- Alfaro, J. y E. Zamora. 1985. Cultivo de *Crassostrea rhizophorae* (Bivalvia: Ostreidae) I: El uso de la lámina para techo como colector de semillas. *Rev. Lat. Acui.*, 28:29-39.
- Alfaro, J. 1985. Cultivo experimental del Ostión de Mangle *Crassostrea rhizophorae* (Guilding, 1828) en Estero Vizcaya, Limón y Golfo de Nicoya, Costa Rica. Tesis. Escuela Ciencias Biológicas, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. 87 p.
- Andrews, J.D. y P. Chanley. 1971. Aids for identification of bivalve larvae of Virginia. *Malacologia*, 11:45-119.

- Angell, C. 1973. Maduración gonádica y fijación de *Cra-ssostrea rhizophorae* en una laguna hipersalina del nororiente de Venezuela. Mem. Soc. Ciencias Nat. La Salle, 33:215-240.
- Angell, C. 1986 The Biology and Culture of Tropical Oysters. Internacional Center for Living Aquatic Resources Management. ICLARM, Philippines 42 p.
- Anon, A. 1980. Hiroshima oyster Production and marketing in 1980. Hiroshima Prefecture Leaflet. (in Japanese) 16 p.
- Bayne, B. 1975. Reproduction in bivalve molluscs under environmental stress. en: Physiological ecology of estuarine organisms. Edited by: Univer. of South Caroline Press. USA., 259-277.
- Begon, M. y M. Mortimer. 1986. Population Ecology. A unified study of animals and plants. Second Edition, Blackwell Scientific Publications. USA., 217 p.
- Bonnet, M.; M. Lemoine and J. Rose. 1975. Une overture nouvelle pour les cultures marines l'ostreiculture en Guyane. Sci. Peche. Bull. Inst. Peche Marit. No. 249.
- Braley, O. 1982. Reproductive peridodicity in the indigenous oyster *Saccostrea cucullata* Sasa Bay, Apra Harbour, Guam. Mar. Biol., 69:165-173.
- Broom, M.J. 1983. Gonad development and spawning in *Anadara granosa* (L) (Bivalvia:Arcidae). Aquaculture, 30:211-219.
- Cabrera, J.; E. Zamora y O. Pacheco. 1983. Determinación del tamaño comercial de la ostra de manglar, *Cra-ssostrea rhizophorae* (Guilding, 1828) en sistema de cultivo suspendido en Estero Vizcaya, Limón, Costa Rica. Rev. Biol. Trop., 31:257-261.
- Chin, P.K. and A.L. Lim. 1975. Some aspects of oyster

- culture in Sabah. Fish. Bull. Minist. Agric. Rural Dev., 5:1-13.
- Coe, W.E. 1943. Sexual differentiation in mollusks. I. Pelecypods. Quart. Rev. Biol., 18:154-164.
- Cruz, R.A. 1984. Algunos aspectos de la reproducción en **Anadara tuberculosa** (Pelecypoda: Arcidae) de Punta Morales, Puntarenas, Costa Rica, Rev. Biol. Trop., 32:45-50.
- Cruz, R.A. 1986 a. The reproductive cycle of the mangrove cockle **Anadara grandis** (Bivalvia: Arcidae) in Costa Rica. Brenesia, 28:37-44.
- Cruz, R.A. 1986 b. Gametogénesis y desove de **Chione subrugosa**. Uniciencia, 3:31-36.
- Cruz, R.A. 1989. Variación mensual de la condición, composición bioquímica (Proximal) y ciclo reproductivo del mejillón **Mytella guyanensis** (Bivalvia: Mytilidae). Tesis. Escuela Ciencias Biológicas, Universidad Nacional, Costa Rica. 66 p.
- Dos Santos, A.E. y I.A. Nascimento. 1980. Variacão Do Diâmetro de ovócitos em ostras (**Crassostrea rhizophorae**, Guilding, 1828) em função do ciclo sexual. Ciencia e Cultura, 32:1676-1679.
- Dos Santos, A.E. and I.A. Nascimento. 1985. Influence of gamete density, salinity and temperature on the normal embryonic development of the mangrove oyster **Crassostrea rhizophorae** Guilding, 1828. Aquaculture, 47:335-352.
- FAO, 1984. Year Book of Fishery statistics, Catches and landings in 1983. FAO. Fish. Ser., 25 p.
- Farfante, I.P. 1954. El Ostión comercial en Cuba. Centro de Investigaciones pesqueras. Contribución No. 3. Cuba.

- Fretter, V. y A. Graham. 1964. Reproduction. En: Physiology of Mollusca. Edited by: Wilbur, K.M. y C.M. Young. Academic Press inc. New York 127-164.
- García, S. 1976. Biología del ostión en su etapa de fijación en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz (1976). Ciencia Pesquera Inst. Nal. Pesca. México, 1:71-90.
- Glude, J.B. 1981. The potential for mollusc farming in Costa Rica. A report to the aquaculture development and coordination programme of FAO. GLUDE Aquaculture consultants inc. Seattle Washington. 28 p.
- Griffiths, T.J. 1977. Reproductive cycles in littoral populations of *Choromytilus meridionalis* (Kr.) and *Aulacomya ater* (Molina), with a quantitative assessment of gamete production in the former. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 30:53-71.
- Haven, D.S. y L.W. Fritz. 1985. Setting of the American oyster *Crassostrea virginica* in the James River, Virginia, USA: temporal and spatial distribution. Mar. Biol., 86:271-282.
- Herlin-Houtteville, P. y P.E. Lubet. 1975. The sexuality of pelecypod molluscs. in: Intersexuality in animal Kingdom. Ed. R Reinboth, Springer-verlag New York 179-187.
- Hernández, C.A. y G. Márquez. 1983. Potencial cosechable de la ostra *Crassostrea rhizophorae* (Guilding), en la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. Acta Biológica Colombiana, 1:27-39.
- Hidu, H.; W.G. Walleau y F.P. Velch. 1978. Gregarious setting in european and american oysters, response to surface chemistry Vrs. Waterbone pheromones. Natl. Shellfish. Assoc., 68:11-16.
- Kilgour, B.W.; D.H. Lynn. y G.L. Mackie. 1990. Use of Shell Morphometric data to aid classification of pisidium (Bivalvia:Sphaeriidae). Amer. Malacol. Bull., 7:109-115.

- Krebbs, C. 1986. Ecología, Estudio de la distribución y la Abundancia. Segunda Edición, Editorial Harla, Mexico. 753 p.
- Lasiak, T. 1986. The reproductive cycles of the intertidal bivalves *Crassostrea cucullata* (Born, 1778) and *Perna perna* (Linnaeus, 1758) from the Transkei coast, Southern Africa. *The Veliger*, 29:226-230.
- Le Dantec, J. 1968. Ecologie et reproduction de l'huitre portugaise (*Crassostrea angulata* LMK) dans le bassin d'Arcachon et sur la rive gauche de la Gironde. *Rev. Trav. Inst. Peches Marit.*, 32:1-126.
- Levinton, J.S. 1982. Marine Ecology. First edition. State University of New York at Stony Brook. USA. 526 p.
- Littlewood, D.T. y C.M. Gordon. 1988. Sex ratio, condition and glycogen content of raft cultivated mangrove oysters *Crassostrea rhizophorae*. *J. Shellfish Res.*, 7:395-399.
- Loosanoff, V.L. y H.C. Davis. Rearing of bivalve molluscs. *Adv. Mar. Biol.*, 1:1-163.
- Loosanoff, V.L. 1965. Gonad development and discharge of spawn in oysters of Long Island Sound. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, 129:546-61.
- López, M.D. y E.D. Gomez. 1982. Reproductive cycles of the oysters *Crassostrea echinata* and *Crassostrea lugubris* in Calatagan, Batangas, Philippines. *Kalikasan*, 11:57-73.
- Lubet, P. 1955. Cycle neurosecretoire chez *Chlamys varia* L. et *Mytilus edulis* L. (Mollusques lamellibranches). *C. r. Hebd. Séanc. Acad. Sic.*, 241:119-121.
- Lucas, A. y P.G. Benninger. 1985. The use of physiological condition indices in Marine bivalve aquaculture.

Aquaculture, 44:187-200.

- Madrigal, E; J. Alfaro; R. Quesada; O. Pacheco y E. Zamora. 1985 a. Tasa de filtración del ostión de manglar (*Crassostrea rhizophorae*, Guilding, 1828), a diferentes salinidades y temperaturas. Rev. Biol. Trop., 33:77-79.
- Madrigal, E.; J. Alfaro ; R. Quesada ; O. Pacheco y E. Zamora. 1985 b. Estructura de la población y distribución de talla del Ostión de manglar (*Crassostrea rhizophorae*, Guilding, 1828). en el Estero Vizcaya, Limón, Costa Rica. Rev. Biol. Trop., 33:61-62.
- Mann, R. 1988. Distribution of bivalve larvae at a frontal system in the James River, Virginia. Mar. Ecol. Prog. Ser., 50:29-44.
- Muniz, E.C.; S.A. Jacob and M.M. Helm. 1986. Condition Index, meat yield and biochemical composition of *Crassostrea brasiliiana* and *Crassostrea gigas* grown in Cabo Frio, Brazil. Aquaculture, 59:235-250.
- Nascimento, I.A. y J.E. Lunetta. 1978. Ciclo sexual Da Ostra de Mangue e sua importância para o cultivo. Bol. Fisiol. Animal, Univ. S. Paulo, 2:63-98.
- Nascimento, I.A. y S.A. Pereira. 1980. Changes in the condition index for mangrove oysters (*Crassostrea rhizophorae*) from Todos os Santos bay, Salvador, Brazil. Aquaculture, 20:9-15.
- Nascimento, I.A. y E.M. Da Silva. 1980. Desenvolvimento da gónada primaria em ostras de mangue *Crassostrea rhizophorae* idade e tamanho mínimos de maturação sexual. Ciencia e Cultura, 32:735-742.
- Nell, J.A. y J.E. Holliday. 1988. Effects of salinity on the Growth and survival of Sydney Rock Oyster (*Saccostrea commercialis*) and Pacific Oyster (*Crassostrea gigas*) Larvae and spat. Aquaculture, 68:39-44.

- Newkirk, G.F. y L.E. Haley. 1979. The role of Natural populations in the genetic improvement of species used in Aquaculture. Biology Department Dalhousie, University, Halifax, Nova Scotia, Canada. 19 p.
- Nikolic, M. A. y J.S. Bofill. 1971. El ostión de mangle *Crassostrea rhizophorae* Guilding, 1828 (Algunas observaciones sobre sus dimensiones, pesos y sexos). FAO Fish. Rep., 71:201-208.
- Pacheco, O.; J. Cabrera ; E. Zamora. 1983. Crecimiento y madurez sexual de *Crassostrea rhizophorae* (Guilding, 1828) cultivada en sistema suspendido en Estero Vizcaya, Limón, Costa Rica. Rev. Biol. Trop., 31:277-281.
- Pacheco, O. 1987. Proyección económica del cultivo de *Crassostrea rhizophorae*. Tesis. Escuela Ciencias Biológicas, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. 80 p.
- Palacios, J.A.; R.A. Cruz; J. Bolaños y J.A. Rodríguez. 1986. Estudios sobre la biología de *Protothaca asperima* III ciclo reproductivo. Brenesia, 25-26:23-32.
- Pellizzato, M. 1984. Monitoraggio dell'insediamento su substrati artificiali dei bivalvi *Ostrea edulis* L. e *Crassostrea gigas* (Thunberg) nella Laguna di Venezia. Lavori-Soc. Ven. Sc. Nat. 9:219-223.
- Picado, M.T. 1989. Efecto de la temperatura sobre el crecimiento y sobrevivencia larval del ostión de mangle *Crassostrea rhizophorae* bajo condiciones de laboratorio. Investigación para la obtención del grado de Bachiller en Biología Marina, Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional. Costa Rica. 22 p.
- Pritchard, D.W. 1953. Distribution of oyster larvae in relation to hydrographic conditions. Proc. Gulf and Caribb. Fish. Inst., 1952:123-132.
- Quesada, R.; E. Madrigal; J. Alfaro; O. Pacheco; E. Zamora. 1985. Crecimiento y supervisión del Ostión de manglar

- (*Crassostrea rhizophorae*, Guilding, 1828) trasladado de Estero Vizcaya a estanques de cultivo de camarones en Chomes, Costa Pacífica de Costa Rica. Rev. Biol. Trop., 35:7-12.
- Ramos, M.I. y I.A. Nascimento. 1980. Variações do índice gonadal na ostra de mangue (*Crassostrea rhizophorae*, Guilding, 1828). Ciencia e Cultura, 32:1673-1676.
- Requena, R.R. 1989. Efecto de la salinidad sobre el crecimiento y sobrevivencia de la larva del ostión *Crassostrea rhizophorae*. Investigación para la obtención del grado de Bachiller en Biología Marina, Escuela Ciencias Biológicas, Universidad Nacional. Costa Rica. 24 p.
- Rodhouse, P.G. 1977. An improved method for measuring volume of bivalves. Aquaculture, 11:279-280.
- Rojas, A.V. y J.B. Ruiz. 1972. Variación estacional del engorda del Ostión *Crassostrea rhizophorae* de bahía de Mochima y Laguna Grande. Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente, 11:39-43.
- Rojas, J.C. 1969. Fluctuación mensual de las larvas y crecimiento mejillón *Perna perna* (L) y las condiciones ambientales de la ensenada de Guatapanare Edo. Sucre, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente, 8:13-20.
- Ruiz, J.B.; J. Benítez y T. Okuda 1969. Variación estacional de la composición química del Ostión *Crassostrea rhizophorae* en Laguna Grande y Bahía de Mochima. Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente, Venezuela, 7:7-37.
- Sandinson, E.E. 1966. The effect of salinity fluctuations on the life of *Crassostrea gasar* in Lagos harbour, Nigeria. J. Animal Ecol., 35:379-389.
- Scheltema, R.S.; I.P. Williams y J. Tharpe. 1989. Differences in spatial distribution of veliger larvae belonging to *Litopa melanostoma* and *Alaba incerta* (Prosobranchia: Litiopidae) In the warm temperate and

- tropical North Atlantic Ocean. *J. Moll. Stud.*, 55:139-143.
- Seliger, H.H.; J.A. Boggs ; R.B. Rivkin ; W.H. Biggley and K.R.H. Aspden. 1982. The transport of oyster larvae in an Estuary. *Mar. Biol.*, 71:57-72.
- Shumway, S.E. y R.K. Koehn. 1982. Oxygen Consumption in the american oyster *Crassostrea virginica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 9:59-69.
- Sournia, A. 1978. Phytoplankton manual. UNESCO, Paris, 337 p.
- Stephen, D. 1980. The reproductive biology of the indian oyster *Crassostrea madrasensis* (Preston). I. gametogenic pattern and salinity. *Aquaculture*, 21:139-146.
- Thangavelu, R. y P.J. Sanjeevaraj. 1988. Environmental impact on the changes in body component indices of the edible oyster *Crassostrea madrasensis* of Pulicat Lake. *J. mar. biol. Ass., India*. 30:13-22.
- Vargas, M. 1989. Efecto de la alimentación con cinco dietas algales sobre el desarrollo larval del ostión de mangle *Crassostrea rhizophorae*. Investigación para la obtención del grado de Bachiller en Biología Marina, Escuela Ciencias Biológicas, Universidad Nacional, Costa Rica. 29 p.
- Veitch, F.P. y H. Hidu. 1971. Gregarious Setting in the American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin: I. Properties of a Partially Purified "Setting Factor". *Chesapeake Science*, 12:173-178.
- Vélez, A. 1976. Crecimiento, edad y madurez sexual del ostión *Crassostrea rhizophorae* de bahía de Mochima. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, 15:65-72.
- Vélez, A. 1982. Hermafroditismo en la ostra de mangle *Crassostrea rhizophorae*. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, 21:129-132.

- Ventilla, R.F. 1984. Recent Developments in the Japanese oyster culture industry. *Adv. Mar. Biol.*, 21:1-56.
- Vernberg, F.J. y W.B. Vernberg. 1975. Adaptations to extreme environments. in: *Physiological ecology of estuarine organisms*. Edited by: Univer. of South Caroline Press. USA., 165-180.
- Walne, P.R. 1970. The seasonal variation of meat and glycogen content of seven populations of oysters *Ostrea edulis* L. and a review of the literature. *Fishery Investigations*. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, U.K. Ser. II, 26: 35 p.
- Warner, R.R. 1975. The adaptive significance of sequential Hermafroditism in animals. *Amer. Natur.*, 109:61-82.
- Wedler, E. 1980. Experimental spat collecting and growing of the oyster *Crassostrea rhizophorae* Guilding, in the Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. *Aquaculture*, 21:251-259.
- Yukihira, H. y F. Alarcón. 1987. Guía Ilustrada, Producción artificial de semilla del ostión de mangle a nivel experimental. Proyecto combinado CONICIT-UNA-JOCV. Costa Rica. 53 p.

