

Parámetros poblacionales del guacuco *Tivela mactroides* (Bivalvia: Veneridae) de Playa Caicara,
Estado Anzoátegui, Venezuela

Population parameters of the trigonal tivela *Tivela mactroides* (Bivalvia: Veneridae) from
Caicara Beach, Anzoátegui, Venezuela

D Arrieche^{1*}, A Prieto²

¹ Instituto de Investigaciones en Biomedicina y Ciencias Aplicadas, Universidad de Oriente, Cumaná, Sucre, Venezuela.

*E-mail: darriech@sucre.udo.edu.ve, darriech@yahoo.com.

² Departamento de Biología, Escuela de Ciencias, Universidad de Oriente, Cumaná, Sucre, Venezuela.

Resumen

Se evaluaron aspectos de la biología y dinámica poblacional de una población del bivalvo *Tivela mactroides*, un importante recurso pesquero de Venezuela. Los ejemplares se recolectaron desde octubre de 2002 hasta septiembre de 2003 en Playa Caicara, estado Anzoátegui, sobre la línea de mareas, siendo el substrato de grano fino (100–250 µm; 80.33%). La densidad presentó oscilaciones con un promedio de 53.83 ind m⁻² con diferencias mensuales significativas. La estructura de la población fue bimodal con una cohorte dominante desde octubre de 2002 que presentó una alta tasa de crecimiento. La máxima biomasa individual se obtuvo en marzo de 2003 (25.12 ± 4.44 gPs m⁻²) y la mínima en julio del mismo año (2.37 ± 0.41 gPs m⁻²) con un promedio de 14.19 ± 6.59 gPs m⁻². El índice de condición fue máximo en julio de 2003 ($26.26 \pm 4.64\%$) y mínimo en marzo del mismo año ($16.48 \pm 13.23\%$), con un promedio mensual de $17.55 \pm 3.02\%$, mientras que el rendimiento medio del tejido seco fue de $23.8 \pm 5.05\%$. Los parámetros de crecimiento estimados de la longitud asintótica $L_{\infty} = 44.32$ mm y $K = 0.165$ mes⁻¹ señalan que la población presentó una longevidad aproximada de 18 meses. La fuerte disminución mensual de la biomasa y de la densidad poblacional con una tasa de mortalidad de 0.20 mes⁻¹, indican que la población está en declinación por lo que se recomienda disminuir los niveles de explotación.

Palabras clave: *Tivela mactroides*, densidad, biomasa, índice de condición, crecimiento.

Abstract

Aspects of population dynamics of the trigonal tivela *Tivela mactroides*, an important fisheries resource, were studied from October 2002 to September 2003 at Caicara Beach, Anzoátegui, Venezuela. The substratum consists mainly of fine-grained sand (100–250 µm; 80.33%). The mean density of the clam on the shoreline was 53.83 ind m⁻², but there were significant monthly differences. The population structure was bimodal, with a dominant group from October 2002 showing a high growth rate. Maximum population biomass was recorded in March 2003 (25.12 ± 4.44 gDW m⁻²) and minimum in July 2003 (2.37 ± 0.41 gDW m⁻²). The condition index was maximum in July 2003 ($26.26 \pm 4.64\%$) and minimum in March 2003 ($16.48 \pm 13.23\%$), with a monthly mean of $17.55 \pm 3.02\%$. The mean dry tissue yield was $23.58 \pm 5.05\%$. The growth parameters estimated, $L_{\infty} = 44.32$ mm and $K = 0.165$ month⁻¹, indicate an average longevity of 18 months. The strong monthly decline in density and biomass, with adult mortality of 0.20 month⁻¹, reveals that the population is seriously affected by human extraction, and we therefore recommend reducing the intensity of exploitation.

Key words: *Tivela mactroides*, allometric relationship, biomass, condition index, growth.

Introducción

Los estudios de dinámica de poblaciones de bivalvos permiten inferir el éxito en el establecimiento y su supervivencia en el ecosistema. Las especies de las familias Veneridae y Donacidae se caracterizan por establecerse en ambientes de alto intercambio de energía con fuertes corrientes y oleaje constante, en los cuales alcanzan las mayores densidades, siendo los bivalvos dominantes y generando altos valores de biomasa que le confieren importancia económica en la región Mendoza *et al.* 1996).

Introduction

Studies on the population dynamics of bivalves are necessary to predict their settlement success and survival in the ecosystem. Species of the families Veneridae and Donacidae are found on beaches with strong currents and continuous wave action. Populations generally reach high densities and are the most abundant species, yielding high biomass. Harvests of these populations provide nearby communities with an important economic resource (Mendoza *et al.* 1996).

El guacuco, *Tivela mactroides* Börn 1778, perteneciente a la familia Veneridae, es un molusco bivalvo filtrador que vive enterrado en la arena de playas arenosas del Caribe, desde las Indias Occidentales hasta Brasil (Warmke y Abbott 1961). Habita en playas arenosas desde la zona de barrido hasta 2 m de profundidad, caracterizando comunidades de baja diversidad específica (Prieto 1983). *Tivela mactroides* frecuentemente es un componente dominante de la macrofauna de algunas comunidades de playas arenosas de mar abierto. Se encuentra en densas poblaciones próximas a las desembocaduras de ríos, particularmente donde grandes cantidades de partículas de origen terrígeno son transportadas en suspensión. El tamaño medio de grano de las playas donde habita es de 0.145 y de 0.195 mm (arenas finas) (McLachlan *et al.* 1996).

En Venezuela es explotado artesanalmente para su consumo fresco, alcanzando una producción aproximada de 500 t año⁻¹, aunque las estadísticas oficiales subestiman considerablemente las capturas por no ser una pesquería eficientemente organizada (Mendoza *et al.* 1996). En Venezuela las capturas provienen principalmente de los estados Sucre (51%), Nueva Esparta (29%), Miranda (16%) y Zulia (4%) (Novoa *et al.* 1998), mientras que en Brasil y México se han reportado por su valor en las pesquerías artesanales con buenos indicadores de volúmenes de pesca.

Las poblaciones de *T. mactroides* se ubican en diferentes localidades de Venezuela, caracterizadas por playas arenosas de oleaje constante, donde es la especie dominante en la comunidad somera e intermareal, y es utilizada por una amplia variedad de depredadores. En Playa Güíria, estado Sucre, los juveniles son consumidos por los poliquetos *Glycera* sp. y *Lumbriconereis* sp., y el cangrejo *Isochelles vurdemanni*; y los adultos por el gasterópodo *Natica cayenensis* y varias especies de peces (Prieto 1983). En Higuerote, se han encontrado en estómagos de nueve especies de peces, lo cual refleja su importancia en la cadena trófica del sistema costero (McLachlan *et al.* 1996). Etchevers (1976) en La Restinga, Isla de Margarita, y Prieto (1983) en Playa Güíria, estado Sucre, reportaron que la densidad de juveniles según la distribución de tallas tiende a ser mayor en las zonas alejadas de la costa. Investigaciones realizadas sobre la distribución y abundancia en la costa centro occidental (Almeida 1974), dinámica poblacional y biomasa en Playas de Barlovento, estado Miranda (Brito 1984), estado Zulia, (Severeyn *et al.* 1996, Godoy 1997), Playa Güíria, estado Sucre (Ramírez 1993, Tatá y Prieto 1999) y Ensenada La Guardia, estado Nueva Esparta (Mendoza y Marcano 2000), han señalado que es una especie de crecimiento rápido, ciclo vital corto y alta productividad. Reverol *et al.* (1998) y García de Severeyn *et al.* (2002) han demostrado la influencia de la temperatura sobre la reproducción, desarrollo embrionario y liberación de gametos. Recientemente el índice ARN/ADN se ha usado para comparar el estado fisiológico entre localidades como respuesta al estrés ambiental o condición fisiológica (Acosta y Lodeiros 2001).

Dada la importancia de *T. mactroides* en el sistema costero del estado Anzoátegui, en el cual no se ha estudiado su

The trigonal tivela or clam *Tivela mactroides* Börn 1778 belongs to the family Veneridae. This filter-feeding bivalve inhabits sandy beaches in the Caribbean, from the West Indies to Brazil (Warmke and Abbott 1961). It is found along the shoreline, in the wash zone to depths of 2 m, in communities of low species-specific diversity (Prieto 1983). This species is often the main macrofauna on open sandy beaches, showing a preference for beaches with a mean grain size of 145–195 µm (fine sand) (McLachlan *et al.* 1996). It occurs in very dense populations near river mouths, particularly where a high load of soil with organic particles is transported in suspension.

In Venezuela, clam diggers harvest using hand-made tools and the catch is consumed within hours. Production reaches approximately 500 t yr⁻¹, although official catch records are underestimated because this is a poorly-organized artisanal fishery (Mendoza *et al.* 1996). The catches are mainly from the states of Sucre (51%), Nueva Esparta (29%), Miranda (16%) and Zulia (4%) (Novoa *et al.* 1998). The literature reveals a few reports from Brazil and Mexico on its value in artisanal fisheries, but there are no reports from other South American countries.

At Güíria Beach (Sucre), juvenile *T. mactroides* are preyed on by the polychaetes *Glycera* sp. and *Lumbriconereis* sp., and the crab *Isochelles vurdemanni*, while adults are consumed by the gastropod *Natica cayenensis* and some fish (Prieto 1983). At Higuerote (Miranda) they were found in stomachs of nine fish species, indicating their importance in the shoreline trophic web (McLachlan *et al.* 1996). Juvenile densities were found to be higher in deeper areas near the shore by Etchevers (1976) at La Restinga (Nueva Esparta) and by Prieto (1984) at Güíria Beach (Sucre). Research on the distribution and abundance of molluscs on the central/western coast of Venezuela (Almeida 1974), and population dynamics and biomass studies at Barlovento (Brito 1983), Zulia (Severeyn *et al.* 1996, Godoy 1997), Güíria Beach (Ramírez 1993, Tatá and Prieto 1999), and La Guardia, Margarita Island (Mendoza and Marcano 2000) demonstrated that the trigonal clam is a fast-growing bivalve with a short life cycle and high reproductive activity. Reverol *et al.* (1998) and García de Severeyn *et al.* (2002) observed the influence of temperature on reproduction, embryo development and gamete expulsion. Recently, the RNA/DNA ratio has proven useful for comparing localities in studies on the response to environmental stress or physiological condition (Acosta and Lodeiros 2001).

Tivela mactroides is an important and profitable resource on the coast of the state of Anzoátegui (Venezuela), where it is exploited most of the year; however, there are no studies on its ecological status. We therefore evaluated biological aspects at Caicara Beach and report on the population structure and recruitment, changes in soft tissue dry weight, condition index, meat yield index, growth and natural mortality. This information can be used to formulate guidelines for the management of the resource.

ecología, se consideró necesario evaluar algunos aspectos de la población en la localidad de Playa Caicara, durante el lapso de octubre de 2002 a septiembre de 2003, tomando en cuenta la estructura poblacional de tallas, las variaciones del peso seco de los tejidos blandos, el índice de condición fisiológica, rendimiento en carne, crecimiento y la mortalidad natural, con el fin de establecer bases para la administración del recurso.

Materiales y métodos

Área de estudio y muestreo

Los muestreos se realizaron en Playa Caicara, localizada al suroeste de Barcelona, estado Anzoátegui (fig. 1). La zona intermareal presenta fuerte oleaje la mayor parte del año, con una zona amplia de barrido. La localidad tiene una extensión de 200 m y está limitada por un canal artificial para el drenaje del agua de lagunas artificiales dedicadas al cultivo de camarones y en el otro extremo al Oeste por un bajo arenoso donde cambia la orientación de la línea de costa. Los muestreos se realizaron mensualmente entre octubre de 2002 y septiembre de 2003. Para la recolección de los ejemplares se siguieron transectos perpendiculares a la línea de mareas y 1 m de profundidad, recolectando todos los organismos contenidos en el sedimento que fue tamizado *in situ* con una malla de 1 mm de una cuadrata de 0.0225 m² (0.15 × 0.15 m), tomando los datos de abundancia en cada muestreo de cuarenta cuadratas. Para el análisis de la relación longitud-peso de los bivalvos se recopilaron ejemplares adicionales de todos los intervalos de longitud. Los moluscos fueron trasladados vivos al Laboratorio de Biología del Instituto de Investigaciones en Biomedicina y Ciencias Aplicadas (UDO), donde se colocaron en acuarios con aireación constante durante 18 h para eliminar el contenido estomacal y detritus del manto que pudieran interferir con la cuantificación del peso del tejido blando, previo a su preservación por congelación (-4°C). Se tomaron muestras de sedimento para caracterizar la granulometría (ASTM 18, 35, 60, 120, 270), pH y conductividad eléctrica (Black 1965).

Relación alométrica y estructura de población

Para el análisis de las relaciones alométricas mensuales se tomaron individuos abarcando todos los grupos de tallas, a los cuales se midió la longitud anteroposterior (Lt) de la concha con un vernier digital (0.01 mm). Para la cuantificación del peso total (Pt) se eliminó el detritus de la concha, para la obtención del peso del tejido blando fresco (Pf) se escurrió la humedad y para obtener el peso del tejido seco (Ps) (± 0.0001 g), se deshidrató en una estufa (60°C/72 h). La relación entre la longitud y el peso se analizó con la ecuación de alometría ($Ps = aLt^b$) con transformación logarítmica y ajustada por el método de los mínimos cuadrados (Wilburg y Owen 1964). Se utilizaron los parámetros de las ecuaciones de regresión mensuales para obtener el peso seco de un organismo de 25 mm de longitud (Ps_{25}). La estructura de la población se analizó elaborando

Material and methods

Study area and sampling

Samples were collected from Caicara Beach, located to the southeast of the city of Barcelona, in the state of Anzoátegui (fig. 1). The intertidal zone is subject to heavy waves most of the year and includes a wide wash zone. This beach is approximately 200 m long. The eastern end is bounded by a rock-lined inlet canal that juts 200 m into the sea and the western end is designated by a change in the direction of the shoreline. Samples were taken monthly between October 2002 and September 2003 following a random sampling perpendicular to the shoreline and to a maximum of 1 m below the surface. Buried specimens were retrieved from a rectangular area measuring 0.15 × 0.15 m (0.0225 m²), usually digging 10 cm into the sand with a rectangular cage. The sand was sieved *in situ* through a 1-mm-mesh screen. Collected specimens were kept in numbered plastic bags. For the length/weight analysis of the bivalves, additional specimens were collected from all the length classes. The live specimens were transported to the laboratory, kept in aerated seawater at least 18 h until the digestive system was cleansed of all food matter, then stored at -4°C until processing. The cleansing process was performed to eliminate errors in measuring soft tissue dry weight. Sediment samples were collected to determine the granulometry (ASTM 18, 35, 60, 120, 270), pH and electrical conductivity (Black 1965).

Allometric relationships and population structure

Monthly allometric relationships were determined using specimens from all the size groups, measuring the anterior-posterior length (TL) of the shell with a digital caliper (0.01 mm). Total weight (TW) was measured after cleaning the shell of debris and epizootic organisms. Excess water was drained to obtain fresh tissue weight (FW). Dry tissue weight (DW) (± 0.0001 g) was determined from samples dried in an

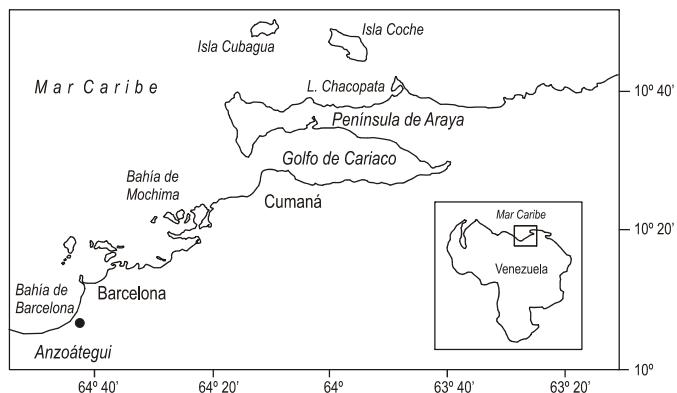


Figura 1. Área de estudio mostrando la ubicación de Playa Caicara, al suroeste de Barcelona, Estado Anzoátegui, Venezuela.

Figure 1. Study area showing the relative location of Caicara Beach, to the southwest of Barcelona, in the state of Anzoátegui, Venezuela.

histogramas mensuales de longitud agrupados en clases de 2 mm (Harding 1949). Con los datos biométricos se determinó el índice de condición ($IC = 100 \times Ps/Pf$) y el rendimiento en carne ($R = 100 \times Pf/Pt$) mensual y por intervalos de longitud total (5 mm) (Hickman e Illingworth 1980).

Biomasa y densidad

Los parámetros de regresión mensuales entre la longitud y el peso seco fueron utilizados para transformar los promedios de longitud de cada cohorte en peso seco (Ps), y con los datos de abundancia poblacional (N ; ind m^{-2}) se obtuvo la biomasa mensual de la población ($B = \sum Ps N$) ($gPs m^{-2}$).

Crecimiento y mortalidad

El crecimiento se determinó por el modelo de von Bertalanffy según la ecuación $L_t = L_\infty \{1 - e^{-K(t-t_0)}\}$, donde L_∞ es la longitud máxima teórica, K es el parámetro de curvatura o coeficiente de crecimiento, t_0 es la longitud al tiempo t . Para la estimación de estos parámetros se aplicó el método de Bhattacharya (1967) con el fin de descomponer gráficamente las distribuciones modales, suponiendo una distribución normal de cada componente. Posteriormente se utilizó la técnica de Gulland y Holt (1959) y el método del análisis de superficie de respuesta ELEFAN I (Gayanilo *et al.* 1989) para obtener los valores de los parámetros que presentaron el valor más elevado del criterio de bondad de ajuste (R_n). La mortalidad se estimó por el modelo propuesto por Ricker (1975).

Análisis estadísticos

Mediante un ANOVA de una vía se analizó la variación mensual y entre intervalos de longitud total (5 mm) de la densidad, el peso seco, el índice de condición y el rendimiento, el índice de condición y rendimiento. Las diferencias significativas se comprobaron por una prueba *a posteriori* de Scheffe. En el modelo alométrico, se determinó la relación entre las variables mediante un ANOVA. Todos los análisis se realizaron al 95% de significación según Sokal y Rolhf (1979).

Resultados

Relación alométrica y estructura de población

Se recolectaron un total de 2760 individuos con longitudes comprendidas entre 8 y 50 mm. Las relaciones entre el peso seco y la longitud anteroposterior presentaron coeficientes de correlación positivos ($P < 0.001$); los coeficientes de regresión oscilaron entre 2.34 (abril de 2003) y 3.41 (octubre de 2003). El peso seco individual mensual obtenido por las ecuaciones de regresión para un bivalvo de 25 mm de longitud (Ps_{25}) presentó valores máximos en febrero (0.2026 g) y abril de 2003 (0.2104 g), y mínimo en octubre de 2002 (0.0966 g) (fig. 2). Los histogramas de longitud, indican una distribución unimodal en la

oven (60°C for 72 h). The shell length/dry tissue weight relationship was determined by the allometry equation ($DW = aTL^b$) after transforming data to logarithmic values and fitting by the least square method (Wilburg and Owen 1964). Parameters of the monthly regression equations were used to obtain the dry weight of an organism 25 mm in length (DW_{25}). The population structure was analyzed with length data grouped into 2-mm intervals (Harding 1949). Biometric weight data were used to determine the condition index ($CI = 100 \times DW/FW$) and meat yield index ($R = 100 \times FW/TW$) between months, using 5-mm total length intervals (Hickman and Illingworth 1980).

Density and biomass

Density was calculated as the monthly average of individuals per unit area (ind m^{-2}). Regression length-dry weight parameters (a and b in the formula) were used to convert the average length-age interval into dry weight. Density data for the time between sampling (\hat{N} ; ind m^{-2}) were calculated for specific length intervals of the dry weight biomass of the species for the population at each month of sampling and then adding each of the intervals' biomass ($B = \sum DW N$) ($gDW m^{-2}$).

Growth and mortality

Growth (shell length) was calculated using the von Bertalanffy equation: $L_t = L_\infty \{1 - e^{-K(t-t_0)}\}$ (Gayanilo *et al.* 1989). Growth parameters were estimated according to the method used by Bhattacharya (1967) for decomposing modal distributions and supposing a normal distribution. The Gulland and Holt (1959) technique and ELEFAN I software were used to identify the (seasonally oscillating) growth curve that best fits a set of length-frequency data, using the R_n value as a criterion for the goodness of fit index, which is defined by $R_n = 10ESP/ASP/10$, where ASP (available sum of peaks) was computed by adding the "best" values of the available "peaks" and ESP (explained sum of peaks) was computed by adding all the peaks and troughs "hit" by a growth curve and using the response surface analysis to identify the "best" growth curve (Gayanilo *et al.* 1989). The natural mortality rate (Z) was estimated using the model presented by Ricker (1975), where $Z = \log(N/N_t)$ and N is the number of individuals at different moments.

Statistical analysis

A one-way ANOVA was used to analyze density, dry weight, condition index and meat yield oscillations between months and total length in 5-mm intervals. Significant differences were separated using Scheffe's *a posteriori* test. Allometric parameter relationships were established by ANOVA. All the data were analyzed at the 95% confidence limits (Sokal and Rolhf 1979).

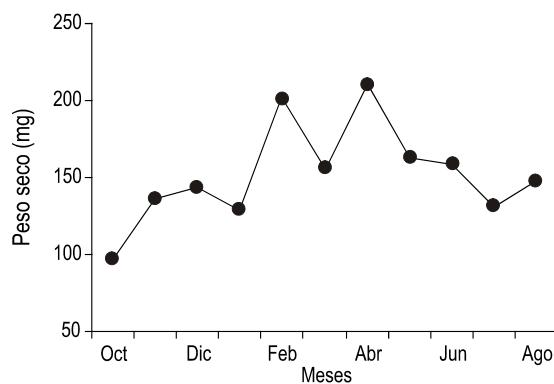


Figura 2. Variación de la masa seca mensual estimada por regresión para un individuo de 25 mm (Ps_{25}).

Figure 2. Monthly dry tissue weight estimated for a 25-mm-long individual of *Tivela mactroides* (DW_{25}).

mayoría de los meses con organismos mayores a 20 mm, y pocos juveniles (<15mm), evidenciando la presencia de escasos reclutamientos en febrero, marzo, junio y julio de 2003. Se observó una cohorte dominante con longitudes entre 20 y 22 mm en octubre de 2002, que presentó una alta tasa de crecimiento hasta marzo de 2003, mes en el cual se incorporó otra cohorte a la población. Del total de bivalvos recolectados, 93.95% presentaron longitudes comprendidas entre 20 y 44 mm (fig. 3).

Densidad y biomasa

La densidad media mensual fue 53.83 ± 84.05 ind m^{-2} , con valores mínimos en septiembre de 2003 (no se recolectaron ejemplares en la localidad), seguidos por los de julio de 2003 (13.33 ± 25.06 ind m^{-2}), mientras que la máxima densidad se presentó en octubre de 2002 (188.89 ± 196.91 ind m^{-2}), y a partir de entonces se registró una disminución progresiva de la abundancia que presentó diferencias altamente significativas entre meses ($F_s = 18.77$; $P < 0.001$) (fig. 4). La biomasa en tejido seco presentó valores máximos en marzo de 2003 (25.12 ± 4.44 gDW m^{-2}) y diciembre de 2002 (21.96 ± 4.76 gDW m^{-2}), con el mínimo en julio de 2003 (2.37 ± 0.41 gDW m^{-2}), detectándose diferencias mensuales significativas ($P < 0.001$) (fig. 4).

Índice de condición y rendimiento

El índice de condición mensual (IC) presentó su valor máximo en julio de 2003 ($26.26 \pm 4.64\%$), y el mínimo en marzo de 2003 ($16.48 \pm 13.23\%$), con diferencias significativas entre meses ($F_s = 45.78$; $P < 0.001$) (tabla 1). Entre intervalos de Lt el valor mínimo del IC lo presentó el intervalo de Lt de 20–29.95 mm con $19.17 \pm 1.34\%$, mientras que el valor máximo lo presentó el intervalo de Lt de 40–49.95 mm ($22.47 \pm 0.513\%$); los intervalos de longitud total arrojaron diferencias significativas ($F_s = 3.1093$; $P < 0.01$) (tabla 2). El rendimiento en carne mensual presentó su valor mínimo en

Results

Allometric relationships and population structure

A total of 2760 individuals were collected, ranging in length from 8 to 50.7 mm. The anterior-posterior shell length and dry tissue weight allometric relationships presented positive and significant correlation coefficients ($P < 0.001$); regression coefficients varied from 2.34 in April 2003 to 3.41 in October 2003. Normalized dry tissue weight (DW_{25}) showed maximum values in February and April 2003 (0.2026 and 0.2104 g, respectively) and a minimum in October 2002 (0.0966 g) (fig. 2). Length-frequency histograms showed a single modal distribution during most of the sampling period, composed mainly of individuals larger than 20 mm in length and a few juveniles (<15 mm). Recruitment was found mainly in February, March, June and July 2003. The 20–22 mm shell length interval showed a high growth rate from October 2002; in March 2003 a significant recruitment occurred in the population. The population was dominated by the 20–22 and 44–46 mm length intervals, which represented 93.95% of the population (fig. 3).

Density and biomass

Mean annual density was 53.83 ± 84.05 ind m^{-2} , with minimum values in September 2003 (none available) and July 2003 (13.33 ± 25.06 ind m^{-2}) and a maximum in October 2002 (188.89 ± 196.91 ind m^{-2}). Density progressively declined after October and was significantly different between months ($F_s = 18.77$; $P < 0.001$) (fig. 4). Dry tissue biomass was highest in March 2003 (25.12 ± 4.44 gDW m^{-2}) and December 2002 (21.96 ± 4.76 gDW m^{-2}), and lowest in July 2003 (2.37 ± 0.41 gDW m^{-2}), with significant differences between months ($P < 0.001$) (fig. 4).

Condition index and meat yield

The condition index was highest in July 2003 ($26.26 \pm 4.64\%$) and lowest in March 2003 ($16.48 \pm 13.23\%$), with significant differences between months ($F_s = 45.78$; $P < 0.001$) (table 1). Among total length class intervals, the lowest condition index ($19.17 \pm 1.34\%$) corresponded to the 20–29.95 mm interval and the highest ($22.47 \pm 0.51\%$) to the 40–49.95 mm interval; there were significant monthly differences ($F_s = 3.1093$; $P < 0.01$) (table 2). Meat yield was lowest in October 2002 ($13.53 \pm 8.10\%$) and highest in February 2002 ($27.85 \pm 4.56\%$), with significant monthly differences ($F_s = 128.60$; $P < 0.001$). Individuals in the 10–19.95 mm total length class had the lowest meat yield ($17.26 \pm 4.36\%$) and those in the 30–39.95 mm interval had the highest ($24.41 \pm 3.51\%$); significant differences ($F_s = 8.904$; $P < 0.001$) were found for all the length class groups (table 2).

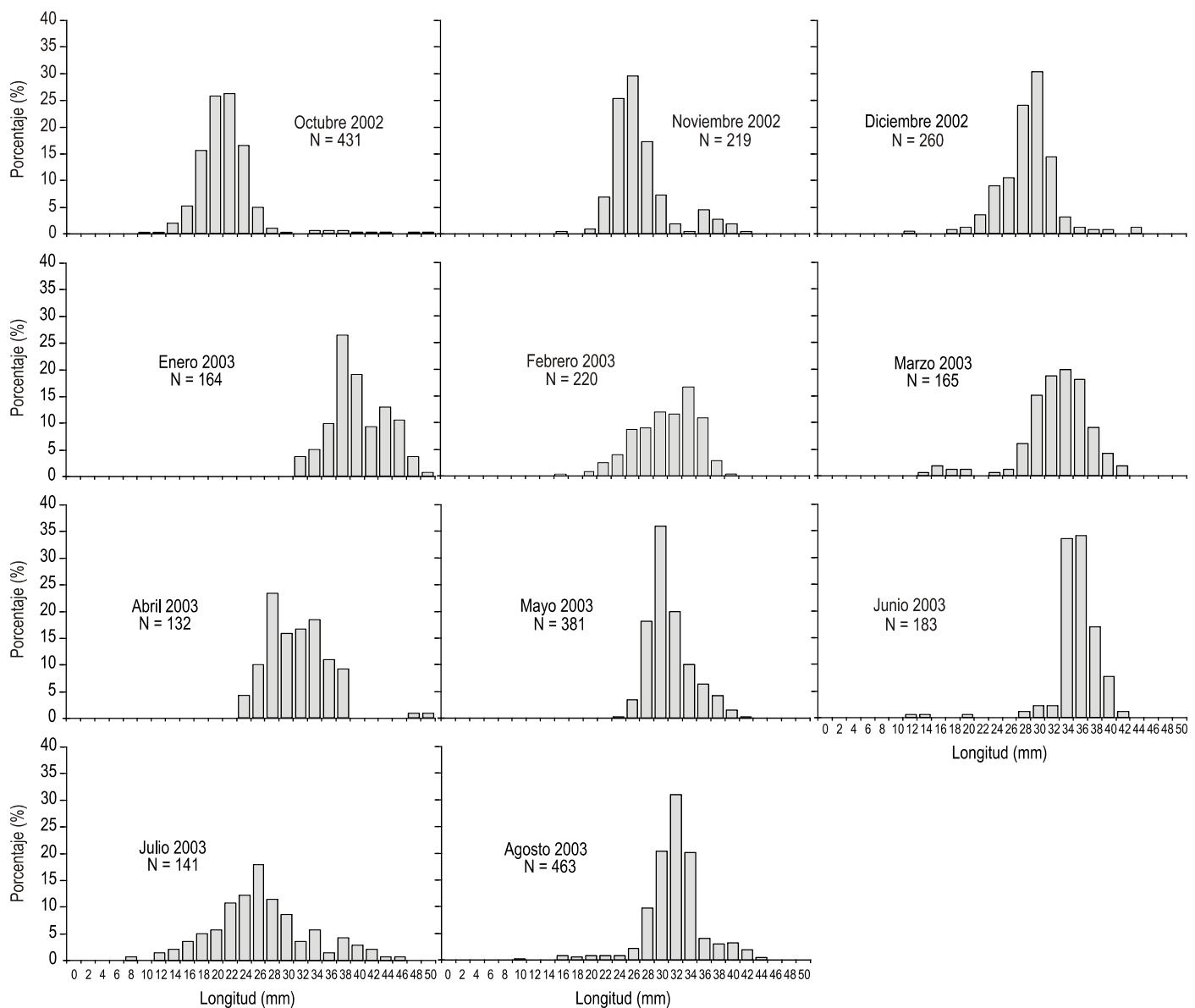


Figura 3. Histograma de frecuencias de longitud mensuales de *Tivela mactroides* de Playa Caicara. Figure 3. Monthly length frequency histogram of *Tivela mactroides* from Caicara Beach.

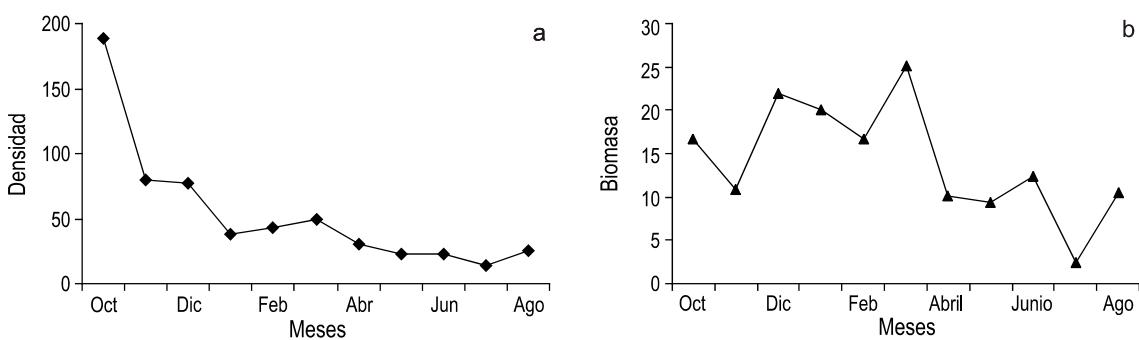


Figura 4. Variación de la densidad poblacional (ind m^{-2}) y biomasa poblacional mensual (gPs m^{-2}) de *Tivelia mactroides* de Playa Caicara. Figure 4. Density (ind m^{-2}) and biomass (gDW m^{-2}) of *Tivelia mactroides* from Caicara Beach.

Tabla 1. Promedios mensuales del índice de condición (IC) y del rendimiento en carne (R). Número de ejemplares examinados (N) y desviación estándar.
Table 1. Condition index (IC) and meat yield (R) monthly values. Sample size (N) and standard deviation.

Mes	N	IC (%)	N	R (%)
2002 Octubre	26	22.23 ± 10.67	26	13.53 ± 8.10
	30	21.24 ± 9.12	30	20.33 ± 8.22
	30	18.25 ± 2.97	30	24.16 ± 6.08
2003 Enero	30	18.84 ± 2.54	30	21.10 ± 4.17
	30	19.99 ± 1.49	30	27.86 ± 4.56
	42	16.48 ± 13.23	42	27.30 ± 6.67
	46	17.54 ± 1.08	46	30.18 ± 6.64
	32	17.55 ± 1.30	32	27.21 ± 6.72
	52	17.19 ± 6.24	52	24.72 ± 5.07
	38	26.26 ± 20.79	39	16.70 ± 4.09
	50	16.13 ± 3.33	50	26.37 ± 3.92

octubre de 2002 ($13.53 \pm 8.10\%$), con un máximo en febrero de 2002 ($27.85 \pm 4.56\%$), detectándose diferencias significativas mensuales ($F_s = 128.60$; $P < 0.001$). Los ejemplares del intervalo de longitud de 10–19.95 mm presentaron el menor rendimiento ($17.26 \pm 4.36\%$), mientras que el máximo rendimiento ($24.41 \pm 3.51\%$) se presentó en el intervalo 30–39.95 mm, detectándose diferencias significativas entre intervalos de longitud total ($F_s = 8.904$; $P < 0.001$) (tabla 2).

Crecimiento y mortalidad

Los parámetros de crecimiento determinados a partir de las frecuencias de longitud agrupadas en clases de 2 mm, obtenidos por el gráfico de Gulland y Holt (1959) y ajustados por el método del análisis de superficie de respuesta, fueron $L_\infty = 44.32$ mm y $K = 1.98$, lo cual indica que los bivalvos pueden alcanzar 38.20 mm de longitud al año de edad con una longevidad máxima teórica de dos años (43.48 mm). La alta declinación de la densidad poblacional observada señala que muy pocos individuos de la cohorte principal observada desde

Growth and mortality

Growth parameters were determined from length frequencies in 2-mm intervals. Using the Gulland and Holt (1959) graph, $L_\infty = 44.32$ mm and $K = 1.98$. This means that the clams can reach 38.2 mm length when they are one year old, with a maximum longevity of two years, and reach a final length of 43.48 mm. The considerable reduction in population density means that very few individuals from the main age class in October 2002 reach one year. The mortality equation was estimated using monthly mean density values: $\log_e N = 4.7141 - 0.0067t$ ($r^2 = 0.93$), indicating an instantaneous mortality rate of 0.0067/day, equivalent to a real monthly mortality rate of 0.201.

Granulometric analysis

Caicara Beach sand is composed mainly of fine sand (80.33%), medium sand (12.93%), very fine sand (1.36%) and coarse sand (0.24%), totaling 98.49%. The silt and clay

Tabla 2. Promedios en los intervalos de longitud total (Lt), índice de condición (IC) y rendimiento en carne (R). Se indica el número de ejemplares examinados (N) y la desviación estándar.

Table 2. Mean total length (Lt), condition index (IC) and meat yield (R). Sample size (N) and standard deviation.

Intervalo (mm)	N	Lt	IC (%)	N	R (%)
10–14.95	7	13.26 ± 0.87	21.93 ± 7.33	8	17.99 ± 5.47
15–19.95	36	18.25 ± 1.56	19.95 ± 3.64	34	17.26 ± 4.36
20–24.95	40	22.50 ± 1.87	20.15 ± 4.46	41	18.54 ± 5.23
25–29.95	79	27.76 ± 1.82	19.38 ± 1.77	80	24.39 ± 4.32
30–34.95	110	32.53 ± 1.97	19.17 ± 1.34	113	24.41 ± 3.51
35–39.95	86	37.58 ± 1.93	21.46 ± 2.12	87	23.28 ± 3.92
40–44.95	36	41.29 ± 1.03	21.83 ± 0.68	36	22.47 ± 0.51
45–49.95	4	47.16 ± 1.86	18.91 ± 4.08	4	21.59 ± 0.97

octubre de 2002 alcanzan un año de edad. La ecuación de mortalidad utilizando los valores mensuales de densidad media fue $\log_e N = 4.7141 - 0.0067 t$ ($r^2 = 0.93$), la cual indica una tasa instantánea de mortalidad de 0.0067/día, equivalente a una tasa real mensual de 0.201.

Sedimentos

El análisis granulométrico del sedimento indica que éste está compuesto principalmente por arenas finas (80.33%), seguido por arenas medias (12.93%), y con mucho menor importancia arenas muy finas (1.36%) y arena gruesa (0.24%), abarcando el 98.49% del total del sedimento. La fracción de limo y arcilla representó el 2.56%. El pH fue ligeramente alcalino (7.4), la conductividad eléctrica salina (CE) de 7.1 dS y la textura fue de arena fina (tabla 3).

Discusión

La abundancia estimada de la población de *T. mactroides* en Playa Caicara (53.84 ± 84.05 ind m^{-2}) fue muy inferior a la reportada para otras localidades costeras de Venezuela como Playa Güíria (932 ind m^{-2}) (Tatá y Prieto 1991), Ensenada La Guardia ($12,000$ ind m^{-2}) (Etchevers 1976), Higuerote (220 ind m^{-2}) (Brito 1984) y Carenero ($29,000$ ind m^{-2}) (Egañez 2004); sin embargo, es similar a las reportadas por Godoy (1997) ($40-60$ ind m^{-2}) en playas de la costa sur-oriental del Golfo de Venezuela que están sometidas a extracción continua. Por su parte, Arruda y Amaral (2003) reportaron baja densidad ($0.12-0.16$ ind m^{-2}) en una localidad en el estado de São Paolo, Brasil. En la población de Playa Caicara, aunque no se ha demostrado el posible efecto de los efluentes industriales de las empresas petroquímicas aledañas al área de muestreo sobre los organismos, se supone que la baja densidad observada se puede asociar a una combinación de factores como: (1) la técnica de recolección de ejemplares en la zona costera, que pudo excluir la recolección de juveniles que pudieran encontrarse a mayor profundidad; (2) la intensa explotación pesquera en el área observada durante toda la ejecución del trabajo, mediante rasstras con botes y manualmente en la orilla, que no fue posible cuantificar y no hay registros por tratarse de un medio de subsistencia artesanal; (3) las mortandades masivas naturales que ocurren debido a marcadas variaciones de parámetros ambientales; y (4) a los impactos producidos por otras actividades humanas reportadas para poblaciones de la especie en playas de la costa centro occidental del estado Falcón (Almeida 1974), costa sur del estado Zulia (Godoy 1977) y Carenero del estado Miranda (Egañez 2004).

La distribución de frecuencias de tallas observada en la localidad fue muy semejante a las informadas para Playa Güíria (Tatá y Prieto 1991), Ensenada la Guardia (Mendoza y Marcano 2000) y Carenero (Egañez 2004), con una baja proporción de individuos menores de 8 mm de longitud y la existencia de dos cohortes, una dominante de rápido

Tabla 3. Composición porcentual granulométrica del sedimento de Playa Caicara, Estado Anzoátegui. Clasificación textural: Arena fina.

Table 3. Percent grain size (very thick, thick, intermediate, fine, very fine, total sand, silt, clay) of the sand from Caicara Beach, Anzoátegui, Venezuela. Textural classification: fine sand.

Partículas	Diámetro (μm)	%
Muy gruesas	2000–1000	0.00
Gruesas	1000–500	0.24
Medias	500–250	12.93
Finas	250–100	80.33
Muy finas	100–50	1.38
Total arenas		98.49
Limo	50–2	2.56
Arcilla	<2	2.56

fraction was 2.56%, pH was slightly basic (7.4), saline conductivity was 7.1 dS and the texture consisted of fine sand (table 3).

Discussion

The mean density of the *T. mactroides* population at Caicara Beach (53.84 ± 84.05 ind m^{-2}) was lower than that reported for Güíria Beach (932 ind m^{-2} ; Tatá and Prieto 1991), La Guardia (12,000 ind m^{-2} ; Etchevers 1976), Higuerote (220 ind m^{-2} ; Brito, 1984), and Carenero (29,000 ind m^{-2} ; Egañez 2004), but similar to that reported by Godoy (1997) ($40-60$ ind m^{-2}) for southwestern beaches in the Gulf of Venezuela, localities under continuous exploitation. Very low densities ($0.12-0.16$ ind m^{-2}) were reported by Arruda and Amaral (2003) for the state of São Paolo, Brazil. There are no reports or scientific data of the possible effects on the clam population at Caicara Beach from the petroleum refinery located less than 15 km away. Some authors propose that the low densities can be associated with a combination of the following factors: (1) the collection excludes new recruitments because spat occur in deeper waters; (2) local fishermen employ boats with draglines or undertake manual collections along the shoreline; (3) massive die-offs are associated with environmental oscillations and human activities, such as those reported for the states of Falcón (Almeida 1974), Zulia (Godoy 1977) and Miranda (Egañez 2004).

The histogram for length data was similar to that obtained for Güíria Beach (Tatá and Prieto 1991), La Guardia (Mendoza and Marcano 2000) and Carenero populations (Egañez 2004), with few individuals <8 mm long. The 22–24 and 16–24 mm classes in October 2002 and March 2003, respectively, represented the main recruitments at Caicara Beach, with a clear modal cohort growth. We found clams longer than 50 mm, with a constant length interval >40 mm, not reported in other Venezuelan populations.

crecimiento detectada en octubre de 2002 con un promedio entre 22 y 24 mm de longitud, y otra cohorte en proceso de reclutamiento observada en marzo de 2003. Es notoria, sin embargo, la existencia de bivalvos con longitudes de hasta 50 mm no reportados en otras poblaciones de Venezuela.

Los promedios mensuales de biomasa en peso seco de los tejidos blandos por unidad de área fueron bajos como consecuencia de las bajas densidades señaladas anteriormente; sin embargo, los máximos valores de densidad observados entre febrero y abril de 2003 coinciden con el primer máximo reportado para la población de Carenero (Egañez 2004) y difieren notablemente de las densidades observadas en las poblaciones de Playa Güíria y Ensenada La Guardia, cuyos valores máximos de biomasa se observaron en julio y agosto (Tatá y Prieto 1991, Mendoza y Marcano 2000). Las variaciones de la biomasa y densidad en el periodo estudiado pueden explicarse por una extrema heterogeneidad espacial de la población, la incorporación de reclutas provenientes de desoves previos y la explotación artesanal constante de la especie en el área. MacLachlan *et al.* (1996) han señalado que en playas impactadas por pesquerías y otras actividades humanas, la repoblación ocurre ya sea por el movimiento de juveniles o por el reclutamiento de larvas planctónicas. Además, la capacidad reproductiva y maduración sexual es comúnmente observada en diferentes poblaciones de modo continuo en diferentes épocas del año (Marques 2004). Egañez (2004) señaló cambios marcados de densidad de 50 a 7000 ind m^{-2} en sólo cuatro meses en Carenero. La biomasa media mensual es, sin embargo, comparable a la reportada por Godoy (1997) en el Zulia y *Donax denticulatus* en Punta Araya, Sucre (Vélez *et al.* 1985).

El índice de condición y la variación del peso del tejido seco de un bivalvo adulto constituyen parámetros que generalmente se asocian a la pérdida de peso por liberación de gametos (Lucas y Beninger 1985). El análisis de estas variables (IC y R) indican que ambas presentan poca concordancia probablemente debido a la variación impredecible de factores no estacionales en el medio ambiental reportadas anteriormente por Brito (1984) y Egañez (2004). Los niveles de biomasa, con valores máximos en febrero y abril y una disminución en marzo, indican que existe pérdida de gametos, al igual que las disminuciones observadas de abril a junio de 2003, las cuales no se reflejan fielmente en el índice de condición que presentó su valor máximo en julio de 2003. Esto indica que posiblemente *T. mactroides* desove de manera continua y se recupere rápidamente, lo que le permite mantener buenos niveles y calidad de la carne dada la abundancia de alimento (Prieto 1980). Los altos valores de peso seco obtenidos por el modelo de regresión entre peso y longitud, y del rendimiento, observados en febrero y abril, pueden estar asociados con el periodo de surgencias y alta productividad primaria que concurren en la región nororiental de Venezuela (Ferráz-Reyes 1989). Los índices de condición obtenidos (16.12–22.23%) son muy superiores a los de los bivalvos

The mean monthly biomass and soft dry tissue weight were low as a consequence of low densities. The highest values were recorded between February and April 2003, and occurred about the same time as the first maximum reported for the Carenero population (Egañez 2004); however, they are notably different from those reported for Güíria Beach and La Guardia, where the highest biomass occurred in July and August (Tatá and Prieto 1991, Mendoza and Marcano 2000). Biomass and density oscillations in this time frame may be explained by high population dispersion, spat recruitments from previous spawning, and continuous exploitation by local fisherman. MacLachlan *et al.* (1996) found that on beaches impacted by fisheries and other human activities, repopulation occurs by migratory juveniles or recruitment by larvae. Moreover, reproductive capacity and sexual ripening is commonly seen in many tropical bivalve populations throughout the year (Marques 2004). Egañez (2004) reported wide variations in abundance, with densities of 50–7000 ind m^{-2} over four months at Carenero (Venezuela). The mean monthly biomass is similar to that reported for Zulia (Godoy 1997) and for *Donax denticulatus* at Punta Araya, Sucre (Vélez *et al.* 1985).

Oscillations in the condition index and dry tissue weight of adult bivalves are generally associated with weight loss mainly during the spawning season (Lucas and Beninger 1985) and abundance of the food supply. A detailed analysis of the condition index and meat yield showed few associations, probably related to unpredictable conditions in environments without seasons, as those reported by Brito (1984) and Egañez (2004). Biomass increased to a maximum in February and April, with a drop in March, suggesting spawning activity. Low biomass occurred from April to June 2003, but was not clearly reflected in the condition index, which showed a maximum value in July 2003. It is possible that *T. mactroides*, under appropriate conditions, spawns continuously and recuperates quickly, thus retaining high meat yield associated with an abundant food supply (Prieto 1980). The high dry tissue weight obtained, using the length-weight monthly regression model parameters and meat yield data observed in February and April, could be associated with seasonal upwelling and high primary productivity along the northeastern coast of Venezuela (Ferráz-Reyes 1989). The condition index obtained for *T. mactroides* (16.12–22.23%) is higher than for *Donax trunculus* (Tirado and Salas 1998, Gaspar *et al.* 1999) and *Perna canaliculus* (8–15%) (Hickman and Illingworth 1980), and comparable to that reported for *Perna viridis* (14–33%) from China (Cheung 1991) and *Perna perna* from Venezuela (Arrieche *et al.* 2002). The meat yield obtained for our sample of *T. mactroides* ($23.58 \pm 5.05\%$) was higher than that reported for economically important tropical bivalves, such as *Pinctada mazatlanica* ($13.89 \pm 3.70\%$; Sevilla 1969), *Perna viridis* (19%; Shaffe 1978), and *Crassostrea rhizophorae* (18.17%; Cabrera *et al.* 1983). High efficiency in tissue production makes this species attractive for exploitation.

comerciales de mayor talla *Donax trunculus* (Tirado y Salas 1998, Gaspar *et al.* 1999) y *Perna canaliculus* (8–15%) (Hickman e Illingworth 1980), y comparables con el de *Perna viridis* (14–33%) en China (Cheung 1991) y *Perna perna* en Venezuela (Arrieche *et al.* 2002). El rendimiento de tejido de *T. mactroides* ($23.58 \pm 5.05\%$) es superior al reportado para otros bivalvos tropicales de importancia económica como *Pinctada mazatlanica* ($13.89 \pm 3.70\%$) (Sevilla 1969), *Perna viridis* (19%) (Shaffe 1978) y *Crassostrea rhizophorae* (18.17%) (Cabrera *et al.* 1983), por que lo que puede considerarse de alto valor para la explotación por su eficiencia en la producción de tejido.

La longitud asintótica y el coeficiente de crecimiento obtenidos para esta población ($L_{\infty} = 44.32$ mm; $K = 0.165$ mes $^{-1}$) son comparables a los reportados para poblaciones de Venezuela (Brito 1984, Egañez 2004). La alta tasa de crecimiento puede explicarse por el importante aporte de nutrientes y materia orgánica provenientes del Río Neverí, cercanos a la localidad que incide en una alta disponibilidad de clorofila y feopigmentos, lo que permitiría que los bivalvos alcancen mayores tallas. En general, el crecimiento de los bivalvos varía de acuerdo a la localización geográfica de la población, siendo estimulado por aumentos de temperatura y un mayor aporte de alimentos, y retardado por la salinidad y temperaturas bajas. En *Tivela stultorum* se estimó que la población es muy longeva, alcanzando una edad media comprendida entre 17.9 y 24.9 años (Searcy y Juárez 1991), mientras que el ciclo de vida de *T. mactroides* se estimó en 2 años, como fue reportado por Tatá y Prieto (1991).

Actualmente, para la estimación de parámetros poblacionales y la evaluación de recursos de invertebrados marinos con base en frecuencias de tallas se han utilizado métodos pesqueros que han tenido un desarrollo importante en años recientes (Gallucci *et al.* 1996, Quinn y Deriso 1999). No obstante, su aplicación ha sido cuestionada debido a las limitaciones que presenta la transformación de datos de longitud en edad especialmente en los individuos de mayor edad y en las estructuras poblacionales observadas (Hilborn y Walter 1992). La tasa mensual de mortalidad estimada (0.201) en esta población es muy semejante a la reportada para Playa Güíria (Tatá y Prieto 1991) y muy superior a la de Ensenada La Guardia (Mendoza y Marcano 2000), caracterizadas por una mayor abundancia poblacional.

La evaluación poblacional de *T. mactroides* en Playa Caicara indica que ésta presenta una alta tasa de crecimiento y buena calidad para el aprovechamiento de sus tejidos para la alimentación; sin embargo, su potencial es menor al de otras poblaciones de la misma especie en playas arenosas de Venezuela, por lo que se requiere realizar estudios adicionales que provean información sobre aspectos de la dinámica y desplazamientos de las cohortes, variación de parámetros ambientales y métodos utilizados para su explotación. Estos conocimientos permitirían establecer una política adecuada

The asymptotic length and growth coefficient determined for the sample population ($L_{\infty} = 44.32$ mm; $K = 0.165/\text{month}$) are similar to those reported for trigonal clam populations in other Venezuelan locations (Brito 1984, Egañez 2004). Rapid growth is probably an effect of the organic load and rich nutrient content, including chlorophyll *a* and phaeopigments, of the nearby Neverí River. Bivalve growth varies according to the geographic localization of populations, and is stimulated by high temperatures and food availability and is reduced by salinity and low temperatures. *Tivela stultorum* populations, known for their longevity, reach 17.9–24.9 years of age (Searcy and Juárez 1991), while in this study on *T. mactroides*, a two-year life cycle was estimated, similar to that reported by Tatá and Prieto (1991).

Methods for population estimates and the evaluation of marine invertebrate resources, based on length-frequency data, have been increasingly used by fisheries in the last few years (Gallucci *et al.* 1996, Quinn and Deriso 1999); however, they are employed only when there are no limitations to transforming length data in age classes, especially in older groups of individuals within populations with defined length structures (Hilborn and Walter 1992). The monthly mortality rate ($Z = 0.201$) is very similar to that reported for Güíria Beach (Tatá and Prieto 1991) and higher than that for La Guardia (Mendoza and Marcano 2000), with higher density populations.

In this study, the trigonal clam *T. mactroides* at Caicara Beach had rapid growth and a good physiological condition, and meat yield indices that make this species suitable for consumption and harvesting, despite its low densities in comparison to other Venezuelan populations. Because of the value of this resource, studies on its population dynamics, recruitment, and age-class migratory movements in relation to environmental factors and exploitation techniques are needed. This information is essential to establish official guidelines for the appropriate exploitation and management of the resource.

Acknowledgements

The authors thank the Instituto de Investigaciones en Biomedicina y Ciencias Aplicadas, Andrea Arrieche, Kathrynne Vásquez, Roberto Barrios, Elier Gómez, and Yasandra García for their help during sample collection and processing. The editor at CIBNOR (Mexico) improved the English text.

de explotación del recurso para establecer un registro oficial de su disponibilidad para la pesquería artesanal en el estado Anzoátegui.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Instituto de Investigaciones en Biomedicina y Ciencias Aplicadas, Andrea Arrieche,

Kathrynne Vásquez, Roberto Barrios, Elier Gómez y Yasandra García por su ayuda en la recolección de las muestras y procesamiento. Al editor del CIBNOR (Méjico) por la revisión y corrección del manuscrito en inglés.

Referencias

- Acosta V, Lodeiros C. 2001. Evaluación del índice ARN/ADN en poblaciones del guacuco *Tivela mactroides* (Bivalvia: Veneridae) de ambientes con diferentes niveles de contaminación en Venezuela. IX Congreso Latinoamericano sobre Ciencias del Mar. Isla San Andrés Colombia, 16–20 de septiembre de 2001.
- Almeida P. 1974. Distribución de los moluscos en la costa centro-occidental (Patañemo-Punta Tucacas) de Venezuela. Comparación de los hábitats litorales. Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle 34(97): 24–52.
- Arrieche D, Licet B, García N, Lodeiros C, Prieto A. 2002. Índice de condición, gonádico y de rendimiento del mejillón marrón *Perna perna* (Bivalvia: Mytilidae) del Morro de Guarapo, Venezuela. Interciencia 27(11): 613–615.
- Arruda E, Amaral C. 2003. Spatial distribution of mollusc in the intertidal zone of sheltered beaches in southeastern Brazil. Rev. Bras. Zool. 20(2): 291–300.
- Battacharya C. 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. Biometrics 23: 115–135.
- Black CA. 1965. Methods of Soil Analysis. Modificaciones del Ing. Agr. Ms. Carlos F. Sánchez, según el Compendio de Métodos para Análisis de Rutina de Suelos y Aguas, Ministerio de Obras Públicas, República Bolivariana de Venezuela. 1974.
- Brito P. 1984. Algunos aspectos de la dinámica poblacional del guacuco (*Tivela mactroides* Born 1778) en dos localidades de Barlovento. Tesis de grado Licenciado en Biología, Universidad Simón Bolívar, Venezuela, 65 pp.
- Cabrera J, Zamora E, Pacheco O. 1983. Determinación del tamaño comercial de la ostra mangle, *Crassostrea rhizophorae* (Guilding 1828) en sistema de cultivo suspendido en Estero Vizcaya, Limón, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 31: 257–261.
- Cheung SG. 1991. Population dynamics and energy budgets of green-lipped mussel *Perna viridis* (Linnaeus) in a polluted harbour. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 168: 1–24.
- Egañez H. 2004. Algunos aspectos de la dinámica poblacional del guacuco *Tivela mactroides* (Born, 1778) (Bivalvia: Veneridae) en la playa de Carenero, estado Miranda, Venezuela. Tesis de maestría, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 78 pp.
- Etchevers SL. 1976. Notas ecológicas y cuantificación de la población de guacucos *Tivela mactroides* (Born, 1778) (Bivalvia: Veneridae) en la Ensenada La Guardia, Isla de Margarita, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente 15(1): 57–62.
- Ferráz-Reyes E. 1989. Influencia de los factores físicos en la distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica en el Golfo de Cariaco, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente 28(1–2): 47–56.
- Gallucci VS, Saila SS, Gustavsson BV, Rotchild BJ. (eds.). 1996. Stock Assessment. Quantitative Methods and Application for Small-scale Fisheries. CRC Press, Boca Raton, 527 pp.
- García de Severeyn Y, Severeyn H, Grant W, Reverol Y. 2000. Effect of water temperature on larval development of the bivalve mollusk *Tivela mactroides*: evaluation in the laboratory and via simulation. Ecol. Model. 128: 143–151.
- Gaspar M, Ferreira R, Montero C. 1999. Growth and reproductive cycle of *Donax trunculus* L. (Mollusca: Bivalvia) off Faro, southern Portugal. Fish. Res. 41: 309–316.
- Gayanilo FC, Soriano M, Pauly D. 1989. A draft guide to the complete ELEFAN. ICLARM Software 2, 70 pp.
- Godoy A. 1997. Densidad poblacional, biomasa y rendimiento pesquero del guacuco *Tivela mactroides* Börn, 1778, en la zona sur oriental del Golfo de Venezuela (Zulia, Venezuela). Tesis de licenciatura, Universidad del Zulia, Venezuela.
- Gulland JA, Holt SJ. 1959. Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals. J. Cons. Int. Explor. Mer 25(1): 47–49.
- Harding J. 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. J. Mar. Biol. Assoc. UK 28: 141–153.
- Hickman RW, Illingworth J. 1980. Condition cycle of the green-lipped mussel *Perna canaliculus* in New Zealand. Mar. Biol. 60: 27–38.
- Hilborn R, Walter CJ. 1992. Quantitative fisheries stock assessment: Choice, dynamics and uncertainty. Chapman & Hall, New York, 572 pp.
- Lucas A, Beninger P. 1985. The use of physiological condition indexes in marine bivalve aquaculture. Aquaculture 44: 187–200.
- Marques CG. 2004. Aspectos reproductivos do berbigão *Tivela mactroides* (Born, 1778) (Bivalvia; Veneridae) na Ensenada de Caraguatatuba, São Paulo, Brasil. Tesis, Centro Universitário da Fundação de Ensino Octávio Bastos, São João da Boa Vista, São Paulo, 67 pp.
- McLachlan A, Dugan J, Defeo O, Ansell AD, Hubbard DM, Jaramillo E, Penchaszadeh P. 1996. Beach clam fisheries. Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 34: 163–232.
- Mendoza J, Marcano J. 2000. Abundancia y evaluación del guacuco *Tivela mactroides* en la ensenada La Guardia, Isla de Margarita, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente 39(1–2): 79–91.
- Mendoza J, López J, Ferrer J, Gómez I. 1996. Socio-economía de la explotación artesanal de la pepitona *Arca zebra* en el norte de la Península de Araya, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente 35(1–2): 41–55.
- Novoa D, Mendoza J, Marcano L, Cárdenas J. 1998. El Atlas Pesquero Marítimo de Venezuela. MAC-SARPA y VECEP, Caracas, p. 197.
- Prieto A. 1980. Contribución a la ecología de *Tivela mactroides* (Born, 1778): Aspectos reproductivos. Bol. Inst. Oceanogr. Univ. São Paulo 29(2): 323–328.
- Prieto A. 1983. Ecología de *Tivela mactroides* Born, 1778 (Mollusca: Bivalvia) en playa Güiría (estado Sucre, Venezuela). Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente 22: 7–19.
- Quinn TJ, Deriso R. 1999. Quantitative Fish Dynamics. Oxford Univ. Press, UK, 542 pp.
- Ramírez T. 1993. Densidad, crecimiento y dinámica poblacional del guacuco *Tivela mactroides* (Mollusca: Bivalvia: Veneridae) en la Ensenada Playa Güiría, Edo. Sucre, Venezuela. Tesis de maestría, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 140 pp.
- Reverol Y, Severeyn H, Delgado J. 1998. Efecto de la temperatura sobre el desarrollo larvario del guacuco, *Tivela mactroides*. Bol. Cent. Invest. Biol. LUZ 32(3): 167–177.
- Ricker WE. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Board Canada 191: 2–6.
- Searcy B, Juárez R. 1991. Estructura por edades y tallas en muestras de captura comercial de la almeja pismo *Tivela stultorum* (Mawe, 1823), extraídas de Playa San Ramón, B.C., México. Cien. Mar. 17(2): 71–82.
- Severeyn H, Morales F, Godoy A, Delgado J, García de Severeyn Y. 1996. Dinámica poblacional y reproductiva de la almeja *Tivela mactroides* en la playa de Caño Sagua. Edo. Zulia, Venezuela. Acta Cient. Venez. 47 (Supl. 1): 40.

- Sevilla ML. 1969. Contribución al conocimiento de la madre perla *Pinctada mazatlanica* (Hanley 1856). Rev. Soc. Mex. Hist. Nat. 30: 360–372.
- Shaffe M. 1978. Studies of the various allometric relationships in the intertidal mussel, *Perna viridis* Linnaeus of Ennore Estuary, Madras. Indian J. Fish. 23: 1–9.
- Sokal R, Rohlf F. 1979. Biometría: Principios y Métodos Estadísticos en la Investigación Biológica. H. Blumé Ed., España, 832 pp.
- Tatá A, Prieto A. 1991. Producción secundaria en una población del bivalvo *Tivela mactroides* (Veneridae) en el oriente de Venezuela. Caribb. J. Sci. 27: 28–34.
- Tirado C, Salas C. 1998. Reproduction and fecundity of *Donax trunculus* L., 1758 (Bivalvia: Donacidae) in the littoral of Málaga (southern Spain). J. Shellfish Res. 17(1): 169–176.
- Vélez A, Venables B, Fitzpatrick L. 1985. Growth and reproduction of the tropical beach clam *Donax denticulatus* (Tellinidae) in eastern Venezuela. Caribb. J. Sci. 21(1–2): 63–73.
- Warmke G, Abbot T. 1961. Caribbean Seashells. A Guide to the Marine Mollusks of Puerto Rico and other West Indian Islands, Bermuda and Lower Florida Keys. Dover Publications, 348 pp.
- Wilburg K, Owen G. 1964. Growth. In: Physiology of Mollusca. Academic Press, USA, pp. 211–242.

Recibido en marzo de 2005;
aceptado en marzo de 2006.