

Ciclo gonádico del ostión americano *Crassostrea virginica* (Lamellibranchia: Ostreidae) en Mecoacán, Tabasco, México

Arturo George-Zamora¹, Ma. Luisa Sevilla-Hernández² y Dalila Aldana-Aranda¹

¹ Laboratorio de Biología Marina. CINVESTAV IPN, Unidad Mérida. Antigua Carretera a Progreso, km 6. C.P. 97310. Mérida, Yucatán, México. Fax: (999) 9812334. Correo electrónico: ageorge@mda.cinvestav.mx

² Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. Carpio y Plan de Ayala. Casco de Santo Tomás. C.P. 11340. México, D.F.

(Recibido 31-VIII-2001. Revisado 26-VII-2002. Aceptado 09-I-2003)

Abstract: The american oyster *Crassostrea virginica* is exploited along Gulf of Mexico. This resource represents a job source and incomes for fishermen. In Mexico the production is supported by Tabasco state, the first producer. However, the mexican landings of this bivalve had been dropped about 40% last ten years. By 1999, Tabasco presents a unique ban season fishery of oysters. This season was based in evaluation of gonadal development by visual observations of color and texture, larvae and seeds abundance. In 2000, the government set up two ban seasons in terms of evaluation of populations every year, without gonadal analysis. In general, exists different spawning seasons for american oyster, in accordance with the environmental conditions. It is necessary to establish a ban season according to reproductive cycle. This study presents the gonadic cycle for an oyster population of Mecoacán lagoon along a year. It was defined five phases of the gonad development: resting, gametogenesis, mature or ripe, spawn and post spawn. Gametogenesis is present all the year, except December. The spawning activity was detected all year, except July and August. The ripe phase presented maximum values in August and December. It was proposed a modification of the ban seasons from April 15 - May 30, and September 15 - October 30 to March 15 - May 15 and September 1 - October 30, respectively, according to gonadic cycle obtained in this work. This modification would to avoid capture mature organisms (ready to spawn).

Key words: *Crassostrea virginica*, gonadic cycle, México.

El ostión americano *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) es uno de los miembros de la Familia Ostreidae de gran importancia comercial. Se distribuye desde el Golfo de San Lorenzo en Canadá hasta la Laguna de Términos, Campeche, México, encontrándose en zonas arrecifales de fondos firmes y duros de la zona intermareal y submareal (Sevilla 1993, Kennedy *et al.* 1996).

En México, la explotación del ostión es una de las actividades pesqueras más importantes, capturándose desde los años 50 (Sevilla 1993). El Golfo de México genera el 90% de la producción nacional ostrícola, compuesta en su mayor parte por *C. virginica*, siendo Tabasco

el primer estado productor (Anónimo 1999). Mecoacán es una laguna de Tabasco que en los años 80 presentaba una alta producción de semilla de ostión (Diego 1986) y en la actualidad tiene un bajo rendimiento ostrícola.

Hasta 1999 en Tabasco se presentaba un solo periodo de veda (15 de septiembre - 30 de octubre) para la captura del ostión. Actualmente existe otro periodo (15 de abril - 30 de mayo) en función de la evaluación de las poblaciones. Las temporadas de desove en esta especie cambian en función de la latitud y las condiciones ambientales como salinidad y temperatura, por lo que es importante conocer el ciclo reproductivo para esta zona con fines

de conocer con exactitud la época del reclutamiento y establecer su normatividad (García-Domínguez *et al.* 1998). En este trabajo se describe el ciclo gonádico de *C. virginica* en relación con la temperatura y la salinidad en la laguna Mecoacán, Tabasco, México, con el fin de establecer las temporadas reproductivas y su plan de manejo.

MATERIALES Y MÉTODOS

La laguna Mecoacán se localiza entre 93°04' y 93°14'W y entre 18°16' y 18°26'N, formando parte del delta de los ríos Grijalva y Usumacinta, dos de los ríos más caudalosos de México (Contreras 1985, Castañeda y Contreras 1994). Tiene 5 168 Ha de superficie, 11.5 km de norte a sur y 7 km en su parte más ancha; la profundidad varía entre 0.3 y 2.3 m con un promedio de 1 m. El piso lagunar es llano y tiene abundantes bancos orgánicos (Galaviz *et al.* 1987).

En esta laguna desembocan los ríos Escarabajo y González por el este, el Cuxcuchapa por el sureste y Río Seco por el noroeste. Se comunica al mar permanentemente por medio de la barra Dos Bocas, sitio ocupado por instalaciones petroleras (Castañeda & Contreras 1994). La salinidad superficial presenta un intervalo de 36 a 4 ppm en época de lluvias, mientras que la temperatura varía poco, aumentando de oeste a este (Aguilera 1977). Las condiciones hidrológicas anuales de la laguna son influenciadas por la variación estacional de las condiciones atmosféricas, con una salinidad menor a la del mar abierto. Este comportamiento estuarino es provocado por los aportes continuos de agua dulce de origen continental y al régimen intenso de lluvias.

Los individuos se extrajeron de los bancos en explotación en la Laguna Mecoacán de manera aleatoria, mediante buceo libre de abril de 1998 a marzo de 1999. Se utilizaron diez organismos mayores de 45 mm de altura por mes, estimando que los ostiones inician su reproducción entre 35 y 40 mm (Rodríguez *et al.* 1994). En total se utilizaron 120 organismos.

Se registró simultáneamente a los muestreos, la salinidad con un refractómetro Zeiss ($\pm 1\%$) y la temperatura con un termómetro ($\pm 1^\circ\text{C}$).

Ambas medidas se tomaron *in situ*, a nivel del fondo. Los organismos se limpiaron de epibiontes y materiales adheridos lavándoles la concha.

Para obtener las muestras de gónada, se realizaron dos cortes paralelos en los tejidos blandos con una separación de 0.5 cm de forma perpendicular al eje que define la altura del organismo según Galtsoff (1964), o eje antero posterior (Eble & Scro 1996). Dicho corte se hizo entre la inserción del músculo aductor y el umbo, área ocupada principalmente por la glándula digestiva y la gónada (Conn 1991). Dichas muestras se fijaron en líquido Bouin por una semana y se procedió a la deshidratación con ayuda de un histotomógrafo automático BG modelo PT24H3B. Las muestras se incluyeron en parafina fundida colocando las muestras en un sentido de orientación de acuerdo al eje de la altura en el organismo. Se realizaron los cortes a un espesor de 6 μm , mediante la utilización de un micrótomó semi-automático Zeiss. Para la tinción se aplicó la técnica de Hematoxilina y Eosina (H-E) (Howard & Smith 1983). Las soluciones para la tinción fueron preparadas según el Manual de Métodos de Tinción Histológica del Instituto de Patología de las Fuerzas Armadas (Luna 1968). Se determinó el sexo y las etapas de maduración de las gónadas mediante la observación al microscopio (American Optics) de todas las preparaciones en aumentos 3.2, 10, 40 y 100 X.

Se aplicó el método del producto de momentos de Pearson (Zar 1984), para correlacionar la salinidad y temperatura con las fases de desove y gametogénesis.

RESULTADOS

La ovogénesis y la espermatogénesis de *C. virginica* se categorizó en cinco etapas basadas en características morfológicas de la gónada, presencia-ausencia de gametos y cantidad y grado de desarrollo de los mismos (Cuadro 1).

Gametogénesis: El tejido gonádico se presentó en acinos o en islotes entre el tejido conjuntivo. Los organismos presentaron células germinales de diversos tamaños en los túbulos o folículos. En las hembras (Fig. 1A) las ovo-

CUADRO 1

Estados de desarrollo gametogénico de Crassostrea virginica (basado de Baqueiro-Cárdenas et al. 1992 y Sevilla 1993)

Fase	Características histológicas	
	Machos	Hembras
Gametogénesis inicial	Espermatogonias y espermatocitos localizados en la periferia de los folículos. Pocos espermatozoides al centro.	Pocos ovocitos maduros en la luz del túbulo. Ovocitos inmaduros adheridos a la pared folicular.
	Ambos sexos: Presencia de células germinales de diversos tamaños en los túbulos. Tejido gonádico en islotes o en acinos entre el tejido conjuntivo.	
Gametogénesis avanzada	Tejido conjuntivo reducido. Los espermatocitos ocupan un estrato grueso. Los espermatozoides se localizan en la luz de los túbulos. Actividad del epitelio germinal.	Folículos grandes y anastomosados. Folículos con relación íntima entre sus membranas conjuntivas basales. Ovocitos maduros predominantes. Gran actividad del epitelio germinal.
Madurez	Tejido conectivo vesicular (TCV) relativamente abundante en la periferia y entre folículos.	Óvulos maduros de formas poliédricas y redondas en corte transversal, desprendidos de la pared folicular. Ovulos con citoplasma abundante y aspecto granuloso. Membrana nuclear delimitada.
	Ambos sexos: La gónada ocupa gran espacio y esta en estrecho contacto con el hepatopáncreas. El tejido conectivo interfolicular casi desaparece. Los folículos en su mayoría se ven anastomosados o fusionados, en estrecho contacto con células sexuales, las cuales están uniformemente distribuidas.	
Reproductiva o desove	Ambos sexos: Se inicia la expulsión de los gametos. Suele presentarse abundante tejido roto. Disminuye la cantidad de gametos en los folículos, con huecos en la zona ocupada por la gónada.	
Postdesove	Cesa expulsión y producción de gametos. Pocos folículos y células sexuales. Comienza la concentración de los productos sexuales residuales en los conductos regenerados.	Incremento de gametos "no funcionales" (anormalidad en forma y estructura) -núcleo y nucleolo no están claramente definidos. Aumento del número de células del tejido conectivo vesicular.
Reposo	Gran concentración de productos sexuales residuales. Pueden permanecer funcionales al otro ciclo, o ser reabsorbidos.	El tejido conjuntivo inicia su desarrollo hasta constituir una gruesa capa. Puede presentarse invasión fagocitaria.

gonias se ubicaron adheridas a la pared folicular, evidenciándose por su tamaño más pequeño que los ovocitos primarios. Los ovocitos maduros, pocos en número pero de un tamaño mayor que los ovocitos primarios, se ubicaron hacia la luz de los folículos y desprendidos de la pared folicular. En los machos (Fig. 2A) los gametos dominantes fueron las espermatogonias y los espermatocitos primarios, localiza-

dos en la periferia de los folículos, mientras que en menor abundancia se observaron las espermátidas y los espermatozoides hacia la luz folicular (Figs. 1A y 2A).

Madurez: El tejido conjuntivo se redujo considerablemente hasta casi desaparecer entre los folículos. Las hembras (Fig. 1B) mostraron abundantes gametos maduros desprendidos de

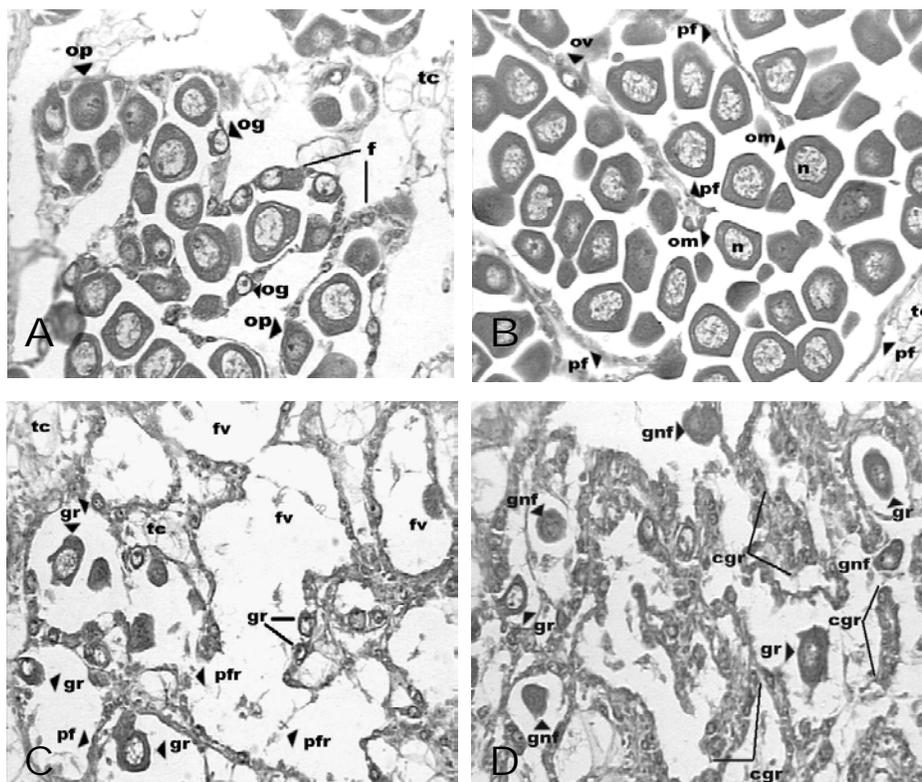


Fig. 1. *Crassostrea virginica* hembra de la laguna Mecoaacán, México. Microfotografías de las fases de desarrollo gonádico. A) gametogénesis, B) madurez, C) desove, D) postdesove; cgr concentración de gametos residuales, f folículos, fv folículo vacío, gnf gameto no funcional, gr gameto residual, om ovocito maduro, op ovocito primario, og ovogonia, pf pared folicular, pfr pared folicular rota, tc tejido conectivo, n núcleo.

la pared folicular, distribuidos uniformemente y de formas poliédricas con un citoplasma de apariencia granular. El núcleo y la cromatina se encontraron bien definidos. En los machos (Fig. 2B) el crecimiento de la gónada fue tal que los folículos llegaron a anastomosarse. Los gametos dominantes, espermátidas y espermatozoides, se localizaron hacia luz de los folículos (Figs. 1B y 2B).

Desove: En las hembras (Fig. 1C) la expulsión de los gametos fue evidente ya que el número de estos se redujo considerablemente dejando amplios espacios vacíos en la zona ocupada por la gónada. Algunos ejemplares presentaron tejidos rotos debido probablemente a la expulsión masiva de los gametos. En los machos (Fig. 2C) también se observó espacios vacíos al centro de los folículos (Figs. 1C y 2C).

Postdesove: En esta etapa se observó el comienzo de la concentración de los productos sexuales residuales (PSR) ó gametos que no fueron expulsados. También se observó una etapa inicial de degradación de los mismos. Se registraron gametos no funcionales, evidentes por anomalías de forma y estructura como el núcleo y nucleolo poco o nada definido. Aumentó el número de células del tejido conectivo vesicular (TCV). En algunos casos se observó la presencia de fagocitos entre los folículos, estos últimos ligeramente contraídos (Figs. 1D y 2D).

Reposo: Tanto en hembras como en machos se observó gran concentración de productos sexuales residuales en disposición de islotes entre el tejido conjuntivo, el cual se recuperó notablemente constituyendo una gruesa capa

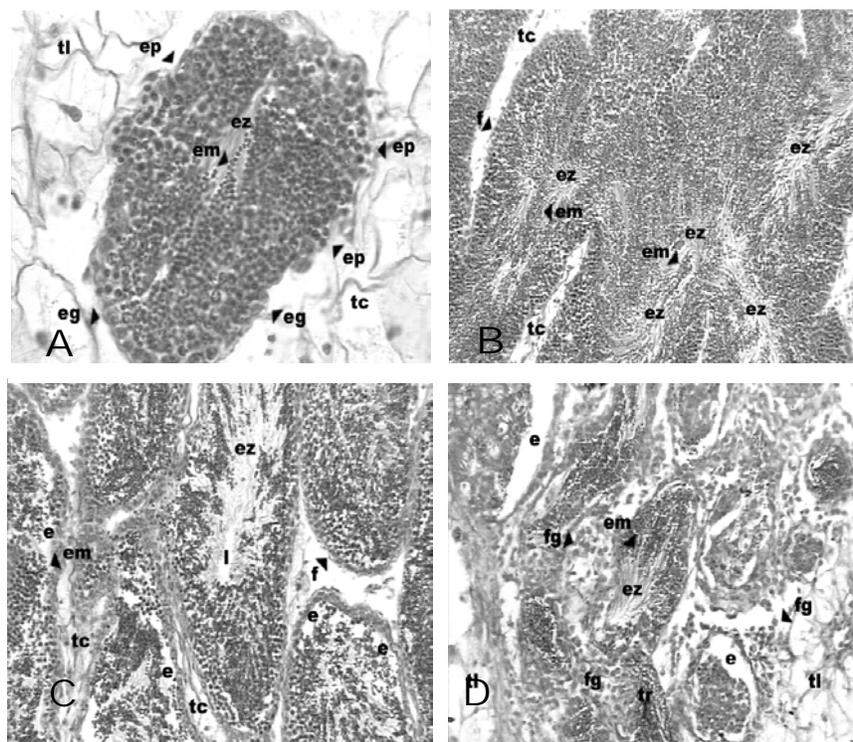


Fig. 2. *Crassostrea virginica* macho de la laguna Mecoacán, México. Microfotografías de las fases de desarrollo gonádico. A) gametogénesis, B) madurez, C) desove, D) postdesove; e espacios vacíos, eg espermatogonias, em espermátidas, ep espermatocitos primarios, ez espermatozoides, f folículo, fg fagocitos, l luz del folículo, tc tejido conectivo, tl tejido de Leydig, tr tejido en reabsorción.

recubriendo los pliegues del aparato digestivo y llegando hasta el tegumento externo (Fig. 3).

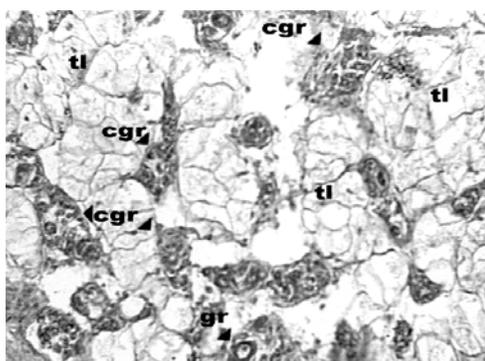


Fig. 3. *Crassostrea virginica* de la laguna Mecoacán, México. Microfotografía de la gónada en estado de reposo. Cgr concentración de gametos residuales, gr gameto residual, tl tejido de Leydig.

Ciclo gonádico: La fase de gametogénesis fue la dominante y se presentó durante todo el periodo de estudio excepto en diciembre. Los organismos en fase de madurez se identificaron de julio a enero, y en marzo. El mayor porcentaje se dio en diciembre (90%). Por su parte los individuos en desove ya sea total o parcial se encontraron durante la mayor parte del periodo de estudio, a excepción de julio y agosto. En esta etapa se distinguen dos picos, uno en el mes de octubre y otro en abril, ambos con 30%. Ostiones en postdesove fueron evidentes en mayo y julio solamente. Los individuos en reposo se ubicaron de diciembre a julio, y en octubre (Fig. 4). Solo se identificó un ejemplar hermafrodita (0.83% del total de individuos analizados), donde los ovocitos se observaron en diverso grado de desarrollo ubicados en la periferia de los acinos y las espermátidas y espermatozoides hacia la luz (Fig. 4).

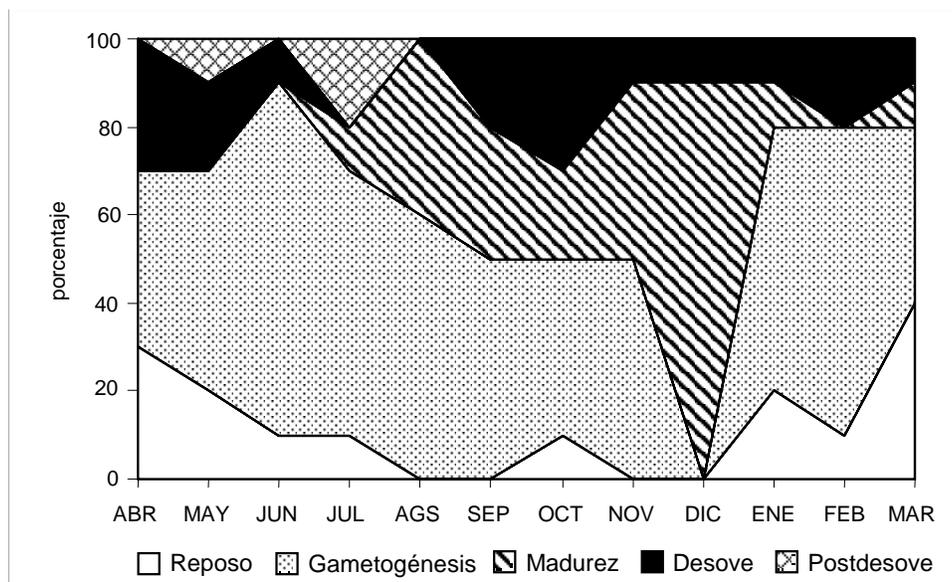


Fig. 4. Ciclo gonádico del ostión americano *Crassostrea virginica* en Mecoacán, Tabasco, México.

Parámetros fisicoquímicos: La temperatura del agua (Fig. 5) durante el periodo de estudio fue arriba de los 24°C, con un promedio de 27.8°C. El mayor valor se registró en agosto y el menor en diciembre. La salinidad osciló en-

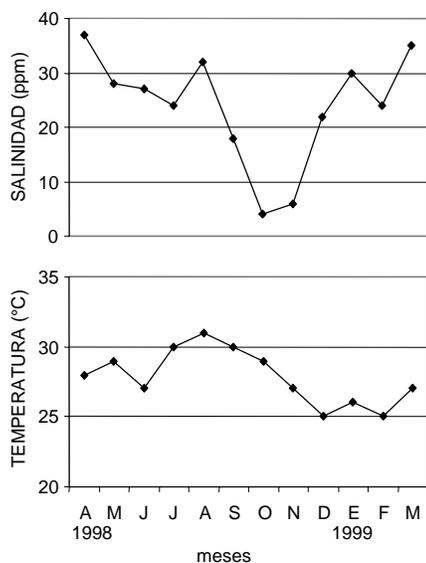


Fig. 5. Salinidad y temperatura en la laguna Mecoacán, México (abril 1998 – marzo 1999).

tre 4 y 37%, con el mayor valor en abril y el menor en noviembre, siendo el promedio de 23.9%.

La correlación entre la fase de desove con los parámetros de salinidad y temperatura fue negativa ($r = -0.4101$, $p = 0.186$ y $r = -0.3614$, $p = 0.248$, respectivamente), aunque no significativa ($\alpha = 0.05$). Por su parte la correlación entre la fase de gametogénesis y los mismos parámetros fue positiva ($r = 0.4007$, $p = 0.197$ y $r = 0.2767$, $p = 0.384$ respectivamente) y no significativa ($\alpha = 0.05$).

DISCUSION

C. virginica presenta un periodo corto de desove de junio a agosto en Canadá (Kennedy y Battle 1964), el cual se prolonga conforme se avanza hacia latitudes inferiores con mayores temperaturas (Ingle 1951, Butler 1965, Loosanoff 1965, Andrews 1979, Kennedy & Krantz 1982), hasta llegar a convertirse en dos periodos a lo largo del año (Fig. 6). En este estudio la duración de la fase de desove mostró un periodo muy prolongado de casi todo el año, lo que concuerda con la tendencia descrita anteriormente y con lo mencionado por otros

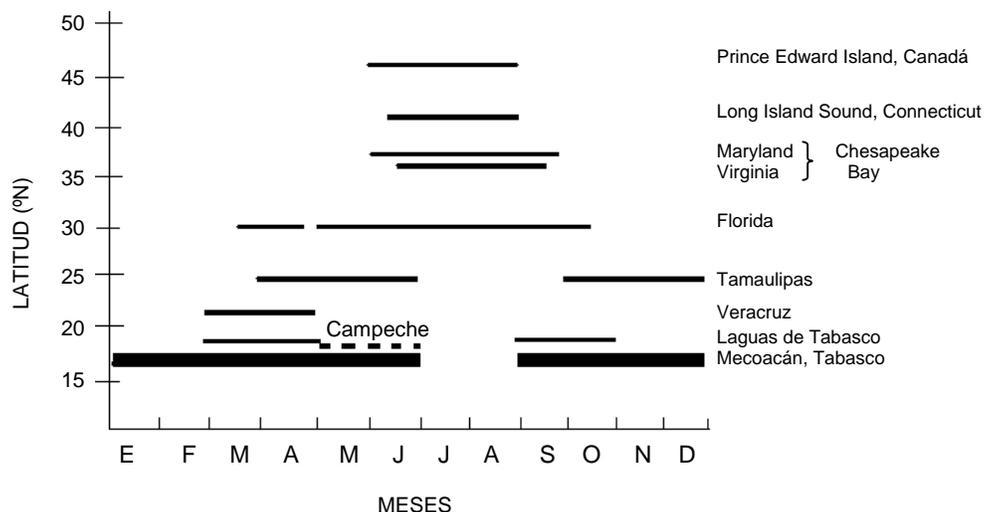


Fig. 6. Zonas y periodos de reproducción del ostión *Crassostrea virginica* a lo largo de su distribución natural en América del Norte. Se marcan con línea más gruesa las temporadas de desove encontradas en este trabajo (Mecoacán, Tabasco). Línea punteada corresponde a Campeche.

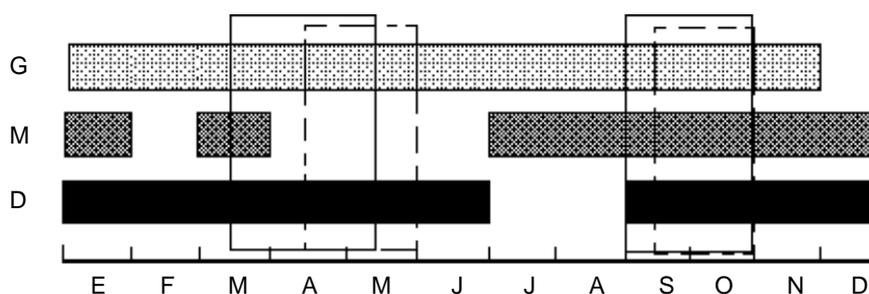


Fig. 7. Periodos de veda para *Crassostrea virginica* en las lagunas de Tabasco, México y propuesta de modificación de estas con base en la duración de las fases de gametogénesis (G), madurez (M) y desove (D) obtenidos en este estudio. Los rectángulos punteados indican las vedas actuales y los de línea continua los periodos propuestos.

autores para especies tropicales (Baqueiro-Cárdenas *et al.* 1992, Thompson *et al.* 1996).

Los eventos reproductivos son coordinados por factores endógenos (almacenamiento de nutrientes y compuestos neuroendocrinos) y exógenos como salinidad, temperatura y feromonas (Giese & Pearse 1979). Debido a la poca variación de la temperatura a lo largo del año en Mecoacán (promedio= $27.8 \pm 1.9^{\circ}\text{C}$), es probable que este factor no tenga una influencia significativa sobre la maduración gametogénica. Sin embargo, se observó mayor grado de correlación entre salinidad con desove y ga-

metogénesis, por lo que este factor podría desencadenar el desove (Sevilla 1993). El desove en respuesta a un descenso de la salinidad se ha reportado en *C. gryphoides* y *C. madrasensis*, ostiones que viven en climas monzónicos como en India (Durve 1965, Joshep & Madhyastha 1984). Martínez *et al.* (1995) observaron esta relación causa-efecto para *C. virginica* en Campeche, México. En Tabasco, los menores valores de salinidad registrados en octubre y noviembre (4 y 6 ‰ respectivamente) coincidieron con la temporada de desove de septiembre a diciembre, lo cual refuerza esta hipótesis.

La temporada de desove de enero a junio coincide con las salinidades más altas (promedio=30.16 ‰) y una temperatura promedio de 27°C. Este desove podría relacionarse a la disponibilidad de alimento, que favorece el desarrollo de la gónada (Giese & Pearse 1979). Contreras (1993) cita valores de clorofila *a* para esta laguna de 6.7 a 21.9 mg m⁻³ y una productividad primaria de 41.4 a 89.5 mgC m⁻³ hr⁻¹, valores relativamente altos. George & Aldana-Aranda (2000) reportaron para esta laguna los mayores índices de condición para *C. virginica* de febrero a abril de 1998, lo que indica una buena condición de los organismos durante estos meses. Sin embargo, es necesario determinar los niveles de producción primaria a lo largo del tiempo en esta laguna, para poder correlacionarlo con el patrón reproductivo.

La veda para *C. virginica* en Tabasco, México se divide en dos periodos: del 15 de septiembre al 30 de octubre y del 15 de abril al 30 de mayo. El primer periodo permite la captura de individuos en madurez, por lo que se propone aumentarla 15 días antes (Fig. 7); y el periodo del 15 de abril al 30 de mayo permite la captura de organismos en desove, sugiriéndose aumentarla 15 días y anticiparla un mes, reduciéndose la extracción de organismos en gametogénesis y maduros.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio se realizó en el marco del proyecto "Caracterización Biológica, Fisiológica y Genética de las Poblaciones del Ostión *Crassostrea virginica* en el Golfo de México", CONACYT 252IP-B9509. Se agradece el apoyo de los laboratorios de Biología Marina e Ictiología del CINVESTAV-IPN, Unidad Mérida, al programa CYTED II-B, al Fondo Yucatán del Gobierno del Estado de Yucatán, México y a la Dirección de Acuicultura del Gobierno del Estado de Tabasco, en especial a Manuel Diego Peralta. Se agradece el apoyo técnico en el procesamiento histológico a Teresa Colás Marrufo y Victoria Patiño Suárez. Gracias a "Efrén", pescador de ostión de Puerto Ceiba, Tabasco por su ayuda en el campo.

RESUMEN

El ostión americano *Crassostrea virginica* es explotado en lagunas costeras del Golfo de México. Este recurso representa una fuente de trabajo para los pescadores. La producción mexicana, soportada por el estado de Tabasco como primer productor, ha disminuido 40% en los últimos diez años. Hasta 1999, en este estado se presentaba una época de veda en función de una escala visual de coloración de la gónada, abundancia de larvas y semillas en recolectores. A partir del 2000, la extracción de *C. virginica* contempla dos periodos de veda, implementados en función de los estudios poblacionales que se realizan cada año, sin considerar la evaluación del desarrollo gonádico. Dado que existen diferentes periodos de desove para esta especie en función de las condiciones ambientales, se hace necesario determinar un periodo de veda que corresponda a su ciclo reproductor para esta zona del sureste de México. En este estudio se presenta el ciclo gonádico de *C. virginica* para un ciclo anual en la laguna Mecoacán, Tabasco. De las muestras obtenidas se definieron 5 fases de desarrollo gonadal: reposo, gametogénesis, madurez, desove y postdesove. La gametogénesis se presenta durante todo el año excepto en diciembre. El desove se extiende todo el año excepto julio y agosto mientras que, la madurez tiene valores máximos en agosto y diciembre. Se propone una modificación de las vedas actuales de 15 de abril - 30 de mayo y 15 de septiembre - 30 de octubre a las de 15 de marzo - 15 de mayo y 1 de septiembre - 30 de octubre, respectivamente. Estas modificaciones evitarían la captura del stock de organismos listos para desovar.

REFERENCIAS

- Aguilera, G.F. 1977. Contribución al conocimiento hidrológico de la laguna Mecoacán, Puerto Ceiba, Tabasco. Tesis profesional, Universidad Autónoma de Baja California, Mexicali, Baja California. 83 p.
- Andrews, J.D. 1979. Pelecypoda: Ostreidae, p. 293-341. In A.C. Giese & J.S. Pearse (eds.). Reproduction of Marine Invertebrates, vol. V: Molluscs: Pelecypods and Lesser Classes. Academic, Nueva York.

- Anónimo. 1999. Anuario Estadístico de Pesca 1999. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP), México. 235 p.
- Baquiero-Cárdenas, E., A. Aviles-Quevedo, J.A. Masso-Rojas, M. Muciño-Díaz, P. Rogers-Nieto & A. Velez-Barajas. 1992. Manual de Métodos de Muestreo y Evaluación de Poblaciones de Moluscos y Otros Recursos Bentónicos. Instituto Nacional de la Pesca, México. 73 p.
- Butler, P.A. 1965. Reaction of estuarine mollusks to some environmental factors, p. 92-104. *In* Biological Problems in Water Pollution. U.S.H.E.W., Public Health Service, Cincinnati.
- Castañeda, O. & F. Contreras. (compiladores). 1994. Bibliografía Comentada sobre Ecosistemas Costeros Mexicanos. Golfo de México II (de Tabasco a Quintana Roo). UAM-I, CONABIO/UAM-I/CDELM, México. 295 p.
- Contreras, E.F. 1985. Las Lagunas Costeras Mexicanas. Centro de Ecodesarrollo/Secretaría de Pesca, México. 253 p.
- Contreras, E.F. 1993. Ecosistemas Costeros Mexicanos. CONABIO/UAM-I, México. 415 p.
- Conn, D.B. 1991. Atlas of Invertebrate Reproduction and Development. Wiley, Nueva York. 252 p.
- Diego, P.M. 1986. Breve informe sobre la pesquería del ostión *C. virginica* en las lagunas de Tabasco. Centro de Producción Acuícola de Puerto Ceiba, Tabasco. 61 p.
- Durve, V.S. 1965. On the seasonal gonadal changes and spawning in the adult oyster *Crassostrea gryphoides* (Schlotheim). *J. Mar. Biol. Assoc. India* 7: 328-344.
- Eble, A.F. y R. Scro. 1996. General Anatomy. *In* V.S. Kennedy, R.I. E. Newell & A.F. Eble (eds.). The Eastern Oyster *Crassostrea virginica*. Maryland Sea Grant College, Maryland. 734 p.
- Galaviz, S., A.M. Gutiérrez & A. Castro. 1987. Morfología, sedimentos e hidrodinámica de las lagunas Dos Bocas y Mecoacán, Tabasco, México. *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. UNAM*. 14: 109-123.
- Galtsoff, P.S. 1964. The American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. US. Department of the Interior Fish and Wildlife Serv. 64: 480 p.
- García-Domínguez, F., B.P. Ceballos-Vázquez, M. Villalejo-Fuerte & M. Arellano-Martínez. 1998. Reproductive cycle of the giant reef clam *Periglypta multicosata* (Sowerby, 1835) (Pelecypoda: Veneridae) at Isla Espíritu Santo, Baja California Sur, México. *J. Shellfish Res.* 17: 1009-1013.
- George, Z.A. & D. Aldana-Aranda. 2000. Producción somática de dos especies: *Crassostrea virginica* e *Ischadium recurvum* (Bivalvia) en Mecoacán, Tabasco, México. *Rev. Biol. Trop.* 48. Supl. 1: 65-75.
- Giese, A.C. & J.S. Pearse. 1979. Introduction: general principles, p. 1-49. *In* A. C.G. Giese & J.S. Pearse (eds.). Reproduction of Marine Invertebrates, vol. 1. Academic, Nueva York.
- Howard, D. W. & C.S. Smith. 1983. Histological techniques for marine bivalve mollusks. NOAA Tech. Memo, NMFS-F/NEC-25. 64 p.
- Ingle, R.M. 1951. Spawning and setting of oysters in relation to seasonal environmental changes. *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.* 1: 111-135.
- Joshep, M.M. & M.N. Madhyastha. 1984. Annual reproductive cycle and sexuality of the oyster *Crassostrea madrasensis* (Preston). *Aquaculture* 40: 223-231.
- Kennedy, A.U. & H.I. Battle. 1964. Cyclic changes in the gonad of the american oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Can. J. Zool.* 42: 305-321.
- Kennedy, V.S. & L.B. Krantz. 1982. Comparative gametogenic and spawning patterns of the oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin) in central Chesapeake Bay. *J. Shellfish Res.* 2: 133-140.
- Kennedy, V.S., R.I.E. Newell & A.F. Eble (eds.). 1996. The Eastern Oyster *Crassostrea virginica*. Maryland Sea Grant College, Maryland. 734 p.
- Loosanoff, V.L. 1965. Gonad development and discharge of spawn in oysters of Long Island Sound. *Biol. Bull.* 129: 546-561.
- Luna, L.G. 1968. Manual of Histological Staining Methods of the Armed Forces Institute of Pathology. McGraw-Hill, Nueva York. 250 p.
- Martínez, I., D. Aldana, T. Brulé & E. Cabrera. 1995. Crecimiento y desarrollo gonadal del ostión *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) (Mollusca: Ostreidae), en la Península de Yucatán, México. *Avicennia* 3: 61-75.
- Rodríguez, N.R., J.E. Aguilar, M. Chávez, A.E. Contreras, M.L. Reyes & J. Aguilera. 1994. Cultivo de ostión americano. Secretaría de Pesca (SEPESCA), México. 36 p.
- Sevilla, M.L. 1993. Las Ostras de México. Limusa-Noriega, México. 165 p.
- Thompson, R.J., R.I. E. Newell, V.S. Kennedy & R. Mann. 1996. Reproductive Processes and Early Development. p. 335-370. *In* V.S. Kennedy, R.I.E. Newell y A.F. Eble (eds.). The Eastern Oyster *Crassostrea virginica*. Maryland Sea Grant College, Maryland. 734 p.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Nueva Jersey. 718 p.