

## Reproducción del camarón *Penaeus occidentalis* (Decapoda: Penaeidae) en el Golfo de Nicoya, Costa Rica

J. Alfaro, J. A. Palacios, Tito M. Aldave y R. A. Angulo  
Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.

(Rec. 24-VIII-1992. Acep. 22-II-1993)

**Abstract:** Reproduction of the shrimp *Penaeus occidentalis* was studied from June 26 through July 27, 1992 near Curazao beach, Isla Chira, Golfo de Nicoya, Costa Rica. This is the first documentation of reproduction of a penaeid shrimp in Golfo de Nicoya. Spawning behavior was divided in five stages based on these observations, and sperm-egg interaction was evaluated with the *in vitro* spawning technique. Spawning eggs presented a cortical reaction during the first 30 min after being released, and sperm experienced primary binding to egg vitelline envelope, but an acrosome reaction was not activated. There appear to be differences in fertilization mechanisms between open and close thelycum penaeid shrimps. Wild *P. occidentalis* males presented heavy spermatophores compared to other open thelycum shrimps. Sperm count (49.52 million per compound spermatophore) and sperm abnormalities (22.0 %) were similar to those of wild *P. setiferus* from the Gulf of Mexico.

**Key words:** Shrimp, *Penaeus*, reproduction, spawning, maturation.

El Golfo de Nicoya es un estuario tropical y se le ha dividido en dos secciones de características diferentes: el golfo superior y el inferior (DeVries *et al.* 1983). El golfo superior es poco profundo (< 20 m) con sedimentos fangosos y está rodeado principalmente por pantanos de manglar; la transición entre ambas áreas se localiza cerca de la isla San Lucas y la Península de Puntarenas. Algunos aspectos físico-químicos (Peterson 1960, Valdés *et al.* 1987), de biología de crustáceos (DeVries *et al.* 1983, Epifanio y Dittel 1984) y pesquería de camarones (Carranza 1985, Vitola 1985, Palacios *et al.* 1992) han sido evaluados en el Golfo de Nicoya.

Los crustáceos decápodos de la familia Penaeidae se subdividen en cuatro subfamilias: Aristaeinae, Solenocerinae, Sicyoninae y Penaeinae. Las dos primeras comprenden especies de aguas profundas, mientras que las dos últimas agrupan camarones de hábitos costeros (Imai 1980).

Boschi (1979) describe el ciclo de reproducción del género *Penaeus*, el cual consiste en dos fases. En la primera fase, preadultos migran desde aguas de ambiente salobres costeros hacia una zona de reproducción de aguas de mayor salinidad y profundidad. Una vez ocurrido el desove, las postlarvas migran hacia esteros de aguas salobres. Este ciclo se observa en varias especies: *P. duorarum*, *P. brasiliensis*, *P. aztecus*, *P. schmitti*, *P. stylirostris*, *P. vannamei*, *P. setiferus* y *P. occidentalis* (García y Le Reste 1981).

La calidad de espermátóforos de machos silvestres durante su apareamiento natural ha sido documentado muy parcialmente. Este tipo de análisis se ha descrito para machos en condiciones de acuicultura (reproducción artificial) y padrotes silvestres de *P. setiferus* (Leung-Trujillo y Lawrence 1985, Leung-Trujillo y Lawrence 1987, Chamberlain 1988, Alfaro 1990).

Observaciones sobre el comportamiento de desove, reacción cortical e interacción

huevo-esperma, han sido parcialmente evaluadas en camarones peneidos ( Pillai *et al.* 1988, Clark *et al.* 1984). La mayor parte de nuestro conocimiento sobre los mecanismos de fertilización en camarones marinos se ha generado de las especies *Sicyonia ingentis* (Sicyoninae) y *P. aztecus* (Clark *et al.* 1980, Clark *et al.* 1981, Lynn y Clark 1987, Pillai y Clark 1987, Pillai y Clark 1988, Griffin *et al.* 1988). Al contacto con el agua de mar los huevos de peneidos experimentan una reacción cortical, caracterizada por una masiva liberación de bastones o criptas corticales; este proceso es seguido por la liberación de vesículas corticales que dan origen a la envoltura de eclosión. Durante la interacción huevo-esperma en el momento del desove, las espermas se unen al huevo y son activadas por moléculas liberadas por éste, experimentando una reacción acrosomal, caracterizada por depolimerización de la espina y liberación del contenido de la vesícula acrosomal. Estos eventos son requisito para que se de la fertilización.

El comportamiento de desove ha sido descrito para camarones de télico cerrado: *P. japonicus* (Hudinaga 1942), *P. monodon* (Motoh 1981) y *S. ingentis* (Pillai *et al.* 1988). Sin embargo, en camarones de télico abierto (*P. vannamei*, *P. stylirostris*, *P. occidentalis*), el comportamiento de desove no ha sido estudiado en detalle.

Este trabajo presenta resultados sobre maduración y apareamiento del camarón blanco, *P. occidentalis*, frente a la costa de playa Curazao de la Isla Chira; así como observaciones del comportamiento de desove, reacción cortical de huevos e interacción huevo-esperma.

## MATERIAL Y METODOS

**Capturas:** El 26 de junio de 1992 se localizó una zona con actividad de maduración y apareamiento de la especie *P. occidentalis*. La zona, denominada zona de reproducción, se encuentra frente a playa Curazao al noroeste de la Isla Chira (Fig.1) y su profundidad es de 2-6 m.

Se realizaron seis viajes de captura a la zona de reproducción. Una vez por semana se practicó tres lances de 20 min cada uno con una red monofilamento (abertura de malla= 7.60 cm) de 212 m de longitud y 2.43 m

de ancho. Las capturas se realizaron en horas de la tarde y se evaluó la incidencia de maduración y apareamiento hasta el término de la veda oficial (31 de julio). Además de las observaciones de campo, se preservaron muestras en frío para su posterior análisis en el laboratorio.

**Maduración y apareamiento:** La madurez de las hembras se evaluó mediante una escala arbitraria basada en nuestras observaciones del grado de desarrollo y coloración de los ovarios, según las siguientes categorías:

1. Indefinida: No se observa el delineamiento de los ovarios.
2. Madurando: Los lóbulos anteriores, laterales y abdominales del ovario se delínean claramente y su coloración es opaca.
3. Casi maduro: Los lóbulos aparecen ampliamente desarrollados y su coloración es amarilla o ligeramente rojo.
4. Madura: Los lóbulos están muy desarrollados y son de color rojo oscuro (Fig. 2).

Como indicador de apareamiento natural se evaluó la presencia de espermatozoides completos, residuo de espermatozoides o masa de espermas, adheridos al télico de la hembra (Fig. 3).

**Desove controlado y análisis de espermatozoides:** Durante las capturas se seleccionaron hembras maduras con y sin espermatozoides, y machos con espermatozoides. Los especímenes se colocaron en bolsas plásticas dentro de recipientes aislantes (siete ejemplares/ caja) con agua de mar que se enfrió gradualmente de 30-31 C° a 23,5 C°. Las bolsas se inflaron con oxígeno puro. Los ejemplares se llevaron al Laboratorio de Maduración Experimental, en la Empresa Criadero de Camarones de Chomes S.A., donde se realizaron los experimentos de desove y análisis de semen.

En el laboratorio, la presencia de espermatozoides o residuos en el télico fue de nuevo evaluada y los individuos se aclimataron gradualmente al agua del laboratorio (temperatura= 27 °C; salinidad= 35 ppm). Hembras impregnadas se pasaron individualmente a tanques plásticos de 40 L, con agua de mar filtrada (arena de sílica y cartucho de 1 µm) y sedimentada. Se agregó EDTA como agente quelante, a razón de 10 mg/L (Chamberlain y Lawrence 1983) y se proporcionó aireación. Mediante la toma de alícuotas de 3.0 mL (cuatro réplicas) se estimó el

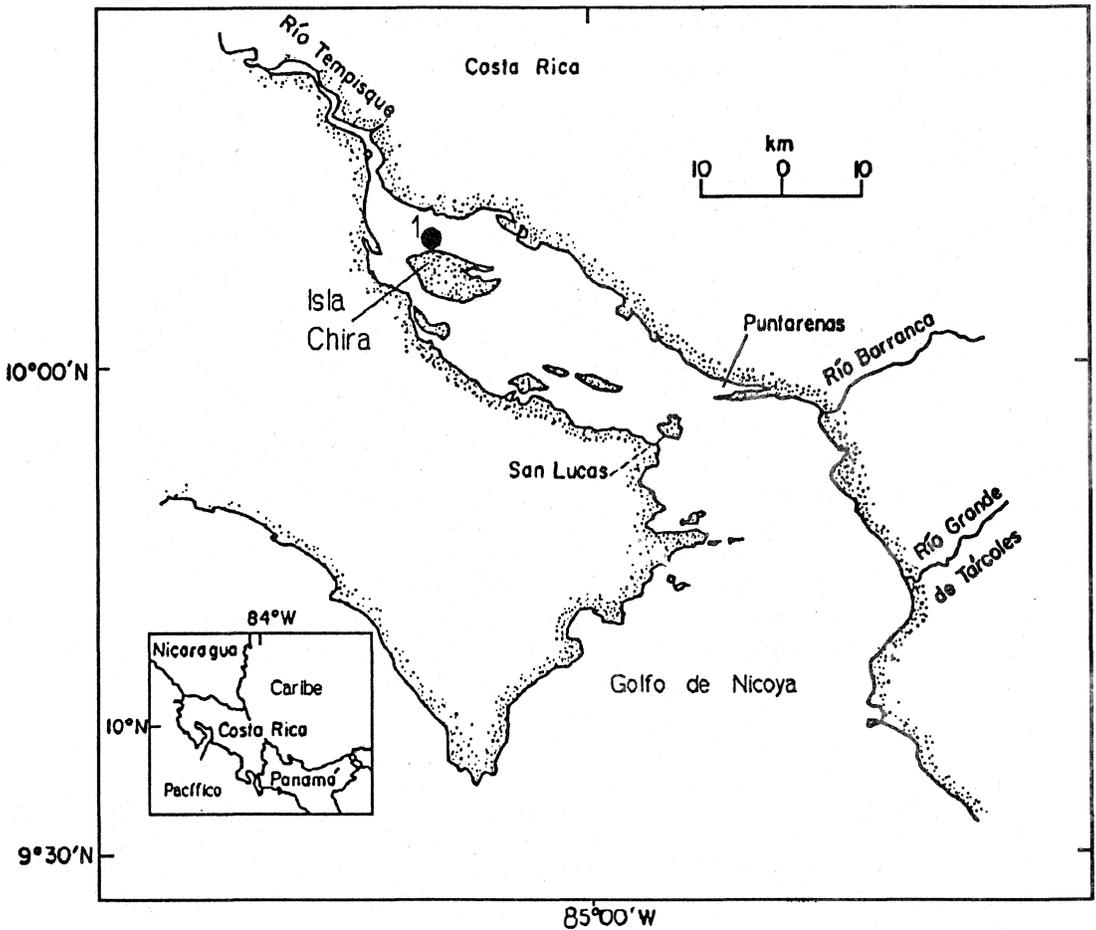


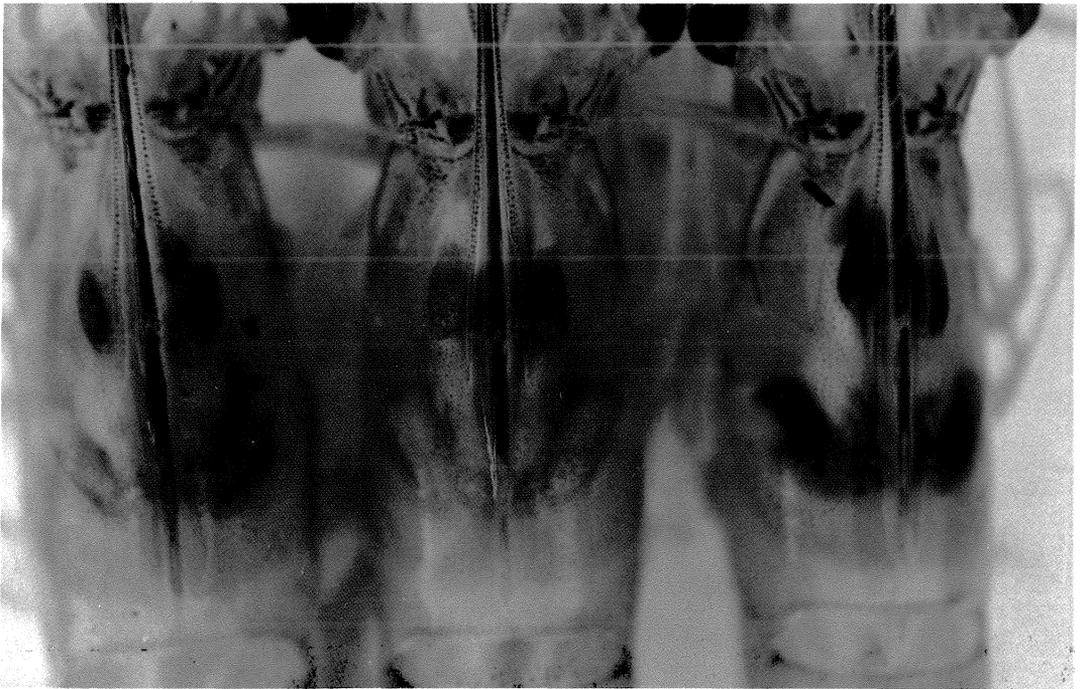
Fig. 1. Ubicación del área de estudio (estación 1) en la parte noroeste de la costa de Isla Chira, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

número de huevos desovados. Adicionalmente, la mayoría de hembras impregnadas removieron completamente la masa de espermias y residuos de espermatozoides durante el transporte de 3 hr. Se seleccionó un total de ocho hembras apareadas y siete hembras maduras no apareadas para desove. Estas se colocaron en tanques de desove y se mantuvieron bajo constante observación desde el anochecer hasta su desove.

Con el propósito de estudiar los eventos de la interacción huevo-esperma, se realizaron desoves *in vitro* mediante dos técnicas: a) conos plásticos y b) beakers. Al momento del desove, se tomó la hembra y se le hizo desovar en conos plásticos de 300 mL o beakers de 100 mL, sembrados previamente con una suspensión de espermias, obtenidas mediante homogenización,

de dos fuentes: a) masa de espermias removidas de su espermatozoides y de los vasos deferentes medios (Talbot *et al.* 1989) y b) espermatozoides completos. La densidad de espermias en las unidades de desove *in vitro* se evaluó mediante conteo en hematocitómetro (Alfaro 1990, Alfaro 1992). Para lograr la mezcla de huevos y espermias, a los conos plásticos se les instaló una línea de aireación, y en los beakers se generó una corriente de agua con ayuda de gotero. Adicionalmente, el contenido del beaker se mezcló suavemente en forma periódica, de manera similar al protocolo seguido en desoves *in vitro* de *S. ingentis* (Griffin *et al.* 1988).

El análisis de semen comprendió conteo total de espermias por espermatozoides compuesto (dos sub-unidades), peso total del espermatozoides



A

B

C

Fig. 2. Tres estados de madurez ovárica de *Penaeus occidentalis*. A= estado 2, B= estado 3 y C= estado 4



A

B

C

Fig. 3. Reconocimiento de télicos impregnados de *Penaeus occidentalis*. (A): masa de espermias y resto de espermátóforos, (B): espermátóforos completos, (C): télico no impregnado.

ro compuesto y porcentaje de espermias sin espinas o con malformaciones, según metodologías descritas previamente (Alfaro 1990, Alfaro 1992).

RESULTADOS

La captura del 7 de julio no pudo ser analizada cuantitativamente, por lo que se excluye de las Figs. 4 y 5. Estas figuras resumen la información obtenida en cuanto a frecuencia de hembras y machos (Fig. 4) y estados de madurez de hembras y proporción de hembras maduras impregnadas (Fig. 5), en la zona de reproducción.

El análisis de las capturas indica que durante cuatro semanas de muestreo consecutivo, en la zona indicada, hubo presencia de machos y hembras adultos. Las hembras se encontraron en estado 1, 2, 3, 4 de maduración ovárica. Del total de hembras maduras capturadas por semana, un porcentaje superior al 40.7% se encontraban impregnadas. El 22 de julio se capturó una hembra y 3 machos y el 27 de julio se encontró nuevamente hembras en proceso de maduración aunque no impregnadas.

En condiciones de laboratorio, las hembras de *P. occidentalis* mostraron el siguiente patrón de desove:

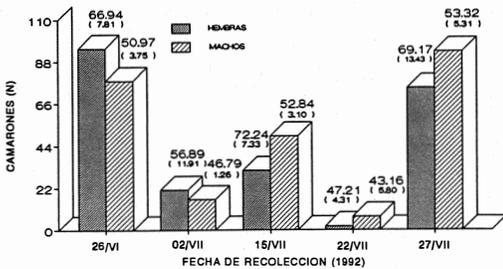


Fig. 4. Número de camarones y peso total promedio (g) de *Penaeus occidentalis* recolectados durante el estudio en la costa noroeste de Isla Chira, Golfo de Nicoya. Valor en paréntesis corresponde a la desviación estándar.

- A) Reposo. Las hembras presentan mínima o ninguna actividad; reposan en el fondo del tanque. Esta fase duró varias horas (5-6 hr).
- B) Ascenso y descenso. Las hembras nadan hacia la superficie y rápidamente descienden al fondo. Este comportamiento se repite varias veces, pudiendo durar alrededor de 1 hr.

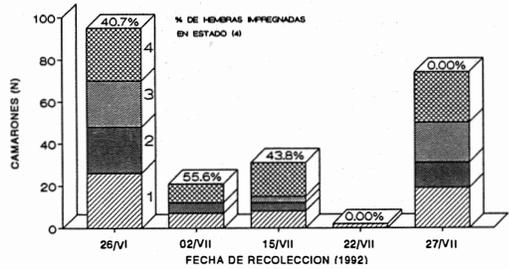


Fig. 5. Estados de madurez (1, 2, 3 y 4) y proporción de hembras impregnadas de *Penaeus occidentalis* recolectadas durante el estudio en la costa noroeste de Isla Chira, Golfo de Nicoya.

- C) Natación. Las hembras se suspenden a media agua, desplazándose lentamente alrededor del tanque y agitando vigorosamente los pleópodos y flexionando ligeramente el abdomen. Esta fase puede ser corta o repetirse varias veces.
- D) Liberación de huevos. Manteniendo el comportamiento (C), las hembras liberan sus huevos, que descienden en fila y son dispersados por la corriente de agua generada por los pleópodos. El contenido de los ovarios se libera completa o parcialmente. Un desove completo se ejecuta en pocos minutos.
- E) Desove. Las hembras se asientan en el fondo del tanque, mostrando mínima actividad. Los ovarios pierden su dimensión, delineamiento y color. En desoves parciales se observan los lóbulos abdominales.

Los experimentos de desove mostraron que todas las hembras impregnadas y cinco no impregnadas desovaron en horas de la madrugada del día siguiente a su captura. Sólomente dos hembras impregnadas realizaron desoves anormales, caracterizados por la liberación de oocitos en el fondo del tanque. Estos quedan agrupados en masas adheridas al fondo. Las hembras desovadas (peso promedio =  $63.4 \pm 8.7$  g) liberaron huevos en el orden de 26600 a 186600 por desove.

Un aspecto muy particular de esta especie fue que la mayoría de las hembras impregnadas removieron completamente su masa de espermias durante el transporte, posiblemente como consecuencia de estrés. Por ejemplo en el momento de captura se observó una hembra removiendo su masa de espermias con las quelas.

Muy probablemente las hembras que llegaron al laboratorio con residuos de masa de espermas, la removieron durante la noche, ya que sus desoves fueron infértiles. La fertilización en peneidos es externa y ocurre en el momento del desove.

La técnica de desove *in vitro* permitió realizar observaciones sobre la reacción cortical de los huevos, y espermas. El Cuadro 1 resume los eventos de la reacción cortical observados en muestras frescas. La liberación de bastones corticales es un proceso masivo que forma una corona de 660  $\mu\text{m}$  de diámetro, alrededor del huevo (220  $\mu\text{m}$ ). El diámetro de los huevos se reduce durante la reacción cortical y ésta culmina con la formación de una envoltura de eclosión. Estos eventos no requieren de la presencia de espermas. El desove *in vitro* se practicó mediante dos técnicas. El Cuadro 2 presenta las condiciones y observaciones obtenidas en los desoves. En ninguna de las dos técnicas se observó espermas en reacción acrosomal.

El Cuadro 3 resume los parámetros de calidad de espermatozoides de machos silvestres en una época de maduración y apareamiento natural.

CUADRO 1

*Eventos de la reacción cortical de huevos de Penaeus occidentalis en desoves in vitro\**

Tiempo (min)	Evento <sup>b</sup>
0	Desove. Diámetro de huevos = 280 $\mu\text{m}$ .
8	Huevo rodeado de bastones corticales.
15	Disipación de bastones y comienzo de formación de envoltura de eclosión.
30	Liberación del primer cuerpo polar. Envoltura de eclosión completamente formada. Diámetro de huevos = 220 $\mu\text{m}$ .

\* Temperatura = 27 C°, salinidad = 35 ppm.

<sup>b</sup> La secuencia de eventos ocurrió en forma similar en presencia y ausencia de espermas.

CUADRO 2

*Observación de espermas de Penaeus occidentalis en interacción con huevos, en desoves in vitro*

Técnica de desove	# de desove	Densidad de espermas (cel./mL) <sup>a</sup>	Morfología de espermas		
			0	15	30 min
Cono	1	150000 <sup>b</sup>	SC	SC	SC
	2	305000 <sup>b</sup>	SC	SC	SC
Beaker	3	185000 <sup>c</sup>	SC	SC	SC
	4	185000 <sup>c</sup>	SC	SC	SC

<sup>a</sup> Las suspensiones de espermas se prepararon de 1 a 2 horas antes del desove.

<sup>b</sup> Espermas removidas de espermatozoides y vasos deferentes medios.

<sup>c</sup> Espermas de espermatozoides completos.

SC= sin cambio morfológico.

CUADRO 3

*Calidad de espermatozoides de Penaeus occidentalis silvestres*

Ejemplar	Peso total (g)	Peso espermatozoides (g)	Conteo de espermas (millones)	Anormalidad (%)
1	49.4	0.27	44.80	29.8
2	40.6	0.24	45.80	22.0
3	46.8	0.35	60.75	16.9
4	46.0	0.33	46.75	19.3
Promedios	45.7	0.30	49.52	22.0

## DISCUSION

El presente trabajo documenta una fuerte actividad reproductiva de la especie *P. occidentalis* frente a playa Curazao en la costa de la Isla Chira. Las evidencias indican que en dicha zona, *P. occidentalis* madura ováricamente y se aparean, con la inminente liberación de huevos en la misma zona. Este proceso se observó en la época de veda, en el período comprendido entre el 26 de junio y 15 de julio de 1992; el muestreo del 22 de julio indica ausencia de individuos en la zona. A la semana siguiente, de nuevo se da presencia de individuos y proceso de maduración (27 de julio).

Carranza (1985) establece que el interior del Golfo de Nicoya no es zona de reproducción de camarones blancos. Sin embargo, este estudio demuestra que el ciclo reproductivo de *P. occidentalis* se lleva a cabo en aguas someras y estuarinas. La ausencia de hembras grávidas en el estudio de Carranza (1985) puede deberse a que sus estaciones de muestreo no corresponden con zonas de reproducción.

Es interesante señalar que durante el período de estudio las capturas fueron casi exclusivamente de *P. occidentalis*. Esto parece indicar que durante la fase de reproducción, las especies de peneidos se separan espacialmente, como se ha registrado para *P. setiferus* y *P. aztecus* (Chamberlain y Lawrence 1983).

En la costa sureste de Isla Chira (playas Lagartero y Lagartito) se encontró dos hembras de *P. occidentalis* en estado 4 de madurez con residuos de espermatóforos y una hembra de *P. stylirostris* en estado 4, sin aparear. Este dato puntual puede ser indicador de que actividades semejantes a la registrada para *P. occidentalis*, frente a la playa Curazao, pueden estar ocurriendo en otras zonas del Golfo de Nicoya, donde *P. occidentalis* y *P. stylirostris* se reproducen. Sólo mediante el continuo monitoreo se podrá definir donde y cuando ocurren estos eventos del ciclo reproductivo de los camarones blancos. Conocer estas áreas de desove tiene gran importancia para llegar a establecer zonas protegidas permanentes para la pesca de estos crustáceos, con el fin de lograr un equilibrio entre la explotación y conservación del recurso.

El apareamiento de *P. occidentalis* en la zona de estudio ocurrió desde horas tempranas. La captura de hembras impregnadas se registró desde muestreos realizados a las 12:00. Este

hecho indica que la actividad de reproducción fue muy importante, porque los camarones de télico abierto se aparean generalmente al atardecer (Chamberlain y Lawrence 1983). Camarones de télico abierto se aparean horas antes del desove y la presencia de masa de espermias, en el momento del desove, es indispensable para la obtención de huevos fértiles. Por el contrario, hembras de télico cerrado como *P. aztecus* (Chamberlain y Lawrence 1983), *P. notialis*, *P. subtilis*, *P. brasiliensis* (Martínez *et al.* 1984), se aparean antes de madurar ováricamente y almacenan espermias en sus receptáculos seminales (Browdy 1992). La remoción de la masa de espermias por parte de las hembras, en el presente estudio, es probablemente consecuencia del estrés asociado con captura y transporte. Sin embargo, otros peneidos silvestres de télico abierto como *P. setiferus* (Bray *et al.* 1983) y *P. schmitti* (Martínez *et al.* 1984) no experimentan este comportamiento, liberando huevos fértiles, después de su captura y transporte.

El comportamiento de desove es semejante al observado en *P. vannamei* (datos no publicados) criados en estanques y *S. ingentis* (Pillai *et al.* 1988). Sin embargo, la descripción detallada por etapas, en el presente documento, contribuye a una mejor definición del proceso.

La recolección de hembras al momento del desove, para los ensayos *in vitro*, resultó en la liberación muy parcial de huevos. En este sentido, *P. occidentalis* silvestres mostraron ser altamente sensibles a la técnica. Por el contrario, hembras silvestres de *S. ingentis* (Pillai *et al.* 1988), *P. vannamei* y *P. stylirostris* madurados en el laboratorio (datos no publicados), generaron una liberación masiva de huevos, con el empleo de esta técnica.

Los eventos de la reacción cortical son semejantes a los descritos para las especies de télico cerrado, *S. ingentis* (Pillai y Clark 1987) y *P. aztecus* (Clark *et al.* 1980). A nuestro conocimiento, el único camarón de télico abierto, en el que se han descrito estos eventos es *P. setiferus* (Clark *et al.* 1980). Nuestras observaciones en *P. occidentalis* señalan que al contacto con el agua de mar los huevos experimentan una masiva liberación de bastones corticales, que levantan la membrana vitelina. Espermias en unión primaria pueden observarse atadas a esta membrana. Con la liberación de los bastones, los huevos reducen su tamaño de 280  $\mu\text{m}$  a

220  $\mu\text{m}$ . Finalmente, los bastones se disipan y se forma una membrana de eclosión. La presencia de espermias no es necesaria para la activación de estos eventos.

Las espermias de *S. ingentis* durante la interacción huevo-esperma (Clark *et al.* 1981) o *in vitro* con el uso del "agua de huevo" (Griffin *et al.* 1988), experimentan una reacción acrosomal. En *P. aztecus*, la reacción es diferente y se ha observado en interacción huevo-esperma (Clark *et al.* 1980). En *P. stylirostris*, la reacción acrosomal parece estar caracterizada por depolimerización de la espina, seguido de exocitosis e inversión de la vesícula acrosomal (Clark, W. y Griffin, F. 1989, com. pers.).

En la presente investigación, durante la interacción huevo-esperma de *P. occidentalis* no se observó espermias en reacción acrosomal. Únicamente la unión primaria entre espermias y la envoltura vitelina de huevos ocurrió en forma masiva. En *S. ingentis*, inclusive espermias que no fertilizan experimentan la reacción acrosomal en desoves *in vitro*. Actualmente no existe, a nuestro conocimiento, ninguna referencia publicada sobre reacción acrosomal en peneidos de télico abierto, por lo que es difícil interpretar estos resultados. Con base en los estudios realizados con *S. ingentis* se esperaba que la interacción entre huevos silvestres (buena calidad) y espermias silvestres de *P. occidentalis* active una reacción acrosomal en éstas, pero no ocurrió en la forma esperada. Parece ser que la fertilización en camarones de télico abierto presenta particularidades, aun no comprendidas, con respecto a los de télico cerrado.

Machos silvestres de *P. occidentalis* presentaron parámetros de calidad de espermias semejantes a los obtenidos para *P. setiferus* silvestres (conteo espermias = 45 millones, anomalidad = 23 %; Alfaro 1990). El peso de los espermias de *P. occidentalis* (0.30 g) es considerablemente mayor que el registrado para *P. setiferus* (0.14 g). La dimensión de estos espermias puede ser la causa de que la técnica de eyaculación artificial, mediante la aplicación de presión suave con los dedos, sobre las ámpulas terminales, no permitió la expulsión de espermias sin daño a las ámpulas. En todos los machos eyaculados ( $n = 24$ ) se produjo daños mortales al sistema reproductor. Este problema no se presenta con *P. vannamei*, *P. stylirostris* y *P. setiferus*, en donde se puede obtener eyaculaciones sucesivas en el tiempo.

Esta particularidad de *P. occidentalis* es una limitante en la reutilización de machos en futuros programas de repoblación por producción controlada de postlarvas.

#### AGRADECIMIENTOS

Esta investigación es parte del proyecto: Camarón blanco, financiado por el CONICIT - Ley de Pesca - Escuela de Ciencias Biológicas, UNA, y el proyecto: Reproducción controlada de camarones, financiado por los programas UNA-JICA y UNA-LUW. Agradecemos a la Vicerrectoría de Investigación de la UNA, a la comunidad de Isla Chira, al Criadero de Camarones de Chomes S.A., y a los estudiantes Alex Molina, Xidey Arias y Gerardo Zúñiga, por el apoyo brindado.

#### RESUMEN

Del 26 de junio al 27 de julio, 1992, se observó la reproducción natural de *Penaeus occidentalis* cerca de la playa Curazao, Isla Chira, Golfo de Nicoya, Costa Rica. Este es el primer informe de reproducción de un camarón peneido, en el interior del Golfo de Nicoya. El comportamiento de desove se dividió en cinco fases y se evaluó la interacción huevo-esperma mediante la técnica de desove *in vitro*. Huevos recién desovados experimentaron una reacción cortical durante los primeros 30 min de su liberación. Las espermias experimentaron unión primaria con la envoltura vitelina del huevo, pero no se activó la reacción acrosomal. Se propone que existen diferencias, aun no comprendidas, entre los mecanismos de fertilización de camarones de télico abierto y cerrado. Machos silvestres de *P. occidentalis* presentaron espermias pesados, en comparación con otros camarones de télico abierto. El conteo de espermias (49.52 millones por espermia compuesto) y la anomalidad de espermias (22.0 %) fueron similares a los registrados para *P. setiferus* silvestres del Golfo de México.

#### REFERENCIAS

- Alfaro, J. 1990. A contribution to the understanding and control of the male reproductive system melanization disease of brood stock *Penaeus setiferus*. Tesis de maestría, Texas A&M University, College Station, Texas.

- Alfaro, 1992. Reproductive quality evaluation of male *Penaeus stylirostris* from a grow-out pond. *J. World Aquacult. Soc.*, (en prensa).
- Bray, W. A., G. W. Chamberlain & A. L. Lawrence. 1983. Observations on natural and artificial insemination of *Penaeus setiferus*. Proceedings 1st International Conference on Warm Water Aquaculture, Crustacea. Hawaii, p. 392-405.
- Boschi, E. 1974. Biología de los crustáceos cultivables de América Latina. Simp. FAO/CARPA Sobre Acuacul. en Amer. Lat., Uruguay. 23 p.
- Browdy, C. 1992. A review of the reproductive biology of *Penaeus* species: perspectives on controlled shrimp maturation systems for high quality nauplii production, p. 22-51. In J. Wyban (ed.). Proceedings of the special session on shrimp farming. The World Aquaculture Society. Orlando, Florida.
- Carranza, F. P. 1985. Distribución y abundancia del recurso de camarón blanco y alternativas de aprovechamiento mediante un método de pesca artesanal en el Golfo de Nicoya. Tesis de maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F., México. 60 p.
- Chamberlain, G. W. 1988. Stepwise investigation of environmental and nutritional requirements for reproduction of penaeid shrimp. Tesis doctoral, Texas A&M University, College Station, Texas.
- Chamberlain, G. W. & A. L. Lawrence. 1983. Reproductive activity and biochemical composition of *Penaeus setiferus* and *Penaeus aztecus* in the Gulf of Mexico. TAMU-SG-84-203, College Station, Texas. 35 p.
- Clark, W. H., M. G. Kleve & A. I. Yudin. 1981. An acrosome reaction in natantian sperm. *J. Exp. Zool.* 218: 279-291.
- Clark, W. H., J. W. Lynn, A. I. Yudin & H. Persyn. 1980. Morphology of the cortical reaction in the eggs of *Penaeus aztecus*. *Biol. Bull.* 158: 175-186.
- Clark, W. H., A. I. Yudin, F. J. Griffin & K. Shigekawa. 1984. The control of gamete activation and fertilization in the marine penaeidae, *Sicyonia ingentis*, p. 459-472. In W. Engels (ed.). Advances in invertebrate reproduction 3. Elsevier, New York.
- DeVries, M. C., C. E. Epifanio & A. I. Dittel. 1983. Reproductive periodicity of the tropical crab *Callinectes arcuatus* Ordway in Central America. *Est. Coast. Shelf Sci.* 17: 709-716.
- Epifanio, C. E. & A. I. Dittel. 1984. Seasonal abundance of brachyuran crab larvae in a tropical estuary: Gulf of Nicoya, Costa Rica, Central America. *Estuaries* 7: 501-505.
- García, S. & L. LeReste. 1981. Life cycles, dynamics, exploitation and management of coastal penaeid shrimp stocks. FAO Fisheries Technical Report No. 203. 116 p.
- Griffin, F. J., K. Shigekawa & W. H. Clark. 1988. Formation and structure of the acrosomal filament in the sperm of *Sicyonia ingentis*. *J. Exp. Zool.* 246: 94-102.
- Hudinaga, M. 1942. Reproduction, development and rearing of *Penaeus japonicus* Bate. *Jpn. J. Zool.* 10: 305-393.
- Imai, T. (ed.). 1980. Aquaculture in shallow seas: progress in shallow sea culture. A. A. Balkema, Rotterdam, Holanda.
- Leung-Trujillo, J. & A. L. Lawrence. 1985. The effect of eyestalk ablation on spermatophore and sperm quality in *Penaeus vannamei*. *J. World Maricult. Soc.* 16: 258-266.
- Leung-Trujillo, J. & A. L. Lawrence. 1987. Observations on the decline in sperm quality of *Penaeus setiferus* under laboratory conditions. *Aquaculture* 65: 363-370.
- Lynn, J. W. & W. H. Clark. 1987. Physiological and biochemical investigations of the egg jelly release in *Penaeus aztecus*. *Biol. Bull.* 173: 451-460.
- Martínez, L. S., M. Torres, R. Remolina & J. Maldonado. 1984. Reproducción artificial de cinco especies diferentes de camarón marino para la obtención de semilla como alternativa en el repoblamiento de áreas naturales y desarrollo acuícola. Centro de Investigaciones Pesqueras, INDERENA, Colombia. 83 p.
- Motoh, H. 1981. Studies on the fisheries biology of the giant tiger prawn, *Penaeus monodon* in the Philippines. Informe técnico No. 7, SEAFDEC, Filipinas.
- Palacios, J. A., J. A. Rodríguez & R. A. Angulo. 1992. Estructura poblacional de *Penaeus stylirostris* (Decapoda:Penaeidae), en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* (en prensa).
- Peterson, C. L. 1960. La oceanografía física del Golfo de Nicoya, Costa Rica, un estuario tropical. *Inter. Amer. Trop. Tun. Comm. Bull.*: 139-216.
- Pillai, M. C. & W. H. Clark. 1987. Oocyte activation in the marine shrimp, *Sicyonia ingentis*. *J. Exp. Zool.* 244: 325-329.
- Pillai, M. C. & W. H. Clark. 1988. Hatching envelope formation in shrimp (*Sicyonia ingentis*) ova: origin and sequential exocytosis of cortical vesicles. *Tissue & Cell* 20(6): 941-952.
- Pillai, M. C., F. J. Griffin & W. H. Clark. 1988. Induced spawning of the decapod crustacean *Sicyonia ingentis*. *Biol. Bull.* 174: 181-185.
- Talbot, P., D. Howard, J. Leung-Trujillo, T. W. Lee, W.-Y. Li, H. Ro & A. L. Lawrence. 1989. Characterization of male reproductive tract degenerative syndrome in captive penaeid shrimp (*Penaeus setiferus*). *Aquaculture* 78: 365-377.

Valdés, J., C. L. Brenes, E. Solís & M. Mendelewicz. 1987. Propiedades físico químicas de las aguas del Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Ing. Cienc. Quim.* 11 (1): 21-25.

Vitola, M. M. 1985. Camarones peneidos (Decapoda: Natantia) del Golfo de Nicoya, Costa Rica: Un análisis de su distribución y densidad. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica, San José.