

Factores ambientales y madurez sexual de un banco de ostras *Saccostrea palmula* (Carpenter, 1857) Mollusca, Bivalvia en bahía Culebra, Costa Rica

Environmental factors and sexual maturity of a *Saccostrea palmula* oyster bank (Carpenter, 1857) Mollusca, Bivalvia in Culebra Bay, Costa Rica

Carlos Alvarado Ruiz

¹ Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura. Email: calvarado@incopesca.go.cr

RESUMEN

Por un período de ocho meses (estación lluviosa-seca) se evaluó la madurez sexual de las ostras. El mayor porcentaje de madurez se presentó durante agosto y septiembre (estación lluviosa), con valores de 49 % y 48 %, respectivamente. Se registró un incremento en la clorofila *a* y la precipitación a partir de agosto con picos en septiembre, de 0,33 mg m⁻³ y 0,40 mm h⁻¹, respectivamente. El aumento de ambos factores generó un efecto directo sobre las ostras, incrementando su porcentaje de madurez sexual. Durante el mes de octubre, el incremento de la temperatura a 30,7 °C y el descenso de la salinidad a 29,5 ‰, produjeron una disminución en la madurez sexual (7 %), probablemente por causa del desove de las ostras. Un alto coeficiente de correlación lineal (0,73) entre la madurez sexual y el índice de condición ecofisiológica fue determinado para los reproductores. No se encontró diferencia significativa para oxígeno disuelto, salinidad y madurez sexual entre estaciones del año, ni para la clorofila *a* y precipitación entre ciclos anuales (2014-2015), pero la temperatura sí evidenció diferencia significativa entre estaciones.

Palabras clave: bivalvos, maduración gonádica, ovocitos, ambiente.

ABSTRACTS

Sexual maturity of oysters was evaluated during eight months (wet-dry season). The highest percentage of maturity occurred between August and September (rainy season), 49 % and 48 %, respectively. Increased chlorophyll *a* and precipitation were recorded since August, with peaks on September, 0,33 mg m⁻³ and 0,40 mm h⁻¹, respectively. The increase of both generated a direct effect on oysters, increasing their sexual maturity percentage. During October an increased temperature up to 30,77 °C and a decreased salinity down to 29,5 ‰ were measured, yielding a drop in sexual maturity (7 %), probably associated with oyster spawning. A high linear correlation coefficient between sexual maturity and the eco-physiological condition index was determined for reproducers. Dissolved oxygen, salinity and sexual maturity had no significant difference among seasons, for chlorophyll *a* and precipitation between annual cycles (2014-2015). However, temperature evidenced significant difference among seasons.

Keywords: bivalves, gonadal maturation, oocytes, environment.

Recibido: 3/1/17

Revisado: 5/1/17

Aceptado: 5/1/17

INTRODUCCIÓN

En Costa Rica los principales moluscos bivalvos que se explotan en forma artesanal se encuentran representados por *Anadara tuberculosa* y *Anadara similis* (Pizarro *et al.*, 2004), la actividad extractiva solamente se realiza mediante permisos otorgados a un grupo limitado de pescadores por instituciones Estatales encargadas de la regulación y protección de los recursos hidrobiológicos. Razón por la cual surge la necesidad

de valorar otros moluscos bivalvos disponibles en el país como lo es la ostra *S. palmula*. Según Cáceres-Martínez *et al.* (2012), esta especie posee importancia económica regional y se cultiva a baja escala, las poblaciones de pescadores de la costa la utilizan como fuente de alimento. En bahía Culebra se registra un banco de 1,5 millones de individuos de 25,04 ± 7,10 mm de altura promedio (Alvarado-Ruiz, 2017), este recurso disponible podría ser utilizado por pescadores locales a través de un manejo que garantice la sostenibilidad del recurso. Para la zona ostrícola de bahía Culebra

se referencian tallas comerciales explotables mayores o iguales a 40,15 mm de altura y con un valor en el mercado de 0,4 dólares por unidad (Alvarado, 2017).

Esta ostra es una especie hermafrodita protándrica y presenta un ciclo reproductivo anual, con una proporción sexual de 1:1, sus desoves se ven influenciados por incrementos de la temperatura y por niveles altos de marea, su gónada se encuentra fusionada a la masa visceral (Romo-Piñera, 2005). Cabrera-Peña *et al.* (2001) en Costa Rica observaron en *S. palmula* individuos maduros durante todo el año y encontraron los mayores picos de desove entre los meses de noviembre a enero, se determina que la talla de madurez sexual se alcanza desde los 10,0 mm de altura. El objetivo de la presente investigación fue evaluar el estado de madurez sexual de un banco de la especie *S. palmula*, con el fin de determinar su potencial reproductivo y su posterior aprovechamiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

S. palmula vive adherida a las raíces del mangle o en sustratos rocosos y profundidades de hasta 7,0 m, desde la zona intermareal hasta la supralitoral inclusive (Barraza *et al.*, 2014). La investigación se realizó en la zona de Marina Papagayo (bahía Culebra) en cuyos diques rocosos se encuentran bancos de la ostra, zona del Pacífico norte de Costa Rica, con latitud de 10° 38'0" N y longitud de 085° 39'5" E (Fig. 1). El estudio comprendió un período de ocho meses de agosto a noviembre (estación lluviosa) del año 2015, y de diciembre a marzo (estación seca) del año 2016.



Fig. 1. Sitio de estudio Marina Papagayo.
Fuente: Rodríguez-Sáenz *et al.*, 2012.

Parámetros físico-químicos

La temperatura (°C) y el oxígeno disuelto del agua (mg L^{-1}) se midió con un oxigenómetro marca YSI modelo 51B, la salinidad del agua (‰) por medio de un refractómetro. El registro de estos tres parámetros se realizó dos meses antes de la colecta de reproductores de *S. palmula* para determinar su influencia sobre la madurez sexual. El valor de clorofila *a* (mg m^{-3}) y precipitación (mm h^{-1}) se tomó de la plataforma satelital de la NASA (*National Aeronautics and Space Administration*) para comparar su variación mensual entre los años 2014 y 2015.

Parámetros productivos

Una de las técnicas establecidas para la determinación de la madurez gonadal en bivalvos es el frotis que consistente en la observación directa del tejido al microscopio, junto con la observación macroscópica de la gónada en cuanto a su tamaño o condición (Llera-Herrera, 2008; Arriagada *et al.*, 2013). El grado de madurez de *S. palmula*, se determinó a partir de una muestra de 20 ostiones adultos colectados cada mes y con capacidad reproductiva ($48,25 \pm 6,19$ mm de altura), a los que se le aplicó la técnica del frotis. A cada ostra se le midió la altura (mm) que va desde el umbo hasta el borde exterior de la concha, utilizando un vernier marca TRUPER modelo CALDI-6MP $1,0 \pm 0,05$ mm, la medición del peso total en su concha y el peso de las partes blandas del molusco se realizó por medio de una romana electrónica DIAMOND modelo 500 de $1,0 \pm 0,05$ g, además se fotografió la masa visceral del molusco para comparar el aspecto de la gónada con el grado de madurez de cada ostra detectado a través del estudio microscópico.

El estudio citológico consistió en el corte de la gónada y la toma de una porción del material gónado-somático con una jeringa de 1 000 μL , el material se colocó en un microtubo eppendorf de 1,5 mL, y se fijó con una solución preservante celular, la muestra se homogenizó y montó en un portaobjetos. El material citológico se sometió a un protocolo de tinción y se preservó con un fijador celular MCYT®, esta labor se realizó en el Laboratorio Praeventio de la compañía Citologías CTF S.A.

El índice de condición ecofisiológica (IC) se calculó con la fórmula propuesta por (Robelo *et al.*, 2005) donde:

$\text{IC} = \text{peso de las partes blandas del ostión} / \text{peso total del ostión en su concha} \times 100$

Análisis estadísticos

Se aplicó una prueba paramétrica que correspondió al análisis de varianza (ANDEVA) de una vía con un nivel de significancia ($p \leq 0,05$), para determinar la existencia o no de diferencias estadísticas entre los parámetros medios por estación del año o período anual, para la biometría de reproductores se aplicó el cálculo estadístico básico, y se utilizó el análisis de correlación de Pearson para evaluar el índice de condición y la madurez sexual, por medio del programa estadístico Minitab.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Parámetros físico-químicos

La temperatura del agua mostró extremos entre 30,7-26,3 °C. Los máximos de junio a noviembre, y los mínimos de diciembre a febrero (Fig. 2). La mayor diferencia de temperatura respecto al mes anterior, ocurrió en febrero y marzo, estos cambios bruscos influyen en la maduración y desove de las ostras (Quayle, 1981).

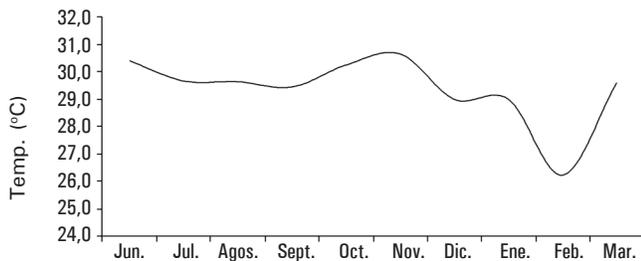


Fig. 2. Variación mensual de la temperatura de agua en la zona ostrícola de Marina Papagayo (2015-2016).

La temperatura media según períodos de seca (30,0 °C) y lluvia (28,4 °C), son comunes para la región y similares a los registrado por Arias *et al.* (1999).

La concentración de oxígeno disuelto fluctuó entre 5,2-6,6 mg L⁻¹ (Fig. 3).

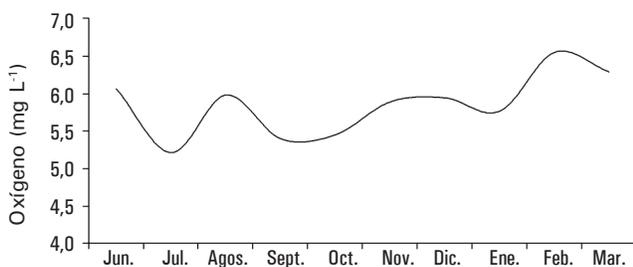


Fig. 3. Variación mensual de la concentración de oxígeno disuelto en la zona ostrícola de Marina Papagayo (2015-2016).

Para ostiones de mangle se ha determinado que la concentración adecuada del oxígeno disuelto debe fluctuar entre 2,0-5,0 mg L⁻¹ (Nikolic *et al.*, 1976). Arias *et al.* (1999) reportan para el golfo de Nicoya-Costa Rica en cultivos de ostiones rangos de oxígeno entre 4,1-8,6 mg L⁻¹ indicando que esos valores se ubicaron dentro del ámbito que se especifica como normal para un buen crecimiento de los organismos, los valores alcanzados del O₂ en la Marina Papagayo se mantuvieron en rangos apropiados para la ostra *S. palmula*.

La salinidad fluctuó entre 29,5-31,5 ‰, con incremento de diciembre de 2015 a febrero de 2016 (meses de seca), y disminuyó en correspondencia con el período lluvioso (Fig. 4).

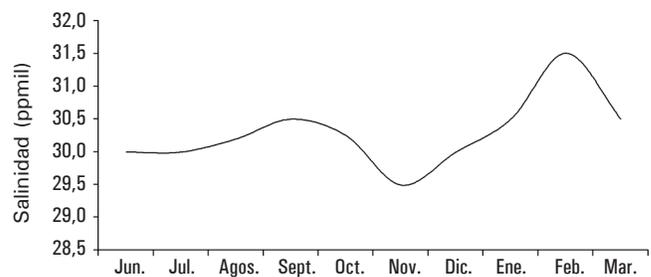


Fig. 4. Variación mensual de la salinidad en la zona ostrícola de Marina Papagayo (2015-2016).

Arias *et al.* (1999) engordaron ostras en el golfo de Nicoya con rangos entre 14,0-35,0 ‰, y no reportaron mortalidad en (*C. rhizophorae* y *C. gigas*) asociada a este nivel de salinidad, por otra parte (Arias-Reyes *et al.*, 2007) indican que el rango óptimo para el establecimiento y desarrollo de una población de ostras de la especie *C. rhizophorae* debe fluctuar entre 24,5-33,0 ‰, rangos de salinidad dentro de los cuales se mantuvieron los reproductores de *S. palmula* valorados en esta investigación.

La concentración de clorofila *a* (mg m⁻³), es un índice de la biomasa de fitoplancton en la columna de agua, y se clasifica como: aguas eutróficas > 1,0 mg m⁻³, mesotrófica intermedia ($\geq 0,25$ y $\leq 1,0$ mg m⁻³) y oligotrófica (< 0,25 mg m⁻³) (Espinosa-Carreón *et al.*, 2004). La clorofila *a* mostró incrementos en julio y de septiembre a noviembre en 2014 (Fig. 5); dos picos de productividad primaria son más acentuados en julio, con máximo en septiembre en 2015.

La concentración media de clorofila *a* durante el 2014 (0,71 mg m⁻³) y 2015 (0,33 mg m⁻³) indicó características mesotróficas; por lo que se considera que en la región el alimento no es limitante para el crecimiento y maduración gonadal (Romo-Piñera, 2005).

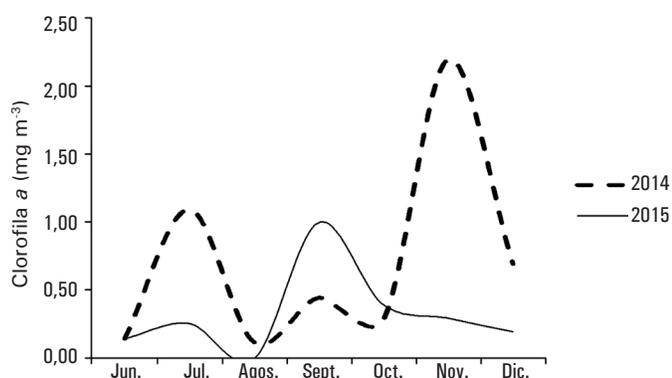


Fig. 5. Variación mensual de la clorofila *a* en la zona ostrícola de Marina Papagayo (2014-2015).

La variación mensual de la tasa de precipitación mostró dos picos máximos, en junio y en septiembre. Los meses de máxima precipitación, en ambos años, corresponden a septiembre (Fig. 6).

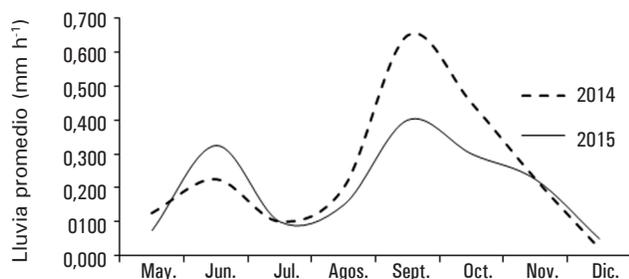


Fig. 6. Variación mensual de la lluvia en 2014 y 2015 (Marina Papagayo).

La precipitación mensual mostró un patrón similar al de la clorofila *a*, con dos picos anuales en meses similares, la lluvia genera escurrimientos y estos a su vez aportan nutrientes de origen inorgánico, que contribuyen al desarrollo del fitoplancton, la bahía Culebra se caracteriza por presentar afloramientos costeros de aguas frías y muy productivas (Fonseca, 2006).

En la zona ostrícola de bahía Culebra se pudo determinar diferencias estadísticas para el parámetro temperatura, mientras que para el O₂ y la salinidad no se presentaron diferencias entre estaciones (TABLA 1).

TABLA 1. Media y desviación estándar (\pm DE) de parámetros ambientales del agua según estaciones climáticas

Variable	Estación	
	Seca	Lluviosa
Temperatura (°C)	30,00 \pm 0,49 ^a	28,46 \pm 1,50 ^b
Oxígeno (mg L ⁻¹)	5,67 \pm 0,36 ^a	6,14 \pm 0,12 ^a
Salinidad (‰)	30,07 \pm 0,34 ^a	30,62 \pm 0,63 ^a

Letras desiguales en la misma fila indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

No se presentó diferencia estadística en la variación mensual entre años para la clorofila *a* y la precipitación (TABLA 2).

TABLA 2. Media y desviación estándar (\pm DE) de parámetros ambientales del agua según año

Variable	Año	
	2014	2015
Clorofila <i>a</i> (mg m ⁻³)	0,71 \pm 0,73 ^a	0,33 \pm 0,32 ^a
Precipitación (mm h ⁻¹)	0,171 \pm 0,200 ^a	6,14 \pm 0,139 ^a

Letras desiguales en la misma fila indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Análisis citológico

Un total de 160 ostras de *S. palmula* fueron procesadas, a los especímenes se les registró la altura (mm), el peso entero (g), el peso de las partes blandas (g) y se realizó registro fotográfico con el fin de determinar si macroscópicamente se podría diferenciar gónadas maduras. Al comparar macroscópicamente la gónada (color-tamaño) con los hallazgos citológicos no fue posible correlacionarla con el estado de madurez (Fig. 7).

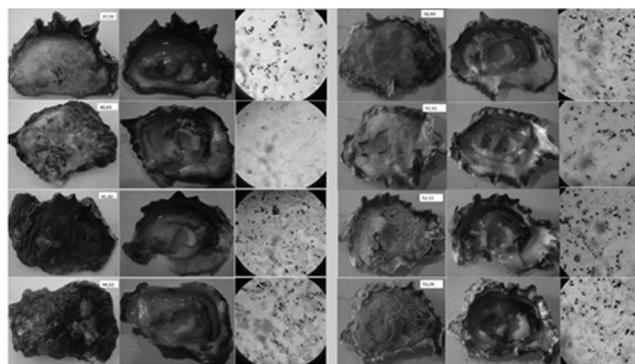


Fig. 7. Registro fotográfico de ostras y masa visceral y concentración de ovocitos.

Biometría de reproductores

Los reproductores registraron 48,25 mm y 15,49 g de altura y peso promedio respectivamente, el peso promedio de las partes blandas fue de 0,96 g (TABLA 3).

TABLA 3. Resumen estadístico de biometría de reproductores

Parámetro	Altura (mm)	Peso concha (g)	Peso partes blandas (g)
Promedio	48,25	15,49	0,96
DE	6,19	5,15	0,51
Máximo	66,64	46,50	3,90
Mínimo	34,68	7,00	0,20
Moda	48,91	13,10	0,80
n	160	160	160

Madurez sexual

Para estimar el nivel de madurez sexual se procedió a estudiar los 160 montajes citológicos mediante la observación microscópica. Con este registro de fotografías se identificaron diferentes niveles de concentración de ovocitos y a partir de esto se estableció una calificación cualitativa de cinco grados, siendo (0) el grado de ausencia de ovocitos y (V) el de mayor concentración. El grado de madurez (calificación) de cada reproductor se estableció utilizando un patrón de referencia fotográfica elaborado para tal fin (Fig. 8).

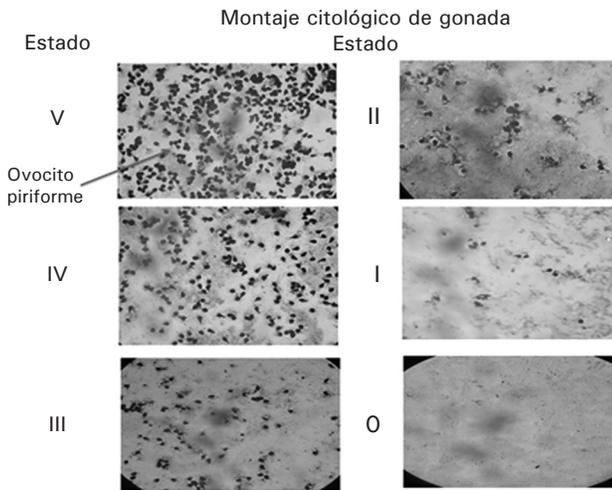


Fig. 8. Cualificación del estado de madurez de *S. palmula*.

El estado de madurez de *S. palmula* durante los ocho meses de estudio fluctuó entre 0,0-49,0 %. El mayor nivel de madurez se presentó en agosto, disminuyendo progresivamente hasta noviembre, ambos del 2015; para diciembre se presentó un incremento de la madurez de las ostras (18,0 %), con descenso total para febrero del 2016 (Fig. 9).

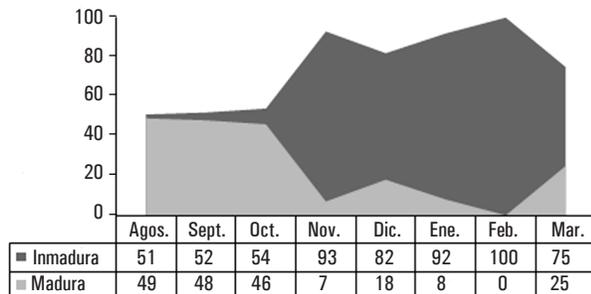


Fig. 9. Estado de madurez de *S. palmula* Marina Papagayo.

No se determinó diferencia significativa en cuanto a la madurez por estación del año en términos de porcentaje, ni como valor absoluto en número de individuos (TABLA 4).

TABLA 4.

Variable	Estación	
	Seca	Lluviosa
Madurez (%)	12,75 ± 10,99 ^a	37,50 ± 20,37 ^a
Ostras maduras (n)	5,75 ± 5,12 ^a	15,25 ± 6,85 ^a

Letras desiguales en la misma fila indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Índice de condición (IC)

Con el dato de madurez de los ostiones y el IC se estableció un coeficiente de correlación lineal (0,73), indicativo de que el peso de las partes blandas del ostión disminuye o aumenta en forma proporcional a la disminución o incremento de madurez de la gónada (Fig. 10).

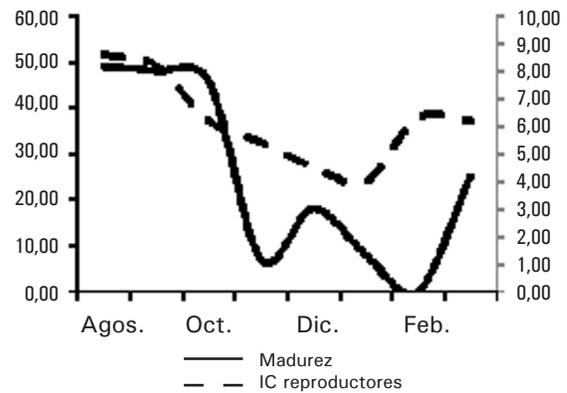


Fig. 10. Madurez e índice de condición en *S. palmula*.

Biología reproductiva

En los reproductores de *S. palmula* no se pudo establecer con certeza su nivel de madurez con respecto al color o estado de desarrollo de la gónada, solamente fue posible a través de la observación directa al microscopio del contenido de la gónada. Se examinaron individuos con una talla promedio de 48,25 mm. Cabrera *et al.* (2001) reportan madurez sexual en *S. palmula* a tallas de 10,00 mm, mientras que Félix-Pico (2007), determinó mayor proporción de hembras en tallas comprendidas entre los 40,00-59,00 mm. Los individuos colectados en la Marina se encontraron dentro de los rangos de tamaño estudiados por Cabrera *et al.* (2001) & Félix-Pico (2007), y que representan individuos con madurez sexual, la presencia de ovocitos en la gónada ratificó la existencia de hembras para tallas mayores o iguales a 34,68 mm, además

se pudo determinar la presencia de hembras maduras durante siete de los ocho meses de estudio.

Wedler (1983), afirma que la maduración de las ostras depende de su talla y de los cambios medioambientales. Los huevos y esperma se desarrollan con el ascenso de la temperatura y salinidad. Para el caso de *S. palmula* se observa que un porcentaje bajo de madurez sexual en noviembre 2015 (7,0 %), se presentó con el incremento de la temperatura de dicho mes (30,7 °C) y una disminución de la salinidad con 29,5 ‰.

El efecto de una mayor temperatura sobre la reproducción de ostiones ha sido documentado por (Arias-Reyes *et al.*, 2007) en un estudio con *C. rhizophorae*. Estos autores determinaron altos niveles de madurez sexual (estado IV), así como picos de fijación de semilla con temperaturas de 30,1 °C. Rodríguez-Jaramillo *et al.* (2001) en el bivalvo *Atrina maura*, encontraron que a temperaturas altas entre 25-30 °C, la gametogénesis se desarrolla en la mitad del tiempo necesario que llevaría a temperaturas inferiores a 20 °C. En *S. palmula* se observó que un incremento de la temperatura favorece la maduración sexual asociado a un estímulo de la gametogénesis.

Una correlación alta (0,73) entre el índice de condición (IC) y la madurez sexual de *S. palmula*, se estimó durante la evaluación de los reproductores en la Marina Papagayo. Contrario a lo reportado por Romo-Piñera (2005), quien no observó relación entre el IC y el estado reproductivo, ni con la época de desove en *S. palmula*. Galvão *et al.* (2000), determinaron que el IC es mucho mayor en individuos en estado de gametogénesis o maduros. Este incremento está asociado a la acumulación de reservas y al desarrollo de los folículos en la gónada. Se ha reportado que los índices de condición (IC) en ostras, experimentan un claro patrón estacional, donde los máximos valores del IC, se alcanzan durante el período de predesove, el IC se encuentra estrechamente relacionado con la gametogénesis (Cano *et al.*, 1997).

Varios factores ambientales se asocian al desove de invertebrados marinos incluidas las ostras como: la temperatura (Grangeré *et al.*, 2009), la concentración de fitoplancton (Starr *et al.*, 1990), las mareas (Pearson *et al.*, 1998) o la dinámica espectral del crepúsculo (Sweeney *et al.*, 2011). En el presente estudio se observó influencia sobre la madurez de las ostras por fluctuaciones de parámetros como: temperatura, salinidad, clorofila *a* y precipitación, algunos de los cuales ya han sido reportados por otros autores como disparadores de procesos reproductivos.

En este estudio los mayores porcentajes de madurez sexual se presentaron en agosto y septiembre, García-Domínguez (2002) reporta para *S. palmula* en el noroeste mexicano, el mayor pico de desove

en agosto con un 66,6 % de individuos en desove, este resultado concuerda con lo observado en bahía Culebra.

También se determina la relación directa del mayor porcentaje de madurez sexual (agosto-septiembre) junto con el incremento de las lluvias y de la clorofila *a*, que ocurrieron a partir de agosto de 2015. Romo-Piñera (2005), indica que para *S. palmula* no se ha encontrado una relación significativa entre el desove y la disponibilidad de alimento media a través de clorofila *a*, sin embargo, los resultados obtenidos en bahía Culebra orientan a que el incremento de la clorofila *y*, por ende, la mayor disponibilidad de alimento, pudo haber contribuido en la maduración sexual de *S. palmula*.

CONCLUSIÓN

El incremento de la temperatura junto con el descenso de la salinidad representan factores contribuyentes de la maduración sexual de *S. palmula*, que derivaron en una disminución del porcentaje de reproductores maduros, lo que podría estar asociado a un evento de desove *y*, por tanto, de la pérdida de la condición de madurez del reproductor.

Los mayores picos de precipitación junto con los incrementos de la clorofila se relacionaron con los mayores porcentajes de madurez sexual en las ostras.

La mayor presencia de individuos maduros de *S. palmula* en Marina Papagayo está muy relacionada a la fluctuación de los cuatro factores físico-químicos indicados para un período de tiempo específico (septiembre-noviembre), el efecto sinérgico crea las condiciones de estímulo para que la maduración suceda.

REFERENCIAS

- Alvarado, R. C. (2017). Valoración de un banco de ostra de mangle *Saccostrea palmula* (Carpenter, 1857) para la implementación de su manejo y aprovechamiento en el golfo de Papagayo, Costa Rica. Tesis de maestría en Ciencias Marinas y Costeras con **énfasis** en manejo de los recursos marinos y costeros. Universidad Nacional de Costa Rica, 105 pp.
- Alvarado-Ruiz, C. (2017). Cobertura del ostión *Saccostrea palmula* en un dique artificial. Boletín electrónico *El Bohío*, 7 (8), 27-38.
- Arias, S., Zúñiga, G., Zamora, E. & Zurburg, W. (1999). Perspectivas para el cultivo de ostras en el Golfo de Nicoya. UNICIENCIA (15-16), 9-26.
- Arias-Reyes, L. M., Herazo-Cardenas, D. & Mogollon-

- Arismedy, M. (2007) Diagnóstico potencial natural de semillas de la ostra *Crassostrea rhizophorae* (Guilding, 1828), en las ciénagas la Honda, Concora, Ahumadera y el Cañon, bahía de Cispata, Universidad de Córdoba-Colombia, pp. 1-84.
- Arriagada, Daniel, López, Irene, Ruiz, Maryori & Contreras, Ingrid (2013). Inducción al desove de la navaja *Ensis macha* mediante inyección de serotonina. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 48 (3), 653-660, Universidad de Valparaíso Viña del Mar, Chile.
- Cabrera, J., Protti, M., Urriola, M. & Sáenz, O. (2001). Crecimiento y madurez sexual de una población de *Saccostrea palmula* (Mollusca: Bivalvia), Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 49 (3-4), 877-882.
- Cáceres-Martínez, J., García-Ortega, M., Vásquez-Yeomans, R., Pineda-García, T., Stokes, A. & Carnegie, R. (2012). Natural and cultured populations of the mangrove oyster *Saccostrea palmula* from Sinaloa, Mexico, infected by *Perkinsus marinus*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 110, 321-325.
- Barraza, E., Mariona, G. I. & Pineda, L. A. (2014). Flora y fauna en el Golfo de Fonseca. Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales (MARN). El Salvador, Centro América, 44 pp.
- Cano, J., Rosique, J. M. & Rocamora, J. (1997). Influence of environmental parameters on reproduction of the european flat oyster (*Ostrea Edulis L.*) in a coastal lagoon (Mar Minor, Southeastern Spain). *J. Moll. Stud.*, 63, 187-196.
- Espinosa-Carreón, T. L., Strub, P. T., Beier, E., Ocampo Torres, F. & Gaxiola-Castro, G. (2004). Seasonal and interannual variability of satellite-derived chlorophyll pigment, surface height, and temperature off Baja California. *J. Geophys. Res.* 109, C03039, doi: 10.1029/2003JC002105.
- Félix-Pico, E. F., García-Domínguez, F. A., Holguín-Quiñones, O. E. & López-Rocha, J. (2007). Ciclo reproductivo del ostión de mangle, *Crassostrea palmula* (Bivalvia: Ostreidae) en el estero El Conchalito, La Paz, B. C. S. pp. 267-268. En: E. Ríos-Jara, M. C. Esqueda-González & C. M. Galván-Villa (Eds.), *Estudios sobre la Malacología y Conquiliología en México*. Universidad de Guadalajara, México, 286 pp.
- Fonseca, A. (2006). Golfo de Papagayo (pp. 185-192). En: V. Nielsen-Muñoz & M. Quesada-Alpizar (Eds.), *Ambientes Marino Costero de Costa Rica*. Comisión Interdisciplinaria Marino Costera de la Zona Económica Exclusiva de Costa Rica. Informe Técnico, 219 pp.
- Galvão, M. S. M., Pereira, O. M., Machado, I. C. & Henriques, M. B. (2000). Aspectos reproductivos da ostra *Crassostrea brasilina* de manguezais do estuário de Cananéia. *Revista Ciencia Pesquera*, 24 (2), 147-162.
- García-Domínguez, F. (2002). Estrategias reproductivas de bivalvos marinos en el noroeste mexicano. Tesis Doctoral en Ciencias Pecuarias. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad de Colima, pp. 1-101.
- Grangeré, K., Menesguen, A., Lefebvre, S., Bacher, C. & Pouvreau, S. (2009). Modelling the influence of environmental factors on the physiological status of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in an estuarine embayment; The Baie des Bernard *et al.*, Spawning in oysters 11 Veys (France). *J. Sea Res.*, 62, 147-158.
- Llera-Herrera, R. (2008). Expresión molecular de vitelogeninas en el ostión japonés, *Crassostrea gigas*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C, La Paz Baja California Sur. Tesis de Maestría en Ciencias Uso y Manejo y Preservación de los Recurso Naturales, 89 pp.
- Nicolic, A., Bosh, C. & Vásquez, B. (1976). Las experiencias de cultivos de ostiones de mangle. Centro de Investigaciones Pesqueras. Inst. Nac. de Pesca de La Habana, Cuba. Conferencia Técnica de la FAO sobre acuicultura.
- Pizarro, F., Piedra, L., Bravo, J., Asch, J. & Asch, C. (2004). Manual de procedimientos para el manejo de los manglares de Costa Rica. EFUNA, pp. 132-140.
- Polanco-Torres, E., Guerra, A., Díaz-Obregón, E., Ledesma-Bartret, F., Fernández-Polanco, J., Trespacios, J., Da Silva, J. *et al.* (2002). *Impulso, desarrollo y potenciación de la ostricultura en España*. Fundación Alfonso Martín Escudero, 64 pp.
- Quayle, D. (1981). *Ostras tropicales: cultivo y métodos*. Ottawa, CIID. IDRC-TS 17s, 87 pp.
- Robelo, M. F., Amaral, M. C. R., Pfeiffer W. C. (2005). Oyster condition index in *Crassostrea rhizophorae* (Guilding, 1828) from a heavy-metal polluted coastal lagoon. *Braz. J. Biol.*, 2, 345-351.
- Rodríguez-Jaramillo, C., Maeda-Martínez., A. N., Valdez, M. E., Reynoso-Granados, T., Monsalvo-Spencer, P., Prado-Ancona, D., Cardoza-Velasco, F. *et al.* (2001). The effect of temperature on the reproductive maturity of penshell *Atrina maura* (Sowerby, 1835). (Bivalvia: Pinnidae). *J. Shellfish Res.* 20 (1),39-47.
- Rodríguez-Sáenz, K., Vargas-Zamora, J. & Segura-Puertas, L. (2012). Medusas (*Cnidaria: Hydrozoa*) de una zona de afloramiento costero, Bahía Culebra, Pacífico, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 60 (4), 1731-1748.
- Romo-Piñera, A. (2005). Ciclo reproductivo del ostión de mangle *Saccostrea palmula* (Carpenter, 1857), en bahía Magdalena, Baja California Sur. Instituto Politécnico Nacional Centro

- Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Tesis de Maestría en Ciencias con énfasis en Manejo de Recursos Marinos. México-La Paz Baja California Sur, 74 pp.
- Starr, M., Himmelman, J. & Therriault, J. (1990). Direct coupling of marine invertebrate spawning with phytoplankton blooms. *Science*, 247, 1071.
- Sweeney, A. M., Boch, C. A., Johnsen, S. & Morse, D. E. (2011). Twilight spectral dynamics and the coral reef invertebrate spawning response. *J. Exp. Biol.*, 214, 770-777.
- Wedler, E. (1983). El cultivo de la ostra del Caribe *Crassostera rhizophorae* Guilding. Universidad Tecnológica de Magdalena. Serie de Manuales Técnicos, No. 1, pp. 1-75.