

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA

Tesis presentada para optar por el grado de Licenciada en Biología
con Énfasis en Recursos Acuáticos

Biología reproductiva del camarón fidel, *Solenocera agassizii*
Faxon, 1893 (Decapoda: Solenoceridae) en el Pacífico
costarricense

Fresia Villalobos Rojas

CIUDAD UNIVERSITARIA RODRIGO FACIO

2009

HOJA DE APROBACIÓN

“Esta tesis fue aceptada por la comisión de estudios finales de graduación de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura”.

Dr. Ingo S. Wehrtmann
Director de Tesis

Dra. Helena Molina
Lectora de tesis

M. Sc. Juan B. Chavarría Chávez
Lector de Tesis

Lic. Myrna López Sánchez
Miembro del Tribunal

Dra. Virginia Solís Alvarado
Presidenta del Tribunal

Fresia Villalobos Rojas
Postulante

DEDICATORIA

Al futuro de la población del camarón fidel (*Solenocera agassizii*),
y de los recursos pesqueros que aún son explotados irracionalmente;
teniendo la esperanza de que esto cambie en el futuro.

A Oscar

y a mis cuatro sobrinos: Inti, Maryluna, Ishtar y Alana.

AGRADECIMIENTOS

Quisiera en lo posible primeramente agradecer a la población del **camarón fidel** (*Solenocera agassizii*) del pacífico costarricense, ya que sin ésta este trabajo de tesis definitivamente no hubiera sido posible. A la empresa **Ristic AG** por el financiamiento y apoyo brindado que hizo posible la realización de mi tesis y especialmente por su conciencia de que la investigación de la biología de los recursos pesqueros es indispensable. A los capitanes, tripulación y demás empleados de **Rainbow Jewels S.A.** por su paciencia y trato tan bueno durante las giras en los barcos camaroneros.

A **Ingo** por sus tantas cartas, apoyo, consejos y paciencia durante la realización de la tesis. A **Helena** y **Juan Bautista** por aceptar ser parte de mi comité y valiosos aportes. A doña **Doris Fernández** por su paciencia y enorme ayuda durante mi trabajo en el laboratorio de microtécnicas. A **Laura López Greco** y **Gladys Hermida** en Buenos Aires, Argentina; por sus instrucciones, gran disposición y ayuda (en persona y a distancia) con la histología que tanto me costó.

A l@s UNIPER@S (**Andrés, Cata, Edgar, Jaimito, Jeff, Juliana, Olga, Pato, Ronny, Silvia, Solciré, Tay, Vane** y **Yuly**): algunos por sus consejos, otros por su ayuda en las giras y en el laboratorio; y en general por hacer el trabajo en el laboratorio tan agradable siempre (¡a pesar de los olores!).

A **Pa** y **Ma** por el amor, apoyo, por los valores inculcados. A mis hermanas **Milla** y **Nayu** por estar ahí siempre (aunque sea a la distancia) y por los hermosísimos cuatro sobrinos que me han dado (**Inti, Luna, Ishtar** y **Alana**) que me hacen tan feliz y me dan ganas de luchar por un futuro mejor. A **Os** por todo el amor, apoyo, empuje, buenos consejos y en general por siempre estar ahí. A **TODA** mi familia muchas gracias por todo el apoyo.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

HOJA DE APROBACIÓN _____	I
DEDICATORIA _____	II
AGRADECIMIENTOS _____	III
ÍNDICE DE CONTENIDOS _____	IV
ÍNDICE DE FIGURAS _____	VI
ÍNDICE DE CUADROS _____	VIII
RESUMEN _____	IX
I. INTRODUCCIÓN _____	1
Características reproductivas generales de <i>Solenocera agassizii</i> _____	3
II. OBJETIVOS _____	9
1. Objetivo General _____	9
2. Objetivos Específicos _____	9
III. MATERIALES Y MÉTODOS _____	10
1. Descripción de las características sexuales de las hembras de <i>Solenocera agassizii</i> _____	12
1-A. Descripción macroscópica de las gónadas _____	12
1-B. Descripción microscópica (histología) gonadal _____	13
1-C. Medición del peso seco de hembras y gónadas para el IGS (Índice Gonadosomático) _____	15
1-D. Descripción del desarrollo del thelycum _____	15
2. Medición de longitud y peso húmedo de las hembras de <i>Solenocera agassizii</i> _____	17
3. Desarrollo de sugerencias para un plan de manejo adecuado del camarón fidel _____	18

IV. RESULTADOS	20
1. Descripción de las características sexuales de las hembras de <i>Solenocera agassizii</i>	20
1-A. Descripción macroscópica de las gónadas	20
<input type="checkbox"/> Estadio I	20
<input type="checkbox"/> Estadio II	21
<input type="checkbox"/> Estadio III	22
<input type="checkbox"/> Estadio IV	23
1-B. Descripción microscópica (histología) de las gónadas	24
<input type="checkbox"/> Estadio I	26
<input type="checkbox"/> Estadio II	26
<input type="checkbox"/> Estadio III	26
<input type="checkbox"/> Estadio IV	27
1-C. Índice Gonadosomático (IGS) de los estadios de desarrollo gonadal	30
1-D. Descripción del desarrollo del thelycum	32
2. Medición de longitud y peso húmedo de las hembras de <i>Solenocera agassizii</i> .	35
V. DISCUSIÓN	40
1. Descripción sexual de las hembras de <i>Solenocera agassizii</i>	40
1-A. Descripción de las gónadas	40
1-B. Caracterización del desarrollo del thelycum	45
2. Longitud y peso húmedo de las hembras de <i>Solenocera agassizii</i>	46
3. Desarrollo de sugerencias para un plan de manejo adecuado del camarón fidel	48
VI. CONCLUSIONES	51
VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	53

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.	3
Figura 2.	5
Figura 3.	11
Figura 4.	13
Figura 5.	17
Figura 6.	18
Figura 7.	21
Figura 8.	22
Figura 9.	23
Figura 10.	24
Figura 11.	28
Figura 12.	30
Figura 13.	31
Figura 14.	33
Figura 15.	34
Figura 16.	36
Figura 17.	37
Figura 18.	38
Figura 19.	38
Figura 20.	39

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1.	14
Cuadro 2.	25
Cuadro 3.	29
Cuadro 4.	31
Cuadro 5.	35
Cuadro 6.	41

RESUMEN

A nivel mundial se ha reportado un descenso en las capturas pesqueras y la sobreexplotación es la principal razón de este comportamiento. Se ha observado un avance de la pesca a aguas más profundas debido a la disminución de los recursos en aguas someras, a la creciente demanda y al sobre dimensionamiento de la flota.

Solenocera agassizii (Faxon, 1893) (camarón fidel) se encuentra entre 150 y 350 m de profundidad y es explotada en el Pacífico costarricense, así como en Panamá y Colombia. Existen informaciones sobre aspectos taxonómicos, pero la falta de estudios sobre su biología dificulta cualquier esfuerzo para desarrollar un plan adecuado de manejo acerca de su explotación responsable. La descripción de la biología reproductiva realizada en esta tesis es una base fundamental para elaborar estrategias de manejo de este recurso pesquero.

Se realizaron giras mensuales de enero del 2007 a enero del 2008 (13 meses). Los arrastres comerciales (20 min) se llevaron a cabo a lo largo de la plataforma continental del Pacífico costarricense con barcos camaroneros de la empresa The Rainbow Jewels S.A., Puntarenas, Costa Rica.

Se determinaron cuatro estadios (inmadura; previtelogénica; vitelogénica y madura) de desarrollo gonadal asociados macroscópica y microscópicamente para las hembras de *S. agassizii*. Dichos estadios representan las etapas principales descritas para otras especies de camarones penaeoídeos. Un quinto y último estadio (en reabsorción) no fue determinado, posiblemente debido a que es difícil de diferenciar de estadios tempranos y a que esta fase del desarrollo dura pocos días, lo que dificulta la captura de una hembra con una gónada en ese estadio

La reproducción de *S. agassizii* fue continua, con picos de mayor intensidad durante los meses de enero del 2007, de mayo a octubre (setiembre sin datos) del 2007 y enero del 2008. En los meses de mayor intensidad reproductiva sería oportuno imponer un periodo de veda de pesca para permitir una mejor reproducción de la especie.

La talla de madurez sexual fisiológica fue alcanzada después de la talla de madurez morfológica. La talla mínima de madurez sexual para las hembras de *S. agassizii* corresponde a 112.6 mm LT y más de un 50% de las hembras obtenidas en los arrastres aún no había alcanzado esta talla. Es urgente estudiar más detalladamente el arte de pesca, la selectividad de las redes y la posibilidad de modificarlas para disminuir la cantidad de hembras capturadas en tallas no reproductivas. Además es importante determinar la talla de madurez sexual de los machos, así como la influencia de variables ambientales sobre los patrones reproductivos de su población en el Pacífico costarricense.

La posibilidad de sobreexplotar un recurso pesquero debido a la falta de un manejo es motivo suficiente para continuar el monitoreo de la población de *S. agassizii*. La realización de estudios en los siguientes años es ineludible para que se lleve a cabo un buen monitoreo de la población y ver cómo está afectando la actividad pesquera el recurso pesquero.

I. INTRODUCCIÓN

Los camarones son crustáceos decápodos que se clasifican en dos subórdenes: Dendrobranchiata y Pleocyemata (Wallis *et al.* 1991, Hendrickx 1995), dentro de los cuales se encuentra una gran diversidad de especies de interés comercial. El conocimiento sobre la biología reproductiva de los camarones ha ido aumentando en los últimos años (Baelde 1992, Tabash 1995, Ohtomi *et al.* 1998, Saito & Koya 2001, Lozano-Álvarez *et al.* 2007), fortaleciendo el desarrollo de planes de manejo para estos importantes recursos marinos.

En Costa Rica, así como en el resto de América Latina, la mayoría de las investigaciones relacionadas con biología reproductiva de camarones se ha inclinado por el estudio de especies marinas de aguas someras, pertenecientes principalmente a la familia Penaeidae (Vitola 1985, Alfaro *et al.* 1993, Palacios *et al.* 1993, Alfaro 1994, Tabash 1995). Este interés se debe a su valor comercial y a la creciente inversión en el cultivo de algunos camarones de aguas someras de los géneros *Farfantepenaeus* y *Litopenaeus*, especialmente en el Pacífico costarricense (Alfaro *et al.* 1993, Palacios *et al.* 1993, Tabash 1995).

A nivel mundial se ha observado un descenso en las capturas pesqueras de peces desde los 80's (Hilbourn *et al.* 2003), debido principalmente a la sobreexplotación (FAO 2001, Jackson *et al.* 2001). Además, desde mediados del siglo XX se ha observado una tendencia al avance de la pesca a aguas más profundas (Morato *et al.* 2006) como consecuencia la disminución de los recursos en aguas someras, a la creciente demanda y el sobre dimensionamiento de la flota (FAO 2001).

La explotación camaronera de especies de profundidad también representa un alto interés comercial en Costa Rica, primordialmente para el Pacífico. De acuerdo con Holthuis (1980), la pesca de decápodos de aguas profundas de América Central se concentra principalmente en tres especies de camarones: *Heterocarpus vicarius* Faxon,

1895 y *H. affinis* Faxon, 1895 (Pandalidae) y *Solenocera agassizii* Faxon, 1893 (Solenoceridae), especie blanco de esta tesis.

Para Costa Rica se han reportado tres especies dentro del género *Solenocera*: *S. agassizii*, *S. mutator* Burkenroad, 1938 y *S. florea* Burkenroad, 1938 (Hendrickx 1995, Vargas & Cortés 1999, Vargas & Wehrtmann 2009). Sin embargo, la información que existe es principalmente taxonómica. *Solenocera agassizii*, es la especie más abundante y más grande del género para el Pacífico americano, pues alcanza una talla máxima de 115 mm (machos) y 140 mm (hembras) (Hendrickx 1995). Existe una pesca comercial de este camarón en Costa Rica, Panamá y Colombia (Puentes *et al.* 2007) y cantidades comercialmente importantes se reportaron frente la costa de Nicaragua (Holthuis 1980, Hendrickx 1995). Las profundidades de la pesca del camarón fidel en Costa Rica varían típicamente entre 150 y 350 m (I. Wehrtmann, Universidad de Costa Rica, com. pers.). Según Hendrickx (1995), *S. agassizii* se encuentra en la porción externa de la plataforma y el talud continental hasta profundidades de 384 m sobre fondos blandos (lodosos y arenoso-lodosos).

Mundialmente, la mayoría de estudios sobre especies del género *Solenocera* han sido de índole taxonómica (Heegaard 1966, Hendrickx 1995). Sin embargo, para *Solenocera membranacea* (Risso, 1816) del Mar Adriático existen los trabajos de Frogliá & Gramitto (1987), Demestre & Abeló (1993) y Despalatovic *et al.* (2006) que describen el crecimiento, la abundancia y distribución de los adultos, mientras que la ultraestructura espermatozoica de esta misma especie fue descrita por Medina *et al.* (2006). Para otras especies del género se han descrito la distribución y abundancia de larvas y adultos de *Solenocera* en el Golfo de México (Gómez-Ponce & Gracia 2006), la relación entre el tiempo de apareamiento y la madurez ovárica para *Solenocera melantho* (Ohtomi & Yamamoto 2001) y la biología reproductiva de *Solenocera choprai* (Dineshbabu & Manissery (2008).

Solenocera agassizii es una especie bastante explotada en el Pacífico costarricense, pues sus capturas anuales que varían entre 122 y 960 toneladas y representan 5-30 % del

desembarque total de camarón en la costa pacífica (Figura 1). A pesar de esto, la información publicada se concentra en aspectos taxonómicos y no existen estudios sobre la biología de *S. agassizii* (Holthuis 1980, Hendrickx 1995). Este desconocimiento sobre la biología de *S. agassizii* dificulta cualquier esfuerzo para desarrollar un plan adecuado de manejo acerca de su explotación responsable.

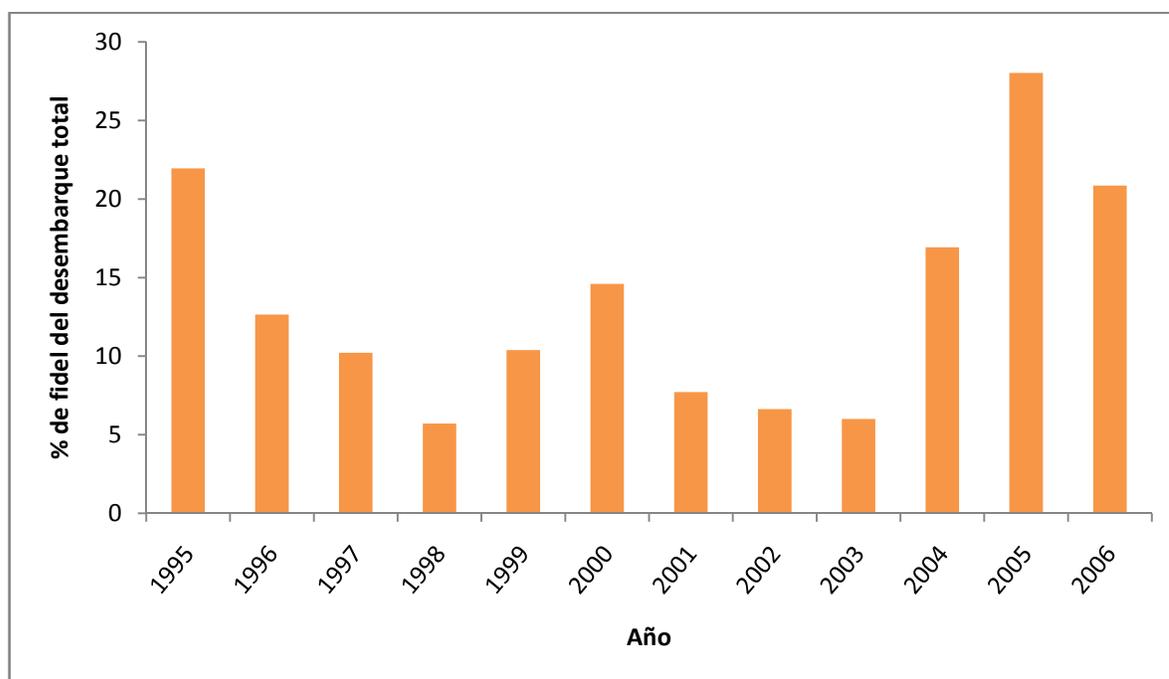


Figura 1. Porcentaje del desembarque total de camarones por año, representado por el camarón fidel (*Solenocera agassizii*). Fuente: Unidad de Estadística, INCOPECA (A. Chacón 2009, Depart. de Estadística, pers. com.), con información primaria suministrada por los pescadores.

Características reproductivas generales de *Solenocera agassizii*

Solenocera agassizii (camarón fidel) pertenece al suborden Dendrobranchiata, grupo que se caracteriza por liberar los huevos directamente al agua, que a diferencia del suborden Pleocyemata, porta sus huevos al menos durante el desarrollo embrionario (Wallis & Pillai 1991, Hendrickx 1995). Además dentro de la superfamilia Penaeoidea, a la que pertenece el camarón fidel, los camarones poseen estructuras sexuales secundarias (petasma y thelycum). Mediante el petasma, presente en el primer par de pleópodos del

macho, se transfiere y deposita el espermatóforo en el thelycum de la hembra, ubicado en el cefalotórax entre el tercer y quinto par de pereiópodos (Bauer 1994, Hendrickx 1995). Diversas estructuras reproductivas han sido descritas para la transferencia, almacenamiento y adhesión de material espermático en las hembras de decápodos. Estas estructuras varían desde las menos complejas, en que la parte ventral del cefalotórax de una hembra adulta es muy similar a la de un juvenil o la de un macho adulto (Bauer 1986), hasta aquellas más complejas que forman protuberancias, depresiones y/o invaginaciones en el exoesqueleto de la hembra (Pérez-Farfante 1969, Pérez-Farfante & Bullis 1973, Hendrickx 1995). Debido a esta diversidad de estructuras reproductivas, se ha utilizado en muchos casos el término thelycum para referirse a cosas diferentes. Para evitar el uso ambiguo de thelycum, en el presente estudio se utilizó la definición citada en Bauer (1986) como una “*estructura que describe cualquier modificación de los últimos esternitos o coxas torácicas relacionadas con la transferencia o almacenamiento de esperma*”.

El desarrollo completo del thelycum en camarones penaeoideos es determinante para la reproducción, pues es esencial para que la hembra acepte el espermatóforo del macho con éxito (Bauer 1986, 1994). Su desarrollo en especies con thelycum cerrado (con placas) ha sido descrito como un proceso de cierre, en que las placas que conforman la parte exterior se van juntando conforme se desarrollan hasta llegar a cubrir totalmente el receptáculo seminal en hembras de mayor tamaño (Pérez-Farfante 1969, 1970, Hoang *et al.* 2002). En camarones con thelycum abierto, como es el caso de las especies pertenecientes al género *Solenocera*, no se pueden observar placas que cubran al receptáculo seminal (Pérez-Farfante & Bullis 1973, Bauer 1986, Hendrickx 1995). En estos casos, conforme aumenta el tamaño de las hembras, algunas de las subestructuras crecen y el número de setas presentes aumenta (Pérez-Farfante & Bullis 1973).

Las gónadas femeninas de camarones penaeoideos están representadas por un par de estructuras bilateralmente simétricas, ubicadas dorsalmente y que se extienden desde la región anterior del cefalotórax hasta el último segmento abdominal (Stopford 1952, Alfaro 1994, Kaporis *et al.* 2006) (Figura 2). Dentro del cefalotórax se puede encontrar dos

lóbulos principales: el primero par es delgado y se extiende hacia la región anterior por encima de la región cardíaca. El segundo par lóbulo es grueso y presenta seis lóbulos laterales pequeños con forma de dedos, ubicados dorsalmente al hepatopáncreas y ventral a la cámara pericárdica. Un tercer par de lóbulos se extiende desde la parte posterior del cefalotórax hasta el último segmento abdominal (Dall *et al.* 1990, Dineshababu & Mannisery 2008).

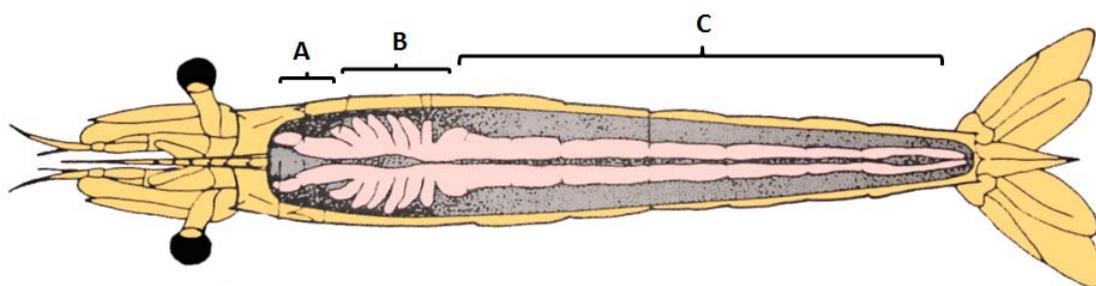


Figura 2. Anatomía de la gónada de hembras de camarones penaeoideos. Cefalotórax: primer par de lóbulos delgados (A) y segundo par con seis lóbulos laterales (B). Abdomen con un par de lóbulos (C). Imagen modificada de Dall *et al.* (1990).

De manera muy general, microscópicamente el desarrollo gonadal de las hembras de camarones se caracteriza por ser un proceso de vitelogénesis en que los oocitos aumentan en volumen conforme se llenan de vitelo (Demestre *et al.* 1992, Ramírez-Llodra & Segonzac 2006). Durante este proceso, en las hembras de camarones penaeoideos aparecen estructuras o células (nucléolos, oogonia, oocitos previtelogénicos y vitelogénicos, gránulos de vitelo, células foliculares y gránulos corticales) que permiten caracterizar el desarrollo en diferentes etapas (Courtney *et al.* 1995, Kao *et al.* 1999). Se han caracterizado cinco estadios principales según el avance del desarrollo gonadal (estadio inmaduro, en maduración temprana, en maduración tardía, maduro y evacuado)

(Badawi 1975, Quintio *et al.* 1993, Yamada *et al.* 2007), aunque en otros estudios se subdividen en subetapas con caracteres más minuciosos (Demestre *et al.* 1992). El estadio inmaduro comprende una etapa de proliferación en que las oogonia con varios nucléolos se encuentran agrupadas en una zona germinal (Demestre *et al.* 1992). El estadio de maduración temprana (también denominado previtelogénico), se caracteriza por la presencia de oocitos primarios de citoplasma claro y núcleo definido y por la aparición de células foliculares alrededor de los oocitos (Anderson 1984, 1985). Durante el estadio de maduración tardía o vitelogénico, el citoplasma de los oocitos se oscurece por la presencia de gránulos de vitelo y se da un gran aumento en el volumen de las células (Ayub & Ahmed 2002). El estadio maduro en camarones penaeoideos se identifica fácilmente por la presencia de gránulos corticales en la membrana de los oocitos que indican que los oocitos están listos para ser evacuados por la hembra (Anderson *et al.* 1984, Peixoto *et al.* 2003). En cambio las gónadas que están en un proceso posterior a la ovulación, definido como estadio evacuado o en reabsorción, no son tan fáciles de identificar puesto a que se confunden con estadios tempranos en el desarrollo gonadal (Ohtomi *et al.* 1998, Peixoto *et al.* 2005).

Macroscópicamente las gónadas aumentan en volumen y cambian de coloración al madurar en cada temporada reproductiva. El Índice Gonadosomático (IGS) (Ec. 1, donde *PSG* es peso seco de la gónada y *PSH* es peso seco de la hembra sin la gónada) ha sido ampliamente utilizado para describir el grado de madurez de las gónadas en diferentes decápodos (Dworschak 1988, Ohtomi *et al.* 1998, Carbonell *et al.* 2006), debido al aumento en volumen de las gónadas al aproximarse la maduración y la posterior ovulación (Harrison 1990, Tsukimura 2001).

$$IGS = \frac{PSG}{PSH} \times 100$$

Ec. 1

Además, a nivel macro las gónadas se hacen cada vez más visibles al llenarse de vitelo, al punto que los estadios avanzados se pueden ver a través del exoesqueleto (Gorny & George 1997, Ayub & Ahmed 2002, Arcos *et al.* 2005). Sin embargo, las coloraciones que obtienen las gónadas en estadios maduros varían mucho de una especie a otra, por ejemplo desde verde en *Artemisa longinaris* (Cestari Dumont & D’Incao 2004), gris-negro oscuro en *Aristaeomorpha foliacea* (Levi & Vacchi 1988), azul en *Haliporoides sibogae* (Baelde 1992), naranja en *Solenocera choprai* (Dineshbabu & Mannisery 2008), morado en *Aristeus antennatus* (Demestre *et al.* 1992). Por eso, para poder realizar evaluaciones rápidas de los recursos pesqueros, es esencial la asociación de los diferentes estadios de desarrollo gonadal a nivel microscópico con los cambios observables de una manera más simple y rápida a nivel macroscópico para cada especie (Levi & Vacchi 1988).

El crecimiento presente en decápodos es de tipo escalonado y permite, entre otras cosas, distinguir los juveniles de los adultos mediante la aparición de caracteres morfológicos (Pinheiro & Fransozo 1998, Dalabona *et al.* 2005). La finalización del desarrollo de un carácter sexual secundario (como lo es el thelycum) debería ser una manera útil para separar hembras adultas de las juveniles, pues una vez establecido, mantiene invariable su nivel de desarrollo durante la vida del camarón y en consecuencia no varía con la estacionalidad reproductiva, como lo hacen las gónadas (Haong *et al.* 2002). Sin embargo, el thelycum ha sido utilizado principalmente en estudios sistemáticos y es de gran importancia en la clasificación de especies de Penaeidae (Bauer 1986, 1994, Hendrickx 1995, Pérez-Farfante & Kengsley 1997).

La evaluación de la madurez sexual de hembras de especies de camarón ha sido utilizada para determinar las tallas mínimas reproductivas, típicamente mediante la asociación de los estadios de madurez gonadal con el tamaño de los individuos (Ohtomi & Matsuoka 1998, Cha *et al.* 2004, Aragon-Noriega *et al.* 2004). En los cangrejos (infraorden Brachyura) en cambio, es común que se haga la distinción entre la *madurez fisiológica* y la *madurez morfológica* (Pinheiro & Fransozo 1998). Para evaluar la madurez sexual fisiológica, se utiliza la descripción histológica y/o macroscópica del desarrollo gonadal

(Wallis & Pillai 1991, Baelde 1992, Saito & Koya 2001, Díaz *et al.* 2003), mientras que para la madurez morfológica se asocia el crecimiento de una estructura (e. g. el somito abdominal) con el tamaño de los individuos (e. g. longitud total) (Dalabona *et al.* 2005). La talla de madurez de sexual fisiológica en camarones se conoce como la talla mínima de madurez sexual (L50), definida como la longitud total (LT) en la cual el 50% de las hembras son sexualmente maduras (Palacios *et al.* 1993, Lardies *et al.* 1998, Hoang *et al.* 2002). La determinación de la talla mínima de madurez sexual de las hembras de decápodos es ampliamente estudiado (Dineshababu & Mannisery 2008). Cada vez toma mayor importancia la estimación de la talla de madurez sexual de las hembras de diversas especies de decápodos comerciales pues es una manera de evaluar el efecto de la pesca sobre el recurso (Carlucci *et al.* 2006).

El presente estudio describe la biología reproductiva de las hembras del camarón fidel (*Solenocera agassizii*), con base en los caracteres sexuales primarios (gónadas) y secundarios (thelycum). Los resultados amplían el conocimiento acerca de la biología de esta especie de importancia económica, el cual representa un elemento fundamental para poder desarrollar un plan adecuado de manejo para su explotación sostenible.

II. OBJETIVOS

1. Objetivo General

Generar una base científica sobre la biología reproductiva del camarón fidel, *S. agassizii*, del Pacífico costarricense, con el fin de facilitar la toma de decisiones en la pesca comercial de esta especie.

2. Objetivos Específicos

2.1 Describir la madurez sexual de las hembras de *S. agassizii* mediante la descripción del desarrollo gonadal y del thelycum.

2.2 Determinar la talla de primera madurez sexual para las hembras de *S. agassizii*.

2.3 Documentar la estacionalidad de la madurez sexual para las hembras de *S. agassizii*.

2.4 Desarrollar sugerencias para un plan de manejo adecuado de este recurso pesquero.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

Para este estudio se utilizaron muestras que fueron recolectadas en giras mensuales durante un periodo de 13 meses, desde enero del 2007 a enero del 2008, mediante arrastres comerciales de una duración de 20 min. Los arrastres se realizaron a lo largo de la plataforma continental del Pacífico de Costa Rica con barcos camaroneros de la empresa The Rainbow Jewels S.A., Puntarenas, Costa Rica. El arrastre es realizado en el fondo por una red de tipo cónica. Dicha red se mantiene abierta por un par de puertas de madera que crean una apertura horizontal de 19.5 m, continuada por una manga (poro de 3.34 cm) y terminada en copa (poro de 5.59 cm). Los principales sitios de muestreo se concentraron en los principales pescaderos que se ubican aproximadamente entre 5 y 35 km de la costa, frente a Golfo Dulce, Cabo Blanco y Bahía Herradura (Figura 3). Las muestras provienen de arrastres realizados en un rango de 150-295 m de profundidad, la mayoría a profundidades mayores a los 200 m. La temperatura del fondo marino asociado a los arrastres fue medida con CTD (Seabird 19Plus) y varió entre 10 y 14 °C (I. Wehrtmann, datos sin publicar).

Para cada mes se realizaron tres arrastres en los que se separó una muestra no menor a 2 kg de camarón fidel, y que se transportó en frío (0°C) al Laboratorio de Crustáceos en la Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San José, donde se congeló la muestra. En algunos casos no fue posible completar una muestra de 2 kg de fidel por arrastre debido a la escasez del recurso. En el laboratorio, los camarones de esta muestra fueron sexados con base a la presencia del petasma en el primer par de pleópodos (machos) y su ausencia (hembras, utilizadas para el trabajo posterior) (Hendrickx 1995). Además en cada gira se escogieron alrededor de 20 hembras de *S. agassizii* por arrastre, tratando de abarcar todo el rango de longitud total (LT), para la caracterización microscópica de los estadios gonadales y en la determinación del IGS. Se registró la fecha de recolecta para establecer patrones estacionales en el desarrollo de características reproductivas.

Estas hembras fueron fijadas por un periodo entre 24-48 horas con el fijador Davidson según el procedimiento descrito por Bell & Lightner (1988) y posteriormente conservadas en etanol al 75%. En los primeros muestreos la fijación con formalina al 10% no dio los resultados necesarios para la histología, por lo que se cambió al reactivo Davidson.

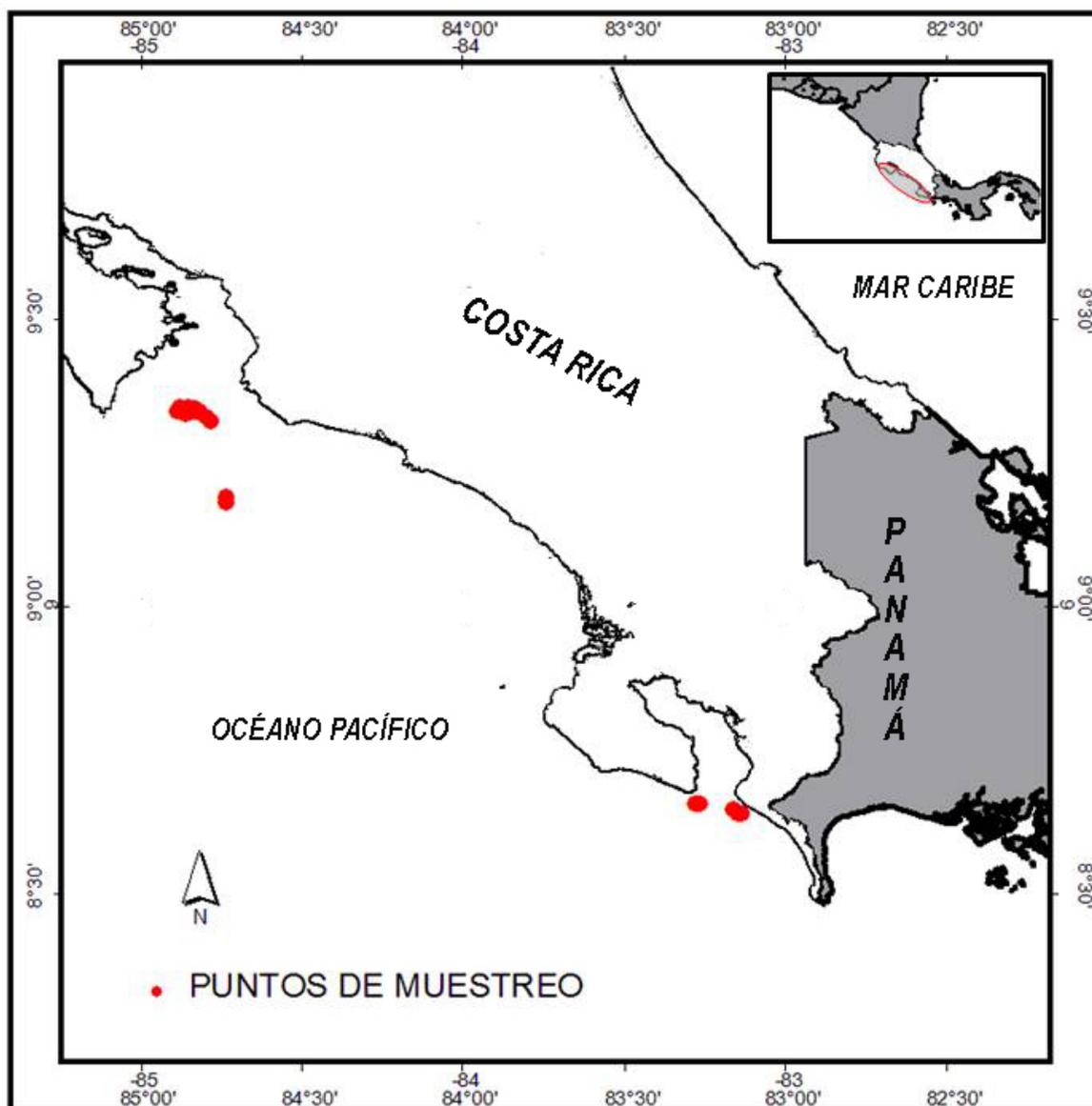


Figura 3. Área de estudio para el camarón fidel, *Solenocera agassizii*. Los puntos rojos indican los sitios donde se realizaron los arrastres de enero 2007 a enero 2008.

El análisis de las hembras realizado en el Laboratorio de Crustáceos de la Escuela de Biología constó de tres etapas principales en el siguiente orden: (1) descripción de las características sexuales de las hembras de *S. agassizii*, (2) medición de longitud y peso húmedo de las hembras y (3) estimación de la talla de madurez sexual.

Con base en los resultados obtenidos en este estudio para *Solenocera agassizii*, se desarrolló una serie de sugerencias para un plan de manejo adecuado.

1. Descripción de las características sexuales de las hembras de *Solenocera agassizii*

Esta primera parte del trabajo de laboratorio constó de cuatro actividades principales: (A) observación y descripción macroscópica de las gónadas, (B) preparación y descripción bajo el microscopio de las gónadas femeninas para la caracterización histológica de ésta, (C) cálculo de IGS y (D) descripción bajo el estereoscopio del thelycum de las hembras en busca de caracteres de madurez sexual. Para todas las hembras analizadas se tomaron medidas de longitud cefalotórax (LC), longitud abdomen (LA), peso cefalotórax (PC), y peso abdomen (PA) (descritos en detalle en la Sección 2).

1-A. Descripción macroscópica de las gónadas

Para describir las gónadas se disectaron las hembras por el dorso con una tijera fina (Figura 4) y posteriormente se tomaron datos macroscópicos sobre el color, el ancho de las gónadas de así como la longitud y peso correspondiente a cada hembra (Kao *et al.* 1998, Ohtomi & Matsuoka 1998, Ayub & Ahmed 2002, Cestari Dumont *et al.* 2007).

Para el análisis posterior se escogió un grupo de hembras con base en la descripción gonadal macroscópica, de modo que abarcaran todo el rango de madurez gonadal, desde gónadas inmaduras hasta gónadas de hembras prontas a liberar sus oocitos. Para la descripción histológica, se cortaron secciones longitudinales de estos órganos sexuales.

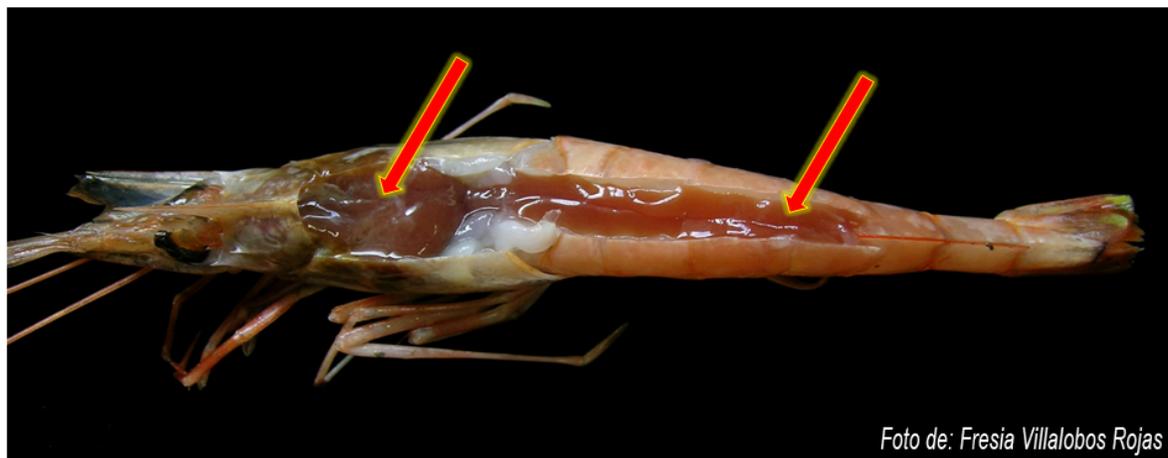


Foto de: Fresia Villalobos Rojas

Figura 4. Disección de una hembra de *Solenocera agassizii* por el dorso para la descripción y extracción de la gónada (LT=113 mm, estadio gonadal de desarrollo: avanzado). Flechas marcan la posición de la gónada desde el cefalotórax hasta el abdomen.

1-B. Descripción microscópica (histología) gonadal

La parafinación, el corte y la tinción de gónadas se realizaron en el Laboratorio de Microtécnicas de la Escuela de Biología. Para obtener cortes finos de las gónadas fue necesario embeberlas en parafinas por medio de un protocolo clásico (Bell & Lightner, 1988) que consiste en un proceso de deshidratación con alcoholes, aclaramiento con tolueno, y una posterior inclusión en parafina. El Cuadro 1 muestra los tiempos óptimos para obtener buenos cortes de las gónadas de 5-6 μm en micrómetro, luego de una serie sistemática de pruebas y combinaciones alternativas.

Los cortes se tiñeron con hematoxilina y eosina (H&E) según el protocolo descrito por Bell & Lightner (1988). Se observaron los cortes por el microscopio de luz (Leica CME) a un aumento de 400x, y se caracterizó la gónada de cada hembra según la presencia de diversas estructuras microscópicas como: oogonia, oocitos, gránulos corticales y vitelo.

Cuadro 1. Procedimiento para la histología de las secciones gonadales.

	Deshidratación						Aclaramiento*			Parafinado			
Soluciones	80	80	90	90	100	100	100 + T	T	T	P + T	P	P	P
Tiempo de inmersión	1-2 h	1-2 h	1-2 h	1-2 h	1-2 h	1-2 h	30 m	5 m	5 m	30 m	2 h	2 h	2 h

Abreviaciones: **80, 90, 100:** concentraciones de alcoholes; **100 + T:** mezcla de 1:1 alcohol 100% y tolueno; **T:** tolueno; **P+T:** mezcla 1:1 parafina y tolueno; **P:** parafina; **h:** horas; **m:** minutos. El tiempo de inmersión en las soluciones aumenta según el ancho de la gónada.*El tiempo de aclaramiento es variable y termina cuando la gónada esté de color caramelo-transparente.

Posteriormente se midió, con microscopio de luz el diámetro mayor de 30 células (oocitos u oogonia) por hembra (Arcos *et al.* 2005). Estas células fueron seleccionadas de tal manera que pertenecieran al tipo de célula más común o frecuente en la gónada (>50 % de la gónada, determinado a simple vista) (Bauer & Lin 1994). La medición se realizó de esta forma porque en una gónada pueden haber células con diferentes niveles de desarrollo (da Costa & Fransozo 2004, Carbonell *et al.* 2006, Kalinina *et al.* 2008). Se transformaron los datos (diámetro promedio de los oocitos de cada hembra) con raíz cuadrada para que cumplieran las premisas de normalidad y de homocedasticidad (Zar 1999). Se realizó una ANCOVA (análisis de varianza) (Zar 1999) con el fin de determinar la existencia de diferencias significativas entre los estadios de desarrollo gonadal según el diámetro promedio de oocitos y la posible influencia de la LT. Posteriormente se realizó una prueba a posteriori de Tukey (Zar 1999) con el fin de determinar entre cuáles estadios existen diferencias significativas según el diámetro de los oocitos.

Se asociaron los caracteres macroscópicos de la gónada (parte 1-A) con las características microscópicas (parte 1-B). Por ejemplo, caracteres como color y tamaño de la gónada se asociaron con el diámetro promedio de oocitos y presencia o ausencia de:

vitelo, oogonia, oocitos y gránulos corticales para determinar los diferentes estadios de maduración gonadal (Alvaro & Dupré 2000, Saito & Koya 2001, Kalinina *et al.* 2008).

1-C. Medición del peso seco de hembras y gónadas para el IGS (Índice Gonadosomático)

En este punto se realizaron todas las medidas de tallas y pesos (ver 2. Medición de longitud y peso húmedo de las hembras de *S. agassizii*) en húmedo. Además se tomaron mediciones de peso seco de la hembra sin gónada (PSH) y de la gónada (PSG) para obtener los valores del IGS (Ecuación 1) (Ohtomi *et al.* 1998, Kao *et al.* 1999, Hoang *et al.* 2002, Díaz *et al.* 2003, Yamada *et al.* 2007). Con el fin de extraer la totalidad de las gónadas que se extienden desde el último segmento abdominal hasta el cefalotórax, se disectaron las hembras por el dorso con una tijera fina. Una vez separadas las gónadas de la hembra, se tomaron medidas del PHH (peso húmedo de hembra sin gónada) y PHG (peso húmedo de la gónada) con una balanza analítica Sartorius TE 64 (± 0.0001) y se secaron en un horno a una temperatura entre 50-60°C por un periodo de 48 hrs. Posteriormente se pesaron nuevamente con la misma balanza analítica para obtener el PSH y PSG. A estas mediciones se le asignaron los estadios de madurez gonadal de las hembras correspondientes, con el fin de validar la escala de madurez sexual rápida y estadios de madurez sexual obtenida en la etapa 1-A y etapa 1-B del análisis de hembras.

Para determinar diferencias en el IGS promedio obtenido para cada estadio de desarrollo gonadal se realizó una ANDEVA a los datos transformados con raíz cuadrada para que la variancia de los datos cumpliera la premisa de homocedasticidad (Zar 1999). Además se realizó una prueba a posteriori de Tukey (Zar 1999) para determinar si hay diferencias significativas entre los estadios de desarrollo gonadal según el IGS.

1-D. Descripción del desarrollo del thelycum

Para descripción del desarrollo del *thelycum* de las hembras de *S. agassizii* se observó esta estructura a través de un estereoscopio a 10x (Leica L2). En cada caso, se

describió la morfología externa del thelycum y se midieron cuatro subestructuras (Figura 5). Estas medidas se asociaron con la longitud total (LT) de los individuos para encontrar la ecuación de mejor ajuste para cada subestructura. A la subestructura que presentó un mejor ajuste (según el R^2) para encontrar la talla de primera madurez morfológica.

Con el fin de determinar la talla de primera madurez morfológica se utilizó la ecuación del crecimiento alométrico ($y = ax^b$) (Pinheiro & Fransozo 1993, 1998), donde y es la variable dependiente (subestructuras del thelycum), x es la variable independiente (LT), b es la constante de crecimiento alométrico. La constante de crecimiento alométrico (b) da información sobre el tipo de relación entre el incremento de una medida biométrica y otra estructura, caracterizado por un crecimiento isométrico cuando $b=1$, un crecimiento alométrico negativo cuando $b<1$ y un crecimiento alométrico positivo cuando $b>1$. Para detectar diferencias entre los tipos de crecimiento (b), se determinó un intervalo de confianza entre 0.90 y 1.10 (Pinheiro & Franzoso 1993). La talla de primera madurez sexual se detecta en el punto en que se da un cambio de crecimiento isométrico a crecimiento alométrico positivo (Pinheiro & Franzoso 1993).

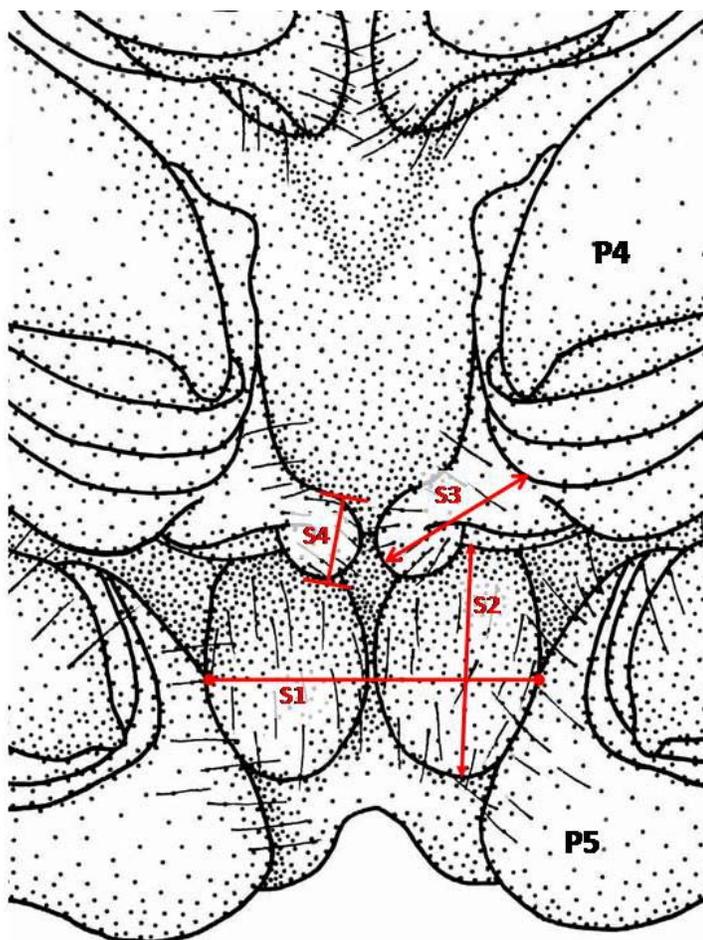


Figura 5. Mediciones (S1, S2, S3 y S4) realizadas a las subestructuras del thelycum de *Solenocera agassizii*, presentes entre el 5° y 4° pereiópodo (P5 y P4).

2. Medición de longitud y peso húmedo de las hembras de *Solenocera agassizii*

Se analizaron hembras de todas las tallas presentes en la población muestreada. A cada hembra se le tomaron medidas de longitud del cefalotórax (LC) con un vernier (± 0.05 mm) y la longitud del abdomen (LA) con una regla (± 0.5 mm). La LC corresponde a la distancia entre el borde interno de la órbita del ojo y el borde externo del cefalotórax (excluyendo el rostro) (Figura 6). LA es la medida tomada desde el inicio del primer segmento abdominal hasta la punta del telson (Figura 6). También se pesó en húmedo el caparazón (PC) y el abdomen (PA) de cada hembra con una balanza digital (± 0.05 g). A

partir de estas mediciones directas se obtuvieron dos medidas adicionales: longitud total (LT), correspondiente a la suma de LC y LA; y el peso total (PT), que equivale a la sumatoria de PC con PA. A cada una de las mediciones de tallas y pesos realizadas a cada hembra; se le asignó un estadio de madurez gonadal (obtenido en la etapa 1-B del análisis de hembras). Se realizó una regresión para determinar la relación entre LT y PT. Una distribución de frecuencias para la LT y PT de las hembras de *S. agassizii* fue realizada.

Se utilizaron los datos de LT y de estadio de madurez gonadal para cada hembra para estimar la talla de primera madurez sexual (L50). El valor de LT en que las hembras de *S. agassizii* presentan un 50% de individuos con estadios de madurez gonadal avanzado (presencia de oocitos vitelogénicos representa la talla de primera madurez fisiológica, diferente de la calculada con las subestructuras del thelycum (talla de primera madurez morfológica).

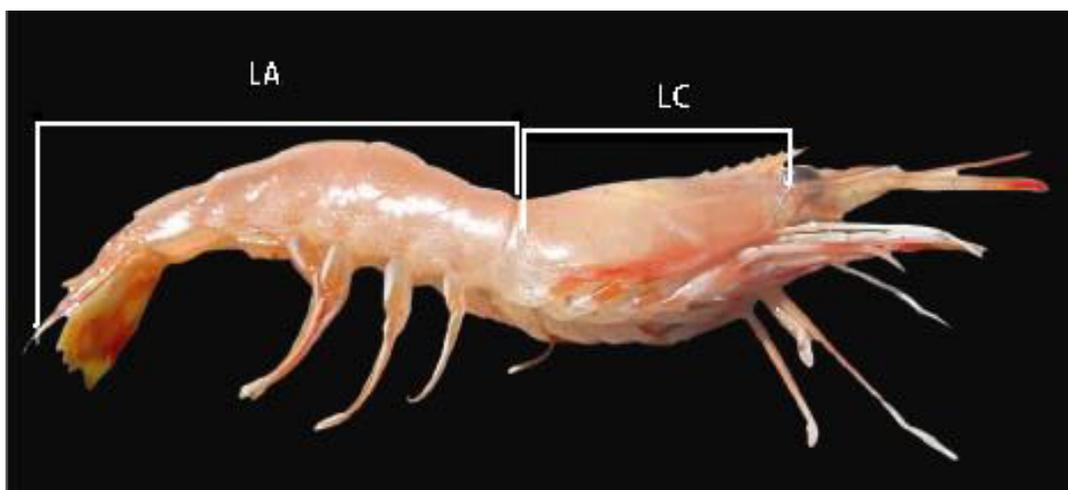


Figura 6. Mediciones morfométricas de *Solenocera agassizii*. LA (longitud del abdomen) corresponde a la distancia entre el borde interno de la órbita del ojo y el borde externo del caparazón. LC (longitud del caparazón) es la medida tomada desde el inicio del primer segmento abdominal hasta la punta del telson.

3. Desarrollo de sugerencias para un plan de manejo adecuado del camarón fidel

Con base en la estimación de una talla de primera madurez sexual se estableció un rango de LT a la cual se debe pescar este recurso. Con la documentación de la

estacionalidad de la madurez sexual para las hembras de *S. agassizii* se buscaron picos reproductivos importantes en que la captura de este recurso deba vedarse. Además la asociación de la caracterización microscópica con la macroscópica de las gónadas facilita la observación *in situ* de hembras con estadios reproductivos avanzados. Esta observación *in situ* de hembras de *S. agassizii* y su clasificación dentro de la escala de madurez sexual rápida facilitaría la documentación de épocas reproductivas en que se deba aplicar un tipo de veda de pesca. Estos aspectos se utilizaron para el desarrollo de sugerencias para un plan de manejo adecuado del camarón fidel.

IV. RESULTADOS

Durante el periodo de muestreo (enero 2007 hasta enero 2008), se realizaron 13 giras al campo, tres giras al Pacífico-sur y diez al Pacífico central (Figura 3). Si bien se realizó un total de 43 arrastres, sólo en 24 de ellos se obtuvo suficiente muestra para ser analizada en el laboratorio. En cada mes de muestreo se obtuvo al menos una muestra para análisis, excepto para setiembre 2007. En total se analizaron 2175 hembras; que incluyeron 41 hembras en la histología gonadal, 100 en la obtención del IGS (Índice Gonadosomático), 117 para la observación del desarrollo del thelycum y las restantes se analizaron solamente en la medición de longitud y peso húmedo de las hembras.

1. Descripción de las características sexuales de las hembras de *Solenocera agassizii*

1-A. Descripción macroscópica de las gónadas

Al disectar las hembras por el dorso y observar sus gónadas, se diferenciaron cuatro estadios de desarrollo gonadal (I-IV). El estadio I representa la fase más temprana en el desarrollo mientras que el estadio IV la etapa de mayor madurez gonadal. En general se observan dos lóbulos de forma cilíndrica que van desde el último segmento abdominal hasta la porción dorsal del cefalotórax, sitio en donde de cada lóbulo se forman cuatro lóbulos. A continuación se describen los estadios de desarrollo gonadal a partir de sus caracteres macroscópicos y el Cuadro 2 muestra una comparación de las características principales de cada uno.

▪ Estadio I

Se observan los lóbulos en el abdomen como dos tiras delgadas ubicadas en posición súpero-lateral al tubo intestinal y cada lóbulo puede tener el mismo o menor ancho que el intestino. En este estadio los lóbulos no se tocan entre sí, sino hasta llegar al cefalotórax, sitio en que la gónada apenas sobrepasa la posición del corazón. La gónada es

translúcida en el abdomen, mientras que en el cefalotórax se torna de un color blancuzco (Figura 7). En este estadio, la gónada no se puede observar a través del exoesqueleto en camarones frescos.

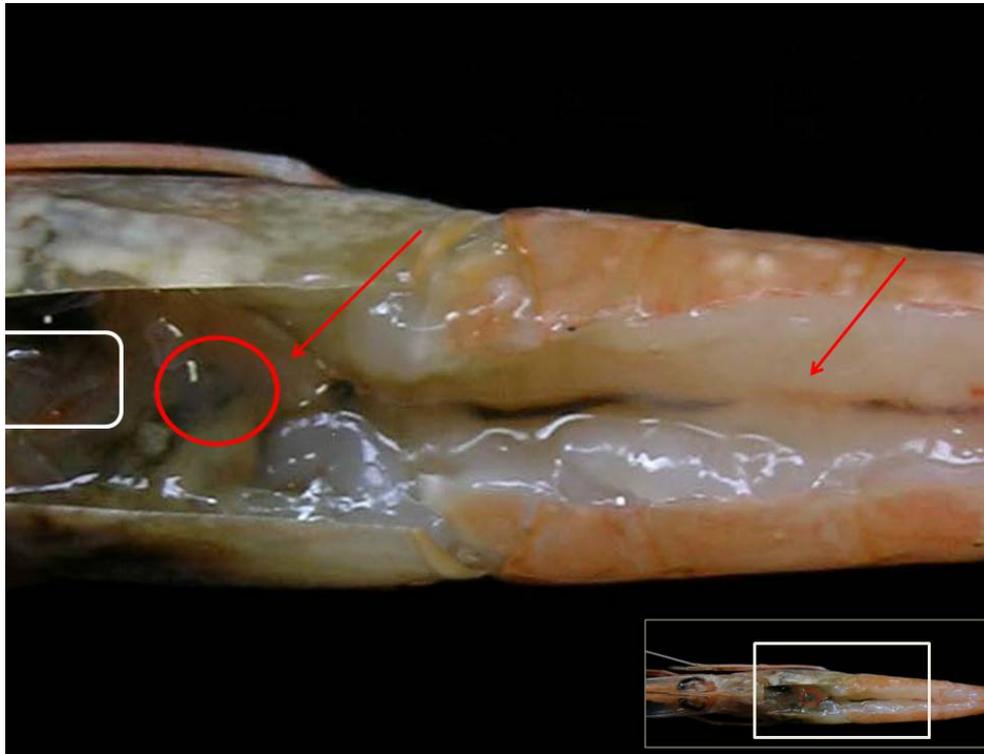


Figura 7. Desarrollo gonadal de *Solenocera agassizii*. **Estadio I**, gónada translúcida muy delgada. Las flechas indican la posición de la gónada, aunque en el abdomen no es muy visible y en el cefalotórax se nota una masa blancuzca. El círculo rojo indica el posicionamiento del corazón y el cuadrado blanco la posición del hepatopáncreas.

- **Estadio II**

Los lóbulos presentes en el abdomen pierden un poco la translucidez y toman un color rosa. Los lóbulos abdominales aumentan en grosor y se tocan uno al otro cubriendo el tubo digestivo, pero éste último aun se puede observar por la translucidez de la gónada. En el cefalotórax la gónada sobrepasa un poco más la posición del corazón, pero no la

posición del hepatopáncreas (Figura 8). La gónada no es visible a través de exoesqueleto en el camarón fresco.

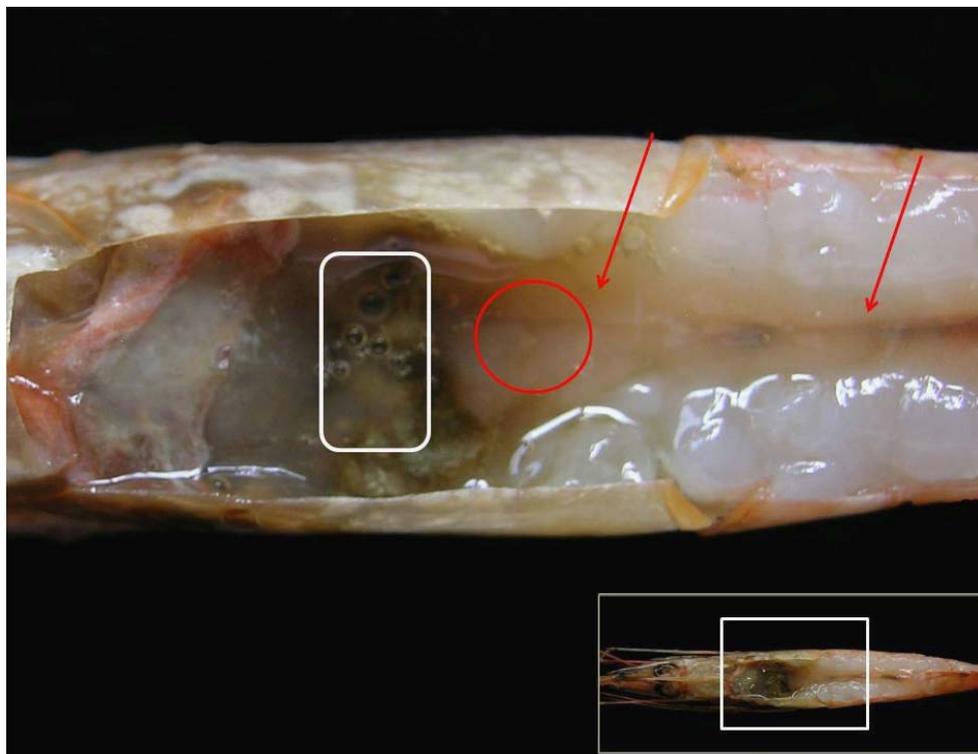


Figura 8. Desarrollo gonadal de *Solenocera agassizii*. **Estadio II**, gónada rosa menos delgada que en estadio I. Las flechas indican posición de la gónada. El círculo rojo indica el posicionamiento del corazón y el cuadrado blanco la posición del hepatopáncreas.

- **Estadio III**

Hay grandes cambios en la coloración y en el ancho de la gónada y ya no se logra ver el tubo digestivo a través de la gónada. En las fases menos maduras de este estadio las gónadas presentan una coloración anaranjada y conforme se acercan al estadio IV se oscurecen, pierden y se toman de un color vino claro. En la Figura 9 se puede observar una gónada en transición, en que los lóbulos del cefalotórax son de un color vino claro, mientras que los abdominales están en una fase más inmadura y se observan de un color anaranjado. La gónada abarca un mayor porcentaje del contenido cefalotorácico, sobrepasa aun más la posición del corazón, llegando más allá del la posición del hepatopáncreas. Es

muy importante asociar la coloración de la gónada su grosor, pues el último aspecto es una diferencia muy notable al comparar con el estadio previo. En especímenes frescos la gónada se observa como una zona oscura a través del exoesqueleto tanto en el cefalotórax como a nivel abdominal.

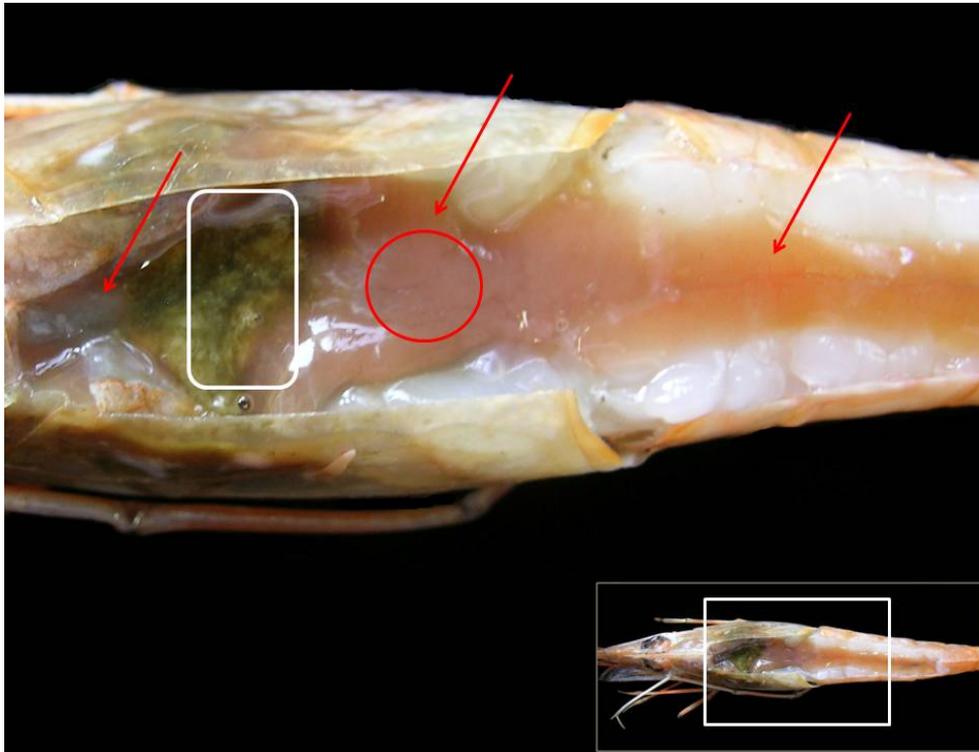


Figura 9. Desarrollo gonadal de *Solenocera agassizii*. **Estadio III**, gónada de naranja a vino claro gruesa. Las flechas indican posición de la gónada. En el cefalotórax se observa una coloración vino claro, mientras que en el abdomen la gónada tiene un color naranja. El círculo rojo indica el posicionamiento del corazón y el cuadrado blanco la posición del hepatopáncreas.

- **Estadio IV**

Aunque la gónada no aumenta mucho en grosor al compararla con el estadio III sí abarca más espacio dentro del cefalotórax. La gónada sobrepasa por mucho la posición del corazón así como la del hepatopáncreas llegando hasta las órbitas oculares. La gónada es de un color vino oscuro (Figura 10) y no es visible el intestino a través de la gónada. Al

igual que en el estadio III, la gónada del estadio IV se puede ver a través del exoesqueleto en camarones frescos. Sin embargo, solamente un corte del exoesqueleto permite distinguir ambos del estadios.

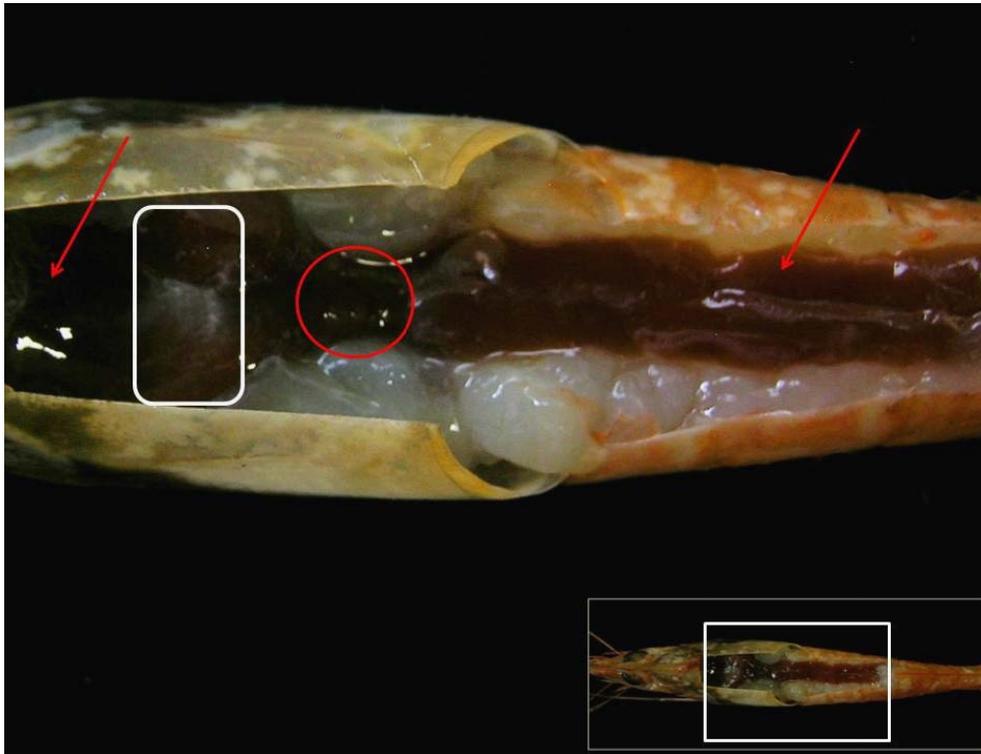


Figura 10. Desarrollo gonadal de *Solenocera agassizii*. **Estadio IV**, gónada oscura, color vino oscuro, muy gruesa. Las flechas indican posición de la gónada. El círculo rojo indica el posicionamiento del corazón y el cuadrado blanco la posición del hepatopáncreas.

1-B. Descripción microscópica (histología) de las gónadas

Una vez definidos macroscópicamente los cuatro estadios de desarrollo gonadal se analizó la clasificación por medio de cortes histológicos y se encontraron diferencias a nivel microscópico. Al igual que en el análisis macroscópico se diferenciaron cuatro estadios gonadales con el estadio I el menos desarrollado y el estadio IV con mayor madurez gonadal. Los tipos de células encontrados en los diferentes estadios de desarrollo gonadal fueron: células germinales, oogonia, oocitos previtelogénicos, oocitos

vitelogénicos y células foliculares. Cada estadio se caracteriza por la prevalencia de un tipo de célula: presencia de *oogonia* (estadio I), *oocitos previtelogénicos* (estadio II), *oocitos vitelogénicos* (estadio III) y *gránulos corticales* (estadio IV). No se pudo determinar un estadio de gónadas con los oocitos evacuados. A continuación se describen los estadios de desarrollo gonadal a partir de los caracteres microscópicos encontrados.

Cuadro 2. Principales características macroscópicas de los estadios gonadales de las hembras de *Solenocera agassizii*.

ESTADIO	COLORACIÓN	EN FRESCO ^a	CORAZÓN / HEPATOPÁNCREAS ^b
I	Translúcido a blancuzco 	No visible	SI / NO
II	Blancuzco a rosa 	No visible	SI / NO
III	Naranja a vino claro 	Visible	SI / SI
IV	Vino oscuro o marrón 	Visible	SI / SI

^a Observación en fresco de las gónadas a través del exoesqueleto.

^b Posición de la gónada en el cefalotórax se traslapa con la posición del corazón y/o del hepatopáncreas.

- **Estadio I**

Con base en un total de 14 hembras para este estadio, se encontró que está compuesto principalmente por dos tipos de células basofílicas (e. g. se tiñen con la hematoxilina): germinales y oogonia. Las oogonia están presentes en toda la gónada sin una ubicación específica, mientras que las células germinales se ubican en una zona central a lo largo de los lóbulos. Las oogonia son células redondeadas, pequeñas cuyo diámetro que varía entre 40 y 85 μm y con un promedio de 56.2 μm (Figura 12). Las oogonia son células fuertemente basofílicas, con un citoplasma apenas visible y un núcleo grande que posee de 3-5 nucleolos redondeados en la periferia nuclear (Figura 11A).

- **Estadio II**

En las gónadas de ocho hembras se hallaron cuatro tipos de células basofílicas: germinales, oogonia, oocitos previtelogénicos y foliculares. La diferencia primordial entre este estadio y el anterior es la presencia de oocitos previtelogénicos, que representan más de un 50% (en volumen) la composición celular de la gónada. La diferencia principal entre las oogonia y los oocitos previtelogénicos es su diámetro, pues los segundos promedian casi el doble que los primeros (128.9 μm) y varían entre 116 y 140 μm (Figura 12). Se puede observar un crecimiento del citoplasma en los oocitos y una fusión de los nucleólos que forman “cintas cortas” en la periferia del núcleo y la aparición de células foliculares que rodean los oocitos previtelogénicos (Figura 11B). La zona de células germinales se mantiene en el centro de los lóbulos, mientras que las oogonia y oocitos previtelogénicos están presentes a lo largo de toda la gónada.

- **Estadio III**

En las hembras en este estadio ($n = 9$) se encontraron cuatro tipos de células: germinales, oogonia, foliculares y oocitos vitelogénicos (acidofílicos). Este estadio se diferencia del anterior por la presencia de oocitos vitelogénicos en más de un 70% de la composición volumétrica celular. Hay dos diferencias fundamentales entre oocitos previtelogénicos y vitelogénicos: vitelogénicos son más grandes (diámetro $\bar{x} = 182.0 \mu\text{m}$, Figura 12) y están compuestos de gránulos de vitelo que le dan su carácter acidofílico (se tiñen con eosina, Figura 11C). La zona de células germinales continúa en la misma posición, aunque está reducida en el centro de los lóbulos, mientras que las oogonia y oocitos previtelogénicos están presentes en toda la gónada.

- **Estadio IV**

Para el estadio IV se analizaron 10 hembras, en las que se encontraron tres tipos de células: germinales, oogonia, y oocitos vitelogénicos con gránulos corticales. Este estadio se diferencia del anterior por la presencia de oocitos vitelogénicos con gránulos corticales en más de un 70% de la composición volumétrica celular. Estos oocitos aumentan en diámetro ($\bar{x} = 255.4 \mu\text{m}$, Figura 12) y adquieren gránulos corticales que se ubican en la periferia de cada célula (Figura 11D).

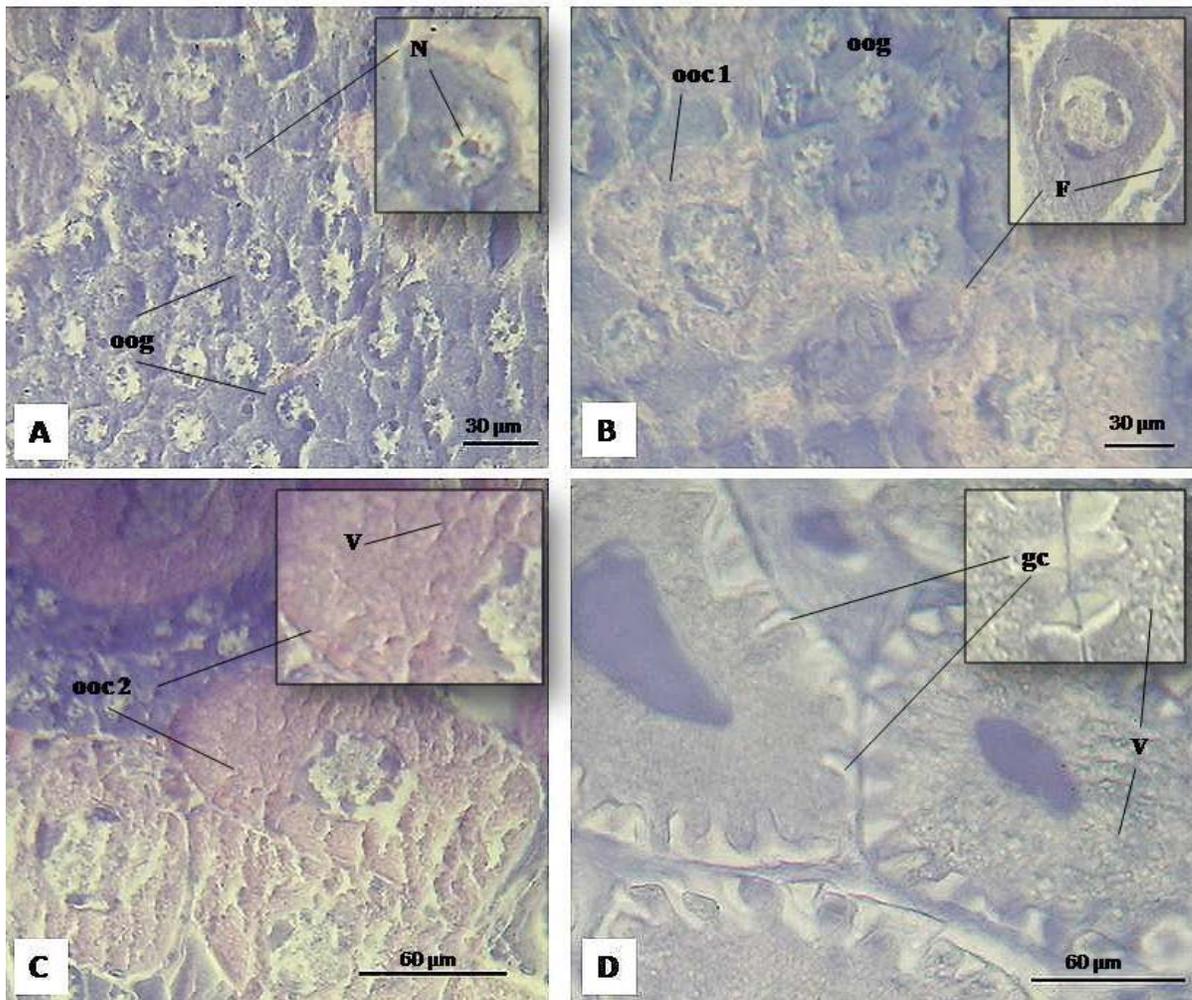


Figura 11. Cortes histológicos de los estadios de desarrollo gonadal de *Solenocera agassizii*. (A), *Estadio I*: oogonia (oog) con nucléolos (N) en el citoplasma. En recuadro oogonia aumentado con sus respectivos nucléolos. (B), *Estadio II*: oocitos previtelogénicos (ooc1), así como oogonia más pequeños. En recuadro: oocito previtelogénico aumentado, con células foliculares (F) rodeándolo. (C), *Estadio III*: oocitos vitelogénicos (ooc2), con gránulos de vitelo (V). En recuadro oocito vitelogénico aumentado, con gránulos de vitelo. (D), *Estadio IV*: oocitos vitelogénicos con gránulos corticales (gc) en la periferia. En recuadro gránulos corticales aumentado.

Cuadro 3. Rango, promedio (Escriba aquí la ecuación. \bar{x}) \pm desviación estándar (d. e.) y coeficiente de variación (CV) del diámetro los oogonia (Estadio I) u oocitos (Estadios II-IV) encontrados en los cuatro estadios de desarrollo gonadal de *S. agassizii*. n = número de hembras analizadas

ESTADIO	n	RANGO (μm)	$\bar{x} \pm \text{d.e.}$ (μm)	CV (%)
I	14	40 -85.5	56.2 ± 14.5^a	25.8
II	8	116- 140	128.9 ± 9.2^a	7.1
III	9	145- 234	182.0 ± 30.3^a	16.6
IV	10	233-286	255.4 ± 16.5^a	6.5

^a Presenta diferencias significativas con respecto al diámetro de los oocitos de los demás estadios de desarrollo gonadal.

Se encontraron diferencias significativas en diámetro promedio de los oocitos entre los estadios de desarrollo gonadal de las hembras de *S. agassizii* sin influencia de la LT (ANCOVA, $P < 0.05$) Las diferencias fueron encontradas el diámetro promedio entre todos los estadios (Tukey, $P < 0.05$). Al aumentar el estadio de desarrollo gonadal incrementa el diámetro promedio de los oocitos (Figura 12 y Cuadro 3).

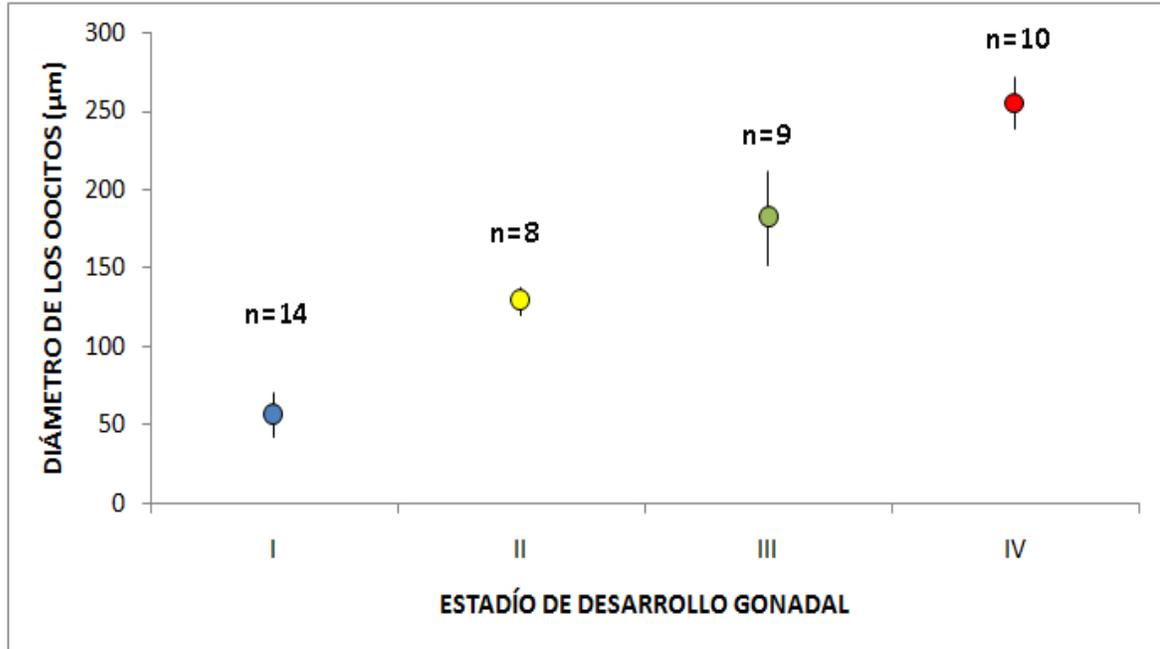


Figura 12. Diámetro (promedio \pm d. e.) de oocitos por estadio de desarrollo gonadal de las hembras de *Solenocera agassizii*.

1-C. Índice Gonadosomático (IGS) de los estadios de desarrollo gonadal

El IGS promedio estimado para los cuatro estadios de desarrollo gonadal (n= 100 hembras) mostrado en el Cuadro 4 presentó diferencias significativas entre los estadios de desarrollo gonadal (ANDEVA; $f= 85.697$; $P < 0.001$). Todos los estadios fueron significativamente diferentes (Tukey; $P < 0.05$), excepto los estadios I y II (Tukey; $P > 0.05$). Al progresar el desarrollo gonadal se incrementa el IGS (Figura 13 y Cuadro 4). El IGS casi se quintuplica entre los estadios II y III, y se duplica entre el III y IV.

Cuadro 4. Valores obtenidos de Índice Gonadosomático (%) para los estadios de desarrollo gonadal de *Solenocera agassizii*. Rango, promedio (\bar{x}) \pm desviación estándar (d. e.) y coeficiente de variación (CV). n = número de hembras analizadas.

ESTADIO	n	RANGO	$\bar{X} \pm d. e.$	CV (%)
I	33	0.15-0.58	0.36 ± 0.15	39.5
II	28	0.30-1.13	0.72 ± 0.21	29.17
III	15	1.07-10.19	3.79 ± 2.51	66.2
IV	15	2.95-12.96	6.65 ± 2.78	41.8

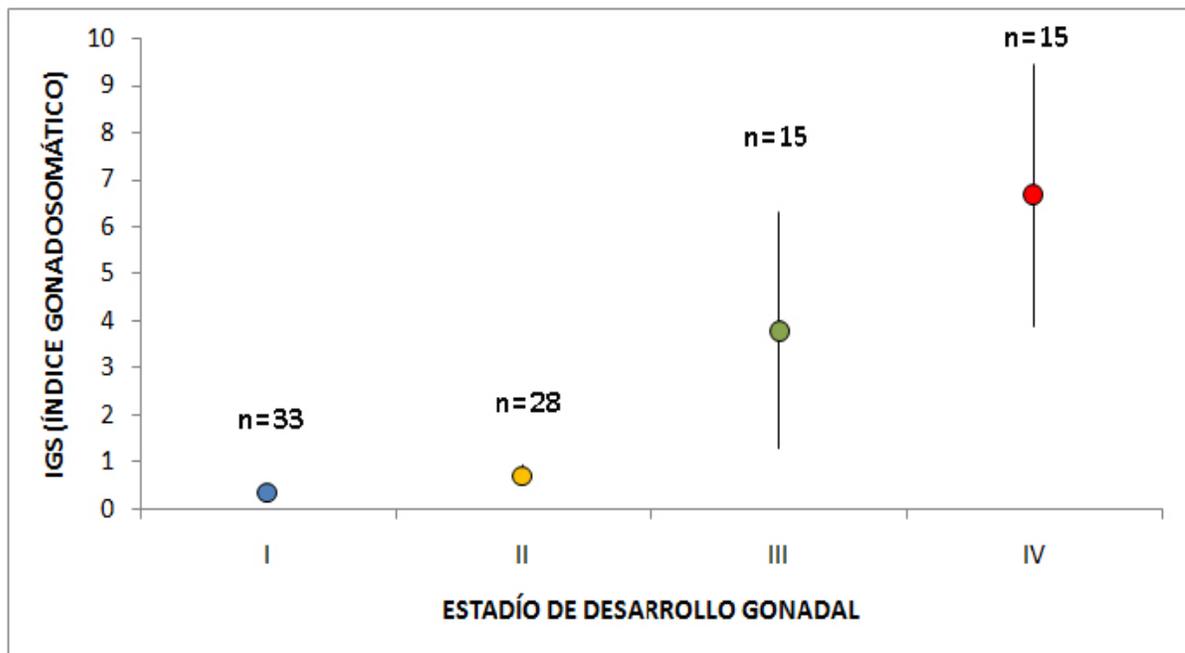


Figura 13. Índice Gonadosomático (promedio \pm d. e.) de los cuatro estadios de desarrollo gonadal de la hembras de *Solenocera agassizii*.

1-D. Descripción del desarrollo del thelycum

El thelycum de *S. agassizii* está ubicado en los esternitos XIV, XIII del cefalotórax (Figura 5). El esternito XIV presenta un par de proyecciones setosas elongadas longitudinalmente hacia la parte postero-ventral del esternito. Las proyecciones son paralelas entre sí, terminando en curva en las hembras grandes y en punta en las pequeñas. En las hembras grandes las proyecciones se extienden hacia la parte posterior del esternito y sobrepasa el pereiópodo V. La parte posterior del esternito XIII tiene una proyección setosa transversal en forma de plato que sale de cada pereiópodo IV y se proyecta sobre la parte anterior el esternito XIV. En la parte anterior del esternito XIII hay una evaginación en forma triangular. El thelycum de hembras pequeñas ($LT < L50$) presenta una menor cantidad de setas en las subestructuras medidas en comparación con hembras de mayor tamaño.

En todos los casos analizados las relaciones entre las mediciones (S1, S2, S3 y S4) de las subestructuras del thelycum y la talla (LT) de las hembras de *S. agassizii* se ajustan mejor a una regresión lineal (Cuadro 5). Sin embargo, como se puede observar en las figuras 14 y 15 la variación en LT explica menos de un 75% la variación en las mediciones de las subestructuras ($0.485 < r < 0.721$).

Con excepción del crecimiento isométrico ($0.90 < b < 1.10$) con respecto a la LT que presentó S4, todas las subestructuras mostraron un crecimiento alométrico positivo con la ecuación potencial ($b > 1.10$). Se utilizó la S1 para detectar la talla de madurez sexual morfológica, porque presentó el mejor ajuste en la relación potencial con LT. Para S1 hay un crecimiento alométrico negativo ($b < 0.90$) hasta los 91.4 mm LT, a partir de esta talla se detecta un crecimiento isométrico ($0.90 > b < 1.10$) hasta los 96.9 mm LT. En tallas mayores (96.9 mm LT) se detecta un crecimiento alométrico positivo ($b > 1.10$). Se determina la talla de madurez sexual morfológica a los 96.9 mm LT.

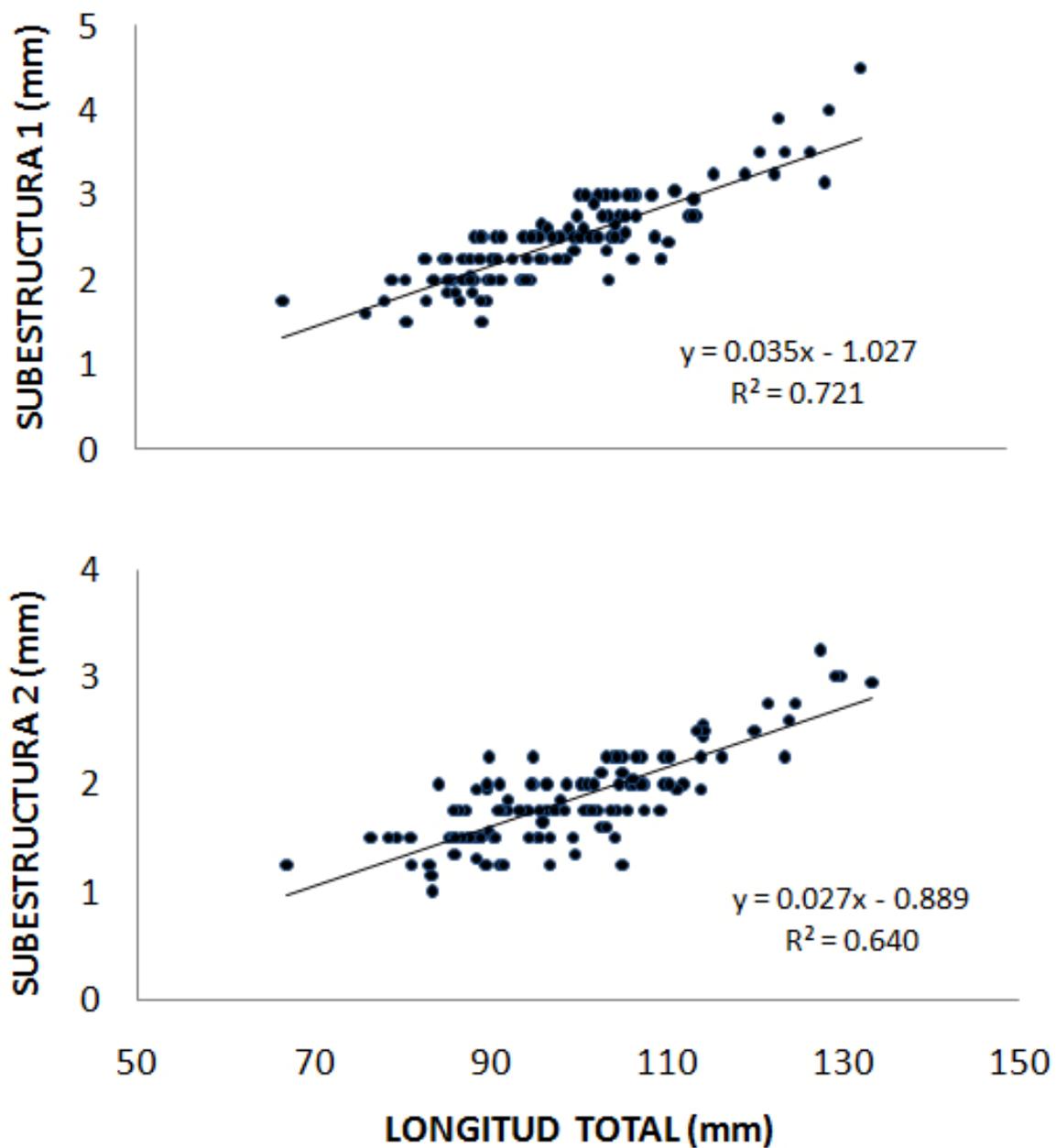


Figura 14. Relación entre la longitud total y las medidas de las subestructuras (S1, S2) del thelycum medidas para las hembras de *Solenocera agassizii*.

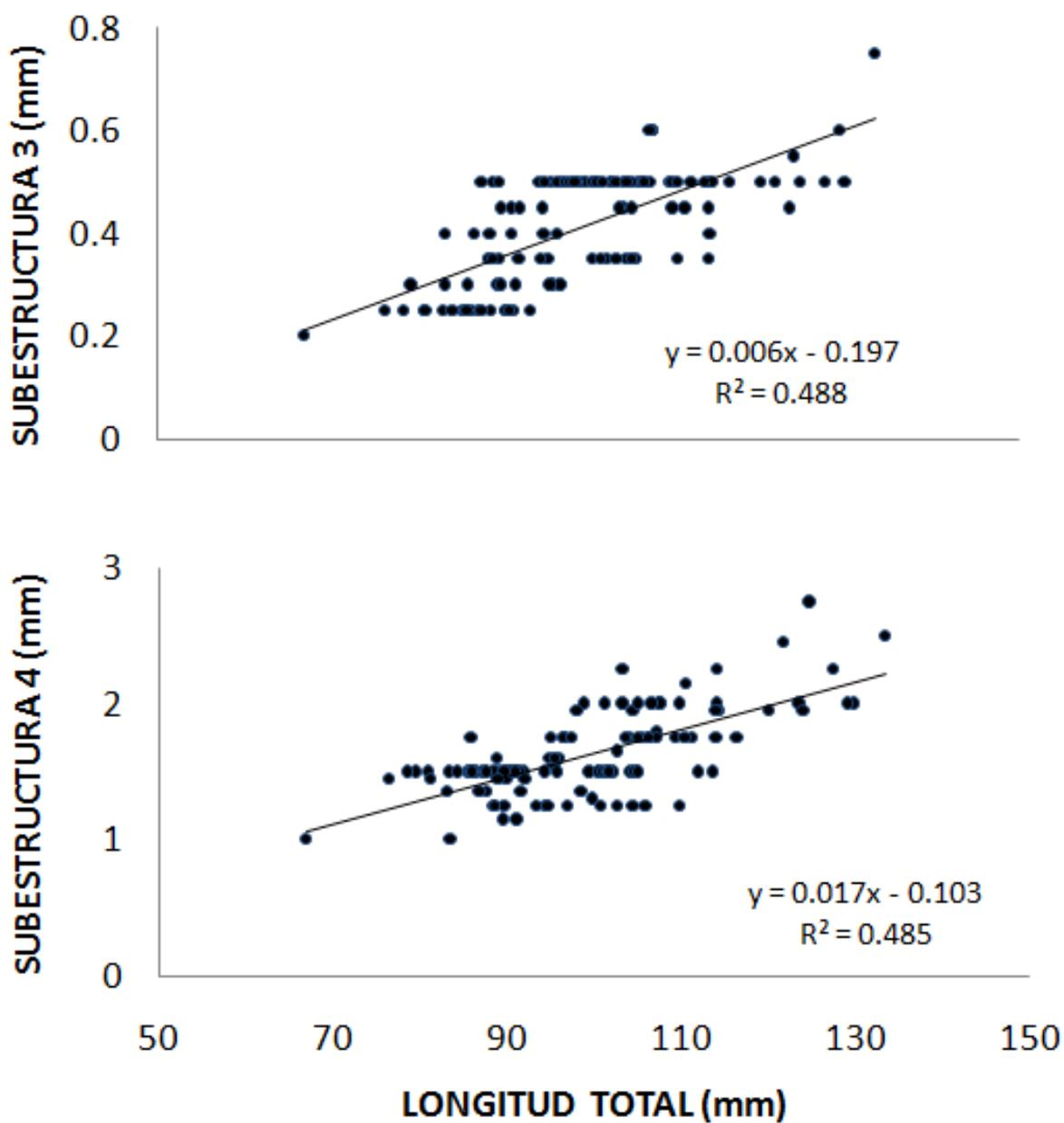


Figura 15. Relación entre la longitud total y las medidas de las subestructuras (S3, S4) del thelycum medidas para las hembras de *Solenocera agassizii*.

Cuadro 5. Ecuaciones lineales y potenciales obtenidas para la relación entre la LT y las subestructuras del thelycum (Subest.).

SUBEST.	RELACIÓN LINEAL		RELACIÓN POTENCIAL		TIPO DE CREC.*
	ECUACIÓN	R ²	ECUACIÓN	R ²	
S1	$y = 0.035x - 1.027$	0.721	$y = 0.064x^{1.358}$	0.699	+
S2	$y = 0.027x - 0.889$	0.640	$y = 0.003x^{1.395}$	0.587	+
S3	$y = 0.006x - 0.197$	0.488	$y = 0.000x^{1.641}$	0.510	+
S4	$y = 0.017x - 0.103$	0.485	$y = 0.016x^{1.003}$	0.452	0

***Tipo de crecimiento:** (+) alométrico positivo, (0) alométrico isométrico. En recuadro subestructura utilizada para determinar la talla de madurez sexual morfológica.

2. Medición de longitud y peso húmedo de las hembras de *Solenocera agassizii*.

Se analizaron 2175 hembras de *S. agassizii*, cuya LT promedio fue 99.0 mm, con una LT máxima y mínima de 153.5 y 55.5 mm, respectivamente. Los valores estimados de PT fueron de 10.3 g de promedio y un rango entre 1.3 y 35.5 g. La relación entre LT y PT de las hembras se ajusta mejor a una ecuación potencial (Figura 16).

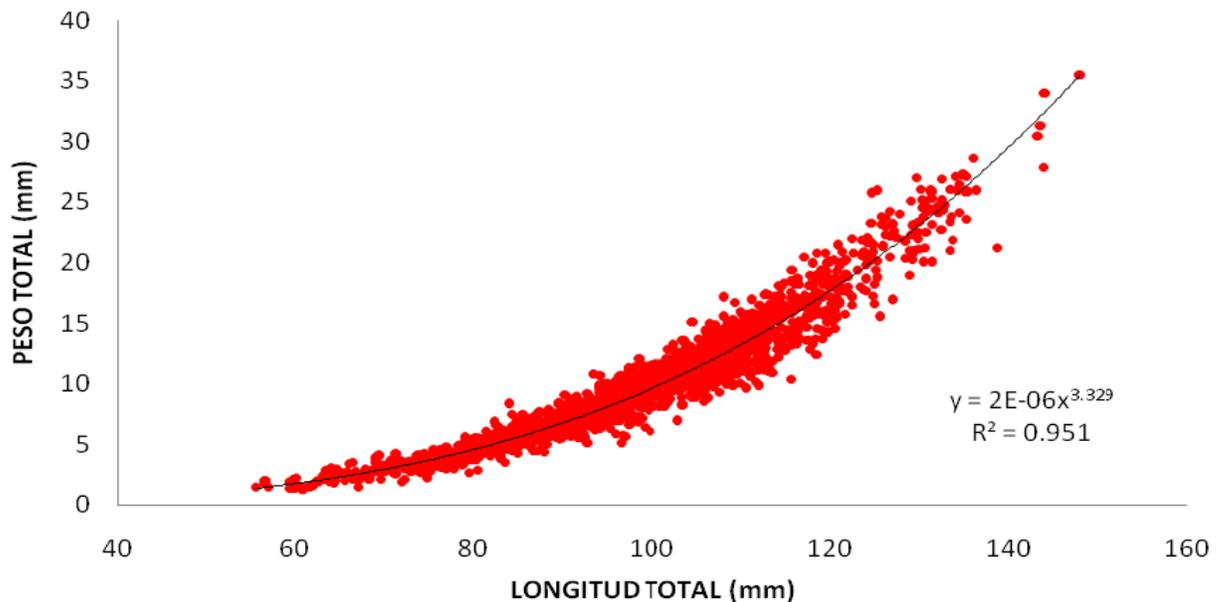


Figura 16. Relación entre la longitud total (LT) y el peso total (PT) de las hembras de *Solenocera agassizii*. N= 2175.

Durante el transcurso de los 13 meses de muestreo se encontraron hembras con las gónadas desarrolladas (en estadio III o IV), sin embargo hubo picos con porcentajes de hembras con gónadas desarrolladas mayores a un 35 en el mes de enero y entre los meses de junio y octubre (Figura 17). Para el mes septiembre no hay muestras. En enero de ambos años hay picos altos con valores mayores a un 55%, mientras que en el periodo entre junio y octubre del 2007 los valores están entre 35-43% de hembras con gónadas desarrolladas.

Con respecto a las tallas observadas en las hembras de *S. agassizii* de este estudio, solamente en los meses de junio a octubre del 2007 (exceptuando setiembre porque no hay datos) se encontraron especímenes con longitudes totales promedio mayores de 100 mm (Figura 17). Las tallas más frecuentes fueron encontradas entre los valores de 90.0 y 114.9 mm de longitud total, representando un 48 % de la totalidad de hembras. Un 36.5% está representado por hembras con tallas de longitud total entre 80.0 y 89.9 mm y 115.0 y 124.9 mm (Figura 18). Con respecto a la distribución de frecuencias del peso total, un 45% de las

hembras se encuentran dentro de 8.0 a 13.9 g. El 41 % de las hembras se encuentran entre pesos de 4.0 a 7.9 y 14.0 a 17.9 (Figura 19).

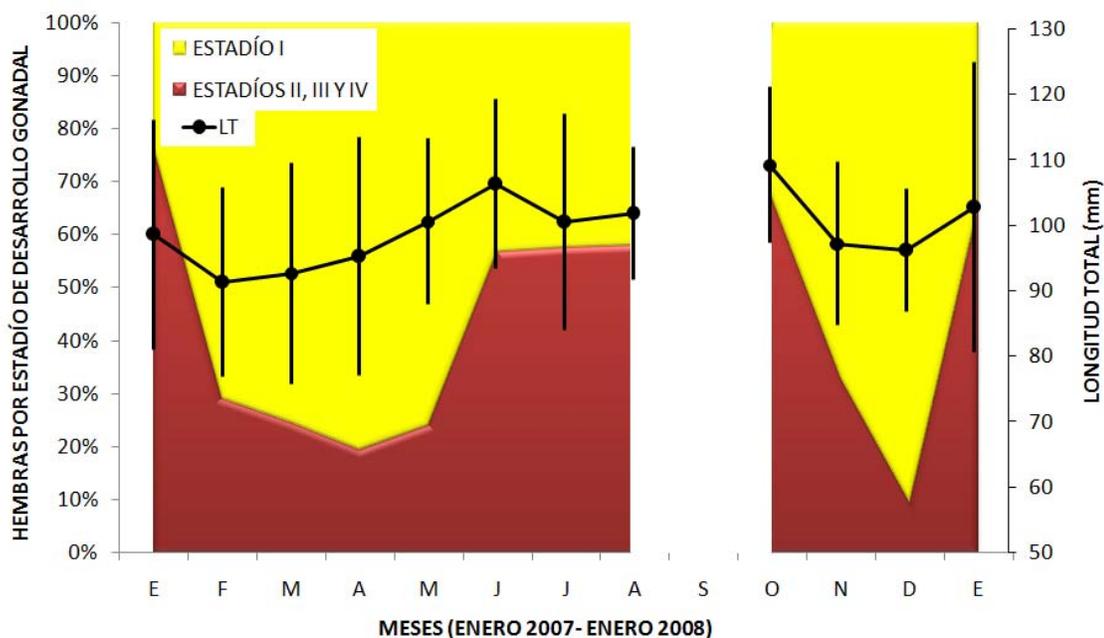


Figura 17. Porcentaje de hembras de *Solenocera agassizii* por estadio de desarrollo gonadal (EDG) por mes durante periodo de estudio (polígonos) y promedio (\pm d. e.) de la longitud total (LT) mensual (puntos y líneas). En el mes de setiembre no se obtuvo muestra de *S. agassizii*. N=2175.

Con respecto a la estimación de la talla de primera madurez sexual fisiológica (L50), se obtuvo un valor de 112.6 mm de longitud total en el que el 50% de las hembras de *S. agassizii* presentan estadios de madurez gonadal avanzado (estadios II, III o IV) (Figura 20). Tomando la talla de madurez sexual fisiológica como la talla mínima reproductiva y con base en la distribución de la frecuencia de tallas, se estima que más de un 50 % de las hembras capturadas en los arrastres aun no se ha reproducido (Figura 20).

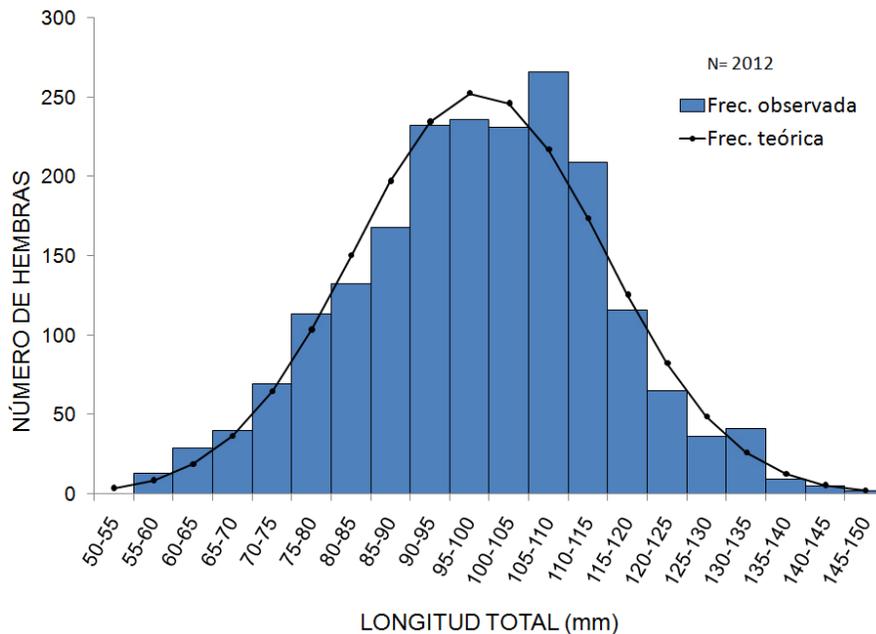


Figura 18. Distribución de frecuencias del longitud total para las hembras de *Solenocera agassizii* muestreadas. Frec. teórica: distribución de frecuencias con respecto a datos normales. N= 2012.

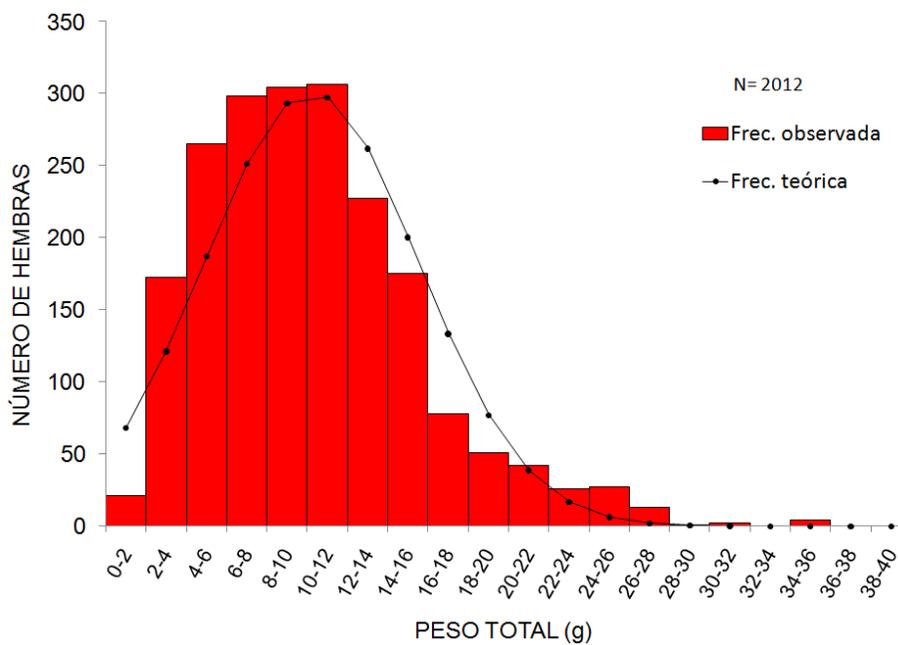


Figura 19. Distribución de frecuencias de la peso total para las hembras de *Solenocera agassizii* muestreadas. Frec. teórica: distribución de frecuencias con respecto a datos normales. N= 2012.

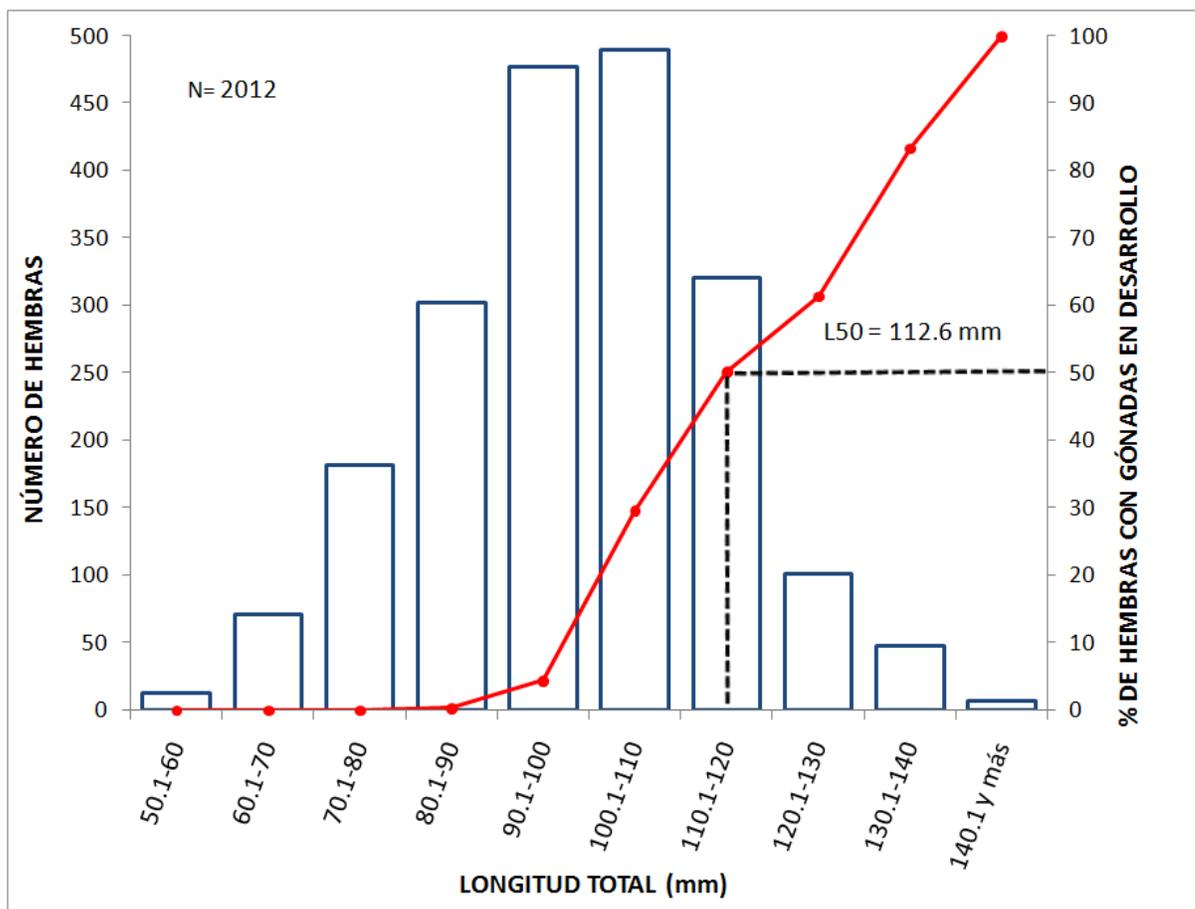


Figura 20. Distribución de frecuencias de la longitud total (LT) de las hembras de *Solenocera agassizii* y curva de acumulación de hembras con gónadas en desarrollo (estadios II, III y IV). Línea negra punteada indica valor de L50 (112.6 mm de LT).

V. DISCUSIÓN

I. Descripción sexual de las hembras de *Solenocera agassizii*

I-A. Descripción de las gónadas

La morfología macroscópica de la gónada de *Solenocera agassizii* se asemeja a las descripciones hechas para otras especies de camarones penaeoídeos, como por ejemplo *Solenocera choprai* Nataraj, 1945 (Dineshbabu & Mannisery 2008), *Farfantepenaeus paulensis* Pérez-Farfante, 1967 (Dumont *et al.* 2007) y camarones penaeidos en general (Dall *et al.* 1990). La examinación histológica del diámetro de los oocitos u oogonia permitió distinguir cuatro estadios de desarrollo gonadal diferenciables macroscópicamente. El número de estadios está dentro del rango descrito para diferentes especies de camarones penaeoídeos, en que se encontraron de 4 a 6 estadios de desarrollo gonadal para las hembras (Peixoto *et al.* 2003, Carbonell *et al.* 2006, Yamada *et al.* 2007) (Cuadro 6).

A pesar de que estos estudios difieren levemente en el número de estadios, las etapas principales del desarrollo gonadal son cinco (Cuadro 6): gónada inmadura; gónada en desarrollo o previtelogénica; gónada casi madura o vitelogénica, gónada madura y gónada en reabsorción (Ohtomi *et al.* 1998, Ayub & Ahmed 2002, Dumont *et al.* 2007) (Cuadro 6). Sin embargo, en el caso de *S. agassizii* no fue posible diferencia de otros estadios el descrito por muchos como un proceso de reabsorción (Ayub & Ahmed 2002, Peixoto *et al.* 2003, Carbonell *et al.* 2006). La imposibilidad de identificar este estadio puede deberse a que esta fase del desarrollo dura pocos días (Baelde 1997), lo que hace difícil la captura de una hembra con una gónada en ese estadio de desarrollo (Dumont & D’Incao 2004) o bien, por la dificultad de diferenciarlo de los estadios tempranos del desarrollo gonadal (Dumont *et al.* 2007). El estadio de reabsorción tampoco ha sido diferenciado de estadios previtelogénicos en otras especies: *Haliporoides sibogae* de Man, 1907 (Baelde 1997) *Solenocera melantho* de Man, 1907 (Ohtomi *et al.* 1998),

Farfantepenaeus paulensis Pérez-Farfante, 1967 (Peixoto *et al.* 2003), *Penaeus monodon* Fabricius, 1789 (Peixoto *et al.* 2005).

Cuadro 6. Estadios de desarrollo gonadal descritos para diferentes especies de camarones penaeoideos.

REFERENCIA (ZONA DE ESTUDIO)	ESPECIE (S) (# DE ESTADIOS)	ESTADIOS
Peixoto <i>et al.</i> 2003 (Sur de Brasil, 27°S)	<i>Farfantepenaeus paulensis</i> Pérez-Farfante, 1967 (4)	Estadio I (inmaduro) Estadio II (en desarrollo) Estadio III (maduro) Estadio IV (evacuado)
Cestari Dumont <i>et al.</i> 2007 (Costa norte del estado de Santa Catarina State, Brazil)	<i>Farfantepenaeus paulensis</i> Pérez-Farfante, 1967 (4)	Estadio I (inmaduro) Estadio II (en desarrollo) Estadio III (maduro) Estadio IV (evacuado)
Demestre & Fortuno 1992 (Costa Catalana, Mediterráneo)	<i>Aristeus antennatus</i> (Risso 1816) (5)	1. Fase de proliferación 2. Fase meiótica 3. Fase previtelogénica 4. Fase vitelogénica endógena 5. Fase vitelogénica exógena 6. Fase de absorción
Carbonell <i>et al.</i> 2006 (Mar Mediterráneo Noroeste)	<i>Aristeus antennatus</i> (Risso 1816) (6)	Tipo I: juvenil inmaduro Tipo II: estadio descanso de adulto Tipo III: foliculogénesis Tipo IV: vitelogénesis exógena Tipo V: ovario maduro, adulto en desove Tipo VI: ovario pos- desove, en absorción
Yamada <i>et al.</i> 2007 (Bahía de Tokio)	<i>Trachysalambria curvirostris</i> (Stimpson, 1860) (4)	Estadio 1: oogonium y sinapsis Estadio 2: perinucleolos tempranos, perinucleolos tardíos, y sin vitelo Estadio 3: perinucleolos tardíos, sin vitelo y con vitelo

		Estadio 4: estadio de premaduración
Ohtomi <i>et al.</i> 1998 (Bahía de Kagoshima, Japan)	<i>Solenocera melantho</i> de Man, 1907 (4)	1. Proliferación 2. Previtelogénico 3. Vitelogénico 4. Premaduración
Ayub & Ahmed 2002 (Costa de Paquistán)	<i>Fenneropenaeus (Penaeus) penicillatus</i> (Alcock, 1905) <i>Fenneropenaeus (Penaeus) merguiensis</i> (De Man, 1888) <i>Metapenaeus affinis</i> (Milne Edwards, 1837) <i>Penaeus stylifera</i> (Milne Edwards, 1837) (6)	1. Ovario no desarrollado 2. Ovario en desarrollo 3. Ovario casi maduro 4. Ovario totalmente maduro R. Ovario en reabsorción R/D. Ovario en reabsorción / desarrollo
Baelde 1997 (Sureste de Australia)	<i>Haliporoides sibogae</i> (4)	1. Estadio previtelogénico (células germinales predominantes) 2. Estadio previtelogénico oocitos predominantes 3. Estadio vitelogénico 4. Estadio posvitelogénico

Para las hembras de *S. agassizii* el desarrollo gonadal comienza con la presencia de células germinales ubicadas centralmente y oogonia altamente basofílicas en la periferia del ovario. La apariencia macroscópica de una gónada delgada y translúcida en el estadio I es una característica común de etapas tempranas encontrada en varias especies de camarones, por ejemplo: *Solenocera melantho* (Ohtomi *et al.* 1998), *Penaeus brasiliensis* (Quintero & Gracia 1998) y *Aristeus antennatus* (Carbonell *et al.* 2006). Según Carbonell *et al.* (2006), la localización de las células germinales (zona de proliferación) puede ser el resultado de la presión producida por el crecimiento de los oocitos. Esta presión podría causar la reubicación de estas células de una posición inicial periférica a una posición central en las gónadas maduras (Carbonell *et al.* 2006). Sin embargo, en el caso de las hembras de *S. agassizii* las células germinales se mantuvieron ubicadas centralmente desde el primer estadio de desarrollo hasta el último estadio descrito. Esta es la ubicación más

común entre camarones (Carbonell *et al.* 2006), como por ejemplo: *Artemisa longinaria* Bate 1888 (Dumont & D’Incao 2004) y *Farfantepenaeus paulensis* (Peixoto *et al.* 2003).

Las oogonia posteriormente se desarrollan en oocitos previtelogénicos y aparecen células foliculares que los rodean. La gónada en este estadio (II) es delgada de color rosado-anaranjado claro a nivel macroscópico. El comienzo de la coloración en la gónada es característico del inicio de la vitelogénesis endógena (Anderson *et al.* 1984, 1985, Carbonell *et al.* 2006) y ha sido descrito en *Solenocera choprai* (Dineshababu & Mannisery 2008), *Solenocera melantho* (Ohtomi *et al.* 1998), *Haliporoides sibogae* (Baelde 1992), y otros. Por otro lado, la presencia de células foliculares alrededor de los oocitos fue reportada también para *Trachysalambria curvirostris* (Yamada *et al.* 2007), *Penaeus monodon* (Fabricius 1798) (Quinitio *et al.* 1993) y *Aristeus antennatus* (Carbonell *et al.* 2006) y descrita como necesaria para el paso de material desde el oolema hacia la célula durante la vitelogénesis exógena (Peixoto *et al.* 2003, Carbonell *et al.* 2006). Por lo tanto, los resultados de este estudio confirman observaciones macroscópicas similares en otras especies de camarones penaeoideos.

Durante la vitelogénesis exógena (estadio III) los oocitos previtelogénicos desarrollan plaquetas de vitelo de manera masiva, hasta transformarse en oocitos vitelogénicos. Esta cantidad de plaquetas de vitelo le dan a la gónada una coloración macroscópica de anaranjado a vino claro y a su vez le brindan un carácter altamente acidofílico (Peixoto *et al.* 2003, Carbonell *et al.* 2006). El aumento en las dimensiones de la gónada es característico de este estadio (Ramírez-Llodra & Segonzac 2006).

Finalmente, en el estadio IV los oocitos vitelogénicos adquieren gránulos corticales esféricos y acidofílicos en la membrana celular, los núcleos oocíticos se reducen de tamaño, las células foliculares que rodeaban a los oocitos desaparecen y la gónada macroscópicamente pasa a un color vino oscuro o marrón. La reducción de tamaño del núcleo se debe a su desintegración durante un proceso denominado GVBD (germinal vesicle breakdown) (Anderson *et al.* 1984, Yano 1995). La presencia de los gránulos corticales caracteriza a un oocito maduro (Peixoto *et al.* 2003, Carbonell *et al.* 2006,

Cestari Dumont *et al.* 2007) al igual que la desaparición de las células foliculares (Anderson *et al.* 1984). Se ha determinado que la formación de gránulos corticales prepara al oocito para una posible fecundación (Clark *et al.* 1980, 1990). La desaparición de las células foliculares es una señal de que la ovulación va a ocurrir en menos de una semana, pues la pérdida la matriz de células foliculares libera los oocitos, en el lumen ovárico para constituir el “desove” (Anderson *et al.* 1984, 1985).

Para las hembras de *S. agassizii* no se determinó un estadio gonadal con oocitos evacuados (o en proceso de reabsorción), proceso que ocurre después de la ovulación (Anderson *et al.* 1984, 1985, Ayub & Ahmed 2002, Carbonell *et al.* 2006). Anderson *et al.* (1984) explican que a partir de los oocitos restantes después de un desove, *Sicyonia ingentis* puede producir otro desove en un periodo equivalente a un 20-25 % del tiempo que se requeriría para redesarrollar oocitos desde el primer estadio.

Durante el desarrollo gonadal de las hembras de *S. agassizii* se encontró la coexistencia de oocitos característicos de varios estadios, tal como se reportó para *Artemisa longinaris* (Dumont & D’Incao 2004) y *Solenocera melantho* (Ohtomi *et al.* 1998). Ohtomi *et al.* (1998) sugieren que la coexistencia de oocitos de diferentes fases indica un desarrollo asincrónico dentro de la gónada.

El aumento del diámetro de los oocitos al avanzar la madurez de la gónada está dentro del rango descrito para otras especies de camarones penaeoídeos (Baelde 1992, Quintero & Gracia 1998, Cha *et al.* 2004, Carbonell *et al.* 2006, Dineshbabu & Manissery 2008). El diámetro se incrementa principalmente por la acumulación de vitelo durante el proceso denominado vitelogénesis (Quintero & Gracia 1998, Tsukimura 2001). El mayor aumento en el diámetro de los oocitos se dio entre los estadios I y II. Sin embargo, según el IGS la gónada aumenta más en tamaño entre los estadios II y III. Una posible explicación de esta aparente incongruencia es que el desarrollo asincrónico de las gónadas de *S. agassizii* permite que sólo cerca de un 50% de la gónada esté representado por oocitos previtelogénicos capaces de realizar vitelogénesis endógena al llegar al estadio II. Entonces, a pesar del gran crecimiento de los oocitos previtelogénicos, la gónada no

aumenta tanto en volumen como lo hace al llegar al estadio III, en la que oocitos vitelogénicos con capacidad de realizar vitelogénesis exógena representan más de un 70 % de las células de la gónada. Esta densidad aumenta el volumen de la gónada (reflejado en el IGS), cuya apariencia macroscópica se oscurece por la gran cantidad de vitelo (Quintero & Gracia 1998).

1-B. Caracterización del desarrollo del thelycum

En *Solenocera agassizii* se determinó un crecimiento lineal de las subestructuras medidas, especialmente en el par de protuberancias en la parte anterior del esternito XIV (S1 y S2). Este par de protuberancias tiende a juntarse en hembras de tallas mayores y presentan una mayor cantidad de setas. El acercamiento de este par de protuberancias en la parte anterior del esternito XIV con el crecimiento de los individuos y el aumento en el número de setas presentes también fue observado para otras especies del género *Solenocera* del Atlántico oeste (Pérez-Farfante & Bullis 1973).

A pesar de la importancia del desarrollo del thelycum para una reproducción exitosa en camarones penaeoídeos (King 1948, Pérez-Farfante 1975, Qunitio *et al.* 1993), el uso de caracteres sexuales secundarios para determinar una talla de madurez morfológica no se ha aprovechado en los camarones, mientras que el uso de dichos caracteres es más frecuente en cangrejos (Pinheiro & Fransozo 1998, Dalabona *et al.* 2005). Qunitio *et al.* (1993) describieron cambios morfológicos en el ovario asociado al desarrollo del thelycum (tipo cerrado) de *Penaeus monodon*, mientras que Hoang *et al.* (2002) describen el crecimiento y desarrollo de los caracteres sexuales de *Penaeus merguensis* (thelycum cerrado), pero ninguno de esos estudios determinó una talla de madurez morfológica. La evaluación del thelycum de *S. agassizii* para determinar una talla de madurez morfológica es el primer esfuerzo de este tipo, puesto que la determinación de la talla de madurez sexual en camarones se ha basado principalmente en la madurez fisiológica de las hembras (Ohtomi 1998, Cha *et al.* 2004, Aragon-Noriega *et al.* 2004).

Para las hembras de diversas especies de decápodos, como *Panulirus cygnus* George 1962 (Melville-Smith & Lestang 2006), *Metapenaeus joyneri* (Miers, 1880) (Cha *et al.* 2004), *Aristaemorpha foliacea* (Belcari *et al.* 2003) y *Aristeus antennatus* (Carbonell *et al.* 2006), se ha utilizado la presencia de la masa espermática como una señal de madurez sexual. La presencia de espermátóforo en las hembras de *S. agassizii* fue observado con poca frecuencia (obs. pers.), pues probablemente debido al arte de pesca muchos se pueden desprender de la hembra (Baelde 1992). Sin embargo, la talla de madurez morfológica estimada para *S. agassizii* (96.9 mm de LT) en este estudio, coincide con la LT en que se encontraron hembras con espermátóforo adherido (obs. pers.). Por lo tanto, se concluye que la metodología empleada en este trabajo para determinación de la madurez sexual morfológica fue exitosa, ya que permite estimar la talla en que la hembra ya es capaz de recibir exitosamente el espermátóforo brindado por el macho.

2. Longitud y peso húmedo de las hembras de *Solenocera agassizii*

En las hembras de *S. agassizii* existe una relación potencial positiva entre la longitud total y el peso total (Figura 16), lo que indica un incremento proporcionalmente mayor en el peso de los individuos conforme aumenta su longitud. Este resultado concuerda con similares observaciones sobre el crecimiento de decápodos (Gueguen 1997, Díaz *et al.* 2003, Branco 2005).

La presencia de hembras con gónadas maduras y en maduración durante todos los meses de muestreo (enero 2007 a enero 2008) aunada a la presencia simultánea de hembras en todos los estadios de desarrollo gonadal, indica una reproducción continua de la especie durante el periodo de muestreo. Comportamientos similares han sido descritos para muchas especies de decápodos, como *Solenocera choprai* (Dineshbabu & Manissery 2008), *Artemisa longinaris* (Castilho *et al.* 2007) y *Sicyonia dorsalis* (Castilho *et al.* 2008a). A pesar de que la reproducción no muestra una marcada estacionalidad, se pueden observar picos reproductivos en los que ≥ 50 % de hembras están maduras o en maduración entre

mayo y octubre (setiembre sin datos) y en enero (Figura 17). La presencia de picos de mayor intensidad reproductiva en ciertas épocas del año ha sido asociada con cambios en la temperatura del agua de mar (Leal-Gaxiola *et al.* 2001, López-Martínez *et al.* 2002) y en la disponibilidad de alimento para especies del Golfo de California (Aragón-Noriega *et al.* 2004) y de Brasil (Castilho *et al.* 2008a). Los meses con temperaturas más altas afectan positivamente la reproducción, ya sea porque afectan directamente el desove, la maduración gonadal o ambos, mediante la aceleración del metabolismo (López-Martínez *et al.* 2002, da Costa & Franzoso 2004). Se ha propuesto que el aumento en el contenido de clorofila en el mar o la presencia de afloramientos está asociado con la disponibilidad de alimento para protozoas planctónicas (Aragón-Noriega *et al.* 2004, Castilho *et al.* 2007). La relación entre la disponibilidad de alimento y un aumento en el número de larvas ha sido sugerida para las siguientes especies subtropicales: *Pleoticus muelleri* (Castilho *et al.* 2008b), *Sicyonia dorsalis* (Castilho *et al.* 2008a), *Rimapenaeus constrictus* Stimpson, 1874 (Da Costa & Franzoso 2004).

La presencia de hembras grandes (mayores al L50) con gónadas en estadios inmaduros de desarrollo indica la probabilidad de que éstas se reproduzcan más de una vez durante su vida, lo que ha sido observado para muchas especies de camarones subtropicales incluyendo: *H. sibogae* (Baelde 1992), *R. constrictus* (Da Costa & Franzoso 2004), *S. melantho* (Ohtomi *et al.* 1998). Adicionalmente, la presencia de oocitos asincrónicos dentro de la gónada en hembras maduras sugiere que sea muy probable que una hembra libere oocitos varias veces durante el periodo reproductivo (Ohtomi *et al.* 1998).

El rango de distribución de frecuencias de LT corresponde a 55.5 - 148 mm (18.5 – 51.0 mm LC), lo que coincide con las tallas reportadas (Holthuis 1980, Hendrickx 1996). Las tallas máximas reportadas para *Solenocera membranacea* (30 mm LC) (Demestre *et al.* 1993), *Pleoticus muelleri* (42 mm LC) (Díaz *et al.* 2003), *Solenocera melantho* (45.9 mm LC) (Ohtomi *et al.* 1998), *Haliporoides sibogae* (46 mm LC) (Baelde 1992), *Solenocera choprai* (110 mm LT) (Dineshbabu & Manissery 2008), y las tallas máximas

encontradas en este trabajo (51 mm LC, 148 mm LT) indican que *S. agassizii* es la especie de los camarones solenocéridos de mayor talla.

Las hembras de *S. agassizii* alcanzan primero la madurez sexual morfológica (96.9 mm LT; 31.7 mm LC) y después la madurez sexual fisiológica (112.6 mm de LT; 37.6 mm LC). No existen reportes previos sobre tallas de madurez sexual de *S. agassizii* para una comparación con los resultados obtenidos en este trabajo. Sin embargo, para *Penaeus merguensis* se encontró, al igual que para *S. agassizii*, un desarrollo de los caracteres sexuales secundarios alcanzado antes de la madurez sexual fisiológica (Hoang *et al.* 2002). Pinheiro & Fransozo 1998 describen para las hembras de *Arenaeus cribrarius* Portunidae (Lamarck, 1818) la presencia de una sincronía entre la madurez sexual morfológica y la fisiológica. Sin embargo, en el mismo trabajo se cita la presencia de una madurez asincrónica en la que puede ocurrir la madurez sexual morfológica antes de la fisiológica o viceversa, dependiendo de la especie.

Más de un 50 % de las hembras capturadas en los arrastres no habían alcanzado la talla de mínima reproductiva (112.6 mm de LT), lo que indica que el arte de pesca que se está utilizando no es el adecuado. Este aspecto pone en gran peligro el recurso de camarón fidel (*S. agassizii*) debido a que no se está dando oportunidad para gran parte de su población se reproduzca. Si se continúa pescando este recurso de la misma manera podría culminar con el recurso. Por esta razón es urgente estudiar con más detalle el arte de pesca y analizar la posibilidad de modificarla, de tal forma que se reduzca la cantidad de hembras de tallas prereproductivas capturadas.

3. Desarrollo de sugerencias para un plan de manejo adecuado del camarón fidel

3-A. Monitoreo mensual para la descripción macroscópica de las gónadas

Los cuatro estadios de desarrollo gonadal descritos para el camarón fidel pueden ser usados para realizar monitoreos de la población. Se puede realizar un monitoreo sencillo a

bordo de la embarcación o en laboratorio, mediante el uso de la escala de madurez gonadal macroscópica. A través del exoesqueleto (sin realizar disecciones) se pueden clasificar las gónadas de las hembras de *Solenocera agassizii* en inmaduras y maduras en individuos frescos. Las gónadas inmaduras (estadios I y II) no son observables a través del exoesqueleto, mientras que las gónadas maduras (estadios III y IV) se observan como una mancha oscura en la región dorsal de la hembra (a lo largo del abdomen). Esta escala macroscópica debería ser utilizada para evaluar el comportamiento de la población de *S. agassizii* en los próximos años e indicar, cambios en el ciclo reproductivo anual y en las tallas de madurez sexual de las hembras.

3-B. *Periodo de veda durante los meses de mayor intensidad reproductiva:*

Aunque se encontraron hembras con gónadas maduras en todos los meses analizados los meses de enero del 2007, de mayo-octubre del 2007 (setiembre sin datos) y de enero del 2008 presentaron una mayor intensidad (Figura 17). Estos meses de mayor intensidad reproductiva podrían tomarse como base en caso de proponer un periodo de veda para *Solenocera agassizii* como recurso pesquero. La escogencia de dos o tres meses de veda dentro de estos periodos de mayor intensidad reproductiva es importante para brindarle a esta especie la oportunidad de reproducirse.

3-C. *Uso de la talla de madurez fisiológica como la talla mínima de madurez sexual:*

Las hembras de *S. agassizii* alcanzan su madurez fisiológica a una talla mayor que la talla de madurez morfológica (96.9 mm LT). Por lo tanto, la talla de madurez fisiológica (112.6 mm LT) contempla las hembras maduras morfológicamente. Entonces, es importante asumir la talla de madurez fisiológica como la talla mínima de madurez sexual para las hembras de *S. agassizii*. Por otro lado, la talla de madurez sexual de los machos de la mayoría de especies de camarones solenocéridos es alcanzada antes que las hembras (Castilho *et al.* 2008b, Dineshababu & Mannisery 2008). Sin embargo, es importante

estimar la talla de madurez sexual de los machos de esta especie, esto con la finalidad de asegurarse que la luz de malla escogida capture porcentajes bajos de individuos de ambos sexos que aún no han tenido la posibilidad de reproducirse.

La metodología empleada en este trabajo para establecer la madurez sexual morfológica fue exitosa para determinar la talla mínima en que la hembra ya es capaz de recibir exitosamente el espermatozoides brindado por el macho, debido a que las hembras encontradas con espermatozoides adherido están por encima de la talla (96.9 mm LT). Así que la ecuación de crecimiento alométrico ($y = ax^b$) utilizada anteriormente para braquiuros (Pinheiro & Fransozo 1993, 1998) podría emplearse en otros camarones con thelycum abierto.

3-D. *Selectividad de las redes de arrastres según la talla mínima de madurez sexual:*

Debido a que el porcentaje de hembras colectadas por debajo de la talla de madurez sexual es muy alto (> 50%), es urgente el análisis del arte de pesca. Es especialmente importante analizar la selectividad de las redes utilizadas en los arrastres y evaluar la distribución de frecuencia de tallas capturadas al modificar la luz de malla de las redes de arrastre. Dicha información permitiría disminuir la cantidad de hembras en tallas prereproductivas capturadas y que las hembras de *Solenocera agassizii* se reproduzcan. En este punto es importante tomar en cuenta también la talla mínima de madurez sexual de los machos del camarón fidel, como se mencionó en el punto anterior.

VI. CONCLUSIONES

A pesar de que el camarón fidel (*Solenocera agassizii*) es de gran importancia comercial para la pesca de profundidad del Pacífico costarricense, hasta el momento carece de un plan de manejo para la especie. La descripción de la biología reproductiva realizada para esta tesis puede servir como una base fundamental para elaborar estrategias para manejar adecuadamente este recurso pesquero.

Se lograron determinar cuatro estadios de desarrollo gonadal asociados macroscópica y microscópicamente para las hembras de *Solenocera agassizii*. Los cuatro estadios encontrados (inmadura; previtelogénica; vitelogénica y madura) representan las etapas principales del desarrollo gonadal descritas para otras especies de camarones penaeoídeos. Fue imposible determinar un quinto y último estadio de la gónada (en reabsorción) después de la liberación de los oocitos para *S. agassizii*, posiblemente debido a que esta fase del desarrollo dura pocos días, lo que hace difícil la captura de una hembra con una gónada en ese estadio de desarrollo y a la dificultad de diferenciar de estadios tempranos del desarrollo gonadal.

La reproducción de *Solenocera agassizii* fue continua para el periodo de muestreo, pero presenta picos de mayor intensidad en enero del 2007, de junio a octubre (setiembre sin datos) del 2007 y enero del 2008. Durante un periodo dentro estos meses de mayor intensidad reproductiva sería oportuno imponer una veda de pesca para permitir una mejor reproducción de la especie.

La talla de madurez sexual fisiológica es alcanzada después que la talla de madurez morfológica por las hembras de *S. agassizii*. La talla mínima de madurez sexual para las hembras de *Solenocera agassizii* corresponde a 112.6 mm LT. Más de un 50% de las hembras obtenidas en los arrastres aún no han alcanzado la talla mínima de madurez sexual. Es urgente estudiar con más detalle el arte de pesca, especialmente la selectividad

de las redes y analizar la posibilidad de modificar las redes para disminuir la cantidad de hembras en tallas no reproductivas capturadas.

Aún hace falta realizar más estudios sobre la biología reproductiva de *S. agassizii* para lograr entender la reproducción de esta especie. La determinación de la talla de madurez sexual de los machos de la especie así como la investigación de la influencia de variables ambientales sobre los patrones reproductivos es necesaria para mejorar el conocimiento sobre la población de *S. agassizii* en el Pacífico costarricense. La actividad pesquera sin un manejo adecuado puede llevar a la exterminación de los recursos pesqueros y ese es motivo suficiente para continuar el monitoreo de la población de *S. agassizii*. La realización de estudios en los siguientes años es ineludible para que se lleve a cabo un buen monitoreo de la población y ver cómo está afectando la actividad pesquera el recurso pesquero.

VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alfaro, J. 1994. Ultraestructura de la glándula androgénica, espermatogénesis y oogénesis de camarones marinos (Decapoda: Penaeidae). *Rev. Biol. Trop.* 42(2): 121-129.
- Alfaro, J.; A., Palacios; T. M., Aldave & R. A., Angulo. 1993. Reproducción del camarón *Penaeus occidentalis* (Decapoda: Penaeidae) en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 41(3): 563-572.
- Alvaro, E. & E., Dupré. 2000. Arquitectura del ovario de la langosta de Juan Fernández, *Jasus frontales*. *Invest. Mar.* 28: 175-194.
- Anderson, S. L.; F., Wallis; H. & Clark. 1984. Timing of postvitellogenic ovarian changes in the ridgeback prawn *Sicyonia ingentis* (Penaeidae) determined by ovarian biopsy. *Aquaculture* 42: 257-271.
- Anderson, S. L.; F., Wallis; H., Clark & E. S. Chang. 1985. Multiple spawning and molt synchrony in a free spawning shrimp (*Sicyonia ingentis*: Penaeoidea). *Bio. Bull.* 168: 377-394.
- Aragón-Noriega, E. A. & E., Alcántara-Razo. 2005. Influence of sea surface temperature on reproductive period and size at maturity of brown shrimp (*Farfantepenaeus californiensis*) in the Gulf of California. *Mar. Biol.* 146: 373–379.
- Arcos, F. G.; I. S., Racotta; E. Palacios & A. M. Ibarra. 2005. Ovary development at the onset of gametogenesis is genetically determined and correlated with reproductive traits at maturity in shrimp *Litopenaeus (Penaeus) vannamei*. *Mar. Biol.* 148: 339–346.
- Ayub, Z. & M., Ahmed. 2002. A description of the ovarian development stages of penaeid shrimps from the coast of Pakistan. *Aquac. Res.* 33:767-776.
- Badawi, H. K. 1975. On maturation and spawning in some penaeid prawns of the Arabian Gulf. *Mar. Biol.* 32: 1-6.
- Baelde, A. 1992. Reproductive biology of commercially exploited deep-water royal red prawns (*Haliporoides sibogae*, Solenoceridae) in south-east Australia. *Mar. Biol.* 113: 447-456.
- Bauer, R. T. 1986. Phylogenetic trends in sperm transfer and storage complexity in decapod crustaceans. *J. Crust. Biol.* 6(3): 313-325.

- Bauer, R. T. 1994. Usage of the terms *thelycum* and *spermatheca* in the reproductive morphology of the Decapoda, with special reference to the Penaeoidea. *J. Crust. Biol.* 14(4): 715-721.
- Bauer, R. T. & J., Lin. 1994. Temporal patterns of reproduction and recruitment in populations of the penaeid shrimps *Trachypenaeus similis* (Smith) and *T. constrictus* (Stimpson) (Crustacea: Decapoda) from the Northcentral Gulf of Mexico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 182: 205-222.
- Bell, T. A. and D. V., Lightner. 1988. A Handbook of Normal Penaeid Shrimp Histology. World Aquaculture Society. Aquaculture Development Program, State of Hawaii. 114 pp.
- Belcari, P.; C., Viva; M., Mori & S., De Ranieri. 2003. Fishery and biology of *Aristaeomorpha foliacea* (Risso, 1827) (Crustacea:Decapoda) in the northern Tyrrhenian Sea (western Mediterranean). *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 31:195-204.
- Branco, J. O. 2005. Biologia e pesca do camarão sete-barbas *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller) (Crustacea, Penaeidae), na Armação do Itapocoroy, Penha, Santa Catarina, Brasil. *Rev. Bras. Zool.* 22 (4): 1050-1062.
- Carbonell, A.; A., Grau; V., Lauronce & C., Gómez. 2006. Ovary development of the red shrimp, *Aristeus antennatus* (Risso, 1816) from the northwestern Mediterranean Sea. *Crustaceana* 79 (6): 727-743.
- Carlucci, R.; G., D'Onghia; L., Sion; P., Maiorano & A., Tursi. 2006. Selectivity parameters and size at first maturity in deep-water shrimps, *Aristaeomorpha foliacea* (Risso, 1827) and *Aristeus antennatus* (Risso, 1816), from the north-western Ionian Sea (Mediterranean Sea). *Hydrobiologia* 557:145–154.
- Castilho, A. L.; R. C., da Costa; A., Fransozo & E. E., Boschi. 2007. Reproductive pattern of the South American endemic shrimp *Artemesia longinaris* (Decapoda: Penaeoidea), off São Paulo State, Brazil. *Rev. Biol. Trop.* 55 (1): 39-48.
- Castilho, A. L.; M., Furlan, R. C., Costa & V., Fransozo. 2008a. Reproductive biology of the rock shrimp *Sicyonia dorsalis* (Decapoda: Penaeoidea) from the southeastern coast of Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development* 52(1–2): 59–68.
- Castilho, A. L.; R. C., da Costa; A., Fransozo & M. L., Negreiros-Fransozo. 2008b. Reproduction and recruitment of the South American red shrimp, *Pleoticus muelleri* (Crustacea: Solenoceridae), from the south eastern coast of Brazil. *Mar. Biol. Res.* 4: 361-368.

- Cha, H. K.; J. H., Choi & C. W., Oh. 2004. Reproductive biology and growth of the Shiba Shrimp, *Metapenaeus joyneri* (Decapoda: Penaeidae), on the western coast of Korea. *J. Crust. Biol.* 24(1): 93–100.
- Clark, W. H.; A. I., Yudin; J. W., Lynn; F. J., Griffin & M. C., Pillai. 1990. Jelly layer formation in penaeoidean shrimp eggs. *Biol. Bull.* 178: 295-299.
- Clark, W. H.; F. J. Griffin & A. H. Wikramanayake. 1994. Pre-fusion events of sperm-oocyte interaction in the marine shrimp, *Sicyonia ingentis*. *Develop. Biol.* 5: 225-231.
- Clark, W. H.; J. W., Lynn; A. I., Yudin & H. O., Persyn. 1980. Morphology of the cortical reaction in the eggs of *Penaeus aztecus*. *Biol. Bull.* 158: 175-186.
- Courtney, A. J.; S. S., Montgomery; D. J., Die; N. L., Andrew; M. G., Cosgrove & C., Blount. 1995. Maturation in the female eastern king prawn *Penaeus plebejus* from coastal waters of eastern Australia, and considerations for quantifying egg production in penaeid prawns. *Mar. Biol.* 122:547-556.
- Da Costa, C. R. & A., Fransozo. 2004. Reproductive biology of the shrimp *Rimapenaeus constrictus* (Decapoda, Panaeidae) in the Ubatuba região of Brazil. *J. Crust. Biol.* 24 (2): 274–281.
- Dalabona, G.; J. L., Silva & M. A. A., Pinheiro. 2005. Size at morphological maturity of *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1753) (Brachyura, Ocypodidae) in the Laranjeiras Bay, Southern Brazil. *Braz. Arch. Biol. Tech.*, 48: (1), 139-145.
- Dall, W.; B. J., Hill; P. C.; Rothlisberg & D. J.; Sharples. 1990. The biology of the Penaeidae. *Adv. Mar. Biol.* 27: 489 p
- Demestre, M. & J-M., Fortuno. 1992. Reproduction of the deep-water shrimp *Aristeus antennatus* (Decapoda: Dendrobranchiata). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 84: 41-51.
- Díaz, C.; A. M., Petriella & J. L., Fenucci. 2003. Ciclo de muda y reproducción de la población del langostino *Pleoticus muelleri* (Crustácea, Penaeoidea) de Mar del Plata. *Cienc. Mar.* 29(3): 343-355.
- Dineshbabu, A. P. & J. K., Manissery. 2008. Reproductive biology of ridgeback shrimp *Solenocera choprai* (Decapoda, Penaeoidea, Solenoceridae) off Mangalore coast, south India. *Fish. Science* 74: 796-803.
- Dumont, L. F. C. & F., D’Incao. 2004. Estágios de desenvolvimento gonadal de fêmeas do camarão-barba-ruça (*Artemisa longinaris* – Decapoda – Penaeidae). *Sér. Zool.* 94 (4): 389-393.

- Dumont, L. F. C.; F., D'Incao; R., Aguiar S.; S., Maluche & L. F., Rodrigues. 2007. Ovarian development of wild pink prawn (*Farfantepenaeus paulensis*) females in northern coast of Santa Catarina State, Brazil. *Nauplius* 15(2): 65-71.
- Dworschak, P. C. 1988. The biology of *Upogebia pusilla* (Petagna) (Decapoda, Thalassinidea) III. Growth and Production. *Mar. Ecol.* 9(1): 51-77.
- FAO. 2001. Tropical shrimp fisheries and their impact on living resources. Shrimp fisheries in Asia: Bangladesh, Indonesia and the Philippines; in the Near East: Bahrain and Iran; in Africa: Cameroon, Nigeria and the United Republic of Tanzania; in Latin America: Colombia, Costa Rica, Cuba, Trinidad and Tobago, and Venezuela FAO Fisheries Circular. No. 974. Rome, FAO. 378p.
- Gómez-Ponce, M. A. & A. Gracia. 2006. Distribution and abundance of larvae and adults of *Solenocera* (Decapoda, Solenoceridae) in the southwestern Gulf of Mexico. *Crustaceana* 76 (6): 681-698.
- Gorny, M. & M. R., George. 1997. Oocyte development and gonad production of *Nematocarcinus lanceopes* (Decapoda: Caridea) in the eastern Weddell Sea, Antarctica. *Polar Biol.* 17: 191-198.
- Gueguen F. 1997. Étude biométrique de deux espèces de crevettes profondes exploitées en Guyane française. *Biol. pathol. anim.* 32: 899-908.
- Harrison, K. E. 1990. The role of nutrition in maturation, reproduction and embryonic development of decapod crustaceans: a review. *J. Shellfish Res.* 9(1): 1-28.
- Heegaard, P. 1966. Larvae of decapod Crustacea the oceanic penaeids *Solenocera*-*Cerataspis*-*Cerataspides*. Dana Report 67: 1- 147.
- Hendrickx, M. 1995. Camarones. In: W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H. Niem (eds.), Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico centro-oriental. Vol. I. Plantas e invertebrados. Roma, FAO. pp. 417-537.
- Hendrickx, M. E. 1996. Los camarones penaeiodea bentónicos (Crustacea: Decapoda: Dendrobranchiata) del Pacífico mexicano. CONABIO. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. 147 pp.
- Hilbourn, R.; T. A., Branch; B., Ernst; A., Magnusson; C. V., Minte-Vera; M. D., Scheuerell & J. L., Valero. 2003. State of the world's fisheries. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 28:359-99.

- Hoang, T.; S. Y., Lee; C. P., Keenan & G. E., Marsden. 2002. Observations on growth, sexual maturity and spawning performance of pond-reared *Penaeus merguensis*. *Aquacult. Res.* 33: 863-873.
- Holthuis, L.B. 1980. Shrimps and prawns of the world. An annotated catalogue of species of interest to fisheries. *FAO Fish. Synop.* 125 (1): 1-271.
- INCOPECA (Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura). 2004. Pesca total según clasificación comercial por meses Costa Rica flota industrial litoral Pacífico 2004. Departamento de estadística pesquera (revisado el 23 de junio del 2009). (http://www.incopescas.go.cr/Estadisticas_Pesqueras.htm).
- Jackson, J. B. C.; M. X., Kirby; W. H., Berger; K. A., Bjorndal; L. W., Botsford; B. J., Bourque; R. H., Bradbury; R., Cooke; J., Erlandson; J. A., Estes; T. P., Hughes; S., Kidwell; C. B., Lange; H. S., Lenihan; J. M., Pandolfi; C. H., Peterson; R. S., Steneck; M. J., Tegner & R. R., Warner. 2001. Historical overfishing and the recent and collapse of coastal ecosystems. *Science* 293: 629-638.
- Kalinina, M. V.; N. A., Vinnikova & E. G., Semen'kova. 2008. Gonadogenesis and color characteristics of ovaries in Japanese Mitten Crab *Eriocheir japonicus*. *Russian Journ. Develop. Biol.* 39 (1): 52-58.
- Kao, HC; TY., Chan & HP., Yu. 1999. Ovary development of the deep-water shrimp *Aristaeomorpha foliacea* (Risso, 1826) (Crustacea: Decapoda: Aristeidae) from Taiwan. *Zool. Stud.* 38(4): 373-378.
- Kapiris, K. & M., Thessalou-Legaki. 2006. Comparative fecundity and oocyte size of *Aristaeomorpha foliacea* and *Aristeus antennatus* in the Greek Ionian Sea (E. Mediterranean) (Decapoda: Aristeidae). *Acta Zoologica* 87: 239-245.
- King J. E. 1948. A study of the reproductive organ's of the common marine shrimp, *Penaeus setiferus* (Linnaeus). *Biol. Bull.* 94 (3): 244-461.
- Lardies, M. A.; J. R., Rojas & I. S., Wehrtmann. 1998. Breeding biology of the snapping shrimp *Betaeus emarginatus* inhabiting a rock pool environment in central-southern Chile (Decapoda: Caridea: Alpheidae). *Ophelia* 49(3): 221-234.
- Leal-Gaxiola, A.; J., López-Martínez; E. A., Chávez; S., Hernández-Vázquez & F., Méndez-Tenorio. 2001. Interannual variability of the reproductive period of the brown shrimp, *Farfantepenaeus californiensis* (Holmes, 1900) (Decapoda, Natantia). *Crustaceana* 74 (9): 839-851.

- Levi, D. & M., Vacchi. 1988. Macroscopic Scale for simple and rapid determination of sexual maturity in *Aristaeomorpha foliacea* (Risso, 1826) (Decapoda: Penaeidae) J. Crust. Biol. 8 (4): 532-538.
- López-Martínez, J.; C., Rábago-Quiroza; M. O., Nevárez-Martínez; A. R., García-Juárez; G., Rivera-Parra & J., Chávez-Villalba. 2005. Growth, reproduction, and size at first maturity of blue shrimp, *Litopenaeus stylirostris* (Stimpson, 1874) along the east coast of the Gulf of California, Mexico. Fisheries Research 71: 93–102
- Lozano-Álvarez, E; P., Briones-Fourzán; A., Gracia & A. R., Vázquez-Bader. 2007. Relative growth and size at first maturity of the deep water shrimp, *Heterocarpus ensifer* (Decapoda, Pandalidae) from the Southern Gulf of Mexico. Crustaceana 80(5): 555-568.
- Medina A.; M. A., Scelzo & C. C., Tudge. 2006. Spermatozoal ultrastructure in three Atlantic solenocerid shrimps (Decapoda, Dendrobranchiata). J. Morphol. 267:300–307.
- Melville-Smith, R. & S., de Lestang. 2006. Spatial and temporal variation in the size at maturity of the western rock lobster *Panulirus cygnus* George. Mar. Biol. 150:183–195.
- Morato, T., R. Watson, T. J. Pitcher and D. Pauly. 2006. Fishing down the deep. Fish and Fisheries 7(1): 24-34.
- Ohtomi, J.; S., Yamamoto & S., Koshio. 1998. Ovarian maturation and spawning of the deep-water mud shrimp *Solenocera melantho* De Man, 1907 (Decapoda, Penaeoidea, Solenoceridae) in Kagoshima Bay, southern Japan. Crustaceana 71(6): 672-685.
- Ohtomi, J. & T., Matsuoka. 1998. Reproduction and growth of Jack-knife shrimp, *Haliporoides sibogae*, off south-western Kyushu, Japan. Fish. Res. 28: 271-281.
- Palacios, J.A.; J., Rodríguez & R., Angulo. 1993. Edad a la primera madurez y selectividad del arte de pesca en *Penaeus stylirostris* (Decapoda: Penaeidae) en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 41(3): 579-583.
- Pérez-Farfante, I. 1969. Western Atlantic shrimps of the genus *Penaeus*. Fish. Bull. 67 (3): 461-590.
- Pérez-Farfante, I. 1970. Diagnostic characters of juveniles of the shrimps *Penaeus aztecus aztecus*, *P. dourarum dourarum* and *P. brasiliensis* (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). United States Fish and Wildlife Service. Special Scientific Report—Fisheries 599. 26.

- Pérez-Farfante, I. & H. R., Bullis. 1973. Western Atlantic shrimps of genus *Solenocera* with description of a new species (Crustacea: Decapoda: Penaeidae). *Smith. Contrib. Zool.* 153: 1-33.
- Pérez Farfante, I. 1975. Spermatophores and thelyca of the American white shrimps, genus *Penaeus*, subgenus *Litopenaeus*. *Fish. Bull.* 73 (3): 463-486.
- Pérez Farfante, I. & B., Kensley. 1997. Penaeoid and sergestoid shrimps and prawns of the world: keys and diagnoses for the families and genera. *Mém.Mus. nat. d'Hist. nat.* 175. 0-233.
- Peixoto, S.; R. O., Cavalli; F., D'Incao; A. M., Milach & W. Wasielesky. 2003. Ovarian maturation of wild *Farfantepenaeus paulensis* in relation to histological and visual changes. *Aquaculture Research* 34: 1255-1260.
- Peixoto, S.; G., Coman; S., Arnold; P., Crocos & N., Preston. 2005. Histological examination of final oocyte maturation and atresia in wild and domesticated *Penaeus monodon* (Fabricius) broodstock. *Aquacult. Res.* 36: 666-673.
- Pinheiro, M. A. A. & A., Fransozo. 1993. Relative growth of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Brachyura, Portunidae), near Ubatuba, State of São Paulo, Brazil. *Crustaceana* 65 (3): 377-389.
- Pinheiro, M. A. A. & A., Fransozo. 1998, Sexual maturity of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Decapoda, Brachyura, Portunidae), in the Ubatuba littoral, São Paulo state, Brazil. *Crustaceana* 71: 434-452.
- Quinitio, E. T.; R. M., Caballero & L., Gustilo. 1993. Ovarian development in relation to changes in the external genitalia in captive *Penaeus monodon* *Aquaculture* 114:71-81
- Quintero, M. E. S. & A., Gracia. 1998. Stages of gonadal development in the spotted pink shrimp *Penaeus brasiliensis*. *J. Crust. Biol.* 18 (4): 680-685.
- Ramirez-Llodra, E. & M., Segonzac. 2006. Reproductive biology of *Alvinocaris muricola* (Decapoda: Caridea: Alvinocarididae) from cold seeps in the Congo Basin. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 86: 1347-1356.
- Saito, T. & Y. Koya. 2001. Gonadal maturation and embryonic development in the deep-sea sponge-associated shrimp, *Spongicola japonica* Kubo (Crustacea: Decapoda: Spongicolidae). *Zool. Sci.* 18: 567-576.
- Stopford, M. S. 1952. A study of *Crangon vulgaris* in the Liverpool Bay area. *Proc. Liverpool Biol. Soc.* 58: 75-109.

- Tabash, F. A. 1995. An assessment of pink shrimp (*Penaeus brasiliensis*) populations, in three areas of the Caribbean coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 41(1-3): 239-250.
- Tsukimura, B. 2001. Crustacean vitellogenesis: its role in oocyte development. *Amer. Zool.* 41:465-476.
- Vargas, R. & J., Cortés. 1999. Biodiversidad marina de Costa Rica: Crustacea: Decapoda (Penaeoidea, Sergestoidea, Stenopodidea, Caridea, Thalassinidea, Palinura) del Caribe. *Rev. Biol. Trop.* 47(4): 877-885.
- Vargas, R. & I. S. Wehrtmann. 2009. Decapod Crustaceans, p. 209-228. *In* I.S. Wehrtmann, J. Cortés (eds.). *Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America. Monographiae Biologicae*, Volume 86. Springer, Germany.
- Vitola, M. M. 1985. Camarones Peneidos (Decapoda: Natantia) del Golfo de Nicoya, Costa Rica: un análisis de su distribución y densidad. Tesis de Maestría, Biología. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. 53p.
- Wallis, H.C. Jr & C. M., Pillai. 1991. Egg production, release and activation in the marine shrimp, *Sicyonia ingentis*. *Crust. Iss.* 7: 3-8.
- Yamada, R.; K., Kodama; T., Yamakawa; T., Horiguchi & I., Aoki. 2007. Growth and reproduction biology of the small penaeid shrimp *Trachysalambria curvirostris* in Tokyo Bay. *Mar. Biol.* 151: 961-971.
- Yano, I. 1995. Final oocyte maturation, spawning and mating in penaeid shrimp. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 193: 113-118.
- Zar J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. 3ra ed. Prentice-Hall, New Jersey. 662 pp.