

**Universidad de Costa Rica
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología**

**Tesis presentada para optar al grado de Licenciatura en Biología,
con énfasis en Ecología y Gestión de Ambientes Acuáticos**

**Abundancia, diversidad taxonómica y distribución de los peces linternilla
(Myctophidae) en el Pacífico de Costa Rica y Panamá**

Fabiola María Jiménez Hernández

**Ciudad Universitaria Rodrigo Facio
2013**

MIEMBROS DEL TRIBUNAL

Licda. Myrna I. López Sánchez
Directora de tesis

Ph. D. Helena Molina Ureña
Revisora externa

Dr. rer. nat. Ingo Wehrtmann
Miembro del tribunal

M. Sc. Gerardo Umaña
Representante del decano

Dr. rer. nat. Álvaro Morales Ramírez
Miembro del tribunal

Fabiola María Jiménez Hernández
Candidata

A mi papá y a todos los empujones
que me ha dado para seguir adelante.

AGRADECIMIENTOS

El más profundo de mis agradecimientos a mis padres por todo el apoyo que me han dado y por impulsarme a estudiar algo que me apasiona.

Además, quiero agradecer a las siguientes personas:

- Doña Myrna y Don William, por ser mis consejeros en este mundo de la ictiología, facilitarme literatura relevante, ayudarme con la identificación de algunos especímenes y guiarme en la elaboración de esta tesis.
- Ingo Wehrtmann y Álvaro Morales, por su ayuda y comentarios para mejorar la redacción y contenido de mi tesis.
- Ana Rosa Ramírez, por brindarme tanto apoyo en el Museo y ayudarme a encontrar materiales y espacio para poder trabajar ahí mismo.
- Carlos Morales, por todos sus consejos y correcciones en mi anteproyecto y apoyo durante la elaboración de mi tesis.
- Arturo Angulo, por facilitarme su equipo fotográfico y aconsejarme durante la toma y edición de las fotografías de los mictófidios.
- Catalina Benavides, por su ayuda y consejos en la elaboración de los mapas de distribución y abundancia.
- Adrián García, por facilitarme material relevante para la elaboración de los mapas.
- Scott Druck, por ayudarme y facilitarme el acceso a artículos y referencias relevantes para mi estudio.
- A mis amigos y hermanos, por su apoyo.

ÍNDICE

I. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Marco teórico.....	1
1.2 Antecedentes.....	5
II. OBJETIVOS	8
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	9
3.1 Revisión de la colección.....	9
3.3 Identificación de las especies.....	11
IV. RESULTADOS	14
V. DISCUSIÓN	46
IV. CONCLUSIONES.....	50
VII. BIBLIOGRAFÍA.....	52
VIII. ANEXOS	60

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1. Mapa con los puntos de los lugares de recolecta de Myctophidae en el Pacífico de Costa Rica y oeste del Pacífico de Panamá, analizados en el presente estudio.	10
Fig. 2. Distribución de los fotóforos y sus respectivas abreviaturas, en la familia Myctophidae (Tomado de Wang & Chen 2001).	11
Fig. 3. Distribución de los fotóforos en la cabeza del género <i>Diaphus</i> ; A) Distribución general y; B) Formas del ojo y combinaciones de fotóforos (Tomado de Wisner 1976). ...	12
Fig. 4. Total de individuos identificados por especie de Myctophidae. Pacífico de Costa Rica y oeste del Pacífico de Panamá.	14
Fig. 5. Distribución de las muestras analizadas de <i>Protomyctophum</i> sp. y <i>Benthoosema panamense</i> del Pacífico de Costa Rica y oeste del Pacífico de Panamá.	16
Fig. 6. Total de individuos identificados por recolecta de <i>Benthoosema panamense</i> (n= 72).	18
Fig. 7. Distribución de las muestras analizadas de <i>Diogenichthys laternatus</i> en el Pacífico de Costa Rica y oeste del Pacífico de Panamá.	20
Fig. 8. Total de individuos identificados por recolecta de <i>Diogenichthys laternatus</i> (n= 268).	21
Fig. 9. Distribución de las muestras analizadas de <i>Symbolophorus evermanni</i> , <i>Myctophum aurolaternatum</i> y <i>Gonichthys tenuiculus</i> en el Pacífico de Costa Rica y Pacífico oeste de Panamá.	24
Fig. 10. Distribución de las muestras analizadas de <i>Diaphus pacificus</i> y <i>Diaphus fulgens</i> en el Pacífico de Costa Rica y Pacífico oeste de Panamá.	29
Fig. 11. Total de individuos identificados por recolecta de <i>Diaphus pacificus</i> (n= 251). ...	30
Fig. 12. Distribución de las muestras analizadas de <i>Triphoturus mexicanus</i> y <i>Triphoturus nigrescens</i> en el Pacífico de Costa Rica y Pacífico oeste de Panamá.	32
Fig. 13. Total de individuos identificados por recolecta de <i>Triphoturus mexicanus</i> (n= 40).	34

Fig. 14. Distribución de las muestras analizadas de <i>Lampanyctus omostigma</i> y <i>Lampanyctus parvicauda</i> en el Pacífico de Costa Rica y oeste del Pacífico de Panamá. ...	36
Fig. 15. Total de individuos por recolecta de <i>Lampanyctus parvicauda</i> (n= 12).	37
Fig. 16. Total de individuos identificados por recolecta de <i>Lampanyctus omostigma</i> (n= 21).	39
Fig. 17. Distribución de las muestras analizadas de <i>Nannobrachium idostigma</i> en el Pacífico de Costa Rica y el Pacífico oeste de Panamá.	41
Fig. 18. Total de individuos por recolecta de <i>Nannobrachium idostigma</i> (n= 67).	42

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Diversidad de Myctophidae en diversos sitios del Pacífico Oriental: Hemisferio Norte.	43
Cuadro 1. (Continuación...)	44
Cuadro 2. Diversidad de Myctophidae en diversos sitios del Pacífico Oriental: Hemisferio Sur.	45

RESUMEN

La familia Myctophidae es la más diversa y común entre los peces mesopelágicos (300-1200 m) de aguas oceánicas; con una amplia representación en todos los océanos del mundo e importancia pesquera. Actualmente el 45% de las especies pesqueras de aguas profundas han sido identificadas como explotadas o sobreexplotadas. Costa Rica ha manifestado preocupación por el manejo adecuado y sostenible de los stocks pesqueros de profundidad. Por lo que, para efectuar un manejo integrado de este recurso es importante hacer estudios sobre la diversidad, abundancia y distribución de los peces de profundidad.

En esta investigación se determinó la composición taxonómica, distribución y abundancia de Myctophidae en el Pacífico costarricense y panameño. El material revisado proviene de recolectas hechas en jornadas del barco R/V *Searcher* y R/V *Velero IV*. Los linternillas se identificaron a nivel de especie y se elaboraron mapas de distribución y abundancia de las especies encontradas. En total se identificaron 765 mictófidios en 10 géneros y 14 especies. *Diogenichthys laternatus* fue la especie más abundante, seguida por *Diaphus pacificus*. No obstante, en general las especies de Myctophidae que se encontraron no fueron abundantes (la mayoría de los registros fueron ≤ 5 individuos).

Los mictófidios hallados se distribuyen principalmente en el Pacífico Sur de Costa Rica y Pacífico oeste de Panamá. Se encontró que el Pacífico de Colombia tiene más especies en común con la zona de estudio que otros sitios a lo largo del Pacífico Oriental, debido a los patrones de circulación en la zona que transportan las larvas de mictófidios desde Colombia hacia Panamá, la Isla del Coco y la costa continental de Costa Rica.

Este es el primer estudio que se hace sobre la diversidad, distribución y abundancia de adultos linternillas en el Pacífico de Costa Rica y oeste del Pacífico de Panamá. Además, esta investigación se convierte en un aporte importante sobre el conocimiento de la ictiofauna de profundidad. No obstante, es necesario obtener material más reciente de Myctophidae para comparar la diversidad y distribución de los linternillas en los años 70's y la actualidad. Con este material también se podría estudiar el efecto del cambio climático sobre estas especies de profundidad.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Marco teórico

Los peces son un grupo de organismos con una amplia variedad morfológica, ecológica, además de una gran capacidad para habitar diferentes tipos de ambientes (Nelson 2006). Esta heterogeneidad hace que la clasificación y filogenia de los peces sea un campo dinámico y controversial. Asimismo, en los últimos años numerosos estudios han evidenciado la necesidad de más información sobre la diversidad que hay en los ecosistemas marinos, para poder entender mejor su funcionamiento (O'Dor & Yarincik 2003, Wehrmann & Cortés 2009).

El impacto de las pesquerías sobre la biota marina también ha ocasionado un aumento en investigaciones sobre diversidad marina. Estudios acerca del número de capturas por faena de pesca demuestran que se han mantenido o sobrepasado los niveles máximos de captura desde hace 20 años (Zeller & Pauly 2005, Arana *et al.* 2009, Norse *et al.* 2012). Por tanto, los inventarios ictiológicos son necesarios para la administración de pesquerías sostenibles bajo un concepto ecosistémico (Rodríguez-Romero *et al.* 2008), la conservación (Nelson 2006), la evaluación de impacto ambiental, los estudios biogeográficos y el conocimiento de la biodiversidad (Aguilar-Palomino *et al.* 1996).

Estudios recientes han demostrado que los ambientes profundos poseen comunidades de organismos bien estructuradas y muy diversas (Oyarzún *et al.* 1997, Grant 2000). La ictiofauna de profundidad es única y particular, y es a profundidades mayores a 200 m donde habitan la mayoría de los peces oceánicos. De las 515 familias de peces en el mundo (Nelson 2006), 157 poseen especies que habitan en las zonas meso- y batipelágica (Weitzman 1997) y se ha calculado que en las aguas profundas pueden haber entre 1 500 y 2 290 especies de peces (Castro-Aguirre & Balart 1996).

No existe una definición rígida para limitar cuales especies de peces son de profundidad; no obstante, comúnmente se consideran a las especies que habitan por debajo

de la zona eufótica, a más de 400 m de profundidad, peces de profundidad (Shotton 1997). En el mar abierto, la masa de agua se puede dividir en varias zonas. La epipelágica o eufótica puede estar entre la superficie y menos de 200 m de profundidad, Aquí, la luz solar que penetra es suficiente para que el fitoplancton realice el proceso de fotosíntesis (Bone & Moore 2008). Entre los 200 y 1 000 m de profundidad se localiza la zona mesopelágica y la masa de agua subyacente es la zona batipelágica que se extiende hasta los 6 000 m de profundidad (Denny 2008). La mayoría de los peces de profundidad están en la zona mesopelágica y algunos en la batipelágica (Ahlstrom 1969). De acuerdo con Bone & Moore (2008) en la zona mesopelágica hay alrededor de 900 especies de peces.

La familia Myctophidae (linternillas) está compuesta por especies mesopelágicas y algunas batipelágicas (Paxton *et al.* 1995). Ésta se distribuye entre 300 y más de 1 200 m de profundidad con una amplia representación en todos los océanos del mundo, incluso en los océanos Ártico y Antártico (Nafpaktitis & Nafpaktitis 1969, Nafpaktitis 1982, Rodríguez & Castro 2000, Nelson 2006). Aunque es una familia principalmente oceánica, también se pueden encontrar mictófidios sobre las plataformas continentales e insulares (Paxton *et al.* 1995, Bañón-Díaz *et al.* 2001).

Los mictófidios miden entre 2 y 30 cm de longitud total, tienen la cabeza y el cuerpo pequeños y comprimidos lateralmente, aletas sin espinas, una aleta adiposa y ojos grandes (Nafpaktitis 1982, Paxton *et al.* 1995). Todas las linternillas son bioluminiscentes, es decir que tienen la capacidad de emitir luz visible por medio de una reacción química (Haddock *et al.* 2010). Además, poseen fotóforos que son los órganos luminosos circulares u ovoides, que se agrupan en series y patrones definidos en la cabeza y el cuerpo, diferentes a otros tipos de órganos luminosos como escamas o placas luminosas (McLeod 1939, Paxton *et al.* 1995, Castellanos-Galindo *et al.* 2006).

La familia Myctophidae es la más diversa y común entre los peces mesopelágicos de aguas oceánicas (Zahuranec 2000). Esta familia posee 32 géneros con más de 240 especies (Nelson 2006); en el Pacífico Oriental Tropical hay reportes de 23 géneros con aproximadamente 50 especies (Castellanos-Galindo *et al.* 2006). Se ha calculado que los mictófidios constituyen, en el Pacífico suroriental, una biomasa de 50 millones de toneladas

(Arana 2003). En el norte de la costa de Chile, las linternillas representan el 24.7% de la biomasa de los peces mesopelágicos de la zona (Sielfeld *et al.* 1995); mientras que en el sur de Chile, Myctophidae es la familia más diversa de los peces mesopelágicos (63.2% del total de especies recolectadas) con una frecuencia de aparición del 85.7% (Sielfeld & Kawagushi 2004a). En cuanto a las larvas de mictófidios, éstas constituyen el 50% de todas las larvas que se capturan en mar abierto con redes de zooplancton, en el Pacífico Oriental tropical (Alhstrom & Moser 1976). Durante expediciones oceanográficas se determinó que las larvas de Myctophidae representan 47.6% en el Pacífico Oriental norte y 47.2% en el Pacífico Oriental sur del total de larvas de peces recolectadas (Ahlstrom 1969).

Además de su abundancia y diversidad, las linternillas actúan como una vía de exportación de carbono entre la zona epipelágica y aguas más profundas (Pakhomov *et al.* 1996, Rodríguez & Castro 2000). Esto debido a que, para alimentarse de zooplancton, estos peces realizan migraciones verticales diarias en la noche desde aguas profundas, donde permanecen en el día, hasta la zona eufótica (Watanabe *et al.* 1999, Bañón-Díaz *et al.* 2001, Nelson 2006). Al mismo tiempo, los mictófidios permiten una conexión entre el meso/macroplankton y los depredadores superiores, ya que son consumidos por focas, ballenas y peces, algunos de importancia comercial como el atún, bacalao, pez espada y salmón (Ahlstrom 1969, Rodríguez & Castro 2000, Bañón-Díaz *et al.* 2001, Wang & Chen 2001, Nelson 2006).

La familia Myctophidae también adquiere relevancia en las pesquerías, debido a la sobreexplotación de los stocks pesqueros convencionales (Morato *et al.* 2006, Acuña & Cabrera 2007, Norse *et al.* 2012). Además, estudios efectuados en los años 60 determinan que las poblaciones de mictófidios pueden sostener una pesquería significativa a nivel global (Shotton 1997). Actualmente, la pesquería comercial de linternillas se ha enfocado en pocas zonas. Por ejemplo Rusia, realiza una pesca comercial de *Diaphus coeruleus* y *Gymnoscopelus nicholski* en el océano Índico Sudoccidental; mientras que en 1980 comienzan a pescar *Eletrona carlsbergi*, en el Antártico, con capturas anuales entre 500 y 23 000 ton (Valinassab *et al.* 2007). En el Golfo de Omán, en el Mar Árabe,

Benthoosema pterotum se pesca comercialmente (Shotton 1997) y se ha estimado que en promedio se pueden obtener de 20 a 28 ton/día de esta especie (Valinassab *et al.* 2007). *Lampanyctodes hectoris*, en Sud-África, representa el 10% del total de capturas de organismos pelágicos en la zona (Hulley & Prosch 1987). Algunas empresas en Chile han expresado su interés en usarlos en la producción de harina de pescado (Arana 2003), mientras que en el Atlántico Sur ya se han usado con estos fines (Paxton *et al.* 1995).

Sin embargo, los ecosistemas y recursos pesqueros de profundidad son muy vulnerables a la explotación, debido a que poseen gran longevidad, crecimiento lento, madurez sexual tardía, baja fecundidad y una baja resiliencia (Acevedo-Cervantes *et al.* 2009). Por ejemplo si se empiezan a explotar indiscriminadamente las poblaciones de los peces de profundidad, por la baja fecundidad que tienen, el reclutamiento de las poblaciones disminuiría y esto llevaría a la caída de los stocks (Gjøsaeter & Kawaguchi 1980). Actualmente el 45% de las especies pesqueras de aguas profundas han sido identificadas como explotadas o sobreexplotadas (Arana *et al.* 2009).

A parte de la amenaza de una posible sobreexplotación sobre las poblaciones de mictófidios, estos organismos también pueden ser afectados por el cambio climático. En un estudio sobre los efectos del cambio climático sobre poblaciones de peces en la corriente de California, se encontró que 63% de las especies que estaban siendo afectadas por variables ambientales eran especies que realizaban migraciones verticales (Hshieh *et al.* 2009). Así, los mictófidios podrían ser más vulnerables al cambio climático ya que es un grupo de peces en el que la mayoría de sus especies realiza migraciones verticales diarias.

Costa Rica ha manifestado preocupación por el uso y manejo adecuado y sostenible de los recursos pesqueros de aguas profundas (Wehrtmann & Nielsen-Muñoz 2009). Por tanto, si se desea efectuar un manejo integrado de esos recursos es importante hacer estudios sobre la diversidad, abundancia y distribución de los peces de profundidad en Costa Rica. De lo contrario, si se empiezan a explotar los mictófidios, éstos podrían seguir el mismo camino de otros stocks pesqueros de profundidad, cuya abundancia se ha reducido a menos de un 20% en aguas cercanas a Francia, Nueva Zelanda y el Atlántico Norte (Roberts 2002).

1.2 Antecedentes

Antes de la expedición del *Albatross* en 1891, que consistió en recolectar especímenes en aguas intermedias del Pacífico Oriental, desde las Islas Galápagos hasta Baja California, las investigaciones sobre la fauna de profundidad eran muy pocas (Brewer 1973). Posteriormente, la tendencia mundial fue realizar estudios enfocados a la taxonomía, distribución, migración y alimentación de peces de profundidad (Gjøsaeter & Kawaguchi 1980). Parr, en 1931, describe los peces mesopélagicos recolectados durante la expedición *Pawnee* en la costa Pacífica de Centro América y México (en Brewer 1973); Lavenberg & Ebeling (1965) estudian la distribución de peces mesopelágicos en el sur de California y Robinson (1972) en el Golfo de California; Merret & Marshall (1981) estudian la ecología de los peces demersales del noroeste de África; Bulman & Koslow (1992) analizan el contenido estomacal del pez de profundidad *Hoplostethus atlanticus* en el sureste de Australia y Pakhomov *et al.* 1996 investigan la dieta de los mictófidios en el océano Antártico.

Actualmente, la investigación en peces de profundidad se está enfocando principalmente en relaciones filogenéticas (Meléndez & Kong 2000), variabilidad genética (Oyarzún *et al.* 1997), zoogeografía (Zahuranec 2000, Reyes-Bonilla *et al.* 2010), biología reproductiva y pesquería (Roberts 2002, Arana 2003, Arana *et al.* 2009).

En el Pacífico Oriental se han efectuado estudios con peces demersales en la fosa de Perú-Chile (Bussing 1965), en la costa de Chile (Sielfeld *et al.* 1995, Sielfeld & Kawaguchi 2004a, b) y en el Golfo de California y alrededores (Ahlstrom 1969, Brewer 1973, Castro-Aguirre & Balart 1996). No obstante, el estudio de la ictiofauna de profundidad es difícil, debido a que se requiere de embarcaciones y artes de pesca especiales (Castro-Aguirre & Balart 1996). En el Pacífico Oriental tropical, la mayor parte de la información sobre la taxonomía y ecología de este grupo de peces ha sido adquirida durante expediciones de barcos oceanográficos internacionales (Castellanos-Galindo *et al.* 2006).

Pese a estos esfuerzos, a finales de los años ochentas, no había claves disponibles para la identificación de especies de peces demersales del Pacífico Centro-Oriental (Bianchi 1991). Bussing & López (1993) publicaron una guía ilustrada de las principales familias y especies de peces demersales y pelágicos costeros del Pacífico de Centro América Meridional, pero no incluyeron información sobre Myctophidae.

En cambio, en otras zonas del Pacífico Oriental, se conoce bien la diversidad y distribución de las linternillas. Por ejemplo, Bolin (1939) presenta una lista de los mictófidios en la costa Pacífica de E.E.U.U. y Baja California; Funes-Rodríguez (1993) y Acuña & Cabrera (2007) estudiaron la distribución de larvas de mictófidios en Baja California Sur y cerca de Chile, respectivamente. Además, Paxton (1963, 1967a, b) y Wisner (1963a, b, 1970) publicaron sobre la taxonomía, biología y distribución de las linternillas y Moser *et al.* (1984) acerca del desarrollo larval de los mictófidios, en el Pacífico Oriental.

En Costa Rica se han hecho diversos esfuerzos para aumentar el conocimiento sobre taxonomía, sistemática y diversidad de la ictiofauna del Pacífico. Entre los estudios realizados cabe mencionar los publicados por Bussing & López (1996, 2005, 2009). No obstante, aún se tiene poca información sobre la diversidad de peces de aguas profundas del Pacífico de Costa Rica.

En los años 50, Alverson (1961) documenta los primeros reportes de Myctophidae cerca de Cabo Blanco y la Isla del Caño. En este artículo, se informa que diferentes embarcaciones de atuneros han observado agregaciones de linternillas (*Benthoosema pterota*) de las que se estaban alimentando atunes y algunas aves marinas cerca de la superficie durante horas diurnas. Posteriormente, se llevaron a cabo diversos estudios de la ictiofauna demersal en el Pacífico de Costa Rica pero no se hallan mictófidios (Bartels *et al.* 1983; Wolff 1996). Es durante la expedición del R/V *Dr. F. Nansen*, desde el Golfo Tehuantepec (95°30'W, Mexico) hasta el Golfo de Papagayo (85° 50'W, Costa Rica), en la que se recolectan mictófidios pero estos sólo fueron identificados a nivel de familia (Bianchi 1991).

Por otra parte, también se hicieron varias investigaciones sobre el ictioplancton en diferentes zonas del país. Durante la expedición del R/V *Skimmer* 1980-1982 en el Golfo de Nicoya se encontraron e identificaron, a nivel de familia, larvas de Myctophidae (Arias 1989). La embarcación *Nisshin Marú*, en 1987-1988, realizó una expedición desde Bahía Santa Elena a Cabo Blanco, en la que se recolectaron larvas de cinco familias de peces de profundidad: Eurypharyngidae, Sternophtychidae, Scopelarchidae, Stomiatidae y Myctophidae. Nuevamente, las linternillas fueron identificados hasta el nivel de familia, pese a que las larvas de los mictófidios fueron las más abundantes (Rojas *et al.* 1991). En el Domo de Costa Rica se recolectaron larvas de *Diaphus* sp., *Diogenichthys* sp. y *Myctophum aurolaternatum* (Aguilar-Ibarra & Vicencio 1994), mientras que Fernández (1996) registró mictófidios por primera en la Isla del Coco. Además, identificó cinco géneros y dos especies de mictófidios.

Esto demuestra que el conocimiento de Myctophidae en Costa Rica es limitado y se ha enfocado en ictioplancton. Además, es importante resaltar que la mayoría de los especímenes recolectados en la Provincia Panámica están depositados en museos en Estados Unidos, Gran Bretaña, Francia y Dinamarca (Castellanos-Galindo *et al.* 2006). Esto hace que la identificación de la colección de especies de peces demersales del Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica sea de importancia no sólo nacional y regional sino también mundial.

II. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Determinar la diversidad, abundancia y distribución de la familia Myctophidae en el Pacífico de Costa Rica y Panamá.

2.2 Objetivos específicos

1. Identificar géneros y especies de la colección de peces de la familia Myctophidae del Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica.
2. Caracterizar brevemente las especies de mictófidios encontradas en el Océano Pacífico de Costa Rica.
3. Obtener mapas de distribución de las especies de linternillas.
4. Elaborar mapas con la abundancia de las especies de Myctophidae del Pacífico costarricense.
5. Comparar la diversidad de mictófidios del Pacífico de Costa Rica con la que está registrada en otras zonas del Pacífico Oriental.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Revisión de la colección

El material analizado se encuentra en el Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica y proviene de recolectas hechas en el Pacífico de Costa Rica y Pacífico oeste de Panamá (Fig. 1). Las recolectas se hicieron, principalmente, durante las jornadas de investigación del barco R/V *Searcher* y R/V *Velero IV* en 1972 y 1973, respectivamente. También se trabajó con material proveniente de las expediciones oceanográficas de los barcos R/V *Hai Kung*, *Nisshin Marú* #201 y R/V *Fridtjof Nansen* (datos inéditos, Museo de Zoología, UCR).

Los investigadores W.A. Bussing y R.J. Lavenberg estuvieron a cargo de la expedición del R/V *Searcher*, en la que se recolectó en el Pacífico Sur (8°15'00" - 9°39'30"N) y Norte (9°34'00" - 11°02'40"N) de Costa Rica y la Isla del Coco (5°32'22"- 8°49'00"N). Los muestreos se hicieron desde la superficie hasta 1 125 m de profundidad con diversas artes de pesca (p.e. redes Isaacs-Kidd Midwater Trawl (IKMWT) y redes de arrastre). La jornada de investigación del R/V *Velero IV* se llevó a cabo en el Pacífico de Costa Rica (8°07'10"- 10°25'00" N), Isla del Coco (4°56'00" - 5°36'30" N) y Panamá (7°37'00" - 4°36'48" N). Esta expedición estuvo a cargo del investigador R.E. Pieper y los muestreos fueron realizados con redes IKMWT a profundidades desde la superficie hasta 2 240 m de profundidad. Las muestras de la ictiofauna de profundidad, de las demás expediciones, se recolectaron con redes de arrastre desde los 30 m hasta los 275 m (datos inéditos, Museo de Zoología, UCR). El material de todas las expediciones se congeló y preservó en formalina al 10%, que posteriormente se sustituyó por etanol al 70%.

Se revisó la condición de los ejemplares preservados en la colección, se cuantificó el número de individuos de Myctophidae por recolecta y se revisó los datos correspondientes a cada recolecta (especialmente los que incluían coordenadas geográficas y profundidad).

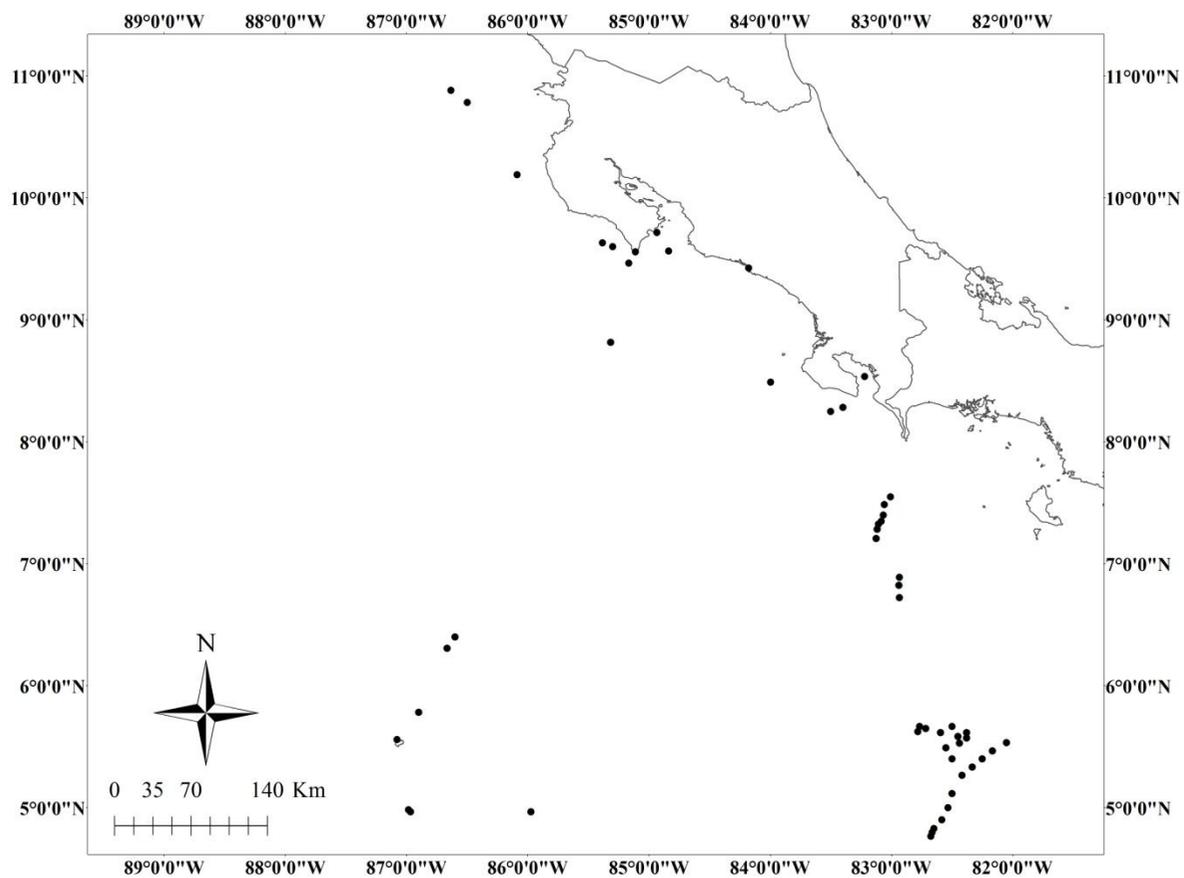


Fig. 1. Mapa con los puntos de los lugares de recolecta de Myctophidae en el Pacífico de Costa Rica y oeste del Pacífico de Panamá, analizados en el presente estudio.

3.3 Identificación de las especies

Los fotóforos en Myctophidae se sitúan en series a lo largo de la cabeza y el cuerpo (Fig. 2 y 3) y las diferencias en los patrones de fotóforos han sido usadas para identificar las especies de mictófididos (Wang & Chen 2001). Se registró la posición y el número de fotóforos en cada espécimen examinado. En algunos casos se anotaron también otras características morfológicas, como el número de branquiespinas, presencia de glándulas caudales, número de placas en las glándulas caudales o forma de los dientes.

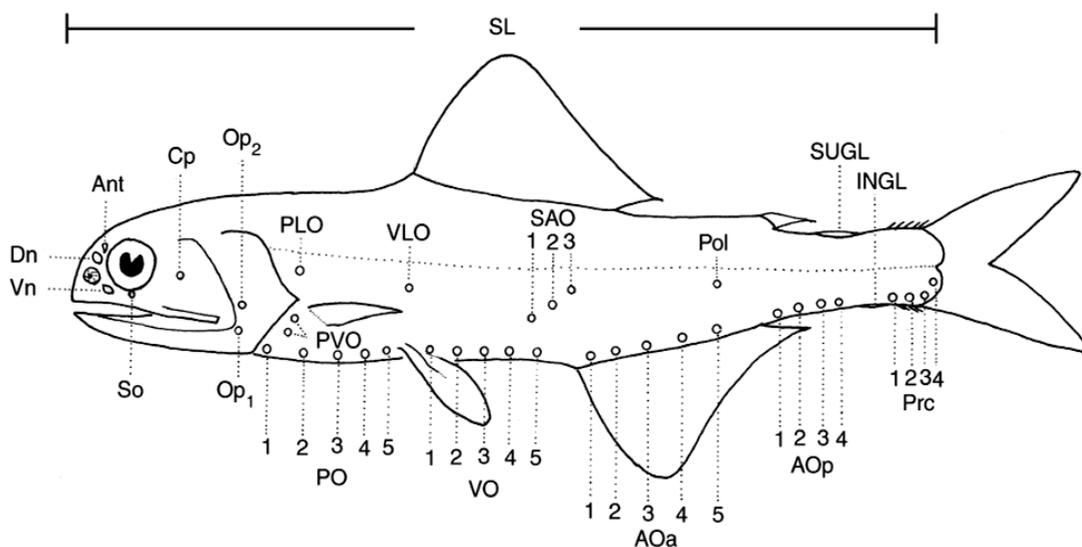


Fig. 2. Distribución de los fotóforos y sus respectivas abreviaturas, en la familia Myctophidae (Tomado de Wang & Chen 2001).

Dn = Órgano dorsonasal; Vn = O. ventronasal; So = O. suborbital; Ant = O. anterorbital; Op = O. operculares; Cp = Fotóforo del cachete; PO = O. torácicos; PVO = O. subpectorales; PLO = O. suprapectoral; VO = O. ventrales; VLO = O. supraventral; SUGL = Glándula supracaudal; SAO = O. supra-anal; AOa = O. antero-anal; AOp = O. postero-anal; Pol = O. postero lateral; Prc = O. precaudales; INGL = Glándula infracaudal; SL = longitud estándar.

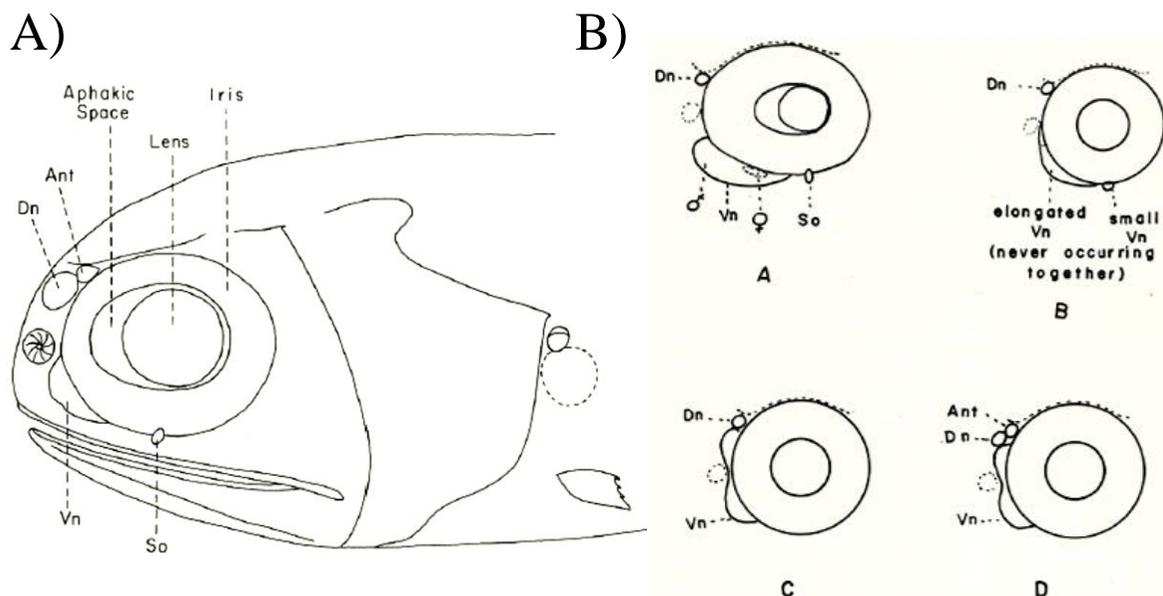


Fig. 3. Distribución de los fotóforos en la cabeza del género *Diaphus*; **A)** Distribución general y; **B)** Formas del ojo y combinaciones de fotóforos (Tomado de Wisner 1976).

Los mictófididos fueron identificados por medio del trabajo de Paxton *et al.* (1995), con el que es posible identificar los 20 géneros de mictófididos que se distribuyen en el Pacífico Centro-Oriental y con el trabajo de Wisner (1976) sobre taxonomía y distribución de la familia Myctophidae en el Pacífico Oriental. En este último se incluye una clave para identificar todos los géneros de mictófididos del Pacífico Oriental y claves para la identificación de las especies de cada género junto con descripciones y mapas de la distribución de cada especie.

Posteriormente se tomaron fotos de todas las especies de Myctophidae con una cámara digital Canon T3i y se revisó la validez de los nombres científicos con el trabajo de Eschmeyer (2013). Finalmente, se hicieron cuadros comparativos para contrastar la diversidad de mictófididos hallada en el Pacífico de Costa Rica con la que se encuentra en otras zonas del Pacífico Oriental.

3.3 Elaboración de mapas de abundancia y distribución

Se hizo una base de datos con la información taxonómica, las coordenadas geográficas y la profundidad a la que se hizo cada recolecta. Usando el programa ArcGis 10.0, se verificó que los datos geográficos de las recolectas correspondían a sitios dentro del Pacífico de Costa Rica o Panamá usando una capa con las fronteras de todos los países del mundo. Si alguno de los puntos de recolecta correspondía a sitios fuera de Costa Rica o Panamá, entonces esa recolecta no se incluía en el estudio (Anexo 1).

Los mapas de abundancia se generaron con los datos del total de especímenes, de una determinada especie, por recolecta; mientras que, los mapas de distribución se hicieron usando las coordenadas geográficas de cada recolecta. Todos los mapas se elaboraron usando el elipsoide World Geodetic System 84 (WGS-84) y la Proyección Transversal de Mercator de Costa Rica (CRTM05).

IV. RESULTADOS

Se revisó un total de 831 especímenes de los cuales 765 fueron identificados a nivel específico, uno se identificó a nivel de género y 65 no fueron posibles de identificar ya que se encontraban muy dañados. Se registró un total de 10 géneros y 14 especies de Myctophidae. La especie más abundante fue *Diogenichthys laternatus* con 268 individuos (32.3%), seguida por *Diaphus pacificus* con 251 especímenes (30.2%). Por otra parte, *Gonichthys tenuiculus*, *Protomyctophum* sp. y *Lampanyctus* sp. fueron las especies menos abundantes con solamente un individuo encontrado (Fig. 4).

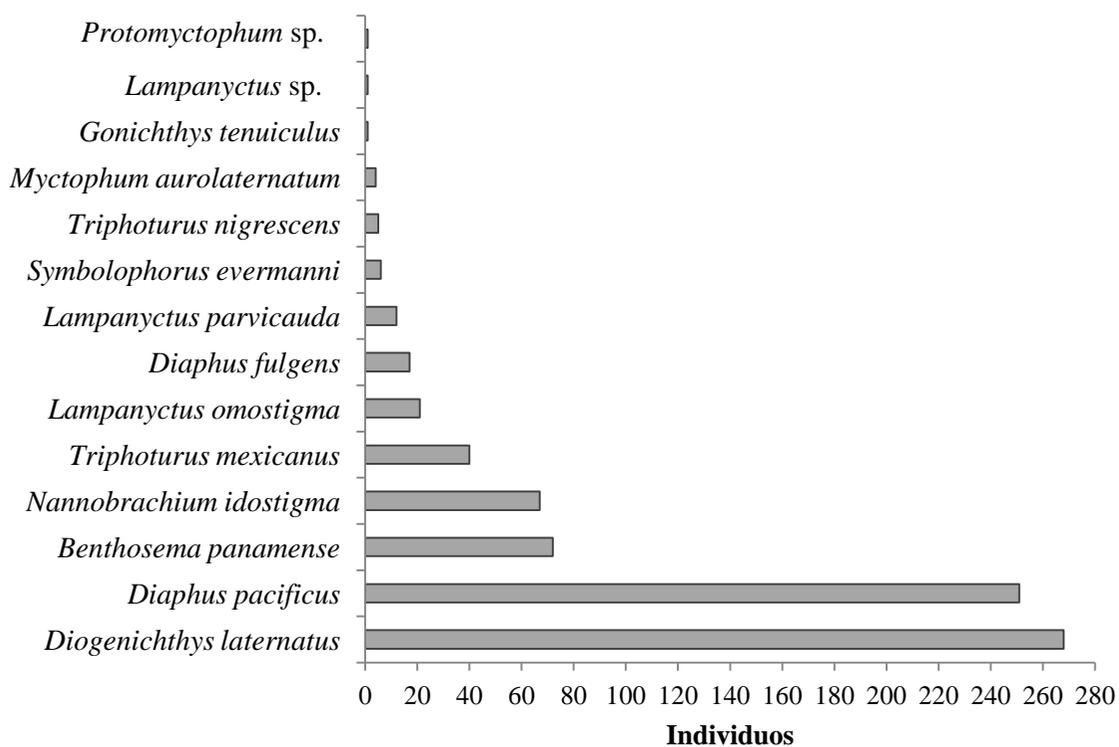


Fig. 4. Total de individuos identificados por especie de Myctophidae. Pacífico de Costa Rica y oeste del Pacífico de Panamá.

A continuación se incluye una lista comentada de todas las especies encontradas, junto con mapas de distribución y abundancia de cada especie.

Protomyctophum
Fraser-Brunner, 1949



Protomyctophum se caracteriza principalmente por tener el fotóforo PLO ubicado adelante y ligeramente más arriba de PVO₁; por debajo del extremo superior de la aleta pectoral. El fotóforo PVO₂ está más arriba que PLO y PVO₁, situado justo debajo de la base inferior de la aleta pectoral. Además, la serie AO no está dividida y carece del fotóforo Pol.

Otras características que diferencian a *Protomyctophum* de las otras especies identificadas en este trabajo, son el perfil alto con un pedúnculo caudal corto, los ojos grandes con un espacio interorbital angosto y la línea lateral no es visible. En este caso, el espécimen encontrado en la colección estaba dañado por lo que no fue posible identificarlo hasta especie y se registró como *Protomyctophum* sp.

La mayoría de las especies de *Protomyctophum* se distribuyen desde el Antártico hasta los 30° S en la costa Pacífica de Chile. *P. crockeri* es una de las tres especies, de este

género, que se encuentra en el hemisferio norte. Ésta es tropical y puede hallarse al norte y sur del Ecuador (Wisner 1976).

En la colección del museo se encontró sólo un individuo que se recolectó, entre cero y 500 m de profundidad, cerca de la Isla del Coco (Fig. 5), por lo que se cree que *Protomyctophum* sp. no es común ni abundante dentro de la zona de estudio de esta investigación.

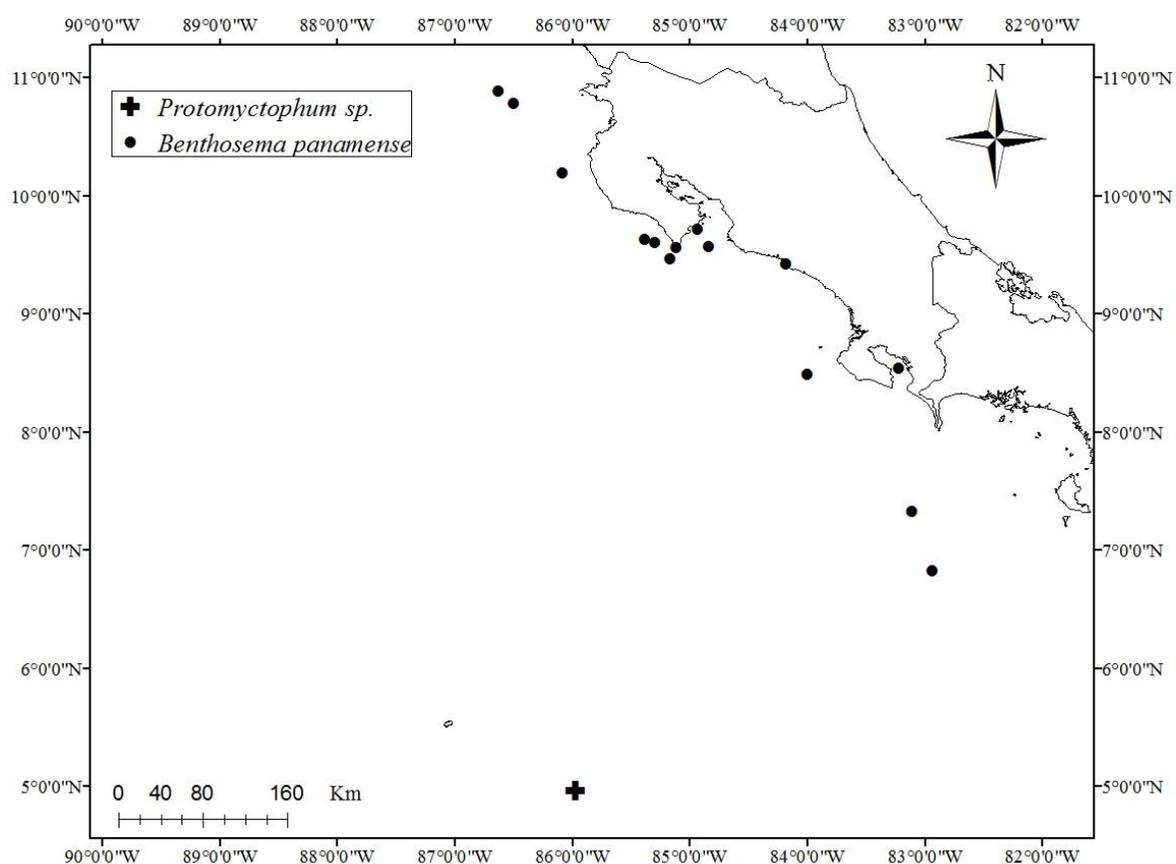


Fig. 5. Distribución de las muestras analizadas de *Protomyctophum* sp. y *Benthosema panamense* del Pacífico de Costa Rica y oeste del Pacífico de Panamá.

Benthoosema panamense
(Tåning, 1932)



Este mictóforo difiere de las otras especies identificadas en que los fotóforos en la serie SAO están en una línea fuertemente angular en la que, SAO₁ y SAO₃ se localizan más arriba que SAO₂. Los fotóforos PLO, VLO, SAO₁ y SAO₂ forman una línea descendente y PVO₁ y PVO₂ se ubican aproximadamente al mismo nivel y forman un triángulo equilátero junto con PLO. Además, esta especie tiene dos Prc, Prc₂ se encuentra más arriba que Prc₁ tocando la línea lateral por debajo, y VO₂ está en una posición más alta que el resto de los fotóforos en la serie VO.

Benthoosema panamense solamente se encuentra en el Pacífico Oriental, cerca de la costa y se distribuye entre 25° y 10° N (Wisner 1976). Las muestras analizadas demuestran que *B. panamense* se distribuye a lo largo de todo el Pacífico costarricense, principalmente en el Pacífico Norte (Fig. 5). Pese a esto, se observa que la especie fue abundante (28 individuos) en el Golfo Dulce y cerca del Golfo de Papagayo (10°53' N, 86°38' W; 15 individuos).

Los individuos de *B. panamense* analizados fueron recolectados dentro de un ámbito de profundidad de cero a 600 m. En general esta especie tiene una amplia distribución en el Pacífico costarricense pero no es abundante en la área estudiada (Fig. 6).

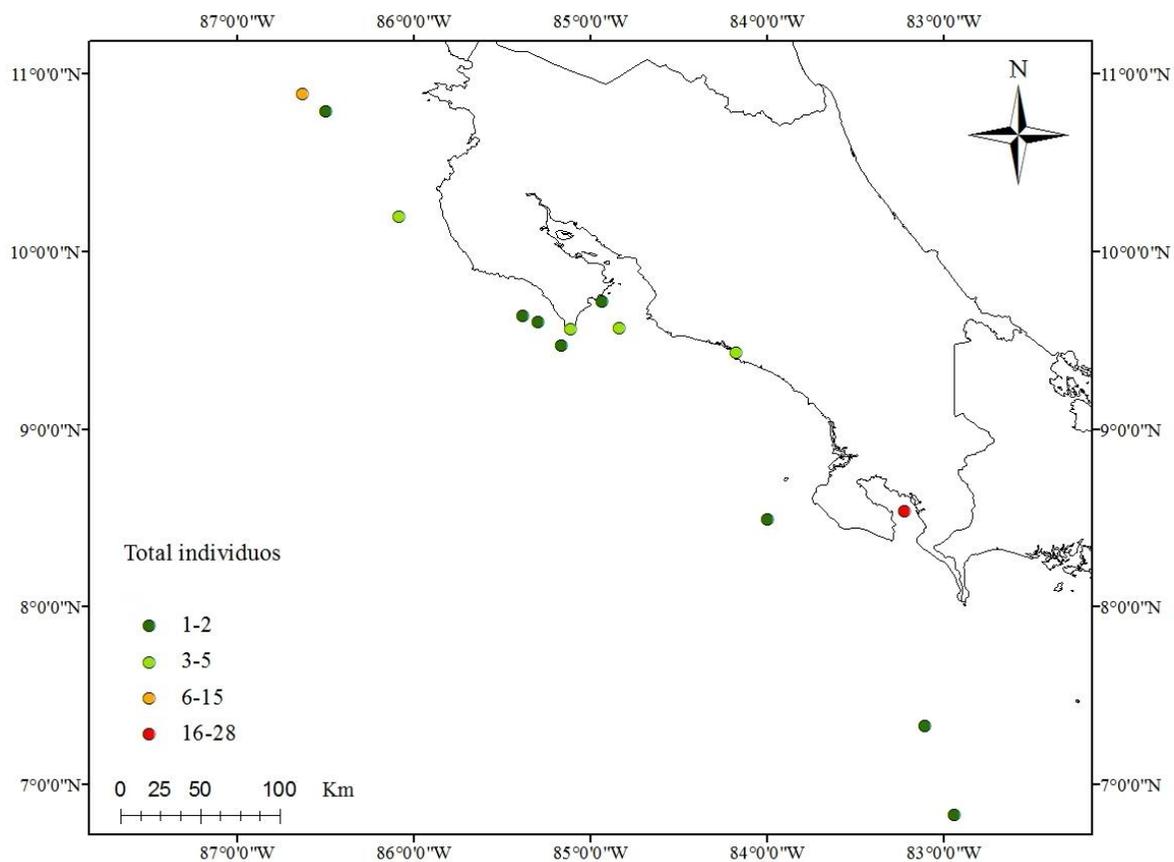


Fig. 6. Total de individuos identificados por recolecta de *Benthosema panamense* (n= 72).

Diogenichthys laternatus
(Garman, 1899)



Diogenichthys laternatus se caracteriza por tener la mandíbula superior extendida más lejos del margen posterior del ojo y los fotóforos en SAO están en una línea ascendente donde, la distancia entre SAO₂₋₃ es mayor que la que hay de SAO₁₋₂ y SAO₃ está ligeramente más atrás que SAO₁ y SAO₂. Además, PVO₁ y PVO₂ se ubican aproximadamente al mismo nivel y forman un triángulo equilátero junto con PLO, a su vez VO₂ se ubica en una posición más alta que los demás VO, al igual que *Benthoosema panamense*. Sin embargo, a diferencia de *B. panamense*, en *Diogenichthys laternatus* Prc₂ está ligeramente elevado.

Esta especie tiene dimorfismo sexual (Wisner 1976); las hembras tienen un Dn pequeño y dos glándulas infracaudales pequeñas y los machos tienen un Dn de mayor tamaño y una glándula supracaudal grande que ocupa la mitad de la superficie dorsal del pedúnculo caudal, no está dividida y está rodeada por pigmento negro.

Diogenichthys laternatus se encuentra en aguas cálidas, desde la costa de San Diego (California) hasta los 33° S en Chile y al oeste de Hawaii (Wisner 1976, Eschmeyer 2013). Las muestras de *D. laternatus* analizadas en esta investigación fueron recolectadas entre la superficie y 1 125 m de profundidad y éstas demuestran que este mictófido se distribuye hacia el suroeste del Pacífico, cerca de Panamá y alrededores de la Isla del Coco

(Fig. 7). *Diogenichthys laternatus* es abundante hacia el sur del Pacífico; mientras que cerca de la Isla del Coco hay pocos individuos (Fig. 8).

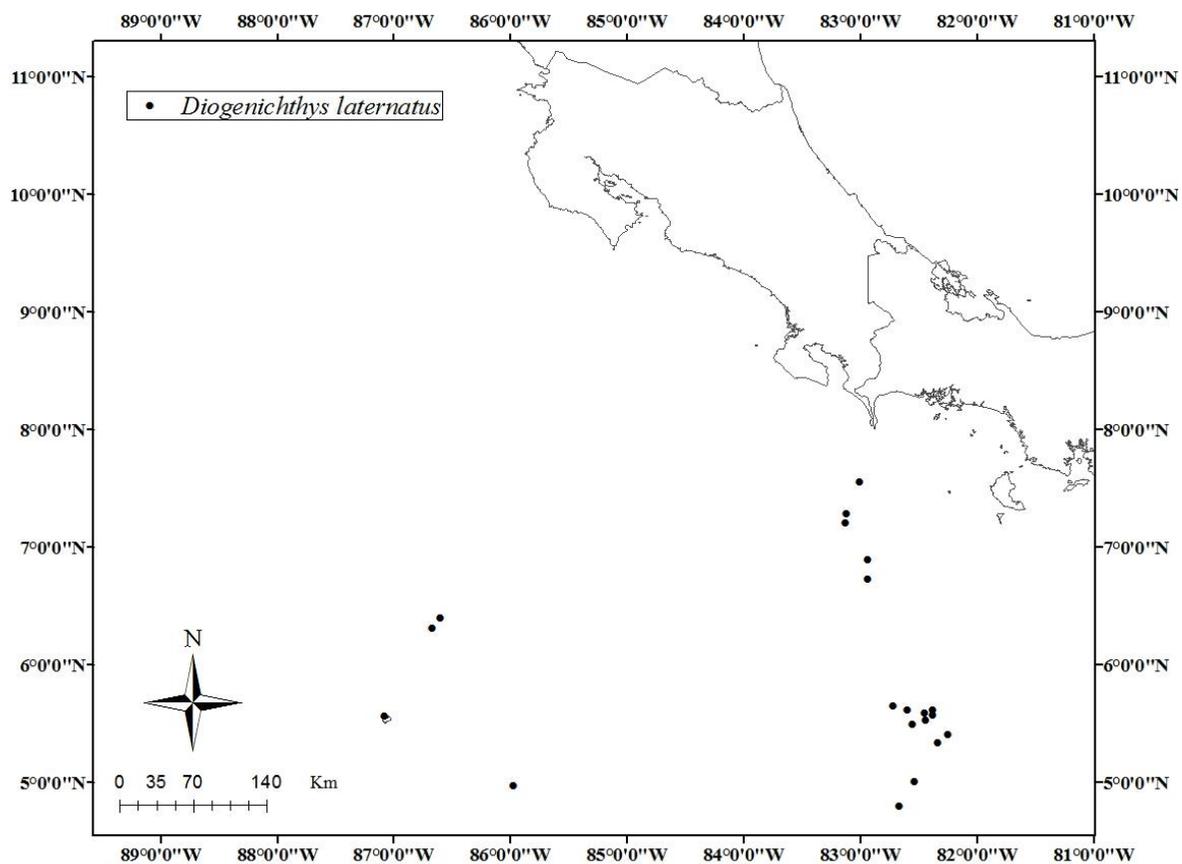


Fig. 7. Distribución de las muestras analizadas de *Diogenichthys laternatus* en el Pacífico de Costa Rica y oeste del Pacífico de Panamá.

Symbolophorus evermanni
(Gilbert, 1905)



Esta especie se puede diferenciar de las demás, encontradas en este estudio, por tener los fotóforos SAO en una línea fuertemente angular; la distancia entre SAO₁₋₂ es mayor que la de SAO₂₋₃ y SAO₃ está por debajo pero tocando la línea lateral y más arriba que SAO₁ y SAO₂. También se caracteriza por tener a PVO₂ en una posición más alta que PVO₁, tener dos Prc; Prc₂ ligeramente más arriba que Prc₁ y porque sólo los machos tienen glándulas supracaudales divididas en placas luminosas.

De acuerdo con Wisner (1976) y Eschmeyer (2013), *Symbolophorus evermanni* es una especie de aguas tropicales que puede encontrarse en el Indo-Pacífico (en Sudáfrica, al norte y sur de Japón y Australia, Nueva Caledonia e islas hawaianas) y Pacífico Oriental (de 20° N a 20° S). En este estudio se encontró que *S. evermanni* se encuentra en un ámbito de profundidad de cero a 1 125 m y se distribuye mayoritariamente en el Pacífico oeste de Panamá ya que en el Pacífico costarricense sólo se recolectó un individuo (Fig. 9). En este caso no se elaboró un mapa de abundancia porque hay pocos registros y la mayoría de las recolectas fueron de un individuo, lo que indica que *S. evermanni* no es una especie abundante en la zona.

Myctophum aurolaternatum
Garman, 1899



Myctophum aurolaternatum tiene en la cabeza sólo el fotóforo Vn, el opérculo es redondo hacia la parte dorsal del cuerpo y en el margen posterior está estriado y aserrado (esta característica es visible en especímenes ≥ 30 mm de longitud total). La serie SAO forma una línea ascendente en la que SAO₁ está encima y ligeramente más atrás de VO₄ y SAO₃ está más lejos de SAO₂ que SAO₁ de este último. Asimismo, esta especie tiene dos Prc al mismo nivel y muy cerca uno del otro, el PVO₂ está en una posición más alta que PVO₁ y todos los fotóforos en las series PO y VO están al mismo nivel.

En esta especie hay dimorfismo sexual (Wisner 1976); los machos tienen glándulas luminosas supracaudales con un mayor número de placas que las hembras; mientras que las hembras tienen glándulas luminosas infracaudales.

La distribución de *M. aurolaternatum* es muy amplia; puede encontrarse en África Oriental, el norte y sur de Japón y Australia e islas hawaianas en el Indo-Pacífico y desde los 25° N hasta los 17° S en el Pacífico Oriental (Wisner 1976, Eschmeyer 2013). De acuerdo con las muestras analizadas, esta especie puede estar entre cero y 830 m de profundidad y se distribuye en el Pacífico norte, cerca de la Isla del Coco y en Pacífico oeste de Panamá (Fig. 9). No obstante, *M. aurolaternatum* es poco abundante porque sólo se encontró de uno a dos individuos por recolecta.

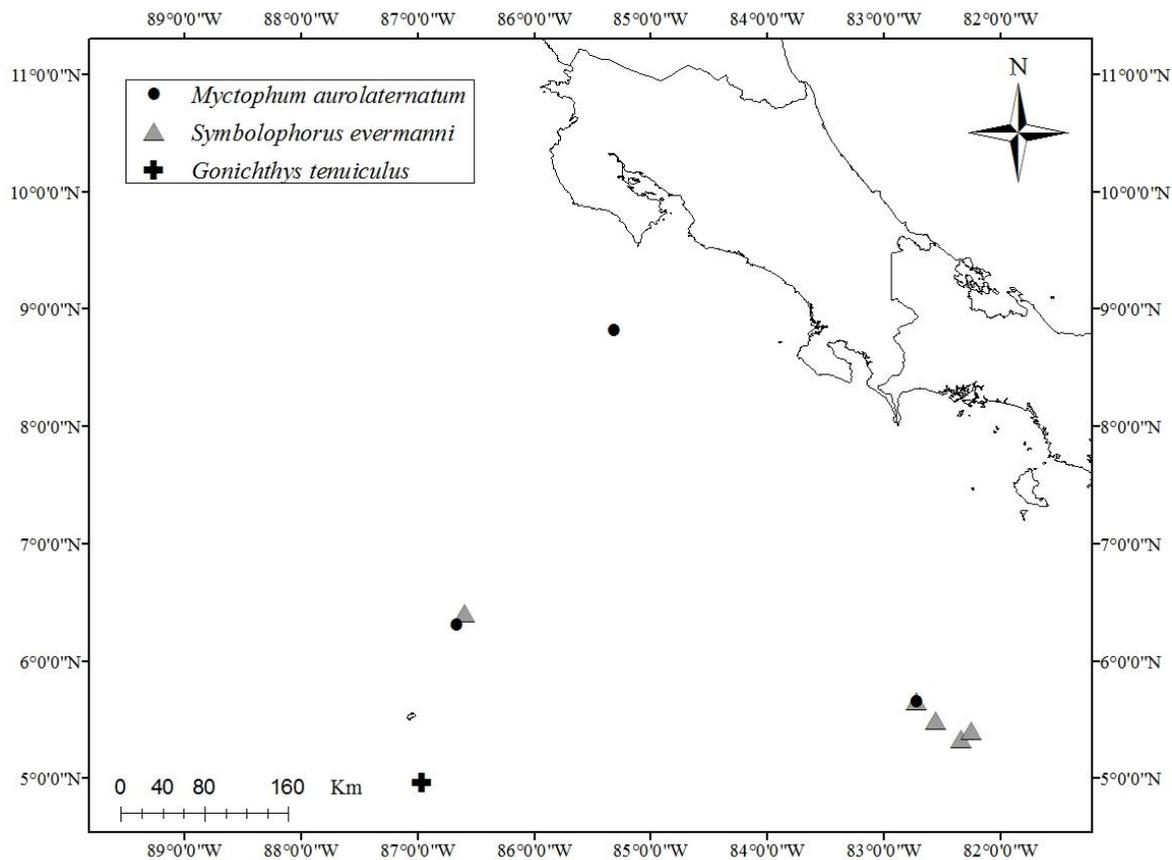


Fig. 9. Distribución de las muestras analizadas de *Symbolophorus evermanni*, *Myctophum aurolaterdatum* y *Gonichthys tenuiculus* en el Pacífico de Costa Rica y Pacífico oeste de Panamá.

Gonichthys tenuiculus
(Garman, 1899)



Se distingue fácilmente de las demás especies identificadas en este estudio por tener la boca subterminal, el cuerpo largo y delgado, con la línea lateral completa y claramente visible. El pedúnculo caudal de *G. tenuiculus* es largo y se va adelgazando de manera uniforme hacia el extremo posterior. Además, posee una glándula supracaudal compuesta por varias placas luminosas bien definidas, dos Prc al mismo nivel, los fotóforos en la serie SAO están en una línea angular y tiene de 17 a 20 rayos en la aleta anal y de 12 a 13 rayos en la aleta pectoral.

Gonichthys tenuiculus se distribuye de los 32° N a los 22° S, en el Pacífico Oriental, y habita en aguas tropicales cerca de la costa (Wisner 1976). Esta especie fue recolectada entre la superficie y 300 m de profundidad, cerca de la Isla del Coco y no parece ser una especie común ni abundante dentro de la zona de estudio (Fig. 9).

Diaphus
Eigenmann & Eigenmann, 1890

Los mictófididos que pertenecen a este género tienen más de un fotóforo en la cabeza que suelen estar conectados o rodeados por un tejido negruzco (Wisner 1976). Las especies de *Diaphus* encontradas en este estudio, se distinguen por tener una escama luminosa que se localiza cerca del fotóforo PLO y por encima de la aleta pectoral. Además, tienen la serie SAO y los primeros tres fotóforos de la serie VO en líneas ascendentes.

También se pueden diferenciar estos mictófididos por tener el PO₄ elevado, PVO₁ ligeramente más adelante que PVO₂ pero por debajo de este y el primer fotóforo de la serie AOa al mismo nivel que SAO₂. En este género los peces no tienen glándulas caudales y tienen cuatro fotóforos Prc que se localizan por debajo de la línea lateral (Wisner 1976)

Diaphus pacificus
Parr, 1931



Esta especie se diferencia de las demás especies de Myctophidae identificadas por la escama luminosa que cubre casi todo el espacio entre PLO y el margen superior de la aleta pectoral y por tener en la cabeza los fotóforos Dn y Vn. Este último es más grande que Dn y es lobulado (Fig. 3b, Forma C); el lóbulo superior se puede extender hasta por

detrás de Dn. El mictófidio *D. pacificus* presenta un dimorfismo sexual ya que en los machos el Vn suele ser de mayor tamaño que en las hembras (Wisner 1976).

Diaphus pacificus también se caracteriza por tener la pupila redonda y los fotóforos PO₁ y PVO₁₋₂ están en una línea ascendente. El último fotóforo de la serie AOa está ligeramente elevado y los fotóforos PLO, VLO, VO₃, SAO₂ y el primer AOa forman una línea descendente.

La especie *D. pacificus* se encuentra en el Atolón Johnston (Pacífico Central) y en el Pacífico Oriental, donde tiene un amplio ámbito de distribución: desde el Golfo de California hasta el sur de Perú (Wisner 1976, Eschmeyer 2013). De acuerdo con las muestras analizadas, este mictófidio se distribuye desde la superficie hasta los 1 000 m de profundidad y principalmente al oeste del Pacífico de Panamá y el Pacífico Sur de Costa Rica (Fig. 10). *Diaphus pacificus* es abundante en el Pacífico panameño; mientras que en el Pacífico de Costa Rica, esta especie no es abundante (Fig. 11).

Diaphus fulgens
(Brauer, 1904)



Diaphus fulgens se caracteriza porque la pupila del ojo es elíptica y hay un espacio afáquico entre el lente y el iris (Fig. 3a). En la cabeza, aparte de Dn y Vn, también tiene el

fotóforo So. El opérculo es ligeramente lobulado postero-dorsalmente; presenta una curva cóncava en la parte del opérculo más cercana a la línea lateral. Adicionalmente, en *D. fulgens* los fotóforos son de mayor tamaño que los de *D. pacificus* pero la escama luminosa es más grande en esta última especie.

Este mictófido habita en el océano Indo-Pacífico, islas hawaianas y Pacífico Oriental, donde tiene ámbitos de distribución reducidos (Wisner 1976, Eschmeyer 2013). Las muestras analizadas indican que *Diaphu fulgens* se distribuye en el Pacífico oeste de Panamá (Fig. 10). En este caso, las recolectas de *D. fulgens* se hicieron desde la superficie hasta 800 m. No se incluye un mapa de abundancia de esta especie, ya que en la mayoría de recolectas no se encontraron más de dos individuos; sólo hubo una recolecta de siete individuos (5°29'30" N, 82°33'00" W). Esto nos indica que *D. fulgens* es poco abundante en la zona.

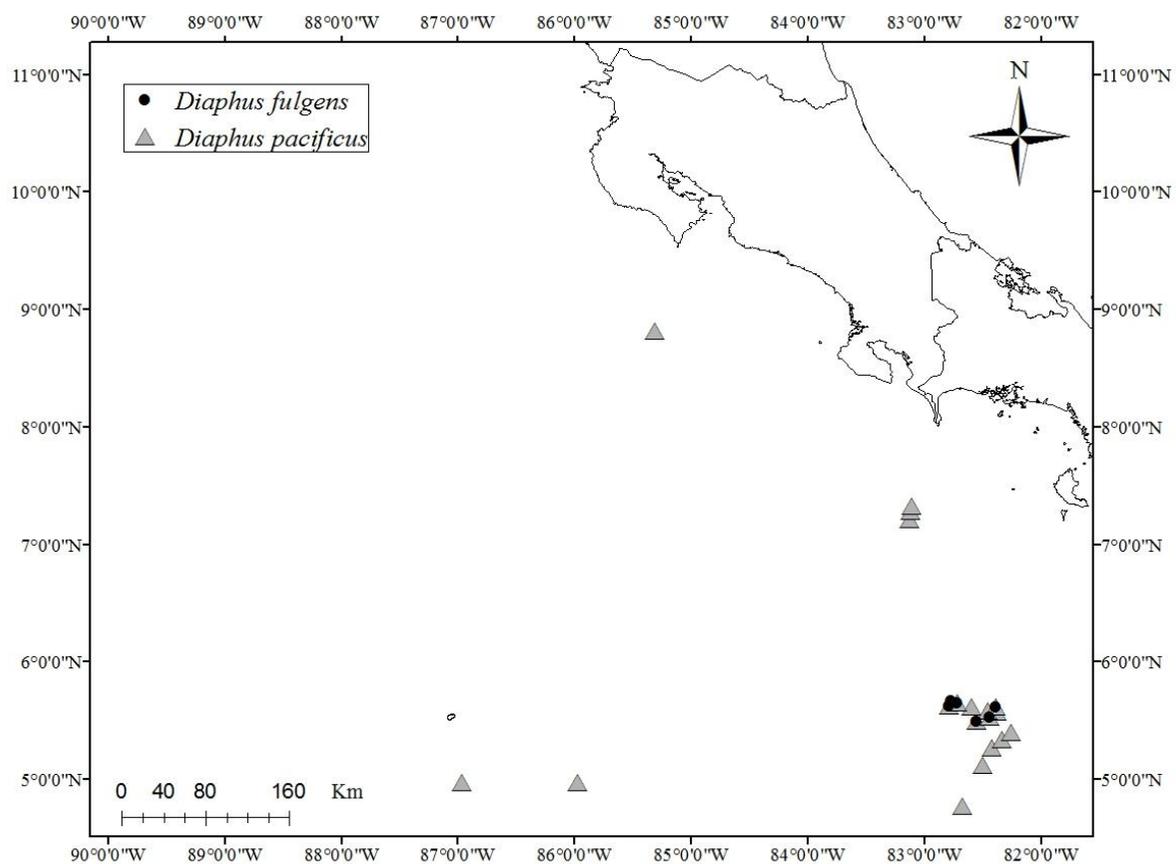


Fig. 10. Distribución de las muestras analizadas de *Diaphus pacificus* y *Diaphus fulgens* en el Pacífico de Costa Rica y Pacífico oeste de Panamá.

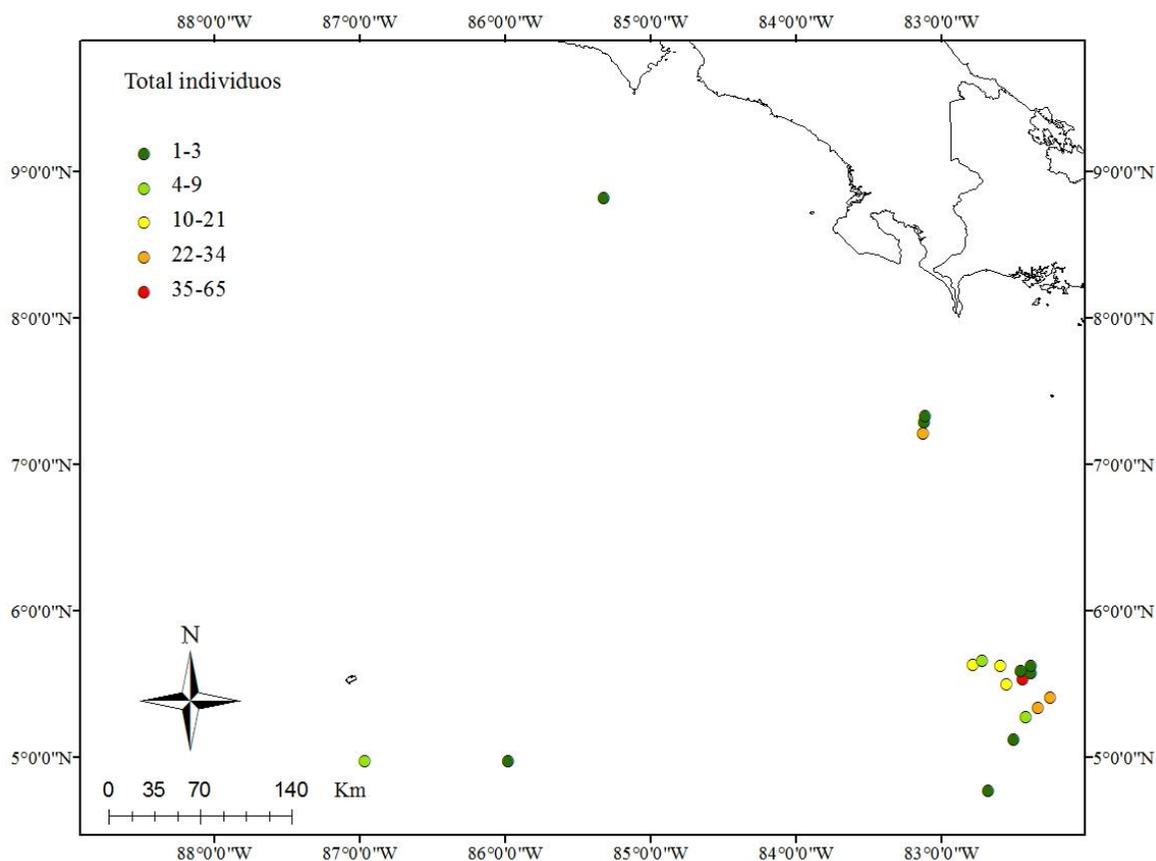


Fig. 11. Total de individuos identificados por recolecta de *Diaphus pacificus* (n= 251).

Triphoturus Fraser-Brunner, 1949

En *Triphoturus* hay dos fotóforos en la serie Pol, a diferencia de las especies descritas anteriormente que sólo tienen uno o carecen de éste como *Protomyctophum*. Los fotóforos PLO, VLO, SAO₃ y el segundo Pol están elevados y tocan la línea lateral, pero no están por encima de la misma.

Todas las especies de *Triphoturus* identificadas en este estudio tienen aletas pectorales pequeñas y cortas, el fotóforo Vn en la cabeza y en la serie PO hay cinco

fotóforos donde el PO_3 está ligeramente elevado y PO_4 está arriba de éste. Otras características de este género son la presencia de glándulas supra e infracaudales (divididas en placass luminosas) y que la serie SAO está dispuesta en una línea fuertemente angular en la que SAO_{1-2} están al mismo nivel y SAO_3 está más arriba que estos dos. En la serie Prc hay tres fotóforos, el último de estos se sitúa por encima de la línea lateral.

Triphoturus mexicanus
(Gilbert, 1890)



Triphoturus mexicanus se puede distinguir fácilmente por tener cinco fotóforos en la serie VO. El VO_2 está elevado y desplazado hacia delante de VO_1 mientras que VO_3 también se encuentra elevado pero no está desplazado hacia el frente. El PLO está por debajo de la línea lateral pero tocando la misma, mientras que VLO, SAO_3 y el segundo Pol se ubican por encima de la línea lateral. Además, la glándula infracaudal es larga y se extiende casi hasta la aleta anal.

La distribución de *T. mexicanus* en el Pacífico Oriental es muy amplia; desde los 38° N, en la costa de San Francisco (California), hasta los 35° S, al sur de Valparaíso en Chile (Wisner 1976). De acuerdo a las muestras analizadas, *T. mexicanus* se encuentra hacia el suroeste del Pacífico costarricense y mayormente en el oeste del Pacífico de Panamá (Fig. 12), en donde la especie es más abundante. En el Pacífico Sur y cerca de la

Isla del Coco esta especie no parece ser abundante ya que se recolectaron de uno a dos individuos (Fig. 13). Estas recolectadas se hicieron entre cero y 1 000 m de profundidad.

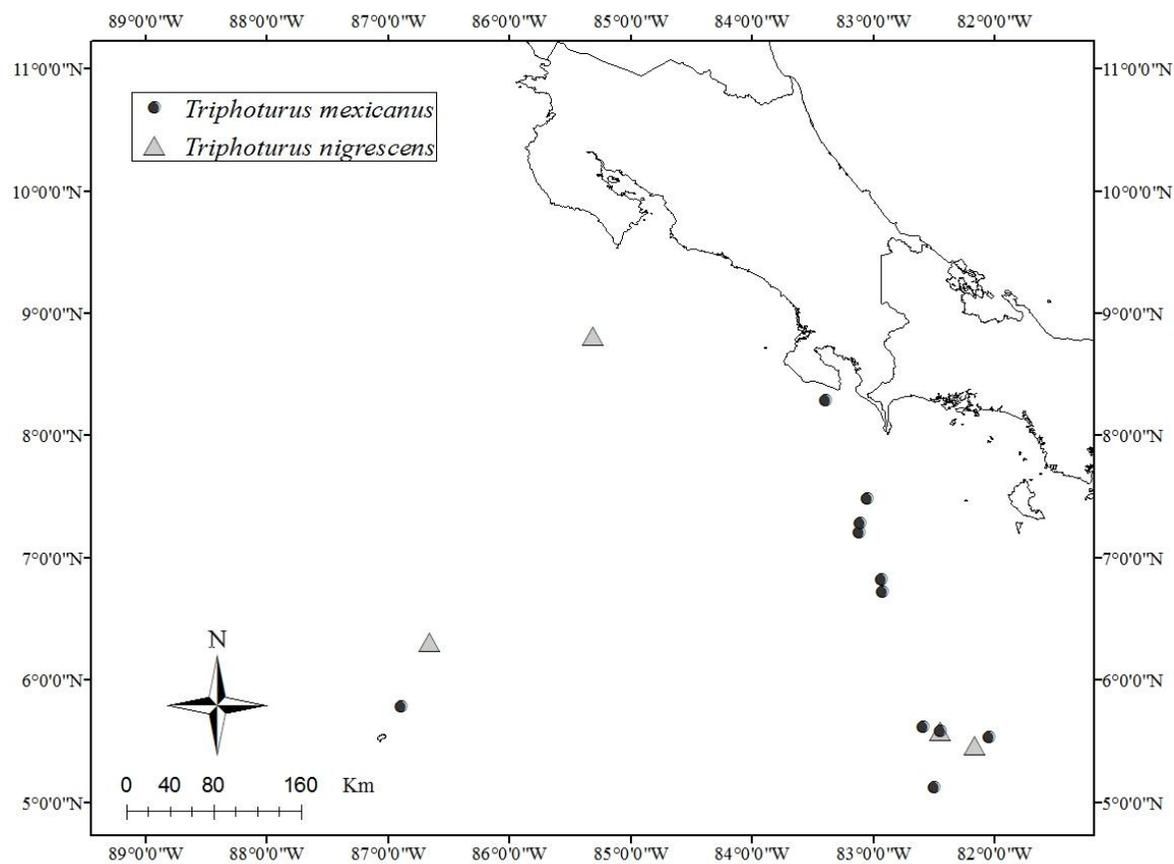


Fig. 12. Distribución de las muestras analizadas de *Triphoturus mexicanus* y *Triphoturus nigrescens* en el Pacífico de Costa Rica y Pacífico oeste de Panamá.

Triphoturus nigrescens
(Brauer, 1904)



A diferencia de *T. mexicanus*, en *Triphoturus nigrescens* sólo el fotóforo VO₂, de la serie VO, está elevado y desplazado hacia adelante de VO₁ y la glándula infracaudal es corta. Otra característica que sirve para distinguir estas dos especies es la posición de los fotóforos en la serie PVO: en *T. nigrescens* el PVO₁ está casi directamente por debajo de PVO₂ mientras que en *T. mexicanus* PVO₁ está por debajo pero mucho más adelante de PVO₂.

Triphoturus nigrescens es una especie de aguas cálidas que habita en el Pacífico Oriental, de 30° N a 30° S, y el Indo-Pacífico: en Sudáfrica, al norte y sur de Japón y Australia, Nueva Caledonia e islas hawaianas (Wisner 1976, Eschmeyer 2013). En la Fig. 12 se puede observar que *T. nigrescens* se distribuye en el Pacífico Central y hacia el suroeste del Pacífico (cerca de la Isla del Coco y Panamá). Las muestras analizadas de esta especie se recolectaron entre la superficie y 830 m. Debido a que en este caso hay pocos registros y la mayoría de los mismos corresponden a recolectas de un individuo, no se hizo un mapa de abundancia. Por lo tanto, esta especie parece ser poco abundante dentro de la zona de estudio.

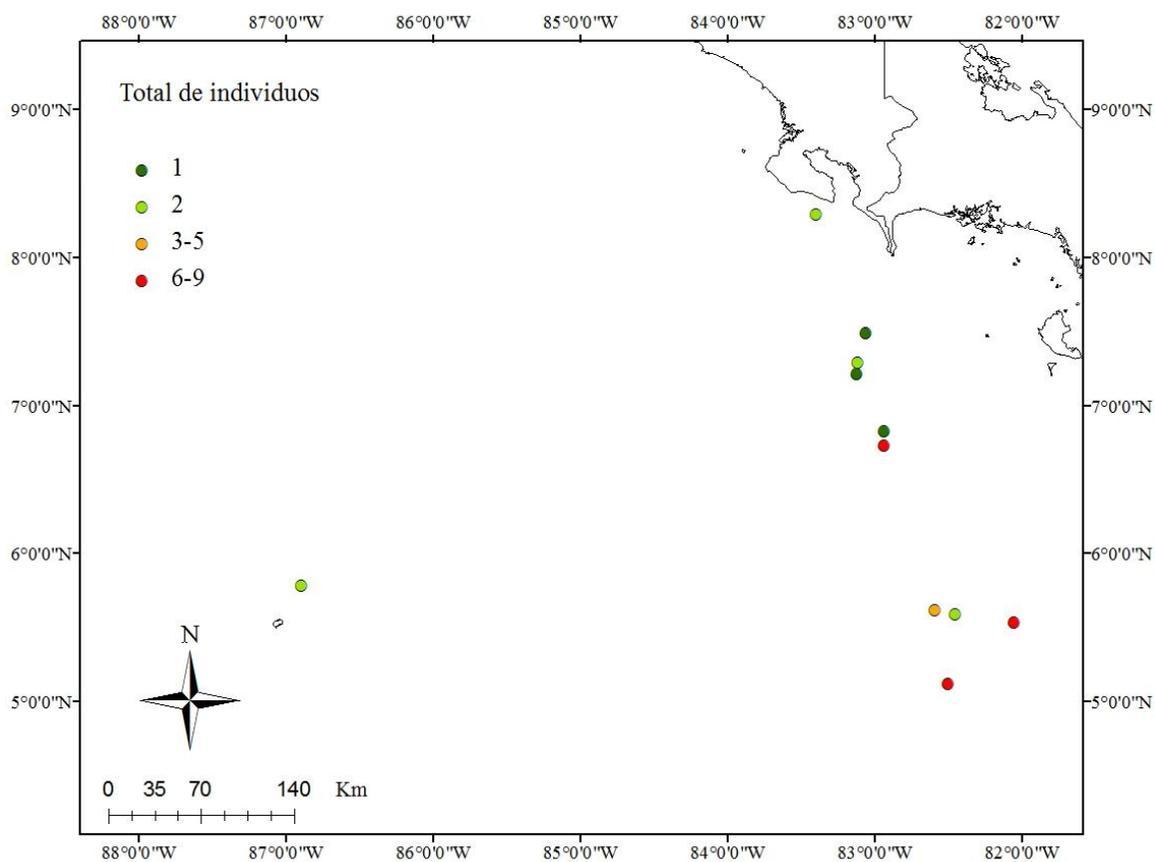


Fig. 13. Total de individuos identificados por recolecta de *Triphoturus mexicanus* (n= 40).

Lampanyctus Bonaparte, 1840

Los mictófidos que pertenecen al género *Lampanyctus* tienen el PVO₁ localizado más abajo que PVO₂, la serie SAO en una línea fuertemente angular, dos Pol y glándulas supra e infracaudales divididas en placas. Además, en la serie PO tienen cinco fotóforos de los cuales el PO₄ está elevado.

Las especies de *Lampanyctus*, a diferencia de las de *Triphoturus*, tienen el fotóforo Dn en la cabeza, aletas pectorales largas, cuatro fotóforos en la serie VO y cuatro Prc.

Asimismo, en ninguna de las especies de *Lampanyctus* alguno de los fotóforos se va a encontrar por encima de la línea lateral

Lampanyctus parvicauda
Parr, 1931



Lampanyctus parvicauda tiene al fotóforo PVO₁ a un nivel más bajo que PVO₂ pero más adelante que éste. El VO₂ está elevado y posicionado hacia adelante de VO₁. Los últimos tres fotóforos de la serie Prc están en una línea inclinada y la glándula infracaudal es corta (tiene de cuatro a siete placas). Además, SAO₃ y el segundo Pol están tocando la línea lateral por debajo de la misma y las aletas pectorales son cortas.

Esta especie habita en el Pacífico Oriental, en aguas cálidas, entre los 20° N y 15° S (Wisner 1976). De acuerdo al material analizado, *L. parvicauda* se distribuye dentro de un ámbito de profundidad de cero a 1 125 m y hacia el suroeste del Pacífico de Costa Rica aunque también se encontró en el Pacífico oeste de Panamá (Fig. 14). Cerca del Golfo Dulce fue donde se recolectó la mayor cantidad de individuos (n= 4) de *L. parvicauda* ya que la mayoría de la otras recolectas fueron de un individuo. Por tanto se asume que esta especie no es muy abundante en la zona de estudio (Fig. 15).

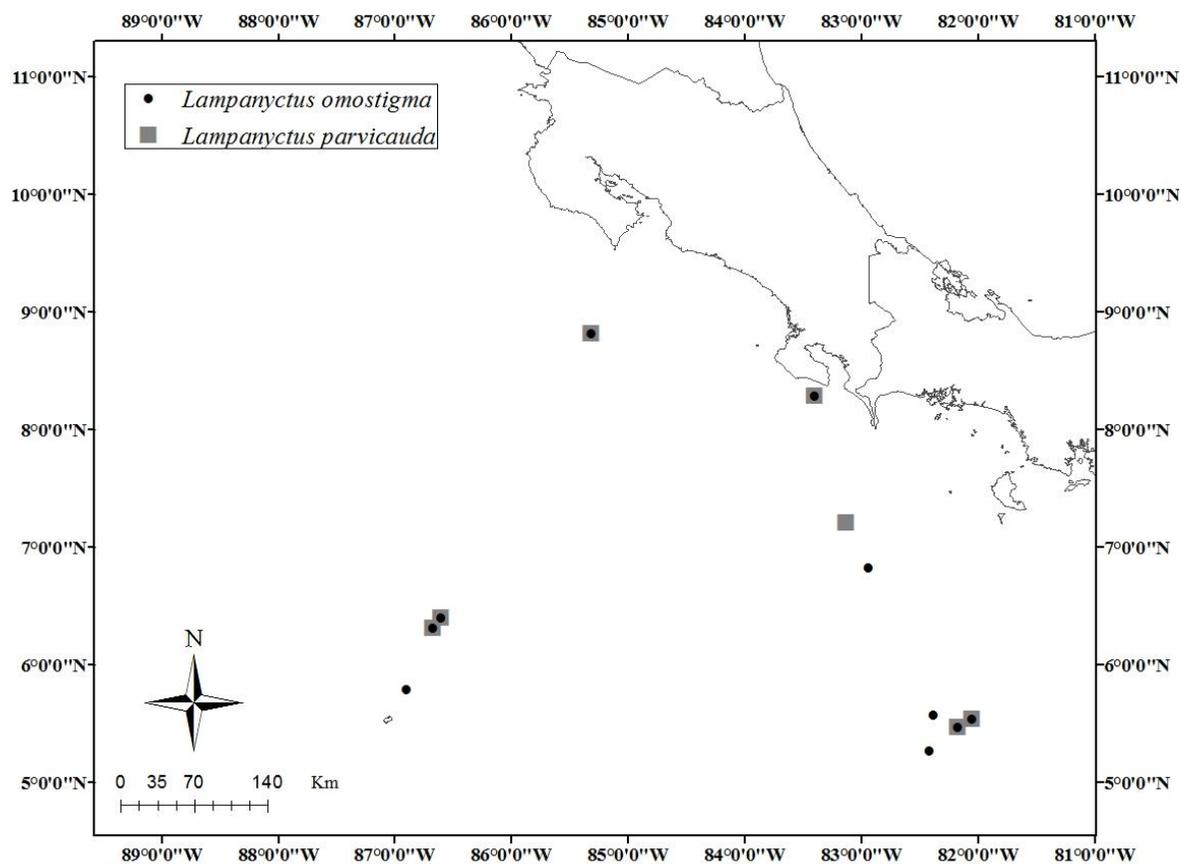


Fig. 14. Distribución de las muestras analizadas de *Lampanyctus omostigma* y *Lampanyctus parvicauda* en el Pacífico de Costa Rica y oeste del Pacífico de Panamá.

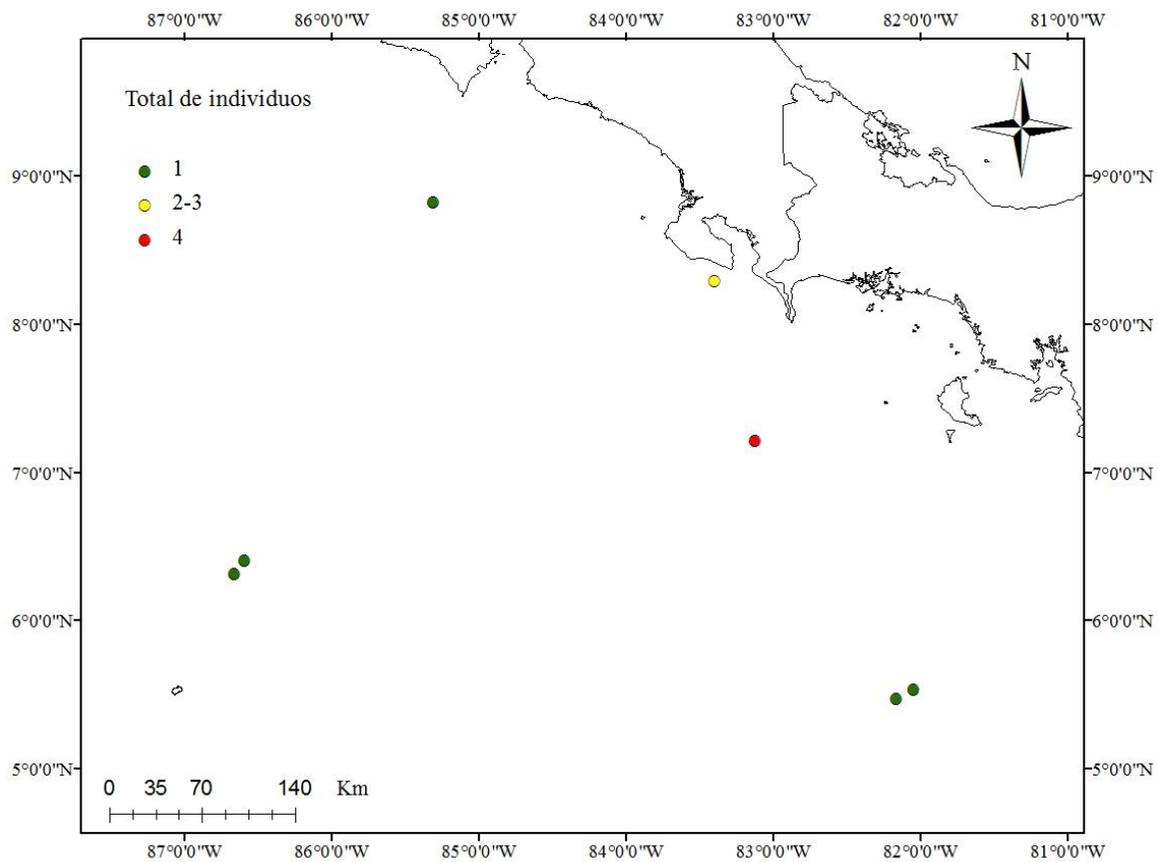


Fig. 15. Total de individuos por recolecta de *Lampanyctus parvicauda* (n= 12).

Lampanyctus omostigma
Gilbert, 1890



Lampanyctus omostigma puede confundirse fácilmente con *L. parvicauda* ya que superficialmente son similares, especialmente con respecto a la posición que ocupan los fotóforos a lo largo del cuerpo. Las principales características para diferenciar a estas especies son la posición de los PVO, el tamaño y número de placas en la glándula infracaudal y el tamaño de las aletas pectorales. En esta especie el fotóforo PVO₁ está debajo de PVO₂ pero ligeramente más adelante que este último. La glándula infracaudal de *L. omostigma* es larga (tiene de siete a ocho placas luminosas) y llega casi hasta la base posterior de la aleta anal. Además, las aletas pectorales de esta especie son más largas que las de *L. parvicauda*.

Lampanyctus omostigma habita en el Pacífico Oriental y tiene un ámbito de distribución similar al de *L. parvicauda*. Las recolectas estudiadas de *L. omostigma* muestran que esta especie se distribuye entre cero y 1 000 m de profundidad, principalmente hacia el sureste del Pacífico costarricense y en el Pacífico panameño (Fig. 14). La especie fue ligeramente más abundante en el oeste del Pacífico de Panamá y en el Pacífico Central donde se hizo una recolecta de cuatro individuos de *L. omostigma* (Fig. 16), por lo que se asume que esta especie no es muy abundante en la zona de estudio.

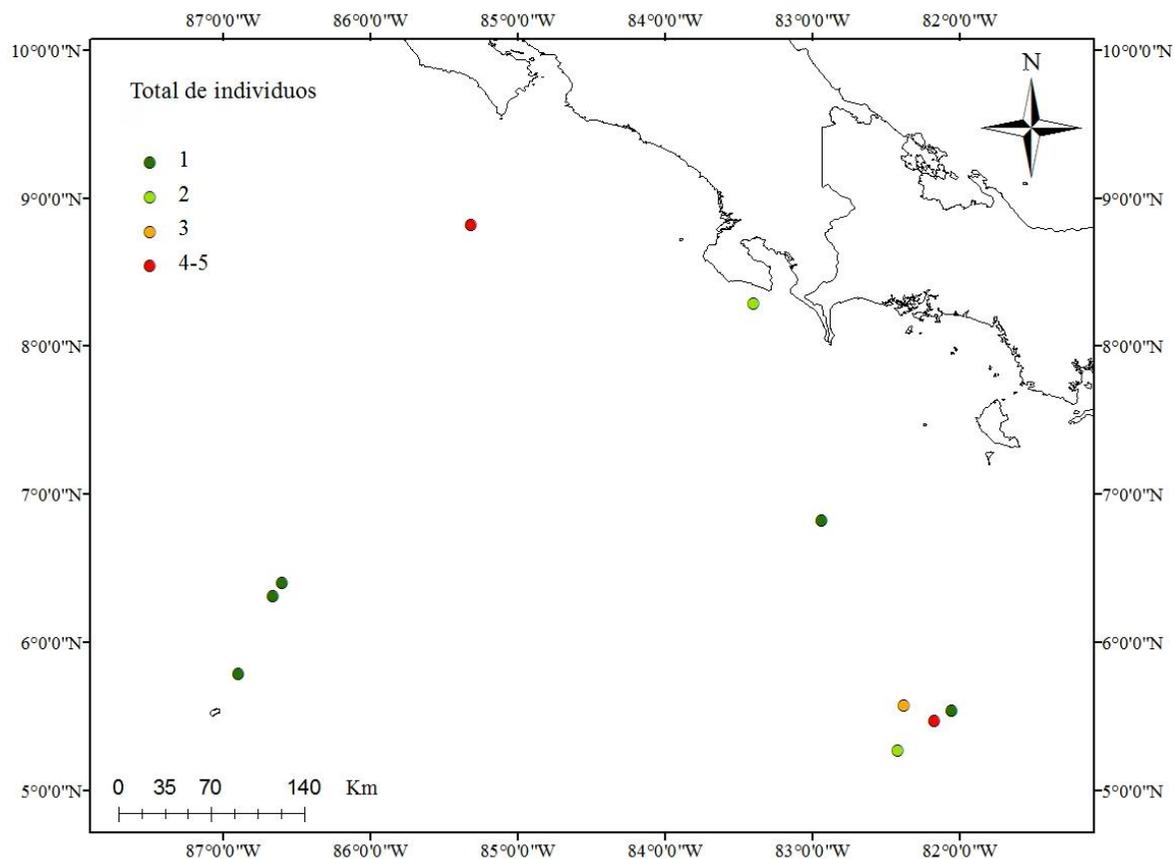


Fig. 16. Total de individuos identificados por recolecta de *Lampanyctus omostigma* (n=21).

Lampanyctus sp.

Este espécimen se recolectó entre cero y 950 m de profundidad. Éste estaba muy dañado principalmente en la zona precaudal, por ello no se pudo determinar la especie del individuo aunque se cree que éste debe ser de alguna de las especies de *Lampanyctus* que se identificó durante este estudio.

Nannobranchium idostigma
(Parr, 1931)



Nannobranchium es un género que se separó de *Lampanyctus*, y se puede diferenciar de este último porque las especies de *Nannobranchium* no tienen aletas pectorales o éstas son cortas y pequeñas; mientras que en *Lampanyctus* las aletas son largas (Zahuranec 2000). No obstante, *Nannobranchium idostigma* puede confundirse fácilmente con *L. omostigma* y *L. parvicauda* ya que por la posición que ocupan los fotóforos a lo largo del cuerpo, estas especies se parecen superficialmente.

Sin embargo, *N. idostigma* se diferencia de *L. omostigma* y *L. parvicauda* por tener aletas cortas, el fotóforo VO₂ elevado pero no desplazado hacia adelante y el primer fotóforo de la serie AOA un poco más abajo que los demás fotóforos de esta serie. Además, la glándula infracaudal de *N. idostigma* es corta (tienen de dos a cuatro placas) y la serie SAO se ubica más atrás que en otras especies; SAO₁ está encima del interespacio VO₃₋₄, SAO₂ se localiza arriba o ligeramente más adelante de AOA₁ y SAO₃ está encima de AOA₂.

Nannobranchium idostigma se distribuye únicamente en el Pacífico Oriental, donde tiene un amplio ámbito de distribución: desde San Diego, California hasta Antofagasta, Chile (Wisner 1976, Zahuranec 2000). Las muestras revisadas de este mictófido fueron recolectadas desde la superficie hasta los 1 125 m de profundidad y de acuerdo a las mismas, *Nannobranchium idostigma* se distribuye hacia suroeste del Pacífico de Costa Rica (Fig. 17). Sin embargo, se encuentra principalmente en el oeste del Pacífico de Panamá

donde la especie es ligeramente más abundante. La mayor parte de las recolectas en el Pacífico costarricense fueron de uno a dos individuos, sólo en el Pacífico Central se hallaron siete individuos. (Fig. 18). En general, *N. idostigma* no es abundante en la zona de estudio.

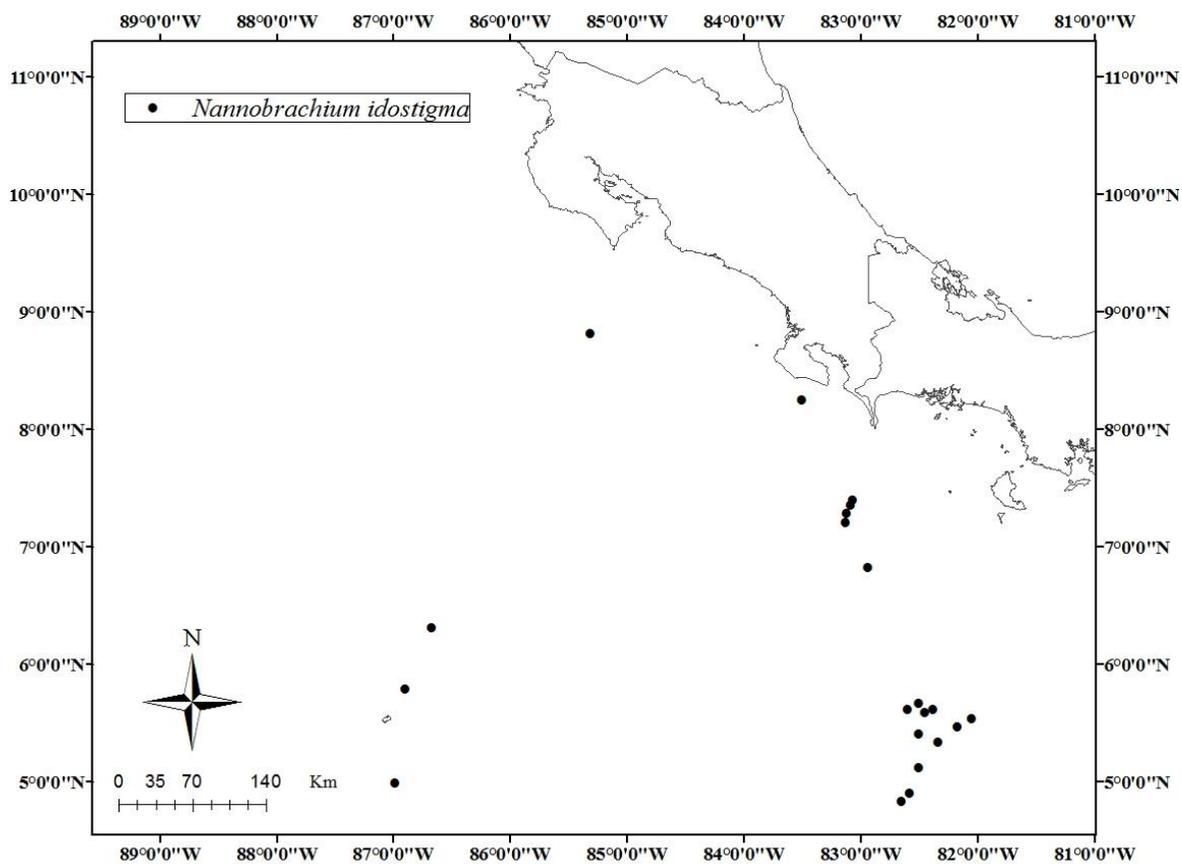


Fig. 17. Distribución de las muestras analizadas de *Nannobrachium idostigma* en el Pacífico de Costa Rica y el Pacífico oeste de Panamá.

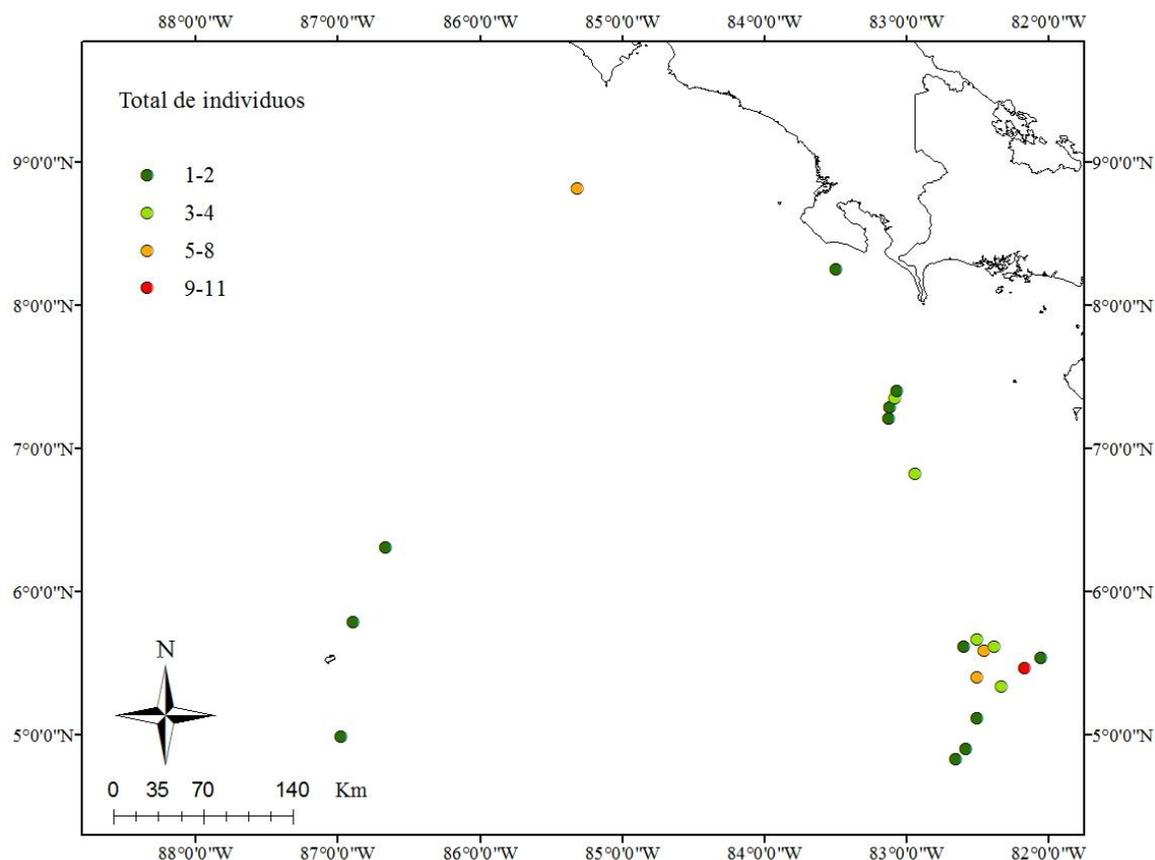


Fig. 18. Total de individuos por recolecta de *Nannobrachium idostigma* (n= 67).

En general, las especies de Myctophidae que se encontraron en este estudio no fueron abundantes. Un 76.4% de los registros obtenidos fueron ≤ 5 individuos. El ámbito de profundidad en el que se encontraron los linternillas fue de cero a 1 125 m. También, es importante destacar que la mayoría de las especies se distribuyen en el Pacífico Sur de Costa Rica y el Pacífico panameño. Alrededor de 638 (76.8%) de los especímenes revisados provienen de recolectas hechas en estas zonas.

Si se compara la diversidad de mictófidos encontrada en este estudio con la que hay en otros sitios del Pacífico Oriental norte, se puede observar que conforme los sitios se acercan más al Ecuador, éstos tienen más especies en común con Costa Rica y Panamá. El

Pacífico de Colombia es el que comparte más especies con la zona de estudio; allí se han registrado 12 de las 14 especies de Myctophidae halladas en el Pacífico costarricense y panameño (Cuadro 1).

En cuanto a los sitios que están en el hemisferio sur del Pacífico Oriental, al alejarse éstos del Ecuador, el número de especies que comparten con Costa Rica y Panamá va a ser menor. Por ejemplo, se puede observar que en la fosa de Perú-Chile hay seis especies de Myctophidae en común con el Pacífico de Costa Rica y Panamá, en cambio en el Pacífico norte de Chile sólo hay dos especies (Cuadro 2). Además, la diversidad de Myctophidae encontrada en este estudio es más similar a la diversidad de sitios ubicados en el hemisferio norte del Pacífico Oriental que a la de los sitios en el hemisferio sur.

Cuadro 1. Diversidad de Myctophidae en diversos sitios del Pacífico Oriental: Hemisferio Norte.

Localidad	Total de especies	Especies en común con Costa Rica	Autor
Pacífico Norte	20	NH	Shinohara <i>et al.</i> 1994
Región de la Corriente de California (fuera de California hasta Baja California)	19	<i>Diogenichthys laternatus</i> <i>Gonichthys tenuiculus</i> <i>Triphoturus mexicanus</i>	Ahlstrom 1969*
Costa occidental de Baja California Sur	1	<i>Diogenichthys laternatus</i>	Rodríguez-Romero <i>et al.</i> 2008
Isla Guadalupe (México)	31	<i>Diogenichthys laternatus</i> <i>Gonichthys tenuiculus</i> <i>Nannobranchium idostigma</i> <i>Triphoturus mexicanus</i>	Reyes-Bonilla <i>et al.</i> 2010

NH = no hay especies en común

* Larvas de Myctophidae

Cuadro 1. (Continuación...)

Localidad	Total de especies	Especies en común con Costa Rica	Autor
	11	<i>Bentosema panamense</i> <i>Diaphus pacificus</i> <i>Diogenichthys laternatus</i> <i>Gonichthys tenuiculus</i> <i>Lampanyctus parvicauda</i> <i>Nannobrachium idostigma</i> <i>Myctophum aurolaternatum</i> <i>Triphoturus mexicanus</i>	Brewer 1973
Golfo de California	16	<i>Bentosema panamense</i> <i>Diaphus pacificus</i> <i>Diogenichthys laternatus</i> <i>Gonichthys tenuiculus</i> <i>Lampanyctus omostigma</i> <i>L. parvicauda</i> <i>Nannobrachium idostigma</i> <i>Myctophum aurolaternatum</i> <i>Triphoturus mexicanus</i>	Castro-Aguirre & Balart 1996
Colombia	27	<i>Bentosema panamense</i> <i>Diaphus fulgens</i> <i>Diaphus pacificus</i> <i>Diogenichthys laternatus</i> <i>Gonichthys tenuiculus</i> <i>Lampanyctus omostigma</i> <i>L. parvicauda</i> <i>Nannobrachium idostigma</i> <i>Myctophum aurolaternatum</i> <i>Symbolophorus evermanni</i> <i>Triphoturus mexicanus</i> <i>Triphoturus nigrescens</i>	Castellanos-Galindo et al. 2006

Cuadro 2. Diversidad de Myctophidae en diversos sitios del Pacífico Oriental: Hemisferio Sur.

Localidad	Total de especies	Especies en común con Costa Rica	Autor
Fosa de Perú-Chile	22	<i>Diogenichthys laternatus</i> <i>Symbolophorus evermanni</i> <i>Lampanyctus parvicauda</i> <i>Lampanyctus omostigma</i> <i>Nannobranchium idostigma</i> <i>Triphoturus mexicanus</i>	Bussing 1965
Norte de Chile	7	<i>Diogenichthys laternatus</i> <i>Triphoturus mexicanus</i>	Sielfeld <i>et al.</i> 1995
Valparaíso-Caldera (Chile)	24	<i>Diogenichthys laternatus</i> <i>Triphoturus mexicanus</i>	Sielfeld & Kawagushi 2004a
Caldera-Isla de Pascua	36	<i>Diaphus fulgens</i> <i>Myctophum aurolaternatum</i>	Sielfeld & Kawagushi 2004b

V. DISCUSIÓN

La familia Myctophidae está compuesta por peces mesopelágicos (y algunos batipelágicos). Las muestras analizadas se hallaron entre cero y 1 125 m de profundidad; se encuentran dentro del ámbito de distribución vertical de los mictófidios: entre 300 y más de 1 200 m de profundidad (Rodríguez & Castro 2000, Nelson 2006). La mayor parte de las muestras analizadas se recolectaron con redes Isaacs-Kidd Midwater Trawl (IKMWT). Este método de muestreo tiene el inconveniente de que las redes bajan y suben abiertas todo el tiempo, por lo que no se puede determinar la profundidad exacta a la que se recolectó el individuo (Wisner 1976). Por eso, solo se pudo estimar el ámbito de profundidad de cada una de las especies de Myctophidae encontradas en este estudio.

También, es necesario resaltar que durante la noche los peces mesopelágicos que migran, suelen ascender hacia aguas de menor profundidad (lo que culmina cerca de las 19:00 o 20:00 h) y antes del amanecer comienzan a descender lentamente hasta llegar nuevamente a la zona mesopelágica (lo que finaliza después del medio día) (Sielfeld *et al.* 1995). Algunas especies de linternillas realizan migraciones verticales diarias para alimentarse (Watanabe *et al.* 1999). Por ello, no se puede descartar la posibilidad de que algunas de las especies estudiadas hayan sido capturadas a profundidades < 300 m.

Diogenichthys laternatus fue la especie más abundante en el Pacífico de Costa Rica y Pacífico oeste de Panamá. Dicha especie es endémica del Pacífico Oriental (Evseenko 2006), y al igual que en este estudio, otras investigaciones han registrado a este mictófidio como el más abundante. Según Ahlstrom & Moser (1976), *D. laternatus* y *Vinciguerria lucetia* (Phosichthyidae) son las dos especies más abundantes en el Pacífico Oriental tropical. Esto coincide con lo hallado por Suntsov (2004), cerca del Domo de Costa Rica, donde las larvas de *D. laternatus* y *V. lucetia* fueron más del 50% del total de larvas de peces recolectadas. Igualmente, en la costa occidental de Baja California el 50% de las larvas encontradas eran de *D. laternatus* (Funes-Rodríguez 1993). También cerca de Ecuador, Perú y Chile, las larvas de *D. laternatus* fueron las más abundantes con el 50.1%

del total de larvas de Myctophidae en la zona (Evseenko 2006). Investigaciones realizadas con ictioplancton en la corriente de California por CalCOFI, reportaron a esta especie como la más abundante (Ahlstrom 1969).

Diaphus pacificus representó el 30.2% del total de individuos identificados en esta investigación. Esto coincide con los resultados de Robinson (1972) en el Golfo de California. En este caso, *Diaphus pacificus* fue una de las siete especies más abundantes en el Golfo de California, en donde su abundancia aumentaba hacia el sector sur del Golfo. También se encontró que este mictófido fue la larva más abundante, después de *D. laternatus* y *V. lucetia*, en el Domo de Costa Rica (Suntsov 2004).

El linternilla *Benthosema panamense* se distribuye principalmente entre los 25° y 10°N en el Pacífico Oriental y cerca de la costa (Wisner 1976). Por ello, este mictófido tiene el mayor ámbito de distribución a lo largo de la costa Pacífica de Costa Rica. Además, después de *D. laternatus* y *D. pacificus*, fue la especie más abundante con 72 individuos (8.7% del total de individuos analizados). Esto difiere con lo encontrado en un estudio con ictioplancton en la Isla Gorgona en Colombia, en el que *B. panamense*, *L. parvicauda* y *M. aurolaternatum* fueron las larvas más abundantes de los mictófidios con 492 individuos cada una (Escarria *et al.* 2007). No obstante, en Costa Rica algunos pescadores han reportado que es común observar, durante horas de la mañana, agregaciones de adultos de *B. panamense* cerca de la superficie (Alverson 1961).

La mayoría de las especies de Myctophidae que se encontraron en el Pacífico de Costa Rica no fueron abundantes y en el caso de *Protomyctophum* sp. y *Gonichthys tenuiculus* sólo se halló un individuo. En otros estudios realizados en el Pacífico Oriental, se ha encontrado que las especies de *Protomyctophum* no son muy abundantes. Por ejemplo, en un estudio hecho cerca de la isla de Hawaii se hallaron especímenes de *Protomyctophum beckeri* pero estos eran muy pocos. Además, el investigador aclara que incluso en los sitios donde *P. beckeri* se distribuye, no suele ser común (Clarke 1973).

Los mictófidios aunque peces mesopelágicos poseen larvas epipelágicas. En numerosas ocasiones estas larvas pueden ser transportadas por las corrientes marinas a sitios que se encuentran fuera del ámbito de distribución de la especie y con condiciones

ecológicas adversas. No obstante, algunas larvas logran sobrevivir en estos ambientes y se convierten en adultos (Coleman & Nafpaktitis 1972). Esto pudo haberle ocurrido a algunas larvas de *Protomyctophum* sp.

Sin embargo, el área donde una especie puede sobrevivir es más amplia que la del sitio donde puede reproducirse (O'Day & Nafpaktitis 1967). En el Atlántico Norte, O'Day & Nafpaktitis (1967) observaron que los adultos de *Lobianchia dofleini* (Myctophidae), que habitaban en un área fuera de su ámbito de distribución, tenían alteraciones en las gónadas que les impedían reproducirse. Las especies de *Protomyctophum*, habitan en el hemisferio sur del Pacífico Oriental, alrededor de la Antártica (Wisner 1976). Estos son sitios con una alta concentración de nutrientes disueltos (cerca de Perú y Chile) y temperatura fría (Fiedler & Talley 2006). En cambio, el Pacífico de Costa Rica y Panamá se caracteriza por tener temperaturas altas y una menor concentración de nutrientes (Fiedler & Talley 2006). Así, las condiciones ambientales junto con el efecto de expatriación sobre las gónadas o gametos de *Protomyctophum* sp., pueden ser razones por las que no hay muchos individuos de esta especie en el área de estudio.

En cuanto a la especie *Gonichthys tenuiculus*, parece ser que es poco abundante en el Pacífico Oriental. Al igual que en esta investigación, Robinson (1972) sólo recolectó un individuo de esta linternilla en el Golfo de California. Asimismo, en el océano Pacífico entre 0° N y ~ 25° N, cerca de Ecuador, Perú y Chile, se encontró que *G. tenuiculus* fue de las especies menos abundante representando un 1.2% de las 523 larvas recolectadas en ese estudio (Evseenko 2006).

El número de especies encontradas de Myctophidae del Pacífico de Costa Rica y Pacífico oeste de Panamá fue más similar a la del Pacífico colombiano. Esto puede explicarse teniendo en cuenta dos factores: que los mictófidos tienen larvas epipelágicas y las principales corrientes superficiales de las aguas tropicales del Pacífico Oriental. En la zona entre Costa Rica, Panamá y Colombia (Ensenada de Panamá) hay una circulación ciclónica conformada por tres corrientes: la Corriente de Colombia, la Corriente de Panamá y la Corriente Costera de Costa Rica. La Corriente de Colombia circula de sur a norte paralela a la costa continental colombiana; la Corriente de Panamá se mueve hacia el

suroeste y llega hasta las Islas Galápagos; y la Corriente Costera de Costa Rica, va en dirección noroeste y paralela a la costa centroamericana hasta la boca del Golfo de Tehuantepec y de ahí hacia el oeste hasta unirse a la Corriente Ecuatorial Norte (Kessler 2006). Además de estas corrientes, está la Contracorriente Ecuatorial (CCE), que fluye desde el océano Índico (oeste) hacia Pacífico Oriental. La CCE, durante el otoño boreal, aumenta su fuerza y llega hasta la costa de Centroamérica y México; mientras que en la primavera boreal, la CCE se debilita a los 110° W y su influencia no llega a la costa sino que diverge y se une a la Corriente Ecuatorial Norte y Corriente Ecuatorial Sur (Kessler 2006).

Por lo tanto, la CCE puede transportar las larvas de los mictófididos desde el océano Índico hasta el océano Pacífico Oriental tropical; y dentro de la Ensenada de Panamá las larvas van a ser transportadas desde Colombia hacia Panamá, luego a la Isla del Coco y finalmente hacia la costa continental de Costa Rica. Los cambios en la intensidad de la CCE y la dirección de las corrientes en la Ensenada de Panamá también explican porque la mayor parte de las especies de Myctophidae encontradas en esta investigación se distribuyen cerca de Panamá y la Isla del Coco.

Las jornadas de investigación del R/V *Searcher* y R/V *Velero IV* se realizaron durante el evento de El Niño 1972/73. Durante los eventos de El Niño-Oscilación Sur (ENSO) ocurren cambios oceanográficos que van a afectar diferentes aspectos como la temperatura superficial y salinidad del océano, que afectan la biota marina (Kessler 2006, Thatje *et al.* 2008). Además, durante el ENSO la influencia de la Contracorriente Ecuatorial se extiende hasta la costa de Centroamérica y disminuye la intensidad de los vientos alisios lo que ocasiona que aumenten las ondas Kelvin en dirección oeste-este (Kessler 2006, Thatje *et al.* 2008). Por lo que bajo condiciones de ENSO, se esperaría que hubiese una mayor influencia de especies provenientes del Indo-Pacífico. Por lo tanto, se esperaría encontrar otras especies de Myctophidae diferentes a las encontradas en este estudio si se estudian muestras del Pacífico costarricense y panameño que no hayan sido recolectadas durante un evento de El Niño.

IV. CONCLUSIONES

Este es el primer estudio que se hace sobre la diversidad, distribución y abundancia de Myctophidae en el Pacífico de Costa Rica y oeste del Pacífico de Panamá. Aunque se habían identificado anteriormente algunas especies de mictófidios en el ictioplancton (Aguilar-Ibarra & Vicencio 1994, Fernández 1996), estas investigaciones se enfocaron en zonas específicas del Pacífico de Costa Rica. Por lo que también es la primera vez que se trabajó con la identificación de adultos de linternillas a lo largo de toda la costa Pacífica del país. Por otra parte, esta investigación se convierte en un aporte importante sobre el conocimiento de la ictiofauna de profundidad, no sólo de Costa Rica y Panamá, sino también a nivel mundial.

- Se registraron un total de 10 géneros y 14 especies de Myctophidae. No se descarta la posibilidad de encontrar más especies en el país, si se hacen recolectas cuando no haya un evento de El Niño y con un mayor esfuerzo de muestreo en sitios como el Pacífico central ya que las jornadas del R/V *Searcher* y *Velero IV* se enfocaron alrededor de la Isla del Coco, Panamá y Pacífico norte y sur.
- Las especies más abundantes fueron *Diogenichthys laternatus* y *Diaphus pacificus*, dos especies que habitan aguas cálidas y son abundantes en otros sitios a lo largo del Pacífico Oriental.
- La mayoría de las especies de Myctophidae analizadas en el presente estudio se distribuyeron en el oeste del Pacífico de Panamá y el Pacífico Sur. Esto se debe a los patrones de circulación en la zona (Corriente de Colombia, Corriente de Panamá y Corriente Costera de Costa Rica).
- Anteriormente no se han registrado recolectas de especies del género *Protomyctophum* en el Pacífico Oriental tropical, por lo que *Protomyctophum* sp. es un nuevo registro para Centroamérica.

- El Pacífico de Costa Rica y Pacífico oeste de Panamá tienen más especies de mictófididos en común con el Pacífico colombiano porque las larvas de éstos van a ser transportadas por las corrientes de la Ensenada de Panamá: desde Colombia hacia Panamá, la Isla del Coco y la costa continental de Costa Rica.
- Los mictófididos podrían convertirse en un recurso pesquero explotable (Shotton 1997, Morato *et al.* 2006, Acuña & Cabrera 2007, Norse *et al.* 2012). Esta investigación puede llegar a servir como base para la elaboración de un plan de manejo de las pesquerías. Por ejemplo, este estudio puede servir como guía para identificar los mictofidos que se pescan y posteriormente hacer estudios para caracterizar las poblaciones por especie, talla y sexo. También, la información de la abundancia y distribución se puede usar para determinar sitios de muestreo para determinar biomasa o zonas de pesca de mictófididos.
- Es necesario obtener material más reciente de Myctophidae para comparar la diversidad y distribución de las especies de Myctophidae durante los años 70 y la actual. Con esta información, se podría estudiar el efecto del cambio climático sobre estas especies de profundidad. Hsieh *et al.* 2009, estudió los efectos del cambio climático en la corriente de California usando información de muestreos hechos desde 1961 hasta 1984. De esta forma determinó que el aumento de la temperatura de las aguas superficiales provocó: 1) una baja en las poblaciones de zooplancton (alimento) y la disminución de la abundancia de larvas de Myctophidae; 2) cambios en factores ambientales relacionados con la temperatura, lo que provocó que cuatro de las nueve especies de Myctophidae cambiaran su distribución latitudinal significativamente.

VII. BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo-Cervantes, A., J. López-Martínez, E. Herrera-Valdivia & J. Rodríguez-Romero. 2009. Análisis de la abundancia, dominancia y diversidad de la comunidad de peces demersales de profundidad de 90 a 540 metros en el Golfo de California, México. *Interciencia* 34: 660-665.
- Acuña, E. & M.T. Cabrera. 2007. Distribución y abundancia de larvas de mictófidios (Pisces, Myctophidae) capturadas durante el crucero biooceanográfico CIMAR 5 - Islas Oceánicas. *Cienc. Tecnol. Mar* 30: 1-18.
- Aguilar-Ibarra, A. & M.E. Vicencio. 1994. Lista sistemática de las larvas y juveniles de peces en la región del Domo de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 42: 747-750.
- Aguilar-Palomino, B., R.J. Mariscal, S.G. González. & I.L.E. Rodríguez. 1996. Lista sistemática de la ictiofauna demersal de fondos blandos de la plataforma continental de Jalisco y Colima México, durante mayo y junio de 1995. *Cienc. Mar.* 22: 469-481.
- Ahlstrom, E.H. 1969. Mesopelagic and Bathypelagic fishes in the California Current Region. *Calif. Mar. Res. Comm., CalCOFI Rep.* 13: 39-44.
- Ahlstrom, E.H. & H.G. Moser. 1976. Eggs and larvae of fishes and their role in systematic investigations and fisheries. *Rev. Trav. Inst. Pech. Marit.* 40: 379-348.
- Alverson, F.G. 1961. Daylight surface occurrence of myctophid fishes off the coast of Central America. *Pac. Sci.* 15: 483.
- Arana, P. 2003. Experiencia chilena en faenas de pesca en aguas profundas y distantes: evolución y perspectivas, p 57-79. *In:* E. Yañez (ed.). *Actividad pesquera y de acuicultura en Chile*. Escuela de Ciencias del Mar, PUCV. Valparaíso, Chile.
- Arana, P., J.A. Álvarez-Pérez & P.R. Pezzuto. 2009. Deep-sea fisheries off Latin America: an introduction. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 37: 281-284.

- Arias, C.M. 1989. Estudio preliminar de algunos grupos de ictioplancton del Golfo de Nicoya, Costa Rica. Tesis de Maestría. Universidad de Costa Rica, San Pedro, Costa Rica.
- Bañón-Díaz, R., S. Cerviño & J.M. Campelos. 2001. Composición, distribución y descripción de mictófidios (Pisces, Myctophidae) encontrados en Flemish Cap (Atlántico Noroeste) en verano de 1998. Bol. Inst. Esp. Oceanogr. 17: 287-294.
- Bartels, C.E.; K.S. Price; M.I. López & W.A. Bussing. 1983. Occurrence, distribution, abundance and diversity of fishes in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 31: 75-101.
- Bianchi, G. 1991. Demersal assemblages of the continental shelf and slope edge between the Gulf of Tehuantepec (Mexico) and the Gulf of Papagayo (Costa Rica). Mar. Ecol. Prog. Ser. 73: 121-140.
- Bolin, R.L. 1939. A review of the myctophid fishes of the Pacific coast of the United States and of Lower California. Stanford Ichth. Bull. 1: 89-156.
- Bone, Q & R.H. Moore. 2008. Biology of fishes. Taylor & Francis Group, New York, EE.UU.
- Brewer, G.D. 1973. Midwater fishes from the Gulf of California and the adjacent Eastern Tropical Pacific. L.A. Nat. Hist. Mus. Contr. Sci. 242: 1-47.
- Bulman, C.M. & J.A. Koslow. 1992. Diet and food consumption of a deep-sea fish, orange roughy *Hoplostethus atlanticus* (Pisces, Trachichthyidae), off southeastern Australia. Mar. Ecol. Prog. Ser. 82: 115-129.
- Bussing, W.A. 1965. Studies of the midwater fishes of the Peru-Chile Trench, p. 185-227. In G.A. Llano (ed.). Antarctic Research Series, Vol 5: Biology of the Antarctic Seas II. Garamond/Pridemark Press Inc., Baltimore, Maryland, EE.UU.
- Bussing, W.A. & M.I. López. 1993. Peces demersales y pelágicos costeros del Pacífico de Centro América Meridional. Guía Ilustrada. Rev. Biol. Trop. (Publicación especial): 1-164.
- Bussing, W.A. & M.I. López. 1996. Fishes collected during the R/V Victor Hensen Expedition (1993/1994). Rev. Biol. Trop. 44: 183-186.

- Bussing, W.A. & M.I. López. 2005. Peces de la Isla del Coco y peces arrecifales de la costa Pacífica de América Central meridional. *Rev. Biol. Trop.* 53: 1-192.
- Bussing, W.A. & M.I. López. 2009. Marine Fishes of Costa Rica, p. 412-473. *In* I.S. Wehrtmann & J. Cortés (eds.). *Marine biodiversity of Costa Rica, Central America*. Monogr. Biol. 86. Springer and Business Media B.V., Berlin, Alemania.
- Castellanos-Galindo, G.A., E.A. Rubio-Rincon, B.S. Beltrán-León & C.C. Baldwin. 2006. Check list of Stomiiform, Aulopiform, and Myctophiform fishes from Colombian waters of the Tropical Eastern Pacific. *Biota Colomb.* 7: 245-262.
- Castro-Aguirre, J.L. & E. Balart. 1996. Contribución al conocimiento del origen y relaciones de la ictiofauna de aguas profundas del Golfo de California, México. *Hidrobiológica* 6: 67-76.
- Clarke, T.A. 1973. Some aspects of the ecology of lanternfish (Myctophidae) in the Pacific Ocean near Hawaii. *Fish. B-NOAA* 71:401-434.
- Coleman, L.R. & B.G. Nafpaktitis. 1972. *Dorsadena yaquinae*, a new genus and species of myctophid fish from the Eastern North Pacific Ocean. *Contrib. Sci.* 225: 1-11.
- Denny, M. 2008. *How the ocean works: An introduction to oceanography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, EEUU.
- Escarria, E., B.S. Beltrán-León, A. Giraldo & F. Zapata. 2007. Ichthyoplankton in the National Natural Park Isla Gorgona (Pacific Ocean of Colombia) during September 2005. *Invest. Mar.* 35: 127-133.
- Eschmeyer, W. N. 2013. *Catalog of Fishes*. California Academy of Sciences, California, EE. UU. (Consultado 5 de julio de 2013, <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>).
- Evseenko, S.A. 2006. On species composition and distribution of lanternfish larvae (Myctophidae) in the Eastern South Pacific. *J. Ichthyol.* 46: S110-S115.
- Fernández, S. 1996. *Taxonomía del ictioplancton en la Isla del Coco*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Costa Rica, San Pedro, Costa Rica.
- Fiedler, P.C. & L.D. Talley. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.* 69: 143-180.

- Funes-Rodríguez, R. 1993. Abundancia de larvas de peces de la familia Myctophidae durante El Niño (1982-1984) en la costa occidental de Baja California Sur. *Cienc. Pesq.* 10: 79-87.
- Gjøsaeter, J. & K. Kawaguchi. 1980. A review of the world resources of mesopelagic fish. *FAO Fish. Tech. Pap.* 193: 1-151.
- Grant, A. 2000. Deep sea diversity: Overlooked messages from shallow waters sediments. *Mar. Ecol.* 21: 97-112.
- Haddock, S.H.D., M.A. Moline, & J.F. Case. 2010. Bioluminescence in the sea. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 2: 443-493.
- Hsieh, C.H., H.J. Kim, W. Watson, E. Di Lorenzo & G. Sugihara. 2009. Climate-driven changes in abundance and distribution of larvae of oceanic fishes in the southern California region. *Glob. Change Biol.* 15: 2137-2152.
- Hulley, P.A. & R.M. Prosch. 1987. Mesopelagic fish derivatives in the southern Benguela upwelling region. *S. Afr. J. Marine. Sci.* 5: 597-611.
- Kessler, W.S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.* 69: 181-217.
- Lavenberg, R.J. & A.W. Ebeling. 1967. Distribution of midwater fishes among deep-water basins of the southern California Shelf. Santa Barbara Botanic Garden, California, EEUU.
- Melendez, R. & I. Kong. 2000. Sistemática filogenética en peces de ambientes profundos presentes en Chile. *Estud. Oceanol.* 19: 129-136.
- Merrett, N.R. & N.B. Marshall. 1981. Observations on the ecology of deep-sea bottom-living fishes collected off northwest Africa (08°-27°N). *Prog. Oceanog.* 9: 185-244.
- McLeod, W. 1939. Eleven new species and three new genera of oceanic fishes collected by the International Fisheries Commission from the Northeastern Pacific. *Proc. U. S. Nat. Mus.* 86: 501-541.
- Morato, T., R. Watson, T.J. Pitcher & D. Pauly. 2006. Fishing down the deep. *Fish Fish.* 7: 23-33.

- Moser, H.G. & E.H. Ahlstrom. 1974. Role of larval stages in systematic investigation of marine teleosts: The Myctophidae, a case study. *Fish. B-NOAA* 72: 391-413.
- Moser, H.G., E.H. Ahlstrom & J.R. Paxton. 1984. Myctophidae: Development, p. 218-239. *In* H.G. Moser, W.J. Richards, D.M. Cohen, M.P. Fahay, A.W. Kendall Jr. & S.L. Richardson (eds.). *Ontogeny and Systematics of fishes*. American Society of Ichthyologists and Herpetologists. Allen Press Inc., EE.UU.
- Nafpaktitis, B.G. 1982. Myctophidae: Lanternfish, p. 1-8. *In* W. Fischer & G. Bianchi (eds.). *FAO Species Identification Sheets For Fishery Purposes: Fishing Area 51 (Western Indian Ocean)*. FAO Fisheries Department, Roma, Italia.
- Nafpaktitis, B.G. & M. Nafpaktitis. 1969. Lanternfishes (Family Myctophidae) collected during cruises 3 and 6 of the R/V Anton Bruun in the Indian Ocean. *Ocean. Bull. Los Angeles Co. Mus. Nat. Hist. Sci.* 5: 1-79.
- Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the World*. John Wiley & Sons Inc., Hoboken, New Jersey, EE.UU.
- Norse, E.A., S. Brooke, W.W.L. Cheung, M.R. Clark, I. Ekeland, R. Froese, K.M. Gjerde, R.L. Haedrich, S.S. Heppell, T. Morato, L.E. Morgan, D. Pauly, R. Sumaila, R. Watson. 2012. Sustainability of deep-sea fisheries. *Mar. Policy* 36: 307–320.
- O'Day, W.T. & B. Nafpaktitis. 1967. A study of the effects of expatriation on the gonads of two myctophid fishes in the North Atlantic Ocean. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 136: 77-90.
- O'Dor, R. & K. Yarincik. 2003. *The Census of Marine Life: Understanding marine biodiversity-past, present and future*. *Gayana* 67: 145-152.
- Oyarzún, C., R. Galleguillos & J. Monsalves. 1997. Variabilidad genética en peces demersales: distribución en profundidad versus restricciones filogenéticas. *Sci. Mar.* 61: 291-296.
- Pakhomov, E.A., R. Perissinotto & C.D. McQuaid. 1996. Prey composition and daily rations of myctophid fishes in the Southern Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 134: 1-14.
- Paxton, J.R. 1963. A new lanternfish (Family Myctophidae) of the genus *Lampadena* from the Eastern Pacific Ocean. *Copeia* 1: 29-33.

- Paxton, J.R. 1967a. Biological notes on southern California lanternfishes (Family Myctophidae). *Calif. Fish Game* 53: 214-217.
- Paxton, J.R. 1967b. A distributional analysis for the lanternfishes (Family Myctophidae) of the San Pedro Basin, California. *Copeia* 2: 422-440.
- Paxton, J.R., R.J. Lavenberg & C. Sommer. 1995. Myctophidae, p. 1315-1321. *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 la pesca: Pacífico Centro-Oriental. Volumen III, Vertebrados parte 2. FAO Fisheries Department, Roma, Italia.
- Reyes-Bonilla, H.; A. Ayala-Bocos; S. González-Romero; I. Sánchez-Alcantara; M. Walther; Y.R. Bedolla-Guzmán; A. Ramírez-Valdez; L.E. Calderón-Aguilera & N.C. Olivares-Bañuelos. 2010. Checklist and biogeography of fishes from Guadalupe Island. *CalCOFI Rep.* 51: 195-209.
- Roberts, C.M. 2002. Deep impact: the rising toll of fishing in the deep sea. *TREE* 17: 242-245.
- Robinson, B.H. 1972. Distribution of the midwater fishes of the Gulf of California. *Copeia* 3: 448-461.
- Rodríguez, L. & L. Castro. 2000. Estudios en ecología de larvas de mictófidios (Pisces, Myctophidae): una propuesta para nuevas líneas de investigación en la corriente de Humboldt. *Gayana (Concepc.)* 64: 219-233.
- Rodríguez-Romero, J., D.S. Palacios-Salgado, J. López-Martínez, S. Hernández-Vázquez & G. Ponce-Díaz. 2008. Composición y zoogeografía de los peces demersales de la costa occidental de Baja California Sur, México. *Rev. Biol. Trop.* 56: 1765-1783.
- Rojas, D.E; X. Lara & M.I. López. 1991. Taxonomía del ictioplancton costero del Pacífico Norte de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 39: 215-218.
- Sielfeld, W. & A. Kawaguchi. 2004a. Peces mesopelágicos capturados entre Caldera (26°59'41" S/ 71°46'00" W) e Isla de Pascua (26°59'49" S/ 107°35'00" W) durante el crucero CIMAR 6 - Islas Oceánicas. *Cienc. y Tecnol. Mar* 27: 77-85.

- Sielfeld, W. & A. Kawaguchi. 2004b. Peces mesopelágicos capturados durante el crucero CIMAR 6 - Islas Oceánicas. *Cienc. y Tecnol. Mar* 27: 87-97.
- Sielfeld, W., M. Vargas & R. Fuenzalida. 1995. Peces mesopelágicos frente a la costa norte de Chile (18°25'-21°47' S). *Invest. Mar.* 23: 83-97.
- Shinohara, G.; M. Yabe; K. Nakaya; G. Anma; S. Yamaguchi & K. Amaoka. 1994. Deep-sea fishes collected from the North Pacific by T/S Oshoro-Maruru. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 45: 48-80.
- Shotton, R. 1997. Lanternfishes: a potential fishery in the northern Arabian Sea?, p 208-224. *In* FAO Marine Resources Service, Fishery Resources Division (eds.). Review of the state of world fishery resources: marine fisheries. FAO Fisheries Circular 920, Roma, Italia.
- Suntsov, A. 2004. Taxonomic diversity and vertical distribution of ichthyoplankton off Central America and Costa Rica Dome. Physiology Section, American Fisheries Society, Vancouver, Canada.
- Thatje, S., O. Heilmayer & J. Laudien. 2008. Climate variability and El Niño Southern Oscillation: implications for natural coastal resources and management. *Helgol Mar. Res.* 62: S5-S14.
- Valinassab, B.T., G.J. Pierce & K. Johannesson. 2007. Lantern fish (*Benthoosema pterotum*) resources as a target for commercial exploitation in the Oman Sea. *J. Appl. Ichthyol.* 23: 573-577.
- Wang, J.T & C. Chen. 2001. A review of lanternfishes (families: Myctophidae and Neoscopelidae) and their distributions around Taiwan and the Tungsha Islands with notes on seventeen new records. *Zool. Stud.* 40: 103-126.
- Watanabe, H., M. Moku, K. Kawaguchi, K. Ishimaru & A. Ohno. 1999. Diel vertical migration of myctophid fishes (family Myctophidae) in the transitional waters of the western North Pacific. *Fish. Oceanogr.* 8: 115-127.
- Weitzman, S. H. 1997. Systematics of deep sea fishes, p. 43-77. *In* D. Randall & A. Farrell (eds.). Deep sea fishes. Academic Press, San Diego, California, EE.UU.

- Wehrtmann, I.S. & J. Cortés. 2009. Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America. Monogr. Biol. 86. Springer and Business Media B.V., Berlin, Alemania. 538 p.
- Wehrtmann, I.S. & V. Nielsen-Muñoz. 2009. The deepwater fishery along the Pacific coast of Costa Rica, Central America. Lat. Am. J. Aquat. Res. 37: 543-554.
- Wisner, R.L. 1963a. *Lampanyctus hubbsi*, a new myctophid fish from the East-Central Tropical Pacific Ocean, with notes on the related sympatric Eastern Pacific species, *L. omostigma* and *L. parvicauda*. Copeia 1: 16-24.
- Wisner, R.L. 1963b. A new genus and species of myctophid fish from the South-Central Pacific Ocean, with notes on related genera and the designation of a new tribe, *Electronini*. Copeia 1: 24-28.
- Wisner, R.L. 1970. Distribution and characters of the North Pacific myctophid fish *Lampanyctus jordani* Gilbert. Copeia 3: 420-429.
- Wisner, R. L. 1976. The taxonomy and distribution of lanternfish (Myctophidae) of the Eastern Pacific Ocean. University of California, San Diego, Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, California, EE.UU.
- Wolff, M. 1996. Demersal fish assemblages along the Pacific coast of Costa Rica: a quantitative and multivariate assessment based on the Victor Hensen Costa Rica Expedition (1993/1994). Rev. Biol. Trop. 44: 187-214.
- Zahuranec, B. 2000. Zoogeography and systematics of the genus *Nannobranchium* (Myctophidae: Lampanyctini). Smithsonian Contr. Zool. 607: 1-69.
- Zeller, D. & D. Pauly. 2005. Good news, bad news: global fisheries discards are declining, but so are total catches. Fish Fish. 6: 156-159.

VIII. ANEXOS

Anexo 1. Recolectas que no fueron incluidas dentro de la investigación.

Recolecta	Latitud N	Longitud W	Especie	n	Motivo de exclusión
UCR-1995	13°38'	90°49'	<i>Benthoosema panamense</i>	45	Recolecta hecha en Guatemala
UCR-1970	11°30'	86°34'	<i>Benthoosema panamense</i>	39	Recolecta hecha en Nicaragua
S-434-1	10°25'00"	85°04'00"	<i>Lampanyctus parviacauda</i>	2	Error en coordenadas geográficas
S-434-2	10°25'00"	85°04'00"	<i>Benthoosema panamense</i>	1	Error en coordenadas geográficas
S-437-1	10°20'45"	85°02'10"	<i>Lampanyctus parviacauda</i>	2	Error en coordenadas geográficas

Anexo 2. Especies presentes por cada una de las recolectadas analizadas en este estudio.

Recolecta	Latitud N	Longitud W	Especies presentes
Velero 19050	4°58'00"	86°58'00"	<i>D. pacificus</i> y <i>G. tenuiculus</i>
Velero 19052	4°59'00"	86°59'00"	<i>N. idostigma</i>
Velero 19053	4°58'00"	85°58'30"	<i>D. pacificus</i> , <i>D.laternatus</i> y <i>Protomyctophum</i> sp.
Velero 19059	7°33'00"	83°00'30"	<i>D.laternatus</i>
Velero 19060	7°29'06"	83°03'30"	<i>T. mexicanus</i>
Velero 19069	7°24'00"	83°04'00"	<i>N. idostigma</i>
Velero 19070	7°21'00"	83°05'00"	<i>N. idostigma</i>
Velero 19071	7°19'30"	83°06'24"	<i>B. panamense</i> y <i>D. pacificus</i>
Velero 19072	7°17'00"	83°07'00"	<i>D. pacificus</i> , <i>D.laternatus</i> , <i>N. idostigma</i> y <i>T. mexicanus</i>
Velero 19073	7°12'24"	83°07'30"	<i>D. pacificus</i> , <i>D.laternatus</i> , <i>L. parviacauda</i> , <i>N. idostigma</i> y <i>T. mexicanus</i> ,

Anexo 2. (Continuación)

Recolecta	Latitud N	Longitud W	Especies presentes
Velero 19076	6°53'24"	82°56'00"	<i>D.laternatus</i> ,
Velero 19077	6°49'24"	82°56'18"	<i>B. panamense</i> , <i>L. omostigma</i> , <i>N. idostigma</i> y <i>T. mexicanus</i>
Velero 19078	6°43'24"	82°56'00"	<i>D.laternatus</i> y <i>T. mexicanus</i>
Velero 19086	5°40'00"	82°46'00"	<i>D. fulgens</i> ,
Velero 19087	5°37'30"	82°46'54"	<i>D. fulgens</i> y <i>D. pacificus</i>
Velero 19088	5°37'00"	82°35'38"	<i>D. pacificus</i> , <i>D.laternatus</i> , <i>N. idostigma</i> , y <i>T. mexicanus</i>
Velero 19089	5°31'42"	82°26'18"	<i>D. fulgens</i> , <i>D. pacificus</i> y <i>D.laternatus</i>
Velero 19090	5°29'30"	82°33'00"	<i>D. fulgens</i> , <i>D. pacificus</i> , <i>D.laternatus</i> y <i>S. evermanni</i>
Velero 19091	5°40'00"	82°30'00"	<i>N. idostigma</i>
Velero 19093	5°35'00"	82°27'00"	<i>D. pacificus</i> , <i>D.laternatus</i> , <i>N. idostigma</i> , <i>T. mexicanus</i> y <i>T. nigrescens</i>
Velero 19094	5°39'00"	82°43'00"	<i>D. fulgens</i> , <i>D. pacificus</i> , <i>D.laternatus</i> , <i>M. auroalternatum</i> , y <i>S. evermanni</i>
Velero 19095	5°37'00"	82°22'48"	<i>D. fulgens</i> , <i>D. pacificus</i> , <i>D.laternatus</i> y <i>N. idostigma</i>
Velero 19096	5°34'18"	82°22'42"	<i>D. pacificus</i> , <i>D.laternatus</i> y <i>L. omostigma</i>
Velero 19097	5°24'00"	82°30'00"	<i>N. idostigma</i>
Velero 19116	4°46'00"	82°40'30"	<i>D. pacificus</i>
Velero 19117	4°47'48"	82°39'48"	<i>D.laternatus</i>
Velero 19118	4°49'48"	82°39'00"	<i>N. idostigma</i>
Velero 19119	4°54'00"	82°35'00"	<i>N. idostigma</i>
Velero 19120	5°00'00"	82°32'00"	<i>D.laternatus</i>
Velero 19121	5°07'00"	82°30'00"	<i>D. pacificus</i> , <i>N. idostigma</i> y <i>T. mexicanus</i>
Velero 19122	5°16'00"	82°25'00"	<i>D. pacificus</i> y <i>L. omostigma</i>
Velero 19123	5°20'00"	82°20'00"	<i>D. pacificus</i> , <i>D.laternatus</i> , <i>N. idostigma</i> y <i>S. evermanni</i>
Velero 19124	5°24'00"	82°15'00"	<i>D. pacificus</i> , <i>D.laternatus</i> y <i>S. evermanni</i>
Velero 19125	5°28'00"	82°10'00"	<i>L. omostigma</i> , <i>L. parvicauda</i> , <i>N. idostigma</i> y <i>T. nigrescens</i>
Velero 19126	5°32'00"	82°03'00"	<i>L. omostigma</i> , <i>L. parvicauda</i> , <i>N. idostigma</i> y <i>T. mexicanus</i>
S-501	8°17'00"	83°24'00"	<i>L. omostigma</i> , <i>L. parvicauda</i> , <i>Lampanyctus</i> sp. y <i>T. mexicanus</i>
S-503	8°15'00"	83°30'00"	<i>N. idostigma</i>

Anexo 2. (Continuación)

Recolecta	Latitud N	Longitud W	Especies presentes
S-504	8°49'00"	85°19'00"	<i>D. pacificus</i> , <i>L. parvicauda</i> , <i>L. omostigma</i> , <i>M. aurolaternatum</i> y <i>N. idostigma</i>
S-505	5°47'00"	86°54'00"	<i>L. omostigma</i> , <i>N. idostigma</i> y <i>T. mexicanus</i>
S-520	5°33'32"	87°04'44"	<i>D.laternatus</i>
S-544	6°18'30"	86°40'00"	<i>D.laternatus</i> , <i>L. omostigma</i> , <i>L. parvicauda</i> , <i>M. aurolaternatum</i> , <i>N. idostigma</i> y <i>T. nigrescens</i>
S-545	6°24'00"	86°36'00"	<i>D.laternatus</i> , <i>L. omostigma</i> , <i>L. parvicauda</i> , y <i>S. evermanni</i>
UCR-1035-1	9°25'30"	84°10'40"	<i>B. panamense</i>
UCR-1969-3	10°53'	86°38'	<i>B. panamense</i>
UCR-2007	9°28'	85°10'	<i>B. panamense</i>
UCR-2155-1	10°47'	86°30'	<i>B. panamense</i>
UCR-2156	09°36'	85°18'	<i>B. panamense</i>
UCR-2338.002	8°32'12"	83°13'12"	<i>B. panamense</i>
UCR-2353-013	9°33'54"	84°50'18"	<i>B. panamense</i>
UCR-2771-4	9°30'778"	84°46'607"	<i>B. panamense</i>
UCR-2783-21	10°07'270"	85°55'617"	<i>B. panamense</i>
UCR-846-020	9°33'30"	85°06'40"	<i>B. panamense</i>
UCR-ICP-87-26	9°38'	85°23'	<i>B. panamense</i>
UCR-ICP-87-56	8°29'26"	83°59'46"	<i>B. panamense</i>