

Crustáceos (Decapoda y Stomatopoda) del R.V. Skimmer y R.V. Victor Hensen en el Golfo de Nicoya, Pacífico, Costa Rica

José A. Vargas-Zamora^{1,3}, Rita Vargas-Castillo^{1,2} & Jeffrey A. Sibaja-Cordero^{1,3}

1. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, 11501-2060, San José, Costa Rica; jose.vargas@ucr.ac.cr
2. Museo de Zoología, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, 11501-2060, San José, Costa Rica; rita.vargas@ucr.ac.cr
3. Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica, 11501-2060, San José, Costa Rica; jeffrey.sibaja@ucr.ac.cr

Recibido 17-VIII-2018. Corregido 12-XI-2018. Aceptado 28-I-2019.

Abstract: Crustaceans (Decapoda and Stomatopoda) from the R.V. Skimmer and R.V. Victor Hensen in the Gulf of Nicoya, Pacific, Costa Rica. The access to updated data on the names of the crustacean species and their distribution in a given area is a first step to evaluate changes due to local, regional and global factors such as overfishing, pollution, and climatic change. Data in this study are based on the expeditions of the RV Skimmer (20 stations, 1979-1980) and RV Victor Hensen (1993-1994, 12 stations) in the Gulf of Nicoya estuary. The crustaceans were collected by means of an Otter trawl (Skimmer, mesh 3.5 cm) and by Otter and Beam trawls (V. Hensen, mesh 2.5 cm and 1.0 cm, respectively) at depths from 10 m to 228 m. Data from two later studies were also included, one from an intertidal flat in the upper Gulf and the other from stations at the mouth of the estuary, which expand the depth range from 0 to 350 m. The list of species in the original publications were updated and 32 corrections were made based on recent literature and the web page, *World Register of Marine Species* (WORMS). The total number of species for both surveys was 131, of which 119 were decapods and 12 were stomatopods. Data from the other two studies and from the crustacean collection deposited at the University of Costa Rica Zoology Museum added 43 records for a total of 174 species collected in sediments from the estuary. For the Skimmer, the minimum number of species found in one station was four (three stations) and the maximum was 27, with an average of 12.3 species / station. For the V. Hensen, the minimum of species found in one station was eight, with a maximum of 27 and an average of 17 species / station. The species present in 50 % or more of the 20 stations of the Skimmer expedition, were: *Callinectes arcuatus*, *Rimapenaeus faoe*, *Penaeus brevirostris*, *Achelous asper* and *Hepatus kossmanni*. For the V. Hensen expedition, the species present in 50 % or more of the 12 stations, were: *A. asper*, *Sicyonia disdorsalis*, *S. picta*, and *Persephona subovata*. During the Skimmer survey a total of 15 species were found at only one station, while for the V. Hensen the number was 26. Two presence-absence matrices based on the updated names of the crustaceans collected by the Skimmer (57 species x 20 stations) and V. Hensen (82 species x 12 stations) were analyzed by Non Metric Dimensional Scaling (NMDS) to display the distribution of stations in a two-dimensional space. The results revealed heterogeneous groups of stations. Several sub-groups of two or three stations agreed with their geographical proximity. The four V. Hensen stations, located at the mouth of the estuary at depths greater than 60 m, were separated more clearly from the others and may indicate a transition, from estuarine to deep waters, in the composition of the crustacean fauna. Future evaluations of the crustacean diversity of the Gulf of Nicoya must take into account the wide spatial distribution of some species and the patchy distribution of others. Temporal variability is also important in the estuary as evidenced by the population oscillations of *Pinnixulala valerii* over a three year period.

Key words: Crabs; shrimps; tropical estuary; *Callinectes*; *Sicyonia*; otter trawl; beam trawl; trawling, benthos.

Vargas-Zamora, J. A., Vargas-Castillo, R. & Sibaja-Cordero, J. A. (2019). Crustáceos (Decapoda y Stomatopoda) del R.V. Skimmer, R.V. Victor Hensen en el Golfo de Nicoya, Pacífico, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 67(1), 286-305.

Los ecosistemas costeros alrededor del mundo han sido objeto del uso intensivo de sus recursos naturales. En las regiones tropicales se ha incrementado la deforestación costera para construir asentamientos que alojen a la creciente población. Como consecuencias, más contaminantes ingresan a los ecosistemas, se extraen más recursos pesqueros tradicionales y se fomenta la extracción de otros (Gladstone, 2009). En esos casos, los moluscos, crustáceos y peces son generalmente los grupos más explotados.

En Costa Rica, el estuario del Golfo de Nicoya ha sido el principal centro de actividad pesquera y marítima desde mediados del siglo XIX (Vargas & Mata, 2004). La ciudad portuaria de Puntarenas, localizada en la región media del Golfo, es la más importante de la costa Pacífica. Este puerto es la base de operaciones de gran parte de la flota pesquera artesanal e industrial, integrada esta última por barcos dedicados principalmente a la pesca mediante redes de arrastre. Esas artes de pesca capturan tanto especies de interés comercial (camarones y algunos peces) como las que en la actualidad carecen de ello (fauna acompañante) y se descartan, por lo que se da una pérdida importante de recursos y una alteración de los ambientes sedimentarios (De Groot, 1984; Jones, 1992; Tabash-Blanco, 2007).

Con el propósito de aportar información multidisciplinaria para dar sustento a políticas de manejo del ecosistema en general y de los recursos pesqueros en particular, durante 1979-1981 se ejecutó, con el apoyo del buque científico Skimmer, un programa de investigación en el Golfo de Nicoya, cuyos resultados han sido resumidos por Vargas y Mata (2004) y Vargas (2016). El estudio de los crustáceos asociados a los sedimentos del Golfo fue parte de ese programa y realizado mediante la recolecta de muestras con una red de arrastre, de menor tamaño que las de la flota pesquera, y operada desde el Skimmer en 20 estaciones a lo largo del estuario y hasta una profundidad de 52 m. El informe de esa primera evaluación fue publicado por Maurer et al. (1984). Además, como parte de ese programa se aportaron los

primeros datos sobre el contenido de metales en camarones peneidos (Dean, Maurer, Vargas, & Tinsman, 1986). En los años siguientes, el estudio de los crustáceos del Golfo de Nicoya enfatizó, entre otros, el análisis de las poblaciones del cangrejo portúnido *Callinectes arcuatus* (Dittel, Epifanio, & Chavarría, 1985) y de los estomatópodos (Dittel, 1991). A fines de 1993 e inicio de 1994 se hizo una nueva evaluación de la fauna asociada a los sedimentos del Golfo, a bordo del buque científico Victor Hensen (en adelante, V. Hensen) y en la que se utilizó dos tipos de redes de arrastre y se incrementó la profundidad de recolecta hasta los 228 m. Dos publicaciones (Jesse, 1996; Vargas, Jesse, & Castro, 1996) describieron la fauna de crustáceos del Golfo de Nicoya. La expedición del buque V. Hensen también generó información sobre otros componentes del ecosistema, como los peces y los moluscos, lo que facilitó la elaboración del primer modelo trófico para el Golfo de Nicoya, que resaltó la importancia de la biomasa de los crustáceos en la dinámica del ecosistema (Wolff, Koch, Chavarría, & Vargas, 1998).

Al inicio del siglo XXI se realizó un amplio esfuerzo para recopilar y documentar los registros de especies de invertebrados y vertebrados marinos de Costa Rica. La información de los registros de macro-crustáceos decápodos y estomatópodos de ambas costas de Costa Rica fue publicada por Vargas y Wehrtmann (2009) y Vargas (2009), respectivamente.

Al acercarse el final de la segunda década del siglo XXI, la actividad pesquera en el Golfo de Nicoya continúa y se extraen recursos a mayores profundidades (Arana, Wehrtmann, Orellana, Nielsen-Muñoz, & Villalobos-Rojas, 2013; Villalobos-Rojas & Wehrtmann, 2018). Es entonces oportuna una nueva evaluación de los recursos biológicos del estuario y para lograr este objetivo el primer paso es disponer de una base de datos actualizada sobre las especies previamente encontradas en el ecosistema. La nomenclatura zoológica es dinámica conforme se obtiene nueva información basada en la morfología y la genética de las especies, son frecuentes los cambios en los nombres originales.

En este contexto también es importante, con base en esa lista actualizada, el aportar datos sobre la distribución espacial de las especies en el estuario. Esta información es útil para evaluar cambios espacio-temporales debidos a tensores externos, como el incremento en la extracción de recursos, el ingreso de contaminantes y fenómenos climáticos regionales y globales. La eutroficación de los estuarios es uno de los problemas importantes en sistemas estuarinos a nivel mundial y hay evidencia de que el Golfo de Nicoya ya ha alcanzado niveles de hiper-productividad (Cloern, Foster, & Klechner, 2014) y continúa el ingreso de varios tipos de contaminantes al ecosistema (Sponberg, 2004; Sponberg et al., 2011).

En la actualidad, los resultados de las expediciones a bordo de los buques Skimmer y V. Hensen son los más amplios disponibles para el Golfo de Nicoya por su cobertura geográfica,

artes utilizadas y número de especies identificadas. Por tanto, el objetivo de este estudio es proveer una actualización de los nombres de las especies de macro-crustáceos recolectadas en esas dos expediciones y en dos estudios recientes, así como la distribución de las especies en el estuario.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las capturas de crustáceos en el fondo del Golfo de Nicoya (10° N - 85° W) fueron hechas a bordo de cruceros del R.V. Skimmer (Febrero y julio de 1979 y abril de 1980) y a bordo del R.V. Víctor Hensen (Diciembre de 1993 y febrero de 1994)

En el buque Skimmer se utilizó una red de arrastre tipo *otter trawl* con malla de 3.6 cm en el cono final receptor de la captura. Las recolectas se hicieron en 20 estaciones (Fig. 1A).

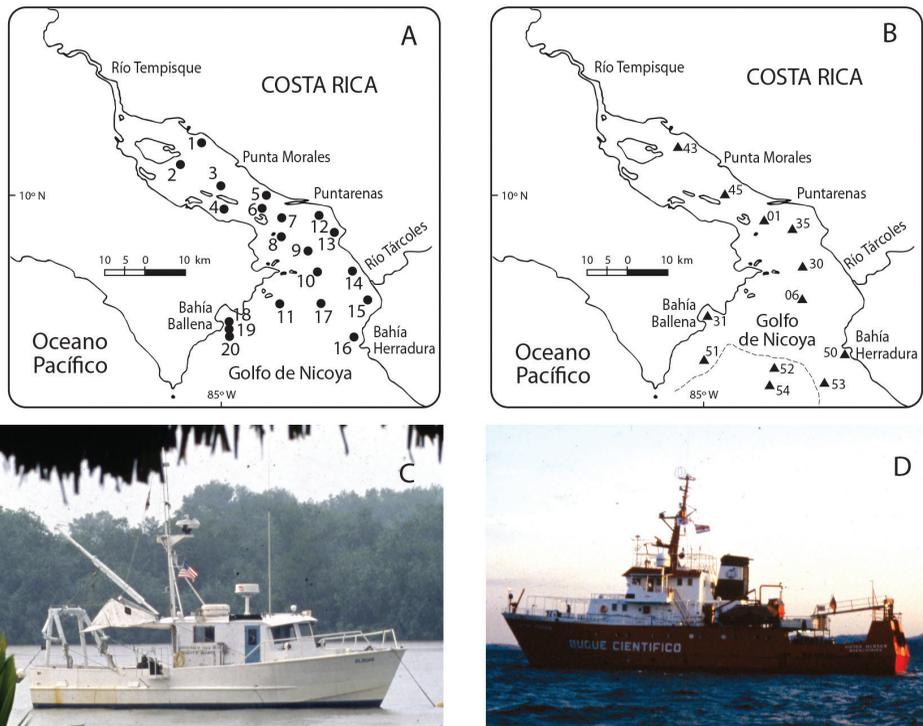


Fig. 1. Localización de las estaciones de recolecta de macro-crustáceos mediante redes epibénticas (Redes de arrastre tipo *otter trawl* y *beam trawl*) en el Golfo de Nicoya, Pacífico, Costa Rica: **A, C.** Buque Skimmer (*Otter trawl*; 20 estaciones) Febrero y julio de 1979, abril de 1980. Profundidad: 8 m a 52 m. Modificada de Fig. 1 (Maurer, Epifanio, Dean, Howe, Vargas, Dittel & Murillo, 1984). **B, D.** Buque Víctor Hensen (*Otter trawl* y *beam trawl*, 12 estaciones) Diciembre 1993 y febrero 1994. Profundidad: 10 m a 228 m. Modificada de Fig. 1 (Jesse, 1996). La línea discontinua indica la isóbata de 100 m.

En el buque V. Hensen se utilizaron dos tipos de red: *otter trawl* (malla de 2.5 cm) y *beam trawl* (malla de 1 cm). Las colectas se hicieron en 12 estaciones (Fig. 1B). Otros datos sobre las características del Golfo de Nicoya, los métodos de captura, área cubierta en los arrastres, localización geográfica, profundidades de las estaciones y métodos de preservación de las muestras, están incluidos en Maurer et al. (1984) y Jesse (1996) para los buques Skimmer y V. Hensen, respectivamente.

Debido a las diferencias en las dimensiones de las artes de pesca, las velocidades de arrastre y las áreas cubiertas por estación, los datos de ambas expediciones se analizaron por separado. Las dos expediciones realizaron los muestreos durante el día, excepto en tres arrastres nocturnos adicionales del Skimmer.

Para el Skimmer se procedió a la digitalización de los nombres de las especies de crustáceos registradas en el Cuadro VI, Apéndices VII y VIII de Maurer et al. (1980, 1984). Para el buque V. Hensen se digitalizaron los datos anotados en el Apéndice III de Wolff y Vargas (1994); Cuadro 1, de Vargas et al. (1996) y Cuadro 1 de Jesse (1996). También se revisaron bitácoras personales (JVZ co-organizó y participó en ambos cruceros).

La lista actualizada de las especies fue verificada contra las publicadas por Sakai (2005) y Ng, Guinot, y Davie (2008) para los crustáceos talasínidos (Thalassinidea) y braquiuros (Brachyura) del mundo, respectivamente. Además, se consultaron las listas de crustáceos de Costa Rica publicadas por Vargas (2009), Vargas y Werthmann (2009) y Dworschak (2013). Seguidamente, se procedió a revisar la Colección de Crustáceos del Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica (MZUCR) que contiene ejemplares recolectados durante ambas expediciones y se agregaron a la lista los nombres de especies presentes en la Colección que habían sido identificados posteriormente a los incluidos en las publicaciones citadas. Los nombres de las especies en las publicaciones citadas fueron comparados con los aceptados según la página electrónica *World Register of Marine Species* (WORMS) y

las actualizaciones pertinentes se incorporaron a la lista final.

Las publicaciones previas resultantes de las expediciones a bordo de los buques Skimmer y V. Hensen no incluyen datos sobre la abundancia de cada especie en cada estación. Por tanto, para evaluar la distribución de las especies en el Golfo de Nicoya mediante métodos estadísticos, se digitalizaron en *Excel* dos matrices de tipo presencia (1) - ausencia (0) de las especies en las estaciones de recolecta de muestras de ambos cruceros. Para la matriz de datos del Skimmer se utilizó la lista actualizada de especies por estación de muestreo (Apéndices VII y VIII) en Maurer et al. (1980) para un total de 20 estaciones. En tres estaciones se hicieron arrastres adicionales durante la noche (8N, 9N, 10N). Para la matriz de especies recolectadas por el V. Hensen se incluyeron datos actualizados de especies por estación del Apéndice III en Wolff y Vargas (1994) y del Cuadro 3 en Jesse (1996) para un total de 12 estaciones.

Con el propósito de obtener una figura con la posición relativa (con base en la similitud en la composición de especies) de las estaciones representadas como puntos en un espacio bidimensional, se hizo para cada matriz un Análisis No Métrico Dimensional de Escala (*Non-Metric Dimensional Scaling*, NMDS) con el índice de similitud de Bray-Curtis (o Sorensen para una matriz de presencia-ausencia) mediante el programa de cómputo R (R Core Team, 2014). Las matrices para el NMDS, con los nombres actualizados de las especies, fueron de 57 taxa x 20 estaciones para el buque Skimmer (solo especies recolectadas con la red) y de 82 taxa x 12 estaciones para el buque V. Hensen (especies recolectadas por ambas redes).

Los datos de ambos buques comprenden especies recolectadas en un ámbito de profundidad de 8 a 228 m en el Golfo de Nicoya. Hemos incluido en la lista las especies de macro-crustáceos capturadas en el estuario en 1980 por el Skimmer mediante el uso de una draga (*grab*) según Vargas, Dean, Maurer, y Orellana (1985). También se agregó a la lista las

especies citadas por Wehrtmann y Echeverría-Saénz (2007) para un ámbito de 180 a 350 m en la región externa del Golfo y por Vargas-Zamora, Sibaja-Cordero, y Vargas-Castillo (2012) para una estación de entre-mareas (0 a 3 m) en la región interna del estuario.

RESULTADOS

El total de especies de macro-crustáceos recolectadas en las expediciones de los buques Skimmer y V. Hensen para las que se logró confirmar o corregir la identificación original, asciende a 131 (Cuadro 1A, Cuadro 1B, Cuadro 1C y Cuadro 1D). De ese total, 12 registros corresponden a estomatópodos. Para el buque Skimmer un total de 40 especies, de las 54

citadas en la publicación de 1984, aparecen resaltadas en el Cuadro 1A. Las colecciones del Museo de Zoología permitieron incluir otros 17 registros (Cuadro 1A-con asteriscos; Cuadro 1B y Cuadro 2) para un total de 57 especies. Para el buque Victor Hensen el total de especies verificadas fue de 82.

Las revisiones de los nombres produjeron 32 modificaciones a los géneros reportados en las publicaciones originales. Para cinco especies no se logró localizar ejemplares en las colecciones y su identificación original permanece incierta (Cuadro 1A, Cuadro 1B, Cuadro 1C y Cuadro 1D). Además, para 8 géneros a los que no se les asignó originalmente la especie en el Cuadro 1, sugerimos en el Cuadro 2 varias posibles alternativas, con base en las colecciones del Museo de Zoología.

CUADRO 1

Lista actualizada de 160 especies de crustáceos decápodos y estomatópodos del Golfo de Nicoya, Pacífico, Costa Rica.

TABLE 1

Updated list of 160 species of decapod and stomatopod crustaceans from the Gulf of Nicoya, Pacific, Costa Rica.

A. R.V. Skimmer (Profundidad: 8 m a 52 m) y RV Victor Hensen (10 m a 228 m)		
01	<i>Acanthocarpus delsolari</i>	<i>A. delsolari</i> Garth, 1973
02	<i>Alpheus exilis</i>	<i>A. exilis</i> Kim & Abele, 1988
03	<i>Alpheus floridanus</i>	<i>A. floridanus</i> Kingsley, 1878
04	<i>Alpheus websteri</i>	<i>A. websteri</i> Kingsley, 1880
05	<i>Arenaeus mexicanus*</i>	<i>A. mexicanus</i> (Gerstaecker, 1856)
06	<i>Calappa convexa</i>	<i>C. convexa</i> Saussure, 1853
07	<i>Calappa saussurei</i>	<i>Calappula saussurei</i> (Rathbun, 1898)
08	<i>Callinectes arcuatus</i>	<i>C. arcuatus</i> Ordway, 1863
09	<i>Callinectes toxotes</i>	<i>C. toxotes</i> Ordway, 1863
10	<i>Chasmocarcinus latipes</i>	<i>C. latipes</i> Rathbun, 1898
11	<i>Chasmocarcinus panamensis</i>	<i>C. longipes</i> Garth, 1940
12	<i>Collodes robsonae*</i>	<i>C. robsonae</i> Garth, 1958
13	<i>Collodes tenuirostris*</i>	<i>C. tenuirostris</i> Rathbun, 1894
14	<i>Cycloes bairdii</i>	<i>Cryptosoma bairdii</i> (Stimpson, 1860)
15	<i>Dynomene ursula</i>	<i>Hirsutodynomene ursula</i> (Stimpson, 1860)
16	<i>Dardanus sinistripes</i>	<i>D. sinistripes</i> (Stimpson, 1859)
17	<i>Edwardsium lobipes</i>	<i>E. lobipes</i> (Rathbun, 1898)
18	<i>Ethusa ciliatifrons</i>	<i>E. ciliatifrons</i> Faxon, 1893
19	<i>Ethusa lata</i>	<i>E. lata</i> Rathbun, 1894
20	<i>Ethusa panamensis</i>	<i>E. panamensis</i> Finneganan, 1931
21	<i>Eurysquilla veleronis</i>	<i>E. veleronis</i> (Schmitt, 1940)
22	<i>Euphyllax robustus</i>	<i>E. robustus</i> A. Milne Edwards, 1874
23	<i>Evibacus princeps</i>	<i>E. princeps</i> Smith, 1869
24	<i>Glyptoplax pugnax</i>	<i>G. pugnax</i> Smith, 1870

CUADRO 1 (Continuación) / TABLE 1 (Continued)

25	<i>Hemisquilla ensigera californiensis</i>	<i>H. californiensis</i> Stephenson, 1967
26	<i>Hepatus kossmanni</i>	<i>H. kossmanni</i> Neumann, 1878
27	<i>Herbstia tumida</i>	<i>H. tumida</i> (Stimpson, 1871)
28	<i>Heterocarpus vicarius</i>	<i>H. vicarius</i> Faxon, 1893
29	<i>Heterocrypta colombiana</i>	<i>H. colombiana</i> Garth, 1940
30	<i>Heterocrypta macrobrachia</i>	<i>H. macrobrachia</i> Stimpson, 1871
31	<i>Hypoconcha panamensis</i>	<i>H. panamensis</i> Verrill, 1869
32	<i>Iliacantha hancocki</i>	<i>Persephona subovata</i> (Rathbun, 1894)
33	<i>Iliacantha schmitti</i>	<i>I. schmitti</i> Rathbun, 1935
34	<i>Leiolambrus punctatissimus</i>	<i>L. punctatissimus</i> (Owen, 1839)
35	<i>Lithadia cumingii</i>	<i>L. cumingii</i> Bell, 1855
36	<i>Loxorhynchus grandis</i>	<i>L. grandis</i> Stimpson, 1857
37	<i>Lysmata californica</i>	<i>L. californica</i> (Stimpson, 1866)
38	<i>Maiopsis panamensis</i>	<i>M. panamensis</i> Faxon, 1893
39	<i>Medaeus spinulifer</i>	<i>Lipkemedaeus spinulifer</i> (Rathbun, 1898)
40	<i>Meiosquilla swetti</i>	<i>M. swetti</i> (Schmitt, 1940)
41	<i>Mesorhoea belli</i>	<i>M. belli</i> (A. Milne-Edwards, 1878)
42	<i>Metapenaeopsis beebei</i>	<i>M. beebei</i> (Burkenroad, 1938)
43	<i>Mithrax sinensis</i>	<i>Nemausa sinensis</i> (Rathbun, 1892)
44	<i>Notolopas lamellatus</i> *	<i>N. lamellatus</i> Stimpson, 1871
45	<i>Oedioplax granulata</i>	<i>O. granulata</i> Rathbun, 1894
46	<i>Pachygrapsus transversus</i>	<i>P. transversus</i> (Gibbs, 1850)
47	<i>Pagurus gladius</i>	<i>P. gladius</i> (Benedict, 1892)
48	<i>Palicus tuberculatus</i>	<i>P. tuberculata</i> (Faxon, 1893)
49	<i>Pantomus affinis</i>	<i>P. affinis</i> Chace, 1937
50	<i>Panopeus miraflorescensis</i>	<i>Acantholobulus miraflorescensis</i> (Abele & Kim, 1989)
51	<i>Paradasygius depressus</i>	<i>P. depressus</i> (Bell, 1835)
52	<i>Parthenope exilipes</i>	<i>Spinolambrus exilipes</i> (Rathbun, 1894)
53	<i>Parthenope hyponca</i>	<i>Hypolambrus hyponcus</i> (Stimpson, 1871)
54	<i>Parasquilla similis</i>	<i>P. similis</i> Manning, 1970
55	<i>Penaeus brevirostris</i>	<i>P. brevirostris</i> Kingsley, 1878
56	<i>Penaeus californiensis</i>	<i>P. californiensis</i> Holmes, 1900
57	<i>Penaeus occidentalis</i>	<i>P. occidentalis</i> Streets, 1871
58	<i>Penaeus stylirostris</i>	<i>P. stylirostris</i> Stimpson, 1871
59	<i>Penaeus vannamei</i>	<i>P. vannamei</i> Boone, 1931
60	<i>Persephona orbicularis</i>	<i>P. orbicularis</i> Bell, 1855
61	<i>Persephona townsendi</i> *	<i>P. townsendi</i> (Rathbun, 1894)
62	<i>Petrochirus californiensis</i>	<i>P. californiensis</i> Bouvier, 1895
63	<i>Petrolisthes nobilii</i>	<i>P. nobilii</i> Haig, 1960
64	<i>Phimochirus californiensis</i>	<i>P. californiensis</i> (Benedict, 1892)
65	<i>Pilumnus fernandezi</i>	<i>P. fernandezi</i> Garth, 1973
66	<i>Pilumnus townsendi</i>	<i>P. townsendi</i> Rathbun, 1923
67	<i>Pilumnus xantusii</i>	<i>Eupilumnus xantusii</i> (Stimpson, 1860)
68	<i>Pinnixa valerii</i>	<i>Pinnixulala valerii</i> (Rathbun, 1931)
69	<i>Pinnixa</i> sp. B.	<i>P. affinis</i> (Rathbun, 1898)
70	<i>Plagusia immaculata</i>	<i>P. immaculata</i> Lamarck, 1818
71	<i>Platymera gaudichaudii</i>	<i>P. gaudichaudii</i> H. Milne Edwards, 1837
72	<i>Plesionika beebei</i>	<i>P. beebei</i> Chace, 1937
73	<i>Plesionika mexicana</i>	<i>P. mexicana</i> Chace, 1937
74	<i>Plesionika trispina</i>	<i>P. trispinus</i> Squires & Barragán, 1976

CUADRO 1 (Continuación) / TABLE 1 (Continued)

75	<i>Pleuroncodes monodon</i>	<i>P. monodon</i> (H. Milne Edwards, 1837)
76	<i>Podocheila angulata</i>	<i>Ericerodes angulatus</i> (Finnegan, 1931)
77	<i>Porcellana cancrisocialis</i> *	<i>P. cancrisocialis</i> Glassell, 1936
78	Portunus acuminatus	<i>P. acuminatus</i> (Stimpson, 1871)
79	Portunus asper	<i>Achelous asper</i> (A. Milne-Edwards, 1861)
	<i>Portunus panamensis</i>	<i>Achelous asper</i> (A. Milne-Edwards, 1861)
80	Portunus brevimanus	<i>Achelous brevimanus</i> Faxon, 1895
81	Portunus iridescens	<i>Achelous iridescens</i> (Rathbun, 1894)
82	<i>Portunus xantusii</i>	<i>P. xantusii</i> (Stimpson, 1860)
83	<i>Protrachypene precipua</i> *	<i>P. precipua</i> Burkenroad, 1934
84	<i>Processa peruviana</i>	<i>P. peruviana</i> Wicksten, 1983
85	Pyromaia tuberculata	<i>P. tuberculata</i> (Lockington, 1877)
86	<i>Raninoides benedicti</i>	<i>R. benedicti</i> Rathbun, 1935
87	<i>Randallia agaricias</i>	<i>R. agaricias</i> Rathbun, 1898
88	<i>Randallia bulligera</i>	<i>R. bulligera</i> Rathbun, 1898
89	<i>Randallia minuta</i>	<i>R. minuta</i> Rathbun, 1935
90	<i>Sicyonia disedwardsi</i>	<i>S. disedwardsi</i> (Burkenroad, 1934)
91	Sicyonia disdorsalis	<i>S. disdorsalis</i> (Burkenroad, 1934)
92	Sicyonia picta	<i>S. picta</i> Faxon, 1893
93	<i>Solenocera agassizii</i> *	<i>S. agassizii</i> Faxon, 1893
94	Solenocera florea	<i>S. florea</i> Burkenroad, 1938
95	<i>Solenocera mutator</i>	<i>S. mutator</i> Burkenroad, 1938
96	<i>Solenolambrus arcuatus</i>	<i>S. arcuatus</i> Stimpson, 1871
97	Speocarcinus granulimanus	<i>S. granulimanus</i> Rathbun, 1894
98	<i>Sphenocarcinus agassizii</i>	<i>Rhinocarcinus agassizii</i> (Rathbun, 1893)
99	Squilla aculeata	<i>S. aculeata</i> Bigelow, 1893
100	<i>Squilla biformis</i>	<i>S. biformis</i> Bigelow, 1891
101	<i>Squilla bigelowi</i>	<i>S. bigelowi</i> Schmitt, 1940
102	Squilla hancocki	<i>S. hancocki</i> Schmitt, 1940
103	Squilla mantoidea	<i>S. mantoidea</i> Bigelow, 1893
104	Squilla panamensis	<i>S. panamensis</i> Bigelow, 1891
105	Squilla parva	<i>Michalisquilla parva</i> (Bigelow, 1891)
106	<i>Stenocionops ovata</i> *	<i>S. ovata</i> (Bell, 1835)
107	Stenorhynchus debilis	<i>S. debilis</i> (Smith, 1871)
108	<i>Synalpheus cf. recessus</i>	<i>S. cf. recessus</i> Abele & Kim, 1989
109	<i>Tomopagurus merimaculosus</i> *	<i>T. merimaculosus</i> (Glassell, 1937)
110	<i>Trachypenaes brevisuturæ</i>	<i>Trachysalambria brevisuturæ</i> (Burkenroad, 1934)
111	Trachypenaes byrdi	<i>Rimapenaes byrdi</i> (Burkenroad, 1934)
112	Trachypenaes faoea	<i>Rimapenaes faoe</i> (Obarrio, 1954)
113	<i>Trachypenaes fuscina</i>	<i>Rimapenaes fuscina</i> (Pérez Farfante, 1971)
114	Trachypenaes pacificus	<i>Rimapenaes pacificus</i> (Burkenroad, 1934)
115	Xiphopenaes riveti	<i>X. riveti</i> Bouvier, 1907
B. RV Skimmer: especies identificadas hasta género.		
	<i>Barbouria</i> sp.	Identificación incierta
	<i>Hemigrapsus</i> sp. A, B	Identificación incierta
	<i>Hippolyte</i> sp.	Ver Cuadro 2
	<i>Metapenaepsis</i> sp.	Ver Cuadro 2
116	<i>Ogyrides</i> sp.	Posible, <i>O. tarazonai</i> Wicksten & Méndez, 1988
	<i>Pagurus</i> sp. B, C	Ver Cuadro 2
	<i>Persephona</i> sp.	Ver 60 y 61

CUADRO 1 (Continuación) / TABLE 1 (Continued)

	<i>Pinnixa</i> sp. C, D	Ver Cuadro 2
	<i>Pinnotheres</i> sp.	Identificación incierta
	<i>Pylopagurus</i> sp.	Identificación incierta
C.	RV Skimmer (draga, grab) Profundidad: 5 m a 46 m.	
117	<i>Automate dolichognatha</i>	<i>A. dolichognatha</i> de Man, 1888
	<i>Alpheus</i> sp. B,C	Ver Cuadro 2
118	<i>Albunea lucasia</i>	<i>A. lucasia</i> de Saussure, 1853
119	<i>Callianasa fragilis</i>	<i>Biffarius debilis</i> Hernández-Aguilera, 1998
120	<i>Euceramus transversineatus</i>	<i>E. transversilineatus</i> (Lockington, 1878)
	<i>Ogyrides</i> sp.	Posible, <i>O. tarazonai</i> Wicksten & Méndez, 1988
	<i>Pinnixa valerii</i>	<i>Pinnixulala valerii</i> (Rathbun, 1931)
	<i>Pinnixa</i> sp. C, D	Ver Cuadro 2
121	<i>Prionoplax ciliata</i>	<i>P. ciliata</i> Smith, 1870
122	<i>Ranilia</i> sp. A	<i>R. angustata</i> Stimpson, 1860
123	<i>Ranilia</i> sp. B	<i>R. fornicata</i> (Faxon, 1893)
	<i>Upogebia</i> sp.	Ver 158, 159 y 160
D.	RV Victor Hensen. Otras especies citadas.	
	<i>Callinectes sapidus</i>	<i>C. sapidus</i> , especie propia del Mar Caribe
124	<i>Collodes</i> sp.	<i>C. granosus</i> Stimpson, 1860
	<i>Ethusa tenuipes</i>	<i>E. tenuipes</i> , especie propia del Mar Caribe
	<i>Eupagurus californiensis</i>	<i>Phimochirus californiensis</i> (Benedict, 1892)
	<i>Hemisquilla stylifera</i>	Posible, <i>Squilla bigelowi</i> Schmitt, 1940
	<i>Hepatus lineatus</i>	Posible, <i>Hepatus kosmanni</i> Neumann, 1878
	<i>Lysmata</i> sp.	Posible, <i>L. californica</i> (Stimpson, 1866)
	<i>Lysiosquilla swetti</i>	Posible, <i>Meiosquilla swetti</i> (Schmitt, 1940)
125	<i>Munida</i> sp.	<i>Munida obesa</i> Faxon, 1893
	<i>Mursia gaudichaudii</i>	<i>Platymera gaudichaudii</i> H. Milne Edwards, 1837
126	<i>Microphrys</i> sp. A	Posible, <i>M. platysoma</i> (Stimpson, 1860)
127	<i>Microphrys</i> sp. B	Posible, <i>M. branchialis</i> Rathbun, 1898
	<i>Paguristes</i> spp.	Ver 136 y Cuadro 2
	<i>Parthenope hyponca</i>	<i>Hypolambrus hyponcus</i> (Stimpson, 1871)
128	<i>Platypodia rotundata</i>	<i>Platypodiella rotundata</i> (Stimpson, 1860)
129	<i>Porcellana hancocki</i>	<i>P. hancocki</i> Glassell, 1938
	<i>Processa</i> sp.	Posible, <i>P. peruviana</i> Wicksten, 1983
	<i>Pseudosquilla similis</i>	<i>Parasquilla similis</i> Manning, 1970
	<i>Pseudosquilla veleronis</i>	<i>Eurysquilla veleronis</i> (Schmitt, 1940)
	<i>Pylopagurus</i> sp. 1	Identificación incierta
130	<i>Quadrella nitida</i>	<i>Q. nitida</i> Smith, 1869
	<i>Stenocionops triangulata</i>	<i>S. ovatus</i> (Bell, 1835)
131	<i>Xylopagurus</i> sp.	Posible, <i>X. cancellarius</i> Walton, 1950
E.	Golfo de Nicoya, región externa (boca), red (otter trawl). Profundidad: 192 m a 350 m.	
132	<i>Acanthocarpus alexandri</i>	<i>A. alexandri</i> Stimpson, 1871
133	<i>Cancer johngarthi</i>	<i>C. johngarthi</i> Carvacho, 1989
	<i>Ethusa ciliatifrons</i>	<i>E. ciliatifrons</i> Faxon, 1893
134	<i>Glyphocrangon alata</i>	<i>G. alata</i> Faxon, 1893
	<i>Hemisquilla californiensis</i>	<i>H. californiensis</i> (Stephenson, 1967)
	<i>Hepatus kossmanni</i>	<i>H. kossmanni</i> Newmann, 1878
	<i>Heterocarpus vicarius</i>	<i>H. vicarius</i> Faxon, 1893
	<i>Iliacantha hancocki</i>	<i>Persephona subovata</i> (Rathbun, 1894)
	<i>Lysmata</i> sp.	Posible, <i>L. californica</i> (Stimpson, 1866)

CUADRO 1 (Continuación) / TABLE 1 (Continued)

	<i>Maopsis panamensis</i>	<i>M. panamensis</i> Faxon, 1893
135	<i>Munida gracilipes</i>	<i>M. gracilipes</i> Faxon, 1893
	<i>Munida obesa</i>	<i>M. obesa</i> Faxon, 1893
	<i>Oediplax granulata</i>	<i>O. granulata</i> Rathbun, 1893
136	<i>Paguristes bakeri</i>	<i>P. bakeri</i> Holmes, 1900
137	<i>Palicus fragilis</i>	<i>P. fragilis</i> (Rathbun, 1894)
	<i>Paradasygyus depressus</i>	<i>P. depressus</i> (Bell, 1835)
	<i>Parthenope exilipes</i>	<i>Spinolambrus exilipes</i> (Rathbun, 1894)
138	<i>Pasiphaea americana</i>	<i>P. americana</i> Faxon, 1893
	<i>Petrochiurs californiensis</i>	<i>P. californiensis</i> Bouvier, 1895
	<i>Platymera gaudichaudii</i>	<i>P. gaudichaudii</i> H. Milne-Edwards, 1837
	<i>Plesionika trispinus</i>	<i>P. trispinus</i> , Squirres & Baragan, 1976
	<i>Persephona orbicularis</i>	<i>P. orbicularis</i> Bell, 1855
	<i>Porcellana hancocki</i>	<i>P. hancocki</i> Glassell, 1938
	<i>Portunus iridescens</i>	<i>Achelous iridescens</i> (Rathbun, 1894)
	<i>Pleuroncodes monodon</i>	<i>P. monodon</i> (H. Milne Edwards, 1837)
	<i>Solenocera agassizi</i>	<i>S. agassizii</i> Faxon, 1893
	<i>Squilla biformis</i>	<i>S. biformis</i> Schmitt, 1924
	<i>Stenocionops ovata</i>	<i>S. ovatus</i> (Bell, 1935)
	<i>Stenorhynchus debilis</i>	<i>S. debilis</i> (Smith, 1871)
	<i>Sycionia picta</i>	<i>S. picta</i> Faxon, 1893
F. Golfo de Nicoya, región interna (Punta Morales), barreno (corer). Profundidad: 0 a 3m.		
	<i>Albunea lucasia</i>	<i>A. lucasia</i> Saussure, 1853
139	<i>Alpheus mazatlanicus</i>	<i>A. mazatlanicus</i> Wicksten, 1983
140	<i>Alpheus</i> sp. A	<i>A. colombiensis</i> Wicksten, 1988
141	<i>Alpheus</i> sp. B	<i>A. tenuis</i> W. Kim & Abele, 1988
	<i>Callinectes arcuatus</i>	<i>C. arcuatus</i> Ordway, 1863
142	<i>Clibanarius lineatus</i>	<i>C. lineatus</i> (H. Milne-Edwards, 1848)
143	<i>Cloridopsis dubia</i>	<i>C. dubia</i> (H. Milne Edward, 1837)
144	<i>Cyrtoplax schmitti</i>	<i>C. schmitti</i> Rathbun, 1935
	<i>Iliacantha hancocki</i>	<i>Persephona subovata</i> (Rathbun, 1894)
145	<i>Lepidophthalmus bocourti</i>	<i>L. bocourti</i> (A. Milne-Edwards, 1870)
146	<i>Leucosilia jurinii</i>	<i>L. jurinii</i> (Saussure, 1853)
	<i>Lithopenaeus occidentalis</i>	<i>Penaeus occidentalis</i> Streets, 1871
147	<i>Neogonodactylus festae</i>	<i>N. festae</i> (Nobili, 1901)
148	<i>Notolopas lamellatus</i>	<i>N. lamellatus</i> Stimpson, 1871
149	<i>Panopeus purpureus</i>	<i>P. purpureus</i> Lockington, 1877
150	<i>Panopeus chilensis</i>	<i>P. chilensis</i> H. Milne Edwards & Lucas, 1843
	<i>Persephona townsendi</i>	<i>P. townsendi</i> (Rathbun, 1894)
	<i>Pinnixa valerii</i>	<i>P. valerii</i> (Rathbun, 1931)
	<i>Pinnixa</i> sp. 2	Ver 69 y Cuadro 2
151	<i>Prionoplax ciliata</i>	<i>P. ciliata</i> Smith, 1870
	<i>Squilla aculeata</i>	<i>S. aculeata aculeata</i> Bigelow, 1893
	<i>Trachypenaeus byrdi</i>	<i>Rimapenaeus byrdi</i> (Burkenroad, 1934)
152	<i>Uca beebei</i>	<i>Leptuca beebei</i> (Crane, 1941)
153	<i>Uca herradurensis</i>	<i>Minuca herradurensis</i> (Bott, 1954)
154	<i>Uca limicola</i>	<i>Leptuca limicola</i> (Crane, 1941)
155	<i>Uca tomentosa</i>	<i>Leptuca tomentosa</i> (Crane, 1941)
156	<i>Uca umbratila</i>	<i>Minuca umbratila</i> (Crane, 1941)
157	<i>Ucides occidentalis</i>	<i>U. occidentalis</i> (Ortmann, 1897)

CUADRO 1 (Continuación) / TABLE 1 (Continued)

158	<i>Upogebia maccrariae</i>	<i>U. maccrariae</i> Williams, 1986
159	<i>Upogebia spinigera</i>	<i>U. spinigera</i> (Smith, 1871)
160	<i>Upogebia vargasae</i>	<i>U. vargasae</i> Williams, 1997

Columna izquierda: nombre en la publicación original. Columna derecha: nombre actualizado. **A.** R.V. Skimmer, red de arrastre tipo *otter trawl* (1979-1980, **en negrita**). Un asterisco (*) indica las especies identificadas posteriormente a la publicación de 1984) y R.V. Victor Hensen (1993-1994, redes tipo *otter trawl* y *beam trawl*) **B.** R.V. Skimmer: especies identificadas hasta género. **C.** R.V. Skimmer: especies recolectadas con draga (*grab*). **D.** R.V. Victor Hensen: otras especies citadas. **E.** Región externa (boca) del Golfo de Nicoya. Red de arrastre (*otter trawl*) de barco camaronero (2007). **F.** Región interna del Golfo de Nicoya. Barreno (*corer*), planicie fango-arenosa (2012).

Left column: name in the original publication. Right column: updated name. **A.** R.V. Skimmer, otter trawl (1979-1980, **in bold type**). An asterisk (*) indicates those species identified after the 1984 publication) and R.V. Victor Hensen (1993-1994) otter trawl and beam trawl. **B.** R.V. Skimmer: species identified to genus. **C.** R.V. Skimmer: species collected with grab. **D.** R.V. Victor Hensen: other species cited. **E.** Outer (mouth) Gulf of Nicoya region. Otter trawl, shrimp trawler (2007). **F.** Inner Gulf of Nicoya region. Corer, sand-mud flat (2012).

- A. Maurer, Epifanio, Price, Vargas, Murillo, Dean, Howe & Monahan (1980); Maurer, Epifanio, Dean, Howe, Vargas, Dittel, & Murillo (1984); Wolff & Vargas (1994); Vargas, Jessse & Castro (1996); Jesse (1996)
- B. Maurer, Epifanio, Dean, Howe, Vargas, Dittel, & Murillo (1984)
- C. Vargas, Dean, Maurer & Orellana (1985)
- D. Wolff & Vargas (1994); Vargas, Jessse & Castro (1996); Jesse (1996)
- E. Wehrtmann & Echeverría-Saénz (2007)
- F. Vargas-Zamora, Sibaja-Cordero & Vargas-Castillo (2012)

CUADRO 2

Otras especies de crustáceos decápodos de los sedimentos del Golfo de Nicoya, catalogados en la colección del Museo de Zoología, Universidad de Costa Rica (MZUCR)

TABLE 2

Other species of decapod crustaceans from sediments of the Gulf of Nicoya, catalogued in the collection of the Museum of Zoology, University of Costa Rica (MZUCR)

161	<i>Alpheus bouvieri</i> A. Milne-Edwards, 1878	Punta Morales; Playa Blanca; MZUCR 3086-04
162	<i>Alpheus distinctus</i> W. Kim & Abele, 1988	Punta Morales; Playa Blanca, MZUCR 2881-04 / 3522-04 / 3533-01 / 3534-02
163	<i>Alpheus firmus</i> W. Kim & Abele, 1988	Punta Morales, Playa Blanca, MZUCR 3272-03
164	<i>Alpheus galapagensis</i> Sivertsen, 1933	Punta Morales; Playa Blanca; MZUCR 3522-01
165	<i>Alpheus longinquus</i> W. Kim & Abele, 1988	Punta Morales, Playa Blanca, MZUCR 2882-12
166	<i>Alpheus martini</i> W. Kim & Abele, 1988	Punta Morales, Playa Blanca, MZUCR 3522-03
167	<i>Axiopsis baronai</i> Squires, 1977	Skimmer, estación 1, MZUCR 807-07
168	<i>Callianassa costaricensis</i> Sakai, 2005	V. Hensen, estación 50
169	<i>Hippolyte californiensis</i> Holmes 1895	Punta Morales, MZUCR 2367-01
170	<i>Nicoya tuberculata</i> Wickstein, 1987	Skimmer, estación 1, MZUCR 1043-01
171	<i>Pagurus albus</i> (Benedict, 1892)	Golfo de Nicoya, MZUCR 1193-01, MZUCR 1994-5
172	<i>Pagurus annexus</i> McLaughlin & Haig, 1993	Golfo de Nicoya, Isla Chira, MZUCR 2415-01
173	<i>Areopaguristes praedator</i> (Glassel, 1937)	Golfo de Nicoya, MZUCR 1277-06
174	<i>Pinnixa transversalis</i> (H. Milne Edwards & Lucas, 1842)	Golfo de Nicoya, MZUCR 2603-01

Nota: del género *Metapenaeopsis* se ha recolectado fuera del Golfo de Nicoya la especie *M. beebei* (Smith 1885). Península de Nicoya, Bahía de San Juanillo, Santa Cruz, MZUCR 2422-05; Frente a Carrillo, MZUCR 2433-03; Golfo de Santa Elena, MZUCR 2458-02; Puntarenas, Frente a Esterillos, MZUCR 2448-03.

A los 131 registros se les agregaron las especies recolectadas en dos estudios publicados, uno en la boca del Golfo de Nicoya hasta una profundidad de 350 m, por lo que el total ascendió a 138 (Cuadro 1E) y otro en una zona de entre-mareas en la región superior del estuario, lo que incrementó el total hasta 160 (Cuadro 1F).

La revisión de los ejemplares depositados y catalogados en el Museo de Zoología (MZUCR) para el Golfo de Nicoya permitió agregar otras 14 especies (Cuadro 2) por lo que se eleva a 174 el número de crustáceos decápodos y estomatópodos identificados para los fondos suaves del estuario en esos cuatro estudios y ámbito de profundidad (Cuadro 1 y Cuadro 2). Hemos optado por presentar la lista de las 174 especies en orden alfabético para facilitar la localización de los nombres. Por este motivo no se les agrupó en categorías taxonómicas superiores.

De estas 174 especies, un total de 110 (64 %) fueron descritas en el siglo XIX y 62 (36 %) en el siglo XX. De las 62 descritas en el siglo XX, 26 (15 %) corresponden a publicaciones hechas en la segunda mitad del siglo (Cuadro 1 y Cuadro 2). Durante la expedición del V. Hensen se encontró el primer registro en

Costa Rica de la familia Hexapodidae (*Pae-duma* sp, estación 30 del Skimmer, MZUCR 3527-01). El holotipo de *Pinnixulala valerii* (Rathbun, 1931) proviene del Golfo de Nicoya. *Callianassa costaricensis* Sakai, 2005, fue descrita con base en material recolectado por el V. Hensen (Cuadro 2). La única especie descrita durante el presente siglo con base en las expediciones del Skimmer y V. Hensen es, *C. costaricensis*.

El número total de especies recolectadas y verificadas en cada una de las 20 estaciones del Skimmer, está incluido en la Fig. 2A. El número mínimo fue de cuatro (tres estaciones) y el máximo de 27 (estación 10), con un promedio de 12.3 especies / estación. El número de especies recolectadas y verificadas en cada una de las 12 estaciones del V. Hensen está ilustrado en la Fig. 2B, con un mínimo de ocho, un máximo de 27 (Bahía Ballena) y un promedio de 17 especies / estación.

Los resultados de los análisis de NMDS para las matrices de presencia - ausencia están incluidas en la Fig. 3 y la Fig. 4. Las profundidades (m) se indican en cursiva junto a los códigos de las estaciones y debe tomarse en cuenta que la amplitud promedio de marea en el Golfo de Nicoya es de 3 m.

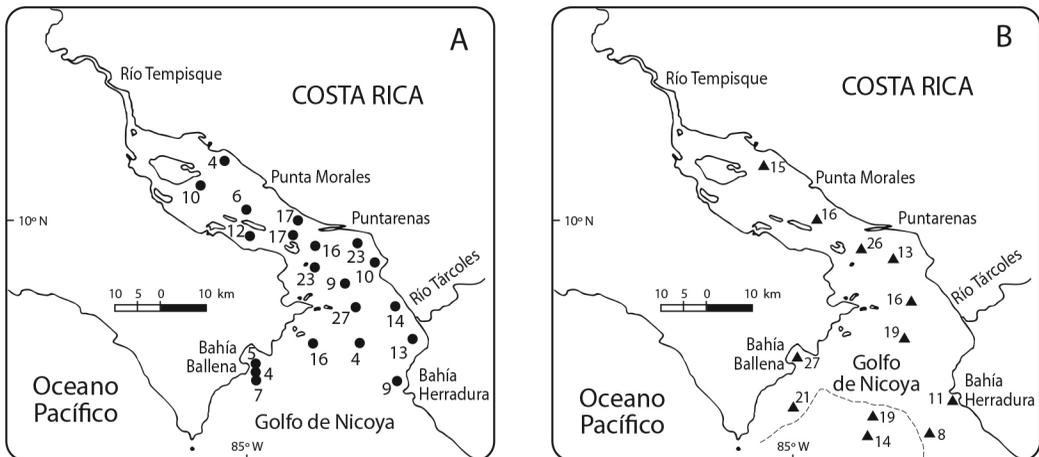


Fig. 2. Total de especies de macro-crustáceos identificadas para cada estación **A.** Buque Skimmer (20 estaciones, malla 3.6 cm, otter trawl) **B.** Buque Victor Hensen (12 estaciones, mallas de 2.5 cm, otter trawl y 1.0 cm, beam trawl) Golfo de Nicoya, Pacífico, Costa Rica.

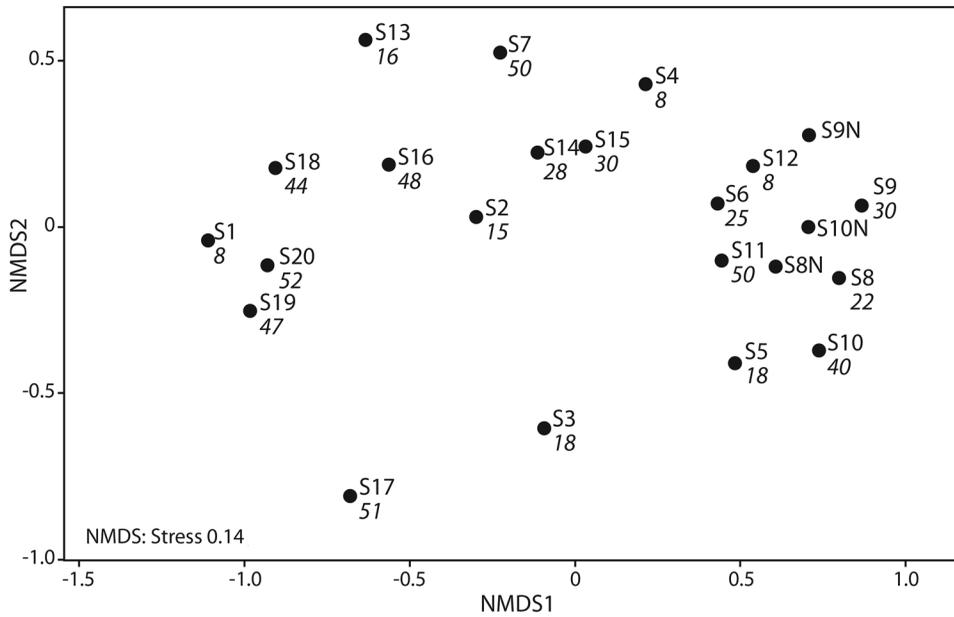


Fig. 3. Distribución de las estaciones de arrastre del buque Skimmer (S), obtenida mediante análisis de escala dimensional no métrica (NMDS) e índice de similitud de Sorensen, sobre una matriz (presencia - ausencia) de 57 taxa de crustáceos x 20 estaciones. La letra N indica los muestreos nocturnos. Códigos de estación (letra recta) y profundidad (m) (letra cursiva). Golfo de Nicoya, Pacífico, Costa Rica.

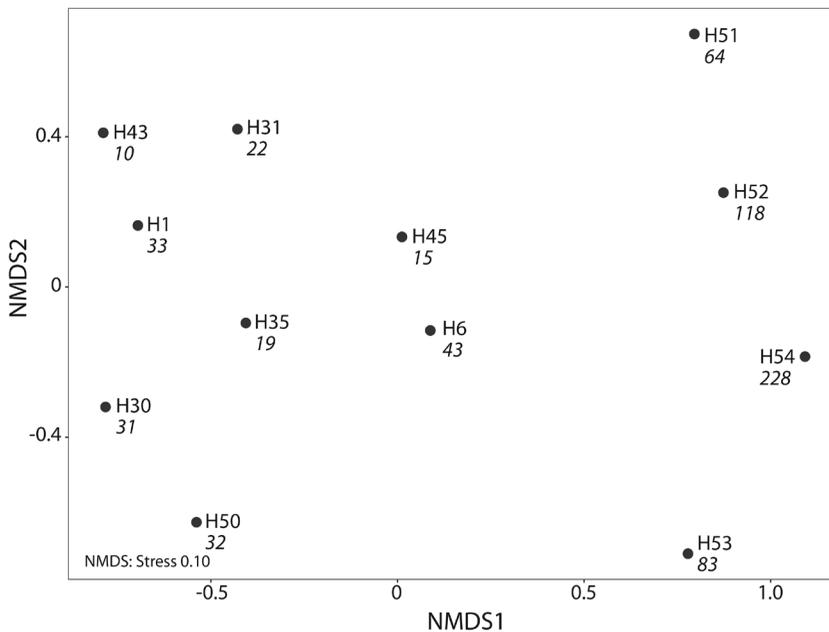


Fig. 4. Distribución de las estaciones de arrastre del buque Victor Hensen (H), obtenida mediante análisis de escala dimensional no métrica (NMDS) e índice de similitud de Sorensen, sobre una matriz (presencia - ausencia) de 82 taxa de crustáceos x 12 estaciones. Códigos de estación (letra recta) y profundidad (m) (letra cursiva). Golfo de Nicoya, Pacífico, Costa Rica.

El resultado del análisis de la matriz de datos del Skimmer está incluida en la Fig. 3. Las estaciones más alejadas de las otras son la 17 y la 3, ambas localizadas en medio del Golfo (Fig. 1A y Fig. 2A) y con cuatro (*Calappa convexa*, *Callinectes arcuatus*, *Penaeus brevirostris* y *Squilla aculeata*) y seis especies (*C. convexa*, *C. arcuatus*, *Hepatus kossmanni*, *Persephona subovata*, *Stenorhynchus debilis* y *Rimapenaeus faoe*), respectivamente. Algunas estaciones aparecen agrupadas con cierta correspondencia con su ubicación geográfica (Ej, 14, 15 - 18, 19, 20), mientras que otras cercanas geográficamente (Ej, 1, 2, 3) evidencian una composición de especies más heterogénea. Las estaciones muestreadas durante la noche (8N, 9N y 10N) aparecen separadas de las diurnas, con las 10 y 10N mostrando mayor separación. No se observa una agrupación de estaciones que pueda relacionarse con la profundidad. En el Cuadro 3A, para el buque Skimmer, se incluyeron ejemplos de 12 especies con una amplia distribución geográfica en el estuario, así como de 10 (de un total de 15)

que fueron recolectadas en una estación cada una. Las tres especies con una presencia mayor o igual al 50 % del número (20) de estaciones, son: *Callinectes sapidus* (15 estaciones), *Rimapenaeus faoe* (14), *Penaeus brevirostris* (12) y *Hepatus kossmanni* (10) El muestreo nocturno de la estación 10 proporcionó tres registros únicos (Cuadro 3B).

El resultado del análisis de la matriz de datos del buque V. Hensen está ilustrado en la Fig. 4. Las distancias similares, entre las estaciones a la izquierda en la Fig. 4, permiten varias interpretaciones para la definición de grupos. Una alternativa es el subgrupo de estaciones 1, 30 y 31 que corresponden con su localización en el centro de la región media del Golfo (Fig. 1B). A este subgrupo podrían incorporarse las estaciones 6 y 45, ambas en los extremos de esa región central del estuario. La estación 43 al extremo izquierdo superior de la Fig. 1B, está situada en la región de mayor influencia del río Tempisque. Las estaciones 31 y 50, corresponden, respectivamente a las bocas de Bahía Ballena y Bahía Herradura, en

CUADRO 3

A. Ejemplos de 12 especies frecuentes en las estaciones del buque Skimmer: Códigos en Cuadro 1, nombre, total de estaciones en que se recolectó la especie, códigos de las estaciones. **B.** Ejemplos de 10 especies (de un total de 15) encontradas en una sola estación. Datos con base en una matriz (presencia - ausencia) de 57 taxa x 20 estaciones. Golfo de Nicoya, Pacífico, Costa Rica

A.	Especie	Total	Códigos de estación	
08	<i>Callinectes arcuatus</i>	15	1 - 2 - 3 - 5 - 7 - 11 - 12 - 13 - 14 - 15 - 16 - 17 - 18 - 19 - 20	
112	<i>Rimapenaeus faoe</i>	14	2 - 3 - 4 - 6 - 7 - 8 - 9 - 10 - 11 - 14 - 15 - 16 - 18 - 19	
55	<i>Penaeus brevirostris</i>	12	2 - 5 - 6 - 8 - 9 - 10 - 11 - 12 - 14 - 15 - 17 - 20	
79	<i>Achelous asper</i>	12	2 - 4 - 6 - 7 - 8 - 9 - 10 - 11 - 12 - 14 - 15 - 16	
26	<i>Hepatus kossmanni</i>	10	3 - 4 - 5 - 6 - 7 - 11 - 12 - 13 - 15 - 16	
83	<i>Protrachypene precipua</i>	9	1 - 7 - 13 - 14 - 15 - 16 - 18 - 19 - 20	
32	<i>Persephona subovata</i>	9	2 - 3 - 4 - 5 - 6 - 8 - 10 - 11 - 12	
107	<i>Stenorhynchus debilis</i>	9	3 - 4 - 5 - 6 - 9 - 10 - 11 - 12 - 14	
91	<i>Sicyonia disdorsalis</i>	9	4 - 5 - 6 - 8 - 9 - 10 - 11 - 12 - 15	
47	<i>Pagurus gladius</i>	7	5 - 6 - 8 - 10 - 11 - 12 - 13	
85	<i>Pyromaia tuberculata</i>	7	5 - 6 - 7 - 8 - 9 - 10 - 12	
104	<i>Squilla panamensis</i>	7	5 - 6 - 7 - 8 - 11 - 12 - 15	
B.	Especie	Estación	Especie	Estación
80	<i>Achelous brevimanus</i>	10 N	44	<i>Notolopos lamellatus</i> 20
12	<i>Collodes robsonae</i>	10	45	<i>Oedioplax granulata</i> 10 N
22	<i>Euphyllax robustus</i>	12	61	<i>Persephona townsendi</i> 6
30	<i>Heterocrypta macrobrachia</i>	7	97	<i>Speocarcinus granulimanus</i> 16
169	<i>Hypolyte californiensis</i>	8	102	<i>Squilla hancocki</i> 10 N

los extremos opuestos de la boca del estuario (Fig. 1B). La amplia separación de ambas en la Fig. 4 refleja la diferente composición y número (27 vs 11, Fig. 2 B) de especies.

El NMDS muestra a la derecha y alejadas de las otras ocho (Fig. 4), las estaciones (51, 52, 53, 54) de la boca (Fig. 1B) del estuario y situadas a profundidades entre 64 y 228 m. Un total de 18 especies fueron recolectadas en tres, dos, o una de esas cuatro estaciones y no en las restantes ocho: *Achelous iridescens* (51, 52, 54), *Plesionika mexicana* (51, 52, 54), *Spinolambrus exilipes* (51, 52, 53); *Platymera gaudichaudii* (52, 54), *Acanthocarpus delso-lari* (52, 54), *Hemisquilla californiensis* (51, 52), *Stenocionops ovatus* (51, 52); *Heterocarpus vicarius* (54), *Maiopsis panamensis* (52), *Mesorhoea belli* (51), *Nemausa sinensis* (51), *Palicus tuberculata* (52), *Parasquilla similis* (54), *Petrochirus californiensis* (51), *Pilumnus townsendi* (53), *Pinnixa affinis* (53), *Plesionika trispinus* (54) y *Quadrella nitida* (51).

Para el V. Hensen incluimos ejemplos de 12 especies con amplia cobertura geográfica, así como diez (de un total de 26) que aparecieron en una sola estación (Cuadro 4 A). Las tres especies con una presencia mayor o igual al 50% del número (12) de estaciones, son: *Achelous asper* (8 estaciones), *Sicyonia disdorsalis* (7). *S. picta* (6) y *Persephona subovata* (6).

Para ambas expediciones las especies con más amplia distribución en el estuario fueron dos cangrejos portúnidos, *Callinectes arcuatus* y *Achelous asper*. Una comparación de las listas de especies en Cuadro 3 y Cuadro 4 resalta la disminución de la presencia de *C. arcuatus*, que pasó de ser encontrado en 15 (75 %) de las estaciones del Skimmer, a cuatro (33 %) en el estudio del V. Hensen. Una disminución menor la presentó *Hepatus kossmanii*, de diez (50 %) a tres (25 %) estaciones, respectivamente. El par de especies de camarones más frecuente en el estudio del Skimmer (*Rimapenaeus faoe* y *Penaeus brevirostris*) aparece en 18 estaciones (90 %), mientras que para el V. Hensen las dos especies

CUADRO 4

A. Ejemplos de 12 especies frecuentes en las estaciones del buque Victor Hensen. Códigos en Cuadro 1, nombre, total de estaciones en que se recolectó la especie, códigos de las estaciones. B. Ejemplos de 10 especies (de un total de 26) encontradas en una sola estación. Datos con base en una matriz (presencia - ausencia) de 82 taxa x 12 estaciones. Golfo de Nicoya, Pacífico, Costa Rica

A.	Especie	Total	Códigos de estación	
79	<i>Achelous asper</i>	8	1 - 6 - 30 - 31 - 35 - 43 - 45 - 53	
91	<i>Sicyonia disdorsalis</i>	7	1 - 6 - 30 - 31 - 35 - 45 - 50	
92	<i>Sicyonia picta</i>	6	6 - 45 - 51 - 52 - 53 - 54	
32	<i>Persephona subovata</i>	6	6 - 35 - 45 - 51 - 52 - 54	
113	<i>Rimapenaeus fuscina</i>	5	6 - 30 - 35 - 45 - 50	
114	<i>Rimapenaeus pacificus</i>	5	1 - 30 - 35 - 43 - 50	
61	<i>Persephona townsendi</i>	5	1 - 31 - 35 - 45 - 52	
08	<i>Callinectes arcuatus</i>	4	1 - 35 - 43 - 45	
18	<i>Ethusa ciliatifrons</i>	4	6 - 52 - 53 - 54	
27	<i>Herbstia tumida</i>	4	1 - 6 - 31 - 35	
31	<i>Hypoconcha panamensis</i>	4	31 - 43 - 45 - 51	
86	<i>Raninoides benedicti</i>	4	6 - 30 - 31 - 50	

B.	Especie	Estación	Especie	Estación
06	<i>Calappa convexa</i>	31	125 <i>Munida obesa</i>	45
12	<i>Collodes robsonae</i>	1	58 <i>Penaeus stylirostris</i>	1
23	<i>Evivacus princeps</i>	31	74 <i>Plesionika trispinus</i>	54
34	<i>Leiolumbrus punctatissimus</i>	31	77 <i>Porcellana cancrisocialis</i>	1
35	<i>Lithadia cumingii</i>	31	104 <i>Squilla panamensis</i>	6

más frecuentes (*R. fuscina* y *R. pacificus*) fueron recolectados en ocho (66 %). El cangrejo, *A. asper* se mantuvo con una frecuencia similar en ambos estudios: 12 (60 %) y ocho (66 %), respectivamente, así como el estomatópodo, *Persephona subovata*, con 20 (45 %) y seis (50 %). La especie *Solenocera agassizii* fue recolectada por el Skimmer en la región media del estuario (estaciones 5, 6, 8 y 10, Fig. 1 A), mientras que en los registros del V. Hensen fue nuevamente colectada en esa región (estación 45, Fig. 1B) además de las dos estaciones (52 y 54, Fig. 1B) localizadas a profundidad mayor de 100 m.

El cangrejo *Pinnixulata valerii* no fue recolectado por la red de arrastre del buque Skimmer pero sí en cuatro estaciones mediante el uso de la draga. Este pinnotérido fue capturado en un par de estaciones (30 y 31) por la red tipo *Beam* del V. Hensen. En la Fig. 5 hemos incluido tres ejemplos de especies recolectadas por el Skimmer mediante el uso de la draga: *Albunea lucasia*, *Biffarius debilis* y *P. valerii*. De esta última reproducimos en la Fig. 6 los datos de abundancia (1984-1987) en una planicie fangosa de entre mareas de la región superior del Golfo de Nicoya.

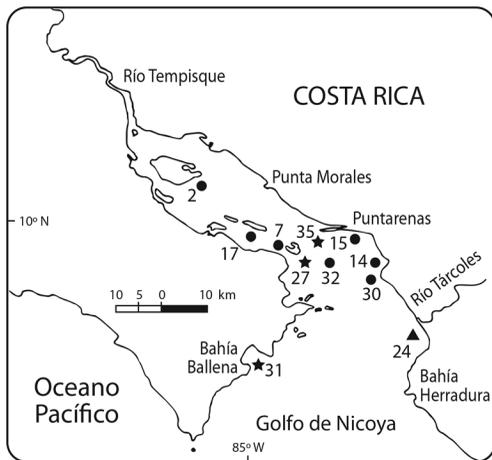


Fig. 5. Estaciones en las que se encontró *Albunea lucasia* (▲), *Biffarius debilis* (★) y *Pinnixulata valerii* (●) mediante uso de una draga (*grab*) Buque Skimmer, julio 1980. Número de estación y porcentaje (%) de limo + arcilla en los sedimentos: *A. lucasia*, 24 (2), *B. debilis*: 27 (12), 31 (47), 35 (8), *P. valerii*: 7 (36), 14 (74), 15 (84), 17 (87), 30 (38), 32 (56). Golfo de Nicoya, Pacífico, Costa Rica. Datos en: Brenesia, 24: 327-342.

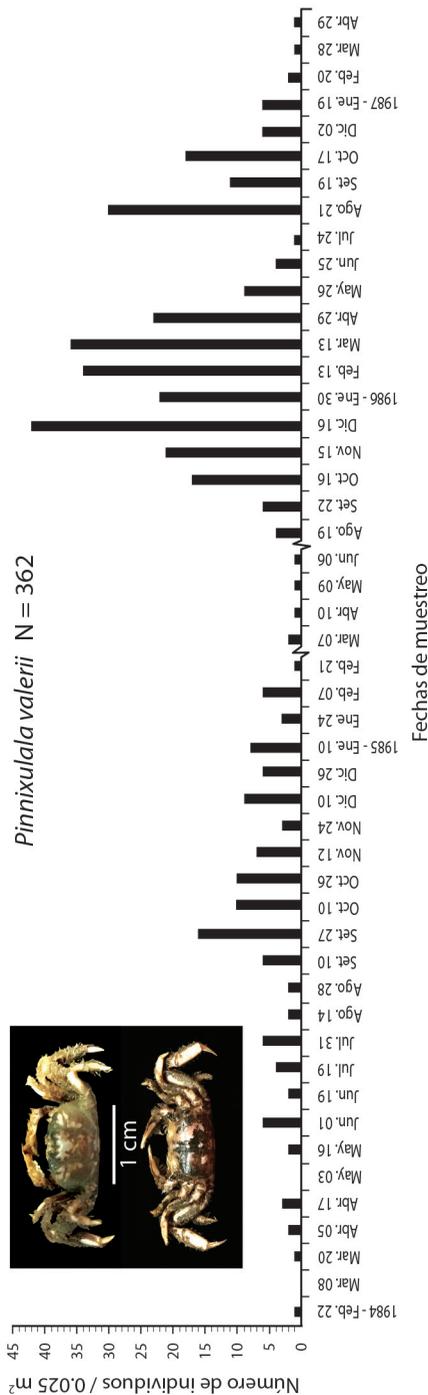


Fig. 6. Número de *Pinnixulata valerii* por fecha (49 fechas; febrero - 1984 / abril - 1987; barrero de 15 cm) Planicie fango-arenosa (Promedio de limo + arcilla: 32 %) de entre-mareas (0 m a 3 m) en Punta Morales, región superior del Golfo de Nicoya, Pacífico, Costa Rica. Modificado de: Revista de Biología Tropical, 60: 1763-1781.

DISCUSIÓN

En el presente estudio se ha considerado la diversidad de crustáceos recolectados en los fondos suaves y en un ámbito de profundidad de 0 a 350 m en el estuario del Golfo de Nicoya. El estudio no incluye registros de especies encontradas en otros sistemas del estuario, como las zonas rocosas, playas arenosas, bocas de estuarios secundarios y manglares.

En su revisión de la literatura (hasta el 2005) de los decápodos de Costa Rica, Vargas y Wehrtmann (2009) incluyeron un total de 549 especies, de las que 438 (80 %) se encuentran en la costa del Pacífico. Por su parte, Vargas (2009) menciona para el Pacífico de Costa Rica un total de 29 especies de estomatópodos.

Del total de 174 especies citadas en el presente estudio y encontradas en sedimentos del Golfo de Nicoya, 161 (92.5 %) son decápodos y 13 (7.5 %) son estomatópodos. Tal como lo apuntan Vargas y Wehrtmann (2009) estos porcentajes relativamente altos con respecto a las 438 especies informadas para el Pacífico de Costa Rica están influenciados por un mayor esfuerzo de muestreo en el Golfo de Nicoya y no necesariamente indican que los sedimentos del estuario sean notorios por su alta diversidad, situación que también fue observada para otros grupos de invertebrados durante la expedición del Skimmer (Maurer y Vargas, 1984). No obstante, los esfuerzos de muestreo en las expediciones de los buques Skimmer y V. Hensen son los más importantes para la costa del Pacífico de Costa Rica, por su amplia cobertura geográfica y batimétrica a lo largo del estuario.

En los muestreos realizados a bordo del V. Hensen se utilizó una red cuya apertura final de malla era menor (1 cm) que la utilizada en el Skimmer (3.5 cm). Esto posiblemente condujo a la captura de muchas especies representadas por organismos de pequeño tamaño. Futuros estudios deben incluir el mismo tipo de arte (*beam trawl*) y malla final (1 cm) para facilitar comparaciones. En otras latitudes el uso de una red tipo *beam* ha producido una mejor evaluación de la diversidad y abundancia de especies de crustáceos cuando se le compara con la red

tipo *otter* (Polet, 2000; Tsai, Yeh, Chan, & Chan, 2009).

El Golfo de Nicoya es un estuario tropical en el que la circulación de masas de agua es controlada en parte por el ingreso de agua dulce proveniente del río Tempisque y otros ríos en la región superior, así como el Barranca y el Grande de Tárcoles en la región media. El estuario varía en profundidad desde 5 m cerca del río Tempisque, hasta más de 500 m en la boca. Estos factores llevan a la formación de gradientes de salinidad, temperatura y oxígeno disuelto a lo largo del estuario. Por ejemplo, durante la expedición del Skimmer la salinidad en el fondo osciló entre 25 y 35 psu (Voorhis, Epifanio, Maurer, Dittel, & Vargas, 1983) y durante la expedición del V. Hensen la gradiente de temperatura (Jesse, 1996) fue entre 27 °C (50 % de oxígeno, estación 45, 15 m de profundidad) y 12 °C (2 % de oxígeno, estación 54, 228 m). En ambas expediciones se encontraron concentraciones de nutrimentos relativamente altas a profundidades mayores de 50 m (Epifanio, Maurer, & Dittel, 1983; Chaves & Birkicht, 1996). El Golfo también se caracteriza por una variedad de ambientes sedimentarios sin una gradiente claramente definida, con áreas en donde predomina la arena y otras con un porcentaje alto de limo y arcilla, así como otras con una composición sedimentaria más heterogénea (Vargas et al., 1985). Es de esperar entonces que las gradientes de salinidad, temperatura oxígeno disuelto y composición de los sedimentos, conduzcan a un mosaico de estaciones cada una representada por grupos de especies con preferencias ambientales amplias (como los cangrejos portúnidos nadadores) o restringidas (como algunos alféidos que viven en agujeros) para cada estación en particular. Los resultados del análisis de NMDS para ambas expediciones apoyan esta observación. En este contexto y como resultado de la expedición del Skimmer, la macro-fauna asociada a los sedimentos del Golfo de Nicoya fue descrita como integrada, en su mayoría, por especies con una amplia distribución espacial y cuya abundancia varía con el tipo de sedimento en el estuario (Maurer y Vargas, 1984).

Los posibles grupos de estaciones formados a partir del NMDS en este estudio son similares a los obtenidos por Jesse (1996) con otro tipo de análisis multivariable, especialmente la separación de las cuatro estaciones profundas en la boca del estuario durante la expedición del V. Hensen, lo que indica una transición entre la diversidad de crustáceos de la región interna estuarina (menos de 100 m de profundidad) y los sedimentos más profundos.

La disponibilidad de datos para el Golfo de Nicoya, sobre la dinámica poblacional de las especies de crustáceos de interés pesquero, es escasa o es necesario actualizar. Dos de los estudios más recientes en este campo enfocados en la región interna del Golfo de Nicoya, son el de Fischer y Wolff (2006) para *Callinectes arcuatus* y el de Hernández-Noguera, Soto-Rojas, y Canales-Ramírez (2016) para *Rimapenaeus byrdi*.

En la pasada década la extracción de recursos pesqueros ha continuado y expandido hacia la captura de especies que habitan a profundidades mayores en la boca del Golfo de Nicoya (Wehrtmann & Echeverría-Saénz, 2007). En estudios más recientes se han evaluado las pesquerías y propuesto medidas para el manejo de *Heterocarpus vicarius* y *Solenocera agassizii* (Arana et al., 2013; Villalobos-Rojas & Wehrtmann, 2018).

En futuras evaluaciones de la diversidad de crustáceos del estuario es importante considerar el aumentar el número de estaciones, especialmente en la región superior del Golfo de Nicoya, donde está restringida la pesca de arrastre. En este contexto el estudio preliminar de Rostad y Hansen (2001) sobre el impacto de las redes en el bentos de la zona protegida vs la no protegida debería ser repetido y ampliado. También es relevante en este contexto el considerar las variaciones estacionales (época de lluvias vs época seca) y el ciclo diario (día vs noche), como lo evidenció el estudio del Skimmer (Maurer et al., 1984).

Los datos sobre *Pinnixa valerii* (actualmente *Pinnixulala valerii*) y otras especies recolectadas mediante draga (*grab*) por el Skimmer indican que parte de la biodiversidad de decápodos

y estomatópodos del estuario solo puede ser evaluada con una combinación de artes para la epifauna (redes) y la infauna (dragas), pues *P. valerii* y otros crustáceos como los *Alpheus* spp. que viven en agujeros, pueden tener preferencias más restringidas que otras especies para ciertas características del sedimento, como el porcentaje de limo + arcilla; por ejemplo, los contrastes entre las preferencias sedimentarias de *Albunea lucasia*, *Biffarius debilis* y *P. valerii*. Sobre *P. valerii*, Vargas-Zamora, Sibaja-Cordero, y Vargas-Castillo (2012) enfatizaron la importancia de estudios de al menos dos o más años de toma de muestras, pues las oscilaciones observadas indican que hay épocas en las que las densidades bajas podrían conducir a conclusiones erróneas sobre el estado de la población, en ausencia de datos para otras fechas en las que la especie alcanza densidades más altas.

Es importante resaltar que en el pasado la extracción de crustáceos, como los camarones peneidos, concentró parte del esfuerzo pesquero en la región cercana a la desembocadura del río Grande de Tárcoles, que conduce las aguas servidas de la Gran Área Metropolitana. Por este motivo, como parte de la expedición a bordo del buque Skimmer, se evaluó la presencia de metales en algunos crustáceos (Dean et al., 1986). No obstante que, en ese estudio las concentraciones fueron relativamente menores, continuó la llegada de metales y de otros tipos de contaminantes (Fuller et al., 1990; Spongberg, 2004; Spongberg et al., 2011) lo que hace necesario una nueva evaluación de las concentraciones de metales, bifenilos y plaguicidas organoclorados entre otros, en especies de interés comercial.

En el contexto del manejo de los recursos biológicos asociados a los sedimentos del Golfo de Nicoya es pertinente considerar, así como el actualizar, los resultados del modelo trófico de Wolff et al. (1998), disponible para el estuario. Para los crustáceos en particular, el modelo resalta la importancia de grupos como los camarones en la conversión de energía, proveniente de detritus y otras fuentes, en energía para depredadores de esos grupos. El modelo indica que la sobreexplotación de camarones afecta negativamente las poblaciones de otras especies,

como varias de peces, que se alimentan de esos y otros crustáceos.

Declaración de ética: los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de cualquier tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. El documento firmado se encuentra en los archivos de la revista.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo está dedicado al Dr. Manuel M. Murillo Castro, co-fundador del Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), especialista en crustáceos, promotor y coordinador del programa de cooperación internacional que hizo posible la operación (1979-1981) del buque Skimmer en Costa Rica. Los cruceros del R.V. Skimmer fueron parte del Convenio de Cooperación entre la Universidad de Costa Rica - CIMAR y la Universidad de Delaware - Colegio de Estudios Marinos (CMS), Lewes, E.E.U.U. Los cruceros del R.V. Víctor Hensen fueron parte del Convenio de Cooperación entre la Universidad de Costa Rica - CIMAR y el Centro de Ecología Marina Tropical (ZMT), Bremen, Alemania. Esta publicación conmemora el 40 aniversario (1979-2019) de la fundación del CIMAR. Agradecemos a cuatro revisores externos las sugerencias y comentarios al texto original. A Sergio Aguilar la preparación de los cuadros y figuras.

RESUMEN

El acceso a datos actualizados, sobre los nombres y distribución de las especies de crustáceos presentes en un área en particular, es un primer paso para evaluar cambios debidos a factores locales, regionales o globales, como la sobrepesca, la contaminación y el cambio climático. Los datos en este estudio están basados en las expediciones de los buques de investigación Skimmer (20 estaciones, 1979-1980) y Víctor Hensen (1993-1994, 12 estaciones) en el estuario del Golfo de Nicoya. Los crustáceos fueron

recolectados mediante redes de arrastre tipo *Otter* (Skimmer, malla 3.5 cm) y por tipos *Otter* y *Beam* (V. Hensen, mallas de 2.5 cm y 1.9 cm) a profundidades entre 10 y 228 m. Datos en dos estudios posteriores aportaron información para una zona de entre-mareas en la región superior del Golfo y para estaciones en la boca del estuario, lo que incrementa el ámbito de profundidad de 0 a 350 m. Se revisaron las publicaciones originales y se hicieron 32 actualizaciones de los nombres de las especies con base en la literatura reciente y en la página de red *World Register of Marine Species* (WORMS). El total de especies para ambas expediciones fue de 131, del que 119 fueron decápodos y 12 fueron estomatópodos. Los datos en los otros dos estudios, así como la revisión de las colecciones en el Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica, incrementó en 43 el número de registros, para un total de 174 especies en los sedimentos del estuario. Para el Skimmer el número mínimo de especies en una estación fue de cuatro (tres estaciones) y el máximo de 27, con un promedio de 12.3 especies / estación. Para el V. Hensen el mínimo de especies en una estación fue de ocho, con un máximo de 27 y un promedio de 17 especies / estación. Las especies presentes en 50 % o más de las 20 estaciones de la expedición del Skimmer, fueron: *Callinectes arcuatus*, *Rimapenaeus faoe*, *Penaeus brevirstris*, *Achelous asper* y *Hepatus kossmanni*. Para la expedición del V. Hensen las especies presentes en más del 50 % de las 12 estaciones, fueron: *A. asper*, *Sicyonia disdorsalis*, *S. picta* y *Persephona subovata*. Durante el estudio del Skimmer, un total de 15 especies fueron encontradas en solo una estación, mientras que para el V. Hensen el número fue de 26. Se digitalizaron dos matrices de datos de presencia-ausencia de las especies en las estaciones y con base en los nombres actualizados de las especies recolectadas por el Skimmer (57 especies x 20 estaciones) y V. Hensen (82 especies x 12 estaciones) se les aplicó un Análisis No Métrico Dimensional de Escala (NMDS) para obtener una distribución de las estaciones en un espacio bi-dimensional. Los resultados revelaron unos grupos heterogéneos de estaciones. Algunos sub-grupos de tres o cuatro estaciones concuerdan con su proximidad geográfica. Las cuatro estaciones del V. Hensen en la boca del estuario a profundidades mayores a los 60 m fueron separadas más claramente de las otras, y podrían indicar una transición, desde aguas estuarinas hacia aguas profundas, en la composición de la fauna de crustáceos. Evaluaciones futuras de la diversidad de crustáceos del Golfo de Nicoya deben de considerar la amplia distribución espacial de algunas especies y la restringida de otras. La variabilidad temporal es también importante en el estuario, tal como lo evidenció la oscilación de la población de *Pinnixulala valerii* en un periodo de tres años.

Palabras clave: cangrejos; camarones; estuario tropical; *Callinectes*; *Sicyonia*; red *Otter*; red *Beam*; pesca de arrastre, bentos.

REFERENCIAS

- Arana, P. M., Wehrtmann, I. S., Orellana, J. C., Nielsen-Muñoz, V. & Villalobos-Rojas, F. (2013). By-catch associated with fisheries of *Heterocarpus vicarius* (Costa Rica) and *Heterocarpus reedi* (Chile) (Decapoda: Pandalidae): a six-year study (2004-2009). *Journal of Crustacean Biology*, 33, 198-209.
- Chaves, J. & Birkicht, M. (1996). Equatorial Subsurface Water and the nutrient seasonality distribution of the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 44, (Supplement 3), S41-S47.
- Cloern, J. E., Foster, S. O., & Klechner, A. E. (2014). Phytoplankton primary production in the world's estuarine-coastal ecosystems. *Biogeosciences*, 11, 2477-2501.
- Dean, H. K., Maurer, D., Vargas, J. A. & Tinsman, C. H. (1986). Trace metal concentrations in sediments and invertebrates from the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Marine Pollution Bulletin*, 17, 128-131.
- De Groot, S. J. (1984). The impact of bottom trawling on benthic fauna of the North Sea. *Ocean Management*, 9, 177-190.
- Dittel, A. I. (1991). Distribution, abundance and sexual composition of stomatopod Crustacea in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Journal of Crustacean Biology*, 11, 269-276.
- Dittel, A. I., Epifanio, C. E., & Chavarria, J. B. (1985). Population biology of the portunid crab *Callinectes arcuatus* Ordway in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 20, 693-602.
- Dworschak, P. (2013). Axiidea & Gabiidea (Crustacea: Decapoda) of Costa Rica. *Annals Naturhistorisches Museum, Wien. B.*, 115, 37-55.
- Epifanio, C. E., Maurer, D. & Dittel, A. I. (1983). Seasonal changes in nutrients and dissolved oxygen in the Gulf of Nicoya, a tropical estuary on the Pacific coast of Central America. *Hydrobiologia*, 101, 231-238.
- Fuller, C. C., Davis, J. A., Cain, D. J., Lamothe, P. J., Fries, T. L., Fernández, G., ... Murillo, M. M. (1990). Distribution and transport of sediment-bound metal contaminants in the Río Grande de Tárcoles, Costa Rica (Central America). *Water Research*, 24(7), 805-812.
- Fischer, S., & Wolff, M. (2006) Fisheries assessment of *Callinectes arcuatus* (Brachyura, Portunidae) in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Fisheries Research*, 77, 301-311.
- Gladstone, W. (2009) Conservation and management of coastal tropical ecosystems. In: I. Nagelkerden (Ed), *Ecological Connectivity among Tropical Coastal Ecosystems* (pp. 565-605). Dordrecht, Heidelberg, London, New York: Springer + Business Media B.V.
- Hernández-Noguera, L., Soto-Rojas, R., & Canales-Ramírez, C. (2016). Reproducción del camarón carabali *Trachypenaeus byrdi* (Burkenroad, 1934) en la parte interna del Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Revista de Ciencias Marinas y Costeras*, 8, 79-93.
- Jesse, S. (1996) Demersal crustacean assemblages from the Pacific coast of Costa Rica: a quantitative and multivariate assessment based on the Victor Hensen Costa Rica Expedition (1993/1994). *Revista de Biología Tropical*, 44 (Supplement 3), S115-S134.
- Jones, J. B. (1992). Environmental impact of trawling on the sea bed: A review. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 26, 59-67.
- Maurer, D., Epifanio, C. E., Dean, H. K., Howe, S., Vargas, J. A., Dittel, A. I., & Murillo, M. M. (1984). Benthic invertebrates of a tropical estuary: Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Journal of Natural History*, 18, 47-61.
- Maurer, D., Epifanio, C., Price, K., Vargas, J. A., Murillo, M. M., Dean, H., ... Monahan, R. (1980). Megabenthic invertebrate survey. In D. Maurer, C. Epifanio & K. Price (Eds.), *Ecological assessment of finfish and megabenthic invertebrates as indicators of natural and impacted habitats in the Gulf of Nicoya, Costa Rica* (pp. 145-306). Progress Report of the International Cooperative Sea Grant Program. Newark, DE: University of Delaware, College of Marine Studies.
- Maurer, D. & Vargas, J. A. (1984). Diversity of soft-bottom benthos in a tropical estuary: Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Marine Biology*, 81, 97-106.
- Ng, P. K. L., Guinot, D., & Davie, P. J. F. (2008). Systema Brachyurorum: Part I. Annotated check list of extant Brachyuran crabs of the World. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 17, 1-296.
- Polet, H. (2000). Codend and whole trawl selectivity of a shrimp beam trawl used in the North Sea. *Fisheries Research*, 48, 167-183.
- R Core Team. (2014). *R: A language and environment for statistical computing*. Viena, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from www.R-project.org
- Rostad, T., & Hansen, K. L. (2001). The effects of trawling on the benthic fauna of the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 49 (Supplement 2), S91-S95.
- Sakai, K. (2005). Callianassoidea of the World (Decapoda, Thalassinidea). *Crustaceana Monographs*, 4, 1-285.
- Sponberg, A. L. (2004). PCB concentrations in sediments from the Gulf of Nicoya estuary, Pacific coast of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 52 (Supplement, 2), 11-22.
- Sponberg, A. L., Witter, J. D., Acuña, J., Vargas, J., Murillo, M., Umaña, G., ... Perez, G. (2011).

- Reconnaissance of selected PPCP compounds in Costa Rican surface waters. *Water Research*, 45, 6709-6717.
- Tabash-Blanco, F. (2007) Explotación de la pesquería de arrastre del camarón durante el período 1991-1999 en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 44, 595-602.
- Tsai, P. C., Yeh, H. M, Chan, B. K. K., & Chan, T. Y. (2009). Comparison between the catch composition of the French and Ore type beam trawls on the deep-sea decapod crustaceans: Implications for quantitative sampling of the deep-sea decapod biodiversity. *Crustaceana*, 82, 565-591.
- Vargas, J. A. (2016). The Gulf of Nicoya: estuarine ecosystem. In M. Kappelle (Ed.), *Costa Rican Ecosystems* (pp. 139-161). Chicago and London: University of Chicago Press.
- Vargas, J. A., Dean, H. K., Maurer, D., & Orellana, P. (1985). Lista preliminar de invertebrados asociados a los sedimentos del Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Brenesia*, 24, 327-342.
- Vargas, J. A., & Mata, A. (2004). Where the dry forest feeds the sea: the Gulf of Nicoya Estuary. In G. W. Frankie, A. Mata, & S. B. Vinson (Eds.), *Biodiversity Conservation in Costa Rica: Learning the Lessons in a Seasonal Dry Forest*. (pp. 126-135). Berkeley, Los Angeles: University of California Press.
- Vargas, R. (2009). Stomatopods. In I. S. Wehrtmann & J. Cortés (Eds.), *Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America* (Texto: pp. 193-197; Lista de especies: Disco Compacto pp. 160-163). Monographiae Biologicae, 86. Berlin: Springer + Business Media B.V.
- Vargas, R., Jesse, S., & Castro, M. (1996). Checklist of crustaceans (Decapoda and Stomatopoda), collected during the Victor Hensen Costa Rica Expedition (1993 / 1994) *Revista de Biología Tropical*, 44 (Supplement 3), S97 - S102.
- Vargas, R., & Wehrtmann, I. S. (2009). Decapod crustaceans. In I. S. Wehrtmann & J. Cortés (Eds.), *Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America*. (Texto: pp. 209-228; Lista de especies: Disco Compacto pp. 167-198). Monographiae Biologicae 86. Berlin: Springer + Business Media B.V.
- Vargas-Zamora, J. A., Sibaja-Cordero, J. A., & Vargas-Castillo, R. (2012). Crustaceans from a tropical estuarine sand-mud flat, Pacific, Costa Rica, (1984-1988) revisited. *Revista de Biología Tropical*, 60, 1763-1781.
- Villalobos-Rojas, F., & Wehrtmann, I. S. (2018). Reproductive biology of the commercially exploited kolibri shrimp, *Solenocera agassizii* (Decapoda: Solenoceridae), from the Pacific coast of Costa Rica, with considerations for its management. *Revista de Biología Tropical*, 66 (Supplement 1), S92-S107.
- Voorhis, A., Epifanio, C. E., Maurer, D., Dittel, A. I., & Vargas, J. A. (1983). The estuarine character of the Gulf of Nicoya, an embayment on the Pacific coast of Central America. *Hydrobiologia*, 99, 225-237.
- Wehrtmann, I. S., & Echeverría-Saénz, S. (2007). Crustacean fauna (Stomatopoda: Decapoda) associated with the deepwater fisheries of *Heterocarpus vicarius* (Decapoda: Pandalidae) along the Pacific coast of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 55 (Supplement 1), S121-S130.
- Wolff, M., Koch, V., Chavarria, J. B., & Vargas, J. A. (1998). A trophic flow model of the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 46 (Supplement 6), S63-S79.
- Wolff, M., & Vargas, J. A. (Eds.). (1994). RV Victor Hensen Costa Rica Expedition 1993/1994 Cruise Report. Centre for Tropical Marine Ecology, Bremen, Alemania. *ZMT Contribution*, 2, 1-109.