

EL DOMO TÉRMICO DE COSTA RICA:

Un oasis de productividad
frente a las costas del Pacífico
Centroamericano



Jorge A. Jiménez
2016

EL DOMO TÉRMICO DE COSTA RICA:

Un oasis de productividad
frente a las costas del Pacífico
Centroamericano



Jorge A. Jiménez
2016

Crédito de Fotografías:

Calamar gigante: D. Ross Robertson
Lenguado: D. Ross Robertson
Mero: D. Ross Robertson
Pez Escorpión: D. Ross Robertson
Pez Lenguado: D. Ross Robertson
Señorita Piedrera: D. Ross Robertson
Volador barbudo: J.E. Randall
Dorado Enano: Freitas, R.
Sardina: D. Ross Robertson
Anchoveta luminosa: L.G. Fischer
Flotador ojón: J. Dubosc
Atún aleta amarilla: Shmulik Blu, Undersea Hunter Group
Tiburón Martillo: Avi Klapfer Undersea Hunter Group
Tiburón Sedoso: Avi Klapfer Undersea Hunter Group
Manta Diablo: Ecodiverscr
Dorado enano: J.E. Randall
Pez vela: Avi Avi Klapfer Undersea Hunter Group
Ballena azul: Powell’s Point
Delfín manchado: Herra Miranda (CEIC)
Tortuga baula: Michael Patrick O’Neill Alamy
Tortuga lora, golfina olivácea: SeaLife
Efectos de la colisión de una ballena con las propelas de un barco: WDC.

Cartografía: Marco Castro

ISBN: 978-9968-9605-9-5

© Fundación MarViva

Este trabajo se llevó a cabo bajo la Iniciativa Global de Biodiversidad Oceánica (GOBI, www.gobi.org). Este proyecto es parte de la Iniciativa Internacional sobre el Clima (IKI). El Ministerio Federal de Medio Ambiente, Protección de la Naturaleza, Construcción y Seguridad Nuclear (BMUB) apoya esta iniciativa sobre la base de una decisión adoptada por el Parlamento Federal Alemán.

Se permite la reproducción parcial o total de esta obra, por cualquier medio, únicamente con autorización escrita de la Fundación MarViva

Citar la obra como: Jiménez, J.A. 2016.
El Domo Térmico de Costa Rica: Un oasis de productividad frente a las costas del Pacífico Centroamericano. Fundación MarViva, San José, Costa Rica. xx pp.

CONTENIDOS

7.....	Agradecimientos	
8.....	Abreviaturas	
9.....	Índice de figuras	
15.....	Presentación	
17.....	Capítulo 1	
	Características generales del Domo	
27.....	Capítulo 2	
	La productividad primaria en el Domo	
35.....	Capítulo 3	
	La columna de agua en el Domo: parámetros físico-químicos	
	Capítulo 4	41
	La estratificación de la columna de agua y su impacto en la distribución vertical de la fauna	
	Capítulo 5.....	49
	Principales elementos faunísticos en el Domo	
	Capítulo 6.....	73
	Amenazas en la región del Domo	
	Capítulo 7.....	87
	Retos para el manejo del Domo	
	Literatura citada	93

AGRADECIMIENTOS



La información presentada en esta publicación resume el trabajo de muchos investigadores que en las últimas décadas han ayudado a conocer mejor esta fascinante región. Sin su esfuerzo nuestro conocimiento del Domo Térmico de Costa Rica sería casi nulo.

Un especial reconocimiento a Paul Fiedler de la National Marine and Atmospheric Administration (NOAA), por por las largas y repetidas discusiones sobre la oceanografía física del Domo y el aporte de datos para entender los cambios en su geografía.

El M.Sc. Carlos Brenes de la Universidad Nacional y el Dr. Jorge Cortés Nuñez de la Universidad de Costa Rica revisaron gentilmente versiones preliminares del manuscrito. Juan Manuel Posada (MarViva) mejoró notablemente el texto a través de su detallado esfuerzo de edición. Nash Ugalde (MarViva) fue de gran apoyo en la búsqueda de fotos e ilustraciones para esta publicación y Elizabeth Argüello diagramó paciente y repetidamente diferentes versiones de esta publicación. A todos ellos mi agradecimiento.

ABREVIATURAS

PTO- Pacífico Tropical Oriental
CCEN - Contra Corriente Ecuatorial del Norte
CCCR -Corriente Costera de Costa Rica
CEN- Corriente Ecuatorial del Norte
ZCIT -Zona de Convergencia Intertropical
SODA - Simple Ocean Data Assimilation
GODAS - Global Ocean Data Assimilation System
GECCO -German Estimating the Circulation and Climate of the Ocean
ECMWF - European Centre for Medium-Range Weather Forecasts
ECDA - Ensemble Coupled Data Assimilation
ZMO -Zona de Mínimo Oxígeno
ZMA -Zona Marina Anóxica
ANAMOX - Oxidación anaerobia del amonio (Anaerobic Ammonium Oxidation)
CIAT - Convención Interamericana del Atún Tropical
COCATRAM - Comisión Centroamerica
AMPS - Áreas Marinas Particularmente Sensitivas
OMI -Organización Marítima Internacional
GOC - Global Ocean Commission
WWF - World Wildlife Fund
ISSF - International Seafood Sustainability Foundation
IICE - Instituto de Investigaciones en Ciencias Económicas. Universidad de Costa Rica.
TBF - The Billfish Foundation
UICN - Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza
FAO - Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura
IPPC -Panel Inter-gubernamental del Cambio Climático.
NOAA - Administración Nacional Oceanográfica y Atmosférica, EE.UU.
PNUMA- Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente.
CONVEMAR - Convención de las Naciones Unidas sobre el Derecho del Mar .
AGNU - Asamblea General de las Naciones Unidas.
VMS - Sistema de Monitoreo de Vehículos
AIS - Sistema de Identificación Automática

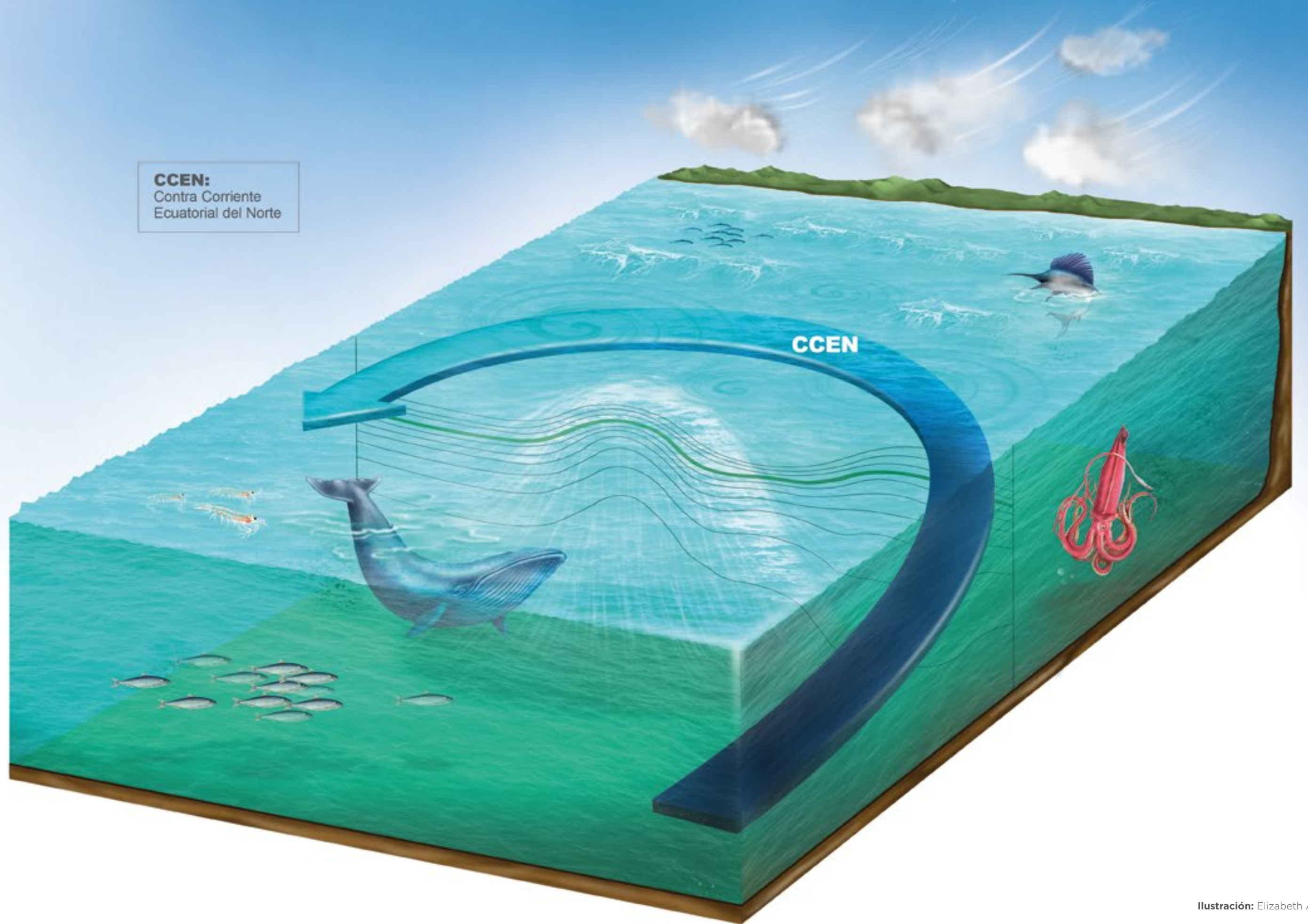
ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución de las líneas de temperatura del agua (°C) a varias profundidades a los 8.5 °N.	18
Figura 2. Principales corrientes y vientos que influncian la región del Domo y son responsables de su dinámica.	19
Figura 3. La contracorriente ecuatorial se va acercando a la superficie conforme se desplaza hacia el este, creando el llamado lomo de la Contra Corriente NorEcuatorial.	20
Figura 4. Remolino costero (anticiclónico) generado entre enero-febrero del 2000. Los colores indican la concentración de clorofila a (mg.m ⁻³).	20
Figura 5. Posición media del núcleo del Domo (estrella amarilla) según Wyrcki (1964), en relación a la topografía (m) de la isoterma de 19°C recogida en seis expediciones anteriores.	22
Figura 6. Persistencia del Domo durante el período 1980-2009.	25
Figura 7. . Concentración promedio de nutrientes en la región del Domo Térmico.	27
Figura. 8. . Concentración de clorofila a durante agosto de 1999.	28
Figura 9. . Concentración de clorofila en la región del Domo durante un año (oct. 2013) sin el fenómeno de El Niño (arriba) y un año bajo la influencia de El Niño	30
Figura 10. . Las cianobacterias <i>Synechococcus</i> (A) y <i>Prochlorococcus</i> (B) son responsables de la mayor parte de la productividad primaria en el Domo.	31
Figura 11. . Concentración de cobalto en la columna de agua en la región del Domo.	32
Figura 12. . Comportamiento de algunos parámetros físico-químicos en la columna de agua en el Domo de Costa Rica.	36
Figura 13. . La reducción en la concentración de oxígeno en la ZMA reduce el hábitat disponible para peces y otros organismos. Con el calentamiento de los océanos, la ZMA está aumentando.	37

Figura 14. . La Zona de Mínimo Oxígeno (<1.0 ml O ₂ /L) en el PTO. Los valores numéricos muestran la profundidad en metros donde se encuentra esa concentración de O ₂ .	38
Figura 15. . Distribución del nitrito (NO ₂ ⁻) y del amonio (NH ₄ ⁺) en la columna de agua del Domo.	39
Figura 16. Distribución de la biomasa de zooplancton (mg/m ³) en la columna de agua, en el Domo (derecha) y y en un área adyacente (Cuenca de Tehuantepec, izquierda), durante el día y la noche.	41
Figura 17. Distribución vertical de tres especies de copépodos en el Domo y su relación con la concentración de oxígeno disuelto.	46
Figura 18. Concentración de zooplancton (ind/1,000m ³) en el PTO.	41
Figura 19. Recorridos realizados por tres tiburones sedosos marcados en el Domo de Costa Rica entre el 2005 y 2006.	58
Figura 20. Distribución de las capturas de mobúlidos en el PTO.	60
Figura 21. Predicciones en la distribución de las capturas de pez vela en el PTO.	61
Figura 22. . Recorridos realizados por peces vela marcados en la costa Pacífica de Centroamérica.	62
Figura 23. . Trayectorias seguidas por individuos de la ballena azul, marcados en la Costa de California .	63
Figura 24. . Inmersiones de una ballena azul (línea amarilla) con relación a la concentración de krill en la columna de agua (manchas oscuras).	66
Figura 25. . Distribuciones del delfín común y el delfín manchado en el PTO. Se observan claras agregaciones en la región del Domo.	67
Figura 26. . Patrones de tránsito marítimo en el PTO. Las rutas hacia y desde la costa oeste de Norteamérica, y hacia y desde el sureste asiático atraviesan la región del Domo.	74
Figura 27. . Volúmenes capturados de tres especies de atún en el PTO con dos tipos de arte de pesca (palangre y cerco).	77

Figura 28. . Captura promedio anual del atún aleta amarilla (<i>Thunnus albacares</i>) en el PTO durante el período 1985-1999.	78
Figura 29. . Lances de red de cerco con capturas de pez vela en el PTO.	79
Figura 30. . Abundancia relativa de la captura de picudos.	80
Figura 31. . Capturas de tiburón sedoso (<i>Carcharhinus falciformes</i>) en las operaciones de red de cerco en el PTO	81
Figura 32. . Capturas de tiburón punta blanca oceánico (<i>Carcharhinus longimanus</i>) en redes de cerco en el PTO.	81
Figura 33. Distribución de las capturas de mobúlidos en el PTO.	82
Figura 34. Capturas de calamar gigante en California y su variación durante períodos de El Niño y de La Niña.	83
Figura 35. Anomalías en la temperatura del agua superficial en el PTO.	84
Figura 36. Líneas prioritarias para alcanzar el manejo y conservación del Domo.	88

CCEN:
Contra Corriente
Ecuatorial del Norte



EL DOMO TÉRMICO DE COSTA RICA:

Presentación



El Domo Térmico de Costa Rica (el Domo) es una extensa región marina en el Pacífico Tropical Oriental (PTO), frente a la costa occidental centroamericana. Corrientes y vientos hacen que agua fría, proveniente de zonas profundas y con gran cantidad de nutrientes, se acerque a la superficie generando una alta productividad primaria, que mantiene una dinámica red alimentaria en el área circundante.

Multimillonarias industrias pesqueras en Centroamérica y otras latitudes dependen de especies pelágicas, como el atún, ligadas a procesos ecológicos y oceánicos generados en esta región. El Domo también es de gran relevancia para especies de alto valor para la conservación, pudiéndose mencionar a las ballenas azules, que viajan miles de kilómetros desde la costa oeste de Norteamérica para alimentarse y tener sus crías.

La relevancia ambiental y socioeconómica del Domo apenas está siendo entendida y su papel en el mantenimiento de pesquerías, la biodiversidad marina y el clima recién se vislumbra. Aun hoy en día, el Domo genera una atmósfera de misterio, al ser invisible en la superficie marina y un fenómeno dinámico que, ante desplazamientos constantes en su forma y en la ubicación de su núcleo, tiende a eludir a los barcos de investigación que lo buscan (Kessler, 2006).

La importancia ecológica y económica del Domo para los países centroamericanos ha pasado desapercibida por décadas. Sin embargo, importantes actividades económicas, como las pesquerías y el turismo, están ligadas a este importante fenómeno oceanográfico. Procesos climáticos como el secuestro de carbono y la producción de gases a nivel regional también son de gran relevancia para Centroamérica. Entender la dinámica del Domo e iniciar gestiones para su manejo y conservación, deben ser acciones prioritarias en la Agenda Marina de los países centroamericanos.

CAPÍTULO 1

Características generales del Domo

El PTO, donde se ubica el Domo, presenta un complejo régimen oceanográfico con grandes corrientes marinas, surgencias de aguas frías y zonas de aguas cálidas con baja concentración de oxígeno, causante de una diversa concentración de especies marinas, desde fitoplancton y zooplancton, hasta especies presa y grandes depredadores (Fiedler y Lavin, 2006). Una relativamente alta cantidad de estudios oceanográficos ha permitido mejorar nuestro conocimiento sobre las complejas condiciones oceanográficas que configuran el PTO (Fiedler, 2008). Tales condiciones convierten al Domo, sin duda, en el proceso oceanográfico más interesante en la región, dada su relevancia para las comunidades biológicas asociadas al Alta Mar y a las aguas jurisdiccionales de los países centroamericanos.

La presencia del Domo fue detectada frente a las costas de Costa Rica en 1948, a través de batitermógrafos ubicados en barcos que viajaban de California a Panamá (Wyrski, 1964). El análisis de la distribución de las temperaturas obtenidas a diferentes profundidades permitió constatar que una masa de agua fría (de menos de 20 °C) se levanta hacia la superficie, ubicándose a menos de 50 m de profundidad (Kessler, 2006). Al graficar esos valores de temperatura se observaba que las líneas correspondientes a la masa de agua fría tenían una forma de campana o domo. La forma del fenómeno, así como el hecho de haber sido identificado frente a las costas de Costa Rica, dio origen al nombre de Domo de Costa Rica (Fig. 1; Cromwell, 1958). Tal denominación ha creado confusión, infiriéndose erróneamente que este es

un rasgo oceanográfico perteneciente a las aguas jurisdiccionales de Costa Rica, cuando realmente está contenido y se desplaza por el Alta Mar, y las zonas económicas exclusivas de los países de Centroamérica.

El Domo se genera debido principalmente a la influencia de los vientos alisios y la interacción de tres corrientes marinas principales: la Contra Corriente Ecuatorial del Norte (CCEN), la Corriente Costera de Costa Rica (CCCR) y la Corriente Ecuatorial del Norte (CEN), siendo la primera la más importante (Fig. 2).

Esta corriente angosta (entre 300-700 km de ancho) se mueve hacia el este, transportando desde el Pacífico Occidental hacia el PTO un promedio de 30 millones de metros cúbicos (m³) de agua por segundo, equivalente a ciento cuarenta veces el caudal del Río Amazonas (Wyrski y Kendall, 1967; McPhaden, 1996; Zhao et al., 2013). En su tránsito hacia el este, la CCEN se desplaza ligeramente hacia el norte y se vuelve más superficial, formando el llamado “lomo” de la Contra Corriente NorEcuatorial (Fig.3). El flujo oriental es mayor entre junio y noviembre, y más reducido entre diciembre y mayo (Wyrski y Kendall, 1967; Zhao et al., 2013).

Al acercarse a las costas centroamericanas, parte de la CCEN se desvía hacia el norte (Fig. 2), uniéndose a la Corriente Costera de Costa Rica (CCCR). Esta corriente se desplaza hacia el noroeste a una velocidad de 20 cm/s y transporta un volumen entre 1.2 y 5 millones de m³/s (Brenes, 1985; Kessler, 2006). Frente a las costas de México, la CCCR gira

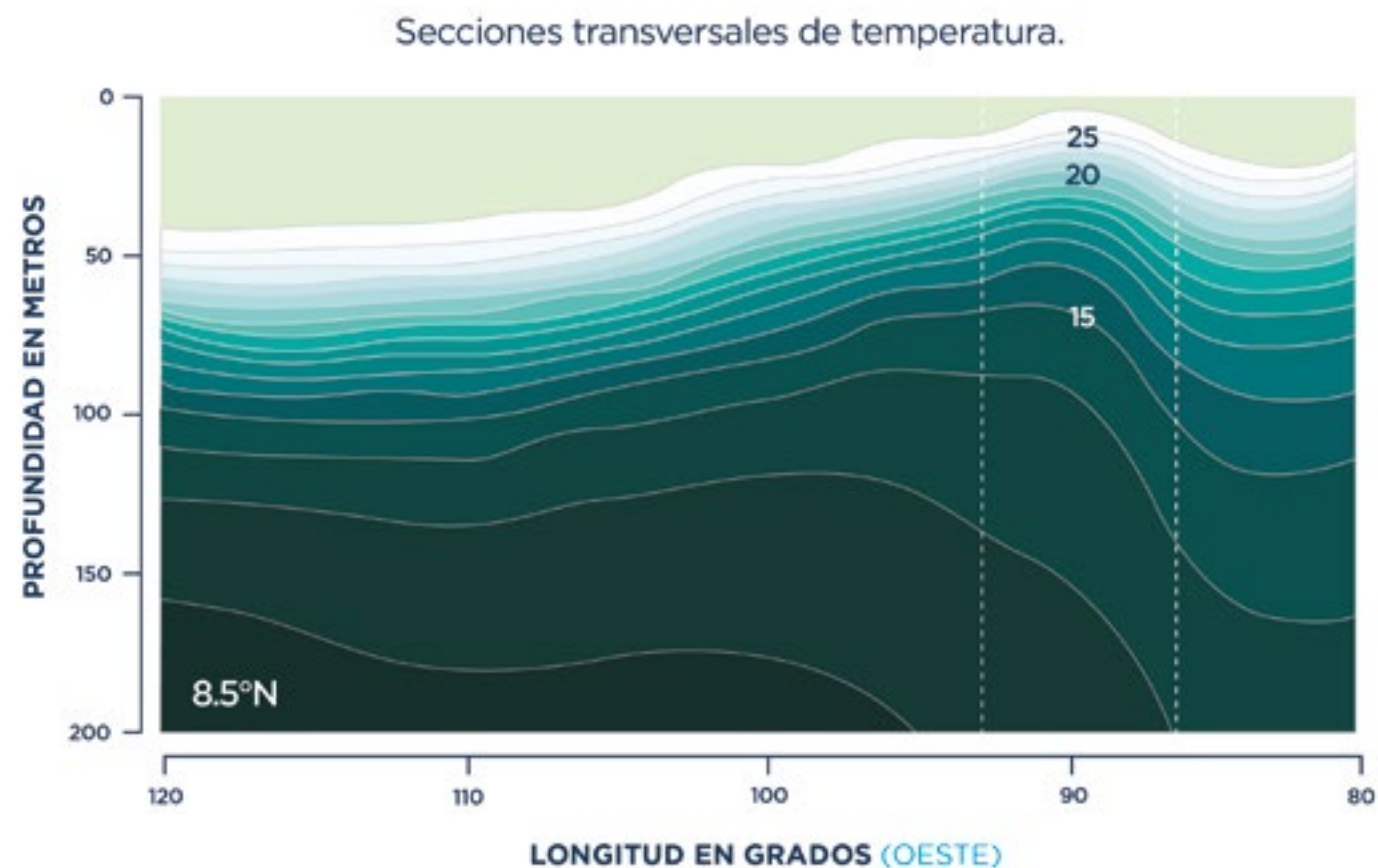


Figura 1. Distribución de las líneas de temperatura del agua (°C) a varias profundidades a los 8.5 °N (Tomado de Fiedler, 2002a).

hacia al oeste uniéndose a la Corriente Ecuatorial del Norte (CEN), que además recibe aguas de la corriente de California y transporta hacia el oeste un volumen promedio de 37.6 millones de m³/s (Schönau y Rudnick, 2015).

Este giro hacia el noroeste produce en la región un vórtice, o remolino alargado, que se intensifica entre junio y septiembre debido a la influencia de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) ubicada en esa época en su posición más norteña (Fiedler, 2002a; Romero et al., 2011). El vórtice y la fricción de los vientos asociados a la ZCIT generan una surgencia permanente desde aguas profundas, elevando un inmenso caudal frío de cerca de 3.5 millones de m³/s (unas dieciséis veces el caudal del Río Amazonas) rico en nutrientes, que forma el Domo de Costa Rica (Wyrski, 1964;

Fiedler, 2002a; Kessler, 2006; Samuelsen, 2005; Fig. 2 y 3).

Aunque otros domos tropicales (como los de Guinea y Mindanao) están también relacionados a patrones de corrientes similares, el Domo Térmico de Costa Rica se distingue por la influencia que sobre su naturaleza tienen los vientos (Fiedler, 2002a). Así, durante el invierno boreal (diciembre–mayo) fuertes vientos alisios se fortalecen cuando la ZCIT se desplaza hacia el sur y fuertes chorros de vientos provenientes del Caribe son forzados hacia el Pacífico a través de las depresiones de la región mesoamericana: Tehuantepec-México, el Lago de Nicaragua y Panamá (Fig. 2).

El principal de estos vientos, conocido como el Chorro de Papagayo, atraviesa la depresión del

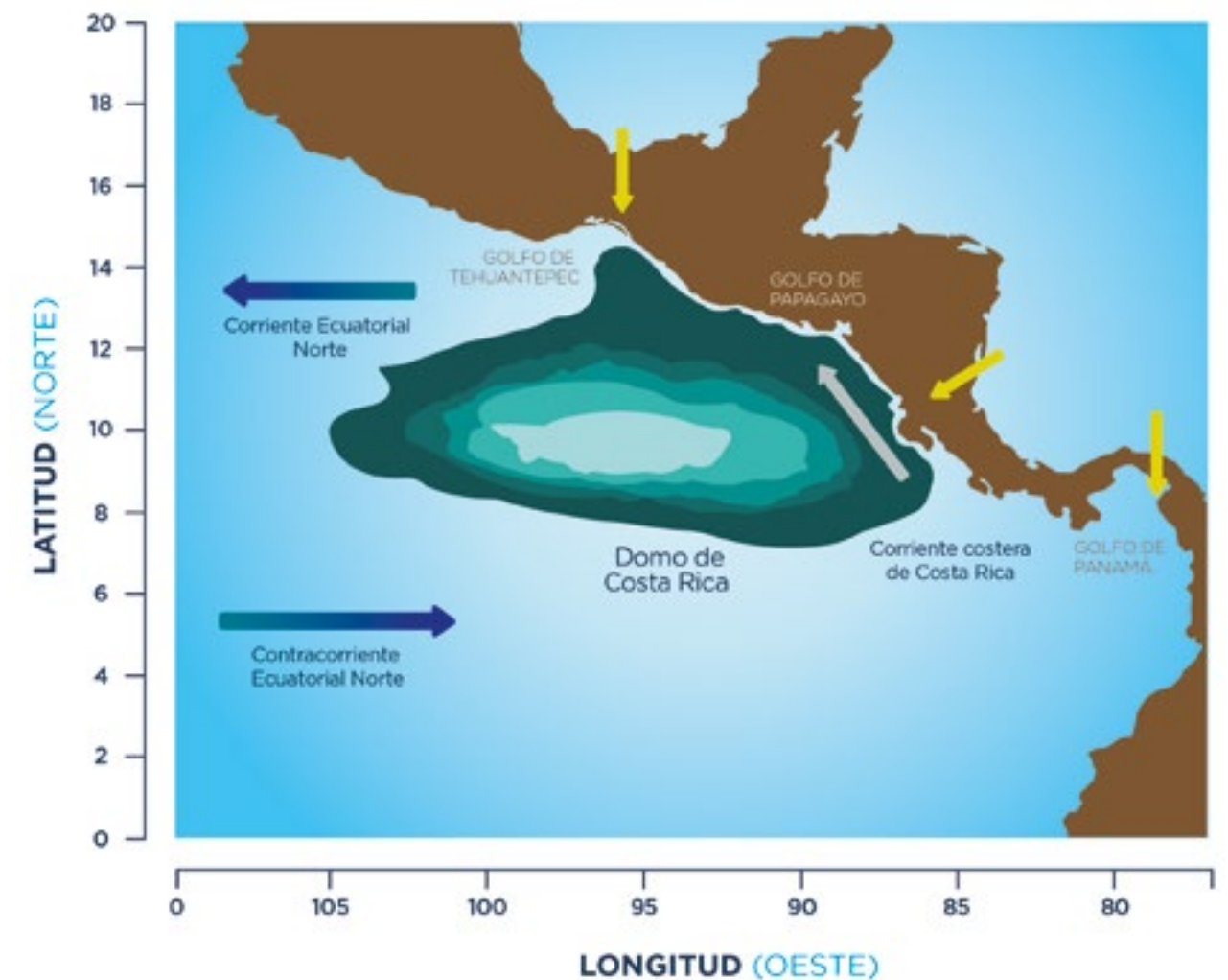


Figura 2. Principales corrientes y vientos que influyen la región del Domo y son responsables de su dinámica.

Lago de Nicaragua y surge en la costa Pacífica, a unos 70 Km al norte del Golfo de Papagayo, cerca de San Juan del Sur, Nicaragua (Fiedler, 2002a). Estos vientos se adentran entre 300 y 600 km en el Océano Pacífico, formando oleajes y remolinos a lo largo de su trayectoria (Muller-Karger y Fuentes-Yaco, 2000). El chorro genera una surgencia de agua en su flanco sur, al empujar las capas de aguas superficiales que son remplazadas por aguas más profundas. Este efecto también crea grandes ondas (Ondas Rossby), que afectan la masa oceánica hacia el oeste y desplazan las partes superiores del Domo hacia el norte (Hofmann et al., 1981; Xie et al., 2005; Romero-Centeno et al., 2007).

Los remolinos producidos por el Chorro de Papagayo entre noviembre y julio muestran gran variabilidad interanual (Palacios y Bograd, 2005). Con una esperanza de vida de hasta 180 días, alcanzan diámetros desde 100 hasta 500 km. En su trayectoria hacia el oeste, los remolinos desarrollan velocidades entre los 9 y los 21 cm/s, llegando hasta 2.000 km mar adentro (Müller-Karger y Fuentes-Yaco, 2000). Estos remolinos transportan no sólo energía, sino también larvas, peces y otros organismos desde las áreas costeras hasta el Alta Mar, generando una conexión directa entre los ecosistemas de ambas zonas geográficas (Fig. 4).

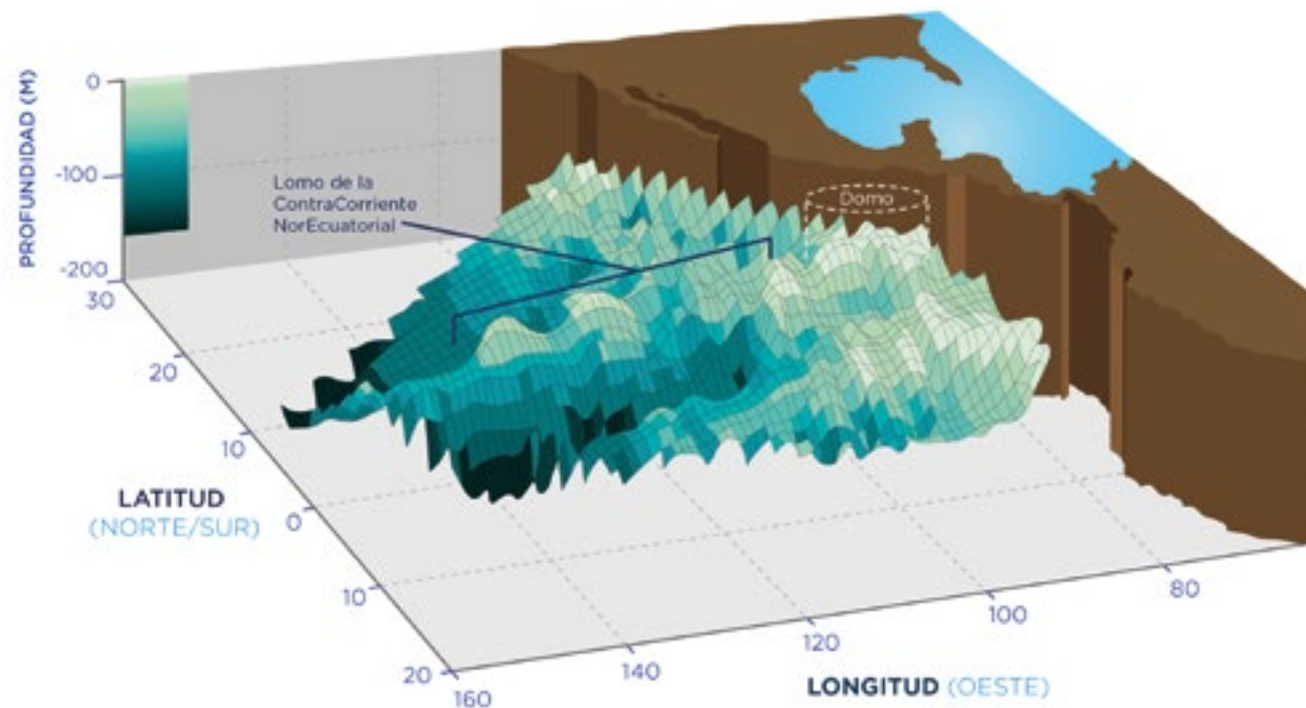


Figura 3. La contracorriente ecuatorial se va acercando a la superficie conforme se desplaza hacia el este, creando el llamado lomo de la Contra Corriente NorEcuatorial.

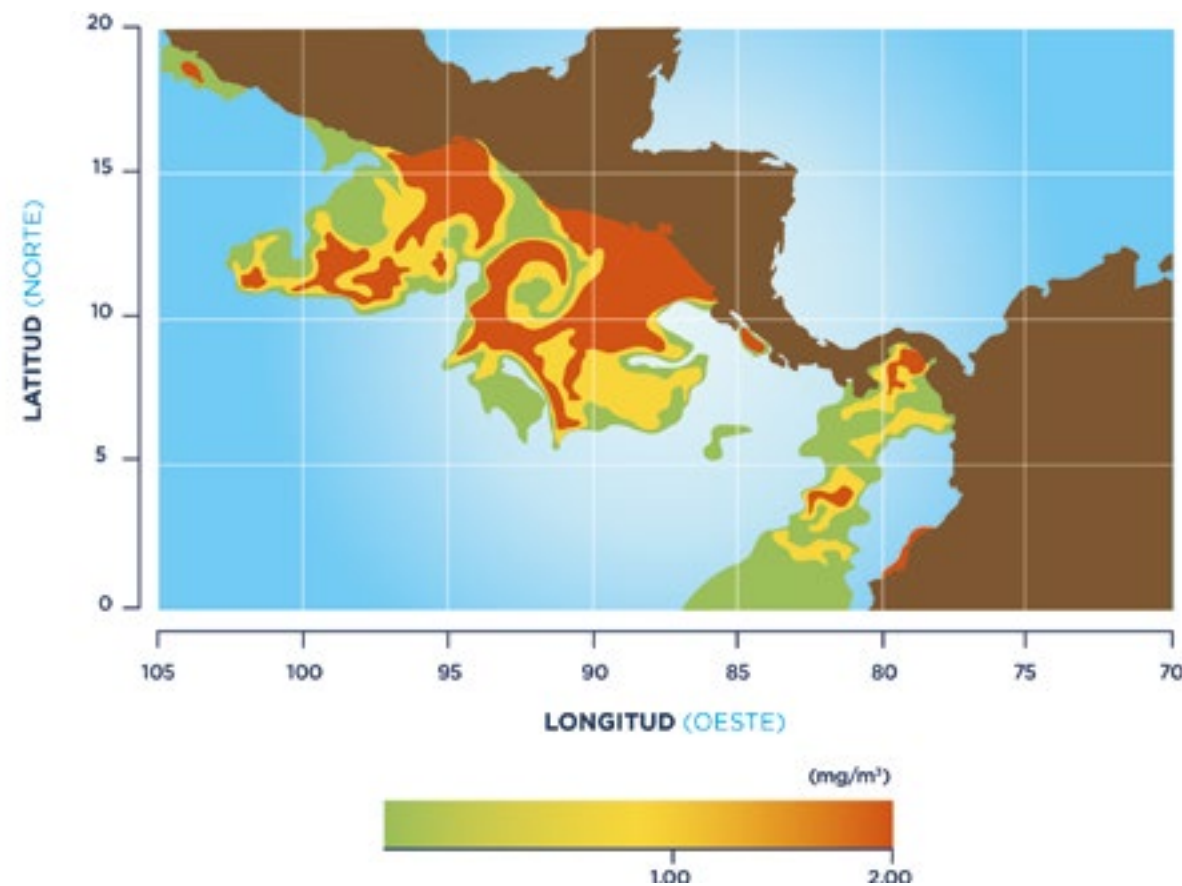


Figura 4. Remolino costero (anticiclónico) generado entre enero-febrero del 2000. Los colores indican la concentración de Clorofila a (mg/m^3) (McClain et al., 2002).

POSICIÓN Y EXTENSIÓN DEL DOMO

Entender la posición y extensión del Domo es de gran relevancia para su manejo y conservación. Sin embargo, la dependencia del Domo en fenómenos fluctuantes como corrientes y vientos hace que su ubicación y tamaño varíen constantemente. Estas fluctuaciones siguen el ciclo anual determinado por la migración de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) (Hofmann et al., 1981; Umatani y Yamagata, 1991; Fiedler, 2002a).

El ciclo inicia cuando las aguas frías afloran en la zona costera de Nicaragua (San Juan del Sur) y Costa Rica (Golfo de Papagayo) entre enero y febrero, debido al empuje de los vientos alisios. Durante mayo y junio, el Domo se separa de la costa, ubicándose en aguas profundas y migrando hacia el norte, donde se expande sobre el lomo de la Contracorriente Ecuatorial del Norte (julio-octubre). Aún cuando el Chorro de Papagayo se debilita después de mayo, los vientos ciclónicos asociados a la ZCIT, ahora más hacia el norte, continúan influenciando la región (Kessler, 2006). A finales de año (noviembre-enero), el Domo es erosionado por remolinos anticiclónicos cálidos, resultantes del desplazamiento hacia el sur de la ZCIT (Umatani y Yamagata, 1991; Fiedler, 2002).

El núcleo del Domo está localizado alrededor de los 9°N y 90°O (Cromwell, 1958; Wyrтки, 1964), en Alta Mar, más de 100 km al oeste del actual límite de la Zonas Económicas Exclusivas (ZEE) de Costa Rica y Nicaragua. Sin embargo, durante períodos de máxima extensión el Domo cubre

parte de las aguas jurisdiccionales de todos los países centroamericanos.

La amplitud del Domo está en constante expansión, contracción y desplazamiento, dependiendo de la etapa del ciclo anual y del año. Entre febrero y marzo, cuando el Domo está cerca de la costa, se han reportado extensiones entre los 200 y 300 km en diámetro. En junio, cuando el Domo se ha alejado de la costa, su extensión se ha reportado entre los 300-500 km en diámetro. Entre agosto y noviembre el mismo puede alcanzar hasta 1.000 km (Wyrтки, 1964; Quirós y Müller-Karger, 1999; Müller-Karger y Fuentes-Yaco, 2000; Fiedler, 2002a; McClain et al., 2002; Brenes et al., 2008). Debido a la influencia del lomo de la Contracorriente Ecuatorial del Norte, la mayor extensión del Domo se da sobre su eje este-oeste.

El primero en graficar la extensión del Domo fue Wyrтки (1964). Analizando los datos de expediciones oceanográficas anteriores, Wyrтки marcó los límites máximos del Domo usando la isoterma de 19°C a 40 m de profundidad, que equivale a la isoterma de 20°C a 35 m de profundidad (Fig. 5).

Más recientemente, los límites máximos del Domo fueron determinados cartografiando los valores promedios de temperatura¹ provenientes de varios sistemas de predicción (SODA 2.2.4², GODAS³, GECCO⁴ ECMWF⁵ y ECDA⁶). Estos mapas fueron generados para un período de treinta años

¹ Utilizando datos proveídos por Fiedler, P. 2014. NOAA/NMFS/SFSC. La Jolla, CA. EE.UU.

² SODA 2.2.4. - Carton y Giese, 2008.

³ GODAS -Xue et al., 2011; (<http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/GODAS/>).

⁴ GECCO - Köhl, 2013.

⁵ ECMWF - Balmaceda et al., 2013.

⁶ ECDA - Zhang et al., 2007.

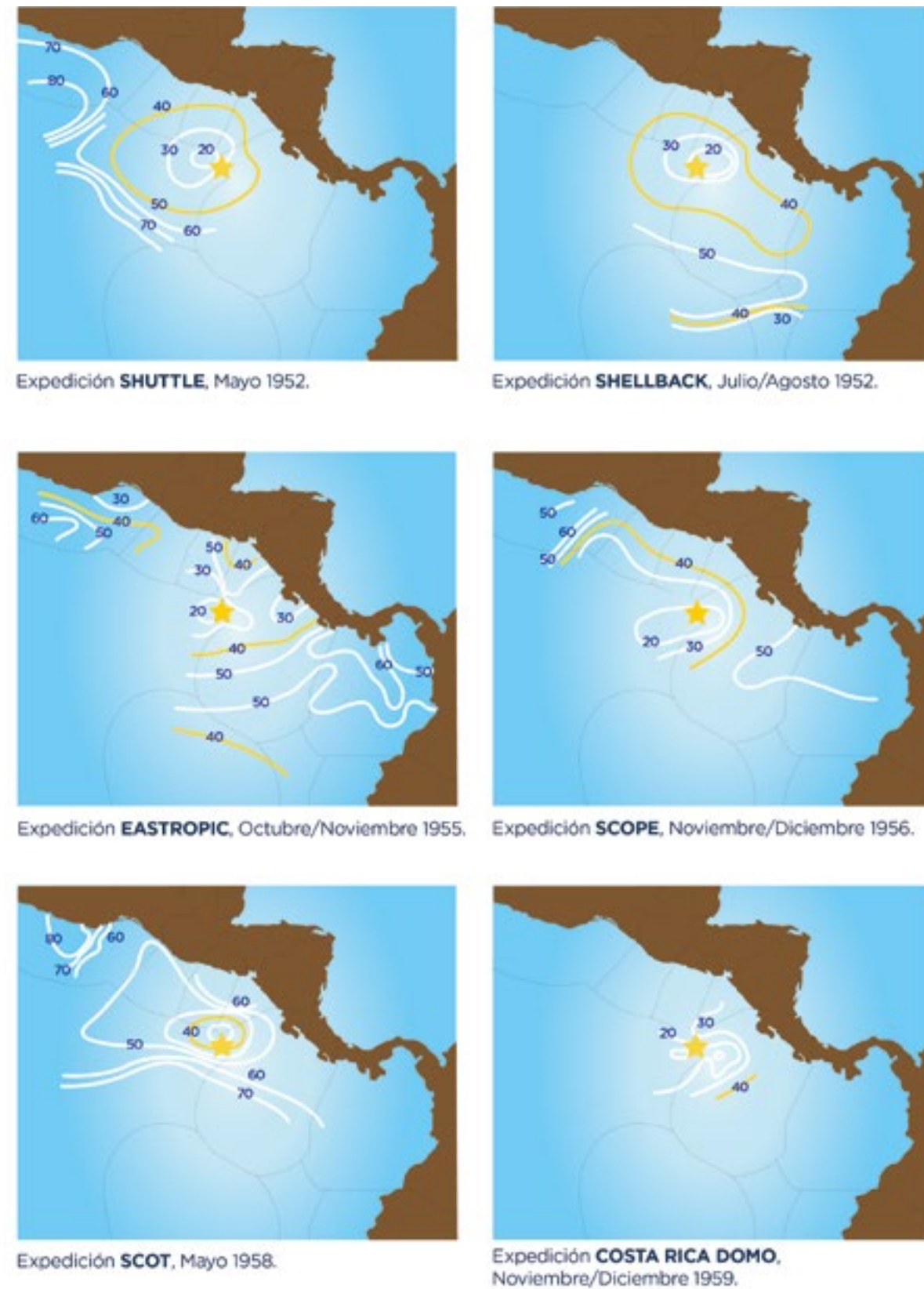


Figura 5. Posición media del núcleo del Domo (estrella amarilla) según Wyrтки (1964), en relación a la topografía (m) de la isoterma de 19 °C recogida en seis expediciones anteriores. El núcleo se localiza en todos los casos fuera de las Zonas Exclusivas de Costa Rica o Nicaragua. Posteriormente otros autores han usado la isoterma de 20 °C a 35 m de profundidad para definir el Domo. Esto equivaldría a cerca de 40 m para la isoterma de 19 °C.

(1980-2009), durante la fase de máxima extensión (octubre) y usando como límite la isoterma de 20 °C a 35 m de profundidad. De esta manera se creó un mapa (Fig. 6) mostrando las zonas de mayor persistencia del Domo. Entre julio y enero el centro del Domo se encuentra claramente ubicado en Alta Mar.

A partir de este análisis se puede observar que por más de 20 de los 30 años analizados el núcleo del Domo se ubicó en Alta Mar, fuera de las ZEE de los países centroamericanos. En al menos 6 de los 30 años analizados el Domo cubrió parte de las aguas jurisdiccionales de todos los países de la región, exceptuando Panamá.

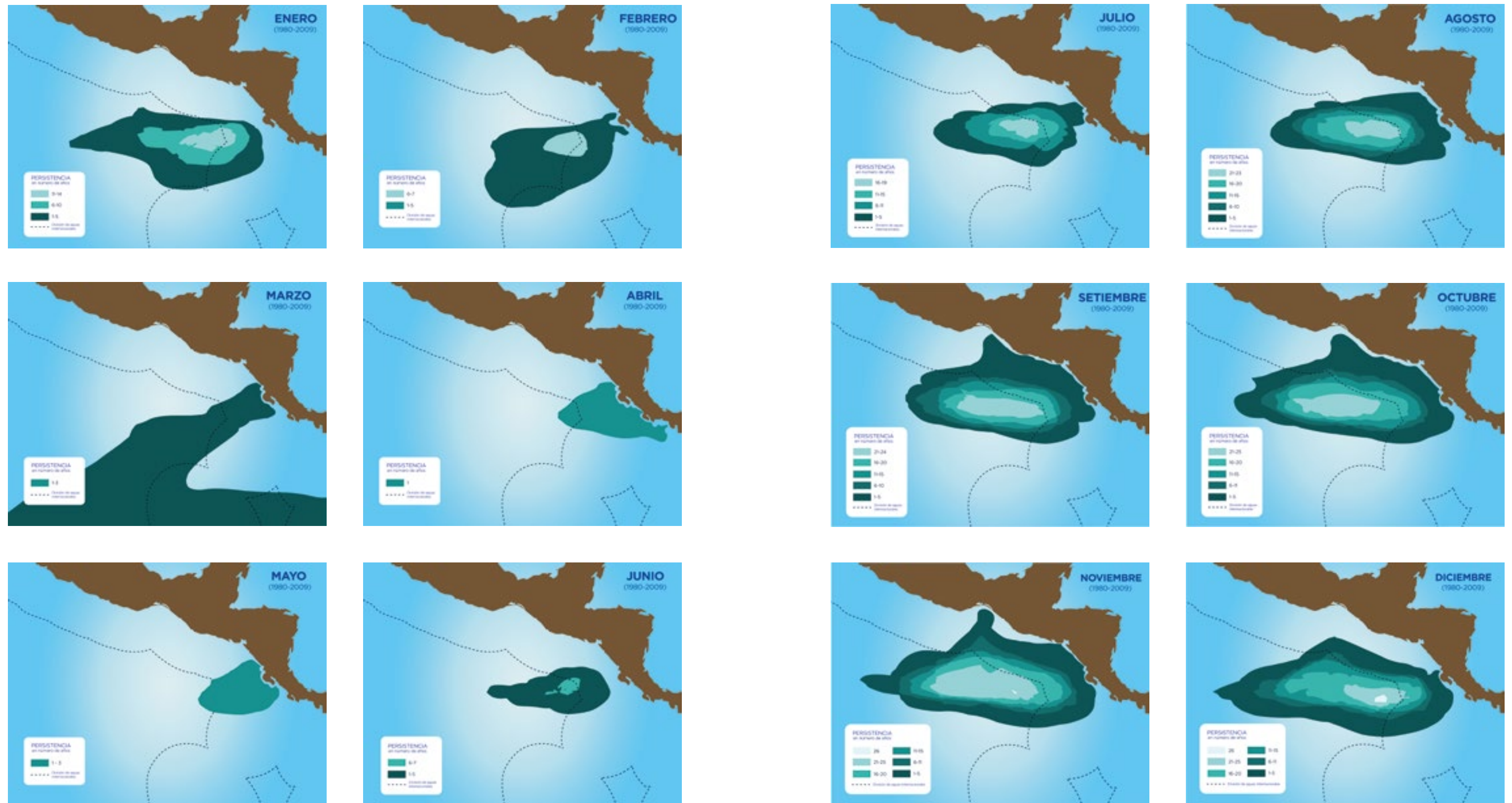


Figura 6. Comportamiento mensual de la persistencia del Domo durante el período 1980-2009. Mapa generado promediando datos de temperatura estimados por SODA, GODAS, GECCO, ECMWF y ECDA (basado en polígonos generados por Fiedler, 2014).

CAPÍTULO 2

La productividad primaria en el Domo

La productividad primaria marina, que soporta la cadena alimentaria, se incrementa en aquellas zonas donde aumenta el suministro de nutrientes a la capa de agua con luz (zona fótica). La surgencia asociada a la región del Domo genera importantes

flujos de nutrientes hacia la zona fótica, los que son rápidamente utilizados por el fitoplancton. Este uso lo evidencian los cambios en la concentración de nutrientes a lo largo de la columna de agua (Fig. 7).

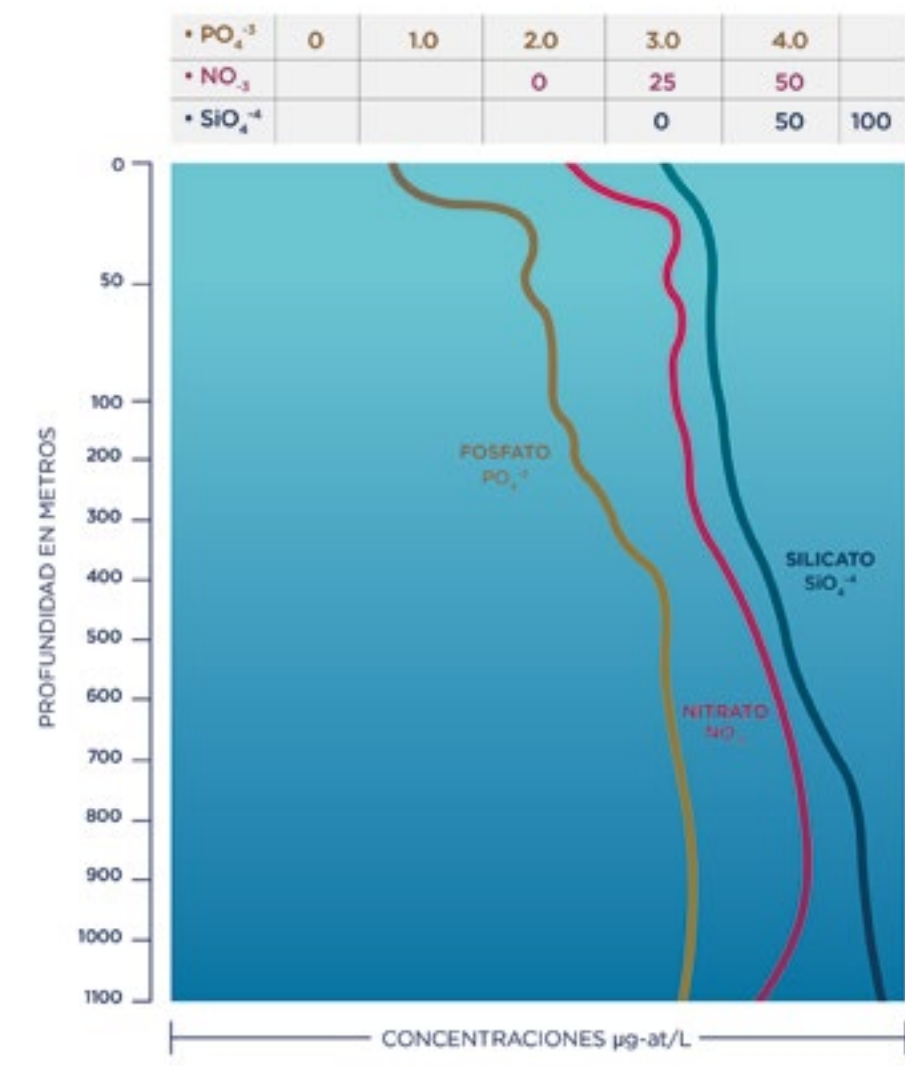


Figura 7. Concentración promedio de nutrientes en la región del Domo Térmico. Conforme las aguas se acercan a la superficie los nutrientes disminuyen, indicando su consumo por el fitoplancton.

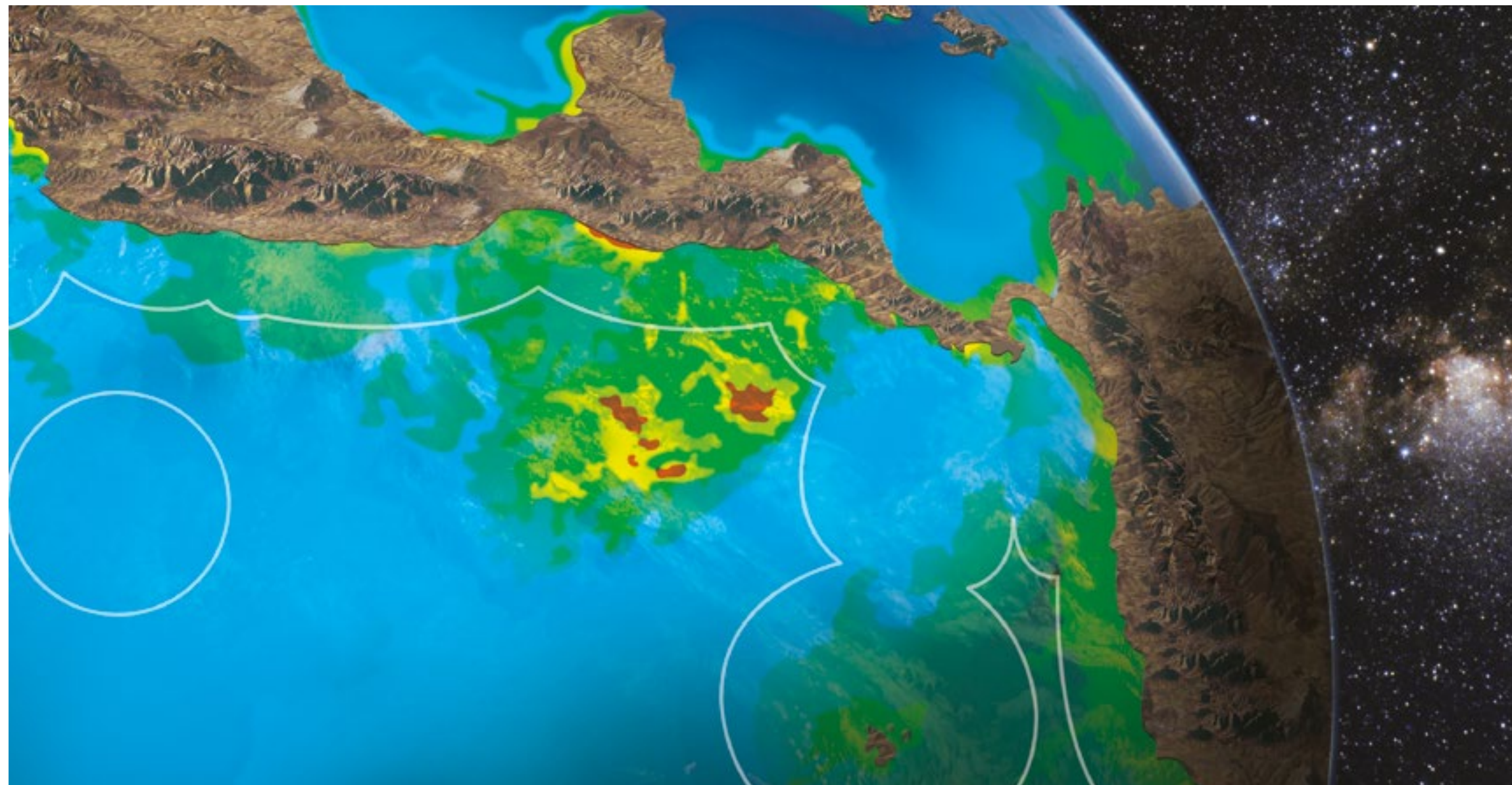


Figura. 8. Concentración de Clorofila a durante agosto de 1999. Las zonas rojas representan los valores más altos de concentración. Las líneas blancas representan el límite de la Zona Económica Exclusiva. Adaptado de: NOAA NCEP/GODAS. <http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/GODAS/>

De abril a septiembre, los primeros 75 m de la columna de agua en el Domo reciben entre 30.73-33.17 μmol de nitrato $\text{m}^2/\text{día}$ (Sasai et al., 2007). Este nitrato es rápidamente absorbido por el fitoplancton, sobre todo en las capas superficiales más iluminadas, reduciéndose su concentración. Consecuentemente, los niveles de nitrato disminuyen de 29 $\mu\text{mol/L}$ a 50 m de profundidad, a 6

$\mu\text{mol/L}$ en la superficie (Fig. 7). Un comportamiento similar muestra el fosfato inorgánico (Fig. 7), que que disminuye su concentración de 2.13 $\mu\text{mol/L}$ a 50 m de profundidad, a 0.75 $\mu\text{mol/L}$ en la superficie (Broenkow, 1965).

La cantidad de nitrato utilizado en la zona fótica del Domo es menor que la suministrada por la

surgencia, lo que resulta en un exceso de nitrato en la zona fótica (Fiedler et al., 1991). Este fenómeno hace del Domo un área típica de Altos Nutrientes-Baja Clorofila. Entre las hipótesis que explican el por qué existiendo gran cantidad de nutrientes disponibles no se dan mayores concentraciones de fitoplancton se encuentran el pastoreo del fitoplancton por zooplancton o la

baja disponibilidad de hierro (Fiedler et al., 1991; Barber y Chaves, 1991; Minas y Minas, 1992; Pennington et al., 2006).

Aunque no es claro todavía qué restringe una mayor utilización de los nutrientes disponibles, lo que sí es claro es que, si la totalidad del nitrato disponible fuera usado por el fitoplancton, la cantidad de fitoplancton que se concentraría en esta zona produciría cambios sustanciales en el balance biogeoquímico y el clima de la región (Martin, 1990).

La alta concentración de nutrientes en el Domo genera grandes masas de fitoplancton que se evidencia en extensas concentraciones de clorofila. Imágenes satelitales muestran concentraciones de clorofila que van de ligeramente altas a muy altas (0.3-1.2 mg/m^3 ; Fig. 8), especialmente entre los 15-25 m de profundidad (Fiedler et al., 1991; Lluch-Cota et al., 1997; McClain et al., 2002; Sasai et al., 2007; Ahlgren et al., 2014).

La concentración de clorofila varía estacionalmente siguiendo el ciclo anual del Domo: a los 10° de latitud es mayor entre los 89° O y los 85° O en los meses de febrero a abril, alcanzando hasta los 50 m de profundidad durante marzo. De mayo a junio la mayor concentración se ubica entre los 91° O y los 87° O, extendiéndose hasta los 93° O entre julio y septiembre.

A diferencia de las otras zonas de surgencia mesoamericanas (Tehuantepec y Panamá), que exhiben concentraciones máximas de clorofila en el invierno boreal, en el Domo estas ocurren durante el verano boreal (Fiedler, 2002a), lo que indica la fuerte influencia de la Contra Corriente Ecuatorial del Norte sobre el proceso de surgencia (Kessler, 2006; Pennington et al., 2006). El lomo de esta corriente se vuelve más somero hacia el este, encontrándose cerca de los 50 m de profundidad a 110° O y a solo 25 m de profundidad a los 90° O (Vilchis et al., 2009).



Figura 9. Concentración de clorofila en la región del Domo durante un año (oct. 2013) sin el fenómeno de El Niño (arriba) y un año (set. 2015) bajo la influencia de El Niño (abajo). <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>

La productividad primaria en la región es claramente afectada por la presencia de los fenómenos de El Niño. Este es una fuente importante de variabilidad en el PTO, con ocurrencia cada 2 a 7 años, y duración entre 6 y 18 meses. El Niño produce variaciones en viento, lluvias, profundidad de las aguas frías, circulación y productividad biológica, que a su vez afectan la alimentación, reproducción y distribución de peces, aves y mamíferos en la región del Domo (Chavez et al., 1999; Fiedler, 2002b).

Durante épocas de El Niño, grandes ondas de aguas cálidas (Ondas Kelvin) son desplazadas por los vientos desde el Pacífico Occidental hacia el este, a lo largo del ecuador, con períodos de entre 40 y 70 días (Alfaro y Lizano, 2001; Alexander et al., 2012). Estos traslados resultan en aguas superficiales más calientes de lo normal, que provocan que las aguas frías se hundan y se ubiquen más profundo (fuera de la zona fótica) en el Domo. Los cambios inician generalmente en la primavera boreal y se amplifican unos meses después (Alexander et al., 2012).

Por lo tanto, durante los años donde predomina el fenómeno de El Niño, la abundancia y diversidad de especies de fitoplancton disminuyen, ya que el

hundimiento de las aguas frías reduce el aporte de nutrientes a la superficie, con una consecuente reducción en la productividad biológica de la zona. Por el contrario, durante eventos de La Niña, en los que dominan las aguas frías, las concentraciones de clorofila son considerablemente más altas, dinamizando la productividad (Fig. 9).

El hundimiento de las aguas frías durante los eventos de El Niño no significa la desaparición del Domo. Aún durante estos eventos, los flujos de agua fría hacia la superficie continúan, solo que no llegan a acercarse tanto a la superficie. La curvatura de las isotermas se observan a más de 500 m de profundidad, revelando un proceso permanente donde aguas profundas se mueven hacia la superficie (Kahru et al., 2007; Brenes et al., 2008).

La concentración de clorofila en la región del Domo varía entonces, no solo durante el año, sino también de año a año, especialmente cuando se dan fenómenos de El Niño o La Niña. Como resultado, la variabilidad en la concentración de clorofila en el Domo es la más alta dentro del PTO y siempre asociada a cambios en el aporte de aguas ricas en nitrato a través de la surgencia y la mezcla (Sasai et al., 2012).

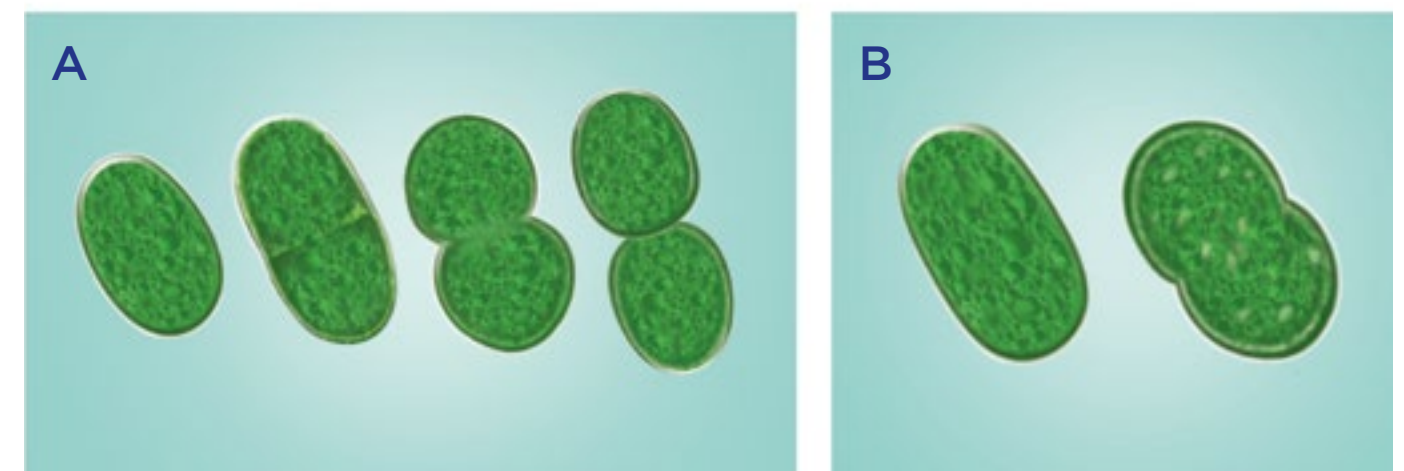


Figura 10. Las cianobacterias *Synechococcus* (A) y *Prochlorococcus* (B) son responsables de la mayor parte de la productividad primaria en el Domo.

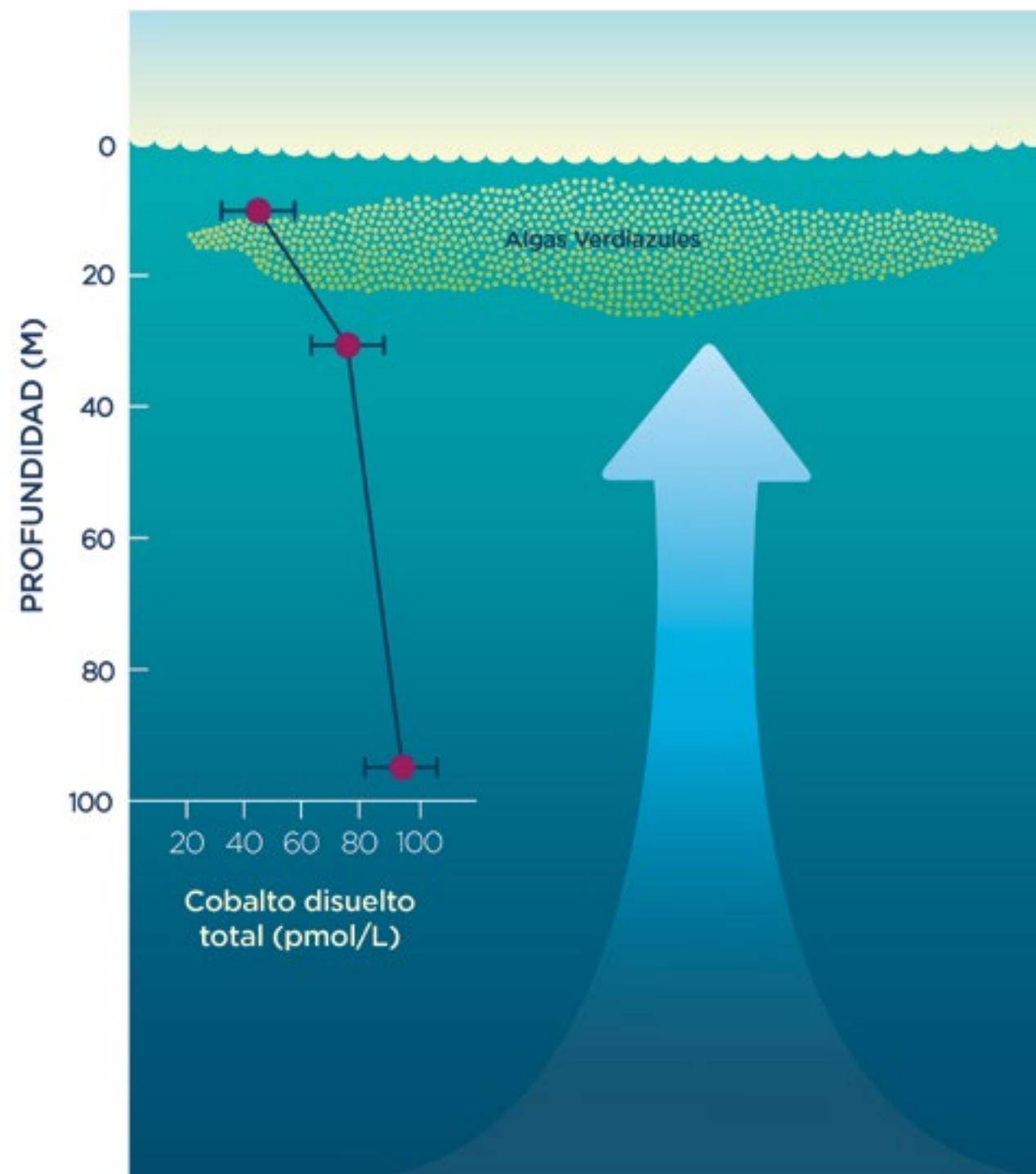


Figura 11. Concentración de cobalto en la columna de agua en la región del Domo. (Adaptado de Saito et al., 2005)

A pesar de las grandes variaciones en la productividad primaria del Domo, la resiliencia del fitoplancton a estos cambios es impresionante. Al acabarse el fenómeno de El Niño y restaurarse el flujo de aguas frías cerca de la superficie, el sistema biológico se recupera rápidamente. La temperatura del agua puede reducirse hasta en 10 °C, generando, en pocas semanas, dramáticos aumentos en la productividad primaria de la zona (Strutton y Chavez, 2000; McClain et al., 2002).

Las productividades primarias más altas en el Domo superan los 700 mg C m²/d y generalmente se concentran al oeste del Domo, sobre el lomo de la CCEN y no en el centro del Domo (Fiedler et al., 1991). Estos valores son cinco a seis veces mayores que en zonas adyacentes fuera de la surgencia (Sameoto, 1986). Aún durante periodos con bajas concentraciones de clorofila, la productividad primaria fue alta (-1 g C m²/día) (Landry et al., 2015).

A diferencia de otras zonas de surgencia, la producción primaria en el Domo está asociada mayoritariamente al picoplancton autotrófico (diminutos organismos de <2 µm), que se concentra cerca de los 20 m de profundidad (Li et al., 1983; Saito et al., 2005; Ahlgren et al., 2014, Gutiérrez-Rodríguez et al., 2014). La presencia de fitoplancton eucariótico, más grande, pareciera estar limitada por las bajas concentraciones de hierro y zinc (Franck et al., 2003; Landry, et al. 2015).

Entre el picoplancton del Domo destacan las cianobacterias *Synechococcus* y *Prochlorococcus* (Fig. 10), que presentan las densidades más altas reportadas en los océanos del mundo: 3.7 x 10⁶ y 7 x 10⁵ células/ml respectivamente. *Synechococcus* y *Prochlorococcus* son altamente dependientes del cobalto, por lo que su dominancia parece estar relacionada con la alta concentración de cobalto (hasta 3 veces más alta que en aguas circundantes), generada por procesos de re-sedimentación y mineralización en el fondo oceánico (Saito et al., 2005; Ahlgren et al., 2014).

El uso de este elemento por estas bacterias en las capas superficiales de la columna de agua es evidente. Mientras que a los 80 metros de profundidad el cobalto alcanza valores de 100 pmol/l, en las aguas superficiales su concentración disuelta es cercana a los 40 pmol/l (Fig. 11).

Las poblaciones de *Synechococcus* muestran fuertes estratificaciones a lo largo de la columna de agua. Al menos cuatro poblaciones genéticamente diferentes (ecotipos) de *Synechococcus* y tres de *Prochlorococcus* han sido reportadas en el Domo (Saito et al., 2005). Estos ecotipos están claramente asociados a la diferenciación de hábitats (diversificación de nichos), que producen los gradientes en densidad, nutrientes, oxígeno y metales traza, así como a la presencia de oxígeno solo cerca de la superficie (Gutiérrez-Rodríguez et al., 2014).

CAPÍTULO 3

La columna de agua en el Domo: parámetros físico-químicos

En todos los océanos del mundo se observa una fuerte estratificación en los principales parámetros físico-químicos de la columna de agua, la cual tiene un fuerte impacto en la distribución de la fauna marina. En el Domo, las concentraciones de fosfatos, nitratos y salinidad son más altos, y las temperaturas y el oxígeno son más bajas, mucho más cerca de la superficie que en el resto del PTO.

En la columna de agua, la salinidad aumenta desde la superficie (~33.5 ppm), hasta alcanzar un máximo (~34.9 ppm) cerca de los 100 m de profundidad (Wyrski, 1964). La temperatura cerca de la superficie muestra parches de agua con menos de 25 °C, junto a parches de 27 °C, indicando la desagregación de la surgencia cerca de la superficie. Los procesos advectivos en el Domo varían en intensidad de un sitio al otro, lo que sugiere que por encima de la termoclina las masas de agua se desagregan y se alejan del centro del Domo, generando gran variabilidad en los parámetros físico-químicos (y eventualmente biológicos) en las capas superficiales del Domo (Williams, 2013).

La temperatura disminuye rápidamente a 15 °C en profundidades entre 20 y 50 m (indicando la ubicación donde la temperatura del agua cambia rápidamente con la profundidad, es decir, la termoclina) y continúa su rápida reducción hasta alcanzar cerca de 5 °C a los 900 m de profundidad (Wyrski, 1964, Fig. 12).

La principal fuente de oxígeno en el océano es la atmósfera, de ahí que las capas de agua superficiales tengan concentraciones más altas de oxígeno y que estas se reduzcan con la profundidad. Este típico patrón se ve afectado en la región del Domo, por ubicarse este dentro de la Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO) más extensa del mundo: el PTO. Las ZMO son regiones oceánicas con muy bajos niveles de oxígeno disuelto en sus aguas y cubren cerca del 8% de los océanos (Fiedler y Talley, 2006). La alta producción de materia orgánica en estas regiones mantiene diversas poblaciones de organismos que se alimentan y respiran, consumiendo rápidamente el oxígeno. Una fuerte estratificación del agua (debido a altas temperaturas en la zona) hace que el oxígeno se renueve muy lentamente, por lo que su concentración disminuye (Fiedler y Talley, 2006).

En las ZMO se reportan bajos niveles de oxígeno disuelto (<1.0 ml O₂/L) a menos de 100 m de profundidad. Por debajo de los 100 m de profundidad los niveles de oxígeno son prácticamente anóxicos, con concentraciones de oxígeno menores a 0.20 ml/L (Ulloa et al., 2012; Maas et al., 2014). Esta banda anóxica dentro de la columna de agua, es conocida como la Zona Marina Anóxica (ZMA, sensu Ulloa et al., 2012). 2012). Más recientemente (Lizano, 2016) se han reportado perfiles similares de estos parámetros físico químicos mostrando pequeñas variaciones mensuales a través del año.

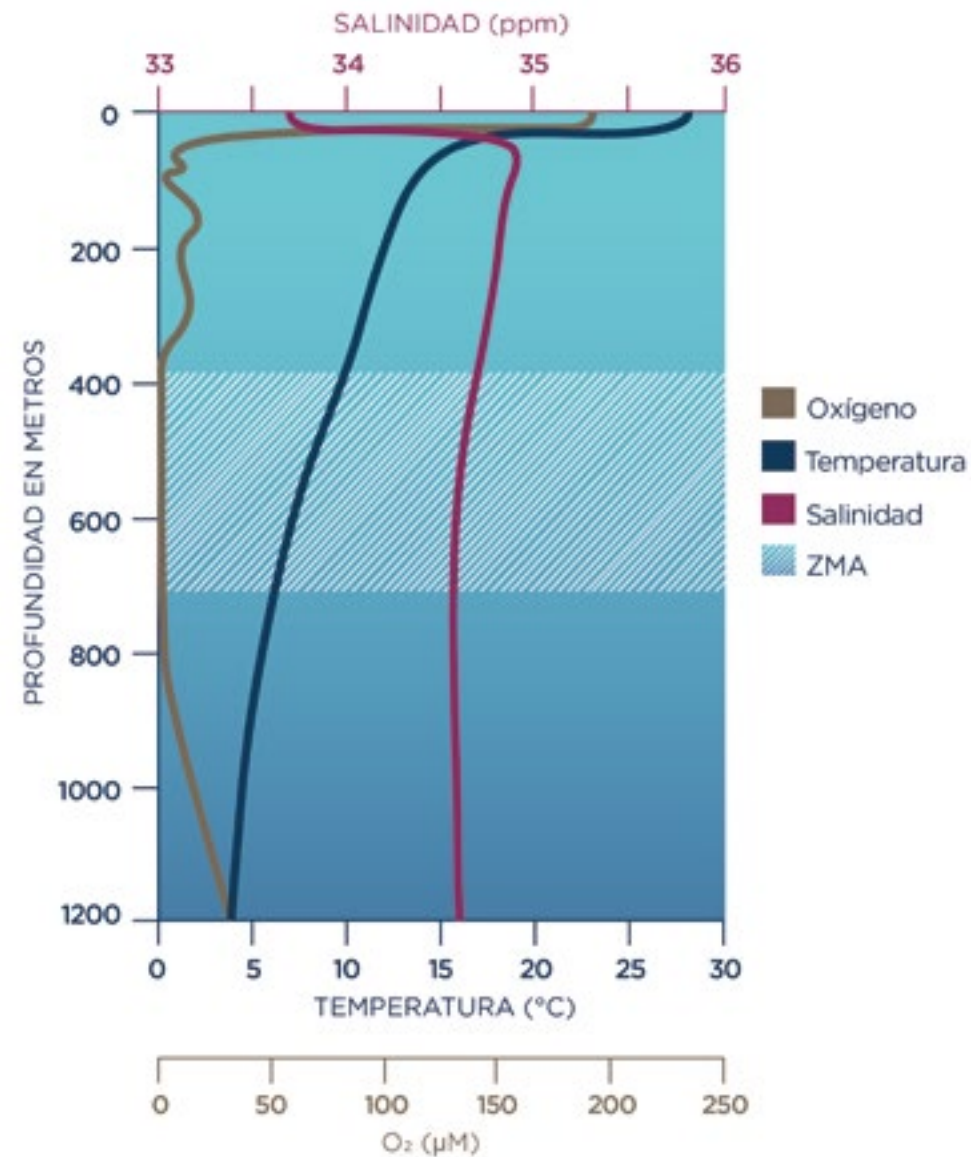


Figura 12. Comportamiento de algunos parámetros físico-químicos en la columna de agua en el Domo de Costa Rica (Basado en Williams et al., 2013).

El creciente aumento en la temperatura de las aguas oceánicas está generando la expansión de las ZMO en los océanos del mundo y un creciente interés por entender la relación entre las ZMO y el calentamiento global (Paulmier y Ruiz-Pino, 2009; Ulloa et al., 2012).

En el Domo los niveles de oxígeno disuelto muestran patrones diferentes al resto del PTO. En su superficie, se reportan niveles de subsaturación

(< 5 ml O₂/L), que dan lugar a bajos valores (<1.0 ml O₂/L) a sólo 40 m de profundidad (Fig. 14).

Una mayor cantidad de organismos se alimentan y respiran aquí, reduciendo aún más los niveles de oxígeno en la superficie. Ya entre los 50 y 300 m se observan concentraciones menores a los 0.5 ml O₂/L, aunque con grandes fluctuaciones relacionadas con la variación en la cantidad de materia orgánica y la actividad de los organismos

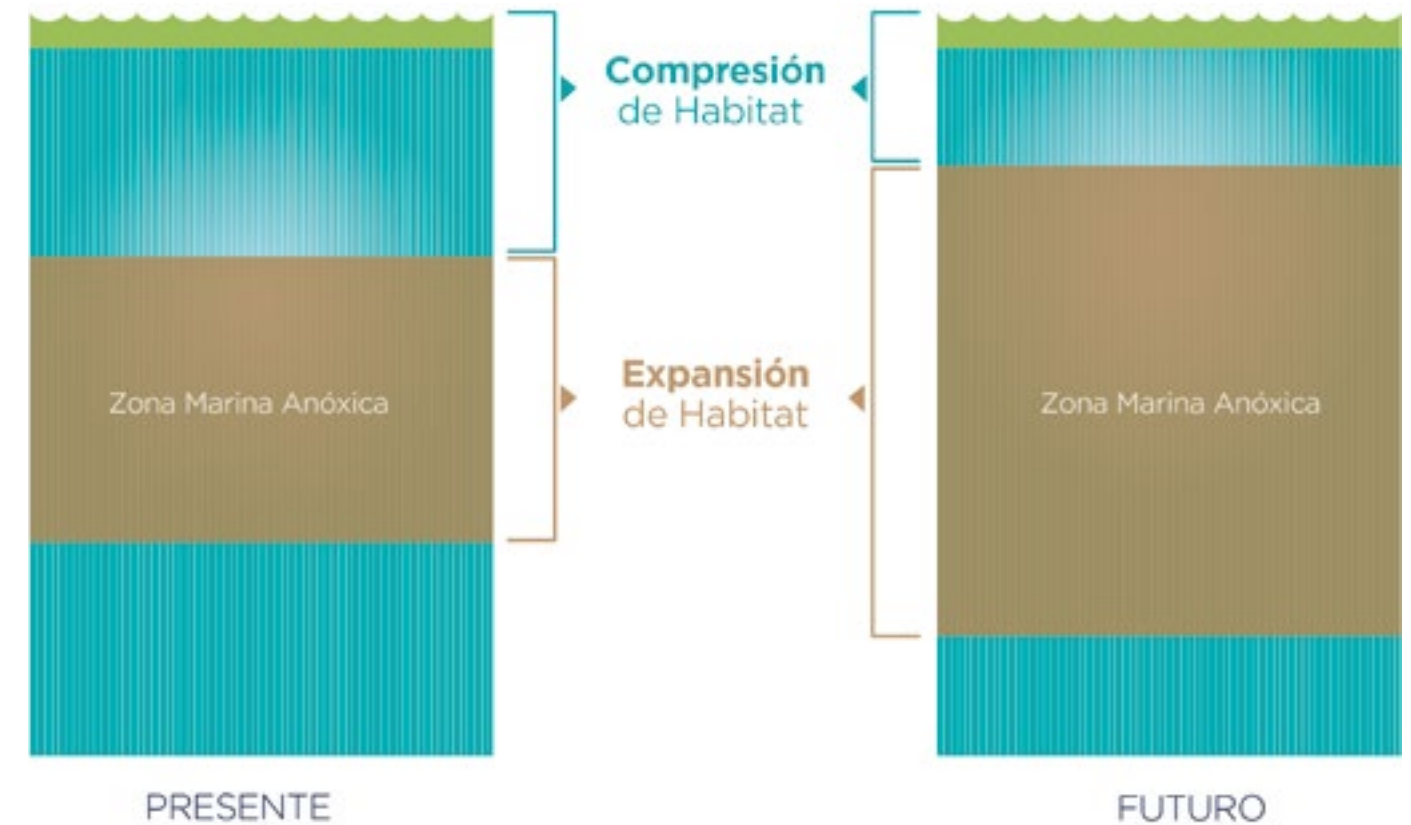


Figura 13. La reducción en la concentración de oxígeno en la ZMA reduce el hábitat disponible para peces y otros organismos. Con el calentamiento de los océanos, la ZMA está aumentando.

respirando al descomponerla (Wyrski, 1964). Sin embargo, valores menores de 0,2 ml/L (típicos de una ZMA) solo se encuentran en aguas más profundas (entre los 300 y 550 m; Wishner et al., 2013).

Después de los 650 m de profundidad la concentración de oxígeno vuelve a aumentar por la influencia de aguas oxigenadas provenientes de altas latitudes, alcanzándose de nuevo valores cercanos a 1.0 ml/L cerca de los 1,000 m de profundidad (Wyrski, 1964; Kong et al., 2013; Williams et al., 2013; Maas et al., 2014).

Tal distribución del oxígeno tiene fuertes repercusiones en la fauna marina y en las pesquerías de la región del Domo. La restricción de aguas oxigenadas a solo cerca de la superficie

comprime el hábitat para una gran cantidad de especies pelágicas que las requieren para respirar. Por ejemplo, muchas especies de picudos y atunes ven limitada su distribución en los primeros 40 m de profundidad del centro del Domo. Los tiburones sedosos pasan el 99% de su tiempo en los primeros 50 m de la columna de agua (Kohin et al., 2006). Paradójicamente, la ZMA, a pesar de carecer prácticamente de oxígeno, sirve como hábitat permanente o transitorio a especies tolerantes a la hipoxia, tales como calamares y peces mictófid, creando una zona ecológica especial (Maas et al., 2014). Además, la existencia de la ZMA es de gran trascendencia en el balance gaseoso de la atmósfera mundial. En estas zonas se intensifican los procesos de denitrificación y de oxidación anaerobia del amonio (anammox). En la denitrificación los microbios convierten los nitratos de la materia

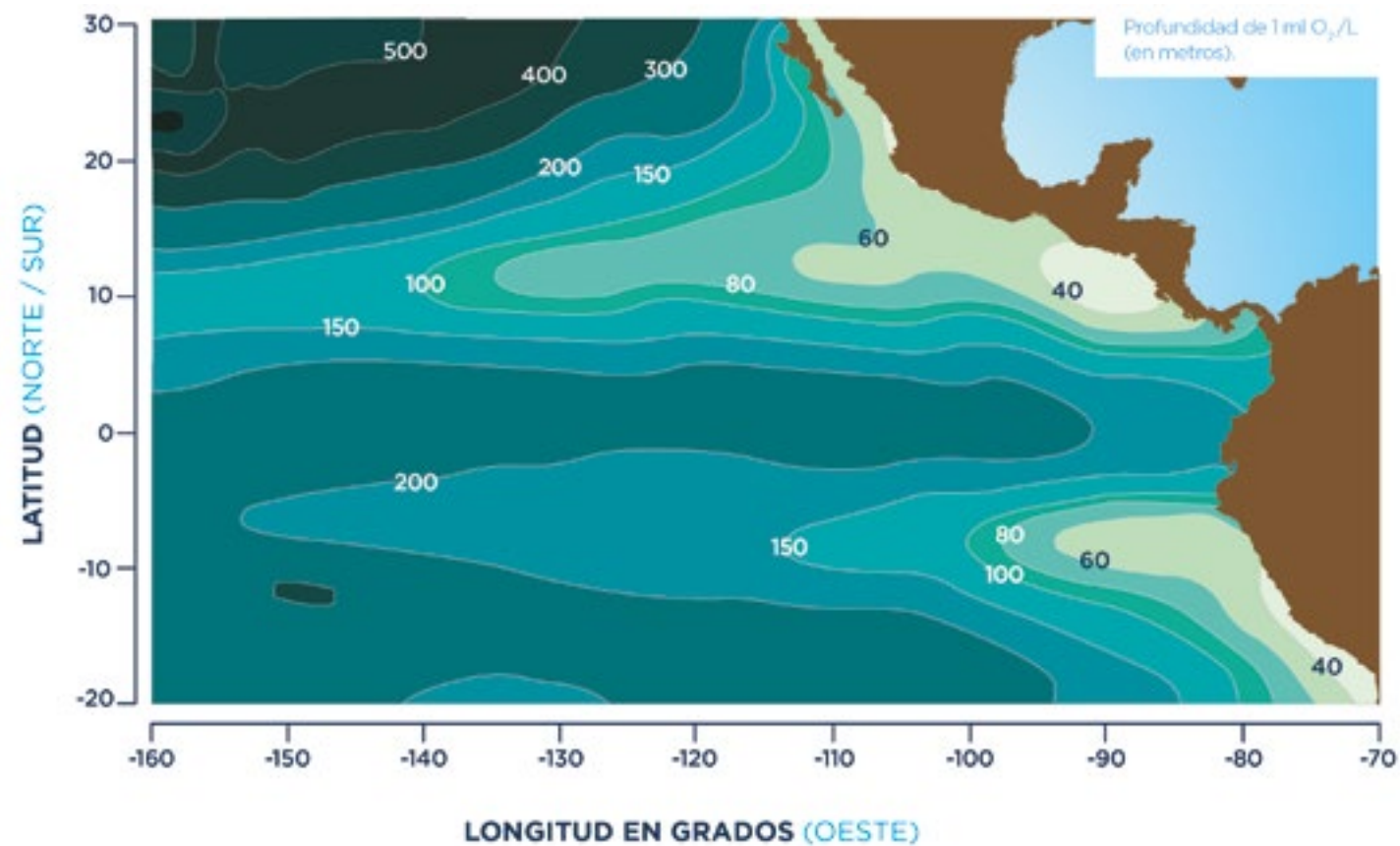


Figura 14. La Zona de Mínimo Oxígeno (<1.0 ml O₂/L) en el PTO. Los valores numéricos muestran la profundidad en metros donde se encuentra esa concentración de O₂ (Adaptado de Fiedley y Talley, 2006).

orgánica en nitritos y posteriormente en nitrógeno gaseoso. Asimismo, las excreciones de amonio del zooplacton son suficientemente importantes como para promover la generación de nitrógeno gaseoso a través del proceso anammox (Bianchi et al., 2013). En este proceso, el amonio y el nitrito son convertidos por bacterias en nitrógeno gaseoso, aún en ausencia de oxígeno.

La diversidad de bacterias responsables de los procesos anammox es baja en el Domo y su actividad parece estar regulada por las concentraciones de nitrito y oxígeno en el agua (Kong et al., 2013). Este proceso parece concentrarse en la capa superior de la ZMA, donde el nitrito muestra concentraciones relativamente altas (de 0.98-1.50 µM entre los 350 y 450 m de profundidad) y el oxígeno es casi inexistente; Fig. 15).

La importancia de la denitrificación y el proceso anammox radica en que ambos generan más nitrógeno gaseoso cuando las concentraciones de oxígeno son más bajas. Los nitratos y nitritos (que son nutrientes de gran importancia para el fitoplancton) se “pierden” del sistema en forma de nitrógeno gaseoso hacia la atmósfera, afectando el balance gaseoso global. Se estima que estas zonas de bajo oxígeno aportan hasta un 50% del nitrógeno gaseoso que pasan de los océanos a la atmósfera (Cass, 2011; Williams, 2013).

La expansión de las ZMO, resultado del cambio climático, podría significar un aumento en la producción de nitrógeno gaseoso (Escribano et al., 2007; Williams, 2013), el cual no solo intensifica el efecto invernadero, sino que destruye la capa de ozono. El hábitat de muchas especies se vería

alterado al ser estas zonas una barrera para la distribución y migración de especies, así como también se podrían esperar fuertes cambios en la distribución de las especies y sus relaciones en la

cadena (Stramma et al., 2010; Codispoti, 2010; Stramma et al., 2012; Ulloa et al., 2012, Bianchi et al., 2013).

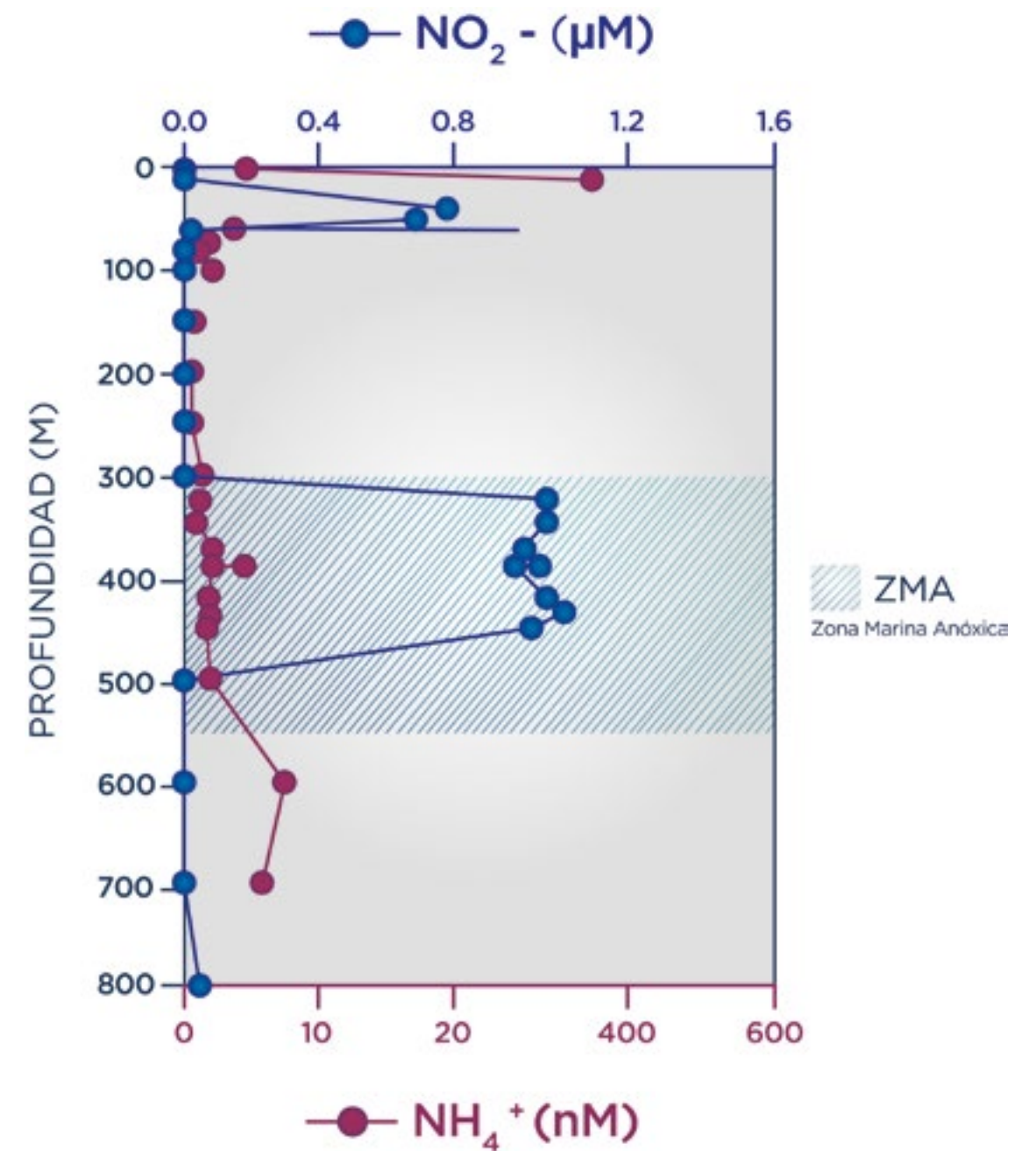


Figura 15. Distribución del nitrito (NO₂⁻) y del amonio (NH₄⁺) en la columna de agua del Domo (Basado en Kong et al., 2013).

CAPÍTULO 4

La estratificación de la columna de agua y su impacto en la distribución vertical de fauna

El Domo contiene una compleja y abundante diversidad biológica, abarcando desde algas microscópicas hasta grandes especies marinas, como el calamar gigante (*Dosidicus gigas*) y la ballena azul (*Balaenoptera musculus*). Tanto en las capas superficiales del Domo, como a lo largo de su columna de agua, la biomasa es mucho más abundante que en áreas adyacentes (Fig. 16). La alta productividad y la existencia de una ZMA más profunda y angosta mantienen esa mayor biomasa.

La distribución vertical de todos estos grupos faunísticos (desde micro-necton a peces), está afectada por la fuerte estratificación de agua y la existencia de la ZMA en la región del Domo (Sameoto, 1986; Cass, 2011, Teuber et al, 2013; Wishner et al., 2013). Cada estrato de la columna de agua tiene una temperatura y concentración de oxígeno diferentes, que resulta en una comunidad diferente de organismos, generando gran diversidad de hábitats y especies (Longhurst, 1985).

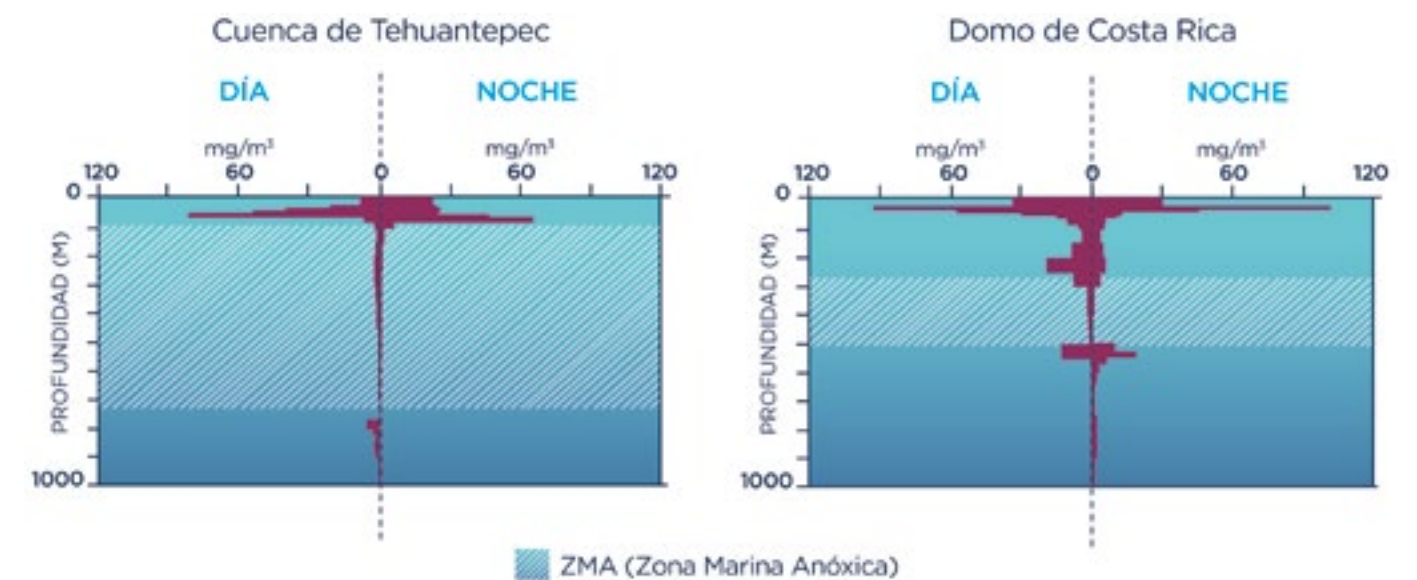


Figura 16. Distribución de la biomasa de zooplancton (mg/m^3) en la columna de agua, en el Domo (derecha) y en un área adyacente (Cuenca de Tehuantepec, izquierda), durante el día y la noche (Adaptado de Wishner et al., 2013).

La tolerancia al bajo oxígeno es un factor determinante en la distribución de las especies y varía según el organismo. Por ejemplo, las larvas de peces son generalmente menos tolerantes que sus adultos y por lo tanto, se concentran más cerca de la superficie, en comparación con los adultos que se ubican más ampliamente en la columna de agua (Childress y Siebel, 1998; Wishner et al., 2013).

Los protistas, algas unicelulares de alta importancia en las cadenas alimentarias marinas, están representados en capas superiores por los dinoflagelados fotosintéticos, mientras que en aguas más profundas y anóxicas se encuentran los ciliados y dinoflagelados parasíticos (Jing et al., 2015).

El zooplancton (especialmente copépodos herbívoros y larvas de peces) alcanza su máxima abundancia ($>90 \text{ mg/m}^3$) entre los 25-35 m (Fig. 16), justo por encima de la termoclina (Gilly et al., 2013). Especies de copépodos herbívoros como *Subeucalanus subtenius* y *S. pileatus* son más abundantes en estas capas someras iluminadas, donde los niveles de fitoplancton y oxígeno son altos.



S. subtenius

Ilustración: Elizabeth Argüello

La existencia de la ZMA en la columna de agua es, sin duda, uno de los rasgos más determinante en la distribución de los organismos. Los bajos niveles de oxígeno en la ZMA (con su núcleo anóxico cerca de los 550 m) limitan la presencia y distribución de la mayoría de los organismos metazoarios en la columna de agua, o les exige desarrollar adaptaciones para lidiar con el bajo oxígeno (Kohin et al., 2006; Prince y Goodyear 2004; Prince et al., 2006; Gilly et al., 2013; Stramma et al., 2012).

No todas las especies pueden enfrentar las condiciones anóxicas en la ZMA. Anfípodos, quetognatos, copépodos y otros grupos de zooplancton disminuyen su abundancia en la ZMA (Wishner et al., 2008; Wishner et al., 2013). Sólo dos especies de eufásidos se encuentran en aguas con menos de $0.1 \text{ ml O}_2/\text{L}$ (Sameoto et al., 1987).

Aunque pueden hacer inmersiones cortas por debajo de los 200 m, la mayor parte de los grandes predadores pelágicos, como el atún bonito o el atún aleta amarilla, se mantiene por encima de los 40 m de profundidad, en zonas con más de $2 \text{ ml O}_2/\text{L}$ (Schaefer et al., 2009). El mismo



Euphausiids



Pez linterna (*Myctophum orientale*)

Ilustración: Elizabeth Argüello

comportamiento es evidente con picudos como el pez vela (*Istiophorus platypterus*), que se restringe mayormente a las aguas cálidas y oxigenadas cerca de la superficie, pero puede hacer inmersiones cortas hasta los 800 m de profundidad. Algunas de estas especies tienen adaptaciones que les permiten estas breves inmersiones (Brill et al., 2005). Por ejemplo, el atún patudo (*Thunnus obesus*) posee una hemoglobina con gran afinidad al oxígeno, que le permite realizar ajustes cardio-respiratorios en medios hipóxicos (Lowe et al., 2000; Graham y Dickson, 2004; Seibel, 2011). El tiburón zorro ojón (*Alopias superciliosus*) se mantiene el 70% del tiempo, y particularmente en las noches, en las capas superficiales por encima de los 30 m, aunque puede hacer inmersiones a capas profundas (300 m) durante el día (Weng y Block, 2004; Kohin et al., 2006). El atún patudo pasa las noches en aguas someras por encima de los 20°C , pero realiza inmersiones durante el día por hasta 8 horas en aguas de menos de 10°C (Brill et al., 2005).

Sin embargo, muchas otras especies sí pueden tolerar concentraciones de oxígeno de 0.5 ml/L o menos por periodos prolongados. Esta capacidad les permite bajar a más de 300 m de profundidad y ubicarse encima o dentro de la ZMA durante el día, alejándose de la zona fótica donde la

depredación por peces espada, atunes, calamares, aves y tiburones es más intensa (Longhurst, 1967; Fernández-Alamo y Färber-Lorda, 2006).

La gran cantidad de organismos que se concentran durante el día en la ZMA crea un segundo pico de abundancia (aunque en general es hasta 10 veces menor que el de la superficie) (Fig. 16; Longhurst, 1985; Suárez y Gasca, 1989; Vinogradov et al., 1991; Cass, 2011; Gilly et al., 2013; Wishner et al., 2013; Stukel et al., 2013; Irigoien et al., 2014). Esta zona atrae crustáceos pequeños (copépodos calanoides omnívoros y copépodos carnívoros), igual que los conocidos “gusanos flecha” (quetognatos) y ostrácodos, salpas, mísidos, poliquetos, peces linternas (*Myctophum orientale*) y peces demonio (*Bathophilus spp.*). Durante la noche, estos organismos migran de la ZMA hacia la superficie a alimentarse (Longhurst, 1985; Fernández-Alamo y Färber-Lorda, 2006; Wishner et al., 2008; Cass, 2011).

Los mecanismos que permiten a estos organismos permanecer en esta zona involucran algún tipo de metabolismo anaeróbico o supresión metabólica (Seibel, 2011). Las adaptaciones varían de especie a especie, y aún pueden variar dentro de una misma especie, dependiendo de la edad o sexo



Calamar gigante (*Dosidicus gigas*)

Andy Murch

del organismo. Eufásidos adultos tienden a tolerar menores niveles de oxígeno, lo que les permite bajar durante las horas del día hasta 300 o 350 m de profundidad, mientras que sus juveniles se deben mantener entre los 80 y 170 m. Estas especies de crustáceos logran reducir su metabolismo y soportar las bajas temperaturas y concentraciones de oxígeno de las capas más profundas.

El calamar gigante (*Dosidicus gigas*) es capaz de refugiarse en las zonas de poco oxígeno (menores a 250 m de profundidad), pues a pesar de que exhibe una de las tasas metabólicas más altas en el mundo animal, es capaz de reducirla en más de un 75% en condiciones de hipoxia (Gilly et al., 2006; Trübenbach et al., 2013a; Trübenbach et al., 2013b; Alegre et al., 2014). Además, posee proteínas respiratorias de alta afinidad, sensitivas al pH y la temperatura, que le permite mayor eficiencia en la absorción de oxígeno en aguas frías y profundas.

Especies de copépodos filtradores, como *Rhincalanus rostrifrons* o *Eucalanus inermis*, asociadas a zonas de surgencia, tienen su abundancia máxima entre los 250-350 m (Fig 17), donde la materia orgánica se concentra y se inicia la ZMA (Arcos y Fleming, 1986; Chen 1986; Sameoto 1986; Hidalgo et al., 2005; Cass, 2011).

Las hembras de *R. rostrifrons* logran alcanzar un estado de dormancia metabólica que les permite permanecer más tiempo en aguas con bajo oxígeno (Shimode et al., 2014)

Adultos de *Eucalanus inermis* (la especie de copépodos más abundante en la zona), pueden inclusive atravesar el núcleo anóxico de la ZMA, encontrándose los machos hasta los 600 m y las hembras entre los 500- 800 m (Chen, 1986).

Asimismo, el camarón mísido rojo (*Gnathophausia ingens*) es capaz de vivir en estas aguas debido a un pigmento (hemocianina) que le permite

capturar oxígeno del agua aún a niveles muy bajos (Sanders y Childres, 1990). Varias especies de pterópodos (moluscos pequeños) logran reducir en un aproximadamente 35-50% su tasa respiratoria cuando migran hacia la ZMA. Las bajas temperaturas y el bajo nivel de oxígeno reducen su tasa metabólica en aproximadamente 80-90% (Mass et al., 2012).

Durante la noche, tanto adultos como juveniles suben a las capas superficiales (20 a 30 m de profundidad), por encima de la termoclina, y este segundo pico de abundancia desaparece

temporalmente (Vinogradov et al., 1991). Una masiva migración de zooplankton, micronekton y peces mesopelágicos se desplaza hacia las capas más superficiales, donde el oxígeno puede alcanzar hasta 5.0 ml O₂/L y la concentración de zooplankton es más abundante. La cantidad de peces mictófidos que se desplazan hacia la superficie es parte de la mayor migración animal del planeta (Robinson et al., 2010).

Una vez en las capas superficiales, estos moluscos y crustáceos se alimentan, excretan nutrientes y son consumidos por otros organismos más grandes,

como calamares, atunes, picudos, tiburones y ballenas. Por lo tanto, forman una importante red alimentaria, que enlaza las capas superficiales con los aguas profundas del Domo, los bajos y altos niveles tróficos y una gran diversidad de especies que conviven en este hábitat y dependen finalmente de los nutrientes ahí encontrados (Catul et al., 2009).

Por debajo de la ZMA un tercer pico de biomasa, más pequeño, se puede observar cerca de los 550-600 m de profundidad (Fig. 16; Wishner et al., 2013). Aquí, el desarrollo de otras comunidades se beneficia del material orgánico que llega a estas profundidades. Esta zona está dominada por otro grupo de decápodos, anfípodos, peces estomiiiformes y mictófidos, salpas, poliquetos y ostrácodos (Maas et al., 2014).

A profundidades mayores de los 700-800 m, el nivel de oxígeno empieza a aumentar y otra comunidad de organismos (eufásidos, quetognatos, doliolidos, decápodos, camarones carideanos, lofogastridos salpas) típicos de ambientes batipelágicos, empiezan a dominar (Maas et al., 2014).

La gran concentración de organismos en las capas superficiales y medias genera una “lluvia” de materia orgánica que alcanzan estas profundidades. Partículas o “pellets” (como fitoplancton muerto o excrementos de peces) se hunden y proveen de carbono orgánico a las capas mesopelágica (entre 200 y 1.000 m) o batipelágicas (entre 1.000 y 4.000 m) (Agusti et al., 2015). El aporte de este material a las zonas por debajo de la ZMA es mayor en el Domo que en regiones oceánicas mejor oxigenadas pues, al tener que pasar por la ZMA, una menor cantidad de este material es consumida u oxidada en la columna de agua.

Toda esta materia orgánica representa un alimento potencial para organismos, no sólo de la columna de agua, sino del fondo profundo, que se alimentan de residuos sólidos (detritus) (Gibson y Atkinson, 2003). Este flujo de carbono orgánico hacia lo más hondo del Domo afecta inclusive a regiones

adyacentes, como la cuenca de Panamá, donde los sedimentos de su parte norte están influenciados por foraminíferos bentónicos (*Melonis affinis*, *Cibicidoides mundulus* y *Uvigerina hispida*) típicos de la zona del Domo (Betancur y Martínez, 2003).

La exportación de materia orgánica hacia las zonas meso y batipelágicas también se da a través de las migraciones diarias de peces que se mueven desde la superficie hacia las zonas más profundas. Estas migraciones representan, cada amanecer, la entrada de toneladas de carbono y nitrógeno a las capas profundas del Domo, que son liberados en las aguas profundas por los cuerpos de organismos en forma de carbón respiratorio (CO₂) y excretas (nitratos, material fecal) (Mass et al., 2012; Hannides, 2014). Este fenómeno, llamado la bomba de carbono, es una importante fuente de carbono y nutrientes para bacterias y zooplankton de aguas profundas (Davison et al., 2013).

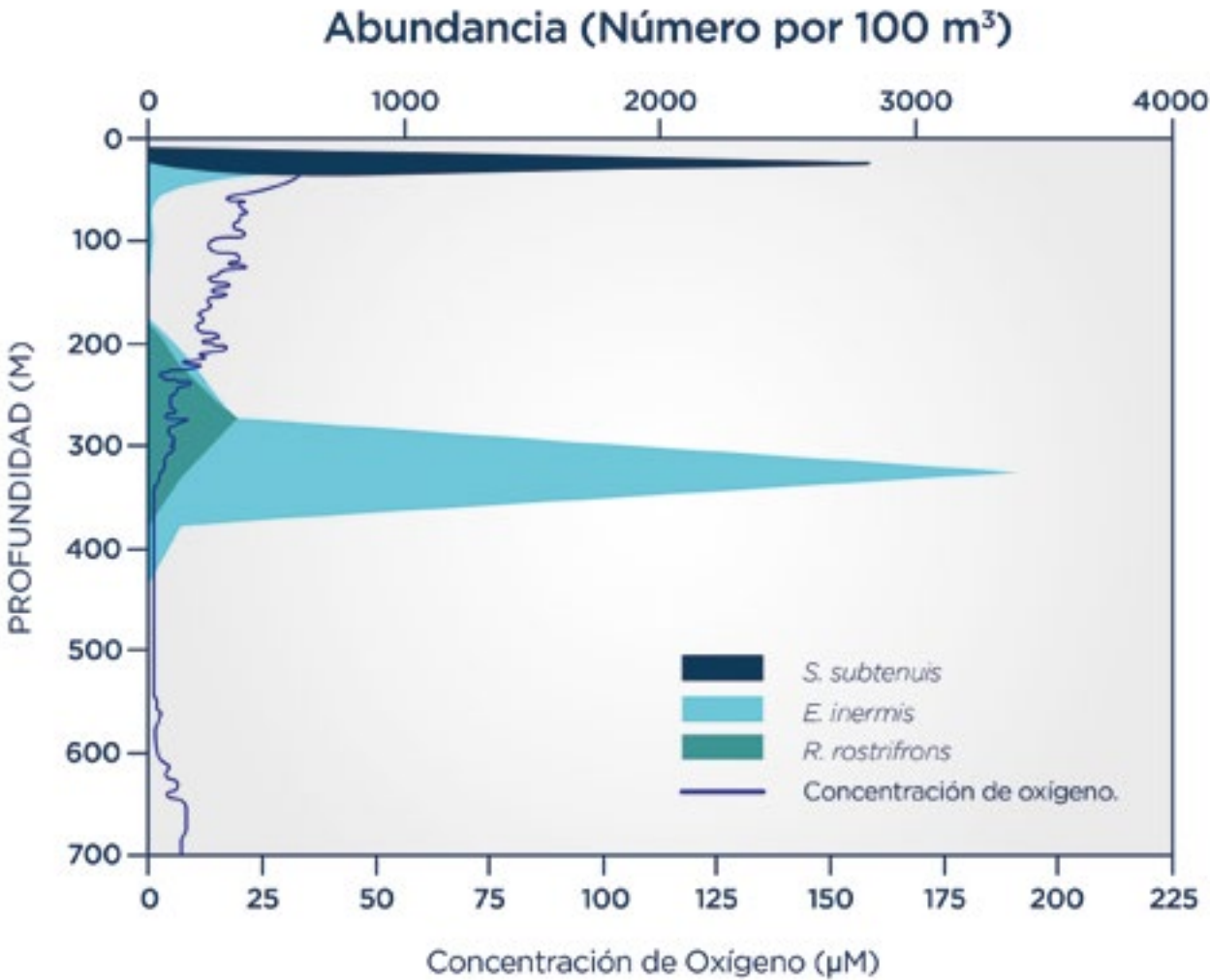


Figura 17. Distribución vertical de tres especies de copépodos en el Domo y su relación con la concentración de oxígeno disuelto (Adaptado de Cass, 2011).

CAPÍTULO 5

Principales elementos faunísticos en el Domo

Los altos nutrientes, alta productividad, bajos niveles de oxígeno y fuerte estratificación de la columna de agua ha permitido consolidar una particular y compleja red faunística alrededor del Domo.

EL ZOOPLANKTON

La biomasa promedio de zooplancton en el Domo (250-300 ml/1000 m³) es tan alta o más alta que

la encontrada en la zona de surgencia ecuatorial (Fig. 18) y 1.7-2.1 veces mayor que en zonas de no surgencia dentro del PTO (Sameoto 1986; Segura et al., 1992; Fernández-Álamo y Faber-Lorda, 2006). Esta abundancia de zooplancton muestra patrones espaciales y estacionales claramente relacionados con los patrones de la clorofila, fosfatos, nitratos y oxígeno (Sameoto et al., 1987; Fiedler, 2002a).

Listados preliminares de la composición del zooplancton en el Domo reflejan una gran

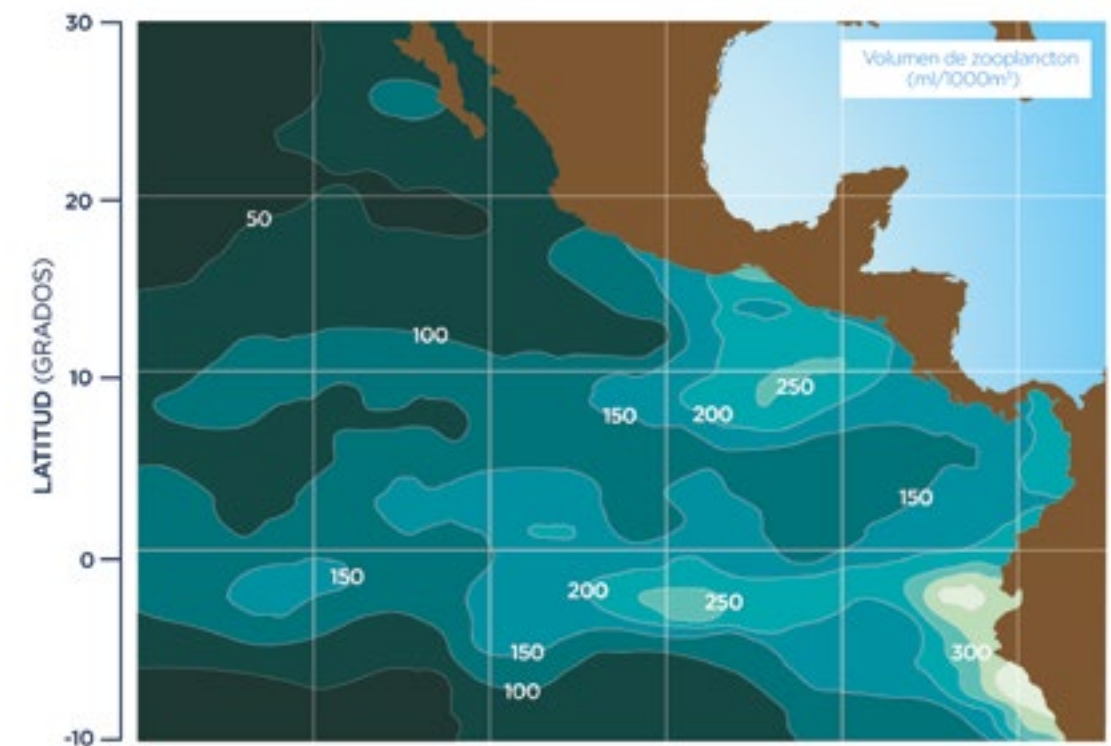


Figura 18. Concentración de zooplancton (ind/1000 m³) en el PTO. Se nota la alta concentración (más de 250 ind/1000 m³) en la zona del Domo (Adaptado de Fernández-Alamo y Färber-Lorda, 2006).

diversidad en la mayor parte de los grupos. Se han reportado veinticuatro especies en 19 géneros de cnidarios e hidromedusas (Hydrozoa y Scyphozoa); 48 especies de sifonóforos pertenecientes a 24 órdenes distintos; 23 especies de poliquetos anélidos en 11 géneros; 30 especies y 11 formas de moluscos en 14 géneros de gastrópodos y una especie de pelecípoda; paralarvas de 15 especies de cefalópodos; 41 especies de 26 géneros de copépodos (*Calanoida*); 18 especies en 18 géneros de anfípodos; 13 especies de quetognatos en 3 géneros; 25 especies de decápodos en 21 géneros; 14 especies de estomatópodos en 4 géneros y 40 especies de tintínidos en 27 géneros (Segura et al., 1992, Vicencio-Aguilar y Fernández-Alamo, 1996; Vecchione, 1999; Fernández-Alamo, 2004; Fernández-Alamo y Färber-Lorda, 2006; Zhang et al., 2014).

Muchas especies, aunque ampliamente distribuidas en el PTO, aumentan su abundancia en el Domo. Por ejemplo, varias especies de radiolarios (e.j., *Lamprocyrtis nigrinae*, *Pterocorys minythorax*), son más abundantes en la zona del Domo (Haslett, 2003). Los copépodos son de 3-14 veces más abundantes en el Domo que en zonas adyacentes (Chen, 1986; Sameoto 1986). El copépodo *Eucalunus subtenuis* por ejemplo, muestra densidades diurnas de 175,000 individuos/1000 m³ en el Domo, mientras que áreas adyacentes al Domo muestra densidades de 11.700 individuos/1000 m³ (Chen, 1986). En los alrededores del Domo el número de paralarvas de cefalópodos varía entre 1 y 5 ejemplares/muestra, mientras que en el Domo se encontraron 15.502 paralarvas en una sola muestra (Vecchione, 1987; Vecchione, 1999; Granados, 2008).

Después de los copépodos, los eufásidos es el grupo más prolífico de plancton en el PTO. Diecisiete especies representando la mayor biomasa de eufásidos en el PTO se han reportado en el Domo (Sameoto et al., 1987).

Euphausia eximia, *E. lamelligera* y *E. distinguenda* son las más abundantes, siendo las dos últimas endémicas del PTO y bien adaptadas a aguas

frías con bajo oxígeno. *E. lamelligera* tiende a concentrarse más hacia las zonas costeras, mientras que *E. distinguenda* lo hace hacia el Alta Mar (Brinton, 1962; Sameoto et al., 1987; Fernández-Alamo y Färber-Lorda, 2006; Ambriz-Arreola et al., 2015).

El ictioplancton en el Domo también es más abundante y diverso que en áreas circundantes. Al menos noventa y cinco formas taxonómicas de larvas de peces en 47 familias han sido identificadas en la región de Alta Mar (Evseenko y Shtaut, 2005). A pesar de su distancia a la costa, un gran número de estas especies (41), son típicas de zonas costeras. Su presencia es indicativa de la estrecha relación entre el Domo y los ecosistemas costeros de Centroamérica. Los grandes remolinos que se generan en el invierno boreal transportan larvas desde la costa a cientos de kilómetros mar adentro, influenciando la composición larval en el Domo (Adams y Flierl, 2010). Una vez mar adentro, la circulación ciclónica parece actuar como una trampa hidrodinámica que las mantiene ahí (Evseenko y Shtaut, 2005; Vilchis et al., 2009).

Las larvas de especies costeras identificadas en el Domo son mayoritariamente de organismos demersales o bénticos, incluyendo la anguila (*Neoconger* sp.), los escorpiones (*Scorpaena* cf. *histrio* y *Scorpaenodes xyris*), el mero (*Epinephelus niphobles*), el pargo (*Lutjanus peru*), la señorita piedrera (*Halichoeres semicinctus*), el cuchillo (*Xyrichtys mundiceps*), el lombriz manchado (*Microdesmus suttkusi*), el lombriz colibandera (*Clarkichthys bilineatus*), el bonito (*Selar crumenophthalmus*), la guavina (*Erotelis armiger*), el corneta (*Fistularia corneta*), los lenguados (*Cyclopsetta querna*, *Citharichthys* sp., *Bothus* sp. y *Monolene* sp.) y el pez lengua (*Symphurus chabanaudi*) (Evseenko y Shtaut, 2005).

La mayor cantidad de especies (54) y la mayor abundancia observada en el Domo son de larvas de especies oceánicas, de las cuales 26 fueron especies epipelágicas y el resto de especies meso y batipelágicas.



Lenguado (*Cyclopsetta querna*)
D. Ross Robertson



Mero (*Epinephelus niphobles*)
D. Ross Robertson



Pez escorpión (*Scorpaenodes xyrisa*)
D. Ross Robertson



Pez lenguado (*Symphurus chabanaudi*)
D. Ross Robertson



Señorita piedrera (*Halichoeres semicinctus*)
D. Ross Robertson

Entre las larvas de especies epipelágicas destacan la sardina (*Sardinops sagax*), el pez aguja (*Oxyporhamphus micropterus*), el volador barbudo (*Exocoetus monocirrhus*), el volador de puntas blancas (*Cheilopogon xenopterus*), el volador de banda (*Hirundichthys marginatus*), el dorado enano (*Coryphaena hippurus*), el túnido *Auxis* sp., y el flotador ojón (*Cubiceps pauciradiatus*). Larvas del arenque hebra (*Opisthonema* sp.) muestran las mayores concentraciones (>100/100 m³) al noroeste del Domo. Grandes concentraciones larvales del bonito negro (*Euthynnus lineatus*) y del dorado enano (*Coryphaena equiselis*) también están reportadas para el Domo (Moser et al., 2002).

Larvas de muchas de las especies meso y batipelágicas son capturadas en el Domo debido a que las masas de agua fría y de bajo oxígeno se encuentran muy cerca de la superficie. Entre las larvas de especies mesopelágicas se encuentran la linternilla de Diógenes (*Diogenichthys laternatus*), el pez linterna (*Gonichthys tenuiculus*) y el pez demonio (*Bathophilus filifer*). Las larvas de la linternilla de Diógenes dominan en zonas profundas del PTO, pero en el centro del Domo, donde la termoclina se acerca a la superficie, conforman el 65% del total de larvas capturadas en esa capa (Moser et al., 2002; Evseenko y Shtaut, 2005; Contreras et al., 2014).

Entre las larvas de especies batipelágicas dominan las de la anchoveta luminosa (*Vinciguerria lucetia*), el flotador ojón (*Cubiceps pauciradiatus*), el ojos de perlas (*Scopelarchoides nicholsi*), el bacalete (*Bregmaceros cf atlanticus*), la linternilla (*Lampanyctus parvicauda*) y el melánfido de dos espinas (*Scopelogadus mizolepis bispinosus*), cuyas larvas se concentran en los 200 m superiores de la columna de agua (Moser et al., 2002; Evseenko y Shtaut, 2005).

Aunque la región del Domo exhibe gran abundancia de larvas, se observan considerables variaciones a través de los años en cuanto a la diversidad de especies. Durante años de El Niño la diversidad de larvas de peces disminuye sensiblemente, aunque vuelve a restablecerse en años normales.



Volador barbudo (*Exocoetus monocirrhus*)

J.E. Randall



Dorado enano (*Coryphaena equiselis*)

R. Freitas



Sardina (*Sardinops sagax*)

D. Ross Robertson

PECES

El conocimiento sobre especies de peces y su dinámica poblacional en el Domo es reducido. Treinta y una especies (en 14 familias) de peces adultos y juveniles, todos de especies oceánicas, han sido reportados en la zona del Domo (Evseenko y Shtaut, 2005). Especies de aguas profundas (batipelágicos) y de aguas intermedias

(mesopelágicos) son las más abundantes, aunque no están restringidas a la región, y son comunes en aguas tropicales y subtropicales.

ESPECIES MESO Y BATIPELÁGICAS

Las especies dominantes incluyen al capellán (*Bathylagus nigrigenys*), el pez anchoveta luminosa (*Vinciguerria lucetia*), el pez boca cerdoso (*Cyclothone* sp.), el pez demonio (*Bathophilus filifer*), la linternilla de Diógenes (*Diogenichthys laternatus*), los linterna colafina (*Gonichthys tenuiculus* y *Lampanyctus parvicauda*), el ojos de perla (*Scopelarchoides nicholsi*), el melánfido de dos espinas (*Scopelogadus mizolepis bispinosus*) y el flotador ojón (*Cubiceps pauciradiatus*) (Kotlyar, 2004; Pusch et al., 2004; Potier et al., 2008). Todos estos peces se alimentan de copépodos y eufásidos, huevos de invertebrados, larvas de moluscos, copépodos, tintínidos y otros grupos de zooplancton (Collard, 1970; Rodríguez-Graña et al., 2005).

ESPECIES EPIPELÁGICAS

Las especies epipelágicas tienen una distribución limitada en la zona del Domo debido a los bajos niveles de oxígeno y lo reducido de la capa oxigenada cerca de la superficie.

El borde oeste del Domo (asociado a la surgencia del lomo de la contra corriente nordecuatorial) es el sitio de mayor relevancia para la concentración de predadores pelágicos como el atún aleta amarilla, el delfín listado, el delfín tornillo, dorado, picudos, tiburones y algunas especies de aves marinas (Ballance et al., 2006). Aunque para especies de interés comercial como los atunes, picudos o tiburones existe relativamente más información, detalles sobre su ecología y dinámica poblacional en la región del Domo son mayormente desconocidos.



Anchoveta luminosa (*Vinciguerria lucetia*)

Ilustración: Elizabeth Argüello



Flotador ojón (*Cubiceps pauciradiatus*)

J. Dubosc



Linternilla de Diógenes (*Diogenichthys laternatus*)

Ilustración: Elizabeth Argüello



Linterna colafina (*Lampanyctus parvicauda*)

Ilustración: Elizabeth Argüello



Pez demonio (*Bathophilus filifer*)

Ilustración: Elizabeth Argüello



Atún aleta amarilla

Shmulik Blu, Undersea Hunter Group

ATUNES

El Domo se ubica dentro de una de las zonas de captura atunera más grande del mundo, lo que no es sorprendente pues se ha demostrado que la distribución del atún en el PTO está relacionada con la existencia de surgencias (Hofmann et al., 1981; De Anda-Montañez et al., 2004).

Las principales especies de túnidos capturadas en la región son: atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*), barrilete (*Katsuwonus pelamis*) y patudo (*Thunnus obesus*). Otras especies capturadas pero de menor importancia comercial son el barrilete negro (*Euthynnus lineatus*) y el bonito (*Sarda orientalis*) (Wild, 1994; CIAT, 2014b).

En un radio de 300 millas alrededor del Domo las capturas de atún aleta amarilla fluctuaron de 26 t/día a 2.5 t/día entre 1976-1988. Las más bajas (2.5 t/día) han sido reportadas en años de El Niño (e.j., 1983), aunque con rápida recuperación (para 1984 se capturaron en la misma zona 13.5 t/día; De Anda-Montañez et al., 2004).

En general, los movimientos del atún aleta amarilla en la región parecen limitados geográficamente, mostrando un alto grado de permanencia de las poblaciones (Olson et al., 2010).

TIBURONES

En la región del Domo las principales especies de tiburón reportadas son el zorro (*Alopias vulpinus*), el azul (*Prionace glauca*), el sedoso (*Carcharhinus falciformis*) y el martillo (*Sphyrna lewini*). Estas especies están mayormente restringidas por encima de la isoterma de los 15 °C (Brenes et al., 2000).

Sus poblaciones han sido relacionadas con frentes térmicos en los bordes del Domo (Brenes et al., 2000) los cuales, además de ser fuente de

alimentación, parecen usarse para actividades de cortejo y reproducción (Sims et al., 2000). Otras especies como el zorro ojón (*Alopias superciliosus*), el zorro pelágico (*A. pelagicus*), el tiburón mako (*Isurus oxyrinchus*) y muy ocasionalmente el tiburón ballena (*Rhincodon typus*), también aparecen en las capturas de las redes de cerco en esta zona (Hall y Roman, 2013).

El marcaje con trazadores acústicos y satelitales ha permitido confirmar que los tiburones se desplazan a lo largo de la costa Centroamericana, y entre las áreas costeras y el Domo, evidenciando una conectividad ecológica entre ambas zonas.

Un tiburón sedoso marcado en el Domo se desplazó 2.500 km hasta la entrada del Golfo de California y luego se devolvió a la zona del Domo, en un periodo de 10 meses (Kohin et al., 2006; Fig. 19).

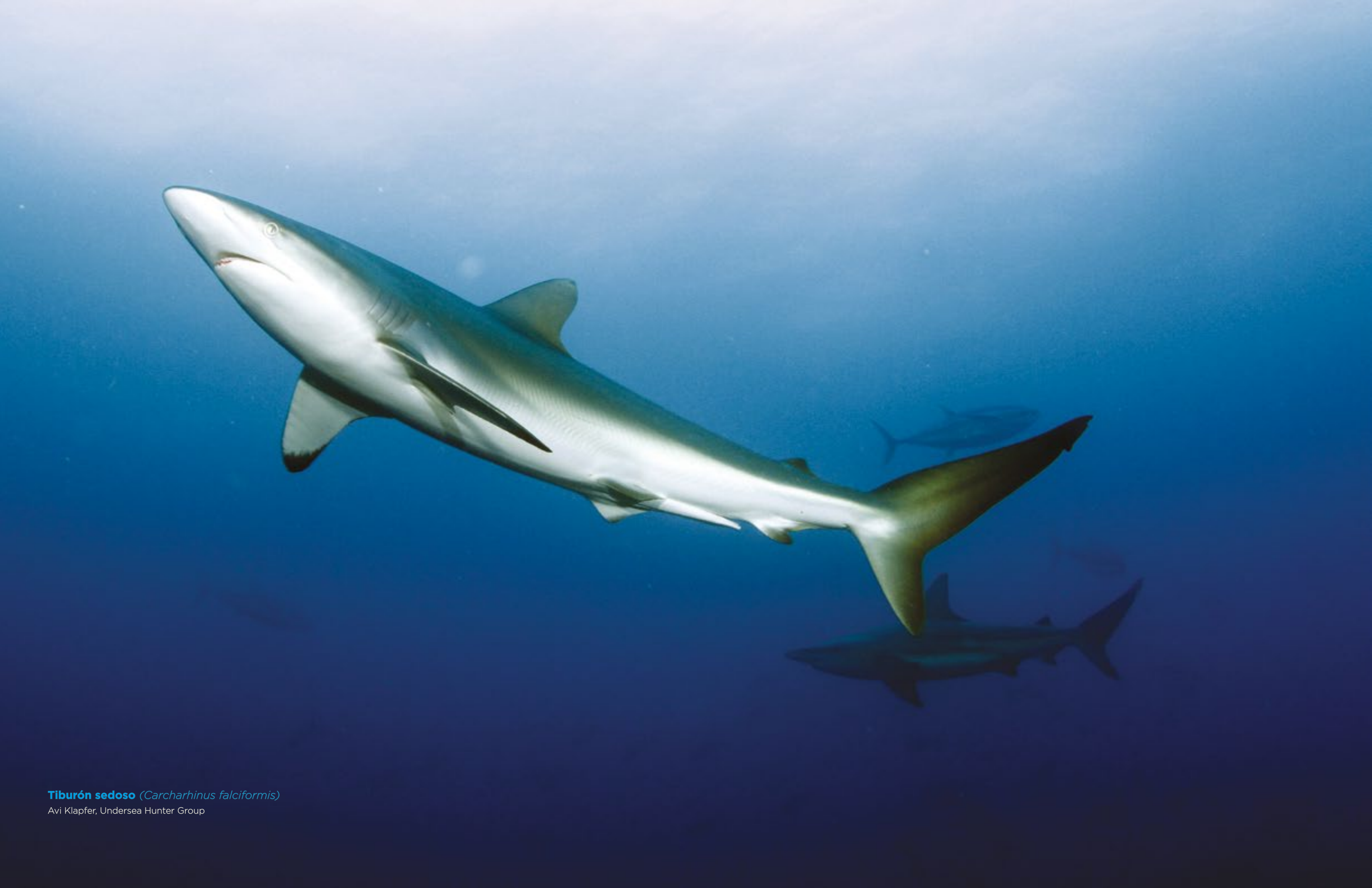
MANTAS Y RAYAS

Mantas y rayas también se encuentran frecuentemente en el Domo, como lo evidencian sus capturas incidentales en las redes de atún (Fig. 20). Las especies de manta más comunes son la manta gigante (*Manta birostris*) y posiblemente



Tiburón martillo (*Sphyrna lewini*)

Avi Klapfer, Undersea Hunter Group



Tiburón sedoso (*Carcharhinus falciformis*)

Avi Klapfer, Undersea Hunter Group

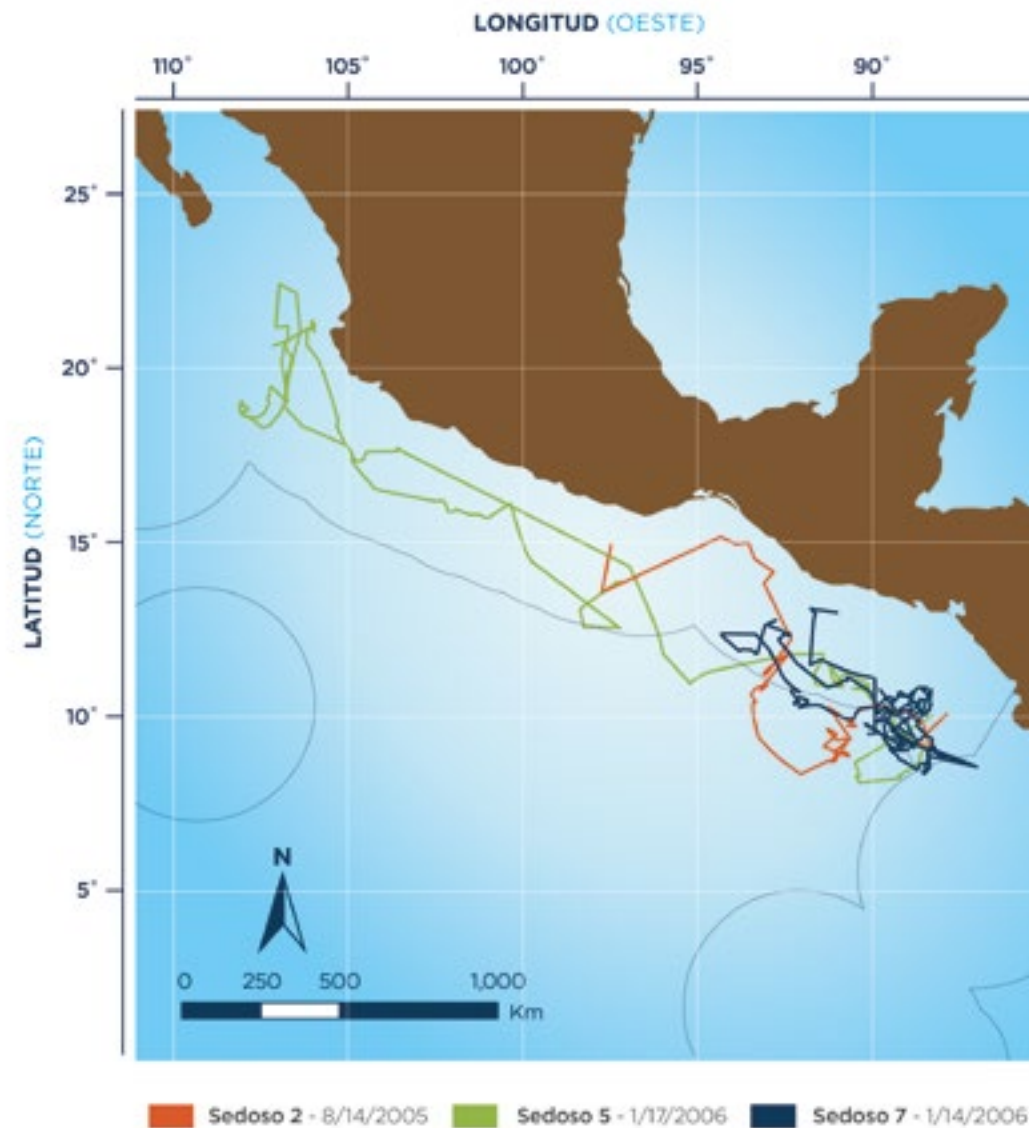


Figura 19. Recorridos realizados por tres tiburones sedosos marcados en el Domo de Costa Rica entre el 2005 y 2006 (Kohin et al., 2006).

M. alfredi), la manta enana (*Mobula munkiana*), la manta arpón (*M. japanica*), la manta cornuda (*M. tarapacana*) y la manta diablo (*M. thurstoni*). La única raya reportada es la raya látigo pelágica (*Pteroplatytrygon violacea*; Hall y Roman, 2013). Observaciones preliminares señalan una fuerte asociación de este grupo de especies a condiciones oceanográficas de alta productividad, como las encontradas en la región del Domo (Hall y Roman, 2013).

La manta arpón muestra diferencias genéticas entre las poblaciones encontradas a lo largo de la costa de Centroamérica y las del Domo, lo que supone la existencia de subpoblaciones diferenciadas (Croll et al., 2010). Esta especie se alimenta de krill y debido a restricciones térmicas y de oxígeno se mantiene el 90% del tiempo en las capas superficiales (≤ 50 m), a pesar de que sus presas realizan migraciones a profundidades menores a 100 m. Se alimenta durante la noche cuando estas se acercan a la superficie (Croll et al., 2012).



Manta diablo (*Mobula thurstoni*)

Ecodiverscr

OTROS PELÁGICOS

La abundancia de otros pelágicos en la región del Domo ha sido poco estudiada. La mejor información disponible proviene de datos sobre la distribución y volumen de estas especies en las capturas incidentales de la flota atunera del PTO. Dentro de las más frecuentes están el guaju (*Acanthocybium solandri*), la macarela (*Elagatis bipinnulata*), el berrugate (*Lobotes surinamensis*) y el medregal (*Seriola rivoliana*) (Hall y Roman, 2013).

El dorado enano (*Coryphaena equiselis*) y el dorado (*Coryphaena hippurus*), también buscados por pesca dirigida en la zona, se alimentan del calamar gigante (*Dosidicus gigas*), el camarón púrpura (*Sthenoteuthis oualaniensis*) y especialmente de peces voladores (Olson y Galván-Magña, 2002). Sus capturas han aumentado durante la última década, alcanzando un promedio anual de 71,000 t (Vilchis et al., 2009; Ortiz-Astudillo, 2013; CIAT, 2014a).

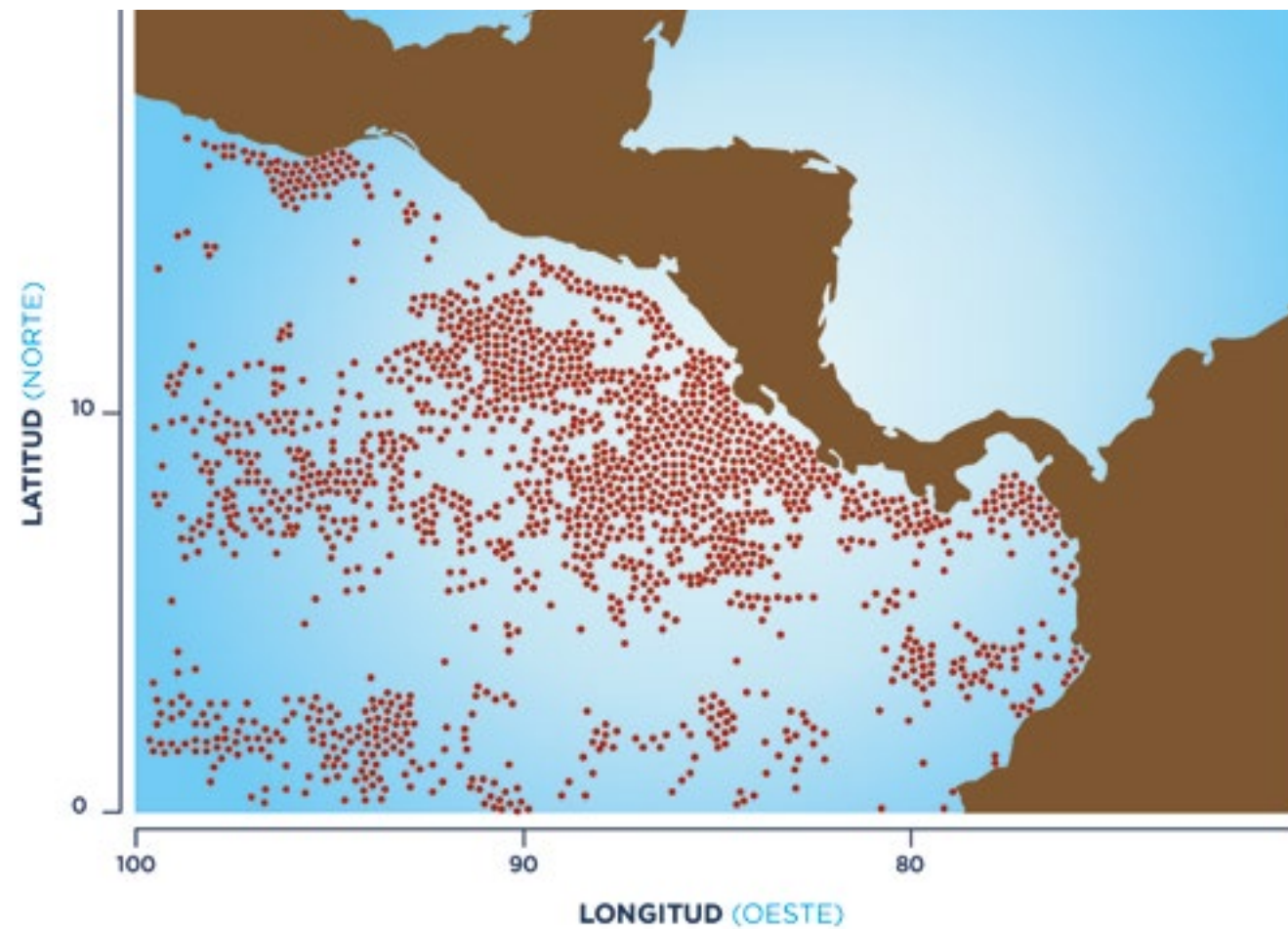


Figura 20. Distribución de las capturas de mobúlidos en el PTO (Adaptado de Hall y Roman, 2013).

En el Domo se reportan picudos, incluyendo el pez vela (*Istiophorus platypterus*), el pez espada (*Xiphias gladius*), el marlín negro (*Istiompax indica*), el marlín azul (*Makayra nigricans*) y el marlín rayado (*Kajikia audax*), asociados a las capturas de atún en las pesquerías de redes de cerco y palangres industriales (Nakamura, 1985; Eslava-Vargas et al., 2013). Estas especies ocupan preferentemente zonas con fuertes gradientes de temperatura, salinidad, oxígeno y nutrientes, como las que ocurren en la periferia del Domo, donde hay mayores oportunidades de alimentación tanto para adultos como para larvas (Vinogradov et al., 1991; Franks, 1992; Evseenko y Shtaut, 2005; Etnoyer et al., 2006; Woodson y McManus, 2007; Macnaus y Woodson, 2012; Braun et al., 2015) (Fig. 26).

Su intolerancia a bajos niveles de oxígeno parece restringir su distribución en la zona central del Domo, la que parecen evitar (Erhardt 2015, Fig. 21). Sin embargo, en la periferia se reporta una alta diversidad y captura de picudos (Trebilco et al., 2011; Eslava-Vargas et al., 2013; Martínez-Rincón et al., 2015). Solo durante épocas de El Niño, cuando la termoclina es más profunda y las temperaturas superficiales mayores, la densidad de picudos aumenta en el centro del Domo (Hall y Roman, 2013; Martínez-Rincón et al., 2015).

Migraciones entre la periferia del Domo y las aguas de la costa centroamericana son frecuentes. Individuos de pez vela marcados en el noroeste de Costa Rica se desplazaron hacia la periferia del



Dorado enano (*Coryphaena equiselis*)

J.E. Randall



Pez vela (*Istiophorus platypterus*)

Avi Klapfer, Undersea Hunter Group

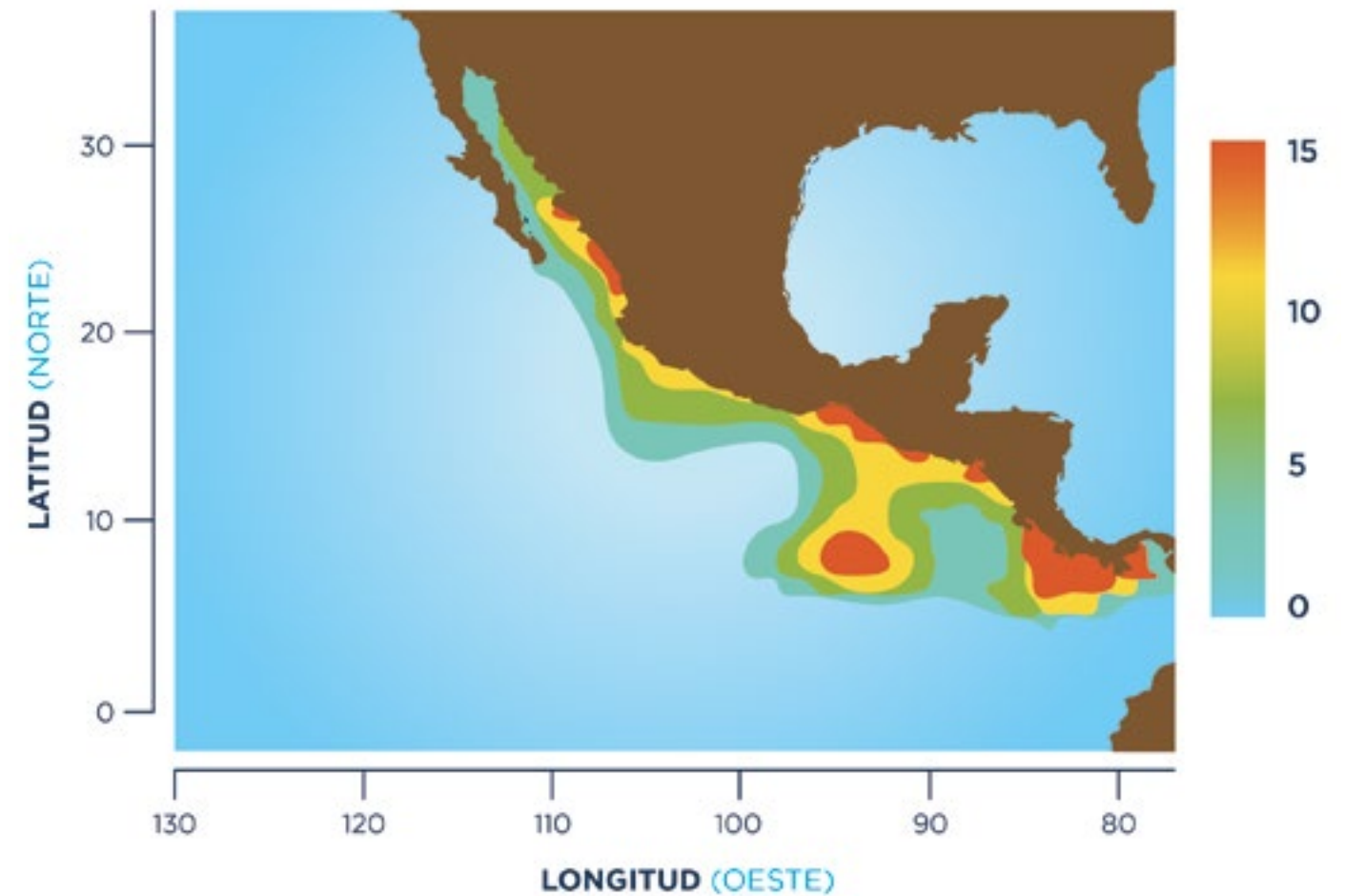


Figura 21. Predicciones en la distribución de las capturas de pez vela en el PTO (Martínez-Rincón et al., 2015).

Domo (Fig. 22), indicando una fuerte influencia de esta surgencia en la distribución de la especie (Prince et al., 2006; Prince y Goodyear, 2007; Boyce et al., 2008; Friederichs, 2009; Martínez-Rincón et al., 2015).

CETÁCEOS

La independencia de los cetáceos con respecto a la concentración de oxígeno en la columna de agua les permite distribuirse en todo el Domo, aún donde otras especies pelágicas están más restringidas.

La ballena azul

La ballena azul (*Balaenoptera musculus*) es el animal más grande del planeta. Se alimenta casi exclusivamente de eufásidos (krill) en zonas de surgencia y frentes oceánicos donde estos son muy

abundantes (Bailey et al., 2009). La ballena azul está clasificada como “especie amenazada” debido a las fuertes reducciones en su población (Hoyt, 2009).

Docenas de individuos de las poblaciones de California y México utilizan de dos a cuatro meses durante el invierno boreal para recorrer cerca de 2.500 km y alcanzar el Domo (Fig. 23; Reilly y Thayer, 1990; Matteson, 2009). Es posible que ballenas azules del Pacífico chileno puedan estar también llegando al Domo, ya que se han reportado en la zona de Galápagos (Branch et al., 2007). Más que migraciones temporales, inclusive se propone que existe una población residente de ballenas azules en el Domo (Reilly y Thayer, 1990; Hoyt, 2009).

La abundancia de las ballenas en el Domo está asociada a la presencia de extensos y densos parches de eufásidos (Etnoyer et al., 2006; Matteson, 2009), los cuales muestran agregaciones de hasta 312.100 ind/m³ (promedio = 4.149 eufásidos/

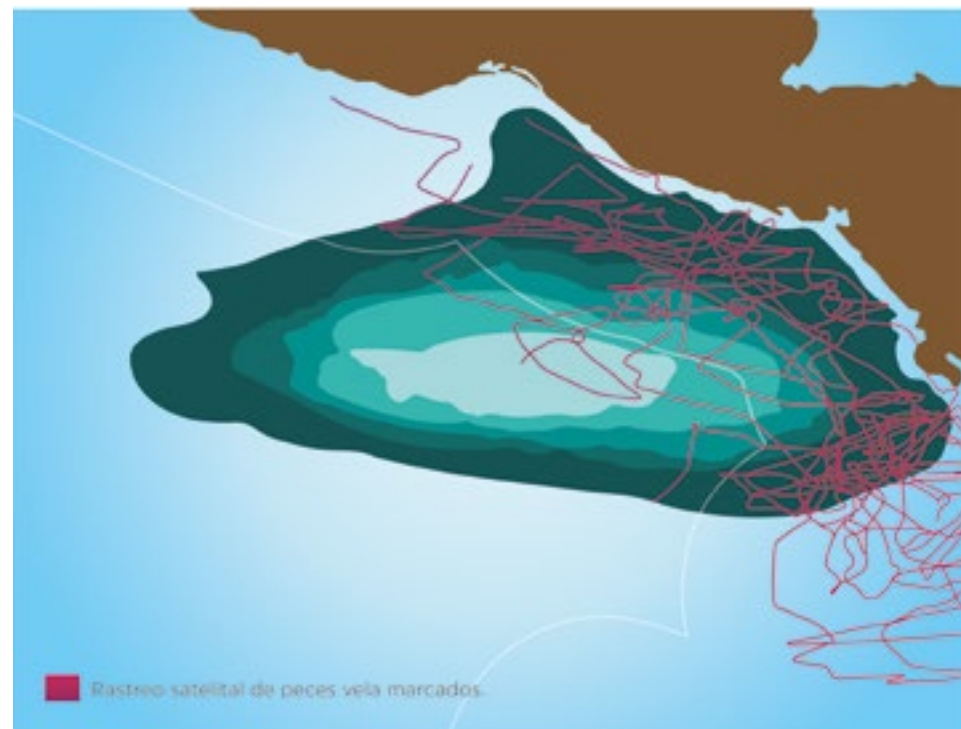


Figura 22. Recorridos realizados por peces vela marcados en la costa Pacífica de Centroamérica. La mayor parte de ellos se restringen a la periferia este del Domo (Adaptado de CABA, 2015).

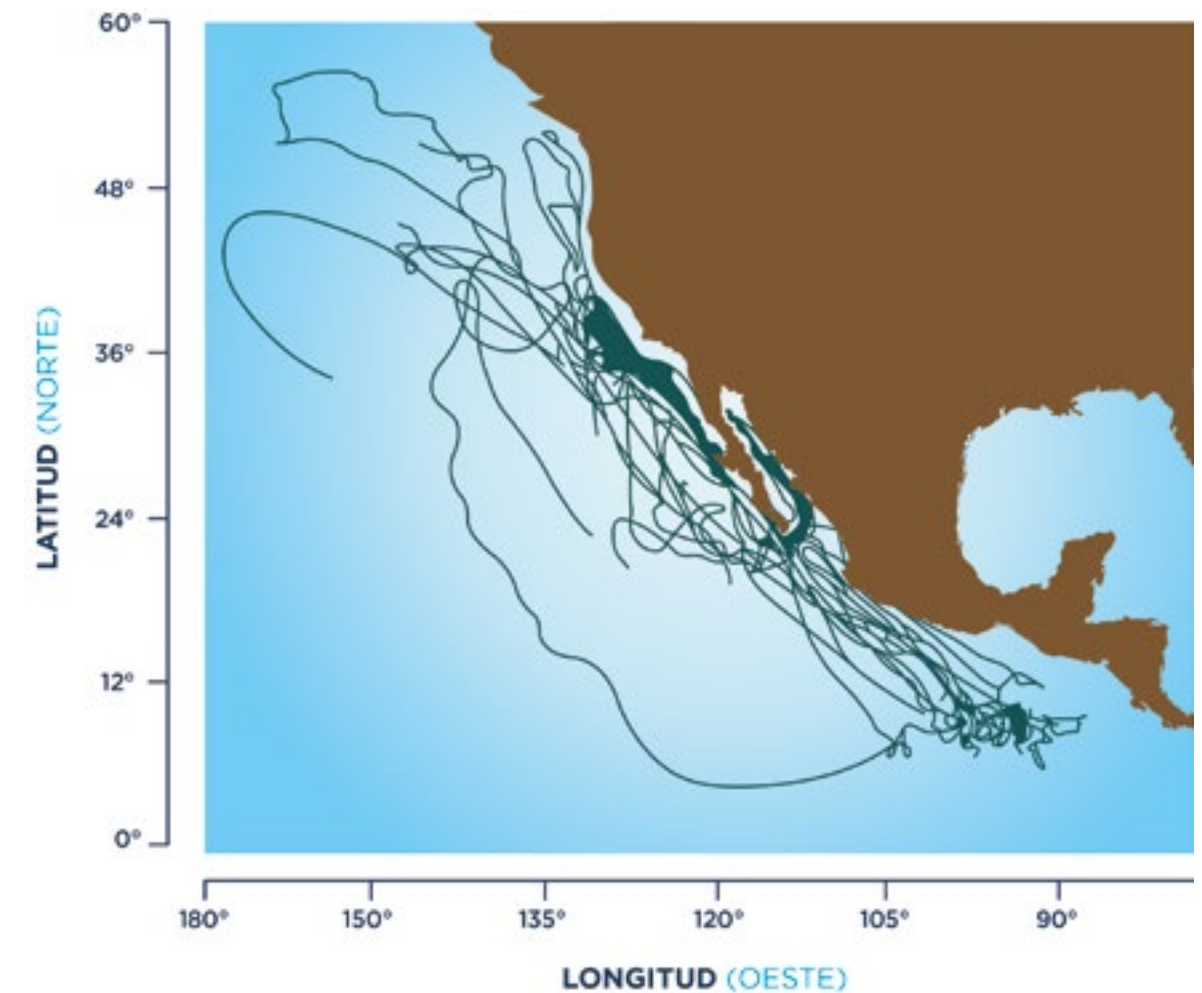


Figura 23. Trayectorias seguidas por individuos de la ballena azul, marcados en la Costa de California (Adaptado de Bailey et al., 2009).

m³). Asociadas a las aguas frías del Domo, estas concentraciones son mayores entre los 50 y 200 m de profundidad, que en parches superficiales. Los patrones de inmersiones de las ballenas (entre 60-300 m de profundidad) coinciden con la migraciones verticales del krill, sugiriendo una intensa actividad de alimentación sobre parches de alta densidad (Fig. 24.; Stafford et al., 2005; Mate et al., 2008; Matteson, 2009).

La abundancia de alimento en la zona y la presencia de individuos recién nacidos confirman el uso del Domo como área de alimentación y alumbramiento de esta especie, enfatizando su relevancia crítica en

el mantenimiento de estas poblaciones (Mate et al., 1999; Hoyt, 2009). El nacimiento de ballenatos de ballena azul atrae a orcas (*Orcinus orca*), que han sido reportadas alimentándose de ellos en las cercanías del Domo (Pitman et al., 2007; Brower, 2009).

Modelos predictivos indican mayores densidades de ballenas azules cerca del centro del Domo. Aún durante eventos extremos de El Niño (como en 1997), cuando se espera que el número de ballenas azules en la zona se reduzca, sus densidades continuarán siendo superiores al promedio de la región (Pardo et al., 2015).



Ballena azul (*Balaenoptera musculus*)

Powell's Point



Figura 24. Inmersiones de una ballena azul (línea amarilla) con relación a la concentración de krill en la columna de agua (manchas oscuras). La ballena realizó inmersiones de varios minutos para alimentarse en parches de krill entre los 200 y los 75 m de profundidad (Adaptado de Bruce et al., 2008).

DELFINES Y OTROS CETÁCEOS

Información incompleta y preliminar revela una gran diversidad de otros cetáceos en la zona del Domo, incluyendo el delfín manchado (*Stenella attenuata*), el bufeo o delfín nariz de botella (*Tursiops truncatus*), el delfín común (*Delphinus spp.*), el delfín tornillo (*Stenella longirostris*), el roqual de Bryde (*Balaenoptera edeni*), las orcas (*Orcinus orca*), el delfín de dientes rugosos (*Steno bredanensis*), el delfín gris (*Grampus griseus*), el

delfín listado (*Stenella coeruleoalba*), el zifio de Cuvier (*Ziphius cavirostris*) y la ballena piloto (*Globicephala spp*) (Hoyt, 2009).

Los delfines común (*Delphinus delphis*) y manchado (*Stenella attenuata*), habitantes permanentes del PTO también se agregan en la región (Fig 25), mostrando mayores densidades que en las aguas circundantes. Esta especie se alimenta comúnmente de pequeños peces mesopelágicos y calamares (Reilly, 1990; Ballance et al., 2006). Su distribución es mucho más amplia que la de la ballena azul, extendiéndose hacia las zonas costeras en zonas de surgencia frente a Panamá y Colombia

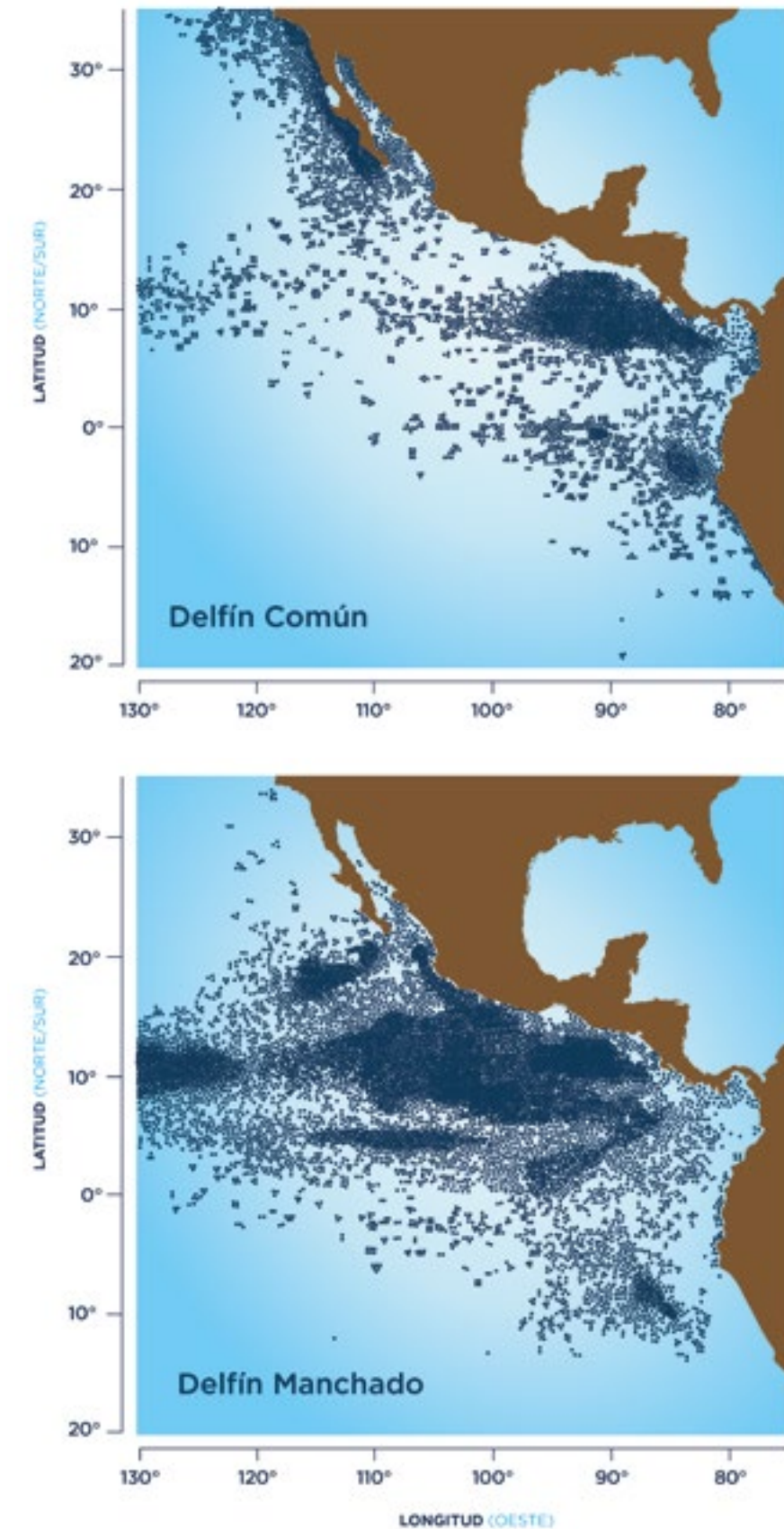


Figura 25. Distribuciones del delfín común y el delfín manchado en el PTO. Se observan claras agregaciones en la región del Domo (Adaptado de Fiedler, 2002).



Delfín manchado (*Stenella attenuata*)

Herra Miranda (CEIC)

(Pardo et al., 2015). Durante episodios de El Niño (e.j., El Niño de 1972–1973), las poblaciones de este delfín se concentran en la parte central del Domo, aparentemente refugiándose en un hábitat de mejor calidad que las aguas circundantes (Danil y Chivers, 2006).

La fuerte interacción entre atunes y delfines (manchado, tornillo, común y nariz de botella) aumenta la vulnerabilidad de las poblaciones de estos cetáceos ante la pesca incidental por parte de la flota de cerco que persigue su captura sobre manchas de delfines.

TORTUGAS

En el PTO se reportan cinco especies de tortugas: la baula (*Dermochelys coriacea*), la verde (*Chelonia mydas*), la careta (*Caretta caretta*), la olivacea (*Lepidochelys olivacea*) y la carey (*Eretmochelys imbricata*). Todas ellas son reportadas como pesca incidental en las pesquerías de atún en la región del Domo (CIAT, 2012). La especie con mayor incidencia de captura es la olivácea, y la más menos capturada es la carey (CIAT, 2012).

Los beneficios alimentarios para las tortugas que visitan el Domo son evidentes. Análisis de las concentraciones de isótopos de aminoácidos (ácido glutámico y fenilalanina) en tortugas oliváceas han demostrado que aquellas capturadas en el Domo consumen presas con un mayor nivel nutritivo que en el resto del PTO (Peavey et al., 2014).

Entre las más emblemáticas de la región del PTO, la tortuga baula (*Dermochelys coriacea*), se encuentra en peligro crítico de extinción. Sus juveniles atraviesan el sector suroeste del Domo en su ruta migratoria desde las costas centroamericanas hacia el Pacífico Sur, pero se desconoce si utilizan el área como zona de alimentación o sólo de paso (Shillinger et al., 2010).

CALAMAR

El calamar gigante (*Dosidicus gigas*) se agrega en el borde oeste del Domo, en masas de agua con altas concentraciones de clorofila por encima de los 100 m de profundidad y temperaturas de 17-22 °C,

típicas de las surgencias (Ichii et al., 2002; Waluda y Rodhouse, 2006; Olson y Young, 2007). La gran concentración de calamar adulto y paralarvas hace suponer que las condiciones asociadas a este borde promueven el desove de la especie (Vecchione 1999; Chen et al., 2014a). La presencia de estas condiciones en un año, está asociada con mayores capturas por unidad de esfuerzo al año siguiente (Waluda y Rodhouse, 2006; Liu et al., 2013).

Además, la edad promedio de los calamares en el Domo (menos de 10 meses de edad) contrasta con las edades de los calamares en poblaciones fuera de las ZEE de Perú y Chile (cerca de 1.5 años) y la estructura de la población muestra también una relación de sexos (3.75:1), claramente dominada por las hembras (Chen et al., 2014b).

Toda esta evidencia sugiere que el Domo es una importante zona de desove para este calamar (Liu et al., 2013), a pesar de hipótesis contrarias de otros autores que sugieren que los sitios de desove deben estar ubicados en zonas subtropicales o templadas (Staff et al., 2013).



Tortuga baula (*Dermochelys coriacea*)

Michael Patrick O'Neill Alamy



Tortuga lora, golfina olivácea (*Lepidochelys olivacea*)

SeaLife

CAPÍTULO 6

Amenazas en la región del Domo

Los hábitats y ecosistemas del Domo están expuestos a crecientes presiones antrópicas que afectan el balance ecológico y las condiciones climáticas en Alta Mar y en las zonas costeras asociadas en Centro América.

TRÁFICO MARÍTIMO

El tráfico marítimo en la región del Domo es intenso (Fig. 26). Cerca de 14.000 barcos de alto calado, transportando 5% de la carga marítima mundial utilizan el Canal de Panamá (Cocatram, 2013; Forbes, 2014). Un porcentaje significativo de estas rutas atraviesan la región del Domo, con perspectiva de intensificarse ante la ampliación del Canal y el aumento en el tráfico marítimo global (que ha aumentado un 300% en los últimos veinte años; Tournadre, 2014).

Existe un alto y creciente riesgo de choques entre barcos y organismos marinos tales como tortugas y cetáceos (Fig. 27). De estas colisiones, resultan golpes, heridas, amputaciones y colisiones letales (Panigada et al., 2006; Ameer y Linden 2008; David et al., 2011), así como riesgo de contaminación marina, por ruido y por desechos o accidentes.

Frente a las costas de California se estima que anualmente mueren por colisiones aproximadamente 6 ballenas jorobadas, 11 ballenas

azules y 7 ballenas de aleta (Redfern et al., 2013). La estadística refleja que el riesgo de colisiones en el Domo es real, pues las ballenas azules y los delfines tienden a agregarse en cantidades importantes para alimentarse, reproducirse y parir (Mate et al., 1999; Chandler y Calambokidi, 2004; Matteson, 2009; Hoyt, 2011). Los ballenatos son especialmente vulnerables ya que pasan más tiempo en la superficie respirando y son más lentos, así como las tortugas marinas que para respirar pasan la mayor parte del tiempo en la superficie (Laist et al., 2001). (Fig. 34).

Generar información sobre esta probable interacción e implementar medidas para ordenar el tráfico marítimo y sus potenciales impactos deben ser prioridades de manejo en la región del Domo. Los posibles impactos del tráfico marítimo pueden ser reducidos a través de esquemas de ordenamiento espacial que disminuyan la probabilidad de colisión con los cetáceos, especialmente con aquellas especies que tienden a agregarse. La regulación en la velocidad de desplazamiento del tráfico al atravesar la región también puede minimizar la vulnerabilidad de la fauna marina. Por ejemplo, estudios con ballenas jorobadas han demostrado que reducir la velocidad del tráfico marítimo por debajo de los 12.5 nudos genera una reducción del 91.5% en las colisiones (Currie et al., 2015).

La contaminación sónica es otro factor a considerar. El aumento en el ruido marino degrada el ambiente acústico del que dependen muchas especies, reduciendo la habilidad de estos organismos para

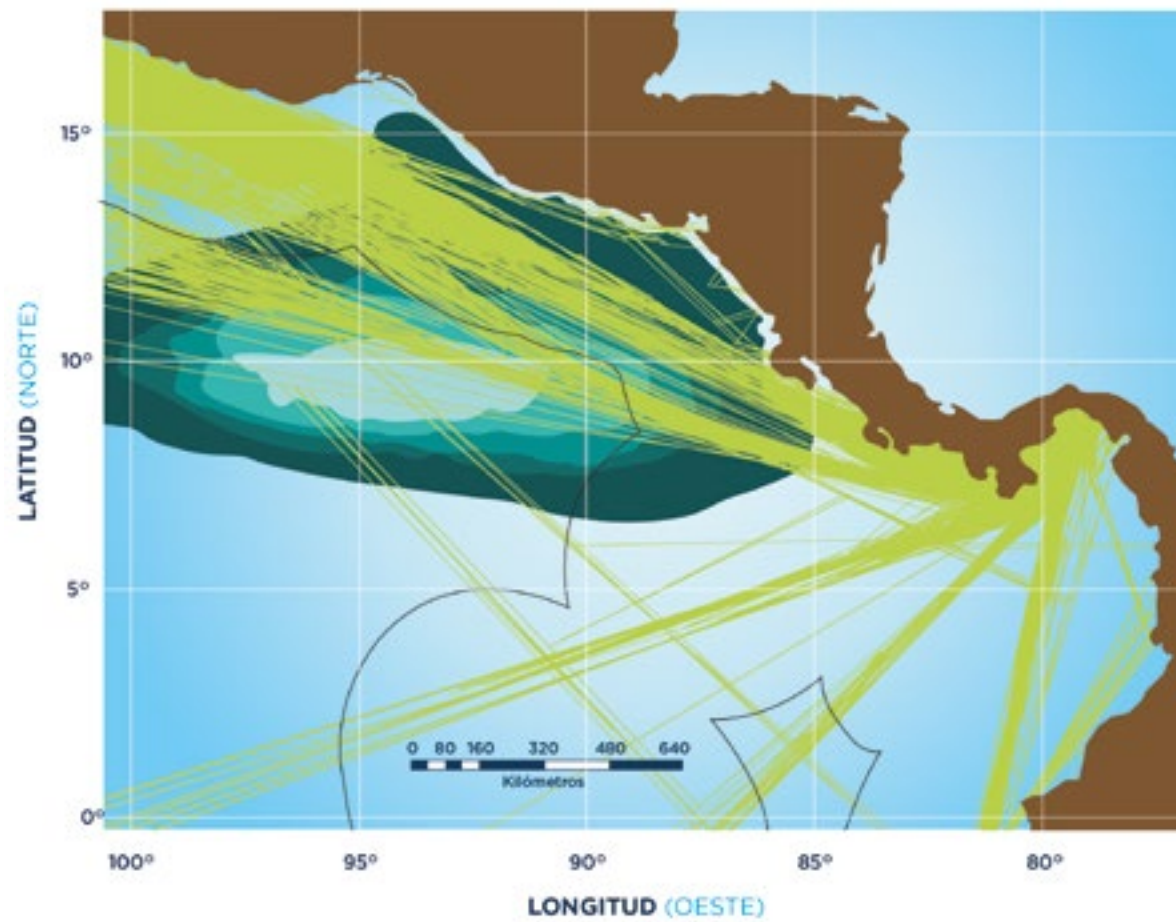


Figura 26. Patrones de tránsito marítimo en el PTO. Las rutas hacia y desde la costa oeste de Norteamérica, y hacia y desde el sureste asiático atraviesan la región del Domo.

comunicarse, navegar, alimentarse o detectar peligros (Abramson, 2012). Esta contaminación provoca cambios en el comportamiento de las especies, desde la frecuencia en que visitan la superficie para respirar, hasta desplazamientos para evitar las zonas de alto ruido. También puede generar sustituciones de hábitats y reducciones en la ingesta de alimento (Lusseau et al., 2009; Williams et al., 2014).

Las embarcaciones comerciales generan ruido de baja frecuencia (180-195 dB) a partir de la cavitación (la formación y explosión de burbujas que generan sus propelas; Abramson, 2012). Este sonido traslapa con el rango de bajas frecuencias que utilizan muchas especies de cetáceos para vocalizar, interfiriendo con su comunicación (Clark

et al., 2009). Cuando el ruido ambiental aumenta, las ballenas disminuyen los parámetros temporales y espectrales de su vocalización que es utilizada principalmente en cortejos para la reproducción. Estos patrones de vocalización responden a las condiciones de hábitats que por miles de años han tenido estas especies. Si las condiciones cambian, estos patrones pueden perder utilidad y afectar los procesos reproductivos, afectando la sobrevivencia de la especie (Castellote et al., 2006).

La caracterización de la fuente de ruido, su comportamiento estacional y los mecanismos para su mitigación todavía es, lamentablemente, un área pobremente desarrollada (WWF, 2013). Debido a que la velocidad del sonido es 5 veces mayor en el agua que en el aire y a que la densidad del agua



Efectos de la colisión de una ballena con las propelas de un barco. Foto: WDC.

permite que las ondas acústicas se desplacen a mayores distancias, el impacto del ruido submarino se extiende ampliamente desde la fuente.

El establecer áreas libres de ruido demanda, por lo tanto, de grandes extensiones geográficas marítimas. Mecanismos de regulación contemplan el establecimiento de Áreas Marinas Particularmente Sensitivas (AMPS), una herramienta disponible a través de la Organización Marítima Internacional (OMI). Bajo este modelo las embarcaciones están sujetas a Medidas de Protección Asociadas que incluyen cambios en las rutas de navegación o reducción en la velocidad de las naves (CBD, 2012).

SOBREPESCA

La pesca industrial es la actividad humana más impactante en la región del Domo y sus aguas circundantes. Redes de cerco y palangre son las dos técnicas pesqueras más utilizadas en la región. Esta actividad es ejercida por flotas de diversos países, mayoritariamente de países fuera de la región centroamericana. Por este medio, las economías de países más allá del istmo están relacionadas directamente con el Domo.

Las organizaciones regionales y nacionales del área no cuentan con los recursos logísticos ni financieros

para controlar efectivamente la sobrepesca o la pesca ilegal. Como resultado, no se conoce con exactitud cuántos barcos faenan en aguas del Domo, ni existe un registro completo de las embarcaciones que regularmente pescan ahí (Cubero-Pardo y Martínez-Cascante, 2013; The Economist, 2014; GOC, 2015). Las Naciones Unidas a través del Acuerdo sobre Especies de Peces Transzonales y Altamente Migratorias de 1995, ha intentado imponer regulaciones más estrictas. Sin embargo, a inicios del 2016, solo Costa Rica y Panamá son signatarios de este Acuerdo en la región. Países como Ecuador y México, de gran relevancia por su explotación pesquera en el Domo, no han firmado dicho Acuerdo.

Mecanismos internacionales existentes (como la Organización Marítima Internacional, OMI) pueden ser alternativas útiles para promover la adopción de buenas prácticas y normativa que regulen la pesca en la zona de Alta Mar del Domo. Como afectados directos, el bloque de países centroamericanos puede solicitar el uso obligatorio de un número de identificación único para los barcos de las flotas pesqueras operando en la región, el desarrollo de plataformas compartidas con información sobre las embarcaciones y sus capturas, el establecimiento de AMPS (Áreas Marinas Particularmente Sensibles) en la zona de Alta Mar y el compromiso de que países de pabellón velen por el cumplimiento de las regulaciones establecidas (GOC, 2015).

ESPECIES DE PARTICULAR INTERÉS PESQUERO

ATÚN

Las embarcaciones que utilizan las redes de cerco concentran su actividad alrededor del recurso atún. El volumen de bodega total disponible en esta zona está dominado por Ecuador (38%) y México (22%), seguidos por Venezuela (10%), Panamá (9%), Colombia (7%), la Unión Europea-España (5%), Nicaragua (5%), El Salvador (4%), y Guatemala y Vanuatu (1% cada uno) (CIAT, 2014c).

Los datos de la pesquería de atún son agrupados para todo el PTO, por lo que es difícil identificar el comportamiento específico de la región del Domo. Sin embargo capturas de hasta 26 t/día han sido reportadas en el Domo (Ichii et al., 2002).

El atún aleta amarilla capturado en el PTO representa alrededor del 25% de la captura mundial de esta especie (Joseph, 1994). Las capturas de atún aleta amarilla en el PTO mostraron su máximo en el 2002 (443.458 t) y han disminuido hasta cerca de 223.000 t en el 2013 (Fig. 28; CIAT, 2014b). Gran parte del volumen capturado se obtiene de cardúmenes de atún asociados a manadas de una o varias especies de delfines (Fig. 29), siendo la más frecuente el delfín manchado (*Stenella attenuata*). Más de seis millones de delfines han sido muertos durante estas capturas desde que la pesquería de red de cerco inicio a mediados del siglo pasado en el PTO. A pesar de que esta captura incidental se ha reducido en casi un 99%, la actual muerte de cerca de 1,000 delfines al año representa la captura incidental de cetáceos más alta del mundo (NOAA, 2014).

Las capturas del atún barrilete han aumentado en la última década, alcanzando las 278,900 t en el 2013, un aumento del 19% con relación al promedio

capturado entre 1998-2012 (Fig. 28). Las capturas de atún patudo alcanzaron sus niveles máximos en el 2000 (148.557 t) y han disminuido hasta 80.000 t en el 2013 (Fig. 28; ISSF, 2015; CIAT, 2014b).

PICUDOS

La principal zona de captura de picudos es la región que circunda al Domo, desde el litoral de Centroamérica hasta los 120° O, y entre los paralelos 5° N y 20° N (Eslava-Vargas et al., 2013). En el PTO, la captura del pez espada asociada a redes de cerco ha aumentado de cerca de 10.000 t en el 2005 a 20.000 t en el 2012 (Fig. 30). Las capturas anuales de marlín azul y marlín rayado, también en redes de cerco, han promediado cerca de 3,8000 t para el azul y 2.000 t para el rayado (CIAT, 2014a; Hall y Roman, 2013).

Los picudos mantienen pesquerías deportivas multimillonarias en Guatemala, Costa Rica y Panamá, y su migración estacional entre las zonas costeras de Centro América y la periferia del Domo ayuda a mantener esta actividad económica en la región. Más de 86.000 turistas en Panamá se dedicaron a la pesca deportiva en el 2011 generando cerca de US\$170 millones en ventas (TBF, 2013). En Costa Rica se ha estimado que la pesca deportiva genera cerca de 63.000 empleos directos e indirectos y US\$599 millones/año a la economía del país (IICE, 2010). Sin embargo, la expansión de las pesquerías de atún y palangre a partir de la década de 1960 ha producido una notoria reducción en las poblaciones de picudos (Fig. 31).

Las tasas de mortalidad asociadas a la pesca incidental exceden significativamente los niveles biológicamente sostenibles de estas especies (Sakagawa, 1989; Erhardt, 2015). La abundancia regional del pez vela ha disminuido en un 80% desde 1964, y el tamaño de captura (en pesca deportiva) se ha reducido en al menos un 35% (Erhardt y Fitchet, 2006).

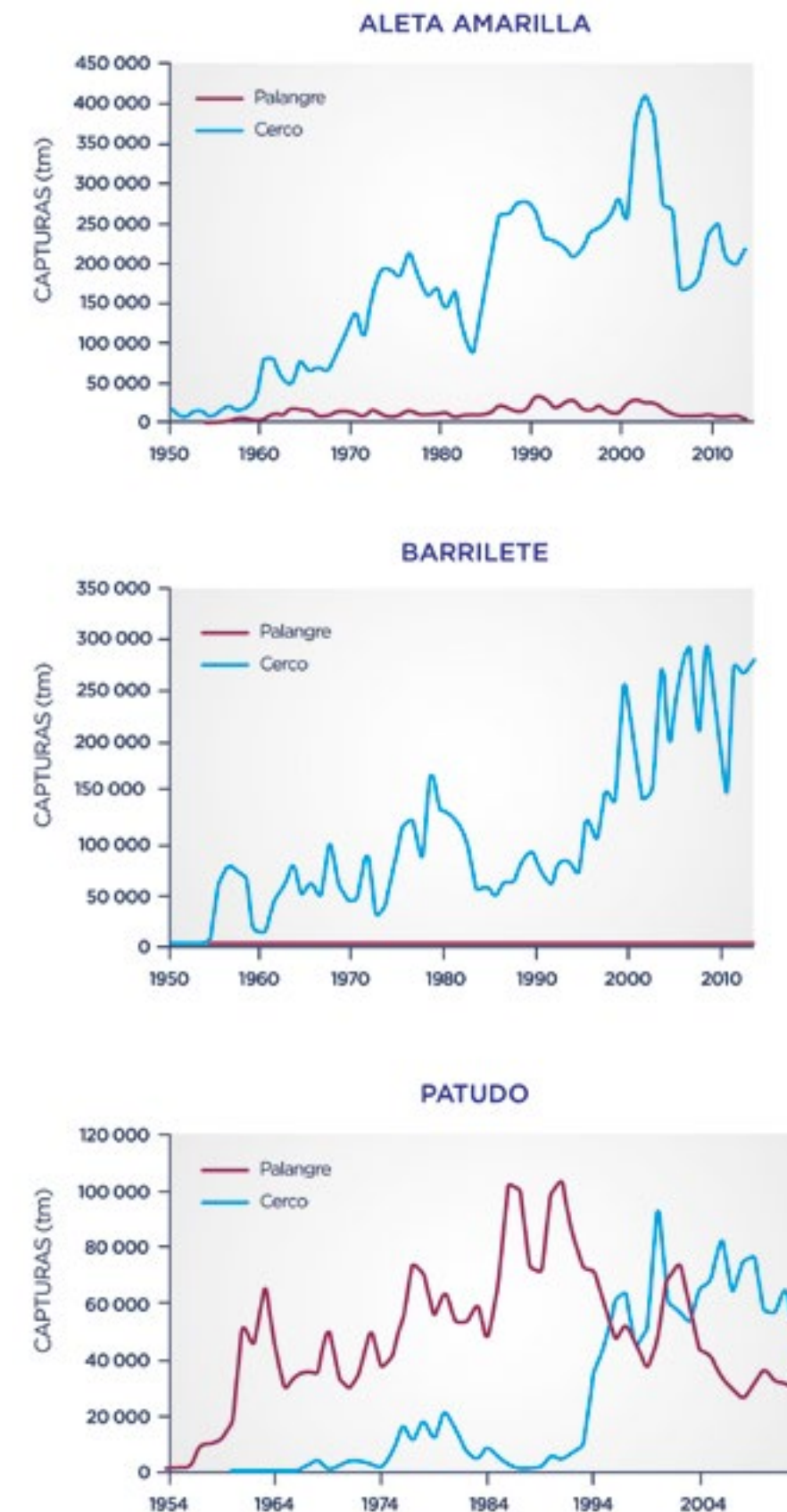


Figura 27. Volúmenes capturados de tres especies de atún en el PTO con dos tipos de arte de pesca (palangre y cerco; Adaptado de ISSF, 2015).

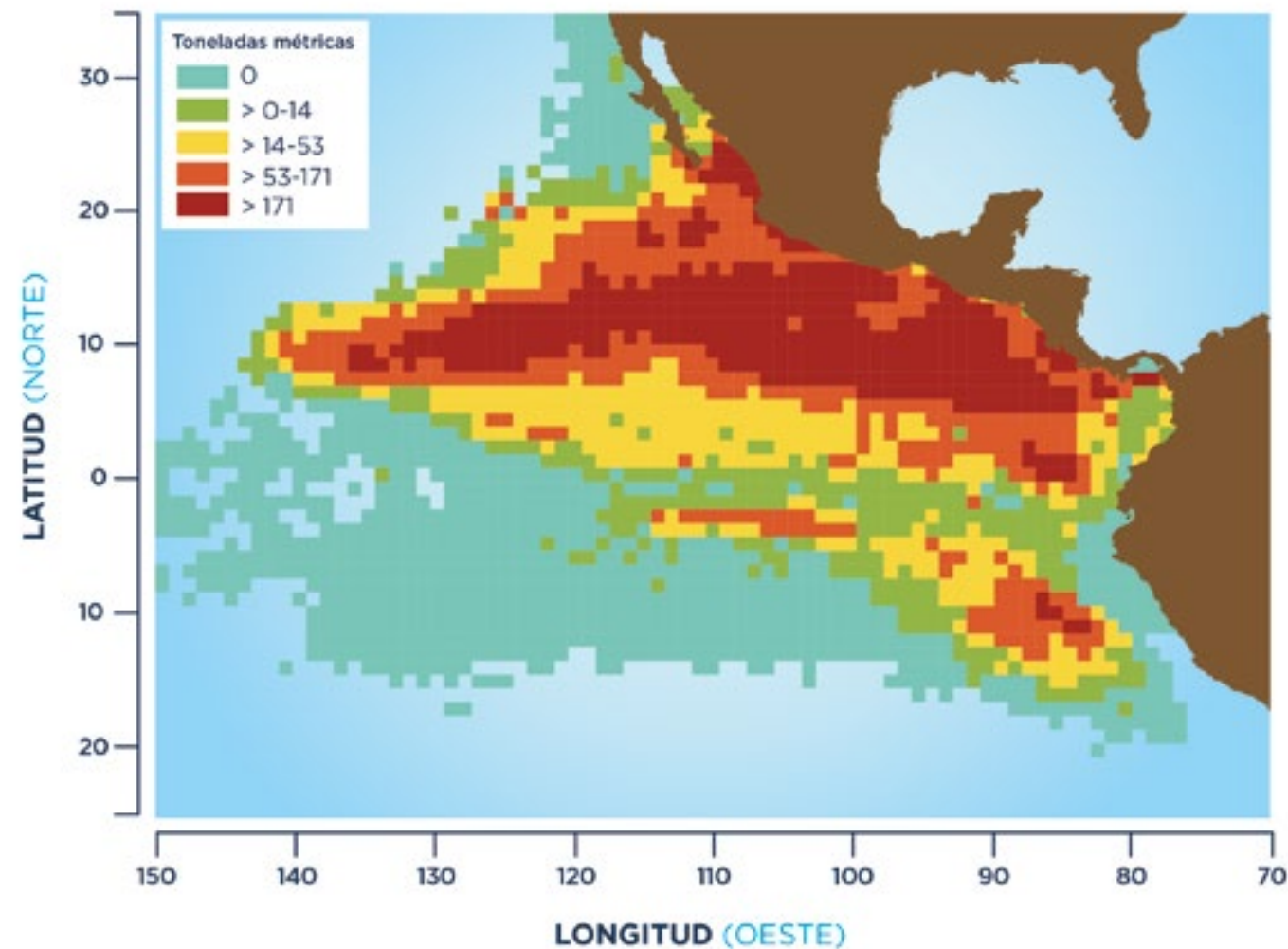


Figura 28. Captura promedio anual del atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) en el PTO durante el período 1985-1999. Estas capturas se limitan a aquellas asociadas a manadas de delfines (Adaptado de CIAT, 2002).

TIBURONES

La intensa captura de tiburón que tienen lento crecimiento, maduración sexual tardía y baja fecundidad, ha hecho que muchas especies como el punta blanca oceánico (*Carcharhinus longimanus*), el sedoso (*C. falciformis*), el zorro (*Alopias* spp.) y el martillo (*Sphyrna* spp.), estén clasificadas ya como vulnerables en el PTO.

La captura de tiburones, especialmente por palangre en la zona costera de Centro América, tiene magnitudes impresionantes y ha generado la disminución y hasta colapso de algunas

poblaciones. Sólo los desembarcos de palangre en Costa Rica han fluctuado entre 633.058 tiburones/año (2009) y 372.000 tiburones/año (2014). Estas descargas han estado dominadas por el tiburón gris (una mezcla de tiburón gris, punta blanca oceánico y puntas plateadas) y una proporción menor de tiburón azul (*Prionace glauca*).

A esta masiva captura por la flota palangrera deben sumarse los más de 37.000 tiburones capturados anualmente por la flota atunera de cerco en el PTO. Aunque esta pesquería no retiene los tiburones capturados, su impacto es relevante. Durante el cierre de la red de cerco se generan bajos niveles de oxígeno y aumenta la temperatura, lo que eleva

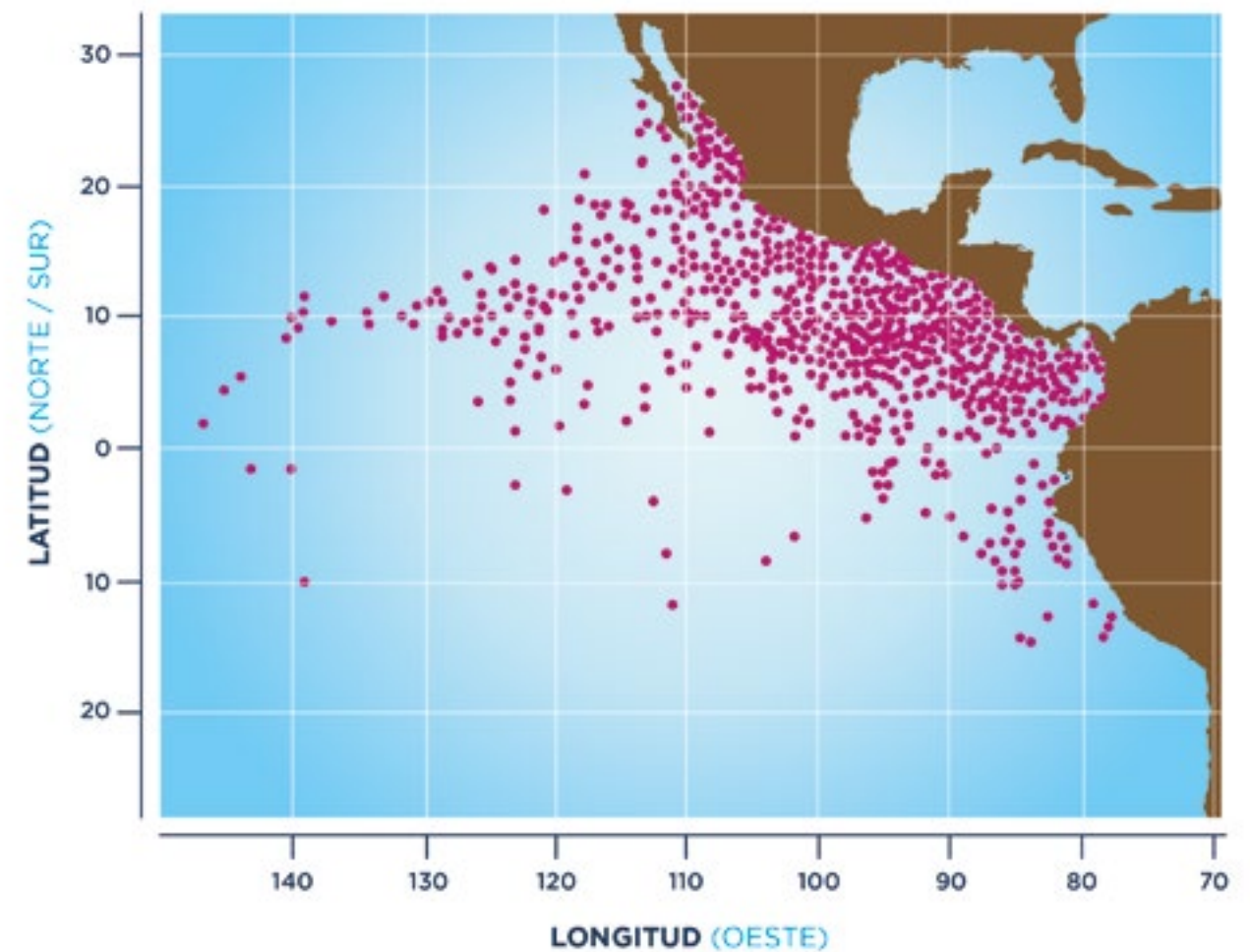


Figura 29. Lances de red de cerco con capturas de pez vela en el PTO (Adaptado de Hall y Roman, 2013).

los niveles de estrés y reduce la sobrevivencia de muchos organismos (Hall y Roman, 2013; Travassos et al., 2015). Al quedar capturados en la redes, cerca del 18% de los tiburones mueren y al ser izados un 85% de los restantes mueren (Poisson et al., 2014).

En la pesquería con red de cerco el tiburón sedoso representa entre el 75 y 93% de los tiburones capturados (Fig. 32). Esta especie ha mostrado en el PTO una reducción de más del 70% en sus tallas y en sus capturas/unidad de esfuerzo (Hall y Roman, 2013; Aires-da-Silva et al., 2014). Cerca de 3.400 tiburones oceánicos punta blanca fueron capturados anualmente durante el 2009-2012 y en la actualidad sus poblaciones han colapsado

(Fig. 33). Cerca de 1.900 individuos de tiburón martillo eran capturados anualmente en estas redes, pero durante 2009-2012 se capturaron únicamente entre 700 y 900 (Hall y Roman, 2013). Todas estas poblaciones muestran importantes reducciones, y sufren una creciente amenaza dada la diversidad de flotas y artes con que se pescan, la escasa información disponible y las diferentes jurisdicciones involucradas (Aires-da-Silva et al., 2015).

Estudios genéticos demuestran que los tiburones sedosos (y probablemente otras especies) son un población distintiva en el PTO al norte del Ecuador (Aires-da-Silva et al., 2015). El manejo de la sobrepesca de tiburones y las medidas de manejo en

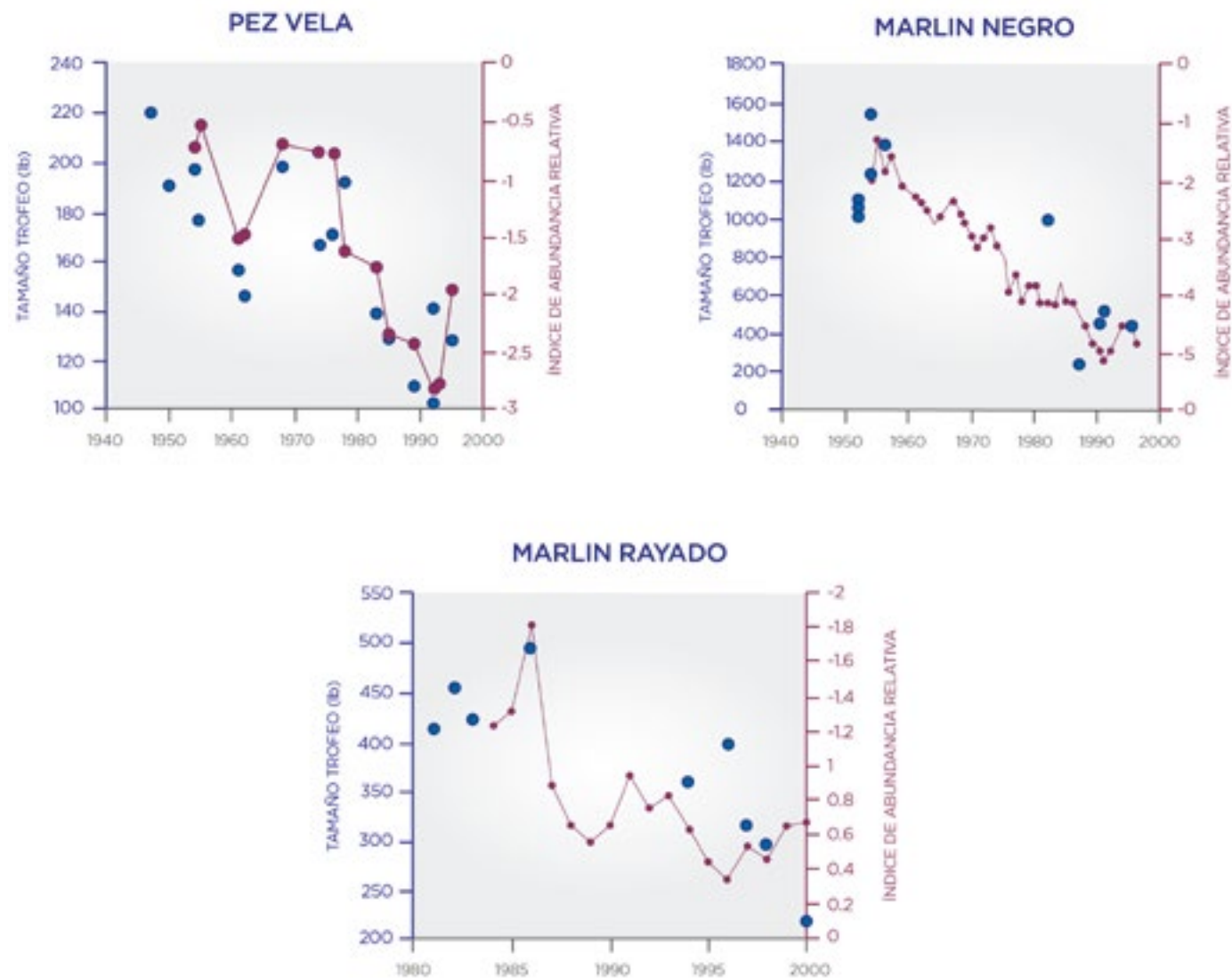


Figura 30. Abundancia relativa de la captura de picudos (Adaptado de CABA, 2015).

América Latina deben de considerar las diferencias poblacionales. La disminución y colapso de muchas de estas pesquerías, y sus implicaciones ecológicas y económicas, demandan urgentes medidas de manejo de alcance internacional.

MANTAS Y RAYAS

Otro grupo de especies amenazadas por la sobrepesca son las mantas y rayas. Al igual que los tiburones, las características de su ciclo de vida los

hace susceptibles a la sobrepesca. Los mobúlidos son longevos, tienen períodos de gestación de cerca de un año y producen solamente 1 o 2 crías cada vez.

La manta raya gigante (*Manta birostris*) es la más grande de los mobúlidos existentes y clasificada como una especie vulnerable (UICN, 2015). Dentro de su amplio rango de distribución algunas zonas muestran reducciones de hasta un 80% en sus poblaciones. En promedio se estima que su población a nivel global se ha reducido en un 30% (UICN, 2015). En el PTO, la captura promedio de

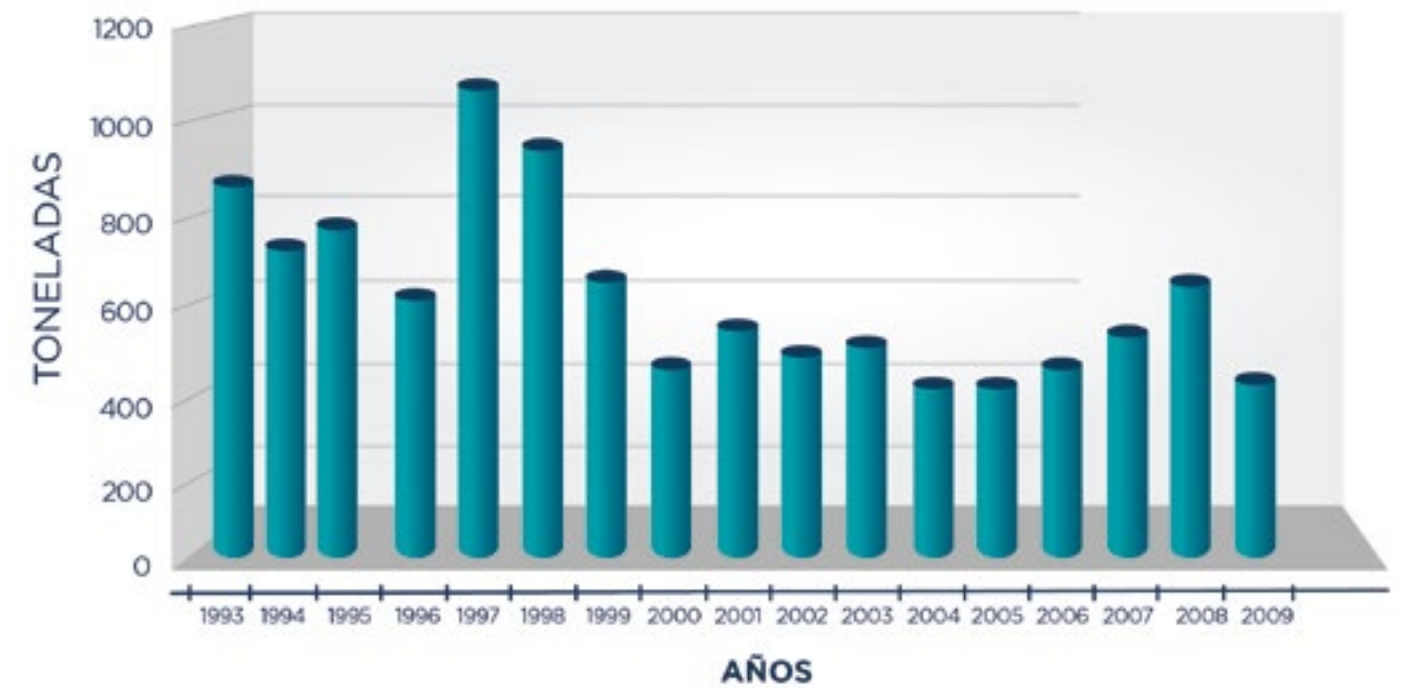


Figura 31. Capturas de tiburón sedoso (*Carcharhinus falciformes*) en las operaciones de red de cerco en el PTO (Adaptado de Hall y Roman, 2013).

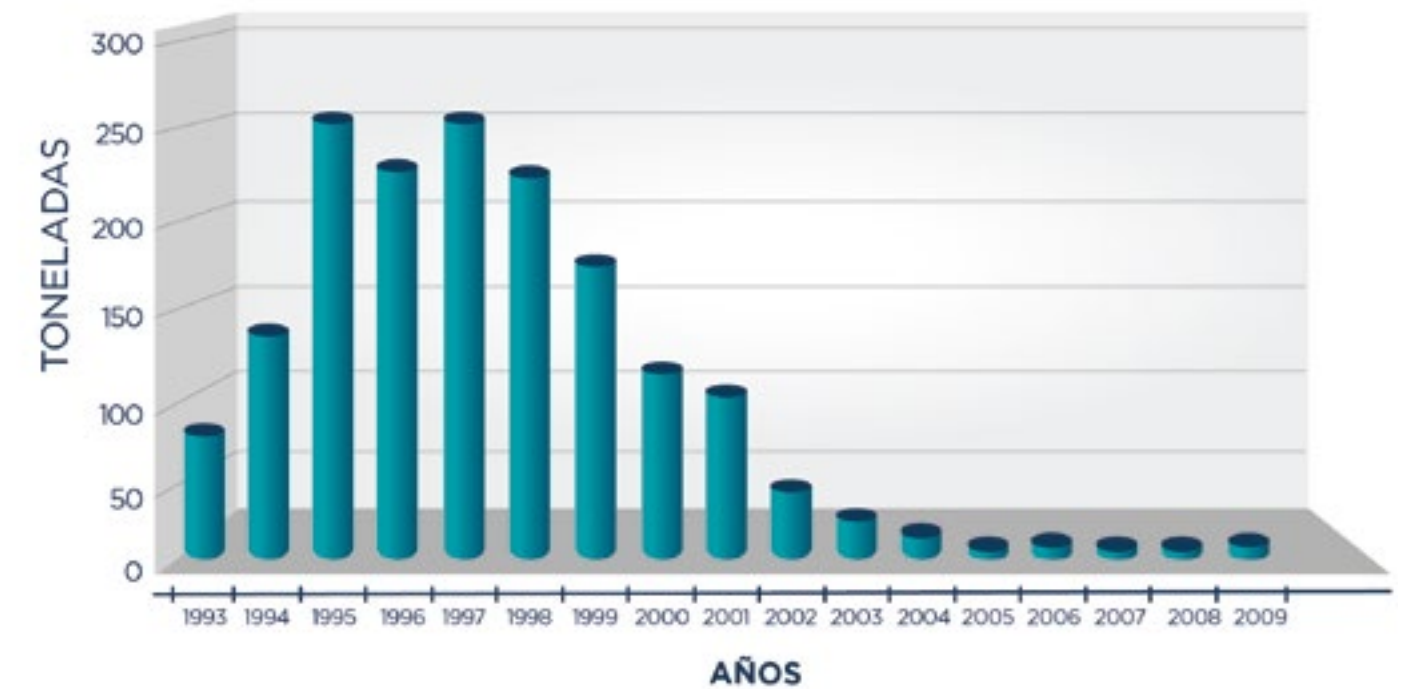


Figura 32. Capturas de tiburón punta blanca oceánico (*Carcharhinus longimanus*) en redes de cerco en el PTO (Adaptado de Hall y Roman, 2013).

mobúlidos para el período 1996-2013 fue de 2.774 ind/año, concentrada en la región del Domo en las capturas asociadas a manchas de delfines (Fig. 34; Croll et al., 2015).

CALAMAR GIGANTE

El calamar gigante (*Dosidicus gigas*) es la principal especie de calamar capturado en el PTO, donde representa un importante recurso pesquero. Las principales zonas de pesca se concentran entre los 7-9° N y 92-100° O, siendo particularmente abundante alrededor del Domo (Ichii et al., 2002, Chen et al., 2014a). En 1980 las capturas en la región alcanzaron 19.000 toneladas, para luego subir a 121.000 toneladas en 1996. Desde entonces

han fluctuado ampliamente entre 82.000 (2000) y 166.000 tons (2002; FAO, 2011).

Con el aumento del calentamiento del PTO, y la expansión de la ZMO, el calamar gigante está expandiendo su rango de distribución hacia las costas de California en México y EE.UU. Los desembarcos de calamar han aumentado en México y en California aunque con una gran variabilidad interanual, asociada a la presencia de El Niño (Fig. 35; Bazzino Ferreri, 2009). Es probable que las fluctuaciones en su distribución y estructura poblacional resulten en cambios importantes (positivos o negativos) en aquellas especies que dependen de él para su alimentación (ej: atunes, picudos, cetáceos, etc.) o en aquellas que son su presa (ej: camarones, varias especies de peces).

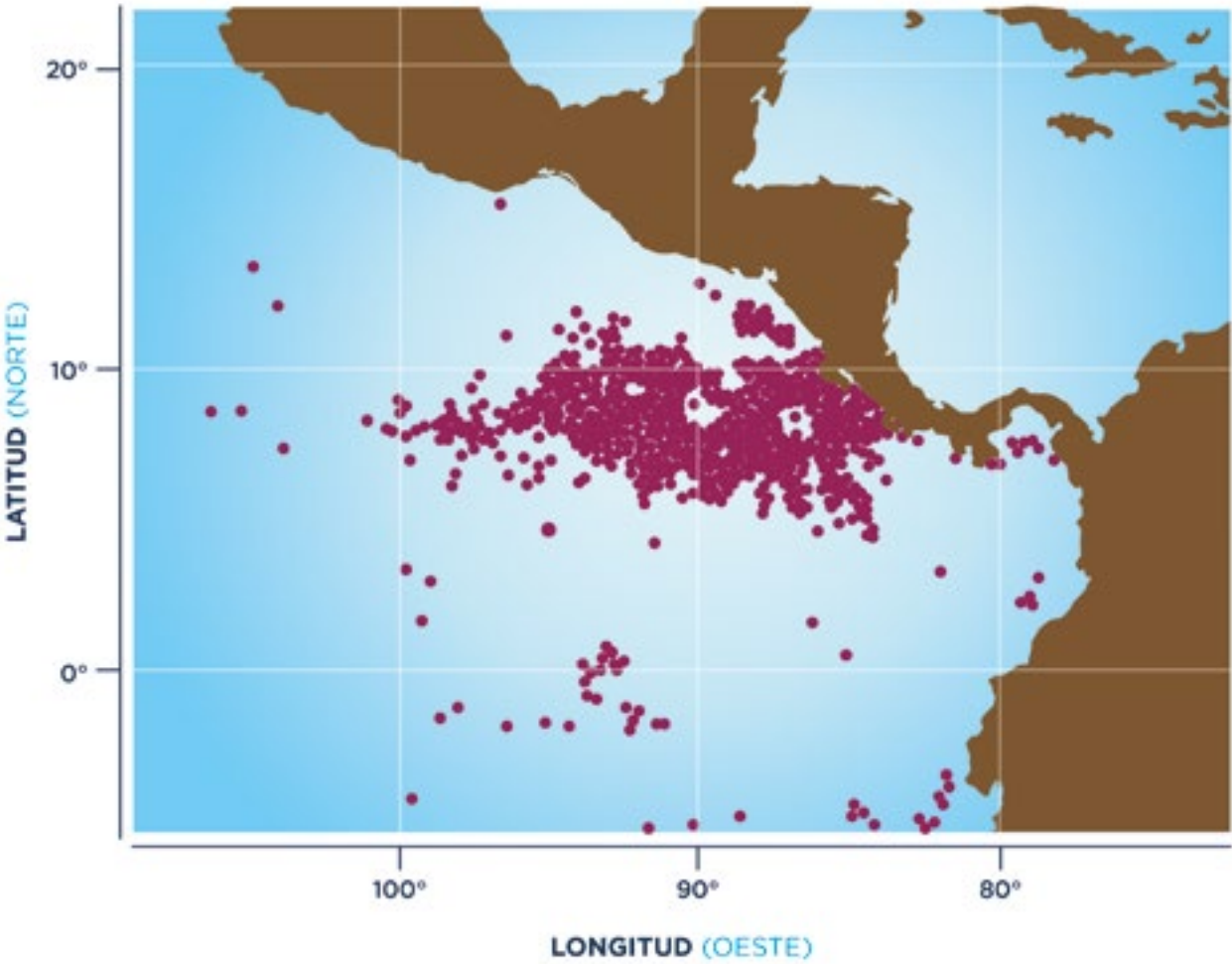


Figura 33. Distribución de las capturas de mobúlidos en el PTO (Adaptado de Croll et al., 2015).

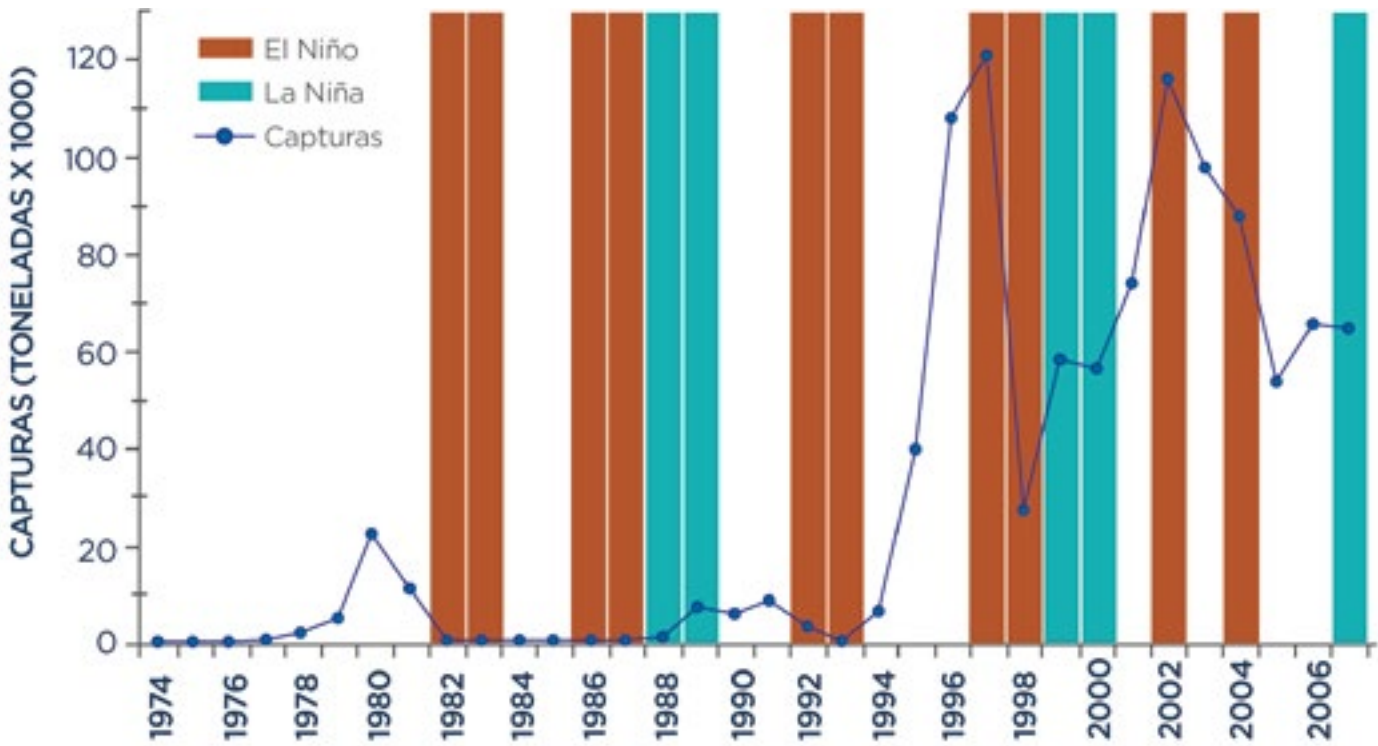


Figura 34. Capturas de calamar gigante en California y su variación durante períodos de EL Niño y de La Niña (Adaptado de Bazzino Ferreri, 2009).

CALENTAMIENTO GLOBAL

Aunque los efectos del calentamiento global en la región del Domo son poco entendidos aún, se estima que en general tendrá consecuencias definitivas sobre las áreas de surgencias y la estructura de sus poblaciones asociadas. La relevancia de esta región de alta productividad para las pesquerías y la distribución de organismos marinos en América y el Pacífico Oriental resalta la urgencia de entender los impactos que se producirán en el Domo en las próximas décadas.

A una escala mundial los océanos se han calentado, particularmente cerca de la superficie (0-70 m), a una tasa de 0.11 °C /década desde 1971 (IPPC, 2013). Al existir más calor en los océanos, el oxígeno disuelto en el agua se reduce, pues su

solubilidad disminuye con la temperatura. Aguas calientes tienden a mantenerse en la superficie, fortaleciendo una mayor estratificación de la columna de agua y reduciendo la capacidad del agua de mezclarse y transferir oxígeno a capas más profundas (Gilly et al., 2013).

La desaparición del oxígeno en las aguas superficiales es un fenómeno de importantes magnitudes. Durante el periodo 1960-2010, pérdidas de 1 m/año de la capa superficial oxigenada (>3.5 ml/L O₂) se reportaron en el océano Atlántico (Stramma et al., 2008; Stramma et al., 2010). Esto significa que en ese periodo se perdieron cerca de 5.95 x 10¹³ m³ de hábitat oxigenado para peces pelágicos (cerca del 15% del total de hábitat disponible en el Atlántico nororiental).

En el Domo, donde la capa superficial oxigenada es ya muy angosta, este tipo de cambio puede ser más rápido e impactante. Alteraciones en procesos

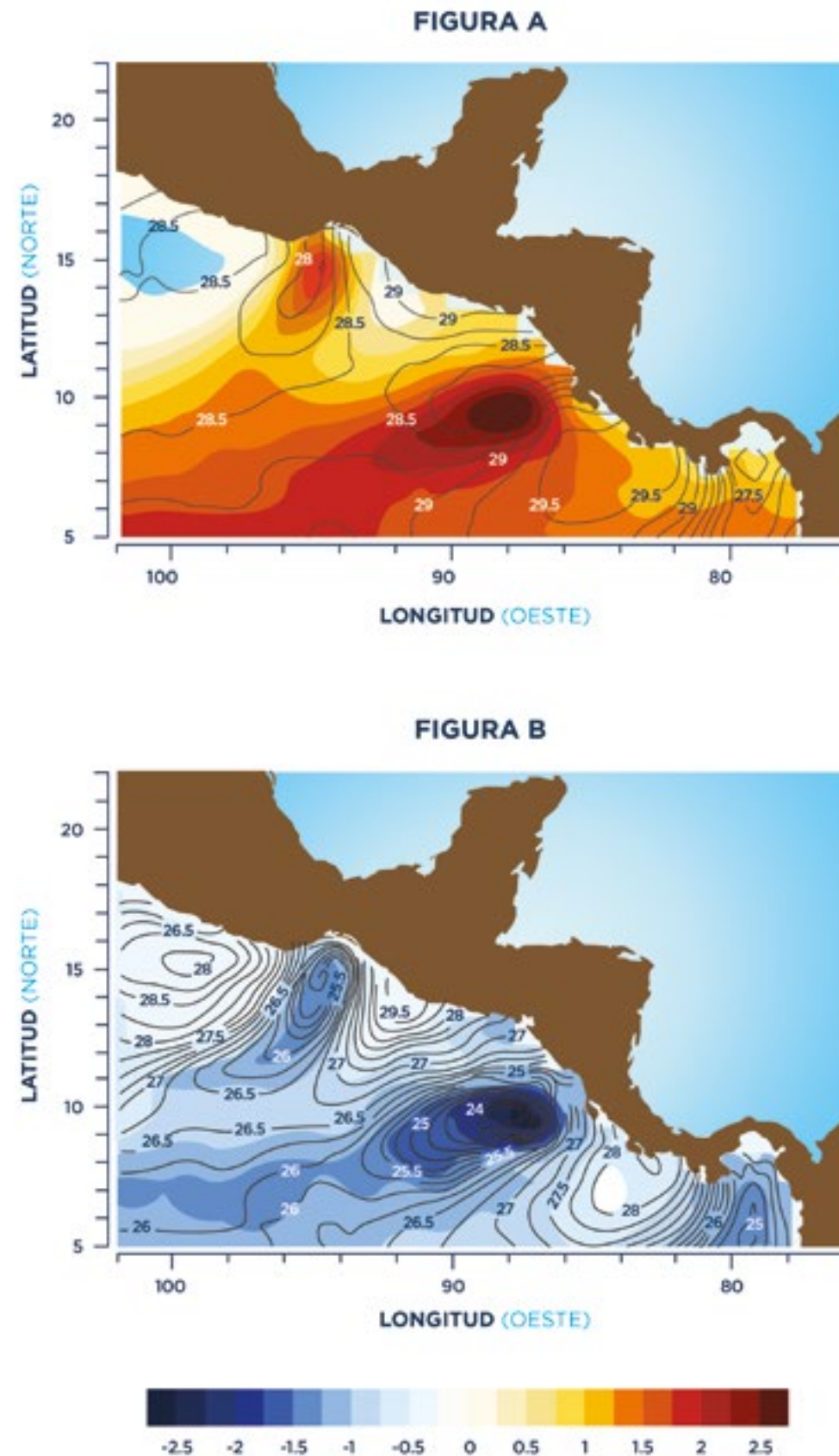


Figura 35. Anomalías en la temperatura del agua superficial en el PTO. Durante los años de El Niño (A), las temperaturas son superiores al promedio y durante los años de La Niña (B) son inferiores al promedio. En ambos casos las anomalías son más fuertes en la región del Domo (Adaptado de Alexander et al., 2012).

microbianos que generan o consumen nutrientes y gases, cambios en las redes alimentarias, en las relaciones predador-presa y en la abundancia y accesibilidad de especies de interés comercial serían esperables (Seibel, 2011; Gilly et al., 2013). Similarmente serían predecibles cambios en la influencia de la “bomba de carbono”, pues la cantidad de materia orgánica que migraría de la superficie hacia las capas profundas disminuiría (Seibel, 2011). Recursos pesqueros, como los encontrados en la región del Domo, y sujetos ya a una considerable presión pesquera, serán más sensibles a fluctuaciones climáticas interanuales o multidecadales (Perry et al., 2010).

Bajo el actual escenario de cambio climático y calentamiento del agua se prevé una gran variabilidad, fortaleciendo o debilitando los patrones típicamente asociados con El Niño de una región a otra (Fig. 36; IPPC, 2013). De fortalecerse el impacto de El Niño en la zona del Domo, se observarán más frecuentes hundimientos de la termoclina, lo que generaría una reducción en la productividad primaria y por ende en la reproducción, sobrevivencia y distribución de un gran número de especies (Fiedler, 2002b). Cualquier alteración en la productividad de la región puede afectar especies críticas del zooplancton y afectar a toda la red alimentaria (Vilchis et al., 2009). Asimismo, una disminución en la concentración de fitoplancton se traducirá en una disminución en la generación de oxígeno en los océanos.

El aumento en las concentraciones de dióxido de carbono, que está sufriendo la atmósfera del planeta, aumenta la concentración de dióxido de carbono disuelto en el océano, lo que lo hace más ácido. El aumento en la acidez del mar es probable que altere significativamente la estructura de las comunidades de fitoplancton. Su potencial impacto es considerado mayor que el aumento en la temperatura o la reducción en la disponibilidad de nutrientes (Dutkiewicz et al., 2015). La importancia ecológica y económica del Domo se basa en su alta concentración de fitoplancton.

Entender la reacción de estas comunidades al aumento en la acidez del PTO es crítico para el futuro manejo del Domo.

Pero el aumento de la acidez puede afectar también importantes grupos como los foraminíferos y pterópodos, cuyas conchas de carbonato de calcio, tienden a disolverse al aumentar la acidez (Fabry et al., 2008). La fisiología de organismos ecológica y económicamente importantes, como el calamar gigante, también sería afectada al ver reducido su metabolismo en una tercera parte y su nivel de actividad en un 45% (Rosa y Seibel, 2008). Todos estos cambios pueden alterar las cadenas alimentarias en la región del Domo y afectar sus procesos ecológicos y pesquerías asociadas.

CAPÍTULO 7

Retos para el manejo del Domo

El análisis oceanográfico, ecológico y socioeconómico del Domo, permite resaltar conclusiones relevantes para proteger su riqueza natural y los servicios ecosistémicos aportados:

- A pesar de su nombre, el Domo de Costa Rica es un recurso oceánico compartido por la región centroamericana y la comunidad internacional.
- Sus altos niveles de productividad primaria mantiene una compleja red alimentaria que enlaza (a través de migraciones estacionales y diarias) diversas zonas del PTO y las capas meso, bati y epipelagicas de la región.
- El Domo es un relevante sumidero de carbono, crítico para disminuir el efecto del calentamiento global.
- Es un importante generador de nitrógeno gaseoso, cuyas concentraciones atmosféricas son de gran relevancia climática.
- Es hábitat preferencial para especies vulnerables o en peligro de extinción (incluidas ballenas, tortugas, tiburones, rayas).
- Concentra y mantiene importantes pesquerías internacionales de atún, dorado y calamar gigante.
- Es hábitat relevante para especies de interés turístico en la región (picudos, tiburones, cetáceos, tortugas).
- En el Domo se integran dinámicamente el Alta Mar con las zonas costeras de Centro América, a través de migraciones y transporte por corrientes de diferentes especies.
- Las actividades humanas no reguladas (navegación, sobrepesca, contaminación, cambio climático) están amenazando la sostenibilidad e integridad de los ecosistemas y servicios ecosistémicos del Domo.

Aunque su importancia es evidente, el manejo de la región del Domo no es tarea fácil. La naturaleza fluctuante y estacional del Domo, su permanencia en aguas internacionales y sus incursiones en las ZEE de los países centromericanos, hace de su manejo un reto técnico y político.

El Alta Mar padece un régimen de libertad de uso que requiere la responsabilidad voluntaria de los usuarios de proteger y conservar los ecosistemas y recursos que aprovechan. La coordinación efectiva

entre los diferentes actores públicos y privados, así como la cooperación internacional son elementos fundamentales para asegurar la sostenibilidad de los recursos marinos que se benefician del Domo y, por ende, de los servicios ambientales y actividades productivas que sostienen (Fig. 38). La relevancia del Domo para la región, demanda la urgente creación e implementación de medidas de conservación y manejo tanto desde los Estados centroamericanos, como desde los organismos regionales e internacionales competentes.

Las más urgentes medidas deben orientarse a mejorar el estado de conocimiento de los tomadores de decisión sobre el Domo y sus procesos relacionados; aumentar la sensibilización en la región centroamericana sobre la relevancia del Domo en sus economías y bienestar (Fig. 39); asumir la responsabilidad de crear estructuras de gobernanza regional que permitan coordinar acciones entre países y sectores, así como implementar mecanismos de monitoreo y control en áreas remotas que permitan asegurar el cumplimiento de las regulaciones y medidas de manejo definidas como resultado de un proceso internacional, multisectorial de ordenamiento espacial marino en la porción de Alta Mar del Domo.

MANEJO DEL CONOCIMIENTO Y DIVULGACIÓN

Uno de los obstáculos para conservar y manejar el Domo es la fragmentada e incompleta información disponible sobre esta área. Entender claramente su funcionamiento y sus relaciones con las economías y ecosistemas costeros de la región es primordial. Gran cantidad de información pesquera, satelital y oceanográfica se encuentra diseminada en múltiples instituciones alrededor del mundo, tales como la NOAA, CIAT, Universidades, Agencias



Figura 36. Líneas prioritarias para alcanzar el manejo y conservación del Domo.



La implementación de talleres u otros eventos para divulgar la importancia del Domo y la relevancia de su manejo son fundamentales.

Mariamalia Rodriguez, MarViva.

Pesqueras de Centroamerica, Taiwán, Japón y EE.UU. Sistematizar esta información en atlas y reportes sinópticos mejorará significativamente el entendimiento de los procesos ecológicos y económicos asociados al Domo. También la información sistematizada apoyaría los procesos de planificación y la toma de decisiones de manejo, optimizando la efectiva reducción de los impactos generados por actividades humanas en la región.

Los servicios ambientales generados por el Domo contribuyen directamente con el bienestar de la sociedad centroamericana. Es imprescindible cuantificar y analizar los servicios de aprovisionamiento (como la pesca), regulatorios (como su efecto en el clima), ecosistémicos (como su productividad primaria y su rol en el ciclo de nutrientes), para entender el completo valor del Domo para la región (Pendleton, et al., 2014).

La valoración de estos servicios y la influencia del Domo sobre la ecología y economía de las zonas

costeras centroamericanas debe darse a conocer. Estas acciones de sensibilización requerirán de estrategias de comunicación y materiales divulgativos dirigidos hacia los decisores políticos, los sectores productivos y de conservación, así como el público en general (Fig. 40). Necesita asimismo el involucramiento de aliados a nivel internacional que apoyen la diseminación del conocimiento y la comunicación del sentido de urgencia por la toma de acción efectiva.

ALTERNATIVAS PARA LA GOBERNANZA

La naturaleza regional del Domo y su permanencia mayoritariamente fuera de las aguas jurisdiccionales de los países centroamericanos demanda el establecimiento de un esquema de gobernanza regional que involucre el Alta Mar.

Numerosas organizaciones regionales e internacionales tienen injerencia en los aspectos políticos, legales, sociales, económicos y ambientales que involucran la gobernanza de la región del Domo. Esta complejidad de arreglos institucionales y regulatorios representa tanto una oportunidad como un reto para alcanzar la gobernanza del Domo.

Muchos de estos Acuerdos y Tratados son parcialmente operativos, adscritos por unos pero no todos los países en Centro América, o altamente sectoriales en su enfoque (pesca, navegación, ambiente, etc.). Programas como el de Mares Regionales de PNUMA, aunque multisectorial, no tienen un mandato vinculante sobre actividades económicas críticas como la pesca y la navegación y, en el caso de la región del Domo, se encuentra inactivo hace ya varios años.

Aún la Convención de Naciones Unidas sobre el Derecho del Mar (CONVEMAR) es limitada en su alcance, y aunque provee directrices generales para muchas de las actividades en el Alta Mar (acciones militares, disputas limítrofes, minería de fondo, pesquerías, etc.), los temas de conservación de la diversidad biológica y el uso sostenible y equitativo de los recursos marinos no están adecuadamente cubiertos (GOC, 2015). En el 2015, la Asamblea de las Naciones Unidas decidió avanzar hacia el posible establecimiento de un Acuerdo de Implementación adscrito a la CONVEMAR, que regule la conservación y uso sostenible de la biodiversidad marina en las áreas fuera de las jurisdicciones nacionales, lo que da esperanzas de que eventualmente este vacío legal sea resuelto (Druel y Gjerde, 2014; AGNU, 2015). El acuerdo parece ser políticamente factible, debido al amplio apoyo que esta iniciativa tiene en las Naciones Unidas. Sin embargo, dichos procesos suelen ser lentos y probablemente pasarán varios años antes de que se plasme un Acuerdo detallado en el cual se establezcan directrices concretas sobre el uso de la biodiversidad en el Alta Mar, y se logren las estructuras necesarias para su implementación y

los mecanismos financieros para operacionalizarlo. Aún así, los Estados centroamericanos pueden avanzar en objetivos de conservación y manejo del Domo, trabajando a través de las estructuras ya existentes, tomando en cuenta que las capacidades financieras y humanas de muchas de estas instancias deberán ser fortalecidas, pues no existe en este momento ninguna con la capacidad para enfrentar este reto (Rochette et al., 2015).

Esta es probablemente la línea más promisoría en un futuro cercano. Para el manejo del Domo se requerirá de un ente coordinador, enfocado exclusivamente en propiciar el manejo y uso sostenible de la porción de Alta Mar en dicha región, impulsando una activa cooperación internacional para posibilitar su efectividad y cumplimiento. El modelo de la Alianza del Mar Sargaso, creada en el 2010 por iniciativa del Gobierno de Bermuda, podría ser una alternativa viable de replicar (Laffoley et al., 2011).

CUMPLIMIENTO

La mayoría de los países dependientes del Domo poseen una escasa capacidad técnica, humana y financiera para implementar medidas efectivas de manejo y asegurar su cumplimiento. Con un limitado control sobre sus aguas costeras, el reto de establecer medidas de manejo en aguas internacionales es todavía mayor. Por esta razón, la cooperación entre los Estados será fundamental para fortalecer la capacidad regional de control y para asegurar la transferencia de herramientas

funcionarios en el uso de nuevas tecnologías es primordial. También, el unir esfuerzos y construir una visión regional conjunta entre los países fortalecerá el acceso al respaldo de donantes y cooperantes internacionales que busquen contribuir a lograr impactos de conservación y desarrollo sostenible a nivel regional.



La publicación de información sobre el Domo, sus recursos y los retos para su manejo son fundamentales para elevar la concientización de su relevancia.

Mecanismos de control de bajo costo pueden establecerse en la región, una vez que la estructura de gobernanza y las directrices de manejo estén definidas. Patrullar utilizando botes, aviones y aún satélites en tiempo real, son opciones muy costosas y poco viables para los países interesados, pero cada año surgen nuevas tecnologías, menos costosas y más eficaces (Brooke et al., 2010).

El uso de dispositivos de monitoreo remoto en embarcaciones (como VMS y AIS) deberán ser obligatorios en las flotas operando en la región. Su uso puede aumentar significativamente la capacidad de monitorear y controlar el cumplimiento de los esquemas de separación de tráfico y zonificaciones que eventualmente se establezcan a un bajo costo. Asimismo, el análisis de los patrones históricos de pesca y navegación en la región contribuirían a reducir la inversión en control y vigilancia.

También, acuerdos bilaterales o regionales apropiadamente implementados, el uso de instrumentos internacionales contra la pesca ilegal, no reportada y no regulada (como el Acuerdo de Medidas del Estado Rector del Puerto de la FAO), la creación de base de datos y estándares regionales para los barcos operando en el Domo, son otras acciones viables y de costo razonable para la región.

Las actividades de control deben de estar apoyadas por un adecuado marco normativo. Áreas de las ZEE que son regularmente ocupadas por el Domo pueden ser sujetas a marcos normativos homólogos que faciliten las actividades de detección, respuesta y enjuiciamiento. En la mayoría de los países, los marcos regulatorios deberán adaptarse para permitir denuncias voluntarias, el uso de evidencia fotográfica y la información derivada de dispositivos como hidrófonos, balizas, imágenes satelitales y otros medios de detección remota. Las sanciones establecidas en el marco legal deben ser lo suficientemente severas como para tener carácter disuasorio.

EL RETO A FUTURO

Alcanzar el manejo y conservación de la región del Domo es un objetivo de importancia regional. Lograrlo es, claramente, un reto de grandes proporciones. Los importantes intereses económicos en la región, la ausencia de un marco legal que permita velar por la conservación de su biodiversidad, el fragmentando marco institucional con diferentes y específicos intereses, lo difícil de garantizar el cumplimiento en el Alta Mar y la naturaleza cambiante del Domo mismo complican el trabajo.

Sin embargo, para los países de Centro América es vital conservar los nexos ecológicos y económicos que existen entre sus costas y la región del Domo, propiciando la conservación de sus hábitats y servicios ecosistémicos. Países como México, Ecuador y EE.UU., que tienen intereses económicos y ambientales relevantes en esta región deben de unir sus esfuerzos para alcanzar ese objetivo.

El trabajo en bloque, a través de las agencias internacionales existentes, es un claro camino a seguir. Organizaciones como la CIAT, la OMI y el PNUMA están llamadas a cumplir un papel de gran relevancia en el manejo de la región del Domo. Es claro que un trabajo previo de concientización en el entorno político y social de la región será necesario.

Esperamos que esta publicación aporte a este proceso de concientización y divulgación sobre la relevancia del Domo y ayude a alcanzar el manejo y conservación de esta importante región.

Literatura Citada

Abramson, L. 2012. Vessel strikes and acoustic impacts. Report of a Joint Working Group of the Gulf of the Farallones and Cordell Bank National Marine Sanctuaries Advisory Councils. 44 pp.

Adams, D.K. y G. R. Flierl. 2010. Modeled interactions of mesoscale eddies with the East Pacific Rise: Implications for larval dispersal. *Deep-Sea Research I* (57): 1163-1176.

Agusti, S., J. I. González-Gordillo, D. Vaqué, M. Estrada, M. I. Cerezo, G. Salazar, J. M. Gasol y C. M. Duarte. 2015. Ubiquitous healthy diatoms in the deep sea confirm deep carbon injection by the biological pump. *Nature Communications* 6: 7608. DOI:10.1038/ncomms8608

Ahlgren, H. A., A. Noble, A. P. Patton, K. Roache-Johnson, L. Jackson, D. Robinson, C. McKay, L.R. Moore, M. Saito y G. Rocap. 2014. The unique trace metal and mixed layer conditions of the Costa Rica upwelling dome support a distinct and dense community of *Synechococcus*. *Limnology and Oceanography*, 59(6): 2166-2184.

Aires-da-Silva, A., C. Lennert-Cody, M. N. Maunder y M. Román-Verdesoto. 2014. A collaborative attempt to conduct a stock assesment for the silky shark in the Eastern pacific (1993-2010): Update report. InterAmerican Tropical Tuna Commission. Scientific Advisory Commiitee. V Meeting. Document SAC-05- INF-F . 28 pp.

Aires da Silva, A., C. Lennert Cody, M. N. Maunder, M. Román Verdesoto y M.G. Hinton. 2015. stock status indicators for silky sharks in the Eastern Pacific Ocean 6th Meeting of the IATTC Scientific Advisory Meeting (Document SAC 06 08b). Comisión Interamericana del Atún Tropical. La Jolla, California (USA).

Alegre, A., F. Menard, R. Tafur, P. Espinoza, J. Arguelles, V. Maehara, O. Flores, M. Simier, A. Bertrand. 2014. Comprehensive model of Jumbo squid *Dosidicus gigas* Trophic ecology in the Northern Humboldt Current System. *Plos One* 9(1) e85919. DOI:10.1371/journal.pone.0085919.

Alexander, M.A.; H. Seo; S. P. Xie; J. D. Scott. 2012. ENSO's impact on the gap wind regions of the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Journal of Climate*. Vol 25: 3549-3565.

Alfaro, E.J. y O. Lizano. 2001. Algunas relaciones entre las zonas de surgenica del Pacífico Centroamericano y los océanos Pacífico y Atlántico Tropical. *Revista de Biología Tropical*. 49. Supl. 2: 185-193.

Ambriz-Arreola, I., J. Gómez-Gutiérrez, M. C. Franco-Gordo, E. R. Koza. 2015. Reproductive biology, embryo and early larval morphology, and development rates of krill (*Euphausia lamelligera* and *Euphausia distinguenda*) endemic to the Eastern Tropical Pacific. Sexuality and early development in aquatic organisms. 143-161. DOI: 10.3354/sedao00014

Ameer A y O. Linden (editores). 2008. Maritime traffic effects on biodiversity in the Mediterranean Sea: Review of impacts, priority areas and mitigation measures. Malaga, Spain: IUCN Centre for Mediterranean Cooperation. 184 pp.

Arcos, F. y A. Fleminger. 1986. Distribution of filter-feeding calanoids copepods in the Eastern equatorial pacific. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report Vol 27: 170-187.

Asamblea General de Naciones Unidas. 2015. Resolución A/69/L.65.25 de junio 2015.

Bailey, H., B.R. Mate, D.M. Palacios, L. Irvine, S.J. Bograd y D.P. Costa. 2009. Behavioural estimation of blue whale movements in the Northeast Pacific from state-space model analysis of satellite tracks. *Endangered Species Research* Vol. 10: 93-106 DOI:10.3354/esr00239

Ballance, L.T.; R.L. Pitman y P.C. Fidler. 2006. Oceanographic influences on seabirds and cetaceans of the Eastern Tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69: 360–390.

Balmaseda, M.A., K. Mogensena y A.T. Weaver. 2013. Evaluation of the ECMWF ocean reanalysis system ORAS4. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 139: 1132–1161.

Barber, R.T. y F.P. Chavez. 1991. Regulation of primary productivity rate in the equatorial pacific. *Limnology and Oceanography*. 36(8): 1803-1815.

Bazzino Ferreri, G.A., 2009. Calamar gigante (*Dosidicus gigas*) y cambio climático: adaptaciones y vulnerabilidad. En: E. Rivera-Arriaga; I. Azuz-Adeath; L. Alpuche Gual y G.J. Villalobos-Zapata (eds.); p. 473-482. Cambio climático en México un enfoque costero-marino. Universidad Autónoma de Campeche Cetys- Universidad, Gobierno del Estado de Campeche. 944 pp.

Betancur, M.J. y I. Martínez. 2003. Foraminíferos bentónicos recientes en sedimentos de fondo de la cuenca de Panamá (Pacífico Colombiano), como indicadores de productividad y oxigenación. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras Invemar*. Vol. 32 (1): 93-123.

Bianchi, D; E.D. Galbraith; D.A. Carozza; K.A.S. Mislan y C.A. Stock. 2013. Intensification of open-ocean oxygen depletion by vertically migrating animals. *Nat Geosci* Vol. 6(7): 545–548.

Boyce, D. G.; D. P. Tittensor y B. Worm. 2008. Effects of temperature on global patterns of tuna and billfish richness. *Marine Ecology Progress Series* 355: 267-276.

Branch, T.A.; K. M. Stafford; D, M. Palacios; C. Allison; J.L. Bannister; C.L. K. Burton; E. Cabrera; C.A. Carlson; B. Galleti-Vernazzani; P.C. Gill; R. Huckle-Gaete; K.C.S. Jenner; M.N. Jenner; K.Matsuoka; Y.A. Miklaev; T. Miyashita; M.G. Morrice; S. Nishiwaki; V.J. Sturrock; D. Tormosov; R.C. Anderson; A.N. Baker; P.B. Best; P. Borsa; R.L: Brownell Jr.; S. Childerhouse; K.P. Findlay; T. Gerrodetter; A.D. Ilangakoon; M. Joergensen; B. Kahn; D.K. Ljungblad; B. Maughan; R.D. Mccauley; S.Mckay; T.F. Norris; Oman Whale and Dolphin Research Group; S. Rankin; F. Samaran; D. Thiele; K. Van Waerebeek y R.M. Warneke. 2007. Past and present distribution, densities and movements of blue whales *Balaenoptera musculus* in the Southern Hemisphere and northern Indian Ocean. *Mammal Review* Vol. 37(2): 116–175.

Braun, C. D.; M. B. Kaplan, A. Z. Horodysky y J. K. Llopiz. 2015. Satellite telemetry reveals physical processes driving billfish behavior. *Animal Biotelemetry*. 3:2. 16 pp. DOI: 10.1186/s40317-014-0020-9

Brenes, C.L., 1985. Condiciones de movimiento geostrófico para la corriente costera de Costa Rica. *Uniciencia* 2 (1): 21-27.

Brenes, C.L., A- Hernández y J. Campos. 2000. Distribución espacial de capturas de tiburón pelágico en el pacífico nicaragüense y su relación con algunas variables oceanográficas. *Rev. Bio. Trop.* 48 (2/3): 399-41.

Brenes, C.L., M.F. Lavin y A. Mascarenhas. 2008. Geostrophic circulation between the Costa Rica Dome and Central America. *Deep-Sea Research I. Oceanographic Research Papers* 55(5): 608-629. DOI: 10.1016/j.dsr.2008.02.005

Brill, R.W.; K. A. Bigelow; M.K. Musyl; K.A. Fritches y E.J. Warrant. 2005. Bigeye Tuna (*Thunnus obesus*) behavior and physiology and their relevance to stock assesments and fishery biology. *Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 57(2): 142-161.

Brinton. E. 1962. The distribution of Pacific euphausiids. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography*. 8 (2): 51-269.
Broenkow, W.W.. 1965. The distribution of nutrients in the Costa Rica Dome in the eastern tropical Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography* 10: 40–52.

Brooke S.D.; Lim T.Y.; y J.A. Ardron. 2010. Surveillance and enforcement of remote

maritime areas. Paper 1: surveillance technical options. *Marine Conservation Biology Institute, USA*. 39 pp.

Brower, K.. 2009. Still Blue. *National Geographic Magazine*. <http://ngm.nationalgeographic.com/print/2009/03/blue-whales/brower-text>

Carton, J. A. y B. S. Giese. 2008. A reanalysis of ocean climate using Simple Ocean Data Assimilation (SODA). *Monthly Weather Review* 136: 2999-3017.

Cass, C. J.. 2011. A comparative study of eucalanoid copepods residing in different oxygen environments in the Eastern Tropical North Pacific: An emphasis on physiology and biochemistry. Ph.D. Dissertation. University of South Florida. 165 p. <http://scholarcommons.usf.edu/etd/3036>

Castellote, M.; C.W. Clark. y M.O. Lammers. 2006. Potential negative effects in the reproduction and survival on fin whales (*Balaenoptera physalus*) by shipping and airgun noise. *International Whaling Commission Scientific Committee*. SC/62/E3. 12 pp.

Catul, V.; M. Gauns y P.K. Karuppasamy. 2009. A Review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 21 (3): 339-354.

Central America Billfish Association. 2015. Report on the 2015 CABA Billfish Forum. Puerto Jiménez, Costa Rica. 18 julio 2015. 17 pp.

Chandler, T. y J. Calambokidis. 2004. Costa Rica Dome blue whale cruise report. Cascadia Research Collective. 6 pp. <http://www.cascadiaresearch.org/reports/CRUISE%20REPORT.pdf>

Chavez, F.P.; P.G. Strutton, G.E.Friederich, R.A.Feely, G.C.Feldman, D.G.Foley, M.J. McPhaden. 1999. Biological and Chemical Response of the Equatorial Pacific Ocean to the 1997-98 El Niño. *Science* 286 (5447): 2126-2131.

Chen, Y.Q.. 1986. Vertical distribution of pelagic copepods. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report* 27: 205-227.

Chen X., J. Li ; B. Liu; Y. Chen; G. Li, Z. Fang; y S. Tian.. 2014a. Age, growth and population structure of jumbo flying squid *Dosidicus gigas*, off the Costa Rica Dome. *Journal of the Marine Biological Association*. 93 (Special Issue 02): 567-573.

Chen X., J. Li; B. Liu; G. Li; y H. Lu. 2014 b. Fishery biology of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* off Costa Rica Dome. *Journal of Ocean University of China*. 13: 485-490. DOI: 10.1007/s11802-014-2165-9.

Childress, J. y B. A Siebel. 1998. Life at stable oxygen levels: adaptations of animals to oceanic oxygen minimum layers. *J. Journal of Experimental Biology*. 201: 1223–1232.

Clark, C. W., W. T. Ellison, B. L. Southall, L. Hatch, S. M. Van Parijs, A. Frankel, D. Ponirakis. 2009. Acoustic masking in marine ecosystems: intuitions, analysis, and implication. *Marine Ecology Progress Series* 395: 201-222.

Collard, S.B. 1970. Forage of Some Eastern Pacific Midwater Fishes. *Copeia*. Vol.1970 (2): 348-354

Convention on Biological Diversity. 2012. Scientific synthesis on the Impacts of underwater noise on marine and coastal biodiversity and habitats. UNEP/CBD/SBSTTA/16/INF/12. Montreal, Canada. 93pp.

Comisión Interamericana del Atún Tropical. 2012. Conservation Status and habitat use of sea turtles in the Eastern Pacific Ocean. CIT-CC8-2011-Tec.1. 27 pp.

Comisión Interamericana del Atún Tropical. 2014a. Resultados preliminares de actividades de investigación colaborativa de la CIAT sobre el Dorado en el océano Pacífico oreiental y plan de investigación futura. Documento SAC-05-11b. 27 pp.

Comisión Interamericana del Atún Tropical. 2014b. Los atunes y peces picudos en el océano Pacífico Oriental en el 2013. Informe de la Situación de la Pesquería No. 12. 180 pp.

Comisión Interamericana del Atún Tropical. 2014c. Los atunes y peces picudos en el océano Pacífico Oriental en el 2013. 87 a. Reunión Documento IATCC-87-

COCATRAM, 2013. Origen y Destino de la Carga en Centroamerica. 39 pp. http://issuu.com/cocatram/docs/origen_y_destino_de_la_carga_mariti/0

Codispoti, L.A. 2010. Interesting Times for Marine N2O. Science. 327 :1339-1340.

Contreras, F. ; L. Sánchez-Velasco; E. Beier; V. Godínez; M. Lavín. 2014. Mesoscale cyclonic eddy and larval fish Distribution in the Southern Gulf of California (July 2010). 144th Annual Meeting of the American Fisheries Society. <https://afs.confex.com/afs/2014/webprogram/Paper15433.html>

Croll, D.A.; K. Newton; K. Weng; F. Galvan; M. Portvliet y J. O’Sullivan. 2010. Movement patterns and fisheries bycatch of manta rays (*Mobula japanica*) off Baja California Sur. En:http://conservationscience.com.mx/presentations/Fisheries_Community/Croll_Fisheries%20and%20Communities.pdf

Croll, D.A.; K.M.Newton; K. Weng; F. Galván-Magaña; J. O’Sullivan y H. Dewar. 2012. Movement and habitat use by the spine-tail devil ray in the Eastern Pacific Ocean. Marine Ecology Progress Series 465: 193-200.

Croll, D.A.; H. Dewar; N. K. Dulvy; D. Fernando; M. P. Francis; F. Galván-Magaña; M. Hall; S. Heinrichs; A. Marshall; D. McCauley; K. M. Newton; G. Notarbartolo-Di-Sciarai; M. O’Malley; J. O’Sullivan; M. Poorvliet; M. Roman; G. Steven; B. R. Tershy y W. T. White. 2015. Vulnerabilities and fisheries impacts: the uncertain future of manta and devil rays. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 26 (3): 562-575

Cronwell, T. 1958. Thermocline topography, horizontal currents and “ridging” in the eastern tropical Pacific. Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin. 3. (3): 135-164.

Cubero-Pardo, P. y D.A. Martínez-Cascante. 2013. Análisis de la pesquería de atún en la zona económica exclusiva del Pacífico de Costa Rica. FECOP, San José, Costa Rica. 60 pp.

Currie, J.J.; S.H. Stack; S.K. Easterly; G.D. Kaufman y E.Martinez. 2015. Modeling whale-vessel encounters: the role of speed in mitigating collisions with humpback whales (Megaptera novaeangliae). International Whaling Commission Scientific Committee. SC/66a/HIM/3. 17 pp.

Danil, K. y S.J. Chivers. 2006. Habitat-based spatial and temporal variability in life history characteristics of female common dolphins *Delphinus delphis* in the eastern tropical Pacific. Marine Ecology Progress Series. 318: 277-286.

David, L.; S. Alleaume y C. Guinet. 2011. Evaluation of the potencial of collision between fin whales and maritime traffic in the north-western Mediterranean Sea in summer and mitigation solutions. Journal of Marine Animals and their Ecology 4 (1): 17-28..

Davison, P.C.; D.M.Checkley; J.A. Koslow y J.Barlow. 2013. Carbon export mediated by mesopelagic fishes in the northeast Pacific Ocean. Progress in Oceanography. 116:14-30.

De Anda-Montanez, J.A., A. Amador-Buenrostro; S. Martínez-Aguilar y A. Muhlia-Almazana. 2004. Spatial analysis of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) catch rate and its relation to El Niño and La Niña events in the eastern tropical Pacific. Deep-Sea Research II 51:575-586.

Druel, E. y K. M. Gjerde, 2014. Sustaining marine life beyond boundaries: Options for an implementing agreement for marine biodiversity beyond national jurisdiction under the United Nations Convention on the Law of the Sea. Marine Policy. 49: 90-97.

Dutkiewicz, S.J.; J. Morris; M. J. Follows; J. Scott; O. Levitan; S. T. Dyhrman y I. Berman-Frank. 2015. Impact of ocean acidification on the structure of future phytoplankton communities. Nature Climate Change 5: 1002-1006. DOI:10.1038/nclimate2722

Erhardt, N. 2015. Central American Billfish Association. CABA Billfish Forum. 18 July 2015. Puerto Jiménez, Costa Rica. 17 pp. Info: at billfish@miami.edu.

Erhardt, N.M. y M. D. Fitchet. 2006. On the seasonal dynamic characteristics of the sailfish, *Istiophorus Platypterus*, in the Eastern Pacific off Cental America. Bulletin of Marine Science 79(3): 589-606.

Escribano, R.; P. Hidalgo; H. Gonzalez; R. Giesecke; R. Riquelme-Buguenio y K. Manriquez. 2007. Seasonal and inter-annual variation of mesozooplankton in the coastal upwelling zone off central-southern Chile. Progress in Oceanography, 75: 470- 485.

Eslava Vargas, N. , J. G. Vaca-Rodríguez y H. López. 2013. Análisis espacio-temporal de la captura incidental de picudos por la pesquería cerquera de atún en el Pacífico oriental. Hidrobiológica. 23 (1):60-72.

Etnoyer, P.; D. Canny;B. R. Mate; L. E. Morgan; J.G. Ortega-Ortiz y W. J. Nichols. 2006. Sea-surface temperature gradients across blue whale and sea turtle foraging trajectories off the Baja California Peninsula, Mexico. Deep-Sea Research II: 1-19.

Evseenko, S.A. y M.I. Shtaut. 2005. On the species composition and distribution of ichthyoplankton and micronekton in the Costa Rica Dome and adjacent areas of the Tropical Easter pacific. Journal of Ichtyology 45 (7): 513-525.

Fabry, V.J.; B. A. Seibel; R. A. Feely y J. C. Orr. 2008. Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. Journal of Marine Science 65: 414-432.

FAO. 2011. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Review of the state of world marine fishery resources. Fisheries and Aquaculture Technical Paper 569. Marine and Inland Fisheries. Service Fisheries and Aquaculture Resources Use and Conservation Division. 334 pp.

Fernández-Alamo. 2004. Distribution of holoplanktonic typhloscolecids (Annelida-Polychaeta) in the eastern tropical Pacific. Journal of Plankton Research 6: 647-657.

Fernández-Álamo, M. A. y J. Färber-Lorda. 2006. Zooplankton and the oceanography of the Eastern Tropical Pacific: A review. Progress in Oceanography 69: 318-359.

Fiedler, P.C. 2002a. The annual cycle and biological effects of the Costa Rica Dome. Deep-Sea Research I 49: 321-338.

Fiedler, P.C. 2002b. Environmental change in the Eastern Tropical Pacific Ocean: review of ENSO and decadal variability. Marine Ecology Progress Series Vol. 244: 265-283.

Fiedler, P. C. 2008. NOAA. Eastropac Atlas. <https://swfsc.noaa.gov/eastropac-atlas/>

Fiedler, P.C.; V. Philbrick y F. P. Chavez. 1991. Oceanic upwelling and productivity in the eastern tropical Pacific. Limnology and Oceanography 36(8): 1834-1850.

Fiedler, P.C. y M.F. Lavin. 2006. Introduction: A review of eastern tropical Pacific oceanography. Progress in Oceanography 69: 94-100

Fiedler, P.C. y L. D. Talley. 2006. Hydrography of the Eastern tropical Pacific: a review. Progress in Oceanography 69: 143-180

Forbes, 2014. Centroamérica, el próximo nodo logístico mundial, Oct, 2014. México. En: <http://www.forbes.com.mx/centroamerica-el-proximo-nodo-logistico-mundial/>

Franck, V. M.; K. W. Bruland; D. A. Hutchins y M. A. Brzezinski. 2003. Iron and zinc effects on silicic acid and nitrate uptake kinetics in three high-nutrient, low-chlorophyll (HNLC) regions. Marine Ecology Progress Series 252: 15-33. DOI:10.3354/meps252015

Franks, P.J.S.. 1992. Sink or swim: accumulation of biomass at fronts. Marine Ecology Progress Series

Friederichs, S.J.. 2009. The influence of seasonal upwelling on the spatial and vertical distribution of sailfish (*Istiophorus platypterus*) in the Eastern Pacific Ocean. M.Sc. Thesis. Purdue University. 78 pp.

Gibson, R.N. y R. J. A. Atkinson. 2003. Oceanography and Marine Biology, An Annual Review. CRC Press, 41. 448 pp.

Gilly, G.F.; U. Markaida; C.H. Baxter; B.A. Block; A. Boustany; L. Zeidberg; K. Reisenbichler; B. Robinson; G. Bazzino y C. Salinas. 2006. Vertical and horizontal migrations by the jumbo squid *Dosidicus gigas* revealed by electronic tagging. Marine Ecology Progress Series. 324: 1-17.

Gilly, W.F.; J. M. Beman; S. Y. Litvin y B. H. Robison. 2013. Oceanographic and biological effects of shoaling of the Oxygen Minimum Zone. Annual Review of Marine Science. 5: 393-420.

Global Ocean Commission. 2015. Resumen del Informe 2014: Del declive a la recuperación: un plan de rescate para el océano mundial 48.pp <http://www.globaloceancommission.org/wp-content/uploads/GOC-Report-Summary.2015.ES-aug.pdf>

Graham, J.B. y K. A. Dickson. 2004. Tuna comparative physiology. The Journal of Experimental Biology 207: 4015-4024

Granados, J.. 2008. Calamares epiplanctónicos de la costa occidental de la penínsul de baja California, Mexico. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, México. 145 pp.

Gutiérrez-Rodríguez, A.; G. Slack; E.F.Daniels; K.E. Selph; B. Palenik y M. Landry 2014. Fine spatial structure of genetically distinct picocyanobacterial populations across environmental gradients in the Costa Rica Dome. Limnology and Oceanography 59(3): 705-723.

Hall, M. y M. Roman. 2013. Bycatch and non-tuna catch in the tropical tuna purse-seine fisheries of the world. FAO-Fisheries and Aquaculture. Technical Paper # 568. 262 pp.

Hannides, C.C.S. 2014. Migrant solution to the anammox mystery. Proceedings of the National Academy of Sciences. 111 (44): 15604-15605.

Haslett, S.K.. 2003. Upwelling-related distribution patterns of radiolarians in holocene surface sediments of the Eastern equatorial pacific. Revista Española de Micropaleontología, 35(3): 365-381.

Hidalgo, P.; R.Escribano y C.E. Morales. 2005. Ontogenetic vertical distribution and diel migration of the copepod Eucalanus inermis in the oxygen minimum zone off northern Chile (20-21°S). Journal of Plankton Research. 27 (6): 519-529. DOI: 10.1093/plankt/fbi025

Hofmann, E.E.; A.J. Busalacchi y J.J. O’Brien. 1981. Wind generation of the Costa Rica Dome. Science 214 (4520): 552-554.

Hoyt, E.. 2009. The blue whale *Balaenoptera musculus*: An endangered species thriving on the Costa Rica Dome. An illustration submitted to the convention on biological diversity. available online at www.cbd.int/cms/ui/forums/attachment.aspx?id=73

Hoyt, E. 2011. Marine protected areas for whales, dolphins and porpoises: A World handbook for cetacean hábitat Conservation and planning. Earthscan. 451 pp.

Ichii, T.; K. Mahapatra; T. Watanabe; A. Yatsu; D. Inagake y Y. Okada. 2002. Occurrence of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* aggregations associated with the countercurrent ridge off the Costa Rica Dome during 1997 El Niño and 1999 La Niña. Marine Ecology Progress Series 231: 151-166.

Instituto de Investigaciones en Ciencias Económicas. 2010. Un análisis de la contribución de la pesca deportiva y comercial a la economía de Costa Rica. Universidad de Costa Rica. 166 pp.

IPCC, 2013: Summary for policymakers. En: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex y P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom y New York, NY, USA.

Irigoién, X.; T.A. Klevjer; A.Rostad; U. Martínez; G. Boyra; J.L. Acuña; A.Bode; F.Echevarría; J.I. Gonzalez-Gordillo; S. Hernández-Leon; S. Agustí; D.L. Aksnes; C.M. Duarte y S. Kaartvedt. 2014. Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean. Nature Communications: 3271 DOI:10.1038/ncomms4271.

ISSF. 2015. ISSF Tuna Stock Status Update, 2015: Status of the world fisheries for tuna. ISSF Technical Report 2015-03. International Seafood Sustainability Foundation, Washington, D.C., USA.

Jing, H.; E. Rocke; L. Kong; X. Xia; H. Liu y M. R. Landry. 2015. Protist communities in a marine oxygen minimum zone off Costa Rica by 454 pyrosequencing. Biogeosciences Discuss. 12: 13483-13509. doi:10.5194/bgd-12-13483-2015.

Joseph, J. 1994. The tuna-dolphin controversy in the Eastern Pacific Ocean: biological, economic, and political Impacts. Ocean development and International Law 25: 1-30.

Kahru, M; P.C. Fiedler; S.T. Gille; M. Manzano y B.G. Mitchell. 2007. Sea level anomalies control phytoplankton biomass in the Costa Rica Dome area. Geophysical Research Letters. 5pp. (<http://dx.doi.org/10.1029/2007gl031631>)

Kessler, W.S.. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. Progress in Oceanography 69: 181-217.

Kohin, S.; R. Arauz; D. Holts y R Vetter. 2006. Behavior and habitat preferences of silky sharks (*Carcharhinus falciformis*) and a big eye thresher shark (*Alopias superciliosus*) tagged in the Eastern Tropical Pacific. Rojas and Zanela (editores).: Memorias Seminario Estado del Conocimiento de la Condrictiofauna de Costa Rica. INBio, 2 Febrero. 3 pp.

Köhl, A. 2013. Evaluation of the GECCO2 ocean synthesis: transports of volume, heat and freshwater in the Atlantic, quarterly journal of the royal meteorological society 141 (686): 166-181

Kong L.; H. Jing; T. Kataoka; C.Buchwald y H. Liu. 2013. Diversity and spatial distribution of hydrazine oxidoreductase (hzo) Gene in the oxygen minimum zone off Costa Rica. PLoS ONE 8(10): e78275. doi:10.1371/journal.pone.0078275

Kotlyar, A. N. 2004. Family Melamphaidae Gill 1893-bigscales. Calif. Acad. Sci. Annotated Checklists of Fishes No. 29. 11 pp.

Laffoley, D.A.; H.S.J. Roe; M.V. Angel; J. Ardron; N.R. Bates, I.L. Boyd; S. Brooke; K.N. Buck; C.A. Carlson; B. Causey; M.H. Conte; S. Christiansen; J. Cleary; J. Donnelly; S.A. Earle; Edwards, R., Gjerde, K.M., Giovannoni, S.J., Gulick, S., Gollock, M., Hallett, J., P. Halpin; R. Hanel; A. Hemphill; R. J. Johnson; A.H. Knap; M.W. Lomas; S.A. McKenna; M.J. Miller; P.I. Miller; F.W. Ming; R. Moffitt; N.B. Nelson; L. Parson; A.J. Peters; J. Pitt; P. Rouja; J.Roberts; J.Roberts; D.A. Seigel; A.N.S.Siuda; D.K. Steinberg; A. Stevenson; V.R. Sumaila; W. Swartz; S.Thorrold; T.M. Trott y V. Vats. 2011. The protection and management of the Sargasso Sea: The golden floating rainforest of the Atlantic Ocean. Summary Science and Supporting Evidence Case. Sargasso Sea Alliance. 44 pp.

Laist, D.W.; A. R. Knowlton; J. G. Mead; A. S. Collet y M. Podesta. 2001. Collisions between ships and whales. Marine Mammal Science 17 (1) : 35-75.

Landry, M.R., A. de Verneil, J.I. Goes. J.W. Moffett. 2015. Plankton dynamics and biogeochemical fluxes in the Costa Rica Dome: introduction to the CRD Flux and Zinc Experiments. J. Plankton Res. 03-18 doi: 10.1093/plankt/fbv103

Li, W.K.W.; D.V. Suba Rao; W.G. Harrison; J.C. Smith; J.J.Cullen; B. Irwin, y T. Platt. 1983. Autotrophic picoplankton in the tropical ocean. *Science* 219:292-295.

Liu, B.; X. Chen y Q. Yi. 2013. A comparison of fishery biology of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* outside three Exclusive Economic Zones in the Eastern Pacific Ocean. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* 31 (3): 523-533. <http://dx.doi.org/10.1007/s00343-013-2182-3>

Lluch-Cota, S.E.; S. Álvarez-Borrego; E. M. Santamaría-del Ángel; F. E. Müller-Karger y S. Hernández-Vázquez. 1997. El Golfo de Tehuantepec y áreas adyacentes: variación espaciotemporal de pigmentos fotosintéticos derivados de satélite. *Ciencias Marinas*. 23(3):329-340.

Lizano, O. 2016. Distribución espacio-temporal de la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto alrededor del Domo Térmico de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 64 (Suppl. 1): 135-152.

Longhurst, A.R., 1967. Vertical distribution of zooplankton in relation to the eastern Pacific oxygen minimum. *Deep-Sea Research* 14: 51-63.

Longhurst, A.R. 1985. Relationship between diversity and the vertical structure of the upper ocean. *Deep-Sea Research* 32:1535-1570.

Lusseau, D., D.E. Bain, R.Williams y J.C. Smith. 2009. Vessel traffic disrupts the foraging behavior of southern resident killer whales *Orcinus orca*. *Endangered Species Research* 6: 211-221.

Lowe, T.E.; R.W.Brill y K.L. Cousins. 2000. Blood oxygen-binding characteristics of bigeye tuna (*Thunnus obesus*), a high-energy-demand teleost that is tolerant of low ambient oxygen. *Marine Biology* 136: 1087-1098.

Mass, A.E., K. F. Wishner y B. A. Seibel. 2012. Metabolic suppression in thecosomatous pteropods as an effect of low temperature and hypoxia in the eastern tropical North Pacific. *Marine Biology* 159 (9): 1955-1967.

Maas, A. E.; S. L. Frazar, D.M. Outram, B.A. Seibel y K.F. Wishner. 2014. Fine-scale vertical distribution of macroplankton and micronekton in the Eastern Tropical North Pacific in association with an oxygen minimum zone. *Journal of Plankton Research*. 36 (6): 1557-1575.

Macnaus, M.A. y C.B. Woodson. 2012. Plankton distribution and ocean dispersal. *The Journal of Experimental Biology*. 215: 1008-1016.

Martin, J . 1990. Glacial-interglacial CO₂ change: the iron hypothesis. *Paleoceanography*. 5: 1-13.

Martínez-Rincón, R.O.; S. Ortega-García; J.G. Vaca-Rodríguez y S.P. Griffiths. 2015. Development of habitat prediction models to reduce bycatch of sailfish (*Istiophorus platypterus*) within the purse-seine fishery in the eastern Pacific Ocean. *Marine and Freshwater Research* 66: 2-10. <http://dx.doi.org/10.1071/MF14062>

Mate, B.; B.A. Lagerquist y J. Calambokidis. 1999. Movements of north pacific blue whales during the feeding season off southern California and their southern fall migration. *marine mammal science* 15(4): 1246-1257.

Mate; B.; J. Schaefers; M.L. Mate; C. Hayslip; L. Irvine; R. Matteson; W. Schlechter; G. Fox; J. Calambokidis; E. Oleson; F. Nicklin; K. Brower; E. Kovacs; S. Houghton. 2008. Preliminary cruise report for expedition to Costa Rica Dome: 3-29 January 2008. Oregon State University. 10 pp.

Matteson, R.S.. 2009. The Costa Rica Dome: A study of physics, zooplankton and blue whales. M.Sc. Thesis. Oregon State University. 36 pp.

McClain, C.R.; J.R. Christian; S.R. Signori; M.R. Lewis; I. Asanuma; D. Turk y C. Dupoy-Douchement. 2002. Satellite ocean-color observations of the tropical Pacific Ocean. *Deep Sea Research II* 49:2533-2560.

McPhaden, M.J. 1996. Monthly period oscillations in the Pacific North Equatorial Countercurrent. *Journal of Geophysical Research: Oceans* . Vol. 101 (C3): 6337-6359. DOI: 10.1029/95JC03620

Minas, H.J. y M. Minas. 1992. Net community production in “High Nutrient-Low Chlorophyll” waters of the tropical and Antarctic Oceans: grazing vs. iron hypothesis. *Oceanologica Acta*. 15(2):145-162.

Moser, H.G.; P. E. Smith; R. L. Charter; D. A. Ambrose; W. Watson; S. R. Charter, y E. M. Sandknop. 2002. Preliminary report on ichthyoplankton collected in manta (surface) net tows on marine mammal surveys in the eastern tropical pacifici: 1987-2000. Administrative Report LJ-02-18. Southwest Fisheries Science Center, La Jolla, California. 71 pp.

Müller-Karger, F.E. y C. Fuentes-Yaco. 2000. Characteristics of wind-generated rings in the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Journal of Geophysical Research* 105:1271-1284.

Nakamura, I. 1985. Billfishes of the World. An annotated and illustrated catalogue of marlins, sailfishes, spearfishes and swordfishes known to date. *FAO Species Catalogue*. Vol. 5. *FAO Fisheires Synopsis* 5 (125). 65 p.

NOOA. 2014. South West Fisheries Science Center. The Tuna-Dolphin Issue. <https://swfsc.noaa.gov/textblock.aspx?Division=PRD&ParentMenuId=228&id=1408>

Olson, R.J. y F. Galván-Magaña. 2002. Food habits and consumption rates of common dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Pacific Ocean. *Fishery Bulletin* 100(2): 279-298.

Olson, R.J.; B. N. Popp; B. S. Graham; G. A. López-Ibarra; F. Galván-Magaña; C. E. Lennert-Cody; N. Bocanegra-Castillo; N. J. Wallsgrove; E. Gier; V. Alatorre-Ramírez; L. T. Ballance y B. Fry. 2010. Food-web inferences of stable isotope spatial patterns in and yellowfin tuna in the pelagic eastern Pacific Ocean. *Progressin Oceanography*. 86 (1-2): 124-138.

Olson R.J. y J. W. Young. 2007. The role of squid in open ocean ecosystems. Report of a GLOBEC-CLIOTOP/PFRP workshop, 16-17 November 2006, Honolulu, Hawaii, USA. *GLOBEC Report* 24: vi, 94pp.

Ortiz-Astudillo, A.F. 2013. Efecto de la variabilidad ambiental interanual en la distribución y abundancia de larvas de dorado (*Coryphaena* sp.) en el Pacífico Central Oriental. Tesis De Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 97 pp.

Palacios, D.M. y S.J. Bograd. 2005. A census of Tehuantepec and Papagayo eddies in the northeastern tropical Pacific. *Geophysical Research Letters*. 32. L23606.

Panigada S.; G. Pesante; M. Zanardelli; F. Capoulade; A. Gannier; M.T. Weinrich. 2006. Mediterranean fin whales at risk from fatal ship strikes. *Marine Pollution Bulletin* 52: 1287-1298.

Pardo, M.A.; T. Gerrodetter; E. Beier; D. Gendron; K.A. Forney; S.J. Chivers; J.Barlow y D.M. Palacios. 2015. Inferring cetacean population densities from the absolute dynamic topography of the ocean in a hierarchical bayesian framework. *PLoS ONE* 10(3): e0120727. doi:10.1371/journal.pone.0120727 .

Paulmier, A. y D. Ruiz-Pino. 2009. Oxygen minimum zones (OMZs) in the modern ocean. *Progress in Oceanography*. 80 (3-4): 113-218. <10.1016/j.pocean.2008.08.001>

Peavey, L.; B. N. Popp; K. E. Arthur; S. Kelez y J.A. Seminoff . 2014. Isotopic evidence of a specialized diet for the generalist Pacific Olive Riddley Sea Turtle from the Costa rica Dome. In: Session 4. Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies. 9th

International IsoEcol Conference. The University of Western Australia, Perth. 3-8 Augusto. 2014. http://bukibuki.eu/isoecol/IsoEcol2014_files/IsoEcol2014FullBookletFinal.pdf

Pendleton, L.; F. Krowicki; P. Strosser y J. Hallett-Murdoch. 2014. Thevalue of marine and coastal ecosystem services in the Sargasso. Sea Working Paper EE 14- Duke Environemntal and Energy Economics Working Paper Series. Nicholas Institute for Environmental Policy Solutions. Duke University, North Carolina, U.S.A.. 38 pp.

Pennington, J.T.; K. L. Mahoney, V.S. Kuwahara; D.D. Kolber; R. Caliens y F.P. Chavez. 2006. Primary productivity in the Eastern Tropical Pacific. Progress in Oceanography 69: 285-317.

Perry, R.I.; P.Cury; K.Brande; S. Jennings; C. Mölmann y B. Planque. 2010. Sensitivity of marine systems to climate and fishing: Concepts, issues and management responses. Journal of Marine Systems Vol. 79 (3-4): 427- 435. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.12.017>.

Pitman, R.L.; H. Fearnbach; R. LeDuc; J. W. Gilpatrik Jr.; J.K.B. Ford; y L. T. Ballance. 2007. Killer whales preying on a blue whale calf on the Costa Rica Dome: genetics, morphometrics, vocalisations and composition of the group. Journal of Cetacean Research and Management 9(2):151-157.

Poisson, F.; J. D. Filmalter; A. Vernet y L. Dagorn. 2014. Mortality rate of silky sharks (*Carcharhinus falciformis*) caught in the tropical tuna purse seine fishery in the Indian Ocean. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 71(6): 795-798.

Potier, M.; E. Romanov; Y. Cherel; R. Sabatié; V. Zamorov y F. Ménard. 2008. Spatial distribution of *Cubiceps pauciradiatus* (*Perciformes: Nomeidae*) in the tropical Indian Ocean and its importance in the diet of large pelagic fishes. Aquatic Living Resources 21, 123-134 . DOI: 10.1051/alr:2008026

Prince, E. D.y C. P. Goodyear. 2004. Hypoxia based habitat compression of tropical pelagic fishes. Fisheries Oceanography 15: 451-464.

Prince, E. D. y C. P. Goodyear. 2007. Consequences of ocean scale hypoxia constrained habitat for tropical pelagic fihes. Gulf and Caribbean Research 19(2): 17-20.

Prince, E. D.; D.B. Holts; D. Snodgrass; E.S.Orbesen; J. Luo; M.L. Domeier y J.E. Serafy. 2006. Transboundary movements of Sailfish, *Istiophorus platypterus*, off the Pacific coast of Central America. Bulletin of Marine Science. 79(3): 827-838.

Pusch, C., A. Beckmann, F. Mora-Porteiro y H. von Westernhagen. The influence of seamounts on mesopelagic fish communities. Archive of Fishery and Marine Research, 51(1-3): 2004.

Quirós, G.E. y F. Müller-Karger. 1999. View of ring dynamics in the Nor-Eastern Tropical Pacific as seen in CZCS and AVHRR imagery. Geofísica internacional. IPGH. México. Vol II.

Redfern, J. V.; M.F. Mckenna; T.J. Moore; J. Calambokidis; M.L. Deangelis; E.A. Becker; J. Barlow; K.A. Forney; P.C. Fiedler y S.J. Chivers. 2013. Assessing the Risk of Ships Striking Large Whales in Marine Spatial Planning. Conservation Biology, 27 (2): 292-302.

Reilly, S.B. 1990. Seasonal changes in distribution and habitat differences among dolphins in the eastern tropical Pacific. Marine Ecology Progress Series 66: 1-11.

Rochette, J.; R. Billé; E.J. Molenaar; P. Drankier y L. Chabason. 2015. Regional oceans governance mechanisms: A review. Marine Policy 60: 9-19.

Reilly, S. B. y V. G. Thayer. 1990. Blue whale (*Balaenoptera musculus*) distribution in the eastern tropical Pacific. Marine Mammal Science 6(4): 265-277.
Robinson, C.; D.K. Steinberg; T.R. Anderson; J. Arístegui; C.A. Carlson; J.R. Frost; J.F. Ghiglione; S. Hernández-León; G.A. Jackson; R. Koppelmann; R.; B. Quéguineri; O Ragueneau; F. Rassoulzadegan; B.H. Robison; C. Tamburini; T. Tanakak; K.F. Wishner;

J. Zhango. 2010. Mesopelagic zone ecology and biogeochemistry – a synthesis. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 57 (16): 1504-1518.

Rodríguez-Graña, L.; L. Castro; M. Loureiro; H.E. González y D. Calliari. 2005. Feeding ecology of dominant larval myctophids in an upwelling area of the Humboldt Current. Marine Mammal Science 290: 119-134

Romero-Centeno. R.; J. Zavala-Hidalgo; A. Gallegos; J. J. O’Brienand y G. B. Raga, 2007: Midsummer gap winds and low level circulation over the eastern tropical Pacific. Journal of Climate 20: 3768-3784.

Romero, O.E.; G. Leduc; L. Vidal y G. Fischer. 2011. Millennial variability and long term changes of the diatom production in the eastern equatorial Pacific during the last glacial cycle. Paleoceanography 26: 2212, DOI:10.1029/2010PA002099

Rosa, R. y B.A. Seibel. 2008. Synergistic effects of climate-related variables suggest future physiological impairment in a top oceanic predator. Proc Natl Acad Sci USA. 105(52): 20776-20780. DOI: 10.1073/pnas.0806886105

Saito, M.A.; G. Rocap y J.W. Moffett. 2005. Production of cobalt binding ligands in a *Synechococcus* feature at the Costa Rica upwelling dome. Limnology and Oceanography 50(1): 279-290.

Sakagawa, G. T. 1989. Trends in fisheries for swordfish in the Pacific Ocean. In : Stroud, R. H. (Ed.). Proceedings Second International Billfish Symposium, Kailua-Kona, Hawaii, 1-5 August 1988. Fisheries and Stocks Synopsis, Data Need and Management, pp. 61-79.

Sanders, N.K. y J. Childress. 1990. Adaptations to the Deep-Sea Oxygen Minimum Layer: Oxygen Binding by the Hemocyanin of the *Bathypelagic Mysid*, *Gnathophausia ingens* Dohrn. The Biological Bulletin 178: 286-294.

Sameoto, D. 1986. Influence of the biological and physical environment on the vertical distribution of the mesozooplankton and micronekton in the eastern tropical Pacific. Marine Biology 93: 263-279.

Sameoto D.; L. Guglielmo; M.K. Lewis. 1987. Day/night vertical distribution of euphausiids in the eastern tropical Pacific. Marine Biology 96:235-245

Samuelson, A. 2005. Modeling the effect of eddies and advection on the lower trophic ecosystem in the Northeast Tropical Pacific. Dissertación Departamento de Oceanografía Florida State University. Available from: <http://etd.lib.fsu.edu/theses/available/etd-03242005-175448/>

Sasai, Y.; H. Sasaki; K. Sasaoka, A. Ishida y Y. Yamanaka. 2007. Marine ecosystem simulation in the eastern tropical Pacific with a global eddy resolving coupled physical-biological model. Geophysical Research Letters. 34: L23601: doi:10.1029/2007GL031507.

Sasai, Y.; K.J. Richards, A. Ishidaa y H. Sasaki. 2012. Spatial and temporal variabilities of the chlorophyll distribution in the northeastern tropical Pacific: The impact of physical processes on seasonal and interannual time scales. Journal of Marine Systems 96-97:24-31

Schaefer, K.M.; D.W. Fuller y B. Block. 2009. Vertical movements and habitat utilization of skipjack (*Katsuwonus pelamis*), Yellowfin (*Thunnus albacares*), and Bigeye (*Thunnus obesus*) tunas in the equatorial Eastern Pacific Ocean, Ascertained Through Archival Tag Data. En: pp:121-144. J.L. Nielsen et al. (eds.), Tagging and Tracking of Marine Animals with Electronic Devices, Reviews: Methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries 9, DOI 10.1007/978-1-4020-9640-2 8, Springer. 452 pp.

Shillinger, G. L.; A.M. Swithenbank; S. J. Bograd; H. Bailey; M.R. Castelton; B.P. Wallace; J.R: Spotila; F. Paladino; R. Piedra y B. Block. 2010. Identification of high-use internesting habitats for eastern Pacific leatherback turtles: role of the environment and implications for conservation. Endangered Species Research 10: 215-243.s. Vol. 10: 215-232. DOI: 10.3354/esr00251

Shimode, S.; K. Takahashi; Y. Shimizu; T. Nonomura y A. Tsuda. 2014. Distribution and life history of two planktonic copepods, *Rhincalanus nasutus* and *Rhincalanus rostrifrons*, in the northwestern Pacific Ocean. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers. Vol. 65: 133–145.

Schönau, M.C. y D. L. Rudnick. 2015. Glider observations of the North Equatorial Current in the western tropical Pacific. Journal of Geophysics Research (Oceans). 120 (5): 3586–3605.

Segura, L.; R.M. Hernández; L. Morones. 1992. Distribución y abundancia de los quetogantos (Chaetognatha) en la región del Domo de Costa Rica. Revista de Biología Tropical. 40(1): 35-42.

Seibel, B.A. 2011. Critical oxygen levels and metabolic suppression in oceanic oxygen minimum zones. The Journal of Experimental Biology 214: 326-336.

Sims, D.W.; E.J. Southall; V. A. Quayle y A. M. Fox. 2000. Annual social behaviour of basking sharks associated with coastal front areas. Proceedings of the Royal Society of London. 267: 1897-1904.

Staff, D.J.; J.V. Redfern; W.F. Gilly; W. Watson y L.T. Balance. 2013. Distribution of ommastrephid paralarvae in the eastern tropical Pacific. Fishery Bulletin. 111: 78-89.

Stafford, K.M.; S.E. Moore y C.G. Fox. 2005. Diel variation in blue whale calls recorded in the eastern tropical Pacific. Animal Behaviour. 69: 951-958. doi:10.1016/j.anbehav.2004.06.025

Stramma, L.; G. C. Johnson; J. Sprintall y V. Mohrholz. 2008. Expanding Oxygen-Minimum Zones in the Tropical Oceans. Science. 320 (5876): 655-658.

Stramma, L.; S. Schmidtko; L.A. Levin y G.C. Johnson. 2010. Ocean oxygen minima expansions and their biological impacts. Deep-Sea Research. Part I. Oceanographic Research Papers. 57(4): 587–595.

Stramma, L.; E. D. Prince; S. Schmidtko; J. Luo; J. P. Hoolihan; M. Visbeck; D. W. R. Wallace; P. Brandt y A. Körtzinger. 2012. Expansion of oxygen minimum zones may reduce available habitat for tropical pelagic fishes. Nature Climate Change 2: 33-37. doi:10.1038/nclimate1304.

Strutton, P.G. y F.P. Chavez. 2000. Primary productivity in the equatorial Pacific during the 1997–1998 El Niño. Journal of Geophysical Research 105 (C11): 26089–26101.

Stukel, M., M. Décima, K.E. Selph, D.A. Taniguchi, M. R. Landry. 2013. The role of *Synechococcus* in vertical flux in the Costa Rica upwelling dome. Progress in Oceanography 112-113 (2013) 49–59.

Suárez M., E. y Gasca S., R. 1989. Copépodos calanoides epiplanctónicos del Domo de Costa Rica (julio-agosto, 1982). Ciencias Marinas, 15(1):89-102.

The Billfish Foundation. 2013. Pesca recreativa en Panama: una mina de oro económica natural. 16 pp.

The Economist. 2014. The tragedy of the high seas. Edición Impresa. Febrero 22, 2014.

Teuber L; A. Schukat; W. Hagen; W. Auel H.. 2013. Distribution and ecophysiology of calanoid copepods in relation to the Oxygen Minimum Zone in the Eastern Tropical Atlantic. PLoS ONE 8(11): e77590. doi:10.1371/journal.pone.0077590
Tournadre, J. 2014. Anthropogenic pressure on the open ocean: The growth of ship traffic revealed by altimeter data analysis. Geophysical Research Letters. 41(22): 7924–7932.
Travassos, M.; J.D. Filmalter; P.Bach; P. Travassos; B. Seret y L. Dagorn. 2015. Banning is not enough: The complexities of oceanic shark management by tuna regional fisheries management organizations. Global Ecology and Conservation 4:1–7.

Trebilco, R.; B. S. Halpern; J.M. Flemming; C. Field; W. Blanchard y B. Worm. 2011. Mapping species richness and human impact drivers to inform global pelagic conservation prioritisation. Biological Conservation. 144: 1758–1766.

Trübenbach, K.; T.Teixeira; M. Diniz y R. Rosa. 2013 a. Hypoxia tolerance and antioxidant defense system of juvenile jumbo squids in oxygen minimum zones. Deep Sea Research 95:209-217.

Trübenbach, K., M.R: Pegado, B.A. Seibel y R. Rosa. 2013 b. Ventilation rates and activity levels of juvenile jumbo squid under metabolic suppression in the oxygen minimum zone. The Journal of Experimental Biology. 216: 359-368.

UICN. 2015. The IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org/details/198921/0>.

Ulloa, O.; D. E. Canfield; E. F. DeLong; R. M. Letelierd y F. J. Stewart. 2012. Microbial oceanography of anoxic oxygen minimum zones. PNAS. 109 (40): 15996–16003.

Umatani, S. y T. Yamagata. 1991. Response of the eastern tropical Pacific to meridional migration of the ITCZ: the generation of the Costa Rica Dome. Journal of Physical Oceanography 21: 346-363.

Vecchione. M. 1987. Juvenile ecology. En: Boyle, P. R. (Ed.). Cephalopod life cycles. Volumen II, Comparative reviews. Academic Press, London, pp. 61-84

Vecchione, M. 1999. Extraordinary abundance of squid paralarvae in the tropical eastern Pacific Ocean during El Niño of 1987. Fisheries Bulletin 97: 1025-1030.

Vicencio-Aguilar, M., Fernández-Aálamo, M.A., 1996. Zooplankton del Domo de Costa Rica, taxonomía y biogeografía. Revista de Biología Tropical 44 (2): 631-642.
Vilchis, L.I.; L.T. Balance y P.C. Fiedler. 2006. Pelagic habitat of seabirds in the eastern tropical Pacific: effects of foraging ecology on habitat selection. Marine Ecology Progress Series 315: 279–292

Vilchis, L. I.; L. Balance y W. Watson. 2009. Temporal variability of neustonic ichthyoplankton assemblages of the eastern Pacific warm pool: Can community structure be linked to climate variability? Deep-Sea Research I 56: 125-140.

Vinogradov, M.Y.; E.A. Shushkina; A.Y. Gorbunov y N.L. Shashkov. 1991. Vertical distribution of the macro- and mesoplankton in the region of the Costa Rica Dome. Oceanology 31, 559–565.

Waluda, C.M. y P.G. Rodhouse. 2006. Remotely sensed mesoscale oceanography of the Central Eastern Pacific and recruitment variability in *Dosidicus gigas*. Marine Ecology Progress Series 310: 25–32.

Weng, K. y Block. B. 2004. Diel vertical migration of the bigeye thresher shark (*Alopias superciliosus*), a species possessing orbital retia mirabilia. Fishery Bulletin 102 (1): 221-229.

Wild, A. 1994. A Review of the biology and fisheries for yellowfin tuna, *Thunnus albacares* in the eastern Pacific ocean, <http://www.fao.org/docrep/005/t1817e/t1817e03.htm> En: pp: 52-107.R. S. Shomura, J. Majkowski y S. Langi (Eds.). Interactions of Pacific tuna fisheries. Proceedings of the First FAO Expert Consultation on Interactions of Pacific Tuna Fisheries. 2- Papers on biology and fisheries. 456 pp.

Williams, R. 2013. Trophic Ecology of oxygen Minimum Zone Zooplankton reveled by carbon and nitrogen stable isotopes. Ph.D. Dissertation. University of Rhode Island. 150 pp.

Williams, R.; C. Erbe; E. Ashe; A. Beerman y J.Smith. 2014. Severity of killer whale behavioral responses to ship noise: A dose–response study. Marine Pollution Bulletin. 79 (1-2): 254–260.

Wishner, K.F., C. Gelfman; M.M. Gowing; D.M. Outram; M. Rapien y R.L. Williams. 2008. Vertical zonation and distributions of calanoid copepods through the lower oxycline of the Arabian Sea oxygen minimum zone. Prog Oceanogr, 78: 163-191.

Wishner, K.F., D. M. Outram, B. A. Seibel, K.L. Daly y R.L. Williams. 2013. Zooplankton in the eastern tropical north Pacific: Boundary effects of oxygen minimum zone expansión. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers. 79: 122–140.

Woodson, C.B. y M.A. MacManus. 2007. Foraging behavior can influence dispersal of marine organisms. Limnology and Oceanography 52(6), 2007, 2701–2709.

Wyrtki, K. 1964. Upwelling in the Costa Rica Dome. Fishery Bulletin: Vol. 63(2): 355-372.

Wyrtki, K. y R. Kendall. 1967. Transports of Pacific equatorial countercurrent. Journal of Geophysical Research. 72 (8): 2073-2076. DOI: 10.1029/JZ072i008p02073

WWF. 2013. Finding Management Solutions for Underwater Noise in Canada’s Pacific. Vancouver Aquarium and WWF-Canada, Vancouver, B.C. 96 pp.

Xie, S.P.; H.Xu; W.S. Kessler y M.Nonaka. 2005. Air–sea interaction over the eastern Pacific warm pool, gap winds, thermocline dome, and atmospheric convection. Journal of Climate, 18: 5–20.

Xue,Y.; B. Huang; Z. Hu, A. Kumar, C. Wen, D. Behringer y S. Nadiga. 2011. An assessment of oceanic variability in the NCEP climate forecast system reanalysis. Climate Dynamics 37:2511-2539.

Zhang S.; M. J. Harrison; A. Rosati y A. T. Wittenberg, 2007: System design and evaluation of coupled ensemble data assimilation for global oceanic climate studies. Mon. Weather Rev. 135(10): 3541–3564. DOI:10.1175/MWR3466.1

Zhang, W.; T. Kataoka; M. Landry y H- Liu. 2014. Tintinnid Community (Ciliophora: Tintinnina) in estern tropical Pacific off Costa Rica in summer 2010. In: Ocean Science Meeting. Honolul Hawaii, Poster: 3196. <http://www.sgmeet.com/osm2014/viewabstract.asp?AbstractID=15654>

Zhao, J.; Y. Li; y F. Wang. 2013. Dynamical responses of the west Pacific North Equatorial Countercurrent (NECC) system to El Niño events. Journal of Geophysical Research 118: 2828–2844. doi:10.1002/jgrc.20196.

La **FUNDACIÓN MARVIVA** es una organización regional, no gubernamental y sin fines de lucro, cuya área de acción se encuentra en zonas seleccionadas del Pacífico Este Tropical. Tiene como objetivo impulsar la conservación y el uso sostenible de los recursos marinos y costeros en el Pacífico Este Tropical, para que este sea biodiverso, saludable y generador de bienestar para las presentes y futuras generaciones.

NUESTRAS OFICINAS.

COLOMBIA +571 743 - 5207

PANAMÁ +570 317 - 4350

COSTA RICA +506 2290 3647

Busquenos también en:



Para colaborar con nuestra gestión:

donaciones@marviva.net

www.marviva.net



Supported by:



Federal Ministry
for the Environment, Nature Conservation,
Building and Nuclear Safety

based on a decision of the German Bundestag

