

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ICTIOFAUNA MARINO-COSTERA DEL GOLFO DULCE, COSTA RICA: UN ENFOQUE
INDEPENDIENTE DE LA PESCA

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en
Biología para optar al grado y título de Maestría Académica en Biología

ANA MARÍA ARIAS MORENO

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

2017

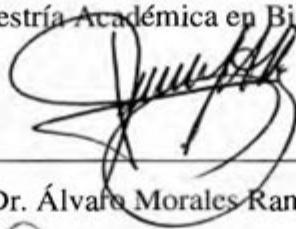
AGRADECIMIENTOS

La presente tesis fue realizada en el marco del proyecto 808-B1-540 "Evaluación y seguimiento de recursos pesqueros, Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica" del Centro de Investigaciones en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR) de la Universidad de Costa Rica. Dicho proyecto fue realizado gracias a una alianza estratégica entre la Universidad de Costa Rica, la fundación estadounidense The Bill Fish Foundation (TBF) y la organización costarricense no gubernamental PRONATURE, y fue administrado por la Fundación para la Investigación de la Universidad de Costa Rica (FUNDEVI).

El desarrollo de este trabajo no habría sido posible sin el apoyo y guía brindados por mi profesora tutora, Helena Molina Ureña; y la invaluable asesoría estadística y revisiones técnicas del documento de Tayler Clarke. Agradezco a Ingo Wehrtmann cuyos comentarios y críticas al documento enriquecieron esta tesis.

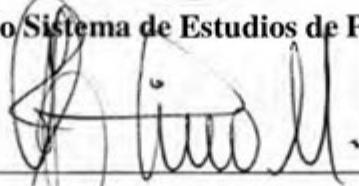
El apoyo logístico brindado por PRONATURE a través de Mónica Gutiérrez, Octavio Esquivel, Fabián Sánchez, Loren Jiménez y Carlos Carranza y el apoyo administrativo de Fresia Villalobos y Wendy Soto por parte del proyecto 808-B1-540, fueron cruciales para la ejecución del trabajo de campo. Agradezco a los pescadores artesanales: Ronald Valverde, Dorian Artavia, Johnny Guerra, Demetrio Guerra, Alex Araya, Elmer Chavarría, Ricardo Guerra, Roiner Sánchez, Lorni Bustos, Liseth Castillo, Loamni Bustos, Kevin Mata, Oscar Mendoza, Michael Mendoza, Hugo Mendoza y Antonio Chavarría, quienes con su experiencia facilitaron el desarrollo de los muestreos. De igual manera brindo un profundo agradecimiento a Carlos Garita, Natalia Sandoval, Juan Sebastián Vargas, Edgar Villegas, Juliana Herrera, Beatriz Naranjo, Gustavo Rojas, Arturo Angulo, Juan Carlos Azofeifa y Andrés Beita, quienes fueron asistentes del componente de trasmallos y se convirtieron en un elemento crucial para el trabajo de campo y procesamiento de muestras.

"Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado y título de Maestría Académica en Biología"



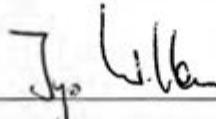
Dr. Álvaro Morales Ramírez

Decano Sistema de Estudios de Posgrado



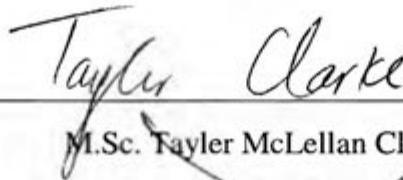
Dra. Helena Molina Ureña

Directora de Tesis



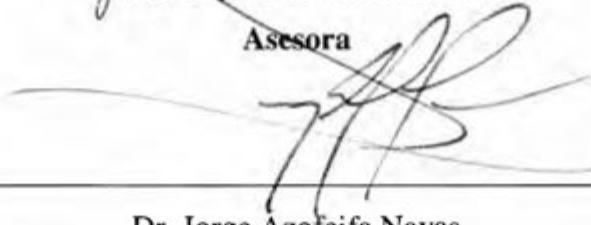
Dr. Ingo Siegfried Wehrtmann

Asesor



M.Sc. Tayler McLellan Clarke

Asesora



Dr. Jorge Azofeifa Navas

Director Programa de Posgrado en Biología



Ana María Arias Moreno

Candidata

ÍNDICE

RESUMEN	VI
LISTA DE CUADROS	VII
LISTA DE FIGURAS	IX
LISTA DE SUPLEMENTOS	XII
PREFACIO	1
REFERENCIAS	6
1. CAPÍTULO I: VARIABILIDAD ESPACIO-TEMPORAL DE LA ICTIOFAUNA DEL GOLFO DULCE, COSTA RICA: UN ENFOQUE INDEPENDIENTE DE LA PESCA	10
1.1. INTRODUCCIÓN	10
1.2. MATERIALES Y MÉTODOS	12
1.2.1. Área de estudio	12
1.2.2. Muestreo.....	13
1.2.3. Variabilidad espacio-temporal en la abundancia, biomasa y riqueza de elasmobranquios y peces óseos.....	14
1.2.4. Composición de especies de la ictiofauna.....	15
1.2.5. Comparación con datos históricos dependientes de la pesca	16
1.3. RESULTADOS	16
1.3.1. Variabilidad espacio-temporal en la abundancia, biomasa y riqueza de elasmobranquios y peces óseos.....	18
1.3.2. Composición de especies de la ictiofauna.....	18
1.4. DISCUSIÓN	20
1.4.1. Tendencias espaciales.....	23
1.4.2. Tendencias temporales.....	25
1.5. IMPLICACIONES PARA EL MANEJO.....	26
CUADROS Y FIGURAS	28
SUPLEMENTOS	39
REFERENCIAS	50
2. CAPÍTULO II: ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN DE SEIS ESPECIES DE TIBURONES Y PECES ÓSEOS EN EL GOLFO DULCE, PACÍFICO DE COSTA RICA	57
2.1. INTRODUCCIÓN	57
2.2. MATERIALES Y MÉTODOS	59
2.2.1. Área de estudio	59
2.2.2. Muestreo.....	60

2.2.3. Variabilidad espacio-temporal en la presencia/ausencia y la abundancia	61
2.2.4. Variabilidad espacio-temporal en la composición de tallas	62
2.3. RESULTADOS	62
2.3.1. Variación espacio-temporal en la presencia/ausencia y la abundancia.....	62
2.3.2. Variabilidad espacio-temporal en la composición de tallas	65
2.4. DISCUSIÓN	66
2.5. IMPLICACIONES PARA EL MANEJO.....	72
CUADROS Y FIGURAS.....	74
REFERENCIAS	85
CAPÍTULO III: VULNERABILIDAD DE LA ICTIOFAUNA MARINO-COSTERA A LA	
PESQUERÍA DE TRASMALLOS EN EL GOLFO DULCE, PACÍFICO DE COSTA RICA.....	93
3.1. INTRODUCCIÓN	93
3.2. MATERIALES Y METODOS	95
3.2.1. Área de estudio	95
3.2.2. Muestreo.....	95
3.2.3. Caracterización de las capturas por tamaño del poro de malla.....	96
3.2.4. Análisis de vulnerabilidad a la pesquería de trasmallos	97
3.3. RESULTADOS	99
3.3.1. Caracterización de las capturas por tamaño del poro de malla.....	99
3.3.2. Análisis vulnerabilidad a la pesquería de trasmallos.....	101
3.4. DISCUSIÓN	102
3.4.1. Caracterización de las capturas por tamaño del poro de malla.....	102
3.4.2. Análisis de vulnerabilidad a la pesquería de trasmallos	104
3.5. IMPLICACIONES PARA EL MANEJO.....	106
CUADROS Y FIGURAS.....	108
SUPLEMENTOS	119
REFERENCIAS	121

RESUMEN

CAPÍTULO I. Variabilidad espacio-temporal de la ictiofauna del Golfo Dulce, Costa Rica: un enfoque independiente de la pesca. La declaratoria del Golfo Dulce como Área Marina de Pesca Responsable (AMPR-GD) requiere información científica para el Plan de Ordenamiento Pesquero (POP). Mediante un estudio sistemático independiente de la pesca, se caracterizó la variabilidad espacial y temporal de la composición de su ictiofauna, de agosto 2011 a mayo 2014. Los 271 lances analizados resultaron en una abundancia de 984 elasmobranquios y peces óseos de 88 especies y 39 familias. La biomasa total fue 864 kg. Los elasmobranquios contribuyeron a un 17% de la riqueza de especies, 20% de la abundancia y 56% de la biomasa total. Sesenta y dos especies fueron raras (<1% de la abundancia total), 22 comunes (1 a 5%) y cuatro abundantes (>5%). *Opisthonema libertate*, *Notarius troschelii*, *Sphyrna lewini* y *Scomberomorus sierra* representaron en conjunto el 40% de la abundancia. La zona geográfica y la profundidad fueron los factores más importantes en la estructuración de la ictiofauna. La zona externa continental se destacó por una mayor abundancia y riqueza de especies. Ochenta especies se registraron en profundidades <20 m, y 42 en el estrato de 20 a 45 m. No se encontraron patrones temporales interanuales ni estacionales. Las capturas reflejan una baja productividad pesquera y la concentración de los recursos en zonas particulares. Los resultados apoyan la zonificación de manejo del AMPR-GD propuesta en el POP.

CAPÍTULO II: Abundancia y distribución de seis especies de tiburones y peces óseos en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica. Las pesquerías artesanales del AMPR-GD carecen de la información necesaria para su adecuado manejo. Con el objetivo de describir la variabilidad en la distribución, abundancia y talla corporal de las especies más abundantes y frecuentes en capturas con trasmallos en el Golfo Dulce, se analizaron tres tiburones, *Carcharhinus limbatus*, *Rhizoprionodon longurio*, *S. lewini*, y tres peces óseos, *Chaetodipterus zonatus*, *N. troschelii* y *S. sierra*. Los factores espaciales tuvieron un mayor efecto que los temporales sobre la variabilidad de las seis especies. La zona geográfica, la profundidad y la distancia al río fueron las principales variables que afectaron la presencia y abundancia de los tres tiburones. *Scomberomorus sierra* fue la especie más ampliamente distribuida espacial y temporalmente, con mayor abundancia en aguas someras de la zona externa continental. Mientras la presencia y abundancia de *N. troschelii* variaron en función de la zona y la distancia al río, para *C. zonatus* cambiaron según la profundidad. La distribución de tallas ratifica la región externa del Golfo Dulce como un área de nacimiento y crianza para *S. lewini* y sugieren el mismo uso por parte de *R. longurio* y *C. limbatus*. Es prioritario que el papel del Golfo Dulce como criadero de tiburones sea considerado en el POP del AMPR-GD.

CAPÍTULO III: Vulnerabilidad de la ictiofauna marino-costera a la pesquería de trasmallos en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica. Ante la deficiencia de información para aplicar un manejo pesquero ecosistémico, se debe recurrir a metodologías flexibles para identificar las especies con mayor vulnerabilidad a la sobrepesca y priorizar políticas de investigación y manejo pesquero. Con el fin de evaluar la vulnerabilidad de la ictiofauna a la pesquería con trasmallos en el Golfo Dulce, se caracterizaron las capturas por tamaño del poro de malla (8.9, 14 y 15.2 cm) y se realizó un Análisis de Productividad y Susceptibilidad al trasmallo para 21 especies (elasmobranquios y peces óseos de interés comercial). De las 88 especies capturadas, cuatro se consideraron objetivo para la pesca (6.7% de la biomasa), 44 aprovechables (54.8%) y 40 descartables (38.6%). Aunque la selectividad taxonómica tendió a aumentar con el tamaño del poro, las diferencias en la composición de especies entre mallas fueron bajas. Entre las 21 especies seleccionadas, las más vulnerables fueron los tiburones *S. lewini* y *C. limbatus* (vulnerabilidad muy alta), seguidos de *R. longurio* y *Mustelus lunulatus* (alta). Entre las especies de interés comercial, *Lutjanus guttatus* y *L. peru* presentaron vulnerabilidad media. La falta de selectividad taxonómica de los trasmallos afecta muchas especies, incluyendo tiburones altamente vulnerables. Los resultados respaldan la prohibición permanente de la pesca con trasmallos en el AMPR-GD.

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1.1. Esfuerzo de muestreo en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Horas de inmersión de trasmallo por año, temporada, zona geográfica y batimetría. **p.28**

Cuadro 1.2. Especies de elasmobranquios y peces óseos capturadas con trasmallo en el muestreo independiente de la pesca en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Número total de individuos (N), porcentaje de abundancia (%N), biomasa (B, kg en peso húmedo), porcentaje de la biomasa total (%B), Frecuencia (número de lances en que se registró) y longitud total (LT) mínima, promedio y máxima. La talla de las especies señaladas con asterisco (*) corresponde al ancho del disco. Las especies dominantes (abundancia relativa >5%) están señaladas en negrita. **p.29**

Cuadro 1.3. Resultados de los tres modelos Delta GLM aplicados a la abundancia (ind x 1.5 h⁻¹), biomasa (kg x 1.5 h⁻¹) y riqueza (# spp x 1.5 h⁻¹) de elasmobranquios en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Se indica grados de libertad (g.l.), varianza, grados de libertad residuales (g.l. res.), varianza residual (Var. res.) y valores de *p* para el Chi-cuadrado del submodelo binomial y la prueba F de los submodelos lognormales. Los valores significativos de *p* ($\alpha = 0.05$) se destacan en negrita. **p.32**

Cuadro 1.4. Resultados de los tres modelos Delta GLM aplicados a la abundancia (ind x 1.5 h⁻¹), biomasa (kg x 1.5 h⁻¹) y riqueza (# spp x 1.5 h⁻¹) de peces óseos en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Se indica grados de libertad (g.l.), varianza, grados de libertad residuales (g.l. res.), varianza residual (Var. res.) y valores de *p* para el Chi-cuadrado del submodelo binomial y la prueba F para los submodelos lognormales. Los valores significativos de *p* ($\alpha = 0.05$) se destacan en negrita. **p.33**

Cuadro 1.5. Comparación de los estudios de ictiofauna con mayor cobertura geográfica y temporal que emplearon trasmallos en el Golfo Dulce, Costa Rica. **p.34**

Cuadro 2.1. Esfuerzo de muestreo en número de lances de trasmallo por año de muestreo, temporada, zona geográfica y batimetría en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014). El tiempo de inmersión del trasmallo por lance fue de aproximadamente 1.5 horas. **p.74**

Cuadro 2.2. Porcentaje de lances con presencia, abundancia total (número de ind), abundancia máxima por lance, abundancia promedio \pm Error estándar por lance, biomasa total (kg peso fresco), biomasa promedio \pm ES por lance, longitud total (LT) promedio \pm ES y LT mínima y máxima para *Carcharhinus limbatus* (CLI), *Rhizoprionodon longurio* (RLO), *Sphyrna lewini* (SLE), *Chaetodipterus zonatus* (CZO), *Notarius troscheltii* (NTR) y *Scomberomorus sierra* (SSI) en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014). **p.75**

Cuadro 2.3. Resultados de los GLM binomiales aplicados a los datos de presencia/ausencia de *Carcharhinus limbatus*, *Rhizoprionodon longurio*, *Sphyrna lewini*, *Chaetodipterus zonatus*, *Notarius troscheltii* y *Scomberomorus sierra* en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014). Grados de

libertad (g.l.), varianza, grados de libertad residuales (g.l. res.), varianza residual (Var. res.) y valores de p para el Chi-cuadrado. Los valores significativos de p ($\alpha = 0.05$) se destacan en negrita. **p.76**

Cuadro 2.4. Resultados de los GLM lognormales aplicados a los datos de longitud total de *Carcharhinus limbatus*, *Rhizoprionodon longurio*, *Sphyrna lewini*, *Chaetodipterus zonatus*, *Notarius troschellii* y *Scomberomorus sierra* en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014). Grados de libertad (g.l.), varianza, grados de libertad residuales (g.l. res.), varianza residual (Var. res.), valores de F , y valores de p . Los valores significativos de p ($\alpha = 0.05$) se destacan en negrita. **p.77**

Cuadro 3.1. Abundancia (N) y biomasa (B, kg en peso fresco) de las especies de ictiofauna capturadas con trasmallos de diferente poro de malla en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). La categoría de uso de cada especie es indicada junto a su nombre: objetivo (O), aprovechable (A) y descartable (D). **p.108**

Cuadro 3.2. Abundancia (número de ind.) y biomasa (kg en peso fresco) por categoría de uso de la ictiofauna capturada con trasmallos de 8.9, 14 y 15.2 cm de poro de malla en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014). **p.110**

Cuadro 3.3. Resultados del análisis Delta GLM que evalúa el efecto del tamaño del poro de malla sobre la abundancia ($\text{ind} \times 1.5 \text{ h}^{-1}$), biomasa ($\text{kg} \times 1.5 \text{ h}^{-1}$) y riqueza ($(\# \text{ spp}) \times 1.5 \text{ h}^{-1}$) de elasmobranquios y peces óseos en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Grados de libertad (g.l.), varianza, grados de libertad residuales (g.l. res.), varianza residual (Var. res.) y valores de p para el Chi-cuadrado de los submodelos binomiales y la prueba F de los submodelos lognormales. Los valores significativos de p ($\alpha = 0.05$) están señalados en negrita. **p.111**

Cuadro 3.4. Promedios de abundancia y similitud, desviación estándar (DE) de similitud y porcentaje de contribución de las especies de elasmobranquios y peces óseos en el análisis SIMPER, entre tamaños de poro de malla de trasmallos en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Solo se muestran las especies que contribuyen hasta el 90% de la similitud promedio acumulada. **p.112**

Cuadro 3.5. Atributos de productividad y susceptibilidad usados para evaluar la vulnerabilidad a la sobrepesca de las principales especies de interés comercial y los elasmobranquios a la pesquería de trasmallos en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica. **p.113**

Cuadro 3.6. Niveles de vulnerabilidad y valores de Vulnerabilidad (V), según los resultados del Análisis de Productividad (P) y Susceptibilidad (S) aplicado a las especies de peces de interés comercial y los elasmobranquios en la pesquería de trasmallos en el Golfo Dulce, Costa Rica. Se indica además la calidad de los datos general y por índice, así como la categoría de la lista roja según Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN): EN (en peligro crítico), NT (casi amenazada), LC (preocupación menor), DD (datos insuficientes) y NE (no evaluada). **p.114**

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1. Zonas geográficas y estaciones de muestreo en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Se muestran las líneas de profundidad para 20, 50, 100, 150 y 200 m de profundidad. **p.35**

Figura 1.2. Densidad promedio (solo lances positivos) (+Error estándar) expresada en abundancia (ind x 1.5 h⁻¹), biomasa (kg x 1.5 h⁻¹) y riqueza de elasmobranquios y peces óseos por zona geográfica en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). El porcentaje de lances con capturas positivas está indicado en paréntesis encima de cada columna. Diferencias significativas están señaladas con asterisco. Ext conti = externa continental y Ext penin = externa peninsular. **p.36**

Figura 1.3. Análisis de redundancia entre las variables ambientales y la abundancia promedio (definida como número de individuos capturados cada hora y media, CPUE) de las especies de ictiofauna en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Variables independientes: profundidad, distancia a la boca del golfo, distancia a la costa, distancia al río más próximo, año de muestreo (I, II y III) y temporada (seca y lluviosa). Círculos: las variables categóricas; flechas: variables continuas. La longitud del vector de la flecha indica la fuerza de la correlación y la dirección su relación con una especie. Los valores en paréntesis en los ejes son los porcentajes de variación de la relación especies – variables ambientales representados en el gráfico. Especies: Ax (*Acanthurus xanthopterus*), An (*Aetobatus narinari*), Aci (*Alectis ciliaris*), Am (*Aluterus monoceros*), Ac (*Anisotremus caesius*), Ad (*Genyatremus dovii*), At (*Anisotremus taeniatus*), Bpi (*Bagre pinnimaculatus*), Bp (*Balistes polylepis*), Cc (*Caranx caninus*), Cl (*Carcharhinus limbatus*), Co (*Carangoides otrynter*), Cz (*Chaetodipterus zonatus*), Cq (*Cyclosetta querna*), Cr (*Cynoscion reticulatus*), Dd (*Dasyatis dipterura*), Dp (*Diapterus peruvianus*), Gs (*Gnathanodon speciosus*), Hsc (*Haemulon scudderii*), Hs (*Haemulon sexfasciatum*), Ma (*Micropogonias altipinnis*), Mm (*Mobula munkiana*), Ml (*Mustelus lunulatus*), Nt (*Notarius troschellii*), Op (*Occidentarius platypogon*), Oa (*Oligoplites altus*), Om (*Opisthonema medirastre*), Pm (*Peprilus medius*), Ps (*Peprilus snyderi*), Pp (*Pomadasys panamensis*), Rl (*Rhizoprionodon longurio*), Rs (*Rhinoptera steindachneri*), Sg (*Scarus ghobban*), Ss (*Scomberomorus sierra*), Soc (*Sectator ocyurus*), Sb (*Selene brevortii*), So (*Selene orstedii*), Sp (*Selene peruviana*), Sle (*Sphyrna lewini*), St (*Sphyrna tiburo*) y Sl (*Syacium latifrons*). **p.37**

Figura 2.1. Variación temporal de la abundancia (número de ind ± Error estándar x 1.5 h⁻¹) promedio de *Carcharhinus limbatus*, *Rhizoprionodon longurio*, *Sphyrna lewini*, *Chaetodipterus zonatus*, *Notarius troschellii* y *Scomberomorus sierra* en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014). **p.78**

Figura 2.2. Proporción de lances de trasmallo positivos por ámbito de profundidad para a) *Carcharhinus limbatus*, b) *Rhizoprionodon longurio*, c) *Chaetodipterus zonatus* y d) *Scomberomorus*

sierra, y por ámbito de distancia al río (km) más próximo para e) *R. longurio* y f) *N. troschelii* en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014). Solo se presentan los gráficos para las especies en que se encontraron diferencias estadísticamente significativas según los modelos GLM. **p.79**

Figura 2.3. Resultados de los análisis de regresión de la variación espacio-temporal en la abundancia de *Carcharhinus limbatus*, *Rhizoprionodon longurio*, *Sphyrna lewini*, *Chaetodipterus zonatus*, *Notarius troschelii* y *Scomberomorus sierra* en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014). El criterio de división es presentado en cada nodo. Valores inferiores (variables continuas) o diferentes del criterio de división (variables categóricas) se ubican en la hoja izquierda del árbol. La CPUE (ind x 1.5 h⁻¹) es indicada en cada hoja terminal. La profundidad del árbol después de cada división es proporcional a la varianza explicada. Año de muestreo: I = agosto 2011 a mayo 2012, II = junio 2012 a mayo 2013 y III = junio 2013 a mayo 2014. Temporada: Ll = lluviosa y Se = Seca. Zonas geográficas: I = interna, EC = externa continental y EP = externa peninsular. Batimetría: Bor = borde y Cai = caída. Río = distancia al río más cercano (km). Z = profundidad (m). **p.80**

Figura 2.4. Abundancia promedio (ind x 1.5 h⁻¹) por estación de muestreo de *Carcharhinus limbatus*, *Rhizoprionodon longurio*, *Sphyrna lewini*, *Chaetodipterus zonatus*, *Notarius troschelii* y *Scomberomorus sierra* en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014). El número de estación está indicado en el centro del círculo. **p.82**

Figura 2.5. Longitud total (LT) promedio (\pm Error estándar) por año de muestreo para a) *Carcharhinus limbatus*, b) *Rhizoprionodon longurio*, c) *Sphyrna lewini*, d) *Chaetodipterus zonatus*, e) *Notarius troschelii* y f) *Scomberomorus sierra* en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014). Año muestreo: I = agosto 2011 a mayo 2012, II = junio 2012 a mayo 2013 y III = junio 2013 a mayo 2014. Temporada: Ll = lluviosa y Se = Seca. Las diferencias estadísticamente significativas están señaladas con asterisco. **p.83**

Figura 2.6. Regresiones lineales entre la longitud total (cm) y la profundidad (m) para a) *Rhizoprionodon longurio*, b) *Sphyrna lewini* y c) *Chaetodipterus zonatus*, y entre la longitud total y la distancia al río (km) para d) *S. lewini*, en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014). Solo se presentan gráficos para las especies en que se encontraron diferencias estadísticamente significativas según los modelos GLM. **p.84**

Figura 3.1. Totales de abundancia (individuos), biomasa (kg) y riqueza de especies de elasmobranquios y peces óseos por tamaño de poro de malla de trasmallo en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). N = 271 lances por poro de malla. **p.115**

Figura 3.2. Abundancia (ind x 1.5 h⁻¹), biomasa (kg x 1.5 h⁻¹) y riqueza (spp x 1.5 h⁻¹) promedio (\pm Error estándar) (solo lances positivos) de elasmobranquios y peces óseos por tamaño de poro de malla de trasmallo en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). El porcentaje de lances con capturas positivas

está indicado en paréntesis encima de cada columna. Diferencias significativas están señaladas con asterisco. **p.116**

Figura 3.3. Distribuciones de frecuencias de tallas de elasmobranquios y peces óseos por tamaño de poro de malla del trasmallo en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). La talla corporal (cm) está expresada en longitud total para la mayoría de especies y en ancho del disco para algunas rayas. La talla corporal promedio está indicada con una línea punteada roja. **p.117**

Figura 3.4. Productividad, susceptibilidad y vulnerabilidad de las principales especies de interés comercial y los elasmobranquios a la pesquería de trasmallos en el Golfo Dulce, Costa Rica. Las especies de elasmobranquios están representadas en círculos con contorno negro y las de interés comercial círculos con contorno rojo. Se usaron las siguientes abreviaturas para las especies: *Aetobatus narinari* (An), *Carcharhinus limbatus* (Cl), *Dasyatis dipterura* (Dd), *Himantura pacifica* (Hp), *Mobula munkiana* (Mm), *Mobula thurstoni* (Mt), *Mustelus lunulatus* (Ml), *Raja velezi* (Rv), *Rhinobatos leucorhynchus* (Rle), *Rhinoptera steindachneri* (Rs), *Rhizoprionodon longurio* (Rl), *Sphyrna lewini* (Sl), *Sphyrna tiburo* (St), *Urotrygon chilensis* (Uc), *Urotrygon rogersi* (Ur), *Diapterus peruvianus* (Dp), *Lutjanus guttatus* (Lg), *Lutjanus peru* (Lp), *Opisthonema libertate* (Ol), *Pomadasys panamensis* (Pp) y *Scomberomorus sierra* (Ss). **p.118**

LISTA DE SUPLEMENTOS

Suplemento 1.1. Zonificación y artes de pesca autorizadas en el Área Marina de Pesca Responsable Golfo Dulce. Adaptado de La Gaceta (2010). **p.39**

Suplemento 1.2. Caracterización física de las estaciones y esfuerzo de muestreo, en horas de inmersión de trasmallo, por temporada en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Profundidad = Z, distancia a la costa = km costa, distancia a la boca del golfo = km boca, distancia al río más próximo = km río. El río de referencia es el más próximo, y se usó para determinar la distancia al río. Año I = agosto 2011 a mayo 2012, año II = junio 2012 a mayo 2013 y año III = junio 2013 a mayo 2014. **p.41**

Suplemento 1.3. Abundancia promedio, disimilitud y porcentaje de contribución de las especies de ictiofauna en el análisis SIMPER entre zonas geográficas del Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Solo se muestran las especies que contribuyen hasta el 90% de la disimilitud promedio acumulada. **p.43**

Suplemento 1.4. Abundancia promedio, disimilitud y porcentaje de contribución de las especies de ictiofauna en el análisis SIMPER entre niveles de profundidad Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Solo se muestran las especies que contribuyen hasta el 90% de la disimilitud promedio acumulada. **p.45**

Suplemento 1.5. Especies de ictiofauna encontradas en el Golfo Dulce en los estudios previos dependientes de la pesca de mayor cobertura espacio-temporal y el presente estudio. **p.46**

Suplemento 3.1. Puntajes asignados a los atributos de productividad y susceptibilidad de las especies de peces óseos de interés comercial y los elasmobranquios en la pesquería de trasmallos en el Golfo Dulce, Costa Rica. Se usaron las siguientes abreviaturas para las especies: *Aetobatus narinari* (An), *Carcharhinus limbatus* (Cl), *Dasyatis dipterura* (Dd), *Himantura pacifica* (Hp), *Mobula munkiana* (Mm), *Mobula thurstoni* (Mt), *Mustelus lunulatus* (Ml), *Raja velezi* (Rv), *Rhinobatos leucorhynchus* (Rle), *Rhinoptera steindachneri* (Rs), *Rhizoprionodon longurio* (Rl), *Sphyrna lewini* (Sl), *Sphyrna tiburo* (St), *Urotrygon chilensis* (Uc), *Urotrygon rogersi* (Ur), *Diapterus peruvianus* (Dp), *Lutjanus guttatus* (Lg), *Lutjanus peru* (Lp), *Opisthonema libertate* (Ol), *Pomadasys panamensis* (Pp) y *Scomberomorus sierra* (Ss). **p.119**

PREFACIO

El Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura (INCOPECA) administra, regula y promueve el desarrollo del sector pesquero en Costa Rica (La Gaceta 1994). Entre 1996 y 2005 la producción pesquera nacional reportada tuvo un promedio anual de 21 414 TM (Araya *et al.* 2007). De acuerdo con las cifras publicadas por el INCOPECA (INCOPECA 2014), de 2006 a 2014 el promedio anual de producción se redujo en un 30% (14 897 TM).

El análisis más reciente que sintetiza en forma comprensiva la producción pesquera nacional, data de hace una década (Araya *et al.* 2007). Entre 1994 y 2005, la costa Pacífica aportó en promedio más del 97% de las capturas nacionales, y un 65.5% de los desembarques se realizaron en el Golfo de Nicoya, principalmente por pesquerías comerciales artesanales y semi-industriales (camarón y sardina) que operan especialmente fuera del golfo (Araya *et al.* 2007). Los mayores esfuerzos por describir y estimar el estado de la ictiofauna y otros recursos pesqueros se han concentrado en este golfo (Araya *et al.* 2007), el cual dispone del mejor registro nacional de la actividad pesquera.

Si bien la costa Pacífica cuenta con varios caladeros y centros de acopio fuera del Golfo de Nicoya, para gran parte del país se desconoce el impacto real de la actividad pesquera, tanto en las poblaciones objetivo y no objetivo, como en los hábitats y en la dinámica del ecosistema (Espinoza & Nielsen-Muñoz 2006). Un ecosistema poco conocido desde el punto de vista pesquero, es Golfo Dulce, por razones que se discuten más adelante.

El Golfo Dulce es un cuerpo de agua costero de 750 km² (~50 km de longitud, 10-15 km de ancho), ubicado en el Pacífico sur de Costa Rica, provincia de Puntarenas - Área de Conservación Osa (ACOSA) (entre 8°27'-8°45'N y 83°07'-83°30'W) (Quesada-Alpizar & Morales-Ramírez 2004, Nielsen-Muñoz & Quesada-Alpizar 2006, Wehrtmann & Cortés 2009, Fargier *et al.* 2014). Se caracteriza por presentar una cuenca interna de pendiente fuerte, con una profundidad máxima de 215 m, y una cuenca externa poco profunda de ~70 m (Richards *et al.* 1971, Córdoba & Vargas 1996, Thamdrup *et al.* 1996). En la entrada del golfo se localiza un umbral a 60 m de profundidad que limita la circulación del agua hacia la cuenca interna, donde temporalmente se llegan a desarrollar condiciones hipóxicas o anóxicas (Richards *et al.* 1971, Quesada-Alpizar & Morales-Ramírez 2004, Svendsen *et al.* 2006, Morales-Ramírez *et al.* 2015). Por su morfología y patrón de circulación es considerado uno de los cuatro fiordos tropicales del mundo (Richards *et al.* 1971, Vargas & Wolff 1996, Wolff *et al.* 1996). Además de la cuenca anóxica (Richards *et al.* 1971) el Golfo Dulce presenta hábitats como manglares (Morales-Ramírez 2011), desembocaduras de ríos principales (ríos Rincón, Esquinas, Tigre y Coto Colorado; Umaña 1998, Svendsen *et al.* 2006), bahías lodosas y arenosas,

pastos marinos (Samper-Villareal *et al.* 2014), así como arrecifes rocosos (Rojas 2001), basálticos (Molina-Ureña & Breedy-Shadid 2012) y coralinos (Cortés 1992, Cortés & Jiménez 2003, Alvarado *et al.* 2015). El Golfo Dulce representa el 21.3% de la diversidad biológica de la zona costera del Pacífico de Costa Rica (Morales-Ramírez 2011)

El primer esfuerzo formal por caracterizar la actividad pesquera en el Golfo Dulce provino de Campos (1989), quien realizó un estudio descriptivo de la pesca artesanal a partir de descargas y observaciones a bordo. A pesar de que brinda el inventario de especies de peces más amplio disponible para el golfo, su alcance es limitado, pues el estudio no estandarizó las capturas por unidad de esfuerzo. Campos (1989) informó que la actividad pesquera estaba sostenida por 175 especies, de las cuales 32 concentraron más del 80% de las capturas. La mayor productividad pesquera se encontró en aguas poco profundas, principalmente de la parte externa, y de áreas próximas a desembocaduras de ríos (Campos 1989). Entre diciembre 1993 y febrero 1994, a bordo de la expedición Victor Hensen en el Golfo de Nicoya, Bahía Coronado (frente al Humedal Nacional Terraba-Sierpe) y el Golfo Dulce, Bussing & López (1996), Wolff (1996) y Molina-Ureña (1996) evaluaron la comunidad de peces demersales y pelágicos adultos y las etapas larvales planctónicas de la costa Pacífica de Costa Rica. Los resultados muestran una comunidad de peces a lo largo del Golfo Dulce muy empobrecida con respecto a la del Golfo de Nicoya. Bussing & López (1996) y Wolff (1996) reportan solo 75 especies de 15 familias de peces para el Golfo Dulce, del total de 242 especies recolectadas durante la misma expedición en las tres áreas descritas. En cambio, Molina-Ureña (1996) identificó similares números de familias (15 en el Golfo Dulce y 16 en el Golfo de Nicoya) y de densidades larvales de peces (197.2 y 124.9 larvas 10 m⁻², respectivamente).

Cortés (1992) generó el primer listado de peces asociados a los arrecifes coralinos. Informó un total de 24 especies, de las cuales 15 tenían importancia para la pesca artesanal. Posteriormente, Rojas (2001) determinó la abundancia y distribución de 71 especies de 28 familias, asociadas a los fondos duros (i.e., arrecifes coralinos y costas rocosas) de la parte interna del Golfo Dulce.

Después del 2001, las investigaciones con peces en el Golfo Dulce se han dirigido principalmente a la caracterización de la pesca artesanal comercial y de subsistencia en diferentes comunidades, y a estudios de grupos de ictiofauna de diversa índole. Lagunas-Vázquez (2004) realizó un análisis socioambiental de la pesca de subsistencia en Rincón de Osa y Puerto Escondido-La Palma, y Poirout (2007) llevó a cabo un diagnóstico socioambiental de la pesquería artesanal en Zancudo. Fargier (2012) caracterizó la actividad pesquera artesanal en tres comunidades de Bahía Pavones. Guzmán-Mora (2012), estudió la pesquería artesanal del Golfo Dulce y sus zonas de influencia, mediante el análisis de desembarques en las cuatro principales comunidades pesqueras (Golfito, Zancudo, Pavones y Playa Blanca de Puerto Jiménez). Feutry *et al.* (2010) generaron la primera

información de la comunidad de peces del manglar de Zancudo. López-Garro (2012) identificó y evaluó hábitats críticos costeros utilizados por tiburones y rayas, en especial por el tiburón martillo *Sphyrna lewini*, y López-Garro & Zanella (2015) estudiaron la captura de tiburones y rayas por pesquerías artesanales con línea de fondo en el Golfo Dulce. Una caracterización detallada de las condiciones socioambientales de las comunidades pesqueras artesanales del golfo fue elaborada por Morera-Quesada & Vargas-Bonilla (2009) y Fargier (2012).

Las investigaciones recientes de la caracterización de la pesca en diferentes comunidades demuestran que la actividad pesquera en Golfo Dulce es primordialmente artesanal, multiarte y multiespecífica (Lagunas-Vázquez 2004, Fargier 2012, Guzmán-Mora 2012, Fargier *et al.* 2014). Si bien la pesca artesanal no constituye un sector homogéneo (Jentoft 2014), comparte muchas características con pesquerías artesanales de América Latina y otras regiones del mundo. Entre ellas sobresalen: bajo capital, escasa tecnificación, sitios de desembarque remotos, estacionalidad en las actividades, poca capacidad de negociación y mercadeo, interacciones complejas con otras flotas y falta de infraestructura para procesamiento post-captura (Salas *et al.* 2007, Jentoft 2014, Saavedra-Díaz *et al.* 2015).

Golfito es el único puerto oficial del Golfo Dulce y aporta alrededor del 7.1 % del total de las capturas reportadas para el país (INCOPECA 2014). Aunque la actividad se sustenta de unas pocas especies (*Lutjanus guttatus*, *L. peru*, *Scomberomorus sierra*, *Lutjanus colorado* y *Diapterus peruvianus*, en orden de abundancia decreciente) (Lagunas-Vázquez 2004, Fargier 2012, Guzmán-Mora 2012), datos biológicos descriptivos sugieren que se está explotando una gran diversidad de recursos marinos a niveles que pueden afectar la dinámica de las poblaciones y comunidades ecológicas a largo plazo (Guzmán-Mora 2012).

Debido a su particularidad, fragilidad e importancia biológica y social, el Golfo Dulce fue declarado en 2010 como Área Marina de Pesca Responsable (AMPR-GD) por el INCOPECA (La Gaceta 2010). Según lo establecido en La Gaceta (2008), las AMPR son áreas con características biológicas, pesqueras o socioculturales importantes, en las que se regula la actividad pesquera para asegurar el aprovechamiento sostenible de los recursos; en el proceso deben ser vinculadas las comunidades costeras e instituciones externas. Con fundamento en las investigaciones pesqueras disponibles, las características geomorfológicas, ecológicas y la información brindada por los pescadores sobre sus hábitos pesqueros, se formuló un Plan de Ordenamiento Pesquero (POP; INCOPECA 2009). Este dividió el golfo en tres áreas de pesca (Golfo Dulce Externo, Interno y la Zona de Golfito) y especificó las artes de pesca autorizadas en cada zona (Suplemento 1.1; La Gaceta 2010). El Decreto Ejecutivo N° 35579-MAG de 2009 prohibió en forma permanente la pesca en el

AMPR-GD por parte de flotas industriales y semi-industriales, así como toda aquella que pretenda utilizar redes de arrastre, trasmallo o artes de pesca no sostenibles (La Gaceta 2009).

Aunque las medidas de ordenamiento y regulación rigen desde su emisión, el grado de implementación de las acciones contempladas en el POP es incierto. La efectividad de las iniciativas de conservación depende del cumplimiento por parte de los usuarios, el cual puede estar motivado por normas sociales, como la presión de grupo y la legitimidad (Arias *et al.* 2016). Un análisis del proceso de creación del AMPR-GD concluyó que existían pocas condiciones favorables para un manejo participativo exitoso (Fargier *et al.* 2014). Algunos factores como el tamaño y la heterogeneidad del AMPR, el aislamiento geográfico de las comunidades costeras, la baja capacidad organizativa local y la poca transparencia del procedimiento de establecimiento, generan incertidumbre acerca de la implementación del POP (Fargier *et al.* 2014).

Según Rotherham *et al.* (2007), los análisis independientes de la pesca son cada vez más importantes en el manejo pesquero con enfoque ecosistémico, pues permite obtener evaluaciones científicas coherentes con los principios del desarrollo sostenible. Los muestreos independientes de la pesca tienen las siguientes ventajas (Rotherham *et al.* 2007): 1) el muestreo es aleatorio, no se concentra donde las poblaciones son (o se cree que son) más abundantes, 2) proporcionan potencialmente datos más representativos de toda la gama de tamaños de las poblaciones, en lugar de concentrarse en algunas tallas, 3) no hay dependencia de que los pescadores reporten sus capturas y el esfuerzo con precisión, 4) las metodologías son consistentes a lo largo del tiempo y 5) se pueden obtener datos de especies no usadas en la pesca comercial y recreativa. Esta modalidad de muestreo es de gran importancia para calibrar y validar la información obtenida mediante técnicas dependientes de la actividad pesquera.

Existe un vacío de información acerca de la comunidad de peces en el Golfo Dulce. Los estudios de la ictiofauna se han restringido a listados de especies (Cortés 1992, Bussing & López 1996), estudios ecológicos (Wolff 1996, Molina-Ureña 1996, Rojas 2001, Feutry *et al.* 2010, López-Garro 2012) y a la caracterización de la pesca artesanal en comunidades aisladas (Campos 1989, Lagunas-Vázquez 2004, Poirout 2007, Fargier 2012, Guzmán-Mora 2012). Las medidas contempladas en el POP inicial no provinieron de un análisis científico integral de los recursos pesqueros del Golfo Dulce, sino que se basaron en información recopilada en procesos participativos y en estudios previos de limitada cobertura espacial y temporal (INCOPECA 2009). Por esta razón, se requiere información integral de la ictiofauna como insumo para actualizar el POP (La Gaceta 2010).

El objetivo general de esta tesis es brindar una línea de base biológica acerca de la abundancia, biomasa, riqueza y vulnerabilidad potencial de la ictiofauna del Golfo Dulce. En el Capítulo I, se caracteriza la variabilidad espacio-temporal de la composición de la comunidad ictica. El Capítulo II

describe la variabilidad espacio-temporal en la abundancia, biomasa y talla corporal de las seis especies más abundantes y frecuentes en capturas con trasmallos, y en el Capítulo III se evalúa la vulnerabilidad de la ictiofauna marino-costera a las pesquerías de trasmallo en el Golfo Dulce. Este estudio es pionero en generar conocimiento independiente de la pesca y de mediano plazo, acerca de la variabilidad espacial y temporal en la composición de especies de la ictiofauna marino-costera del Golfo Dulce. Representa la mayor cobertura espacial hasta ahora efectuada para el golfo y es el primero en considerar comparaciones interanuales.

REFERENCIAS

- Alvarado, J. J., A. Beita-Jiménez, S. Mena, C. Fernández-García & A. G. Guzmán-Mora. 2015. Ecosistemas coralinos del Área de Conservación Osa, Costa Rica: estructura y necesidades de conservación. *Rev. Biol. Trop.* 63: 219-259.
- Araya, H., A. R. Vásquez, B. Marín, J. A. Palacios, R. L. Soto, F. Mejía, Y. Shimazu & K. Hiramatsu. 2007. II Reporte del comité de evaluación de los recursos pesqueros No. 1 / 2007. Proyecto "Manejo sostenible de la pesquería para el Golfo de Nicoya, Costa Rica". INCOPECA; UNA; JICA. 154 p.
- Arias, A., R. L. Pressey, R. E. Jones, J. G. Álvarez-Romero. 2016. Optimizing enforcement and compliance in offshore marine protected areas: a case study from Cocos Island, Costa Rica. *Oryx* 50:18-26.
- Bussing, W. A. & M. I. López. 1996. Fishes collected during the R.V. Victor Hensen Costa Rica Expedition (1993/1994). *Rev. Biol. Trop.* 44:183-186.
- Campos, J. 1989. Evaluación de la pesca artesanal del Golfo Dulce. Informe final de proyecto, CIMAR, Universidad de Costa Rica, Costa Rica. 195 p.
- Córdoba, R. & J. A. Vargas. 1996. Temperature, salinity, oxygen and nutrient profiles at a 200 m station in Golfo Dulce, Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44: 233-236.
- Cortés, J. 1992. Los arrecifes coralinos de Golfo Dulce, Costa Rica: aspectos ecológicos. *Rev. Biol. Trop.* 40: 19-26.
- Cortés, J. & C. E. Jiménez. 2003. Corals and coral reefs of the Pacific of Costa Rica: history, research and status, p. 361-385. *In* J. Cortés (ed.). *Latin American Coral Reefs*. Amsterdam: Elsevier Science B.V.
- Espinoza, M. & V. Nielsen-Muñoz. 2006. Especies comerciales I: Peces. p 87-104 *In* V. Nielsen-Muñoz & M. A. Quesada-Alpizar (eds.). *Ambientes marino costeros de Costa Rica*. Comisión Interdisciplinaria Marino Costera de la Zona Económica Exclusiva de Costa Rica, Informe Técnico. CIMAR, CI, TNC, San José, Costa Rica.
- Fargier, L. 2012. La participation des pêcheurs artisanaux à la gestion des activités halieutiques artisanales tropicales. Etude de cas dans le Golfo Dulce, Costa Rica. Ph.D. Dissertation, Université de La Rochelle, La Rochelle.
- Fargier, L., H. J. Hartmann & H. Molina-Ureña. 2014. "Marine areas of responsible fishing": a path toward small-scale fisheries co-management in Costa Rica? Perspectives from Golfo Dulce. p 155-179. *In* F. Amezcua & B. Bellgraph (eds.). *Fisheries management of Mexican and Central American estuaries*. Springer, Dordrecht, Netherlands.

- Feutry, P., H. J. Hartmann, H. Casabonnet & G. Umaña. 2010. Preliminary analysis of the fish species of the Pacific Central American mangrove of Zancudo, Golfo Dulce, Costa Rica. *Wetl. Ecol. Manage.* 18: 637-650.
- Guzmán-Mora, A. G. 2012. Diagnóstico de la composición de capturas de la pesca artesanal de Golfo Dulce, Pacífico Sur, Costa Rica. M.Sc. Tesis, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- INCOPECSA. 2009. Propuesta de Plan de Ordenamiento Pesquero del área marina para la pesca responsable Golfo Dulce. Mimeografiado. San José, Costa Rica. 110 p.
- INCOPECSA. 2014. Producción región Golfito 1996-2014. Departamento de estadísticas, INCOPECSA, Costa Rica. (Consultado: 26 setiembre 2016, https://www.incopescsa.go.cr/publicaciones/estadisticas/graficos/6_grafico_prod_nacional.jpg)
- Jentoft, S. 2014. Walking the talk: implementing the international voluntary guidelines for securing sustainable small-scale fisheries. *Marit. Stud?* 13: 16.
- La Gaceta N° 62. 1994. Creación del Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura (INCOPECSA). Diario Oficial del Gobierno de Costa Rica.
- La Gaceta N° 81. 2008. AJDIP-138. Reglamento para el establecimiento de áreas marinas para la pesca responsable. Diario Oficial del Gobierno de Costa Rica: 44-48.
- La Gaceta N° 225. 2009. Decreto Ejecutivo N° 35579-MAG. Diario Oficial del Gobierno de Costa Rica: 3-4.
- La Gaceta N° 196. 2010. AJDIP 191. Declaratoria del Área Marina para la Pesca Responsable Golfo Dulce. Diario Oficial del Gobierno de Costa Rica: 33-35.
- Lagunas-Vázquez, M. 2004. Análisis socioambiental de la pesca ribereña como actividad de subsistencia en las comunidades costeras de Rincón de Osa y Puerto Escondido-La Palma, Península de Osa, Costa Rica. M.Sc. Tesis, Universidad de Costa Rica, Costa Rica.
- López-Garro, A. 2012. Identificación, evaluación y manejo de hábitats críticos utilizados por el tiburón martillo, *Sphyrna lewini*, y otros elasmobranquios en Golfo Dulce, Costa Rica. M.Sc. Tesis, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- López-Garro, A. & I. Zanella. 2015. Tiburones y rayas capturados por pesquerías artesanales con línea de fondo en el Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 63:183-198.
- Molina-Ureña, H. 1996. Ichthyoplankton assemblages in the Gulf of Nicoya and Golfo Dulce embayments, Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44: 173-182.
- Molina-Ureña, H. & O. Breedy-Shadid. 2012. CIMAR – DeepSee Golfo Dulce 2012 Exploratory Expedition. Preliminary scientific report. CIMAR-UCR, The Billfish Foundation, and Pronature. 36 p.

- Morales-Ramírez, Á. 2011. La diversidad marina del golfo dulce, pacífico sur de Costa Rica: amenazas de conservación. *Biocenosis* 24: 1-2.
- Morales-Ramírez, Á., J. Acuña-González, O. Lizano, E. Alfaro & E. Gómez. 2015. Rasgos oceanográficos en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica: una revisión para la toma de decisiones en conservación marina. *Rev. Biol. Trop.* 63: 131-160.
- Morera-Quesada, G. & S. Vargas-Bonilla. 2009. Informe de línea base socioeconómica de miembros de organizaciones interesadas en el establecimiento del Área Marina de Pesca Responsable Golfo Dulce. Informe presentado a FECOPT. San José, Costa Rica. 67p.
- Nielsen-Muñoz, V. & M. A. Quesada-Alpizar (eds.). 2006. Ambientes marino costeros de Costa Rica. Comisión Interdisciplinaria Marino Costera de la Zona Económica Exclusiva de Costa Rica, Informe Técnico. CIMAR, CI, TNC, San José, Costa Rica. 220 p.
- Poirout, T. 2007. Diagnostic socio-environnemental de la pêche artisanale pour une gestion participative de la zone côtière de Zancudo (Golfo Dulce, Costa Rica). M.Sc. Dissertation, Université de La Rochelle, La Rochelle, France.
- Quesada-Alpizar, M. A. & A. Morales-Ramírez. 2004. Comportamiento de las masas de agua en el Golfo Dulce durante un periodo El Niño (1997-1998). *Rev. Biol. Trop.* 52: 95-103.
- Richards, F. A., J. J. Anderson & J. D. Cline. 1971. Chemical and physical observations in Golfo Dulce, an anoxic basin on the Pacific coast of Costa Rica. *Limnol. Oceanogr.* 16: 43-50.
- Rojas, R. E. 2001. Caracterización de la ictiofauna de los sustratos duros de la parte interna del Golfo Dulce, Costa Rica. Tesis Lic., Universidad de Costa Rica, Costa Rica.
- Rotherham, D., A. J. Underwood, M. G. Chapman & C. A. Gray. 2007. A strategy for developing scientific sampling tools for fishery-independent surveys of estuarine fish in New South Wales, Australia. *ICES J. Mar. Sci.* 64: 1512-1516.
- Saavedra-Díaz, L. M. A. A. Rosenberg & B. Martín-López. 2015. Social perceptions of Colombian small-scale marine fisheries conflicts: Insights for management. *Mar. Pol.* 56: 61-70.
- Salas, S., R. Chuenpagdee, J. C. Seijo & A. Charles. 2007. Challenges in the assessment and management of small-scale fisheries in Latin America and the Caribbean. *Fish. Res.* 87: 5-16.
- Samper-Villarreal, J., A. Bourg, J. A. Sibaja-Cordero & J. Cortés. 2014. Presence of a *Halophila baillonii* Asch. (Hydrocharitaceae) seagrass meadow and associated macrofauna on the Pacific coast of Costa Rica. *Pac. Sci.* 68: 435-444.
- Svendsen, H., R. Rosseland, S. Myking, J. A. Vargas, O. G. Lizano & E. J. Alfaro. 2006. A physical oceanographical study of Golfo Dulce. *Rev. Biol. Trop.* 54: 147-170.

- Thamdrup, B., D. E. Canfield, T. G. Ferdelman, R. N. Glud & J. K. Gundersen. 1996. A biogeochemical survey of the anoxic basin Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44: 19-33.
- Umaña, G. 1998. Characterization of some Golfo Dulce drainage basin rivers (Costa Rica). *Rev. Biol. Trop.* 46: 125-135.
- Vargas, J. A. & M. Wolff. 1996. Pacific coastal ecosystems of Costa Rica with emphasis on the Golfo Dulce and adjacent areas: a synoptic view based on the R.V. Victor Hensen – expedition 1993/1994 and previous studies. *Rev. Biol. Trop.* 44: Prefacio.
- Wehrtmann, I. S. & J. Cortés (eds.). 2009. Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America. *Monographiae Biologicae*, Volume 86. Springer + Business Media B.V., Berlin. Text: 538 pp, List of species in accompanying Compact Disc: 500 pp.
- Wolff, M. 1996. Demersal fish assemblages along the Pacific coast of Costa Rica: a quantitative and multivariate assessment based on the Victor Hensen Costa Rica Expedition (1993/1994). *Rev. Biol. Trop.* 44: 187-214.
- Wolff, M., H. J. Hartmann & V. Koch. 1996. A pilot trophic model for Golfo Dulce, a fjord-like tropical embayment, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44: 215-231.

1. CAPÍTULO I: *Variabilidad espacio-temporal de la ictiofauna del Golfo Dulce, Costa Rica: un enfoque independiente de la pesca*

1.1. INTRODUCCIÓN

La recolección de datos biológicos de todas las especies impactadas por la pesca, sean objetivo o incidentales, es uno de los pilares para el manejo ecosistémico de las pesquerías (FAO 2015). Esto puede realizarse mediante un enfoque dependiente (análisis de desembarques y programas de observadores a bordo) o independiente (muestreos científicos en el mar) de las actividades pesqueras (Pennino *et al.* 2016). Los estudios dependientes de la pesca proporcionan una amplia cobertura espacial a lo largo del año e información sobre una variedad de especies objetivo, tipos de artes, lugares de desembarque y canales de distribución (Ward 2005, Lunn & Dearden 2006, Pennino *et al.* 2016). Sin embargo, a veces carecen de detalles particulares, como la ubicación de los caladeros y la identidad de las especies, pues las capturas se identifican en su mayoría con un nivel taxonómico mayor (Ward 2005, Pennino *et al.* 2016). También suelen presentar sesgos debido a las limitaciones impuestas por el manejo y la declaración deliberada de las capturas (Pennino *et al.* 2016). Por su parte, los estudios independientes de la pesca se basan típicamente en costosos programas de muestreo realizados en el mar durante periodos relativamente cortos (Ward 2005, Rotherham *et al.* 2007, Pennino *et al.* 2016). Aunque sus datos se consideran de mayor calidad porque el muestreo y la recolección están científicamente diseñados y estandarizados, generalmente tienen una cobertura espacial y estacional limitada, lo que puede conducir a muestreos no representativos (Hilborn & Walters 2013, Pennino *et al.* 2016).

Las pesquerías tropicales se caracterizan por ser pobres en datos: faltan datos históricos de capturas y se carece de recursos económicos para ejecutar análisis independientes de la pesca (Ye *et al.* 2011). Un ejemplo de un sistema deficiente en datos pesqueros, es el Golfo Dulce, un estuario ubicado en el Pacífico sur de Costa Rica, el cual por sus características oceanográficas y biológicas, así como las condiciones socioeconómicas prevalentes, fue declarado como Área Marina de Pesca Responsable (AMPR-GD) en 2010 (La Gaceta 2010). Las AMPR constituyen una herramienta de manejo desarrollada por el gobierno de Costa Rica para involucrar a las organizaciones de pescadores en el manejo de las pesquerías artesanales (La Gaceta 2008, Fargier *et al.* 2014).

Se dispone de dos fuentes de datos dependientes de la pesca para el Golfo Dulce: 1) las caracterizaciones de la pesca artesanal en ciertas comunidades pesqueras y con un ámbito temporal de máximo de un año (Campos 1989, Lagunas-Vázquez 2004, Poirout 2007, Fargier 2012, Guzmán-Mora 2012, López-Garro 2012, López-Garro & Zanella 2015) y 2) las estadísticas del Instituto Costarricense

de Pesca y Acuicultura (INCOPECA). Los reportes oficiales indican que el golfo aporta ca. 7.1 % del total de los registros pesqueros para el país (INCOPECA 2014). Estos datos se limitan a los desembarques en la ciudad de Golfito (único puerto oficial en el Golfo Dulce) por parte de la flota artesanal de mediana escala, la cual opera principalmente en las zonas aledañas fuera del golfo (Fargier 2012, Guzmán-Mora 2012). Dado que omiten el esfuerzo de pesca realizado al interior del golfo por el sector artesanal de pequeña escala, se considera que estos datos son ineficaces como insumo para el manejo adecuado de los recursos pesqueros del AMPR-GD (Fargier 2012, Guzmán-Mora 2012). Por último, los análisis independientes de la pesca incluyen diversos estudios ecológicos de la ictiofauna asociada a diferentes hábitats del golfo (Molina-Ureña 1996, Wolff 1996, Rojas 2001, Feutry *et al.* 2010, Alvarado *et al.* 2015).

De acuerdo con los estudios realizados, la actividad pesquera en el Golfo Dulce y sus zonas aledañas es esencialmente artesanal, de pequeña y mediana escala (Campos 1989, Morera-Quesada & Vargas-Bonilla 2009, Fargier 2012, Guzmán-Mora 2012), con autonomía máxima de tres y 40 millas náuticas, respectivamente (La Gaceta 2005). A pesar de su baja productividad y el aislamiento geográfico, el golfo sostiene alrededor de 250 pescadores artesanales (Fargier 2012, Guzmán-Mora 2012, Fargier *et al.* 2014). La pesquería se caracteriza por ser multiespecie y multiarte (Campos 1989, Guzmán-Mora 2012). Aunque un gran número de especies es impactado por la pesca (117 a 175 especies), unas pocas sostienen la actividad (Campos 1989, Guzmán-Mora 2012). Históricamente las especies objetivo han sido los pargos (Lutjanidae), las macarelas (Scombridae), los congrios (Brotulidae) y los camarones (Campos 1989, Lagunas-Vázquez 2004, Poirout 2007, Morera-Quesada & Vargas-Bonilla 2009, Fargier 2012, Guzmán-Mora 2012, Fargier *et al.* 2014). Las artes de pesca empleadas incluyen cuerda, línea de fondo, palangre y trasmallos de diferente poro de malla (Campos 1989, Lagunas-Vázquez 2004, Poirout 2007, Fargier 2012, Guzmán-Mora 2012). Cabe aclarar que estas dos últimas artes se restringen a las zonas aledañas al golfo, pues el Decreto Ejecutivo N° 35579-MAG de 2009 prohibió en forma permanente su uso en el AMPR-GD (La Gaceta 2009).

Con respecto a la diversidad de ictiofauna y sus patrones espaciales y temporales, Campos (1989) brinda el inventario más amplio disponible para el Golfo Dulce con 175 especies. Aunque no estandarizó sus capturas por unidad de esfuerzo, indicó que la mayoría provino de aguas poco profundas (97% abundancia a <50 m de profundidad), principalmente de la parte externa, y de áreas próximas a desembocaduras de ríos. En concordancia, Wolff (1996), encontró en la comunidad de peces demersales, una tendencia a presentar menor diversidad y biomasa en la parte central y profunda del Golfo Dulce, con un incremento a medida que se acercaba a las estaciones someras de la parte externa. Varios estudios señalan la ausencia de diferencias estacionales estadísticamente significativas en la

riqueza y abundancia de peces en el Golfo Dulce (Molina-Ureña 1996, Wolff 1996, Feutry *et al.* 2010, Guzmán-Mora 2012).

Al ser una pesquería pobre en datos, es imprescindible contar con información científica adicional que contribuya a la formulación y actualización de las medidas de manejo del Plan de Ordenamiento Pesquero (POP) del AMPR-GD (La Gaceta 2010). Considerando el conocimiento limitado sobre los recursos pesqueros del Golfo Dulce, el presente estudio es el primero en utilizar un muestreo independiente de la pesca y de mediano plazo, para analizar la variabilidad espacial e interanual en la composición de especies de la ictiofauna marino-costera. Con el fin de aportar una línea de base para futuras decisiones de manejo, específicamente se evaluó: 1) la variabilidad espacio-temporal en la abundancia, biomasa y riqueza de los elasmobranquios y peces óseos, 2) el efecto de la zona geográfica y la profundidad en la composición de especies de peces y 3) comparación de estos resultados con datos históricos dependientes de la pesca.

1.2. MATERIALES Y MÉTODOS

1.2.1. Área de estudio

El Golfo Dulce es un estuario tropical de 750 km² (~50 km de longitud, 10-15 km de ancho) ubicado en el Pacífico sur de Costa Rica, provincia de Puntarenas (Quesada-Alpizar & Morales-Ramírez 2004, Nielsen-Muñoz & Quesada-Alpizar 2006). Presenta características morfológicas que tienden a restringir la circulación del agua en su cuenca interna y a favorecer la formación de aguas profundas hipóxicas o anóxicas (Richards *et al.* 1971, Vargas & Wolff 1996, Wolff *et al.* 1996, Wehrmann & Cortés 2009, Fargier *et al.* 2014). Por esta razón, su circulación se asemeja a la de los fiordos de latitudes altas (Richards *et al.* 1971). El término fiordo es aplicado a un estuario o a una cuenca profunda rodeada por terrenos de pendiente fuerte y en muchos casos, un umbral en su desembocadura (Rattray 1967). Esto es de gran relevancia debido a que solo existen otros tres fiordos tropicales en el mundo: el Golfo de Cariaco (Venezuela), la bahía Darwin (Ecuador) y la bahía Kaeo (Indonesia; Richards 1965). Con una productividad de baja a moderada, el Golfo Dulce se asemeja más a un sistema oceánico abierto que a uno estuarino (Molina-Ureña 1996, Thamdrup *et al.* 1996, Wolff *et al.* 1996), pues el flujo de biomasa y energía es dominante dentro del grupo pelágico (Wolff 1996). La precipitación anual supera los 5000 mm (Quesada-Alpizar & Cortés 2006). La temporada lluviosa se extiende de mayo a diciembre, con una intensificación de las lluvias en octubre. La temporada seca (enero-abril) es poco pronunciada (Quesada-Alpizar & Cortés 2006).

Para los análisis espaciales se categorizó el golfo en dos niveles de profundidad (0-20 m y 20-45 m) y tres zonas geográficas (interna, externa continental y externa peninsular). El límite de

profundidad (45 m) se determinó con base en dos criterios: los resultados de Campos (1989), quien reportó que el 97% de las capturas de la pesca artesanal del golfo provenían de profundidades inferiores a 50 m, y las limitaciones logísticas de hacer lances de trasmallo hasta ese límite. Las zonas fueron definidas de acuerdo con características oceanográficas, batimétricas y de manejo (Richards *et al.* 1971, Córdoba & Vargas 1996, Thamdrup *et al.* 1996, Quesada-Alpizar & Morales-Ramírez 2004, INCOPECA 2009, Wehrmann & Cortés 2009, Rincón-Alejos & Ballestero-Sakson 2015) (Figura 1.1): 1) Interna, abarca ca. 300.5 km² en la región norte del golfo, desde el extremo norteño hasta una línea imaginaria entre Puerto Jiménez (margen peninsular) y Punta Voladera (margen continental). Recibe las aguas de los ríos Esquinas, Rincón y Tigre. 2) Externa continental, con un área de ca. 273 km², abarca la región sur continental del golfo, desde Punta Voladera hasta Punta Banco. El río Coto Colorado, el tributario más grande de la cuenca del Golfo Dulce, desemboca en esta zona. El límite con la zona externa peninsular es el canal principal. 3) Externa peninsular, porción sur de la Península de Osa, desde Puerto Jiménez en el norte, hasta Cabo Matapalo en el sur. Con ca. 176.5 km² de extensión no incluye ninguna cuenca de importancia, sino solo pequeñas quebradas. La zona interna definida en este estudio corresponde muy cercanamente a la Zona B (Golfo Dulce interno), contemplada en el POP del AMPR-GD (INCOPECA 2009, La Gaceta 2010). Por su parte las zonas externa continental y peninsular corresponden en conjunto a la Zona A (Golfo Dulce Externo) del POP (INCOPECA 2009) (Suplemento 1.1).

1.2.2. Muestreo

La ictiofauna del Golfo Dulce se estudió mediante un análisis independiente de la pesca. Dieciocho sitios de muestreo, distantes ~5 km entre sí, se establecieron a lo largo de la línea costera (Figura 1.1). Cada sitio constó de dos estaciones, una próxima a arrecifes rocosos (en Zancudo y Bahía Pavones no se cumplió con esta característica, ya que en ese sector predominan los fondos suaves) y la otra en la caída de la plataforma del golfo, para un total de 32 estaciones de muestreo. Esta variable fue denominada batimetría y contó con los niveles: borde (cerca a un arrecife rocoso) y caída (declive de la plataforma). El trabajo de campo se realizó de agosto 2011 a mayo de 2014, con dos campañas de muestreo diurnas por temporada (Cuadro 1.1). Dificultades climáticas y logísticas impidieron la realización de la segunda campaña en la temporada lluviosa del año III. Por razones operativas y de financiamiento, en el primer muestreo de cada temporada se visitó la totalidad de estaciones y en el segundo solo estaciones representativas de cada zona, ubicadas en la parte central del golfo. Con el fin de mejorar la cobertura, las estaciones 43 y 44, ubicadas en la zona de influencia del río Coto Colorado, fueron incorporadas a partir del año II. Las características físicas y el esfuerzo de muestreo por temporada de cada estación son presentados en el Suplemento 1.2.

Se utilizaron embarcaciones locales de pesca artesanal de pequeña escala, y se contó con la colaboración de pescadores experimentados que fueran miembros de varias asociaciones del golfo, quienes estaban adscritos a la Federación Nacional de Organizaciones de Pescadores Artesanales y Afines (FENOPEA). En cada estación se tendió paralelo a la costa un trasmallo (también conocido como red de enmalle o agallera) de fondo y fijado con anclas, de 120 m de longitud y 4.4 m de alto, constituido por seis paños de poro de malla mixto (8.9, 14, 15.2, 8.9, 14 y 15.2 cm) de 20 m de longitud cada uno, con un tiempo aproximado de inmersión de 1.5 horas. Los lances fueron georreferenciados (GPS Garmin GPSMAP 60CSx) y se registró la fecha, hora, y profundidad (Ecosonda Speedtech® Depthmate Portable Sounder) de las anclas inicial y final. Se procesó la totalidad de la captura de peces por lance. Cada individuo fue identificado, pesado (peso húmedo total) y medido. Para peces óseos y tiburones se tomó la longitud total – LT, definida como la distancia entre el ápice del rostro y el límite posterior de la aleta caudal. En algunas rayas se midió el ancho del disco – AD, distancia en línea recta entre las porciones distales de las aletas pectorales. Individuos de especies poco comunes fueron depositados en el Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica.

1.2.3. Variabilidad espacio-temporal en la abundancia, biomasa y riqueza de elasmobranquios y peces óseos

Los efectos de la zona geográfica (interna, externa continental y externa peninsular, Figura 1.1), la profundidad (<20 y 20-45 m), la batimetría (borde y caída), el año de muestreo (I = agosto 2011 a mayo 2012, II = junio 2012 a mayo 2013 y III = junio 2013 a mayo 2014) y la temporada (lluviosa y seca), sobre la abundancia, riqueza y biomasa, se evaluaron independientemente para peces óseos y elasmobranquios, mediante Modelos Lineales Generalizados Delta (Delta GLM, por sus siglas en inglés). Los datos de abundancia, biomasa y riqueza fueron estandarizados en captura por unidad de esfuerzo (CPUE), como individuos ($\text{ind} \times 1.5 \text{ h}^{-1}$), kilogramos ($\text{kg} \times 1.5 \text{ h}^{-1}$) y número de especies ($\# \text{ spp} \times 1.5 \text{ h}^{-1}$) por lance de trasmallo. Los Delta GLM son comúnmente utilizados en pesquerías cuando existe una alta proporción de capturas nulas, ya que el elevado número de ceros hace que los supuestos de distribución e igualdad de varianza de muchos análisis estadísticos tradicionales no se cumplan (Stefánsson 1996, Jiménez *et al.* 2010). Ignorar la inflación en ceros tiene dos consecuencias: la estimación de parámetros, como promedio y varianza, puede estar desviada, y el excesivo número de ceros podría causar sobredispersión (Zuur *et al.* 2009).

Los análisis Delta se basan en dos submodelos, uno modela la densidad de las observaciones positivas (densidad = lances positivos) y el otro estima la probabilidad de que una observación sea positiva o nula. Una captura resulta positiva cuando el organismo en estudio está presente en el sitio y es retenido por el arte de pesca. Los lances con observaciones positivas (c) se modelaron con el

submodelo lognormal, con la función de enlace identidad. El submodelo binomial modeló los datos de presencia/ausencia (p) como variable respuesta y la función de enlace fue logit. Las ecuaciones empleadas fueron, respectivamente:

$$\ln(c) = X\beta + \varepsilon,$$

$$p = (e^{X\beta + \varepsilon}) / (1 + e^{X\beta + \varepsilon}),$$

donde c es un vector de los datos de captura positivos, p es un vector de los datos de presencia/ausencia, X es la matriz de diseño de los efectos principales, β es el vector de parámetros para los efectos principales, y ε un vector de errores independientes distribuidos normalmente con expectativa cero y varianza σ^2 . Debido al tamaño de la muestra, las interacciones entre variables no fueron consideradas en los análisis, pero se reconoce que podrían tener un efecto significativo y deberían incluirse en estudios con mayor disponibilidad de datos (Venables & Dichmont 2004).

Los submodelos lognormal y binomial fueron analizados en forma separada y cada factor fue evaluado con respecto al modelo nulo (sin variables explicativas), por lo cual no se usó el Índice Delta Lognormal de abundancia relativa para combinar los submodelos. El poder explicativo de los factores se evaluó según la significancia ($\alpha = 0.05$) de la prueba de F para el submodelo lognormal y el Chi-cuadrado para el binomial. Sólo los factores que explicaron más del 5% de la varianza se consideraron de alto poder explicativo (Tascheri *et al.* 2010, Clarke *et al.* 2016) y se seleccionaron para la discusión. Los análisis se realizaron con el paquete estadístico R v.3.02 (R Development Core Team 2012).

1.2.4. Composición de especies de la ictiofauna

Las diferencias en la composición de especies de la ictiofauna entre los factores zona geográfica y profundidad fueron examinadas por separado con un Análisis de Similitud de una vía (ANOSIM) (Clarke & Gorley 2015). La abundancia fue transformada [raíz cuarta ($\text{ind} \times 1.5 \text{ h}^{-1} + 1$)] para reducir la influencia de las especies muy abundantes (Clarke & Warwick 2001). Con la abundancia transformada en columnas y los niveles de cada factor en filas, se construyó una matriz de similitud basada en el índice de Bray Curtis. Con el fin de identificar las especies que caracterizan los grupos y las que causan las disimilitudes entre grupos, las diferencias significativas fueron posteriormente evaluadas con análisis de Porcentajes de Similitud (SIMPER; Clarke & Gorley 2015). Las especies capturadas en menos de tres ocasiones fueron excluidas de estos análisis para prevenir interferencia en los patrones, debido al escaso significado de la similitud entre especies raras (Clarke *et al.* 2016). Las pruebas fueron realizadas en PRIMER v.6.2.1 (PRIMER-E, Ltd., Plymouth, UK).

La relación entre las variables ambientales y la composición de especies de la ictiofauna fue evaluada mediante un Análisis de Redundancia (RDA) (Borcard *et al.* 2011). Los RDA constituyen una técnica de ordenación directa que utiliza regresiones y Análisis de Componentes Principales. Realiza una serie de combinaciones lineales de las variables independientes que mejor explican la variación de la matriz respuesta (Borcard *et al.* 2011). El RDA aplicado en el presente estudio se basó en una matriz de covarianza para conferir un alto peso a las especies comunes (Borcard *et al.* 2011). Las especies que aparecieron en menos de tres ocasiones en el estudio fueron excluidas del análisis para prevenir distorsión en los patrones (Borcard *et al.* 2011). Las variables independientes en el análisis fueron de tipo continuas (distancia a la boca del golfo, distancia a la costa, distancia al río principal más cercano y profundidad), o categóricas (año de muestreo y temporada). Las distancias a la boca del golfo y al río fueron definidas como las distancias mínimas en espejo de agua entre cada estación y una línea entre Cabo Matapalo y Punta Banco, y entre la estación y la desembocadura del río principal más próximo (Coto Colorado, Esquinas, Rincón o Tigre), respectivamente. La distancia a la costa fue definida como la distancia perpendicular entre cada estación y la costa más próxima (ArcMap 9.2[®] ESRI, Redlands, California). La significancia estadística de los ejes de ordenación fue evaluada con pruebas de permutación de Montecarlo. Los resultados se presentan en un *biplo*t de correlación, en el que los ángulos entre las especies y las variables ambientales reflejan la correlación (Borcard *et al.* 2011). El análisis fue conducido en CANOCO v.4.5.

1.2.5. Comparación con datos históricos dependientes de la pesca

En ausencia de registros históricos continuos, los aspectos metodológicos y los principales resultados del presente estudio fueron comparados cualitativamente con las investigaciones pesqueras de Campos (1989) y Guzmán-Mora (2012). Estos son los trabajos previos de mayor cobertura espacial y temporal disponibles para el Golfo Dulce. Este análisis se presenta en la Sección 1.4.

1.3. RESULTADOS

De agosto 2011 a mayo 2014, un total de 271 lances de trasmallo correspondientes a 461.2 h de inmersión fueron analizados en el Golfo Dulce (Cuadro 1.1). En el año II hubo un leve incremento en el esfuerzo (100 lances), en comparación con los años I y III (84 y 87 lances, respectivamente). La omisión de la segunda campaña de muestreo en lluvias del año III desbalanceó el número de lances entre temporadas (161 en seca y 110 en lluviosa) (Cuadro 1.1). En la zona interna se efectuaron 123 lances, en la externa continental 80 y en la externa peninsular 68. Debido a la topografía del fondo en

ciertas localidades, el esfuerzo de muestreo fue mucho mayor en aguas someras (178 lances) que en aguas profundas (93 lances).

Se recolectó un total de 984 individuos, pertenecientes a 88 especies, 39 familias y 14 órdenes, que correspondieron a una biomasa de 864.1 kg (Cuadro 1.2). Aunque los elasmobranquios solo representaron 15% de la riqueza de especies (5 de tiburones y 10 de rayas), este grupo representó 20% de la abundancia (número de individuos) y 56% de la biomasa total (kg en peso fresco). La mayoría de las especies (62) fueron raras (<1% de la abundancia total), 22 comunes (1-5%) y cuatro abundantes (>5%). La sardina agallera (*Opisthonema libertate*), el cuminate o bagre (*Notarius troschelii*), el tiburón martillo o cornuda (*Sphyrna lewini*) y la macarela (*Scomberomorus sierra*) representaron en conjunto 40% de la abundancia.

Tres especies de elasmobranquios (*S. lewini*, *Rhizoprionodon longurio* y *Carcharhinus limbatus*) y tres de peces óseos (*N. troschelii*, *S. sierra* y *Chaetodipterus zonatus*) fueron las más importantes al considerar la frecuencia en conjunto con la abundancia. Fueron las únicas que presentaron más de 30 individuos y estuvieron presentes en ocho o más ocasiones durante el periodo de estudio (Cuadro 1.2). Estos grupos de especies representaron respectivamente el 76.4% de la abundancia de los elasmobranquios y el 27.0% de los peces óseos.

La abundancia promedio de ictiofauna (elasmobranquios y peces óseos combinados) por lance para el Golfo Dulce fue de $3.63 \pm 11.43\text{DE}$ (0-161) ind x 1.5 h^{-1} , la biomasa de $3.19 \pm 6.81\text{DE}$ (0-45.5) kg x 1.5 h^{-1} y la riqueza de $1.35 \pm 1.75\text{DE}$ (0 -10) spp x 1.5 h^{-1} . La presencia de ictiofauna en los lances de trasmallos en el Golfo Dulce fue baja. Del total de 271 lances solo el 59% resultó en capturas. De estos, el 75% presentó 1-5 ind x 1.5 h^{-1} . Considerando los elasmobranquios y peces óseos por separado, solo el 19.6% de lances contenía tiburones y rayas, con una captura promedio por lance positivo de $3.62 \pm 7.04\text{DE}$ (1-38) individuos, $9.34 \pm 10.89\text{DE}$ (0.14-43) kg y $1.23 \pm 0.51\text{DE}$ (1-3) especies. Los peces óseos estuvieron presentes en 52% de los lances. La captura promedio por lance positivo fue de $5.62 \pm 14.46\text{DE}$ (1-159) individuos, $2.68 \pm 3.56\text{DE}$ (0.01-25.46) kg y $2.13 \pm 1.58\text{DE}$ (1-9) especies.

El tamaño corporal de los elasmobranquios y peces óseos osciló entre 8 y 151 cm (expresado en la mayoría de casos como LT, AD para algunas rayas) (Cuadro 1.2). El 64.8% de la especies presentó una talla promedio pequeña (<40 cm), 33.1% intermedia (40-100) y 2.1% grande (>100 cm). Tres elasmobranquios (*Mustelus lunulatus*, *Sphyrna tiburo* y *Mobula munkiana*) y un pez óseo (*Chanos chanos*) fueron las especies con mayor talla promedio. Las especies de talla promedio intermedia y grande representaron conjuntamente el 32.2 % de la abundancia total.

1.3.1. Variabilidad espacio-temporal en la abundancia, biomasa y riqueza de elasmobranquios y peces óseos

Los factores espaciales (zona geográfica, profundidad y batimetría) tuvieron un efecto significativo en la presencia/ausencia y la densidad en abundancia, biomasa y riqueza de elasmobranquios y peces óseos (Cuadro 1.3 y 1.4). En cambio, la presencia/ausencia y la densidad de elasmobranquios y peces óseos, expresada en abundancia, biomasa y riqueza, no mostraron patrones en función del año y la temporada de acuerdo con los resultados de los análisis Delta GLM (Cuadro 1.3 y 1.4).

La presencia/ausencia y la densidad en biomasa de elasmobranquios, variaron significativamente entre zonas geográficas (7.4% de varianza explicada en el submodelo binomial y 16.8% en el lognormal) (Cuadro 1.3). La zona externa continental tuvo la mayor proporción de lances con presencia de elasmobranquios (36.3%), seguida de la externa peninsular (16.3%) y la interna (10.6%). Por el contrario, la densidad en biomasa de tiburones y rayas fue en promedio 2.5 veces mayor en la zona externa peninsular que en las otras dos zonas (Figura 1.2).

La presencia/ausencia de peces óseos varió significativamente de acuerdo con la zona geográfica, la profundidad y la batimetría, pero solo la zona tuvo alto poder explicativo (5.4% de la varianza) (Cuadro 1.4, submodelo binomial). La zona externa continental presentó la mayor proporción de lances con presencia de peces óseos (76.3%), seguida de la interna (48.0%) y la externa peninsular (36.8%). El 60.1% de los lances en aguas someras y 36.6% en aguas profundas presentó peces óseos. Las estaciones de borde contaron con un mayor porcentaje de presencia de peces óseos (63.6% de los lances) que las estaciones de caída (41.6%). La densidad de peces óseos, expresada en abundancia y riqueza, varió en función de la zona geográfica, según lo indicado en los submodelos lognormales (Cuadro 1.4, Figura 1.2). Los promedios por lance de densidad en abundancia y riqueza siguieron un mismo patrón, con mayores valores en la zona externa continental, intermedios en la interna y bajos en la externa peninsular (Figura 1.2).

1.3.2. Composición de especies de la ictiofauna

La composición de especies varió entre zonas geográficas y profundidades. La mayor riqueza de especies se encontró en la zona externa continental, con 55 especies, y la menor en la externa peninsular, con 27. En la zona interna se registraron 43 especies, con la notoria ausencia de tiburones. La composición de especies varió significativamente entre las zonas geográficas del Golfo Dulce (ANOSIM $R = 0.44$, $p = 0.001$). Las mayores diferencias se encontraron entre la zona interna y la externa continental ($R = 0.56$, $p = 0.001$), y entre la interna y la externa peninsular ($R = 0.48$, $p = 0.001$). Si bien hubo diferencias significativas entre las dos zonas externas del golfo (continental y peninsular), el valor de R fue menor ($R = 0.26$, $p = 0.007$).

De acuerdo con el análisis SIMPER para las zonas geográficas, *S. sierra*, *Scarus ghobban* y *Gnathanodon speciosus* explicaron el 73.1% de la similitud en la composición de especies entre los lances de la zona interna. Las primeras dos especies, junto con *Haemulon scudderii* fueron además las dominantes en abundancia (0.20 - 0.25 ind x 1.5 h⁻¹) en esta parte del golfo (Suplemento 1.3). En la zona externa continental, *S. sierra*, *S. lewini*, *Selene peruviana*, *C. limbatus* y *D. peruvianus* contribuyeron al 63.7% de la similitud. Esta zona se caracterizó por la dominancia en abundancia de *S. lewini*, *Rhizoprionodon longurio* y *S. sierra* (0.63, 0.55 y 0.43 ind x 1.5 h⁻¹, respectivamente). Por otra parte, la similitud en la zona externa peninsular fue principalmente explicada por *Carangoides otrynter*, *S. lewini* y *M. lunulatus*; estas dos últimas especies fueron además las de mayor abundancia (Suplemento 1.3). Las diferencias en la composición de la ictiofauna entre las zonas interna y externa continental se debió principalmente a *S. lewini*, *S. sierra*, *S. ghobban*, y *G. speciosus* (25.34%); entre la interna y la externa continental a *S. sierra*, *S. ghobban* y *C. otrynter* (25.7%); y entre la externa continental y la externa peninsular a *S. lewini*, *S. sierra*, *C. otrynter* y *M. lunulatus* (25.1%) (Suplemento 1.3).

Con respecto a profundidad, 80 especies fueron encontradas a menos de 20 m, de estas, 46 fueron exclusivas a este estrato de profundidad. De 20-45 m se registraron 42 especies, de las cuales, *Citharichthys platophrys*, *Eucinostomus gracilis*, *Lutjanus peru*, *M. lunulatus*, *Paranthias colonus*, *Prionotus ruscarius*, *Pristigenys serrula* y *Raja velezi* solo se recolectaron en este ámbito de profundidad. Treinta y dos especies se encontraron en ambos estratos. La composición de especies también varió entre los niveles de profundidad (ANOSIM $R = 0.26$, $p = 0.002$). De acuerdo con el análisis SIMPER, las aguas someras (<20 m) se caracterizaron por la dominancia en abundancia de *S. sierra*, *Chaetodipterus zonatus* y *S. lewini* (Suplemento 1.4). *Scomberomorus sierra* contribuyó además con casi la mitad (48.2%) de la similitud en la composición de especies entre los lances de aguas someras, en tanto *S. lewini*, *M. lunulatus* y *C. otrynter* fueron las dominantes en aguas profundas (20-45 m), y conjuntamente contribuyeron al 83.2% de la similitud en la composición en este ámbito de profundidad. *Scomberomorus sierra*, *S. lewini*, *M. lunulatus*, *C. otrynter*, *S. ghobban*, *Rhinoptera steindachneri* y *G. speciosus* contribuyeron al 43.1% de la disimilitud en la composición de especies entre niveles de profundidad (Suplemento 1.4).

La distancia al río más próximo, a la costa y a la boca del golfo, la profundidad, la temporada y el año de muestreo explicaron el 96% de la variación en la abundancia de las especies (Figura 1.3) en el RDA. Los dos primeros ejes canónicos representaron el 67.1% de esta variación ($p = 0.01$). Según el gráfico del RDA, las variables de distancia al río y profundidad estaban fuertemente correlacionadas, mientras que hubo diferencias diametralmente opuestas entre la distancia a la costa y a la boca del golfo, entre temporadas (lluviosa y seca) y más débilmente entre años de muestreo. Las especies se

distribuyen principalmente con base en la distancia al río, la distancia a la costa, la distancia a la boca y la profundidad, en orden decreciente. *Notarius troschelii*, *Peprylus medius*, *Cyclopsetta querna*, *S. peruviana*, *D. peruvianus*, *Pomadasys panamensis*, *Selene brevortii*, *Bagre pinnimaculatus*, *Oligoplites altus*, *O. medirastre*, *Peprylus snyderi*, *S. lewini*, *Anisotremus taeniatus*, *C. limbatus*, *Cynoscion reticulatus*, *Selene orstedii*, *C. zonatus*, *S. sierra* y *R. steindachneri* estuvieron correlacionados negativamente con la distancia al río y la profundidad, es decir, se encontraron en aguas someras en proximidad a la desembocadura de ríos. Por su parte, *M. munkiana*, *M. lunulatus*, *Aluterus monoceros* y *Sectator ocyurus* se correlacionaron positivamente con la distancia al río y la profundidad, por lo que era más probable hallarlos en zonas más profundas y alejados de la influencia riverina.

En cambio, *R. longurio*, *S. tiburo*, *Genyatremus dovii*, *C. otrynter*, *Micropogonias altipinnis*, *Acanthurus xanthopterus* y *Occidentarius platypogon* se relacionaron positivamente con la distancia a la costa y negativamente con la distancia a la boca del golfo (más asociadas a la región externa del golfo). Contrariamente, *Balistes polylepis*, *Haemulon sexfasciatum*, *H. scudderii*, *Syacium latifrons*, *Aetobatus narinari*, *G. speciosus*, *Alectis ciliaris*, *Syacium latifrons*, *Dasyatis dipterura*, *S. ghobban*, *Caranx caninus* y *Anisotremus caesius* tuvieron una correlación positiva con la distancia a la boca del golfo y negativa con la distancia a la costa; esto significa que estuvieron más asociadas a la zona interna del golfo en las aguas más costeras. Este grupo de especies tuvo además una correlación débil con el año I y la temporada seca.

1.4. DISCUSIÓN

Los resultados revelaron una ictiofauna comprendida por 88 especies, 15 de elasmobranquios y 73 de peces óseos en el Golfo Dulce. Aunque solo se usó un tipo de arte de pesca en un limitado estrato de profundidad, esta riqueza representa 10% del total de especies de peces marinos (21% de elasmobranquios y 9% de peces óseos) registrados actualmente para el Pacífico de Costa Rica de 0 a 200 m de profundidad (Bussing & López 2009). En comparación con las 274 especies de peces recolectadas históricamente en las aguas internas del Golfo de Nicoya (Murase *et al.* 2014), el presente estudio reportó un 32% de esa riqueza. Sin embargo, el número de especies de elasmobranquios fue similar en ambos golfos (15 vs. 17).

Este estudio confirmó que la productividad de ictiofauna del golfo es baja y distribuida en parches (Campos 1989, Guzmán-Mora 2012). Sólo el 59% de los 271 lances analizados resultó en capturas y el 75% de estos presentó de 1 a 5 individuos. Estos resultados están acordes con la caracterización del Golfo Dulce como fiordo tropical. Su configuración reduce significativamente el flujo de agua que ingresa desde mar abierto y limita el recambio en la parte interna (Richards *et al.*

1971, Quesada-Alpizar & Morales-Ramírez 2004, Svendsen *et al.* 2006, Morales-Ramírez *et al.* 2015, Rincón-Alejos & Ballester-Sakson 2015). El modelo trófico generado por Wolff *et al.* (1996) reveló que el Golfo Dulce funciona diferente a la mayoría de los ecosistemas costeros tropicales. En comparación con el Golfo de Nicoya, presenta bajo flujo de biomasa en el sistema (1 405 vs. 3 049 gm⁻²) baja biomasa béntica (2.1 vs. 18.4 gm⁻²), baja productividad pesquera (0.219 vs. 3.38 gm⁻²) y baja eficiencia bruta pesquera (0.06% vs. 0.3%), respectivamente (Wolff *et al.* 1996, Wolff *et al.* 1998).

Tres consideraciones metodológicas son importantes para contextualizar apropiadamente los resultados de esta investigación. Primero, dada la incertidumbre acerca del nivel de cumplimiento de las principales medidas de manejo (e.g., suspensión de arrastre de fondo por parte de la flota semi-industrial camaronera, eliminación de redes artesanales dentro del AMPR-GD) estipuladas en el POP, el estudio se concentra en caracterizar la comunidad íctica, sin evaluar la efectividad del área protegida. Segundo, se asume que las capturas con trasmallos de poro de malla mixto reflejan la composición de la ictiofauna marino-costera del Golfo Dulce. Debido a su baja selectividad el trasmallo se seleccionó como arte de pesca para evaluar la biodiversidad de peces. Sin embargo, esta arte está diseñada para la captura de especies pelágicas y en menor medida demersales. Es estacionaria y se dirige a organismos que nadan activamente y que son retenidos en la red, según su talla corporal (Sparre & Venema 1998). Tercero, los efectos de los factores temporales y espaciales considerados en esta investigación fueron evaluados en forma independiente, pues el pequeño tamaño de muestra no permitió considerar las interacciones entre estos. Es probable que las interacciones conduzcan a diferencias tanto en la abundancia y distribución de la ictiofauna, así como en su composición.

El contraste del presente estudio con los trabajos dependientes de la pesca de Campos (1989) y Guzmán-Mora (2012), se dirige hacia las tendencias generales, pues las diferencias metodológicas (Cuadro 1.5) limitan las comparaciones directas. Mientras el presente estudio caracteriza la diversidad íctica, estos autores, al analizar desembarques y capturas a bordo, describen la actividad pesquera más que la biodiversidad de ictiofauna. Otras diferencias incluyen el ámbito de profundidad, pues Campos (1989) alcanzó hasta 100 m, pero Guzmán-Mora (2012) no consideró esta variable. Espacialmente, ambos incluyen información de faenas realizadas tanto al interior del Golfo Dulce (inclusive en desembocadura de ríos, en Campos 1989), como en zonas costeras fuera del golfo. Temporalmente, solo evaluaron diferencias estacionales, con diversos artes de pesca que incluyeron cuerda, línea, palangre, trasmallos de diferente poro de malla, y en el caso de Campos (1989), chinchorros de arrastre. El presente estudio se limitó al interior del Golfo Dulce hasta los 45 m de profundidad, pero es el primero en evaluar diferencias interanuales (Cuadro 1.5).

La riqueza de especies aquí reportada fue solo 51.8% de la encontrada por Campos (1989) y 75.2% de la de Guzmán-Mora (2012) para el Golfo Dulce y áreas aledañas (Cuadro 1.5, Suplemento

1.5). Sin embargo, de las 88 especies identificadas en el presente estudio, Campos (1989) solo había registrado el 52.3% (cuatro de elasmobranquios y 42 de peces óseos) y Guzmán-Mora (2012) el 40.9% (una de elasmobranquios y 35 de peces óseos (Suplemento 1.5). La mayor riqueza de especies reportada por Campos (1989) y Guzmán-Mora (2012) puede atribuirse a las diferencias metodológicas ya mencionadas (principalmente artes de pesca, cobertura espacial y ámbito de profundidad; Cuadro 1.5). Por otro lado, once especies de elasmobranquios y 23 de peces óseos no se habían encontrado en ninguno de los dos estudios previos. Posiblemente, muchas especies reportadas en el presente estudio, al no tener valor comercial, pudieron ser parte de los descartes de los pescadores artesanales. Adicionalmente y dado que el estudio de Campos (1989) se realizó hace más de dos décadas, es probable que cambios inducidos por la explotación pesquera y/o variaciones en factores ambientales como la temperatura del mar, la productividad, la sedimentación y la contaminación, pudieron generar variaciones en la composición de especies o modificar su distribución (Guzmán-Mora 2012).

La ictiofauna del Golfo Dulce se caracterizó por la presencia de cuatro especies dominantes (*O. libertate*, *N. troschelii*, *S. lewini* y *S. sierra*), que representaron el 40% de la abundancia. Para la pesca local, Guzmán-Mora (2012) encontró que *L. guttatus*, *L. peru* y *S. sierra* contribuían al 65% de la abundancia en los desembarques y Campos (1989) indicó que las especies más importantes para la pesquería eran: *S. sierra*, *S. lewini*, los róbalos (*Centropomus* spp.), los pargos (*Lutjanus* spp.) y algunas corvinas (Sciaenidae). El enfoque del muestreo puede explicar parcialmente estas diferencias. Los muestreos dependientes de la pesca no caracterizan adecuadamente la diversidad de una zona, pues la actividad se dirige hacia la captura de especies objetivo tradicionales de mayor valor comercial. Por otro lado, la similitud en la importancia relativa de *S. sierra* y *S. lewini* en el presente estudio y los de Campos (1989) y Guzmán-Mora (2012), puede reflejar una distribución más amplia en el golfo de estas especies. Contrariamente, la reducida abundancia de los pargos (solo tres individuos) en el presente estudio, y especialmente de *L. guttatus*, una especie capturada con trasmallos y cuerda al interior del Golfo Dulce, podría indicar una distribución en parche del recurso, por lo cual su capturabilidad al arte usado y los sitios de muestreo seleccionados es reducida.

Tres tiburones, *S. lewini*, *R. longurio* y *C. limbatus*, representaron el 15% de la abundancia y el 29% de la biomasa total de ictiofauna en el presente estudio. Campos (1989) reportó también estas tres especies y coincide en señalar a *S. lewini* como una de las principales en biomasa en el Golfo Dulce. Por su parte, Guzmán-Mora (2012) solo registró una de las tres especies, *S. lewini*, y con una abundancia muy baja (0.1% de la abundancia total). Recientemente, López-Garro (2012) y López-Garro & Zanella (2015) encontraron que los tiburones representan ca. 40% de las capturas totales con línea de fondo, donde *S. lewini*, *M. lunulatus*, *R. longurio* y *C. limbatus* eran las especies dominantes en la pesca.

1.4.1. Tendencias espaciales

La estructura de la ictiofauna marino-costera del Golfo Dulce presentó patrones espaciales, de acuerdo con la zona geográfica. No obstante, cabe destacar que la zonificación de este estudio, hecha con fines analíticos, refleja la interacción de factores oceanográficos, climáticos, ecológicos y socio-ambientales que no fueron medidos directamente.

Los resultados revelaron que la zona externa continental es la de mayor productividad pesquera del golfo. Albergó la mayor riqueza (55 especies), particularmente jureles (*Carangidae*, 10 spp), corvinas (*Sciaenidae*, 8 spp) y bagres (*Ariidae*, 5 spp), lo que concuerda con Campos (1989) y Guzmán-Mora (2012), quienes señalaron los bajos del Coto Colorado y las inmediaciones de Zancudo como las más ricas en especies. Esta zona presentó la mayor proporción de lances positivos, abundancia y riqueza de especies de peces óseos (Figura 1.2). Aunque esta zona tuvo la proporción más alta de lances positivos de tiburones y rayas, la abundancia, biomasa y riqueza de elasmobranquios estuvieron distribuidas más homogéneamente en el golfo. Esto último puede deberse a su mayor tamaño corporal, alta movilidad y amplio ámbito de hogar (Mejía-Falla & Navia 2011).

Las especies más abundantes en la zona externa continental fueron *S. lewini*, *R. longurio* y *S. sierra*, en orden descendente. Mientras la abundancia de *S. lewini* y *R. longurio* se puede relacionar con el uso de esta zona como área de nacimiento y crianza (López-Garro 2012, López-Garro & Zanella 2015, Capítulo II), la elevada abundancia de *S. sierra* podría deberse a que esta especie usa las desembocaduras de los ríos para su reproducción (Fischer *et al.* 1995). El uso de la macarela como especie objetivo de la pesca artesanal (Campos 1989, Poirout 2007, Guzmán-Mora 2012) se relaciona con su alta abundancia local.

Por su parte, la zona externa peninsular presentó la menor riqueza de todo el golfo, con 27 especies. *Sphyrna lewini* y *M. lunulatus* dominaron en abundancia. Sin embargo, la densidad en biomasa de elasmobranquios fue 2.5 veces mayor que la de la interna y la externa continental, pues los individuos tuvieron una talla corporal promedio superior (Figura 1.2).

La ictiofauna de la zona interna se compuso de 43 especies, concordante con los hallazgos de Lagunas-Vázquez (2004) (36 especies) y Guzmán-Mora (2012) (45 especies). Esta zona se caracterizó por la presencia de peces asociados a arrecifes. Las familias con mayor número de especies fueron *Haemulidae* (roncadores, 5 spp), *Myliobatidae* (rayas, 4 spp), *Carangidae* (jureles, 4 spp) y *Balistidae* (peces chanco, 3 spp). Las especies dominantes en abundancia, *S. sierra*, *S. ghobban* y *Haemulon scudderii*, difieren de las reportadas por Campos (1989), Lagunas-Vázquez (2004) y Guzmán-Mora (2012). Esos autores coinciden en señalar los pargos (*Lutjanus* spp.) como los más abundantes en las capturas, dada su condición de especies objetivo de la pesquería artesanal. La existencia de sitios de

agregación de pargos subadultos, en cadenas de miniarrecifes rocosos de origen basáltico en la zona interna entre los 30 y 50 m de profundidad ha sido validada por pescadores locales (R. Valverde & D. Artavia 2012. comunic. pers.) y una exploración submarina del Golfo Dulce (Molina-Ureña & Breedy-Shadid 2012).

Las diferencias encontradas en función de las zonas geográficas pueden obedecer a la morfología del golfo, la circulación y la heterogeneidad de hábitas. En comparación con la zona interna, la región externa del Golfo Dulce (continental y peninsular) es más somera, presenta una plataforma continental mucho más amplia (Figura 1.1), una mayor influencia oceánica (Córdoba & Vargas 1996) y más oxígeno disuelto (Quesada-Alpizar & Morales-Ramírez 2004). Las porciones continental y peninsular de la región externa difieren en que la primera recibe la escorrentía del tributario más grande del golfo, el río Coto Colorado (caudal promedio ca. 177 m³/s, Quirós 2003, Quesada-Alpizar & Morales-Ramírez 2004, Svendsen *et al.* 2006), mientras la externa peninsular solo recibe aguas de pequeñas quebradas. Los ríos y drenajes continentales proporcionan la mayor fuente de materiales biogénicos (nitrógeno, fósforo y silice) a los ecosistemas marino-costeros, y sostienen en muchos casos la producción primaria de las regiones costeras (Martínez *et al.* 2001, Mann & Lazier 2013), y específicamente del Golfo Dulce (Hebbeln & Cortés 2001). Esto a su vez tiene efectos sobre la red trófica y las pesquerías (Mann & Lazier 2013). En cuanto a los tipos de hábitat, la zona interna presenta la mayor diversidad, con ambientes excusivos como la cuenca anóxica (Córdoba & Vargas 1996) y los arrecifes basálticos (Molina-Ureña & Breedy-Shadid 2012) y coralinos (Cortés 1992, Cortés & Jiménez 2003, Alvarado *et al.* 2015). La zona externa peninsular en cambio, es menos heterogénea, pues presenta principalmente arrecifes rocosos y bahías arenosas.

La profundidad fue el segundo factor en importancia para la estructuración de la ictiofauna en el Golfo Dulce. Mientras en aguas someras (<20 m) se encontraron 80 especies, en el estrato de 20-45 m se registró la mitad de especies (42 spp.). Esto concuerda con los resultados de Campos (1989), la tendencia descrita para elasmobranquios demersales en el Pacífico de Costa Rica (Clarke 2012, Clarke *et al.* 2016) y los patrones para los peces del Pacífico Oriental Tropical (POT; Robertson & Allen 2016)). El límite inferior del ámbito de distribución geográfica del 50% de las especies del POT termina cerca de los 30 m, con solo el 32% hasta los 50 m y 19% por debajo de los 100m (Robertson & Allen 2016). Los gradientes de profundidad están asociados a cambios en variables ambientales como la temperatura, el oxígeno, la productividad primaria y la heterogeneidad ambiental. Todas estas variables disminuyen rápidamente con el incremento de la profundidad (Smith & Brown 2002, Anderson *et al.* 2013).

La composición de especies de ictiofauna en el Golfo Dulce presentó dos patrones en función de la profundidad y la influencia de los ríos (Fig. 1.3, "RDA"). Mientras 20 especies estuvieron

asociadas a aguas someras próximas a la desembocadura de los ríos, otras se encontraron en aguas más profundas alejadas de la influencia ribereña.

1.4.2. Tendencias temporales

La abundancia, biomasa y riqueza de elasmobranquios y peces óseos no presentaron diferencias estadísticas entre años ni entre temporadas. Para varios estuarios tropicales, incluido el Golfo Dulce, se ha descrito que las lluvias favorecen la entrada de grandes cantidades de materia orgánica alóctona, lo que incrementa el ingreso de nutrientes al sistema y estimula la cadena trófica basada en detritos (Castillo-Rivera & Zárate 2001, Castillo-Rivera *et al.* 2002, Tabash-Blanco 2007, Rincón-Alejos & Ballesteros-Sakson 2015). En estuarios tropicales de África y Australia se ha descrito que la salinidad y la turbidez tienen un efecto significativo en la distribución y abundancia de la ictiofauna, y que los niveles de estos factores pueden ser ampliamente determinados por el régimen de lluvias (Cyrus & Blaber 1992, Blaber *et al.* 1995). A pesar de que se podrían esperar cambios en algunos descriptores de la comunidad de peces relacionados con la temporada, los resultados del presente estudio coinciden con los de Molina-Ureña (1996), Feutry (2010) y Guzmán-Mora (2012) en no encontrar diferencias significativas en el Golfo Dulce. Estudios comparativos determinaron que los análisis dependientes de la pesca son mejores que los independientes para la identificación de patrones temporales (Pennino *et al.* 2016). Es posible que las limitaciones impuestas por el costo económico y logístico del presente estudio no hayan permitido caracterizar adecuadamente las temporadas. Se requieren estudios adicionales para resolver la incertidumbre acerca de los cambios estacionales en la ictiofauna.

Con respecto a las tendencias interanuales, los resultados de esta investigación pueden tomarse como una línea base neutra con respecto a El Niño Oscilación Sureña (ENOS). El presente estudio (agosto 2011 a mayo 2014) estuvo poco influenciado por el ENOS. Solo el primer año de muestreo (agosto 2011 a mayo 2012) correspondió al periodo final y moderado del fenómeno La Niña 2010/2011-2012 (NOAA 2016). Si bien la evaluación de la efectividad del AMPR no es objetivo de esta investigación, en un escenario de protección parcial de los recursos pesqueros podría esperarse un incremento paulatino en algunos parámetros de la comunidad íctica (McClanahan *et al.* 2007). Sin embargo, la incertidumbre en el grado de cumplimiento de las medidas contempladas en el POP impide una asociación de los resultados con este factor. La ausencia de diferencias interanuales en este estudio podría obedecer también a la variación natural de las poblaciones, pues dificulta la detección de cambios significativos en las métricas (Dayton *et al.* 2000), así como al largo tiempo de recuperación de la comunidad íctica reportado en otras áreas marinas protegidas, el cual varía entre 10 (McClanahan *et al.* 2007), y 15 (Molloy *et al.* 2009) años.

1.5. IMPLICACIONES PARA EL MANEJO

La baja productividad pesquera y la distribución espacial de la ictiofauna apoyan tanto la declaratoria del Golfo Dulce como AMPR, como la zonificación del POP (Suplemento 1.1). La aplicación de regulaciones de la actividad pesquera es uno de los pilares para el aprovechamiento sostenible de los recursos hidrobiológicos.

En el Golfo Dulce, un manejo pesquero por sí solo no puede garantizar la sostenibilidad de los recursos costeros. La influencia de la escorrentía en la riqueza de especies de ictiofauna y la productividad pesquera general resaltan la importancia del manejo integrado de las cuencas hidrográficas. El actual manejo del golfo no integra las cuencas hidrográficas con las áreas costeras, lo que dificulta la prevención del impacto de los sedimentos y los contaminantes provenientes de las actividades agrícolas y el desarrollo urbano (Quesada-Alpizar & Cortés 2006, Morales-Ramírez 2011, Morales-Ramírez 2013). En términos generales, el golfo presenta bajos niveles de plaguicidas organoclorados, bifenilos policlorados, hidrocarburos de petróleo, metales pesados y residuos de antibióticos (Spongberg & Davis 1998, Acuña-González *et al.* 2004, García-Céspedes *et al.* 2004, Spongberg 2004, García *et al.* 2006, Sponberg *et al.* 2011). Sin embargo, debido a que las corrientes marinas en el interior del Golfo Dulce son muy débiles y la energía del oleaje se disipa prácticamente al ingresar al golfo (Morales-Ramírez *et al.* 2015), los tiempos de residencia de las partículas son muy altos (35-57 días, según Felderman *et al.* 2006). Esto lo hace un cuerpo de agua muy sensible a la contaminación. En este sentido, es esencial generar una visión integral del proceso de gestión de las cuencas fluviales y los ecosistemas marino-costeros (Quesada-Alpizar & Cortés, 2006).

La poca selectividad taxonómica del trasmallo como arte de pesca se refleja en la alta cantidad de especies capturadas. Un 41% de las especies registradas en este estudio son desembarcadas por la actividad multiarte del sector artesanal (Suplemento 1.5; Guzmán-Mora 2012). Las restantes 52 especies podrían ser parte de los descartes, lo que contravendría los principios de sostenibilidad. Adicionalmente, las bajas abundancias registradas para la mayoría de especies exacerban el problema de la captura incidental, pues las extracciones representan un porcentaje considerable de la población. Los resultados de este estudio respaldan la prohibición permanente de la pesca con trasmallos en el AMPR Golfo Dulce.

Las diferencias en los resultados de la presente investigación y los de estudios dependientes de la pesca evidencian la necesidad de aplicar ambos enfoques como insumo para la formulación de medidas de manejo pesquero. Mientras los muestreos dependientes de la pesca brindan información acerca de los recursos que están siendo extraídos, los independientes de la pesca reflejan los recursos disponibles y son particularmente útiles para la estimación de abundancias.

Los resultados de la presente investigación representan un recurso valioso, como línea base independiente de la pesca, para evaluar en el futuro la efectividad de la declaratoria del Golfo Dulce como AMPR y las medidas de manejo implementadas. Este seguimiento a largo plazo debería ser acompañado por un programa de monitoreo participativo que involucre a los pescadores locales y proporcione información acerca de la actividad pesquera.

A pesar de ser algunas de las especies más importantes para las pesquerías artesanales del Golfo Dulce, la escasez de pargos en le presente estudio resalta la importancia de su manejo y la necesidad de realizar investigaciones más detalladas. Dadas las características demográficas de *L. guttatus* (pargo manchado), como baja abundancia, distribución en parche y su preferencia por arrecifes coralinos y rocosos (Molina-Ureña & Breedy-Shadid 2012, Robertson & Allen 2015), se requiere de un diseño diferente al de este estudio para obtener mayores capturas, donde los sitios y artes estén más vinculados con la actividad pesquera local. En la investigación de Guzmán-Mora (2012) representó el 11.7% de la abundancia total y se pescó principalmente al interior del golfo; con una talla promedio de 26.9 cm de longitud de horquilla (LH), el 55.0% de los peces extraídos estaban por debajo de su talla de primera madurez. Por su parte, *L. peru* (pargo seda) se extrae principalmente en zonas aledañas a la entrada del golfo, del lado oceánico de la Península de Osa y el sector norte de Punta Burica (Campos 1989, Fargier 2012, Guzmán-Mora 2012). El pargo seda representó el 36.3% de la abundancia en el estudio de Guzmán-Mora (2012). La talla promedio de captura fue de 36.12cm de LH y el 40% de los especímenes capturados estaban por debajo del tamaño de primera madurez.

El presente estudio brinda información científica como insumo para mejorar y actualizar el POP del AMPR-GD. Sin embargo, este es solo uno de los elementos necesarios para el adecuado manejo de las pesquerías artesanales. El enfoque ecosistémico pesquero incluye componentes físicos, biológicos, sociales, económicos e institucionales, que interactúan en formas complejas (García *et al.* 2003). El sector artesanal de pequeña y mediana escala suele enfrentar problemas como pobreza, marginalidad e inequidad (Jentoft 2014, Saavedra-Díaz *et al.* 2015). Por esta razón, es fundamental, paralelamente a los estudios biológicos, llevar a cabo programas de capacitación y mejoras en el campo social, económico y de gestión. La región de América Latina y el Caribe se ha caracterizado por enfocar la investigación hacia los aspectos biológicos y ecológicos, con limitada atención a los asuntos socioeconómicos (Salas *et al.* 2007).

CUADROS Y FIGURAS

Cuadro 1.1. Esfuerzo de muestreo en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Horas de inmersión de trasmallo por año, temporada, zona geográfica y batimetría.

Año	Temporada (meses muestreos)	Zona geográfica						Total
		Interna		Externa continental		Externa peninsular		
		Borde	Caída	Borde	Caída	Borde	Caída	
I	Lluviosa (ago y dic 2011)	14.8	18.3	7.0	7.3	9.9	11.1	68.4
	Seca (feb y abr 2012)	14.8	18.9	10.1	10.5	10.7	10.3	75.3
II	Lluviosa (jul y dic 2012)	15.8	19.5	12.5	12.2	10.4	10.5	80.8
	Seca (feb y mar 2013)	17.0	20.1	17.7	17.1	10.0	10.1	92.1
III	Lluviosa (set 2013)	10.1	13.6	5.2	5.8	3.3	4.2	42.1
	Seca (mar y may 2014)	19.2	23.9	17.1	15.8	13.3	13.3	102.6
Total		91.7	114.3	69.6	68.7	57.6	59.5	461.3

Cuadro 1.2. Especies de elasmobranquios y peces óseos capturadas con trasmallo en el muestreo independiente de la pesca en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Número total de individuos (N), porcentaje de abundancia (%N), biomasa (B, kg en peso húmedo), porcentaje de la biomasa total (%B), Frecuencia (número de lances en que se registró) y longitud total (LT) mínima, promedio y máxima. La talla de las especies señaladas con asterisco (*) corresponde al ancho del disco. Las especies dominantes (abundancia relativa >5%) están señaladas en negrita.

Orden	Familia	Especie	N	%N	B	%B	Frec.	LT (cm)		
								Mín.	Med.	Máx.
Elasmobranchii										
Carcharhiniformes	Carcharhinidae	<i>Carcharhinus limbatus</i>	31	3.2	88.7	10.3	9	28.2	75.6	120.0
		<i>Rhizoprionodon longurio</i>	43	4.4	36.7	4.2	8	20.8	52.2	90.2
Myliobatiformes	Sphyrnidae	<i>Sphyrna lewini</i>	72	7.3	126.4	14.6	15	43.0	69.1	121.0
		<i>Sphyrna tiburo</i>	3	0.3	15.7	1.8	3	96.5	102.7	111.2
	Triakidae	<i>Mustelus lunulatus</i>	11	1.1	45.5	5.3	3	90.3	106.9	115.8
	Dasyatidae	<i>Dasyatis dipterura</i> *	3	0.3	46.0	5.3	3	86.0	90.8	100.0
		<i>Himantura pacifica</i> *	2	0.2	20.0	2.3	2	54.0	55.5	57.0
	Myliobatidae	<i>Aetobatus narinari</i> *	4	0.4	24.9	2.9	4	75.8	77.9	82.0
		<i>Mobula munkiana</i>	5	0.5	34.0	3.9	3	71.6	101.5	151.0
		<i>Mobula thurstoni</i> *	2	0.2	3.7	0.4	2	47.1	52.3	57.5
		<i>Rhinoptera steindachneri</i> *	11	1.1	40.3	4.7	8	33.4	59.3	78.5
		Urotrygonidae	<i>Urotrygon chilensis</i> *	1	0.1	0.5	0.1	1	23.8	23.8
<i>Urotrygon rogersi</i> *	1		0.1	0.1	0.0	1	17.1	17.1	17.1	
Rajiformes	Rhinobatidae	<i>Rhinobatos leucorhynchus</i>	2	0.2	1.0	0.1	2	28.3	34.5	40.7
	Rajidae	<i>Raja velezi</i> *	1	0.1	2.2	0.3	1	54.4	54.4	54.4
Osteichthyes										
Albuliformes	Albulidae	<i>Albula nemoptera</i>	2	0.2	1.2	0.1	2	35.1	41.5	47.9
Aulopiformes	Synodontidae	<i>Synodus scituliceps</i>	2	0.2	0.3	0.0	2	22.7	30.1	37.4
		<i>Synodus sechurae</i>	2	0.2	0.3	0.0	2	31.9	32.8	33.6
Clupeiformes	Clupeidae	<i>Opisthonema libertate</i>	158	16.1	9.4	1.1	2	17.6	19.2	22.1
		<i>Opisthonema medirastre</i>	13	1.3	0.9	0.1	6	18.6	19.5	20.5
	Engraulidae	<i>Anchoa ischana</i>	1	0.1	0.0	0.0	1	13.2	13.2	13.2
		<i>Cetengraulis mysticetus</i>	1	0.1	0.0	0.0	1	14.8	14.8	14.8
	Pristigasteridae	<i>Odontognathus panamensis</i>	1	0.1	0.2	0.0	1	16.8	16.8	16.8
Elopiformes	Elopidae	<i>Elops affinis</i>	1	0.1	0.9	0.1	1	59.1	59.1	59.1
Gonorynchiformes	Chanidae	<i>Chanos chanos</i>	2	0.2	15.6	1.8	2	108.9	109.5	110.0

Perciformes

Acanthuridae	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	3	0.3	3.0	0.3	3	19.7	34.9	43.6
	<i>Prionurus laticlavus</i>	2	0.2	1.7	0.2	2	32.5	32.6	32.6
Carangidae	<i>Alectis ciliaris</i>	9	0.9	5.2	0.6	4	12.3	37.7	88.1
	<i>Carangoides otrynter</i>	16	1.6	14.2	1.6	12	19.5	40.3	57.5
	<i>Caranx caballus</i>	1	0.1	0.3	0.0	1	30.8	30.8	30.8
	<i>Caranx caninus</i>	12	1.2	3.5	0.4	5	17.9	28.2	33.5
	<i>Gnathanodon speciosus</i>	16	1.6	20.4	2.4	13	28.5	46.2	52.7
	<i>Oligoplites altus</i>	5	0.5	2.0	0.2	4	31.4	36.8	48.2
	<i>Oligoplites refulgens</i>	1	0.1	0.0	0.0	1	18.0	18.0	18.0
	<i>Selene brevoortii</i>	11	1.1	1.9	0.2	7	15.7	23.6	27.5
	<i>Selene orstedii</i>	7	0.7	1.8	0.2	5	15.5	26.8	34.4
	<i>Selene peruviana</i>	16	1.6	2.6	0.3	12	18.3	20.8	25.1
	<i>Trachinotus kennedyi</i>	1	0.1	3.7	0.4	1	71.5	71.5	71.5
Chaetodontidae	<i>Chaetodon humeralis</i>	1	0.1	0.1	0.0	1	12.0	12.0	12.0
Ephippidae	<i>Chaetodipterus zonatus</i>	45	4.6	14.8	1.7	9	17.9	21.6	31.6
	<i>Parapsettus panamensis</i>	2	0.2	1.1	0.1	2	16.2	25.1	34.0
Gerreidae	<i>Diapterus peruvianus</i>	16	1.6	2.2	0.3	9	8.0	20.6	22.8
	<i>Eucinostomus gracilis</i>	1	0.1	0.1	0.0	1	18.2	18.2	18.2
Haemulidae	<i>Anisotremus caesius</i>	5	0.5	1.0	0.1	5	22.0	23.2	25.2
	<i>Anisotremus taeniatus</i>	10	1.0	4.2	0.5	6	22.2	26.9	33.4
	<i>Genyatremus dovii</i>	3	0.3	0.6	0.1	3	19.8	21.2	23.0
	<i>Haemulon flaviguttatum</i>	37	3.8	15.6	1.8	2	28.2	32.9	37.7
	<i>Haemulon scudderii</i>	25	2.5	8.0	0.9	8	25.0	28.5	33.3
	<i>Haemulon sexfasciatum</i>	5	0.5	6.2	0.7	4	34.1	44.8	52.6
	<i>Pomadasys panamensis</i>	11	1.1	2.8	0.3	6	24.2	27.5	30.8
Kyphosidae	<i>Kyphosus elegans</i>	31	3.2	12.6	1.5	2	24.0	27.6	33.7
	<i>Sectator ocyurus</i>	16	1.6	9.1	1.1	4	31.5	37.2	42.4
Labridae	<i>Halichoeres nicholsi</i>	1	0.1	0.4	0.0	1	27.4	27.4	27.4
Lutjanidae	<i>Lutjanus guttatus</i>	2	0.2	1.2	0.1	2	23.7	33.6	43.5
	<i>Lutjanus peru</i>	1	0.1	0.3	0.0	1	28.0	28.0	28.0
Nematistiidae	<i>Nematistius pectoralis</i>	1	0.1	5.2	0.6	1	87.5	87.5	87.5
Pomacanthidae	<i>Pomacanthus zonipectus</i>	1	0.1	0.4	0.0	1	21.9	21.9	21.9
Priacanthidae	<i>Pristigenys serrula</i>	1	0.1	0.1	0.0	1	17.8	17.8	17.8
Scaridae	<i>Scarus ghobban</i>	22	2.2	18.9	2.2	15	26.5	36.5	48.9
Scianidae	<i>Cynoscion phoxocephalus</i>	3	0.3	2.4	0.3	2	37.7	40.1	44.0
	<i>Cynoscion reticulatus</i>	3	0.3	1.8	0.2	3	34.1	39.3	45.3
	<i>Isopisthus remifer</i>	1	0.1	0.2	0.0	1	24.2	24.2	24.2
	<i>Larimus argenteus</i>	4	0.4	0.7	0.1	2	27.4	29.5	30.8
	<i>Menticirrhus paitensis</i>	1	0.1	0.7	0.1	1	36.1	36.1	36.1

		<i>Micropogonias altipinnis</i>	6	0.6	13.9	1.6	5	33.2	56.2	66.5
		<i>Nebriis occidentalis</i>	1	0.1	0.1	0.0	1	25.0	25.0	25.0
		<i>Paralonchurus petersii</i>	2	0.2	1.6	0.2	2	36.5	38.8	41.0
	Scombridae	<i>Euthynnus lineatus</i>	2	0.2	1.6	0.2	2	38.7	40.5	42.3
		<i>Sarda orientalis</i>	1	0.1	1.1	0.1	1	44.3	44.3	44.3
		<i>Scomberomorus sierra</i>	61	6.2	41.2	4.8	36	18.6	49.4	73.1
	Serranidae	<i>Paranthias colonus</i>	2	0.2	1.1	0.1	1	34.1	34.4	34.6
	Sphyraenidae	<i>Sphyraena ensis</i>	1	0.1	0.1	0.0	1	29.2	29.2	29.2
	Stromateidae	<i>Peprilus medius</i>	7	0.7	0.8	0.1	6	20.5	21.9	23.9
		<i>Peprilus snyderi</i>	14	1.4	2.6	0.3	6	24.1	26.2	29.6
Pleuronectiformes	Paralichthyidae	<i>Citharichthys platophrys</i>	1	0.1	0.1	0.0	1	21.5	21.5	21.5
		<i>Cyclopsetta querna</i>	6	0.6	3.7	0.4	5	23.0	36.9	46.7
		<i>Syacium latifrons</i>	10	1.0	1.1	0.1	10	18.6	23.6	32.5
Scorpaeniformes	Triglidae	<i>Prionotus ruscarius</i>	1	0.1	0.1	0.0	1	21.4	21.4	21.4
Siluriformes	Ariidae	<i>Bagre pinnimaculatus</i>	5	0.5	2.7	0.3	4	34.8	40.8	48.4
		<i>Cathorops fuerthii</i>	1	0.1	0.2	0.0	1	28.2	28.2	28.2
		<i>Cathorops steindachneri</i>	2	0.2	1.0	0.1	2	35.1	36.4	37.6
		<i>Notarius troschelii</i>	108	11.0	88.0	10.2	20	13.4	39.8	62.1
		<i>Occidentarius platypogon</i>	15	1.5	6.8	0.8	3	33.0	36.6	46.2
Syngnathiformes	Syngnathidae	<i>Hippocampus ingens</i>	1	0.1	0.0	0.0	1	11.3	11.3	11.3
Tetraodontiformes	Balistidae	<i>Balistes polylepis</i>	5	0.5	3.9	0.5	4	36.0	37.5	39.1
		<i>Pseudobalistes naufragium</i>	1	0.1	0.9	0.1	1	40.2	40.2	40.2
		<i>Sufflamen verres</i>	1	0.1	0.3	0.0	1	23.2	23.2	23.2
	Monacanthidae	<i>Aluterus monoceros</i>	6	0.6	5.4	0.6	3	44.0	47.5	52.3

Cuadro 1.3. Resultados de los tres modelos Delta GLM aplicados a la abundancia (ind x 1.5 h⁻¹), biomasa (kg x 1.5 h⁻¹) y riqueza (# spp x 1.5 h⁻¹) de elasmobranquios en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Se indica grados de libertad (g.l.), varianza, grados de libertad residuales (g.l. res.), varianza residual (Var. res.) y valores de *p* para el Chi-cuadrado del submodelo binomial y la prueba F de los submodelos lognormales. Los valores significativos de *p* ($\alpha = 0.05$) se destacan en negrita.

Modelo	g.l.	Varianza	g.l. res.	Var. res.	<i>p</i>
Binomial					
Nulo			270	267.9	
Año	2	0.5	268	267.4	0.778
Temporada	1	0.9	267	266.5	0.354
Zona	2	19.8	265	246.7	<0.001
Profundidad	1	0.2	264	246.5	0.651
Batimetría	1	0.0	263	246.5	0.935
Abundancia					
<i>Lognormal</i>					
Nulo			52	45.1	
Año	2	0.6	50	44.5	0.707
Temporada	1	0.3	49	44.2	0.583
Zona	2	4.8	47	39.4	0.068
Profundidad	1	0.4	46	39.0	0.506
Batimetría	1	0.9	45	38.1	0.311
Riqueza					
<i>Lognormal</i>					
Nulo			52	5.1	
Año	2	0.1	50	5.1	0.752
Temporada	1	0.1	49	5.0	0.342
Zona	2	0.3	47	4.7	0.243
Profundidad	1	0.0	46	4.7	0.982
Batimetría	1	0.0	45	4.7	0.771
Biomasa					
<i>Lognormal</i>					
Nulo			51	89.3	
Año	2	0.5	49	88.8	0.853
Temporada	1	0.2	48	88.5	0.694
Zona	2	15.0	46	73.6	0.011
Profundidad	1	5.3	45	68.2	0.066
Batimetría	1	2.2	44	66.0	0.227

Cuadro 1.4. Resultados de los tres modelos Delta GLM aplicados a la abundancia (ind x 1.5 h-1), biomasa (kg x 1.5 h-1) y riqueza (# spp x 1.5 h-1) de peces óseos en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Se indica grados de libertad (g.l.), varianza, grados de libertad residuales (g.l. res.), varianza residual (Var. res.) y valores de p para el Chi-cuadrado del submodelo binomial y la prueba F para los submodelos lognormales. Los valores significativos de p ($\alpha = 0.05$) se destacan en negrita.

Modelo	g.l.	Varianza	g.l. res.	Var. res.	p
Presencia/ausencia					
<i>Binomial</i>					
Nulo			270	375.2	
Año	2	0.5	268	374.8	0.783
Temporada	1	0.0	267	374.7	0.863
Zona	2	20.1	265	354.6	<0.001
Profundidad	1	10.3	264	344.4	0.001
Batimetría	1	4.3	263	340.1	0.039
Abundancia					
<i>Lognormal</i>					
Nulo			140	144.2	
Año	2	0.2	138	144.0	0.897
Temporada	1	0.7	137	143.3	0.398
Zona	2	17.8	135	125.4	<0.001
Profundidad	1	1.3	134	124.1	0.240
Batimetría	1	0.3	133	123.8	0.562
Riqueza					
<i>Lognormal</i>					
Nulo			140	52.8	
Año	2	1.0	138	51.9	0.238
Temporada	1	0.0	137	51.9	0.993
Zona	2	6.7	135	45.2	<0.001
Profundidad	1	0.6	134	44.5	0.179
Batimetría	1	0.0	133	44.5	0.787
Biomasa					
<i>Lognormal</i>					
Nulo			140	272.9	
Año	2	2.7	138	270.1	0.497
Temporada	1	2.4	137	267.7	0.265
Zona	2	3.6	135	264.1	0.394
Profundidad	1	7.4	134	256.7	0.052
Batimetría	1	0.7	133	256.0	0.539

Cuadro 1. 5. Comparación de los estudios de ictiofauna con mayor cobertura geográfica y temporal que emplearon trasmallos en el Golfo Dulce, Costa Rica.

Característica	Presente estudio	Guzmán-Mora (2012)	Campos (1989)
Enfoque	Independiente de pesca	Dependiente de pesca	Dependiente de pesca
Unidad de muestra	Lances	Desembarque	Desembarque y observaciones a bordo
Arte de pesca	Trasmallo	Trasmallo, cuerda, línea de fondo (≤ 1000 anzuelos), palangre de fondo (≥ 1000 anzuelos)	Trasmallo, cuerda, línea, chinchorro de arrastre
Poros malla trasmallo (cm)	8.9, 14 y 15.2 cm	7.6, 8.9, 11.4, 15.2 y 17.8	8.9 y 11.4
Unidad de esfuerzo	Tiempo de inmersión	Día de faena	No usó
Escala temporal	Agosto 2011 - mayo 2014. Ciclo de lluvias e interanual	Febrero 2007-marzo 2008. Ciclo de lluvias	Marzo 1987-octubre 1988. Ciclo de lluvias
Periodicidad campañas muestreo	Cuatro campañas al año	Campañas cada dos meses	Campañas mensuales
Escala espacial	Golfo Dulce completo (franja costera, excepto bahía de Golfito)	Caladeros de las comunidades de Zancudo, Pavones, Playa Blanca de Puerto Jiménez y Golfito	Concentración en Golfito, desplazamiento menor a Zancudo, Pavones y Puerto Jiménez
Alcance geográfico	Golfo Dulce	Golfo Dulce, Punta Burica, extensión marina frente Península de Osa e Isla del Caño	Golfo Dulce (incluyendo desembocadura de ríos), Punta Burica, extensión marina frente Península de Osa e Isla del Caño
Zonificación	Interna: porción norte del golfo desde una línea imaginaria entre Puerto Jiménez y Punta Voladera. Externa continental: Punta Voladera a Punta Banco. Externa peninsular: Puerto Jiménez a Cabo Matapalo. El canal principal separa las zonas externas	Zona 1: Playa Blanca al Río Esquinas. Zona 2: Zancudo a Punta Banco. Zona 3: Punta Banco a Punta Burica. Zona 4: Quepos a Punta Matapalo	Interna: porción norte del golfo desde una línea imaginaria entre Puerto Jiménez y Zancudo. Externa: porción sur del golfo desde dicha línea imaginaria
Profundidad (m)	0-45	*	0-100
Especies objetivo	Ninguna	<i>Lutjanus guttatus</i> , <i>Lutjanus peru</i> y <i>Scomberomorus sierra</i>	<i>Lutjanus guttatus</i> , <i>Lutjanus peru</i> , <i>Scomberomorus sierra</i> , <i>Centropomus</i> spp.
Abundancia (individuos)	984	4 592	11 282**
Biomasa (kg)	Total: 864.1	Eviscerada: 4001.2	2 603***
Riqueza de especies	88	117	170****
Especies en común con el presente estudio	—	36	46
Cinco especies más abundantes (% abundancia relativa)	<i>Opisthonema libertate</i> (16.1) <i>Notarius troschelli</i> (11) <i>Sphyrna lewini</i> (7.3) <i>Scomberomorus sierra</i> (6.2) <i>Chaetodipeterus zonatus</i> (4.6)	<i>Lutjanus peru</i> (36.3) <i>Scomberomorus sierra</i> (16.8) <i>Lutjanus guttatus</i> (11.7) <i>Pomadasy panamensis</i> (3.5) <i>Diapterus peruvianus</i> (2.9)	<i>Scomberomorus sierra</i> ***** <i>Sphyrna lewini</i> ***** <i>Centropomus</i> spp.***** <i>Lutjanus</i> spp.*****

*No indica el ámbito de profundidad estudiado. **En análisis de desembarques. ***En observaciones a bordo. ****Se excluyeron especies que eran sinónimos; las que se identificaron como especies presentes en el mar Caribe y Océano Atlántico se contaron como morfoespecies. *****No brinda la abundancia relativa para todo el Golfo Dulce de las especies dominantes.

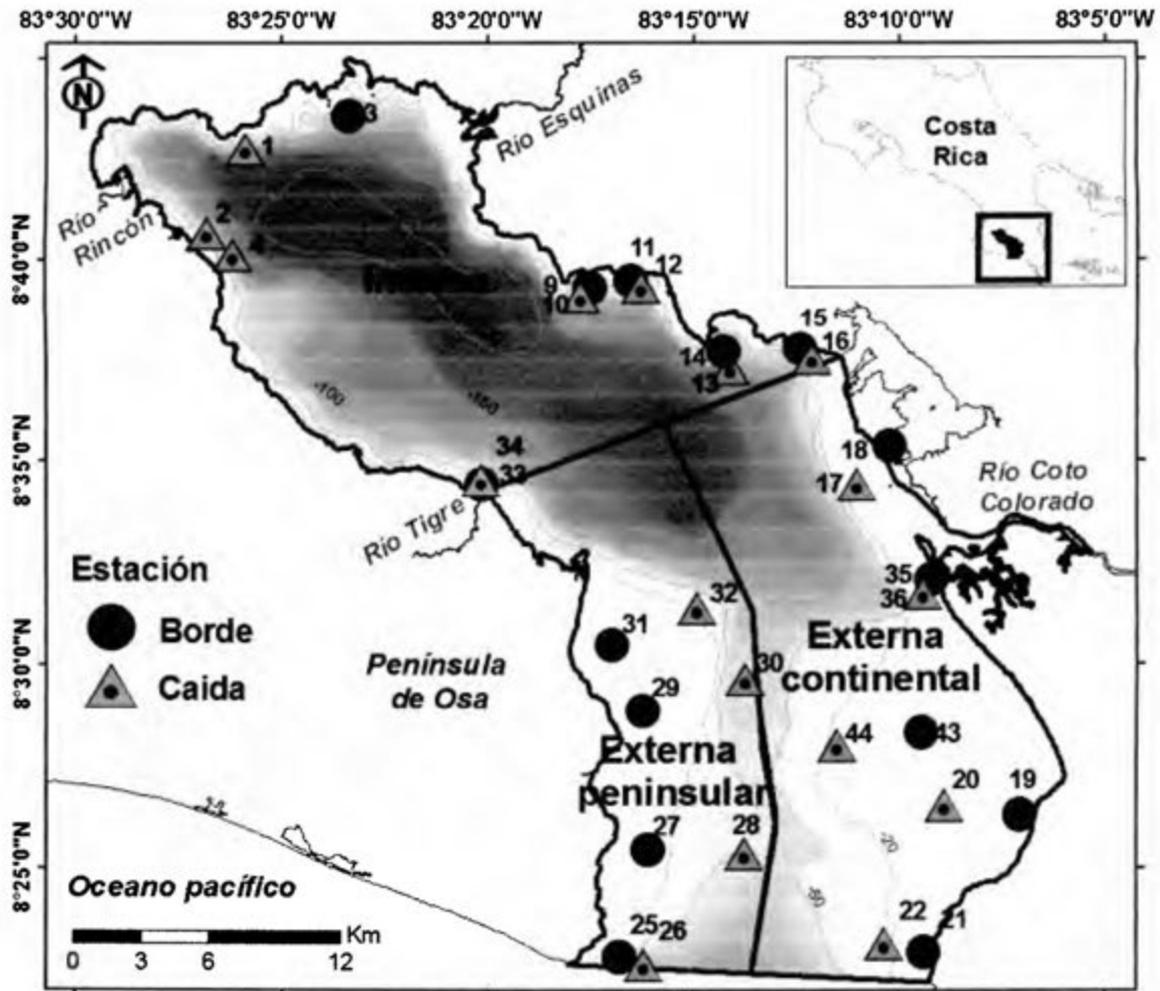


Figura 1.1. Zonas geográficas y estaciones de muestreo en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Se muestran las líneas de profundidad para 20, 50, 100, 150 y 200 m de profundidad.

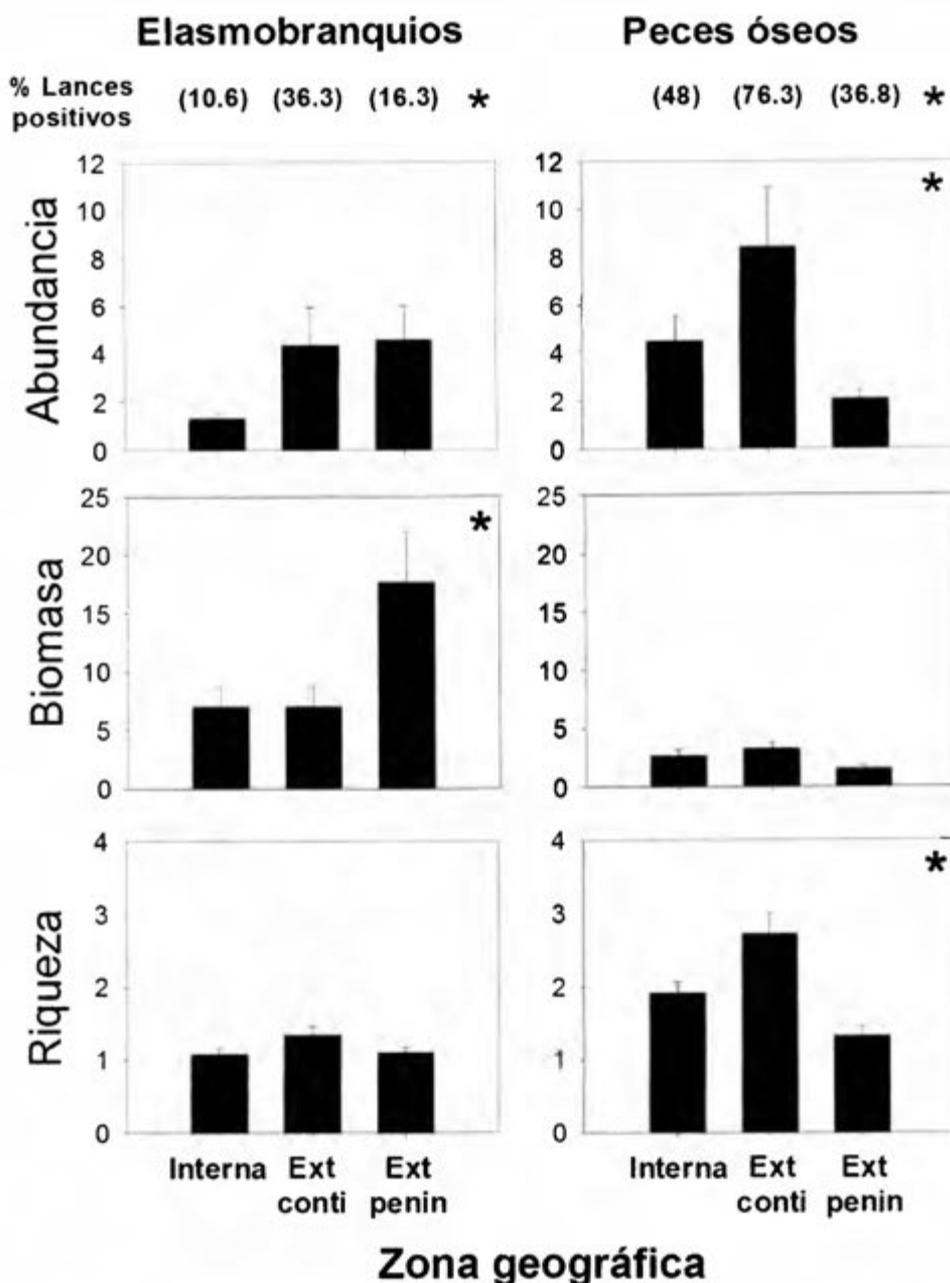


Figura 1.2. Densidad promedio (solo lances positivos) (+Error estandar) expresada en abundancia (ind x 1.5 h-1), biomasa (kg x 1.5 h-1) y riqueza de elasmobranquios y peces óseos por zona geográfica en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). El porcentaje de lances con capturas positivas está indicado en paréntesis encima de cada columna. Diferencias significativas están señaladas con asterisco. Ext conti = externa continental y Ext penin = externa peninsular.

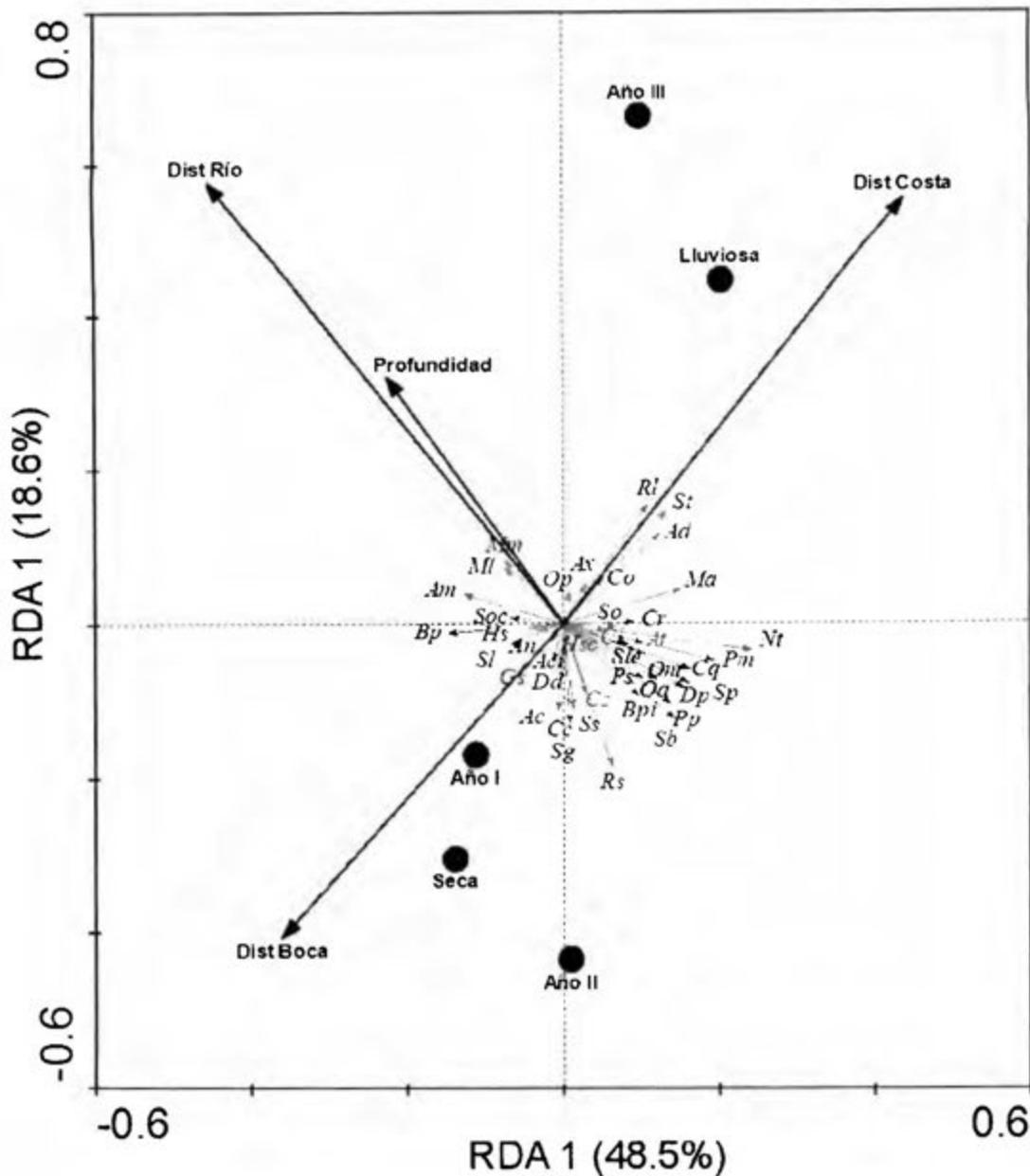


Figura 1.3. Análisis de redundancia entre las variables ambientales y la abundancia promedio (definida como número de individuos capturados cada hora y media, CPUE) de las especies de ictiofauna en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Variables independientes: profundidad, distancia a la boca del golfo, distancia a la costa, distancia al río más próximo, año de muestreo (I, II y III) y temporada (seca y lluviosa). Círculos: las variables categóricas; flechas: variables continuas. La longitud del vector de

la flecha indica la fuerza de la correlación y la dirección su relación con una especie. Los valores en paréntesis en los ejes son los porcentajes de variación de la relación especies – variables ambientales representados en el gráfico. Especies: Ax (*Acanthurus xanthopterus*), An (*Aetobatus narinari*), Aci (*Alectis ciliaris*), Am (*Aluterus monoceros*), Ac (*Anisotremus caesius*), Ad (*Genyatremus dovii*), At (*Anisotremus taeniatus*), Bpi (*Bagre pinnimaculatus*), Bp (*Balistes polylepis*), Cc (*Caranx caninus*), Cl (*Carcharhinus limbatus*), Co (*Carangoides otrynter*), Cz (*Chaetodipterus zonatus*), Cq (*Cyclopsetta querna*), Cr (*Cynoscion reticulatus*), Dd (*Dasyatis dipterura*), Dp (*Diapterus peruvianus*), Gs (*Gnathanodon speciosus*), Hsc (*Haemulon scudderii*), Hs (*Haemulon sexfasciatum*), Ma (*Micropogonias altipinnis*), Mm (*Mobula munkiana*), Ml (*Mustelus lunulatus*), Nt (*Notarius troschelii*), Op (*Occidentarius platypogon*), Oa (*Oligoplites altus*), Om (*Opisthonema medirastre*), Pm (*Peprilus medius*), Ps (*Peprilus snyderi*), Pp (*Pomadasy panamensis*), Rl (*Rhizoprionodon logurio*), Rs (*Rhinoptera steindachneri*), Sg (*Scarus ghobban*), Ss (*Scomberomorus sierra*), Soc (*Sectator ocyurus*), Sb (*Selene brevortii*), So (*Selene orstedii*), Sp (*Selene peruviana*), Sle (*Sphyrna lewini*), St (*Sphyrna tiburo*) y Sl (*Syacium latifrons*).

SUPLEMENTOS

Suplemento 1.1. Zonificación y artes de pesca autorizadas en el Área Marina de Pesca Responsable Golfo Dulce. Adaptado de La Gaceta (2010).

Zona	Delimitación	Artes de pesca autorizados
Golfo Dulce externo (zona A)	<p>Límite exterior: Una línea imaginaria que se extiende desde Punta Banco hasta Cabo Matapalo.</p> <p>Límite interior: Una línea imaginaria que se extiende desde la margen derecha del río Tigre hasta Punta Voladera.</p>	<p><i>Pesca de Escama:</i> Cuerda de mano y una línea planera (de fondo) con una longitud máxima de 500 m medida de punta a punta con un máximo de 200 anzuelos. En ambos casos con anzuelo tipo "J" igual o menor a N° 6 o anzuelo circular igual o mayor a N° 6. Nasas.</p> <p><i>Pesca Deportiva y Turística:</i> Con cañas, carretes y cuerdas de mano. Se pueden utilizar señuelos artificiales independientemente de su tamaño, clase o tipo. Anzuelos individuales tipo "J" igual o menor a N° 6. Anzuelos individuales circulares igual o mayor a N° 6. Cuando medie el uso de carnada de origen biológico debe utilizarse anzuelo circular igual o mayor a N° 6.</p> <p><i>Pesca de Carnada:</i> Cuerda de mano y cañas y carretes con anzuelo tipo "J" igual o mayor a N° 16.</p> <p><i>Pesca de Ballyhoo (Hemiramphus saltator):</i> Captura con "scoop" o "Dip Net".</p>
Golfo Dulce interno (zona B)	<p>Límite interior: Una línea imaginaria que se extiende desde la margen derecha del río Tigre hasta Punta Voladera.</p> <p>Límite exterior: A partir del límite exterior aguas adentro abarcando todas las aguas del Golfo Dulce, excepto aquellas áreas sobre las cuales pesa prohibición expresa.</p>	<p><i>Pesca de Escama:</i> Cuerda de mano con anzuelo tipo "J" igual o menor a N° 6 o circular igual o mayor a N° 6. Nasas.</p> <p><i>Pesca Deportiva y Turística:</i> Con cañas, carretes y cuerdas de mano. Se pueden utilizar señuelos artificiales independientemente de su tamaño, clase o tipo. Anzuelos individuales tipo "J" igual o menor a N° 6. Anzuelos individuales circulares igual o mayor a N° 6. Cuando medie el uso de carnada de origen biológico debe utilizarse anzuelo circular igual o mayor a N° 6."</p> <p><i>Pesca de Carnada:</i> Cuerda de mano o cañas y carretes con anzuelo tipo "J" igual o mayor a N° 16.</p> <p><i>Pesca de Ballyhoo (Hemiramphus saltator):</i> Captura con "scoop" o "Dip Net".</p>
Golfito	<p>Límite exterior: Una línea imaginaria que se extiende desde Punta Voladera hasta Puntarenitas de Golfito.</p> <p>Límite interior: A partir del límite exterior aguas adentro abarcando todas las aguas de la zona de Golfito, excepto aquellas áreas sobre las cuales pesa prohibición expresa.</p>	<p><i>Pesca de Escama:</i> Cuerda de mano con anzuelo tipo "J" igual o menor a N° 6 o circular igual o mayor a N° 6.</p> <p><i>Pesca Deportiva y Turística:</i> Con cañas, carretes y cuerdas de mano. Se pueden utilizar señuelos artificiales independientemente de su tamaño, clase o tipo. Anzuelos individuales tipo "J" igual o menor a N° 6. Anzuelos individuales circulares igual o mayor a N° 6. Cuando medie el uso de carnada de origen biológico debe utilizarse anzuelo circular igual o mayor a N° 6."</p> <p><i>Pesca de Carnada:</i> Cuerda de mano o cañas y carretes con anzuelo tipo "J" igual o mayor a N° 16.</p>



Zonificación de manejo del Área Marina de Pesca Responsable Golfo Dulce. Basado en la Gaceta (2010).

Suplemento 1.2. Caracterización física de las estaciones y esfuerzo de muestreo, en horas de inmersión de trasmallo, por temporada en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Profundidad = Z, distancia a la costa = km costa, distancia a la boca del golfo = km boca, distancia al río más próximo = km río. El río de referencia es el más próximo, y se usó para determinar la distancia al río. Año I = agosto 2011 a mayo 2012, año II = junio 2012 a mayo 2013 y año III = junio 2013 a mayo 2014.

Estación	Zona	Batimetría	Z (m)	km costa	km boca	km río	Río referencia	Año I		Año II		Año III		Total
								Lluviosa	Seca	Lluviosa	Seca	Lluviosa	Seca	
1	Interna	Caída	19.5	0.2	45.5	4.4	Rincón	1.7	1.7	1.8	1.7	1.6	3.2	11.6
2	Interna	Caída	13.6	0.3	44.1	3.0	Esquinas	1.6	1.7	1.5	1.7	1.6	2.9	11.0
3	Interna	Borde	11.2	0.6	44.4	6.6	Rincón	1.6	1.6	1.6	1.6	1.7	3.2	11.2
4	Interna	Caída	18.1	0.6	42.7	4.5	Rincón	1.7	1.6	1.7	1.8	1.7	3.0	11.5
9	Interna	Borde	8.7	0.1	32.2	10.5	Esquinas	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	3.4	11.4
10	Interna	Caída	27.8	0.3	31.4	10.4	Esquinas	1.7	1.8	1.9	1.7	1.7	3.4	12.1
11	Interna	Borde	12.1	0.1	31.2	13.1	Esquinas	3.3	3.5	3.5	3.4	1.6	3.2	18.4
12	Interna	Caída	32.0	0.2	31.4	13.3	Esquinas	3.4	3.5	3.5	3.3	1.7	3.2	18.5
13	Interna	Caída	18.4	0.7	27.6	12.0	Coto Colorado	3.5	3.7	3.5	3.6	1.7	1.6	17.5
14	Interna	Borde	14.8	0.1	28.4	12.7	Coto Colorado	3.8	3.3	3.7	3.7	1.6	3.1	19.2
15	Interna	Borde	7.7	0.2	28.5	10.5	Coto Colorado	1.6	1.6	1.7	3.1	1.6	3.1	12.7
16	Interna	Caída	30.2	0.3	28.2	9.8	Coto Colorado	1.7	1.6	1.6	3.0	1.6	3.2	12.7
17	Ext. Cont.	Caída	10.8	2.3	22.6	4.3	Coto Colorado	3.7	3.4	3.3	3.3		3.1	16.7
18	Ext. Cont.	Borde	3.8	0.1	24.4	4.8	Coto Colorado	3.4	3.3	3.7	3.5		3.1	17.1
19	Ext. Cont.	Borde	6.7	0.5	10.3	13.9	Coto Colorado	1.8	1.6	1.6	3.4	1.7	3.2	13.3
20	Ext. Cont.	Caída	14.1	4.9	8.1	12.3	Coto Colorado	1.8	1.8	1.7	3.4	2.2	2.7	13.6
21	Ext. Cont.	Borde	16.2	0.5	1.4	19.0	Coto Colorado	1.8	1.9	2.0	3.4		4.3	13.4
22	Ext. Cont.	Caída	31.9	3.1	2.0	18.7	Coto Colorado	1.9	1.8	1.9	3.5		3.3	12.4
25	Ext. Peni.	Borde	13.8	0.4	0.7	23.6	Coto Colorado	1.6	2.0	1.6	1.7		3.2	10.0
26	Ext. Peni.	Caída	37.0	1.5	0.5	23.2	Coto Colorado	1.8	1.3	1.7	1.7		3.5	9.9
27	Ext. Peni.	Borde	7.9	0.6	5.6	19.0	Coto Colorado	1.6	1.6	2.0	1.6	1.7	3.1	11.6
28	Ext. Peni.	Caída	43.3	4.8	5.7	16.9	Coto Colorado	1.7	1.8	2.0	1.8	1.7	3.3	12.3
29	Ext. Peni.	Borde	8.1	0.7	11.9	12.7	Tigre	3.5	3.6	3.3	3.5		4.0	17.9
30	Ext. Peni.	Caída	29.3	5.5	13.6	13.5	Tigre	4.0	3.7	3.5	3.3		3.3	17.8
31	Ext. Peni.	Borde	9.5	0.9	15.4	9.8	Tigre	3.2	3.4	3.6	3.3	1.7	3.1	18.2

32	Ext. Peni.	Caida	23.0	4.2	16.5	10.2	Tigre	3.6	3.5	3.3	3.4	2.5	3.2	19.4
33	Interna	Borde	3.4	0.3	27.7	1.2	Tigre	2.9	3.3	3.8	3.6	2.0	3.2	18.7
34	Interna	Caida	42.0	0.4	28.0	1.5	Tigre	3.1	3.5	4.1	3.4	2.1	3.3	19.4
35	Ext. Cont.	Borde	7.4	0.33	18.03	1.95	Coto Colorado		3.3	3.3	3.5	2.0	3.1	15.2
36	Ext. Cont.	Caida	26.2	1.1	18.6	2.4	Coto Colorado		3.5	3.5	3.4	2.0	3.3	15.7
43	Ext. Cont.	Borde	15.1	5.1	11.4	8.9	Coto Colorado			2.0	3.9	1.5	3.4	10.7
44	Ext. Cont.	Caida	21.6	8.2	10.7	10.5	Coto Colorado			1.7	3.5	1.6	3.4	10.1
Total								68.4	75.3	80.8	92.1	42.1	102.6	461.2

Suplemento 1.3. Abundancia promedio, disimilitud y porcentaje de contribución de las especies de ictiofauna en el análisis SIMPER entre zonas geográficas del Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Solo se muestran las especies que contribuyen hasta el 90% de la disimilitud promedio acumulada.

Espece	Abundancia promedio 1	Abundancia promedio 2	Disimilitud promedio	Contribución %	Contribución acumulada %
Interna-externa continental (Disimilitud promedio = 87.77)					
<i>Sphyrna lewini</i>	0.00	0.63	6.54	7.45	7.45
<i>Scomberomorus sierra</i>	0.20	0.43	6.20	7.06	14.51
<i>Scarus ghobban</i>	0.20	0.01	5.44	6.19	20.71
<i>Gnathanodon speciosus</i>	0.11	0.02	4.07	4.63	25.34
<i>Selene peruviana</i>	0.00	0.17	3.77	4.29	29.64
<i>Rhinoptera steindachneri</i>	0.05	0.04	3.58	4.08	33.72
<i>Haemulon scudderii</i>	0.25	0.00	3.32	3.78	37.5
<i>Chaetodipterus zonatus</i>	0.36	0.08	3.22	3.67	41.17
<i>Rhizoprionodon longurio</i>	0.00	0.55	3.14	3.58	44.75
<i>Diapterus peruvianus</i>	0.00	0.15	2.99	3.40	48.15
<i>Carcharhinus limbatus</i>	0.00	0.13	2.93	3.34	51.49
<i>Opisthonema medirastre</i>	0.01	0.13	2.67	3.04	54.52
<i>Carangoides otrynter</i>	0.03	0.09	2.66	3.03	57.55
<i>Selene brevoortii</i>	0.00	0.11	2.60	2.97	60.52
<i>Sphyrna tiburo</i>	0.00	0.03	2.25	2.56	63.08
<i>Aetobatus narinari</i>	0.04	0.00	2.15	2.45	65.53
<i>Haemulon sexfasciatum</i>	0.04	0.00	2.12	2.42	67.94
<i>Pomadasys panamensis</i>	0.00	0.12	1.91	2.18	70.12
<i>Micropogonias altipinnis</i>	0.00	0.09	1.85	2.11	72.22
<i>Caranx caninus</i>	0.00	0.09	1.84	2.10	74.32
<i>Peprilus snyderi</i>	0.00	0.15	1.74	1.99	76.31
<i>Anisotremus taeniatus</i>	0.08	0.00	1.61	1.83	78.14
<i>Balistes polylepis</i>	0.04	0.00	1.57	1.79	79.93
<i>Occidentarius platypogon</i>	0.00	0.19	1.56	1.78	81.71
<i>Sectator ocyurus</i>	0.13	0.00	1.53	1.74	83.45
<i>Cyclopsetta querna</i>	0.00	0.07	1.39	1.59	85.04
<i>Anisotremus caesius</i>	0.04	0.00	1.36	1.55	86.59
<i>Peprilus medius</i>	0.00	0.08	1.35	1.54	88.13
<i>Genyatremus dovii</i>	0.00	0.04	1.33	1.51	89.64
<i>Cynoscion reticulatus</i>	0.00	0.04	1.30	1.48	91.12
Interna-peninsular externa (Disimilitud promedio = 91.97)					
<i>Scomberomorus sierra</i>	0.20	0.06	10.50	11.42	11.42
<i>Scarus ghobban</i>	0.20	0.00	7.53	8.19	19.61
<i>Carangoides otrynter</i>	0.03	0.07	5.55	6.03	25.65
<i>Rhinoptera steindachneri</i>	0.05	0.02	5.47	5.94	31.59
<i>Gnathanodon speciosus</i>	0.11	0.00	5.41	5.88	37.47
<i>Mustelus lunulatus</i>	0.00	0.15	5.03	5.46	42.93
<i>Sphyrna lewini</i>	0.00	0.17	4.78	5.19	48.13
<i>Alectis ciliaris</i>	0.03	0.04	4.67	5.08	53.21
<i>Haemulon scudderii</i>	0.25	0.00	4.41	4.79	58.00
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	0.01	0.04	4.36	4.74	62.74
<i>Mobula munkiana</i>	0.02	0.06	4.15	4.51	67.25
<i>Sectator ocyurus</i>	0.13	0.02	3.87	4.20	71.45
<i>Chaetodipterus zonatus</i>	0.36	0.00	2.95	3.21	74.67

					44
<i>Aetobatus narinari</i>	0.04	0.00	2.89	3.14	77.81
<i>Haemulon sexfasciatum</i>	0.04	0.00	2.87	3.12	80.93
<i>Balistes polylepis</i>	0.04	0.00	2.16	2.34	83.27
<i>Anisotremus taeniatus</i>	0.08	0.00	2.08	2.26	85.54
<i>Pomadasys panamensis</i>	0.00	0.01	1.78	1.93	87.47
<i>Anisotremus caesius</i>	0.04	0.00	1.77	1.92	89.39
<i>Carcharhinus limbatus</i>	0.00	0.25	1.50	1.63	91.03

Externa continental-externa peninsular (Disimilitud promedio = 86.31)

<i>Sphyrna lewini</i>	0.63	0.17	6.98	8.09	8.09
<i>Scomberomorus sierra</i>	0.43	0.06	6.17	7.15	15.24
<i>Carangoides otrynter</i>	0.09	0.07	4.43	5.13	20.37
<i>Mustelus lunulatus</i>	0.04	0.15	4.43	5.13	25.51
<i>Selene peruviana</i>	0.17	0.03	4.00	4.63	30.14
<i>Carcharhinus limbatus</i>	0.13	0.25	3.85	4.46	34.59
<i>Alectis ciliaris</i>	0.03	0.04	3.77	4.37	38.96
<i>Rhizoprionodon longurio</i>	0.55	0.00	3.42	3.96	42.92
<i>Diapterus peruvianus</i>	0.15	0.04	3.38	3.92	46.84
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	0.00	0.04	3.28	3.80	50.64
<i>Rhinoptera steindachneri</i>	0.04	0.02	3.23	3.75	54.38
<i>Sphyrna tiburo</i>	0.03	0.01	3.02	3.50	57.89
<i>Pomadasys panamensis</i>	0.12	0.01	2.95	3.42	61.30
<i>Selene brevoortii</i>	0.11	0.01	2.92	3.38	64.68
<i>Mobula munkiana</i>	0.00	0.06	2.89	3.34	68.03
<i>Opisthonema medirastre</i>	0.13	0.00	2.56	2.96	70.99
<i>Caranx caninus</i>	0.09	0.06	2.46	2.85	73.84
<i>Occidentarius platypogon</i>	0.19	0.01	2.27	2.63	76.47
<i>Peprilus snyderi</i>	0.15	0.01	2.06	2.38	78.86
<i>Micropogonias altipinnis</i>	0.09	0.00	2.00	2.32	81.17
<i>Sectator ocyurus</i>	0.00	0.02	1.87	2.17	83.35
<i>Chaetodipterus zonatus</i>	0.08	0.00	1.87	2.16	85.51
<i>Selene orstedii</i>	0.05	0.04	1.74	2.01	87.52
<i>Cyclopsetta querna</i>	0.07	0.00	1.50	1.73	89.25
<i>Peprilus medius</i>	0.08	0.00	1.45	1.68	90.93

Suplemento 1.4. Abundancia promedio, disimilitud y porcentaje de contribución de las especies de ictiofauna en el análisis SIMPER entre niveles de profundidad Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Solo se muestran las especies que contribuyen hasta el 90% de la disimilitud promedio acumulada.

Especie	Abundancia promedio 1	Abundancia promedio 2	Disimilitud promedio	Contribución %	Contribución acumulada %
<i>Scomberomorus sierra</i>	0.33	0.03	8.68	9.73	9.73
<i>Sphyrna lewini</i>	0.25	0.28	6.97	7.82	17.55
<i>Mustelus lunulatus</i>	0.00	0.19	5.18	5.81	23.35
<i>Carangoides otrynter</i>	0.04	0.12	5.18	5.80	29.16
<i>Scarus ghobban</i>	0.09	0.06	4.77	5.34	34.50
<i>Rhinoptera steindachneri</i>	0.04	0.03	4.07	4.56	39.06
<i>Gnathanodon speciosus</i>	0.07	0.01	3.56	3.99	43.06
<i>Alectis ciliaris</i>	0.04	0.02	3.00	3.36	46.42
<i>Sphyrna tiburo</i>	0.01	0.03	2.94	3.29	49.71
<i>Pomadasys panamensis</i>	0.01	0.11	2.57	2.88	52.59
<i>Mobula munkiana</i>	0.02	0.04	2.49	2.80	55.39
<i>Chaetodipterus zonatus</i>	0.24	0.00	2.44	2.74	58.12
<i>Haemulon scudderti</i>	0.14	0.00	2.38	2.67	60.79
<i>Rhizoprionodon longurio</i>	0.23	0.08	2.12	2.38	63.17
<i>Selene peruviana</i>	0.08	0.02	2.12	2.37	65.54
<i>Haemulon sexfasciatum</i>	0.02	0.01	2.05	2.30	67.85
<i>Sectator ocyurus</i>	0.08	0.00	2.04	2.29	70.14
<i>Carcharhinus limbatus</i>	0.16	0.00	2.03	2.28	72.41
<i>Opisthonema medirastre</i>	0.06	0.01	1.97	2.21	74.62
<i>Diapterus peruvianus</i>	0.05	0.07	1.93	2.16	76.79
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	0.02	0.00	1.84	2.07	78.86
<i>Occidentartus platypogon</i>	0.08	0.03	1.76	1.98	80.83
<i>Selene brevoortii</i>	0.04	0.04	1.59	1.79	82.62
<i>Aetobatus narinari</i>	0.02	0.00	1.56	1.75	84.36
<i>Peprilus snyderi</i>	0.03	0.11	1.35	1.52	85.88
<i>Micropogonias altipinnis</i>	0.03	0.03	1.35	1.52	87.40
<i>Caranx caninus</i>	0.06	0.00	1.30	1.45	88.85
<i>Balistes polylepis</i>	0.02	0.00	1.16	1.30	90.15

Suplemento 1.5. Especies de ictiofauna encontradas en el Golfo Dulce en los estudios previos dependientes de la pesca de mayor cobertura espacio-temporal y el presente estudio.

Familia	Especie	Presente estudio	Campos (1989)	Guzmán-Mora (2012)
Acanthuridae	<i>Acanthurus</i> sp		X	
	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	X		
	<i>Prionurus laticlavus</i>	X		
Achiridae	<i>Achirus mazatlanus</i>		X	
Albulidae	<i>Albula nemoptera</i>	X		
Alopiidae	<i>Alopias</i> sp			X
Ariidae	<i>Ariidae</i> sp1			X
	<i>Arius</i> sp		X	X
	<i>Bagre pinnimaculatus</i>	X	X	X
	<i>Cathorops fuerthii</i>	X		
	<i>Cathorops steindachneri</i>	X		
	<i>Notarius troschelii</i>	X	X	
	<i>Occidentarius platypogon</i>	X	X	
Balistidae	<i>Balistes polylepis</i>	X		X
	<i>Pseudobalistes naufragium</i>	X		
	<i>Sufflamen verres</i>	X		
Belonidae	<i>Strongylura exilis</i>		X	
	<i>Tylosurus crocodilus</i>		X	X
	<i>Tylosurus</i> sp		X	
Carangidae	<i>Alectis ciliaris</i>	X		X
	<i>Carangoides otrynter</i>	X	X	X
	<i>Caranx caballus</i>	X	X	X
	<i>Caranx caninus</i>	X	X	X
	<i>Caranx lugubris</i>		X	
	<i>Caranx sexfasciatus</i>			X
	<i>Caranx</i> sp		X	
	<i>Caranx vinctus</i>		X	X
	<i>Elagatis bipinnulata</i>		X	
	<i>Gnathanodon speciosus</i>	X	X	X
	<i>Hemicaranx leucurus</i>		X	X
	<i>Hemicaranx zelotes</i>		X	X
	<i>Naucrates ductor</i>		X	
	<i>Oligoplites altus</i>	X	X	X
	<i>Oligoplites refulgens</i>	X	X	
	<i>Oligoplites saurus</i>		X	
	<i>Selar crumenophthalmus</i>		X	X
	<i>Selene brevoortii</i>	X	X	X
	<i>Selene orstedii</i>	X	X	X
	<i>Selene peruviana</i>	X	X	X
<i>Seriola dumerili</i>		X		
<i>Seriola rivoliana</i>		X	X	
<i>Seriola lalandi</i>		X		
<i>Seriola</i> sp		X		
<i>Trachinotus kennedyi</i>	X		X	
<i>Trachinotus paitensis</i>		X		
<i>Trachinotus rhodopus</i>		X	X	
<i>Chloroscombrus orqueta</i>		X		
Carcharhinidae	<i>Carcharhinus falciformis</i>			X
	<i>Carcharhinus limbatus</i>	X	X	
	<i>Carcharhinus porosus</i>		X	X
	<i>Carcharhinus</i> sp		X	
	<i>Rhizoprionodon longurio</i>	X	X	
Centropomidae	<i>Centropomus armatus</i>		X	X
	<i>Centropomus nigrescens</i>		X	X
	<i>Centropomus robalito</i>		X	

	<i>Centropomus</i> sp		X	X
	<i>Centropomus</i> sp1		X	
	<i>Centropomus</i> sp2		X	
	<i>Centropomus unionensis</i>		X	X
	<i>Centropomus viridis</i>			X
Chaetodontidae	<i>Chaetodon humeralis</i>	X		
Chanidae	<i>Chanos chanos</i>	X		
Cichlidae	<i>Oreochromis</i> sp			X
Clupeidae	<i>Ophistonema</i> sp			X
	<i>Opisthonema bulleri</i>		X	
	<i>Opisthonema libertate</i>	X	X	
	<i>Opisthonema medirastre</i>	X	X	
Coryphaenidae	<i>Coryphaena hippurus</i>		X	X
Dasyatidae	<i>Dasyatis dipterura</i>	X		
	<i>Himantura pacifica</i>	X		
Elopidae	<i>Elops affinis</i>	X	X	X
Engraulidae	<i>Anchoa ischana</i>	X		
	<i>Ceieograulis mysticetus</i>	X		
	<i>Lycengraulis poeyi</i>		X	
Ephippidae	<i>Chaetodipterus zonatus</i>	X	X	
	<i>Parapsetus panamensis</i>	X	X	X
Gempylidae	<i>Ruvettus pretiosus</i>		X	
Gerreidae	<i>Deckertichthys aureolus</i>		X	
	<i>Diapterus peruvianus</i>	X	X	X
	<i>Eucinostomus argenteus</i>		X	X
	<i>Eucinostomus gracilis</i>	X		
	<i>Eugerres brevimanus</i>		X	
	<i>Gerres</i> sp		X	
Haemulidae	<i>Anisotremus caesius</i>	X	X	
	<i>Anisotremus interruptus</i>		X	
	<i>Anisotremus pacifici</i>		X	X
	<i>Anisotremus</i> sp			X
	<i>Anisotremus taeniatus</i>	X	X	X
	<i>Anisotremus</i> sp		X	
	<i>Arius jordani</i>		X	
	<i>Geryatremus dovii</i>	X	X	X
	<i>Haemulidae</i> sp1			X
	<i>Haemulidae</i> sp2			X
	<i>Haemulon flaviguttatum</i>	X		
	<i>Haemulon maculicauda</i>		X	X
	<i>Haemulon scudderii</i>	X	X	X
	<i>Haemulon sexfasciatum</i>	X		
	<i>Haemulon</i> sp1		X	X
	<i>Haemulon steindachneri</i>		X	X
	<i>Haemulopsis elongatus</i>			X
	<i>Haemulopsis leuciscus</i>		X	X
	<i>Haemulopsis</i> sp			X
	<i>Haemulopsis axillaris</i>		X	
	<i>Microlepidotus brevipinnis</i>		X	
	<i>Orthopristis chalceus</i>		X	X
	<i>Orthopristis</i> sp		X	
	<i>Pomadasyx bayanus</i>		X	X
	<i>Pomadasyx branickii</i>		X	
	<i>Pomadasyx elongatus</i>		X	
	<i>Pomadasyx leuciscus</i>		X	
	<i>Pomadasyx panamensis</i>	X	X	X
	<i>Pomadasyx</i> sp		X	X
	<i>Pomadasyx macracanthus</i>		X	
Istiophoridae	<i>Istiophorus platypterus</i>			X
	<i>Tetrapterus</i> spp.			X
Kyphosidae	<i>Kyphosus analogus</i>		X	X

	<i>Kyphosus elegans</i>	X	X	X
	<i>Sectator ocyurus</i>	X	X	
Labridae	<i>Bodianus diplotaenia</i>			X
	<i>Halichoeres nicholsi</i>	X		
Lobotidae	<i>Lobotes pacificus</i>		X	
	<i>Lobotes surinamensis</i>			X
Lutjanidae	<i>Hoplopagrus guntheri</i>		X	X
	<i>Lutjanus aratus</i>		X	
	<i>Lutjanus argentiventris</i>		X	X
	<i>Lutjanus colorado</i>		X	X
	<i>Lutjanus guttatus</i>	X	X	X
	<i>Lutjanus jordani</i>		X	X
	<i>Lutjanus novemfasciatus</i>		X	X
	<i>Lutjanus peru</i>	X	X	X
	<i>Lutjanus sp</i>		X	
	<i>Lutjanus viridis</i>		X	
	<i>Lutjanus inermis</i>		X	
Malacanthidae	<i>Caulolatilus affinis</i>		X	X
	<i>Caulolatilus sp</i>		X	
Monacanthidae	<i>Ahuterus monoceros</i>	X		X
Mugilidae	<i>Mugil curema</i>		X	X
	<i>Mugil sp</i>		X	X
Mullidae	<i>Pseudupeneus grandisquamis</i>		X	
	<i>Pseudupeneus sp</i>		X	
Muraenidae	<i>Lycodontis sp</i>		X	
Myliobatidae	<i>Aetobatus narinari</i>	X		
	<i>Mobula munkiana</i>	X		
	<i>Mobula thurstoni</i>	X		
	<i>Rhinoptera steindachneri</i>	X		
Nematistiidae	<i>Nematistius pectoralis</i>	X	X	X
Ophidiidae	<i>Brotula clarkea</i>		X	X
	<i>Brotula ordwayi</i>		X	
Paralichthyidae	<i>Citharichthys gilberti</i>		X	
	<i>Citharichthys platophrys</i>	X		
	<i>Cyclopsetta panamensis</i>		X	
	<i>Cyclopsetta querna</i>	X	X	X
	<i>Syachum latifrons</i>	X	X	
	<i>Ancylopsetta dendritica</i>			X
Polynemidae	<i>Polydactylus approximans</i>		X	X
	<i>Polydactylus opercularis</i>		X	X
Pomacanthidae	<i>Pomacanthus zonipectus</i>	X		
Priacanthidae	<i>Pristigenys serrula</i>	X	X	
Pristidae	<i>Pristis sp</i>		X	
Pristigasteridae	<i>Odontognathus panamensis</i>	X		
	<i>Opisthopterus dovii</i>		X	
Rajidae	<i>Raja velezi</i>	X		
Rhinobatidae	<i>Rhinobatos leucorhynchus</i>	X		
Scaridae	<i>Scarus ghobban</i>	X		X
	<i>Scarus perrico</i>		X	X
	<i>Scarus sp</i>		X	
Sciaenidae	<i>Bairdiella armata</i>			X
	<i>Bairdiella ensifera</i>		X	
	<i>Cynoscion albus</i>		X	X
	<i>Cynoscion sp</i>			X
	<i>Cynoscion sp1</i>			X
	<i>Cynoscion phoxocephalus</i>	X	X	
	<i>Cynoscion reticulatus</i>	X	X	X
	<i>Cynoscion squamipinnis</i>		X	X
	<i>Cynoscion stolzmanni</i>		X	
	<i>Isopisthus remifer</i>	X	X	X
	<i>Larimus acclivis</i>		X	X

	<i>Larimus argenteus</i>	X	X	X
	<i>Larimus effulgens</i>		X	X
	<i>Larimus pacificus</i>		X	
	<i>Larimus</i> sp		X	
	<i>Menticirrhus elongatus</i>		X	
	<i>Menticirrhus paitensis</i>	X		
	<i>Menticirrhus panamensts</i>		X	X
	<i>Menticirrhus nasus</i>		X	
	<i>Micropogonias altipinnis</i>	X	X	X
	<i>Nebris occidentalis</i>	X	X	X
	<i>Ophioscion imiceps</i>			X
	<i>Ophioscion scierus</i>		X	
	<i>Ophioscion</i> sp1			X
	<i>Ophioscion strabo</i>		X	
	<i>Ophioscion vermicularis</i>		X	
	<i>Paralonchurus dumerilli</i>		X	X
	<i>Paralonchurus goodet</i>		X	X
	<i>Paralonchurus petersti</i>	X		X
	<i>Sciaenidae</i> sp1			X
	<i>Sciaenidae</i> sp2			X
	<i>Umbrina bussingi</i>		X	X
	<i>Umbrina</i> sp		X	X
	<i>Umbrina xanti</i>		X	X
Scombridae	<i>Acanthocybium solandri</i>		X	X
	<i>Euthynnus lineatus</i>	X		X
	<i>Sarda orientalis</i>	X	X	
	<i>Sarda</i> sp		X	
	<i>Scomberomorus sierra</i>	X	X	X
	<i>Thunnus albacares</i>		X	
Serranidae	<i>Alpheteus multiguttatus</i>		X	
	<i>Diplectrum pacificum</i>		X	X
	<i>Diplectrum</i> sp			X
	<i>Epinephelus acanthistius</i>		X	X
	<i>Epinephelus analogus</i>		X	X
	<i>Epinephelus exsul</i>		X	
	<i>Epinephelus labriformis</i>		X	X
	<i>Epinephelus</i> sp		X	
	<i>Epinephelus</i> sp1		X	
	<i>Hemanthias peruanus</i>		X	
	<i>Paralabrax loro</i>		X	
	<i>Paranthias colonus</i>	X	X	
Sparidae	<i>Calamus brachysomus</i>		X	X
	<i>Carangidae</i> sp1			X
	<i>Carangidae</i> sp2			X
Sphyracnidae	<i>Sphyracna ensis</i>	X	X	X
Sphyrnidae	<i>Sphyrna lewini</i>	X	X	X
	<i>Sphyrna</i> sp		X	X
	<i>Sphyrna tiburo</i>	X		
Stromateidae	<i>Peprilus medius</i>	X	X	
	<i>Peprilus snyderi</i>	X	X	
Syngnathidae	<i>Hippocampus ingens</i>	X		
	<i>Synodus scituliceps</i>	X		
	<i>Synodus sechurae</i>	X		
	<i>Synodus</i> sp		X	
Triakidae	<i>Mustelus lunulatus</i>	X	X	
	<i>Mustelus</i> sp		X	X
Triglidae	<i>Prionotus birostratus</i>		X	
	<i>Prionotus horrens</i>		X	
	<i>Prionotus ruscarius</i>	X		
Urotrygonidae	<i>Urotrygon chilensis</i>	X		
	<i>Urotrygon rogersi</i>	X		

REFERENCIAS

- Acuña-González, J., J. A. Vargas-Zamora, E. Gómez-Ramírez & J. García-Céspedes. 2004. Hidrocarburos de petróleo, disueltos y dispersos, en cuatro ambientes costeros de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 52: 43-50.
- Alvarado, J. J., A. Beita-Jiménez, S. Mena, C. Fernández-García & A. G. Guzmán-Mora. 2015. Ecosistemas coralinos del Área de Conservación Osa, Costa Rica: estructura y necesidades de conservación. *Rev. Biol. Trop.* 63: 219-259.
- Anderson, M. J., N. Tolimieri & R. B. Millar. 2013. Beta diversity of demersal fish assemblages in the north-eastern pacific: Interactions of latitude and depth. *PLoS one* 8: e57918.
- Blaber, S. J. M., D. T. Brewer & J. P. Salini. 1995. Fish communities and the nursery role of the shallow inshore waters of a tropical bay in the Gulf of Carpentaria, Australia. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 40: 177-193.
- Borcard, D., F. Gillet & P. Legendre. 2011. Numerical Ecology with R. Use R! series. Springer, Nueva York, EEUU. 319 p.
- Bussing, W. A. & M. I. López. 2009. Marine fish, p. 453-458. *In* I. S. Wehrmann & J. Cortés (eds.). Marine biodiversity of Costa Rica, Central America. *Monographiae Biologicae*, Volume 86. Springer + Business Media B.V., Berlin. Text: 538 pp, List of species in accompanying Compact Disc: 500 pp.
- Campos, J. 1989. Evaluación de la pesca artesanal del Golfo Dulce. Informe final de proyecto, CIMAR, Universidad de Costa Rica, Costa Rica. 195 p.
- Castillo-Rivera, M., J. A. Zavala-Hurtado & R. Zárate. 2002. Exploration of spatial and temporal patterns of fish diversity and composition in a tropical estuarine system of Mexico. *Rev. Fish. Bio. Fish.* 12: 167-177.
- Castillo-Rivera, M. & R. Zárate. 2001. Patrones espaciotemporales de la abundancia de peces en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz. *Hidrobiológica* 11: 75-84.
- Clarke, K. R. & R. M. Warwick. 2001. Change in marine communities. an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd ed., PRIMER-E Ltd., Plymouth, UK. 172 p.
- Clarke, K. R. & R. N. Gorley. 2015. PRIMER, vers. 7: user manual /tutorial. PRIMER-E Plymouth, U.K. 296 p.
- Clarke, T. M. 2012. Recomendaciones para el manejo de las pesquerías de tiburones y rayas, a partir de la distribución y abundancia en las capturas por barcos camaroneros en el Pacífico de Costa Rica. M.Sc. Tesis, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

- Clarke, T. M., M. Espinoza, R. Ahrens & I. S. Wehrmann. 2016. Elasmobranch bycatch associated with the shrimp trawl fishery off the Pacific coast of Costa Rica, Central America. *Fish. Bull.* 114: 1-17.
- Córdoba, R. & J. A. Vargas. 1996. Temperature, salinity, oxygen and nutrient profiles at a 200 m station in Golfo Dulce, Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44: 233-236.
- Cortés, J. 1992. Los arrecifes coralinos del Golfo Dulce, Costa Rica: aspectos ecológicos. *Rev. Biol. Trop.* 40: 19-26.
- Cortés, J. & C. E. Jiménez. 2003. Corals and coral reefs of the Pacific of Costa Rica: history, research and status, p. 361-385. *In* J. Cortés (ed.). *Latin American Coral Reefs*. Amsterdam: Elsevier Science B.V.
- Cyrus, D. P. & S. J. M. Blaber. 1992. Turbidity and salinity in a tropical northern Australian estuary and their influence on fish distribution. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 35: 545-563.
- Dayton, P., K. E. Sala, M. J. Tegner & S. Thrush. 2000. Marine reserves: parks, baselines, and fishery enhancement. *Bull. Mar. Sci.* 66: 617-634.
- FAO. 2015. Enfoque ecosistémico pesquero: Conceptos fundamentales y su aplicación en pesquerías de pequeña escala de América Latina, por Omar Defeo. *FAO Documento Técnico de Pesca y Acuicultura No. 592*. Roma, Italia. 83 p.
- Fargier, L. 2012. La participation des pêcheurs artisanaux à la gestion des activités halieutiques artisanales tropicales. Etude de cas dans le Golfo Dulce, Costa Rica. Ph.D. Dissertation, Université de La Rochelle, La Rochelle.
- Fargier, L., H. J. Hartmann & H. Molina-Ureña. 2014. "Marine areas of responsible fishing": a path toward small-scale fisheries co-management in Costa Rica? Perspectives from Golfo Dulce, p. 155-179. *In* F. Amezcua & B. Bellgraph (eds.). *Fisheries management of Mexican and Central American estuaries*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Felderman, T. G., B. Thamdrup, D. E. Canfield, R. N. Glud, D. J. Kuever, L. Lillebaek, N. B. Ramsing & C. Wawer. 2006. Biogeochemical controls on the oxygen, nitrogen and sulfur distributions in the water column of Golfo Dulce: an anoxic basin on the Pacific coast of Costa Rica revisited. *Rev. Biol. Trop.* 56: 171-191.
- Feutry, P., H. J. Hartmann, H. Casabonnet & G. Umaña. 2010. Preliminary analysis of the fish species of the Pacific Central American mangrove of Zancudo, Golfo Dulce, Costa Rica. *Wetlands Ecol. Manage.* 18: 637-650.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. Carpenter & V. H. Niem. 1995. *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca; Pacífico centro-oriental*. FAO, Roma, Italia. 1813 p.

- García, S. M., A. Zerbi, C. Aliaume, T. Do Chi & G. Lasserre. 2003. The ecosystem approach to fisheries. Issues, terminology, principles, institutional foundations, implementation and outlook. FAO Fisheries Technical Paper. No. 443. Rome, Italia. 71 p.
- García-Céspedes, J., J. Acuña-González & J. A. Vargas-Zamora. 2004. Metales traza en sedimentos de cuatro ambientes costeros de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 52: 51-60.
- García, V., J. Acuña-González, J. A. Vargas-Zamora & J. García-Céspedes. 2006. Calidad bacteriológica y desechos sólidos en cinco ambientes costeros de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 54: 35-48.
- Guzmán-Mora, A. G. 2012. Diagnóstico de la composición de capturas de la pesca artesanal de Golfo Dulce, Pacífico Sur, Costa Rica. M.Sc. Tesis, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Hebbeln, D. & J. Cortés. 2001. Sedimentation in a tropical fjord: Golfo Dulce, Costa Rica. *Geo-Mar. Let.* 20: 142-148.
- Hilborn, R. & C. J. Walters. 2013. Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty. Springer Science & Business Media, Dordrecht.
- INCOPECA. 2009. Propuesta de Plan de Ordenamiento Pesquero del área marina para la pesca responsable Golfo Dulce. Mimeografiado. San José, Costa Rica. 110 p.
- INCOPECA. 2014. Producción región Golfito 1996-2014. Departamento de estadísticas, INCOPECA, Costa Rica. (Consultado: 26 setiembre 2016, https://www.incopescago.cr/publicaciones/estadisticas/graficos/1_grafico_golfito.jpg).
- Jentoft, S. 2014. Walking the talk: implementing the international voluntary guidelines for securing sustainable small-scale fisheries. *Marit. Stu.* 13: 16.
- Jiménez, S., M. Abreu, M. Pons, M. Ortiz & A. Domingo. 2010. Assessing the impact of the pelagic longline fishery on albatrosses and petrels in the southwest Atlantic. *Aquat. Liv. Resour.* 23: 49-64.
- La Gaceta N° 78. 2005. Ley de Pesca y Acuicultura N° 8436. Diario Oficial del Gobierno de Costa Rica: 2-14. La Gaceta N° 81. 2008. AJDIP 138. Reglamento para el establecimiento de áreas marinas para la pesca responsable. Diario Oficial del Gobierno de Costa Rica: 44-48.
- La Gaceta N° 225. 2009. Decreto Ejecutivo N° 35579-MAG. Diario Oficial del Gobierno de Costa Rica: 3-4.
- La Gaceta N° 196. 2010. AJDIP 191. Declaratoria del Área Marina para la Pesca Responsable Golfo Dulce. Diario Oficial del Gobierno de Costa Rica: 33-35.
- Lagunas-Vázquez, M. 2004. Análisis socioambiental de la pesca ribereña como actividad de subsistencia en las comunidades costeras de Rincón de Osa y Puerto Escondido-La Palma, Península de Osa, Costa Rica. M.Sc. Tesis, Universidad de Costa Rica, Costa Rica.

- López-Garro, A. & I. Zanella. 2015. Tiburones y rayas capturados por pesquerías artesanales con línea de fondo en el Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 63:183-198.
- López-Garro, A. 2012. Identificación, evaluación y manejo de hábitats críticos utilizados por el tiburón martillo, *Sphyrna lewini*, y otros elasmobranquios en Golfo Dulce, Costa Rica. M.Sc. Tesis, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- Lunn, K. E. & P. Dearden. 2006. Monitoring small-scale marine fisheries: An example from Thailand's Ko Chang archipelago. *Fish. Res.* 77: 60-71.
- Mann, K. H. & J. R. Lazier. 2013. *Dynamics of Marine Ecosystems: Biological-physical Interactions in the Oceans.* Blackwell, Oxford.
- Martínez, G., J. Alvarado & W. Senior. 2001. Estudio físico-químico de las aguas superficiales de la cuenca baja y pluma del Río Manzanares. *Interciencia* 26: 342-351.
- McClanahan, T. M., N. A. J. Graham, J. M. Calnan & M. A. MacNeil 2007. Toward pristine biomass: reef fish recovery in coral reef marine protected areas in Kenya. *Ecol. Applic.* 17: 1055-1067.
- Mejía-Falla, P. A. & A. F. Navia. 2011. Relationship between body size and geographic range size of elasmobranchs from the Tropical Eastern Pacific: an initial approximation for their conservation. *Cienc. Mar.* 37:305-321.
- Molina-Ureña, H. 1996. Ichthyoplankton assemblages in the Gulf of Nicoya and Golfo Dulce embayments, Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44: 173-182.
- Molina-Ureña, H. & O. Breedy-Shadid. 2012. CIMAR – DeepSee Golfo Dulce 2012 Exploratory Expedition. Preliminary scientific report. CIMAR-UCR, The Billfish Foundation, and Pronature. 36 p.
- Molloy, P. P., I. B. McLean & I. M. Côté, 2009. Effects of marine reserve age on fish populations: a global meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 46: 743-751.
- Morales-Ramírez, Á. 2011. La diversidad marina del Golfo Dulce, Pacífico sur de Costa Rica: amenazas de conservación. *Biocenosis* 24: 1-2.
- Morales-Ramírez, Á. 2013. Situación de algunos ecosistemas costeros costarricenses: Necesidad de una gestión integrada. *Ambientico* 230-231: 16-26.
- Morales-Ramírez, Á., J. Acuña-González, O. Lizano, E. Alfaro & E. Gómez. 2015. Rasgos oceanográficos en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica: una revisión para la toma de decisiones en conservación marina. *Rev. Biol. Trop.* 63: 131-160.
- Morera-Quesada, G. & S. Vargas-Bonilla. 2009. Informe de línea base socioeconómica de miembros de organizaciones interesadas en el establecimiento del Área Marina de Pesca Responsable Golfo Dulce. Informe presentado a FECOPT. San José, Costa Rica. 67p.

- Murase, A., A. Angulo, Y. Miyazaki, W. A. Bussing, & M. I. López. 2014. Marine and estuarine fish diversity in the inner Gulf of Nicoya, Pacific coast of Costa Rica, Central America. *Check List* 10: 1401-1413.
- Nielsen-Muñoz, V. & M. A. Quesada-Alpizar (eds.). 2006. *Ambientes marino costeros de Costa Rica. Comisión Interdisciplinaria Marino Costera de la Zona Económica Exclusiva de Costa Rica, Informe Técnico.* CIMAR, CI, TNC, San José, Costa Rica. 220 p.
- NOAA. 2016. El Niño/Southern Oscillation (ENSO). Climate Prediction Center, NOAA, EEUU. (Consultado: 28 noviembre 2016, http://www.cpc.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml).
- Pennino, M. G., D. Conesa, A. López-Quílez, F. Muñoz, A. Fernández & J. M. Bellido. Fishery-dependent and -independent data lead to consistent estimations of essential habitats. *ICES J. Mar. Sci.* 73: 2302-2310.
- Poirout, T. 2007. *Diagnostic socio-environnemental de la pêche artisanale pour une gestion participative de la zone côtière de Zancudo (Golfo Dulce, Costa Rica).* M.Sc. Dissertation, Université de La Rochelle, La Rochelle, France.
- Quesada-Alpizar, M. A. & A. Morales-Ramírez. 2004. Comportamiento de las masas de agua en el Golfo Dulce durante un periodo El Niño (1997-1998). *Rev. Biol. Trop.* 52: 95-103.
- Quesada-Alpizar, M. A. & J. Cortés. 2006. Los ecosistemas marinos del Pacífico sur de Costa Rica: estado de conocimiento y perspectivas de manejo. *Rev. Biol. Trop.* 54: 101-145.
- Quirós, G. 2003. Circulación del Golfo Dulce: un fiordo tropical. *Tóp. Met. Oceanogr.* 10: 75-83.
- Rattray, M. 1967. Some aspects of the dynamics of circulation in fjords, p 52-62. *In* G. H. Lauff (ed.). *Estuaries.* American Association for the Advancement of Science. Washington, D.C.
- Richards, F. A. 1965. Anoxic basins and fjords. p 611- 645. *In* J. P. Riley & G. Skirrow (eds.). *Chemical Oceanography, Vol. 1.* Academic. London.
- Richards, F. A., J. J. Anderson & J. D. Cline. 1971. Chemical and physical observations in Golfo Dulce, an anoxic basin on the Pacific coast of Costa Rica. *Limnol. Oceanogr.* 16: 43-50.
- Rincón-Alejos, F. & D. Ballester-Sakson. 2015. Hidrografía y plumas estuarinas en Golfo Dulce, Pacífico sur de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 63: 161-181.
- Robertson, D. R. & G. R. Allen. 2015. *Shorefishes of the Tropical Eastern Pacific: online information system.* Version 2.0 Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. (Consultado: 25 noviembre 2016, <http://biogeodb.stri.si.edu/sfstep/en/pages>).
- Rojas, R.E. 2001. *Caracterización de la ictiofauna de los sustratos duros de la parte interna del Golfo Dulce, Costa Rica.* Tesis Licenciatura, Universidad de Costa Rica, Costa Rica.

- Rotherham, D., A. J. Underwood, M. G. Chapman & C. A. Gray. 2007. A strategy for developing scientific sampling tools for fishery-independent surveys of estuarine fish in New South Wales, Australia. *ICES J. Mar. Sci.* 64: 1512-1516.
- Saavedra-Díaz, L. M. A. A. Rosenberg & B. Martín-López. 2015. Social perceptions of Colombian small-scale marine fisheries conflicts: insights for management. *Mar. Pol.* 56: 61-70.
- Salas, S., R. Chuenpagdee, J. C. Seijo & A. Charles. 2007. Challenges in the assessment and management of small-scale fisheries in Latin America and the Caribbean. *Fish. Res.* 87: 5-16.
- Smith, K. F. & J. H. Brown. 2002. Patterns of diversity, depth range and body size among pelagic fishes along a gradient of depth. *Global Ecol. Biogeogr.* 11:313-322.
- Sparre, P. & S. C. Venema. 1998. Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1. Manual. FAO Fisheries Technical Paper. N° 306.1, Rev. 2. Rome.
- Spongberg, A. L. 2004. PCB contamination in marine sediments from Golfo Dulce, Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 52: 23-32.
- Spongberg, A. L. & P. Davis. 1998. Organochlorinated pesticide contaminants in Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 46: 111-124.
- Spongberg, A. L., J. D. Witter, J. Acuña, J. Vargas, M. Murillo, G. Umaña, E. Gómez & G. Pérez. 2011. Reconnaissance of selected PPCP compounds in Costa Rican surface waters. *Wat. Res.* 45: 6709-6717.
- Stefánsson, G. 1996. Analysis of groundfish survey abundance data: combining the GLM and delta approaches. *ICES J. Mar. Sci.* 53: 577-588.
- Svendsen, H., R. Rosseland, S. Myking, J. A. Vargas, O. G. Lizano & E. J. Alfaro. 2006. A physical oceanographical study of Golfo Dulce. *Rev. Biol. Trop.* 54: 147-170.
- Tabash-Blanco, F. A. 2007. Un modelo biogeoquímico para el Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 55: 33-42.
- Tascheri, R., J. Saavedra-Nievas & R. Roa-Ureta. 2010. Statistical models to standardize catch rates in the multi-species trawl fishery for Patagonian grenadier (*Macruronus magellanicus*) of Southern Chile. *Fish. Res.* 105: 200-214.
- Thamdrup, B., D. E. Canfield, T. G. Ferdelman, R. N. Glud & J. K. Gundersen. 1996. A biogeochemical survey of the anoxic basin Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44: 19-33.
- Vargas, J. A. & M. Wolff. 1996. Pacific coastal ecosystems of Costa Rica with emphasis on the Golfo Dulce and adjacent areas: a synoptic view based on the R.V. Victor Hensen – expedition 1993/1994 and previous studies. *Rev. Biol. Trop.* 44: Prefacio.

- Venables, W. N. & C. M. Dichmont. 2004. GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research. *Fish. Res.* 70: 319-337.
- Ward, E. J. 2005. Differences between fishery dependent and fishery independent estimates of single and mixed species dolphin schools: implications for single species stock assessments. *Mar. Mamm. Sci.* 21: 189-203.
- Wehrtmann, I. S. & J. Cortés (eds.). 2009. Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America. *Monographiae Biologicae*, Volume 86. Springer + Business Media B.V., Berlin. Text: 538 pp, List of species in accompanying Compact Disc: 500 pp.
- Wolff, M. 1996. Demersal fish assemblages along the Pacific coast of Costa Rica: a quantitative and multivariate assessment based on the Victor Hensen Costa Rica Expedition (1993/1994). *Rev. Biol. Trop.* 44: 187-214.
- Wolff, M., H. J. Hartmann & V. Koch. 1996. A pilot trophic model for Golfo Dulce, a fjord-like tropical embayment, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44: 215-231.
- Wolff, M., J. B. Chavarría, V. Koch & J. A. Vargas. 1998. A trophic flow model of the Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 46: 63-79.
- Ye, Y., K. Cochrane & Y. Qiu. 2011. Using ecological indicators in the context of an ecosystem approach to fisheries for data-limited fisheries. *Fish. Res.* 112: 108-116.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev & G. M. Smith. 2009. Zero-truncated and zero-inflated models for count data, p. 261-293. *In* A. F. Zuur, E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev & G. M. Smith (eds.). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York.

2. CAPÍTULO II: *Abundancia y distribución de seis especies de tiburones y peces óseos en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica*

2.1. INTRODUCCIÓN

La estructura de las comunidades de peces costeros es influenciada por aspectos como profundidad, volumen de descarga de los ríos, temperatura del agua, precipitación, periodicidad de las mareas, régimen de vientos, circulación litoral, salinidad, turbidez, oxígeno disuelto y heterogeneidad de hábitat (Yáñez-Arancibia & Day 1988, Pauly & Yáñez-Arancibia 1994, Akin *et al.* 2005, Harborne *et al.* 2008). Estos factores también se relacionan con la distribución, abundancia relativa y estructura de tallas de las especies (Yáñez-Arancibia & Day 1988, Pauly & Yáñez-Arancibia 1994).

Los sistemas estuarinos tropicales se caracterizan por su compleja estructura ecológica y una gran variedad de hábitats (Lara-Domínguez & Yáñez-Arancibia 1999). El Golfo Dulce, es un estuario de origen tectónico ubicado en la costa del Pacífico de Costa Rica (Hebbeln *et al.* 1996, Wehrtmann & Cortés 2009, Fargier *et al.* 2014). Además de la heterogeneidad espacial propia de los estuarios tropicales, presenta características morfológicas particulares que hacen que su dinámica sea diferente a la de la mayoría de cuerpos de agua costeros tropicales (Richards *et al.* 1971, Córdoba & Vargas 1996, Thamdrup *et al.* 1996, Wolff *et al.* 1996, Quesada-Alpízar & Morales-Ramírez 2004, Quesada-Alpízar & Cortés 2006, Wehrtmann & Cortés 2009). Se considera como un ecosistema de características oceánicas, con aguas superficiales de poca productividad y un flujo de energía y biomasa dominante dentro del grupo pelágico (Thamdrup *et al.* 1996, Molina-Ureña 1996, Wolff 1996, Wolff *et al.* 1996, Morales-Ramírez *et al.* 2015). Estas particularidades y las condiciones socioeconómicas prevalentes en la región, llevaron a su declaratoria como Área Marina de Pesca Responsable en 2010 (La Gaceta 2010).

A pesar de su baja productividad biológica (Wolff *et al.* 1996), el Golfo Dulce sustenta una pesquería artesanal de pequeña y mediana escala de la que dependen alrededor de 250 pescadores (Fargier 2012, Guzmán-Mora 2012, Fargier *et al.* 2014). El estudio de la dinámica de la ictiofauna es uno de los pilares para entender el impacto de la pesca sobre las especies objetivo, la fauna acompañante y el hábitat (FAO 2001, Pauly *et al.* 2002, Myers & Worm 2003), así como de la efectividad de las medidas de manejo (Dayton *et al.* 2000).

Tres tiburones, el punta negra (*Carcharhinus limbatus*), el picudo (*Rhizoprionodon longurio*) y el martillo (*Sphyrna lewini*), y tres peces óseos, el catecismo (*Chaetodipterus zonatus*), el cuminato (*Notarius troschelii*) y la macarela (*Scomberomorus sierra*), se seleccionaron para análisis en el

presente estudio. Estas especies fueron las más abundantes y frecuentes en las capturas con trasmallos en un muestreo independiente de la pesca en el Golfo Dulce (ver Sección 1.3 y Cuadro 1.2).

El tiburón punta negra y el tiburón martillo son cosmopolitas y habitan las aguas cálidas tropicales y subtropicales del mundo (Fowler *et al.* 2005, Baum *et al.* 2007, Burgess & Branstetter 2009, Robertson & Allen 2015, Froese & Pauly 2016). En cambio, el tiburón picudo y la tres especies de peces óseos son endémicas al Pacífico Oriental Tropical (POT; Robertson & Allen 2015, Froese & Pauly 2016). El punta negra es una especie de talla moderada (máximo 250 cm longitud total -LT) primariamente continental, que también puede encontrarse alrededor de islas oceánicas. Los adultos están en aguas abiertas y usan estuarios y bahías como áreas de crianza para sus etapas juveniles (Heupel *et al.* 2004, Burgess & Branstetter 2009). El tiburón picudo es pequeño (máximo 150 cm LT), vive sobre fondos suaves y arenosos en la plataforma continental, pero se desconoce si usa estuarios o aguas costeras abiertas como sitios de crianza (Smith *et al.* 2009). El martillo, que alcanza hasta 350 cm LT, es una especie migratoria que vive en aguas costeras y semi-oceánicas, sobre las plataformas continentales e insulares. Mientras los adultos están en ambientes oceánicos, sus crías se encuentran en estuarios y bahías (Duncan & Holland 2006, Baum *et al.* 2007).

El catecismo forma pequeños cardúmenes pelágicos (Schneider 1995), y habita en bahías y ensenadas con fondos de arena y piedra (Allen & Robertson 2008). El cuminate es una especie costera, demersal y asociada con fondos suaves (lodosos y arenosos), que se encuentra preferentemente en estuarios (Fischer *et al.* 1995, Robertson & Allen 2008). La macarela es nerítica y epipelágica, y forma cardúmenes, (Robertson & Allen 2008).

Aunque los tres tiburones son ampliamente explotados en su ámbito de distribución, y en muchos casos son objetivo de la pesca (Fowler *et al.* 2005, Baum *et al.* 2007, Burgess & Branstetter 2009, Smith *et al.* 2009), en el Golfo Dulce hacen parte de las capturas incidentales (Campos 1989, Fargier 2012, López-Garro 2012, López-Garro & Zanella 2015, Zanella & López-Garro 2015). Entre las tres especies de peces óseos solo la macarela posee un alto interés pesquero en el POT (Fischer *et al.* 1995, Aguirre-Villaseñor *et al.* 2006). Previo a la prohibición de la pesca con redes (arrastre de fondo y trasmallo) en el AMPR-GD (La Gaceta 2009, 2010), la macarela era una de las principales especies objetivo de la pesquería de trasmallos (Campos 1989, Lagunas-Vázquez 2004, Poirout 2007, Fargier 2012, Guzmán-Mora 2012).

Las pesquerías artesanales del Golfo Dulce son pobres en datos, y no se dispone de historiales de capturas de las especies objetivo e incidentales (Fargier 2012, Guzmán-Mora 2012, Fargier *et al.* 2014). La información acerca de la variabilidad espacial y temporal en la distribución y abundancia de las seis especies en el Golfo Dulce es escasa (Campos 1989, Fargier 2012, Guzmán-Mora 2012, López-Garro 2012, López-Garro & Zanella 2015). Estos vacíos de información limitan el desarrollo e

implementación de estrategias de manejo para promover la conservación de la ictiofauna y el uso sostenible de los recursos pesqueros. El objetivo del presente capítulo es describir la variabilidad espacio-temporal en la presencia, abundancia y talla corporal de *C. limbatus*, *R. longurio*, *S. lewini*, *C. zonatus*, *N. troschelii* y *S. sierra* en el Golfo Dulce.

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1. Área de estudio

El Golfo Dulce es un cuerpo de agua costero tropical de aproximadamente 750 km² de superficie localizado en el Pacífico sur de Costa Rica (Figura 2.1). Un umbral a 60 m de profundidad ubicado a la entrada del golfo separa su cuenca anóxica del Océano Pacífico (Richards *et al.* 1971, Córdoba & Vargas 1996, Thamdrup *et al.* 1996, Quesada-Alpizar & Morales-Ramírez 2004). La precipitación anual llega a superar los 5000 mm (Quesada-Alpizar & Cortés 2006). La temporada lluviosa se extiende de mayo a diciembre y la seca de enero a abril, pero es poco pronunciada (Quesada-Alpizar & Cortés 2006, Wehrtmann & Cortés 2009).

Para fines analíticos, el Golfo Dulce se dividió en tres zonas geográficas, de acuerdo con sus características físicas, biológicas y de manejo (Richards *et al.* 1971, Campos 1989, Córdoba & Vargas 1996, Thamdrup *et al.* 1996, Quesada-Alpizar & Morales-Ramírez 2004, INCOPECA 2009, Guzmán-Mora 2012, Rincón-Alejos & Ballestero-Sakson 2015) (Figura 1.1). La zona interna corresponde a la porción norte del golfo hasta una línea imaginaria entre Puerto Jiménez (cerca de la desembocadura del río Tigre) y Punta Voladera (a la entrada de Golfito). La profundidad máxima de esta zona es de 215 m y la circulación de sus aguas profundas es muy limitada (Quesada-Alpizar & Morales-Ramírez 2004, Ferdelman *et al.* 2006, Wehrtmann & Cortés 2009). Esta zona recibe las aguas de tres ríos principales, Rincón, Esquinas y Tigre. La zona externa continental en su margen costero se extiende desde Punta Voladera (extremo norte), hasta Punta Banco (extremo sur). El río Coto Colorado, el tributario más grande de la cuenca del Golfo Dulce, vierte sus aguas aquí (Rincón-Alejos & Ballestero-Sakson 2015). La zona externa peninsular se extiende desde Puerto Jiménez hasta Cabo Matapalo en la costa. No está influenciada por la entrada de ningún río principal. Las zonas externa continental y externa peninsular tienen una profundidad máxima de ca. 70 m (Quesada-Alpizar & Morales-Ramírez 2004, Ferdelman *et al.* 2006) y se separan por el canal central. El ámbito de profundidad considerado en el estudio fue de 0 a 45 m.

2.2.2. Muestreo

El presente estudio se realizó en forma independiente de la pesca. Tres años de muestreo, de agosto de 2011 a mayo de 2014, con dos campañas diurnas por temporada, fueron analizados (Cuadro 2.1). En la primera campaña de cada temporada, se visitó la totalidad de estaciones y en la segunda, solo una selección de estaciones por zona según la facilidad logística de acceso (Suplemento 1.1). La segunda campaña de muestreo de la temporada lluviosa del año III no se realizó por dificultades climáticas y operativas.

Se muestreó un total de 18 localidades separadas aproximadamente 5 km entre sí, establecidas a lo largo de la costa. Cada sitio estuvo compuesto por dos estaciones, una cerca de un arrecife rocoso y la otra próxima al punto de caída de la plataforma. Esta variable fue denominada batimetría y contó con dos niveles, borde y caída, respectivamente. El número de estaciones por zona geográfica fue proporcional a la longitud de la línea costera: 14 en la interna, 10 en la externa continental y 8 en la externa peninsular.

El estudio se llevó a cabo a bordo de embarcaciones locales de pesca artesanal de pequeña escala y con la colaboración de pescadores experimentados. Se emplearon trasmallos de fondo de 120 m de longitud y 4.4 m de alto, constituidos por seis paños de poro de malla mixto (8.9, 14, 15.2, 8.9, 14 y 15.2 cm) de 20 m de longitud cada uno. El muestreo de cada estación consistió en tender un trasmallo paralelo a la isobata con un tiempo de inmersión aproximado de 1.5 horas. Se registró la fecha, hora, ubicación geográfica (GPS Garmin GPSMAP 60CSx) y profundidad inicial y final del trasmallo en cada lance (Ecosonda Speedtech® Depthmate Portable Sounder).

Las especies consideradas en este estudio fueron las únicas con una abundancia total mayor a 30 individuos y que estuvieron presentes en ocho o más ocasiones durante el periodo de estudio: *C. limbatus*, *R. longurio*, *S. lewini*, *C. zonatus*, *N. troschelii* y *S. sierra*. Cada individuo fue pesado (peso húmedo total), medido (LT, distancia entre el ápice del rostro y el límite posterior de la aleta caudal) y en el caso de los tiburones, sexado. Las diferencias en las proporciones sexuales de las especies de tiburones se examinaron con la prueba Chi-cuadrado de Pearson. Los organismos fueron catalogados como maduros e inmaduros, de acuerdo con la talla de primera madurez reportada en la literatura (*C. limbatus*: Branstetter 1987a, Castro 1996; *R. longurio*: Castillo-Geniz 1990, Corro-Espinosa *et al.* 2011; *S. lewini*: Branstetter 1987b, Anislado-Tolentino & Robinson-Mendoza 2001; *N. troschelii*: Rubio-Rincón *et al.* 2009; *S. sierra*: Aguirre-Villaseñor *et al.* 2006, Lucano-Ramírez *et al.* 2011). En ausencia de información para la especie en estudio, se usó la de otra del mismo género (Para *C. zonatus* se usó la de *C. faber*, Hayse 1990). Con el fin de evaluar la variabilidad espacio-temporal de las especies, se seleccionaron tres parámetros: presencia/ausencia, abundancia y composición de tallas.

2.2.3. Variabilidad espacio-temporal en la presencia/ausencia y la abundancia

Para identificar los factores físico-ambientales determinantes en la distribución de las especies se aplicaron Modelos Lineales Generalizados Binomiales (GLM binomiales). Las variables independientes fueron año de muestreo (I = agosto 2011 a mayo 2012, II = junio 2012 a mayo 2013 y III = junio 2013 a mayo 2014), temporada (seca y lluviosa), zona geográfica (interna, externa continental y externa peninsular) y batimetría (borde y caída), tratadas como categóricas, y profundidad y distancia al río, tratadas como continuas. La distancia al río fue calculada como la distancia mínima en espejo de agua desde la estación de muestreo hasta la desembocadura del río principal más próximo: Coto Colorado, Esquinas, Rincón y Tigre (ArcMap 9.2® ESRI, Redlands, California). Cada factor fue evaluado con respecto al modelo nulo (sin variables independientes). El poder explicativo de los factores se evaluó según la significancia ($\alpha = 0.05$) de la estadística Chi-cuadrado. Sólo los factores que explicaron más del 5% de la varianza se consideraron de alto poder explicativo (Tascheri *et al.* 2010, Clarke *et al.* 2016). Los análisis fueron conducidos con el paquete estadístico R v.3.02 (R Development Core Team 2012).

La abundancia fue estandarizada en captura por unidad de esfuerzo (CPUE), como número de individuos por unidad de tiempo ($\text{ind} \times 1.5 \text{ h}^{-1}$). Con el propósito de visualizar la variación espacio-temporal de la CPUE de las especies, se construyeron árboles de regresión univariados (Breiman *et al.* 1984). Esta es una técnica no paramétrica que no asume una distribución previa en los datos de la variable respuesta. Es usada para explorar y modelar patrones de distribución de especies cuando se utilizan datos ecológicos complejos que no se comportan de manera lineal y, que pueden tener un alto grado de interacción entre sí (De'ath & Fabricius 2000, McCune & Grace 2002). Los árboles se construyen mediante un particionamiento recursivo binario. El procedimiento consiste en dividir repetidamente los datos de la variable dependiente en dos subgrupos lo más homogéneos posibles y mutuamente excluyentes, usando combinaciones de las variables independientes (De'ath & Fabricius 2000). La homogeneidad de los nodos es definida por la impureza, que en este estudio fue determinada como la suma de cuadrados alrededor del promedio. La CPUE por lance de cada especie se usó como variable respuesta. Las variables independientes fueron año, temporada, zona geográfica y batimetría, tratadas como categóricas, y profundidad y distancia al río, como continuas. Para reducir el número de nodos o ramificaciones a un tamaño óptimo, se usó una función "podar" ("*prune*"), de modo que se perdiera el mínimo de información al conseguir la menor impureza posible (Vayssières *et al.* 2000). Los análisis fueron realizados con el paquete estadístico R v.3.02 (R Development Core Team 2012). Sin embargo, las estimaciones de abundancia deben interpretarse con precaución, pues la inflación en ceros genera desviaciones en los parámetros estimados (Zuur *et al.* 2009).

2.2.4. Variabilidad espacio-temporal en la composición de tallas

El efecto del año de muestreo, temporada, zona geográfica, profundidad, batimetría y distancia al río, sobre la LT de cada especie fue evaluado mediante GLM lognormales. Las distribuciones se asumieron como lognormales y se empleó la función de enlace identidad. Las variables año, temporada, zona y batimetría fueron tratadas como categóricas, y profundidad y distancia al río como continuas. Sólo se consideraron para discusión los factores que explicaron más del 5% de la varianza. Los análisis fueron conducidos con el paquete estadístico R v.3.02 (R Development Core Team 2012).

2.3. RESULTADOS

Un total de 271 lances de trasmallo, de $1.7 \text{ h} \pm 0.1 \text{ DE}$ de inmersión, fueron analizados en el Golfo Dulce de agosto de 2011 a mayo de 2014 (Cuadro 2.1). El esfuerzo de muestreo por profundidad se distribuyó de la siguiente manera: 81 lances en el estrato 0-10 m de profundidad, 97 de 11-20 m, 43 de 21-30 m y 50 lances a >31 m. Con respecto a la distancia al río más cercano los lances se distribuyeron así: 81 lances de 0-5 km, 32 de 5.1-10 km, 118 de 10.1-15 km, 28 de 15.1-20 km y 12 lances a >20.1 km.

Las seis especies consideradas en este estudio conjuntamente representaron el 36.6% de la abundancia y el 45.7% de la biomasa total capturada en un estudio independiente de la pesca (Cuadro 1.2). El cuminate *N. troscheltii* fue el más abundante (108 individuos), seguido por el tiburón martillo *S. lewini* (72), la macarela *S. sierra* (61), el catecismo *C. zonatus* (45), el tiburón picudo *R. longurio* (43) y el tiburón punta negra *C. limbatus* (31) (Cuadro 2.2). La abundancia promedio total por lance (todas las mallas combinadas), fue mayor para *N. troscheltii*, seguido de *S. lewini*, *S. sierra*, *C. zonatus*, *R. longurio* y *C. limbatus* (Cuadro 2.2). Con respecto a la biomasa, *S. lewini* tuvo el promedio más alto, seguido de *C. limbatus*, *N. troscheltii*, *R. longurio*, *S. sierra* y *C. zonatus* (Cuadro 2.2). En cuanto a las proporciones sexuales de los tiburones, las hembras representaron el 48.4% de los punta negra, el 46.5% de los picudos y el 41.6% de los martillo. Las proporciones sexuales macho:hembra no presentaron diferencias significativas y fueron respectivamente 1.1:1 ($X^2=0.032$, $p>0.05$), 1.2:1 ($X^2=0.138$, $p>0.05$) y 1.4:1 ($X^2=2$, $p>0.05$).

2.3.1. Variación espacio-temporal en la presencia/ausencia y la abundancia

La presencia de las seis especies en los lances de trasmallo en el Golfo Dulce fue baja, pues ninguna superó el 15% de los 271 lances analizados (Cuadro 2.2). La macarela tuvo la tasa de presencia más alta (13.3%), seguida del cuminate, el tiburón martillo, el tiburón punta negra, el catecismo y el tiburón

picudo. El 80.4% de los 90 lances en los que se capturó alguno de estos organismos presentó de 1 a 5 individuos por especie. La captura de más de 20 individuos de una especie por lance solo ocurrió en una ocasión para tiburón picudo, tiburón martillo, catecismo y cuminate (Cuadro 2.2).

Carcharhinus limbatus. La presencia/ausencia del tiburón punta negra varió significativamente en función del año de muestreo, la zona geográfica y la profundidad (Cuadro 2.3). Todos los factores fueron altamente explicativos (>5% de la varianza cada uno) y conjuntamente explicaron 33.8% de la varianza (Cuadro 2.3). Aunque estuvo ausente en las capturas del año I de muestreo (agosto 2011 a mayo 2012) (Figura 2.1), en el año II se presentó en 6% de los lances y en el III en 3.5%. La zona externa continental tuvo el mayor porcentaje de lances con presencia de la especie (8.6%), seguido de la externa peninsular (2.9%) y estuvo ausente en la zona interna. Su presencia se restringió de 0-20 m de profundidad, con un mayor porcentaje significativo de lances positivos de 0-10 m (Figura 2.2). El árbol de regresión explicó el 15.5% de la variación en la abundancia y reveló que la profundidad tiene un efecto significativo (Figura 2.3). La abundancia por unidad de esfuerzo fue mayor en aguas someras <8.4 m, con valores máximos entre 8 y 8.4 m de profundidad ($2.00 \text{ ind} \times 1.5 \text{ h}^{-1}$) (Figura 2.3). Geográficamente, aunque el tiburón punta negra se presentó en cinco estaciones de la zona externa continental, fue en la estación 29 de la externa peninsular donde tuvo la mayor abundancia promedio (Figura 2.4).

Rhizoprionodon longurio. El tiburón picudo se encontró a lo largo del estudio, excepto en la temporada seca del año II (Figura 2.1). Su presencia/ausencia estuvo influenciada significativamente por la zona geográfica, la profundidad y la distancia al río. Los tres factores explicaron el 51.4% de la varianza (Cuadro 2.3). *Rhizoprionodon longurio* estuvo presente en el 9.9% de los lances de la zona externa continental y ausente en las demás zonas. Se capturó en profundidades de 0-20, con una mayor tasa de presencia entre 11-20 m (Figura 2.2). Aunque estuvo presente de 0-20 km de distancia al río más próximo, su presencia fue más frecuente entre 15.1-20 km (Figura 2.2). La variabilidad en la abundancia se explicó en función de la zona geográfica y la distancia al río (Figura 2.3). La mayor abundancia ($4.62 \text{ ind} \times 1.5 \text{ h}^{-1}$) se encontró en sitios ubicados entre 11.4-13.1 km del río Coto Colorado. El árbol de regresión explicó el 15.1% de la varianza (Figura 2.3). Solo se capturó en cuatro estaciones de muestreo, y la abundancia promedio máxima fue para la estación 20 (Figura 2.4).

Sphyrna lewini. Estuvo presente en los tres años de estudio (Figura 2.1). La zona geográfica fue el único factor que tuvo un efecto significativo en la presencia/ausencia del tiburón martillo, y explicó el 22.8% de la varianza (Cuadro 2.3). Estuvo presente en el 14.8% de los lances de la zona externa continental, en el 4.4% de la externa peninsular y al igual que los otros dos tiburones en estudio, ausente en la interna. La abundancia varió según la profundidad y la zona geográfica. La abundancia máxima se presentó en las aguas someras (profundidad <5.2 m) de las zonas externa

lances realizados en estaciones de borde y solo en 4.9% de las de caída. Se recolectó de 0-30 m de profundidad, con una elevada tasa de presencia en aguas someras (23.5% de 0-10 m y 15.5% de 10-20 m) (Figura 2.2). La abundancia de la macarela cambió en función de la profundidad, distancia al río, zona geográfica y año; el árbol regresión explicó el 11.2% de la variación (Figura 2.3). La máxima abundancia se encontró en la zona externa continental a menos de 12.8 m de profundidad, en una distancia inferior a 12.9 km del río Coto Colorado ($2.00 \text{ ind} \times 1.5 \text{ h}^{-1}$) (Figura 2.3). La abundancia fue menor ($0.08 \text{ ind} \times 1.5 \text{ h}^{-1}$) en sitios más profundos a 12.8 m. Esta especie estuvo presente en el 50% de las estaciones de muestreo. La abundancia promedio fue mayor para las estaciones 19 (zona externa continental), 9 y 11 (zona interna) (Figura 2.4).

2.3.2. Variabilidad espacio-temporal en la composición de tallas

Entre los tiburones, el punta negra tuvo la mayor LT promedio, seguido del martillo y el picudo (Cuadro 2.2). De acuerdo con las tallas de primera madurez reportadas en la literatura, la totalidad de tiburones punta negra y martillo encontrados pertenecían a fases inmaduras (neonatos y juveniles). Solo el 11.6% de tiburones picudos fueron organismos maduros. El catecismo tuvo una LT promedio de 21.6 cm, el cuminate de 39.8 cm y la macarela de 49.4 cm (Cuadro 2.2). Todos los catecismos capturados debían ser individuos maduros. El 38.9% de los cuminales y el 78.7% de las macarelas habían alcanzado la madurez sexual.

El modelo general linear lognormal no detectó diferencias significativas en la LT promedio del tiburón punta negra según las variables espacio-temporales seleccionadas (Cuadro 2.4). En cambio, el año, la temporada y la profundidad tuvieron un efecto altamente significativo ($>5\%$ varianza) en la LT promedio del los tiburones picudo y martillo (Cuadro 2.4). La LT promedio anual de estas especies disminuyó durante el estudio (Figura 2.5), pero manteniendo un mayor promedio en la temporada seca ($89.6 \text{ cm} \pm 2.9 \text{ ES}$ para *S. lewini* y $76.2 \text{ cm} \pm 2.4 \text{ ES}$ para *R. longurio*) que en la lluviosa ($59.6 \text{ cm} \pm 1.55 \text{ ES}$ para *S. lewini* y $49.8 \text{ cm} \pm 1.6 \text{ ES}$ para *R. longurio*). Sus tallas corporales se correlacionaron positivamente con la profundidad (Figura 2.6). La LT del tiburón martillo presentó además una alta correlación positiva con la distancia al río, es decir, eran más pequeños en cercanía de las desembocaduras de los ríos (Figura 2.7).

Los factores año, temporada, zona y profundidad tuvieron un efecto significativo en la LT del catecismo (Cuadro 2.4). Fueron más grandes en promedio en el año I (Figura 2.5), en la temporada seca ($21.9 \text{ cm} \pm 0.5 \text{ ES}$ vs. $19.7 \text{ cm} \pm 0.3 \text{ ES}$ en lluviosa) y en la zona interna ($21.9 \text{ cm} \pm 0.6 \text{ ES}$ vs. $19.8 \text{ cm} \pm 0.3 \text{ ES}$ en la externa continental). Su talla promedio aumentó con la profundidad, pero con una tendencia más moderada que la de los tiburones martillo y picudo (Figura 2.6). La LT del cuminate varió significativamente en función del año y la batimetría, pero solo la primera fue altamente

significativa (Cuadro 2.4). Su tamaño promedio anual disminuyó durante el estudio (Figura 2.5). La talla corporal de la macarela cambió significativamente según el año y la zona (Cuadro 2.4). La menor LT promedio se registró en el año III (Figura 2.5). La talla promedio de las macarelas fue mucho mayor en la zona interna ($55.8 \text{ cm} \pm 0.82 \text{ ES}$, comparado con $46.7 \text{ cm} \pm 3.30 \text{ ES}$ en la externa peninsular y $46.2 \text{ cm} \pm 1.72 \text{ ES}$ en la externa continental).

2.4. DISCUSIÓN

En el presente estudio, la distribución de los tiburones picudo (*R. longurio*), punta negra (*C. limbatus*) y martillo (*S. lewini*), estuvo principalmente asociada a la zona geográfica. El tiburón picudo se encontró exclusivamente en la zona externa continental, mientras el punta negra y el martillo se registraron además en la externa peninsular. Todos estuvieron ausentes en la zona interna. Las diferencias entre zonas pueden deberse a la morfología del golfo y al ingreso de aguas continentales, con su consecuente efecto en las características hidrográficas y la productividad. La región externa, mucho más somera (hasta 70 m) y adyacente al Pacífico, tiene una mayor influencia de aguas oceánicas que las de la zona interna (de hasta 215 m de profundidad; Córdoba & Vargas 1996). Sus aguas contienen mayores cantidades de oxígeno disuelto y presentan mayor mezcla (Quesada-Alpizar & Morales-Ramírez 2004, Rincón-Alejos & Ballester-Sakson 2015). La diferencia entre las porciones continental y peninsular de la región externa podrían deberse a la influencia de los ríos. Mientras la zona externa peninsular solo recibe aguas de pequeñas quebradas (Umaña 1998), la zona externa continental está bajo la influencia del tributario más grande de la cuenca, el río Coto Colorado (Quirós 2003, Svendsen *et al.* 2006). Es factible que la baja profundidad, la alta disponibilidad de nutrientes, la heterogeneidad de hábitat y la turbidez favorecen el uso preferente de un área por parte de los tres tiburones. Diversos autores han reportado la preferencia de zonas con estas características por parte de las etapas juveniles de *S. lewini*, *R. longurio* y *C. limbatus* en diferentes regiones del mundo (Castro 1993, Simpfendorfer & Milward 1993, Salomón-Aguilar *et al.* 2009, Zanella *et al.* 2011, Zanella & López-Garro 2015).

La profundidad y la distancia al río también influyen sobre la distribución de *R. longurio* y *C. limbatus* en el Golfo Dulce. Ambas especies se asociaron con aguas someras, las cuales generalmente presentan mayores temperaturas, disponibilidad de alimento y complejidad de hábitat (Smith & Brown 2002, Anderson *et al.* 2013). Algunos de estos mismos factores también aplican a áreas próximas a la desembocadura de ríos.

Los resultados de la presente investigación coinciden con López-Garro (2012) y Zanella & López-Garro (2015) en que la región externa del golfo es muy importante para *S. lewini*. Sin embargo,

mientras esos autores señalaron las inmediaciones de Puerto Jiménez, en la zona externa peninsular, como el sector de mayor CPUE de tiburón martillo, en el presente este estudio tanto la porción peninsular como la continental tuvieron las mayores abundancias. La diferencia se debe a que la porción norte de la zona externa continental estuvo fuera del área de estudio de López-Garro (2012) y Zanella & López-Garro (2015).

Con respecto a las tendencias temporales, solamente el año de muestreo tuvo un efecto significativo en la presencia de *C. limbatus*. Dada su longevidad de 9 a 12 años, es poco probable que el aumento en la tasa de presencia de *C. limbatus* en las capturas de Golfo Dulce se relacionen con la implementación de medidas de manejo del AMPR. Sin embargo, los resultados de esta investigación coinciden con las observaciones empíricas de algunos pescadores locales acerca de un aumento de los tiburones punta negra en el golfo desde 2011 (E. Chavarría-Pitti. 2012. Asociación de Pescadores de Pequeña Escala y Turística Zancudo; comunic. pers.). Se recomienda realizar monitoreos de largo plazo dependientes e independientes de la pesca, para identificar si hay cambios en la abundancia de la especie y su relación con las variables ambientales y las medidas de manejo.

En el presente estudio los tiburones martillo, picudo y punta negra contribuyeron a una importante proporción de la abundancia (15% de 984 individuos) y biomasa (29% de 864.1 kg de peso fresco) capturadas con trasmallos de poro de malla de 8.9, 14 y 15.2 cm (Cuadro 1.2). Estas tres especies eran capturadas desde los ochenta, aunque posiblemente con altos descartes, pues representaron una proporción más alta en las observaciones a bordo, que en los desembarques multiarte en los recibidores (Cuadro 1.5; Campos 1989). En los desembarques artesanales multiarte entre 2006 y 2007, solo se registró una de las tres especies, *S. lewini*, con 0.1% en abundancia (Cuadro 1.5; Guzmán-Mora 2012). En 37 desembarques con línea de fondo artesanales entre 2010 y 2011, *S. lewini*, *C. limbatus* y *R. longurio* representaron el 81.0% de la abundancia de tiburones (N = 264 tiburones; López-Garro & Zanella 2015). El incremento aparente en los desembarques sugiere un cambio en el aprovechamiento de estas tres especies: están pasando de ser descartables a una categoría comercial no objetivo. El bajo precio de su carne ("bolillo"), aunado a la remota ubicación de la mayoría de sus comunidades costeras, desfavorece su comercialización en el Golfo Dulce (López-Garro 2012).

La capturabilidad de algunas especies de elasmobranquios se ve exacerbada por la tendencia a formar grandes agregaciones (Mucientes *et al.* 2009, Wearmouth & Sims 2010). *Sphyrna lewini*, *R. longurio* y *C. limbatus* son sensibles a los trasmallos, y líneas de fondo (López-Garro 2012, López-Garro & Zanella 2015) en el Golfo Dulce, donde sus neonatos y juveniles son los más impactados. Por ejemplo, en el presente estudio, en un trasmallo con solo 120 m de largo, más de 30 individuos de *S. lewini* y *R. longurio* fueron capturados en un lance de 1.5 h. Una pesquería que remueve una gran fracción de etapas vulnerables puede generar efectos desproporcionados, llevando a un desequilibrio en

la tasa de renovación de la especie (Wearmouth & Sims 2010). El crecimiento lento, la edad de madurez sexual tardía y el limitado número de crías, hace a los tiburones vulnerables a la sobrepesca (Cortes 2000, Dulvy & Reynolds 2002, Frisk *et al.* 2005).

A diferencia de los peces óseos, la mortalidad por pesca en tiburones se relaciona más con la especie que con el arte de pesca empleada (Frick *et al.* 2010). La duración del evento de captura, la temperatura del agua y la presión de depredación pueden tener una gran influencia en el estado fisiológico del organismo y por ende, sus probabilidades de supervivencia post-captura (Manire *et al.* 2001, Frick *et al.* 2010). En el Golfo Dulce, López-Garro (2012) y López-Garro & Zanella (2015) estimaron que *R. longurio*, *C. limbatus* y *S. lewini* tienen porcentajes de supervivencia de 16.5, 15.0 y 14.0% a la línea de fondo, respectivamente. Aunque sean descartados, estos tiburones tienen pocas probabilidades de sobrevivir a artes como el trasmallo y la línea de fondo.

Los resultados de la presente investigación contribuyen a ratificar la región externa del Golfo Dulce como un área de nacimiento y crianza para *S. lewini*, y sugieren que *R. longurio* y *C. limbatus* podrían darle el mismo uso. López-Garro (2012) y Zanella & López-Garro (2015) coincidieron en señalar al Golfo Dulce como una posible área de nacimiento y crianza para *S. lewini*. No se encontró información acerca de áreas de nacimiento y crianza identificadas para *C. limbatus* y *R. longurio* en Costa Rica. En el continente americano se han identificado áreas de crianza para *C. limbatus* en el Golfo de México, el Mar Caribe y el Pacífico nororiental (Bonfil 1997, Castillo-Geniz *et al.* 1998). Cudney-Bueno & Turk-Boyer (1998) identificaron zonas de nacimiento y crianza de *R. longurio* en el Golfo de California. Según las tallas de primera madurez reportadas en la literatura, la totalidad de *S. lewini* y *C. limbatus*, y el 88.4 % de los *R. longurio* encontrados en el presente estudio corresponden a fases inmaduras (neonatos y juveniles). Además de la prevalencia de fases inmaduras en una zona, para confirmar la existencia de áreas de crianza se necesita demostrar que (Heupel *et al.* 2007, Kinney & Simpfendorfer 2009):

- 1) *Los tiburones tienen una tendencia a permanecer en el área por largos periodos.* Las tres especies de tiburones fueron capturadas en las temporadas seca y lluviosa. Adicionalmente, la LT promedio de *S. lewini* y *R. longurio* fue significativamente menor en la temporada lluviosa que en la seca. Esto concuerda con los meses de nacimiento (julio y agosto) reportados para *S. lewini* en Golfo Dulce (López-Garro 2012, Zanella & López-Garro 2015) y la costa de Oaxaca, México (Alejo-Plata *et al.* 2007), y los de *R. longurio* (de mayo a principios de agosto) en el Pacífico mexicano (Mejía-Salazar 2007). A partir de curvas de crecimiento en la costa Pacífica de México, se estimó que los juveniles de *S. lewini* encontrados en el presente estudio tendrían de 1-2 años de edad (Rustrián 2010), mientras que para *R. longurio* los juveniles tendrían 0.5-1 año y los adultos maduros hasta dos años (Corro-Esponinosa 2011). Estos tiempos de permanencia en el Golfo

- Dulce, son comparables a los de *S. lewini* en un área de crianza en Hawái (Duncan & Holland 2006), y los de *Rhizoprionodon acutus* y *R. taylori* en Australia (Simpfendorfer & Milward 1993).
- 2) *La zona es utilizada por distintas generaciones a lo largo de los años.* *Sphyrna lewini* y *R. longurio* se encontraron en los tres años que duró el estudio y *C. limbatus* solo estuvo ausente en las capturas del primer año. Consistentemente, sus estadios correspondieron principalmente a neonatos y juveniles, lo que demuestra el uso por diferentes generaciones.
 - 3) *Existe una mayor abundancia de tiburones en el área comparada con otras.* Debido a que el presente estudio se restringió al interior del Golfo Dulce, no brinda evidencia para este requerimiento. Sin embargo, la comparación de la CPUE entre Golfo Dulce y la parte externa del Golfo de Nicoya realizada por Zanella & López-Garro (2015), determinó que el Golfo Dulce albergaba una importante población de tiburones martillo para el litoral Pacífico de Costa Rica. No se dispone de información de este tipo para *C. limbatus* y *R. longurio*, por lo que debería ser prioridad de investigación.

Se ha descrito que los criaderos de muchos tiburones son usualmente zonas costeras, poco profundas y de alta productividad, donde los recién nacidos encuentran alimento y protección de sus depredadores (Heithaus 2007, Heupel *et al.* 2007, Salomón-Aguilar *et al.* 2009). Aunque el Golfo Dulce se caracteriza en general por una baja productividad biológica (Wolff *et al.* 1996) y pesquera (Capítulo I), se ha demostrado en otros sistemas que la disponibilidad de presas no es el factor más importante en determinar el uso como criadero de un área por parte de *S. lewini* y *C. limbatus*. Más bien parece relacionarse con el refugio contra depredadores (Heupel & Heuter 2002, Duncan & Holland 2006).

Las correlaciones de la LT promedio de *S. lewini* con la profundidad y con la distancia al río observadas en el presente estudio, sugieren que sus crías nacen en aguas someras, cerca de las desembocaduras de los ríos Coto Colorado y Tigre, y que a medida que crecen se van alejando. Esto concuerda con lo descrito por Zanella *et al.* (2011) para *S. lewini* en el Golfo de Nicoya. Las condiciones prevalecientes en estas zonas de mayor temperatura, mayor disponibilidad de alimento y más espacios para refugio (Smith & Brown 2002, Anderson *et al.* 2013), favorecen el crecimiento y protección de los neonatos y organismos más jóvenes (Heithaus 2007, Heupel *et al.* 2007, Salomón-Aguilar *et al.* 2009). La LT de *R. longurio* también presentó una correlación positiva con la profundidad. A medida que las crías crecen aumenta el tamaño del rango de hogar de estos tiburones, lo que implica una distribución más amplia vertical (profundidad) y horizontalmente (distancia al río).

Entre las seis especies analizadas, la macarela *S. sierra*, es la única especie objetivo de las pesquerías artesanales en el Golfo Dulce (Campos 1989, Guzmán-Mora 2012). Fue la especie más

ampliamente distribuida: mayor tasa de presencia, a lo largo de los tres años de estudio y en las tres zonas geográficas. La mayor frecuencia de la especie se encontró en aguas someras de 0-20 m de profundidad, lo que concuerda con Robertson & Allen (2015), quienes describieron que se encuentra principalmente hasta 15 m de profundidad.

Se ha descrito que las macarelas se reproducen en zonas protegidas a lo largo de la línea costera (Robertson & Allen 2015). El hecho de que casi el 80% de los organismos capturados en el presente estudio estuvieran sexualmente maduros (Aguirre-Villaseñor *et al.* 2006, Lucano-Ramírez *et al.* 2011), apoya la hipótesis de que ingresan al golfo con fines reproductivos (Poirout 2007, Guzmán-Mora 2012). Su concentración en la zona externa continental en aguas próximas al río Coto Colorado ya había sido reportada previamente (Campos 1989 y Guzmán-Mora 2012). Este comportamiento podría relacionarse con su preferencia por las aguas productivas y protegidas del manglar de Coto Colorado, el más grande del Golfo Dulce, para su reproducción (Feutry *et al.* 2010). La falta de estacionalidad en la abundancia de la macarela podría obedecer a que su reproducción ha sido descrita como continua en el Golfo de California, el Pacífico mexicano y Panamá, con picos de intensidad según la localidad (Aguirre-Villaseñor *et al.* 2006, Lucano-Ramírez *et al.* 2011, Vega *et al.* 2013). La mayor LT promedio de las macarelas en la zona interna podría ser un efecto de la pesca, pues es en la región externa (porciones continental y peninsular), donde se concentra el mayor esfuerzo pesquero (Campos 1989, Guzmán-Mora 2012).

El cuminate, *N. troschellii*, estuvo claramente asociado a la zona externa continental del Golfo Dulce, en sitios cercanos a la desembocadura del río Coto Colorado. En este sector se presentó tanto la mayor tasa de presencia, así como la CPUE máxima de la especie. La temporada también fue un factor importante en explicar su abundancia, con mayores valores en la época lluviosa. Los patrones espaciales están de acuerdo con Robertson & Allen (2015), quienes describen que es una especie que se encuentra preferentemente en estuarios y desembocaduras de ríos hasta 30 m de profundidad. La elevada abundancia en la zona externa continental durante la temporada lluviosa podría relacionarse con un incremento en la productividad, generado por el mayor flujo de nutrientes provenientes del río Coto Colorado (Rincón-Alejos & Ballester-Sakson 2015).

El cuminate forma parte de las capturas incidentales de las pesquerías artesanales del POT. Es capturado con trasmallos, líneas y anzuelos (Kailola & Bussing 1995) y frecuentemente retenido para su uso como carnada (López-Garro 2012) o consumo familiar (Rubio-Rincón *et al.* 2009), pero carece de valor comercial en Costa Rica. En el Golfo Dulce fue reportado por Campos (1989), aunque estuvo ausente en el análisis de desembarques de Guzmán-Mora (2012), probablemente por efecto de los descartes. El hecho de que solo el 40% de los cuminales capturados en el presente estudio estuvieran sexualmente maduros representa un riesgo para la especie, pues los trasmallos estarían capturándolos

antes de reproducirse. Adicionalmente, es posible que por sus hábitos alimenticios demersales también esté siendo afectado por las líneas de fondo en el Golfo Dulce. López-Garro (2012) reportó que los bagres de la familia Ariidae, representaron el 26.1% de las capturas con línea de fondo en la zona externa. Por su alta contribución en abundancia y biomasa en las capturas con trasmallos, se recomienda incluirlo en estudios pesqueros, tróficos y de dinámica poblacional en el AMPR-GD.

El catecismo, *C. zonatus*, se encontró tanto en la zona interna como en la externa continental del Golfo Dulce. La profundidad fue el único factor que explicó su tasa de presencia. La máxima abundancia se encontró en aguas muy someras (<3.6 m), y más en la temporada seca que en la lluviosa. Se ha descrito que se distribuye hasta 45 m de profundidad (Allen & Robertson 2015). El análisis de tallas reveló que el catecismo presentó una mayor LT promedio en la temporada seca que en la lluviosa y una correlación positiva con la profundidad. Al igual que para los tiburones, su relación con la profundidad puede deberse a la mayor capacidad de movimiento y el tamaño del rango de hogar con el incremento de la talla.

Aunque carece de importancia comercial o para el consumo humano, formaba parte de las capturas incidentales de las pesquerías de trasmallo en el Golfo Dulce (Campos 1989). Resulta preocupante que a pesar de ser una de las especies más frecuentes y abundantes en el presente estudio, la información disponible sobre *C. zonatus* es tan escasa que aún se desconoce la talla media de madurez sexual. Con base en la reportada para *C. faber* en el Mar Caribe (una especie de mayor LT, Hayse 1989), se considera que todos los organismos capturados ya habían alcanzado la madurez sexual. Robertson & Allen (2015) reportan que además de los trasmallos, la especie también es capturada en la pesca de arrastre de fondo de camarón. Es probable que tras la prohibición del uso de trasmallos y redes de arrastre en el Golfo Dulce, el impacto de las pesquerías sobre *C. zonatus* disminuya, como se ha reportado para otras especies en el Mediterráneo (Pipitone *et al.* 2000) y en Filipinas (Russ *et al.* 2004).

Aunque la pesca de arrastre de fondo y trasmallo se prohibió desde el 2009 en el AMPR-GD (La Gaceta 2009, 2010), el grado de implementación de las acciones contempladas en el POP es incierto. El único patrón interanual encontrado en la presente investigación fue una mayor LT promedio en el primer año de muestreo para *R. longurio*, *S. lewini*, *C. zonatus* y *N. troscheli*. Algunas posibles explicaciones para esta tendencia, son: 1) la pesca, legal o furtiva, está extrayendo las mayores tallas en años recientes (Ault *et al.* 2005, Anderson *et al.* 2008); 2) el fenómeno es parte de un ciclo natural no influenciado por la pesca y los regímenes de manejo, sino por las condiciones oceanográficas prevalentes y 3) tras la eliminación de la pesca con redes, la supervivencia de etapas más jóvenes el Golfo Dulce ha aumentado, por lo que la LT promedio es menor. Varias teorías o una

combinación diferente de ellas podrían explicar este patrón para cada especie. Sin embargo, es indispensable un monitoreo de largo plazo para ayudar a esclarecer las causas.

2.5. IMPLICACIONES PARA EL MANEJO

El uso de la región externa del Golfo Dulce como área de nacimiento y crianza para *S. lewini*, *R. longurio* y *C. limbatus* requiere mayor atención. El papel de este golfo como criadero de dichas especies debe ser evaluado con estudios a largo plazo y, en lo posible, mediante técnicas de telemetría que permitan comprender los patrones de movimiento, el tiempo de permanencia de estas especies en el golfo, y la conectividad ecológica con otras áreas aledañas.

Las contribuciones relativas de *S. lewini*, *R. longurio* y *C. limbatus* a la abundancia y biomasa totales en las capturas con trasmallos en el Golfo Dulce, y la predominancia de fases inmaduras, justifican la prohibición de este arte en el AMPR. El estatus de riesgo de extinción global de *S. lewini* (en peligro; Baum *et al.* 2007) y *C. limbatus* (casi amenazada; Burgess & Branstetter 2009), aunado a los vacíos de información acerca de *R. longurio* (deficiente en datos; Smith *et al.* 2009), también respaldan esta medida.

La línea de fondo se permite bajo uso regulado en la región externa del Golfo Dulce (Suplemento 1.1). En este sector, la distribución de los tiburones se evidencia en su alta incidencia en las capturas artesanales con línea de fondo (López-Garro 2012, López-Garro & Zanella 2015, Zanella & López 2015). Algunas medidas, como una reducción de la duración del lance y el uso de líneas más cortas, podrían contribuir a aumentar la baja tasa de sobrevivencia actual (<16.5%; López-Garro & Zanella 2015). Aunque se ha propuesto la implementación de vedas temporales asociadas con los periodos de nacimientos (Zanella & López 2015) esta medida parece insuficiente, pues como se demostró en el presente estudio, los organismos inmaduros predominan a lo largo del año. Se continuaría eliminando etapas de vida muy vulnerables. La prohibición de la pesca con líneas de fondo, en puntos relativamente localizados en el Golfo Dulce según la especie, podría contribuir a su protección. Esta medida debe acompañarse de un plan de generación de alternativas económicas estables y duraderas para los pescadores artesanales.

Por haberse comprobado que la macarela, *S. sierra*, sigue siendo uno de los recursos pesqueros más ampliamente distribuidos, espacial y temporalmente en el Golfo Dulce, se deberían dirigir esfuerzos para profundizar el conocimiento acerca de su biología reproductiva e identificar zonas de desove, mediante investigaciones ictioplanctónicas. Esto contribuiría a comprender el uso que le da esta especie al golfo y se podrían identificar áreas o épocas de desove prioritarias para conservación.

La falta de diferencias interanuales en las frecuencias y abundancias de las especies estudiadas, así como la tendencia casi generalizada de una mayor talla promedio en el primer año de muestreo, apoyan la necesidad de programas de monitoreo a largo plazo. Los monitoreos deben integrar componentes dependientes e independientes de la pesca, con el fin de conocer las tendencias en la actividad pesquera y los patrones espacio-temporales de la ictiofauna. Adicionalmente, este estudio evidenció la necesidad de: 1) información físico-química del AMPR y 2) valoración continua del grado de implementación de cada medida de manejo propuesta en el POP. Solo así se podría evaluar si la variabilidad es parte de la dinámica natural o es producto de la actividad pesquera y/o las medidas de manejo implementadas.

CUADROS Y FIGURAS

Cuadro 2.1. Esfuerzo de muestreo en número de lances de trasmallo por año de muestreo, temporada, zona geográfica y batimetría en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014). El tiempo de inmersión del trasmallo por lance fue de aproximadamente 1.5 horas.

Zona geográfica	Batimetría	Año I		Año II		Año III		Total
		Lluviosa (ago y dic 2011)	Seca (feb y abr 2012)	Lluviosa (jul y dic 2012)	Seca (feb y mar 2013)	Lluviosa (set 2013)	Seca (mar y may 2014)	
Interna	Borde	9	9	9	10	6	12	55
	Caída	11	11	11	12	8	15	68
Externa continental	Borde	4	6	7	10	3	10	40
	Caída	4	6	7	10	3	10	40
Externa peninsular	Borde	6	6	6	6	2	8	34
	Caída	6	6	6	6	2	8	34
Total		40	44	46	54	24	63	271

Cuadro 2.2. Porcentaje de lances con presencia, abundancia total (número de ind), abundancia máxima por lance, abundancia promedio \pm Error estándar (ES) por lance, biomasa total (kg peso fresco), biomasa promedio \pm ES por lance, longitud total (LT) promedio \pm ES y LT mínima y máxima para *Carcharhinus limbatus* (CLI), *Rhizoprionodon longurio* (RLO), *Sphyrna lewini* (SLE), *Chaetodipterus zonatus* (CZO), *Notarius troschellii* (NTR) y *Scomberomorus sierra* (SSI) en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014).

Atributo	Especie					
	CLI	RLO	SLE	CZO	NTR	SSI
Presencia en lances (%)	3.3	2.9	5.5	3.3	7.4	13.3
Abun. total (ind)	31	43	72	45	108	61
Abun. máx/lance	13	33	34	20	24	10
Abun. Prom. \pm ES / lance	0.11 \pm 0.06	0.16 \pm 0.12	0.27 \pm 0.14	0.17 \pm 0.08	0.40 \pm 0.13	0.23 \pm 0.05
Biom. total (kg)	88.7	36.7	126.4	14.8	88.0	41.2
Biom. Prom. \pm ES / lance	0.33 \pm 0.16	0.14 \pm 0.07	0.47 \pm 0.21	0.05 \pm 0.03	0.32 \pm 0.1	0.15 \pm 0.03
LT prom. \pm ES (cm)	75.6 \pm 2.41	52.2 \pm 1.90	69.1 \pm 2.14	21.6 \pm 0.49	39.8 \pm 0.84	49.4 \pm 1.21
LT mín-máx	28.2-120.0	20.8-90.2	43.0-121.0	17.9-31.6	13.4-62.1	18.6-73.1

Cuadro 2.3. Resultados de los GLM binomiales aplicados a los datos de presencia/ausencia de *Carcharhinus limbatus*, *Rhizoprionodon longurio*, *Sphyrna lewini*, *Chaetodipterus zonatus*, *Notarius troschelii* y *Scomberomorus sierra* en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014). Grados de libertad (g.l.), varianza, grados de libertad residuales (g.l. res.), varianza residual (Var. res.) y valores de p para el Chi-cuadrado. Los valores significativos de p ($\alpha = 0.05$) se destacan en negrita.

Especie	g.l.	Varianza	g.l. res.	Var. res.	P
<i>Carcharhinus limbatus</i>					
Nulo			270	79.0	
Año	2	7.5	268	71.5	0.024
Temporada	1	1.4	267	70.1	0.242
Zona geográfica	2	12.0	265	58.1	0.002
Profundidad	1	7.2	264	50.9	0.007
Batimetría	1	1.1	263	49.9	0.300
Distancia río	1	1.2	262	48.6	0.266
<i>Rhizoprionodon longurio</i>					
Nulo			270	72.1	
Año	2	0.5	268	71.6	0.766
Temporada	1	1.8	267	69.8	0.178
Zona geográfica	2	22.3	265	47.5	<0.001
Profundidad	1	9.0	264	38.5	0.003
Batimetría	1	0.6	263	37.9	0.429
Distancia río	1	5.8	262	32.1	0.016
<i>Sphyrna lewini</i>					
Nulo			270	116.0	
Año	2	1.3	268	114.7	0.534
Temporada	1	3.7	267	111.0	0.053
Zona geográfica	2	26.5	265	84.5	<0.001
Profundidad	1	2.0	264	82.5	0.156
Batimetría	1	1.1	263	81.4	0.296
Distancia río	1	0.4	262	81.0	0.521
<i>Chaetodipterus zonatus</i>					
Nulo			270	79.0	
Año	2	4.9	268	74.1	0.088
Temporada	1	0.0	267	74.1	0.970
Zona geográfica	2	5.2	265	68.9	0.073
Profundidad	1	6.9	264	62.0	0.009
Batimetría	1	1.1	263	60.9	0.296
Distancia río	1	0.2	262	60.7	0.671
<i>Notarius troschelii</i>					
Nulo			270	142.7	
Año	2	0.1	268	142.7	0.955
Temporada	1	1.1	267	141.5	0.284
Zona geográfica	2	38.8	265	102.7	<0.001
Profundidad	1	0.5	264	102.2	0.462
Batimetría	1	1.9	263	100.3	0.166
Distancia río	1	13.9	262	86.4	<0.001
<i>Scomberomorus sierra</i>					
Nulo			270	212.3	
Año	2	5.9	268	206.5	0.053
Temporada	1	0.0	267	206.5	0.916
Zona geográfica	2	9.0	265	197.4	0.011
Profundidad	1	12.8	264	184.6	<0.001
Batimetría	1	7.2	263	177.4	0.007
Distancia río	1	3.2	262	174.2	0.075

Cuadro 2.4. Resultados de los GLM lognormales aplicados a los datos de longitud total de *Carcharhinus limbatus*, *Rhizoprionodon longurio*, *Sphyrna lewini*, *Chaetodipterus zonatus*, *Notarius troschelii* y *Scomberomorus sierra* en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014). Grados de libertad (g.l.), varianza, grados de libertad residuales (g.l. res.), varianza residual (Var. res.), valores de F , y valores de p . Los valores significativos de p ($\alpha = 0.05$) se destacan en negrita.

Especie	g.l.	Varianza	g.l. res.	Var. res.	F	P
<i>Carcharhinus limbatus</i>						
Nulo			30	1.40		
Año	1	0.02	29	1.38	0.377	0.545
Temporada	1	0.01	28	1.37	0.134	0.717
Zona geográfica	1	0.02	27	1.34	0.454	0.507
Profundidad	1	0.00	26	1.34	0.003	0.954
Batimetría	1	0.02	25	1.33	0.280	0.602
Distancia río	1	0.01	24	1.32	0.201	0.658
<i>Rhizoprionodon longurio</i>						
Nulo			42	2.25		
Año	2	0.22	40	2.03	3.594	0.037
Temporada	1	0.63	39	1.40	20.917	<0.001
Profundidad	1	0.26	38	1.14	8.561	0.006
Distancia río	1	0.02	37	1.12	0.511	0.479
<i>Sphyrna lewini</i>						
Nulo			70	4.51		
Año	2	0.78	68	3.73	22.030	<0.001
Temporada	1	1.82	67	1.91	102.356	<0.001
Zona geográfica	1	0.04	66	1.87	1.979	0.164
Profundidad	1	0.51	65	1.36	28.926	<0.001
Batimetría	1	0.01	64	1.35	0.300	0.586
Distancia río	1	0.23	63	1.12	12.989	0.001
<i>Chaetodipterus zonatus</i>						
Nulo			44	0.85		
Año	2	0.47	42	0.38	52.552	<0.001
Temporada	1	0.10	41	0.28	22.406	<0.001
Zona geográfica	1	0.03	40	0.25	6.326	0.016
Profundidad	1	0.07	39	0.18	16.155	<0.001
Batimetría	1	0.00	38	0.18	0.171	0.682
Distancia río	1	0.01	37	0.17	3.280	0.078
<i>Notarius troschelii</i>						
Nulo			107	6.07		
Año	2	0.92	105	5.14	10.015	<0.001
Temporada	1	0.06	104	5.09	1.194	0.277
Zona geográfica	1	0.05	103	5.04	1.072	0.303
Profundidad	1	0.10	102	4.94	2.153	0.145
Batimetría	1	0.19	101	4.75	4.142	0.044
Distancia río	1	0.14	100	4.61	2.940	0.090
<i>Scomberomorus sierra</i>						
Nulo			59	2.95		
Año	2	1.12	57	1.82	22.759	<0.001
Temporada	1	0.08	56	1.74	3.409	0.071
Zona geográfica	2	0.42	54	1.33	8.419	<0.001
Profundidad	1	0.05	53	1.28	1.906	0.173
Batimetría	1	0.02	52	1.26	0.763	0.387
Distancia río	1	0.00	51	1.26	0.071	0.791

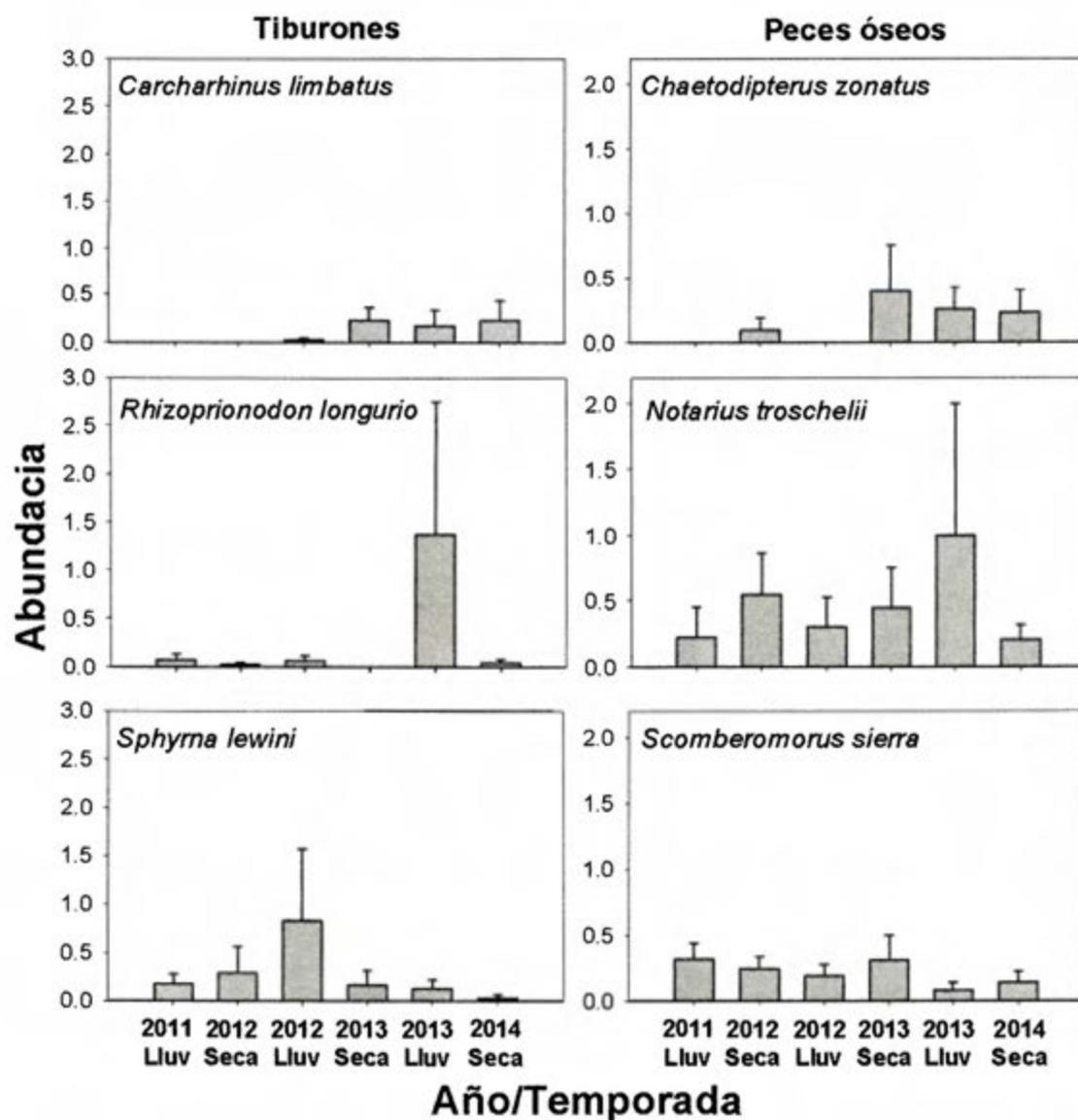


Figura 2.1. Variación temporal de la abundancia (número de ind \pm Error estandar $\times 1.5 \text{ h}^{-1}$) promedio de *Carcharhinus limbatus*, *Rhizoprionodon longurio*, *Sphyrna lewini*, *Chaetodipterus zonatus*, *Notarius troschelii* y *Scomberomorus sierra* en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014).

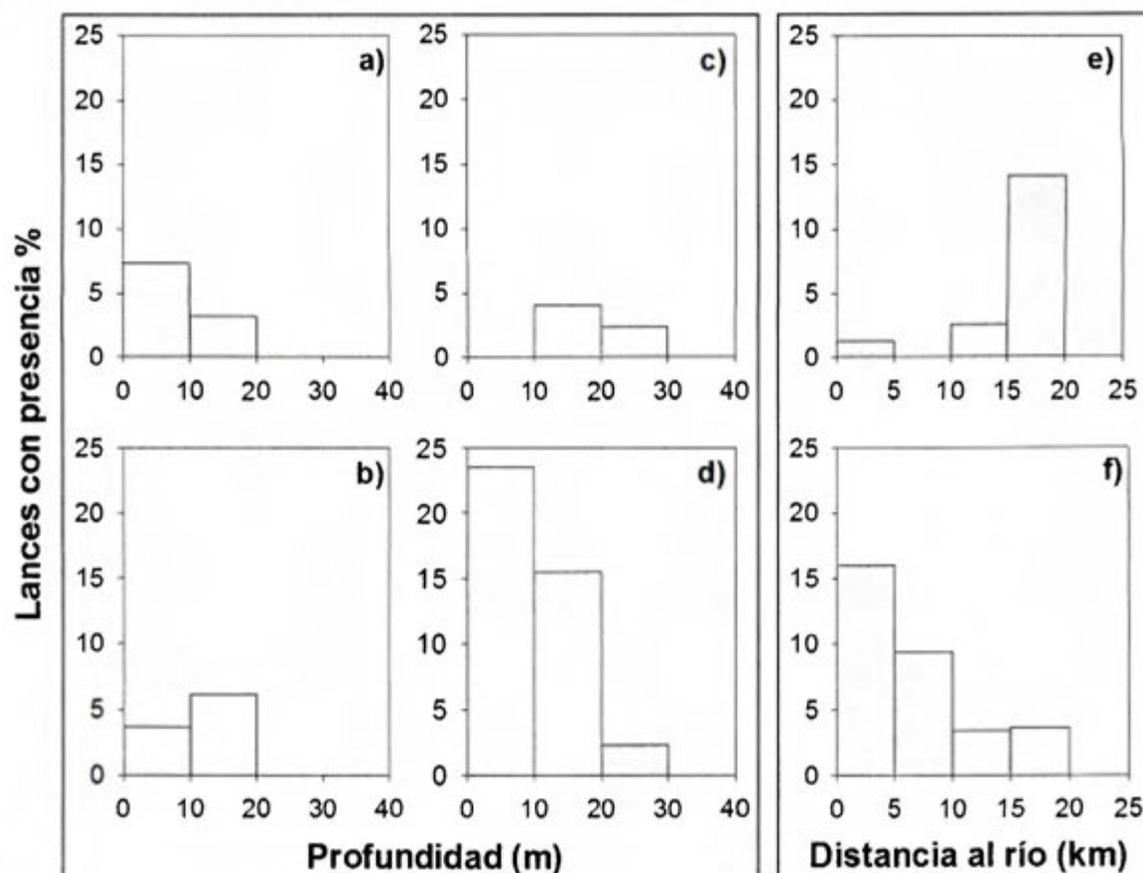


Figura 2.2. Proporción de lances de trasmallo positivos por ámbito de profundidad para a) *Carcharhinus limbatus*, b) *Rhizorpiionodon longurio*, c) *Chaetodipterus zonatus* y d) *Scomberomorus sierra*, y por ámbito de distancia al río (km) más próximo para e) *R. longurio* y f) *N. troschelii* en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014). Solo se presentan los gráficos para las especies en que se encontraron diferencias estadísticamente significativas según los modelos GLM.

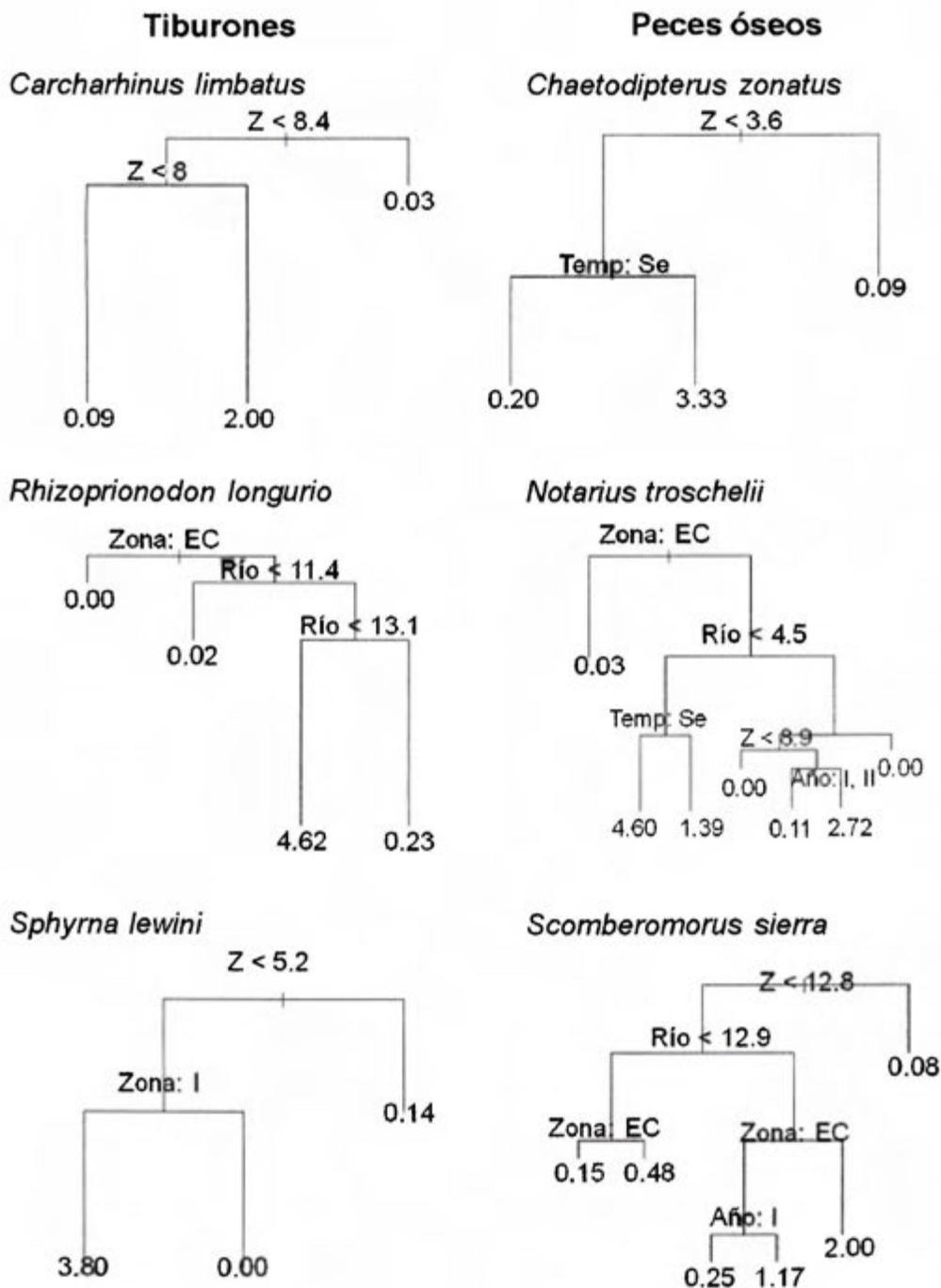


Figura 2.3. Resultados de los análisis de regresión de la variación espacio-temporal en la abundancia de *Carcharhinus limbatus*, *Rhizoprionodon longurio*, *Sphyrna lewini*, *Chaetodipterus zonatus*, *Notarius troschelii* y *Scomberomorus sierra* en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014). El criterio de división es presentado en cada nodo. Valores inferiores (variables continuas) o diferentes del

criterio de división (variables categóricas) se ubican en la hoja izquierda del árbol. La CPUE ($\text{ind} \times 1.5 \text{ h}^{-1}$) es indicada en cada hoja terminal. La profundidad del árbol después de cada división es proporcional a la varianza explicada. Año de muestreo: I = agosto 2011 a mayo 2012, II = junio 2012 a mayo 2013 y III = junio 2013 a mayo 2014. Temporada: Ll = lluviosa y Se = Seca. Zonas geográficas: I = interna, EC = externa continental y EP = externa peninsular. Batimetría: Bor = borde y Cai = caída. Río = distancia al río más cercano (km). Z = profundidad (m).

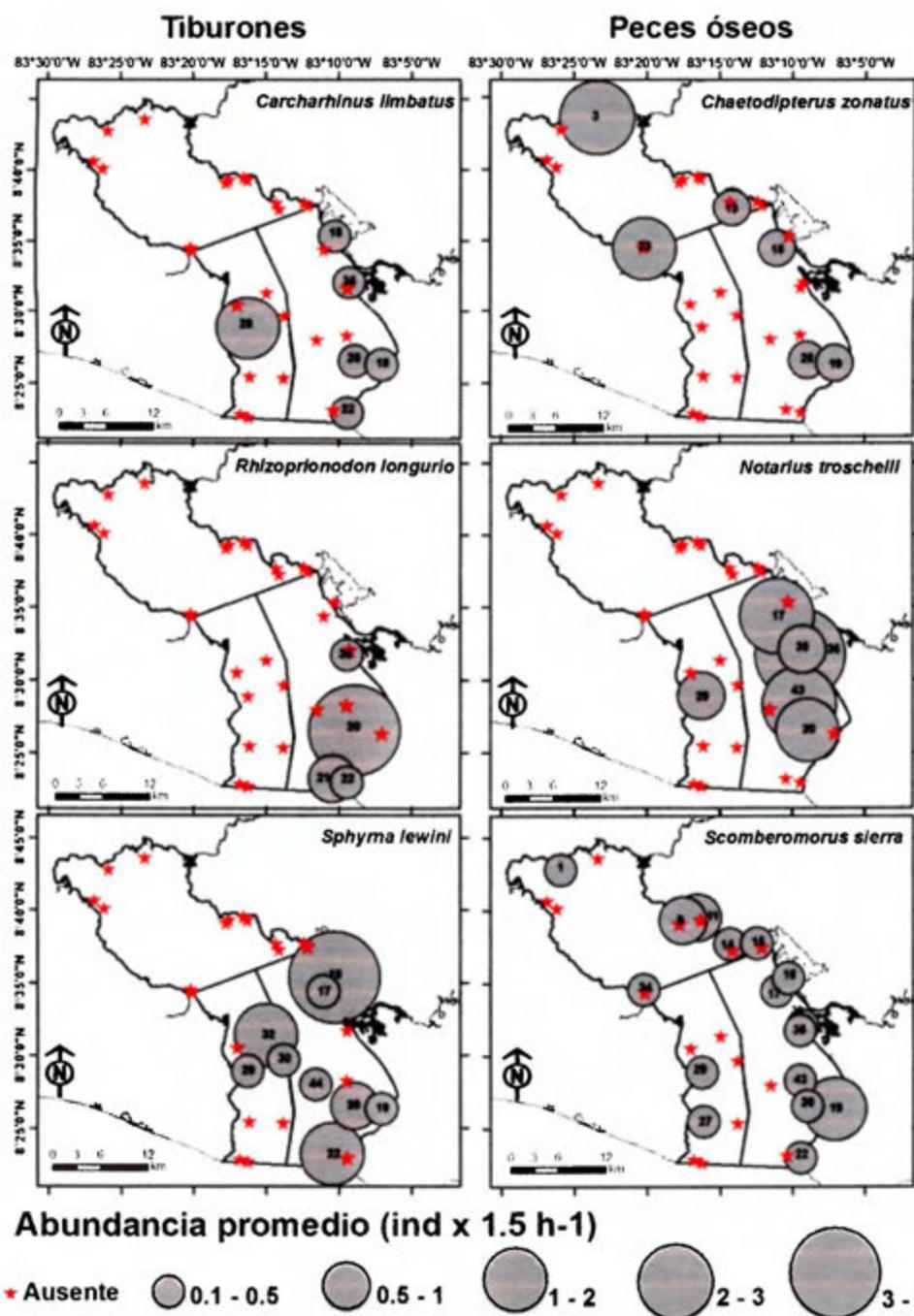


Figura 2.4. Abundancia promedio (ind x 1.5 h⁻¹) por estación de muestreo de *Carcharhinus limbatus*, *Rhizoprionodon longurio*, *Sphyrna lewini*, *Chaetodipterus zonatus*, *Notarius troschellii* y *Scomberomorus sierra* en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014). El número de estación está indicado en el centro del círculo.

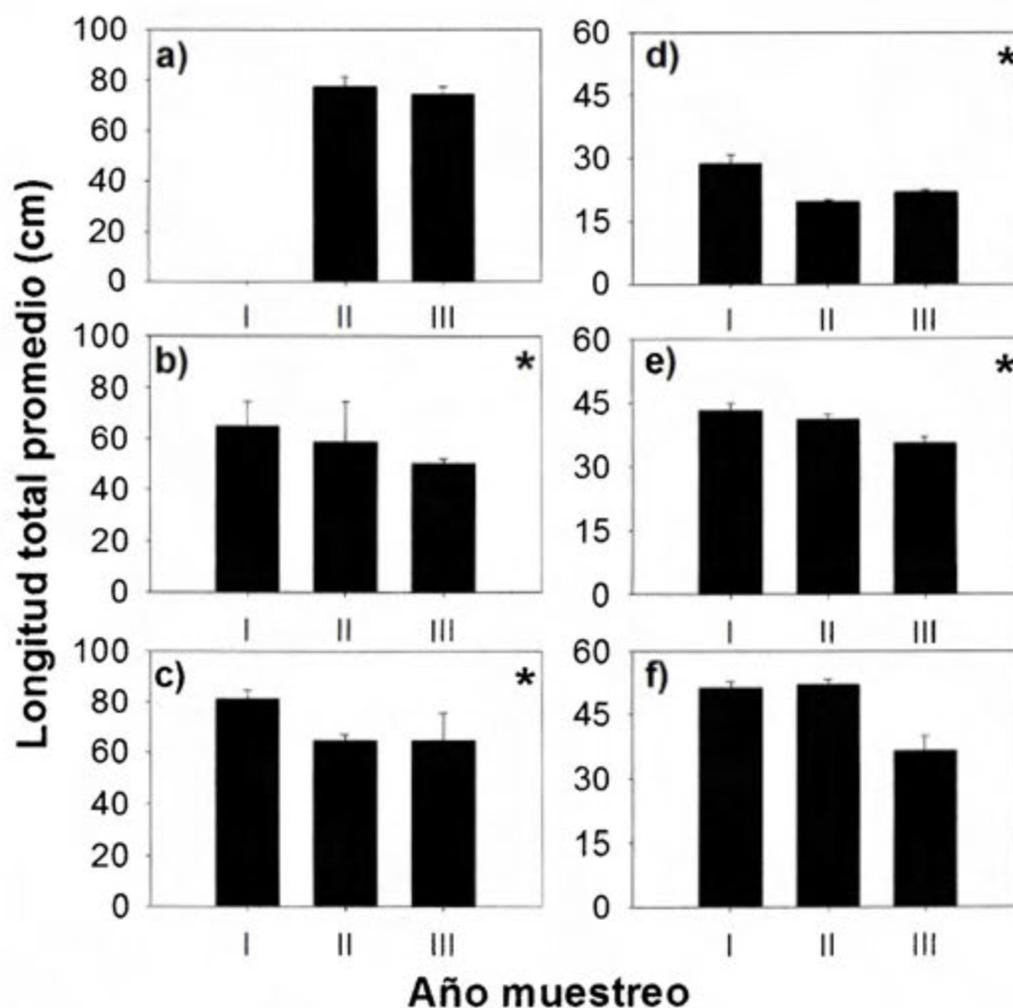


Figura 2.5. Longitud total (LT) promedio (\pm Error estándar) por año de muestreo para a) *Carcharhinus limbatus*, b) *Rhizoprionodon longurio*, c) *Sphyrna lewini*, d) *Chaetodipterus zonatus*, e) *Notarius troschelii* y f) *Scomberomorus sierra* en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014). Año muestreo: I = agosto 2011 a mayo 2012, II = junio 2012 a mayo 2013 y III = junio 2013 a mayo 2014. Temporada: Ll = lluviosa y Se = Seca. Las diferencias estadísticamente significativas están señaladas con asterisco.

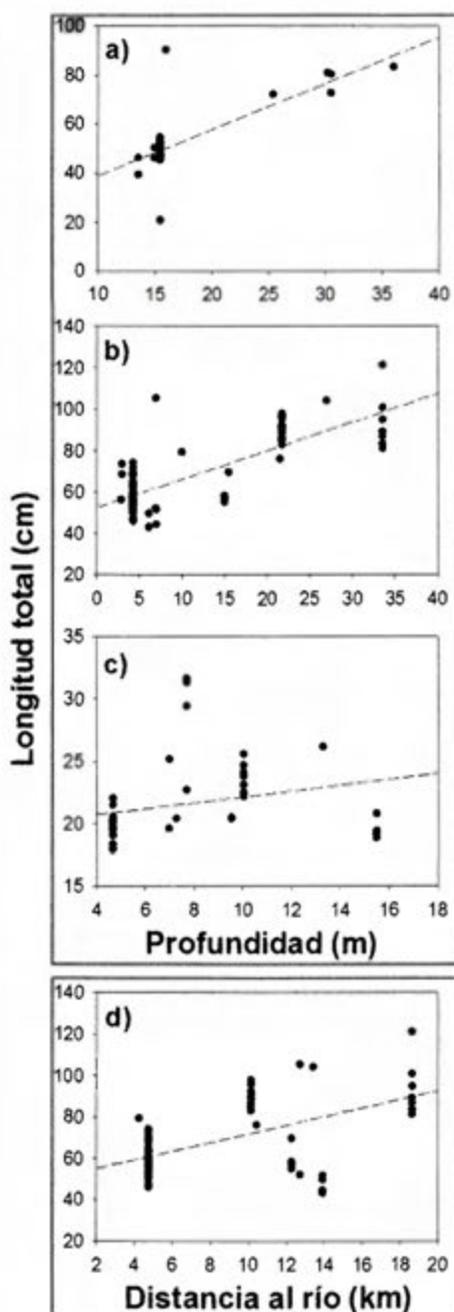


Figura 2.6. Regresiones lineales entre la longitud total (cm) y la profundidad (m) para a) *Rhizoprionodon longurio*, b) *Sphyrna lewini* y c) *Chaetodipterus zonatus*, y entre la longitud total y la distancia al río (km) para d) *S. lewini*, en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014). Solo se presentan gráficos para las especies en que se encontraron diferencias estadísticamente significativas según los modelos GLM.

REFERENCIAS

- Aguirre-Villaseñor, H., E. Morales-Bojórquez, R. E. Morán-Angulo, J. Madrid-Vera & M. C. Valdez-Pineda. 2006. Indicadores biológicos de la pesquería de sierra (*Scomberomorus sierra*) al sur del Golfo de California. *Cienc. Mar.* 32: 471-484.
- Akin, S., E. Buhan, K. O. Winemiller & H. Yilmaz. 2005. Fish assemblage structure of Koycegiz Lagoon–Estuary, Turkey: spatial and temporal distribution patterns in relation to environmental variation. *Estuar., Coas. Shel. Sci.* 64: 671-684.
- Alejo-Plata, C., J. L. Gómez-Márquez, S. Ramos & E. Herrera. 2007. Presencia de neonatos y juveniles del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) y del tiburón sedoso *Carcharhinus falciformis* (Müller & Henle, 1839) en la costa de Oaxaca, México. *Rev. Biol. Mar. Ocean.* 42: 403-413.
- Anderson, C. N. K., C. Hsieh, S. A. Sandin, R. Hewitt, A. Hollowed, J. Beddington, R. M. May & G. Sugihara. 2008. Why fishing magnifies fluctuations in fish abundance. *Nature* 452: 835-839.
- Anderson, M. J., N. Tolimieri & R. B. Millar. 2013. Beta diversity of demersal fish assemblages in the north-eastern Pacific: Interactions of latitude and depth. *PloS one* 8: e57918.
- Anislado-Tolentino, V. & C. Robinson-Mendoza. 2001. Age and growth for the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini* (Griffith and Smith, 1834) along the Central Pacific coast of Mexico. *Cienc. Mar.* 27: 501-520.
- Ault, J. S., S. G. Smith & J. A. Bohnsack. 2005. Evaluation of average length as an estimator of exploitation status for the Florida coral-reef fish community. *ICES J. Mar. Sci.* 62: 417-423.
- Baum, J., S. Clarke, A. Domingo, M. Ducrocq, A. F. Lamónaca, N. Gaibor, R. Graham, S. Jorgensen, J. E. Kotas, E. Medina, J. Martinez-Ortiz, J. Monzini Taccone di Sitizano, M. R. Morales, S. S. Navarro, J. C. Pérez-Jiménez, C. Ruiz, W. Smith, S. V. Valenti & C. M. Vooren. 2007. *Sphyrna lewini*. The IUCN Red List of Threatened Species 2007: e.T39385A10190088. (Consultado: 24 octubre 2016, <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2007.RLTS.T39385A10190088.en>).
- Bonfil, S. R. 1997. Status of shark resources in the southern Gulf of Mexico and Caribbean. Implications for management. *Fish. Res.* 29: 101-117.
- Branstetter, S. 1987a. Age and growth estimates for blacktip, *Carcharhinus limbatus*, and spinner, *C. brevipinna*, sharks from the northwestern Gulf of Mexico. *Copeia* 1987: 964-974.
- Branstetter, S. 1987b. Age, growth and reproductive biology of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*, and the scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini*, from the northwestern Gulf of Mexico. *Environ. Biol. Fish.* 19: 161-173.

- Breiman, L., J. H. Friedman, R. A. Olshen & C. I. Stone. 1984. Classification and Regression Trees. CRC Press, California.
- Burgess, H. G. & S. Branstetter. 2009. *Carcharhinus limbatus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T3851A10124862. (Consultado: 24 octubre 2016, <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009-2.RLTS.T3851A10124862.en>).
- Campos, J. 1989. Evaluación de la pesca artesanal del Golfo Dulce. Informe final de proyecto, CIMAR, Universidad de Costa Rica, Costa Rica. 195 p.
- Castillo-Geniz, J. L. 1990. Contribución al conocimiento de la biología y pesquería del cazón bironche, *Rhizoprionodon longurio*, (Jordan y Gilbert, 1882) (Elasmobranchii, Carcharhinidae), del sur de Sinaloa, México. B.Sc. Tesis. Universidad nacional Autónoma de México, México.
- Castillo-Geniz, J. L., J. F. Márquez-Farías, M. C. Rodríguez de la Cruz & A. Cid del Prado. 1998. The Mexican artisanal shark fishery in the Gulf of Mexico: towards a regulated fishery. Mar. Fresh. Res. 49: 611-620.
- Castro, J. I. 1993. The shark nursery of Bulls Bay, South Carolina, with a review of the shark nurseries of the southeastern coast of the United States. Environ. Biol. Fish. 38: 37-48.
- Castro, J. I. 1996. Biology of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, off the southeastern United States. Bull. Mar. Sci. 59: 508-522.
- Clarke, T. M., M. Espinoza, R. Ahrens & I. S. Wehrmann. 2016. Elasmobranch bycatch associated with the shrimp trawl fishery off the Pacific coast of Costa Rica, Central America. Fish. Bull. 114: 1-17.
- Córdoba, R. & J. A. Vargas. 1996. Temperature, salinity, oxygen and nutrient profiles at a 200 m station in Golfo Dulce, Pacific coast of Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 44: 233-236.
- Corro-Espinosa, D. 2011. Dinámica poblacional del tiburón bironche, *Rhizoprionodon longurio* (Jordan y Gilbert 1882), en el Golfo de California. Dr. Tesis, Centro de Investigaciones Biológicas del Noreste, La Paz, Baja California.
- Corro-Espinosa, D., J. F. Márquez-Farías & A. Muhlia-Melo. 2011. Size at maturity of the Pacific sharpnose shark *Rhizoprionodon longurio* in the Gulf of California, Mexico. Cienc. Mar. 37: 201-214.
- Cortes, E. 2000. Life history patterns and correlations in sharks. Rev. Fish. Sci. 8:299-344.
- Cudney-Bueno, R. Y. & P. J. Turk-Boyer. 1998. Pescando entre mareas del Alto Golfo de California: una guía sobre la pesca artesanal, su gente y sus propuestas de manejo, CEDO Intercultural, Puerto Peñasco, Sonora, México.
- Dayton, P. K., E. Sala, M. J. Tegner & S. Thrush. 2000. Marine reserves: parks, baselines, and fishery enhancement. Bull. Mar. Sci. 66: 617-634.

- De'ath, G. & K. E. Fabricius. 2000. Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81: 3178-3192.
- Dulvy, N. K. & J. D. Reynolds. 2002. Predicting extinction vulnerability in skates. *Conserv. Biol.* 16:440-450.
- Duncan, K. M. & K. N. Holland. 2006. Habitat use, growth rates and dispersal patterns of juvenile scalloped hammerhead sharks *Sphyrna lewini* in a nursery habitat. *Mar. Eco. Prog Ser.* 312: 211-221.
- FAO. 2001. Tropical shrimp fisheries and their impact on living resources. *FAO Fisheries Circular.* 974. 378p.
- Fargier, L. 2012. La participation des pêcheurs artisanaux à la gestion des activités halieutiques artisanales tropicales. Etude de cas dans le Golfo Dulce, Costa Rica. Ph.D. Dissertation, Université de La Rochelle, La Rochelle.
- Fargier, L., H. J. Hartmann & H. Molina-Ureña. 2014. "Marine areas of responsible fishing": a path toward small-scale fisheries co-management in Costa Rica? Perspectives from Golfo Dulce, p 155-179. *In* F. Amezcua & B. Bellgrah (eds.). *Fisheries management of Mexican and Central American estuaries.* Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Felderman, T. G., B. Thamdrup, D. E. Canfield, R. N. Glud, D. J. Kuever, L. Lillebaek, N. B. Ramsing & C. Wawer. 2006. Biogeochemical controls on the oxygen, nitrogen and sulfur distributions in the water column of Golfo Dulce: an anoxic basin on the Pacific coast of Costa Rica revisited. *Rev. Biol. Trop.* 56: 171-191.
- Feutry, P., H. J. Hartmann, H. Casabonnet & G. Umaña. 2010. Preliminary analysis of the fish species of the Pacific Central American mangrove of Zancudo, Golfo Dulce, Costa Rica. *Wetlands Ecol. Manag.* 18: 637-650.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. Carpenter & V. H. Niem. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca; Pacífico centro-oriental. FAO, Roma, Italia. 1813 p.
- Fowler, S. L., R. D. Cavanagh, M. Camhi, G. H. Burgess, G. M. Cailliet, S. V. Fordham, C. A. Simpfendorfer & J. A. Musick. 2005. *Sharks, Rays and Chimaeras: The Status of the Chondrichthyan Fishes. Status Survey.* IUCN/SSC Shark Specialist Group, IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Frick, L. H., R. D. Reina, & T. I. Walker. 2010. Stress related physiological changes and post-release survival of Port Jackson sharks (*Heterodontus portusjacksoni*) and gummy sharks (*Mustelus antarcticus*) following gill-net and longline capture in captivity. *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.* 385: 29-37.

- Frisk, M. G., T. J. Millar & N. K. Dulvy. 2005. Life histories and vulnerability to exploitation of elasmobranchs: inferences from elasticity, perturbation and phylogenetic analyses. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 35:27-45.
- Froese, R. & D. Pauly. 2016. FishBase. (Consultado: 24 octubre 2016, www.fishbase.org).
- Guzmán-Mora, A. G. 2012. Diagnóstico de la composición de capturas de la pesca artesanal de Golfo Dulce, Pacífico Sur, Costa Rica. M.Sc. Tesis, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Harborne, A. R., P. J. Mumby, C. V. Kappel, C. P. Dahlgren, F. Micheli, K. E. Holmes & D. R. Brumbaugh. 2008. Tropical coastal habitats as surrogates of fish community structure, grazing, and fisheries value. *Ecol. Appl.* 18: 1689-1701.
- Hayse, J. W. 1990. Feeding habits, age, growth, and reproduction of Atlantic spadefish *Chaetodipterus faber* (Pisces: Ephippidae) in South Carolina. *Fish. Bull.* 88: 67-83.
- Hebbeln, D., D. Beese & J. Cortés. 1996. Morphology and sediment structures in Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44: 1-10.
- Heithaus, M. R. 2007. Nursery areas as essential shark habitats: a theoretical perspective. *Am. Fish. Soc. Symp.* 50: 3-13.
- Heupel, M. R., C. A. Simpfendorfer & R. E. Hueter. 2004. Estimation of shark home ranges using passive monitoring techniques. *Environ. Biol. Fish.* 71: 135-142.
- Heupel, M. R. & R. E. Hueter. 2002. Importance of prey density in relation to the movement patterns of juvenile blacktip sharks (*Carcharhinus limbatus*) within a coastal nursery area. *Mar. Freshw. Res.* 53: 543-550.
- Heupel, M. R., J. K. Carlson & C. A. Simpfendorfer. 2007. Shark nursery areas: concepts, definition, characterization and assumptions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 337: 287-297.
- INCOPESCA. 2009. Propuesta de Plan de Ordenamiento Pesquero del área marina para la pesca responsable Golfo Dulce. Mimeografiado. San José, Costa Rica. 110 p.
- Kailola, P. J. & W. A. Bussing, 1995. Ariidae. *Bagres marinos*, p. 860-886. *In* W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter & V. H. Niem. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca, Pacífico Centro-Oriental. Vol III, Vertebrados Parte 2. FAO, Roma.
- Kinney, M. J. & C. A. Simpfendorfer. 2009. Reassessing the value of nursery areas to shark conservation and management. *Conserv. Lett.* 2: 53-60.
- La Gaceta N° 225. 2009. Decreto Ejecutivo N° 35579-MAG. Diario Oficial del Gobierno de Costa Rica: 3-4.
- La Gaceta N° 196. 2010. AJDIP 191. Declaratoria del Área Marina para la Pesca Responsable Golfo Dulce. Diario Oficial del Gobierno de Costa Rica: 33-35.

- Lagunas-Vázquez, M. 2004. Análisis socioambiental de la pesca ribereña como actividad de subsistencia en las comunidades costeras de Rincón de Osa y Puerto Escondido-La Palma, Península de Osa, Costa Rica. M.Sc. Tesis, Universidad de Costa Rica, Costa Rica.
- Lara-Domínguez, A. L. & A. Yáñez-Arancibia. 1999. Productividad secundaria, utilización del hábitat y estructura trófica, p 153-166. In A. Yáñez-Arancibia y A. L. Lara-Domínguez (eds.). Ecosistemas de Manglar en América Tropical. Instituto de Ecología A.C. México, UICN/ORMA, Costa Rica, NOAA/NMFS Silver Spring MD USA.
- López-Garro, A. 2012. Identificación, evaluación y manejo de hábitats críticos utilizados por el tiburón martillo, *Sphyrna lewini*, y otros elasmobranquios en Golfo Dulce, Costa Rica. M.Sc. Tesis, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- López-Garro, A. & I. Zanella. 2015. Tiburones y rayas capturados por pesquerías artesanales con línea de fondo en el Golfo Dulce, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 63:183-198.
- Lucano-Ramírez, G., S. Ruiz-Ramírez, F. I. Palomera-Sánchez & G. González-Sansón. 2011. Biología reproductiva de la sierra *Scomberomorus sierra* (Pisces, Scombridae) en el Pacífico central mexicano. Cienc. Mar. 37: 249-260.
- Manire, C., R. Hueter, E. Hull & R. Spieler. 2001. Serological changes associated with gill-net capture and restraint in three species of sharks. Trans. Am. Fish. Soc. 130: 1038-1048.
- McCune, B. & J. B. Grace. 2002. Analysis of Ecological Communities. M j M Software Design. Gleneden Beach, Oregon, EEUU.
- Mejía-Salazar, L. A. 2007. Biología reproductiva del cazón bironche, *Rhizoprionodon longurio* (Jordan & Gilbert, 1882) en el Pacífico mexicano. M.Sc. Tesis, Instituto Politécnico Nacional. La Paz, Baja California Sur, México.
- Molina-Ureña, H. 1996. Ichthyoplankton assemblages in the Gulf of Nicoya and Golfo Dulce embayments, Pacific coast of Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 44: 173-182.
- Morales-Ramírez, Á., J. Acuña-González, O. Lizano, E. Alfaro & E. Gómez. 2015. Rasgos oceanográficos en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica: una revisión para la toma de decisiones en conservación marina. Rev. Biol. Trop. 63: 131-160.
- Mucientes, G. R., N. Queiroz, L. L. Sousa, P. Tarroso & D. Sims. 2009. Sexual segregation of pelagic sharks and the potential threat from fisheries. Biol. Lett. 5: 156-159
- Myers, R.A. & B. Worm. 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. Nature 423: 280-283.
- Pauly, D. & A. Yáñez-Arancibia. 1994. Fisheries in coastal lagoons. Elsev. Oceanog. Ser. 60: 377-399.
- Pauly, D., V. Christensen, S. Guénette, T. Pitcher, U. R. Sumail, C. Walters, R. Watson & D. Zeller. 2002. Towards sustainability in world fisheries. Nature 418: 689-695.

- Pipitone, C. F., Badalamenti, G., D'Anna & B. Patti. 2000. Fish biomass increase after a four-year trawl ban in the Gulf of Castellammare (NW Sicily, Mediterranean Sea). *Fish. Res.* 48: 23-30.
- Poirout, T. 2007. Diagnostic socio-environmental de la pêche artisanale pour une gestion participative de la zone côtière de Zancudo (Golfo Dulce, Costa Rica). M.Sc. Dissertation, Université de La Rochelle, La Rochelle, France.
- Quesada-Alpizar, M. A. & J. Cortés. 2006. Los ecosistemas marinos del Pacífico sur de Costa Rica: estado de conocimiento y perspectivas de manejo. *Rev. Biol. Trop.* 54: 101-145.
- Quesada-Alpizar, M. A. & A. Morales-Ramírez. 2004. Comportamiento de las masas de agua en el Golfo Dulce durante un periodo El Niño (1997-1998). *Rev. Biol. Trop.* 52: 95-103.
- Quirós, G. 2003. Circulación del Golfo Dulce: un fiordo tropical. *Tóp. Met. Oceanogr.* 10: 75-83.
- Richards, F. A., J. J. Anderson & J. D. Cline. 1971. Chemical and physical observations in Golfo Dulce, an anoxic basin on the Pacific coast of Costa Rica. *Limnol. Oceanogr.* 16: 43-50.
- Rincón-Alejos, F. & D. Ballesteros-Sakson. 2015. Hidrografía y plumas estuarinas en Golfo Dulce, Pacífico Sur de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 63: 161-181.
- Robertson, D. R. & G. R. Allen. 2015. Shorefishes of the Tropical Eastern Pacific: online information system. Version 2.0 Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. (Consultado: 25 noviembre 2016, <http://biogeodb.stri.si.edu/sfstep/en/pages>).
- Rubio-Rincón, E. A., J. Loaiza-Cadavid, O. F. Muñoz-Lasso & X. Zorrilla. 2009. Aspectos de la pesquería y biología del "ñato", *Notarius troscheli* (Pisces: Siluriformes: Ariidae), en el área de influencia del Parque Nacional Natural Sanquianga (Nariño), costa del Pacífico colombiano. *Actual. Biol.* 31: 16-17.
- Russ, G. R., A. C. Alcala, A. P. Maypa & H. P. Calumpong. 2004. Marine reserve benefits local fisheries. *Ecol. Appl.* 14: 597-606.
- Rustrián, J. Z. 2010. Edad y crecimiento del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith and Smith 1834) en la costa sur de Oaxaca, México. M.Sc. Tesis, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México.
- Salomón-Aguilar, C. A., C. J. Villavicencio-Garayzar & H. Reyes-Bonilla. 2009. Shark breeding grounds and seasons in the Gulf of California: fishery management and conservation strategy. *Cienc. Mar.* 35: 369-388.
- Simpfendorfer, C. A. & N. E. Milward. 1993. Utilisation of a tropical bay as a nursery area by sharks of the families Carcharhinidae and Sphyrnidae. *Environ. Biol. Fish.* 37: 337-345.
- Smith, K. F. & J. H. Brown. 2002. Patterns of diversity, depth range and body size among pelagic fishes along a gradient of depth. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 11: 313-322.

- Smith, W. D., J. F. Márquez-Farias & J. C. Pérez-Jiménez. 2009. *Rhizoprionodon longurio*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T161662A5475392. (Consultado: 24 octubre 2016, <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009-2.RLTS.T161662A5475392.en>).
- Schneider, M. 1995. Ehippidae. Pegualas, curacas. p. 1088-1090. In W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter & V. H. Niem. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca, Pacífico Centro-Oriental. Vol III, Vertebrados Parte 2. FAO, Roma.
- Svendsen, H., R. Rosseland, S. Myking, J. A. Vargas, O. G. Lizano & E. J. Alfaro. 2006. A physical-oceanographical study of Golfo Dulce. *Rev. Biol. Trop.* 54: 147-170.
- Tascheri, R., J. Saveedra-Nievas & R. Roa-Ureta. 2010. Statistical models to standardize catch rates in the multi-species trawl fishery for Patagonian grenadier (*Macruronus magellanicus*) of Southern Chile. *Fish. Res.* 105: 200-214.
- Thamdrup, B., D. E. Canfield, T. G. Ferdelman, R. N. Glud & J. K. Gundersen. 1996. A biogeochemical survey of the anoxic basin Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44: 19-33.
- Umaña, G. 1998. Characterization of some Golfo Dulce drainage basin rivers (Costa Rica). *Rev. Biol. Trop.* 46: 125-135.
- Vayssières, M. P., R. E. Richard & B. H. Allen-Diaz. 2000. Classification trees: an alternative non-parametric approach for predicting species distribution. *J. Veget. Sci.* 11: 679-694.
- Vega, A., P. Robles, A. Yolani & G. Quezada. 2013. Aspectos biológicos y pesqueros de *Scomberomorus sierra* (Perciformes: Scombridae) en El Golfo De Montijo, Pacífico De Panamá. *Tecnociencia* 15: 53-70.
- Wearmouth, V. J. & D. W. Sims. 2010. Sexual segregation in elasmobranchs. *Biol. Mar. Medit.* 17: 236-239.
- Wehrmann, I. S. & J. Cortés (eds.). 2009. Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America. *Monographiae Biologicae*, Volume 86. Springer + Business Media B.V., Berlin. Text: 538 p, List of species in accompanying Compact Disc: 500 p.
- Wolff, M. 1996. Demersal fish assemblages along the Pacific coast of Costa Rica: a quantitative and multivariate assessment based on the Victor Hensen Costa Rica Expedition (1993/1994). *Rev. Biol. Trop.* 44: 187-214.
- Wolff, M., H. J. Hartmann & V. Koch. 1996. A pilot trophic model for Golfo Dulce, a fjord-like tropical embayment, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44: 215-231.
- Yáñez-Arancibia, A. & J.W. Day. 1988. Ecological characterization of Terminos Lagoon-estuarine system in the southern Gulf of Mexico, p. 1-29. In A. Yáñez-Arancibia & J. W. Day Jr. (eds.).

Ecología de los ecosistemas costeros en el sur del golfo de México: la región de la Laguna de Términos. Inst. Cien. Mar Limnol, Univ. Nac. Autón. México. Coast. Ecol. Inst. LSU. D.F. México.

- Zanella, I., A. López-Garro & R. Arauz. 2011. Caracterización de la pesca del tiburón martillo *Sphyrna lewini*, en la parte externa del Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Cienc. Mar. Cost.* 1: 175-195.
- Zanella, I. & A. López-Garro. 2015. Abundancia, reproducción y tallas del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Carcharhiniformes: Sphyrnidae) en la pesca artesanal de Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 63: 307-31
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev & G. M. Smith. 2009. Zero-truncated and zero-inflated models for count data, p. 261-293. *In* A. F. Zuur, E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev & G. M. Smith (eds.). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York.

CAPÍTULO III: Vulnerabilidad de la ictiofauna marino-costera a la pesquería de trasmallos en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica

3.1. INTRODUCCIÓN

El manejo pesquero ecosistémico requiere de información cuantitativa de buena calidad, acerca de las condiciones de las poblaciones de especies objetivo e incidentales, así como los efectos de la pesca sobre los procesos ecológicos y las actividades humanas (Arrizabalaga *et al.* 2011). Su implementación se dificulta en muchos países tropicales porque carecen de datos suficientes y de calidad aceptable para que los científicos y los tomadores de decisiones puedan seleccionar medidas eficientes que garanticen una sostenibilidad pesquera (Walters & Martel 2004, Arrizabalaga *et al.* 2011).

Al igual que otros países de América Latina y el Caribe (Salas *et al.* 2007) y el resto de la región centroamericana (Salazar-Araya 2013), Costa Rica carece de estadísticas pesqueras oficiales de largo plazo, que estén estandarizadas por unidad de esfuerzo (INCOPECA 2014). Adicionalmente, la producción pesquera nacional reportada por el Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura (INCOPECA) a la FAO subestima las capturas totales, pues en promedio solo se reporta un 38.6% de la extracción anual promedio de su Zona Económica Exclusiva (Trujillo *et al.* 2015).

Históricamente, el Golfo Dulce ha sido un ecosistema de baja productividad (Wolff *et al.* 1996, INCOPECA 2014), pero de gran importancia para las comunidades pesqueras artesanales de la zona (Morera-Quesada & Vargas-Bonilla 2009, Guzmán-Mora 2012, Fargier *et al.* 2014). Los registros oficiales de la pesca en el Área Marina de Pesca Responsable (AMPR) Golfo Dulce son incompletos (Morera-Quesada & Vargas-Bonilla 2009, Fargier 2012, Guzmán-Mora 2012, Fargier *et al.* 2014). Solo se registran los desembarques pesqueros del Puerto de Golfito, cuyas capturas provienen principalmente de zonas aledañas al golfo (Campos 1989, Guzmán-Mora 2012). Las estadísticas omiten los descartes y las capturas de importantes comunidades pesqueras de pequeña escala que operan al interior del Golfo Dulce, como Pavones, Zancudo, Puerto Jiménez, Rincón y Puerto Escondido - La Palma (Campos 1989, Lagunas-Vázquez 2004, Poirout 2007, Morera-Quesada & Vargas-Bonilla 2009, Fargier 2012, Guzmán-Mora 2012, Fargier *et al.* 2014). Adicionalmente, la información biológica de la mayoría de las especies de ictiofauna capturadas en la zona de estudio es muy limitada, pues se restringe principalmente a estudios de abundancia y distribución ejecutados en periodos muy cortos, análisis de tallas y relaciones biométricas (Campos 1989, Guzmán-Mora 2012, López-Garro 2012, López-Garro & Zanella 2015). Se carece de estimaciones de los parámetros necesarios para correr modelos demográficos o pesqueros tradicionales (Walters & Martel 2004,

Arrizabalaga *et al.* 2011), como el tamaño poblacional, patrones de crecimiento, tasas de mortalidad natural y por pesca, fecundidad, capturas por talla y talla de madurez sexual.

La alta demanda de datos de los modelos tradicionales limita la cantidad de especies que se pueden analizar (Dulvy *et al.* 2003). Aunque la necesidad de desarrollar investigaciones para generar dicha información es indiscutible, las pesquerías deficientes en datos señalan la importancia de metodologías más flexibles que puedan ser aplicadas en diferentes pesquerías y regiones (Hobday *et al.* 2004, 2011, Rosenberg *et al.* 2007, Smith *et al.* 2007, Patrick *et al.* 2009, 2010). Los Análisis de Productividad y Susceptibilidad (APS) identifican de manera rápida la vulnerabilidad relativa de una especie a una pesquería en casos de insuficiencia de información, utilizando el mejor conocimiento disponible y un enfoque precautorio (Stobutzki *et al.* 2002; Hobday *et al.* 2011, Furlong-Estrada *et al.* 2014). Se basan en datos semicuantitativos y tienen una amplia historia de uso en pesquerías (Atlántico: Cortés *et al.* 2010, Arrizabalaga *et al.* 2011; Australia: Stobutzki *et al.* 2002, Hobday *et al.* 2004, 2011, Tovar-Ávila *et al.* 2010; Estados Unidos: Patrick *et al.* 2009, 2010; Océano Índico: Murua *et al.* 2009). Solo se ha publicado un análisis de este tipo en el Pacífico Oriental Tropical, dirigido a las poblaciones de tiburones capturadas por la pesca artesanal en México (Furlong-Estrada *et al.* 2014).

La vulnerabilidad es una medida de la productividad de la especie y su susceptibilidad a la pesquería (Stobutzki *et al.* 2001, Hobday *et al.* 2011, Patrick *et al.* 2009, 2010). La productividad refleja la capacidad de la especie de recuperarse cuando se ve disminuida, mientras que la susceptibilidad es el potencial de que sea impactada por la pesquería (Stobutzki *et al.* 2001, Patrick *et al.* 2010). La vulnerabilidad ha sido identificada como una medida útil para: 1) identificar especies que deberían ser manejadas y protegidas bajo un plan de manejo pesquero, 2) agrupar especies pobres en datos en relevantes complejos de manejo, y 3) desarrollar reglas de control según el principio precautorio (Patrick *et al.* 2010).

Considerando la escasez de datos sólidos acerca de los recursos pesqueros del Golfo Dulce (Campos 1989, Lagunas-Vázquez 2004, Poirout 2007, Morera-Quesada & Vargas-Bonilla 2009, Fargier 2012, Guzmán-Mora 2012, Fargier *et al.* 2014), el presente capítulo tiene como objetivo evaluar la vulnerabilidad de la ictiofauna marino-costera a las pesquerías de trasmallo en este golfo. Se aplicaron dos enfoques: primero se caracterizaron las capturas de acuerdo con las dimensiones del poro de malla del trasmallo, con el objetivo específico de determinar el efecto del tamaño del poro de malla en la abundancia, biomasa, riqueza de especies, talla corporal y composición taxonómica de las capturas. En segunda instancia, se aplicó un APS para determinar la vulnerabilidad a la sobrepesca de las principales especies de interés comercial y de los elasmobranquios.

3.2. MATERIALES Y METODOS

3.2.1. Área de estudio

El Golfo Dulce es un cuerpo de agua costero ubicado en el Pacífico sur de Costa Rica de ca. 50 km de longitud, 10-15 km de ancho y un área superficial de 750 km² (Quesada-Alpizar & Morales-Ramírez 2004, Nielsen-Muñoz & Quesada-Alpizar 2006). Un umbral a 60 m de profundidad ubicado a la entrada del golfo limita la circulación del agua hacia la cuenca interna, donde se llegan a desarrollar condiciones hipóxicas o anóxicas (Richards *et al.* 1971, Vargas & Wolff 1996, Wolff *et al.* 1996, Wehrtmann & Cortés 2009, Fargier *et al.* 2014). Por su morfología y patrón de circulación es considerado uno de los cuatro fiordos tropicales del mundo (Richards *et al.* 1971). El Golfo Dulce forma parte del Área Marina de Uso Múltiple (AMUM) Pacífico Sur. Declarada en 1995, este AMUM incluye el sector marino de las 12 millas a partir de la línea costera desde la desembocadura del río Barú hasta Punta Burica, así como la porción marina de las áreas protegidas del Pacífico Sur (La Gaceta 1995a, b). Adicionalmente, en 2010 el Golfo Dulce fue declarado como Área Marina de Pesca Responsable (AMPR-GD; La Gaceta 2010).

3.2.2. Muestreo

La ictiofauna del Golfo Dulce fue estudiada entre agosto del 2011 y mayo del 2014 mediante un muestreo sistemático independiente de la pesca. Los muestreos se ejecutaron con el permiso de investigación científica A.J.D.I./21-2011 otorgado por la Junta Directiva de INCOPECA. Dieciocho sitios de muestreo, distanciados en promedio 5 km entre sí, fueron establecidos a lo largo de la línea costera, excluyendo la bahía de Golfito (Figura 1.1). Cada sitio se compuso de dos estaciones, una próxima a un arrecife rocoso y la otra cerca de la caída de la plataforma. Se realizaron cuatro muestreos diurnos por año, dos en época lluviosa y dos en época seca. Dificultades climáticas y operativas impidieron la realización de la segunda campaña de muestreo de la temporada lluviosa del año III. Por razones logísticas y de financiamiento, en el primer muestreo de cada temporada se visitaron todas las estaciones y en el segundo, solo estaciones representativas. El ámbito de profundidad del estudio fue de 0 a 45 m.

Los muestreos se efectuaron a bordo de embarcaciones locales de pesca artesanal y con la colaboración de pescadores experimentados. Se emplearon trasmallos de fondo de 120 m de longitud y 4.4 m de alto, constituidos por seis paños de poro de malla mixto de 20 m de longitud cada uno. Se usaron tres tamaños del poro de malla, medidos de nudo a nudo, con dos paños por cada tipo de poro, que se distribuyeron en el siguiente orden: 8.9, 14, 15.2, 8.9, 14 y 15.2 cm. El lance del trasmallo en cada estación se efectuó paralelo a la isobata y tuvo un tiempo de inmersión aproximado de 1.5 horas.

Se registró la fecha, hora, ubicación geográfica (GPS Garmin GPSMAP 60CSx) y profundidad inicial y final (Ecosonda Speedtech® Depthmate Portable Sounder) del trasmallo en cada lance.

Se procesó la totalidad de la captura de ictiofauna por tamaño del poro de malla. Cada individuo fue identificado (Bussing & López 1993, Fischer *et al.* 1995, Humann & DeLoach 2004, Bussing & López 2005, Robertson & Allen 2008 y Robertson & Allen 2015) y se le registró el peso húmedo total y la talla corporal, expresada como longitud total para peces óseos y la mayoría de elasmobranquios (LT, distancia entre el ápice del rostro y el límite posterior de la aleta caudal) y ancho del disco para algunas rayas (AD, distancia en línea recta entre las porciones distales de las aletas pectorales). Una descripción más detallada del muestreo es brindada en la sección 1.2.2.

3.2.3. Caracterización de las capturas por tamaño del poro de malla

Los datos de abundancia, biomasa y riqueza fueron estandarizados en captura por unidad de esfuerzo (CPUE), como individuos ($\text{ind} \times 1.5 \text{ h}^{-1}$), kilogramos ($\text{kg} \times 1.5 \text{ h}^{-1}$) y número de especies ($\# \text{ spp} \times 1.5 \text{ h}^{-1}$) según el tamaño de poro de malla en cada lance. El efecto del tamaño del poro de malla del trasmallo (8.9, 14 y 15.2 cm) sobre la abundancia, biomasa y riqueza, se evaluó independientemente para elasmobranquios y peces óseos mediante Modelos Lineales Generalizados Delta (Delta GLM), con el paquete estadístico R v.3.02 (R Development Core Team 2012). Este enfoque es comúnmente aplicado en bases de datos con altas frecuencias de ceros, debido a que no cumplen los supuestos de los métodos estadísticos convencionales (Stefánsson 1996). Los análisis Delta GLM se componen de dos etapas: en la primera se modela la densidad de las observaciones positivas y en la segunda se estima la probabilidad de que una observación sea positiva o nula. De este modo, el submodelo lognormal analizó los lances con observaciones positivas (denominadas *densidad* y expresadas como abundancia, biomasa o riqueza), cuya distribución se asumió como lognormal con la función de enlace identidad. El submodelo binomial trató los datos de presencia/ausencia y la función de enlace fue logit. Las ecuaciones de los submodelos son presentadas en la sección 1.2.3. Los submodelos lognormal y binomial fueron analizados en forma separada. El poder explicativo del poro de malla se evaluó según la significancia ($\alpha = 0.05$) de la prueba de F para el submodelo lognormal y el Chi-cuadrado para el binomial. Un porcentaje de varianza explicada mayor al 5% se consideró de alto poder explicativo (Tascheri *et al.* 2010, Clarke *et al.* 2016).

El efecto del poro de malla del trasmallo sobre la longitud total de los elasmobranquios y peces óseos también se evaluó mediante Modelos Lineales Generalizados lognormales (GLM lognormales). El poder explicativo se evaluó en la forma descrita para el submodelo lognormal de los Delta GLM. Los análisis fueron procesados con el paquete estadístico R v.3.02 (R Development Core Team 2012).

La composición de especies de ictiofauna según el poro de malla se realizó mediante un Análisis de Similitud de una vía (ANOSIM, Clarke & Gorley 2015). A partir de la abundancia transformada de las especies ($\log [(ind \times 1.5 h^{-1})+1]$), se construyó una matriz de similitud con el coeficiente de Bray Curtis. El ANOSIM realiza comparaciones pareadas para determinar si existen diferencias en la composición de grupos formados *a priori*. Cuando se encontraron diferencias significativas en los datos se aplicó un análisis de Porcentajes de Similitud (SIMPER) para identificar las especies que caracterizan las capturas de cada poro de malla y las responsables de las diferencias entre mallas (Clarke & Gorley 2015). Para prevenir distorsión en los patrones, las especies que aparecieron en menos de tres ocasiones fueron excluidas de estos análisis. Las pruebas fueron realizadas en PRIMER v.6.2.1 (PRIMER-E, Ltd., Plymouth, UK).

Adicionalmente, para evaluar la influencia del poro de malla sobre el uso de las especies capturadas, éstas se categorizaron en tres grupos, según su uso: 1) objetivo, de alto valor comercial, especies consideradas de primera calidad grande y pequeña, y la macarela; 2) aprovechable, incluye especies de segunda calidad grande y pequeña, las de subsistencia y tiburones; 3) descartable, especies incidentales que no son retenidas. La clasificación se basó en la información acerca de las capturas de las pesquerías artesanales brindada por Morera-Quesada & Vargas-Bonilla (2009), López-Garro (2012), Guzmán-Mora (2012), INCOPECA (2014) y observaciones personales.

3.2.4. Análisis de vulnerabilidad a la pesquería de trasmallos

La información generada en los Capítulos I y II, así como la reportada por otros autores en caracterizaciones de la pesca, fue empleada para evaluar la vulnerabilidad a la sobrepesca de 21 especies de ictiofauna a la pesquería de trasmallos en el Golfo Dulce, mediante una modificación del APS propuesto por Patrick *et al.* (2010). Las especies seleccionadas para este análisis fueron: 1) las cinco principales especies de interés comercial reportadas por Guzmán-Mora (2012), quien realizó el estudio dependiente de la pesca más reciente y con mayor cobertura espacial y temporal disponible para el Golfo Dulce (*Lutjanus peru*, *L. guttatus*, *Scomberomorus sierra*, *Diapterus peruvianus* y *Pomadasys panamensis*, en orden de abundancia decreciente), 2) *Opisthonema libertate*, una especie de interés pesquero que fue dominante en abundancia durante los muestreos analizados en el Capítulo I (Cuadro 1.2) y 3) las 15 especies de elasmobranquios registradas en el Capítulo I del presente estudio. Este último grupo fue seleccionado porque tienden a presentar estrategias de vida de crecimiento lento (Stevens *et al.* 2000), lo cual los hace más susceptibles a la sobreexplotación (King & McFarlane 2003, Prince 2005, Dulvy *et al.* 2014).

El APS propuesto por Patrick *et al.* (2010) incluye 22 atributos, 10 en el índice productividad (P) y 12 en el de susceptibilidad (S). Debido a los vacíos de información acerca del patrón de

reclutamiento, la mortalidad natural y el crecimiento poblacional para las poblaciones estudiadas, estos atributos fueron eliminados del índice de productividad. Por la cantidad de información disponible, en el atributo de estrategia reproductiva se usaron los criterios propuestos por Hobday *et al.* (2011) y se incluyó la talla de madurez sexual como atributo de productividad (Cuadro 3.5). La talla de primera madurez sexual está relacionada negativamente con la productividad, pues tiende a ser mayor en especies poco productivas (Denney *et al.* 2002). En el índice de susceptibilidad se emplearon nueve atributos (Cuadro 3.5), la biomasa de reproductores y la mortalidad por pesca fueron eliminadas por falta de información. El traslape geográfico fue descartado de los atributos de susceptibilidad, porque subestima el efecto sinérgico de las diferentes pesquerías que impactan la especie en su rango de distribución y no considera las dificultades de coordinación internacional para el manejo pesquero y la conservación (Dulvy *et al.* 2014). Seis de los atributos de susceptibilidad evalúan la capturabilidad, o la probabilidad de que la especie sea capturada por la pesquería. Estos seis atributos asumen que la capturabilidad difiere según el rango de distribución, uso de hábitat, comportamiento y características morfológicas. Los restantes tres atributos consideraron el manejo de la pesquería.

A cada uno de los atributos de productividad y susceptibilidad se le asignó un puntaje de 1 (baja), 2 (media) o 3 (alta) de acuerdo con los criterios establecidos (Cuadro 3.5; Patrick *et al.* 2010). Los puntajes de productividad y susceptibilidad fueron promediados y representados en un gráfico de dispersión $x - y$. La naturaleza bidimensional de los APS lleva automáticamente al cálculo de la vulnerabilidad general para cada especie, definida como la distancia euclidiana entre los valores de productividad, susceptibilidad y el origen (Patrick *et al.* 2010):

$$v = \sqrt{[(p - X_0)^2 + (s - Y_0)^2]}$$

donde p es la productividad promedio, s la susceptibilidad promedio y X_0 y Y_0 son las coordenadas de origen. Las especies con baja productividad y alta susceptibilidad son consideradas las más vulnerables a la sobrepesca, mientras que las más productivas y poco susceptibles son las menos vulnerables. De acuerdo con el valor obtenido la vulnerabilidad (v) se catalogó como: $v \geq 2.2$ muy alta, $2.2 \leq v < 2.0$ alta, $2.0 < v < 1.8$ media y $v < 1.8$ baja. Aunque el análisis permite brindar una ponderación según la importancia de cada atributo, en el presente estudio se les dio el mismo valor a todos los atributos de productividad y susceptibilidad.

Se evaluó la calidad de los datos usados en cada uno de los atributos del APS. La calidad osciló de 1 a 5 (Patrick *et al.* 2010): 1 = información sustancial basada en datos recolectados para la población y el área de interés (mejores datos); 2 = información con cobertura y corroboración limitada, o que por

alguna razón no son tan confiables como los datos del puntaje 1 (adecuados); 3 = estimados con alta variación, confiabilidad limitada, pueden estar basados en taxones similares o en la estrategia del ciclo de vida (limitados); 4 = opiniones de expertos, conocimiento tradicional o basados en revisión de literatura general de un amplio rango de especies o fuera de la región (muy limitados); 5 = no existe información que sirva de base para asignar el puntaje (sin datos), no se incluye en el APS pero sí en el índice de calidad de los datos para identificar vacíos de información.

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Caracterización de las capturas por tamaño del poro de malla

De agosto 2011 a mayo 2014 un total de 984 elasmobranquios y peces óseos, pertenecientes a 88 especies, 39 familias y 14 órdenes fueron capturados con trasmallos en el Golfo Dulce (Cuadro 3.1). La biomasa total fue de 864.1 kg. Los elasmobranquios representaron 17% de la riqueza (cinco especies de tiburones y 10 de rayas), y contribuyeron al 20% de la abundancia y el 56% de la biomasa total (Cuadro 3.1). Se capturaron 44 especies aprovechables (54.8% de la biomasa total), 40 descartables (38.6%) y solo cuatro especies objetivo (6.7%; *Scomberomorus sierra*, *Micropogonias altipinnis*, *Lutjanus guttatus* y *L. peru*, en orden descendente) (Cuadros 3.1 y 3.2).

La malla de 8.9 cm presentó la menor selectividad, pues capturó el mayor número de individuos (650 elasmobranquios y peces óseos), biomasa (401.5 kg) y riqueza de especies (74) (Figura 3.1). La talla promedio de captura fue 34.7 ± 16.7 DE cm LT (rango 8.0-120.0). Según el tipo de uso, la biomasa capturada en esta malla estuvo dominada por especies aprovechables (56.1% del peso fresco), seguida de las descartables (34.3%) y objetivo (9.6%; Cuadro 3.2). Los peces óseos fueron claramente dominantes en abundancia y riqueza, pero no en biomasa (Figura 3.1). *Notarius troschelii*, *O. libertate* y *S. sierra* fueron las especies dominantes entre los peces óseos y conjuntamente representaron el 44.8% de la abundancia de este grupo. Solo cinco especies de tiburones y seis de rayas fueron capturadas con esta malla. *Rhizoprionodon longurio* fue dominante entre los elasmobranquios (52.6%), y en conjunto con *Sphyrna lewini* y *Carcharhinus limbatus* contribuyeron al 88.5% de la abundancia.

Con la malla de 14 cm se capturaron 230 individuos y 228.9 kg en total (Figura 3.1). Los peces óseos fueron dominantes en abundancia y los elasmobranquios en biomasa (Figura 3.1). La talla promedio de captura fue intermedia, 39.9 ± 25.5 DE cm LT (rango 16.8-151.0). Mientras que la biomasa capturada en esta malla estuvo dominada por especies aprovechables (58.5%) y descartables (36.2%), las especies objetivo solo representaron el 5.3% (Cuadro 3.2). De las 41 especies registradas, 32 eran de peces óseos, cinco de tiburones y cuatro de rayas. Entre los peces óseos, *O. libertate* y

Chaetodipterus zonatus fueron las únicas que representaron más del 5% de la abundancia, y conjuntamente contribuyeron al 54.5%. *Sphyrna lewini* y *C. limbatus* representaron el 67.7% de la abundancia de elasmobranquios.

La malla de 15.2 cm presentó una baja abundancia (104 individuos) y la mayor selectividad taxonómica (30 especies). La biomasa fue ligeramente superior que la de la malla de 14 cm (Figura 3.1). La talla promedio de captura fue 59.2 ± 23.0 DE cm LT (rango 11.3-121.0). La biomasa capturada en la malla de 15.2 cm estuvo dominada por especies aprovechables (51.9%), seguida de descartables (45.7%), mientras que las especies objetivo a redujeron a solamente 2.5% (Cuadro 3.2). La abundancia de elasmobranquios y peces óseos fue similar, pero el primer grupo dominó en biomasa (Figura 3.1). Entre los peces óseos, *N. troschellii*, *Gnathanodon speciosus* y *Carangoides otrynter* representaron el 49% de la abundancia. Los elasmobranquios estuvieron representados por cuatro especies de tiburones y cinco de rayas, entre los cuales *S. lewini* representó el 49% de la abundancia.

La presencia/ausencia y la densidad (lances positivos) de elasmobranquios expresada en abundancia, biomasa y riqueza no cambiaron significativamente con el tamaño del poro de malla (Cuadro 3.3, Figura 3.2). En cambio, la presencia/ausencia de peces óseos disminuyó significativamente en función del tamaño del poro de malla del trasmallo ($p < 0.001$; Cuadro 3.3). Entre los 271 lances analizados para cada poro de malla, la apertura de 8.9 cm presentó peces óseos en el 42.4%, la de 14 cm en el 18.1% y la de 15.2 cm en el 12.5%. Los promedios de densidad en abundancia ($p = 0.005$) y riqueza ($p = 0.001$) de peces óseos indicaron el mismo patrón, con mayores valores para la malla de 8.9 cm, intermedios para la de 14 cm y bajos para la de 15.2 cm (Figura 3.2).

De acuerdo con los GLM lognormales, el tamaño del poro de malla tuvo un efecto positivo en la talla corporal promedio de los elasmobranquios (3.5% de la varianza explicada, $p = 0.01$), pero no en los peces óseos ($p = 0.53$) (Figura 3.3). La talla promedio de los elasmobranquios fue menor para la malla de 8.9 cm de apertura y mayor para la de 15.2 cm. En la malla de 8.9 cm, el 55.8% de los elasmobranquios presentó tallas de 40 a 60 cm, mientras que en la malla de 15.2 cm la talla predominante (40%) fue de 60 a 80 cm (Figura 3.3).

Las diferencias en la composición taxonómica de las capturas entre los tamaños de poro de malla fueron significativas, pero bajas (ANOSIM $R = 0.139$, $p = 0.008$). La malla de 8.9 cm presentó diferencias en la composición de especies con respecto a la malla de 14 cm ($R = 0.166$, $p = 0.012$), pero principalmente con la de 15.2 cm ($R = 0.235$, $p = 0.003$). No se encontró diferencia entre las mallas de 14 y 15.2 cm ($R = 0.139$, $p = 0.371$). El análisis SIMPER reveló que *S. sierra* y *N. troschellii* contribuyeron al 51% de la similitud en la composición de especies en la malla de 8.9 cm de apertura (Cuadro 3.4). *Sphyrna lewini*, *Selene oesterdii*, *Rhinoptera steindachneri* y *Alectis ciliaris* contribuyeron al 62.9% de la similitud en la composición de especies de las capturas de la malla 14 cm

(Cuadro 3.4). En las capturas de la malla de 15.2 cm, *S. lewini* y *R. steindachneri* aportaron el 73.1% de la similitud en la composición (Cuadro 3.4). Las diferencias en la composición de las capturas entre las mallas fueron debidas principalmente a *N. troschelli*, *S. lewini* y *S. sierra*. Estas fueron las responsables del 32.4% de las diferencias entre las mallas 8.9 y 14 cm, y del 40.8% entre las mallas 8.9 y 15.2 cm.

3.3.2. Análisis vulnerabilidad a la pesquería de trasmallos

La mayor vulnerabilidad a la pesquería de trasmallos en el Golfo Dulce la presentaron cuatro tiburones: *S. lewini* y *C. limbatus* con una vulnerabilidad muy alta, seguidos de *R. longurio* y *M. lunulatus* con vulnerabilidad alta (Cuadro 3.6, Figura 3.4). Las restantes 11 especies de elasmobranquios presentaron vulnerabilidad media y baja. Entre los peces óseos de interés comercial, la máxima vulnerabilidad fue media para los pargos *L. guttatus* y *L. peru*. Para las otras cuatro especies, fue baja (Cuadro 3.6, Figura 3.4).

Entre las especies de mayor vulnerabilidad, el tamaño de poro de malla de 8.9 cm fue el más importante para la captura de *R. longurio* y *C. limbatus*, 95% y 41% de la abundancia, respectivamente. En cambio, el 79% de los *S. lewini* y el 91% de los *M. lunulatus* se capturaron con las mallas de 14 y 15.2 cm (Cuadro 3.1).

El ámbito de productividad (P) de las especies estudiadas osciló entre 1.1 y 2.9 (Cuadro 3.6, Figura 3.4). Mientras el tiburón *S. lewini* (P = 1.1) y la raya *Aetobatus narinari* (P = 1.3) fueron las de menor productividad, la sardina agallera *O. libertate* (P = 2.9) y el roncadador *P. panamensis* (P = 2.8) tuvieron una productividad muy elevada. Cabe destacar que la mayor productividad (*Urotrygon rogersi*, P = 2) entre los elasmobranquios coincide con los valores mínimos encontrados para los peces óseos (*L. guttatus* y *L. peru*). El ámbito de susceptibilidad (S) fluctuó de 1.7 a 2.7 (Cuadro 3.6, Figura 3.4). La susceptibilidad más alta a la pesquería de trasmallos la tuvieron los tiburones *C. limbatus*, *S. lewini* y *R. longurio* y las dos especies de pargos ($2.7 \geq S \geq 2.6$). Especies como *R. leucorhynchus*, *Mobula munkiana*, *M. thurstoni*, *R. velezi*, *U. rogersi* y *U. chilensis* resultaron poco susceptibles ($1.7 \geq S \geq 1.8$).

En cuanto a vacíos de información, el coeficiente de crecimiento de Von Bertalanffy fue omitido como atributo en el APS en cuatro ocasiones (*Raja velezi*, *Rhinobatos leucorhynchus*, *R. steindachneri* y *R. longurio*), y la edad máxima y la edad de madurez sexual en una ocasión cada una (*R. velezi* y *R. leucorhynchus*, respectivamente). Para los demás atributos de productividad y los de susceptibilidad, fue posible asignar puntajes (Suplemento 3.1). La calidad general de los datos osciló de 1.3 a 2.4 (Cuadro 3.6). Las rayas *Himantura pacifica*, *R. velezi* y *R. leucorhynchus*, y las especies de peces óseos de interés comercial *D. peruvianus* y *P. panamensis*, presentaron la menor calidad de datos

(Cuadro 3.6). La disminución en la calidad provino principalmente de los atributos del índice de productividad.

3.4. DISCUSIÓN

3.4.1. Caracterización de las capturas por tamaño del poro de malla

Los resultados de la presente investigación ratifican que los trasmallos son poco selectivos con respecto a la composición taxonómica de las capturas (Millar & Fryer 1999, McClanahan & Mangi 2004). La riqueza de 88 especies observada en el presente estudio es comparable con la de Guzmán-Mora (2012), quien reportó un total de 95 especies capturadas con trasmallo en la pesca artesanal en el Golfo Dulce (con un mayor ámbito de poros de malla de 7.6 a 17.8 cm). El trasmallo es un arte de pesca estacionaria, dirigida a organismos que nadan activamente y que son retenidos en la red, según su morfología y talla corporal (Sparre & Venema 1998), más que por su taxonomía. Al carecer de selectividad taxonómica, un gran número de peces, elasmobranquios y otros grupos no objetivo, como delfines, tortugas y mamíferos marinos, son capturados incidentalmente en las pesquerías con trasmallos alrededor del mundo (Lewison *et al.* 2004, Walker *et al.* 2005, Wallace *et al.* 2010, Lewison *et al.* 2014).

El trasmallo está diseñado para capturar un ámbito de tallas específico según el poro de malla, pues éste determina el tamaño para que solo la cabeza del pez pase a través de la red y sea retenido a la altura de las agallas por enmallamiento (Sparre & Venema 1998, Hovgard & Lassen 2000). Debido a esto, se les suele denominar redes de enmalle o agalleras (Sparre & Venema 1998, La Gaceta 2005). En concordancia, en el presente estudio el tamaño de poro de malla tuvo poca influencia sobre la composición de especies de las capturas, pues solo explicó el 13.9% de la variación total. La similitud en la composición de las capturas entre las mallas de 14 y 15.2 cm se podría atribuir a los pocos milímetros de diferencia entre estos poros. Estas tendencias coinciden con Gray *et al.* (2005).

En el presente estudio, la malla de menor tamaño tendió a capturar una mayor cantidad de especies, biomasa e individuos, aunque de talla promedio pequeña. Asimismo, obtuvo la mayor producción en peso de especies objetivo, y la menor de descartes. En contraste, las mallas de 14 y 15.2 cm tendieron a capturar cada vez menos especímenes pero más grandes, por lo que registraron una biomasa similar entre ellas. Sin embargo, la malla más grande obtuvo la menor producción de especies objetivo y la máxima proporción de descartes (Cuadro 3.2). Desde la perspectiva de la pesca artesanal, la malla de 8.9 cm es la más eficiente para la captura de las especies objetivo, pero impacta un gran número de especies, así como individuos con tallas inferiores a las de primera madurez sexual (Fargier 2012, Guzmán-Mora 2012). Al contrario, la malla de 15.2 cm es la menos productiva, pues solo

capturó un 27.5% de la biomasa total, dentro de la cual se descartó el 45.7%. Otros estudios realizados con trasmallos describen patrones similares según el poro de malla, con respecto a la abundancia (Gray *et al.* 2005, Guzmán-Mora 2012, Rojo-Vázquez *et al.* 2008), la riqueza (Gray *et al.* 2005, Guzmán-Mora 2012) y el aprovechamiento de las especies (Fabi *et al.* 2002).

Aunque los peces óseos predominaron en abundancia y riqueza de especies en todas las mallas, los elasmobranquios fueron dominantes en biomasa. Esto realza la importancia de los tiburones y rayas para la dinámica trófica del Golfo Dulce (Wolff *et al.* 1996). Como depredadores de alto nivel trófico, representan un factor fundamental en la dinámica poblacional de sus presas (Heithaus 2004) y el flujo bioenergético en el sistema (Wolff *et al.* 1996), a pesar de encontrarse en pocas cantidades. El aparente incremento de tiburones en los desembarques del sector artesanal de pequeña escala en el golfo (López-Garro 2012), puede ser por a) un aumento real en la presencia y abundancia dentro del golfo, y/o b) su conversión de especie descartable a especie aprovechable. En todo caso, sus capturas podrían tener efectos sobre el nivel trófico medio de la pesquería, estimado en 5.3 hace dos décadas (Wolff *et al.* 1996), y superior al del Golfo de Nicoya (4.1; Wolff *et al.* 1998). El Golfo Dulce podría estar bajo riesgo de pesca serial (Pauly *et al.* 1998, Schiller *et al.* 2014), si los tiburones juveniles o subadultos pasan de ser especies aprovechables a especies objetivo.

Aunque el principio básico de selectividad del trasmallo es el enmallamiento a la altura de las agallas, existen otras formas de captura (Sparre & Venema 1998, Hovgard & Lassen 2000): 1) el enganchado, cuando el pez queda atrapado justo detrás del ojo, 2) el aprisionado, cuando la malla rodea al pez a la altura de la aleta dorsal, y 3) el enredo, cuando el pez es retenido por los dientes, maxilares, aletas y otras proyecciones, sin que necesariamente los organismos hayan penetrado la red. Estas formas alternativas de captura podrían relacionarse con varios de los resultados encontrados. Primero, la falta de diferencias de la talla promedio por tamaño de poro, tanto en peces óseos como en elasmobranquios (variación explicada <3.5%). Es posible que poros pequeños capturen especímenes grandes, y poros grandes atrapen peces de tallas pequeñas (Reis & Pawson 1999, Faife 2003), como se evidenció en la semejanza de los rangos de tallas por poro de malla. Segundo, los efectos diferenciales del poro de malla entre peces óseos y elasmobranquios, pues conforme se incrementó el tamaño del poro de malla, los peces óseos disminuyeron su presencia, abundancia y riqueza, en tanto que los tiburones y rayas no variaron significativamente (Figura 3.2). Mientras la mayoría de peces óseos fueron capturados por enmallamiento (obs. pers.), los elasmobranquios quedaban enredados por la morfología de sus aletas pectorales (e.g., rayas) y morros modificados (e.g. tiburones martillo), o bien, aprisionados por su cuerpo fusiforme carente de agallas expuestas (e.g., algunos tiburones juveniles).

La especie objetivo *S. sierra* y la descartable *N. troschellii* fueron las más abundantes, y caracterizaron las capturas de la malla de 8.9 cm. De manera similar, esta primera especie junto con *L.*

guttatus (especie objetivo) dominaron la producción de la pesquería artesanal con este mismo poro de malla, al interior del Golfo Dulce (Campos 1989, Guzmán-Mora 2012). En el presente estudio, las mallas de 14 y 15.2 cm presentaron en común la dominancia de elasmobranquios, como la especie aprovechable *S. lewini* y la descartable *R. steindachneri*. Contrariamente, las capturas de la pesca artesanal efectuadas con trasmallos de más de 8.9 cm de poro de malla (11.4 a 17.8 cm) se caracterizaron por la presencia de pargos (Lutjanidae, principalmente la especie objetivo *L. peru*) (Guzmán-Mora 2012). Sin embargo, cabe aclarar que aquellas faenas se realizaban a las afueras del Golfo Dulce y se desconocen los descartes previos a los desembarques. El presente estudio independiente de la pesca ha logrado demostrar que especies descartables, como *N. troschellii* y *R. steindachneri*, representan un componente importante en las capturas de trasmallo, pero sus abundancias no quedan registradas en estudios de desembarques.

3.4.2. Análisis de vulnerabilidad a la pesquería de trasmallos

Las 21 especies de ictiofauna analizadas en este estudio presentan una marcada heterogeneidad de historias de vida. Consistente con lo descrito para muchos elasmobranquios (Stobutzki *et al.* 2002, Braccini *et al.* 2006, Tovar-Ávila *et al.* 2007, Cortés *et al.* 2010, Patrick *et al.* 2010, Furlong-Estrada *et al.* 2014), la productividad biológica de los tiburones y rayas aquí analizados fue de baja a media. Contrariamente, la productividad de las especies de peces óseos de interés comercial fue de mediana a alta. La historia de vida determina la respuesta de una población a la presión pesquera (King & McFarlane 2003). Ciertas características, como la talla de madurez sexual, la fecundidad y la longevidad, influyen en la tasa intrínseca de crecimiento poblacional, la cual a su vez se asocia con la proporción de la población que puede ser removida sustentablemente por una pesquería (King & McFarlane 2003).

Entre las especies consideradas, los menores valores de productividad los presentaron elasmobranquios costero-semioceánicos de talla de mediana a grande, como *S. lewini*, *A. narinari*, *C. limbatus*, *M. munkiana* y *R. steindachneri*. En general estas especies se caracterizan por ser de crecimiento lento, maduración tardía y baja fecundidad (Dubick 2000, Bizarro *et al.* 2006, Smith & Bizarro 2006, Anislado-Tolentino *et al.* 2008, Burgess & Branstetter 2009). Otros APS aplicados a la pesquería artesanal de tiburones del Golfo de California, México, y en el complejo de tiburones del Atlántico, coincidieron en señalar una baja productividad para *S. lewini* y *C. limbatus* (Patrick *et al.* 2010, Furlong-Estrada *et al.* 2014). Los mayores valores de productividad en el presente estudio los tuvieron *O. libertate* y *P. panamensis*, peces óseos costeros considerados de crecimiento rápido, maduración temprana y alta fecundidad (Rodríguez *et al.* 1986, Vega-Corrales 2010, Lara-Mendoza & Amezcua-Martínez 2014, Robertson & Allen 2015, Froese & Pauly 2016).

La menor susceptibilidad a la pesquería de trasmallos la presentaron las rayas *R. leucorhyncus*, *R. velezi*, *U. chilensis*, *U. rogersi*, *M. munkiana* y *M. thurstoni*. Las primeras cuatro son de hábitos demersales, sedentarias y baja capacidad de nado (Robertson & Allen 2015, Froese & Pauly 2016), por lo que son poco capturadas con trasmallos. Aunque *M. munkiana* y *M. thurstoni* son pelágicas y de nado activo (Robertson & Allen 2015, Froese & Pauly 2016), factores como el bajo valor económico local (López-Garro 2012, López-Garro & Zanella 2015) y la alta sobrevivencia post-liberación (López-Garro 2012, López-Garro & Zanella 2015, obs. pers.) disminuyeron su susceptibilidad.

Los tiburones estudiados, *C. limbatus*, *S. lewini*, *R. longurio*, *M. lunulatus* y *S. tiburo*, presentaron una alta susceptibilidad ($2.7 \geq S \geq 2.3$) a la pesquería de trasmallos en el Golfo Dulce, muy similar a la de las especies objetivo de la pesca, *L. guttatus*, *L. peru* y *S. sierra* ($2.7 \geq S \geq 2.4$). Estos resultados demuestran que las especies no objetivo pueden ser tan susceptibles a la pesca como las especies objetivo (Alverson *et al.* 1994, Hall 1996, Kaiser & de Groot 2000).

La mayor vulnerabilidad a la pesquería de trasmallos en el Golfo Dulce la presentaron cuatro tiburones: *S. lewini* y *C. limbatus* ($V =$ muy alta), seguidos de *R. longurio* y *M. lunulatus* ($V =$ alta). Estas especies en conjunto representaron el 16% de la abundancia y 34% de la biomasa total de ictiofauna en el Golfo Dulce (Cuadro 3.1). Adicionalmente, aunque no son especies objetivo y tienen bajo valor comercial, han sido reportadas como importantes en las capturas de las pesquerías artesanales del golfo (Campos 1989, López-Garro 2012, López-Garro & Zanella 2015). Aunque estos cuatro tiburones son capturados por todos los tamaños de malla estudiados, *R. longurio* y *C. limbatus* fueron retenidos principalmente en la malla de 8.9 cm, mientras que la mayoría de *M. lunulatus* y *S. lewini* fueron capturados en las mallas de 14 y 15.2 cm. Por lo tanto, la pesca con trasmallos entre 8.9 y 15.2 cm de poro de malla en el Golfo Dulce afecta especies altamente vulnerables.

Entre las especies con mayor vulnerabilidad en el Golfo Dulce se destaca *S. lewini*, pues de acuerdo con la Lista Roja de especies amenazadas de La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), es vulnerable (VU) en el Atlántico Centro-Oriental y el Atlántico Sudoeste, y está en peligro (EN) en el resto del mundo (Baum *et al.* 2007; Cuadro 3.6). Todas sus etapas de vida son susceptibles a la pesca dirigida o incidental. Mientras los neonatos y juveniles son capturados en aguas costeras con la mayoría de artes de pesca (arrastre, trasmallos, cuerda y línea), los adultos son capturados en aguas abiertas con trasmallos y palangre (Holland *et al.* 1993, Fennessy 1994; Stobutzki *et al.* 2002, Baum *et al.* 2007, Scandol *et al.* 2008, White *et al.* 2008). El alto valor económico de sus aletas ha intensificado su captura (Baum *et al.* 2007, Last & Stevens 2009, CITES 2010). Las evaluaciones sugieren un descenso del 83% de su abundancia entre 1981 y 2005 en el Atlántico Noroeste (Jiao *et al.* 2009, FAO 2013) y del 98% entre 1972 y 2003 en la costa este de los Estados Unidos (Myers *et al.* 2007). En el 2013, *S. lewini* fue incluido en el Apéndice II de CITES (Lista de

Especies de Comercio Controlado, de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres).

En el Pacífico de Costa Rica, diferentes autores han reportado la presencia de *S. lewini* en capturas comerciales en aguas costeras y pelágicas (Campos 1989, Arauz *et al.* 2007, Arauz *et al.* 2008, Zanella 2008, López-Garro *et al.* 2009, Zanella *et al.* 2009, Clarke 2012, Fargier 2012, López-Garro 2012, López-Garro & Zanella 2015, Clarke *et al.* 2016). Adicionalmente, la Isla del Coco, ha sido identificada como un sitio oceánico de agregación de adultos de esta especie (Hearn *et al.* 2010a, b, Bessudo *et al.* 2011). White *et al.* (2015) documentaron un declive en la abundancia de *S. lewini* del 45% en las últimas dos décadas, para el Parque Nacional Isla del Coco, un área marina protegida de no-pesca. El Golfo Dulce se identificó como una posible área de nacimiento y crianza de esta especie (López-Garro 2012, López-Garro & Zanella 2015, Zanella & López-Garro 2015, Capítulo II). Por esta razón, es fundamental considerar el papel del Golfo Dulce en el ciclo reproductivo de *S. lewini*, en el manejo integral de la especie y sus hábitats esenciales.

Este análisis de vulnerabilidad basado en productividad y susceptibilidad es el primero para la ictiofauna costera de Costa Rica. La gama de valores de vulnerabilidad y categorías de vulnerabilidad ecológica de las especies estudiadas, sugiere que a pesar de que el APS de Patrick *et al.* (2010) fue desarrollado para zonas templadas, es también aplicable a pesquerías tropicales, bajo el contexto de las condiciones locales y la disponibilidad de información. Sin embargo, se debe tomar en cuenta que pueden existir diferencias sustanciales en los parámetros biológicos y demográficos entre las poblaciones de una misma especie, según la zona geográfica (Patrick *et al.* 2010, Hobday *et al.* 2011).

3.5. IMPLICACIONES PARA EL MANEJO

Los resultados de este estudio apoyan la decisión de prohibir en forma permanente el uso de trasmallos en el AMPR-GD. A pesar de que la selectividad de especies tiende a aumentar con el poro de malla, algunos elasmobranquios de vulnerabilidad muy alta, como *S. lewini*, predominaron en las capturas de las mallas de poro grande (14 y 15.2 cm).

La similitud en la susceptibilidad de las especies de tiburón aprovechables (*C. limbatus*, *S. lewini*, *R. longurio*, *M. lunulatus* y *S. tiburo*) y las objetivo (*L. guttatus* y *L. peru*), señala la necesidad de considerar la vulnerabilidad de las especies no objetivo al tomar decisiones de manejo (Kaiser & de Groot 2000). Aunque el escaso valor económico de las especies aprovechables se refleja en una baja prioridad de investigación (Pope *et al.* 2000), es crucial incorporar información ecológica de los tiburones en las estrategias de manejo pesquero del Golfo Dulce. Por sus características de historia de vida, los elasmobranquios tienden a ser uno de los grupos taxonómicos más vulnerables a la presión

pesquera (Casey & Myers 1998, Jennings *et al.* 1999, Dulvy 2002, King & McFarlane 2003, Musick & Bonfil 2005).

Sphyrna lewini y *C. limbatus* ejemplifican la elevada vulnerabilidad de las especies migratorias y evidencian la importancia de la conectividad biológica entre ecosistemas marinos. Aunque la regulación de la actividad pesquera en el AMPR-GD puede contribuir en cierta medida a la protección de fases inmaduras, es fundamental la cooperación internacional y el establecimiento de redes de áreas marinas protegidas, que cubran las necesidades de los diferentes estados ontogenéticos, con el fin de promover su conservación (Graham *et al.* 2016).

Con base en los resultados, se recomienda enfocar los esfuerzos de investigación, manejo y conservación en el Golfo Dulce hacia las especies con vulnerabilidad muy alta y alta, particularmente *S. lewini*, *C. limbatus*, *R. longurio* y *M. lunulatus*. Esto es reforzado por el hecho de que las primeras tres especies podrían estar usando el Golfo Dulce como área de nacimiento y crianza (Capítulo II). De igual manera, especies de vulnerabilidad media como *L. guttatus* y *L. peru*, pero que son objetivo de la pesca artesanal, requieren la formulación e implementación de medidas de manejo que promuevan su aprovechamiento sostenible. La baja calidad de datos para el índice de productividad de *H. pacifica*, *R. velezi*, *R. leucorhynchus*, *D. peruvianus* y *P. panamensis*, señala la necesidad de investigaciones que permitan completar su información biológica.

Ampliar el APS a las especies de ictiofauna objetivo, aprovechables y descartables de todas las pesquerías que operan en el golfo, permitiría considerar el efecto acumulativo que pueden tener las diferentes pesquerías sobre algunas especies. La determinación de la vulnerabilidad relativa de las especies y la identificación de vacíos de información, ayudarían a delinear y priorizar políticas integrales de investigación y manejo pesquero (Furlong-Estrada *et al.* 2014).

Si bien el uso de trasmallos como arte de pesca es incompatible con la sostenibilidad de los recursos pesqueros del AMPR-GD, constituyen una herramienta valiosa para monitorear a largo plazo el estado de la diversidad íctica, pelágica y demersal (Hovgard & Lassen 2000, Gray *et al.* 2005). Se recomienda restringir su uso solo para fines científicos, con lances de duración restringida y paños de corta extensión. Con base en las escasas diferencias estadísticamente significativas encontradas entre las mallas de 14 y 15.2 cm, para fines científicos y de monitoreo se sugiere sustituir el uso de la malla de 14 cm (5.5") por una de 11.4 cm (4.5"). De este modo, las investigaciones contarían con intervalos más equivalentes entre los poros de malla.

CUADROS Y FIGURAS

Cuadro 3.1. Abundancia (N) y biomasa (B, kg en peso fresco) de las especies de ictiofauna capturadas con trasmallos de diferente poro de malla en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). La categoría de uso de cada especie es indicada junto a su nombre: objetivo (O), aprovechable (A) y descartable (D).

Orden	Familia	Especie	Total		Poro de malla					
			N	B	8.9 cm		14 cm		15.2 cm	
					N	B	N	B	N	B
Elasmobranchii										
Carcharhiniformes	Carcharhinidae	<i>Carcharhinus limbatus</i> (A)	31	88.72	13	41.12	11	27.24	7	20.36
		<i>Rhizoprionodon longurio</i> (A)	43	36.70	41	33.42	1	2.70	1	0.58
	Sphyrnidae	<i>Sphyrna lewini</i> (A)	72	126.43	15	35.35	32	43.17	25	47.91
Myliobatiformes	Triakidae	<i>Sphyrna tiburo</i> (A)	3	15.72	1	7.60	2	8.12		
		<i>Mustelus lunulatus</i> (A)	11	45.52	1	4.75	5	20.67	5	20.10
	Dasyatidae	<i>Dasyatis dipterura</i> (D)	3	46.00	2	35.50			1	10.50
		<i>Himantura pacifica</i> (D)	2	20.05	1	10.25			1	9.80
		<i>Aetobatus laticeps</i> (D)	4	24.87	1				3	24.87
	Myliobatidae	<i>Mobula munkiana</i> (D)	5	33.96			5	33.96		
		<i>Mobula thurstoni</i> (D)	2	3.65			1	2.35	1	1.30
		<i>Rhinoptera steindachneri</i> (D)	11	40.31			5	15.57	6	24.74
		<i>Urotrygon chilensis</i> (D)	1	0.51	1	0.51				
Urotrygonidae	<i>Urotrygon rogersi</i> (D)	1	0.14	1	0.14					
	<i>Raja velezi</i> (D)	1	2.18					1	2.18	
	<i>Rhinobatos leucorhynchus</i> (D)	2	0.96	1	0.24	1	0.72			
Subtotal		192	485.71	78	168.8	7	63	154.50	51	162.34
Osteichthyes										
Albuliformes	Albulidae	<i>Albula nemoptera</i> (D)	2	1.20	2	1.20				
Aulopiformes	Synodontidae	<i>Synodus scituliceps</i> (D)	2	0.33	1	0.05	1	0.28		
		<i>Synodus sechurae</i> (D)	2	0.32	2	0.32				
Clupeiformes	Clupeidae	<i>Opisthonema libertate</i> (A)	158	9.42	106	6.01	52	3.41		
		<i>Opisthonema medirastre</i> (A)	13	0.90	10	0.68	2	0.15	1	0.08
	Engraulidae	<i>Anchoa ischana</i> (D)	1	0.01	1	0.01				
		<i>Cetengraulis mysticetus</i> (D)	1	0.03	1	0.03				
		<i>Odontognathus panamensis</i> (D)	1	0.22			1	0.22		
Elopiformes	Elopidae	<i>Elops affinis</i> (A)	1	0.90					1	0.90
Gonorynchiformes	Chanidae	<i>Chanos chanos</i> (D)	2	15.63	1	6.64			1	8.99
Perciformes	Acanthuridae	<i>Acanthurus xanthopterus</i> (D)	3	2.97	1	0.17	1	1.50	1	1.30
		<i>Prionurus laticlavus</i> (D)	2	1.73			2	1.73		
	Carangidae	<i>Alectis ciliaris</i> (A)	9	5.18	4	1.36	5	3.82		
		<i>Carangoides otrynter</i> (A)	16	14.16	6	3.07	2	0.66	8	10.43
		<i>Caranx caballus</i> (A)	1	0.32	1	0.32				
		<i>Caranx caninus</i> (A)	12	3.52	11	3.07			1	0.45
		<i>Gnathanodon speciosus</i> (A)	16	20.39	3	3.11	4	4.82	9	12.46
		<i>Oligoplites altus</i> (A)	5	1.95	4	1.23	1	0.72		
		<i>Oligoplites refulgens</i> (A)	1	0.03			1	0.03		
		<i>Selene brevoortii</i> (A)	11	1.93	6	0.92	1	0.32	4	0.69
		<i>Selene orstedii</i> (A)	7	1.77	1	0.06	6	1.71		
		<i>Selene peruviana</i> (A)	16	2.62	13	2.21	3	0.42		
	<i>Trachinotus kennedyi</i> (A)	1	3.68					1	3.68	
	Chaetodontidae	<i>Chaetodon humeralis</i> (D)	1	0.07	1	0.07				
	Ephippidae	<i>Chaetodipterus zonatus</i> (D)	45	14.78	4	1.50	39	12.19	2	1.09
		<i>Parapsetus panamensis</i> (A)	2	1.08	1	0.14	1	0.95		
	Gerreidae	<i>Diapterus peruvianus</i> (A)	16	2.21	16	2.21				
	Haemulidae	<i>Eucinostomus gracilis</i> (D)	1	0.08	1	0.08				
		<i>Anisotremus caesiatus</i> (A)	5	1.02	5	1.02				
		<i>Anisotremus taeniatus</i> (A)	10	4.22	7	2.39	3	1.83		
<i>Genyatremus dovii</i> (A)		3	0.57	2	0.41	1	0.16			
<i>Haemulon flavigutatum</i> (A)		37	15.64	37	15.64					
<i>Haemulon scudderii</i> (A)		25	8.01	24	7.81			1	0.20	
<i>Haemulon sexfasciatum</i> (A)	5	6.21	2	2.85	2	1.90	1	1.46		

		<i>Pomadasyd panamensis</i> (A)	11	2.78	11	2.78				
Kyphosidae		<i>Kyphosus elegans</i> (A)	31	12.57	30	11.85	1	0.73		
		<i>Sectator ocyurus</i> (D)	16	9.15	8	4.91	8	4.24		
Labridae		<i>Halichoeres nicholai</i> (D)	1	0.39	1	0.39				
Lutjanidae		<i>Lutjanus guttatus</i> (O)	2	1.18	2	1.18				
		<i>Lutjanus peru</i> (O)	1	0.32	1	0.32				
Nematistiidae		<i>Nematistius pectoralis</i> (A)	1	5.20	1	5.20				
Pomacanthidae		<i>Pomacanthus zonipectus</i> (D)	1	0.38			1	0.38		
Priacanthidae		<i>Pristigenys serrula</i> (D)	1	0.15	1	0.15				
Scaridae		<i>Scarus ghobban</i> (A)	22	18.92	16	12.03	5	5.80	1	1.10
Sciaenidae		<i>Cynoscion phoxocephalus</i> (A)	3	2.42	3	2.42				
		<i>Cynoscion reticulatus</i> (A)	3	1.80	2	1.39	1	0.41		
		<i>Isopisthus remifer</i> (A)	1	0.17			1	0.17		
		<i>Larimus argenteus</i> (A)	4	0.70	4	0.70				
		<i>Menticirrhus paitensis</i> (A)	1	0.70	1	0.70				
		<i>Micropogonias altipinnis</i> (O)	6	13.86	1	0.35	3	8.81	2	4.70
		<i>Nebris occidentalis</i> (A)	1	0.14	1	0.14				
		<i>Paralonchurus petersii</i> (A)	2	1.55	2	1.55				
Scombridae		<i>Euthynnus lineatus</i> (A)	2	1.56	2	1.56				
		<i>Sarda orientalis</i> (A)	1	1.05	1	1.05				
		<i>Scomberomorus sierra</i> (O)	61	41.17	54	36.79	5	3.32	2	1.07
Serranidae		<i>Paranthias colonus</i> (A)	2	1.07	2	1.07				
Sphyraenidae		<i>Sphyraena ensis</i> (A)	1	0.13	1	0.13				
Stromateidae		<i>Pepilus medius</i> (D)	7	0.83	7	0.83				
		<i>Pepilus snyderi</i> (D)	14	2.63	14	2.63				
Pleuronectiformes	Paralichthyidae	<i>Citharichthys platophrys</i> (D)	1	0.11	1	0.11				
		<i>Cyclopsitta querna</i> (A)	6	3.73	2	1.33	3	1.66	1	0.74
		<i>Syacium latifrons</i> (D)	10	1.14	7	0.78	1	0.28	2	0.09
Scorpaeniformes	Triglidae	<i>Prionotus ruscarius</i> (D)	1	0.12	1	0.12				
Siluriformes	Ariidae	<i>Bagre pinnimaculatus</i> (A)	5	2.73	5	2.73				
		<i>Cathorops fuerthii</i> (D)	1	0.22	1	0.22				
		<i>Cathorops steindachneri</i> (D)	2	1.00	2	1.00				
		<i>Notarius troschelii</i> (D)	108	88.04	93	60.87	6	8.88	9	18.29
		<i>Occidentarius platypogon</i> (D)	15	6.81	15	6.81				
Syngnathiformes	Syngnathidae	<i>Hippocampus ingens</i> (D)	1	0.01					1	0.01
Tetraodontiformes	Balistidae	<i>Balistes polylepis</i> (D)	5	3.90	1	0.71	1	0.51	3	2.68
		<i>Pseudobalistes naufragium</i> (D)	1	0.88					1	0.88
		<i>Sufflamen verres</i> (D)	1	0.31	1	0.31				
	Monacanthidae	<i>Aluterus monoceros</i> (A)	6	5.41	3	3.00	3	2.41		
Subtotal			792	378.31	572	232.64	167	74.40	53	71.27

Cuadro 3.2. Abundancia (número de ind.) y biomasa (kg en peso fresco) por categoría de uso de la ictiofauna capturada con trasmallos de 8.9, 14 y 15.2 cm de poro de malla en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica (2011-2014).

Uso	Abundancia (número de ind.)				Biomasa (kg)			
	<i>8.9 cm</i>	<i>14 cm</i>	<i>15.2 cm</i>	<i>Total</i>	<i>8.9 cm</i>	<i>14 cm</i>	<i>15.2 cm</i>	<i>Total</i>
Aprovechable	412	149	67	628	225.36	133.98	121.14	464.71
Descartable	180	73	33	286	137.57	82.81	106.72	327.09
Objetivo	58	8	4	70	38.64	12.13	5.77	56.53
Total	650	230	104	984	401.57	228.92	233.63	848.33

Cuadro 3.3. Resultados del análisis Delta GLM que evalúa el efecto del tamaño del poro de malla sobre la abundancia ($\text{ind} \times 1.5 \text{ h}^{-1}$), biomasa ($\text{kg} \times 1.5 \text{ h}^{-1}$) y riqueza ($(\# \text{ spp} \times 1.5 \text{ h}^{-1})$) de elasmobranquios y peces óseos en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Grados de libertad (g.l.), varianza, grados de libertad residuales (g.l. res.), varianza residual (Var. res.) y valores de p para el Chi-cuadrado de los submodelos binomiales y la prueba F de los submodelos lognormales. Los valores significativos de p ($\alpha = 0.05$) están señalados en negrita.

Submodelo	Elasmobranquios					Peces óseos				
	Df	Varianza	Resid. Df	Var. Res.	p	Df	Varianza	Resid. Df	Var. Res.	p
<i>Binomial</i>										
Nulo			808	513.1				808	900.4	
Poro malla	2	0.32	806	512.8	0.850	2	72.97	806	827.4	<0.001
<i>Lognormal abundancia</i>										
Nulo			77	40.3				197	171.6	
Poro malla	2	0.52	75	39.8	0.613	2	8.96	195	162.6	0.005
<i>Lognormal biomasa</i>										
Nulo			76	99.4				197	347.5	
Poro malla	2	1.20	74	98.2	0.638	2	1.66	195	345.8	0.626
<i>Lognormal riqueza</i>										
Nulo			77	3.7				197	48.7	
Poro malla	2	0.08	75	3.7	0.442	2	3.27	195	45.4	0.001

Cuadro 3.4. Promedios de abundancia y similitud, desviación estándar (DE) de similitud y porcentaje de contribución de las especies de elasmobranquios y peces óseos en el análisis SIMPER, entre tamaños de poro de malla de trasmallos en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). Solo se muestran las especies que contribuyen hasta el 90% de la similitud promedio acumulada.

Especies	Abundancia promedio	Similitud promedio	DE similitud	Contribución %	Contribución acumulada %
Malla 8.9 cm (Similitud promedio = 11.59)					
<i>Scomberomorus sierra</i>	0.16	4.2	0.63	36.1	36.1
<i>Notarius troschelii</i>	0.5	2.0	0.37	17.0	53.1
<i>Carangoides otrynter</i>	0.02	0.8	0.24	7.2	60.3
<i>Scarus ghobban</i>	0.04	0.7	0.19	5.8	66.1
<i>Sphyrna lewini</i>	0.07	0.6	0.27	5.5	71.6
<i>Diapterus peruvianus</i>	0.11	0.6	0.36	4.9	76.5
<i>Selene peruviana</i>	0.05	0.5	0.4	4.1	80.6
<i>Haemulon scudderii</i>	0.05	0.4	0.12	3.0	83.7
<i>Pomadasys panamensis</i>	0.07	0.3	0.26	2.5	86.1
<i>Peprius snyderi</i>	0.07	0.3	0.29	2.4	88.5
<i>Syacium latifrons</i>	0.03	0.2	0.17	2.0	90.5
Malla 14 cm (Similitud promedio = 8.02)					
<i>Sphyrna lewini</i>	0.14	2.0	0.33	24.6	24.6
<i>Selene orstedii</i>	0.04	1.3	0.28	16.3	40.9
<i>Rhinoptera steindachneri</i>	0.02	0.9	0.26	11.2	52.1
<i>Alectis ciliaris</i>	0.02	0.9	0.22	10.8	62.9
<i>Scarus ghobban</i>	0.02	0.7	0.19	8.9	71.8
<i>Chaetodipterus zonatus</i>	0.09	0.7	0.29	8.8	80.5
<i>Carcharhinus limbatus</i>	0.05	0.4	0.2	4.3	84.9
<i>Notarius troschelii</i>	0.04	0.3	0.2	4.3	89.1
<i>Gnathanodon speciosus</i>	0.01	0.2	0.23	2.6	91.8
Malla 15.2 cm (Similitud promedio = 12.74)					
<i>Sphyrna lewini</i>	0.12	5.6	0.5	43.9	43.9
<i>Rhinoptera steindachneri</i>	0.03	3.7	0.26	29.2	73.1
<i>Carangoides otrynter</i>	0.03	1.1	0.32	8.8	81.9
<i>Carcharhinus limbatus</i>	0.03	0.9	0.18	6.8	88.7
<i>Gnathanodon speciosus</i>	0.02	0.6	0.13	5.0	93.7

Cuadro 3.5. Atributos de productividad y susceptibilidad usados para evaluar la vulnerabilidad a la sobrepesca de las principales especies de interés comercial y los elasmobranquios a la pesquería de trasmallos en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica.

Atributos de productividad	Baja (1)	Media (2)	Alta (3)
Edad máxima (años)	>30	10-30	<10
Talla máxima (cm)	>150	60-150	<60
Coefficiente de crecimiento von Bertalanffy (k)	<0.15	0.15-0.25	>0.25
Fecundidad (crías por año)	<10 ²	10 ² -10 ³	>10 ⁴
Estrategia reproductiva	Vivíparos	Ovíparos demersales	Difusión múltiple
Edad de madurez	>4 años	2-4 años	<2 años
Talla de madurez	>200 cm	40-200 cm	<40 cm
Nivel trófico medio	>3.5	2.5 - 3.5	<2.5
Atributos de susceptibilidad	Baja (1)	Media (2)	Alta (3)
Estrategia de manejo	Las poblaciones objetivo tienen límites de captura y otras medidas de manejo; las poblaciones no objetivo son monitoreadas	Las poblaciones objetivo tienen límites de captura y otras medidas de manejo	Las poblaciones objetivo no tienen límites de captura ni medidas de manejo; las poblaciones no objetivo no son monitoreadas
Concentración geográfica	La población está distribuida en >50% de su rango total	La población está distribuida en 25% a 50% de su rango total	La población está distribuida en <25% de su rango total
Superposición vertical	<25% de la población ocurre en las profundidades donde se pesca	Entre 25% y 50% de la población ocurre en las profundidades donde se pesca	>50% de la población ocurre en las profundidades donde se pesca
Migraciones estacionales	Las migraciones estacionales disminuyen la superposición con la pesca	Las migraciones estacionales no afectan significativamente la superposición con la pesca	Las migraciones estacionales aumentan su superposición con la pesca
Cardúmenes/Agregación	Las respuestas de comportamiento disminuyen la probabilidad de captura del arte de pesca	Las respuestas de comportamiento no afectan significativamente la probabilidad de captura del arte de pesca	Las respuestas de comportamiento aumentan la probabilidad de captura del arte de pesca
Morfología afecta la captura	La morfología es poco susceptible al arte de pesca	La morfología es moderadamente susceptible al arte de pesca	La morfología es altamente susceptible al arte de pesca
Supervivencia postliberación	>67%	33 -67%	<33%
Conveniencia/valor económico	La especie no tiene interés para la pesquería	La especie tiene interés intermedio para la pesquería	La especie es de alto interés para la pesquería
Impacto sobre hábitat	Los efectos adversos son mínimos o ausentes	Efectos adversos altos pero son mitigados	Efectos adversos altos y no son mitigados

Cuadro 3.6. Niveles de vulnerabilidad y valores de Vulnerabilidad (V), según los resultados del Análisis de Productividad (P) y Susceptibilidad (S) aplicado a las especies de peces de interés comercial y los elasmobranquios en la pesquería de trasmallos en el Golfo Dulce, Costa Rica. Se indica además la calidad de los datos general y por índice, así como la categoría de la lista roja según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN): EN (en peligro crítico), NT (casi amenazada), LC (preocupación menor), DD (datos insuficientes) y NE (no evaluada).

Especie	P	S	V	Vulnerabilidad	UICN	Calidad de los datos		
						General	P	S
<i>Aetobatus narinari</i>	1.3	1.9	1.9	Medio	NT	1.9	1.8	2.1
<i>Carcharhinus limbatus</i>	1.4	2.7	2.3	Muy Alto	NT	1.5	1.8	1.3
<i>Dasyatis dipterura</i>	1.6	2.0	1.7	Bajo	DD	1.9	1.8	2.0
<i>Himantura pacifica</i>	1.6	2.0	1.7	Bajo	NE	2.4	2.5	2.3
<i>Mobula munkiana</i>	1.4	1.8	1.8	Medio	NT	2.0	2.1	1.9
<i>Mobula thurstoni</i>	1.5	1.8	1.7	Bajo	NT	2.0	2.1	1.9
<i>Mustelus lumulatus</i>	1.5	2.3	2	Alto	LC	1.8	2	1.7
<i>Raja velezi</i>	1.5	1.8	1.7	Bajo	DD	2.3	2.5	2.1
<i>Rhinobatos leucorhynchus</i>	1.8	1.7	1.3	Bajo	NT	2.4	2.5	2.2
<i>Rhinoptera steindachneri</i>	1.4	2.1	1.9	Medio	NT	2.1	2.4	1.8
<i>Rhizoprionodon longurio</i>	1.6	2.6	2.1	Alto	DD	1.7	2.1	1.3
<i>Sphyrna lewini</i>	1.1	2.7	2.5	Muy Alto	EN	1.4	1.8	1.1
<i>Sphyrna tiburo</i>	1.6	2.3	1.9	Medio	LC	1.8	1.8	1.8
<i>Urotrygon chilensis</i>	1.8	1.8	1.5	Bajo	DD	2.1	1.8	2.3
<i>Urotrygon rogersi</i>	2.0	1.8	1.3	Bajo	DD	2.1	1.8	2.3
<i>Diapterus peruvianus</i>	2.3	2.2	1.4	Bajo	LC	2.3	2.5	2.1
<i>Lutjanus guttatus</i>	2.0	2.6	1.8	Medio	LC	1.8	2.0	1.6
<i>Lutjanus peru</i>	2.0	2.6	1.8	Medio	LC	1.8	2.1	1.4
<i>Opisthonema libertate</i>	2.9	2.1	1.1	Bajo	LC	1.3	1.4	1.2
<i>Pomadasys panamensis</i>	2.8	2.3	1.4	Bajo	LC	2.3	2.5	2.1
<i>Scomberomorus sierra</i>	2.1	2.4	1.7	Bajo	LC	1.6	2.1	1.1

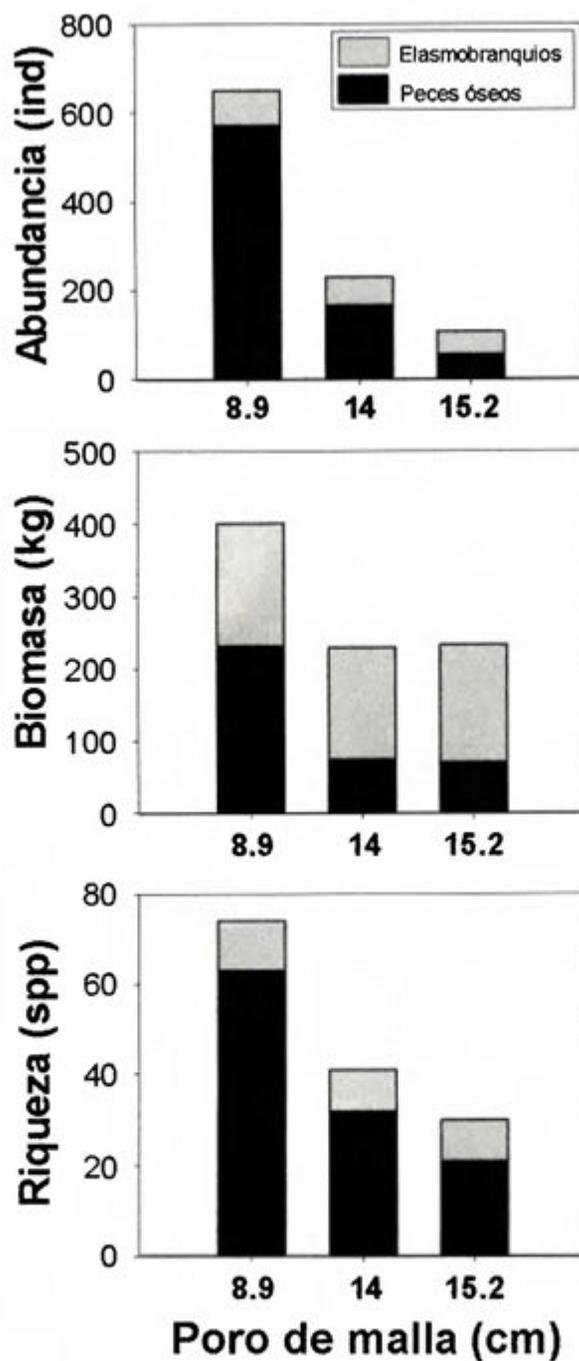


Figura 3.1. Totales de abundancia (individuos), biomasa (kg) y riqueza de especies de elasmobranquios y peces óseos por tamaño de poro de malla de trasmallo en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). N = 271 lances por poro de malla.

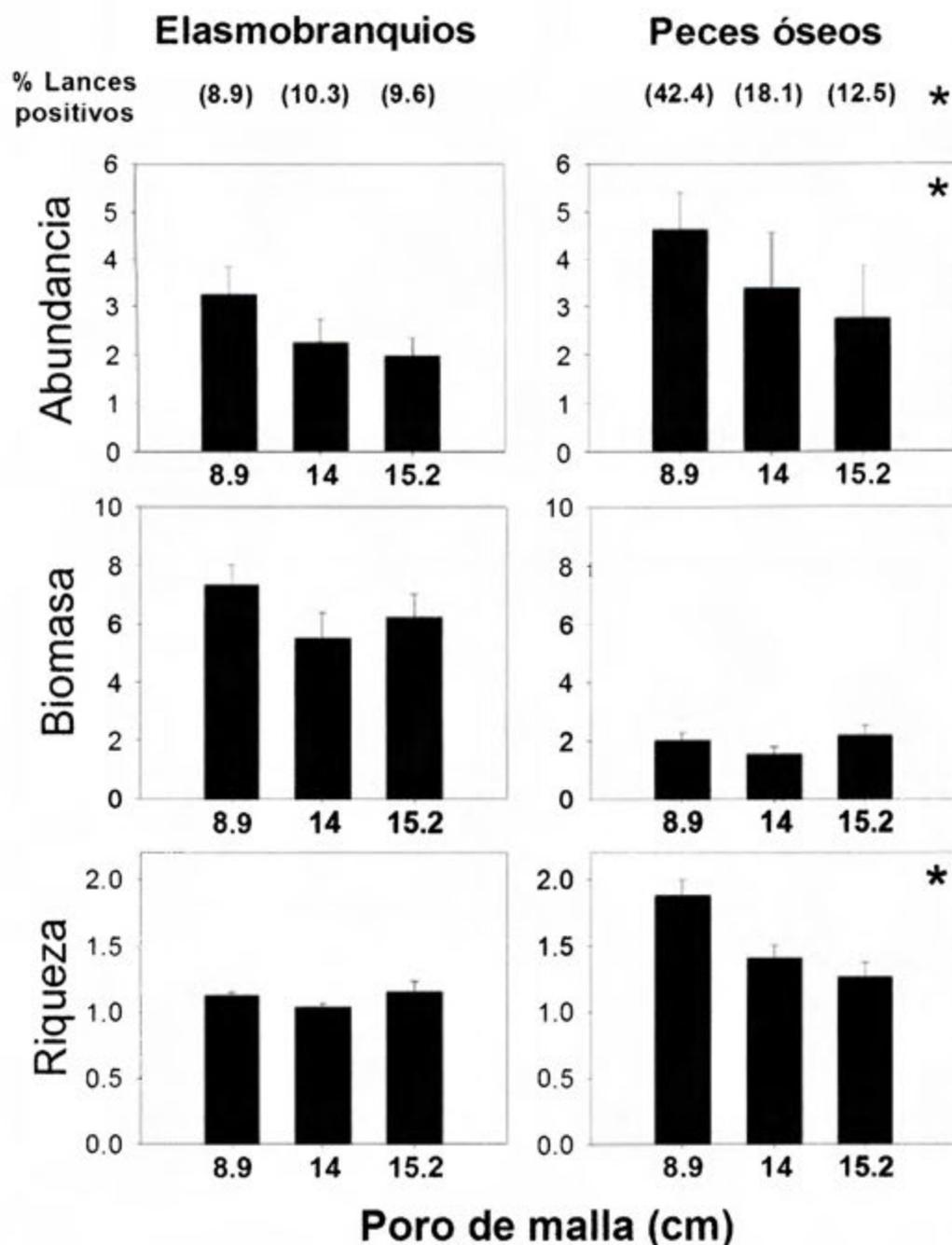


Figura 3.2. Abundancia (ind x 1.5 h⁻¹), biomasa (kg x 1.5 h⁻¹) y riqueza (spp x 1.5 h⁻¹) promedio (\pm Error estándar) (solo lances positivos) de elasmobranquios y peces óseos por tamaño de poro de malla de trasmallo en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). El porcentaje de lances con capturas positivas está indicado en paréntesis encima de cada columna. Diferencias significativas están señaladas con asterisco.

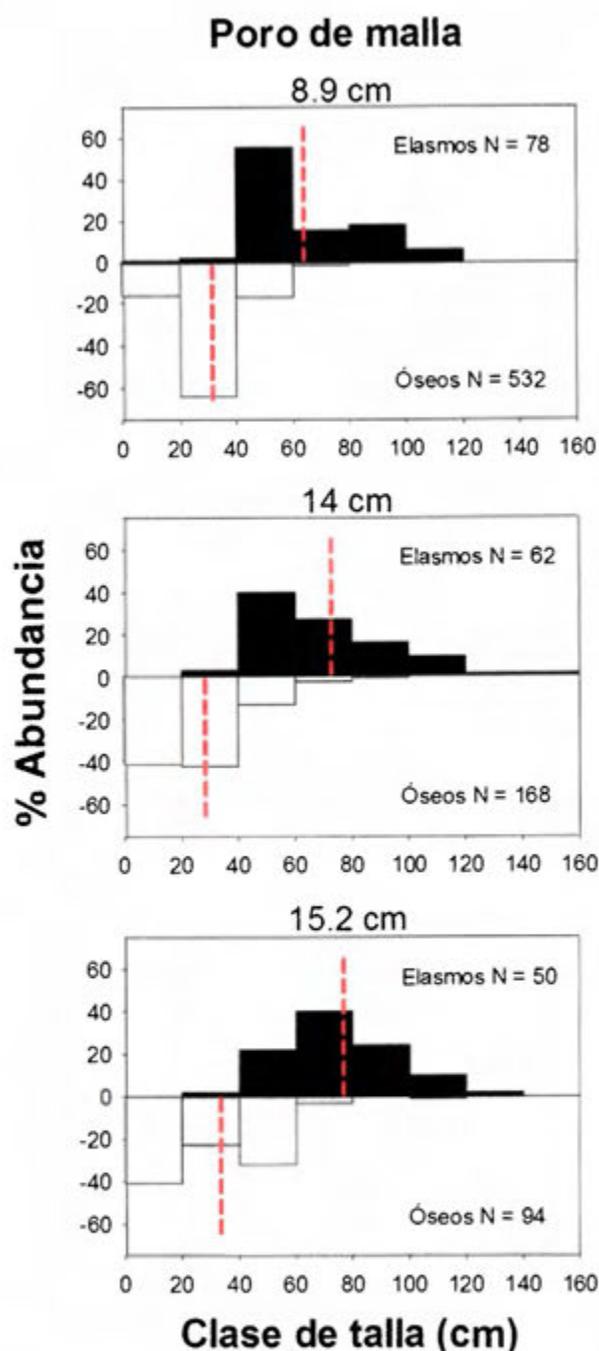


Figura 3.3. Distribuciones de frecuencias de tallas de elasmobranchios y peces óseos por tamaño de poro de malla del trasmallo en el Golfo Dulce, Costa Rica (2011-2014). La talla corporal (cm) está expresada en longitud total para la mayoría de especies y en ancho del disco para algunas rayas. La talla corporal promedio está indicada con una línea punteada roja.

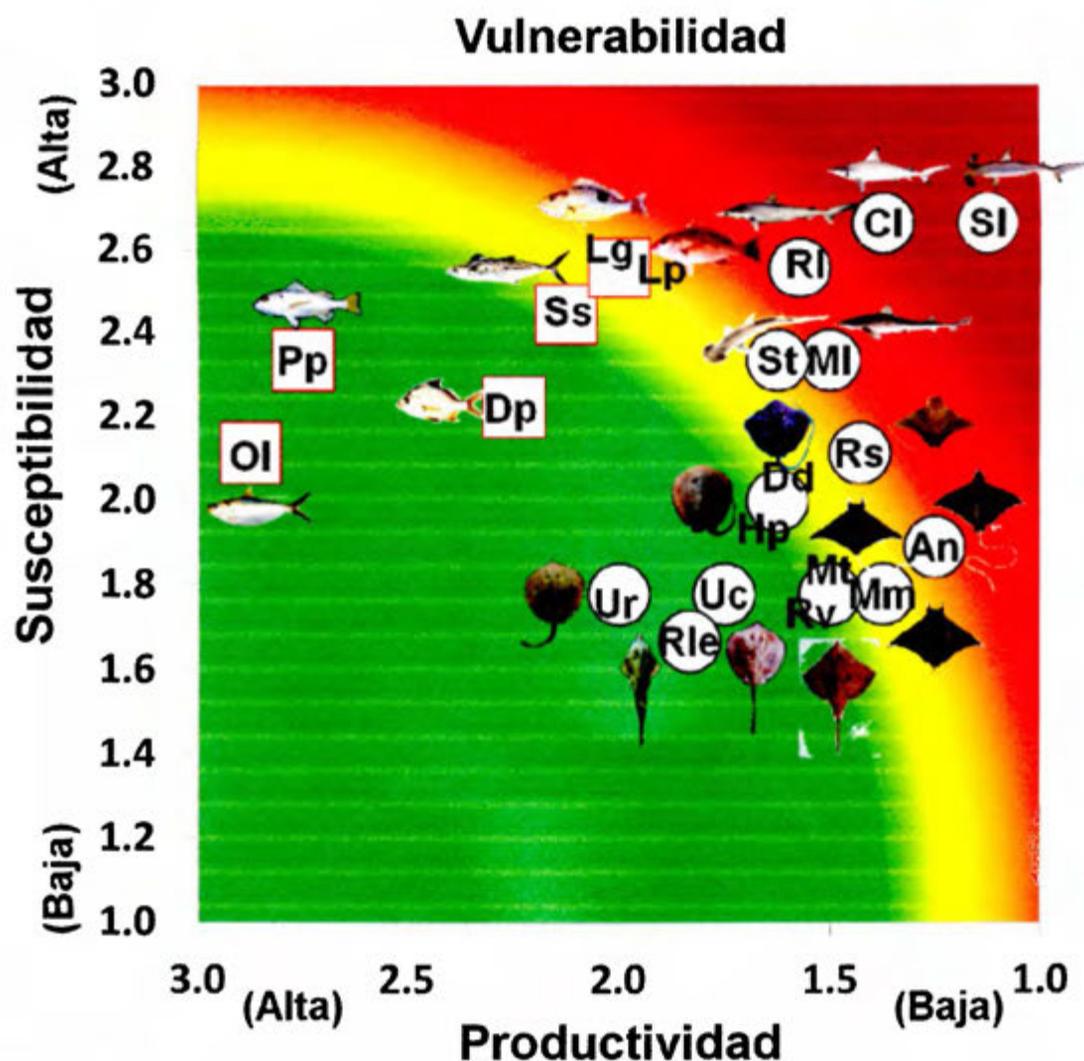


Figura 3.4. Productividad, susceptibilidad y vulnerabilidad de las principales especies de interés comercial y los elasmobranquios a la pesquería de trasmallos en el Golfo Dulce, Costa Rica. Las especies de elasmobranquios están representadas en círculos con contorno negro y las de interés comercial círculos con contorno rojo. Se usaron las siguientes abreviaturas para las especies: *Aetobatus narinari* (An), *Carcharhinus limbatus* (Cl), *Dasyatis dipterura* (Dd), *Himantura pacifica* (Hp), *Mobula munkiana* (Mm), *Mobula thurstoni* (Mt), *Mustelus lunulatus* (MI), *Raja velezi* (Rv), *Rhinobatos leucorhynchus* (Rle), *Rhinoptera steindachneri* (Rs), *Rhizoprionodon longurio* (RI), *Sphyrna lewini* (SI), *Sphyrna tiburo* (St), *Urotrygon chilensis* (Uc), *Urotrygon rogersi* (Ur), *Diapterus peruvianus* (Dp), *Lutjanus guttatus* (Lg), *Lutjanus peru* (Lp), *Opisthonema libertate* (Ol), *Pomadasys panamensis* (Pp) y *Scomberomorus sierra* (Ss).

Referencias	9,	14,	13,	13,	4,	42,	18,	7,	5,	20,	32,	14,	28,	54,	28,	2,	6,	6,	3,	2,	1,
	16,	30,	19,	19,	15,	52,	36,	24,	15,	23,	38,	22,	48,	59	45,	28,	26,	8,	28,	11,	10,
	29,	44,	59,	59,	42,	59,	55,	25,	21,	28,	41,	27,	58,		51,	44,	43,	12,	35,	28,	17,
	37,	55,			59,	61,	59,	46,	39,	59	50,	31,	59		59	53,	44,	28,	59	43,	40,
	59,	59			60	62	61	59	59		56,	34,			59	59	59	33,		44,	43,
	47										59	55,						43,		49,	44,
												57,						44,		59	59
												59						59			

¹Sturm 1978, ²Abu-Hakima 1984, ³Rodríguez *et al.* 1986, ⁴Villavicencio-Garayzar 1991, ⁵McEachran & N. di Sciara 1995, ⁶Rojas 1996, ⁷Grove & Lavenberg 1997, ⁸Rocha-Olivares 1998, ⁹Dubick 2000, ¹⁰Aguirre-Villaseñor *et al.* 2006, ¹¹Pajuelo *et al.* 2003, ¹²Santamaria-Miranda *et al.* 2003, ¹³Smith 2004, ¹⁴Fowler *et al.* 2005, ¹⁵Bizarro 2006, ¹⁶Kyne *et al.* 2006, ¹⁷Medina-Gómez 2006, ¹⁸Pérez-Jiménez 2006, ¹⁹Smith *et al.* 2006, ²⁰Smith & Bizarro 2006, ²¹Soler 2006, ²²Baum *et al.* 2007, ²³Bizarro *et al.* 2007, ²⁴Navia *et al.* 2007, ²⁵Sulikowski *et al.* 2007, ²⁶Amezcuca *et al.* 2006, ²⁷Anislado-Tolentino *et al.* 2008, ²⁸Robertson & Allen 2008, ²⁹Schluessel 2008, ³⁰Burgess & Branstetter 2009, ³¹Gallegos-Camacho 2009, ³²Smith *et al.* 2009, ³³Soto-Rojas *et al.* 2009, ³⁴Bejarano-Álvarez *et al.* 2011, ³⁵Vega-Corrales 2010, ³⁶Pérez-Jiménez & Sosa-Nishizaki 2010, ³⁷Schluessel *et al.* 2010, ³⁸Corro-Espinosa *et al.* 2011, ³⁹Payán *et al.* 2011, ⁴⁰Robles-Cota 2011, ⁴¹Tovar-Ávila *et al.* 2011, ⁴²Cuevas-Zimbrón *et al.* 2012, ⁴³Fargier 2012, ⁴⁴Guzmán-Mora 2012, ⁴⁵Mejía-Falla *et al.* 2012, ⁴⁶Clarke *et al.* 2014, ⁴⁷Sherter & Micheli 2011, ⁴⁸Frazier *et al.* 2014, ⁴⁹Lara-Mendoza & Amezcuca-Martínez 2014, ⁵⁰Furlong-Estrada *et al.* 2014, ⁵¹Mejía-Falla *et al.* 2014, ⁵²Croll *et al.* 2015, ⁵³Gallardo-Cabello *et al.* 2015, ⁵⁴Guzmán-Castellanos 2015, ⁵⁵López-Garro & Zanella 2015, ⁵⁶Márquez-Farías *et al.* 2005, ⁵⁷Zanella & López-Garro 2015, ⁵⁸Cortés *et al.* 2016, ⁵⁹Froese & Pauly 2016, ⁶⁰Pardo *et al.* 2016, ⁶¹Pérez-Jiménez *et al.* 2016, ⁶²Walls *et al.* 2016).

REFERENCIAS

- Abu-Hakima, R. 1984. Comparison of aspects of the reproductive biology of *Pomadasys*, *Otolithes* and *Pampus* spp. in Kuwaiti waters. *Fish. Res.* 2: 177-200.
- Aguirre-Villaseñor, H., E. Morales-Bojórquez, R. E. Morán-Angulo, J. Madrid-Vera & M. C. Valdez-Pineda. 2006. Biological indicators for the Pacific sierra (*Scomberomorus sierra*) fishery in the southern Gulf of California, Mexico. *Cienc. Mar.* 32: 471-484.
- Alverson, D., M. Freeberg, S. Murawski & J. Pope. 1994. A global assessment of fisheries bycatch and discards, 233 p. FAO Fish. Tech. Pap. 339. FAO, Rome.
- Amezcuca, F., C. Soto-Avila & Y. Green-Ruiz. 2006. Age, growth, and mortality of the spotted rose snapper *Lutjanus guttatus* from the southeastern Gulf of California. *Fish. Res.* 77: 293-300.
- Anislado-Tolentino, V., M. Gallardo-Cabello, F. Amezcua-Linares & C. Robinson-Mendoza. 2008. Age and growth of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith 1834), from the southern coast of Sinaloa, Mexico. *Hidrobiológica* 18: 31-40.
- Arauz, R., A. López & I. Zanella. 2007. Análisis de la descarga anual de tiburones y rayas en la pesquería pelágica y costera del Pacífico de Costa Rica (Playas del Coco, Tárcoles y Golfito) (Informe final). San José, Costa Rica.
- Arauz R., A. López, I. Zanella, A. Bolaños & R. Suarez. 2008. Análisis de las capturas y descargas de tiburones en las pesquerías del Pacífico de Costa Rica (Playas del Coco y Golfito). San José, Costa Rica: Conservación Internacional Centroamérica.
- Arrizabalaga, H., P. De Bruyn, G. A. Diaz, H. Murua, P. Chavance, A. Delgado, D. Gaertner, J. Ariz, J. Ruiz & L. T. Kell. 2011. Productivity and susceptibility analysis for species caught in Atlantic tuna fisheries. *Aquat. Liv. Resour.* 24: 1-12.
- Baum, J., S. Clarke, A. Domingo, M. Ducrocq, A. F. Lamónaca, N. Gaibor, R. Graham, S. Jorgensen, J. E. Kotas, E. Medina, J. Martinez-Ortiz, J. Monzini Taccone di Sitizano, M. R. Morales, S. S. Navarro, J. C. Pérez-Jiménez, C. Ruiz, W. Smith, S. V. Valenti & C. M. Vooren. 2007. *Sphyrna lewini*. The IUCN Red List of Threatened Species 2007: e.T39385A10190088. (Consultado: 24 octubre 2016, <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2007.RLTS.T39385A10190088.en>).
- Bejarano-Álvarez, M., F. Galván-Magaña & R. I. Ochoa-Báez. 2011. Reproductive biology of the scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* (Chondrichthyes: Sphyrnidae) off south-west Mexico. *Aquat. Int. J. Ichthyol.* 17: 11-22.

- Bessudo, S., G. Soler, P. Klimley, J. Ketchum, A. Hearn & R. Arauz. 2011. Residency of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) at Malpelo Island and evidence of migration to other islands in the Eastern Tropical Pacific. *Environ. Bio. Fish.* 91: 165-176.
- Bizzarro, J. J. 2006. *Rhinobatos leucorhynchus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2006: e.T60168A12315980. (Consultado: 24 octubre 2016, <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T60168A103935082.en>)
- Bizzarro, J. J., W. D. Smith, J. F. Márquez-Farías & R. E. Hueter. 2007. Artisanal fisheries and reproductive biology of the golden cownose ray, *Rhinoptera steindachneri* Evermann and Jenkins, 1891, in the northern Mexican Pacific. *Fish. Res.* 84: 137-146.
- Bizzarro, J. J., W. D. Smith & T. B. Clark. 2006. *Mobula munkiana*. The IUCN Red List of Threatened Species 2006: e.T60198A12309375. (Consultado: 24 octubre 2016, <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2006.RLTS.T60198A12309375.en>).
- Braccini, J. M., B. M. Gillanders & T. I. Walker. 2006. Hierarchical approach to the assessment of fishing effects on non-target chondrichthyans: case study of *Squalus megalops* in southeastern Australia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63: 2456-2466.
- Burgess, H. G. & S. Branstetter. 2009. *Carcharhinus limbatus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T3851A10124862. (Consultado: 24 octubre 2016, <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009-2.RLTS.T3851A10124862.en>).
- Bussing, W. A. & M. I. López. 1993. Peces demersales y pelágicos costeros del Pacífico de Centro América meridional: guía ilustrada. *Rev. Biol. Trop. (Publicación especial)*: 1-164.
- Bussing, W. A. & M. I. López. 2005. Peces de la Isla del Coco y peces arrecifales de la costa Pacífica de América Central meridional. *Rev. Biol. Trop.* 53: 1-192.
- Campos, J. 1989. Evaluación de la pesca artesanal del Golfo Dulce. Informe final de proyecto, CIMAR, Universidad de Costa Rica, Costa Rica. 195 p.
- Casey, J. M. & R. A. Myers. 1998. Near extinction of a large, widely distributed fish. *Science* 281: 690-692.
- CITES. 2010. CoP15 Prop 15, Consideration of proposals for amendment of Appendices I and II. Convention on International Trade in Endangered Species of wild fauna and flora, US and Palau, Fifteenth meeting of the Conference of the parties, Doha (Qatar), 13-25 March 2010.
- Clarke, K. R. & R. N. Gorley. 2015. PRIMER, vers. 7: user manual /tutorial. PRIMER-E Plymouth, U.K. 296 p.
- Clarke, T. M. 2012. Recomendaciones para el manejo de las pesquerías de tiburones y rayas, a partir de la distribución y abundancia en las capturas por barcos camaroneros en el Pacífico de Costa Rica. M.Sc. Tesis, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

- Clarke, T. M., M. Espinoza & I. S. Wehrtmann. 2014. Reproductive ecology of demersal elasmobranchs from a data-deficient fishery, Pacific of Costa Rica, Central America. *Fish. Res.* 157: 96-105.
- Clarke, T. M., M. Espinoza, R. Ahrens & I. S. Wehrtmann. 2016. Elasmobranch bycatch associated with the shrimp trawl fishery off the Pacific coast of Costa Rica, Central America. *Fish. Bull.* 114: 1-17.
- Corro-Espinosa, D., J. F. Márquez-Farías & A. Muhlia-Melo. 2011. Size at maturity of the Pacific sharpnose shark *Rhizoprionodon longurio* in the Gulf of California, Mexico. *Cienc. Mar.* 37: 201-214.
- Cortés, E., D. Lowry, D. Bethea & C. G. Lowe. 2016. *Sphyrna tiburo*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T39387A2921446. (Consultado: 24 octubre 2016, <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T39387A2921446.en>).
- Cortés, E., F. Arocha, L. Beerkircher, F. Carvalho, A. Domingo, M. Heupel, H. Holtzhausen, M. N. Santos, M. Ribera & C. Simpfendorfer. 2010. Ecological risk assessment of pelagic sharks caught in Atlantic pelagic longline fisheries. *Aquat. Liv. Resour.* 23: 25-34.
- Croll, D. A., H. Dewar, N. K. Dulvy, D. Fernando, M. P. Francis, F. Galván-Magaña, M. Hall, S. Heinrichs, A. Marshal, D. McCauley, K. M. Newton, G. Notarbartolo-DiSciarai, M. O'Maley, J. O'Sullivan, M. Poortvliet, M. Roman, G. Steven, B. R. Tershy & W. T. White. 2015. Vulnerabilities and fisheries impacts: the uncertain future of manta and devil rays. *Aquat. Conserv: Mar. Freshwat. Ecosyst.* 26: 562-575.
- Cuevas-Zimbrón, E., O. Sosa-Nishizaki, J. C. Pérez-Jiménez & J. B. O'Sullivan. 2012. An analysis of the feasibility of using caudal vertebrae for ageing the spinetail devilray, *Mobula japonica* (Müller and Henle, 1841). *Environ. Biol. Fish.* 96: 907-914.
- Denney, N. H., S. Jennings & J. D. Reynolds. 2002. Life-history correlates of maximum population growth rates in marine fishes. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 269: 2229-2237.
- Dubick, J. 2000. Age and growth of the spotted Eagle ray, *Aetobatus narinari* (Euphrasen, 1790), from southwest Puerto Rico with notes on its biology and life history. M.Sc. Tesis, Universidad de Puerto Rico, Mayagüez, Puerto Rico.
- Dulvy, N. K., S. L. Fowler, J. A. Musick, R. D. Cavanagh, P. M. Kyne, L. R. Harrison, J. K. Carlson, L. N. K. Davidson, S. V. Fordham, M. P. Francis, C. M. Pollock, C. A. Simpfendorfer, G. H. Burgess, K. E. Carpenter, L. J. V. Compagno, D. A. Ebert, C. Gibson, M. R. Heupel, S. R. Livingstone, J. C. Sanciangco, J. D. Stevens, S. Valenti & W. T. White. 2014. Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *Elife* 3: e00590.

- Dulvy, N. K., Y. Sadovy & J. D. Reynolds. 2003. Extinction vulnerability in marine populations. *Fish. Res.* 4: 25-64.
- Dulvy, N. K. & J. D. Reynolds. 2002. Predicting extinction vulnerability in skates. *Conser. Biol.* 16: 440-450.
- Fabi, G., M. Sbrana, F. Biagi, F. Grati, I. Leonori & P. Sartor. 2002. Trammel net and gillnet selectivity for *Lithognathus mormyrus* (L., 1758), *Diplodus annularis* (L., 1758) and *Mullus barbatus* (L., 1758) in the Adriatic and Ligurian seas. *Fish. Res.* 54: 375-388.
- Faife, J. R. 2003. Effect of mesh size and twine type on gillnet selectivity of cod (*Gadus morhua*) in Icelandic coastal waters. Final Project Report. The United Nations University, Fisheries Training Program. Iceland. 23 p.
- FAO. 2013. Report of the fourth FAO Expert Advisory Panel for the Assessment of Proposals to Amend Appendices I and II of CITES Concerning Commercially-exploited Aquatic Species, Rome, 3–8 December 2012. FAO Fisheries and Aquaculture Report No. R1032. Rome, FAO. 161 p.
- Fargier, L. 2012. La participation des pêcheurs artisanaux à la gestion des activités halieutiques artisanales tropicales. Etude de cas dans le Golfo Dulce, Costa Rica. Ph.D. Dissertation, Université de La Rochelle, La Rochelle.
- Fargier, L., H. J. Hartmann & H. Molina-Ureña. 2014. “Marine areas of responsible fishing”: a path toward small-scale fisheries co-management in Costa Rica? Perspectives from Golfo Dulce. p 155-179 in F. Amezcua & B. Bellgraph (eds.). Fisheries management of Mexican and Central American estuaries. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Fennessy, S. T. 1994. Incidental capture of elasmobranchs by commercial prawn trawlers on the Tugela Bank, Natal, South Africa. *So. Afr. J. Mar. Sci.* 14: 287-296.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. Carpenter & V. H. Niem. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca; Pacífico centro-oriental. FAO, Roma, Italia. 1813 p.
- Fowler, S. L., R. D. Cavanagh, M. Camhi, G. H. Burgess, G. M. Cailliet, S. V. Fordham, C. A. Simpfendorfer & J. A. Musick. 2005. Sharks, Rays and Chimaeras: The Status of the Chondrichthyan Fishes. Status Survey. IUCN/SSC Shark Specialist Group, IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Frazier, B. S., W. B. Driggers, D. H. Adams, C. M. Jones & J. K. Loefer. 2014. Validated age, growth and maturity of the bonnethead *Sphyrna tiburo* in the western North Atlantic Ocean. *J. Fish Biol.* 85: 688-712.
- Froese, R. & D. Pauly. 2016. FishBase. (Consultado: 24 octubre 2016, www.fishbase.org).

- Furlong-Estrada E., J. Tovar-Ávila & E. Ríos-Jara. 2014. Evaluación de riesgo ecológico de la pesca artesanal para los tiburones capturados en la entrada del Golfo de California. *Hidrobiológica* 24: 83-97.
- Gallardo-Cabello, M., E. Espino-Barr, A. García-Boa, M. Puente-Gómez & E. G. Cabral-Solis. 2015. Fishery analysis of *Diapterus brevirostris* in the central Mexican Pacific. *Avan. Invest. Agro.* 19: 77-94.
- Gallegos-Camacho, R. 2009. Determinación de la edad del tiburón martillo *Sphyrna lewini* en las costas de Nayarit, México. BSc Tesis, Instituto Tecnológico del Mar de Bahía de Banderas, Nayarit, México.
- Graham, F., P. Rynne, M. Estevanez, J. Luo, J. S. Ault & N. Hammerschlag. 2016. Use of marine protected areas and exclusive economic zones in the subtropical western North Atlantic Ocean by large highly mobile sharks. *Diver. Distrib.* 2016: 1-13.
- Gray, C. A., M. V. Jones, D. Rotherham, M. K. Broadhurst, D. D. Johnson and L. M. Barnes. 2005. Utility and efficiency of multi-mesh gill nets and trammel nets for sampling assemblages and populations of estuarine fish. *Mar. Freshwat. Res.* 56: 1077-1088.
- Grove, J. S. & R. J. Lavenberg. 1997. The fishes of the Galápagos Islands. Stanford University Press, Stanford, USA.
- Guzmán-Castellanos, A. B. 2015. Historia de vida de la raya chilena *Urotrygon chilensis* (Günther, 1872) en el sureste del Pacífico mexicano. Ph.D Tesis, Centro de Investigación Biológicas del Noroeste. México.
- Guzmán-Mora, A. G. 2012. Diagnóstico de la composición de capturas de la pesca artesanal de Golfo Dulce, Pacífico Sur, Costa Rica. M.Sc. Tesis, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Hall, M. 1996. On bycatches. *Rev. Fish Biol. Fish.* 6: 319-352.
- Hearn A., E. Utreras & S. Henderson (eds.). 2010a. Informe sobre el estado de los tiburones del Pacífico Este Tropical. Quito, Ecuador: Conservación Internacional.
- Hearn A., P. Klimley & C. Peñaherrera. 2010b. Hotspots within hotspots? Hammerhead shark movements around Wolf Island. Galapagos Marine Reserve. *Mar. Bio.* 157: 1899-1915.
- Heithaus, M. 2004. Predator-prey interactions, p. 471-486. *In* J. C. Carrier, J. A. Musick & M. Heithaus (eds.) *Biology of Sharks and their Relatives*. CRC, Boca Ratón.
- Hobday, A. J., A. D. M. Smith, I. C. Stobutzki, C. Bulman, R. Daley, J. M. Dambacher, R. A. Deng, J. Dowdney, M. Fuller, D. Furlani, S. P. Griffiths, D. Johnson, R. Kenyon, I. A. Knuckey, S. D. Ling, R. Pitcher, K. J. Sainsbury, M. Sporcic, T. Smith, C. Turnbull, T. I. Walker, S. E. Wayte, H. Webb, A. Williams, B. S. Wise & S. Zhou. 2011. Ecological risk assessment for the effects of fishing. *Fish. Res.* 108: 372-384.

- Hobday, A. J., A. Smith & I. Stobutzki. 2004. Ecological risk assessment for Australian Commonwealth fisheries, final report. Report R01/0934 to the Australian Fisheries Management Authority, Canberra, Australia. 72 p.
- Holland, K. N., B. M. Wetherbee, J. D. Peterson & C. G. Lowe. 1993. Movements and distribution of hammerhead shark pups on their natal grounds. *Copeia* 1993: 495-502.
- Hovgard, H. & H. Lassen. 2000. Manual on estimation of selectivity for gillnet and longline gears in abundance surveys. FAO Fisheries Technical Paper. No. 397. Rome, FAO.
- Humann, P. & N. DeLoach. 2004. Reef fish identification: Baja to Panama. New World Publications, Florida, EEUU. 364 p.
- INCOPESCA. 2014. Producción región Golfito 1996-2014. Departamento de estadísticas, INCOPESCA, Costa Rica. (Consultado: 26 setiembre 2016, https://www.incopescas.go.cr/publicaciones/estadisticas/graficos/6_grafico_prod_nacional.jpg).
- Jennings, S., S. Greenstreet & J. D. Reynolds. 1999. Structural change in an exploited fish community: a consequence of differential fishing effects on species with contrasting life histories. *J. Anim. Ecol.* 68: 617-627.
- Jiao, Y., C. Hayes & E. Cortes. 2009. Hierarchical Bayesian approach for population dynamics modelling of fish complexes without species-specific data. *ICES J. Mar. Sci.* 66: 367-377.
- Kaiser, M. & S. de Groot. 2000. Effects of fishing on non-target species and habitats: biological, conservation and socio-economic issues. Blackwell Science, London. 399 p.
- King, J. R. & G. A. McFarlane. 2003. Marine fish life history strategies: applications to fishery management. *Fish. Manag. Ecol.* 10: 249-264.
- Kyne, P. M., H. Ishihara, S. F. J. Dudley & W. T. White. 2006. *Aetobatus narinari*. The IUCN Red List of Threatened Species 2006: e.T39415A10231645. (Consultado: 24 octubre 2016 <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2006.RLTS.T39415A10231645.en>). La Gaceta N° 145. 1995a. Declara las AMUM Pacífico Norte, Golfo de Nicoya, Pacífico Sur, Caribe Norte, Caribe Sur e Isla del Coco. Decreto Ejecutivo 24483 MP-MAG-MIRENEM. Diario Oficial del Gobierno de Costa Rica.
- La Gaceta N° 145. 1995b. Establece la categoría de Áreas Marinas de Uso Múltiple. Decreto Ejecutivo 24282 MP-MAG-MIRENEM. Diario Oficial del Gobierno de Costa Rica.
- La Gaceta N° 78. 2005. Ley N° 8436 Ley de Pesca y Acuicultura. Diario Oficial del Gobierno de Costa Rica: 2-14.
- La Gaceta N° 196. 2010. AJDIP 191. Declaratoria del Área Marina para la Pesca Responsable Golfo Dulce. Diario Oficial del Gobierno de Costa Rica: 33-35.

- Lagunas-Vázquez, M. 2004. Análisis socioambiental de la pesca ribereña como actividad de subsistencia en las comunidades costeras de Rincón de Osa y Puerto Escondido-La Palma, Península de Osa, Costa Rica. M.Sc. Tesis, Universidad de Costa Rica, Costa Rica.
- Lara-Mendoza, R. E. & F. Amezcua-Martínez. 2014. Biología reproductiva del ronco blanco *Pomadasys panamensis* (Perciformes: Haemulidae) del sureste del Golfo de California. VII Foro Científico de Pesca Ribereña Mazatlán, Sinaloa, México.
- Last, P. R. & J. D. Stevens. 2009. Sharks and Rays of Australia. Second edition. CSIRO, Australia.
- Lewison, R. L., L. B. Crowder, A. J. Read & S. A. Freeman. 2004. Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. *Trend. Ecol. Evol.* 19: 598-604.
- Lewison, R. L., L. B. Crowder, B. P. Wallace, J. E. Moore, T. Cox, R. Zydels, S. McDonald, A. DiMatteo, D. C. Dunn, C. Y. Kot, R. Bjorkland, S. Kelez, C. Soykan, K. R. Stewart, M. Sims, A. Boustany, A. J. Read, P. Halpin, W. J. Nichols & C. Safina. 2014. Global patterns of marine mammal, seabird, and sea turtle bycatch reveal taxa-specific and cumulative megafauna hotspots. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111: 5271-5276.
- López-Garro, A. 2012. Identificación, evaluación y manejo de hábitats críticos utilizados por el tiburón martillo, *Sphyrna lewini*, y otros elasmobranquios en Golfo Dulce, Costa Rica. M.Sc. Tesis, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- López-Garro A., R. Arauz, I. Zanella & L. Le Foulge. 2009. Análisis anual de las capturas de tiburones y rayas en las pesquerías artesanales de Tárcoles, Pacífico Central de Costa Rica. *Rev. Cienc. Mar. Cost.* 1: 145-157.
- López-Garro, A. & I. Zanella. 2015. Tiburones y rayas capturados por pesquerías artesanales con línea de fondo en el Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 63: 183-198.
- Márquez-Farías, J. F., D. Corro-Espinosa & J. L. Castillo-Géniz. 2005. Observations on the biology of the Pacific Sharpnose Shark (*Rhizoprionodon longurio*, Jordan and Gilbert, 1882), captured in southern Sinaloa, México. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 35: 107-114.
- McClanahan, T. R. & S. C. Mangi. 2004. Gear-based management of a tropical artisanal fishery based on species selectivity and capture size. *Fish. Manag. Ecol.* 11: 51-60.
- McEachran, J. D. & N. di Sciara. 1995. Peces Batoideos, p 746-792. *In* W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H Niemi (eds.). Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca, Pacífico Centro Oriental. FAO, Roma.
- Medina-Gómez, S. P. 2006. Edad y crecimiento de la sierra del Pacífico *Scomberomorus sierra* (Jordan y Starks, 1895), en el Golfo de California, México. Ph.D. Tesis, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. México.

- Mejía-Falla, P. A., A. F. Navia & E. Cortés. 2012. Reproductive variables of *Urotrygon rogersi* (Batoidea: Urotrygonidae): a species with a triannual reproductive cycle in the eastern tropical Pacific Ocean. *J. Fish Biol.* 80:1246-1266.
- Mejía-Falla, P. A., E. Cortés, A. F. Navia & F. A. Zapata. 2014. Age and growth of the round stingray *Urotrygon rogersi*, a particularly fast-growing and short-lived elasmobranch. *PloS one* 9: e96077.
- Millar, R. B. & R. J. Fryer. 1999. Estimating the size-selection curves of towed gears, traps, nets and hooks. *Rev. Fish Biol. Fish.* 9: 89-116.
- Morera-Quesada, G. & S. Vargas-Bonilla. 2009. Informe de línea base socioeconómica de miembros de organizaciones interesadas en el establecimiento del Área Marina de Pesca Responsable Golfo Dulce. Informe presentado a FECOPT. San José, Costa Rica. 67 p.
- Murua, H., H. Arrizabalaga, J. J. H. Huan, E. Romanov, P. Bach, P. Bruyn, P. Chavance, A. D. Molina, R. Pianed, J. Ariz & J. Ruiz. 2009. Ecological Risk Assessment (ERA) for species caught in fisheries managed by the Indian Ocean Tuna Commission (IOTC): a first attempt. IOTC-2009-WP-20.
- Musick, J. & R. Bonfil. 2005. Management techniques for elasmobranch fisheries. FAO Fisheries Technical Paper 474, Roma.
- Myers, R. A., J. K. Baum, T. D. Shepherd, S. P. Powers & C. H. Peterson. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science* 315: 1846-1850.
- Navia, A. F., P. A. Mejía-Falla & A. Giraldo. 2007. Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific. *BMC Ecol.* 7: 1-10.
- Nielsen-Muñoz, V. & M. A. Quesada-Alpizar (eds.). 2006. Ambientes marino costeros de Costa Rica. Comisión Interdisciplinaria Marino Costera de la Zona Económica Exclusiva de Costa Rica, Informe Técnico. CIMAR, CI, TNC, San José, Costa Rica. 220 p.
- Pajuelo, J. G., J. M. Lorenzo, M. Gregoire & R. Domínguez-Seoane. 2003. Life history of the *Pomadasys incisus* (Osteichthyes: Haemulidae) of the Canary archipelago. *Sci. Mar.* 67: 241-248.
- Pardo, S. A., H. K. Kindsvater, E. Cuevas-Zimbrón, O. Sosa-Nishizaki, J. C. Pérez-Jiménez & N. K. Dulvy. 2016. Devil in the details: growth, productivity, and extinction risk of a data-sparse devil ray. *BioRxiv*: 043885.
- Patrick, W. S., P. Spencer, J. Link, J. Cope, J. Field, D. Kobayashi, P. Lawson, T. Gedamke, E. Cortés, O. Ormseth, K. Bigelow & W. Overholtz. 2010. Using productivity and susceptibility indices to assess the vulnerability of United States fish stocks to overfishing. *Fish. Bull.* 108: 305-322.

- Patrick, W. S., P. Spencer, O. A. Ormseth, J. M. Cope, J. C. Field, D. R. Kobayashi, T. Gedamke, E. Cortés, K. Bigelow, W. Overholtz, J. Link & P. Lawson. 2009. Use of productivity and susceptibility indices to determine stock vulnerability, with example applications to six US fisheries. US Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service. Memo. NMFS-F/SPO-101.
- Pauly, D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese y F. Torres. 1998. Fishing down marine food webs. *Science* 279: 860-863.
- Payán, L. F., A. F. Navia, E. A. Rubio & P. A. Mejía-Falla. 2011. Biología de la raya guitarra *Rhinobatos leucorhynchus* (Günther, 1867) (Rajiformes: Rhinobatidae) en el Pacífico colombiano. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 39: 286-296.
- Pérez-Jiménez, J. C. 2006. Biología y taxonomía de los tiburones del género *Mustelus* (Elasmobranchii) de la región norte del Golfo de California. Ph.D. Tesis, CICESE, Baja California, México.
- Pérez-Jiménez, J. C. & O. Sosa-Nishizaki. 2010. Determining reproductive parameters for population assessments of two smoothhounds (*Mustelus californicus* and *Mustelus lunulatus*) from the northern Gulf of California, Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 86: 3-13.
- Pérez-Jiménez, J. C., F. White, C. Ruiz, A. B. Carlisle & C. G. Lowe. 2016. *Mustelus lunulatus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T161640A80672480. (Consultado: 24 octubre 2016, <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T161640A80672480.en>).
- Poirout, T. 2007. Diagnostic socio-environnemental de la pêche artisanale pour une gestion participative de la zone côtière de Zancudo (Golfo Dulce, Costa Rica). M.Sc. Dissertation, Université de La Rochelle, La Rochelle, France.
- Pope, J. G., D. S. MacDonald, N. Daan, J. D. Reynolds & S. Jennings. 2000. Gauging the impact of fishing mortality on non-target species. *ICES J Mar. Sci.* 57: 689-696.
- Prince, J. D. 2005. Gauntlet Fisheries for elasmobranchs – the secret of sustainable shark fisheries. *J. Northw. Atlan. Fish. Sci.* 35: 407-416.
- Quesada-Alpizar, M. A. & A. Morales-Ramírez. 2004. Comportamiento de las masas de agua en el Golfo Dulce durante un periodo El Niño (1997-1998). *Rev. Biol. Trop.* 52: 95-103.
- Reis, E. G. & M. G. Pawson. 1999. Fish morphology and estimating selectivity by gillnets. *Fish. Res.* 39: 263-273.
- Richards, F. A., J. J. Anderson & J. D. Cline. 1971. Chemical and physical observations in Golfo Dulce, an anoxic basin on the Pacific coast of Costa Rica. *Limnol. Oceanogr.* 16: 43-50.
- Robertson, D. R. & G. R. Allen. 2008. Shorefishes of the tropical eastern Pacific online information system. Version 1.0. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panama.

- Robertson, D. R. & G. R. Allen. 2015. Peces Costeros del Pacífico Oriental Tropical: sistema de Información en línea. Versión 2.0 Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, República de Panamá.
- Robles-Cota, C. A. 2011. Variación espacial de la edad y crecimiento de la sierra del Pacífico *Scomberomorus sierra* Jordán y Starks en Jordán, 1895 (Perciformes: Scombridae) en el pacífico mexicano. Dr. Dissertation, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México.
- Rocha-Olivares, A. 1998. Age, growth, mortality, and population characteristics of the Pacific red snapper, *Lutjanus peru*, off the southeast coast of Baja California, Mexico. Fish. Bull. 96: 562-574.
- Rodríguez, J. A., J. A. Palacios & A. L. Chavarría, A. L. 1986. Fecundidad y época de desove del arenque hebra *Opisthonema libertate* (Pisces Clupeidae) en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. Uniciencia 3: 87-93.
- Rojas, R. M. 1996. Fecundidad y épocas de reproducción del “pargo mancha” *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 44: 477-487.
- Royo-Vázquez, J. A., C. Quiñonez-Velázquez, H.A. Echavarría-Heras, G. Lucano-Ramírez, E. Godínez-Domínguez, S. Ruiz-Ramírez, V.H. Galván-Piña & O. Sosa-Nishizaki. 2008. The fish species composition and variation of catch from the small-scale gillnet fishery before, during and after the 1997-1998 ENSO event, central Mexican Pacific. Rev. Biol. Trop. 56: 133-152
- Rosenberg, A, D. Agnew, E. Babcock, A. Cooper, C. Mogensen, R. O' Boyle, J. Powers, G. Stefansson & J. Swasey. 2007. Setting annual catch limits for U.S. fisheries: An expert working group report. MRAG Americas, Washington, D.C. 36 p.
- Salas, S., R. Chuenpagdee, J. C. Seijo & A. Charles. 2007. Challenges in the assessment and management of small-scale fisheries in Latin America and the Caribbean. Fish. Res. 87: 5-16.
- Salazar-Araya, S. 2013. Situación actual de la pesca artesanal en Costa Rica. An. Est. Centroam. UCR. 39: 311-342.
- Santamaría-Miranda, A., J. F. Elorduy-Garay, M. Villalejo-Fuerte & A. A. Rojas-Herrera. 2003. Desarrollo gonadal y ciclo reproductivo de *Lutjanus peru* (Pisces: Lutjanidae) en Guerrero, México. Rev. Biol. Trop. 52: 489-502.
- Scandol, J., K. Rowling & K. Graham. Status of Fisheries Resources in NSW 2006/2007. NSW Department of Primary Industries, Cronulla.
- Schiller, L., J. J. Alava, J. Grove, G. Reck & D. Pauly. 2014. The demise of Darwin's fishes: evidence of fishing down and illegal shark finning in the Galápagos Island. Aquat. Cons. Mar. Freshw. Ecosyst. 25: 431-446.

- Schluessel, V. 2008. Life history, population genetics and sensory biology of the white spotted eagle ray *Aetobatus narinari* (Euphrasen, 1790) with emphasis on the relative importance of olfaction. Ph.D. Thesis, School of Biomedical Sciences, The University of Queensland, Australia.
- Schluessel, V., M. B. Bennett & S. P. Collin. 2010. Diet and reproduction in the white-spotted eagle ray *Aetobatus narinari* from Queensland, Australia and the Penghu Islands, Taiwan. *Mar. Freshwat. Res.* 61: 1278-1289.
- Shester, G. G. & F. Micheli. 2011. Conservation challenges for small-scale fisheries: Bycatch and habitat impacts of traps and gillnets. *Biol. Conser.* 144: 1673-1681.
- Smith, A. D. M., E. J. Fulton, A. J. Hobday, D. C. Smith & P. Shoulder. 2007. Scientific tools to support the practical implementation of ecosystem-based fisheries management. *ICES J. Mar. Sci.* 64: 633-639.
- Smith, W. D. 2004. Life history aspects and population dynamics of a commercially exploited stingray, *Dasyatis dipterura*. M.Sc. Thesis, Moss Landing Marine Laboratories, California, USA.
- Smith, W. D. & J. J. Bizzarro. 2006. *Rhinoptera steindachneri*. The IUCN Red List of Threatened Species 2006: e.T60130A12310749. Consultado: 24 octubre 2016 <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2006.RLTS.T60130A12310749.en>.
- Smith, W. D., J. F. Márquez-Farias & J. C. Pérez-Jiménez. 2009. *Rhizoprionodon longurio*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T161662A5475392. (Consultado: 24 octubre 2016, <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009-2.RLTS.T161662A5475392.en>).
- Smith, W. D., J. J. Bizzarro & J. Lamilla, J. 2006. *Dasyatis dipterura*. The IUCN Red List of Threatened Species 2006: e.T60152A12314148. (Consultado: 24 octubre 2016, <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2006.RLTS.T60152A12314148.en>).
- Soler, M. 2006. Técnicas para la observación y conteo de bandas vertebrales y estimación de edad y crecimiento de la raya guitarra *Rhinobatos leucorhynchus*. BSc. Tesis, Universidad del Valle, Cali, Colombia.
- Soto-Rojas, R. L., F. Mejía-Arana, J. A. Palacios & K. Hiramatsu. 2009. Reproducción y crecimiento del pargo mancha *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 57: 125-131.
- Sparre, P. & S. C. Venema. 1998. Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1. Manual. FAO Fisheries Technical Paper. N° 306.1, Rev. 2. Rome.
- Stefánsson, G. 1996. Analysis of groundfish survey abundance data: combining the GLM and delta approaches. *ICES J. Mar. Sci.* 53: 577-588.

- Stevens, J. D., R. Bonfil, N. K. Dulvy & P. A. Walker. 2000. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 476-494.
- Stobutzki, I. C., M. J. Miller, D. S. Heales & D. T. Brewer. 2002. Sustainability of elasmobranchs caught as bycatch in a tropical prawn (shrimp) trawl fishery. *Fish. Bull.* 100: 800-821.
- Stobutzki, I., M. Miller & D. Brewer. 2001. Sustainability of fishery bycatch: a process for assessing highly diverse and numerous bycatch. *Environ. Conser.* 28: 167-181.
- Sturm, M. D. L. 1978. Aspects of the biology of *Scomberomorus maculatus* (Mitchill) in Trinidad. *Jour. Fish Biol.* 13: 155-172.
- Sulikowski, J. A., S. B. Irvine, K. C. DeValerio & J. K. Carlson. 2007. Age, growth and maturity of the roundel skate, *Raja texana*, from the Gulf of Mexico, USA. *Mar. Freshwat. Res.* 58: 41-53.
- Tascheri, R., J. Savedra-Nievas & R. Roa-Ureta. 2010. Statistical models to standardize catch rates in the multi-species trawl fishery for Patagonian grenadier (*Macruronus magellanicus*) of Southern Chile. *Fish. Res.* 105: 200-214.
- Tovar-Ávila, J., J. L. Patiño-Valencia, E. Zárate-Becerra, P. A. Ulloa-Ramírez, S. Hernández-Ventura, J. Rentería-Bravo, D. A. Preciado-Robles-Gil, R. Gallegos-Camacho, J. L. Dávila-Santos, J. L. Hernández-Corona & L. I. López-García. 2009. Investigación biológico-pesquera de tiburón en el estado de Nayarit. Informe final de investigación 2008. INAPESCA-SAGARPA, México. 47 p.
- Tovar-Ávila, J., R. W. Day & T. I. Walker. 2010. Using rapid assessment and demographic methods to evaluate the effects of fishing on *Heterodontus portusjacksoni* off far-eastern Victoria, Australia. *J. Fish Biol.* 77: 1568-1578
- Tovar-Ávila, J., M. E. Zárate-Becerra, J. L. Patiño-Valencia, Y. Green-Ruiz, P. Toledo-Díaz Rubín, F. J. De la Cruz-González, M. R. Torres-Herrera, B. Espinosa-Partida, P. A. Ulloa-Ramírez, E. Furlong-Estrada, L. F. Mondragón-Sánchez, D. Preciado-Robles Gil, J. L. Hernández-Corona & M. Braccini. 2011. Análisis integral de la pesquería de tiburón en Nayarit. Informe de Investigación. INAPESCA, México.
- Trujillo, P., A. M. Cisneros-Montemayor, S. Harper, K. Zylich & D. Zeller. 2015. Reconstruction of Costa Rica's marine fisheries catches, 1950-2010. University of British Columbia, Fisheries Centre. Working Paper #2015-31. 17 p.
- Vargas, J. A. & M. Wolff. 1996. Pacific coastal ecosystems of Costa Rica with emphasis on the Golfo Dulce and adjacent areas: a synoptic view based on the R.V. Victor Hensen – expedition 1993/1994 and previous studies. *Rev. Biol. Trop.* 44: Prefacio.

- Vega-Corrales, L. A. 2010. Evaluación poblacional del stock explotable del complejo *Opisthonema* (Pisces: Clupeidae) en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Cienc. Mar. Cost.* 2: 83-94.
- Villavicencio-Garayzar, C. J. 1991. Observations on *Mobula munkiana* (Chondrichthyes: Mobulidae) in the Bahía de la Paz, B.C.S., Mexico. *Rev. Inves. Cien.* 2: 78-81.
- Walker, T. I. 2007. The state of research on chondrichthyan fishes. *Mar. Freshwat. Res.* 58: 1-3.
- Walker, T. I., R. J. Hudson & A. S. Gason. 2005. Catch evaluation of target, by-product and by-catch species taken by gillnets and longlines in the shark fishery of south-eastern Australia. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 35: 505-530.
- Wallace, B. P., R. L. Lewison, S. L. McDonald, R. K. McDonald, C. Y. Kot, S. Kelez, R. K. Bjorkland, E. M. Finkbeiner, S. Helmbrecht & L. B. Crowder. 2010. Global patterns of marine turtle bycatch. *Conserv. Lett.* 3: 131-142.
- Walls, R. H. L., S. A. Pardo, J. S. Bigman, T. B. Clark, W. D. Smith & J. J. Bizzarro. 2016. *Mobula thurstoni*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T60200A100016879. (Consultado: 24 octubre 2016, <http://www.iucnredlist.org/details/60200/0>).
- Walters, C. & S. J. D. Martel. 2004. Fisheries ecology and management. Princeton University Press, EEUU.
- Wehrtmann, I. S. & J. Cortés (eds.). 2009. Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America. Monographiae Biologicae, Volume 86. Springer + Business Media B.V., Berlin. Text: 538 pp, List of species in accompanying Compact Disc: 500 pp.
- White, E. R., M. C. Myers, J. M. Flemming & J. K. Baum. 2015. Shifting elasmobranch community assemblage at Cocos Island—an isolated marine protected area. *Conserv. Biol.* 29: 1186-1197.
- White, W. T., C. Bartron & I. C. Potter. 2008. Catch composition and reproductive biology of *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith) (Carcharhiniformes, Sphyrnidae) in Indonesian waters. *J. Fish Biol.* 72: 1675-1689.
- Wolff, M., H. J. Hartmann & V. Koch. 1996. A pilot trophic model for Golfo Dulce, a fjord-like tropical embayment, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44: 215-231.
- Wolff, M., J. B. Chavarría, V. Koch & J. A. Vargas. 1998. A trophic flow model of the Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 46: 63-79.
- Zanella, I. 2008. Caracterización de la pesca del tiburón martillo (*Sphyrna lewini*) y algunos aspectos sobre distribución, reproducción y alimentación en el Pacífico central de Costa Rica. M.Sc. Tesis, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- Zanella, I. & A. López-Garro. 2015. Abundancia, reproducción y tallas del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Carcharhiniformes: Sphyrnidae) en la pesca artesanal de Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 63: 307-311.

Zanella, I., A. López-Garro & R. Arauz. 2009. Caracterización de las descargas del tiburón martillo, *Sphyrna lewini*, en un área de crianza ubicada en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. Rev. Cienc. Mar. Cost. 1: 175-195.