

Paralarvas de cefalópodos (Cephalopoda: Mollusca) en el ambiente nerítico del norte del Pacífico colombiano

Manuela Davila-Arce¹, Arminda Mejía-Rebollo², Alan Giraldo^{1*}

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Historial del artículo:

Recibido 11 de diciembre de 2024

Aceptado 28 de noviembre de 2025

Publicado 19 de diciembre de 2025

READ IN ENGLISH:

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3538>

AUTOR DE CORRESPONDENCIA

* E-mail: alan.giraldo@correounivalle.edu.co

¹ Grupo de Investigación en Ecología Animal, Departamento de Biología, Universidad del Valle, 760042 Valle del Cauca, Colombia.

² Laboratorio de Invertebrados Marinos, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, 23096 La Paz, Baja California Sur, México.

RESUMEN. El conocimiento sobre los aspectos ecológicos de las paralarvas de cefalópodos es esencial para comprender la composición y dinámica de sus poblaciones, así como para identificar temporadas y zonas de desove. En el norte del Pacífico colombiano (NPC) los estudios sobre esta primera etapa de vida son escasos. Este estudio tuvo como propósito establecer la composición taxonómica de las paralarvas del ambiente nerítico del NPC, cuantificar su abundancia y describir su variación espacio-temporal. Se analizaron 315 muestras de zooplancton colectadas mediante arrastres superficiales entre enero y noviembre de 2022 en 3 sectores. Se encontraron 102 paralarvas en el 16.5% de las muestras, y se clasificaron en 4 familias: Loliginidae, Octopodidae, Ommastrephidae y Ancistrocheiridae. Se reporta por primera vez la presencia de paralarvas de calamares loliginidos y del Pulpo de los Changos (*Octopus cf. mimus*) en esta región. Los valores más altos de abundancia se registraron en marzo ($>6 \text{ Pl} \cdot 1,000 \text{ m}^{-3}$) y coincidieron con el periodo de surgencia, lo que sugiere una sincronía entre los eventos reproductivos y el aumento en la productividad biológica que favoreció la supervivencia de las paralarvas. La distribución de los grupos más representativos estuvo influenciada por el comportamiento ecológico de cada familia y las características geomorfológicas de cada sector. Octopodidae predominó en el norte y centro del NPC, donde destacan fondos rocosos y la plataforma continental es estrecha, mientras que Loliginidae se encontró hacia el sur, donde la plataforma es más amplia y predominan playas arenosas. La presencia de estadios tempranos de grupos de interés comercial sugiere la importancia del NPC como zona de actividad reproductiva de estos cefalópodos y resalta la necesidad de profundizar en su biología reproductiva y ecología. Estos hallazgos sientan las bases para entender los patrones de variación temporal en la abundancia de paralarvas en ambientes neríticos del Pacífico Oriental Tropical.

Palabras clave: calamares, pulpos, identificación morfológica, paralarvas, Pacífico Oriental Tropical, zooplancton.

INTRODUCCIÓN

Los cefalópodos son especies clave en los ecosistemas marinos y un recurso pesquero esencial a nivel mundial (Boyle y Rodhouse 2005, FAO 2024). Aunque presentan un desarrollo directo y un plano corporal consistente a lo largo de su ciclo de vida, la mayoría de las especies atraviesan una fase planctónica después de la eclosión. Esta fase, denominada paralarva, difiere del adulto principalmente en su ecología, ya que al formar parte del zooplancton ocupa un hábitat diferente al de sus congéneres adultos neríticos, pelágicos o bentónicos. En cambio, algunas especies eclosionan

como juveniles y se desarrollan en el mismo hábitat que los adultos (Vidal y Shea 2023).

El conocimiento sobre los aspectos ecológicos de las paralarvas permite comprender la composición y dinámica de las poblaciones de cefalópodos, así como los factores que afectan su abundancia y distribución, y el establecimiento de las temporadas y zonas de desove. Esto es esencial para determinar el reclutamiento y stock pesquero de especies de interés comercial (Vidal et al. 2010, Zaragoza et al. 2015). Además, las paralarvas pueden servir como indicadores de la riqueza de especies en un área determinada, ya que suelen ser más fáciles y accesibles de muestrear que los adultos,

Acceso abierto

En línea ISSN: 2395-9053

Verificado con Similarity Check impulsado por iThenticate

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3538>



Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), que permite compartir y adaptar el trabajo, siempre y cuando se dé el crédito apropiado a los autores originales y la fuente, proporcione un enlace a la licencia Creative Commons e indique si se realizaron cambios. Las figuras, tablas y otros elementos del artículo están incluidos en la licencia CC BY 4.0 del artículo, a menos que se indique lo contrario. Debe solicitar permiso al titular de los derechos de autor para utilizar material no cubierto por esta licencia. El título de la revista está protegido por derechos de autor propiedad de la Universidad Autónoma de Baja California, y el título y el logotipo de la revista no están sujetos a esta licencia.

aunque su abundancia es baja (Pardo-Gandarillas et al. 2016, Aceves-Medina et al. 2017, De Silva-Dávila et al. 2018).

A pesar de su importancia, las paralarvas han sido poco estudiadas en comparación con otros grupos del zooplancton (Boletzky 2003). Sweeney et al. (1992) mencionaron que existe un alto grado de incertidumbre taxonómica, el cual persiste hasta la actualidad debido a la similitud morfológica entre especies y a la falta de descripciones detalladas para la mayoría de ellas (Zaragoza et al. 2015).

En el Pacífico oriental, la mayoría de los trabajos de investigación sobre este grupo taxonómico se han realizado en el Pacífico mexicano, donde las familias más representativas son Ommastrephidae, Pyroteuthidae, Argonautidae, Enopteuthidae y Loliginidae (De Silva-Dávila et al. 2018). También, se ha explorado la relación de las comunidades de paralarvas con las condiciones oceanográficas, así como los efectos de fenómenos de mesoescala y de El Niño-Oscilación del Sur en su abundancia y variación espacio-temporal (Granados-Amores et al. 2010, Aceves-Medina et al. 2017, García-Guillén et al. 2018; Ruvalcaba-Aroche et al. 2018, 2020). Sin embargo, en el sector sur del Pacífico oriental los estudios son escasos. En Perú, Yatsu et al. (1999) describieron por primera vez las paralarvas del Calamar Gigante (*Dosidicus gigas*) mediante fertilización artificial, proporcionando información relevante sobre el tiempo de eclosión, así como sobre el tamaño y las características morfológicas de la etapa temprana de la especie. Recientemente, se identificaron las familias Ommastrephidae y Octopodidae, el género *Argonauta* y la especie *Abraliopsis* sp. como los grupos más abundantes para dicha región (Orosco y Ayón 2022), mientras que, al sur de Chile se documentó que los géneros de mayor incidencia son *Octopus* y *Gonatus* (Vega et al. 2000). En el Pacífico colombiano el conocimiento sobre las paralarvas se restringe al trabajo de Vargas y López (2020), en el cual se identificaron 8 familias, entre las cuales Ommastrephidae fue la dominante. Además, Vargas y López (2020) reportaron que las altas temperaturas de la zona favorecen la eclosión temprana de las paralarvas y resaltaron la importancia de la zona nerítica como lugar de desove.

El norte del Pacífico colombiano (NPC), ubicado en la región noroccidental de Colombia, se encuentra en la zona de baja presión atmosférica del Pacífico Oriental Tropical (POT), donde la migración de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) modula los cambios estacionales en el clima, hidrografía y circulación. Entre enero y abril ocurre la temporada de menor precipitación, en la cual se intensifican los vientos alisios del norte que generan el desplazamiento de la ZCIT a su posición más al sur. Esto ocasiona el fortalecimiento de procesos de surgencia en la Ensenada de Panamá, provocando el ingreso de aguas frías y de mayor salinidad a la capa superficial, lo que resulta en el desarrollo de una termoclina somera (alrededor de 15 m). Por el contrario, durante la temporada lluviosa (mayo-noviembre), se intensifica la influencia de los vientos alisios del sur, provocando el desplazamiento de la ZCIT hacia la posición más al norte. Esto genera un

incremento en la precipitación, y con ello, la reducción de la salinidad superficial y la dominancia de aguas superficiales cálidas (26-28 °C), lo que conlleva a la interrupción del proceso de surgencia y se profundiza la termoclina (alrededor de los 90 m) (Valencia y Giraldo 2009; Jerez-Guerrero et al. 2017; Velandia et al. 2019; Valencia et al. 2019, 2024).

En el litoral del NPC la plataforma continental es estrecha (1-6 km; >80 m de profundidad) y dominada por acantilados, ensenadas y playas cerradas en la línea costera (Díaz et al. 2016). Mientras que, en la zona sur, la plataforma continental es más amplia y somera (16-20 km; <50 m de profundidad), por lo que predominan playas arenosas extensas y planos intermareales con zonas de manglar al interior, así como desembocaduras de grandes ríos (Velandia et al. 2019). Esta heterogeneidad de la zona permite una diversidad de grupos biológicos, incluidas las paralarvas.

Este estudio tuvo como objetivo describir la composición taxonómica de las paralarvas de cefalópodos en el ambiente nerítico del NPC y evaluar los cambios espaciales y temporales en su abundancia. Considerando la variación temporal en las condiciones oceanográficas y el efecto de los procesos que favorecen la productividad local en el área de estudio, como las surgencias, la hipótesis central de este trabajo fue que la mayor abundancia de paralarvas ocurriría durante la temporada seca, cuando la presencia de aguas de surgencia en la Ensenada de Panamá incrementa la productividad y disponibilidad de alimento en el ambiente nerítico. Adicionalmente, se planteó que, teniendo en cuenta las características geomorfológicas del NPC, se registraría una mayor abundancia de grupos taxonómicos con hábitats costeros, particularmente pulpos y calamares loliginidos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Se establecieron 3 sectores de muestreo en el NPC, el primero entre Cabo Marzo y el Golfo de Cupica (6.2-6.8°N) (18 estaciones), el segundo en el Golfo de Tribugá (5.5-5.9°N) (18 estaciones) y el tercero al sur, abarcando la zona costera del Bajo Baudó (4.7-5.2°N) (17 estaciones) (Fig. 1). La región de estudio presenta un clima cálido durante todo el año (entre 27 y 30 °C) y se caracteriza por ser una de las más lluviosas del mundo, con alta precipitación que oscila entre 5,030 y 7,700 mm·año⁻¹ (Velandia y Díaz 2016).

Obtención de las muestras y datos ambientales

Se realizaron 6 campañas oceanográficas bimensuales entre enero y noviembre de 2022, siguiendo una malla de muestreo de 53 estaciones ubicadas de manera sistemática en los 3 sectores de estudio (Fig. 1). En cada estación se realizaron arrastres superficiales de zooplancton y el registro de variables ambientales a 1 m de profundidad desde una embarcación con motor fuera de borda, tales como la temperatura

superficial del mar (TSM [°C]), salinidad (UPS), oxígeno disuelto (OD [mg·L⁻¹]) y la concentración de clorofila-*a* (µg·L⁻¹), la cual fue calculada de acuerdo con el protocolo de *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations* (CalCOFI, por sus siglas en inglés) (CalCOFI 2011). Debido a condiciones climáticas adversas, no se realizó el muestreo en la totalidad de las estaciones establecidas durante septiembre (52 estaciones) y noviembre (51 estaciones).

Las muestras de zooplancton fueron recolectadas con 2 redes cónicas (diámetro: 71 cm; abertura de malla: 200 µm y 500 µm) equipadas con flujómetros (modelo 438 110, Hydro-Bios, Altenholz, Alemania) para cuantificar el volumen de agua filtrada. El tiempo promedio de arrastre fue de 4 min y 25 s. Las muestras se fijaron en la embarcación con formalina neutralizada con borato de sodio al 4%. En

el laboratorio se revisaron la totalidad de las muestras para separar las paralarvas con un microscopio estereoscópico SMZ745T (Nikon, Tokio, Japón), las cuales se preservaron en alcohol al 70%. Se estimó la biomasa del zooplancton (mg·m⁻³) como el peso seco libre de ceniza siguiendo el protocolo de Giraldo et al. (2022) para considerarla como indicador de la productividad biológica.

Identificación taxonómica

Las paralarvas encontradas se clasificaron hasta el nivel taxonómico más preciso posible con las guías de identificación de Sweeney et al. (1992), Vecchione et al. (2001), Diekmann et al. (2002), Haimovici et al. (2002) y Zaragoza et al. (2015), y los criterios utilizados por Granados-Amores

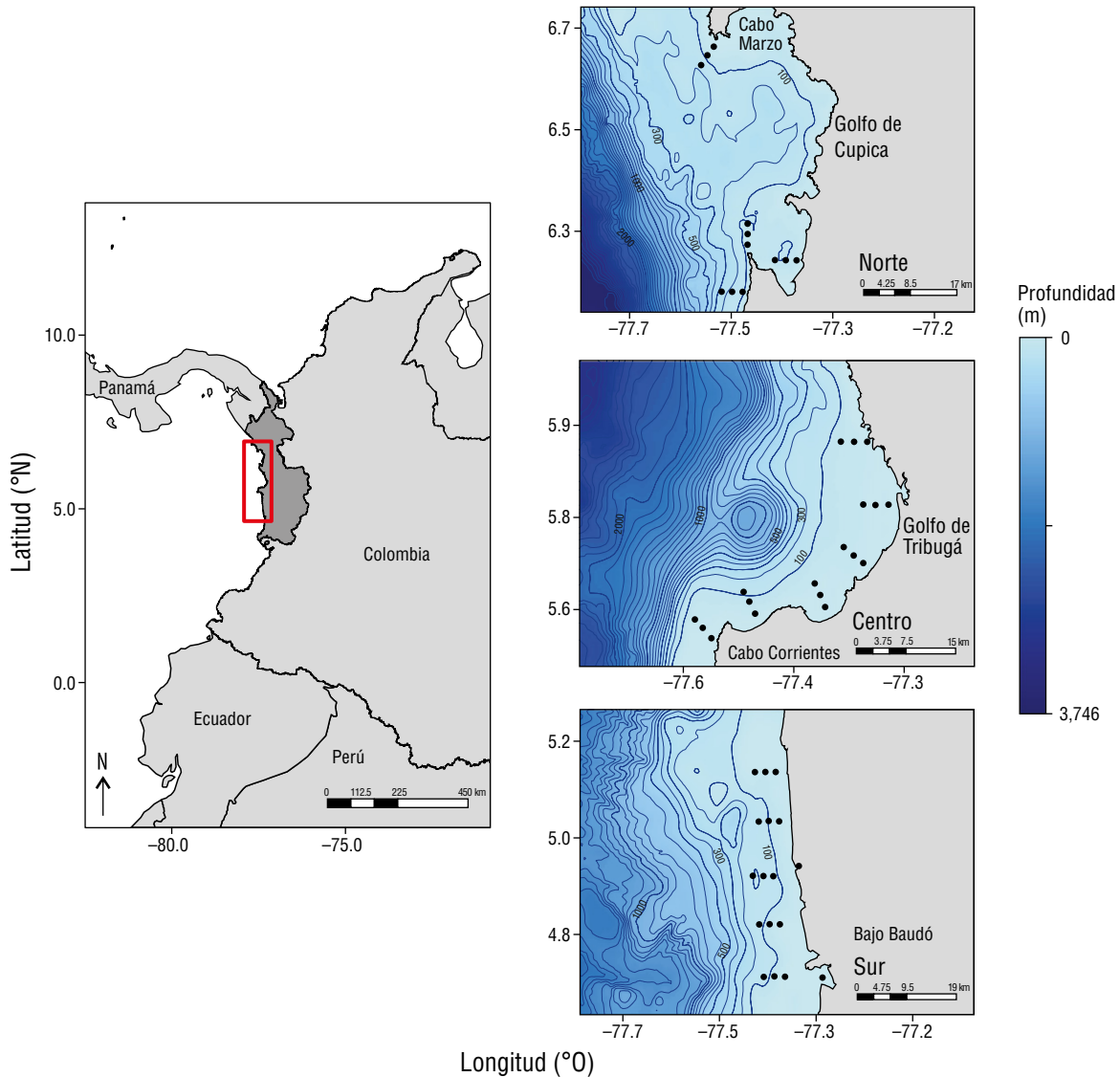


Figura 1. Ubicación geográfica del norte del Pacífico colombiano (NPC) y malla de muestreo utilizada para la obtención de las muestras en cada sector. Cada estación está ubicada a una distancia de 2 km.

(2008) y De Silva-Dávila (2013). A cada uno de los ejemplares se le midió la longitud del manto dorsal (LM, mm) con un microscopio estereoscopio STEMI 2000-C (Carl Zeiss, Oberkochen, Alemania) con reglilla de 0.01 mm de precisión, acoplado a una cámara AxioCam ERc 5s (Carl Zeiss) y al *software* Zen Blue 3.7 (Carl Zeiss). Cabe destacar que todas las características se relacionaron con la talla de cada organismo. Las características de identificación taxonómica revisadas fueron la forma del manto (e.g., globosa, ovalada o acampanada), fórmula de los brazos (Sweeney et al. 1992), tipo de ojos (pedunculados o fijos), número de hileras y de ventosas en los brazos y tentáculos, club tentacular diferenciado o no diferenciado, probóscis presente o ausente, fotóforos presentes o ausentes, forma del broche cartilaginoso de cierre del sifón, patrón de cromatóforos y tamaño del sifón. El patrón de cromatóforos y el tamaño del sifón fueron características determinantes para la identificación y se describen en detalle en la Tabla S1 (Material suplementario).

En particular, para los ejemplares de la familia Octopodidae se realizó una disección en la región anterior de la superficie dorsal del manto, con el fin de dejar expuesta la superficie de la glándula digestiva y describir el arreglo de los cromatóforos, denominado en este estudio como el patrón de cromatóforos de la glándula digestiva (PCGD). La clasificación taxonómica se realizó considerando revisiones sistemáticas recientes y el Sistema Integrado de Información Taxonómica (ITIS 2024). Aquellos individuos que se encontraban en malas condiciones o no contaban con características morfológicas suficientes para su identificación, se clasificaron como “no identificados”.

Análisis de datos

Para el cálculo de la abundancia, se integraron los individuos registrados en ambas bocas de la red bongo (200 μm y 500 μm), de modo que cada estación fue representada por una sola muestra. Posteriormente, las muestras se reagruparon en unidades correspondientes a todas las estaciones muestreadas dentro de un mismo sector y mes. La abundancia de paralarvas en cada unidad se estandarizó a 1,000 m^3 considerando el volumen total de agua filtrada, obteniendo valores comparables entre sectores y periodos de estudio.

Se calculó la abundancia relativa de cada grupo taxonómico identificado y su frecuencia de ocurrencia (*FO*) en las unidades de muestreo agrupadas por sector y mes. La *FO* se calculó como el porcentaje de estaciones con presencia de un grupo taxonómico respecto al total de estaciones muestreadas en cada unidad de muestreo.

Adicionalmente, se construyó una curva de acumulación de especies en función de las muestras revisadas para estimar el esfuerzo de muestreo, considerando como riqueza de especies el número de grupos taxonómicos encontrados y los indicadores ecológicos de riqueza de Jackknife1, Chao2 y Bootstrap en el programa EstimateS v. 9.1.0.

Para evaluar las diferencias significativas de la abundancia de paralarvas entre sectores y meses de muestreo, los datos fueron transformados a logaritmo natural [$\log(x + 1)$], con el fin de reducir la variabilidad y corregir el sesgo de distribución del conjunto de datos. Aunque la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk indicó el incumplimiento del supuesto de normalidad de los datos transformados ($W = 0.84$; $P = 0.007$), la prueba de Levene detectó homogeneidad de varianzas en la abundancia entre meses ($F = 0.6192$; $P = 0.6881$) y sectores ($F = 0.3369$, $P = 0.7193$). Dado que el análisis de varianza (ANDEVA) es robusto ante desviaciones de normalidad (Meier 2022) y considerando la homocedasticidad de los datos, se aplicó un ANDEVA de 2 factores sin interacción. En este modelo, los residuos presentaron una distribución normal ($W = 0.95119$; $P = 0.444$), por lo que se procedió con una prueba post-hoc de Tukey para comparaciones múltiples ($\alpha = 0.05$). Estos análisis se realizaron en el programa RStudio v. 4.5.1.

RESULTADOS

Condiciones ambientales del área de estudio

Durante el periodo de estudio, la TSM se mantuvo cálida en los 3 sectores del NPC sin un patrón de variación espacial definido, con valores medios que oscilaron entre 26.33 ± 0.22 °C en el sector sur (noviembre) y 28.63 ± 0.33 °C en el sector norte (marzo) (Fig. 2a, Tabla S2). La salinidad presentó los valores más altos en los sectores norte y centro, oscilando entre 24.10 ± 0.46 UPS y 31.06 ± 0.28 UPS.

En cambio, el sector sur mostró mayor variabilidad y los valores más bajos que fluctuaron entre 17.27 ± 3.10 UPS (septiembre) y 25.11 ± 6.04 UPS (enero) (Fig. 2b; Tabla S2). El OD varió entre 2.82 ± 0.62 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ y 4.78 ± 0.40 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, registrando las concentraciones más bajas en el sector sur durante septiembre y noviembre (Fig. 2c, Tabla S2). Por su parte, la concentración de clorofila-*a* fue mayor en el sector sur, donde osciló entre 1.27 ± 0.75 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ (mayo y julio) y 2.90 ± 1.05 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ (noviembre), mientras que en los sectores centro y norte se registraron concentraciones más bajas, oscilando entre 0.24 ± 0.08 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ y 0.94 ± 0.33 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, con los valores mínimos en julio y los máximos en marzo (Fig. 2d; Tabla S2). Finalmente, la biomasa zooplanctónica osciló entre 2.16 ± 1.22 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ y 42.79 ± 22.82 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$, alcanzando los mayores valores en marzo para los 3 sectores (Fig. 2e; Tabla S2).

Composición taxonómica

En total se encontraron 102 paralarvas de cefalópodos en 52 de las 315 muestras de zooplancton revisadas (16.5%), siendo el esfuerzo de muestreo realizado representativo de los grupos taxonómicos encontrados (Fig. S1). Las paralarvas se clasificaron en 2 órdenes, Teuthida y Octopoda, comprendidas en 4 familias (Tabla 1). En la familia Loliginidae se identificaron 3 morfotipos distintos, en Ommastrephidae se identificó un complejo de especies conformado por

Sthenoteuthis oualaniensis y *D. gigas* (Complejo S-D), y en las familias Ancistrocheiridae y Octopodidae se reconocieron *Ancistrocheirus* cf. *lesueurii* y *Octopus* cf. *mimus*, respectivamente. El 13% de las paralarvas correspondió a individuos no identificados. En la Tabla S3 se muestra la descripción detallada de cada grupo taxonómico.

Los individuos de la familia Loliginidae Lesueur, 1821 (Fig. 3) presentaron una membrana ocular o córnea cubriendo

ambos ojos (Fig. 3a-b) y un broche cartilaginoso del sifón recto. Se distinguieron diferencias importantes en la morfología del club tentacular (disposición y número de ventosas), diferenciando claramente 3 morfotipos (I, II y III; Fig. 3c-h). El Morfotipo I ($n = 18$; $LM = 1.2-2.0$ mm) se caracterizó por presentar un club tentacular no diferenciado, del mismo ancho que el pedúnculo, con 2 hileras de ventosas (Fig. 3c-d). El Morfotipo II ($n = 8$; $LM = 1.9-2.9$ mm) se caracterizó por

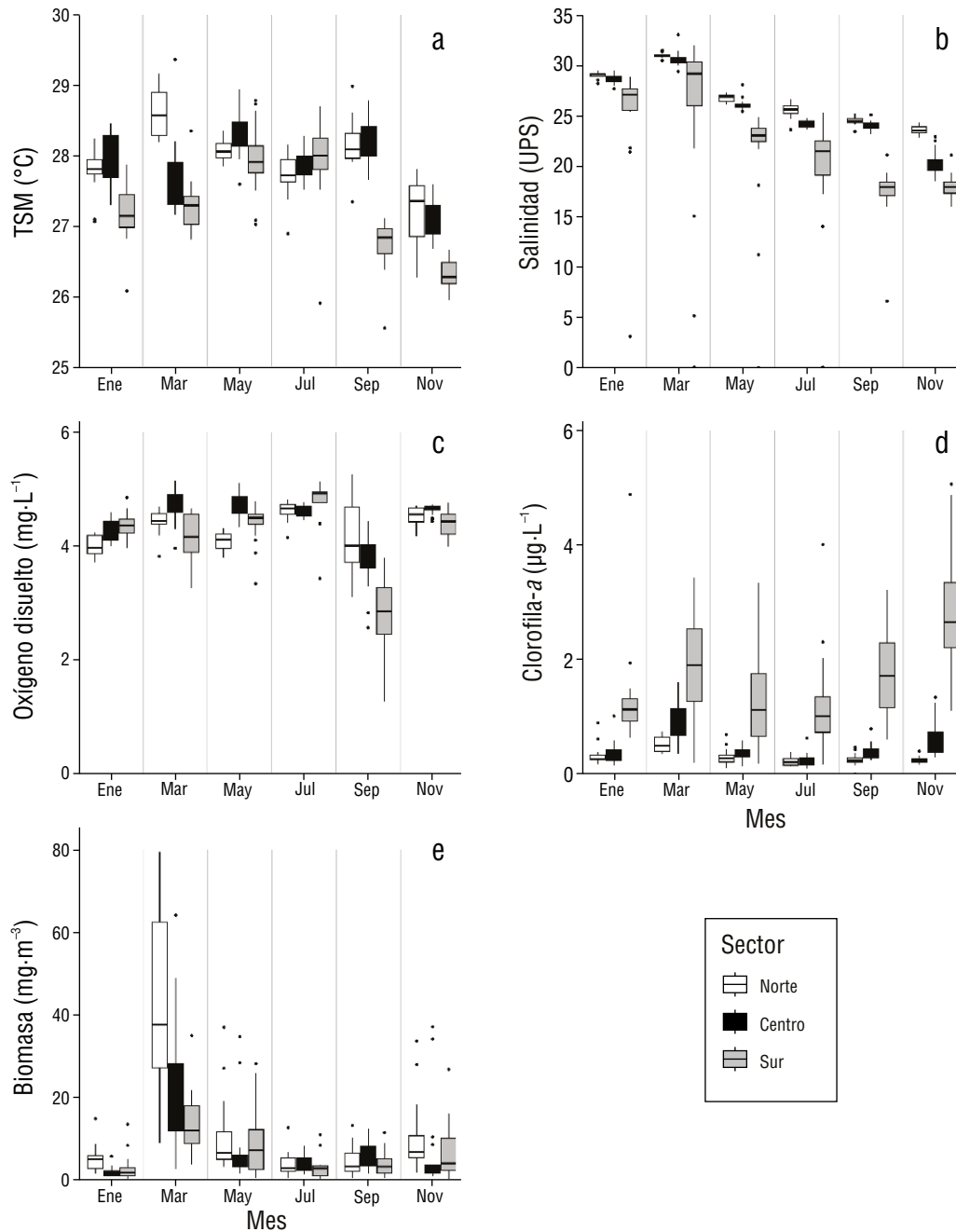


Figura 2. Variación espacio-temporal de las condiciones ambientales en el ambiente nerítico del norte del Pacífico colombiano (NPC) entre enero y noviembre de 2022. Temperatura superficial del mar (TSM) (a), salinidad (b), oxígeno disuelto (c), clorofila-a (d) y biomasa zooplanctónica (e).

Tabla 1. Listado sistemático de los taxones de paralarvas de cefalópodos identificadas en el ambiente nerítico del norte del Pacífico colombiano (NPC) entre enero y noviembre de 2022.

Filo Mollusca Linaeus, 1758
Clase Cephalopoda Cuvier, 1797
Subclase Coleoidea Bather, 1888
Superorden Decabrachia Boettger, 1952
Orden Teuthida Naef, 1916
Suborden Myopsina D'Orbigny, 1841
Familia Loliginidae Lesueur, 1821
Morfotipo I
Morfotipo II
Morfotipo III
Suborden Oegopsina D'Orbigny, 1845
Familia Ancistrocheiridae Pfeffer, 1912
<i>Ancistrocheirus</i> cf. <i>lesueurii</i> D'Orbigny, 1842
Familia Ommastrephidae Steenstrup, 1857
Complejo S-D (<i>Sthenoteuthis oualaniensis</i> - <i>Dosidicus gigas</i>)
Superorden Octobrachia Fioroni, 1981
Orden Octopoda Leach, 1818
Suborden Incirrina Grimpe, 1916
Familia Octopodidae D'Orbigny, 1842
<i>Octopus</i> cf. <i>mimus</i> Gould, 1852

presentar un club tentacular diferenciado más ancho que el pedúnculo; pedúnculo sin ventosas; una región proximal con 2 hileras de ventosas, y una región media y distal con ventosas dispuestas en 3 a 4 hileras (Fig. 3e-f). El Morfotipo III ($n = 4$; $LM = 1.8-2.8$ mm) presentó un club tentacular diferenciado, pedúnculo sin ventosas, y ventosas del club dispuestas en 4 hileras (Fig. 3g-h).

Los individuos de la familia Ancistrocheiridae Pfeffer, 1912 ($n = 6$; $LM = 0.8-1.1$ mm) (Fig. 4) se caracterizaron por presentar el manto acampanado, broche cartilaginoso del sifón recto, presencia de tejido gelatinoso cubriendo la cabeza, ojos y la porción proximal de la corona de brazos (Fig. 4a-b) y ventosas de los tentáculos pedunculadas y dispuestas en 2 hileras (Fig. 4c-d). No se observaron fotóforos en el manto, la cabeza, los brazos, o los tentáculos a las tallas revisadas. Considerando que la familia Ancistrocheiridae es monotípica, los individuos que cumplieron con estas características se identificaron como una forma de la especie *Ancistrocheirus lesueurii* d'Orbigny, 1842 (*Ancistrocheirus* cf. *lesueurii*).

Los individuos de la familia Ommastrephidae Steenstrup, 1857 ($n = 28$; $LM = 0.8-1.93$ mm) (Fig. 5) se caracterizaron por presentar un par de aletas posteriores en forma de paleta (Fig. 5a-b), el broche de cierre del sifón en forma de

"T" invertida y una probóscis o trompa con 8 ventosas en el extremo distal de igual tamaño (Fig. 5c-d), sin fotóforos intestinales u oculares. Los individuos que presentaron estas características se identificaron como el complejo de las especies *S. oualaniensis* y *D. gigas* (Complejo S-D).

Las paralarvas de la familia Octopodidae D'Orbigny, 1842 ($n = 25$; $LM = 0.73-1.45$ mm) (Fig. 6) se caracterizaron por presentar el manto muscular y ovalado, sin aletas (Fig. 6a-b), y brazos subiguales con ventosas dispuestas en una hilera (Fig. 6c-d), característicos del género *Octopus* Cuvier, 1797 (Sweeney et al. 1992, De Silva-Dávila 2013). El número y disposición de las ventosas, así como el PCGD (6 a 8 cromatóforos, Fig. 6e-f), coincide con las observaciones de Castro-Fuentes et al. (2002) para la especie *O. mimus* Gould, 1852 (Tabla 2), por lo cual los individuos se identificaron como una forma de la especie (*Octopus* cf. *mimus*).

Abundancia, distribución y variación temporal

La abundancia de paralarvas en el ambiente nerítico del NPC durante enero y noviembre de 2022 osciló entre 0.6 y 9.2 Pl·1,000 m⁻³, con una mediana de 0.7 Pl·1,000 m⁻³. En la mayoría de los muestreos se obtuvieron valores bajos de abundancia (<2.45 Pl·1,000 m⁻³), aunque se observaron picos puntuales en ciertos meses y sectores (Fig. 7a). Los valores más altos de abundancia se observaron en marzo en los 3 sectores del área de estudio (norte: 8.5 Pl·1,000 m⁻³; centro: 6.1 Pl·1,000 m⁻³; sur: 9.2 Pl·1,000 m⁻³), debido principalmente a la contribución de la familia Loliginidae en el sur (7.9 Pl·1,000 m⁻³) y centro (3.0 Pl·1,000 m⁻³), y de Octopodidae en el norte (4.0 Pl·1,000 m⁻³). En contraste, enero, septiembre y noviembre presentaron abundancias considerablemente más bajas en los 3 sectores (<1.5 Pl·1,000 m⁻³) (Fig. 7, Tabla 3). El análisis de varianza detectó diferencias significativas en la abundancia entre los meses de muestreo ($F = 10.097$; $P = 0.001$), pero no entre los sectores ($F = 1.549$; $P = 0.259$), siendo marzo la fuente de variación de la abundancia con valores significativamente más altos que los demás (post-hoc de Tukey, $P < 0.05$) (Tabla S4).

La composición de las familias de paralarvas identificadas mostró variaciones entre los meses y sectores de muestreo en el NPC (Fig. 7b; Tabla 3). En enero, Ommastrephidae dominó en el sector norte, mientras que Loliginidae y Octopodidae predominaron en el centro. En marzo se registraron todas las familias, con una mayor representatividad de Octopodidae en el norte y de Loliginidae en los sectores centro y sur. En mayo, Ommastrephidae fue dominante en el norte, mientras que Octopodidae y Ancistrocheiridae se distribuyeron equitativamente en el centro. En julio, Ommastrephidae registró la mayor representatividad tanto en el norte como en el sur, mientras que Octopodidae y Loliginidae dominaron en el centro. En septiembre se registró únicamente a Octopodidae en el norte y en noviembre a Ommastrephidae en el sur.

De forma complementaria, la frecuencia de ocurrencia de las familias mostró variaciones marcadas espacial y

temporalmente (Fig. 8; Tabla 3). Loliginidae presentó las mayores frecuencias en los sectores centro y sur, particularmente en marzo (Fig. 8a), mientras que Octopodidae presentó una alta ocurrencia tanto en el norte como en el centro, especialmente durante marzo y julio (Fig. 8b). Ommastrephidae también registró una marcada ocurrencia en el norte, alcanzando las mayores frecuencias en mayo y julio (Fig. 8c). Por su parte, Ancistrocheiridae fue la familia menos frecuente en todos los sectores y meses de muestreo (Fig. 8d).

DISCUSIÓN

Las condiciones oceanográficas superficiales del ambiente nerítico del NPC mostraron variabilidad espacial y temporal, probablemente asociada tanto a la dinámica de precipitación local como a los procesos oceanográficos propios de la Ensenada de Panamá. De acuerdo con Velásquez-Restrepo y Poveda (2019) y Valencia et al. (2024), se incrementa la frecuencia de días soleados y disminuyen los niveles de precipitación (350 a 400 mm·mes⁻¹) en el NPC durante los meses de enero y abril y, por ende, la de descargas de ríos, lo que provoca un incremento en la temperatura y una baja variabilidad en la salinidad superficial del mar. En cambio, se presenta la precipitación máxima (650 a 750 mm·mes⁻¹) entre junio y noviembre, incrementando el aporte continental y conllevando la disminución de ambas variables. Cabe resaltar la variabilidad espacial observada entre sectores; el sur presentó la mayor variabilidad en la salinidad, junto con las concentraciones más altas de clorofila-*a*. Este comportamiento podría estar asociado con el aporte constante de nutrientes

de origen continental provenientes de la descarga del Río Baudó, el tercer río más caudaloso de la región, con un caudal medio anual estimado de 1,021.5 m³·s⁻¹ (Velásquez-Restrepo y Poveda 2019). Además, este sector recibe la mayor precipitación anual con 6,544 mm·año⁻¹, en comparación con los sectores centro y norte, que reciben 5,086 mm·año⁻¹ (Lobo-Guerrero 1993, Restrepo 2006, Valencia et al. 2024), lo cual intensifica la escorrentía de los ríos durante la temporada lluviosa y explicaría los valores más altos de clorofila-*a* registrados en noviembre para este sector.

Entre las familias identificadas, Ommastrephidae, Ancistrocheiridae y Octopodidae ya habían sido reportadas previamente en el Pacífico colombiano (Vargas y López 2020). Este estudio amplía el conocimiento sobre las paralarvas de cefalópodos en la región al registrar por primera vez grupos típicos de aguas costeras, como *Octopus cf. mimus* (Octopodidae) y la familia Loliginidae (morfotipos I, II y III).

Respecto a la familia Loliginidae se tienen registros en la zona de adultos de las especies *Lolliguncula argus*, *L. diomedea* y *L. panamensis*, consideradas de importancia pesquera y ecológica (Gómez et al. 2003, Jereb y Roper 2010, Díaz et al. 2014). A pesar de ello, no existen registros oficiales pesqueros (De la Hoz et al. 2017). De estas 3 especies, solo se han descrito las paralarvas de *L. diomedea* (1.20-1.39 mm LM), las cuales presentan 2 hileras de ventosas en los tentáculos y en el brazo III y una sola ventosa en los brazos II y IV (Fernández-Álvarez et al. 2017). Esta disposición de las ventosas es compatible con el Morfotipo I descrito en este estudio (brazo III y tentáculo con 2 hileras de ventosas y una sola ventosa en los brazos II y IV), por lo que presuntamente

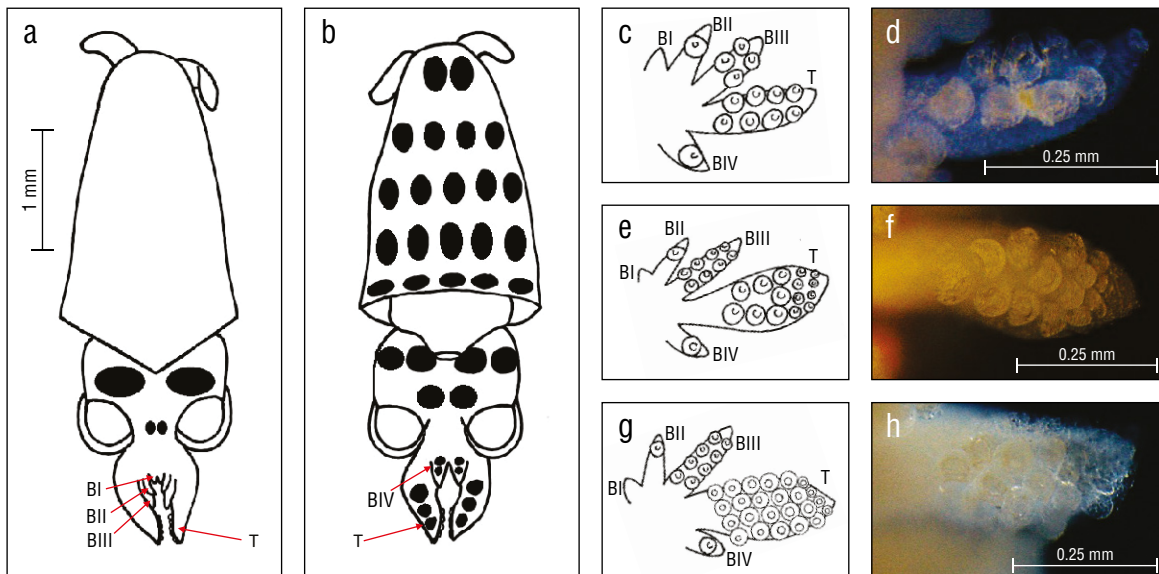


Figura 3. Esquema generalizado de paralarva de la familia Loliginidae encontrada en el ambiente nerítico del norte del Pacífico colombiano (NPC) entre enero y noviembre de 2022 (*LM* = 2.8 mm). Vista dorsal (a); vista ventral (b); corona de brazos en vista oral de los Morfotipos I (c), II (e) y III (g), y detalles del club tentacular de los Morfotipos I (d), II (f) y III (h) (BI: brazo I; BII: brazo II; BIII: brazo III; BIV: brazo IV; T: tentáculo).

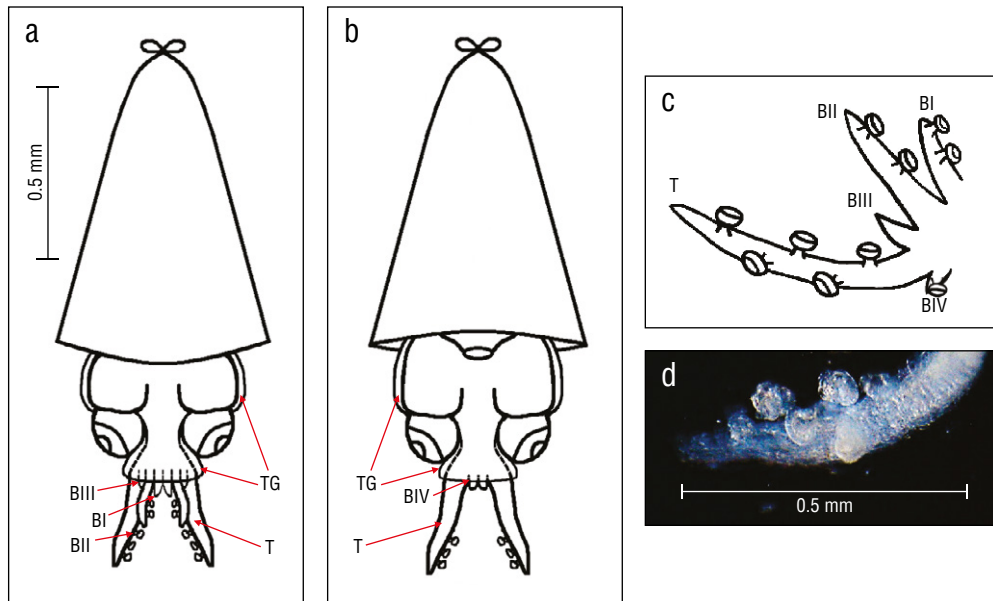


Figura 4. Esquema de paralarva de la familia Ancistrocheiridae: *Ancistrocheirus* cf. *lesueurii* encontrada en el ambiente nerítico del norte del Pacífico colombiano (NPC) entre enero y noviembre de 2022 (LM = 1 mm). Vista dorsal (a), vista ventral (b), corona de brazos en vista oral (c) y detalle del club tentacular (d) (BI: brazo I; BII: brazo II; BIII: brazo III; BIV: brazo IV; T: tentáculo; TG: tejido gelatinoso).

podría tratarse de la misma especie. Cabe aclarar que para confirmar o descartar tal situación son necesarios los análisis moleculares correspondientes, que por fijación de las muestras en formalina no fue posible realizar en el presente estudio. Por otro lado, debido a la ausencia de descripciones morfológicas de las paralarvas de *L. argus* y *L. panamensis*, no fue posible asociarlas con los morfotipos (II o III) descritos. La descripción detallada del club tentacular de los Morfotipos I, II y III descritos en esta familia (Loliginidae) proporciona información morfológica valiosa que facilitará futuras comparaciones y estudios taxonómicos, contribuyendo así al avance del conocimiento de las paralarvas de esta familia en la región.

En la familia Ancistrocheiridae, la presencia de fotóforos en el manto, la cabeza, los brazos y los tentáculos es un carácter diagnóstico a partir de los 5-7 mm LM, así como ganchos en los brazos y tentáculos a partir de los 9 mm LM (Sweeney et al. 1992, Granados-Amores 2008). Dado el tamaño de las paralarvas revisadas pertenecientes a esta familia (<2 mm LM), no fue posible observar dichas características. De Silva-Dávila (2013) describió paralarvas de esta familia a tallas similares a las de este trabajo (2 mm LM), y confirmamos la correspondencia en la corona de brazos pedunculada y cubierta de tejido gelatinoso, así como en la fórmula de los brazos a 1.1 mm LM (Tabla S3), lo que sugiere su identificación como *Ancistrocheirus* cf. *lesueurii*. Actualmente, esta familia se considera monoespecífica; sin embargo, la variación en el arreglo de los fotóforos en paralarvas provenientes de diferentes océanos y la falta de comparaciones

críticas con ejemplares adultos sugieren la posible existencia de más de una especie (Sweeney et al. 1992, Arnold et al. 2025). Para contribuir en este punto, sería valioso disponer de ejemplares de mayor tamaño y de distintas regiones para realizar comparativos morfológicos y genéticos, y así aportar conclusiones taxonómicas más sólidas.

En cuanto a la familia Ommastrephidae, en el Pacífico colombiano *D. gigas* y *S. oualaniensis* coexisten espacialmente y sus paralarvas son morfológicamente similares a tallas (<4 mm LM), ya que presentan las ventosas de la probóscis de igual tamaño; en ambos casos, los fotóforos intestinales u oculares que permiten la diferenciación específica aún no están presentes, por lo que se agrupan como un complejo de especies (Complejo S-D) (Ramos-Castillejos et al. 2010, De Silva-Dávila et al. 2015, Sánchez-Velasco et al. 2016). Las paralarvas revisadas de esta familia midieron entre 0.8 y 1.93 mm LM y presentaron estas características, lo que confirma su identificación como Complejo S-D. Cabe resaltar que el patrón de cromatóforos del manto y cabeza en vista dorsal en las paralarvas del Complejo S-D identificadas en este estudio es similar al reportado por Ramos-Castillejos et al. (2010) para *D. gigas* a 3.2 mm LM (Tabla S3). Sin embargo, Ramos-Castillejos et al. (2010) incluyen en su descripción un análisis morfométrico corroborada molecularmente. En el presente trabajo dichos análisis no estuvieron contemplados, lo que impide realizar una comparación directa entre ambos trabajos. El enfoque molecular y morfométrico podría ser una línea de investigación futura que contribuye de manera

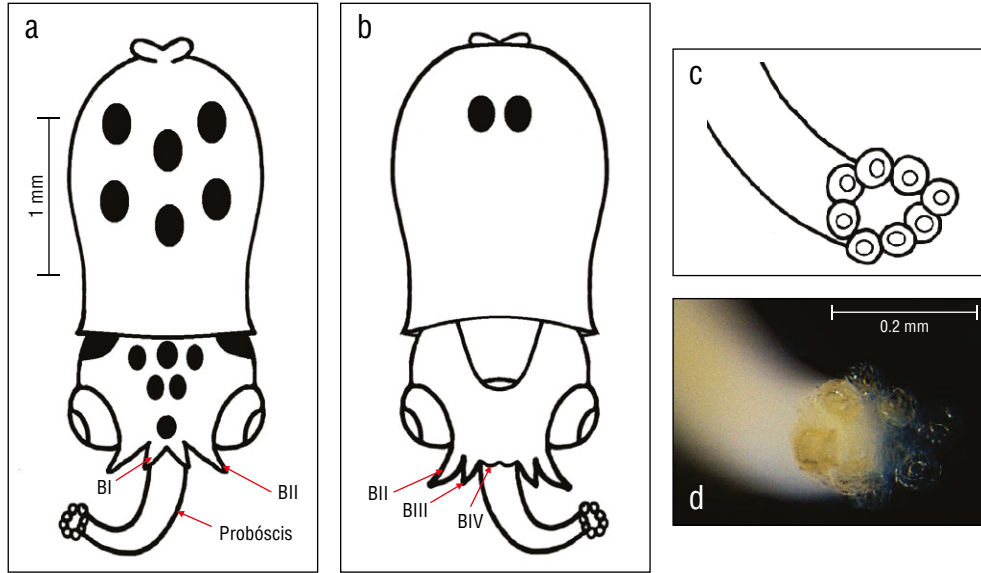


Figura 5. Esquema de paralarva de la familia Ommastrephidae (Complejo SD: *Sthenoteuthis oualaniensis*-*Dosidicus gigas*) encontrada en el ambiente nerítico del norte del Pacífico colombiano (NPC) entre enero y noviembre de 2022 (LM = 1.69 mm). Vista dorsal (a), vista ventral (b) y detalle de la probóscis (c y d).

más específica a la separación del Complejo S-D y respalde las observaciones morfológicas, proporcionando mayor certidumbre en la identificación taxonómica.

El PCGD observado en los ejemplares de la familia Octopodidae en este estudio corresponde al descrito para *O. mimus* (Castro-Fuentes et al. 2002) y *O. hubbsorum* (Montero-Ruíz et al. 2023), lo que sugiere un caso de sinonimia, tal como lo afirma Pliego-Cárdenas et al. (2014) a partir de datos moleculares mitocondriales. Para tomar una postura al respecto con las paralarvas del Pacífico colombiano se requiere más estudios que incluyan identificación morfológica y molecular, así como la descripción de hábitat y distribución tanto de adultos como de paralarvas.

Durante el periodo de estudio, la mayor abundancia de paralarvas coincidió con la temporada seca del NPC, en la cual la surgencia de aguas subsuperficiales provenientes de la Ensenada de Panamá promueve un aumento en la productividad y biomasa del zooplancton en la región (Valencia et al. 2019). En este periodo ya se han reportado altos valores de abundancia para otros organismos del zooplancton en ambientes neríticos del Pacífico colombiano debido al aumento en la disponibilidad de alimento (Valencia y Giraldo 2009; Giraldo et al. 2014; Jerez-Guerrero et al. 2017; Valencia et al. 2019, 2024). Esta tendencia de la variación temporal en la abundancia de paralarvas asociada a episodios de surgencias ya ha sido documentada en varias regiones del Pacífico oriental (Vega et al. 2000, De Silva-Dávila et al. 2015, Aceves-Medina et al. 2017, García-Guillén et al. 2018, Ruvalcaba-Aroche et al. 2018) y del océano Atlántico (González et al. 2005, Moreno et al. 2009, Vidal et al. 2010, Otero et al. 2016), y han sido relacionadas con incremento de

Tabla 2. Patrones de cromatóforos en las paralarvas de *Octopus mimus* (Octopodidae). Promedio y desviación estándar de la longitud del manto de los individuos (LM), patrón de cromatóforos del manto en la superficie dorsal (PCMD), patrón de cromatóforos del manto en la superficie ventral (PCMV), patrón de cromatóforos de la cabeza en la superficie dorsal (PCCD), patrón de cromatóforos de la glándula digestiva (PCGD) y patrón de cromatóforos del sifón (PCS).

	<i>Octopus mimus</i> Castro-Fuentes et al. (2002)	<i>Octopus cf. mimus</i> (Este estudio)
LM	1.53 ± 0.08	1.14 ± 0.21
PCMD	3 a 7	7 a 10
PCMV	24 a 31	20 a 33
PCCD	10 (2 + 4 + 4)	10 (2 + 4 + 4)
PCGD	6 a 8	6 a 8
PCS	6 (4 + 2)	5 (3 + 2) y 6 (4 + 2)

la supervivencia, crecimiento y reclutamiento de las poblaciones de cefalópodos (Araujo y Gasalla 2018).

En este estudio, la familia Loliginidae fue la más abundante y frecuente en los sectores centro y sur del NPC, donde la plataforma continental es más amplia y somera, y presenta un afluente dulceacuícola importante. Los loliginidos se caracterizan por habitar zonas costeras poco profundas y de baja salinidad y por preferir fondos blandos o arenosos para desovar (Rodríguez y Gasalla 2008, Zeidberg et al. 2012,

Fernández-Álvarez et al. 2018). Por lo tanto, su presencia en estos sectores refleja los hábitos ecológicos del grupo. Por otro lado, la ausencia de paralarvas de esta familia en el norte puede estar relacionada con las características geomorfológicas de este sector, el cual presenta una plataforma continental estrecha y relativamente profunda con fondos rocosos. Al respecto, Martínez-Soler et al. (2021) justificaron la ausencia de esta familia en zonas que no ofrecen un hábitat adecuado para la reproducción bentónica característica del grupo.

Aunado a lo anterior, se sabe que los representantes de esta familia realizan desplazamientos con fines alimenticios o reproductivos, los cuales parecen ser parte de la estrategia de vida para garantizar el desarrollo y crecimiento de sus paralarvas. Esto ha sido reportado para varias especies en distintas regiones; por ejemplo, *L. panamensis* se desplaza a zonas de enriquecimiento y mayor disponibilidad de alimento (Arizmendi-Rodríguez et al. 2012), y *L. diomedea* y *L. argus* presentan migraciones reproductivas oportunistas en respuesta a variaciones en las condiciones ambientales (León-Guzmán et al. 2020, Olvera et al. 2023). Esta tendencia podría explicar la mayor abundancia de paralarvas de Loliginidae en el mes de marzo, periodo que corresponde a la temporada seca y a los valores más altos de biomasa del zooplancton en el área de estudio. Esto sugiere una sincronía entre los eventos reproductivos de esta familia y los periodos de alta productividad secundaria asociados con las condiciones de surgencia, los cuales incrementan la disponibilidad de alimento y favorecen la supervivencia de las paralarvas. Por otro lado, aunque las mayores concentraciones de clorofila-*a* se registraron en el sector sur durante la temporada lluviosa, lo que indica una alta productividad primaria, el incremento en la precipitación

y el aporte fluvial característico de esta temporada genera baja salinidad y mayor turbidez del agua (Valencia et al. 2024). Esto podría reducir la productividad secundaria y, por tanto, la disponibilidad de alimento para las paralarvas, lo que explicaría la ausencia de la familia Loliginidae en septiembre y noviembre.

Por su parte, la familia Octopodidae se caracteriza por tener diferentes estilos de vida. La mayoría de las especies son bentónicas y habitan zonas rocosas y poco profundas. Dentro de este grupo, algunas presentan una fase planctónica de natación libre después de la eclosión, como las paralarvas, mientras que otras eclosionan juveniles bentónicos más desarrollados (Jereb et al. 2016). Estas preferencias ecológicas coinciden con las características geomorfológicas de los sectores norte y centro del área de estudio que presentan una plataforma continental estrecha con ecosistemas coralinos y rocosos dominando el paisaje submareal y costero (Díaz et al. 2016). En esta investigación, las paralarvas de esta familia estuvieron presentes en casi todos los meses de muestreo, a excepción de noviembre, lo cual coincide con la biología reproductiva del grupo. Se ha documentado que poblaciones de *O. mimus* y *Octopus hubbsorum* presentan desoves durante todo el año, con picos definidos que varían entre regiones. Por ejemplo, en el Golfo de California, estos picos ocurren en septiembre y diciembre (Pliego-Cárdenas et al. 2011); en el Pacífico central mexicano, en junio (López-Uriarte y Ríos-Jara 2009), y en el sur del Pacífico mexicano, entre marzo-junio y octubre-noviembre (Alejo-Plata et al. 2009, Alejo-Plata y Gómez 2015). Además, se ha documentado que la variación en la biología reproductiva de *O. hubbsorum* depende de las condiciones ambientales propias de cada región,

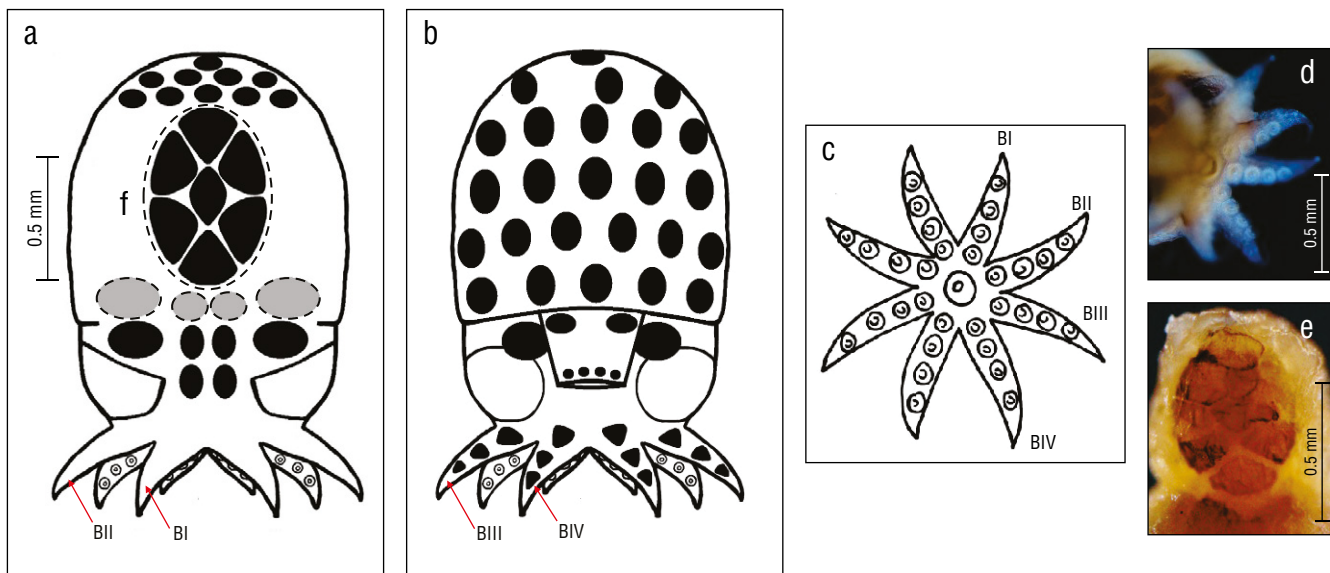


Figura 6. Esquema de paralarva de la familia Octopodidae (*Octopus* cf. *mimus*) encontrada en el ambiente nerítico del norte del Pacífico colombiano (NPC) entre enero y noviembre de 2022 ($LM = 1.3$ mm). Vista dorsal (a), vista ventral (b), corona de brazos en vista oral (c y d) y glándula digestiva con patrón de cromatóforos (e y f).

Tabla 3. Abundancia y frecuencia de ocurrencia (*FO*) de las familias de paralarvas (PI) de cefalópodos identificadas entre enero y noviembre de 2022 en el ambiente nerítico del norte del Pacífico colombiano (NPC) (N: norte; C: centro; S: sur).

Mes	Sector	Abundancia (PI·1,000 m ⁻³) <i>FO</i> (%)			
		Loliginidae	Ommastrephidae	Ancistrocheiridae	Octopodidae
Enero	N	0.0	0.5 5.6	0.0	0.0
	C	0.5 11.1	0.3 5.6	0.0	0.5 11.1
	S	0.0	0.0	0.0	0.0
Marzo	N	0.4 5.6	1.8 5.6	0.4 5.6	4.0 22.2
	C	3.0 27.8	0.0	0.4 5.6	1.1 16.7
	S	7.9 41.2	0.0	1.3 11.8	0.0
Mayo	N	0.0	1.4 16.7	0.0	0.7 11.1
	C	0.0	0.0	0.3 5.6	0.3 5.6
	S	0.0	0.0	0.0	0.0
Julio	N	0.0	3.1 22.2	0.0	1.1 22.2
	C	0.4 5.6	0.0	0.0	0.4 5.6
	S	0.0	1.1 11.8	0.0	0.0
Septiembre	N	0.6 5.6	0.0	0.0	0.0
	C	0.0	0.0	0.0	0.0
	S	0.0	0.0	0.0	0.0
Noviembre	N	0.0	0.0	0.0	0.0
	C	0.0	0.0	0.0	0.0
	S	0.0	0.5 6.7	0.0	0.0

siendo la temperatura el factor más importante (Alejo-Plata y Gómez 2015, Montero-Ruiz et al. 2023). Por lo tanto, la alta ocurrencia de esta familia podría estar relacionada con las aguas cálidas características del NPC y la poca variabilidad de la TSM a lo largo del periodo de estudio (26-28 °C). En este sentido, la mayor abundancia observada en marzo podría estar asociada con el incremento en la disponibilidad de alimento característico de este periodo, lo que favorecería las condiciones óptimas para el desarrollo de las paralarvas.

Las paralarvas de la familia Ommastrephidae (Complejo S-D) son consideradas como las más abundantes en los arrastres de tipo superficial (Staaf et al. 2013). No obstante, en este estudio su abundancia y frecuencia de ocurrencia fueron inferiores a las registradas para Loliginidae y Octopodidae en la mayoría de los sectores y meses de muestreo. Este hallazgo contrasta con lo reportado previamente en el Pacífico colombiano (Vargas y López 2020) y Pacífico mexicano (Granados-Amores et al. 2010, García-Guillén et al. 2018), donde esta familia ha sido el grupo más representativo. Esta diferencia podría atribuirse a la presencia de taxones con mayor afinidad al ambiente costero, como los calamares loliginidos y los pulpos, que se destacaron principalmente en los sectores sur y norte, respectivamente. Ommastrephidae podría presentar una menor probabilidad de capturarse en aguas cercanas a la costa debido

a su comportamiento pelágico. La presencia recurrente de paralarvas del Complejo S-D en la mayoría de los meses de muestreo coincide con lo reportado para los adultos de *D. gigas* en el Pacífico colombiano, que presentan actividad reproductiva continua durante todo el año (Córdoba-Rojas et al. 2024). Además, el incremento en la abundancia de paralarvas observado en marzo podría relacionarse con el periodo de mayor madurez gonadal registrado en los primeros meses del año por los mismos autores. Aunque en este estudio no se evaluó el efecto directo de las variables ambientales ni se analizaron estructuras de mesoescala en función de su abundancia o distribución, en estudios previos se ha evidenciado que las paralarvas del Complejo S-D están asociadas con la presencia de giros anticiclónicos y zonas de convergencia (Sánchez-Velasco et al. 2016, Ruvalcaba-Aroche et al. 2020). Estas estructuras parecen influir en la distribución y agregación de las paralarvas, ya que proporcionan un hábitat favorable para su retención, supervivencia y desarrollo inicial (Ruvalcaba-Aroche et al. 2020). Teniendo en cuenta que *D. gigas* es la principal especie de calamar capturada a nivel global (FAO 2024) y que en el Pacífico colombiano ha cobrado relevancia como un recurso pesquero potencial para la pesca artesanal (Díaz et al. 2014, Villanueva y Flores-Nava 2019, Córdoba et al. 2024), resulta fundamental continuar con estudios que permitan monitorear la variación

espacial y temporal de las paralarvas en el área de estudio, con el fin de profundizar en el conocimiento de la ecología y biología reproductiva de los adultos. Considerando su mayor abundancia en arrastres superficiales, este método de muestreo podría representar una herramienta de bajo costo y alta eficiencia para el seguimiento de sus estadios tempranos en el Pacífico colombiano, como lo sugieren García-Guillén et al. (2018) en su estudio del Pacífico mexicano.

La baja representatividad y frecuencia de la familia Ancistrocheiridae (*Ancistrocheirus* cf. *lesuerii*) podrían estar relacionadas con su hábitat oceánico, lo que reduce la probabilidad de encontrarla en ambientes neríticos. Esto coincide con lo reportado en el Pacífico colombiano (Vargas y López 2020) y Pacífico mexicano (De Silva-Dávila et al. 2015), donde Ancistrocheiridae representó menos del 1% del total de los taxones. Al ser un grupo poco abundante a nivel mundial, su biología y ecología son poco conocidas, resaltando la importancia de sus paralarvas como una manera de incrementar el conocimiento de su biología reproductiva en las regiones de estudio.

La mayoría de paralarvas en este estudio tuvieron tallas menores que 2 mm LM, lo cual indica desoves recientes (Sweeney et al. 1992). Estos tamaños coinciden con lo encontrado por Vargas y López (2020) en el Pacífico colombiano, quienes mencionan que los desoves y la eclosión son más frecuentes en la zona nerítica. Estos tamaños también podrían deberse al tipo de arrastre utilizado para la colecta de zooplancton, ya que a medida que las paralarvas crecen pueden ocupar los hábitats de los adultos. Por lo tanto, una alternativa para futuras investigaciones podría ser complementar los arrastres superficiales con arrastres oblicuos, ya

que estos últimos suelen ser más efectivos al ofrecer una visión más completa de la comunidad de paralarvas, pues logran capturar individuos más desarrollados, además de una mayor diversidad y riqueza de especies (De Silva-Dávila et al. 2015, García-Guillén et al. 2018). Por otro lado, es importante mencionar que las tallas pequeñas de los individuos encontrados dificultaron la identificación de las paralarvas, ya que estructuras taxonómicas clave no se desarrollan hasta tallas más avanzadas en muchos taxones (Camarillo-Coop 2006, Zaragoza et al. 2015). Además, la falta de información sobre la biología reproductiva y la ecología de los cefalópodos del Pacífico colombiano, la alta plasticidad del grupo y la falta de descripciones morfológicas de las paralarvas agrava esta situación, pues incrementa la incertidumbre en la identificación (Guarneros-Narváez et al. 2022). Por lo tanto, para complementar la información biológica sobre este importante grupo taxonómico, es necesario implementar herramientas moleculares y genéticas para comprender mejor la estructura de la comunidad, tal como se ha realizado en el Golfo de México (Guarneros-Narváez et al. 2022).

CONCLUSIONES

La composición taxonómica y los patrones de variación espacio-temporal de las paralarvas del ambiente nerítico del NPC durante el 2022 estuvieron acordes a lo esperado de acuerdo con los adultos reportados en la región y en otras zonas del Pacífico Oriental. En este estudio, se incrementa la riqueza específica de paralarvas en el NPC con el primer reporte de la familia Loliginidae representada por 3 morfotipos claramente diferenciados (Morfotipo I, Morfotipo II y Morfotipo III) y

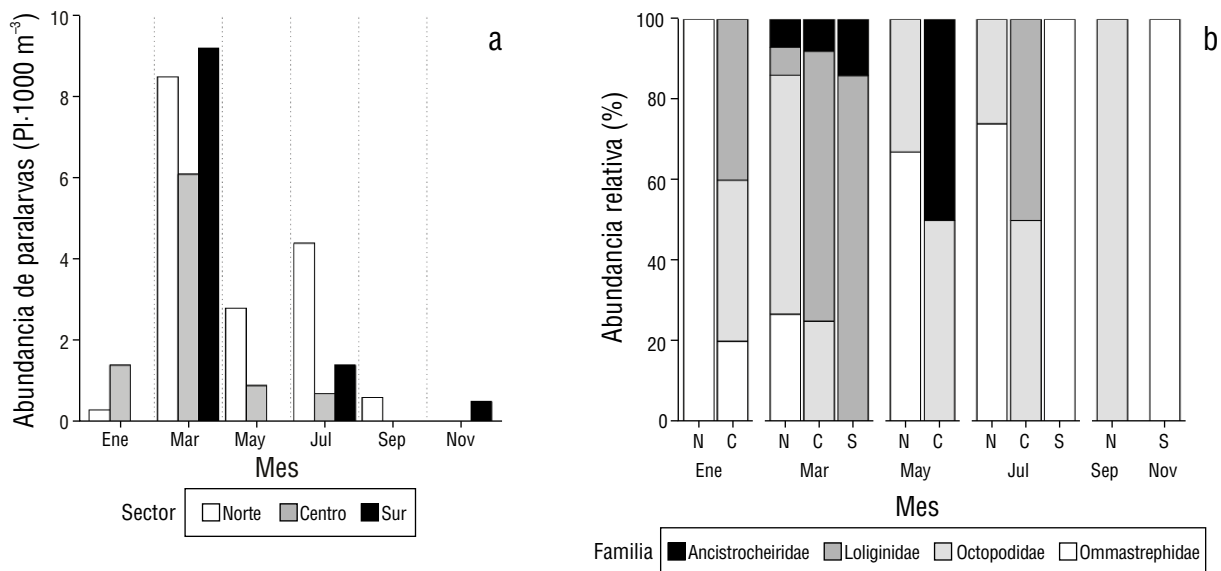


Figura 7. Variación espacio-temporal de la abundancia de paralarvas de cefalópodos encontradas entre enero y noviembre de 2022 en el ambiente nerítico del norte del Pacífico colombiano (NPC). Abundancia de paralarvas (PI·1,000 m⁻³); las líneas punteadas representan la separación de los meses de muestreo (a). Abundancia relativa de las familias encontradas (N: norte; C: centro; S: sur) (b).

el primer reporte de *Octopus cf. mimus*. Se demostró que el comportamiento ecológico de cada grupo, la hidrología y las características geomorfológicas del área de estudio tuvieron influencia en la composición taxonómica y la distribución de los grupos. Además, se comprobó que la mayor abundancia de paralarvas ocurrió durante la temporada de surgencias, lo que evidencia una sincronía entre los eventos reproductivos de los adultos con las condiciones que favorecen el desarrollo de las paralarvas. También, se logró evidenciar que la presencia de Octopodidae y Loliginidae puede estar relacionada con la disponibilidad de hábitats adecuados para su reproducción y el desarrollo de los primeros estadios. Por lo tanto, la variedad de ecosistemas del NPC constituye un factor crucial y relevante para la conservación de estos grupos, cuyos conocimientos

biológicos y ecológicos aún son limitados. La presencia de paralarvas de grupos considerados de interés comercial, como Loliginidae, Ommastrephidae y Octopodidae, sugiere la presencia de poblaciones activas en el NPC que podrían llegar a ser de interés para actividades comerciales artesanales. Estos hallazgos resaltan la importancia de incrementar el conocimiento sobre su biología reproductiva y ecología para contar con la información técnica necesaria para proponer estrategias de conservación y un manejo adecuado de estos recursos. Las limitaciones en la identificación morfológica de las paralarvas reflejan la necesidad de complementarla con estudios genéticos para tener mayor certeza de la identificación taxonómica. Este trabajo sienta las bases para el entendimiento de los patrones de variación de la abundancia de paralarvas,

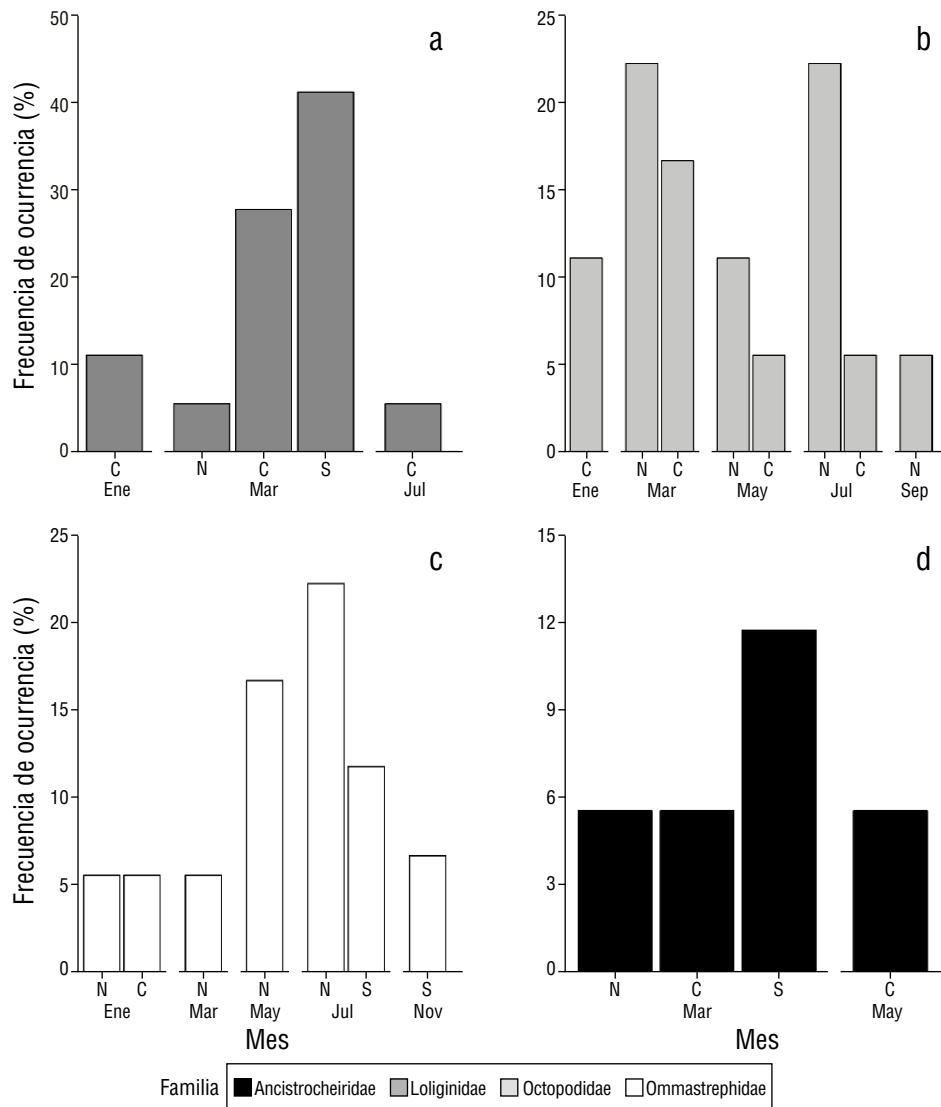


Figura 8. Variación espacio-temporal de la frecuencia de ocurrencia (FO) de las familias de paralarvas de cefalópodos encontradas entre enero y noviembre de 2022 en el ambiente nerítico del norte del Pacífico colombiano (NPC) (N: norte; C: centro; S: sur). Loliginidae (a), Octopodidae (b), Ommastrephidae (c) y Ancistrocheiridae (d).

tanto en el ambiente nerítico del NPC como en el POT, y sirve como herramienta para futuras investigaciones encaminadas a incrementar el conocimiento de los cefalópodos en la región.

DECLARACIONES FINALES

Material Suplementario

El material suplementario de este estudio se puede descargar de: <https://cienciasmarinas.com.mx/index.php/cmarinas/article/view/3538/420421260>

Agradecimientos

Agradecemos al Laboratorio de Cefalópodos del CIBNOR, La Paz, Baja California Sur, México, del cual el Dr. César Salinas es responsable académico; a la Dra. Jasmín Granados Amores por la capacitación especializada, base para el apartado taxonómico; a la Dra. Claudia Jeannette Pérez Estrada, responsable técnico del Laboratorio de Ecología Pesquera Cuantitativa del CIBNOR, La Paz BCS, por las facilidades para la toma de las fotografías de los ejemplares; al Grupo de Investigación en Ciencias Oceanográficas de la Universidad del Valle por las facilidades para acceder a los registros de los muestreos oceanográficos obtenidos en el marco del proyecto “Investigación para la Sostenibilidad de la Pesca Artesanal en el departamento del Chocó BPIN-2018000100045”, y Al Grupo de Investigación en Ecología Animal de la Universidad del Valle por el financiamiento parcial de la estancia de investigación realizada en el laboratorio de Cefalópodos del CIBNOR.

Financiamiento

Esta investigación fue parcialmente financiada por el proyecto “Investigación para la sostenibilidad de la pesca artesanal en el departamento del Chocó”, financiado por el Sistema General de Regalías de Colombia (BPIN: 2018000100045) y la Universidad del Valle (CI71237), a través del acuerdo de cooperación No. FUV-GJU-R-C-002–2021 entre la Fundación Universidad del Valle y la Universidad del Valle. El Grupo de Investigación en Ecología Animal de la Universidad del Valle, financió parcialmente la estancia de investigación del autor principal (MD) en el Laboratorio de Cefalópodos del CIBNOR, México.

Conflicto de interés

Los autores de este manuscrito declaramos que no presentamos conflicto de intereses.

Contribución de los autores

Conceptualización: MD, AG; Curación de datos: MD; Análisis formal: MD; Adquisición de fondos: AG; Investigación: MD, AG; Metodología: MD, AG, AMR; Recursos: AG,

MD; Supervisión: AMR, AG; Validación: AMR, AG; Visualización: MD; Redacción–borrador original: MD; Redacción–Revisión & edición: MD, AMR, AG.

Disponibilidad de datos

Los datos para este estudio están disponibles por el autor de correspondencia mediante solicitud previa.

Aprobaciones y permisos éticos para estudios con animales

La recolecta de muestras de zooplancton realizada para este trabajo se encuentra dentro del permiso otorgado para el programa académico de Biología de la Universidad del Valle, descrito en la Resolución 1070 del 28 de agosto de 2015 de la Autoridad Nacional de Licencias Ambientales, en el cual se permite la recolección y movilización de especímenes de especies silvestres de la biodiversidad, dentro del territorio nacional, enmarcada exclusivamente en la realización de proyectos de investigación científica no comercial.

Uso de herramientas IA

Los autores no utilizaron ninguna IA en este trabajo.

REFERENCIAS

- Aceves-Medina G, De Silva-Dávila R, Cruz-Estudillo I, Durazo R, Avendaño-Ibarra R. 2017. Influence of the oceanographic dynamic in size distribution of cephalopod paralarvae in the southern Mexican Pacific Ocean (rainy seasons 2007 and 2008). *Lat Am J Aquat Res.* 45(2):356-369. <https://doi.org/10.3856/vol45-issue2-fulltext-11>
- Alajo-Plata MC, Gómez-Márquez JL, Ramos-Castillo S, Herrera-Galindo JE. 2009. Reproducción, dieta y pesquería del pulpo *Octopus (Octopus) hubbsorum* (Mollusca:Cephalopoda) en la costa de Oaxaca, México. *Rev Biol Trop.* 57(1-2):63-78. <https://doi.org/10.15517/rbt.v57i1-2.11291>
- Alajo-Plata MC, Gómez JL. 2015. Reproductive biology of *Octopus hubbsorum* (Cephalopoda: Octopodidae) from the coast of Oaxaca, Mexico. *Am Malacol Bull.* 33(1):89-100. <https://doi.org/10.4003/006.033.0117>
- Araujo CC, Gasalla MA. 2018. Distribution patterns of loliginid squid paralarvae in relation to the oceanographic features off the South Brazil Bight (22-25° S). *Fish Oceanogr.* 27:63-75. <https://doi.org/10.1111/fog.12238>
- Arizmendi-Rodríguez DI, Salinas-Zavala CA, Quiñonez-Velazquez C, Mejía-Rebollo A. 2012. Abundance and distribution of the Panama brief squid, *Lolliguncula panamensis* (Teuthida: Loliginidae), in the Gulf of California = Abundancia y distribución del calamar dedal, *Lolliguncula panamensis* (Teuthida: Loliginidae), en el golfo de California. *Cienc Mar.* 38:31-45. <https://doi.org/10.7773/cm.v38i1A.1880>
- Arnold S, Nos D, Sáez-Liante R, Fernández-Álvarez F. 2025. Diversity in the squid family Ancistrocheiridae and description of a new family of the order Oegopsida (Cephalopoda). *Zool J Linn Soc.* 204(3):zlaf074. <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlaf074>
- Boletzky SV. 2003. Biology of early life stages in cephalopod molluscs. *Adv Mar Biol.* 44:143-203. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(03\)44003-0](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(03)44003-0)

- Boyle P, Rodhouse P. 2005. Cephalopods: Ecology and Fisheries. 1st ed. Oxford (UK): Blackwell Science. 458 p.
- [CalCOFI] California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations. 2011. Chlorophyll Methods: California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations; [accessed 2024 Jun 25]. <https://calcofi.org/chlorophyll-methods/>
- Camarillo-Coop S. 2006. Variación espacio-temporal de paralarvas de calamares (Cephalopoda: Ommastrephidae) de importancia comercial en la costa occidental de la península de Baja California [dissertation]. [Mexico]: National Polytechnic Institute, Center for Interdisciplinary Marine Sciences. 78 p.
- Castro-Fuentes H, Olivares A, Quintana A, Zúñiga O. 2002. Descripción del desarrollo embrionario y paralarva de *Octopus mimus* (Gould, 1852) (Mollusca: Cephalopoda) en cautiverio. *Estud Oceanol.* 21:13-25.
- Córdoba-Rojas D, Gallego JJ, Londoño N, Giraldo A. 2024. Biological and fishery parameters of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Colombian Pacific, a resource without directed fishing exploitation. *J Mar Sci.* 12(4):523. <https://doi.org/10.3390/jmse12040523>
- De la Hoz MJ, Duarte LO, Manjarrés-Martínez L. 2017. Estadísticas de desembarco y esfuerzo de las pesquerías artesanales e industriales de Colombia entre marzo y diciembre de 2017. Santa Marta (Colombia): Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca (AUNAP), Universidad del Magdalena. Technical report. 84 p.
- De Silva-Dávila R. 2013. Paralarvas de cefalópodos en el Golfo de California, México [dissertation]. [Mexico]: University of Guadalajara. 370 p.
- De Silva-Dávila R, Franco-Gordo C, Hochberg FG, Godínez-Domínguez E, Avendaño-Ibarra R, Gómez-Gutiérrez J, Robinson CJ. 2015. Cephalopod paralarval assemblages in the Gulf of California during 2004-2007. *Mar Ecol Prog Ser.* 520:123-141. <https://doi.org/10.3354/meps11074>
- De Silva-Dávila R, Granados-Amores J, García-Guillén RM, Avendaño-Ibarra R, Aceves-Medina G, Gómez-Gutiérrez J, Pelayo-Martínez GC, Franco-Gordo MC, Olivos-Ortiz A, Palacios-Salgado DS. 2018. Riqueza de paralarvas de cefalópodos en el Pacífico mexicano. In: Pérez A, Álvarez MC (eds.), *Estudios Recientes en el Océano Pacífico mexicano*. Colima (Mexico): University of Colima. p. 249-273.
- Díaz JM, Melo G, Posada JM, Piedra A, Ross E. 2014. Guía de Identificación: Invertebrados marinos de importancia comercial en la costa Pacífica de Colombia. San José (Costa Rica): Fundación MarViva. 102 p.
- Díaz JM, Guillot-Illidge L, Velandia M. 2016. La pesca artesanal en la costa norte del Pacífico colombiano: Un horizonte ambivalente. Bogotá (Colombia): Fundación MarViva. 104 p.
- Diekmann R, Piatkowski U, Schneider M. 2002. Early life and juvenile cephalopods around seamounts of the subtropical eastern North Atlantic: Illustrations and a key for their identification. *Ber Inst Meereskd Kiel.* 326:1-42. https://dx.doi.org/10.3289/ifm_ber_326
- [FAO] Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2024. The State of World Fisheries and Aquaculture. Rome (Italy): Food and Agriculture Organization of the United Nations. 264 p.
- Fernández-Álvarez F, Li D, Portner E, Villanueva R, Gilly W. 2017. Morphological description of egg masses and hatchlings of *Lolliguncula diomedea* (Cephalopoda: Loliginidae). *J Molluscan Stud.* 83(2):194-199. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyx008>
- Fernández-Álvarez FÁ, Machordom A, García-Jiménez R, Salinas-Zavala CA, Villanueva R. 2018. Predatory flying squids are detritivores during their early planktonic life. *Sci Rep.* 8:1-12. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21501-y>
- García-Guillén RM, De Silva-Dávila R, Avendaño-Ibarra R. 2018. Seasonal changes in paralarval cephalopod communities on the southwest coast of Baja California Sur (spring and autumn 2003) = Cambios estacionales en las comunidades de paralarvas de cefalópodos en la costa suroccidental de Baja California Sur (primavera-otoño de 2003). *Cienc Mar.* 44:107-123. <https://doi.org/10.7773/cm.v44i2.2761>
- Giraldo A, Valencia B, Acevedo JD, Rivera M. 2014. Phytoplankton and zooplankton on the marine protected area of Gorgona Island and its relationship with hydrographic variables during the rainy and dry seasons = Fitoplancton y zooplancton en el área marina protegida de Isla Gorgona, Colombia, y su relación con variables oceanográficas en estaciones lluviosa y seca. *Rev Biol Trop.* 62(1):117-132. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i0.15982>
- Giraldo A, Valencia B, Rivera-Gómez M, Jerez-Guerrero M. 2022. Actividades para el registro de Datos, Recolección de Muestras en Campo y Análisis de Laboratorio: Componente Columna de Agua. Cali (Colombia): Universidad del Valle, Departamento de Biología. 50 p.
- Gómez GO, Zapata LA, Franke R, Ramos GE. 2003. Food Habits of *Mustelus lunulatus* and *M. henlei* (Pisces: Triakidae) collected in Parque Nacional Natural Gorgona, Colombian Pacific = Hábitos alimentarios de *Mustelus lunulatus* y *M. henlei* (Pisces: Triakidae) colectados en el Parque Nacional Natural Gorgona, Pacifico Colombiano. *Bol Invest Mar Cost.* 32(1):219-229.
- González ÁF, Otero J, Guerra Á, Prego R, Rocha FJ, Dale AW. 2005. The influence of the oceanographic regime on the planktonic phase of *Octopus vulgaris* and *Loligo vulgaris* in a seasonal upwelling region. *J Plankton Res.* 27(3):271-277. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi001>
- Granados-Amores J. 2008. Calamares epipelágicos de la costa occidental de la península de Baja California, México [dissertation]. [Mexico]: National Polytechnic Institute, Center for Interdisciplinary Marine Sciences. 129 p.
- Granados-Amores J, De Silva-Dávila R, Camarillo-Coop S, Hochberg FG, Durazo R, Avendaño-Ibarra R, Hernández-Rivas ME. 2010. Composición de especies y patrones de distribución de paralarvas de calamar, 1996-1999. In: Gaxiola-Castro G, Durazo R (eds.), *Dinámica del Ecosistema Pelágico Frente a Baja California 1997-2007*. Tlalpan (Mexico): Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales. p. 453-467.
- Guarneros-Narváez PV, Rodríguez-Canul R, De Silva-Dávila R, Zamora-Briseño J, Améndola-Pimienta M, Souza A, Ordoñez U, Velázquez-Abunader I. 2022. Loliginid paralarvae from the Southeastern Gulf of Mexico: Abundance, distribution, and genetic structure. *Front Mar Sci.* 9. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.941908>
- Haimovici M, Piatkowski U, Aguiar dos Santos R. 2002. Cephalopod paralarvae around tropical seamounts and oceanic islands off the northeastern coast of Brazil. *Bull Mar Sci.* 71(1):313-330.
- [ITIS] Integrated Taxonomic Information System. 2024. Integrated Taxonomic Information System: ITIS; [accessed 2024 Jun 25]. <https://www.itis.gov>
- Jereb P, Roper CFE. 2010. Cephalopods of the World. An Annotated and Illustrated Catalogue of Cephalopod Species Known to Date. Volume 2. Myopsid and Oegopsid Squids. Rome (Italy): Food and Agriculture Organization of the United Nations. 605 p.
- Jereb P, Roper CFE, Norman MD, Finn JK. 2016. Cephalopods of the World. An Annotated and Illustrated Catalogue of Cephalopod Species Known to Date. Volume 3. Octopods and Vampire Squids. Rome (Italy): Food and Agriculture Organization of the United Nations. 398 p.
- Jerez-Guerrero M, Criales-Hernandez M, Giraldo A. 2017. Epipelagic copepods in Bahía Cupica, Colombian Pacific: species composition, distribution and temporal variation =

- Copépodos epipelágicos en Bahía Cupica, Pacífico colombiano: Composición de especies, distribución y variación temporal. *Rev Biol Trop.* 65(3):1046-1061.
<https://doi.org/10.15517/rbt.v65i3.29449>
- León-Guzmán SS, Alejo-Plata MC, Morales-Bojórquez E, Benítez-Villalobos F. 2020. Reproductive biology of the dart squid, *Lolliguncula diomedea* (Cephalopoda: Loliginidae) from Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Mar Biol Res.* 16(5):327-339.
<https://doi.org/10.1080/17451000.2020.1777433>
- Lobo-Guerrero A. 1993. Hidrología e hidrogeología. In: Leyva P (ed.). Colombia Pacífico, Tomo I. Bogotá (Colombia): Fondo para la Protección del Medio Ambiente “José Celestino Mutis” FEN Colombia. p. 121-134.
- López-Uriarte E, Ríos-Jara E. 2009. Reproductive biology of *Octopus hubbsorum* (Mollusca:Cephalopoda) along the central Mexican Pacific coast. *Bull Mar Sci.* 84(1):109-121.
- Martínez-Soler E, Gómez-Gutiérrez J, De Silva-Dávila R, González-Rodríguez E, Aburto-Oropeza O. 2021. Cephalopod paralarval species richness, abundance and size structure during the 2014–2017 anomalous warm period in the southern Gulf of California. *J Plankton Res.* 43(2):224-243.
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbab010>
- Meier L. 2022. ANOVA and Mixed Models: A Short Introduction Using R. Boca Raton (USA): Chapman and Hall, CRC Press. 201 p.
- Moreno A, Dos Santos A, Piatkowski U, Santos AMP, Cabral H. 2009. Distribution of cephalopod paralarvae in relation to the regional oceanography of western Iberia. *J Plankton Res.* 31(1):73-91.
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbn103>
- Montero-Ruiz RU, De Silva-Dávila R, Amezcua-Gómez C, Valdez-Cibrián A, Kozak ER. 2023. Description of the spawning, embryonic development, and paralarvae of the green octopus *Octopus hubbsorum* Berry 1953 (Cephalopoda: Octopodidae) under laboratory conditions. *Mar Bio.* 170(9):116.
<https://doi.org/10.1007/s00227-023-04260-x>
- Olvera RG, Alejo-Plata MC, González AF, Reyes-Hernández C. 2023. Reproductive Ecology of the Argus Brief Squid *Lolliguncula argus* in the Coast off Oaxaca, Southern Mexican Pacific. *JMBA.* 103:e2.
<https://doi.org/10.1017/S0025315422000984>
- Orosco X, Ayón P. 2022. Variación de paralarvas de cefalópodos asociada a condiciones oceanográficas en la Región Norte del Sistema de la Corriente de Humboldt. *Bol Inst Mar Perú.* 37(2):256-270.
<https://doi.org/10.53554/boletin.v37i2.371>
- Otero J, Álvarez-Salgado XA, González ÁF, Souto C, Gilcoto M, Guerra Á. 2016. Wind-driven upwelling effects on cephalopod paralarvae: *Octopus vulgaris* and Loliginidae off the Galician coast (NE Atlantic). *Prog Oceanogr.* 141:130-146.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.12.008>
- Pardo-Gandarillas MC, Ibáñez CM, Ruiz J, Bustos CA, Peña FA, Landaeta MF. 2016. Paralarvae of cephalopods in channels and fjords of the southern tip of Chile (46–53° S). *Fish Res.* 173:175-182.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.07.001>
- Pliego-Cárdenas R, García-Domínguez FA, Ceballos-Vázquez BP, Villalejo-Fuerte M, Arellano-Martínez M. 2011. Reproductive aspects of *Octopus hubbsorum* (Cephalopoda: Octopodidae) from Espiritu Santo Island, southern Gulf of California, Mexico. *Cienc Mar.* 37(1):23-32.
<https://doi.org/10.7773/cm.v37i1.1730>
- Pliego-Cárdenas R, Hochberg FG, León FJ, Barriga-Sosa I. 2014. Close genetic relationships between two American octopuses: *Octopus hubbsorum* Berry, 1953, and *Octopus mimus* Gould, 1852. *J Shellfish Res.* 33(1):293-303.
<https://doi.org/10.2983/035.033.0128>
- Ramos-Castillejos JE, Salinas-Zavala CA, Camarillo-Coop S, Enriquez-Paredes LM. 2010. Paralarvae of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*. *Invertebr Biol.* 129(2):172-183.
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2010.00194.x>
- Restrepo JC. 2006. Aporte de caudales de los ríos Baudó, San Juan, Patía y Mira a la cuenca Pacífica colombiana. *Bol Cient CCCP.* 13:17-32.
https://doi.org/10.26640/01213423.13.17_32
- Rodrigues AR, Gasalla MA. 2008. Spatial and temporal patterns in size and maturation of *Loligo plei* and *Loligo sanpaulensis* (Cephalopoda: Loliginidae) in southeastern Brazilian waters, between 23° S and 27° S. *Sci Mar.* 72(4):631-643.
<https://doi.org/10.3989/scimar.2008.72n4631>
- Ruvalcaba-Aroche ED, Sánchez-Velasco L, Beier E, Godínez VM, Barton ED, Pacheco MR. 2018. Effects of mesoscale structures on the distribution of cephalopod paralarvae in the Gulf of California and adjacent Pacific. *Deep Sea Res.* 131:62-74.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.11.005>
- Ruvalcaba-Aroche ED, Sánchez-Velasco L, Beier E, Barton ED, Godínez VM, Landeros-Tafolla D. 2020. Ommastrephid squid paralarvae distribution and transport under contrasting interannual conditions in the tropical-subtropical convergence off Mexico. *Deep-Sea Res I: Oceanogr Res Pap.* 160:103259.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2020.103259>
- Sánchez-Velasco L, Ruvalcaba-Aroche, Beier E, Godínez V, Barton E, Díaz-Viloria N, Oacheco MR. 2016. Paralarvae of the complex *Sthenoteuthis oualaniensis-Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the northern limit of the shallow oxygen minimum zone of the Eastern Tropical Pacific Ocean (April 2012). *J Geophys Res Ocean.* 121:1998-2015.
<https://doi.org/10.1002/2015JC011534>
- Staaf DJ, Redfern JV, Gilly WF, Watson W, Ballance LT. 2013. Distribution of ommastrephid paralarvae in the Eastern Tropical Pacific. *Fish Bull.* 111(1):78-89.
<https://doi.org/10.7755/FB.111.1.7>
- Sweeney MJ, Roper CFE, Mangold KM, Clarke MR, Boletzky SV. 1992. "Larval" and Juvenile Cephalopods: A Manual for Their Identification. Washington DC (USA): Smithsonian Contributions to Zoology. 282 p.
- Valencia B, Giraldo A. 2009. A new species of the genus *Chelorchestia* (Amphipoda, Talitridae) from Palma Island, Malaga Bay, Pacific coast of Colombia. *Crustaceana.* 82(1):1-10.
<https://doi.org/10.1163/156854008X363768>
- Valencia B, Giraldo A, Rivera-Gómez M, Izquierdo V, Cuellar-Chacón A. 2019. Effects of seasonal upwelling on hydrography and mesozooplankton communities in a Pacific tropical cove off Colombia. *Rev Biol Trop.* 67(4):945-962.
<https://doi.org/10.15517/rbt.v67i4.35489>
- Valencia B, Rivera-Gómez M, Jerez-Guerreo M, Rondón-Ramos M, Giraldo A. 2024. Temporal and spatial variability of ichthyoplankton assemblages in the Eastern Tropical Pacific off Colombia. *Cont Shelf Res.* 275.
<https://doi.org/10.1016/j.csr.2024.105228>
- Vargas EP, López RH. 2020. Epipelagic abundance and distribution of paralarvae (Cephalopoda: Mollusca) in the Colombian Pacific: rainy periods 2001-2004 = Abundancia y distribución epipelágica de paralarvas (Cephalopoda: Mollusca) en el Pacífico colombiano. *Rev UDCA Act y Div Cient.* 23(1):e1528.
<https://doi.org/10.31910/rudca.v23.n1.2020.1528>
- Vecchione M, Roper CFE, Sweeney M, Lu C. 2001. Distribution, Relative Abundance, and Developmental Morphology of Paralarval Cephalopods in the Western North Atlantic Ocean. Seattle (USA): NOAA National Marine Fisheries Service. Technical report, No 152. 54 p.
- Vega MA, Rocha F, Osorio C. 2000. Spatial and temporal variations of cephalopod paralarvae in the Moraleda channel (43° S) southern Chile = Variaciones espaciales y temporales de paralarvas de cefalópodos en el canal Moraleda (43° S), sur de

- Chile. Cienc Tecnol Mar. 23:69-82.
<http://hdl.handle.net/10261/26190>
- Velandia MC, Díaz JM. 2016. Atlas Marino-Costero del Pacífico Norte Colombiano. Bogotá (Colombia): Fundación MarViva. 130 p.
- Velandia MC, Scheel M, Puentes CA, Durán D, Osorio P, Delgado P, Obando N, Prieto A, Díaz JM. 2019. Atlas Marino-Costero del Bajo Baudó. Bogotá (Colombia): Fundación MarViva. 180 p.
- Velásquez-Restrepo M, Poveda G. 2019. Estimation of the water balance of the Colombian Pacific region = Estimación del balance hídrico de la región Pacífica Colombiana. DYNA. 86(208):297-306.
<https://doi.org/10.15446/dyna.v86n208.73587>
- Vidal EA, Haimovici M, Hackbart VC. 2010. Distribution of paralarvae and small juvenile cephalopods in relation to primary production in an upwelling area off southern Brazil. ICES J Mar Sci. 67(7):1346-1352.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq080>
- Vidal EAG, Shea EK. 2023. Cephalopod ontogeny and life cycle patterns. Front Mar Sci. 10:1162735.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1162735>
- Villanueva J, Flores-Nava, A. 2019. The contribution of small-scale fisheries to food security and family income in Chile, Colombia, and Peru. In: Salas S, Barragán-Paladines M, Chuenpagdee R. (eds.), Viability and Sustainability of Small-Scale Fisheries in Latin America and The Caribbean. Cham (Switzerland): Springer Nature. p. 329-352.
- Yatsu A, Tafur R, Maravi C. 1999. Embryos and rhynchoteuthion paralarvae of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda) obtained through artificial fertilization from Peruvian waters. Fish Sci. 65(1):904-908.
<https://doi.org/10.2331/fishsci.65.904>
- Zaragoza N, Quetglas A, Moreno A. 2015. Identification Guide for Cephalopod Paralarvae from the Mediterranean Sea. Copenhagen (Denmark): ICES. Cooperative Research Report, No. 324. 91 p.
- Zeidberg LD, Butler JL, Ramon D, Cossio A, Stierhoff KL, Henry A. 2012. Estimation of spawning habitats of market squid (*Doryteuthis opalescens*) from field surveys of egg off Central and Southern California. Mar Ecol. 33:326-336.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2011.00498.x>