

# PARALARVAS DE CEFALÓPODOS EN EL AMBIENTE NERÍTICO DEL PACÍFICO NORTE COLOMBIANO

**Manuela Davila Arce**

*Universidad del Valle, Departamento de Biología, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.*

*Correo electrónico: manuela.davila@correounivalle.edu.co*

**Arminda Mejía Rebollo**

*Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz BCS, México.*

*Correo electrónico: arebollo04@cibnor.mx*

**Alan Giraldo López**

*Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.*

*Correo electrónico: alan.giraldo@correounivalle.edu.co*

## RESUMEN

Los aspectos ecológicos de las paralarvas de cefalópodos son esenciales para comprender la composición y dinámica de sus poblaciones, así como para establecer épocas y zonas de desove. En la región norte del Pacífico colombiano, los estudios relacionados con esta primera etapa de vida son escasos. El propósito de este trabajo fue establecer la composición taxonómica de las paralarvas del ambiente nerítico del Pacífico Norte Colombiano durante el 2022, cuantificar su abundancia, distribución y variación temporal, y explorar la relación entre la abundancia y algunas variables ambientales. Se analizaron 315 muestras de zooplancton, se encontraron 102 paralarvas ( $36,8 \text{ Pl}/1000\text{m}^3$ ) en el 16,5% de las muestras y se identificaron cuatro familias. Las más abundantes fueron: Loliginidae (38%) y Octopodidae (28%), seguidas de Ommastrephidae (26%) y Ancistrocheiridae (8%). Se reporta por primera vez la presencia de paralarvas de calamares loliginidos y de *Octopus cf mimus* en el Pacífico colombiano, grupos típicos de aguas costeras. La abundancia varió a lo largo del periodo de estudio, los mayores registros se obtuvieron en marzo ( $23,8 \text{ Pl}/1000\text{m}^3$ ), coincidiendo con el periodo de alta productividad biológica. Aunque no se encontró relación significativa entre las variables ambientales y la abundancia de paralarvas (BIOENV,  $\rho=0,288$ ,  $p=0,832$ ), la variación de la abundancia podría estar asociada a cambios estacionales en las condiciones climáticas, como el aumento de la productividad primaria ocasionado por los efectos de aguas de surgencia y los altos niveles de oxígeno disuelto. Este estudio es una base para continuar con investigaciones encaminadas a incrementar el conocimiento sobre la biología y ecología de las paralarvas de cefalópodos en el Pacífico colombiano.

*Palabras clave: abundancia, calamares, composición taxonómica, distribución, estadios tempranos, Pacífico Oriental Tropical, pulpos.*

## ABSTRACT

Ecological aspects of cephalopod paralarvae are essential for understanding population composition and dynamic population, as well as for establishing spawning times and areas. However, studies related to this first stage of life are scarce. The objectives of this degree work were to establish the taxonomic composition of the paralarvae of the neritic environment of the northern Colombian Pacific, to quantify their abundance, distribution and temporal variation, and to explore the relationship between abundance and some environmental variables. 315 zooplankton samples were analyzed, 102 paralarvae were found ( $36,8 \text{ Pl}/1000\text{m}^3$ ) in 16,5% of the samples and four families were identified. Loliginidae (38%) and Octopodidae (28%) were the most abundant families, followed by Ommastrephidae (26%) and Ancistrocheiridae (8%). We report for the first time the presence of paralarvae of loliginid squid and *Octopus cf mimus* in the Colombian Pacific, which are typical groups of coastal waters. Abundance varied throughout the study period, the highest records were obtained in March ( $23,8 \text{ Pl}/1000\text{m}^3$ ), which corresponds to the period of high productivity. Despite no significant relationship was found between the environmental variables and the abundance of paralarvae (BIOENV,  $\rho=0,288$ ,  $p=0,832$ ), variation in abundance could be associated with seasonal changes in climatic conditions, such as increased productivity caused by the effects of upwelling waters and high levels of dissolved oxygen. This study presents the basis for further research aimed at increasing and understanding knowledge on the biology and ecology of cephalopod paralarvae in the Colombian Pacific.

*Key words: abundance, distribution, early stages, Eastern Pacific Tropical, octopuses, squids, taxonomic composition.*

## INTRODUCCIÓN

Las paralarvas (Pl) son el primer estadio de vida post-eclosión de los cefalópodos, un grupo de alta importancia ecológica y comercial a nivel mundial (Boyle y Rodhouse, 2005; FAO, 2012). Esta fase del desarrollo es crucial en el ciclo de vida de estos moluscos, pues su abundancia y distribución depende de las condiciones y dinámicas oceánicas del ambiente (Alejo-Plata, García-Guillén y Herrera-Galindo, 2012; Robin *et al.*, 2014). A pesar de su importancia ecológica, las paralarvas han sido poco estudiadas en comparación con otros animales del zooplancton (Boletzky, 2003). Particularmente, en el Pacífico colombiano los estudios son escasos, se resalta el trabajo de Vargas y López (2020) en el cual se identificaron ocho familias, y se describe su distribución y relación con variables abióticas.

Esta falta de conocimiento resulta preocupante, ya que conocer la abundancia de las paralarvas es un indicador de la riqueza de especies y de la relación con diversos factores ambientales (Pardo-Gandarillas *et al.*, 2016; Aceves-Medina *et al.*, 2017). Además, conocer los aspectos ecológicos de las paralarvas permite comprender la composición y dinámica de sus poblaciones, así como las condiciones ambientales que pueden afectar la abundancia y distribución de las especies. De igual modo, permite el establecimiento de épocas y zonas de desove, lo cual es esencial para determinar el reclutamiento y stock pesquero de las especies de interés comercial, así como para la creación de estrategias de conservación (Guerra, 1992; Guerra *et al.*, 2010; González y Pierce, 2021).

En este estudio, se caracterizaron los atributos ecológicos de las paralarvas de cefalópodos presentes en el ambiente nerítico del Pacífico Norte Colombiano (PNC) durante el 2022, respondiendo a las siguientes preguntas de investigación: 1) ¿Cuál es la composición taxonómica de las paralarvas que se encuentran en el área de interés? 2) ¿Cuál es la abundancia, distribución espacial y variación temporal los grupos encontrados? 3) ¿Se identifica alguna relación entre la

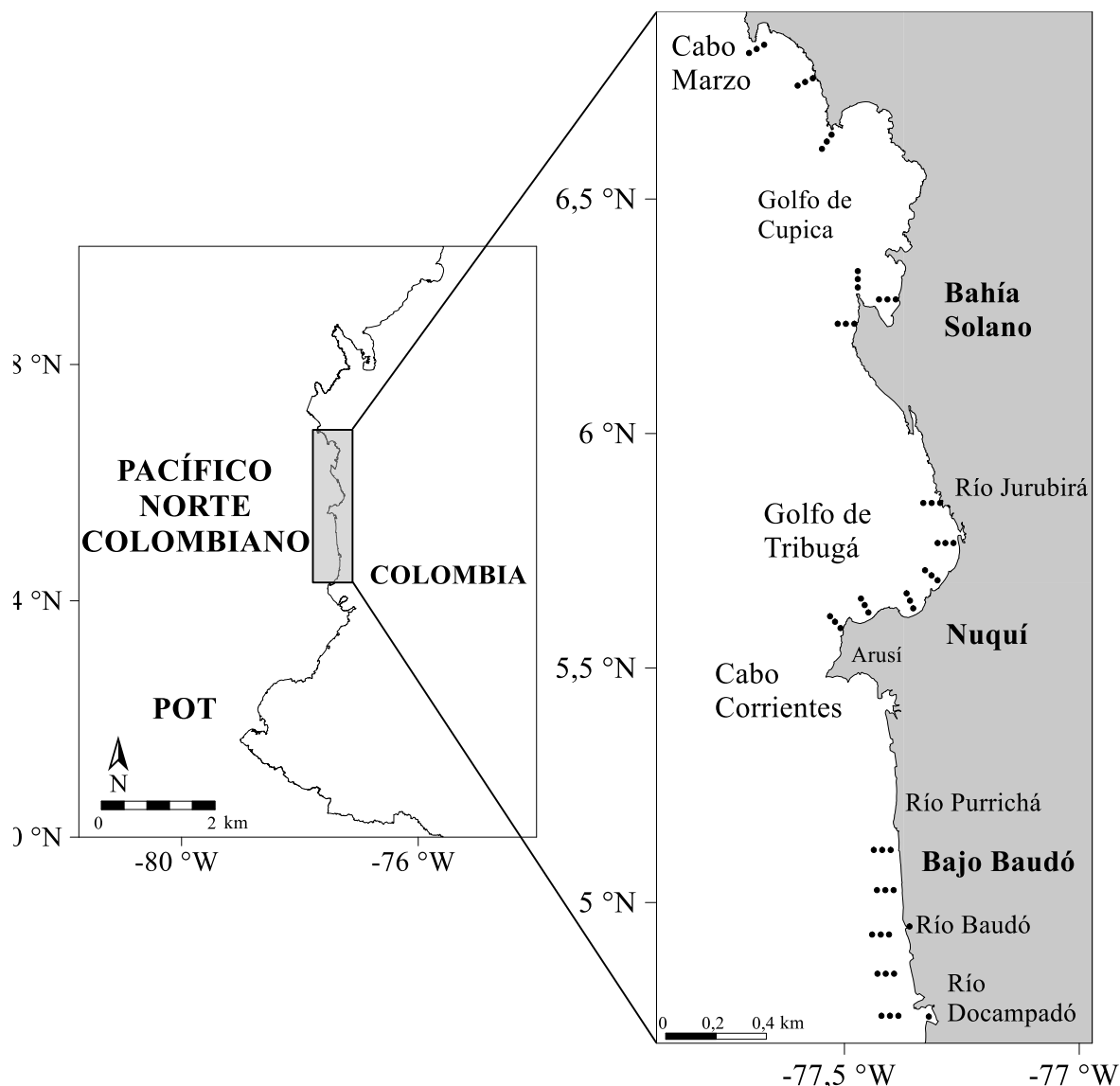
abundancia de las paralarvas con las condiciones ambientales en el ambiente nerítico del Pacífico Norte de Colombia?

Considerando las diferentes características geomorfológicas del área de estudio y los cambios estacionales de su hidrografía, se plantea como hipótesis que la abundancia y ubicación espacial de las paralarvas exhiba una tendencia de variación temporal y espacial, siendo mayor la abundancia y riqueza de especies durante los primeros meses del año y en el sector norte del área de estudio. Esta tendencia estaría relacionada con la influencia de la temperatura de la columna de agua y la disponibilidad de presas potenciales en el zooplancton.

## **MÉTODOS**

### **Área de estudio**

El PNC está ubicado en la región noroccidental de Colombia (7 - 4°N), donde se establecieron tres sectores de muestreo, el primero entre Cabo Marzo y el Golfo de Cupica (18 estaciones), el segundo en el Golfo de Tribugá (18 estaciones) y el tercero al sur, abarcando la zona costera del Bajo Baudó (17 estaciones) (Fig. 1). La plataforma continental entre Cabo Marzo y Cabo Corrientes es estrecha (1-6 km; >80m de profundidad), encontrando acantilados, ensenadas y playas cerradas (Díaz, Guillot-Illidge y Velandia, 2016). En cambio, en la zona sur es más amplia y somera (16-20 km; <50m de profundidad), predominan playas arenosas extensas y planos intermareales con zonas de manglar al interior, así como desembocaduras de grandes ríos como el Baudó y Docampadó (Velandia *et al.*, 2019).



**Figura 1.** Ubicación geográfica del Pacífico Norte Colombiano y malla de muestreo utilizada para la obtención de las muestras. Cada estación mantuvo una distancia de 2 km.

### Condiciones ambientales y oceanográficas

El PNC se encuentra en el Pacífico Oriental Tropical (POT) en la ecorregión del *Panamá Bight*, dentro del área de influencia de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) (Velandia y Díaz, 2016). El desplazamiento hacia el sur de la ZCIT ocasionado por la intensificación de los vientos alisios del norte promueve un periodo de alta salinidad superficial, termoclina somera e influenciado por aguas de surgencia estacional, entre enero y abril. Por otro lado, entre junio y

agosto, el desplazamiento hacia el norte genera un segundo periodo con baja salinidad superficial, una termoclina profunda y aguas superficiales cálidas (Valencia y Giraldo, 2009; Jerez-Guerrero *et al.*, 2017; Valencia *et al.*, 2019; Velandia *et al.*, 2019; Valencia *et al.*, 2024). El régimen de marea es macromareal y se tiene influencia periódica de El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) sobre las condiciones hidroclimatológicas y oceanográficas de la región.

### **Obtención de las muestras**

Para este estudio se utilizaron las muestras de zooplancton recolectadas en el Proyecto de Investigación para la Sostenibilidad de la Pesca Artesanal en el departamento del Chocó BPIN-2018000100045, durante el cual se realizaron seis campañas oceanográficas bimensuales entre enero y noviembre de 2022 en el área de estudio. En cada campaña se muestrearon 53 estaciones (Fig. 1), a excepción de septiembre (52 estaciones) y noviembre (51 estaciones), dado a que las condiciones climáticas no permitieron realizar el muestreo en las estaciones ubicadas en las desembocaduras de los ríos Baudó y Docampadó.

En cada estación se realizaron arrastres horizontales de zooplancton con dos redes cónicas de 71 cm de diámetro de 200 y 500  $\mu\text{m}$ , equipadas con flujómetros Hydrobios® para cuantificar el volumen de agua filtrada (promedio de arrastres: 4 min 25 seg). Las muestras se fijaron en la embarcación con formalina buferizada al 4% y se transportaron hasta el Laboratorio del Grupo de Investigación en Ciencias Oceanográficas de la Universidad del Valle en Cali (Valle), donde se revisaron en su totalidad utilizando un microscopio estereoscópico Nikon® SMZ745T. Las paralarvas encontradas fueron separadas de las muestras originales y se preservaron en tubos Viales de plástico de 2 mL con alcohol al 70%.

### **Obtención de variables ambientales**

En cada estación se tomaron datos de la Temperatura Superficial del Mar (TSM) en °C, Salinidad (PSU) y Oxígeno Disuelto (OD; mL/L) con una sonda multiparamétrica HANNA®. También se midió la Clorofila-a ( $\mu\text{g/L}$ ) con un Fluorómetro Trilogy considerando el método de acidificación del protocolo Cal-COFI (CalCOFI, 2011). Adicionalmente, se utilizó la Biomasa Zoopláctónica (BZ;  $\text{mg/m}^3$ ) como un indicador de la productividad biológica del área de estudio, la cual se calculó siguiendo el protocolo propuesto por Giraldo *et al.* (2022).

### **Identificación taxonómica**

Las paralarvas encontradas se clasificaron hasta el menor nivel taxonómico posible con las guías de identificación de Sweeney *et al.* (1992), Vecchione *et al.* (2001); Diekmann, Piatkowski y Pauli (2002); Haimovici, Piatkowski y Aguiar dos Santos (2002); Zaragoza, Quetglas y Moreno (2015), y los criterios utilizados por Granados-Amores (2008) y De Silva-Dávila (2013). Para la identificación se tuvieron en cuenta los siguientes caracteres morfológicos: longitud del manto dorsal (LM); posición, número y patrón de cromatóforos en el manto, cabeza, brazos/tentáculos y sifón; forma del manto; número, forma y tamaño de los brazos/tentáculos, la fórmula de longitud de los brazos en orden decreciente de acuerdo con Sweeney *et al.* (1992); tipo y tamaño de ojos (pedunculados o no); posición y número de ventosas; presencia/ausencia de probóscis; presencia/ausencia de fotóforos oculares o viscerales; forma del broche cartilaginoso de cierre del sifón. En la Tabla A1 se presenta la especificación de algunos criterios y en la Fig. A1 la representación de las características utilizadas.

La identificación de los ejemplares se realizó en el Laboratorio de Cefalópodos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste de México (CIBNOR), con el acompañamiento de MC. Arminda Mejía Rebollo y la asesoría especializada de la Dra. Jasmin Granados Amores de la Universidad Autónoma de Nayarit. Todos los ejemplares fueron medidos en LM mm utilizando un

microscopio estereoscopio de 0,01 mm de precisión y se realizó un registro fotográfico en el laboratorio de Imágenes de la Universidad del Valle y en el Laboratorio de Ecología Pesquera del CIBNOR. La clasificación taxonómica se realizó considerando revisiones sistemáticas recientes y el Sistema Integrado de Información Taxonómica (ITIS o Integrated Taxonomic Information System: <https://www.itis.gov/>). Aquellos individuos que se encontraban en malas condiciones o no contaban con características morfológicas suficientes para su identificación, se clasificaron como “No Identificados”. La información recopilada se consolidó en una clave dicotómica artificial (Anexo II), la cual tiene el propósito de ser una referencia y herramienta para la identificación de las paralarvas de cefalópodos presentes en el área de estudio.

### **Análisis de datos**

La abundancia de paralarvas se estandarizó a 1000m<sup>3</sup> considerando el volumen de agua filtrado en cada sector por campaña (N° de individuos encontrados en una estación/Volumen de agua filtrado en cada sector por campaña). Los individuos encontrados en ambas redes se sumaron para tener una visión integral de la comunidad en toda el área de estudio. Para las familias se calculó la abundancia relativa, la frecuencia de ocurrencia (N° de estaciones positivas para un taxón/N° total de estaciones positivas) y la abundancia por campaña. 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 Jackknife 1, Chao2 y Bootstrap en el programa EstimateS 9.1.0. La distribución espacial de la abundancia de paralarvas por familia se representó con el programa Surfer v13, utilizando la abundancia estandarizada calculada a partir del número total de individuos registrados en una estación y el volumen de agua filtrado en la misma estación durante las seis campañas.

Para evaluar las diferencias significativas de la abundancia de paralarvas entre las campañas los datos se transformaron a logaritmo natural utilizando la función  $\log(x+1)$  con el fin de reducir la variabilidad y el sesgo de distribución del conjunto de datos. A falta del cumplimiento de supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas se utilizaron las pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis y *post-hoc* de Dunn ( $\alpha=0.05$ ). Estas pruebas se utilizaron también para evaluar las diferencias significativas de las variables ambientales entre las campañas. Finalmente, para explorar la relación entre la abundancia de paralarvas y las variables ambientales en cada campaña se realizó el análisis BEST con la rutina BIOENV considerando el coeficiente de correlación de Spearman y 999 pruebas de permutación para evaluar la significancia estadística de la correlación, todo esto en el software Primer v6.

## RESULTADOS

### Condiciones ambientales del área de estudio

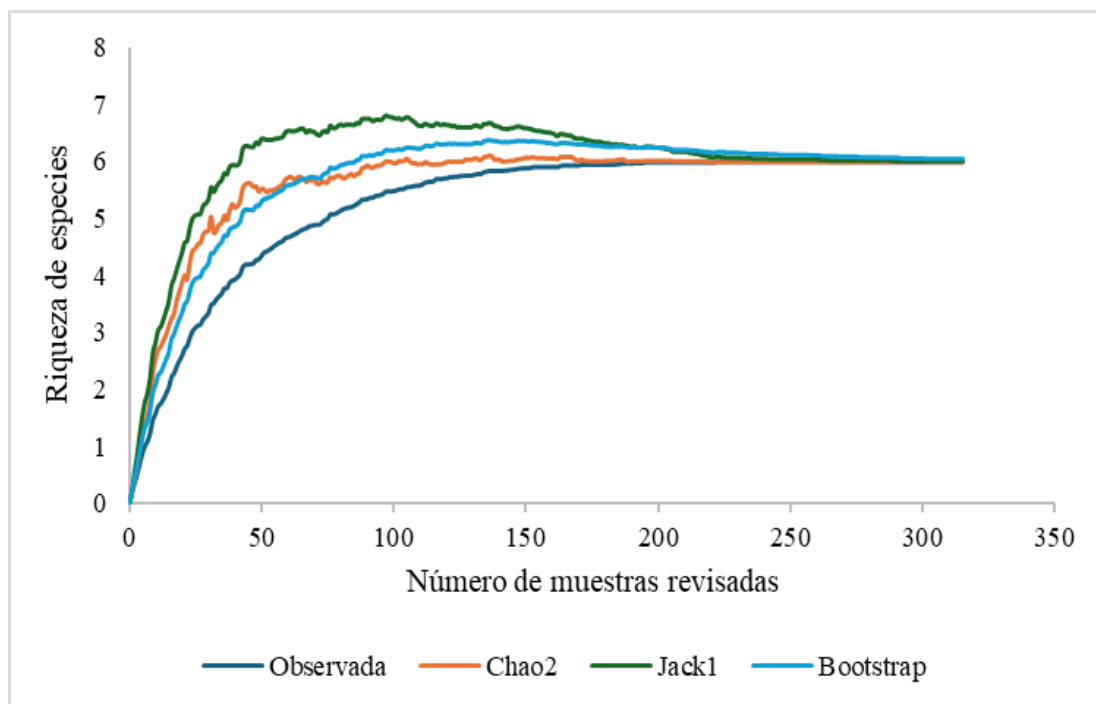
Las variables ambientales mostraron diferencias estadísticamente significativas entre las campañas, excepto para el OD (KRUSKAL-WALLIS,  $gl=5$ ,  $\chi^2=2,67$ ,  $p=0,1$ ). La temperatura superficial del mar fue más alta en mayo ( $28,1\pm0,4^\circ\text{C}$ ) y más baja en noviembre ( $26,9\pm0,6^\circ\text{C}$ ), ambos meses significativamente diferentes de los demás (*post-hoc*,  $p<0,05$ ). La salinidad superficial promedio más alta se registró en marzo ( $29\pm5,9$  PSU) y la más baja en noviembre ( $20,1\pm4,2$  PSU), con diferencias significativas entre todas las campañas, salvo entre julio y septiembre (*post-hoc*,  $gl=5$ ,  $z=1,5$ ,  $p>0,05$ ). La clorofila-a fue más alta en marzo ( $1,12\pm0,75$   $\mu\text{g/L}$ ) (*post-hoc*,  $gl=5$ ,  $p<0,05$ ), y más baja en julio ( $0,58\pm0,68$   $\mu\text{g/L}$ ) (*post-hoc*,  $gl=5$ ,  $p<0,05$ ), con diferencias significativas en todas las campañas (*post-hoc*,  $gl=5$ ,  $p<0,05$ ), excepto en mayo (*post-hoc*,  $gl=5$ ,  $z=1,94$ ,  $p=0,06$ ). El OD más alto se registró en julio ( $4,66\pm0,26$  mL/L) y el más bajo en

septiembre ( $3,61 \pm 0,8$  mL/L). La BZ fue más alta en marzo ( $26,82 \pm 20,50$  mg/m<sup>3</sup>) y más baja en enero ( $3,59 \pm 3,07$  mg/m<sup>3</sup>), siendo significativamente diferente de todas las campañas (*post-hoc*,  $gl=5$ ,  $p<0,05$ ), pero similar al de julio (*post-hoc*,  $gl=5$ ,  $z=0,85$ ,  $p=0,39$ ). En la Tabla A2 se presentan detalles sobre el promedio y la variación de las variables en cada campaña y en la Tabla A3 los resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para cada variable.

Espacialmente, todas las variables alcanzaron los valores más altos al norte y centro del área de estudio en marzo, mientras que los valores más bajos se registraron en las estaciones cercanas a las desembocaduras de los ríos Baudó y Docampadó (Figs. A2 y A3). A excepción de la clorofila, la cual fue más alta en el sur durante todo el periodo de muestreo (Fig. A3a).

### **Composición taxonómica de las paralarvas de cefalópodos encontradas en el ambiente nerítico del Pacífico Norte Colombiano entre enero y noviembre de 2022**

En total se encontraron 102 paralarvas de cefalópodos en 52 de las 315 muestras de zooplancton revisadas (16,5%). El esfuerzo de muestreo (número de muestras revisadas) representó adecuadamente el número de grupos taxonómicos encontrados (Fig. 2). Las paralarvas se clasificaron en dos órdenes, cuatro familias, tres morfotipos a nivel de familia, dos formas de especies y un complejo a nivel de especies (Tabla 1). El 13% de las paralarvas correspondió a individuos No Identificados (NI). A continuación, se mencionan brevemente los caracteres morfológicos utilizados para la identificación de cada grupo, así como observaciones y la bibliografía utilizada para cada caso. En la Tabla A4 se presentan las descripciones morfológicas de los ejemplares y en la Fig. A4 un registro fotográfico de los grupos identificados.

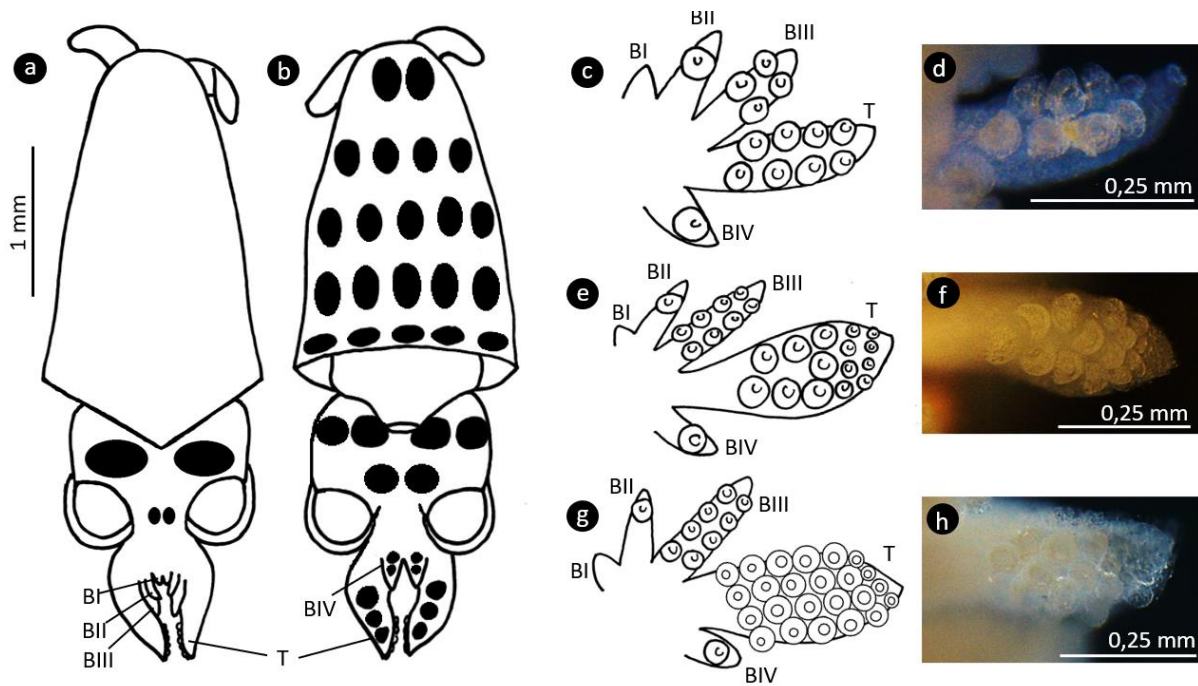


**Figura 2.** Curva de acumulación de los grupos taxonómicos de paralarvas de cefalópodos encontrados entre enero y noviembre de 2022 en el ambiente nerítico del Pacífico Norte Colombiano.

**Tabla 1.** Listado sistemático de las paralarvas de cefalópodos identificadas en el ambiente nerítico del Pacífico Norte Colombiano entre enero y noviembre de 2022.

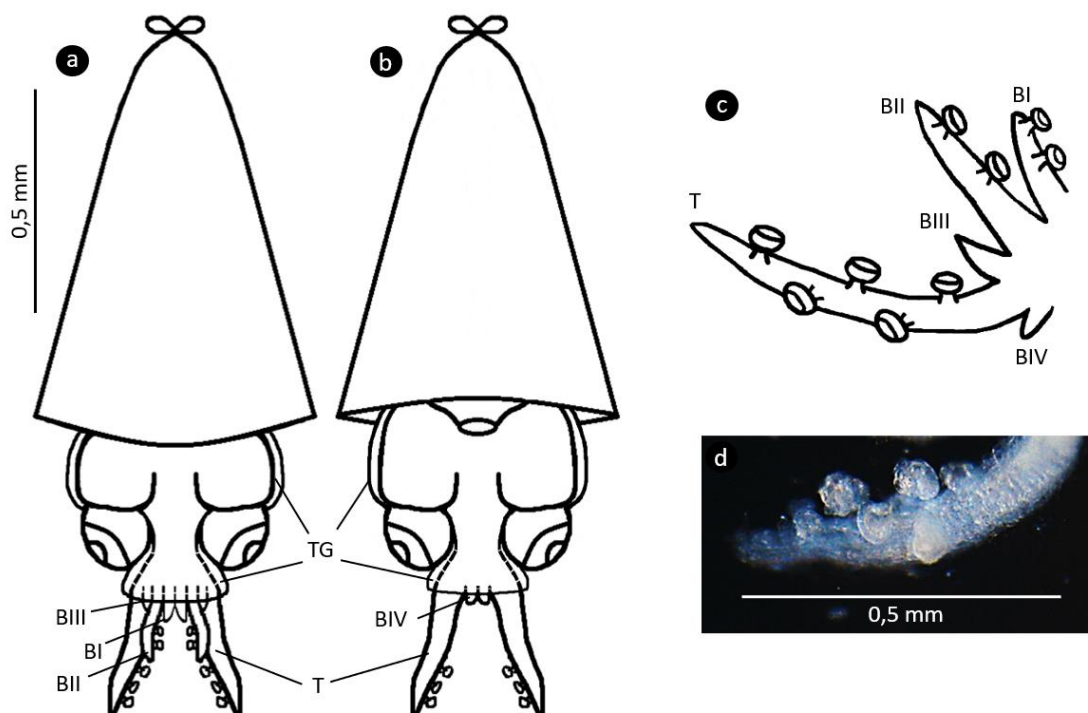
|                                                                             |
|-----------------------------------------------------------------------------|
| PHYLLUM MOLLUSCA Linnaeus, 1758                                             |
| CLASE CEPHALOPODA Cuvier, 1797                                              |
| SUBCLASE COLEOIDEA Bather, 1888                                             |
| SUPERORDEN DECABRACHIA Boettger, 1952                                       |
| ORDEN TEUTHIDA Naef, 1916                                                   |
| SUBORDEN MYOPSINA D'Orbigny, 1841                                           |
| <b>FAMILIA LOLIGINIDAE</b> Lesueur, 1821                                    |
| Morfotipo I                                                                 |
| Morfotipo II                                                                |
| Morfotipo III                                                               |
| SUBORDEN OEGOPSINA D'Orbigny, 1845                                          |
| <b>FAMILIA ANCISTROCHEIRIDAE</b> Pfeffer, 1912                              |
| <i>Ancistrocheirus cf lesueurii</i> D'Orbigny, 1842                         |
| <b>FAMILIA OMMASTREPHIDAE</b> 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                                             |
| <b>FAMILIA OCTOPODIDAE</b> D'Orbigny, 1842                                  |
| <i>Octopus cf mimus</i> Gould, 1852                                         |

**Familia Loliginidae Lesueur, 1821:** Las paralarvas identificadas presentaron las características propuestas por Sweeney *et al.* (1992), siendo el carácter diagnóstico la presencia de membrana ocular o córnea cubriendo ambos ojos. Sin embargo, al observar diferencias importantes en la morfología del club tentacular (disposición y número de ventosas), se diferenciaron claramente tres morfotipos: I, II, III (Fig. 3c-h). En la figura 3a-b se presenta un esquema generalizado de la familia (vista dorsal y ventral), dado que los tres morfotipos tuvieron una disposición de cromatóforos relativamente similar en el manto y la cabeza.



**Figura 3.** Esquema generalizado de paralarva de la Familia Loliginidae encontrada en el ambiente nerítico del Pacífico Norte Colombiano entre enero y noviembre de 2022 (LM = 2,8 mm). **a)** Vista dorsal. **b)** Vista ventral. **c-g)** Corona de brazos en vista oral de los Morfotipos I (**c**), II (**e**) y III (**g**). **d-h)** 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).

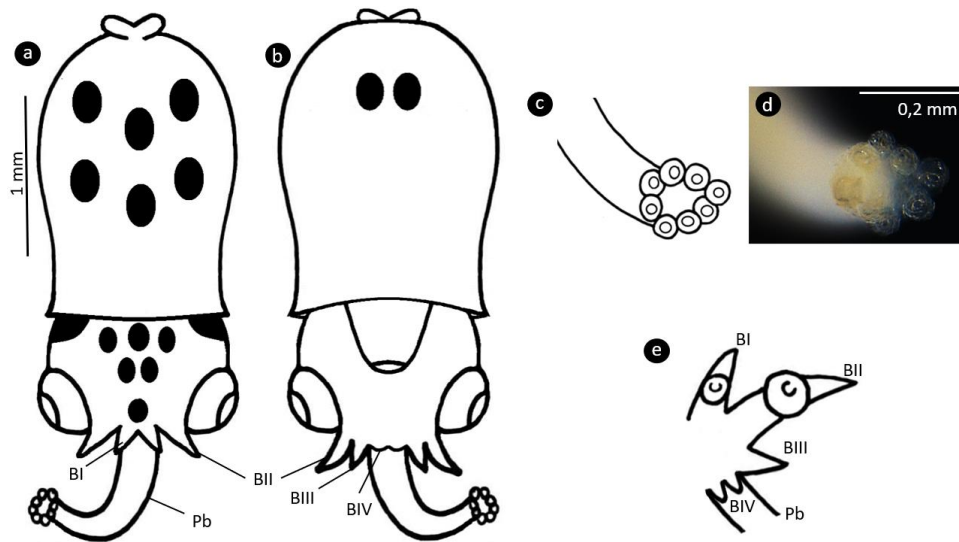
**Familia Ancistrocheiridae Pfeffer, 1912:** Esta familia presenta como carácter diagnóstico la presencia de fotóforos en el manto, cabeza, brazos y tentáculos a partir de los 5-7 mm LM, y la presencia de ganchos en los brazos y tentáculos a partir de los 9 mm LM (Sweeney *et al.*, 1992; Granados, 2008). Aunque es una característica secundaria, los organismos de esta familia también presentan un tejido gelatinoso cubriendo la cabeza, ojos y la porción proximal de la corona de brazos. Actualmente la Familia Ancistrocheiridae está representada por una sola especie a nivel mundial: *Ancistrocheirus lesueurii* d'Orbigny, 1842. Por lo que, a pesar de tener diferencias morfológicas, los ejemplares con estas características se identificaron como una forma de la especie (*Ancistrocheirus cf lesueurii*) (Fig. 4). En este caso particular el rango de tallas de dichos ejemplares fue de 0,8 y 1,1 mm LM, las cuales son menores a las primeras tallas reportadas con presencia de fotóforos, lo que explica la ausencia de estos en las distintas regiones corporales. Sin embargo, el tejido gelatinoso, ojos ligeramente pedunculados y corona de brazos también pedunculada corresponde con lo reportado en paralarvas de tamaño similar en el trabajo de De Silva-Dávila (2013).



**Figura 4.** Esquema de paralarva de la Familia Ancistrocheiridae: *Ancistrocheirus cf. lesueuri* encontrada en el ambiente nerítico del Pacífico Norte Colombiano entre enero y noviembre de 2022 (LM = 1 mm). **a)** Vista dorsal. **b)** Vista ventral. **c)** Corona de brazos en vista oral. **d)** Detalle del club tentacular (BI: Brazo I; BII: Brazo II; BIII: Brazo III; BIV: Brazo IV; T: Tentáculo; TG: Tejido Gelatinoso).

**Familia Ommastrephidae Steenstrup, 1857:** Las paralarvas de la Familia Ommastrephidae son de tipo Rhynchoteuthion (Sweeney *et al.*, 1992), las cuales se caracterizan por la presencia de una probóscis con ocho ventosas en el extremo distal de igual o diferente tamaño. Dicha estructura se separará longitudinalmente para dar lugar a los tentáculos. El tamaño de las ventosas de la probóscis, los cromatóforos de la cabeza y la presencia de fotóforos oculares y viscerales son algunos de los caracteres morfológicos establecidos para la identificación a nivel especie (Harman y Young, 1985). Los ejemplares identificados en esta familia presentaron tallas entre los 0,8 y 1,93 mm LM, para los cuales no se ha reportado la presencia de fotóforos. Sin embargo, presentaron las ventosas de la probóscis de igual tamaño (Fig. 5c), característica propia del Complejo de especies

S-D, el cual agrupa a *Sthenoteuthis oualaniensis* y *Dosidicus gigas* (Harman y Young, 1985; Camarillo-Coop, 2006; De Silva-Dávila, 2013).

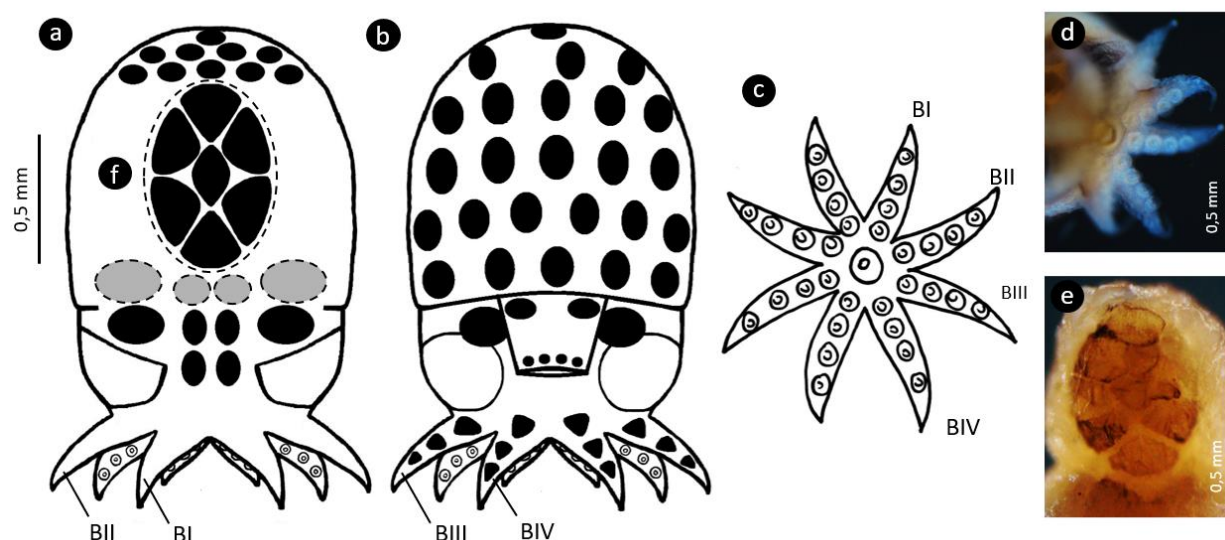


**Figura 5.** Esquema de paralarva de la Familia Ommastrephidae (Complejo SD: *Sthenoteuthis oualaniensis* – *Dosidicus gigas*) encontrada en el ambiente nerítico del Pacífico Norte Colombiano entre enero y noviembre de 2022 (LM = 1,69 mm). **a)** Vista dorsal. **b)** Vista ventral. **c y d)** Detalle de la probóscis. **e)** Corona de brazos en vista oral (BI: Brazo I; BII: Brazo II; BIII: Brazo III; BIV: Brazo IV; Pb: Probóscis).

**Familia Octopodidae D'Orbigny, 1842:** Las paralarvas de esta familia se caracterizan por presentar el cuerpo muscular, sin aletas y cubierto de cerdas de Koelliker, siendo el patrón de la longitud de los brazos un carácter diagnóstico para distinguir entre géneros (Sweeney *et al.*, 1992). Los ejemplares identificados en esta familia presentaron los brazos subiguales, lo cual coincide con el género *Octopus* Cuvier, 1797 (Sweeney *et al.*, 1992; De Silva-Dávila, 2013). El patrón de cromatóforos del sifón, manto, brazos, cabeza y glándula digestiva, así como el número y posición de ventosas en los brazos son de importancia taxonómica para la identificación de especies. En este caso, el número y disposición de las ventosas, así como el patrón de cromatóforos de la glándula digestiva, considerado como el carácter de mayor importancia taxonómica debido a que se conserva de mejor manera la pigmentación de los cromatóforos, patrón que correspondió con las observaciones de Castro-Fuentes *et al.* (2002) para la especie *Octopus mimus* (Tabla 2), por lo que se identificaron como una forma de esta especie (*Octopus cf mimus*) (Fig. 6).

**Tabla 2.** Comparativo del Patrón de cromatóforos en paralarvas de *Octopus mimus* (Octopodidae) (LM: Promedio y Desviación estándar de la longitud del manto de los individuos; PCMD: Patrón de Cromatóforos del Manto en la superficie Dorsal; PCMV: Patrón de Cromatóforos del Manto en la superficie Ventral; PCCD: Patrón de Cromatóforos de la Cabeza en la superficie Dorsal; PCGD: Patrón de Cromatóforos de la Glándula Digestiva; PCS: Patrón de Cromatóforos del Sifón).

|      | <i>O. mimus</i><br>(Castro-Fuentes <i>et al.</i> , 2002) | <i>O. cf mimus</i><br>(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)                    |

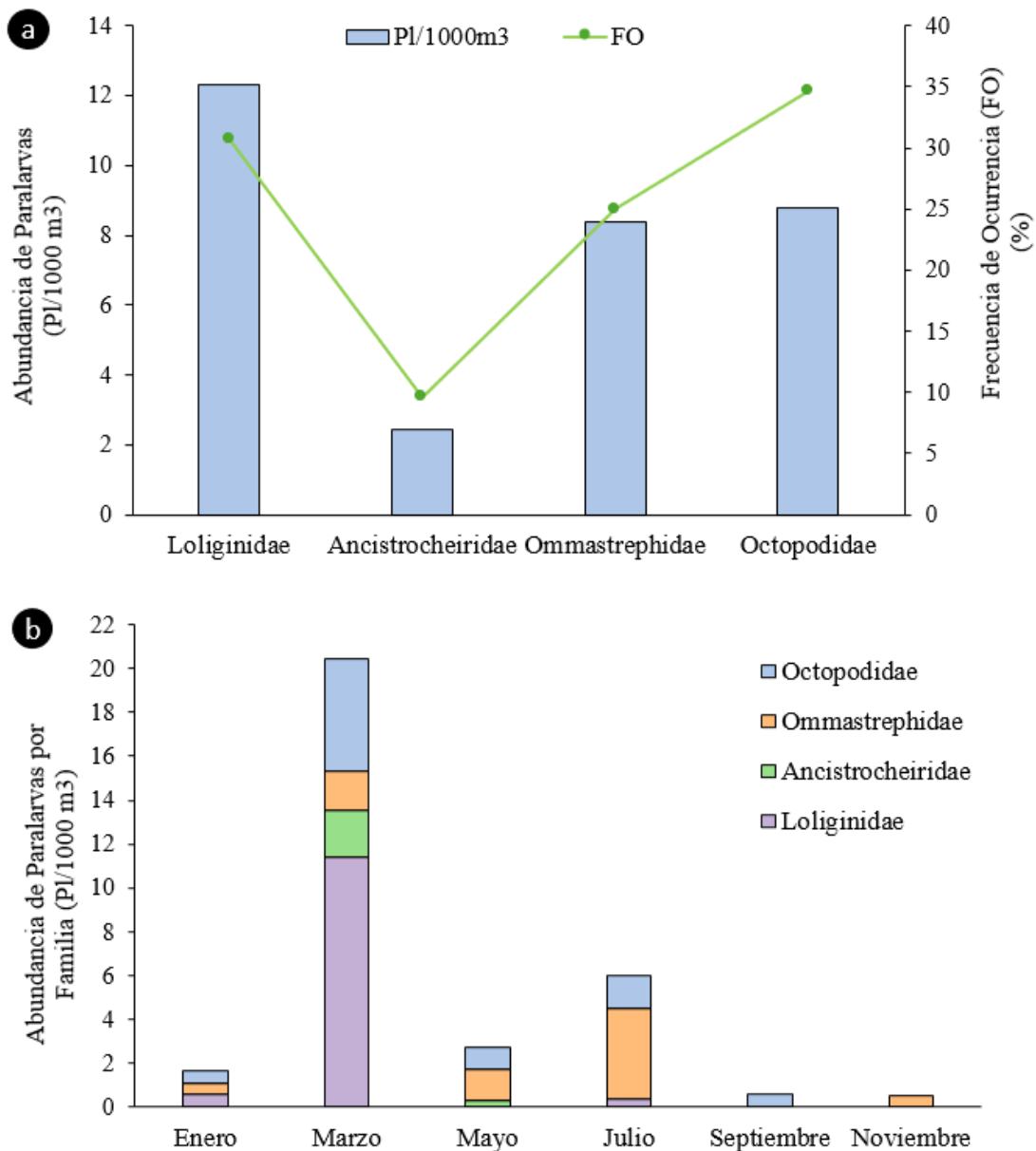


**Figura 6.** Esquema de paralarva de la Familia Octopodidae (*Octopus cf mimus*) encontrada en el ambiente nerítico del Pacífico Norte Colombiano entre enero y noviembre de 2022 (LM = 1,3 mm). **a)** Vista dorsal. **b)** Vista ventral. **c) y d)** Corona de brazos en vista oral. **d) y f)** Glándula digestiva con patrón de cromatóforos.

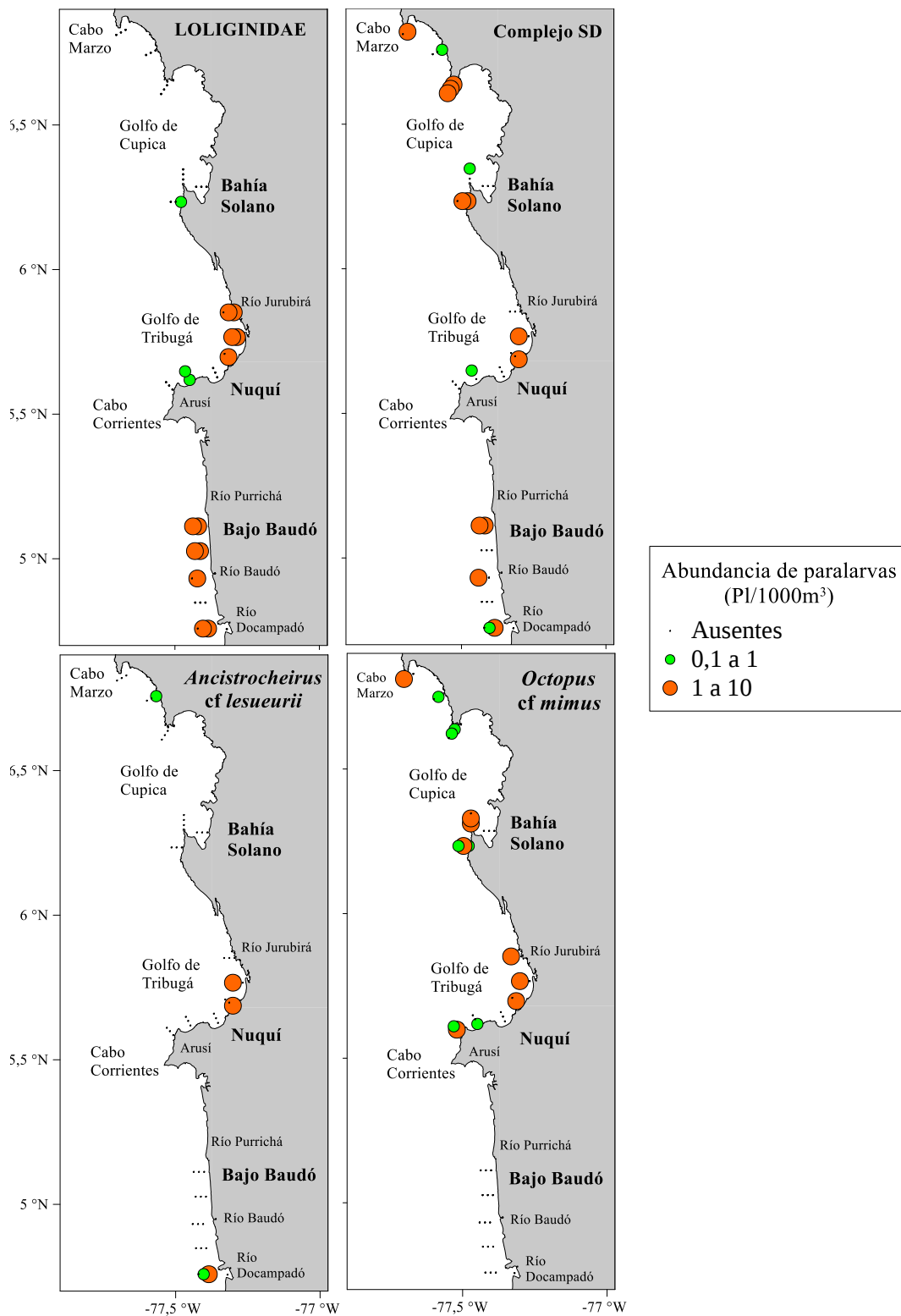
### **Abundancia, distribución y variación temporal de las familias de paralarvas encontradas**

La abundancia total estandarizada de paralarvas en el ambiente nerítico del PNC entre enero y noviembre de 2022 fue de 36,8 Pl/1000m<sup>3</sup>. Las abundancias más bajas se registraron en enero (1,6 Pl/1000m<sup>3</sup>), septiembre (0,6 Pl/1000m<sup>3</sup>) y noviembre (0,5 Pl/1000m<sup>3</sup>), seguidas de mayo (3,7 Pl/1000m<sup>3</sup>) y julio (6,5 Pl/1000m<sup>3</sup>). La mayor abundancia se observó en marzo (23,8 Pl/1000m<sup>3</sup>), siendo el único período con todas las familias presentes (Fig. 7b). Se encontraron diferencias significativas entre todas las campañas (Kruskal-Wallis,  $gl=5$ ,  $\chi^2 = 24,32$ ,  $p = 2,832e-11$ ), siendo marzo la fuente de variación de la abundancia (Dunn,  $gl = 5$ ,  $p>0,05$ ). Detalles de la abundancia, frecuencia y promedio de cada campaña se presenta en la Tabla A5.

La Familia Loliginidae fue la más abundante (39% = 12,3 Pl/1000m<sup>3</sup>) y la segunda más frecuente (31%) (Fig. 7a), destacando en enero, marzo y julio, siendo marzo el mes de mayor abundancia (Fig. 7b). Se encontraron principalmente en el Golfo de Tribugá y al sur del área de estudio, mientras que al norte solo se encontró un individuo frente a Bahía Solano (Fig. 8). La Familia Ommastrephidae (Complejo S-D) ocupó el tercer lugar en abundancia (26% = 8,4 Pl/1000m<sup>3</sup>) y frecuencia (25%) (Fig. 7a), se encontraron en toda el área de estudio (Fig. 8) y en todos los meses, excepto en septiembre, con mayor abundancia en julio (Fig. 7b). La Familia Ancistrocheiridae (*Ancistrocheirus cf lesuerii*) fue la menos abundante (8% = 2,4 Pl/1000m<sup>3</sup>) y frecuente (10%) (Fig. 8a), presente solo en marzo y mayo (Fig. 7b), y en 5 estaciones en toda el área de estudio (Fig. 8). Las paralarvas de la Familia Octopodidae (*Octopus cf mimus*) fueron las segundas en abundancia (28% = 8,8 Pl/1000m<sup>3</sup>) y primeras en frecuencia (35%) (Fig. 7a), presentes en todas las campañas, excepto en noviembre (Fig. 7b), con mayor abundancia en marzo. Se encontraron al norte y centro del área de estudio, mientras que al sur no hubo registros (Fig. 8).



**Figura 7.** Abundancia estandarizada y frecuencia de ocurrencia de las familias de paralarvas de cefalópodos encontradas entre enero y noviembre de 2022 en el ambiente nerítico del Pacífico Norte Colombiano. **a)** Abundancia en el total de las campañas. **b)** Abundancia por campaña.



**Figura 8.** Distribución espacial de los grupos taxonómicos de paralarvas de cefalópodos encontradas entre enero y noviembre de 2022 en el ambiente nerítico del Pacífico Norte Colombiano.

### **Relación de la abundancia de paralarvas con las variables ambientales**

El coeficiente de correlación obtenido en el análisis BIOENV para los cinco mejores resultados de las variables que mejor explicaron la estructura de la comunidad de paralarvas indica una relación débil entre la abundancia y estas variables (Tabla A6;  $\rho < 0,3$ ). Además, en las pruebas de permutación realizadas se obtuvo un valor de significancia de 0,832, lo cual indica que la correlación entre la estructura de la comunidad de paralarvas y las variables no fue estadísticamente significativa (BIOENV,  $\rho = 0,288$ ,  $p = 0,832$ ).

## **DISCUSIÓN**

### **Composición taxonómica**

En este trabajo se identificaron cuatro familias de paralarvas en el ambiente nerítico del PNC, esto representa la mitad de las familias reportadas para el Océano Pacífico Colombiano y al menos el 20% de las reportadas para el Pacífico Americano (Vargas y López, 2020). Tres de estas familias ya habían sido reportadas en aguas del Pacífico colombiano (Ommastrephidae, Ancistrocheiridae y Octopodidae), reportando por primera vez la presencia de paralarvas de la Familia Loliginidae y de los pulpos *Octopus cf mimus*, grupos típicos de aguas costeras. Estos hallazgos demuestran la importancia del área de estudio como una zona de actividad reproductiva de los cefalópodos.

**Familia Loliginidae:** En el Pacífico colombiano se han reportado adultos de las especies *Loliguncula argus*, *L. diomedae* y *L. panamensis*, importantes para la pesca y las redes tróficas marinas (Gómez *et al.*, 2003; Jereb y Roper, 2010; Díaz *et al.*, 2014). No obstante, no se tienen registros oficiales de los lugares ni meses de captura (De la Hoz, Duarte y Manjarrés-Martínez, 2017), ni información clara sobre su biología reproductiva. De las tres especies que coexisten en el

Pacífico colombiano, solo se han descrito las paralarvas de *L. diomedae* (Fernández-Álvarez *et al.*, 2017), identificables por el patrón y arreglo de los cromatóforos rojos y amarillos, los cuales tienden a desaparecer rápidamente después de interactuar con químicos como la formalina y el alcohol (Zaragoza, Quetglas y Moreno, 2015), evidenciado en este trabajo. Esto impide comparar el patrón de cromatóforos observados en ambos estudios, para esto sería necesario contar con observaciones de los organismos vivos y tener un respaldo con técnicas moleculares.

Otra característica descrita para las paralarvas de *L. diomedae* por Fernández-Álvarez *et al.* (2017) es que presentan las ventosas de los tentáculos dispuestas en dos hileras, BII y BIV con una ventosa y BIII con dos hileras de ventosas (1,20-1,39 mm LM). En su estudio, el número de filas de ventosas se contaron de manera vertical, mientras que en este trabajo se realizó horizontalmente. Esto podría coincidir con el Morfotipo I del presente estudio (Fig. 4c), sin embargo, es necesario conocer las características de las paralarvas de *L. argus* y *L. panamensis* para tener certeza de cuáles son los caracteres diagnósticos de cada especie. Los tres morfotipos descritos son una herramienta útil para comparar con futuros estudios y aclarar las diferencias morfológicas de las paralarvas de esta familia de alta importancia ecológica y comercial.

**Familia Ancistrocheiridae (*Ancistrocheirus cf lesuerii*):** Aunque esta familia se considera monoespecífica, se sugiere la presencia de más de una especie debido a la variación en el arreglo de fotóforos en paralarvas de diferentes océanos y a la falta de comparaciones críticas con adultos (Sweeney *et al.*, 1992; Young *et al.*, 1998; Granados, 2008; De Silva-Dávila, 2013). Las características observadas en este trabajo no permiten comparaciones críticas con las observaciones de otros estudios, debido al tamaño de los individuos (LM<2 mm). Por lo tanto, a partir de lo observado no es posible concluir una postura respecto a si se trata de una familia monoespecífica o no, pues para esto sería fundamental contar con paralarvas más desarrolladas que presenten los caracteres diagnósticos de la especie y análisis genéticos que reduzcan la incertidumbre.

**Familia Ommastrephidae (Complejo S-D):** En el Pacífico colombiano se han reportado *D. gigas* y *S. oualaniensis*, especies que coexisten espacialmente y presentan paralarvas morfológicamente similares (Nesis, 1970; Staaf, 2010). Esto confirma la identificación a nivel de complejo de especies, considerando las tallas de los individuos (<2 mm LM), en las cuales no se han desarrollado estructuras de importancia taxonómica, como los fotóforos. Las características morfológicas observadas proporcionan información importante para futuros estudios de este grupo que también es de importancia comercial. Específicamente, *D. gigas* es la captura principal más grande del mundo en la pesca de calamar (FAO, 2012), el interés por esta especie se ha incrementado en el país como una posible alternativa en la pesca artesanal (Díaz *et al.*, 2014; Villanueva y Flores-Nava, 2019; Córdoba *et al.*, 2024). Futuras investigaciones podrían encaminarse en la caracterización genética de los adultos y paralarvas, para respaldar las observaciones morfológicas y disminuir la incertidumbre en la identificación taxonómica.

**Familia Octopodidae (*Octopus cf mimus*):** Las características morfológicas observadas en los ejemplares de este estudio son similares a las descritas para *O. mimus* en Castro-Fuentes *et al.* (2002) y *O. hubbsorum* en Montero-Ruíz *et al.* (2023), siendo el patrón de cromatóforos de la glándula digestiva el carácter más importante taxonómicamente. Esta similitud podría respaldar la hipótesis de que en realidad pertenecen al mismo taxón, como sugieren datos moleculares mitocondriales (Pliego-Cárdenas *et al.*, 2014). Sin embargo, para complementar esta información se requiere de más estudios, por ejemplo, se podría iniciar llenando el vacío de información existente sobre el hábitat y distribución de los adultos en las costas del Pacífico colombiano, así como realizar una caracterización genética y descripción morfológica tanto de los adultos como de los primeros estadios.

## **Abundancia, distribución y variación temporal**

La abundancia de paralarvas fue significativamente diferente entre las campañas de muestreo. Los mayores registros de marzo coinciden con el periodo de alta productividad para el área de estudio, lo que produce una mayor abundancia y biomasa del plancton, tal como ya se ha registrado para otros organismos del zooplankton en el área de estudio (Valencia y Giraldo, 2009; Jerez-Guerrero *et al.*, 2017; Valencia *et al.*, 2019; 2024). Aunado a esto, es necesario destacar que el ambiente explorado fue netamente nerítico, contribuyendo a la captura de especies con preferencias de aguas costeras, lo que se evidenció en la afinidad de las dos familias de mayor abundancia: Loliginidae y Octopodidae.

Las paralarvas de estas familias tuvieron una diferencia notable en su distribución, Loliginidae fue más abundante al sur del área de estudio, mientras que Octopodidae lo fue en las estaciones del norte y centro (Fig. 9). Esto es debido a las características ecológicas de cada familia, ya que los calamares loliginidos habitan en zonas costeras poco profundas y de salinidades bajas, como bahías y estuarios (Roper, Sweeney y Nauen, 1984), además, los adultos se trasladan a áreas poco profundas para reproducirse y desovar (Rodrigues y Gasalla, 2008). Por lo cual, considerando que al sur la plataforma continental es más amplia y somera, y se cuenta con mayor influencia de agua dulce, es un ambiente que proporciona las condiciones óptimas para el desarrollo de estos calamares costeros.

Por su parte, Octopodidae es bentónica y habita zonas rocosas y poco profundas (Jereb *et al.*, 2016), lo cual coincide con las características geomorfológicas de Bahía Solano y Nuquí, encontrando una plataforma continental estrecha, con ecosistemas coralinos y rocosos dominando el paisaje submareal y costero (Díaz, Guillot-Illidge y Velandia, 2016). Las paralarvas de esta familia registraron la mayor frecuencia de ocurrencia (Fig. 7a) y fueron más abundantes en marzo, el periodo de alta productividad biológica. Esta tendencia también se ha observado en *O. hubbsorum*

del Pacífico mexicano, donde la abundancia varía con las condiciones oceanográficas, especialmente la temperatura (Montero-Ruíz *et al.*, 2023). La distribución observada coincide con lo reportado por Vargas y López (2020) para el Pacífico colombiano en estaciones cercanas a la costa. Por lo tanto, el norte y centro del área de estudio son ecosistemas fundamentales para garantizar la reproducción de este género.

Por otro lado, 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). Sin embargo, en el presente trabajo, esta familia ocupó el tercer lugar en abundancia, lo cual difiere de lo observado en otros estudios, como el de Vargas y López (2020) en el Pacífico colombiano y los de Granados-Amores *et al.* (2010) y García-Guillén, Silva-Dávila y Avendaño-Ibarra (2018) en la costa del Pacífico mexicano. Esto es debido a la presencia de otros grupos con mayor afinidad al ambiente costero, como los calamares loliginidos y los pulpos, ya que los ommastréfidos se caracterizan principalmente por habitar zonas pelágicas.

A diferencia de las demás familias, Ommastrephidae fue más abundante en julio (Fig. 7b), cuando se registró el promedio más alto de OD. Esta afinidad por altos niveles de OD se observó también en el Golfo de California para el Complejo S-D (Sánchez-Velasco *et al.*, 2016). Estos hallazgos sugieren que el OD puede influir en la abundancia de este grupo. La presencia de paralarvas del Complejo S-D en casi todas las campañas (Fig. 7b), complementa lo reportado para *D. gigas* en el Pacífico colombiano, la cual presenta actividad reproductiva durante todo el año, encontrando mayor proporción de hembras maduras entre enero y marzo (Córdoba-Rojas *et al.*, 2024). Esto sugiere que en entre dichos meses la tasa de reproducción es mayor, potenciando un incremento en el número de crías los meses posteriores, lo que se vio reflejado en la mayor abundancia registrada entre marzo y julio (Fig. 7b).

La baja abundancia reportada para la Familia Ancistrocheiridae (*Ancistrocheirus cf lesuerii*) se puede relacionar su hábitat oceánico, lo que reduce la probabilidad de encontrarla en ambientes neríticos. Esta tendencia coincide con lo reportado en el Pacífico colombiano (Vargas y López, 2020) y mexicano (De Silva-Dávila *et al.*, 2015), donde representó menos del 1% del total de los taxones. Al ser un grupo poco abundante a nivel mundial, su biología y ecología es poco conocida, lo cual resalta su importancia ecológica.

Los bajos registros de abundancia reportados en este trabajo pueden relacionarse con el tipo de arrastre utilizado para recolectar las muestras de zooplancton, ya que para estos estudios se recomienda el uso de arrastres oblicuos, pues a diferencia de los superficiales, tienen mayor área de muestreo y el rango de profundidad permite muestrear diferentes hábitats y tallas (Staaf *et al.*, 2013). Además, las paralarvas recién eclosionadas (<2 mm LM) se mantienen en la superficie, lo que explicaría las tallas encontradas en este trabajo (LM<3mm). A medida que las paralarvas crecen pueden ocupar los hábitats de los adultos, por lo que los arrastres oblicuos serían más efectivos al ofrecer una visión más completa de la comunidad de paralarvas. Aunado a ello, Vargas y López (2020) reportaron que en aguas costeras del Pacífico colombiano predominaron paralarvas recién eclosionadas, por lo tanto, las tallas encontradas en este trabajo refuerzan la idea de que los desoves y la eclosión son más recurrentes hacia la zona nerítica y que en el Pacífico colombiano la eclosión de las paralarvas ocurre más temprano, posiblemente por las temperaturas más cálidas.

### **Relación de la abundancia con las condiciones ambientales**

Aunque el análisis BIOENV indicó una relación débil ( $p < 0,3$ ) y no significativa ( $p > 0,05$ ), es interesante notar que los valores más altos de abundancia se registraron en marzo y julio (Fig. 7b), al igual que los promedios más altos de las variables ambientales, lo que podría indicar una posible influencia de las condiciones ambientales en la variación temporal de la abundancia. Es probable que el resultado de la prueba se haya influenciado por los bajos registros de abundancia al sesgar

los datos, dificultando la detección de un patrón definido entre la estructura de la comunidad de paralarvas y las variables ambientales.

En cuanto a las variables ambientales, la temperatura y la salinidad son uno de los factores que más afectan la abundancia y distribución de las paralarvas (Vecchione, 1999; Boyle y Rodhouse, 2005). Vargas y López (2020) encontraron que la abundancia de paralarvas estuvo influenciada por la clorofila-a, la temperatura y la salinidad, lo que también se observa en otras regiones del Pacífico Oriental, como el Golfo de California (De Silva-Dávila *et al.*, 2015). Además, la presencia de paralarvas está relacionada con una mayor disponibilidad de alimento y episodios de surgencia (Vega, Rocha y Osorio, 2000; Castellanos, 2008), mejorando la productividad local y favoreciendo la supervivencia, crecimiento y reclutamiento (De Araujo y Gasalla, 2018). Por lo tanto, aunque no se evidenció una relación significativa entre la abundancia y las variables ambientales, la evidencia sugiere que variables ambientales, como la temperatura, salinidad, OD y biomasa influyen en esta primera etapa de vida, las cuales se agruparon dentro de los cinco mejores resultados en el análisis BIOENV (Tabla A6).

En este sentido, es fundamental incrementar el esfuerzo de muestreo en futuras investigaciones con arrastres oblicuos y/o verticales, además de incluir análisis de factores oceanográficos como las corrientes marinas y los movimientos de masas de agua, los cuales también pueden influenciar la variabilidad de la abundancia de paralarvas (Martínez-Soler *et al.*, 2021).

### **Dificultades, recomendaciones y líneas de investigación**

Una de las mayores dificultades al realizar la identificación de las paralarvas fueron las tallas de los individuos ( $LM < 3\text{mm}$ ), ya que estructuras taxonómicas clave no se desarrollan hasta tallas más avanzadas en muchos taxones (Camarillo-Coop, 2006; Zaragoza, Quetglas y Moreno, 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 de los grupos 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). Así mismo, sería interesante conocer la variación de la composición taxonómica en el gradiente costa-océano realizando muestreos en ambientes neríticos y oceánicos.

Este trabajo sienta las bases para continuar con más estudios que incrementen el conocimiento de los cefalópodos del Pacífico colombiano. La información sobre la abundancia y distribución de las paralarvas es útil para futuras investigaciones que busquen identificar zonas de reproducción y desove. Además, la presencia de paralarvas de grupos considerados de interés comercial, como las familias Loliginidae, Ommastrephidae y Octopodidae, demuestra la importancia de continuar investigando la biología y ecología de las poblaciones para proponer estrategias de conservación y un manejo adecuado de los recursos.

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Laboratorio de Cefalópodos del CIBNOR, La Paz BCS México, al Dr. César A. Salinas-Zavala, responsable Académico y M.C. Arminda Mejía Rebollo, responsable Técnico, por el apoyo y colaboración en el apartado taxonómico y respaldar el desarrollo de este trabajo de grado y la realización de la pasantía de investigación. 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 Dr. Alan Giraldo, por todo

su apoyo y colaboración en la realización de este trabajo. A Juan Gallego y Mariana Rondón por sus comentarios y explicaciones de los análisis estadísticos. Al Grupo de Investigación en Ciencias Oceanográficas de la Universidad del Valle por el apoyo incondicional 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”, así como durante la separación y la revisión de las muestras biológicas en laboratorio. 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.

## LITERATURA CITADA

- Aceves-Medina, G., De Silva-Dávila, R., Cruz-Estudillo, I., Durazo, R. y 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)', *Latin american journal of aquatic research*, 45(2), pp. 356–369. Disponible en: <https://doi.org/10.3856/vol45-issue2-fulltext-11>.
- Alejo-Plata, M. del C., García-Guillén, R. y Herrera-Galindo, J. (2012) 'Octopus bimaculatus paralarvae and juvenile (Cephalopoda: Octopodidae) in the Pacific South of Mexico', *Revista de biología marina y oceanografía*, 47(2), pp. 359–365. Disponible en: <https://doi.org/10.4067/S0718-19572012000200019>.
- Boletzky, S.V. (2003) *Biology of Early Life Stages in Cephalopod Molluscs*. Academic Press.
- Boyle, P. y Rodhouse, P. (2005) *Cephalopods: Ecology and Fisheries*. 1<sup>st</sup> end. Blackwell Science Ltd.
- CalCOFI (2011) *Chlorophyll Methods, California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations*. Disponible en: <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*. Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México.
- Castellanos, S. (2008) *Reproducción del pulpo Octopus bimaculatus Verrill, 1883 en bahía de Los Ángeles, Baja California, México*. Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México.
- Castro-Fuentes, H.; Olivares, A., Quintana, A. y Zúñiga, O. (2002) 'Descripción del desarrollo embrionario y paralarva de Octopus mimus (Gould, 1852) (Mollusca: Cephalopoda) en cautiverio', 21, pp. 13–25.
- Córdoba-Rojas, D., Gallego, J.J., Londoño, N. y Giraldo, A. (2024). 'Biological and Fishery Parameters of Jumbo Squid (Dosidicus gigas) in the Colombian Pacific, a Resource without Directed Fishing Exploitation'. *Journal of Marine Science*, 12(4), 523. Disponible en: <https://doi.org/10.3390/jmse12040523>.
- De Araujo, C.C. y Gasalla, M.A. (2018) 'Distribution patterns of loliginid squid paralarvae in relation to the oceanographic features off the South Brazil Bight (22°–25°S)', *Fisheries Oceanography*, 27(1), pp. 63–75. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/fog.12238>.
- De la Hoz, M.J., Duarte, L.O. y Manjarrés-Martínez, L. (2017) *Estadísticas de desembarco y esfuerzo de las pesquerías artesanales e industriales de Colombia entre marzo y diciembre de 2017*. Informe Técnico. Universidad del Magdalena: Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca (AUNAP).
- De Silva-Dávila, R. (2013) *Paralarvas de cefalópodos en el Golfo de California, México*. Tesis doctoral. Universidad de Guadalajara, México.
- De Silva-Dávila, R., Franco-Gordo, C., Hochberg, F., Godínez-Domínguez, E., Avendaño-Ibarra, R., Gómez-Gutiérrez, J. y Robinson, C. (2015) 'Cephalopod paralarval assemblages in the Gulf of California during 2004-2007', *Marine Ecology Progress Series*, 520, pp. 123–141. Disponible en: <https://doi.org/10.3354/meps11074>.
- Diekmann, R., Piatkowski, U. y Pauli, M. (2002) 'Early life and juvenile cephalopods around seamounts of the subtropical eastern North Atlantic: Illustrations and a key for their identification', *Berichte aus dem Institut für Meereskunde an der Christian-Albrechts-Universitaet Kiel*, pp. 326.

- Díaz, J., Guillot-Illidge, L. y Velandia, M. (2016) *La pesca artesanal en la costa norte del Pacífico colombiano: un horizonte ambivalente*. Bogotá: Fundación MarViva.
- Díaz, J.M., Melo, G., Posada, J.M., Piedra, A y Ross, E. (2014) *Guía de Identificación: Invertebrados marinos de importancia comercial en la costa Pacífica de Colombia*. San José, Costa Rica: Fundación MarViva.
- FAO (2012) *The state of world fisheries and aquaculture*. Roma.
- Fernández-Álvarez, F., Li, D., Portner, E., Villanueva, R. y Gilly, W. (2017) ‘Morphological description of egg masses and hatchlings of *Loliguncula diomedea* (Cephalopoda: Loliginidae)’, *Journal of Molluscan Studies*, 83(2), pp. 194–199. Available at: <https://doi.org/10.1093/mollus/eyx008>.
- García-Guillén, R.M., Silva-Dávila, R. y Avendaño-Ibarra, R. (2018) ‘Seasonal changes in paralarval cephalopod communities on the southwest coast of Baja California Sur (spring and autumn 2003)’, *Ciencias marinas*, 44(2), pp. 107–123. Disponible en: <https://doi.org/10.7773/cm.v44i2.2761>.
- 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. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Universidad del Valle, Cali, Colombia.
- Gómez, G.O., Zapata, L.A., Franke, R. y Ramos, G.E. (2003) ‘Hábitos alimentarios de *Mustelus lunatus* y *M. henlei* (Pisces: Triakidae) colectados en el Parque Nacional Natural Gorgono, Pacífico Colombiano’, *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras - INVEMAR*, 32(1), pp. 219–229.
- González, A.F. y Pierce, G.J. (2021) ‘Advances in the study of cephalopod fisheries and ecosystems’, *Fisheries Research*, 242, 105975. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2021.105975>.
- Granados-Amores, J. (2008) *Calamares epiplanctónicos de la Costa occidental de la península de Baja California, México*. Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México.
- Granados-Amores, J., De Silva-Dávila, R., Camarillo-Coop, S., Hochberg, F., Durazo, R., Hernández-Rivas, M. y Avendaño-Ibarra, R. (2010) ‘Composición de especies y patrones de distribución de paralarvas de calamar, 1996–1999’, en *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997–2007*. SEMARNAT-INE-CICESE-UABC, pp. 453–467.
- Guarneros-Narváez, P.V., Rodríguez-Canul, R., De Silva-Dávila, R., Zamora-Briseño, J., Améndola-Pimienta, M., Souza, A., Ordoñez, U. y Velázquez-Abunader, I. (2022) ‘Loliginid paralarvae from the Southeastern Gulf of Mexico: Abundance, distribution, and genetic structure’, *Frontiers in Marine Science*, 9. Disponible en: <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.941908>.
- Guerra, A. (1992) ‘Mollusca, Cephlopoda’, in M.A. Ramos and et al. (eds) *Fauna Ibérica*. Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales.
- Guerra, A., Roura, A., González, A., Pascual, S., Cherel, Y., Pérez-Losada, M. (2010) ‘Morphological and genetic evidence that *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 inhabits Amsterdam and Saint Paul Islands (southern Indian Ocean)’, *ICES Journal of Marine Science*, 67(7), pp. 1401–1407. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq040>.
- Haimovici, M., Piatkowski, U. y Aguiar dos Santos, R. (2002) ‘Cephalopod paralarvae around tropical seamounts and oceanic island off the northeastern coast of Brazil’, *Bulletin of Marine Science*, 71(1), pp. 313–330.

- Harman, R.F. y Young, R.E. (1985) 'The larvae of Ommastrephid squids (Cephalopoda, Teuthoidea) from Hawaiian waters', *Laboratoire Arago*, 35(3/4), pp. 211-222.
- Jereb, P. y Roper, C.F.E. (2010) FAO Species Catalogue for Fishery Purposes', in *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 2. Myopsid and Oegopsid Squids*. Roma: FAO.
- Jereb, P., Roper, C.F.E., Norman, M.D., Finn, J.K. y FAO (2016) *Octopods and vampire squids*. Entirely rewritten, revised and updated version. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations (Cephalopods of the world / edited by P. Jereb and C.F.E. Roper, volume 3).
- Jerez-Guerrero, M., Ciales-Hernandez, M. y Giraldo, A. (2017). 'Copépodos epipelágicos en Bahía Cupica, Pacífico colombiano: composición de especies, distribución y variación temporal', *Rev. biol. Trop.* 65(3), pp. 1046-1061. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v65i3.29449>.
- Martínez-Soler, E., Gómez-Gutiérrez, J., De Silva-Dávila, R., González-Rodríguez, E. y 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', *Journal of Plankton Research*, 43(2), pp. 224–243. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/plankt/fbab010>.
- Montero-Ruiz, R.U., De Silva-Dávila, R., Amezcua-Gómez, C., Valdez-Cibrián, A. y Kozak, E.R. (2023) 'Description of the spawning, embryonic development, and paralarvae of the green octopus *Octopus hubbsorum* Berry 1953 (Cephalopoda: Octopodidae) under laboratory conditions', *Marine Biology*, 170(9), pp. 116. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s00227-023-04260-x>.
- Nesis, K.N. (1970) 'The biology of the giant squid of Peru and Chile', *Oceanology*, 10(1), pp. 108–118.
- Pardo-Gandarillas, M.C., Ibáñez, C.M., Ruiz, J., Buscos, C.A., Peña, F.A. y Landaeta, M.F. (2016) 'Paralarvae of cephalopods in channels and fjords of the southern tip of Chile (46–53°S)', *Fisheries Research*, 173, pp. 175–182. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.07.001>.
- Pliego-Cárdenas, R., Hochberg, F.G., León, F.J. y Barriga-Sosa, I. (2014) 'Close Genetic Relationships between Two American Octopuses: *Octopus hubbsorum* Berry, 1953, and *Octopus mimus* Gould, 1852', *Journal of Shellfish Research*, 33(1), pp. 293–303. Disponible en: <https://doi.org/10.2983/035.033.0128>.
- Robin, J.P., Roberts, M., Zeidberg, L., Bloor, I., Rodriguez, A., Briceño, F., Downey, N., Mascaró, M., Navarro, M., Guerra, A., Hofmeister, J., Barcellos, D., Lourenco, S., Roper, C.F.E., Moltschaniwskyj, N., Green, C. and Mather, J. (2014) 'Transitions During Cephalopod Life History: The role of habitat, environment, functional morphology and behaviour', in *Advances in Marine Biology*. Elsevier, pp. 361–437. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800287-2.00004-4>.
- Rodrigues, A.R. y Gasalla, M.A. (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', *Scientia Marina*, 72(4), pp. 631–643. Disponible en: <https://doi.org/10.3989/scimar.2008.72n4631>.
- Roper, C.F.E., Sweeney, M.J. y Nauen, C.E. (1984) *FAO species catalogue. Vol. 3. Cephalopoda of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries*. FAO Fisheries Synopsis.

- Sánchez-Velasco, L., Ruvalcaba-Aroche, E., Beier, E., Godínez, V., Barton, E., Díaz-Viloria, N. y Pacheco, M. (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)', *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 121(3), pp. 1998–2015. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/2015JC011534>.
- Staaf, D.J. (2010) *Reproduction and early life of the Humboldt squid*. Tesis doctoral. Department of Biology, Stanford University.
- Staaf, D.J., Redfern, J.V., Gilly, W.F., Watson, W. y Balance, L.T. (2013) 'Distribution of ommastrephid paralarvae in the eastern Tropical Pacific', *Fishery Bulletin*, 111(1), pp. 78-89. Disponible en: <https://spo.nmfs.noaa.gov/sites/default/files/pdf-content/2013/staaf.pdf>
- Sweeney, M.J., Roper, C.F.E., Mangold, K.M., Clarke, M.R. y Boletzky, S.V. (1992) "Larval" and juvenile cephalopods: a manual for their identification. Smithsonian Contributions to Zoology.
- Valencia, B., y Giraldo, A. (2009). 'A New Species of the Genus *Chelorchestia* (Amphipoda, Talitridae) from Palma Island, Malaga Bay, Pacific Coast of Colombia', *Crustaceana*, 82(1), pp. 1-10. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1163/156854008X363768>.
- Valencia, B., Giraldo, A., Rivera-Gómez, M., Izquierdo, V. y Cuellar-Chacón, A. (2019) 'Effects of seasonal upwelling on hydrography and mesozooplankton communities in an Pacific tropical cove off Colombia', *Revista de Biología Tropical*, 67(4), pp. 945-962. Disponible en: <https://doi.org/10.15517/rbt.v67i4.35489>.
- Valencia, B., Rivera-Gómez, M., Jerez-Guerrero, M. Rondón-Ramos, M. y Giraldo, A. (2024) 'Temporal and spatial variability of ichthyoplankton assemblages in the Eastern Tropical Pacific off Colombia', *Continental Shelf Research*, 275. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.csr.2024.105228>.
- Vargas, E.P. y López, R.H. (2020) 'Abundancia y distribución epipelágica de paralarvas (Cephalopoda: Mollusca) en el Pacífico Colombiano: periodos lluviosos 2001-2004', *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 23(1). Disponible en: <https://doi.org/10.31910/rudca.v23.n1.2020.1528>.
- Vecchione, M. (1999) 'Extraordinary abundance of squid paralarvae in the tropical eastern Pacific Ocean during El Niño of 1987', *Fishery Bulletin*, 97, pp. 1025–1030. Disponible en: <https://oceanrep.geomar.de/id/eprint/52841>
- Vecchione, M., Roper, C.F.E., Sweeney, M. y Lu, C. (2001) 'Distribution, Relative Abundance and Developmental Morphology of Paralarval Cephalopods in the Western North Atlantic Ocean', NOAA Technical Report NMFS, 152, pp. 1–54.
- Vega, M.A., Rocha, F. y Osorio, C. (2000) 'Variaciones espaciales y temporales de paralarvas de cefalópodos en el canal Moraleda (43° S), sur de Chile'. Disponible en: <https://digital.csic.es/handle/10261/26190>.
- Velandia, M.C. y Díaz, J.M. (2016) *Atlas Marino-Costero del Pacífico Norte Colombiano*. Bogotá: Fundación MarViva.
- Velandia, M.C., Scheel, M., Puentes, C.A., Durán, D., Osorio, P., Delgado, P., Obando, N., Prieto, A. y Díaz, J.M. (2019) *Atlas Marino-Costero del Bajo Baudó*. Bogotá: Fundación MarViva.
- Villanueva, J. y Flores-Nava, A. (2019) *The Contribution of Small-Scale Fisheries to Food Security and Family Income in Chile, Colombia, and Peru*. United Kingdom: Springer Nature.

- Young, R.E., Burguess, L.A., Roper, C.E.F., Sweeney, M.J. y Stephen, S.J. (1998) 'Clasification of the Enoploteuthidae, Pyroteuthidae, and Ancistrocheiridae, 239-255. En: Voss, N.A., M. Vecchione, R.B. Toll & M.J'. Sweeney. (Eds.). Systematics and biogeography of cephalopods. *Smith. Contrib. Zool.*, 586(1).
- Zaragoza, N., Quetglas, A. y Moreno, A. (2015) 'Identification guide for cephalopod paralarvae from the Mediterranean Sea', *ICES Cooperative Research Report No. 324*.

## ANEXO I

**Tabla A1.** Descripción de los criterios utilizados en este trabajo para la identificación de las paralarvas.

| <b>Criterio</b>               | <b>Descripción</b>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    |
|-------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Tamaño del sifón</b>       |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
| Pequeño                       | Cubre <25% de la cabeza                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |
| Mediano                       | Cubre el 50% de la cabeza y se extiende hasta la base de los ojos                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
| Grande                        | Cubre >50% al 100% de la cabeza                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
| <b>Patrón de cromatóforos</b> | Para describir el patrón de cromatóforos se siguió la propuesta de Sweeney <i>et al.</i> (1992) el cual considera la disposición de los cromatóforos en hileras desde la región anterior hasta la posterior. Ejemplo: Organismo con 10 cromatóforos en la superficie ventral de la cabeza dispuestos en tres hileras, la primera (anterior) con dos cromatóforos, la segunda con cuatro y la tercera (posterior) con tres. El Patrón de Cromatóforos de la Cabeza en la superficie Ventral ( <b>PCCV</b> ) será 2+4+3 |
| <b>Abreviaturas</b>           | <b>PCMD:</b> Patrón de Cromatóforos del Manto Dorsal<br><b>PCMV:</b> Patrón de Cromatóforos del Manto Ventral<br><b>PCCD:</b> Patrón de Cromatóforos de la Cabeza Dorsal<br><b>PCCV:</b> Patrón de Cromatóforos de la Cabeza Ventral<br><b>PCS:</b> Patrón de Cromatóforos del Sifón                                                                                                                                                                                                                                  |

**Tabla A2.** Variables ambientales del ambiente nerítico del Pacífico Norte Colombiano de enero a noviembre de 2022. (Prom: Promedio; Mín: Valor mínimo; Max; Valor máximo).

|                   | <b>Temperatura<br/>(°C)</b> | <b>Salinidad<br/>(PSU)</b> | <b>Clorofila<br/>(µg/L)</b> | <b>Biomasa<br/>(mg/m3)</b> | <b>Oxígeno<br/>Disuelto (mL/L)</b> |
|-------------------|-----------------------------|----------------------------|-----------------------------|----------------------------|------------------------------------|
| <b>Enero</b>      |                             |                            |                             |                            |                                    |
| Prom.             | 27,67 ± 0,5                 | 27,65 ± 3,80               | 0,68 ± 0,73                 | 3,59 ± 3,07                | 4,22 ± 0,26                        |
| Mín.              | 26,1                        | 3,15                       | 0,16                        | 0,39                       | 3,72                               |
| Max.              | 28,47                       | 29,53                      | 4,89                        | 15,06                      | 4,86                               |
| <b>Marzo</b>      |                             |                            |                             |                            |                                    |
| Prom.             | 27,88 ± 0,7                 | 28,98 ± 5,92               | 1,12 ± 0,75                 | 26,82 ± 20,50              | 4,44 ± 0,37                        |
| Mín.              | 26,83                       | 0,08                       | 0,22                        | 2,98                       | 3,27                               |
| Max.              | 29,37                       | 33,05                      | 3,44                        | 79,45                      | 5,15                               |
| <b>Mayo</b>       |                             |                            |                             |                            |                                    |
| Prom.             | 28,12 ± 0,37                | 24,7 ± 4,36                | 0,65 ± 0,61                 | 10,7 ± 13,75               | 4,41 ± 0,36                        |
| Mín.              | 27,04                       | 0,05                       | 0,13                        | 0,80                       | 3,35                               |
| Max.              | 28,95                       | 28,1                       | 3,35                        | 86,6                       | 5,11                               |
| <b>Julio</b>      |                             |                            |                             |                            |                                    |
| Prom.             | 27,85 ± 0,41                | 23,31 ± 4,06               | 0,58 ± 0,68                 | 3,84 ± 2,64                | 4,66 ± 0,33                        |
| Mín.              | 25,93                       | 0,07                       | 0,12                        | 0,2                        | 3,12                               |
| Max.              | 28,71                       | 26,68                      | 4,02                        | 12,87                      | 5,14                               |
| <b>Septiembre</b> |                             |                            |                             |                            |                                    |
| Prom.             | 27,75 ± 0,75                | 22,14 ± 3,71               | 0,78 ± 0,79                 | 5,13 ± 3,33                | 3,65 ± 0,81                        |
| Mín.              | 25,58                       | 6,64                       | 0,02                        | 0,70                       | 1,29                               |
| Max.              | 28,99                       | 25,23                      | 3,23                        | 13,47                      | 5,26                               |
| <b>Noviembre</b>  |                             |                            |                             |                            |                                    |
| Prom.             | 26,92 ± 0,51                | 20,78 ± 2,49               | 1,16 ± 1,28                 | 8,34 ± 9,06                | 4,52 ± 0,2                         |
| Mín.              | 25,97                       | 16,03                      | 0,18                        | 0,44                       | 4                                  |
| Max.              | 27,82                       | 24,35                      | 5,07                        | 37,24                      | 4,77                               |

**Tabla A3.** Resultados de la prueba estadística KRUSKAL-WALLIS para evaluar si las variables ambientales difieren estadísticamente entre las campañas con un nivel de significancia del 5%. El asterisco (\*) señala la variable en la que no se detectaron diferencias significativas ( $p>0,05$ )

|                         | <b>gl</b> | <b><math>\chi^2</math></b> | <b><i>p</i></b> |
|-------------------------|-----------|----------------------------|-----------------|
| <b>Temperatura</b>      | 5         | 93,3                       | <2,2e-16        |
| <b>Salinidad</b>        | 5         | 196,6                      | <2,2e-16        |
| <b>Clorofila-a</b>      | 5         | 38,66                      | <2,765e-07      |
| <b>Biomasa</b>          | 5         | 118,3                      | 7,262e-24       |
| <b>Oxígeno disuelto</b> | 5         | 2,67                       | 0,1*            |

**Tabla A4.** Descripción de las características morfológicas de los grupos taxonómicos de paralarvas identificados en el ambiente nerítico del Pacífico Norte Colombiano entre enero y noviembre de 2022. (**n**: Número de individuos. **LM**: Longitud del manto. **SD**: Superficie dorsal. **SV**: Superficie ventral. **BI**: Brazo I. **BII**: Brazo II. **BIII**: Brazo III. **BIV**: Brazo IV. **CT**: Club tentacular; **GD**: Glándula digestiva).

| Grupo               | n  | LM<br>(mm)       | Manto                                                                                                                                                                                 | Cabeza                                                                                                                    | Brazos                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | Tentáculos                                                                                                                                                                                                                                                                                               | Sifón                                                           |
|---------------------|----|------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|
| <b>Loliginidae</b>  |    |                  |                                                                                                                                                                                       |                                                                                                                           |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |                                                                 |
| <b>Morfotipo I</b>  | 18 | 1,2<br>-<br>2    | <b>SD:</b> Un cromatóforo en la base de cada aleta.<br><b>SV:</b> 21 a 24 cromatóforos dispuestos en seis hileras, región anterior más pigmentada que la posterior (PCMV: 5+5+5+4+2). | <b>SD:</b> Sin cromatóforos observados.<br><b>SV:</b> Ocho cromatóforos dispuestos en tres hileras (PCCV: 2+2+4).         | <b>BI:</b> Formado a los 1,71 mm LM, sin ventosas ni cromatóforos visibles. <b>BII:</b> Una ventosa grande en la parte distal, sin cromatóforos. <b>BIII:</b> Dos a cuatro ventosas dispuestas en dos hileras, sin cromatóforos. <b>BIV:</b> Una ventosa grande en la parte distal, con uno a dos cromatóforos en la superficie aboral.<br><b>Fórmula:</b><br>BIII>BII≈BIV>BI (Fig. 3c). | Dos a tres cromatóforos a lo largo de la superficie aboral. <b>CT:</b> No diferenciado (del mismo ancho que el pedúnculo). De los 1,2 a 1,5 mm LM con seis ventosas biseriadas. De los 1,6 a 2 mm LM con 10 ventosas biseriadas, las distales relativamente más pequeñas que las proximales (Fig. 3c-d). | Pequeño, sin cromatóforos visibles, broche cartilaginoso recto. |
| <b>Morfotipo II</b> | 8  | 1,78<br>-<br>2,9 | <b>SD:</b> Dos cromatóforos relativamente grandes en la región media y uno en la base de cada aleta.<br><b>SV:</b> Con un rango de 20 a 22 cromatóforos                               | <b>SD:</b> Dos cromatóforos pequeños en medio de los ojos.<br><b>SV:</b> Ocho cromatóforos en tres hileras (PCCV: 2+2+4). | <b>BI:</b> Formado a los 2,35 mm LM, sin ventosas ni cromatóforos visibles. <b>BII:</b> Una ventosa grande en la parte distal, sin cromatóforos. <b>BIII:</b> Seis a ocho ventosas biseriadas, las distales relativamente más pequeñas, sin cromatóforos. <b>BIV:</b> Con una ventosa grande en la                                                                                       | Con cuatro cromatóforos en la superficie aboral. <b>CT:</b> Diferenciado (más ancho que el pedúnculo), pedúnculo sin ventosas. A los 1,78 a 1,9 mm LM CT ligeramente engrosado con ventosas proximales biseriadas. Región media y distal con ventosas dispuestas en tres a cuatro                        | Pequeño, sin cromatóforos visibles, broche cartilaginoso recto. |

|                                                                                |   |                 |                                                                                                                                                                                                                                                      |                                                                                                                                                             |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |                                                                                                                                                                                                                    |                                                                 |
|--------------------------------------------------------------------------------|---|-----------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|
|                                                                                |   |                 | dispuestos en cinco hileras, región anterior más pigmentada que la posterior (PCMV: 5+5+5+3+2).                                                                                                                                                      |                                                                                                                                                             | parte distal, dos cromatóforos en la superficie aboral.<br><b>Fórmula:</b><br>BIII>BII>BIV>BI (Fig. 3e).                                                                                                                                                                                                                                                                        | hileras (Fig. 3e-f). A partir de los 2,35 LM, club marcadamente diferenciado, región proximal con seis a ocho ventosas biseriadas; región media y distal con 12 a 16 ventosas dispuestas en tres a cuatro hileras. |                                                                 |
| <b>Morfotipo III</b>                                                           | 4 | 1,8<br>-<br>2,8 | <b>SD:</b> Dos cromatóforos relativamente grandes en la región media y uno en la base de cada aleta. <b>SV:</b> Con un rango de 17 a 21 cromatóforos dispuestos en cinco hileras, región anterior más pigmentada que la posterior (PCMV: 5+5+5+3+2). | <b>SD:</b> Dos cromatóforos pequeños en medio de los ojos y dos en la región posterior. <b>SV:</b> Ocho cromatóforos dispuestos tres hileras (PCCV: 2+2+4). | <b>BI:</b> Formado a los 2.7 mm LM, sin ventosas ni cromatóforos visibles. <b>BII:</b> Una ventosa grande en la parte distal, sin cromatóforos. <b>BIII:</b> Ocho ventosas dispuestas en dos hileras, sin cromatóforos. <b>BIV:</b> Una ventosa grande en la parte distal, con uno a dos cromatóforos en la superficie aboral.<br><b>Fórmula:</b><br>BIII>BII>BIV>BI (Fig. 3g). | Sin cromatóforos. <b>CT:</b> Diferenciado, pedúnculo sin ventosas. A todas las tallas las ventosas del club de igual tamaño dispuestas en cuatro hileras (Fig. 3g-h).                                              | Pequeño, sin cromatóforos visibles, broche cartilaginoso recto. |
| <b>Ancistrochei-<br/>ridae</b><br>( <i>Ancistrochei-<br/>rus cf lesueuri</i> ) | 6 | 0,8<br>-<br>1,1 | Acampanado, con un par de aletas terminales pequeñas en la región                                                                                                                                                                                    | Región proximal cubierta con tejido gelatinoso, ojos ligeramente                                                                                            | Ligeramente pedunculada, cubierta de tejido gelatinoso.<br><b>A los 0,8 mm LM:</b>                                                                                                                                                                                                                                                                                              | Largos y delgados, más de ¼ de la LM. A los 0,8 mm LM presentan el mismo tamaño que BII. A los 1,1 mm LM al menos el doble de la longitud de BII.                                                                  | Pequeño, broche cartilaginoso recto                             |

|                                         |    |                  |                                                                                                                                                                                                       |                                                                                                                                                              |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |                                                                                                                                                                                                                                                                            |                                                                            |
|-----------------------------------------|----|------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------|
|                                         |    |                  | posterior, sin<br>fotóforos ni<br>cromatóforos<br>visibles.                                                                                                                                           | pedunculados y<br>prominentes,<br>sin fotóforos ni<br>cromatóforos<br>visibles                                                                               | <p><b>BI, BII y BIV:</b> Una ventosa pedunculada grande en la parte distal.</p> <p><b>BIII:</b> No formado.</p> <p><b>Fórmula:</b><br/>BII&gt;BIV≈BI</p> <p><b>A los 1,1 mm LM:</b></p> <p><b>BI:</b> Dos ventosas pedunculadas dispuestas en una hilera. <b>BII:</b> Dos ventosas pedunculadas dispuestas en una hilera. <b>BIII:</b> Sin ventosas. <b>BIV:</b> Una ventosa pedunculada grande en la parte distal.</p> <p><b>Fórmula:</b><br/>BII&gt;BI&gt;BIII&gt;BIV (Fig. 4c).</p> | <b>CT:</b> No diferenciado, con ventosas grandes y pedunculadas, dispuestas en dos hileras (Fig. 4c-d).                                                                                                                                                                    |                                                                            |
| <b>Ommastrephidae</b><br>(Complejo S-D) | 28 | 0,8<br>–<br>1,93 | Muscular, acampanado o globoso, con un par de aletas posteriores en forma de paleta. Fotóforos ausentes. <b>SD:</b> Cinco a diez cromatóforos (PCMD: 2-5+3), <b>SV:</b> Dos cromatóforos posteriores. | <b>SD:</b> Seis cromatóforos (PCCD: 1+2+3) y dos adicionales, cada uno ubicado en la región lateral proximal al manto. <b>SV:</b> Sin cromatóforos visibles. | <p><b>Entre los 0,6 y 1,69 mm LM:</b></p> <p><b>BI:</b> Una ventosa. <b>BII:</b> Una ventosa. <b>BIII:</b> Sin ventosas. <b>BIV:</b> No formado. <b>Fórmula:</b> BII&gt;BI&gt;BIII (Fig. 5e).</p> <p><b>A los 1,9 mm LM:</b></p> <p><b>BI:</b> Seis ventosas en dos hileras. <b>BII:</b> Seis ventosas en dos hileras, las distales relativamente más pequeñas. <b>BIII:</b> Cinco ventosas grandes alternadas. <b>BIV:</b> Apenas</p>                                                 | <p><b>Probóscis:</b> Con ocho ventosas de igual tamaño en el extremo distal (Fig. 5c-d). Región proximal más ancha que la distal. De manera general su longitud representó entre el 75-100% la LM.</p> <p>Sin evidencia del inicio de la separación de los tentáculos.</p> | Mediano, broche cartilaginoso de cierre en forma de T invertida (Fig. A1). |

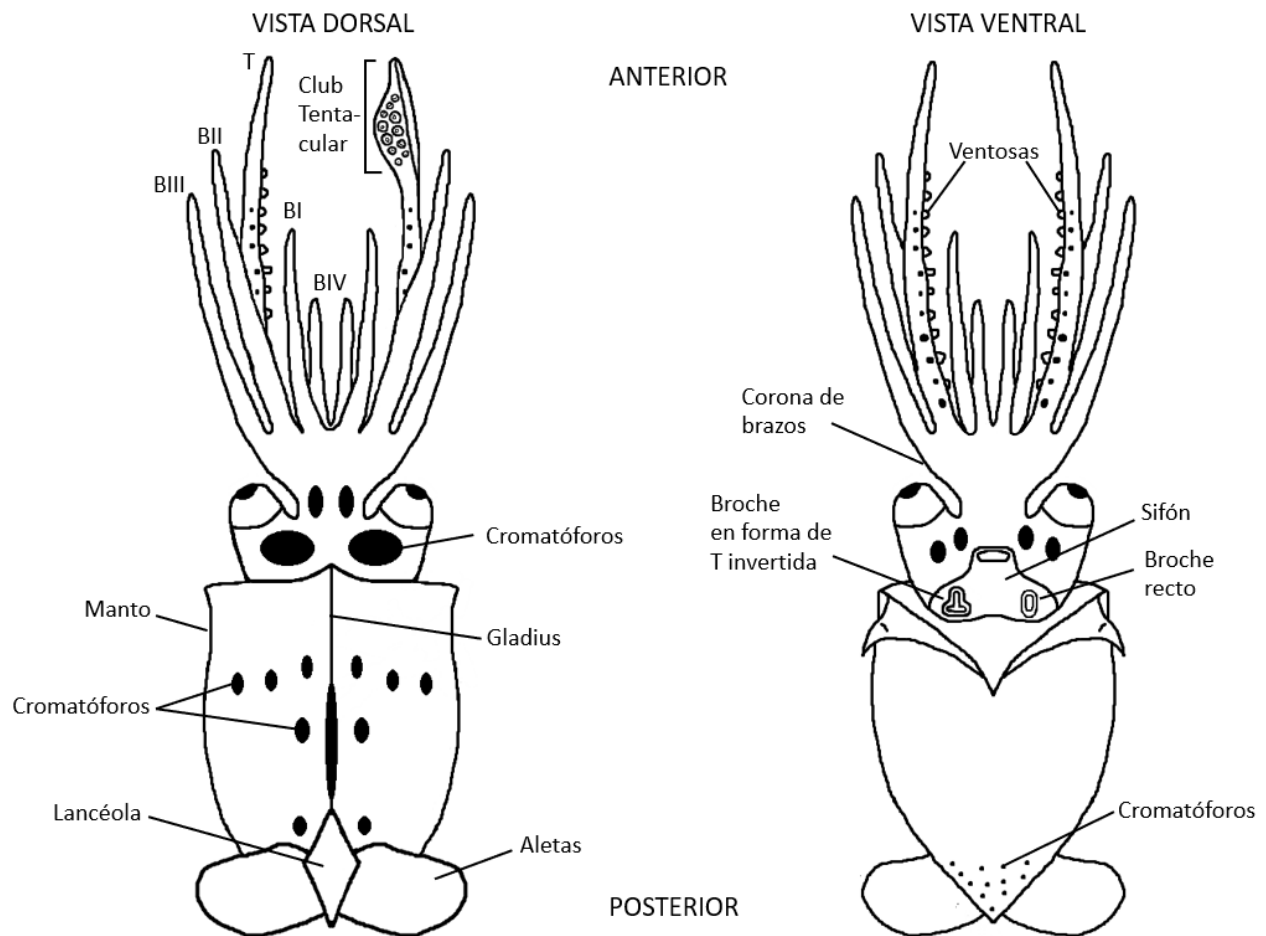
|                                                             |    |                   |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |                                                                                                                                                                                                                                              |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    |             |                                                                                                                                                  |
|-------------------------------------------------------------|----|-------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                                                             |    |                   |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |                                                                                                                                                                                                                                              | visible, en forma de<br>pequeñas papilas sobre la<br>base de la probóscis, sin<br>ventosas. <b>Fórmula:</b><br>$BII \approx BI > BIII > BIV$ .                                                                                                                                                                                                                                                     |             |                                                                                                                                                  |
| <b>Octopodidae</b><br>( <i>Octopus cf</i><br><i>mimus</i> ) | 25 | 0,73<br>–<br>1,45 | Muscular y<br>ovalado.<br><b>SD:</b> Siete a<br>diez<br>cromatóforos<br>en la región<br>posterior. <b>SV:</b><br>Densamente<br>pigmentada con<br>20 a 33<br>cromatóforos,<br>con un patrón<br>consistente de<br>cuatro a cinco<br>cromatóforos<br>en el margen<br>anterior. <b>GD:</b><br>densamente<br>pigmentada,<br>con seis a ocho<br>cromatóforos<br>(Fig. 6d-f). | Del mismo<br>ancho que el<br>manto. <b>SD:</b> 10<br>cromatóforos<br>(PCCD:<br>2+4+4). <b>SV:</b><br>Entre dos a<br>cuatro<br>cromatóforos<br>(PCCV: 2+2).<br>Ojos grandes y<br>prominentes,<br>con iridiscencia<br>alrededor del<br>ocular. | Subiguales, extremo distal<br>alargado y terminación<br>puntiaguda, los ventrales<br>más pigmentados que los<br>dorsales.<br><b>BI y BII:</b> Uno a dos<br>cromatóforos dispuestos en<br>una hilera longitudinal.<br><b>BIII y BIV:</b> Tres a cuatro<br>cromatóforos dispuestos de<br>la misma manera. Todos<br>los brazos con tres a cuatro<br>ventosas dispuestas en una<br>hilera (Fig. 6c-e). | No presenta | Robusto y<br>mediano,<br>con dos<br>cromatóforo<br>s en la parte<br>posterior y<br>entre tres a<br>cuatro en la<br>anterior<br>(PCS:<br>3(4)+2). |

**Tabla A5.** Abundancia y frecuencia de ocurrencia de paralarvas de cefalópodos del ambiente nerítico del Pacífico Norte Colombiano entre enero y noviembre de 2022.

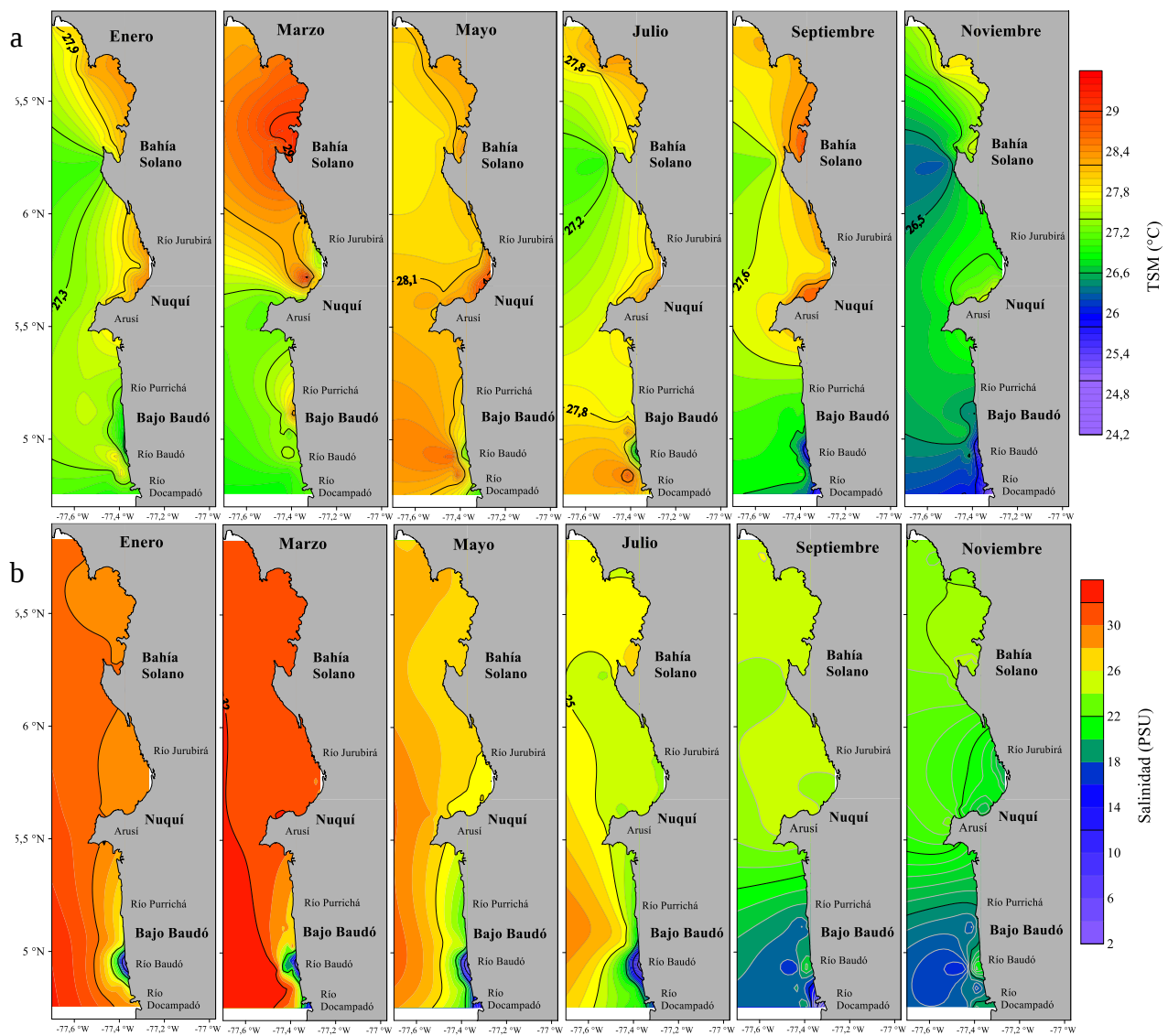
| <b>Campaña</b> | <b>Abundancia estandarizada (Pl/1000m<sup>3</sup>)</b> | <b>Abundancia relativa (%)</b> | <b>Promedio (<math>\bar{X} \pm DE</math>)</b> | <b>Número de estaciones positivas</b> | <b>Frecuencia de ocurrencia (%)</b> |
|----------------|--------------------------------------------------------|--------------------------------|-----------------------------------------------|---------------------------------------|-------------------------------------|
| Enero          | 1,6                                                    | 4                              | 0,5 $\pm$ 0,7                                 | 5                                     | 10                                  |
| Marzo          | 23,8                                                   | 65                             | 7,9 $\pm$ 1,7                                 | 25                                    | 48                                  |
| Mayo           | 3,7                                                    | 10                             | 1,2 $\pm$ 1,5                                 | 9                                     | 17                                  |
| Julio          | 6,5                                                    | 18                             | 2,2 $\pm$ 2,0                                 | 11                                    | 21                                  |
| Septiembre     | 0,6                                                    | 2                              | 0,2 $\pm$ 0,3                                 | 1                                     | 2                                   |
| Noviembre      | 0,5                                                    | 1                              | 0,2 $\pm$ 0,3                                 | 1                                     | 2                                   |

**Tabla A6.** Coeficiente de correlación de Spearman de los cinco mejores resultados de las variables ambientales que mejor explicaron la abundancia de paralarvas de cefalópodos.

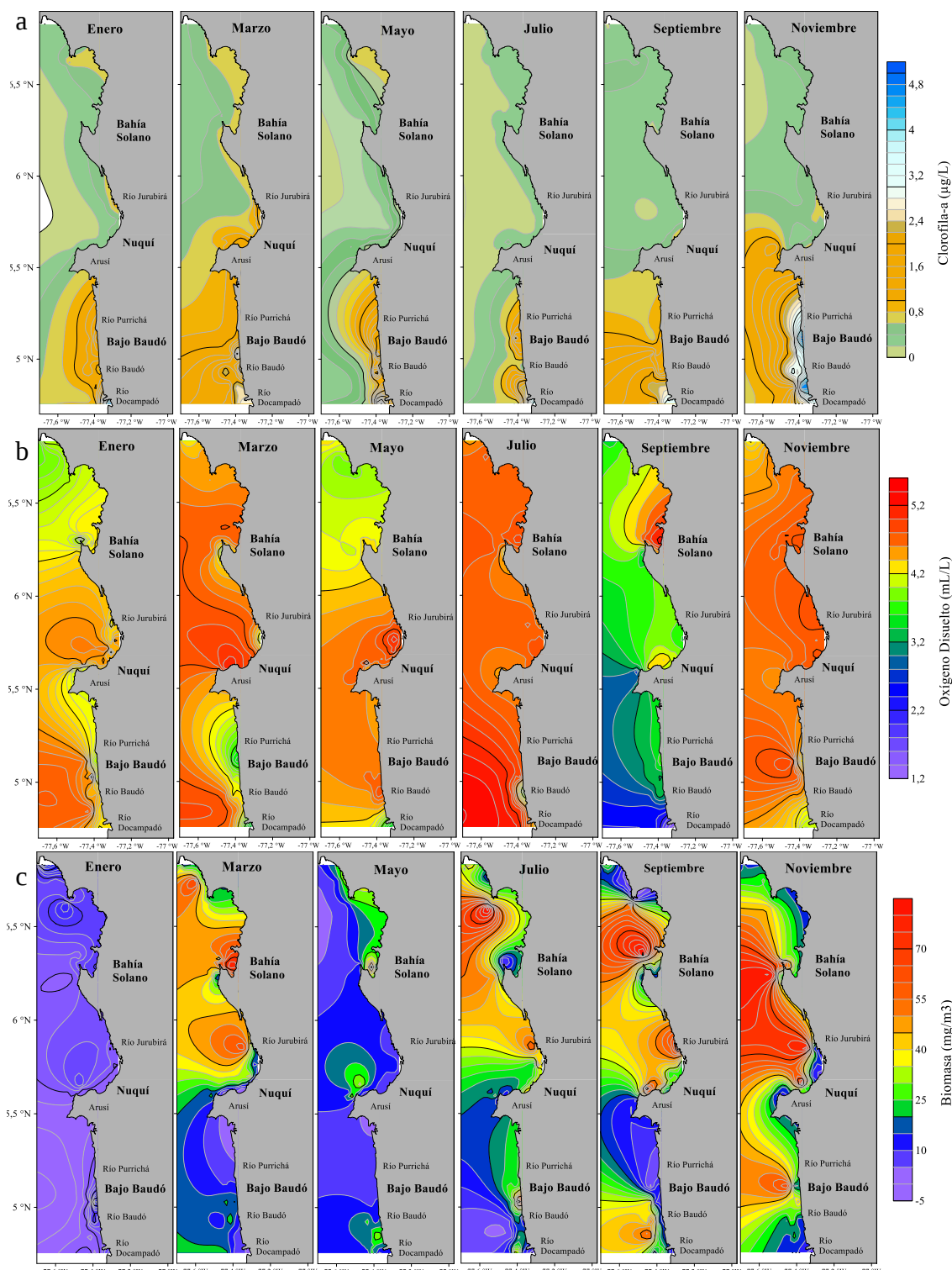
| <b>Resultado</b> | <b>Variables</b>                                  | <b>Coeficiente de correlación</b> |
|------------------|---------------------------------------------------|-----------------------------------|
| 1                | Temperatura; Salinidad                            | 0,288                             |
| 2                | Salinidad; Oxígeno disuelto                       | 0,272                             |
| 3                | Temperatura; Salinidad; Oxígeno disuelto          | 0,270                             |
| 4                | Temperatura; Oxígeno disuelto                     | 0,243                             |
| 5                | Temperatura; Salinidad; Biomasa; Oxígeno disuelto | 0,207                             |



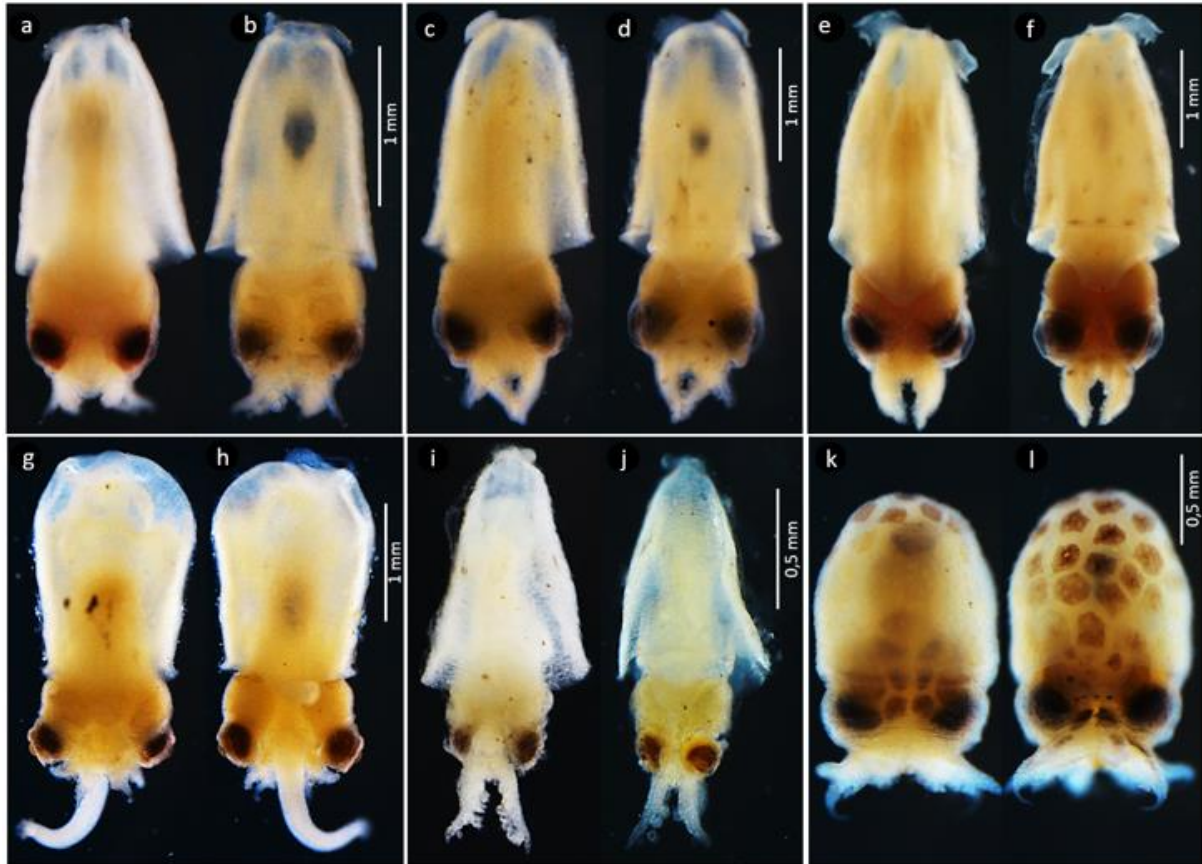
**Figura A1.** Esquema de una paralarva de calamar con las características morfológicas utilizadas para su identificación (BI: Brazo I; BII: Brazo II; BIII: Brazo III; BIV: Brazo IV; T: Tentáculo) (Tomado y editado de: Granados, 2008).



**Figura A2.** Variación temporal de las condiciones ambientales en el ambiente nerítico del Pacífico Norte Colombiano entre enero y noviembre de 2022. A) Temperatura Superficial del Mar (TSM). B) Salinidad.



**Figura A3.** Variación temporal de las condiciones ambientales en el ambiente nerítico del Pacífico Norte Colombiano entre enero y noviembre de 2022. A) Clorofila-a. B) Oxígeno disuelto. C) Biomasa.



**Fig. A4.** Paralarvas de cefalópodos encontradas en el ambiente nerítico del Pacífico Norte Colombiano entre enero y noviembre de 2022. **a, c, e, g, i y k)** Vista dorsal. **b, d, f, h, j y l)** Vista ventral. Familia Loliginidae: Morfotipo I (LM = 1,5 mm) (**a-b**), Morfotipo II (LM = 2,65 mm) (**c-d**) y Morfotipo III (LM = 2,8 mm) (**e-f**). Familia Ommastrephidae: Complejo S-D (*Sthenoteuthis oualaniensis* – *Dosidicus gigas*) (LM = 1,69 mm) (**g-h**). Familia Ancistrocheiridae: *Ancistrocheirus cf lesueuri* (LM = 1 mm) (**i-j**). Familia Octopodidae: *Octopus cf mimus* (LM = 1,3 mm) (**k-j**).

## ANEXO II

### Clave de identificación de las paralarvas de cefalópodos presentes en el ambiente nerítico del Pacífico Norte Colombiano entre enero y noviembre de 2022.

1. Manto sin aletas, ni rudimentos de aletas. Cuatro pares de brazos, sin tentáculos..... 7
- 1'. Manto con aletas terminales o subterminales. Cuatro pares de brazos y un par de tentáculos..... 2
2. Ojos cubiertos por una membrana transparente (córnea) (Fig. 3). Broche cartilaginoso de cierre del sifón recto (Fig. A1) .....**LOLIGINIDAE** 3
- 2'. Ojos sin membrana transparente, expuestos al contacto directo con el medio o cubiertos por tejido gelatinoso (Figs. 4 y 5)..... 5
3. Club tentacular no diferenciado, del mismo ancho que el pedúnculo, con dos hileras de ventosas (Fig. 3c-d).....**Morfotipo I**
- 3'. Club tentacular diferenciado, más ancho que el pedúnculo (Fig. 3e-h)..... 4
4. Club tentacular con 2 hileras de ventosas en la región proximal y entre 3 a 4 hileras en la región media y distal (Fig. 3e-f).....**Morfotipo II**  
Club tentacular con 4 hileras de ventosas (Fig. 3g-h).....**Morfotipo III**
5. Presencia de probóscis (Fig. 5a-b). Broche cartilaginoso de cierre del sifón en forma de T invertida (Fig. A1). Ventosas de la probóscis de igual tamaño (Fig. 5c). Sin fotóforos oculares o viscerales observados a las tallas revisadas (0,8 – 1,93 mm LM).....**OMMASTREPHIDAE** (Complejo S-D: *Sthenoteuthis oualaniensis* – *Dosidicus gigas*)
- 5'. Sin probóscis. Broche cartilaginoso de cierre del sifón de forma diferente a una T invertida..... 6
6. Ojos ligeramente pedunculados. Corona de brazos pedunculada. Brazos y tentáculos con ventosas pedunculadas, este último con dos hileras de ventosas (Fig. 4c-d). Manto, cabeza y corona de brazos cubiertos de un “tejido gelatinoso”. Fotóforos oculares ausentes a las tallas revisadas (0,8 – 1,1 mm LM).....**ANCISTROCHEIRIDAE** (*Ancistrocheirus cf lesueurii*)
7. Cuerpo ovoide y muscular. Broche de cierre del sifón ausente. Brazos subiguales con 3 a 4 ventosas dispuestas en una hilera a LM<2mm. Superficie ventral del manto densamente pigmentada. Glándula digestiva con 6 a 8 cromatóforos (Fig. 6e-f). Sifón con 3 a 4 cromatóforos en la región anterior y 2 posteriores (Fig. 6b).....**OCTOPODIDAE** (*Octopus cf mimus*)