

Distribución y abundancia larvaria de *Panulirus gracilis* (Crustacea, Decapoda) en el Océano Pacífico Colombiano durante siete campañas oceanográficas realizadas en el periodo 2001-2007

Distribution and abundance of larval *Panulirus gracilis* (Crustacea, Decapoda) in the Colombian Pacific Ocean during seven oceanographic surveys, 2001-2007

Juan Carlos Jaimes Martínez y Raúl Hernando López Peralta

Grupo de Investigación en Hidrología Aplicada (HIDROBIA), Programa de Biología Aplicada, Facultad de Ciencias Básicas y Aplicadas. Universidad Militar Nueva Granada. Campus Nueva Granada, km 2 vía Cajicá. Colombia
e-mail: jucajama@gmail.com

Jaimes Martínez J. C y R. H. López Peralta. 2014. Distribución y abundancia larvaria de *Panulirus gracilis* (Crustacea, Decapoda) en el Océano Pacífico Colombiano durante siete campañas oceanográficas realizadas en el periodo 2001-2007. *Hidrobiológica* 24 (3): 231-243.

RESUMEN

Para determinar los posibles factores que afectan la presencia de larvas filosomas en el Océano Pacífico Colombiano (OPC), se realizaron arrastres superficiales y oblicuos de zooplancton durante siete cruceros efectuados entre 2001 y 2007. Se capturaron estadios larvarios iniciales (I, III, IV), intermedios (V, VI, VII, VIII) y finales (IX, X) de *P. gracilis*. En general, su distribución fue bastante amplia, entre 19 y 555 km de la costa. La densidad fluctuó entre 3 y 16 Ind./1000 m³, evidenciando más de una cohorte. La distribución por estadio indicó la mayor propensión de los estadios finales a distribuirse lejos del continente también una posible área de desove y otra de asentamiento, donde aún no se han registrado adultos. Este patrón en la distribución larvaria probablemente está asociado a la circulación de la región que retiene y/o dispersa las larvas en el OPC. Se observó una mayor aparición de estadios tempranos en aguas relativamente más cálidas y hubo evidencias de su migración nocturna a la superficie, en especial durante los momentos cuarto creciente y luna llena.

Palabras clave: Filosoma, *Panulirus gracilis*, Pacífico colombiano.

ABSTRACT

Surface and oblique tows of zooplankton were realized in the Colombian Pacific Ocean (OPC) during seven cruises carried out between 2001 and 2007. Early (I, III, IV), intermediate (V, VI, VII, VIII), and final larval stages (IX, X) of *P. gracilis* were captured. In general, their distribution was quite wide, between 19 and 555 km offshore. The density ranged between 3 and 16 Ind./1000 m³, showing more than one cohort. The distribution by stage indicated a major trend of the final stages to be distributed away from the continent, one possible spawning area, and another potential settlement area, where even adults are not registered. This distribution pattern is probably associated with the circulation in the OPC, retaining and / or dispersing larvae. A higher occurrence of early stages in relatively more warm water and evidence of nocturnal migration to the surface, especially during first quarter and full moon were also observed.

Key words: Phyllosoma, *Panulirus gracilis*, colombian Pacific.

INTRODUCCIÓN

En el Pacífico tropical habitan cuatro especies de langostas del género *Panulirus*: *P. gracilis* Streets, 1871 tiene una distribución amplia, desde Bahía Mazatlán (Sinaloa, México) hasta Bahía Paita (Perú) (Holthuis, 1991); en esta bahía soporta niveles extractivos altos (Hearn, 2005; Guzmán *et al.*, 2008; FAO, 2012). *P. inflatus* (Bouvier, 1895) es exclusiva de México (Holthuis, 1991), *P. interruptus* (Randall, 1840), se distribuye desde Bahía Monterrey (California, USA) hasta Bahía Magdalena (Baja California Sur, México) (Holthuis, 1991) y varias islas de México (Campos, 2007), y *P. penicillatus* (Olivier, 1791), con una distribución más restringida, se localiza generalmente en islas oceánicas y cercanas al litoral de México (Briones & Lozano, 1982; Briones, 1989; Campos, 2007), así como en las islas Coco (Costa Rica) y Galápagos (Ecuador) (Holthuis, 1991).

P. gracilis, *P. inflatus* y *P. penicillatus* son hasta el momento las únicas especies reportadas en el Océano Pacífico Colombiano (OPC.) *P. gracilis* es la única capturada comercialmente, con apenas 1% de la captura total 2000-2006 de palinúridos en Colombia (INPA, 2001; DNP, 2008); *P. penicillatus* (Abele, 1975) se registra únicamente en la isla de Malpelo. Al parecer, la distribución de la población adulta de *P. gracilis* es bastante restringida, pues solo se ha encontrado en Bahía Solano al norte del OPC (INPA, 2001), en la Isla de Gorgona y en la costa norte del Valle del Cauca (Lazarus & Cantera, 2007). *P. inflatus* sólo se ha reportado para la costa continental, sin especificar la ubicación (Lemaitre & Álvarez, 1992).

Los trabajos relacionados con estadios larvarios y postlarvarios de palinúridos en aguas colombianas son escasos. Solo hay uno de *P. gracilis* para el OPC (Jaimes & López, 2008). Mayor atención ha recibido la langosta *P. argus* (Latreille, 1804), presente en el Caribe (Córdoba, 1997; Arango *et al.*, 2001; Jaimes *et al.*, 2009; Medellín *et al.*, 2009; Butler *et al.*, 2010; Jaimes *et al.*, 2012). Una situación contraria se observa en países como México y Costa Rica, que han realizado algunos trabajos sobre la distribución y densidad larvaria de *P. gracilis* en aguas del Pacífico (Báez, 1983; Muñoz *et al.*, 2000, 2004; Muñoz, 2007).

La información existente sobre el desarrollo larvario de *P. gracilis* es amplia, en general la etapa larvaria pasa por 11 estadios y, al igual que los demás palinúridos, se caracteriza por la larga permanencia, hasta nueve meses, en aguas oceánicas (Báez, 1983). Esta condición, junto a patrones oceanográficos favorecen la dispersión y retención (Cruz, 2000; Keulder, 2005), asegurando la conectividad entre grupos poblacionales, como lo sugirieron estudios realizados con *P. argus* (Silberman *et al.*, 1994; Diniz *et al.*, 2005; Butler *et al.*, 2010). Dentro de las particularidades larvarias de los palinúridos se destaca un fototropismo negativo que incentiva amplios desplazamientos verticales (Lipcius & Cobb, 1994).

La escasa información de los palinúridos hace necesario realizar estudios ecológicos, al representar una pesquería de tipo artesanal en el OPC. En otros países del Pacífico oriental se tiene una mayor importancia comercial (Hearn, 2005; Arauz, 2008; Naranjo, 2011). Por la relevancia de la información ecológica sobre *P. gracilis*, en este documento se plantea analizar la posible influencia de las condiciones oceanográficas, la variación nictimeral y las fases lunares, sobre la distribución y abundancia de las larvas filosomas en el OPC durante siete periodos, correspondientes a cruceros oceanográficos efectuados en el segundo semestre del año entre 2001 y 2007.

MATERIALES Y MÉTODOS

El OPC hace parte de la Ensenada de Panamá, la cual se encuentra entre los límites submarinos de dos cordilleras que se unen en la plataforma de Galápagos, elevándose de 3,700 a 1,000 m de profundidad, lo que impide el intercambio de aguas profundas (DIMAR, 2000; CCCP, 2002). El área de muestreo se localiza entre los 01°30" y 07°10" N y los 77°40" y 85°00" O, con un área de 367.823 km² y 1.300 km de línea costera. Desde Cabo Corrientes hacia la frontera con Panamá, la plataforma continental es muy estrecha (<9 km) y de dicho cabo hacia el sur se extiende hasta unos 55,5 km. En el área de estudio se encuentran las islas Gorgona y Malpelo. La topografía dinámica superficial es compleja y varía estacionalmente. De julio a septiembre se destaca la permanencia de un giro anticiclónico limitado al oeste por la corriente del Golfo de Panamá que fluye hacia suroeste (aprox. 200 km de ancho) y hacia el este, en la zona nerítica, por la Corriente de Colombia la cual se desplaza de sur a norte. Este giro abarca una distancia, desde la línea de costa hasta al corriente del Golfo de Panamá, de aproximadamente unos 463 km (Wooster, 1959; Wyrтки, 1969; CCCP, 2002; Rodríguez & Schneider, 2003) (Fig. 1).

El clima y la hidrografía está determinada por El Niño-Oscilación del Sur y los desplazamientos latitudinales de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) que moldean en gran medida la variabilidad de los vientos, las precipitaciones y la temperatura y salinidad superficiales, de tal manera que en agosto cuando alcanza su posición más al norte provoca la temporada de lluvias más intensas y en aguas neríticas el aumento de la temperatura, la disminución de la salinidad y la profundidad de la termoclina (Milano & Bejarano; 1994; CCCP, 2002; Villegas & Malikov, 2006). Si bien en la región se manifiestan surgencias todo el año, son menos extensas e intensas entre agosto y octubre (CCCP, 2002; Villegas, 2003).

Las siete campañas oceanográficas se realizaron en el marco del Estudio Regional del Fenómeno El Niño (ERFEN) en el OPC, en diferente número de estaciones (entre paréntesis) durante los periodos Jun-Jul.2001 (30), Ago-Sep.2001 (23), Sep.2002 (25), Sep.2003 (25), Sep-Oct.2004 (25), Sep.2005 (20) y Sep.2007 (23). Por

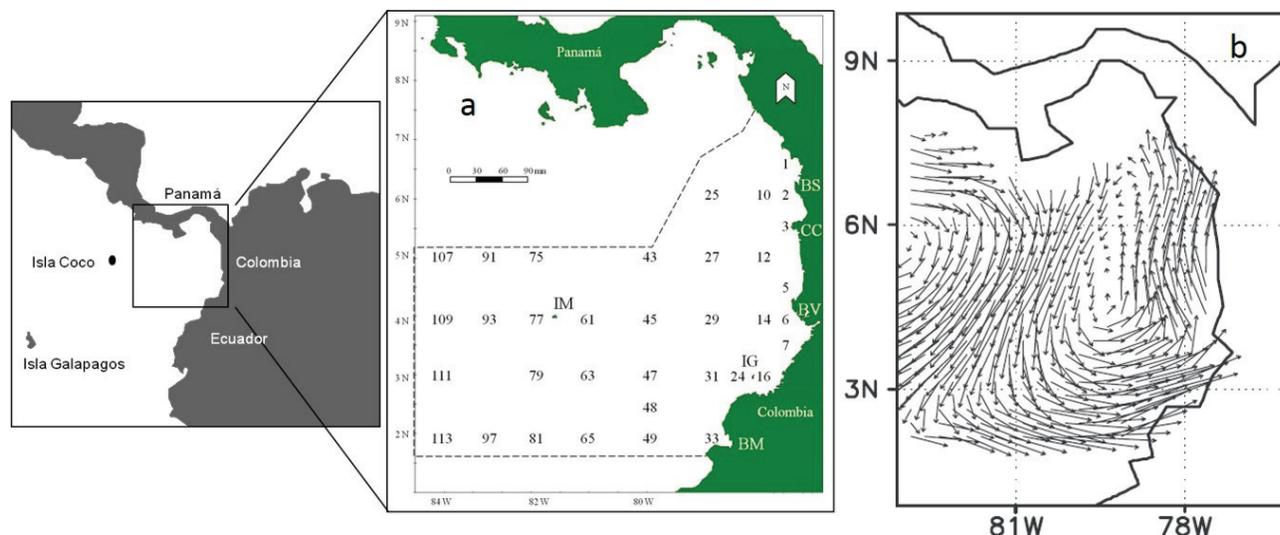


Figura 1 a-b. a) Área de estudio en el Pacífico colombiano, estaciones de muestreo (numeración original ERFEN) b) esquema de la topografía dinámica superficial julio-septiembre, tomado de Wooster, (1959). Bahía Solano (BS); Cabo Corrientes (CC); Buenaventura (BV); Bahía Málaga (BM); Isla Malpelo (IM); Isla Gorgona (IG).

razones prácticas la denominación se simplificó a 2001a, 2001b, 2002, 2003, 2004, 2005 y 2007, respectivamente. De 2001 a 2004 se efectuaron arrastres superficiales con una red cónica de 50 cm de diámetro y 363 µm de luz de malla; mientras que en 2005 y 2007 fueron oblicuos hasta una profundidad media de 184 ± 42 m, con una red bongo de 60 cm de diámetro, longitud de 1.85 m y abertura o luz de malla de 294 y 520 µm; en este estudio se usaron solamente las muestras de abertura de malla menor. Para determinar el volumen de agua filtrada en todos los casos se utilizó un flujómetro. Las muestras se fijaron en la cubierta del buque con formaldehído al 10% en agua de mar. Durante las diferentes campañas el Centro de Control de Contaminación del Pacífico (CCCP) tomó datos de temperatura superficial con un termómetro de cubeta. Para medir la temperatura y salinidad en la columna de agua se hicieron lances de CTD modelo Seabird-19 hasta una profundidad de 150 m, en este trabajo solo se tomaron en cuenta datos de los primeros 30 m de profundidad, pues es allí donde se detectó la termoclina.

En el laboratorio se revisaron al microscopio las 171 muestras de mesozooplankton obtenidas para la extracción de las filosomas. La identificación se realizó con base en Báez (1983), Martínez y Chávez (1985), Dupré y Guisado (1996) y Rivera y Mujica (2004); además, se tuvo en cuenta la clasificación utilizada por Ortuño (2010), que separa los once estadios larvarios en iniciales (I-IV), intermedios (V-VIII) y finales (IX-XI). Los especímenes separados se preservaron en formaldehído al 4% con 5 ml de glicerina (Steedman, 1976).

En todos los casos el número de filosomas capturadas fue estandarizado de la siguiente manera:

$$N = \frac{1000 \text{ m}^3 * n}{\pi * r^2 * d}$$

donde: $N = \frac{\# \text{ ind. por arrastre}}{1000 \text{ m}^3}$, $n =$ Número de individuos

en cada arrastre, $\pi * r^2 * d =$ Volumen de agua filtrada en cada arrastre; $r =$ Radio de la red, $d =$ distancia recorrida durante cada arrastre; en el caso de los arrastres oblicuos $d = l * \cos(\tan^{-1} \tan p)$ = profundidad máxima del lance; coseno y tangente referidas al ángulo del cable, $l =$ longitud máxima (m) del cable filado y $\tan p =$ tangente promedio del ángulo del cable, medido cada 30 segundos (Smith & Richardson, 1979).

La información de temperatura y salinidad, se graficó en mapas elaborados con el Programa Surfer 8. Para establecer las posibles diferencias interanuales o espaciales se determinó la frecuencia de aparición de estadios en cada uno de los periodos evaluados mediante la fórmula

$$\frac{\# \text{ de estaciones con presencia de larvas} * 100}{\# \text{ estaciones totales}}$$

Debido a las pocas capturas no fue posible realizar análisis estadísticos paramétricos por lo que las comparaciones entre las abundancias diurnas y nocturnas y durante los periodos lunares se realizaron con la prueba de Kruskal-Wallis.

Las muestras de zooplankton obtenidas de las 6:00 a las 18:00 h fueron consideradas diurnas y de las 18:01 a las 05:59 h nocturnas. Las fases lunares fueron luna llena, cuarto menguante, luna nueva y cuarto creciente.

RESULTADOS

La temperatura superficial promedio en 2001a fue de 27.1°C, con el máximo 29.7°C al noreste (estación 1) y el mínimo 26.0 °C al suroeste (estación 97). En 2001b el promedio fue de 27.2 °C, con un máximo 27.6 °C hacia el sureste (estación 14) y un mínimo 26.3 °C hacia el sur (estación 65). En 2002 el rango fue de 26.4 °C (estación 7, noreste) a 27.8 °C (estación 113, suroeste) (promedio 27.2 °C). 2003, tuvo un máximo de 28.6 °C (estación 3), un mínimo de 26.7 (estación 81) y un promedio de 27.5 °C. En 2004 el promedio descendió a 26.3 °C, con el máximo (28 °C) igualmente hacia el noreste (estación 3) y el mínimo (24.4 °C) en la estación 29. En

2005 el promedio fue de 26.6 °C (rango: 25.4 °C estación 49 - 27.7 °C estación 1). En 2007 se registró el valor medio más bajo (25.6 °C); al igual que en los periodos anteriores, el valor más alto (28 °C) ocurrió en el noreste (estación 3) y el mínimo (24.2°C) en las estaciones 81 y 111. En términos generales, las aguas costeras del noreste se caracterizaron por ser más cálidas y de mayor extensión, mientras que las del suroeste fueron más frías (Fig. 2).

La salinidad superficial tuvo un comportamiento inverso a la temperatura durante todos los periodos evaluados, con los valores más bajos hacia el noreste; de igual forma, se observó una tendencia al descenso entre 2001 y 2007. Particularmente el pe-

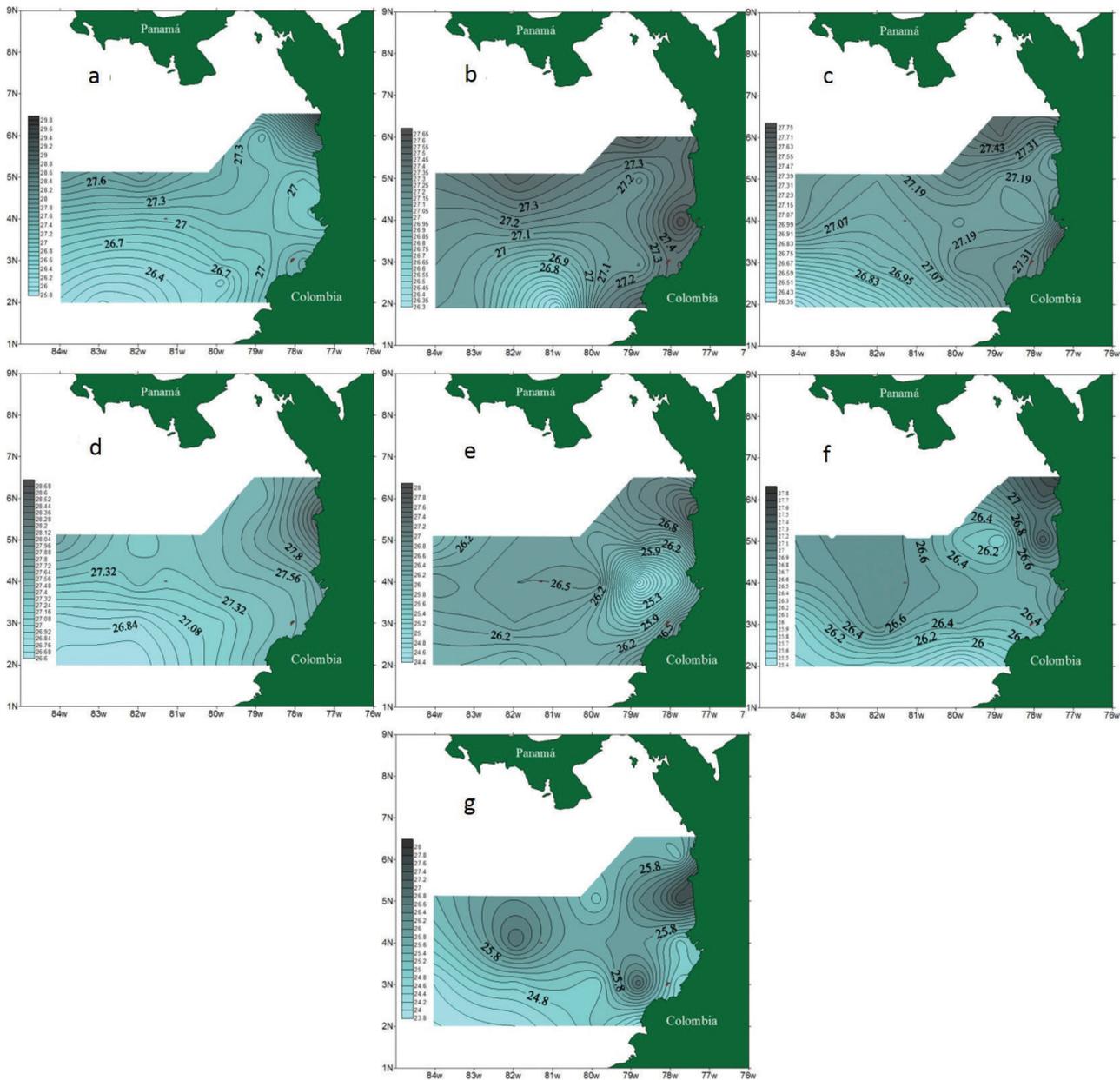


Figura 2a-g. Temperatura superficial en el Océano Pacífico Colombiano en los siete periodos evaluados.

riodo 2001a tuvo salinidades promedio relativamente bajas (33.2), con el mínimo hacia el noreste (27.9 estación 1) y el máximo hacia el centro-sur (34.6 estación 47). Los demás periodos tuvieron una tendencia similar y sus valores medios fueron 31.7 (2001b), 32.2 (2002), 31.9 (2003), 31.2 (2004), 30.9 (2005) y 30.3 (2007) (Fig. 3).

En total se capturaron nueve de 11 estadios larvarios de *P. gracilis*. No se hallaron los estadios II y XI, ni larvas de otros paninúridos.

En 2001a se observaron larvas en toda el área de estudio, cuyo promedio fue 8.0 Ind./1000 m³. Se capturaron los estadios

III, V, VII, IX y X siendo el más abundante el IX con 15 Ind./1000 m³; cada uno de los demás presentaron 5 Ind./1000 m³; los estadios intermedios y finales tuvieron mayor frecuencia de aparición (6.6 %), y fueron localizados en las estaciones oceánicas 61, 75, 97 y 109 (Fig. 4a). En 2001b la densidad de filamentosas fue de 6 Ind./1000 m³ con un ligero aumento en la frecuencia de aparición (8.6%) de estadios intermedios (VII y VIII); el único estadio final fue el X (Fig. 4b). En 2002 la densidad aumentó a 11 Ind./1000 m³ y, al igual que en el periodo anterior, sólo se capturaron estadios intermedios (VI, VII, VIII) y finales (IX, X) con frecuencias de aparición similares (12.0%), en las estaciones 1,

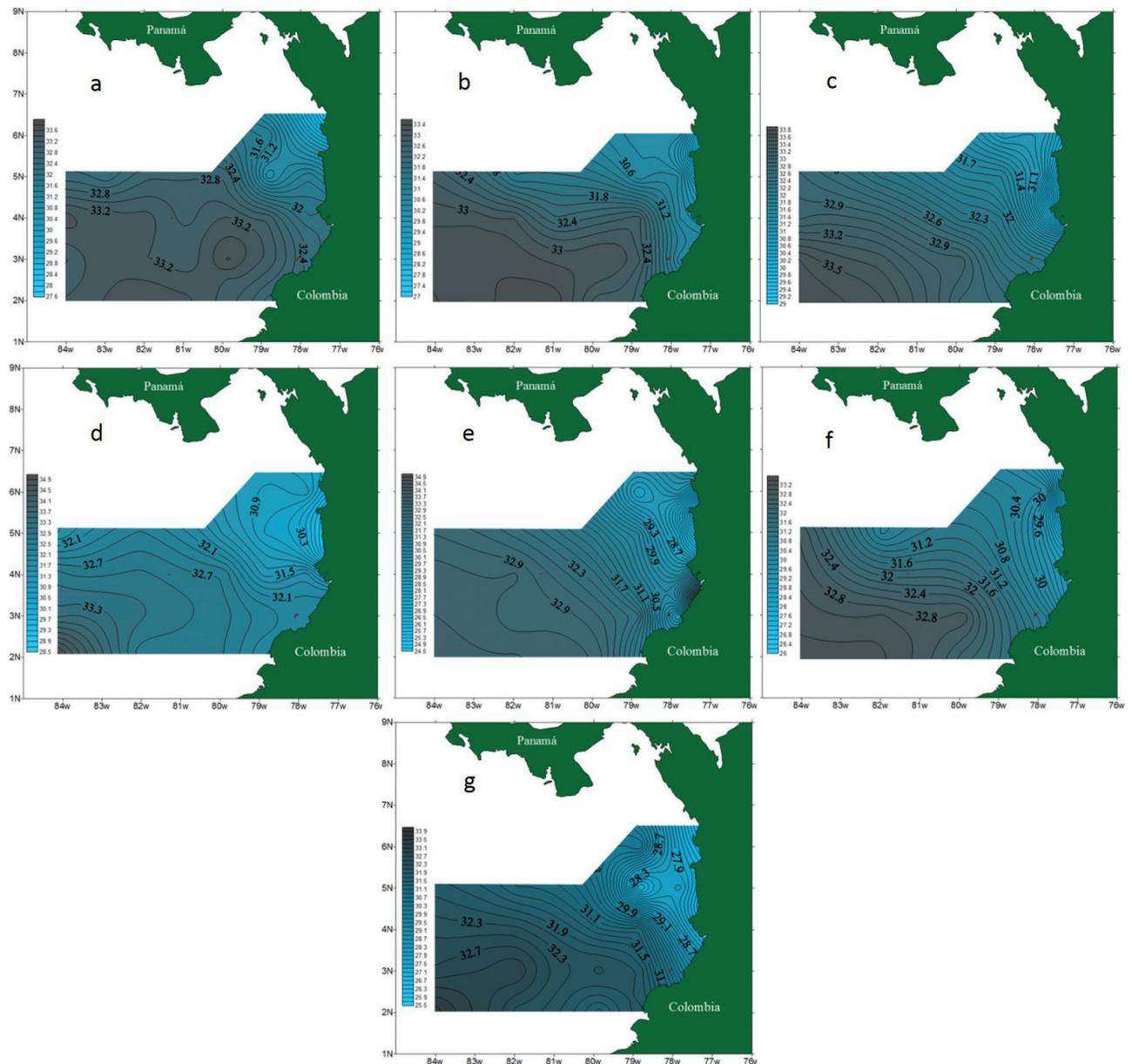


Figura 3a-g. Salinidad superficial en el Océano Pacífico Colombiano en los siete periodos evaluados.

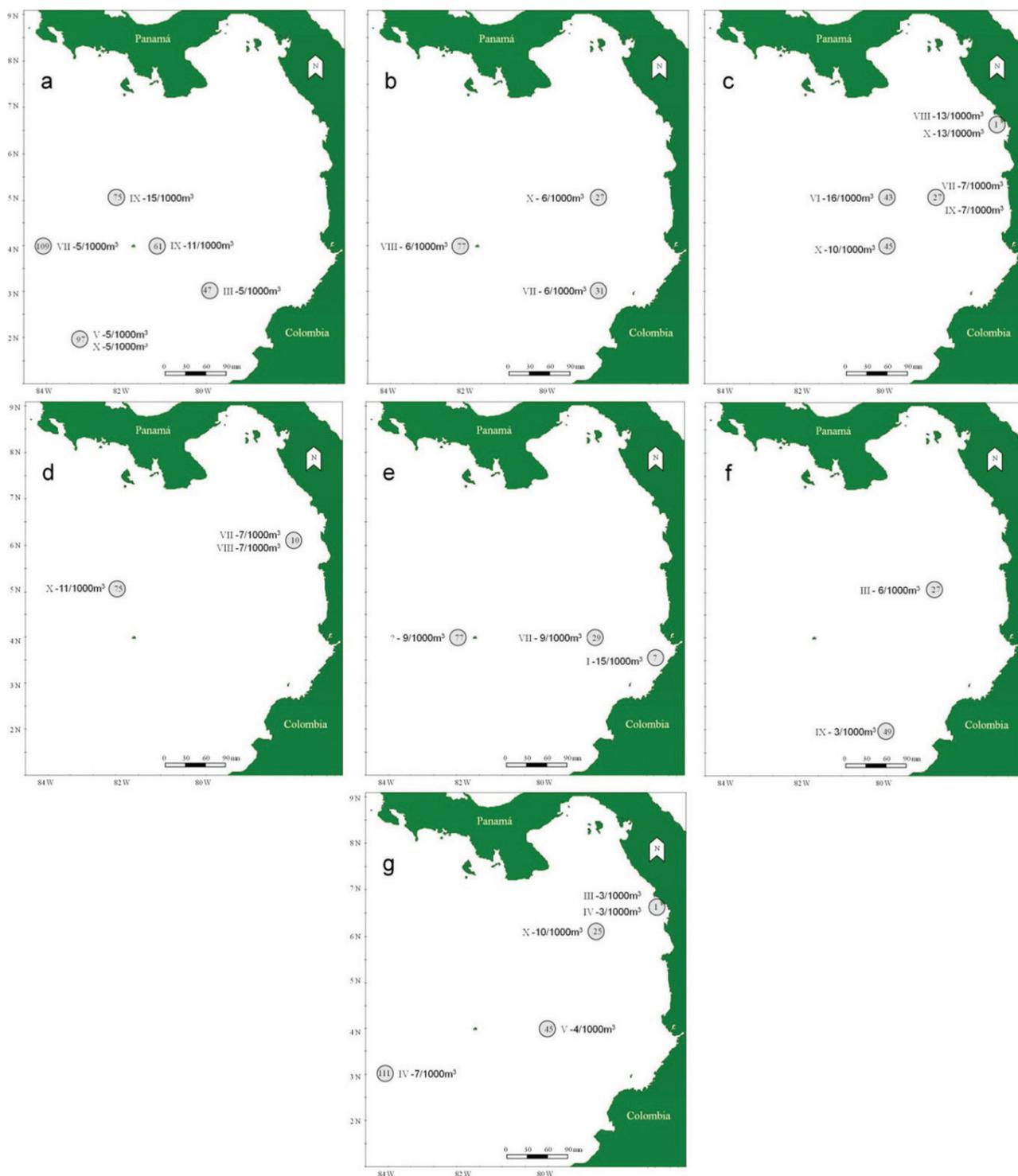


Figura 4a-g. Distribución de filosomas de *P. gracilis* en el Océano Pacífico Colombiano en los siete periodos evaluados.

27, 43 y 45 (Fig. 4c). En 2003 la densidad disminuyó a 8 Ind./1000 m³, con presencia de estadios intermedios (VII, VIII) y finales (X) localizados únicamente en las estaciones 10 y 75; la frecuencia de aparición fue 8.0% (Fig. 4d). En 2004 la densidad nuevamente

aumentó a 11 Ind./1000 m³ en el sur-sureste del OPC (estaciones 7, 29 y 77); en esa ocasión se colectaron larvas de los estadios iniciales I e intermedio VII y un organismo sin determinar su estadio debido a su mal estado. El porcentaje de aparición fue de

8.0 % (Fig. 4e). En 2005 y 2007 aparecieron sólo 5 Ind./1000 m³ en cada caso; en 2005 sólo se capturó un representante del estadio III y otro del estadio IX (10.0% de aparición) en las estaciones 27 y 49 (Fig. 4f), mientras que en 2007 se hicieron presentes los estadios iniciales III y IV, intermedio V, y final X, con una frecuencia de aparición de 9.7%, en las estaciones 1, 25, 45 y 111 (Fig. 4g).

Independientemente de los periodos y métodos de captura utilizados, los estadios iniciales (I, III y IV) fueron más representativos a menos de 185 km de la costa colombiana y únicamente en cinco del total de estaciones muestreadas (171); en 2007 el estadio I se colectó sobre la plataforma continental y el estadio IV a 592 km de la costa (Fig. 5a y Fig. 6).

Los estadios intermedios (V, VI, VII y VIII) hicieron mayor presencia igualmente entre las primeros 185 km de la costa colombiana, presentes en 10 estaciones; a diferencia del grupo anterior fue posible encontrarlos con mayor frecuencia a mayor distancia, así: estadio V y VIII distanciados a unos 370 km, el VI a 463 km y el VII a los 592 km (Fig. 5b y Fig. 6).

Los estadios finales (IX y X) se hallaron en 8 estaciones, mayoritariamente a más de 185 km, obteniendo capturas a unos 555 km de las costa colombiana (Fig. 5c y Fig. 6).

Sólo en las estaciones 1 y 27, localizadas a 27 y 166 km de la costa noreste del OPC, respectivamente, se encontraron estadios iniciales (III, IV) intermedios (VII, VIII) y finales (IX, X). En la estación 45, hacia el centro del OPC (ca. 268 km de la costa), se encontraron estadios intermedios (V, VI) y finales (X); en el resto de las estaciones se capturaron entre 2 estadios (3 estaciones) y un estadio (10 estaciones). Las abundancias más altas (13-16 Ind./1000 m³) correspondieron a los estadios I, VI, VIII y X, manifestando más de una cohorte.

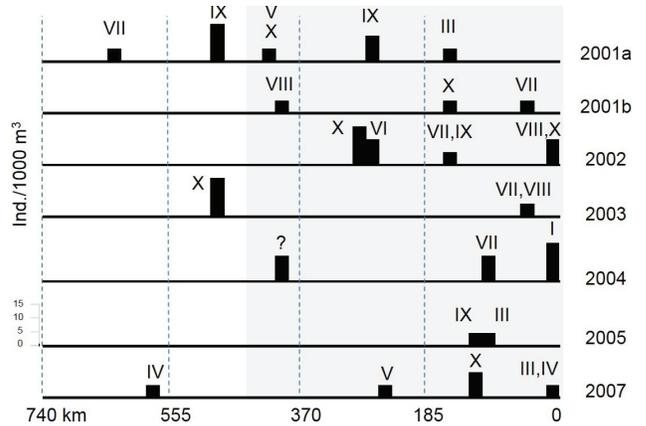


Figura 6. Abundancias de los diferentes estadios larvarios por año y distancia de las estaciones donde se hallaron larvas a la costa colombiana. El área sombreada corresponde a la distancia que puede cubrir el giro anticiclónico descrito por Wooster, (1959).

Los arrastres oblicuos (2005 y 2007) capturaron larvas en menos estaciones, con densidad menor que los arrastres superficiales. De igual manera, se destacó la captura de cinco estadios; a diferencia de los ocho capturados durante los arrastres superficiales (Fig. 7).

Al considerar los arrastres superficiales (2001-2004) para evaluar las diferencias nictimerales, se observaron densidades significativamente mayores (< 0.05) en la noche. Los arrastres oblicuos diurnos con presencia de filosomas se realizaron en diferentes horas del día, y los superficiales diurnos con presencia de filosomas alrededor de las 17:00 hr. Con los oblicuos no fue posible detectar alguna diferencia estadística relacionada con los periodos de luz u oscuridad (Tabla 1).

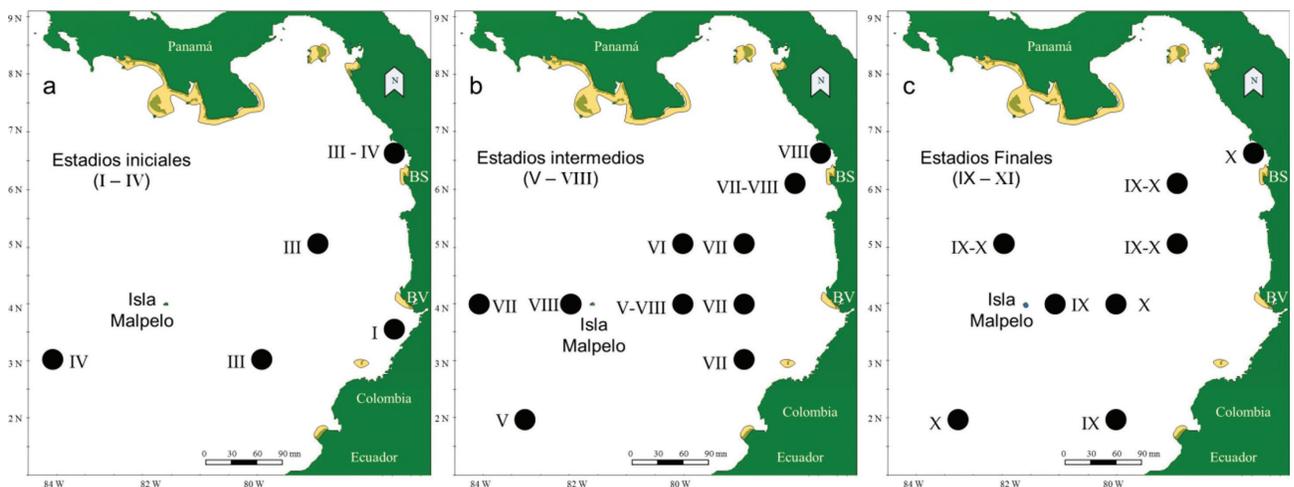


Figura 5. a-c. Distribución larvaria general de *P. gracilis* en el OPC (●) con base en los siete periodos evaluados. Población adulta (■), (INPA (2001); Lazarus y Canera, (2007); Arauz, (2008)).

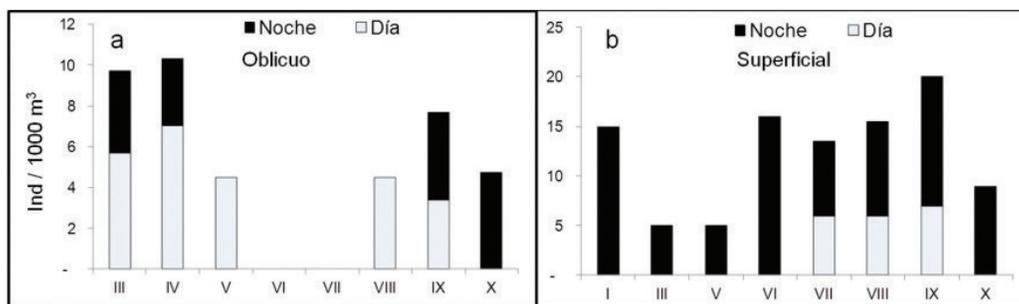


Figura 7. Densidad general de las capturas de filososomas de *P. gracilis* en el OPC, según la hora y el tipo de arrastre, con base en los siete periodos evaluados.

Tabla 1. Particularidades temporales y espaciales, de las estaciones con capturas de larvas filosoma en el OPC. Océano Pacífico Colombiano

Año	Fecha	Estación	Día/Noche	fase lunar	Malla	Tipo arrastre	Hora
2001a	02/07/2001	47	Noche	Luna nueva	363	Superficial	18:30
2001a	02/07/2001	61	Noche	Luna nueva	363	Superficial	04:05
2001a	30/06/2001	75	Noche	Luna nueva	363	Superficial	00:00
2001a	27/06/2001	97	Noche	Luna nueva	363	Superficial	01:30
2001a	30/06/2001	109	Día	Luna nueva	363	Superficial	16:45
2001b	12/09/2001	27	Noche	Luna nueva	363	Superficial	22:35
2001b	06/09/2001	31	Noche	Luna nueva	363	Superficial	00:00
2001b	03/09/2001	77	Noche	Luna nueva	363	Superficial	00:40
2002	16/09/2002	1	Noche	Cuarto creciente	363	Superficial	19:30
2002	18/09/2002	27	Día	Cuarto creciente	363	Superficial	17:30
2002	19/09/2002	43	Noche	Luna llena	363	Superficial	01:30
2002	21/09/2002	45	Noche	Luna llena	363	Superficial	20:00
2003	05/09/2003	10	Día	Cuarto creciente	363	Superficial	16:45
2003	09/09/2003	75	Noche	Luna llena	363	Superficial	23:55
2004	20/09/2004	7	Noche	Cuarto creciente	363	Superficial	02:40
2004	20/09/2004	29	Noche	Cuarto creciente	363	Superficial	18:50
2004	26/09/2004	77	Noche	Cuarto creciente	363	Superficial	22:30
2005	05/09/2005	27	Día	Luna nueva	294	Oblicuo	17:50
2005	24/09/2005	49	Día	Cuarto menguante	294	Oblicuo	07:30
2007	18/09/2007	1	Noche	Cuarto creciente	294	Oblicuo	20:08
2007	18/09/2007	25	Noche	Cuarto creciente	294	Oblicuo	04:30
2007	13/09/2007	45	Día	Luna nueva	294	Oblicuo	14:28
2007	26/09/2007	111	Día	Luna llena	294	Oblicuo	08:21

Fue clara la mayor presencia de todos los estadios larvarios capturados en la superficie durante los periodos nocturnos, pero con mayor intensidad lumínica debida a las fases cuarto creciente y luna llena. Este patrón se conservó durante la tarde, pero en menor proporción. En cuarto menguante no se capturaron filososomas (Fig. 8).

DISCUSIÓN

Una de las consecuencias en la ausencia de larvas de *P. inflatus* y *P. penicillatus* en aguas del OPC, puede ser la escasa presencia de las poblaciones adultas en las costas colombianas y panameñas (INPA, 2001; Guzmán *et al.*, 2008; Arauz, 2008), que sumado a

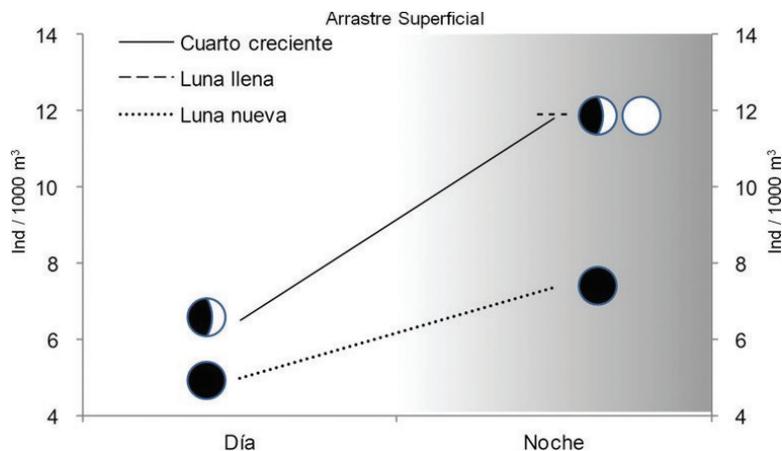


Figura 8. Comportamiento larvario general de *P. gracilis* en el OPC en relación con las fases lunares. Día: 06:00 a 18:00 h, noche: 18:01 a 05:59 h.

la alta dispersión que sufren este tipo de larvas, reduce considerablemente la oferta larvaria en la zona.

Durante todas las campañas oceanográficas, las larvas de *P. gracilis* no fueron capturadas con frecuencia, y mostraron gran dispersión en todo el OPC, con densidades relativamente bajas, características que no difieren de otros estudios (*e. g.* Baisre, 1976; Bradford *et al.*, 2005). Esta condición concuerda con las bajas densidades de la población adulta de *P. gracilis* segregada en algunos sectores del litoral colombiano, según estudios biológico-pesqueros del INPA (2001); ICA (2006) y la Ensenada de Panamá Guzmán *et al.* (2008). Este panorama podría encajar con las observaciones de Baisre *et al.* (1978), quienes indican que la presencia y abundancia larvaria obedecen también a factores reproductivos como la fecundidad y la frecuencia reproductiva. Paradójicamente, en aguas del Gran Caribe, en donde langostas como *P. argus* son explotadas en gran medida (Cruz, 2000), sus densidades larvarias son similares a las encontradas en el OPC.

Considerando lo anterior, podría decirse que la densidad larvaria no necesariamente refleja las condiciones de la población adulta. En una recopilación de estudios que cubrió gran parte del gran Caribe, Olvera y Ordoñez (1988) no reportaron larvas de *P. laevicauda* (Latreille, 1817) a pesar de que esta especie habita esa área soportando una fuerte presión pesquera. En todo caso, la ausencia de larvas en los muestreos también puede estar relacionada con el método utilizado, el comportamiento larvario (*e. g.* migración vertical), la época reproductiva (Baisre, 1976), y con su poder de evasión de las redes (Báez, 1983).

El escenario contrario también es factible, pues la presencia de larvas en áreas relativamente cercanas a la costa, no significa necesariamente la existencia de poblaciones adultas allí, sino que han podido ser transportadas por las corrientes (Booth & Ovenden, 2000). En el OPC se observaron filosomas de *P. gracilis* en estadios tardíos (VII a IX, 5-11 Ind./1000 m³) en inmediaciones

de la Isla Malpelo en 2001a y 2001b, no obstante, aún no se han reportado adultos de la especie en esa isla.

En Baja California se han reportado hasta 637 Ind./1000 m³ de *P. interruptus* en aguas neríticas (Ortuño, 2010). En el OPC las densidades más altas se hallaron en los puntos más cercanos a la costa, estación 1 (a 18 km) y estación 7 (a 28 km); en la primera en 2002, correspondientes a los estadios VIII y X (13 Ind./1000 m³, en cada caso) y en la segunda en 2004 sólo del estadio I (15 Ind./1000 m³). Así, es posible sugerir, que en la estación 1 se detectó una posible área de asentamiento postlarvario. La abundancia más alta del estadio I en la estación 7 evidenció un desove reciente. En lo anotado para las dos estaciones también pudo influir el ciclo lunar, según se discute más adelante.

Scheltema (1986), Briones y Gutiérrez (1991) y Briones (1994), entre otros, mencionan que el mantenimiento de la población local adulta depende del acercamiento de larvas autóctonas y foráneas, y otros autores (*e. g.* Olvera & Ordoñez, 1988; Briones *et al.*, 1997; Dennis *et al.*, 2004; Rivera & Mujica, 2004; Bruce *et al.*, 2007) destacan que la dispersión y retención larvaria en los palinúridos están fuertemente influenciadas por las corrientes. Adicional a ello Butler *et al.* (2011), mencionan que el comportamiento larvario sumado a giros semipermanentes, favorece notablemente (60%) el asentamiento larvario de origen autóctono (se instalan a menos de 400 km de su origen) y un pequeño porcentaje (22%) puede instalarse a más de 1000 km de distancia de su origen.

Durante julio a septiembre en la ensenada de Panamá prevalece un giro anticiclónico que limita al oeste con la corriente del Golfo de Panamá y al este con la corriente de Colombia (Wooster, 1959; Wyrski, 1969; CCCP, 2002; Rodríguez & Schneider, 2003). La dispersión observada en esta zona y al patrón de la circulación sugiere una retención de filosomas por dicho giro así como su transporte por la corriente de Colombia hacia la zona nerítica, en

dirección sur norte, donde las temperaturas son relativamente más altas. La corriente fría del Golfo de Panamá posiblemente favorezca el transporte de filosomas hacia el suroeste. Los anteriores eventos podrían relacionarse con la alta dispersión observada y la presencia de estadios iniciales, intermedio y finales de *P. gracilis* en todo el OPC, *i. e.* en un área aproximada de 368,000 km² (CCCP, 2002).

Las larvas de *J. edwardsii*, por ejemplo, en el suroeste australiano están restringidas a una distancia entre 600 Km y 1000 Km del litoral y son capaces de regresar a las zonas de reclutamiento postlarvario ayudadas por las corrientes locales (Bruce *et al.*, 2007); una situación similar sucede en aguas cubanas (Cruz, 2000) y podría estar ocurriendo en gran parte del OPC, por lo menos en la segunda mitad del año. La evidencia de esto sería la presencia de estadios larvarios intermedios y de un estadio inicial (IV) a más de 450 km de la costa colombiana. En otras especies, como *P. longipes*, se ha propuesto que los primeros estadios serían llevados lejos de la costa de Australia por las corrientes superficiales, y los intermedios y avanzados por flujos subsuperficiales hacia las áreas de reclutamiento cercanas a la costa (Phillips *et al.*, 1978).

Los trabajos de Wooster (1959) junto a lo propuesto por Butler *et al.* (2011) y lo observado en este estadio sugieren que fuentes autóctonas o relacionadas con poblaciones adultas localizadas entre Panamá y Colombia son responsables en gran medida de las poblaciones larvarias detectadas en el OPC.

La captura de estadios larvarios iniciales, intermedios y finales, durante un mismo mes de los años 2001a y 2007, corrobora la existencia de más de un desove de *P. gracilis* en el OPC, como lo mencionan Arzola *et al.* (2007).

Todos los palinúridos en sus etapas larvarias presentan un fototropismo negativo, provocando en ellas desplazamientos verticales relativamente extensos, como se ha comprobado, *e. g.* en aguas australianas con *P. ornatus* (Griffin, 2004) y *P. cyngnus* (Rimmer & Phillips, 1979), lo que explica sus mayores concentraciones en superficie en la noche y a más profundidad durante las horas de luz; dicho comportamiento larval también favorece la dispersión y/o retención de las filosomas de los géneros *Jasus*, *Scyllarus* y *Projasus* en aguas de Chile (Rivera & Mujica, 2004).

Por otra parte, Lemaitre y Álvarez (1992) han sugerido una conectividad larvaria de crustáceos decápodos en el Pacífico centro oriental, argumento que soporta el mantenimiento de las poblaciones adultas reportadas para el Pacífico oriental y explicaría, en parte, la permanencia de *P. gracilis* en Isla Galápagos. En algún momento y debido a las cambiantes condiciones oceanográficas que se manifiestan durante los ciclos anuales, es posible que las poblaciones larvarias provenientes de distintos orígenes puedan mezclarse, permitiendo una permanente conectividad y estabilidad metapoblacional. No obstante también estas corrientes pueden alejar las larvas, de tal forma que les

sea imposible regresar a sus zonas de origen, como lo sugiere Butler *et al.*, (2011) pudiendo perderse o llegar a lugares bastante lejanos.

Durante los arrastres superficiales nocturnos se evidenciaron en el OPC mayores densidades larvales, mientras que con los arrastres oblicuos no se detectó alguna diferencia estadística significativa entre los periodos día: noche, análogo a lo establecido por Baisre *et al.* (1978) en las capturas de larvas de *P. argus* en el Mar Caribe y las Bahamas.

Al parecer, las densidades también fueron afectadas por el periodo lunar; en 2002 y 2004 se obtuvieron las más elevadas en todo el estudio, en las estaciones 1 y 7, en las cuales se efectuaron las capturas durante cuarto creciente, similar a lo observado durante luna nueva y cuarto creciente en el caso *P. argus* en Cuba (Cruz, 2000). De hecho, varios autores (*e. g.* Egleston *et al.*, 1998; Acosta & Butler, 1999; Lopeztegui *et al.*, 2011) mencionan que en las langostas, el ciclo lunar afecta los desoves, las migraciones verticales (al aumentar el número de larvas en la superficie) y el asentamiento.

En suma, las características de las poblaciones adultas de *P. gracilis* en el OPC, el patrón de circulación entre junio y septiembre, y el comportamiento larvario favorecerían la retención larvaria hacia el este y la dispersión hacia el suroeste y noreste; además, ayudarían a explicar la mezcla de diferentes estadios y su amplia dispersión, incluso más allá de 550 km de la costa de Colombia y de sus probables lugares de origen.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible gracias a la Vicerrectoría de Investigaciones de la Universidad Militar Nueva Granada por financiar el proyecto "Ictioplancton del Océano Pacífico Colombiano: prospección ecológica dentro del estudio regional del fenómeno El Niño. CIAS 835" y el apoyo logístico de la Dirección General Marítima (DIMAR), entidad que suministró el buque oceanográfico para la realización del crucero oceanográfico; su Centro Control de Contaminación del Pacífico (CCCP) suministró la información abiótica.

REFERENCIAS

- ABELE, L. G. 1975. The macrura decapod crustacea of Malpelo Island. *In:* Graham, J. (Ed.). The biological Investigation of Malpelo Island, Colombia. *Smithsonian Contribution to Zoology* 176: 69-85.
- ACOSTA, C. A. & M. J. BUTLER. 1999. Adaptive strategies that reduce predation on Caribbean spiny lobster postlarvae during onshore transport. *Limnology and Oceanography* 44 (3): 494-501.
- ARANGO, L., M. MANRIQUE & J. C. JAIMES. 2001. Reclutamiento de juveniles de la langosta *Panulirus argus* con refugios artificiales en el Caribe colombiano. *Revista de Investigación Marina* 22 (3): 221-228.

- ARAUZ, D. 2008. Caracterización de la pesquería industrial y artesanal del camarón y langosta en Panamá. Proyecto GCP/RLC/150/SWE OSPESCA-FAO-Suecia. disponible en línea en: www.arap.gob.pa. (consultado el 1 de abril de 2012).
- ARZOLA, J. F., L. FLORES, M. ORTIZ & Y. GUTIÉRREZ. 2007. Captura y aspectos reproductivos de la pesquería de las langostas *Panulirus inflatus* y *P. gracilis* (Crustacea: Decapoda) en el sur de Sinaloa, México. *Ciencia y Mar* 11 (31):15-22.
- BÁEZ, P. 1983. Larvas phyllosomas y puerulus de la langosta verde *Panulirus gracilis* Streets 1981 procedentes de la expedición Costa Rica, 1973 (Crustacea: Decapoda: Palinuridae). *Revista de Biología Marina* 19 (1): 79-111.
- BAISRE, J. 1976. Distribución de las larvas de *Panulirus argus* y *Scyllarus americanus* (Crustacea; Decapoda) en aguas alrededor de Cuba. *Revista de Investigación Científica Investigación Pesquera* 2 (3): 277-297.
- BAISRE, J., W. BLANCO, I. ALVEREZ & M. RUIZ DE Q. 1978. Distribución y abundancia relativa de las larvas de langosta (*Panulirus argus*) en el mar Caribe y Bahamas. *Revista de Investigación Pesquera* 3 (1): 1-20.
- BOOTH, J. D. & J. R. OVENDEN. 2000. Distribution of *Jasus* spp. (Decapoda: Palinuridae) phyllosomas in southern waters: implications for larval recruitment. *Marine Ecology Progress Series* 200: 241-255.
- BRADFORD, R., B. BRUCE, S. CHISWELL, J. BOOTH, A. JEFFS & S. WOTHERSPON. 2005. The vertical distribution and diurnal migration patterns of *Jasus edwardsii* phyllosomas off the east coast of the North Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 39: 593-604.
- BRIONES, P. 1989. Current status of the research on tropical spiny lobsters in Mexico. Mérida México. *Proceedings Workshop Australia-Mexico on Marine Sciences*, pp. 369-378.
- BRIONES, P. 1994. Variability in postlarval recruitment of the spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille, 1804) to the Mexican Caribbean coast. *Crustaceana* 66 (3): 326-340.
- BRIONES, P. & D. GUTIÉRREZ. 1991. Variaciones en el patrón de reclutamiento de postlarvas de langosta *Panulirus argus* en Bahía de la Ascensión, México. *Revista de Investigaciones Marinas* 12: 45-56.
- BRIONES, P. & E. LOZANO. 1982. Nuevas localidades en la distribución de *Panulirus penicillatus* (Oliver, 1791) y *P. inflatus* (Bouvier) (Crustacea: Decapoda: Palinuridae) en México. *Anales Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 9 (1): 389-394.
- BRUCE, B., D. GRIFFIN & R. BRADFORD. 2007. Larval transport and recruitment processes of southern rock lobster. Draft FRDC Report. *CSIRO Marine and Atmospheric Research*, Australia, 105 p.
- BUTLER, M. J., A. M. MOJICA, E. SOSA, M. MILLET, P. SÁNCHEZ, M. A. MALDONADO, J. POSADA, B. RODRÍGUEZ, C. M. RIVAS, A. OVIEDO, M. ARRONE, M. PRADA, N. BACH, N. JIMÉNEZ, M. GARCÍA, K. FORMAN, D. C. BEHRINGER, T. MATTHEWS, C. PARIS & R. COWEN. 2010. Patterns of Spiny Lobster (*Panulirus argus*) Postlarval Recruitment in the Caribbean: A CRTR Project. *Proceedings of the 62nd. Gulf and Caribbean Fisheries Institute* November 2-6, 2009, Cumana, Venezuela pp. 360-369. Disponible en línea en: <http://nsgl.gso.uri.edu/flsgp/flsgpc09001/data/papers/054.pdf> (consultado el 1 de abril de 2012).
- BUTLER, M. J. IV, C. B. PARIS, J.S. GOLDSTEIN, H. MATSUDA, AND R.K. COWEN. 2011. Behavior constrains the dispersal of long-lived spiny lobster larvae. *Marine Ecology Progress Series* 422: 223-237.
- CAMPOS, E. 2007. Comentarios sobre la distribución de la langosta pinta *Panulirus inflatus* y la langosta roja *P. interruptus* (Crustacea: Palinuridae) en el Pacífico mexicano. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78 (1): 2001-2004.
- CCCP (CENTRO CONTROL CONTAMINACIÓN DEL PACÍFICO). 2002. Compilación oceanográfica de la Cuenca Pacífica Colombiana. Imágenes de la Naturaleza, Cali. 109 p.
- CÓRDOBA, A. 1997. Aspectos biológicos y ecológicos de individuos juveniles de langosta espinosa (*Panulirus argus*) en la región de Santa Marta, Caribe colombiano. Tesis de pregrado Facultad de Biología Marina, UJTL, Bogotá, 76 p.
- CRUZ, R. 2000. Variabilidad del reclutamiento y pronóstico de la pesquería de la langosta (*Panulirus argus*, Latreille 1804) en Cuba. Tesis doctoral en Ciencias Biológicas, Habana. 99 p.
- DNP (DEPARTAMENTO NACIONAL DE PLANEACIÓN). 2008. Anuario Estadístico del sector agropecuario Ministerio de Agricultura. Disponible en línea en: <http://www.dnp.gov.co/LinkClick.aspx?fileticket=FA08TKPFB38%3d&tabid=435> (Consultado el 1 de abril de 2012).
- DENNIS, D., Y. YIMIN, C. PITCHER & T. D. SKEWES. 2004. Ecology and Stock Assessment of the Ornate Rock Lobster *Panulirus ornatus* Population in Torres Strait, Australia. In: Williams, K. (Ed.). Spiny lobster ecology and exploitation in the South China Sea region. *Proceedings of a workshop held at the Institute of Oceanography, Nha Trang, Vietnam*. ACIAR Proceedings No. 120, pp. 29-40.
- DIMAR (DIRECCIÓN GENERAL MARÍTIMA). 2000. Atlas cartográfico de los océanos y costas colombianas. Col 1701. Publicación No. 3007, Bogotá, 83 p.
- DINIZ, F. M., N. MACLEAN, M. OGAWA, I. CINTRA & P. BENTZEN. 2005. The hypervariable domain of the mitochondrial control region in Atlantic Spiny Lobsters and its potential as a marker for investigating phylogeographic structuring. *Marine Biotechnology* 7: 462-473.
- DUPRÉ, E. & C. GUISSADO. 1996. Identificación de los primeros estados de phyllosoma de la langosta de Juan Fernández (*Jasus frontalis*) mantenidos en laboratorio. *Investigaciones Marinas* 24: 39-50.
- EGGLESTON, D. B., R. N. LIPCIUS, L. S. MARSHAL & S. G. RATCHFORD. 1998. Spatiotemporal variation in postlarval recruitment of the Caribbean spiny lobster in the central Bahamas: lunar and seasonal periodicity, spatial coherence, and wind forcing. *Marine Ecology Progress Series* 174: 33-49.

- FAO. 2012. Fisheries and Aquaculture Department. Global Statistical Collections. Disponible en línea en: <http://www.fao.org/fishery/topic/16140/en> (consultado el 1 de abril de 2012).
- GUZMÁN, H., R. CIPRIANO, A. VEGA, M. LÓPEZ & M. JAMES. 2008. Population assessment of the pacific green lobster *Panulirus gracilis* in the Pacific of Panamá. *Journal of Shellfish Research* 27 (4): 907-915.
- GRIFFIN, D. 2004. Modelling the transport of tropical spiny lobster larvae *Panulirus ornatus* in east Australian waters, 41-43 pp. In: Williams, Kevin C. (Ed.). Spiny lobster ecology and exploitation in the South China Sea region. *Proceedings of a workshop held at the Institute of Oceanography, Nha Trang, Vietnam, July 2004* ACIAR Proceedings No. 120. 73 p.
- HEARN, A. 2005. Evaluación poblacional de la langosta roja en Galápagos. Fundación Charles Darwin, Santa Cruz, Galápagos, Ecuador, 17 p. Disponible en línea en: http://www.galapagospark.org/documentos/DPNG-FCD_estado_2005_langosta.pdf (consultado el 2 de abril de 2012).
- HOLTHUIS, L. 1991. FAO species catalogue. Marine lobsters of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries known to date. *FAO Fisheries Synopsis* No. 125, Vol. 13. Roma, 292 p.
- ICA (INSTITUTO COLOMBIANO AGROPECUARIO). 2006. Estadísticas de pesca y acuicultura, Desembarque de la pesca industrial y artesanal océano Pacífico colombiano 1995-2006. Disponible en línea en: http://www.ica.gov.co/getdoc/9b2d924c-8263-4892-91b1-fcc49d6393cd/Oceano_Pacifico.aspx (consultado el 4 de abril de 2012).
- INPA 2001. *Boletín estadístico pesquero colombiano*. Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura, Santafé de Bogotá. 139 p.
- JAIMES, J. C. & R. LÓPEZ. 2008. Larvas filósoma de langosta espinosa *Panulirus gracilis* en el océano Pacífico colombiano. Septiembre de 2007. *Boletín Científico CCCP* 15: 33-45.
- JAIMES, J. C., C. TRUJILLO, Y. PINZÓN & R. NIETO. 2009. Assessment of the *Panulirus argus* Lobster Resource, and Culturing Tests in the Region of Santa Marta, Colombia. *The Lobster Newsletter* 22 (1): 18-21.
- JAIMES, J. C., R. A. NIETO & R. LÓPEZ. 2012. *Cultivo de langosta espinosa (Panulirus argus) en jaulas flotantes*. *Acuicultura Marina y Desarrollo Comunitario*. Editorial Periódicas S.A.S., Bogotá. 97 p.
- KEULDER, F. 2005. Puerulus and early juvenile recruitment of the rock lobster *Jasus lalandii* in relation to the environment at Lüderitz bay, Namibia. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología), Rhodes University, 126 p.
- LAZARUS, J. & J. CANTERA. 2007. Crustáceos (Crustacea: Sessilia, Stomatopoda, Isopoda, Amphipoda, Decapoda) de Bahía Málaga, Valle del Cauca (Pacífico colombiano). *Biota Colombiana* 8 (2): 221-190.
- LEMAITRE, R. & R. ÁLVAREZ. 1992. Crustáceos decápodos del Pacífico colombiano: Lista de especies y consideraciones zoogeográficas. *Anales Instituto de Investigación Marina-Punta Betín* 21: 33-76.
- LIPCIUS, R. N. & J. S. COBB. 1994. Ecology and fishery biology of spiny lobster. In:
- PHILLIPS, B. F., J. S. COBB & J. KITAKA (Eds.). *Spiny lobster management*. Book, Blackwell, Oxford, pp. 1-24.
- LOPEZTEGUI, A., J. A. BAISRE & N. CAPETILLO. 2011. Influencia del ciclo lunar en la captura de langosta espinosa *Panulirus argus* (Decapoda: Palinuridae) en el Golfo de Batabanó, Cuba. *Revista de Biología Tropical* 59 (1): 207-216.
- MARTÍNEZ, A. & H. CHÁVEZ. 1985. Nota sobre la colecta de larvas y juveniles de langosta roja *Panulirus interruptus* (Randall) en la costa occidental de Baja California, México. *Ciencias Marinas* 11 (2): 93-100.
- MEDELLÍN, J., C. NÉSTOR, A. FRANCO & J. C. JAIMES. 2009. Taxonomía de larvas zoea de crustáceos decápodos del área nororiental del mar Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 38 (2): 55-73.
- MILANO, E. & J. BEJARANO. 1994. Pacífico colombiano condiciones termohalinas y estandarización de la curva S-T. *Boletín Científico CIOH* (15): 39-66.
- MUÑOZ, I., R. PÉREZ, L. FLORES & I. BORREGO. 2000. Distribución y abundancia de filósomas de *Panulirus* (Decapoda: Palinuridae) en el sureste del Golfo de California, México. *Revista de Biología Tropical Marina* 48: 159-167.
- MUÑOZ, I., A. NUÑEZ, R. PÉREZ, M. BORREGO & L. M. VALADEZ. 2004. Estado actual del conocimiento sobre larvas filósomas *Panulirus inflatus* y *P. gracilis* en las costas mexicanas del Pacífico y golfo de California. In: Hendrickx, M. E. (Ed.). *Contribuciones al estudio de los crustáceos del Pacífico Este*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. pp. 213-234.
- MUÑOZ, I. R. 2007. Modelo conceptual del transporte de larvas filósomas de *Panulirus inflatus* (Bouvier) y *Panulirus gracilis* Streets en el Pacífico este tropical. Tesis Doctoral en Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. México. 153 p.
- NARANJO, H. 2011. Biología pesquera de la langosta *Panulirus gracilis* en Playa Lagarto, Guanacaste, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 59 (2): 619-633.
- OLVERA, L. & L. ORDOÑEZ. 1988. Distribución, abundancia relativa y desarrollo larvario de langostas *Panulirus argus* y *Scyllarus americanus* en la ZEE del Golfo de México y mar Caribe. *Ciencia Pesquera Instituto Nacional de la Pesca. Secretaría de Pesca* 6: 7-31.
- ORTUÑO, G. 2010. Larvas filósoma de langosta roja (*Panulirus interruptus*) durante el año 2000. In: Gaxiola, G. & R. Durazo (Eds.). *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997 - 2007*. México D.F., pp. 365-380.
- PHILLIP, B., D. RIMMER & D. REID. 1978. Ecological investigations of the late stage phyllosoma and puerulus larvae of the western rock lobster *Panulirus longipes cygnus*. *Marine Biology* 45: 347-357.

- RIMMER, D. & B. PHILLIPS. 1979. Diurnal migration and vertical distribution of phyllosoma larvae of the western rock lobster *Panulirus cygnus*. *Marine Biology* 54: 109-124.
- RIVERA, J. & A. MUJICA. 2004. Larvas phyllosomas (Decapoda, Palinuridae, Scyllaridae) de las islas oceánica chilenas. *Investigaciones Marinas* 32 (2): 99-111.
- RODRÍGUEZ, E. & W. SCHNEIDER. 2003. On the seasonal circulation within the Panama Bight derived from satellite observations of wind, altimetry and sea surface temperature. *Geophysical Research Letters* 30 (7): 1410.
- SCHELTEMA, R. S. 1986. "On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: an eclectic overview and summary of problems". *Bulletin of Marine Sciences* 39: 290-322.
- SILBERMAN, D., S. K. SARVER & P.J. WALSH. 1994. Mitochondrial DNA variation and population structure in the spiny lobster *Panulirus argus*. *Marine Biology* 120: 601-608.
- SMITH, P. & S. RICHARDSON. 1979. Técnicas modelo para prospecciones de huevos y larvas de peces pelágicos. *FAO, Documentos Técnicos de Pesca* 175: 1-107.
- STEEDMAN, H. F. (Ed.). 1976. Zooplankton fixation and preservation. *Monographs in Oceanography Methodology* 4. UNESCO Pres. Revistas, Paris. 350 p.
- VILLEGAS, N. 2003. Evolución mensual de las corrientes verticales y zonas de surgencia en la cuenca del Pacífico colombiano - CPC. *Boletín Científico CCCP*, 9: 34-44.
- VILLEGAS, N. & I. MALIKOV. 2006. Modelación de la estructura dinámica de las aguas de la cuenca del pacífico colombiano. *Boletín Científico CCCP* 13: 97-114.
- WOOSTER, W. S. 1959. Oceanographic observation in the Panama bight "ASKOY" expedition, 1941. *American Museum of Natural History*. 118 (3): 113-152.
- WYRTKI, K. 1969. Surface currents of the eastern tropical Pacific Ocean. *Inter-American Tropical Tuna Comision* 9 (5): 271-303.

Recibido: 6 de julio de 2012.

Aceptado: 5 de marzo 2014.