

Descripción e identificación de picos de algunas especies de cefalópodos obtenidos a partir de estómagos de tiburones en el norte del Perú

Description and identification of the beaks of some cephalopod species obtained from shark stomachs in northern Peru

Ruben Torrejón-Zegarra^{1,2} , Vania Arrese-Dávila^{1,2} ,
Nicolás Acuña-Perales¹ , Joshimer Rodríguez-Salazar¹ ,
Joanna Alfaro-Shigueto^{1,2,3*} , Jeffrey C. Mangel^{1,3} ,
y Francisco Córdova-Zavaleta^{1,4} 

1 Pro Delphinus. Lima, Perú.
2 Carrera de Biología Marina, Universidad Científica del Sur. Lima, Perú.
3 University of Exeter, Penryn Campus. Cornwall, Reino Unido.
4 Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. Baja California Sur, México.



Citar como: Torrejón-Zegarra *et al.* (2023). «Descripción e identificación de picos de algunas especies de cefalópodos obtenidos a partir de estómagos de tiburones en el norte del Perú». *South Sustainability*, 4(1), e078. DOI: 10.21142/SS-0401-2023-e078

Artículo recibido: 23/3/2023
Arbitrado por pares
Artículo aceptado: 6/6/2023



© Los autores, 2023. Publicado por la Universidad Científica del Sur (Lima, Perú)

*E-mail de correspondencia:
jalfaros@cientifica.edu.pe

RESUMEN

Los picos de cefalópodos se han convertido en una herramienta útil para la identificación de este tipo de animales. Estas estructuras duras, además de poseer diferentes características morfológicas para su identificación, están compuestas de quitina, agua, proteínas y aminoácidos, que les permiten ser el último componente en ser digerido en el estómago de un organismo. Debido a esto, se les puede encontrar en el contenido estomacal de distintos depredadores marinos, lo que ayuda a comprender las relaciones ecológicas que existen en el ecosistema. Se analizaron los picos de cefalópodos encontrados en el contenido estomacal de tres tiburones: «martillo liso» (*Sphyrna zygaena*), «azul» (*Prionace glauca*) y «diamante» (*Isurus oxyrinchus*), los cuales fueron capturados por la flota artesanal que opera en las caletas pesqueras de Salaverry (La Libertad, 8°40'S - 78°59'O), San José (Lambayeque, 6°46'S - 79°58'O), Máncora (Piura, 4°05'S - 81°04'O) y Zorritos (Tumbes, 3°40'S - 80°40'O). Se identificaron y caracterizaron los picos de 18 especies de cefalópodos, y se registraron 12 especies de calamares y 6 especies de pulpos. En adición, a partir de los picos inferiores encontrados, se elaboró una clave de identificación de picos inferiores, con el objetivo de servir como guía para la identificación de cefalópodos que pueden encontrarse en la dieta de diversos vertebrados marinos del Pacífico sudeste, principalmente en aguas peruanas. La presente investigación busca brindar una herramienta científica/técnica a futuros estudios relacionados con el análisis de dietas de depredadores tope, y contribuir así a un mejor conocimiento de las relaciones tróficas en el ecosistema marino frente al Perú.

Palabras clave: contenido estomacal, depredadores, clave de identificación, Pacífico sudeste, aguas peruanas

ABSTRACT

Cephalopod beaks have become a useful tool for their identification. These hard structures, in addition to having different morphological characteristics, are composed of chitin, water, proteins and amino acids, meaning that they are among the last components to be digested in the stomach of an organism. Consequently, they can be found in the stomach contents of different marine predators, thereby contributing to our understanding of the ecological relationships that exist within marine ecosystems. We analyzed the cephalopod beaks found in the stomach contents of three shark species: Smooth hammerhead sharks (*Sphyrna zygaena*), blue sharks (*Prionace glauca*), and shortfin mako sharks (*Isurus oxyrinchus*), captured by the artisanal fishing fleets operating out of the Peruvian ports of Salaverry (La Libertad, 8°40'S - 78°59'W), San José (Lambayeque, 6°46'S - 79°58'W), Máncora (Piura, 4°05'S - 81°04'W) and Zorritos (Tumbes, 3°40'S - 80°40'W). The beaks of 18 cephalopod species (12 squid species and six species of octopuss) were identified and described. In addition, from the lower beaks recovered, an identification key was developed in order to provide a guide for the identification of the cephalopods that can be found in the diet of marine vertebrates in the Southeast Pacific, and specifically in Peruvian waters. The aim of this research was to provide a scientific/technical tool for future analytical studies of the diets of apex predators, thereby contributing to a better understanding of trophic relationships within the marine ecosystems off the coast of Peru.

Keywords: stomach contents, predators, identification key, Southeast Pacific, Peruvian waters



Introducción

Los cefalópodos son un grupo de moluscos pertenecientes a la clase Cephalopoda (exclusivamente marina), que agrupa a pulpos, calamares, sepias y nautilus (Barord y Boyle, 2019). Estos desempeñan un rol ecológico sumamente importante en los ecosistemas marinos, al actuar como depredadores y presas dentro de la red trófica marina (Clarke, 1996). Al actuar como presas, parte de este grupo puede ser encontrado como ejemplares completos, parcialmente digeridos o únicamente sus picos en el contenido estomacal de algunos elasmobranquios (Kabasakal, 2002; Córdova-Zavaleta et al., 2018; Gonzalez-Pestana et al., 2022; Molina-Salgado et al., 2021), peces espada (Guerra et al., 1993; Rosas-Luis et al., 2016), mamíferos marinos (Blanco et al., 2001; Santos et al., 2001; Evans y Hindell 2004; Sielfeld et al., 2018), tortugas marinas (Jiménez et al., 2017) y aves marinas (Alvito et al., 2014; Nishizawa et al., 2018; Tobar et al., 2019).

Los picos o mandíbulas de los cefalópodos, conformados por el pico superior y el pico inferior, se encuentran morfológicamente separados, pero actúan en conjunto a la hora de la alimentación (Clarke, 1986). Ambas estructuras están compuestas por una mezcla de quitina, agua, proteínas y aminoácidos que, de acuerdo con su concentración y distribución a lo largo de la superficie de los picos, determinará el desarrollo de zonas flexibles, blandas o duras, así como diferencias en la pigmentación en estas estructuras (Miserez et al., 2008). Así, el conjunto de estas características es de utilidad para la identificación de especies de cefalópodos (Clarke, 1962; Clarke, 1986; Lu e Ickeringill, 2002; Xavier y Cherel, 2021).

En años anteriores se han elaborado guías de identificación de cefalópodos a partir de los picos, tanto para especies del océano Pacífico (18 especies) (Wolff, 1984), océano Austral (52 especies) (Xavier y Cherel, 2021), sur de Australia (75 especies) (Lu e Ickeringill, 2002), así como de picos provenientes de diferentes colecciones científicas (Clarke, 1986; Smale et al., 1993). Otros estudios también han abordado la identificación y usos de picos provenientes de contenido estomacal y regurgitaciones de aves marinas. Clarke y Roper (1998) reportaron picos de 22 especies de cefalópodos provenientes de contenido estomacal de un cachalote (*Physeter macrocephalus*) varado en las costas de Nueva Zelanda. En el Perú, este tipo de investigaciones son escasas. Por ejemplo, Clarke (1986) analizó picos de *Dosidicus gigas* extraídos del contenido estomacal de *Physeter macrocephalus*. Cardoso y Paredes (1998) describieron los picos de un ejemplar hembra de *Ocythoe tuberculata*. Por último, Jahncke et al. (1997) y García-Godos y Goya (2000) reportaron la presencia de picos de la familia Loliginidae en regurgitaciones del «guanay» (*Phalacrocorax bougainvillii*).

A pesar de que se cuenta con el registro de 36 especies de cefalópodos a lo largo de la costa peruana (Ramírez

et al., 2003), solo se posee una clave ilustrativa para algunas de estas especies (Acuña-Perales et al., 2020), lo que evidencia una escasez de instrumentos técnicos. Por lo tanto, la presente investigación tiene como objetivo brindar herramientas para la identificación de cefalópodos que puedan encontrarse en la dieta de diversos vertebrados marinos que se distribuyen por el Pacífico sudeste, principalmente en aguas peruanas.

Materiales y métodos

Los picos de cefalópodos descritos en este trabajo provienen de una colección de muestras obtenidas a partir del contenido estomacal de tres especies de tiburones: «martillo liso» (*Sphyrna zygaena*), azul» (*Prionace glauca*) y «diamante» (*Isurus oxyrinchus*) durante 2015. La toma de muestras se realizó en cuatro caletas pesqueras en Salaverry (8°40'S - 78°59'O), San José (6°46'S - 79°58'O), Máncora (4°05'S - 81°04'O) y Zorritos (3°40'S - 80°40'O) (figura 1) en el marco del proyecto «Evaluación de la variabilidad temporal y espacial de la ecología trófica por talla y sexo de las principales especies de elasmobranquios en cuatro regiones del norte del Perú», financiado por el Programa Nacional de Innovación para la Competitividad y Productividad (Innovate Perú), a través del contrato FINCYT 369-PNICE-PIBA-2014.

El procesamiento de las muestras se llevó a cabo en las instalaciones de la ONG Pro Delphinus, la Universidad Nacional Agraria La Molina y la Universidad Científica del Sur. Los picos separados de los contenidos estomacales fueron preservados en alcohol al 70 % en frascos herméticos, en un lugar con poca humedad, con la finalidad de mantenerlos hidratados y evitar su deterioro o degradación.

Para la identificación de las especies se utilizaron distintas claves, guías de identificación y páginas web de picos de cefalópodos (Wolff, 1984; Clarke, 1986; Lu e Ickeringill, 2002; Xavier y Cherel, 2021). Posteriormente, se realizaron consultas a especialistas en cefalópodos para corroborar la identificación de los picos.

En cuanto a la descripción de los picos, se utilizaron esquemas de la forma básica del pico inferior y superior de un decápodo (figura 2) y esquemas de dos formas básicas del pico inferior de un octópodo (figura 3).

Por último, se tomaron fotos de los picos agrupados según su especie, utilizando una cámara Canon PowerShot SX60 HS para los picos de mayor tamaño (> 3 mm LCL), mientras que para los picos de menor tamaño (< 3 mm LCL) se utilizó una cámara Moticam 580, adaptada a un microscopio estereoscópico Motic SMZ161. Las fotografías del pico superior se tomaron en vista lateral, mientras que para el pico inferior se tomaron fotos en vista lateral, frontal y superior (figuras 4, 5 y 6). Todas las fotos se tomaron con un fondo blanco y utilizando una regla como escala.

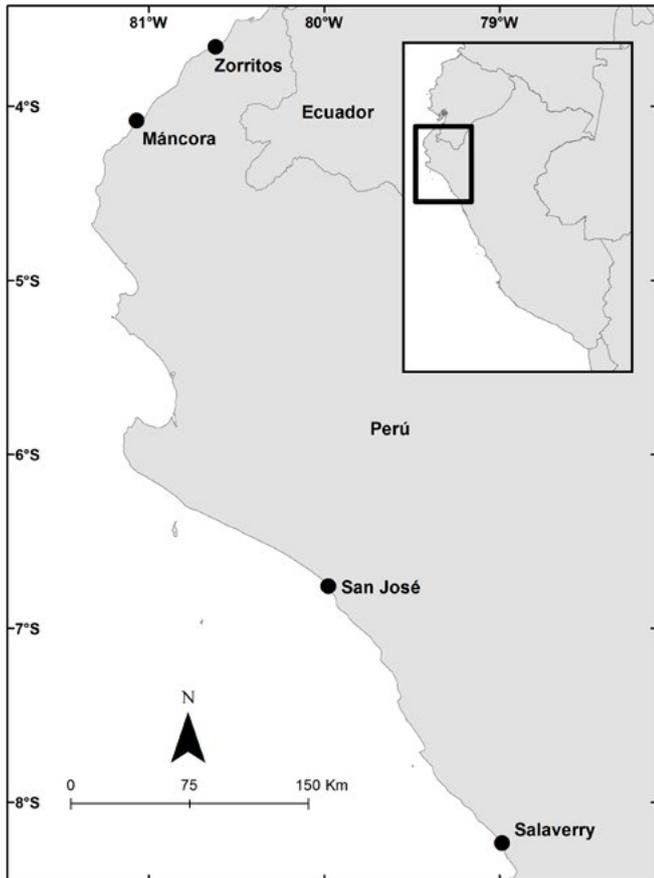


Figura 1. Mapa de la ubicación de las caletas pesqueras en el norte del Perú, donde se colectaron los estómagos de los tiburones «martillo liso», «azul» y «diamante».

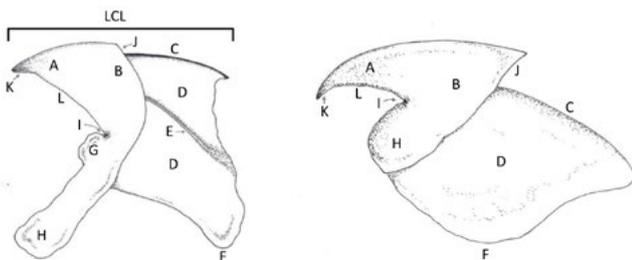


Figura 2. Esquema de la forma básica de un pico inferior (izquierda) y superior (derecha) de un decápodo en vista lateral y superior. Estructuras señaladas: A) rostro, B) capucha o capuchón, C) cresta, D) pared lateral, E) pliegue, F) esquina libre de la pared lateral, G) protuberancia, H) ala, I) escotadura, J) borde superior de la capucha, K) punta rostral, L) curvatura de la mandíbula. LCL: longitud de la cresta inferior.

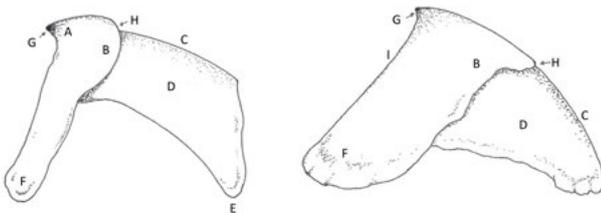


Figura 3. Esquemas de las 2 formas básicas del pico inferior de un octópodo en vista lateral. Estructuras señaladas: A) rostro, B) capucha o capuchón, C) cresta, D) pared lateral, E) esquina libre de la pared lateral, F) ala, G) punta rostral, H) borde superior de la capucha, I) curvatura de la mandíbula.

Resultados

A partir de la colección de picos, se pudo identificar y caracterizar 18 especies de cefalópodos, de las cuales 12 corresponden al superorden Decapodiformes (calamares) (figuras 4 y 5), y 6 especies al superorden Octopodiformes (pulpos) (figura 6). La ocurrencia de estas especies están descritas en los trabajos de Gonzalez-Pestana *et al.*, 2017; Córdova-Zavaleta *et al.*, 2018; y Gonzalez-Pestana *et al.*, 2022 (tabla S1).

Superorden Decapodiformes

Orden Oegopsida

Familia Ancistrocheiridae

Ancistrocheirus lesueurii d'Orbigny, 1842

Única especie de la familia Ancistrocheiridae y del género *Ancistrocheirus*. Presenta una distribución cosmopolita, distribuida en la zona mesopelágica y batial, entre los 200 y 1000 metros de profundidad de aguas oceánicas tropicales, subtropicales y templadas, incluyendo el mar Mediterráneo (Jereb y Roper, 2010).

- Pico superior: paredes laterales y rostro de color oscuro, con un ligero aclaramiento en el borde anterior de las paredes laterales y capucha. Alas cubren un poco más de la mitad de la base anterior de las paredes laterales (figura 4A).
- Pico inferior: alas alargadas, las cuales se van aclarando o perdiendo color a medida que se alejan del rostro. Presenta un borde rostral curvo con un pequeño gancho en la punta rostral, capucha con borde posterior redondeado, una cresta angosta, más larga que el rostro, y una pared lateral con un pliegue bien definido (figura 4A).

Familia Chiroteuthidae

Chiroteuthis veranyi A. Férussac, 1834

Calamar meso-batipelágico en su estadio adulto. Se distribuye ampliamente en el océano Atlántico y aguas tropicales, subtropicales y subantárticas del océano Pacífico e Índico (Jereb y Roper, 2010).

- Pico superior: rostro alargado con punta rostral aguzada hacia abajo, de coloración muy oscura. El largo de la capucha puede llegar a cubrir más de la mitad del largo de la cresta (figura 4B).
- Pico inferior: pico de color oscuro desde la escotadura del ala hasta el rostro y capucha. Bordes de color claro hasta transparente. Rostro delgado y de mayor longitud que la cresta. Capucha pegada a la cresta. Pliegue engrosado presente en las paredes laterales (figura 4B).

Familia Cranchiidae

Galiteuthis pacifica G. C. Robson, 1948

Especie que se distribuye en aguas ecuatoriales tropicales del Indo-Pacífico, además del Pacífico occidental y oriental. En este último se distribuye desde el norte de Chile hasta el sur de California. En cuanto a su distribución vertical, en su estadio paralarval, se pueden



encontrar hasta los 800 metros de profundidad, mientras que juveniles y subadultos se encuentran entre los 700 y 2000 metros (Jereb y Roper, 2010; Hoving et al., 2016).

- Pico superior: pico de color oscuro. Alas anchas, que cubren la base anterior de las paredes laterales (figura 4C).
- Pico inferior: pico de color oscuro desde la mitad del ala hasta el rostro y capucha. Longitud del rostro similar o ligeramente mayor a la longitud de la cresta. Punta rostral recta (figura 4C).

Familia Gonatidae

Gonatus antarcticus Lönnberg, 1898

Calamar que se distribuye principalmente en aguas del Atlántico alrededor de la Convergencia Antártica (Kubodera, 2006). También puede llegar a aguas de Georgia del Sur y del Arco de Escocia, de norte a sur en Sudáfrica, el estrecho de Cook y el Perú. Sus paralarvas y juveniles se desarrollan en la zona epipelágica y mesopelágica, mientras que los adultos lo hacen en zonas mesopelágicas y batipelágicas (Jereb y Roper, 2010).

- Pico superior: coloración oscura, principalmente en la zona del rostro. Punta rostral ligeramente aguzada hacia abajo (figura 4D).
- Pico inferior: pico oscuro en la mayoría de las zonas. Alas angostas, de apariencia delgada. Capucha casi pegada a la cresta y con una muesca en el borde superior. Cresta larga y curva. Zona inferior de la pared lateral curva (figura 4D).

Familia Histiotteuthidae

Stigmatoteuthis hoylei E. S. Goodrich, 1896

Especie de calamar presente entre los 100 y 850 metros de profundidad en aguas tropicales y subtropicales del océano Pacífico y del Índico (Jereb y Roper, 2010; Young y Vecchione, 2015).

- Pico superior: pico de coloración oscura, principalmente en el rostro. Alas cortas. Punta rostral aguzada hacia abajo (figura 4E).
- Pico inferior: pico oscuro. Borde superior de la capucha claramente separada de la cresta. Pliegue marcado hasta el borde posterior de la pared lateral (figura 4E).

Familia Octopoteuthidae

Octopoteuthis nielsenii G. C. Robson, 1948

Se distribuye en la zona mesopelágica y batipelágica de aguas tropicales del Pacífico oriental, desde México hasta el norte de Chile (Jereb y Roper, 2010).

- Pico superior: pico de coloración oscura en el rostro. La capucha puede llegar a cubrir hasta la mitad del largo de la cresta. Punta rostral aguzada hacia abajo (figura 4F).
- Pico inferior: pico con mandíbula amplia, con curvatura suave y alargada. Punta rostral difícil de distinguir. Alas cortas en relación con la mandíbula. Cresta corta, de longitud similar a la capucha (figura 4F).

Familia Ommastrephidae

Dosidicus gigas d'Orbigny, 1835

Es una especie nerítica-oceánica, presente entre los 0 y 1000 metros de profundidad de aguas del océano Pacífico oriental (entre los 60°N y 47°S). En cuanto a su rango de distribución longitudinal, se puede extender hasta los 125°W (Jereb y Roper, 2010; Young y Vecchione, 2013; Mariátegui et al., 2020).

- Pico superior: pico de aspecto robusto, de coloración muy oscura. Punta rostral ligeramente más larga y aguzada que *Ommastrephes brevimanus*. La longitud de la capucha puede llegar a medir más de la mitad del largo de la pared lateral (figura 5A).
- Pico inferior: en individuos adultos son completamente oscuros, a diferencia de los juveniles, que presentan los bordes de las paredes y alas de coloración traslúcida. Ángulo de la mandíbula más agudo que *O. brevimanus*, y con una protuberancia (figura 5A).

Ommastrephes brevimanus Gould, 1852

Calamar presente en aguas tropicales y templadas del Pacífico sur (Braid y Bolstad, 2019; Fernández-Álvarez et al., 2020). Las especies de este género se distribuyen entre la zona epipelágica y batipelágica superior (0-1500 metros de profundidad) (Jereb y Roper, 2010).

- Pico superior: pico de aspecto robusto, con coloración oscura, a excepción de los bordes posteriores de la pared lateral. Punta rostral bien aguzada. El largo de la capucha puede llegar a medir más de la mitad del largo de la pared lateral (figura 5B).
- Pico inferior: pico con paredes laterales de coloración marrón uniforme y tenue. Ángulo de la mandíbula agudo, con una protuberancia muy notoria en vista lateral (figura 5B).

Familia Onychoteuthidae

Onychoteuthis sp. Lichtenstein, 1818

El género *Onychoteuthis* está ampliamente distribuido en la zona epipelágica y mesopelágica de los diferentes océanos, a excepción del Ártico, el Atlántico boreal superior, y aguas subantárticas y antárticas (Jereb y Roper, 2010; Bolstad et al., 2019).

- Pico superior: pico oscuro en la zona rostral y en las alas. Rostro curvo. Cresta ligeramente curvada (figura 5C).
- Pico inferior: pico oscuro en la zona rostral y en la capucha. Capucha posada sobre la cresta. Largo de la cresta mayor que largo de la capucha. Pliegue de la pared lateral bien definido e incompleto (figura 5C).

Familia Pholidoteuthidae

Pholidoteuthis massyae Pfeffer, 1912

Esta especie se distribuye extensamente en la zona mesopelágica, batipelágica y batibentónica de aguas subtropicales, tropicales y subantárticas de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico (Jereb y Roper, 2010).

- Pico superior: pico con pared lateral alargada. Rostro recto con ligera curvatura en la punta rostral (figura 5D).
- Pico inferior: pico de color claro en las alas y pared lateral. Muesca profunda en la línea media de la capucha. Borde de la mandíbula con curvatura muy pronunciada. Longitud del rostro mayor a la longitud de la cresta (figura 5D).

Familia *Thysanoteuthidae*

Thysanoteuthis rhombus Troschel, 1857

Especie cosmopolita, que se distribuye en aguas tropicales y subtropicales de los océanos, incluyendo el mar Mediterráneo y el mar Caribe. Por lo general, es habitante de aguas oceánicas abiertas y de profundidades epipelágicas a mesopelágicas superiores (Jereb y Roper, 2010; Roque-Sánchez y Donayre-Salazar, 2021).

- Pico superior: oscuro, con los bordes de las paredes laterales traslúcidos. La capucha puede medir más de la mitad de la longitud de la cresta (figura 5E).
- Pico inferior: pico oscuro, a excepción de los bordes de las alas y paredes laterales, que son traslúcidos. Curvatura de la mandíbula plana, con un ángulo entre agudo y recto, rostro de apariencia triangular. Muesca de la capucha sobre la cresta (figura 5E).

Orden *Myopsida*

Familia *Loliginidae*

Doryteuthis gahi d'Orbigny, 1835

Calamar distribuido en el océano Pacífico oriental y al suroeste del Atlántico, desde el norte de Perú hasta el sur de Chile, y desde el golfo de San Matías hasta Tierra de Fuego, respectivamente. Se puede encontrar desde la superficie hasta los 600 metros de profundidad; lo más frecuente es a 300 metros (Jereb y Roper, 2010).

- Pico superior: pico con coloración oscura en el rostro y más tenue en la capucha y alas. Paredes laterales traslúcidas o de coloración blanca. Punta rostral corta, ligeramente aguzada hacia abajo (figura 5F).
- Pico inferior: pico con bordes de las paredes laterales y alas traslúcidas. Rostro de apariencia triangular con mandíbula casi recta. En ocasiones, la mandíbula puede tener apariencia dentada (figura 5F).

Superorden *Octopodiformes*

Orden *Octopoda*

Familia *Argonautidae*

Argonauta spp. Linnaeus, 1758

Argonauta es el único género de la familia *Argonautidae*. Estos son octópodos pelágicos que se distribuyen en todos los mares y océanos, principalmente en aguas superficiales tropicales y subtropicales oceánicas (Mangold *et al.*, 2016). En el Perú se ha reportado la presencia de tres de las cuatro especies que existen, *Argonauta argo*, *A. hians* y *A. nouryi* (Cardoso, 2014; Correa y Nakazaki, 2019).

- Pico superior: pico de apariencia globosa. Rostro, alas y capucha de color muy oscuro. Paredes laterales y cresta

de color oscuro tenue en el medio y blanco o traslúcido en los bordes. Punta rostral pequeña (figura 6A).

- Pico inferior: pico con apariencia de pirámide. Observado desde la parte superior se distinguen dos líneas oscuras en la cresta, las cuales permiten diferenciar las paredes laterales. Punta rostral pequeña, pero sobresaliente (figura 6A).

Familia *Bolitaenidae*

Japetella diaphana Hoyle, 1885

Este pequeño octópodo se encuentra presente en todas las aguas tropicales y subtropicales del mundo, y también se extiende a aguas boreales del Pacífico norte. Habita entre los 200 y 1000 metros de profundidad. Los juveniles se distribuyen cerca de los 200 metros, mientras que los adultos lo hacen en aguas más profundas (Jereb *et al.*, 2014).

- Pico superior: pico de coloración oscura en el rostro y tenue en el resto del pico. Punta rostral indistinta. Paredes laterales alargadas en comparación con el largo de la capucha (figura 6B).
- Pico inferior: pico aplanado, de coloración tenue. Mandíbula de apariencia dentada. Los pliegues en el rostro pueden llegar al borde de la mandíbula. Pliegue en la pared lateral (figura 6B).

Familia *Octopodidae*

Octopus mimus Gould, 1852

Especie de pulpo que se distribuye entre los 0 y 30 metros de profundidad en arrecifes rocosos del Pacífico sudeste, a lo largo de la costa peruana, hasta Valparaíso, Chile (Jereb *et al.*, 2014).

- Pico superior: pico completamente negro-marrón oscuro. Rostro y capucha cortos. Pared lateral alargada (figura 6C).
- Pico inferior: pico completamente negro-marrón oscuro. Punta rostral pequeña. Longitud de la mandíbula acortada. Pared lateral y alas alargadas (figura 6C).

Familia *Tremoctopodidae*

Tremoctopus violaceus delle Chiaje, 1830

Tremoctopus violaceus es una de las cuatro especies actualmente reconocidas del género *Tremoctopus*. Esta especie habita en aguas epipelágicas tropicales y subtropicales, entre 0 y 250 metros de profundidad en el océano Atlántico, el golfo de México, y los mares del Caribe y Mediterráneo (Jereb *et al.*, 2014; Mangold *et al.*, 2018; Agus *et al.*, 2022; Jiménez-Badillo *et al.*, 2021).

- Pico superior: de coloración oscura, completamente negro, de apariencia triangular. Paredes laterales cortas. Alas alargadas y punta rostral indistinta (figura 6D).
- Pico inferior: de coloración oscura, completamente negro, ancho y aplanado. La cresta y capucha son ligeramente curvas. De vista superior, se observa una hendidura en la punta del rostro (figura 6D).



Familia Vitreledonellidae

Vitreledonella richardi Joubin, 1918

Este pulpo es una de las dos especies reconocidas en el género *Vitreledonella* (Joubin, 1918). Esta especie habita en aguas tropicales y subtropicales de todo el mundo (Jereb et al., 2014; Sajikumar et al., 2016), en profundidades entre 0 y 3500 metros (García-Díez et al., 2005).

- Pico superior: pico de coloración oscura, con apariencia globosa. Pared lateral corta, casi de la misma longitud que la capucha. Alas alargadas y punta rostral pequeña (figura 6E).
- Pico inferior: pico de coloración oscura en su totalidad, de apariencia curva. Cresta de color homogéneo. Rostro de apariencia lisa (figura 6E).

Orden Vampyromorpha

Familia Vampyroteuthidae

Vampyroteuthis infernalis Chun, 1903

Esta especie es la única representante del orden Vampyromorpha que está estrechamente relacionada con el orden Octopoda. Habita aguas mesopelágicas templadas y tropicales alrededor del planeta, inclusive con presencia en zonas pobres en oxígeno (Robison et al., 2003; Hoving y Robison, 2012; Uribe y Zardoya, 2017; Schwarz et al., 2020).

- Pico superior: pico de coloración oscura. Rostro corto, con punta rostral aguzada (figura 6F).
- Pico inferior: pico de coloración oscura. Capucha y alas grandes, con bordes posteriores redondeados, cubriendo casi en su totalidad las paredes laterales (figura 6F).

Clave de identificación para picos inferiores obtenidos en estómagos de tiburones

Se utilizaron los picos inferiores de todas las especies descritas para elaborar una clave de identificación. Además, se fotografiaron y detallaron sus características (figuras S1, S2 y S3).

- 1A. Rostro prominente. Ángulo mandibular de casi 90°. Capucha y ala muy anchos y con borde posterior redondeado, que cubren casi la totalidad de la cresta y la pared lateral. Pigmentación oscura (Orden Vampyromorpha) (figura S1A)..... *V. infernalis*
- 1B. Rostro muy reducido o indistinto. Ángulo mandibular aplanado, de 180° o ligeramente menor, en todo caso curvatura muy reducida (Orden Octopoda) (figura S1B) 2
- 1C. Rostro prominente y bien desarrollado, con un ángulo mandibular obtuso, claramente menor a 180° hasta incluso 90° (Órdenes Oegopsida y Myopsida) (figura S1C) 6
- 2A. Rostro pequeño. Longitud de la mandíbula acortada. Pared lateral larga y angosta. Ala delgada (figura S1D) *O. mimus*
- 2B. Rostro y mandíbula reducidos. Ala y capucha anchas (figura S1E) . 3
- 3A. Mandíbula de apariencia dentada. Rostro con pliegues que llegan al borde de la mandíbula. Pared lateral con pliegue. (Los caracteres aquí descritos se aprecian mejor con la utilización de un microscopio estereoscópico, ya que los picos de esta especie tienden a ser muy pequeños) (figura S1F) *J. diaphana*

- 3B. Borde mandibular liso. Rostro sin pliegues. Pared lateral sin pliegue (figura S1G) 4
- 4A. Punta rostral hendida (figura S1H) *T. violaceus*
- 4B. Punta rostral sobresaliente (figura S1I) 5
- 5A. En vista superior, cresta definida como por dos líneas oscuras, que permite diferenciarla fácilmente de la pared lateral de cada lado (figura S1J) *Argonauta* spp.
- 5B. En vista superior, la cresta se integra de manera uniforme con la pared lateral (figura S1K) *V. richardi*
- 6A. Pared lateral con pliegue que la recorre transversalmente (figura S1L) 7
- 6B. Pared lateral sin pliegue (figura S1M) 12
- 7A. Pliegue de la pared lateral llega casi al borde de la esquina libre o bien se observa claramente incompleto (figura S2A) 8
- 7B. Pliegue de la pared lateral orientado hacia borde posterior, llegando hasta el borde o muy próximo (figura S2B) 9
- 8A. Borde superior de la capucha claramente separado de la cresta, pliegue llega casi al extremo de la pared lateral (figura S2C) *S. hoylei*
- 8B. Borde superior de la capucha descansa directamente sobre la cresta, pliegue incompleto (figura S2D) *Onychoteuthis* sp.
- 9A. Cresta mucho más larga que el rostro. Región de la pared lateral entre cresta y pliegue amplia y bien conservada (figura S2E) 10
- 9B. Cresta y rostro de tamaños similares o con pequeñas diferencias en longitud. Región de la pared lateral entre cresta y pliegue notablemente reducido (figura S2F) 11
- 10A. Borde superior de la capucha descansa directamente sobre la cresta. En vista lateral, borde posterior de la capucha con muesca (figura S2G) *G. antarcticus*
- 10B. Borde superior de la capucha separado de la cresta. En vista lateral, borde posterior de la capucha redondeado, sin muesca (figura S2H) *A. lesueurii*
- 11A. Mandíbula amplia, con curvatura suave y alargada. Punta rostral indistinta. Ala corta en relación a la mandíbula (figura S2I) *O. nielsenii*
- 11B. Rostro más compacto y curvo. Punta rostral definida. Ala larga en relación a la mandíbula (figura S2J) *C. veranyi*
- 12A. Presencia de protuberancia junto a la escotadura (figura S2K) 13
- 12B. Protuberancia ausente (figura S2L) 15
- 13A. Punta rostral indistinta. Curvatura de la mandíbula plana con un ángulo mandibular agudo o recto ($\leq 90^\circ$) (figura S2M) .. *T. rhombus*
- 13B. Punta rostral diferenciada. Mandíbula claramente curvada con un ángulo mandibular obtuso, entre 180° y 90° (figura S2N) 14
- 14A. Coloración homogénea de la pared lateral y el ala, típicamente marrón oscuro en individuos de talla pequeña, que tiende a oscurecerse hasta una tonalidad casi negra en individuos de mayor tamaño (figura S3A) *O. brevimanus*
- 14B. Pico muestra contrastes de coloración. En individuos de tallas pequeñas las alas y los bordes de la pared lateral tienden a ser claros o traslúcidos, mientras que en individuos de tallas grandes estas mismas zonas, si bien tienden a una coloración marrón, nunca llegan a ser negras y conservan delgados bordes traslúcidos (figura S3B) *D. gigas*
- 15A. Rostro delgado y agudo, de longitud mucho mayor que la cresta. Mandíbula con curvatura pronunciada (figura S3C) *P. massyae*
- 15B. Rostro de longitud similar a la cresta, o con una ligera diferencia en longitud. Mandíbula menos curva, incluido recta (figura S3D) 16
- 16A. Rostro de apariencia triangular. Mandíbula casi recta, en ocasiones con apariencia dentada. Punta rostral indistinta. Coloración clara (figura S3E) *D. gahi*
- 16B. Rostro no triangular con punta rostral diferenciada. Coloración típicamente oscura (figura S3F) *G. pacifica*

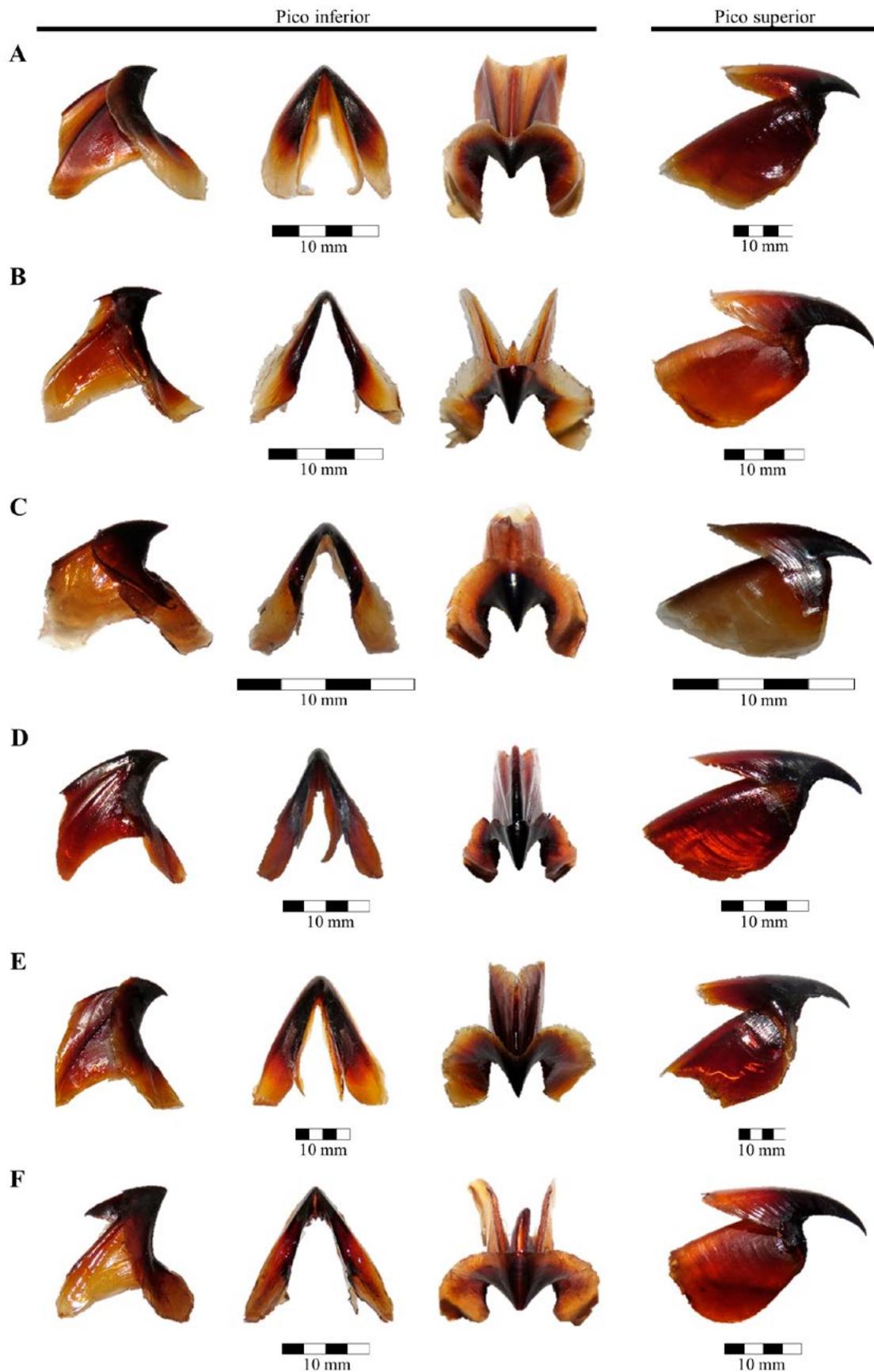


Figura 4. Vista del pico inferior (lateral, frontal y superior) y superior (lateral) de: A) *A. lesueurii*, B) *C. veranyi*, C) *G. pacifica*, D) *G. antarcticus*, E) *S. hoylei*, F) *O. nielsenii*.

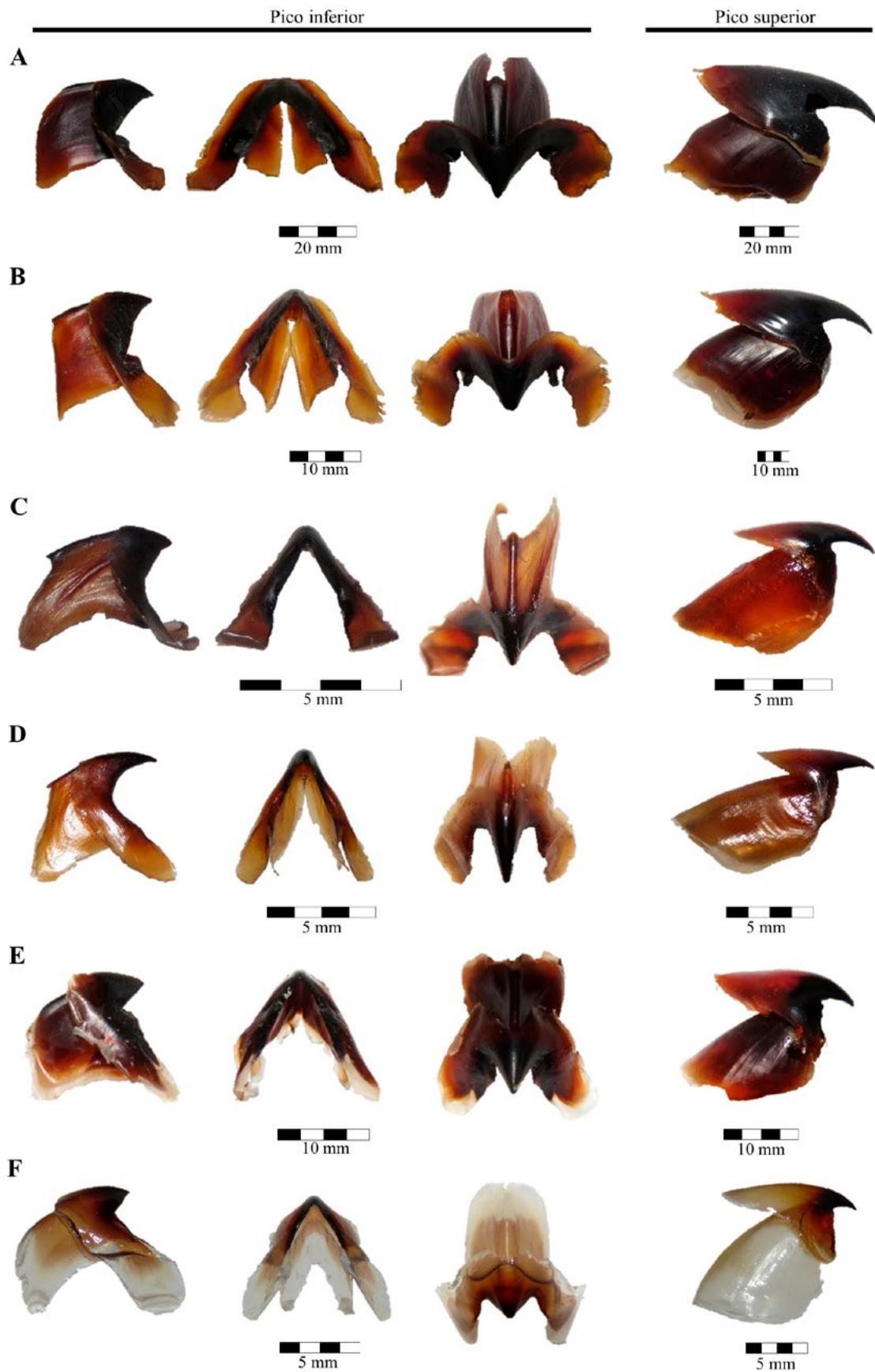


Figura 5. Vista del pico inferior (lateral, frontal y superior) y superior (lateral) de: A) *D. gigas*, B) *O. brevimanus*, C) *Onychoteuthis* sp., D) *P. massyae* E) *T. rhombus*, F) *D. gahi*.

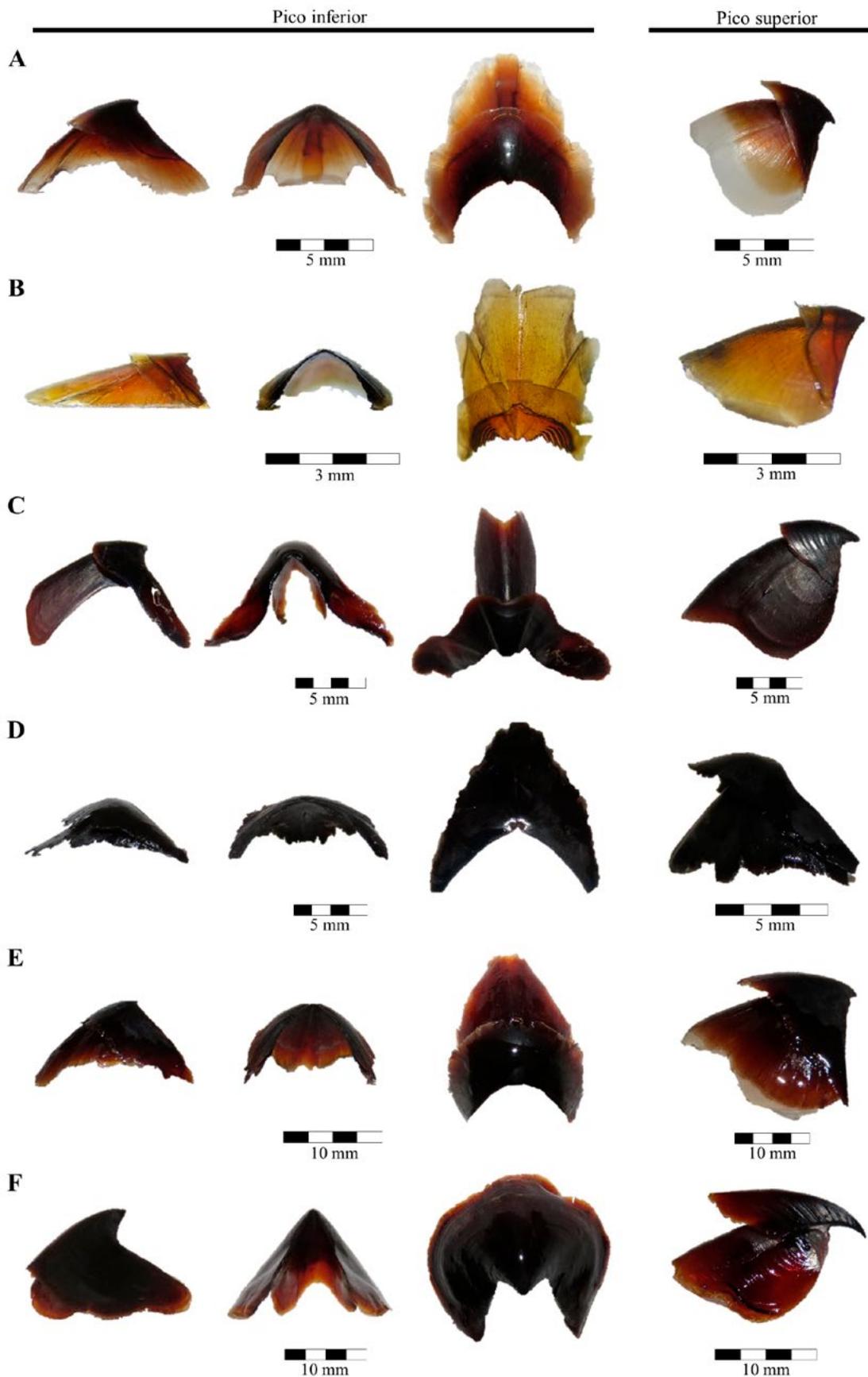


Figura 6. Vista del pico inferior (lateral, frontal y superior) y superior (lateral) de: A) *Argonauta* spp., B) *J. diaphana*, C) *O. mimus*, D) *T. violaceus*, E) *V. richardi*, F) *V. infernalis*.

Discusión

En el presente estudio se describieron los picos de 18 especies de cefalópodos, de los cuales 17 poseen registros de distribución en el Pacífico oriental (Jereb y Roper, 2010; Jereb et al., 2014; Fernández-Álvarez et al., 2020), mientras que la única especie cuyos registros se tienen del océano Atlántico y el mar Mediterráneo fue el octópodo *Tremoctopus violaceus* (Jereb et al., 2014). Sin embargo, Alamo y Valdivieso (1997) y Paredes et al. (1999) reportaron a *T. violaceus* como especie presente en el mar peruano. Similarmente, Córdova-Zavaleta et al. (2018) reportaron su presencia en el contenido estomacal del tiburón azul *Prionace glauca*.

Ommastrephes brevimanus es una de las especies halladas en la presente investigación. Gonzalez-Pestana et al. (2017) y Córdova-Zavaleta et al. (2018) describieron la dieta del tiburón «martillo liso» y «azul», y reportaron que *Ommastrephes bartramii* es una de las especies pertenecientes a sus dietas; sin embargo, con base en estudios genéticos, *O. brevimanus* es la especie dominante en el Pacífico sur, mientras que *O. bartramii* se distribuye principalmente en el Pacífico norte (Fernández et al., 2020).

La identificación de especies de cefalópodos a partir de organismos completos capturados en cruceros de investigación o de pesquerías comerciales resulta ser la más completa y veraz. No obstante, la identificación de estos a partir de sus picos resulta de gran importancia, especialmente cuando se realizan investigaciones respecto a la dieta de organismos que los depredan. En ese sentido, Vega (2011) analizó y describió la morfometría de 28 especies de cefalópodos en aguas chilenas, utilizando picos extraídos de ejemplares enteros y picos obtenidos del contenido estomacal de peces y mamíferos marinos. De igual manera, Clarke (1986) analizó diferentes picos provenientes de regurgitaciones y de contenidos estomacales de depredadores de cefalópodos, como cetáceos, pinnípedos y aves. Así, la información generada en la presente investigación permitirá complementar futuros estudios de dieta y alimentación que se realicen en el océano Pacífico oriental, e identificará cefalópodos de los cuales se tenían pocos o nulos registros.

Es recomendable la ampliación de investigaciones similares a este trabajo, incluyendo presas completas y de diferentes tallas, para caracterizar los picos en sus diferentes estadios e identificar si existen variaciones en la forma y coloración de los picos. Por ejemplo, especies como *D. gigas* presentan una coloración café oscura que aumenta de manera progresiva, dependiendo de la edad del ejemplar. Los ejemplares adultos presentan picos bien pigmentados, solo con los bordes transparentes, mientras que los juveniles presentan zonas no pigmentadas, transparentes y no muy densas (García-Tello, 1965; Clarke, 1986; Chen et al., 2012).

Por otra parte, se podría complementar la identificación de especies extrayendo picos con características similares de ejemplares completos (agrupándolos e identificándose hasta el menor taxón posible) para, posteriormente, ser corroborados mediante el uso de técnicas moleculares. Para el análisis molecular de picos de cefalópodos, se utiliza principalmente la carne o tejido adherido al pico, aunque también se puede emplear las partes transparentes (Vecchione et al., 2009; Xavier et al., 2015). Sin embargo, las partes transparentes suelen ser las que más se reducen en el contenido estomacal (Xavier et al., 2022).

Con la finalidad de cuantificar el aporte energético de las presas a la dieta de un organismo, es necesario conocer el peso aproximado que la presa tuvo al ser ingerida por el depredador (Sinclair et al., 2015). Por ello, resulta de crucial importancia elaborar fórmulas de retrocálculo de cefalópodos con base en los picos. Estas fórmulas posibilitan la estimación de la longitud del manto o peso de la presa (cefalópodo), al permitir estimar la biomasa consumida por alguno de sus depredadores (Lu e Ickeringill, 2002). Por lo tanto, es importante poder generar estas ecuaciones a partir de organismos completos, los cuales pueden ser obtenidos a partir de pescas exploratorias o trabajos de investigación.

Finalmente, este estudio representa la primera investigación que analiza, identifica y caracteriza los picos de cefalópodos encontrados en el contenido estomacal de algunos depredadores marinos presentes en el mar peruano. Este trabajo aporta de manera sustancial en el desarrollo de futuras investigaciones dirigidas a la dieta de depredadores superiores que se alimentan de cefalópodos, sobre todo especies de importancia comercial, lo cual permitiría un mejor manejo de los recursos marinos y sus pesquerías.

Agradecimientos

Queremos extender nuestro agradecimiento al «Programa Nacional de Innovación para la Competitividad y Productividad» (Innovate Perú), por medio del proyecto «Evaluación de la variabilidad temporal y espacial de la ecología trófica por talla y sexo de las principales especies de elasmobranquios en cuatro regiones del norte del Perú», del convenio «369-PNICP-PIBA 2014». Por otro lado, queremos agradecer a nuestros amigos pescadores, a las comunidades costeras que nos brindaron su apoyo, al equipo de ProDelphinus, así como al Dr. José Xavier (Universidade de Coimbra), al Dr. Yves Cherel (Centre d'Etudes Biologiques de Chizé), al Dr. Felipe Galván-Magaña (CICIMAR-IPN) y al Dr. Christian Ibáñez (Universidad Andrés Bello), por su invaluable ayuda con la identificación de algunas especies de cefalópodos.

Contribución de autoría

Ruben Torrejón-Zegarra contribuyó en la identificación y fotografía de picos de cefalópodos, recopilación de información, edición de figuras y redacción del manuscrito. Vania Arrese-Dávila realizó la identificación y fotografía de picos de cefalópodos, recopilación de información y redacción del manuscrito. Nicolás Acuña-Perales participó en la identificación de picos de cefalópodos, recopilación de información y revisión del manuscrito. Joshimer Rodríguez-Salazar realizó la clave de identificación de picos inferiores, esquemas de los picos de cefalópodos, edición

de las figuras, y revisión del manuscrito. Joanna Alfaro-Shigueto y Jeffrey Mangel contribuyeron equitativamente en la revisión y edición constante del manuscrito. Francisco Córdova-Zavaleta realizó la colecta de ejemplares en campo, identificó los picos de cefalópodos, elaboró la estructura del presente artículo, y participó en la dirección y revisión del manuscrito. Todos los autores aprobaron la versión final del texto.

Conflictos de interés

Los autores declaran no tener conflicto de interés.

Referencias bibliográficas

- Acuña-Perales, N., Córdova-Zavaleta, F., Arrese-Dávila, V., Torrejón-Zegarra, R., Rodríguez-Salazar, J., González-Pestana, A., Alfaro-Shigueto, J. y Mangel, J. C. (2020). *Guía de identificación de picos de algunas especies de cefalópodos obtenidos en el mar peruano*. Lima: ProDelphinus.
- Agus, B., Carbonara, P., Melis, R., Cannas, R., Carugati, L., Cera, J., Donnalioia, M., Mulas, A., País, A., Ruiu, S., Vinci, G. y Cuccu, D. (2022). «First integrative morphological and genetic characterization of *Tremoctopus violaceus* sensu stricto in the Mediterranean Sea». *Animals*, 12(1), 80. Disponible en: <https://doi.org/10.3390/ani12010080>
- Alamo, V. y Valdivieso, V. (1997). *Lista sistemática de moluscos marinos del Perú*. Callao: Instituto del Mar del Perú, Imarpe. Disponible en: <https://repositorio.imarpe.gob.pe/bitstream/20.500.12958/1436/1/LISTA%20SISTEMATICA%20DE%20MOLUSCO.pdf>
- Allcock, L. y Barratt, I. (2014) *Ancistrocheirus lesueurii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014, e.T163050A966613. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T163050A966613.en>
- Alvito, P. M., Rosa, R., Phillips, R. A., Cherel, Y., Ceia, F., Guerreiro, M., Seco, J., Baeta, A., Viera, R. P. y Xavier, J. C. (2014). «Cephalopods in the diet of nonbreeding black-browed and grey-headed albatrosses from South Georgia». *Polar Biology*, 38(5), pp. 631-641. Disponible en: [10.1007/s00300-014-1626-3](https://doi.org/10.1007/s00300-014-1626-3)
- Barord, G. y Boyle, P. (2019). «Cephalopods». En: J. K. Cochran, H. J. Bokuniewicz y P. L. Yager (eds.), *Encyclopedia of Ocean Sciences* (pp. 516-522). Cambridge: Academic Press.
- Blanco, C., Salomón, O. y Raga, J. (2001). «Diet of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the Western Mediterranean Sea». *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 81(6), pp. 1053-1058. Disponible en: [10.1017/S0025315401005057](https://doi.org/10.1017/S0025315401005057)
- Bolstad, K. S. R., Vecchione, M., Young, R. E. y Tsuchiya, K. (2019). «*Onychoteuthis* Lichtenstein, 1818». Disponible en: <http://tolweb.org/Onychoteuthis/19955/2019.03.26>
- Braid, H. E. y Bolstad, K. S. R. (2019). «Cephalopod biodiversity of the Kermadec Islands: Implications for conservation and some future taxonomic priorities». *Invertebrate Systematics*, 33, pp. 402-425. Disponible en: <https://doi.org/10.1071/IS18041>
- Cardoso, F. (2014). «The paper Nautilus *Argonauta nouryi* Loros, 1852 in the Peruvian sea». «6th International Symposium on Pacific Squids». Lima.
- Cardoso, F. y Paredes, C. (1998). «La familia Ocythoidae (Cephalopoda: Octopoda) en el Perú». *Revista Peruana de Biología*, 5(2), pp. 129-137.
- Chen, X., Lu, H., Liu, B., Chen, Y., Li, S. y Jin, M. (2012). «Species identification of *Ommastrephes bartramii*, *Dosidicus gigas*, *Sthenoteuthis oualaniensis* and *Illex argentinus* (Ommastrephidae) using beak morphological variables». *Scientia Marina*, 76, pp. 473-481.
- Clarke, M. (1962). «The identification of cephalopod "beaks" and the relationship between beak size and total body weight». *Bulletin of The British Museum*, 8(10).
- Clarke, M. (1986). *A handbook for the identification of cephalopod beaks*. Oxford: Clarendon Press.



- Clarke, M. (1996).** «The role of cephalopods in the world's oceans: An introduction». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 351, pp. 979-983. Disponible en: [10.1098/rstb.1996.0088](https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0088)
- Clarke, M. y Roper, F. (1998).** «Cephalopods represented by beaks in the stomach of a sperm whale stranded at Paekakariki, North Island, New Zealand». *South African Journal of Marine Science*, 20(1), pp. 129-133. Disponible en: [10.2989/025776198784126601](https://doi.org/10.2989/025776198784126601)
- Córdova-Zavaleta, F., Mendo, J., Briones, S., Acuña-Perales, N., Gonzalez-Pestana, A., Alfaro-Shigueto, J. y Mangel, J. (2018).** «Food habits of the blue shark, *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758), in waters off northern Peru». *Fishery Bulletin*, 116, pp. 310-322.
- Correa, J. y Nakazaki, C. (2019).** «Volúmenes del zooplancton, distribución y abundancia de ictioplancton, eufásidos y paralarvas, verano 2018». *Boletín Instituto del Mar del Perú*, 34(2).
- Evans, K. y Hindell, M. A. (2004).** «The diet of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in southern Australian waters». *ICES Journal of Marine Science*, 61, pp. 1313-1329. Disponible en: [10.1016/j.icesjms.2004.07.026](https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.07.026)
- Fernández-Álvarez, F., Braid, H., Nigmatullin, C., Bolstad, K., Haimovici, M., Sánchez, P., Sajikumar, K., Ragesh, N. y Villanueva, R. (2020).** «Global biodiversity of the genus *Ommastrephes* (Ommastrephidae: Cephalopoda): an allopatric cryptic species complex». *Zoological Journal of the Linnean Society*, 190, pp. 460-482.
- García-Díez, C., Porteiro, F. M., Meirinho, A., Cardigos, F. y Tempera, F. (2005).** «Taxonomic review of selected invertebrate groups collected during the Campaigns of the Prince Albert I of Monaco in the Azorean waters». *Life and Marine Sciences*, 22, pp. 35-59.
- García-Godos, A. y Goya, E. (2000).** «Dieta de las aves guaneras en la costa peruana durante noviembre 1999». Informe Progresivo del Instituto del Mar del Perú.
- García-Tello, O. P. (1965).** «Utilización de la mandíbula inferior de la jibia *Dosidicus gigas* (D'Orb.) en el cálculo de su peso total. (Mollusca, Cephalopoda, Ommastrephidae)». *Revista de Biología Marina*, 12, pp. 185-97.
- Gonzalez-Pestana, A., Acuña-Perales, N., Coasaca-Cespedes, J., Córdova-Zavaleta, F., Alfaro-Shigueto, J., Mangel, J. y Espinoza, P. (2017).** «Trophic ecology of the smooth hammerhead shark (*Sphyrna zygaena*) off the coast of northern Peru». *Fishery Bulletin*, 115, pp. 451-459. Disponible en: [10.7755/FB.115.2](https://doi.org/10.7755/FB.115.2)
- Gonzalez-Pestana, A., Córdova-Zavaleta, F., Arrese-Dávila, V., Torrejón-Zegarra, R., Acuña-Perales, N., Mangel, J. C. y Alfaro-Shigueto, J. (2022).** «Dieta del tiburón diamante *Isurus oxyrinchus* en el norte del Perú: Estudio preliminar». *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 57(Especial), Disponible en: <https://doi.org/10.22370/rbmo.2022.57.Especial.3683>
- Guerra, A., Simon, F. y Gonzalez, A. (1993).** «Cephalopods in the diet of the swordfish, *Xiphias gladius*, from the Northeastern Atlantic Ocean». *Recent Advances in Fisheries Biology*, pp. 159-164.
- Hoving, H. J. T., Bush, E., Young, R. y Mangold, K. (2016).** «*Galiteuthis pacifica* Robson 1948». Disponible en: http://tolweb.org/Galiteuthis_pacifica/19573/2016.08.29
- Hoving, H. J. T. y Robison, B. H. (2012).** «Vampire squid: detritivores in the oxygen minimum zone». *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, pp. 4559-4567.
- Jahncke, J., García-Godos, A. y Goya, E. (1997).** «La dieta del guanay *Leucocarbo bouganvillii* y el piquero peruano *Sula variegata* en la costa peruana durante agosto de 1997». Informe Progresivo del Instituto del Mar del Perú, 72.
- Jereb, P. y Roper, C. F. E. (Eds.). (2010).** *Cephalopods of the World. An annotated and illustrated catalogue of species known to date. Volume 2. Myopsid and Oegopsid Squids*. Roma: FAO. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes, 2(4).
- Jereb, P., Roper, C. F. E., Norman, M. D. y Finn, J. K. (2014).** *Cephalopods of the world. An Annotated and Illustrated catalogue of Cephalopod species known to date. Volume 3. Octopods and vampire squids*. Roma: FAO. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes, 3(4).
- Jiménez, A., Pingo, S., Alfaro-Shigueto, J., Mangel, J. y Hooker Y. (2017).** «Feeding ecology of the green turtle *Chelonia mydas* in northern Peru». *Latin American Journal of Aquatic Research*, 45, pp. 585-596. Disponible en: [10.3856/vol45-issue3-fulltext-8](https://doi.org/10.3856/vol45-issue3-fulltext-8)
- Jiménez-Badillo, M. L., Meiners-Mandujano, C. S., Galindo-Cortes, G., Morillo-Velarde, P., González-Gómez, R., Barriga-Sosa, I. A. y Pliego-Cárdenas, R. (2021).** «The first record of *Tremoctopus violaceus* sensu stricto Delle Chiaje, 1830 in southwestern Gulf of Mexico gives a hint of the taxonomic status of *Tremoctopus gracilis*». En J. Spence, A. Casale, T. Assmann, J. Liebherr y L. Penev (eds.), *Systematic Zoology and Biodiversity Science: A tribute to Terry Erwin (1940-2020)* (pp. 55-69). ZooKeys.
- Joubin, L. (1918).** «Études préliminaires sur les céphalopodes recueillis au cours des croisières de S.A.S. le Prince de Monaco 6 Note *Vitreledonella richardi* Joubin». *Bulletin de l'Institut Océanographique*, 340, pp. 1-40.
- Kabasakal, H. (2002).** «Cephalopods in the stomach contents of four Elasmobranch species from the northern Aegean Sea». *Acta Adriatica*, 43(1), pp. 17-24.
- Kubodera, T. (2006)** «*Gonatus antarcticus* Lönnberg 1898». Disponible en: http://tolweb.org/Gonatus_antarcticus/19778/2006.05.31
- Lu, C.C. y Ickeringill, R. (2002).** «Cephalopod beak identification and biomass estimation techniques: tools for dietary studies of southern Australian finfishes». *Museum Victoria Science Reports*, 6, pp. 1-65. Disponible en: [10.24199/j.mvsr.2002.06](https://doi.org/10.24199/j.mvsr.2002.06)
- Mangold, K. M., Vecchione, M. y Young, R. E. (2016).** «Argonautidae Tryon, 1879. *Argonauta* Linnaeus 1758. Paper nautilus». Disponible en: <http://tolweb.org/Argonauta/20204/2016.11.16>
- Mangold, K.M., Vecchione, M. y Young, R.E. (2018).** «Tremoctopodidae Tryon, 1879. *Tremoctopus* Chiaie, 1830. Blanket octopus». Disponible en: <http://tolweb.org/Tremoctopus/20202/2018.03.29>
- Mariátegui, L., Sanjinez, M., Blaskovic, V., Tafur, R., Tello, E., Elliott, W., Calderón, W., Chacón, G., Aldana, L., Correa, J. y Yamashiro, C. (2020).** «Calamar gigante *Dosidicus gigas* en el mar peruano. Nov-Dic 2015. Cr. 1511-12 Bic José Olaya Balandra». *Informe del Instituto del Mar del Perú*, 47(2).
- Miserez, A., Schneberk, T., Sun, C., Zok, F. y Waite, H. (2008).** «The transition from stiff to compliant materials in squid beaks». *Science*, 319, pp. 1816-1819.
- Molina-Salgado, P., Alfaro-Shigueto, J. y González-Pestana, A. (2021).** «Diet of the rapstail skate, *Rostroraja velezi* (Rajiformes: Rajidae), off Piura, Perú». *Ciencias Marinas*, 47, 127-138. Disponible en: [10.7773/cm.v47i2.3132](https://doi.org/10.7773/cm.v47i2.3132)
- Nishizawa, B., Sugawara, T., Young, L. C., Vanderwerf, E. A., Yoda, K. y Watanuki, Y. (2018).** «Albatross-borne loggers show feeding on deep-sea squids: Implications for the study of squid distributions». *Marine Ecology Progress Series*, 592, pp. 257-265. Disponible en: [10.3354/meps12482](https://doi.org/10.3354/meps12482)
- Paredes, C., Huamán, P., Cardoso, F., Vivar, R. y Vera, V. (1999).** «Estado actual del conocimiento de los moluscos acuáticos en el Perú». *Revista Peruana de Biología*, 6(1).
- Ramírez, R., Paredes, C. y Arenas, J. (2003).** «Moluscos del Perú». *Revista de Biología Tropical*, 51, pp. 225-284.

- Robison, B. H., Reisenbichler, K. R., Hunt, J. C. y Haddock, S. H. (2003).** «Light production by the arm tips of the deep-sea cephalopod *Vampyroteuthis infernalis*». *Biology Bulletin*, 205(2), pp. 102-109.
- Roque-Sánchez, M. A. y Donayre-Salazar, S. (2021).** «*Thysanoteuthis rhombus* Troschel, 1857 (Teuthida: Thysanoteuthidae) calamar diamante, registro en la zona costera de Ica, Perú». *Revista Peruana de Biología*, 28(1). Disponible en: <http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v28i1.18055>
- Rosas-Luis, R., Loor-Andrade, P., Carrera-Fernández, M., Pincay-Espinoza, J. E., Vínces-Ortega, C. y Chompoy-Salazar, L. (2016).** «Cephalopod species in the diet of large pelagic fish (sharks and billfishes) in Ecuadorian waters». *Fisheries Research*, 173(2), pp. 159-168.
- Sajikumar, K. K., Venkatesan, V., Jayabaskaran, R., Muhammad, A. y Mohamed, K. S. (2016).** «Erratum to: First record of the glass octopus *Vitreledonella richardi* (Cephalopoda: Vitreledonellidae) from the Arabian Sea». *Marine Biodiversity Records*, 9(77). Disponible en: <https://doi.org/10.1186/s41200-016-0081-y>
- Santos, M. B., Clarke, M. R. y Pierce, G. J. (2001).** «Assessing the importance of cephalopods in the diets of marine mammals and other top predators: Problems and solutions». *Fisheries Research*, 52, pp. 121-139.
- Schwarz, R., Piatkowski, U., Robison, B. H., Laptikhovskiy, V. V. y Hoving, H. J. (2020).** «Life history traits of the deep-sea pelagic cephalopods *Japetella diaphana* and *Vampyroteuthis infernalis*». *Deep-Sea Research*, 1, p. 164.
- Sielfeld, W., Barraza, J. y Amado, N. (2018).** «Patrones locales de alimentación del león marino sudamericano *Otaria byronia*: el caso de Punta Patache, Norte de Chile». *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 53, pp. 307-319. Disponible en: [10.22370/rbmo.2018.53.3.1356](https://doi.org/10.22370/rbmo.2018.53.3.1356)
- Sinclair, E. H., Walker, W. A. y Thomason, J. R. (2015).** «Body size regression formulae, proximate composition and energy density of Eastern Bering Sea Mesopelagic Fish and Squid». *PLoS ONE*, 10(8). Disponible en: e0132289. doi:10.1371/journal.pone.0132289
- Smale, M., Clarke, M., Klages, N. y Roeleveld, M. (1993).** «Octopod beak identification - resolution at a regional level (Cephalopoda, Octopoda: southern Africa)». *South African Journal of Marine Science*, 13(1), pp. 269-293. Disponible en: [10.2989/025776193784287338](https://doi.org/10.2989/025776193784287338)
- Tobar, C. N., Carmona, D., Rau, J. R., Cursach, J. A. y Vilugrón J. (2019).** «Dieta invernal del cormorán imperial *Phalacrocorax atriceps* (Aves: Suliformes) en Bahía Caulín, Chiloé, sur de Chile». *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 54, pp. 227-231. Disponible en: <https://doi.org/10.22370/rbmo.2019.54.2.1907>
- Uribe, J. E. y Zardoya, R. (2017).** «Revisiting the phylogeny of Cephalopoda using complete mitochondrial genomes». *Journal of Molluscan Studies*, 83, pp. 133-144.
- Vecchione, M., Allcock, L., Piatkowski, U. y Jan, S. (2009).** «*Benthoctopus rigbyae*, N. sp., a new species of cephalopod (Octopoda; Incirrata) from near the Antarctic Peninsula». *Malacologia*, 51(1), pp. 13-28.
- Vega, M. S. (2011).** «Uso de la morfometría de las mandíbulas de cefalópodos en estudios de contenido estomacal». *Latin American Journal of Aquatic Research*, 39(3), pp. 600-606.
- Xavier, J. C. y Cherel, Y. (2021).** *Cephalopod beak guide for the Southern Ocean: An update on taxonomy*. Cambridge: British Antarctic Survey.
- Xavier, J. C., Ferreira, S., Tavares, S., Santos, N., Miei, C. L., Trathan, P. N., Lourenco, S., Martinho, F., Steinke, D., Seco, J., Pereira, E., Pardal, M. y Cherel, Y. (2015).** «The significance of cephalopod beaks in marine ecology studies: Can we use beaks for DNA analyses and mercury contamination assessment?». *Marine Pollution Bulletin*.
- Xavier, J. C., Golikov, A. V., Queirós, J. P., Perales-Raya, C., Rosas-Luis, R., Abreu, J., Bello, G., Bustamante, P., Capaz, J. C., Dimkovikj, V. H., González, A. F., Guímaro, H., Guerra-Marrero, A., Gomes-Pereira, J. N., Hernández-Urcera, J., Kubodera, T., Laptikhovskiy, V., Lefkaditou, E., Lishchenko, F., Luna, A., Liu, B., Pierce, G. J., Pissarra, V., Reveillac, E., Romanov, E. V., Rosa, R., Roscian, M., Rose-Mann, L., Rouget, I., Sánchez, P., Sánchez-Márquez, A., Seixas, S., Souquet, L., Varela, J., Vidal, E. A. G. y Cherel, Y. (2022).** «The significance of cephalopod beaks as a research tool: An update». *Frontiers in Physiology*, 13:1038064. Disponible en: <https://doi.org/10.3389/fphys.2022.1038064>
- Wolff, G. (1984).** «Identification and estimation of size from the beaks of 18 species of cephalopods from the Pacific Ocean». *NOAA Technical Report NMFS*, 17, pp. 1-50.
- Young, R. E. y Vecchione, M. (2013).** «*Dosidicus Steenstrup* 1857. *Dosidicus gigas* (Orbigny 1835). Jumbo squid». Disponible en: http://tolweb.org/Dosidicus_gigas/19945/2013.01.08
- Young, R. E. y Vecchione, M. (2015).** «*Stigmatoteuthis hoylei* (Goodrich 1896)». Disponible en: http://tolweb.org/Stigmatoteuthis_hoylei/19795/2015.11.04

