



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

HISTORIA DE VIDA Y DINÁMICA DE POBLACIONES
DE *Lychnorhiza lucerna* (SCYPHOZOA)
¿UN RECURSO PESQUERO ALTERNATIVO?

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en
el área **CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Agustín Schiariti

Director de tesis: **Dr. Hermes W. Mianzan**

Consejero de Estudios: Dr. Martín Ehrlich

Lugar de trabajo: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP)

Buenos Aires, 2008

HISTORIA DE VIDA Y DINÁMICA DE POBLACIONES DE *Lychnorhiza lucerna* (SCYPHOZOA) ¿UN RECURSO PESQUERO ALTERNATIVO?

Resumen

En esta Tesis se han dado los primeros pasos en el estudio de la historia de vida y dinámica poblacional de *Lychnorhiza lucerna*. A su vez, se han estudiado las posibilidades de desarrollo de su pesquería en la Argentina. *L. lucerna* presentó el ciclo de vida metagenético típico de los scyphozoos. Los pólipos se reprodujeron asexualmente mediante la producción de podocistos y produjeron medusas por estrobilación polidisco. La combinación de ambos tipos de reproducción asexual hizo que las tasas de estrobilación fueran muy elevadas indicando que la abundancia de las medusas estaría fuertemente determinada por los pólipos. La ausencia de efiras en el estuario del Río de la Plata sugiere que *L. lucerna* no completa su ciclo de vida localmente sino que las medusas aquí presentes serían producto de la estrobilación de pólipos ubicados al norte sobre las costas uruguayas o brasileras. *L. lucerna* presentó la capacidad de reproducirse asexual y sexualmente dentro del rango termo-halino típico del estuario. No obstante, esta especie estaría limitada por la disponibilidad de sustratos adecuados y por las altas tasas de sedimentación que impedirían el asentamiento de las plánulas y el desarrollo de los pólipos. La ocurrencia de estas medusas en la región es fuertemente estacional y se restringe al período comprendido entre enero y mayo. Las abundancias más elevadas fueron alcanzadas durante febrero y marzo en niveles que permitirían el desarrollo de una pesquería a escala artesanal. A partir de las campanas de *L. lucerna* se obtuvo un producto de calidad intermedia. Sin embargo, el bajo costo de su procesado sumado a la creciente demanda internacional y a las necesidades económicas de los pescadores artesanales bonaerenses indicaron que el desarrollo de una pesquería de medusas en la Argentina es factible en el futuro.

Palabras clave: Historias de vida, medusas, Cnidaria, Scyphozoa, Rhizostomeae, pesquerías de medusas, *Lychnorhiza lucerna*, estuario del Río de la Plata.

LIFE HISTORY AND POPULATION DYNAMICS OF

Lychnorhiza lucerna (SCYPHOZOA)

¿AN ALTERNATIVE FISHERY RESOURCE?

Abstract

In this Thesis we presented the first steps in the study of the life history and population dynamics of *Lychnorhiza lucerna* as well as the possibilities of development of its fishery in Argentina. *L. lucerna* presented a metagenetic life cycle characteristic of most scyphozoans. Polyps reproduced asexually by the production of podocysts and polidisk strobilation. The combination of both types of asexual reproduction resulted in a high strobilation rates indicating that the abundance of medusae would strongly depend on polyps abundance and reproduction. The absence of ephyrae in the Río de la Plata estuary suggest that *L. lucerna* does not complete its life cycle locally but medusae would be produced by polyps located northwards along the Uruguayan or Brazilian coasts. *L. lucerna* was capable of reproducing sexually as well as asexually within the summer range of temperature and salinity of the Río de la Plata estuary. However, this species could be limited by the availability of suitable substrates and the high sedimentation rates which would impede settlement of planulae and development of polyps. The occurrence of these medusae in the region was strongly seasonal and was restricted to the period between January and May. Highest abundances were reached among February and March at levels which could allow the development of a fishery. A product of intermediate quality. Nevertheless, the low cost of jellyfish processing techniques, the increasing demand of products from the consumer countries, and the economical needs of local fishermen, indicated that the development of a jellyfish fishery is possible in the future.

Key words: Life histories, jellyfish, Cnidaria, Scyphozoa, Rhizostomeae, jellyfish fisheries, *Lychnorhiza lucerna*, Río de la Plata estuary.

Agradecimientos

La vida no es tan corta que no haya tiempo para la cortesía
R. W. Emerson, en *Day* (1996).

Esta Tesis pudo realizarse debido a la financiación recibida fundamentalmente por parte del CONICET y del INIDEP. También se obtuvo financiación por parte de los siguientes subsidios e instituciones: Fundación Antorchas 13900-13, CONICET PIP 5009, FONCyT PICT 1553, *The Inter-American Institute for Global Change Research* (IAI) CRN-2076, y la *Japan Science Promotion Society* (N° 16405001).

Quiero agradecer a las autoridades del INIDEP que me han permitido acceder a las instalaciones, equipos e insumos, y buques de investigación. Al personal de la biblioteca del INIDEP, y particularmente a Gabriela Silvoni, quien demostró no conocer figuritas difíciles en la búsqueda de trabajos científicos por más antiguos o remotos que éstos sean. Al Dr. Martín Ehrlich le agradezco la gentileza de haber sido mi consejero de estudios.

A todo el Laboratorio de Histología y en especial a Ernesto Christiansen, quien dedicó muchas horas de su trabajo a procesar el material histológico y a enseñarme a interpretarlo. Agradezco también a Emilio Manca y Adriana Herrero quienes fueron permanentemente amables permitiéndome utilizar su espacio y equipos cada vez que fue necesario.

En particular, quiero expresar mi más profundo agradecimiento a Miguel Marchi, quien no sólo me permitió embarcar en sus lanchas Mundo Marino I y III, sino también me transmitió gran parte de su sabiduría y me brindó toda su amistad y el cariño de su familia; esas cosas no son muy frecuentes y nunca se terminan de agradecer.

A Gloria Mendez y Daniel Serra de Mundo Marino, y a la gente de la Fundación Mundo Marino, quienes me permitieron acceder libre y cómodamente a todas las instalaciones del oceanario.

A Masato Kawahara por aportar sus conocimientos, logrando exitosamente la fertilización artificial y la obtención de las plánulas de *L. lucerna*. A María Delia Viñas por permitirme el uso de la cámara de temperatura controlada y facilitarme algunos implementos de laboratorio. Al Proyecto de Acuicultura del INIDEP, en especial a Federico Bianca y Julieta Suárez, quienes me proveyeron de agua de mar, rotíferos y huevos de artemia.

Quisiera agradecer a mi director, Hermes Mianzan, todo el apoyo y la confianza brindados desde que llegué a su casa en el 2002 buscando algún tema de trabajo disponible. Sin esa confianza todo esto ni hubiese empezado. Gracias además por la paciencia y comprensión a lo largo de esta complicada relación que se crea entre becario y director.

Gracias a Esteban Gaitán, firme compañero en todas las campañas realizadas en San Clemente y Mar de Ajó, y a Diego Giberto y Alejandro Berasategui quienes también me acompañaron y ayudaron en alguna de ellas. También gracias a Martín Bertello por facilitarme equipos en varias oportunidades y a quién todavía tengo que devolverle la red de plancton que me prestó hace un par de años...

Finalmente, agradezco a Diego Giberto, Gustavo Macchi y Silvana Campodónico por las lecturas y sugerencias realizadas, y a Federico Gorini por la ayuda brindada en la edición de la Tesis; a Andre Carrara Morandini y Kylie Pitt por brindarme su tiempo para consultas y enviarme bibliografía en varias oportunidades, y a Alba y Celia Costanzo que se pasaron dos tardes completas revisando la bibliografía.

Ahora les digo gracias a mis viejos de la misma manera que lo hice en mi tesis de licenciatura; pasaron muchas cosas en estos 6 años pero felizmente las palabras para ellos siguen expresando la misma gratitud: *“Le quiero agradecer a la vieja, a mi vieja, que siempre bailó con la más fea, que siempre soportó mis caras, mis nervios, mis malos tratos. Y precisamente por que sé quién es mi vieja es que le digo gracias! y no le pido perdón. Además, a mamá le quiero agradecer su compañía y su aliento, gracias ma!”* y *“Al viejo, que a su manera siempre me brindó su apoyo, que fue muy importante en todo esto por darme la confianza y los medios para poder hacerlo... siempre fuimos para el mismo lado, gracias viejo por ayudarme a crecer”* y gracias por hacerme sentir que incondicionalmente estás ahí, siempre.

No quiero olvidarme de decirle gracias a Claudia, quien con “un esfuerzo inconmensurable” mimó y calmó los llantos de su ahijada, descomprimiendo situaciones familiares y dándome el espacio necesario para seguir escribiendo!!

Dejo para lo último lo más importante. Y me refiero con esto a lo más importante de toda mi vida, lo que le da sentido a tanto sacrificio, lo que inspira los buenos momentos y aguanta los “malos” que han sido unos cuantos. Quiero decirle GRACIAS (totales) a mi hermosa mujer, Silvana, y a esa piojita tan maravillosa que tenemos, nada mejor podría haberme pasado!

Al amor de mi vida, y a nuestra Piojita hermosa...

"El humor aceita el mate y permite una recombinação de ideas" (M. Cerejido, 2004)

"Things don't have to happen just because you think they do" (Slobodkin, 1968)

ÍNDICE

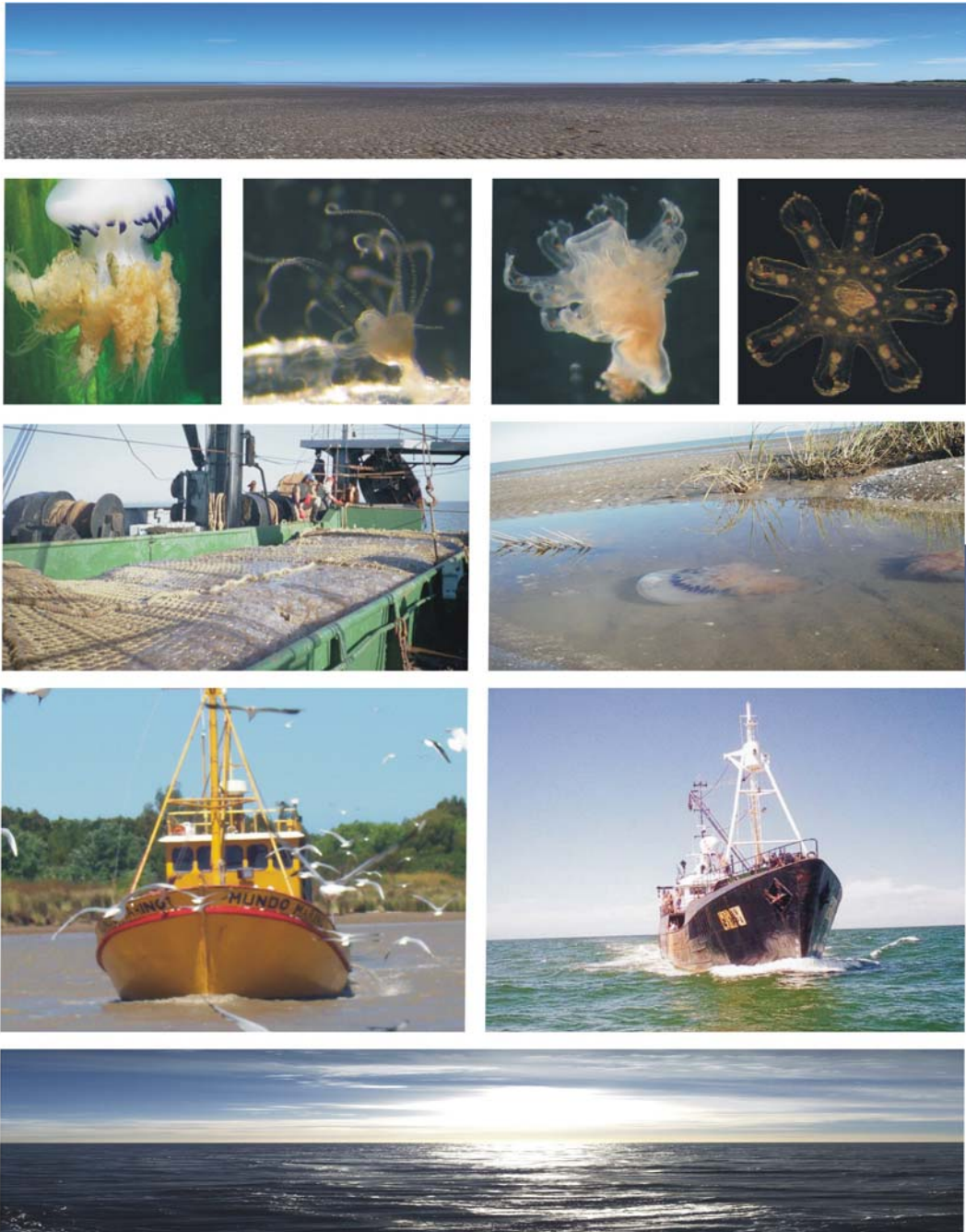
1.	Introducción	2
1.1	Las Medusas	3
1.1.1	Plancton → organismos gelatinosos → plancton gelatinoso	3
1.1.2	Plancton gelatinoso → “medusas”	4
1.1.3	Medusas → scyphozoos → scyphomedusas	6
1.1.4	Pesquería de medusas	9
1.2	Historias de vida – ciclos de vida – dinámica de poblaciones	10
1.2.1	¿Cuál es la población?	12
1.2.2	Patrones y escalas	14
1.2.3	Estimaciones de abundancia → tamaño de las poblaciones de scyphozoos	15
1.2.4	Reproducción sexual ¿Cuándo y dónde?	16
1.3	Scyphozoa → Rhizostomeae → <i>Lychnorhiza lucerna</i>	18
1.4	Objetivos	22
2.	Materiales y Métodos	25
2.1	Ciclo de vida	25
2.1.1	Recolección de medusas	25
2.1.2	Fertilización de las gametas y obtención de plánulas	25
2.1.3	Preferencia de sustratos	26
2.1.4	Cultivo de pólipos	26
2.1.5	Experimento de inducción de la estrobilación	27
2.1.6	Cultivo de efiras	27

2.2	Reproducción sexual	29
2.2.1	Captura de medusas y análisis macroscópico	29
2.2.2	Análisis histológico	30
2.2.3	Fecundidad relativa (hembras)	32
2.2.4	Variaciones espaciales y temporales en la madurez sexual y la fecundidad relativa	32
2.3	Dinámica de poblaciones	33
2.3.1	Obtención del material de estudio	33
2.3.2	Estimaciones de biomasa	35
2.3.3	Distribución de frecuencia de tallas	36
2.3.4	Relación talla / peso	36
2.3.5	Plancton	38
2.3.7	Temperatura y Salinidad	38
2.4	Pesquería de medusa en Argentina	39
2.4.1	Revisión bibliográfica	40
2.4.2	Determinación de la técnica de procesado	41
2.4.3	Captura de las medusas	41
2.4.4	Composición proximal	42
2.4.5	Caracterización socioeconómica del sector	43
3.	Resultados	44
3.1	Ciclo de vida	45
3.1.1	Gónadas	45
3.1.2	Huevos y plánulas	46
3.1.3	Pólipos (scyphistomas)	49
3.1.4	Podocistos	51
3.1.5	Estrobilación	52
3.1.6	Experimento de inducción de la estrobilación	53
3.1.7	Efiras	54

3.2	Reproducción sexual	57
3.2.1	Estructura de las gónadas	58
3.2.2	Gametogénesis	60
3.2.3	Estado de madurez, talla de madurez sexual y fecundidad relativa	65
3.2.4	Características poblacionales	69
3.2.5	Variaciones espaciales y temporales	71
3.3	Dinámica de poblaciones	79
3.3.1	Patrón espacial de ocurrencia	79
3.3.2	Patrón temporal de ocurrencia	79
3.3.3	Distribución de frecuencia de tallas	82
3.3.4	CPUVs	85
3.3.5	Relación talla / peso	87
3.4	Posibilidades de desarrollo de una pesquería de medusas en la Argentina	94
3.4.1	Revisión de las pesquerías de medusas en el mundo	94
3.4.2	Pesquería de medusas en la Argentina	116
4.	Discusión	121
4.1	Ciclo de vida	123
4.1.1	Asentamiento de las plánulas	124
4.1.2	Scyphistomas	125
4.1.3	Reproducción asexual	126
4.1.4	Efiras y metefiras	132
4.2	Reproducción sexual	133
4.2.1	Gametogénesis	133
4.2.2	Estrategias reproductivas	139
4.2.3	¿Cómo determinar la madurez sexual en Scyphozoos?	143
4.2.4	Talla de madurez sexual y fecundidad	145

4.2.5	Patrones espaciales en la madurez sexual	148
4.2.6	Patrones espaciales en la madurez sexual	149
4.3	Dinámica de poblaciones	150
4.3.1	Rango de distribución espacial de las medusas de <i>L. lucerna</i>	151
4.3.2	Patrón espacial de ocurrencia y relación con salinidad y temperatura	151
4.3.3	Patrón temporal de ocurrencia	152
4.3.4	Relación talla / peso	155
4.3.5	Dificultades para estimar la abundancia (o biomasa) de scyphomedusas	156
4.4	Pesquería de medusas en la Argentina	160
4.4.1	Calidad del producto obtenido	161
4.4.2	Composición proximal	162
4.4.3	Caracterización de la flota costera bonaerense	162
5.	Conclusiones	165
6.	Referencias	170
7.	Anexo I	
	Características de los cnidarios y clasificación del Orden Rhizostomeae	189
8.	Anexo II	
	Pesquerías de medusas en el mundo	195
9.	Anexo III	
	“Cómo preparar un buen plato con medusas”	204

INTRODUCCIÓN



1. Introducción

En esta tesis se presenta la historia de vida de la medusa *Lychnorhiza lucerna*, quizás la medusa scyphozoa más frecuente en el estuario del Río de la Plata y la única que hoy presenta en la región el potencial de ser explotada comercialmente. En una primera parte de esta introducción, nos enfocaremos en la fase más conspicua de los ciclos de vida de los scyphozoos, *las medusas*. Se destacarán los problemas ecológicos y económicos que originan sus enormes abundancias y el aumento en los niveles de su explotación pesquera como argumentos económicos que han generado la necesidad de estudiar con mayor profundidad estas cuestiones (ver Mianzan y Cornelius, 1999; Mianzan et al., 2005). Para esto, se comenzarán describiendo algunos conceptos básicos de los organismos planctónicos, del plancton gelatinoso y finalmente, de las medusas.

En una segunda parte, se comentará la importancia de conocer las historias de vida de estas medusas y la dinámica de sus poblaciones. Entre estos dos aspectos ecológicos existe una compleja interdependencia que resulta clave para comprender la importancia de estas especies en el ecosistema e interpretar las causas y consecuencias de sus explosiones demográficas. Asimismo, se destacarán las dificultades de estimar el tamaño de las poblaciones y ciertos problemas que surgen de la falta de criterios claros para este grupo de organismos a la hora de estudiar su ecología de poblaciones o su biología reproductiva.

En la última sección presentaremos a la medusa *L. lucerna* como objeto de nuestro estudio. A través del conocimiento de su historia de vida interpretamos su patrón de ocurrencia y distribución en el estuario del Río de la Plata, sus estrategias reproductivas y su biomasa, para finalmente describir su potencialidad como especie de interés comercial con fines de exportación (Schariti y Mianzan, *en prep.*)

1.1 Las medusas

1.1.1 Plancton → organismos gelatinosos → plancton gelatinoso

El plancton es la forma de vida animal más común y frecuente del planeta (Verity y Smetacek, 1996) y juega un rol de suma importancia en el funcionamiento de la biosfera tanto en términos de producción primaria como secundaria (Boero et al., 2008). Dentro del plancton existe un conjunto de organismos que se caracterizan por su belleza, transparencia y fragilidad conocido como *plancton* (o *zooplancton*) *gelatinoso*¹. Este grupo incluye especies pertenecientes a 4 Phyla diferentes (Cnidaria, Ctenophora, Chordata y Mollusca) y por lo tanto su denominación carece de implicancias taxonómicas (Haddock, 2004).

Históricamente el estudio del plancton (literatura científica y proyectos de investigación) ha sido orientado principalmente hacia el fitoplancton, los crustáceos, y su interrelación, debido principalmente a que son los grupos de especies que sostienen energéticamente las poblaciones de los recursos pesqueros de los cuales nos alimentamos (Verity y Smetacek, 1996). Por otro lado, el plancton gelatinoso es muy frágil y presenta serias dificultades a la hora de ser colectado mediante las metodologías tradicionales de muestreo (i. e. redes de plancton) por lo que ha pasado desapercibido a lo largo de muchos años. De esta manera, debido a razones tanto económicas como metodológicas, el plancton gelatinoso ha sido históricamente considerado dentro del lado oscuro de la ecología (Benovic et al., 1987; Boero y Mills, 1997).

A mediados del siglo XX, con la incorporación de nuevas tecnologías y el desarrollo de nuevos métodos de muestreo (buceo, filmaciones submarinas, acústica, etc.) se comenzó a tener una idea más acertada de la biodiversidad y abundancia del plancton gelatinoso (Haddock, 2004). No obstante, recién en los últimos 10 o 15 años se

¹ Todas las especies que se agrupan dentro del plancton gelatinoso son animales. En consecuencia, muchos autores hacen referencia al zooplancton gelatinoso destacando precisamente la pertenencia a ese Reino.

ha llegado a comprender que el plancton gelatinoso desempeña un rol clave en las comunidades pelágicas tanto como predadores como presas. Al respecto, Boero y Mills (1997) plantearon que estudiar la comunidad planctónica considerando únicamente a los crustáceos (sin tener en cuenta los organismos gelatinosos) sería tan incompleto como estudiar la ecología del Serengeti solamente a través de la observación de cebras y ñus. Sin duda alguna, esto ofrecería una visión muy sesgada que sería equivalente a ignorar a leones, chitas (medusas y ctenóforos) y antílopes (salpas) en el estudio de las sabanas africanas. Actualmente, aunque frecuentemente subestimada, la importancia del plancton gelatinoso en la estructuración de las comunidades pelágicas es incuestionable (Boero et al., 2008).

En líneas generales, las especies planctónicas presentan una serie de adaptaciones que les permiten reaccionar rápidamente frente a los estímulos ambientales incrementando súbitamente el tamaño de sus poblaciones. Debido a que las respuestas a los cambios ambientales son específicas, es común observar en el plancton que una especie sea extremadamente abundante durante un tiempo, pase a ser muy poco frecuente o ausente durante varios años, y reaparezca repentina y masivamente para volver a desaparecer un tiempo después (Boero et al., 2008). Esta característica “planctónica” alcanza su máxima expresión en los organismos gelatinosos (Verity y Smetacek, 1996).

1.1.2 Plancton gelatinoso → “medusas”

El término “medusas” es frecuentemente utilizado para referirse a las especies del phylum Cnidaria que desarrollan su ciclo de vida total o parcialmente en el plancton. No obstante, salvando algunas excepciones, las medusas son en realidad sólo una de las

fases dentro de complejos ciclos de vida que incluyen también etapas de vida bentónica (Brusca y Brusca, 1990).

El ciclo de vida típico de los cnidarios incluye una larva plánula que se fija al sustrato dando lugar a un pequeño pólipo (o a una colonia de ellos). Los pólipos producen medusas de forma asexual las cuales se reproducen sexualmente. Sin embargo, cualquiera de estas fases puede estar ausente o reducida, pueden existir estructuras de resistencia, los pólipos pueden generar nuevos pólipos de forma asexual e incluso en algunos casos llegan a ser capaces de reproducirse sexualmente (Brusca y Brusca, 1990; Arai, 1997a). Todas estas combinaciones dan lugar a una enorme diversidad de ciclos de vida dentro de las cuales están incluidas fases pelágicas y bentónicas que pueden o no coexistir y que sin lugar a dudas tienen requerimientos diferentes y respuestas diferentes a los estímulos y variaciones ambientales. Debido a estas características, las medusas constituyen un grupo de animales conceptualmente muy atractivos desde un punto de vista ecológico y evolutivo (Mackie, 2002). Además, dado que los caracteres reproductivos reflejan la evolución, la enorme variabilidad de formas de reproducción observada en sus ciclos de vida (e. g. Boero, 1990; Boero et al., 2008) hace que estas especies constituyan un grupo sumamente interesante en el estudio de la evolución de las historias de vida en los ambientes marinos (Fautin, 2002; Boero et al., 2005).

Más allá de su importancia evolutiva, las medusas presentan tasas de predación muy elevadas siendo capaces de generar importantes cambios en las abundancias de sus presas (e. g. Lindahl y Henroth, 1983; Möller, 1984; Behrends y Schneider, 1995; Omori et al., 1995). Este rol de predadores, les adjudica una importancia radical en la estructuración de las tramas tróficas marinas. Más aún, cumplen una tarea de suma importancia al mantener una biodiversidad elevada previniendo la monopolización de la

biomasa planctónica por parte de competidores exitosos (Boero et al., 2005). A su vez, varias especies de medusas son consumidas por una amplia gama de predadores entre los cuales se destacan otras medusas, varios ctenóforos, peces y tortugas (e. g. Purcell, 1991; Arai, 1997b).

Por otro lado, las medusas suelen presentar explosiones demográficas que traen como consecuencia enormes cantidades de individuos en determinadas épocas del año (Arai, 1997a). Fuera de este patrón de ocurrencia estacional común a la mayoría de las especies, el tamaño de las poblaciones de medusas puede fluctuar inmensamente entre años llegando a alcanzar enormes biomásas un año y desapareciendo virtualmente al siguiente sin que nadie comprenda demasiado los motivos (e. g. Mills, 2001; Graham et al., 2001). Cuando se combinan valores óptimos de los factores abióticos clave (i. e. temperatura), abundancia de alimento adecuado para todos los estadios de vida, y tasas de mortalidad por predación relativamente bajas, se producen incrementos poblacionales abruptos e intensos que algunos autores denominan blooms² (Boero et al., 2008).

Ya sean explosiones demográficas o blooms, el resultado es un intenso y repentino incremento en la abundancia de estos organismos. En estas condiciones, el rol de las medusas en la estructuración de las tramas tróficas tanto vía top-down (predación) como bottom-up (adquisición de recursos) adquiere una mayor importancia (Verity y Smetacek, 1996; Boero et al., 2008).

1.1.3 Medusas → scyphozoos → scyphomedusas

La Clase Scyphozoa constituye una de las cuatro clases de cnidarios vivientes (Arai, 1997a) (Anexo I). Las medusas pertenecientes a este taxón (de aquí en adelante,

² A diferencia de las explosiones demográficas, que forman parte del patrón de ocurrencia de muchas medusas, los blooms producen incrementos inusuales tanto por su frecuencia de aparición como por su intensidad.

scyphomedusas) incluyen muchos de los invertebrados marinos de vida solitaria de mayor tamaño (Mianzan y Cornelius, 1999). Las aproximadamente 200 especies de scyphozoos son exclusivamente marinas y contienen representantes de hábitos de vida tanto planctónicos como bentónicos (Arai, 1997a). La Clase Scyphozoa está conformada por cuatro órdenes: Stauromedusae, mayormente pequeñas medusas de vida sésil; Coronatae, medusas que habitan ambientes meso y batipelágicos; Semaestomeae, especies generalmente costeras con fases medusoides que pueden alcanzar grandes tamaños (hasta 2 m de diámetro) y Rhizostomeae, especies comunes en ambientes estuariales y costeros de aguas templado-cálidas (Mianzan y Cornelius, 1999).

Las scyphomedusas presentan una variedad de roles ecológicos potencialmente importantes; además de ser predadores voraces y presas para tortugas, peces y otros organismos gelatinosos, en muchos constituyen una suerte de “estructuras” en el ambiente pelágico que sirven de soportes móviles o escondites para varios invertebrados y pequeños peces. Asimismo, hay scyphomedusas que son hospedadoras de especies que las utilizan para completar su ciclo de vida (Mianzan y Cornelius, 1999) y otras que presentan relaciones simbióticas con algas (zooxantelas) (e. g. Arai, 1997a; Kikinger, 1992; Kingsford, et al., 2000). Además, principalmente los semaeostomos y rhizostomos, cumplen un rol clave en la transferencia de carbono entre las tramas tróficas pelágicas y bentónicas de los ecosistemas costeros y estuariales (Pitt et al., 2008; Pitt et al., *en prensa*).

Las biomásas que alcanzan las scyphomedusas durante sus explosiones demográficas trascienden las fronteras científicas llamando la atención del público en general debido a las pérdidas económicas que generan sobre diferentes industrias. Mientras que algunas especies afectan el desarrollo del turismo debido a su poder urticante, otras pueden afectar sensiblemente el desarrollo de pesquerías regionales, ya

sea por competencia por alimento, predación sobre huevos y larvas de peces, o por causas aún no determinadas (e. g. Mianzan y Cornelius, 1999; Purcell et al., 2007). Asimismo, estos organismos causan daños en las artes de pesca y en la captura, ocupan grandes volúmenes dentro de las embarcaciones, y significan un peso adicional para las mismas (Mianzan y Cornelius, 1999). No obstante, el caso extremo quizás lo constituya el colapso de las centrales hidroeléctricas en Filipinas en el año 1999. Aquella vez, enormes cantidades de medusas fueron aparentemente succionadas por las tomas de agua para refrigeración de las plantas hidroeléctricas interrumpiendo su actividad y causando un apagón en varias ciudades del país. Lejos de ocasionar solamente una molestia a los filipinos, el gobierno de ese país debió dar explicaciones a la población aclarando que los apagones no se trataban de un intento de desestabilizar al gobierno sino de una explosión demográfica de medusas! (Mackie, 2002). Aunque con consecuencias menos dramáticas, este tipo de problemas son bastante frecuentes en diferentes partes del mundo. Muy recientemente un hecho similar ocurrió en la planta nuclear del Cañón del Diablo, California, en donde la gran acumulación de medusas en las tomas de de agua para refrigeración de la planta obligó a detener la actividad de la misma por varios días (Anon., 2008).

Fuera de los patrones de ocurrencia irregulares característicos del plancton gelatinoso, son varios los investigadores que plantean que la abundancia de estas especies viene aumentando en los últimos 20 años en diferentes regiones del mundo (e. g. Brodeur et al., 1999; Mills, 2001). Se propone que estos incrementos podrían ser consecuencia tanto de aumentos en sus tasas de reproducción como del aumento en la frecuencia de aparición de sus explosiones demográficas (Mills, 1995, 2001).

Se cree que los incrementos en el tamaño de las poblaciones de medusas serían consecuencia de los cambios en la estructura trófica de los ecosistemas provocados

principalmente por la sobrepesca y el calentamiento global (e. g. Brodeur et al., 1999; Gibbons y Buecher, 2001). La sobrepesca está dejando vacante el rol de los predadores tope en la estructuración de las tramas tróficas mientras que el calentamiento global está generando la formación de masas de agua térmicamente más estables y con menos nutrientes (Purcell et al., 2007; Boero et al., 2008). En este contexto, la disminución de los predadores grandes y longevos y la transición hacia invertebrados de vida corta y peces planctívoros (Pauly et al., 1998) podría tener efectos muy serios sobre los ecosistemas marinos que nos llevarían hacia un control top-down de las tramas tróficas por parte de los predadores gelatinosos tal como sucediera en los océanos hace 500 millones de años (Mianzan et al., 2005; Boero et al., 2008).

Dada la imposibilidad de detener todas estas alteraciones en el medioambiente, al menos durante el siglo XXI (IPCC, 2007), es esperable que estos hipotéticos aumentos en las biomásas de medusas no sólo se confirmen a corto plazo sino también que se incrementen en el tiempo convirtiendo los ecosistemas marinos en “*un mar de gelatina*” (Mianzan et al., 2005; Purcell et al., 2007).

1.1.4 Pesquerías de medusas

Mientras empresarios, turistas, pescadores y políticos maldicen sus masivas apariciones, millones de personas en Asia consideran a las medusas como una “delicia gourmet” digna de las ocasiones más especiales. La pesquería de medusas representa un negocio multimillonario en el mercado asiático (Rudloe, 1996; Kingsford, et al., 2000; Omori y Nakano, 2001). A la creciente demanda de medusas por parte de la industria de alimentos se le suma el interés de la industria farmacéutica en explotar algunas especies de medusas con diversos fines (Kingsford et al., 2000). Asimismo, la pesquería de medusas se caracteriza por una considerable fluctuación en las capturas y la temporada

de las mismas se restringe a unos pocos meses al año dependiendo de las regiones y de las especies, siguiendo la fuerte estacionalidad del recurso (Kingsford, et al., 2000; Omori y Nakano, 2001). Estas características han despertado la necesidad de explorar nuevas fuentes de obtención de medusas por parte de los países importadores. En consecuencia, países como EE.UU., Australia, India, Turquía y México han comenzado a explotar el recurso y a exportar al mercado asiático distintas especies de medusas (Rudloe, 1996; Hsieh et al., 2001).

1.2 Historias de vida – ciclos de vida – dinámica de poblaciones

Hasta aquí sabemos que muchas especies de medusas cumplen un papel importante en la estructuración de los ecosistemas marinos. También sabemos que presentan frecuentes explosiones demográficas que producen impactos tanto ecológicos como económicos. Se cree además que los cambios climáticos estarían aumentando las posibilidades de que estos problemas se agraven en los próximos años. Todas estas cuestiones despiertan la necesidad de aumentar el conocimiento acerca del papel que cumplen estas especies en las comunidades pelágicas, del tamaño de sus poblaciones y los factores que lo regulan.

Según Boero y Bonsdorff (2007), no se puede comprender el funcionamiento de los ecosistemas sin conocer las historias de vida de sus componentes. En otras palabras, no se puede conocer cuál es el rol de una especie en el ecosistema sin conocer su historia de vida (Giangrande et al., 1994).

A través del estudio de las *historias de vida* se explican las características generales de los *ciclos de vida*; cuán rápido crecerá un organismo, cuándo madurará, cuánto vivirá, cuántas veces se reproducirá en su vida o de qué tamaño será su camada y cada uno de los individuos que la conforman (Stearns, 1976, 1992). De esta manera, las

características de las historias de vida determinan la dinámica de poblaciones de las especies; a su vez, los patrones de abundancia y sus variaciones son clave para comprender las historias de vida y la importancia que tienen dentro del ecosistema (Stearns, 1976). Esta interdependencia entre historias de vida y dinámica de poblaciones es la clave para comprender la importancia de una especie en el ecosistema.

En el caso de los scyphozoos, estas interacciones son particularmente complejas debido justamente a las características de sus historias de vida las cuales, interactuando con el ambiente, hacen de la dinámica de sus poblaciones un fenómeno altamente caótico. Este hecho fue brillantemente resumido por Boero et al. (2008) en su trabajo “*Gelatinous plankton: irregularities rule the world (sometimes)*”.

Típicamente, los scyphozoos presentan ciclos de vida metagenéticos con alternancia de generaciones medusoides y polipoides. A partir del cigoto se desarrolla una larva plánula que se fija a un sustrato dando lugar a un pequeño pólipo³. Los pólipos se reproducen asexualmente dando lugar a nuevos pólipos que bajo determinadas condiciones ambientales producen medusas mediante un proceso denominado *estrobilación*. Las medusas crecen y al alcanzar la madurez sexual producen gametas que tras la fertilización dan lugar a un nuevo cigoto cerrando así el ciclo (e. g. Brusca y Brusca, 1990; Arai, 1997a).

De esta manera, en especies con ciclos de vida metagenéticos la abundancia de las medusas es dependiente del éxito de todas las etapas de su ciclo de vida, es decir, de la habilidad de las plánulas para asentarse y metamorfosear, de los pólipos para sobrevivir, reproducirse y estrobilar, de las efiras para alimentarse y crecer, y de las medusas adultas para producir gametas que logren ser fertilizadas (Colin y Kremer, 2002). A su vez, el éxito de cada una de estas etapas es dependiente de su interacción con factores bióticos (i. e. disponibilidad de alimento, predadores, parásitos, simbioses)

³ Los pólipos de la Clase Scyphozoa se denominan *scyphistomas*.

y abióticos (i. e. disponibilidad de sustratos adecuados, temperatura, mareas, corrientes, vientos) (e. g. Hay et al., 1990; Kikinger, 1992; Kingsford, et al., 2000). En consecuencia, la dinámica de poblaciones de medusas presenta un componente estocástico predominante que dificulta enormemente las estimaciones de su abundancia (Kingsford, et al., 2000).

A todas estas complejidades “naturales”, se le suman una serie de problemas logísticos y metodológicos que aumentan aún más las dificultades de comprender la importancia del rol de las medusas en los ecosistemas marinos. Entre estas cuestiones nos encontramos con la falta de criterios claros para este grupo de organismos a la hora de estudiar algunos aspectos clave tales como su ecología de poblaciones o su biología reproductiva.

1.2.1 ¿Cuál es la población?

En ecología, el término *población* ha sido definido de diferentes maneras según los autores y sus objetivos de investigación. Mientras algunos consideran una población simplemente como un grupo de organismos de la misma especie que coexisten dentro de una área en particular, otros agregan a este concepto la condición de que las poblaciones son entidades naturales capaces de auto-sustentarse (Sinclair, 1988). En otras palabras, mientras que los individuos de una población son potencialmente capaces de intercambiar material genético, aquellos pertenecientes a poblaciones diferentes no pueden hacerlo (Jumars, 1993).

En *ecología de poblaciones* se estudian las características emergentes de las poblaciones (i. e. abundancia, disposición espacial, proporción de sexos, tasas de natalidad y mortalidad, estructura de tallas, etc.) (Begon et al., 1988). A su vez, la *dinámica de poblaciones*, se ocupa de estudiar las variaciones en el tiempo de las

características recién mencionadas así como de los factores que causan esas variaciones y los mecanismos por los cuales se producen (Ricklefs, 1979). De esta manera, lo primero que debe hacer un investigador que estudie la ecología de poblaciones de una especie es decidir el criterio a adoptar a la hora de definir cuál es la población en estudio y qué área ocupa la misma. Esta decisión, que puede parecer trivial en algunos casos, presenta ciertas complicaciones en el estudio de poblaciones de scyphozoos reflejando que los conceptos planteados anteriormente fueron elaborados para especies con historias de vida muy diferentes a la de los scyphozoos.

La primera complicación emerge de los ciclos de vida que presenta la mayoría de los scyphozoos. La existencia de fases planctónicas que se reproducen sexualmente y fases bentónicas con reproducción asexual plantea las siguientes preguntas: ¿Cuál es la población de la especie? ¿Incluye todas las etapas del ciclo de vida? ¿O existe una población de medusas y otra de pólipos? Considerando que una población tiene que ser capaz de auto-sustentarse, podemos entonces plantear la existencia de una población de pólipos los cuales pueden perpetuarse a través de la producción asexual de nuevos pólipos y quistes de resistencia (i. e. podocistos). Por el contrario, no podríamos considerar la existencia de una “población” de medusas ya que, salvo excepciones, requieren necesariamente de la presencia de los pólipos para perpetuarse en el tiempo. Pero si consideramos que dentro de una población debe existir intercambio genético, deberíamos incluir en la población tanto medusas como pólipos; las primeras serán las encargadas de la reproducción sexual y los segundos de cerrar el ciclo de vida perpetuando a la especie.

1.2.2 *Patrones y escalas*

Cuando observamos el ambiente, necesariamente lo hacemos dentro de un rango de limitado escalas; por lo tanto, nuestra percepción de los eventos nos da sólo una porción de la realidad (Levin, 1992). En algunos casos, las escalas de observación pueden ser elegidas deliberadamente para elucidar algunas características del ecosistema; más a menudo, las escalas nos son impuestas por nuestras propias capacidades de percepción, o por limitaciones tecnológicas, logísticas o económicas (Steele, 1978). En particular, la variabilidad observada en el sistema estudiado estará condicionada por la escala en la cual se analiza (Stommel, 1963; Haury et al., 1978).

En líneas generales, al describir un fenómeno natural típicamente se invoca un fenómeno similar independientemente del caso de estudio; a escalas espaciales o temporales muy restringidas, los fenómenos estocásticos (o determinísticamente dirigidos por el caos) pueden hacer que el sistema de interés sea impredecible. Por lo tanto, enfocamos nuestra atención en escalas espaciales más amplias, o escalas temporales más prolongadas, a partir de las cuales los comportamientos estadísticos macroscópicos sean mas regulares. Esta es la técnica principal de investigación en ciencias: a través de cambios en la escala de descripción, nos movemos desde casos individuales e impredecibles hacia conjuntos de casos cuyo comportamiento es suficientemente regular para permitirnos plantear generalizaciones (Levin, 1992).

En ecología frecuentemente se requiere de la identificación de patrones. La descripción de los patrones es la descripción de la variación; y la cuantificación de las variaciones requiere de la determinación de las escalas (Levin, 1992). En este sentido, el estudio de la ecología de poblaciones de scyphomedusas ofrece un interesante desafío. Dada la enorme variabilidad en el tamaño de sus poblaciones y su distribución altamente agregada, ¿Cuál es la escala temporal y espacial que debemos utilizar? O en

los casos en donde la escala de análisis nos es impuesta por nuestras limitaciones logísticas y metodológicas, ¿Cuál es el alcance de las conclusiones a las que podemos arribar? Todas estas son cuestionamientos que debemos tener en cuenta a pesar de que muchas veces no seamos capaces de resolverlos satisfactoriamente.

1.2.3 Estimaciones de abundancia → tamaño de las poblaciones de scyphozoos

Una vez definida la población, y una vez determinada la escala de análisis, podríamos estimar la abundancia de medusas en el área de interés. Las estimaciones de abundancia de medusas suelen estar acompañadas de varianzas extremadamente elevadas (Kingsford et al., 2000). Las dos fuentes de error más importantes en este caso son el patrón de distribución espacial característico de las medusas y la falta de una metodología adecuada para capturar este tipo de organismos.

Las scyphomedusas presentan una distribución espacial altamente agregada (o en parches) al igual que prácticamente todos los organismos planctónicos (Steele, 1978; Omori y Hamner, 1982; de Wolf, 1989). Asimismo, estas características son dinámicas, y están continuamente respondiendo a cambios espaciales o temporales en los procesos físicos que agregan a los organismos, los mantienen agregados, y los dispersan (Stabeno et al., 1996). Se ha observado que las variaciones en la abundancia de scyphomedusas ocurre en una variedad de escalas espaciales que van desde cientos de kilómetros a metros (Pitt y Kingsford, 2000). Es muy complicado establecer diseños de muestreo que contemplen semejante variabilidad (Kingsford, 1998); quizás por tal motivo la mayoría de los trabajos se refieren a cambios relativos en abundancia dentro de un área determinada en lugar de mediciones de abundancia total de la población (Kingsford et al., 2000).

Por otro lado, más allá de los problemas relacionados con el diseño de muestreo, la falta de una metodología adecuada para la captura de este tipo de medusas es otra de las fuentes de error a tener en cuenta a la hora de realizar estimaciones de abundancia de scyphomedusas. Los métodos utilizados son diversos e incluyen observaciones desde muelles o embarcaciones, buceos, y arrastres con diferentes artes de pesca o redes de plancton (Kingsford, et al., 2000). Asimismo, la utilización de herramientas acústicas para la cuantificación de organismos gelatinosos está adquiriendo una importancia creciente en los últimos años (e. g. Mianzan et al., 2001; Álvarez Colombo et al., 2003).

Cada una de las metodologías presenta sus ventajas y desventajas dependiendo tanto de las características de la especie (i. e. tamaño, fragilidad, comportamiento) como de las del ambiente (i. e. geografía, topografía y oceanografía) (Kingsford et al., 2000). Aunque algunos muestreadores pueden ser eficientes para capturar medusas, suelen ser muy limitados a la hora de realizar estimaciones precisas de su abundancia (Kingsford, 1998). En consecuencia, la elección de la metodología de muestreo dependerá de los objetivos de la investigación, de las características del área de muestreo, de la especie, y de las posibilidades logísticas y económicas del investigador.

1.2.4 Reproducción sexual ¿Cuándo y dónde?

Al estudiar las estrategias reproductivas que influyen sobre la dinámica poblacional, es clave determinar *cuándo* y *dónde* los individuos se están reproduciendo. El primer paso en la resolución de estas incógnitas es determinar lo que algunos autores denominan *estatus* o *estadio reproductivo* (e. g. Grant y Tyler, 1983; Pitt y Kingsford, 2000). Este concepto se refiere a la descripción de la etapa del desarrollo gonadal en el que se encuentra un individuo, es decir, de su grado de madurez sexual.

En líneas generales, los investigadores que estudian el desarrollo sexual en invertebrados marinos dividen este proceso en un número determinado de fases que pueden resumirse de la siguiente manera: individuos *en desarrollo*, individuos *sexualmente maduros*, individuos en etapa de *evacuación* de las gametas, e individuos que ya han alcanzado un estado de *post-evacuación* (Grant y Tyler, 1983). Estos estadios pueden ser muy variables entre especies y aún entre distintas poblaciones de la misma especie (e. g. Stearns, 1976; Giangrande et al., 1994; Ramírez Llorda, 2002). Más aún, el número de etapas y los límites entre ellas son siempre subjetivos y dependen en gran medida del criterio del observador (Grant y Tyler, 1983). De todas maneras, independientemente de la denominación que se les de o del número de fases que se definan, lo más importante es dejar bien en claro cuándo un individuo está reproduciéndose y qué evidencias se tiene de ello.

Con excepción del Orden Stauromedusae, la reproducción sexual en los scyphozoos es llevada a cabo por las medusas. La anatomía de las gónadas y la gametogénesis (principalmente la ovogénesis) son aspectos bastante bien estudiados para Scyphozoa desde los trabajos de Uchida (1926), Widersten (1965), y posteriores descripciones de Eckelbarger y Larson (1988, 1992) y Lesh-Laurie y Suchy (1991). Más recientemente, se han estudiado diferentes aspectos ecológicos de la reproducción sexual de estas medusas y su relación con algunos factores ambientales (e. g. Brewer, 1989; Kikinger, 1992; Rippingale y Kelly, 1995; Pitt y Kingsford, 2000).

En las scyphomedusas, la reproducción sexual puede ser evidenciada con diferentes grados de dificultad dependiendo de las especies. Existe un grupo de medusas que presentan cuidados parentales (i. e. *Aurelia aurita*, *Phyllorhiza punctata* o *Cotylorhiza tuberculata*) (Kikinger, 1992, Rippingale y Kelly, 1995; Lucas y Lawes, 1998). En estos casos de especies “incubadoras” la actividad sexual puede ser

fácilmente reconocible por la presencia de huevos, embriones o plánulas en las hembras. Asimismo, la presencia de apéndices llenos de esperma en machos de *C. tuberculata* (Kikinger, 1992) constituye el único ejemplo de machos con evidencia macroscópica de reproducción sexual en actividad. En todos estos casos la decisión es simple: ante la presencia de tales evidencias, la medusa se encuentra sexualmente activa.

Existe otro grupo de scyphomedusas, las que no son incubadoras, en donde las evidencias de actividad reproductiva no son tan claras. En estos casos, la búsqueda de elementos que indiquen la presencia de reproducción sexual nos lleva necesariamente a los análisis histológicos de las gónadas. Esta metodología ha sido empleada para estudiar los patrones temporales de reproducción de algunas scyphomedusas (Kon y Honma, 1972; Rottini Sandrini y Avian, 1991; Lucas y Lawes, 1998; Pitt y Kingsford, 2000) pero solamente Pitt y Kingsford (2000) establecieron un criterio para determinar cuándo una medusa alcanza la madurez sexual basado en la proporción de los distintos grados de desarrollo de las gametas.

1.3 Scyphozoa → Rhizostomeae → *Lychnorhiza lucerna*

Lychnorhiza lucerna Haeckel 1880 (Fig. 1.1) es el rhizostomo más abundante del Atlántico sudoccidental (Mianzan, 1986; Morandini *com. pers.*). Su distribución espacial se restringe a la costa atlántica de América del Sur y se extiende desde la Guyana francesa (5 °N) (Kramp, 1961) hasta San Clemente del Tuyú (37 °S) (Fig. 1.1).

Si bien nunca se han realizado monitoreos dirigidos específicamente a *L. lucerna*, existen varios registros de grandes biomásas de esta especie en el Río de la Plata y su área marítima adyacente (35-37 °S) (Mianzan et al., 2001; Mianzan y Cornelius, 1999; Álvarez Colombo et al., 2003; Mianzan et al., 2005; pescadores locales, *com. pers.*). Al alcanzar grandes concentraciones, estas medusas generan

diversos inconvenientes a los pescadores locales a través de la reducción y el daño de sus capturas, la ruptura de sus artes de pesca y las dificultades ocasionadas en sus maniobras generándoles importantes pérdidas económicas (pescadores locales, *com. pers.*; Schiariti, *obs. pers.*). Al respecto, los mismos pescadores frecuentemente nos consultaron acerca de las posibilidades de disminuir estos inconvenientes o de explotar comercialmente estas especies (Mianzan *com. pers.*).

L. lucerna presenta una serie de características que podrían brindar condiciones transformar este problema en un beneficio social y económico a través de la pesca comercial; en primer lugar, pertenece al orden Rhizostomeae, al igual que casi todas las especies de valor comercial. En segundo lugar, alcanza grandes abundancias en las costas de la provincia de Buenos Aires y puede ser capturada con los artes de pesca comúnmente empleados por los pescadores de la región. En consecuencia, existen argumentos para pensar que el desarrollo de una pesquería de medusas podría ser factible en nuestro país.

El desarrollo de una pesquería de medusas requiere, entre otras cosas, de la identificación de técnicas de captura apropiadas, técnicas de procesamiento, estudios de mercado, y de otros temas inherentes a la pesca en sí. No obstante, también requiere de información referida al tamaño de los stocks⁴, su frecuencia y estacionalidad, su estrategia reproductiva y su historia de vida (Everhart y Youngs, 1992), temas particularmente complejos en este tipo de animales. Sin embargo, es muy poco lo que se conoce acerca de *L. lucerna*. La mayoría de los trabajos que mencionan a la especie consiste en descripciones morfológicas de las medusas adultas o listados faunísticos de las costas brasileras o argentinas (e. g. Vannucci, 1951; Kramp, 1961; Mianzan, 1986, 1989; Mianzan y Cornelius, 1999; da Silveira y Cornelius, 2000; Morandini, 2003).

⁴ Un stock es la unidad de manejo en una pesquería; representaría el término pesquero equivalente a una población.



Figura 1.1: *Lychnorhiza lucerna*. (A) Rango de distribución espacial de las medusas; (B) Los dos morfotipos existentes de las medusas de *L. lucerna*, con lóbulos marginales blancos o azul-violáceos. El área de muestreo es indicada por un círculo. Escala = 5 cm.

Además, son muy pocos los estudios que describan algún aspecto biológico o ecológico de esta especie. Al respecto, sólo existen reportes de asociaciones entre estas medusas y otras especies tales como cestodos (*Dibothriorhynchus dinoi*), crustáceos (*Periclimenes* sp., *Libinia ferreirae* y *L. spinosa*) y peces (*Chloroscombrus chrysurus* y *Hemicaranx amblyrhynchus*) (Vannucci-Mendes, 1944; Zamponi, 2002; Morandini,

2003; Nogueira Jr. y Haddad, 2005). Finalmente, Morandini (2003) describió algunos aspectos de la dinámica de poblaciones de la especie en la región de Cananéia (Brasil, 23 °S) y algunas características aisladas de la gametogénesis.

Mientras que en la región de Cananéia existen registros de medusas de esta especie a lo largo de todo el año (Morandini, 2003), en aguas argentinas su presencia se restringe a los meses más cálidos del año. Sabemos que *L. lucerna* presenta un ciclo de vida metagenético (alternancia de generaciones polipoides y medusoides) (Schiariti et al., *en prensa*). No obstante, luego del análisis de más de 2600 muestras de plancton tomadas en diferentes épocas del año a lo largo de todo el estuario del Río de la Plata y su área marítima adyacente⁵, nunca se han encontrado efiras de esta especie. Por lo tanto, no se sabe aún si las medusas halladas en aguas argentinas completan su ciclo de vida localmente, o si en realidad provienen del norte del Río de la Plata y son transportadas hacia el sur por circulación neta de las aguas típica del verano.

A través de esta Tesis se dio el primer paso en el estudio de la historia de vida y la dinámica de poblaciones de *L. lucerna*. Los resultados obtenidos se utilizaron en conjunto con las características del producto obtenido (medusas semi-deshidratadas) y las condiciones socioeconómicas del sector para determinar las posibilidades de desarrollo de una pesquería de medusas en la provincia de Buenos Aires. Estos conocimientos constituirían las bases para el establecimiento de las pautas de manejo de esta pesquería. De esta manera, se plantearon los siguientes objetivos generales y particulares:

⁵ Muestras tomadas a bordo de los buques del INIDEP y analizadas por diferentes investigadores de la institución.

1.4 Objetivos:

1. Estudiar la historia de vida de *L. lucerna*.

- ✓ Describir el ciclo de vida de *L. lucerna* a partir de experimentos de fertilización artificial.
- ✓ Estudiar las preferencias de sustrato de sus larvas.
- ✓ Estudiar los diferentes tipos de reproducción asexual de la especie.
- ✓ Establecer los patrones de reproducción sexual en el estuario del Río de la Plata a través de la caracterización de sus estrategias reproductivas.

2. Estudiar la dinámica de poblaciones de *L. lucerna*.

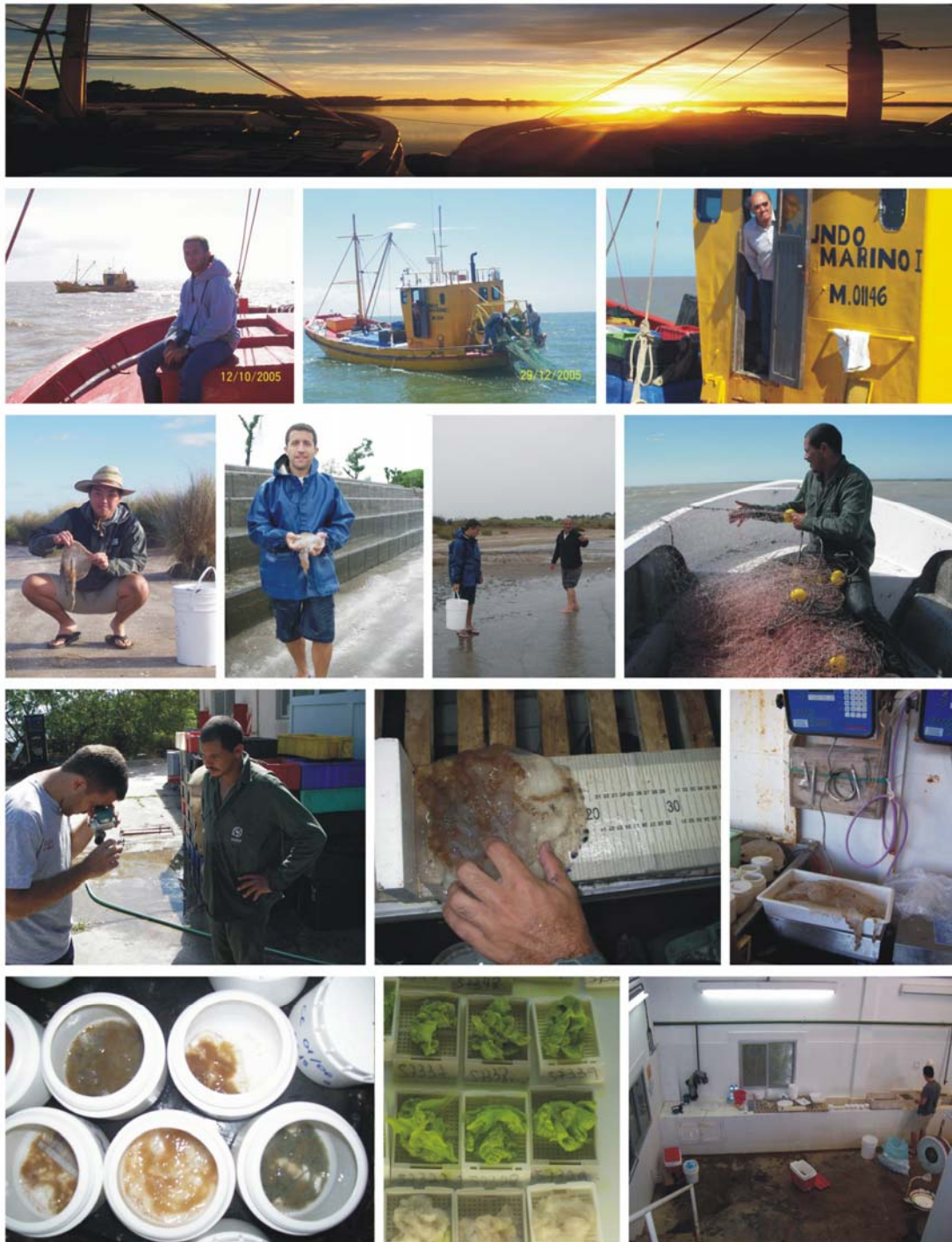
- ✓ Describir los patrones espaciales y temporales de ocurrencia de las medusas en el estuario del Río de la Plata y su área marítima adyacente.
- ✓ Estudiar la presencia de cohortes a través del análisis de frecuencia de tallas de las medusas.
- ✓ Analizar el crecimiento de las medusas y sus posibles variaciones espacio-temporales.
- ✓ Estimar la biomasa de *L. lucerna* en el estuario del Río de la Plata y su área marítima adyacente.

3. Estudiar las posibilidades de desarrollar una pesquería de medusas en la Argentina.

- ✓ Investigar las diferentes pesquerías de medusas en el mundo.
- ✓ Desarrollar una técnica de procesamiento que permita obtener un producto que cumpla con las exigencias del mercado.

- ✓ Evaluar la calidad del producto obtenido en las empresas interesadas en importar medusas deshidratadas.
- ✓ Determinar las posibilidades de obtener un producto aceptable en el mercado asiático a partir del procesado de medusas de *L. lucerna*.
- ✓ Analizar las características socioeconómicas del sector que se beneficiaría del desarrollo de una pesquería de medusas en la Provincia de Buenos Aires.

MATERIALES Y MÉTODOS



2. Materiales y Métodos

En esta Tesis se han abordado temáticas muy diversas que incluyen el desarrollo del ciclo de vida de *L. lucerna*, el estudio de su biología reproductiva y su dinámica de poblaciones así como también el análisis de su potencial como recurso pesquero. Por este motivo, la descripción de las técnicas aplicadas en cada tema se describirá a continuación por separado.

2.1 Ciclo de Vida

2.1.1 *Recolección de medusas*

Para desarrollar el ciclo de vida de *L. lucerna* se recolectaron 28 medusas de la playa en San Clemente del Tuyú en marzo de 2006 (Tabla 2.1; Fig. 2.1B). Las medusas fueron transferidas a los laboratorios de la Fundación Mundo Marino dentro de las 2 hs de haber sido capturadas, en tanques de 20 l cargados con agua de mar. Se verificó la madurez sexual de las medusas examinando sus gónadas con una lupa binocular de campo.

2.1.2 *Fertilización de las gametas y obtención de plánulas*

Para lograr la fertilización artificial de las gametas se incubaron fragmentos de tejido gonadal (ca. 10 g) de machos y hembras en recipientes plásticos de aproximadamente 500 ml con agua de mar filtrada con malla de 25 μm . Las incubaciones se realizaron bajo las condiciones de salinidad y temperatura del área al momento de ser capturadas las medusas (≈ 17 ups; 19-22 °C). Luego de 24 hs de haber iniciado el experimento, se transfirieron 100 plánulas con una pipeta Pasteur a recipientes de 250 ml ($n = 13$) con de agua de mar filtrada en las mismas condiciones de salinidad y temperatura descriptas anteriormente.

2.1.3 Preferencia de sustratos

Cada recipiente se equipó con un juego de diferentes tipos de sustrato (acrílico, vidrio, valvas de *Mactra isabelleana* y canto rodado) colectados en el área de muestreo y dispuestos al azar dentro de los mismos. El vidrio y el acrílico se cortaron en fragmentos de idénticas dimensiones (25 x 25 x 1 mm). Las valvas y el canto rodado se seleccionaron procurando obtener tamaños similares para cada recipiente (valvas: ≈ 20 mm de largo; canto rodado: ≈ 20 mm de diámetro). Se colocaron dos valvas por recipiente de forma tal de tener siempre una cara cóncava y una convexa hacia arriba. Los trozos de acrílico y vidrio se colocaron apoyados sobre el fondo de los recipientes.

El número de pólipos asentados en cada uno de los recipientes se registró a las 72 hs de haber agregado las plánulas. Los conteos fueron convertidos a densidades para estandarizar las diferencias existentes en las áreas de los sustratos naturales entre cada uno de los recipientes.

Debido a la falta de normalidad, las diferencias entre las densidades medias de pólipos en cada uno de los sustratos fueron analizadas mediante la prueba de Kruskal-Wallis (Sokal y Rohlf, 1999). En caso de diferencias significativas ($\alpha = 0.05$) se realizaron contrastes múltiples *a posteriori* (Prueba de Dunn) (Sokal y Rohlf, 1999).

2.1.4 Cultivo de pólipos

El cultivo de los pólipos se realizó bajo condiciones constantes de temperatura (22 ± 1 °C) y salinidad (17 ± 0.5 ups) y manteniendo los recipientes en oscuridad a fin de reducir al mínimo posible el crecimiento de algas. Los pólipos jóvenes (4 a 6 tentáculos) fueron alimentados cada 2 o 3 días con rotíferos (*Brachionus sp.*, ca. 240 μm largo) enriquecidos con el alga verde *Nannochloropsis oculata*. Cuando aproximadamente el 50% de los pólipos de cada recipiente alcanzó los 6 tentáculos, los

mismos fueron alimentados también cada 2-3 días con una mezcla de rotíferos y nauplii de *Artemia franciscana* recién eclosionados.

Las artemias y los rotíferos muertos, y cualquier otra partícula de basura que pudiera haber aparecido en los recipientes, fueron retiradas diariamente con una pipeta Pasteur. Aproximadamente el 20% del agua de cada recipiente fue removida cada 2 días y reemplazada por agua de mar filtrada con los mismos parámetros termohalinos descritos anteriormente.

2.1.5 Experimento de inducción de la estrobilación

A fin de inducir la estrobilación, 4 de los recipientes fueron seleccionados al azar, sometidos a una disminución de la temperatura de 22 °C a 16 °C y mantenidos en ese valor por 30 para luego retornarlos a los 22 °C originales. Los otros 9 recipientes fueron mantenidos a temperatura constante (22°).

2.1.6 Cultivo de efiras

Las efiras liberadas fueron transferidas a nuevos recipientes del tipo planktonkreisel (*ca.* 4.1) (Raskoff et al., 2003) y cultivadas en ellos bajo las mismas condiciones descritas para los pólipos.

Tabla 2.1: Detalle de las campañas a partir de las cuales se obtuvo el material y la información analizada.

Campaña	Mes/Año	N lances	N plancton	Temp. (°C)	Sal. (ups)
EH 09-93	Junio 1993	101 (0)		9.0–12.7	0.8–33.9
EH 07-94	Junio 1994	33 (0)		9.0– 2.1	0.5–32.8
EH 13-94	Noviembre 1994	99 (0)	9 (0)	11.2–21.9	0.1–33.8
EH 05-95	Julio 1995	70 (0)		7.8–12.6	0.1–34.2
EH 06-95	Septiembre 1995	6 (0)		x	x
EH 08-95	Noviembre	81 (0)	62 (0)	10.3–20.9	0.1–34.0
EH 02-96	Febrero 1996	60 (36) ^a		20.5–24.2	0.1–33.2
EH 10-96	Junio-Julio 1996	46 (0)		8.5 – 11.7	3.6 – 34.2
EH 12-96	Septiembre	47 (0)		x	x

Tabla 2.1: Continuación.

Campaña	Mes/Año	N lances	N plancton	Temp. (°C)	Sal. (ups)
CC 06-97	Junio-Julio 1997	46 (2)a		20.9 – 24.2	0.1 – 33.2
EH 12-97	Noviembre 1997	46 (0)		14.1 – 20.0	0.1 – 31.8
CC 03-98	Marzo 1998	32 (18)a	30 (0)	16.5 – 24.7	0.1 – 32.6
EH 07-98	Junio-Julio 1998	45 (6)	23 (0)	11.6 – 16.3	0.1 – 31.8
CC 13-98	Octubre 1998	10 (0)	17 (0)	13.7 – 17.7	12.2 – 25.8
EH 10-98	Diciembre 1998	61 (0)	22 (0)	12.1 – 22.4	0.1 – 33.8
OB 02-99	Febrero 1999	72 (30)a		10.2 – 23.2	5.4 – 33.7
CC 14-99	Noviembre 1999	45 (0)	18 (0)	16.6 – 19.6	14.8 – 30.8
EH 09-99	Noviembre 1999	93 (0)		9.9 – 20.7	2.7 – 33.9
CC 17-99	Diciembre 1999	49 (0)	25 (0)	19.4 – 23.3	0.2 – 31.1
EH 02-00	Marzo 2000	44 (7)a	25 (0)	21.9 – 24.3	3.3 – 34.8
EH 06-00	Julio 2000	54 (2)a		7.9 – 14.9	0.1 – 33.9
OB 04-01	Marzo 2001	43 (6)a		18.1 – 26.1	4.9 – 33.3
EH 07-01	Julio 2001	68 (2)a		10.1 – 15.6	0.7 – 33.9
EH 03-02	Agosto 2002	57 (0)		9.4 – 12.3	0.1 – 33.9
EH 06-03	Diciembre 2003	89 (0)		12.2 – 21.1	0.1 – 33.6
CC 05-04	Febrero-Marzo 2004	27 (13)ab		20.1 – 23.1	0.1 – 29.1
EH 05-04	Julio 2004	91 (0)		9.0 – 13.1	0.1 – 34.1
	Enero 2005	- ①		✕	✕
SC1	Febrero 2005	3 (3)b	2 (0)	22.2 – 24.6	14.0 – 16.5
	Marzo 2005	+ ①		✕	✕
	Abril 2005	+ ①		✕	✕
	Mayo 2005	- ①		✕	✕
EH 08-05	Noviembre 2005	103 (0)		11.6 – 23.5	0.8 – 34.1
CC 12-05	Diciembre 2005	35 (0)	60 (0)	17.5 – 22.8	0.0 – 30.8
SC2,3	Diciembre 2005	6 (0)	6 (0)	18.0 – 24.0	15 – 22.0
SC4,5	Enero 2006	6 (6)b	5 (0)	20.5 – 23.5	16.0 – 19.1
SC6-8	Febrero 2006	6 (6)b	5 (0)	21.1 – 26.5	10.8 – 17.8
CC 01-06	Febrero 2006	42 (20)abc	41 (1)	17.4 – 23.5	17.25 – 34.6
SC9-11	Marzo 2006	4 (4)bcd	6 (0)	21.5 – 22.0	14.2 – 14.8
SC12	Abril 2006	1 (1)bc	2 (0)	20.5 – 21.0	15.5 – 17.8
SC13	Mayo 2006	2 (2)bc	2 (0)	16.0 – 17.1	16.8 – 21.2
EH 04-06	Junio 2006	92 (0)		11.1 – 16.3	2.2 – 34.1
SC 14	Diciembre 2006	3 (0)	2 (0)	✕	✕
SC15, 16	Enero 2007	6 (6)bc	4 (0)	23.5 – 25.5	12.5 – 13.8
SC17, 18	Febrero 2007	5 (5)bc	4 (0)	24.5 – 25.0	12.5 – 13.0
SC19	Marzo 2007	+ ②		✕	✕
SC20	Abril 2007	0 ②		✕	✕
SC21	Mayo 2007	0 ②		✕	✕
SC22	Junio 2007	0 ②		✕	✕

① Miguel Marchi *com. pers.*; ② Muestreos realizados en la playa. OB, EH y CC: campañas INIDEP; SC: campañas realizadas en San Clemente del Tuyú y Mar de Ajó. Entre paréntesis se indica el número de lances con presencia de medusas; a = se registró la biomasa (CPUV); b = se registraron datos de talla y peso; c = se tomaron muestras de las gónadas para análisis de madurez sexual; d = medusas colectadas para desarrollo del ciclo de vida; ✕ = datos no registrados o no disponibles.

2.2 Reproducción sexual

2.2.1 Captura de medusas y análisis macroscópico

Las medusas de *L. lucerna* (n = 318) fueron capturadas durante los períodos febrero-mayo de 2006 y enero-febrero de 2007 (Tabla 2.1; Fig. 2.1) empleando diferentes metodologías: *i*) arrastres demersales a bordo del BIP Capitán Cánepa (CC 01-06, Tabla 2.1) y de las lanchas Mundo Marino I y III (SC 11-19, Tabla 2.1); *ii*) redes de enmalle caladas en las costas de San Clemente del Tuyú y Mar de Ajó (SC 15-18); *iii*) recolección de ejemplares varados en las playas de San Clemente del Tuyú y Mar de Ajó (SC 15-18). Todas aquellas medusas que se encontraran dañadas o presentaran un mínimo grado de descomposición fueron descartadas del análisis del estadio reproductivo. Las medusas en buen estado (n = 295) se pesaron ($g \pm 1.0$) y midieron (diámetro de campana, DC; $cm \pm 0.1$) siempre dentro de las 2 hs de haber sido capturadas. Posteriormente las gónadas fueron expuestas cortando los brazos orales y colocando las medusas con su cara aboral hacia arriba para registrar su coloración. Se tomó una porción de cada gónada (5 - 10 g) y se preservó durante 24 hs en solución Bouin preparada con agua de mar. Luego de la fijación en solución Bouin las muestras fueron mantenidas en etanol 70% hasta preparar el material para su procesamiento histológico.

Para estudiar los posibles sitios donde pueda ocurrir la fertilización (gónadas, cavidades subgenital y gástrica y brazos orales) se examinaron 30 hembras sexualmente maduras bajo lupa o microscopio en búsqueda de huevos fertilizados, embriones o plánulas.

2.2.2 Anál isis histológico

El análisis microscópico de las gónadas de *L. lucerna* se realizó sobre la base del diagnóstico de 295 preparados histológicos. Luego de su preservación en solución de Bouin y alcohol 70%, las porciones de tejido gonadal fueron deshidratadas en concentraciones crecientes de etanol, aclaradas en xylol y embebidas en parafina. Este material fue cortado en forma separada en láminas de 5 µm de espesor y teñido mediante la técnica de hematoxilina-eosina. Los preparados utilizados para la descripción de la gametogénesis fueron cortados con 1 µm de espesor. Las medusas cuyo sexo fue determinado histológicamente fueron agrupadas en 4 categorías definidas por la coloración de sus gónadas.

La relación de sexos se estimó a partir del análisis de los preparados histológicos poniendo a prueba la hipótesis de una relación 1:1 a través de la prueba de χ^2 (Sokal y Rohlf, 1999).

De acuerdo con el diagnóstico histológico las medusas se clasificaron en las siguientes categorías: (1) *medusas sexualmente indiferenciadas* (gametogénesis no iniciada); (2) *medusas sexualmente inmaduras* (gametogénesis iniciada pero sin signos de evacuación de gametas); (3) *medusas sexualmente maduras* (medusas que ya han comenzado a liberar gametas); (4) *medusas en regresión* (gónadas completamente evacuadas y en degradación o reabsorción). El inicio de la gametogénesis se estableció mediante el análisis microscópico de las gónadas mientras que las evidencias de desove se buscaron tanto en los preparados histológicos como en los ejemplares analizados en búsqueda de huevos, embriones o larvas.

En el caso de los individuos correspondientes a las categorías (2) y (3) se determinaron diferentes grados de desarrollo gonadal (o madurez sexual) a partir de la

proporción de ovocitos y folículos espermáticos en diferente grado de desarrollo ($n_{\text{♀}} = 102$; $n_{\text{♂}} = 116$).

- *Hembras*: se establecieron 3 categorías de ovocitos en función de la densidad de gránulos de vitelo y el nivel de basofilia del citoplasma: *i) vitelogénesis temprana (Oi)* (algunos gránulos de vitelo presentes e intenso grado de basofilia); *ii) vitelogénesis intermedia (Oii)* (densidad de gránulos de vitelo y nivel de basofilia intermedios); *iii) vitelogénesis avanzada (Oiii)* (células no basofílicas con gran cantidad de gránulos de vitelo). La diferencia entre cada una de las fases de desarrollo fue claramente visible a nivel de microscopía óptica en la mayoría de los individuos analizados. Sin embargo, en aquellos casos en donde los límites entre *i*, *ii* y *iii* no fueron lo suficientemente claros, la decisión se tomó considerando la caracterización de diámetros que se presenta en la tabla 3.1.

Conjuntamente con las 3 fases de desarrollo descritas anteriormente se identificó un cuarto estadio correspondiente a los componentes que aun no han comenzado la síntesis de vitelo (ovocitos *previtelogénicos*). Sin embargo, se observó que esta fase de desarrollo fue significativamente más abundante que las demás (ANOVA 1F, $p < 0.001$) y que su densidad no varió significativamente ni con la talla de las medusas (Spearman $r = 0.131$; $p = 0.426$; $n = 30$) ni entre meses o áreas de muestreo (ANOVA 2F; $p > 0.05$; ver Tabla 2.1 para mayor detalle). Considerando estos resultados y asumiendo que: a) una fracción de los ovocitos previtelogénicos constituye una reserva de células que nunca comenzarán la vitelogénesis y b) los ovocitos que ya han comenzado la vitelogénesis terminarán el proceso y estarán listos para ser fertilizados; los ovocitos previtelogénicos no fueron considerados para la estimación del estadio de madurez gonadal de las hembras.

- *Machos*: los folículos espermáticos fueron clasificados en tres categorías: I) Folículos relativamente pequeños conteniendo espermatogonias (EG) claramente visibles en sus paredes y espermatocitos primarios (E1) y secundarios (E2) en el lumen; II) Folículos de mayor tamaño que en I, conteniendo espermátidas (ET) y/o espermatozoides (EZ) aún no evacuados; III) Folículos evacuados y reiniciados. En este estadio pueden identificarse EG en las paredes de los folículos, y espermatocitos (E1 y E2) en el lumen los cuales indican que la espermatogénesis se ha iniciado nuevamente luego de evacuar los EZs.

En base a lo expuesto anteriormente, se definieron diferentes grados de desarrollo gonadal en función de las proporciones de *Oi*, *Oii*, y *Oiii* en hembras y de folículos I, II, y III en machos.

2.2.3 Fecundidad relativa (hembras)

La fecundidad relativa se estimó como el número de ovocitos por mm² de tejido gonadal. Para ello, se analizó un mínimo de 3 campos ópticos en cada ovario contándose el número de *Oi*, *Oii*, y *Oiii* en cada uno. El número de ovocitos se estimó para cada hembra realizando el promedio de los campos analizados en cada ovario. El área de cada campo se midió utilizando el programa de análisis de imágenes *ImageJ*. De esta manera se estimó para cada una de las hembras la *fecundidad relativa real* (FRR) representada por el número de *Oiii* por mm² de tejido gonadal.

2.2.4 Variaciones espaciales y temporales en la madurez sexual y la FRR

El análisis de la variación espacial se realizó definiendo dos sectores (Norte y Sur) en función de la distribución de lances de pesca con captura de medusas de la campaña CC 01-06 (febrero 2006). La hipótesis de igualdad de medias correspondiente

a cada variable se puso a prueba mediante una prueba de *t* de Student (Sokal y Rohlf, 1999).

En forma separada se estudiaron las posibles variaciones temporales de la madurez sexual y la fecundidad relativa de las variables mencionadas con la información procedente de las campañas SC (Tabla 2.1) a través de un análisis de varianza de 1 factor (ANOVA 1F) (Sokal y Rohlf, 1999). En caso de haberse observado diferencias significativas ($\alpha = 0.05$) se realizaron contrastes *a posteriori* mediante la prueba de Tukey (Sokal y Rohlf, 1999).

En todos los casos se verificó la normalidad de los datos a través de la prueba de Kolmogorov-Smirnov y la heterocedasticidad con la prueba de Bartlett (Sokal y Rohlf, 1999).

2.3 Dinámica de poblaciones

2.3.1 Obtención del material de estudio

El análisis de los patrones de ocurrencia espacial y temporal, y las estimaciones de biomasa de medusas de *L. lucerna*, se realizaron a partir de la información proveniente de 31 campañas de evaluación pesquera realizadas por el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP) a bordo de los BIP Capitán Oca Balda (OB), Capitán E. Holmberg (EH) y Capitán Cánepa (CC) (de aquí en mas campañas INIDEP) entre julio de 1993 y junio de 2006 alcanzando un total de 1787 lances de pesca (arrastres demersales) (Tabla 2.1; Fig. 2.1).

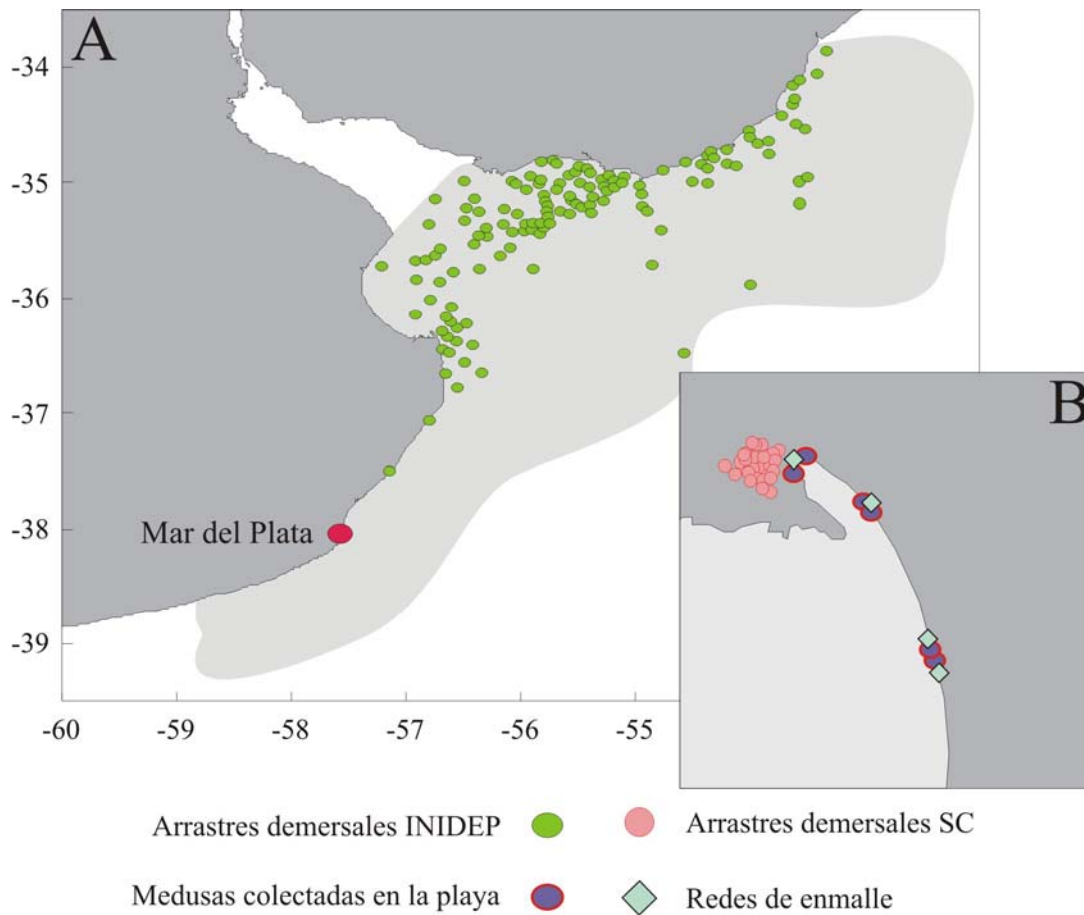


Figura 2.1: Estuario del Río de la Plata y zona marina adyacente. (A) Posición de los lances de pesca con captura de medusas realizados a bordo de los buques del INIDEP. El sombreado gris indica el área cubierta por la totalidad de los lances de pesca (70950 km²). El círculo rojo indica la posición del registro más austral de *L. lucerna*; (B) Posición de los lances de pesca realizados a bordo de las lanchas de Mundo Marino (Arrastres demersales SC), de las redes de enmalle, y de los puntos en donde se recolectaron medusas de la playa. Ver detalles en el texto y tabla 2.1.

El área cubierta por la totalidad de los lances de pesca abarcó aproximadamente unos 20690 mn² (= 70950 km²) (Fig. 2.1A). Adicionalmente, se realizaron campañas a bordo de las lanchas Mundo Marino I y Mundo Marino III en un área restringida al sur de la Bahía Samborombón en los alrededores de Punta Rasa (de aquí en mas campañas SC) (Fig. 2.1B). En este caso también se llevaron a cabo arrastres demersales pero operando en la modalidad de arrastre a la pareja. Se realizaron 18 muestreos bajo esta modalidad entre los meses de diciembre de 2005 y febrero de 2007 (Tabla 2.1; Fig.

2.1B). Por último, y debido a la falta de embarcaciones disponibles, los muestreos del período marzo-junio de 2007 se realizaron explorando las playas de Punta Rasa, San Clemente del Tuyú y Mar de Ajó y recolectando las medusas presentes en las mismas (Tabla 2.1; Fig. 2.1B). Las medusas se capturaron a diferentes horas del día pero en todos los casos durante horas de luz (entre las 6:25 y las 20:00 hs).

2.3.2 Estimaciones de biomasa

Las biomásas se estimaron calculando el volumen barrido por la red considerando que la boca de la misma adquiere durante el arrastre una forma elipsoidal. De esta manera,

$$\text{Volumen barrido} = V = \pi L \times R_1 \times R_2 \quad [\text{m}^3]$$

donde L representa la *distancia barrida* y R_1 y R_2 (los radios de la elipse) representan a su vez, la *distancia entre alas/2* y la *apertura vertical/2*, respectivamente.

Una vez estimado el volumen barrido por la red de pesca se calculó la captura por unidad de volumen (CPUV) ($\text{kg} / 1000 \text{ m}^3$)¹. La CPUV sólo se estimó para las campañas INIDEP.

El análisis de las variaciones espacio-temporales en las capturas se realizó mediante un ANOVA 2F. En caso de diferencias significativas ($\alpha = 0.05$) se realizaron contrastes múltiples *a posteriori* (Prueba de Tukey) (Sokal y Rohlf, 1999). Debido al bajo número de lances de pesca con captura de medusas, las campañas realizadas en invierno no fueron consideradas en el análisis. Asimismo, las campañas SC no fueron tenidas en cuenta por no poder estandarizar las capturas debido a diferencias en los

¹ Unidades comúnmente utilizadas para expresar la biomasa de scyphomedusas.

diseños y metodologías de muestreo. La normalidad y la heterocedasticidad se verificaron con las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Bartlett, respectivamente (Sokal y Rohlf, 1999).

2.3.3 Distribución de frecuencia de tallas

En 14 de las campañas analizadas se registraron datos de talla de las medusas (Tabla 2.1). Los posibles patrones espaciales y temporales en la distribución de la frecuencia de tallas se estudiaron mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Aubone y Hernández, 1997) utilizando el programa KS1 (Aubone, 1995). Previo al estudio de los patrones temporales se investigó la existencia de posibles variaciones espaciales en las tallas de las medusas. Para ello se analizaron los datos provenientes de las campañas CC 05-04 y CC 01-06, únicas dos campañas cuyo diseño de muestreo permitió dicho análisis (Tabla 2.1). Dado que no se registraron diferencias significativas entre las áreas estudiadas (Kolmogorov-Smirnov; $p > 0.05$), los posibles patrones temporales se estudiaron considerando la totalidad de los datos disponibles para cada mes. Asimismo, dado que no se observaron diferencias significativas entre las distribuciones de frecuencias de tallas correspondientes a meses iguales de años diferentes (Kolmogorov-Smirnov; $p > 0.05$), se agruparon los datos de cada uno de los meses para estudiar las variaciones de las tallas a lo largo de la temporada.

2.3.4 Relación talla / peso

Los datos de talla y peso húmedo se analizaron solamente para las campañas INIDEP CC 05-04 y CC 01-06 y las campañas SC ($n_{\text{total}} = 942$) (Tabla 2.1).

Se analizó la relación *talla / peso* para el total de los datos agrupados y en forma discriminada por área (campañas CC 05-04 y CC 01-06) y mes (campañas SC). Se ajustó la variable dependiente (peso) a un modelo lineal, potencial o exponencial, tomando como variable independiente el DC estimándose los parámetros *a* y *b* mediante el método de mínimos cuadrados. Con la finalidad de determinar qué curva presentaba un mejor ajuste, se tuvieron en cuenta los errores medios relativos de los residuos obtenidos a partir de:

$$\text{EMR} = \left| \frac{y_o - y_e}{y_o} \right|$$

donde, EMR representa los errores medios relativos, y_o el peso observado e y_e el peso esperado o teórico. La curva que presentara el menor valor en la suma de cuadrados de los EMR (SEMR) se considera como la de mejor ajuste a los datos.

Las variaciones espaciales se estudiaron entre los sectores norte y sur definidos en función de la distribución de lances de pesca con captura de medusas en las campañas CC 05-04 (marzo 2004) y CC 01-06 (febrero 2006). A su vez, las posibles variaciones temporales se estudiaron en un área restringida a las cercanías de Punta Rasa a partir de los muestreos realizados durante las campañas SC (Tabla 2.1; Fig. 2.1B). Las comparaciones entre curvas se realizaron mediante análisis de covarianza (ANCOVA) considerando el rango de tallas común a cada uno de los pares. En los casos correspondientes, los datos fueron transformados mediante \log_e a fin de lograr una ecuación lineal. En todos los casos se verificó la homocedasticidad mediante la prueba de Bartlett (Sokal y Rohlf, 1999).

2.3.5 Plancton

En 29 de las campañas conjuntamente con los lances de pesca se tomaron muestras con redes de plancton ($n_{\text{total}} = 389$) (Tabla 2.1, Fig. 2.2A,B). El tipo de red utilizada varió según la campaña entre Motoda, Nackthai, Multired o Bongo, todas ellas equipadas con mallas de 330 o 550 μm . Las mismas fueron operadas en arrastres oblicuos u horizontales a diferentes niveles de profundidad. En la mayoría de los casos el material colectado con las redes de plancton se fijó a bordo con una solución de formaldehído 4% para luego ser analizado en el laboratorio. Sin embargo, como la fijación con formol puede dañar severamente las especies gelatinosas, en la campaña CC 01-06 (Tabla 2.1) las muestras de plancton se analizaron a bordo inmediatamente después de su ecolección mientras el material se encontraba vivo.

2.3.7 Temperatura y Salinidad

Conjuntamente con los lances de pesca o plancton, se registraron datos de temperatura y salinidad de superficie y fondo utilizando un CTD *SeaBird* (campañas INIDEP) o un termosalinógrafo (campañas SC).

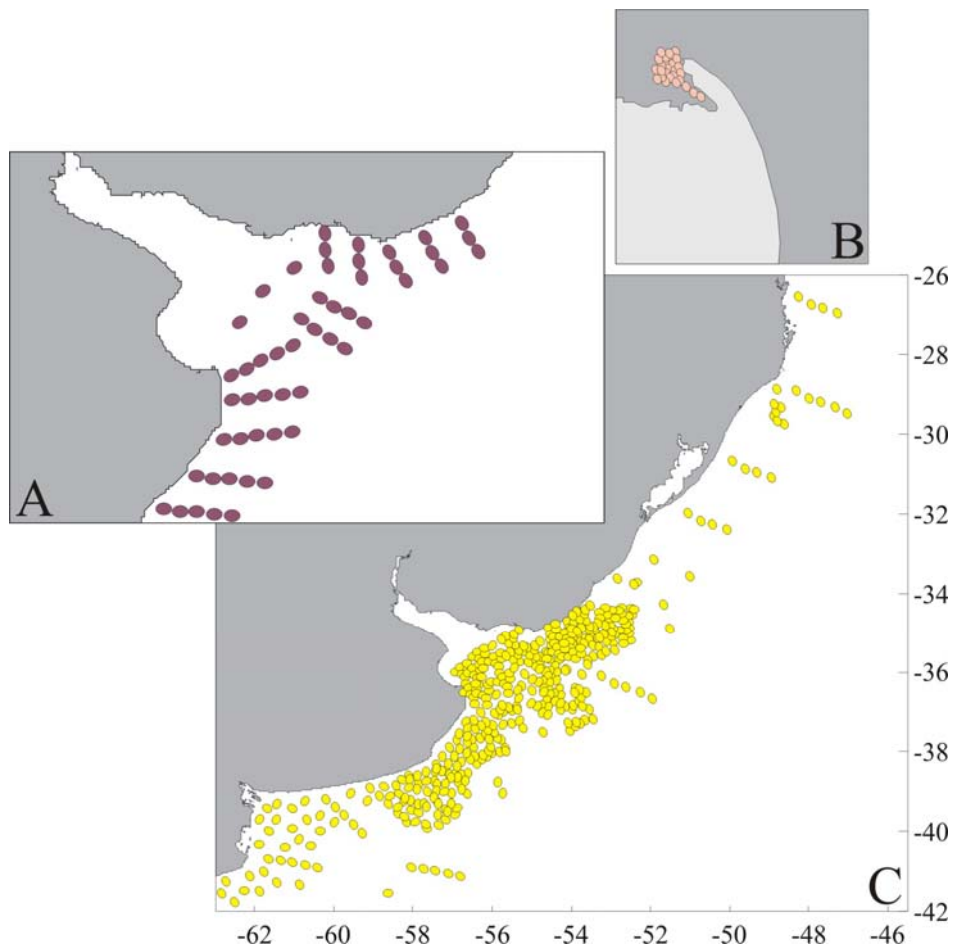


Figura 2.2: Estuario del Río de la Plata y zona marina adyacente. (A) Lances de plancton correspondientes a febrero de 2006 (campana CC 01-06); (B) Lances de plancton realizados durante las campañas SC 1-18; (C) Lances efectuados con redes de plancton en campañas INIDEP; gentileza de C. Rodríguez y E. Gaitán. Ver detalles en el texto y tabla 2.1.

2.4 Pesquería de medusa en Argentina

En Sudamérica, y en particular en Argentina, no existe tradición alguna sobre la pesca y procesamiento de medusas. Por consiguiente, la realización de esta sección comenzó con una revisión de las pesquerías de medusas en el mundo sin haber respetado los patrones tradicionales de una publicación científica.

Para evaluar las posibilidades de desarrollar esta actividad, se consideraron conjuntamente los resultados presentados en las secciones referentes a los aspectos biológicos y ecológicos junto con algunos aspectos socio-económicos (características del producto obtenido y presencia de un sector interesado en desarrollar la actividad). Las técnicas de salado y otras particularidades son en la mayoría de los casos de muy difícil acceso o incluso permanecen secretas. Por consiguiente, fue necesario viajar a Japón, país importador y de larga tradición como productor, para determinar la técnica de procesado y evaluar la calidad del producto obtenido. Allí se convivió con pescadores artesanales de medusas donde tuvimos la oportunidad de participar de la pesca y el procesado artesanal de medusas (Fig. 2.3). También, se visitó una compañía importadora en donde se evaluó el resultado de las primeras pruebas realizadas de procesado de *L. lucerna*.

2.4.1 Revisión bibliográfica

A fin de determinar si en la provincia de Buenos Aires estarían dadas las condiciones mínimas necesarias para poder desarrollar satisfactoriamente una pesquería de medusas se realizó una revisión bibliográfica acerca de esta actividad en el mundo. Se incluyó un listado de las especies de medusas que se explotan comercialmente, de su utilización tanto en la industria alimenticia como en otras industrias, de los métodos de captura, las toneladas pescadas y comercializadas, las técnicas de procesado y las diferentes formas de comercialización.



Figura 2.3: Pesca, procesado y comercialización de medusas en el Mar de Ariake, Kyushu, Japón.

2.4.2 Determinación de la técnica de procesado

La técnica empleada para procesar las campanas de *L. lucerna* se estableció en función de la información disponible en la literatura (Huang, 1986, [1988], 1988; Kuthalingam et al., [1988]; Rudloe, 1996, 1997; Omori y Nakano, 2001; Hsieh et al., 2001).

2.4.3 Captura de las medusas

Las medusas fueron capturadas en enero de 2005 a bordo de las embarcaciones Mundo Marino I y Mundo Marino III, en las proximidades de Punta Rasa, Bahía Samborombón (Fig. 2.1B). La metodología de captura se restringió a la empleada

rutinariamente por las embarcaciones de Mundo Marino para la captura de peces y consistió en arrastres demersales a la pareja.

Una vez en cubierta, las medusas que no sufrieron daños durante el arrastre se mantuvieron al resguardo de los rayos solares directos. Dada la imposibilidad de trabajar a bordo, el procesamiento de las medusas se comenzó al regresar a puerto, entre 3 y 5 hs de después de su captura.

En esta etapa piloto sólo se realizaron pruebas de procesado de campanas dado que poseen un precio más elevado que el de los brazos orales (Omori y Nakano, 2001). Las campanas de las medusas procesadas se llevaron a Japón para la evaluación de su calidad por parte de especialistas de una empresa japonesa (Kanetoku Corporation, Kobe) dedicada a la importación de medusas.

2.4.4 Composición proximal

Para el estudio de la composición proximal de *L. lucerna* (campana y brazos orales; n = 5) las muestras fueron congeladas en el laboratorio de Mundo Marino y mantenidas en el freezer hasta su utilización en el laboratorio de Tecnología de Alimentos del INIDEP. Previo al congelado se separaron los brazos orales de la campana a fin de analizarlos en forma diferenciada. Una vez en el laboratorio las muestras fueron descongeladas a temperatura ambiente y homogeneizadas. De cada homogenato se extrajeron las alícuotas correspondientes a brazos orales y campana y se cuantificaron grasas, proteínas, humedad y cenizas como se describe a continuación. Todos los análisis se realizaron por duplicado.

Técnicas de cuantificación utilizadas:

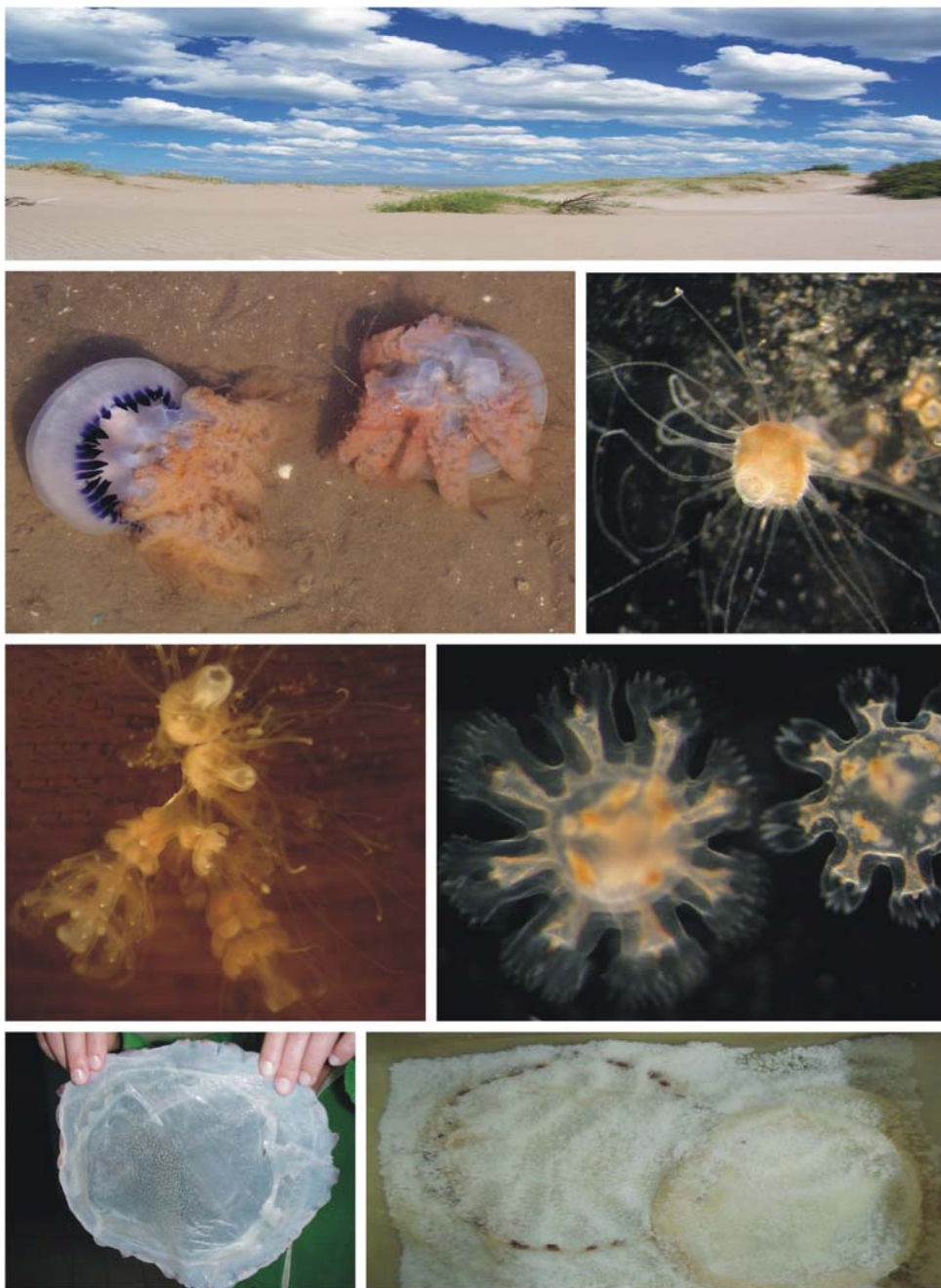
- *Proteínas:* Cuantificación de nitrógeno total a través del método semi micro Kjeldahl (JICA/ITP, 1982).
- *Grasas:* Cuantificación de grasa libre a través del método de extracción de Twisselmann. Medio de extracción éter de petróleo, libre de peróxido, hasta su agotamiento. Evaporación del medio de extracción, secado del extracto y pesado luego de enfriado (30-65 °C) (Antonacopoulos, 1968).
- *Cenizas:* Calcinación de la muestra en mufla eléctrica a 600 °C a fin de obtener los minerales presentes en ella (modificado a partir del método propuesto en JICA/ITP, 1982).
- *Humedad:* Contenido de humedad por diferencia de peso al evaporarse el agua contenida en la muestra mediante convección de aire caliente (105 °C) hasta peso constante (modificado a partir del método propuesto en JICA/ITP, 1982).

Los datos correspondientes a campana y brazos orales se compararon mediante una prueba de *t* de Student (Sokal y Rohlf, 1999). Previamente se analizó la normalidad de los mismos mediante la prueba de Bartlett (Sokal y Rohlf, 1999).

2.4.5 Caracterización socioeconómica del sector

La evaluación de las características socioeconómicas de los pescadores bonaerenses se realizó en función del diagnóstico realizado por Errazti y Bertolotti (1998) y Errazti et al. (1998), y de entrevistas con los pescadores durante las campañas SC.

RESULTADOS



3.1 Ciclo de vida

L. lucerna presenta un ciclo de vida metagenético con sus fases medusoides y polipoides características (Fig. 3.1). Del huevo fertilizado emerge una larva plánula de vida libre que se asienta rápidamente y metamorfosea en un pequeño pólipo de 4 tentáculos. Los pólipos crecen y se multiplican asexualmente mediante la formación de estructuras de resistencia denominadas podocistos y, bajo determinadas condiciones ambientales, producen y liberan al medio circundante efiras a través del proceso denominado estrobilación. Luego de liberar las efiras, los estróbilos recuperan la morfología típica de los pólipos siendo capaces de repetir el proceso hasta 5 veces en un lapso de 4 meses. Durante este período, a partir de un solo pólipo se generaron entre 50 y 60 efiras. El tiempo transcurrido desde la fertilización hasta la liberación de las primeras efiras fue de 46 días.

3.1.1 Gónadas

La totalidad de las medusas colectadas presentaron las gónadas coloreadas siendo los testículos de color verdoso y los ovarios de diferentes tonalidades de marrón.

De las 28 medusas recolectadas (14.8 ± 1.3 cm diámetro de campana) 16 fueron machos y 12 hembras. Todos los ovarios contenían ovocitos de diferentes tamaños cuyo diámetro varió entre 30 y 120 μm (Fig. 3.2A). En aquellos ovocitos de entre 60 y 120 μm se observó una vesícula germinal indicando que la ovogénesis estaba detenida en la Profase de la Meiosis I. Todos los machos presentaron folículos espermáticos con espermatozoides ya desarrollados (Fig. 3.2B).

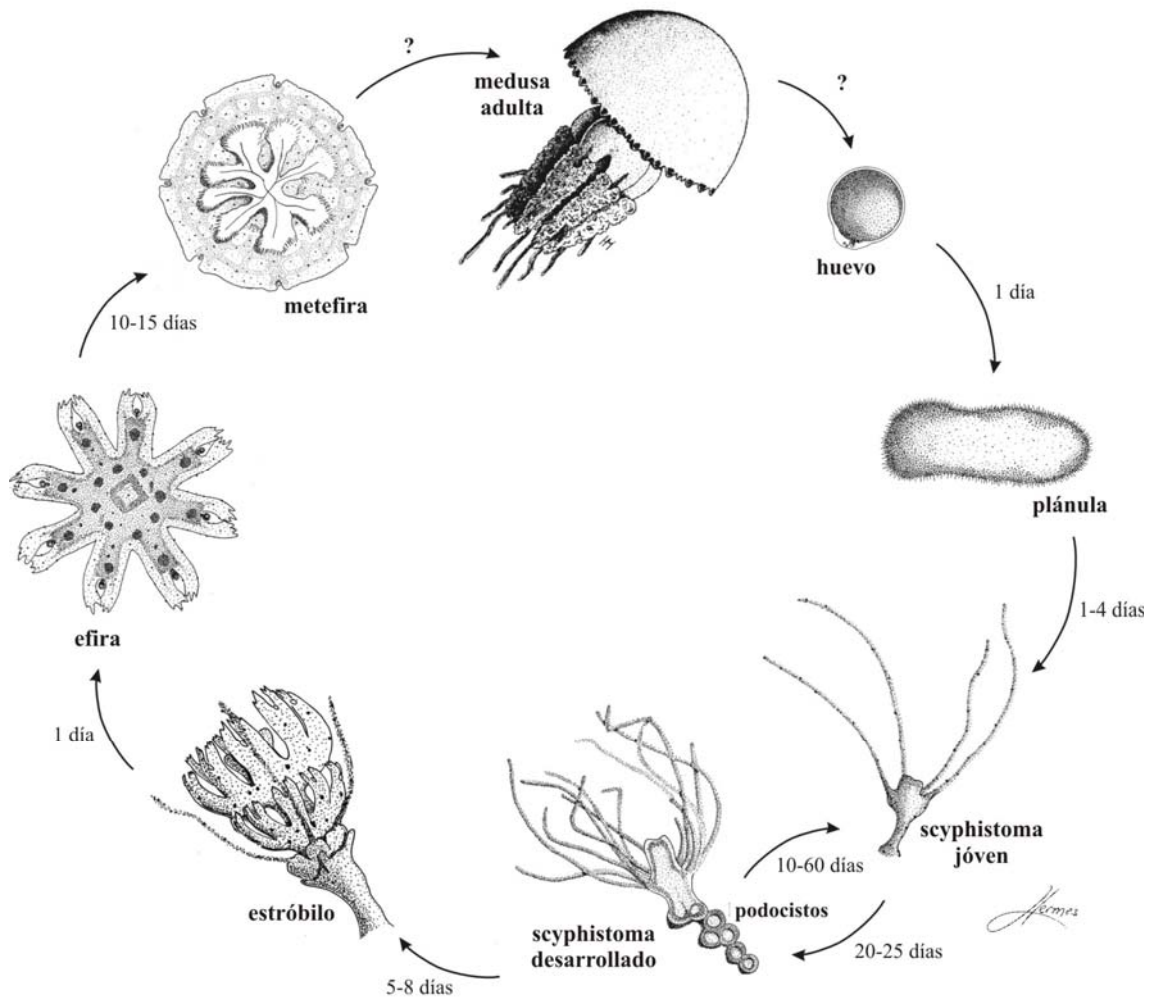


Figura 3.1: Esquema del ciclo de vida de *Lychnorhiza lucerna*. Se indica la duración entre etapas del ciclo (el punteado significa sombras, no pigmentación). Tomado de Schiariti et al. (en prensa).

3.1.2 Huevos y plánulas

Los huevos (ovocitos fertilizados) se observaron entre 1 y 3 días después del comienzo de la incubación. Su diámetro fue aproximadamente el mismo que el de los ovocitos en su máximo estado de desarrollo. Sin embargo, se diferencian de estos últimos por presentar los 2 lóbulos polares ya descargados en el espacio previtelino de unos 4 μm de espesor (Fig. 3.2C).

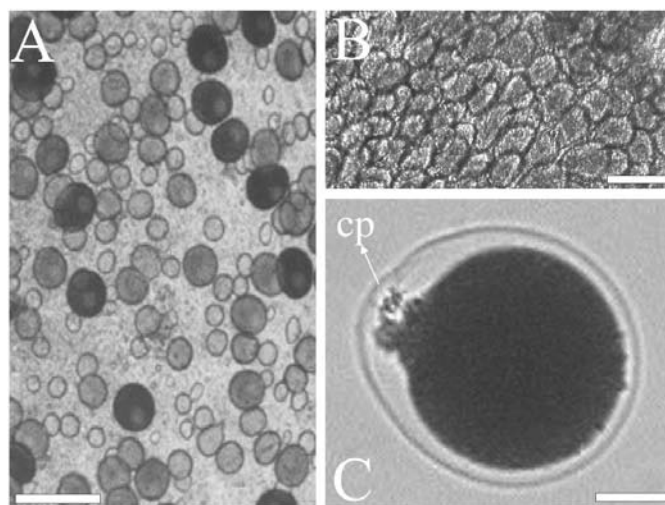


Figura 3.2: *Lychnorhiza lucerna*. (A) Ovocitos; (B) Folículos espermáticos; (C) Huevo fertilizado con cuerpos polares. cp = cuerpos polares. Escala = 140 μm (A, B); 60 μm (C).

Las primeras plánulas fueron observadas 24 hs después de la fertilización. Las mismas son de forma elongada, con el extremo anterior redondeado y algo más engrosado que el posterior, levemente comprimido. Su diámetro varió entre 95 y 207 μm de largo y 39 y 54 μm de ancho ($n = 10$). No se observaron estructuras bucales por lo que se asumió que son lecitotróficas.

Las plánulas se mantuvieron en movimiento durante 3 hs aproximadamente hasta asentarse. Durante la natación las larvas permanecieron rotando sobre su eje longitudinal gracias a la acción de cilias que cubren su superficie. Las plánulas se adhirieron sobre todos los sustratos ofrecidos con excepción del canto rodado (Fig. 3.3). No obstante, se observó que el 80% de las mismas se adhirió a la interfase agua-aire (Fig. 3.3A, B). Por otro lado, el 15% se asentó sobre acrílico (Fig. 3.3A, C), el 3% sobre vidrio (Fig. 3.3A) y el 2% restante sobre las valvas de *M. isabelleana* (solamente sobre la cara externa de la valva) (Fig. 3.3A, D). De esta manera, la densidad de pólipos fijados en la interfase agua-aire fue significativamente mayor a la estimada para todos los otros sustratos provistos ($p < 0.001$). No se observaron diferencias significativas entre

la densidad de pólipos adheridos sobre vidrio, acrílico y valvas de *M. isabelleana* ($p > 0.05$) (Fig. 3.3A).

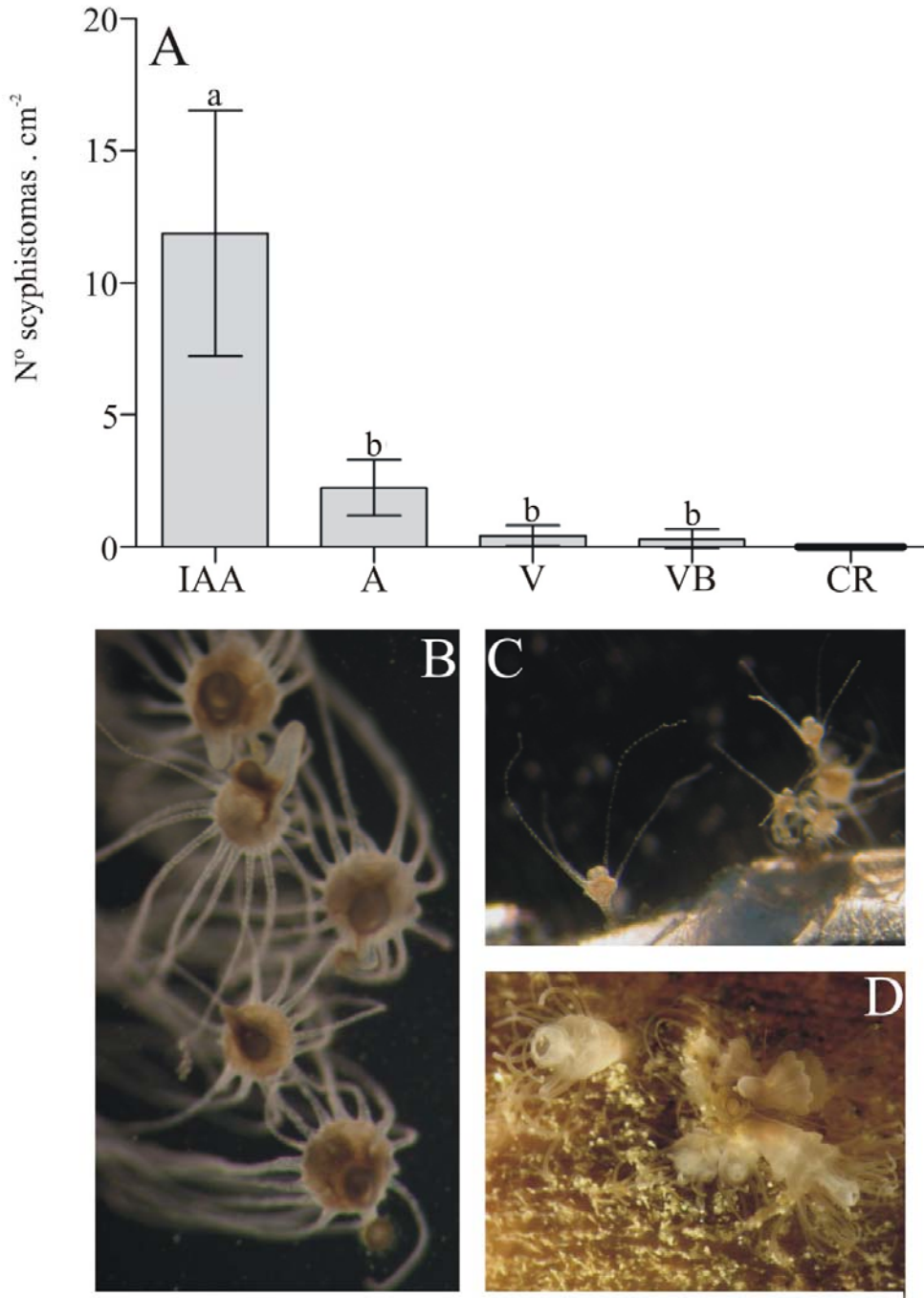


Figura 3.3: *Lychnorhiza lucerna*. Densidad media de scyphistomas (\pm SD) fijados sobre los diferentes sustratos. IAA: interfase agua-aire; A: acrílico; V: vidrio; VB: valvas; CR: canto rodado (sin pólipos en esta superficie). Letras iguales significan diferencias no significativas con $\alpha = 0.05$. Scyphistomas fijados sobre la interfase agua-aire (B), acrílico (C), y valvas de *Mactra isabelleana* (D).

3.1.3 Pólipos (*scyphistomas*)

Los primeros pólipos se observaron 24 hs después del asentamiento de las plánulas. Los mismos, de cuerpo cónico y color blanco translúcido, poseen 4 tentáculos cargados de baterías de nematocistos (Fig. 3.4A). La longitud (altura) de los pólipos en este estado de desarrollo varió entre 180 y 220 μm (medida desde el disco pedal al extremo de la boca) con un cáliz de aproximadamente 90 μm de ancho. Los 4 primeros tentáculos surgen simultáneamente del extremo distal del cáliz formando 4 ángulos perirradiales en el margen distal del peristoma (Fig. 3.4A). Los siguientes 4 tentáculos aparecen uno a uno en posiciones alternadas entre los 4 tentáculos iniciales (interradiales) (Fig. 3.4B). Luego de formarse los 8 tentáculos perirradiales e interradales, surgen nuevos tentáculos entre los 8 originales, sin ningún orden particular identificado, hasta alcanzar un máximo de 22 (Fig. 3.4C).

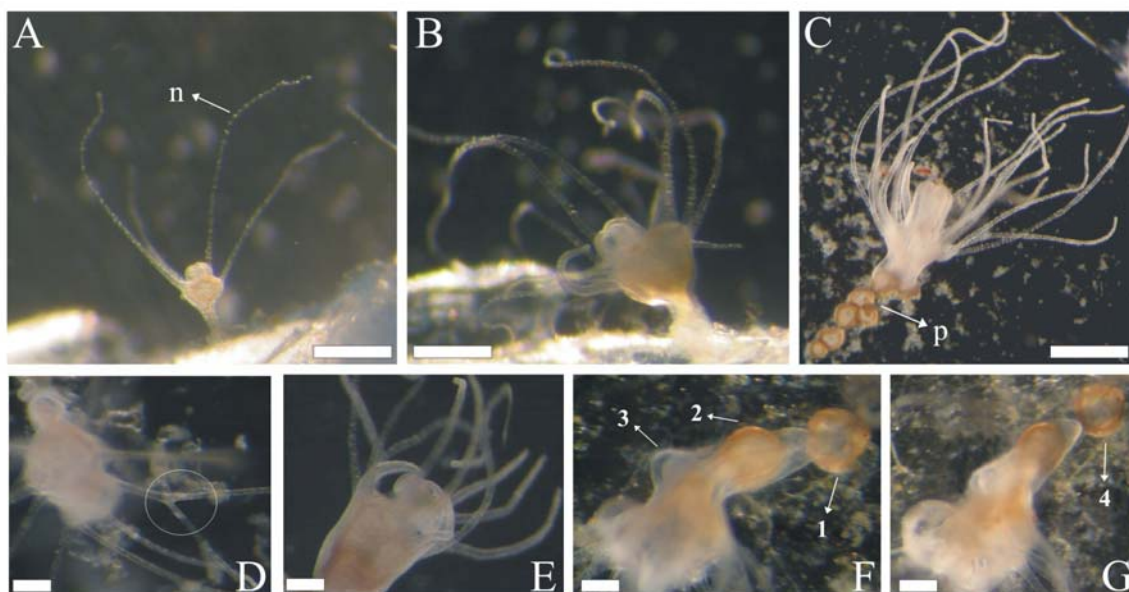


Figura 3.4: Estadios de desarrollo de los scyphistomas de *Lychnorhiza lucerna*. (A) Scyphistomas recién metamorfoseados de 4 tentáculos; (B) Scyphistomas de desarrollo intermedio de 8-10 tentáculos, ≈ 6 días después del asentamiento; (C) Scyphistomas completamente desarrollados con 18-22 tentáculos, ≈ 25 días después del asentamiento; (D) Scyphistoma presentando un tentáculo ramificado (círculo); (E) “Limpieza de tentáculos” frecuentemente observada en todos los estadios de desarrollo; (F-G) Formación simultánea de 3 podocistos. Se indica el orden de formación de los mismos 1-2-3. El (4) indica que el scyphistoma ha liberado ya el primer podocisto y lo ha dejado atrás. Ver detalles en el texto. n = baterías de nematocistos; p = podocistos; Escalas = 200 μm (A, E, F); 400 μm (B, D); 650 μm (C).

La proboscis, al igual que el resto del cáliz, tiene la capacidad de expandirse ampliamente de manera tal que el pólipo es capaz de ingerir presas mayores que su propio cuerpo. Se han observado pólipos de 4 tentáculos ingiriendo rotíferos de aproximadamente 240 μm de largo y digerirlos completamente en pocas horas.

Los pólipos de desarrollo intermedio, con 8-10 tentáculos, fueron observados unos 6 días después de la fijación de las plánulas (Fig. 3.4B). La longitud de estos pólipos varió entre 700 y 1000 μm con un cáliz de 300 a 600 μm de ancho. La boca, muy elástica y protuberante, ocupa la mayor parte del disco oral. En esta etapa del desarrollo son capaces de ingerir nauplii de artemia de hasta 500 μm de largo y 160 μm de ancho.

Los scyphistomas alcanzaron su máximo desarrollo a los 20-25 días de la fijación de las plánulas. En este estado de desarrollo los pólipos presentaron entre 18 y 22 tentáculos, y una longitud de hasta 1500 μm con un cáliz de entre 550 y 800 μm (Fig. 3.4C).

Cuando los pólipos están relajados todos sus tentáculos se encuentran extendidos alcanzando su máxima extensión, la cual alcanza hasta 2,5 veces el largo del cuerpo.

Los pólipos se adhieren al sustrato a través de un disco pedal ubicado en la base del pedúnculo (Fig. 3.4C, F, G). Se observó que, en caso de desprenderse del sustrato, los pólipos tienen la capacidad de volver a adherirse al mismo a los pocos días a través del disco pedal original o de la formación uno nuevo en el extremo de un estolón que se desprende del pedúnculo.

Los pólipos de *L. lucerna* presentaron una gran voracidad siendo capaces de atrapar e ingerir varias presas en pocos minutos. Por ejemplo, un pólipo de 22 tentáculos capturó 7 nauplii de artemia y 2 rotíferos en menos de 30 segundos y los ingirió en un lapso de 3,2 minutos. Tan pronto como el tentáculo hace contacto con la presa, se

contrae rápidamente llevando la presa hacia la boca. Al mismo momento la boca se mueve en dirección al tentáculo que atrapó la presa, y se abre ampliamente a fin de ingerir la presa e introducirla en la cavidad gastrovascular. Cuando una segunda presa hace contacto con algún tentáculo antes de que la primera haya sido ingerida, ese tentáculo permanece contraído sosteniendo la presa hasta que la primera haya sido completamente ingerida. Entonces, el pólipo mueve la boca hacia la segunda y así hasta ingerirlas todas.

Se ha observado que los pólipos después de alimentarse suelen realizar lo que podría denominarse una “limpieza de tentáculos”. Los tentáculos son llevados hacia la boca e introducidos en la misma repetidas veces tal como se ilustra en la figura 3.4E.

3.1.4 Podocistos

Los pólipos de *L. lucerna* forman sus podocistos a través de estolones. El podocisto, de color amarillento y forma de cráter (Fig. 3.4F), se forma en el extremo de un estolón que emerge de la base del pedúnculo y se adhiere al sustrato a una distancia de entre 0.23 y 0.85 mm del mismo. Entonces, el pólipo se mueve al nuevo sitio dejando un podocisto en la posición original (Fig. 3.4C, F, G). En varias oportunidades se observó la formación simultánea de más de un podocisto (Fig. 3.4F, G).

El diámetro de los podocistos varió entre 200 y 444 μm ($n = 50$; media = $319 \pm 77 \mu\text{m}$). Se observó que un solo pólipo produjo 17 podocistos lo cual significó un movimiento de *ca.* 3.4 mm del sitio original en dónde estaba asentado. De esos 17 podocistos emergieron 3 nuevos pólipos los cuales, a su vez, produjeron nuevos podocistos.

3.1.5 Estrobilación

La primer evidencia del comienzo de la estrobilación aparece con la segmentación del cáliz del estróbilo en desarrollo (Fig. 3.5A). Aproximadamente 5 días después, comienza a formarse una suave incisión circular en la base de los tentáculos (Fig. 3.5B). Esta incisión se va profundizando progresivamente durante las 30 horas siguientes, hasta aparecer una segunda incisión próxima a la primera. Cada una de las incisiones define un segmento que representa una efira incipiente (Fig. 3.5C, D). A las 24 horas de la aparición de la segunda incisión comienzan a verse los ropalios y los labios marginales con estatocistos bien conspicuos y brillantes. En este momento las efitras comienzan a pulsar contrayendo sus labios marginales.

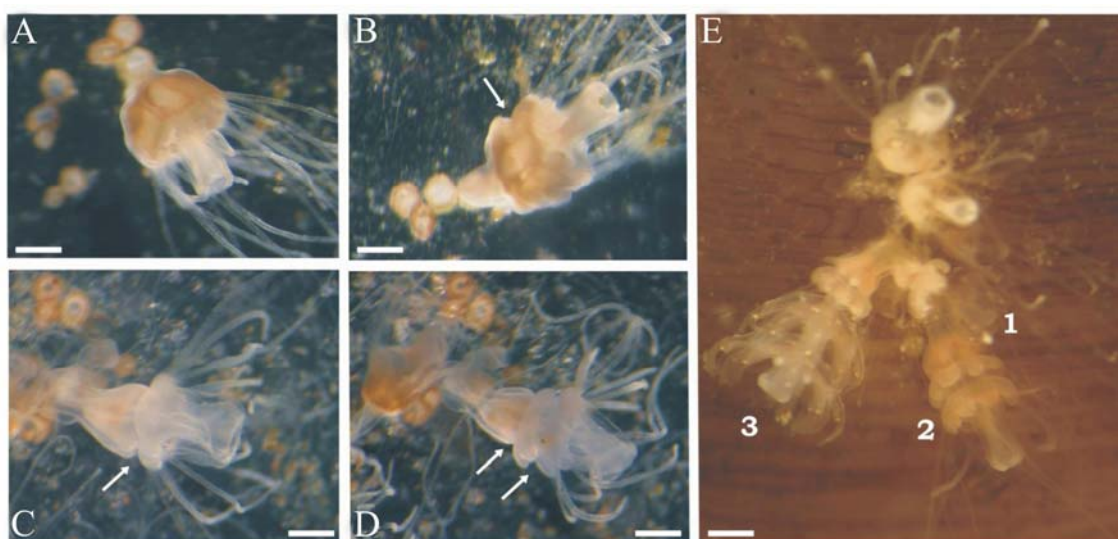


Figura 3.5: (A-E) Secuencia de desarrollo del estróbilo de *Lychnorhiza lucerna*. Las flechas indican las incisiones en el cáliz que definen los segmentos que representan efitras incipientes; Tres estróbilos (1, 2, y 3) con diferentes grados de desarrollo. Escalas = 300 μm .

Se observó que los estróbilos se alimentan y producen podocistos durante la estrobilación. En casi todos los casos se produjeron 3 efitras por evento de estrobilación. Solamente en 2 ocasiones se observó la formación de 1 sola efira (estrobilación monodisco) y en ambos casos la misma presentó malformaciones y murió a los pocos

días de ser liberada. En consecuencia, la estrobilación en *L. lucerna* es del tipo polidisco con la formación de 3 efitas. El proceso completo, desde la segmentación del cáliz hasta la liberación de las efitas se desarrolló en aproximadamente 8 días. Bajo condiciones de alimentación no limitantes, se observó que los pólipos fueron capaces de estrobar hasta 5 veces durante el desarrollo del experimento (4 meses).

3.1.6 Experimento de inducción de la estrobilación

Los primeros estróbilos fueron observados 46 días después del comienzo del experimento en 4 de los 13 recipientes originalmente mantenidos a temperatura constante (22 °C). De los 9 restantes, sólo se observó la formación de efitas en los 4 que fueron sometidos a una temperatura 6 grados menor durante 30 días (Fig. 3.6).

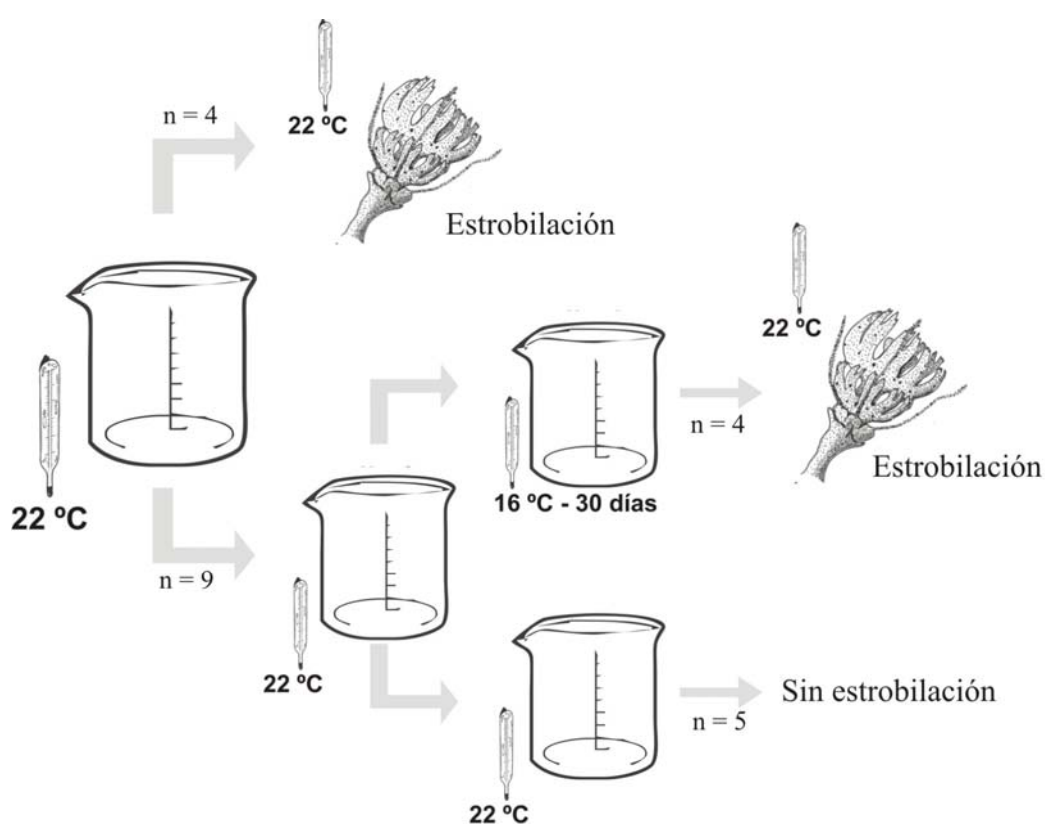


Figura 3.6: *Lychnorhiza lucerna*. Experimento de inducción de estrobilación. Se indica el número de recipientes mantenidos a temperatura constante y sometidos a un descenso de temperatura.

3.1.7 Efiras

Las efiras recién liberadas midieron entre 1.4 y 1.9 mm de diámetro, medido entre los extremos de los lóbulos marginales. En casi todos los casos las efiras presentan 8 lóbulos marginales, cada uno con 2 labios y 1 ropalio (Fig. 3.7A). A su vez, los labios terminan en un número variable de proyecciones apicales que varió entre 2 y 9 (Fig. 3.7A). Las hendiduras ropalares presentaron forma de U y su largo fue aproximadamente 2 veces su ancho (Fig. 3.7B).

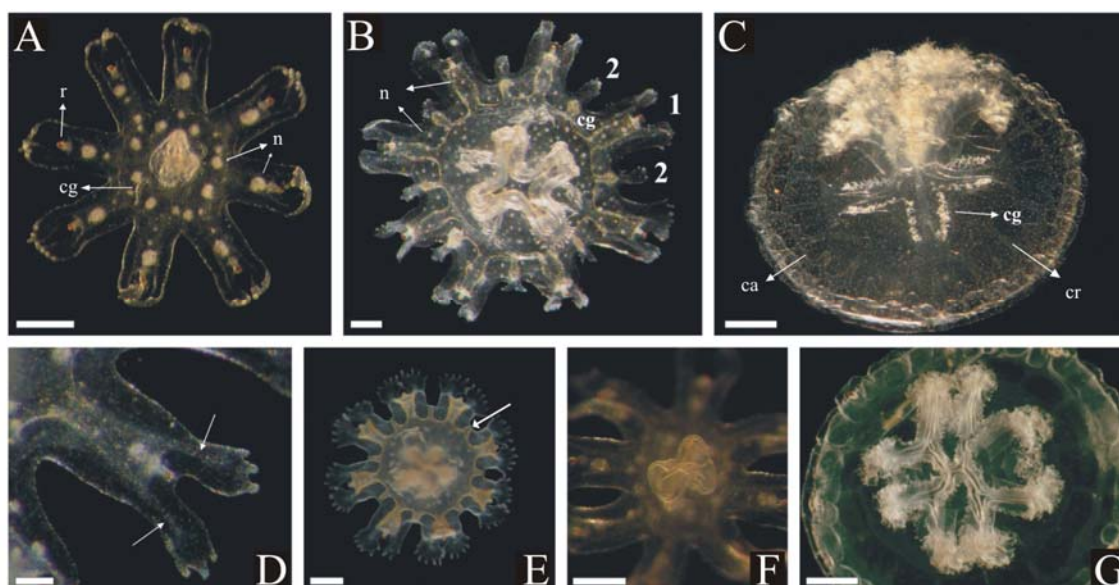


Figura 3.7: *Lychnorhiza lucerna*. (A-C) Secuencia de desarrollo de las efiras (A) Vista oral de una ephyra recién liberada con el arreglo espacial típico de sus baterías de nematocistos (n); (B) Ephyra de 4-5 días con lóbulos primarios (1) y secundarios (2) y baterías de nematocistos reducidas en tamaño y dispersas por toda la campana; (C) metefira de 12 días post-liberación con su canal anular (ca) y sus canales radiales (cr) aún en desarrollo; (D) Detalle de las hendiduras ropalares y los canales radiales en una ephyra recién liberada. Las flechas indican las proyecciones laterales que se extienden a ambos lados del labio; (E) Ectodermo coloreado luego de la ingestión de artemias. Las flechas indican los canales radiales en formación; (F) Manubrio de forma irregular en una ephyra recientemente liberada; (G) Brazos orales en una metefira bifurcados en 8 ramas. cg = cirros gástricos. Escalas = 300 μ m (A, B, E, F); 100 μ m (D); 1 mm (G); 2 mm (C).

Aunque se observaron algunas efiras con más o menos de 8 lóbulos marginales (entre 4 y 12), todas ellas murieron a los pocos días de ser liberadas por lo que se las consideró como anómalas (Fig. 3.8).

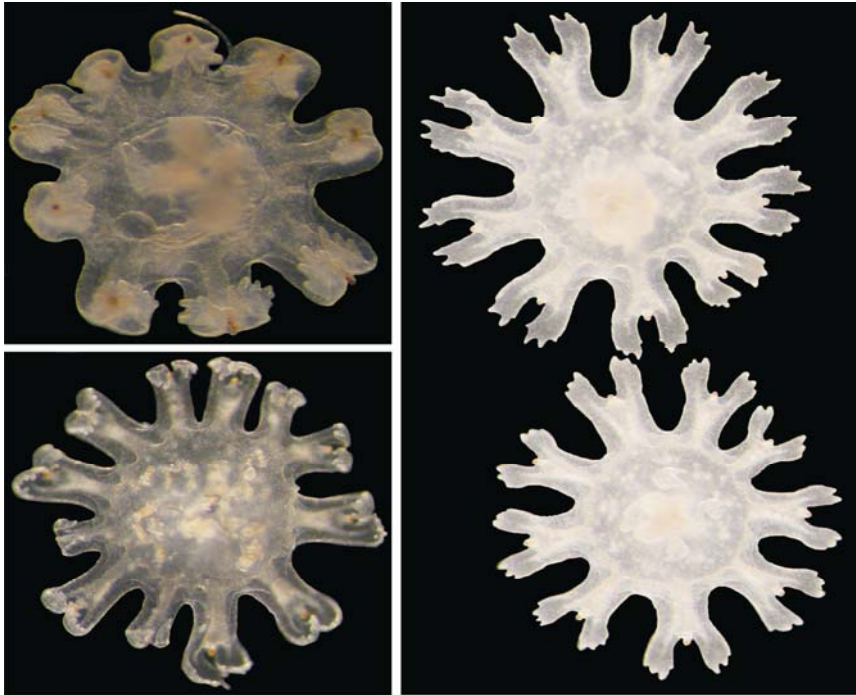


Figura 3.8: Algunas de las anomalías observadas en las efitras de *Lychnorhiza lucerna*.

Los canales radiales presentan un borde que se hace recto en el lugar del ropalio y se continúa a través de 2 proyecciones laterales suaves que se extienden a ambos lados de los labios (Fig. 3.7D). Se observaron 1 o 2 cirros gástricos por cuadrante en la cavidad gastrovascular.

Inicialmente el manubrio presenta en vista ventral una forma algo circular e irregular (Fig. 3.7F). A medida que avanza el desarrollo, el manubrio se alarga y comienza a verse una constricción que lo divide longitudinalmente en 4 partes (Fig. 3.7B). Posteriormente, esta constricción se profundiza dando lugar a la formación de 4 brazos orales.

En las efitras recién liberadas se observan baterías de nematocistos que se disponen en la exumbrella formando un patrón bien definido: las baterías de

nematocistos forman un arreglo de dos círculos concéntricos; el círculo interno rodeando el manubrio y el externo rodeando los lóbulos marginales (Fig. 3.7A).

Las efitas son generalmente transparentes. Por lo tanto, al ingerir nauplii de artemia puede observarse que el endodermo adquiere una coloración anaranjada (Fig. 3.7E). Al alcanzar 3-4 mm, comienzan a desarrollarse lóbulos secundarios en los planos adradiales y las baterías de nematocistos se dispersan periféricamente por toda la campana al mismo tiempo que se reduce su tamaño (Fig. 3.7B).

Luego de atrapar una presa con sus nematocistos, la efitra extiende su manubrio hacia la presa y la ingiere. Una vez dentro del cuerpo de la efitra, la presa es sujeta con los cirros gástricos hasta completar la digestión. Se observó que efitras de desarrollo avanzado son capaces de capturar e ingerir hasta 9 nauplii de artemia uno tras otro en el lapso de 3 minutos.

Las efitras alcanzaron el estadio de metefira entre 7 y 12 días después de ser liberadas. En este estadio los lóbulos secundarios alcanzan la longitud de los primarios dándole a la campana una forma poligonal (Fig. 3.7C, G). Simultáneamente, la mesoglea (muy delgada en efitras recién liberadas) aumenta su espesor otorgándole a la metefira el aspecto de campana más semejante al de una medusa adulta y comienza a observarse más claramente el canal anular a lo largo del margen de la campana (Fig. 3.7C). Los 4 brazos orales vuelven a dividirse cada uno en dos, llegando a 8 en la metefira (Fig. 3.7G)¹. En el estadio de desarrollo más avanzado registrado en este trabajo, las metefiras alcanzaron un diámetro de hasta 14 mm (20 días post-estrobilación).

¹ Luego volverán a dividirse hasta alcanzar las 16 ramas presentes en la medusa adulta.

3.2 Reproducción sexual

L. lucerna es una especie dioica que presenta dimorfismo sexual en el color de sus gónadas: testículos blanco-verdosos y ovarios amarronados, con una amplia variedad de tonalidades en ambos sexos. No obstante, a fin de obtener un criterio de clasificación confiable, sólo se consideraron 4 colores fácilmente identificables (Fig. 3.9). A pesar de que ambos sexos presentaron todas las variaciones observadas, existieron importantes diferencias en la frecuencia de colores entre sexos: El 88% de las gónadas blancas y verdosas fueron machos mientras que el 72% de las amarronadas fueron hembras (Fig. 3.9). Considerando las gónadas blancas y las verdosas como testículos y las amarronadas como ovarios se obtuvo un 78.4% (n = 192) de aciertos en la determinación macroscópica de sexos. Entre las determinaciones erróneas, el 17.6% (n = 43) fueron machos con testículos amarronados y el restante 4.1% (n = 10) correspondió a hembras con ovarios blancuzcos o verdosos (Fig. 3.9).

Más allá del color de las gónadas, *L. lucerna* no presenta ningún otro carácter que permita determinar el sexo macroscópicamente. Las medusas de esta especie son de color blanco-transparente y presentan los bordes de la campana con lóbulos marginales que pueden ser de color azul-violáceo o blanco (Fig. 1.1B). Sin embargo, las variaciones en esta coloración no se relacionaron con el sexo (χ^2 -test $p > 0.05$).

No se hallaron ovocitos, huevos fertilizados, embriones, ni efiras en ninguna de las hembras analizadas.

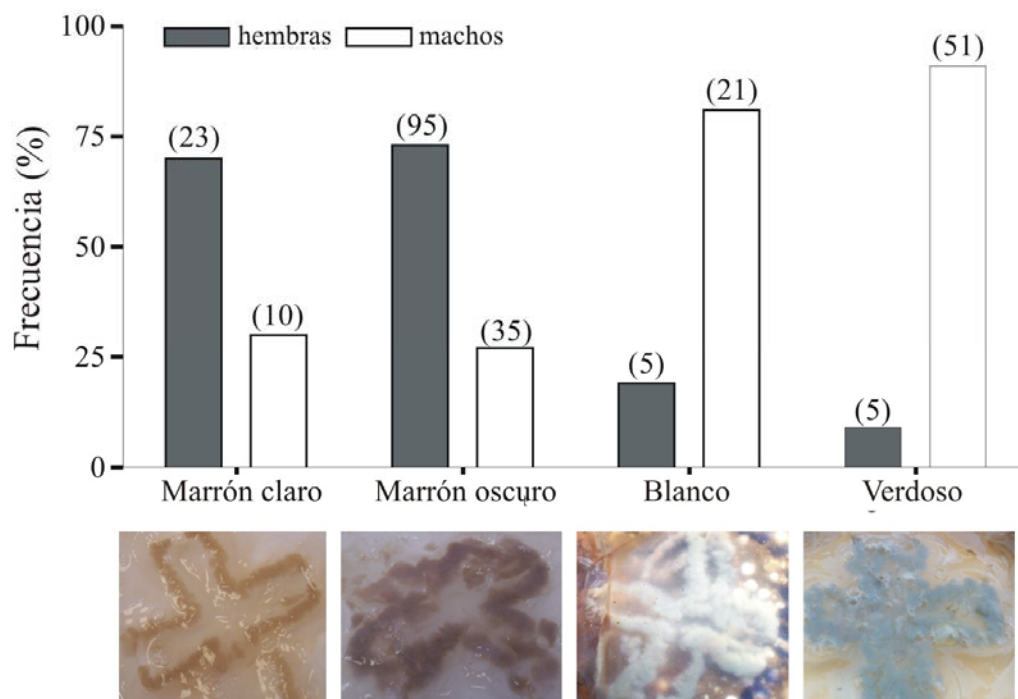


Figura 3.9: Frecuencia porcentual de aparición de las diferentes coloraciones observadas de las gónadas de *Lychnorhiza lucerna*. Entre paréntesis se indica el número de ejemplares observados en cada caso.

3.2.1 Estructura de las gónadas

Las gónadas de *L. lucerna* se originan en el epitelio gastrogenital, es decir, son de origen endodérmico. El epitelio gastrogenital separa la cavidad gástrica de la cavidad subgenital que en corte transversal aparece en forma de cruz (Fig. 3.9). La cavidad subgenital se ubica entre la subumbrella y el disco oral y se abre al exterior a través de 4 aberturas subgenitales (*ostia*) que se ubican entre los pilares orales (Fig. 3.10). Cada una de las 4 gónadas se ubica dentro de una bolsa gástrica en posición interradianal (Fig. 3.10). Las 4 bolsas gástricas se encuentran, por lo tanto, colgando en los interradius entre los pilares orales. Dentro de las bolsas gástricas en desarrollo las gónadas se van formando por la migración de células desde el endodermo gástrico hacia la mesoglea (Fig. 3.10D). Una vez desarrolladas, las gónadas yacen sobre las bolsas gástricas siendo claramente visibles a través de la campana en forma de cruz (Fig. 3.9 y 3.10G).

Las gónadas están formadas por tres capas en sección transversal. Contiguamente a la cavidad gastrovascular se encuentra la capa endodérmica que se forma por la continuación directa del endodermo de la cavidad gástrica; por debajo aparece la mesoglea e internamente a la mesoglea (de la cara subumbrelar) y separando a ésta de la cavidad subgenital, se encuentra el epitelio subgenital (Fig. 3.10).

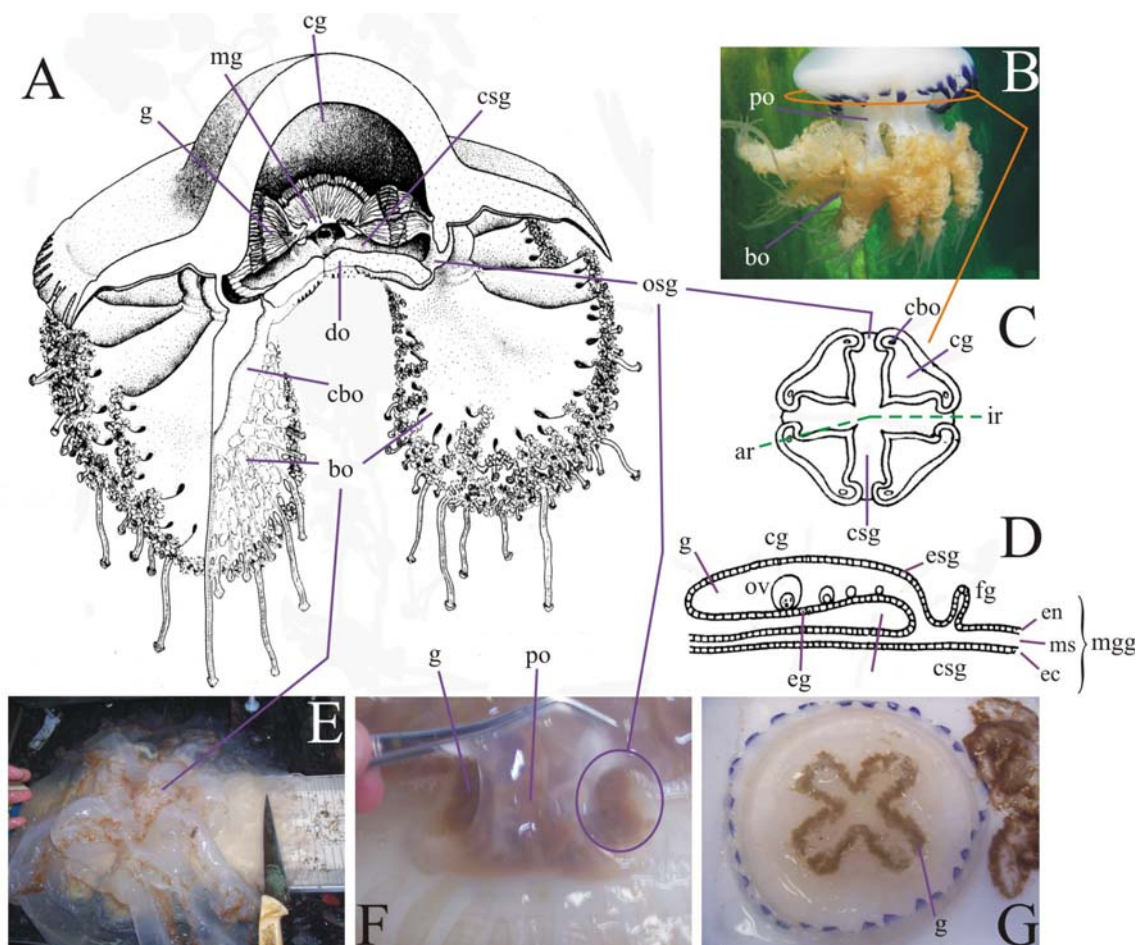


Figura 3.10: *Lychnorhiza lucerna*. Esquema de la anatomía interna con especial énfasis en la estructura de las gónadas. (A) Representación esquemática de las secciones inter- y adradiales; (B) Ejemplar adulto de 18 cm; (C) Corte transversal a través de la cavidad subgenital; (D) Corte longitudinal de la gónada (ovario); (E) Vista subumbrelar de una medusa adulta; (F) Detalle de un pilar oral y su abertura subgenital; (G) Vista subumbrelar luego de remover los brazos orales. g = gónada; mg = membrana gastrovascular; cg = cavidad gastrovascular; csg = cavidad subgenital; do = disco oral; osg = abertura (ostium) subgenital; po = pilar oral; bo = brazos orales; cbo = canal del brazo oral; ar = adradius; ir = interradius; esg = epitelio subgenital; fg = filamento gástrico; mgg = membrana gastrogenital; en = endodermo; ms = mesoglea; ec = ectodermo; ov = ovocito. Dibujos modificados a partir de Kikinger (1992).

3.2.2 Gametogénesis

i) Ovogénesis

Las células germinativas femeninas surgen de la gastrodermis del ovario por lo tanto son de origen endodérmico. La ovogénesis comienza con la división mitótica de las *oogonias* (OG). Luego de un número desconocido de mitosis, las OG dan lugar a la primera de las etapas de desarrollo de los ovocitos. Se identificaron 4 fases de desarrollo de los ovocitos: *ovocitos previtelogénicos (pre)*, ovocitos de *vitelogénesis temprana (Oi)* e *intermedia (Oii)* y *avanzada (Oiii)*. A medida que avanza el desarrollo, las gametas femeninas van incrementando su diámetro debido principalmente a la acumulación de vitelo en el ooplasma (Tabla 3.1; Fig. 3.11). Asimismo, se observó que conforme avanza la vitelogénesis, el núcleo incrementa su diámetro en forma lineal con el diámetro del ooplasma y que dicha relación se mantiene a lo largo del desarrollo (Fig. 3.11).

Tabla 3.1: Caracterización de los diámetros de los diferentes estadios de desarrollo de los ovocitos de *Lychnorhiza lucerna*.

	Previtelogénicos		Vitelogénesis temprana		Vitelogénesis intermedia		Vitelogénesis avanzada	
	dO	dN	dO	dN	dO	dN	dO	dN
<i>media</i>	5.4	2.1	14.8	7.4	34.7	12.1	71.1	23.2
<i>SD</i>	1.8	0.7	6.2	4.5	13.5	10.3	5.2	3.2
<i>mín.</i>	3.1	1.2	9.6	2.1	20.6	4.9	46.1	15.6
<i>máx.</i>	11.5	4.6	23.0	14.8	49.3	25.1	98.4	29.2
<i>n</i>	125	99	100	65	100	59	168	76

dO: diámetro del ooplasma (μm); dN: diámetro del núcleo (μm).

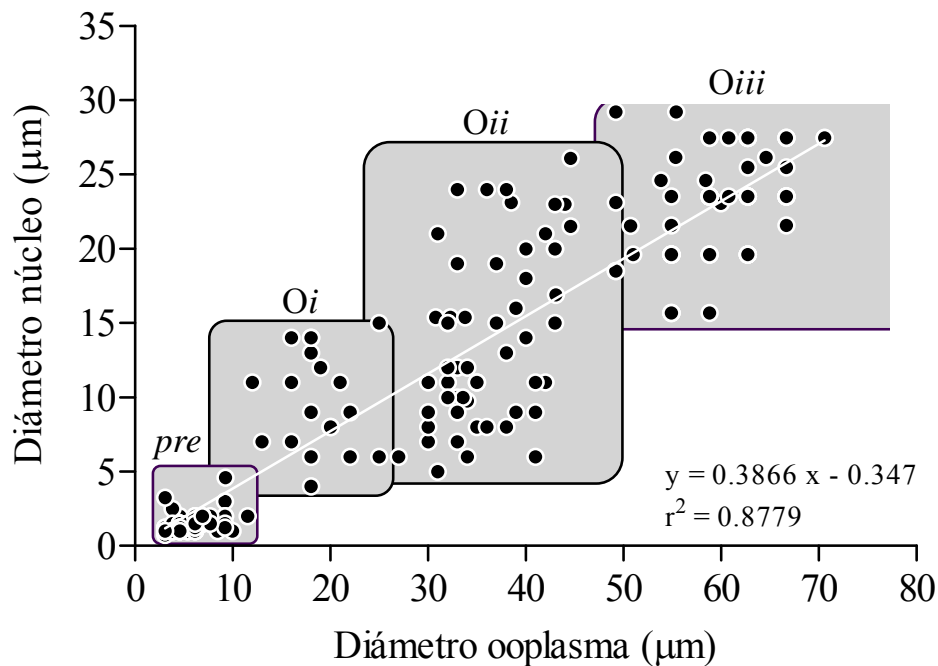


Figura 3.11: *Lychnorhiza lucerna*. Relación entre los diámetros del ooplasma y núcleo a lo largo de la ovogénesis. *pre*: ovocitos previtelogénicos; *Oi*: ovocitos en vitelogénesis temprana; *Oii*: ovocitos en vitelogénesis intermedia; *Oiii*: ovocitos en vitelogénesis avanzada.

Los ovocitos previtelogénicos son la fase más frecuente en el desarrollo y resultan visibles dentro de la gastrodermis (Fig. 3.12A). Estas células son claramente identificadas por su forma redondeada y su núcleo prominente. Su ooplasma se ve oscuro en los preparados histológicos debido a su intensa basofilia, consecuencia de la abundante cantidad de ribosomas libres. A medida que comienza la vitelogénesis los ovocitos adquieren un mayor tamaño que las células que los rodean y se proyectan hacia la mesoglea, manteniendo el contacto con la gastrodermis a través de un grupo de células endodérmicas mencionadas como *trofocitos* por Eckelbarger y Larson (1988) (Fig. 3.12B). Estos ovocitos de vitelogénesis temprana a intermedia se caracterizan por presentar algunos gránulos de vitelo cuya densidad se incrementa con el desarrollo, y un núcleo conspicuo que contiene un nucléolo prominente y esférico. Al alcanzar $59.8 \pm 7.0 \mu\text{m}$ ($n = 100$) de diámetro, los ovocitos se han movido casi completamente hacia la

mesoglea pero aún mantienen contacto con la gastrodermis a través de los trofocitos. A esta altura del desarrollo la cantidad de gránulos de vitelo se ha incrementado y, aunque mantienen cierto grado de basofilia, el ooplasma presenta una coloración más clara. Durante toda esta etapa de desarrollo el núcleo del ovocito se ubica hacia la gastrodermis, donde la célula germinativa hace contacto con los trofocitos (Fig. 3.12B). Cuando los ovocitos se encuentran literalmente repletos de gránulos de vitelo han alcanzado el estadio de vitelogénesis avanzada y adquieren una coloración más clara (Fig. 3.12A, B). Los ovocitos de vitelogénesis avanzada presentan grandes núcleos indicando que el desarrollo se detuvo probablemente en la profase de la meiosis I. Estas células mantienen el contacto con los trofocitos posiblemente hasta estar listos para ser liberados hacia el espacio subgenital, donde se supone finalizan la meiosis quedando listos para ser fertilizados. Los ovocitos son expulsados del ovario hacia la cavidad subgenital a través de una abertura que se genera en la gastrodermis justo en el sitio de contacto entre el ovocito y los trofocitos (Fig. 3.12C).

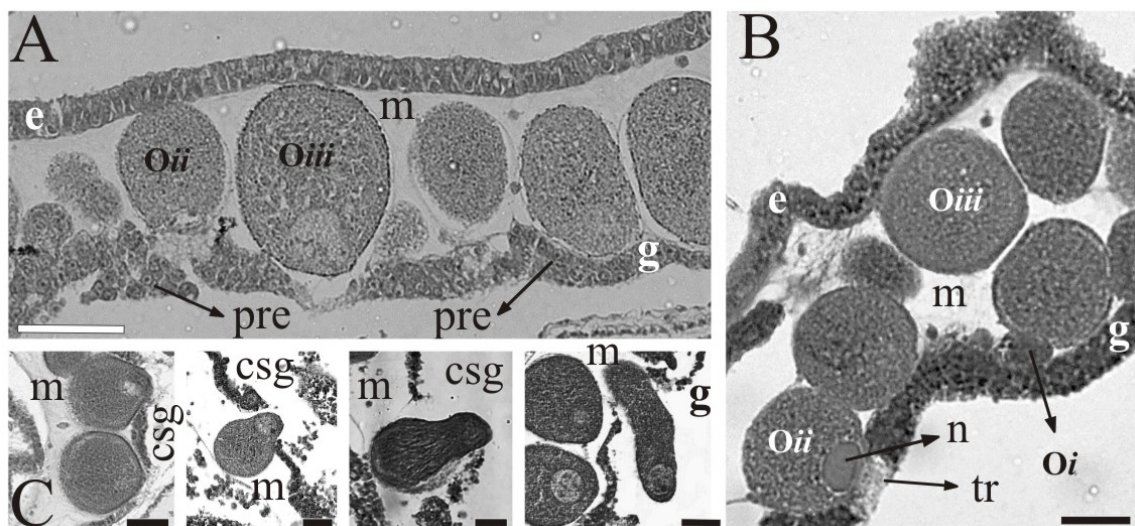


Figura 3.12: *Lychnorhiza lucerna*. Ovogénesis. (A, B) Diferentes estadios de desarrollo de los ovocitos; (C) Evacuación de los ovocitos de la gónada a través del poro que se forma en el sitio de unión ovocito-trofocitos y salida de los mismos hacia la cavidad subgenital. e: epidermis; m: mesoglea; g: gastrodermis; *pre*: ovocitos previtelogénéticos; *Oii*: ovocitos en vitelogénesis intermedia; *Oiii*: ovocitos en vitelogénesis avanzada; *csg* = cavidad subgenital. Todas las escalas = 35 μ m.

ii) Espermatogénesis

La espermatogénesis comienza dentro de la superficie ventral (subumbrelar) de la gastrodermis testicular con las divisiones mitóticas de células relativamente grandes conocidas como *espermatogonias primarias* (EG) (Fig. 3.13A). Las EG son células diploides e isodiamétricas que poseen un gran núcleo central y cromatina pulverulenta o marginada hacia la carioteca y uno o dos nucléolos. Las EG sufren una serie de divisiones hasta dar lugar a la formación de compartimientos espermáticos conocidos como *folículos espermáticos* dentro de los cuales se desarrolla la espermatogénesis (Fig. 3.13). El desarrollo de las gametas masculinas ocurre por lo tanto, en forma separada del resto del tejido somático. Luego de un número desconocido de mitosis, las EG se diferencian en *espermatocitos primarios* (E1) los cuales migran desde las paredes hacia el lumen de los folículos espermáticos (Fig. 3.13A, B). Los E1 experimentan la primera etapa de la meiosis (meiosis I) la cual se evidencia por sus núcleos densos y compactos. Como resultado se forman células haploides bivalentes ($n+n$) conocidas como *espermatocitos secundarios* (E2), caracterizadas por su menor tamaño y su densa cromatina (Fig. 3.13A, B). Los E2 sufren la meiosis II dando lugar a las *espermátidas* (ET) (Fig. 3.13B, C) con n cromosomas. Las ET resultantes se diferencian en *espermatozoides* (EZ) a través del proceso conocido como *espermiogénesis* o *espermatotelosis* (Fig. 3.13C, D). La espermiogénesis consiste principalmente en la transformación de las ET en EZ a través de la eliminación de citoplasma, sin división celular, y con el gradual crecimiento de la cola de los EZ. Sobre la etapa final de la espermatogénesis los EZ se ubican con sus cabezas agrupadas formando densos paquetes con las colas radiando hacia fuera, a través de un poro que se genera en la pared distal del folículo (Fig. 3.13D). Finalizada la maduración, los EZ son liberados del testículo hacia la cavidad subgenital, alcanzando probablemente el medio externo a

través de los ostia subgenitales. Una vez liberados los espermatozoides, los folículos espermáticos entran en un estado de post-evacuación en el cual se observan evidencias de reversión folicular (presencia de células ameboidales y espacios libres en su lumen) (Fig. 3.13D). En forma simultánea con el estado de reversión folicular se observó la presencia de EG en las paredes y nuevos E1 y E2 en el lumen, indicando que ambos procesos pueden coexistir dentro de un mismo folículo (Fig. 3.13D).

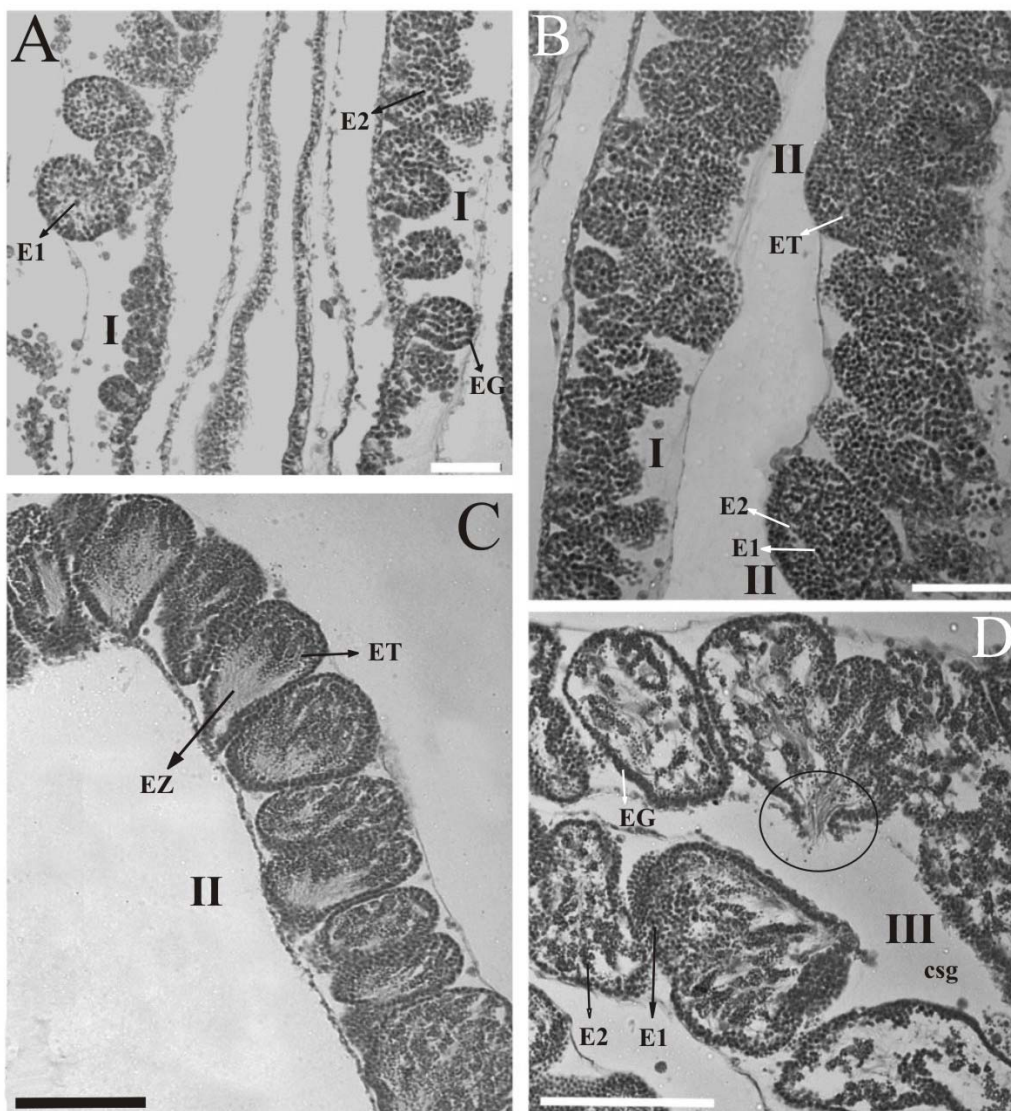


Figura 3.13: *Lychnorhiza lucerna*. (A-D) Espermatogénesis. E1: espermaticitos primarios; E2: espermaticitos secundarios; EG: espermaticogonias; ET: espermáticas; EZ: espermatozoides. El círculo muestra la evacuación de los espermatozoides desde el folículo espermático hacia la cavidad subgenital. Todas las escalas = 100 μ m.

3.2.3 Estado de madurez, talla de madurez sexual y fecundidad relativa

i) Hembras

La ovogénesis en *L. lucerna* se caracterizó por ser altamente asincrónica. En el 89% ($n_{\text{total}} = 102$) de las hembras examinadas (8-30 cm DC) se observaron ovocitos en todos las fases de desarrollo (*pre*, *Oi*, *Oii* y *Oiii*) (Fig. 3.14). En el restante 11% de las hembras (12.5-22 cm DC) no se observaron *Oi* (Fig. 3.14). Sin considerar los ovocitos *pre*, los *Oiii* resultaron ser la fase de desarrollo más abundante (Fig. 3.14) (ANOVA 1F, $p < 0.0001$; Tukey, $p < 0.001$). Más aún, el 100% de las hembras presentaron *Oiii*, y en el 43% de ellas, la proporción de estos ovocitos superó el 50% (Fig. 3.14).

En consecuencia, todas y cada una de las hembras capturadas presentaron la capacidad potencial de estar evacuando gametas al momento de ser capturadas. Asimismo, el grado de madurez sexual (% de *Oiii*) no se relacionó ni con la talla de las medusas (Pearson $r = 0.1848$, $p > 0.05$, $n = 102$) (Fig. 3.15A) ni con la coloración de las gónadas (ANOVA 2F, $p > 0.05$) (Fig. 3.15B).

Las hembras mas pequeñas (8 cm DC; $n = 2$) presentaron 46% y 48 % *Oiii*. Por otro lado, el menor porcentaje de *Oiii* (menor grado de madurez sexual observado; 24%) fue hallado en hembras de 13 y 17 cm DC. Por consiguiente, la madurez sexual podría ser alcanzada en tallas menores a 8 cm.

Asimismo, se observó que la FRR se incrementó significativamente con la talla de las medusas (Pearson $r = 0.3670$, $p = 0.0002$, $n = 102$) siguiendo una curva del tipo exponencial (Fig. 3.16). Por lo tanto, si bien que la madurez sexual no está relacionada al tamaño de las medusas, a mayores tallas se observaron fecundidades más elevadas.

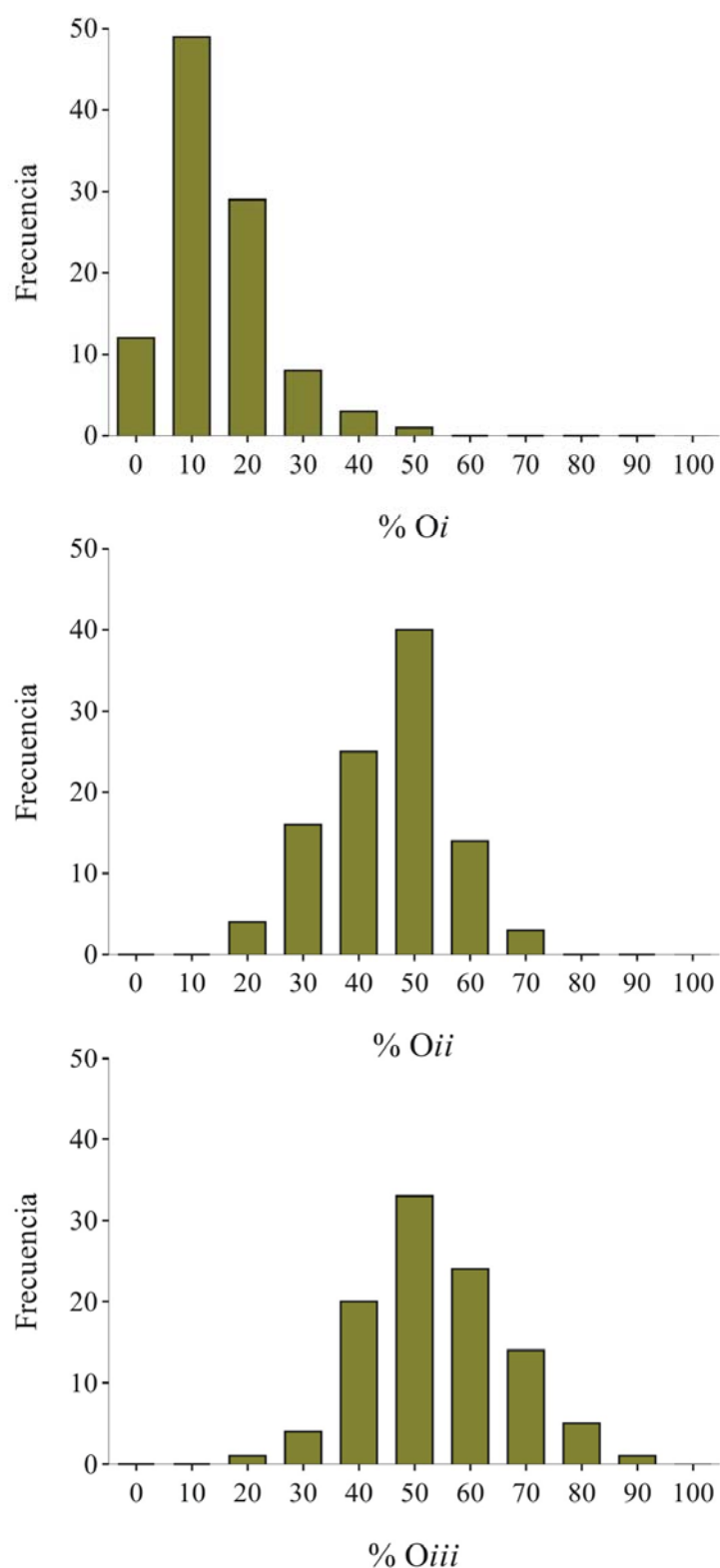


Figura 3.14: *Lychnorhiza lucerna*. Distribución de frecuencias (absolutas) de cada una de las fases de desarrollo ovocitario una vez comenzada de la vitelogénesis. Oi: ovocitos en vitelogénesis temprana; Oii: ovocitos en vitelogénesis intermedia; Oiii: ovocitos en vitelogénesis avanzada.

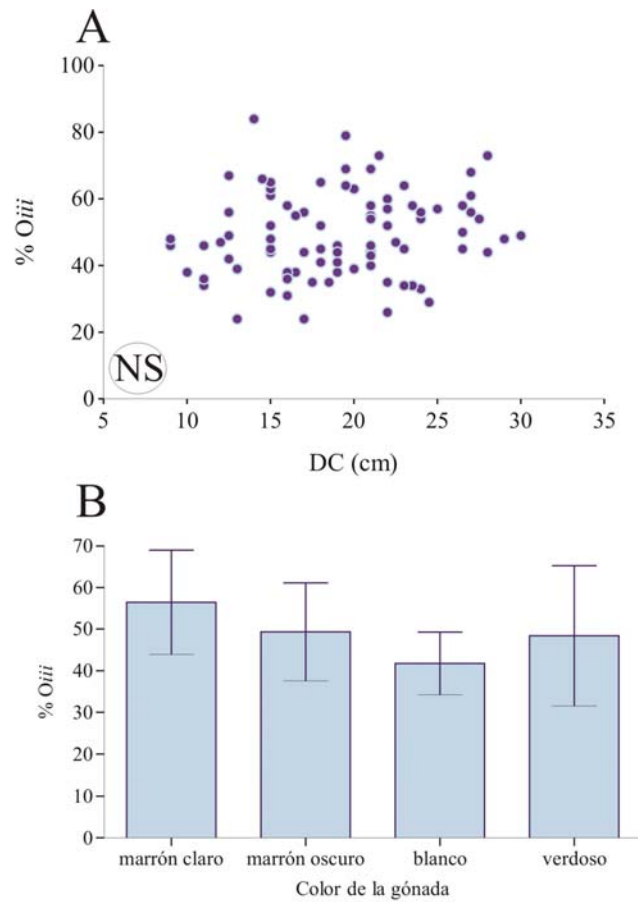


Figura 3.15: *Lychnorhiza lucerna*. Relación entre el porcentaje de ovocitos de vitelogénesis avanzada (Oiii) y la talla de las medusas (diámetro de la campana, DC) (A) y el color de sus gónadas (B). NS: correlación de Pearson no significativa ($p > 0.05$; $\alpha = 0.10$).

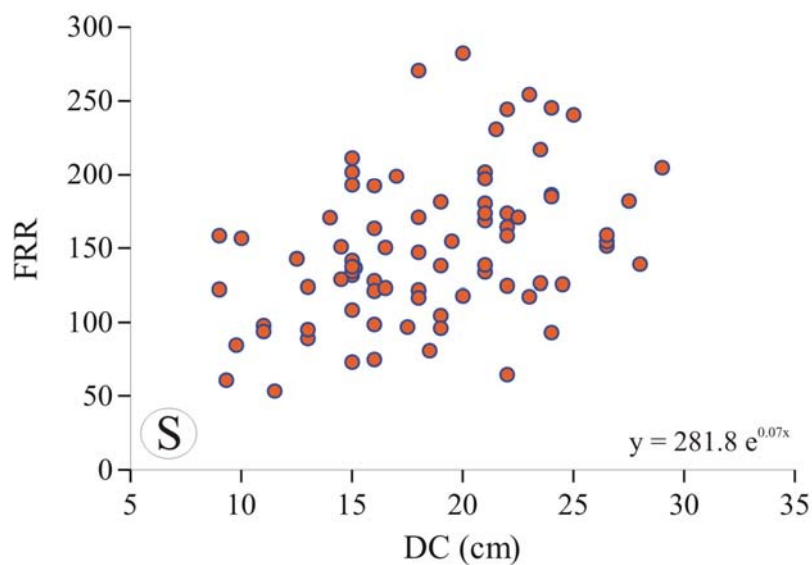


Figura 3.16: *Lychnorhiza lucerna*. Relación entre el la fecundidad relativa real (FRR = #ovocitos/mm² de tejido gonadal) y la talla de las medusas (diámetro de la campana, DC). S: correlación de Pearson significativa ($p < 0.05$; $\alpha = 0.05$). Se indica la ecuación de mejor ajuste a los datos.

ii) *Machos*

La gran mayoría de los machos (96%; $n_{\text{total}} = 116$) presentaron gametas en todas las fases de desarrollo en forma simultánea (EG, E1, E2, ET y EZ). De esta manera, al igual que en la ovogénesis, la espermatogénesis puede ser considerada como altamente asincrónica. Por otro lado, ninguno de los machos presentó las tres categorías de folículos espermáticos simultáneamente (I, II, y III). Se observó la presencia de 5 machos (4%) con más del 50% de sus folículos espermáticos del tipo I (pequeños y conteniendo solamente EG, E1 y E2) y una menor proporción de folículos II en donde aún no se habían desarrollado EZ. Estos 5 ejemplares fueron considerados como machos *sexualmente inmaduros* (machos I). En ninguno de los restantes 111 machos se observaron folículos I y todos ellos presentaron más del 50% de sus folículos en los estadios II o III por lo que se los consideró como machos *sexualmente maduros*. Entre éstos se observó la presencia de dos grupos: uno con más del 50% de sus folículos en estadio II ($n = 46$) y otro con más del 50% de sus folículos en estadio III ($n = 65$). Mientras que el primer grupo consistió en machos con más de la mitad de sus folículos con evidencias de evacuación inminente (folículos con ET y EZ) (machos II), el segundo grupo consistió en machos con más de la mitad de sus folículos ya evacuados, muchos de los cuales mostraban evidencias de haber reiniciado la espermatogénesis (machos III).

Los resultados del análisis de varianza indicaron que los machos *inmaduros* (I) son más pequeños que los machos *sexualmente maduros* (II + III) ($p < 0.05$) (Fig. 3.17A). Por el contrario, no se hallaron diferencias significativas entre machos II y III ($p > 0.05$) (Fig. 3.17A). Por otro lado, no se observó ninguna relación clara entre la madurez sexual de los machos y el color de sus gónadas (Fig. 3.17B). De esta manera, fue posible diferenciar al menos dos grupos de machos en función de su talla: un grupo

de machos más chicos (machos I, DC promedio = 9.6 cm) y sexualmente inmaduros y otro de machos de mayor tamaño (machos II + III, DC promedio = 17.0 cm) y sexualmente maduros (a punto de evacuar o ya evacuados y reiniciados) (Fig. 3.17).

A pesar de las diferencias encontradas entre las tallas de machos en desarrollo y machos maduros, para el análisis de la talla en la que los machos alcanzan la madurez sexual se tuvieron en cuenta los rangos de tallas más que sus promedios. En este caso, los machos inmaduros presentaron DC entre 7 y 13.5 cm mientras que los machos maduros presentaron DC entre 6 y 33 cm. Por lo tanto, aunque en términos medios los machos en desarrollo sean más pequeños, un macho de 6 cm puede alcanzar el estado de madurez sexual mientras que otro de 13.5 cm puede aún encontrarse en desarrollo. En consecuencia, la talla de madurez en machos podría ser alcanzada a partir de los 6 cm.

3.2.4 Características poblacionales

El rango de tallas osciló entre 5 y 33 cm DC en los machos y entre 8 y 30 cm DC para las hembras (Fig. 3.18). No se hallaron diferencias significativas entre las tallas de ambos sexos (Kolmogorov-Smirnov, $p > 0.05$).

La relación de sexos fue de 1:1 tanto para la muestra total como para cada una de las áreas y los meses considerados (136 machos, 140 hembras; χ^2 -test $p > 0.05$) (ver detalles en Tabla 2.1).

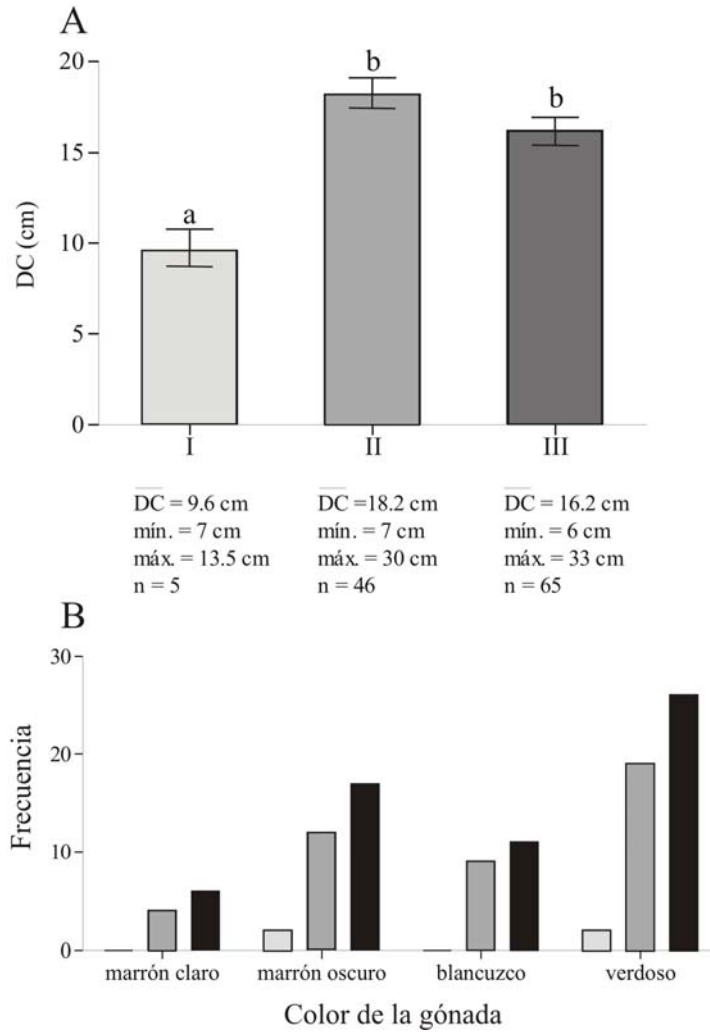


Figura 3.17: *Lychnorhiza lucerna*. (A) Tallas medias (\pm SD) de los machos en sus diferentes grados de madurez sexual. I = machos en desarrollo; II y III = machos sexualmente maduros (Ver detalles en el texto). Letras distintas (a – b) significan diferencias significativas entre tallas ($\alpha = 0.05$) y letras iguales diferencias no significativas ($\alpha = 0.05$); (B) Frecuencia (absoluta) de machos I, II y III para cada color de gónada.

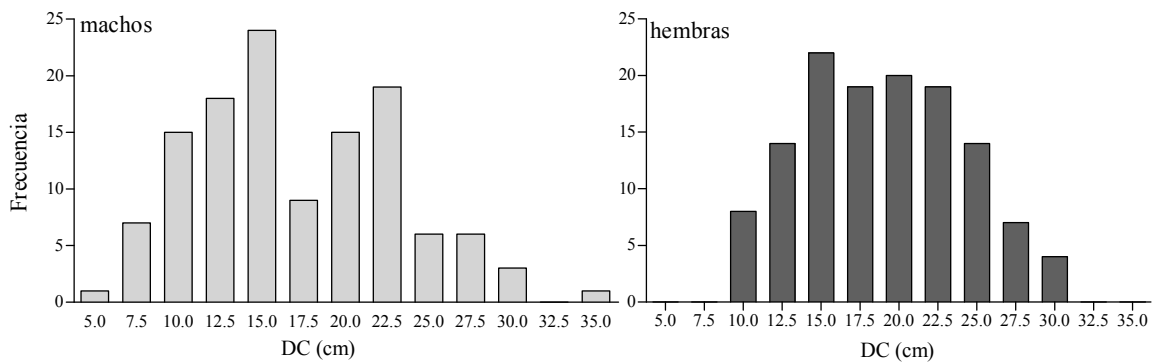


Figura 3.18: Frecuencia de tallas de medusas machos y hembras de *Lychnorhiza lucerna*. DC = diámetro de campana. Datos agrupados.

De las 295 medusas capturadas, el 97% presentaron gónadas *sexualmente maduras*, es decir, se encontraban evacuando sus gametas o su evacuación era inminente. El 3% restante, estuvo constituido por 5 machos *sexualmente inmaduros* (1.7% del total, 4% de los machos) y 4 medusas (1.3% del total) que habían entrado en *regresión*. En este estado las medusas estarían muriendo o ya muertas. La campana adquiere una consistencia más rígida, una tonalidad opaca, se encoje, y los brazos orales se acortan hasta perderse totalmente. Las gónadas de estas medusas en regresión, presentes sólo en forma residual, toman un fuerte olor a descomposición. Estos 4 ejemplares en regresión fueron capturados en mayo de 2006 sobre una captura total de 6 medusas.

No se hallaron medusas ni efiras en ninguna de las muestras de plancton analizadas.

3.2.5 Variaciones espaciales y temporales

i) Variaciones espaciales (Febrero 2006)

- *Hembras*

Si bien todas las hembras capturadas habían alcanzado la madurez sexual, el análisis de las variaciones espaciales entre las tres áreas estudiadas evidenció que las medusas provenientes del sector Norte presentaron una mayor proporción de *Oiii* (Prueba *t* de Student, $p < 0.001$) (Fig. 3.19A) y una FRR más elevada que las del sector Sur (Prueba *t* de Student, $p < 0.0001$) (Fig. 3.19B).

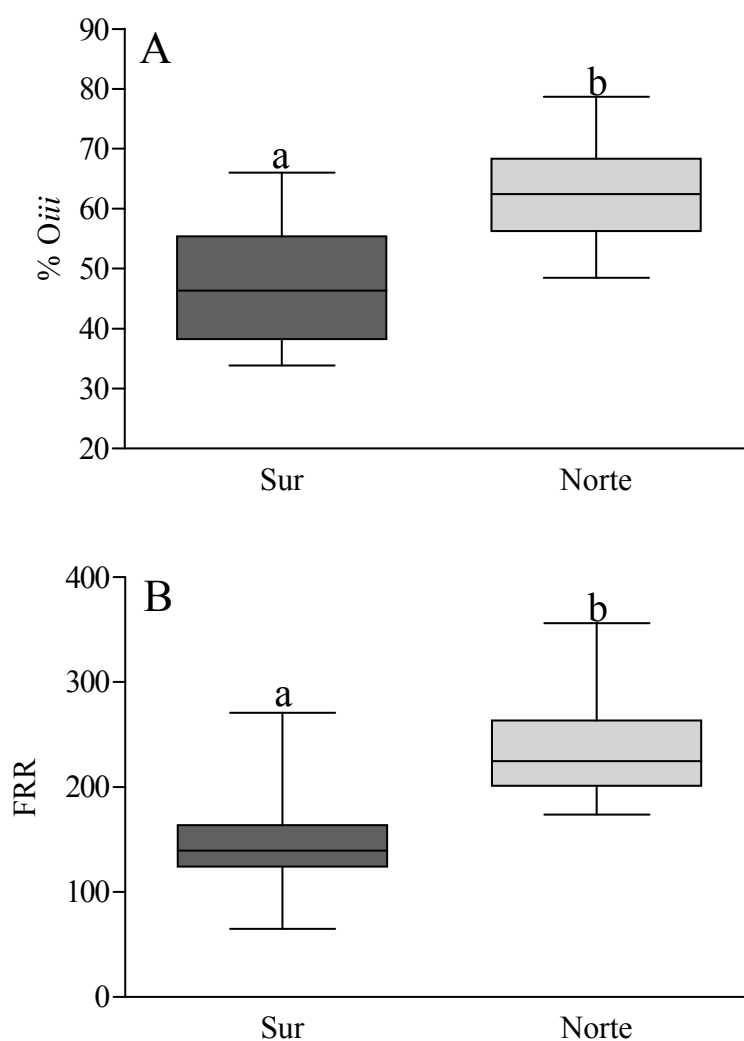


Figura 3.19: *Lychnorhiza lucerna*. Porcentaje de ovocitos en vitelogénesis avanzada (A) y frecuencia relativa real (FRR = #ovocitos/mm² de tejido gonadal) (B) correspondientes a las medusas capturadas en los sectores Norte y Sur del estuario del Río de la Plata (ver figura 3.30). Letras diferentes (a – b) significan diferencias significativas ($\alpha = 0.05$).

- *Machos*

En febrero de 2006 sólo 2 machos se encontraban en desarrollo sobre un total de 42 (4.7%), y ambos fueron capturados sobre la costa argentina (Fig. 3.20). Entre las restantes 40 medusas, todas ellas sexualmente maduras (machos II y III), se observó que tanto en Norte como en el Sur los machos III fueron más abundantes (Fig. 3.20).

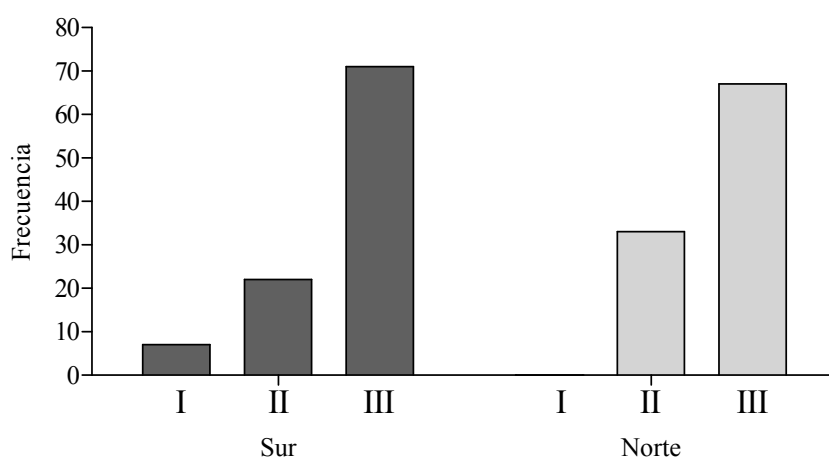


Figura 3.20: *Lychnorhiza lucerna*. Frecuencia (absoluta) observada para los machos en sus diferentes grados de madurez sexual en los sectores Norte y Sur del estuario del Río de la Plata (ver figura 3.30). I = machos en desarrollo; II y III = machos sexualmente maduros (Ver detalles en el texto).

Por fuera de los parámetros reproductivos, se observó que los medusas capturadas en el sector Norte presentaron tallas promedio significativamente mayores que las del Sur tanto en machos como en hembras (Prueba t de Student, $p < 0.05$) (Fig. 3.21). Asimismo, la temperatura registrada para la costa uruguaya fue más elevada que la correspondiente a la costa argentina (Prueba t de Student, $p < 0.05$) (Fig. 3.22).

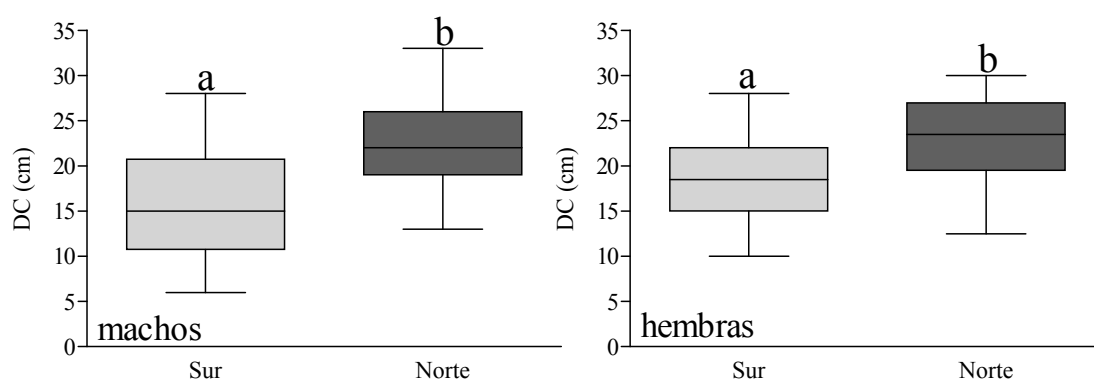


Figura 3.21: *Lychnorhiza lucerna*. Comparación entre tallas (diámetro de campana, DC) de machos y hembras en los sectores Norte y Sur del estuario del Río de la Plata (ver figura 3.30). Letras distintas (a – b) significan diferencias significativas ($\alpha = 0.05$).

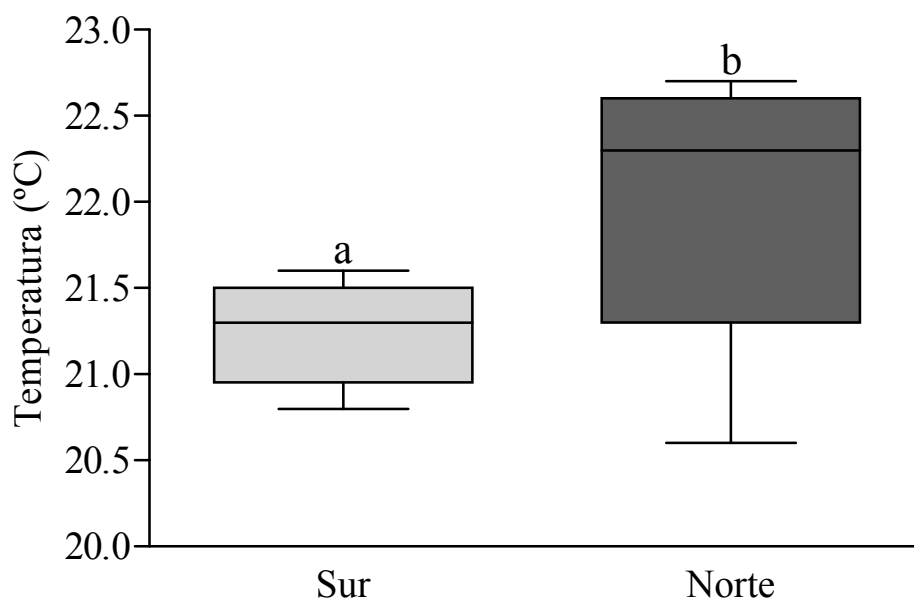


Figura 3.22: Temperatura media correspondiente a los sectores Norte y Sur del estuario del Río de la Plata (ver figura 3.30). Letras distintas (a – b) significan diferencias significativas ($\alpha = 0.05$).

ii) *Variaciones temporales*

• *Hembras*

Debido a las diferencias significativas existentes entre las medusas provenientes de los sectores Norte y Sur el análisis de las variaciones temporales para las hembras se realizó sólo considerando las medusas provenientes del sector Sur.

- *FRR*: Se observó que la *FRR* no varió significativamente a lo largo del año 2006 (Fig. 3.23). Por el contrario, se observaron diferencias significativas entre febrero y marzo de 2007, mes en el cual se registró el valor máximo de *FRR* (Fig. 3.23).

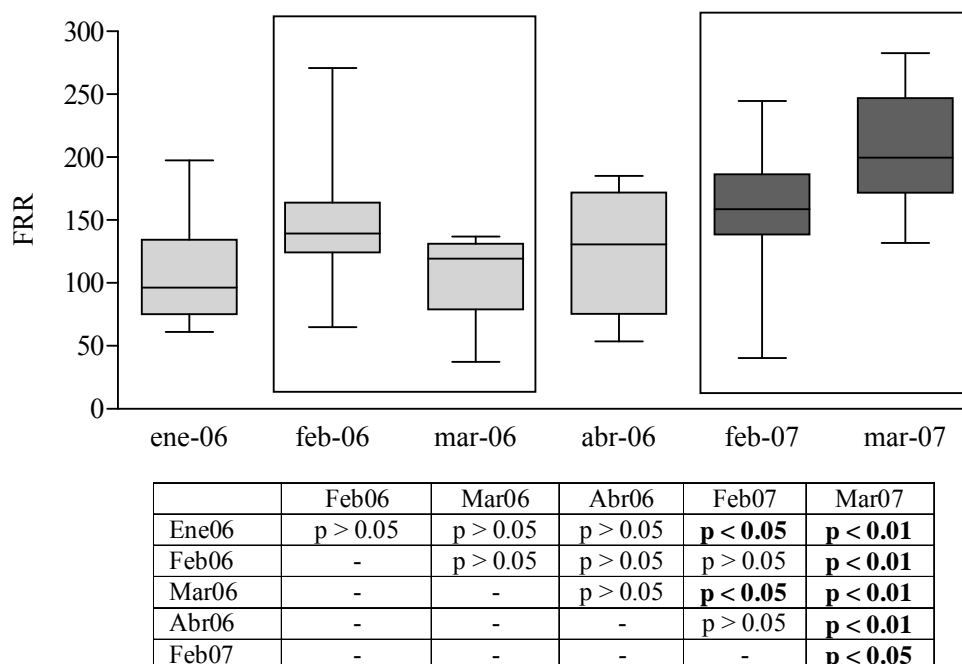


Figura 3.23: Variaciones temporales en la fecundidad relativa real de las hembras de *Lychnorhiza lucerna*. Se recuadraron períodos iguales de diferentes años. Se indica el valor p del ANOVA para cada una de los contrastes realizados mediante la prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$).

- *Madurez sexual*: El % de Oiii evidenció prácticamente el mismo patrón descrito en el caso de la FRR. El % de Oiii no varió significativamente entre los meses de 2006 y sí lo hizo entre febrero y marzo de 2007 alcanzando su valor máximo en marzo de ese año (Fig. 3.24).

- *Tallas*: Si bien el ANOVA 1F evidenció diferencias significativas entre las tallas de las hembras ($\alpha = 0.05$; $p = 0.0168$), no se detectaron contrastes significativos (Fig. 3.25).

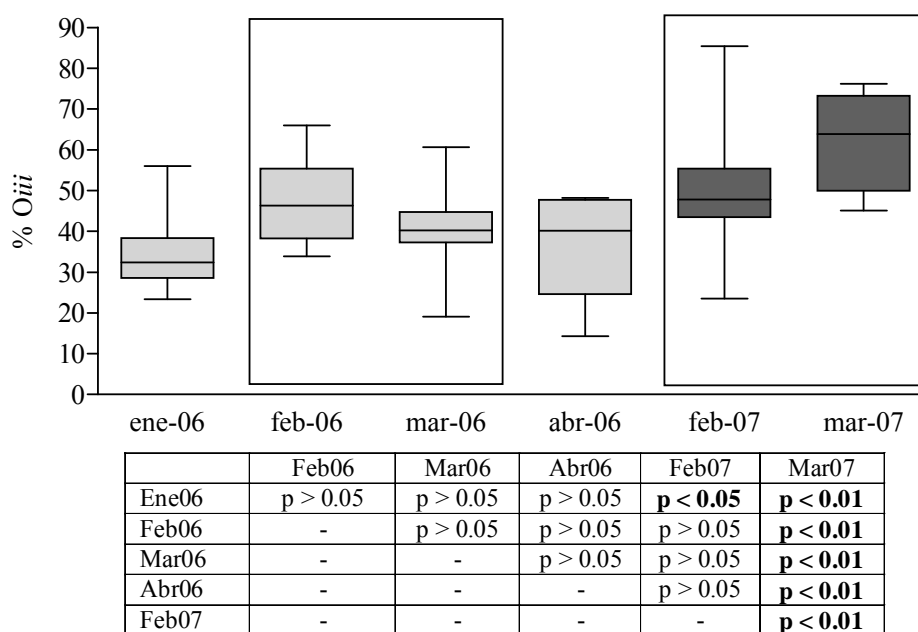


Figura 3.24: Variaciones temporales en el grado de madurez sexual de las hembras de *Lychnorhiza lucerna*. Se recuadraron períodos iguales de diferentes años. Se indica el valor p del ANOVA para cada una de los contrastes realizados mediante la prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$).

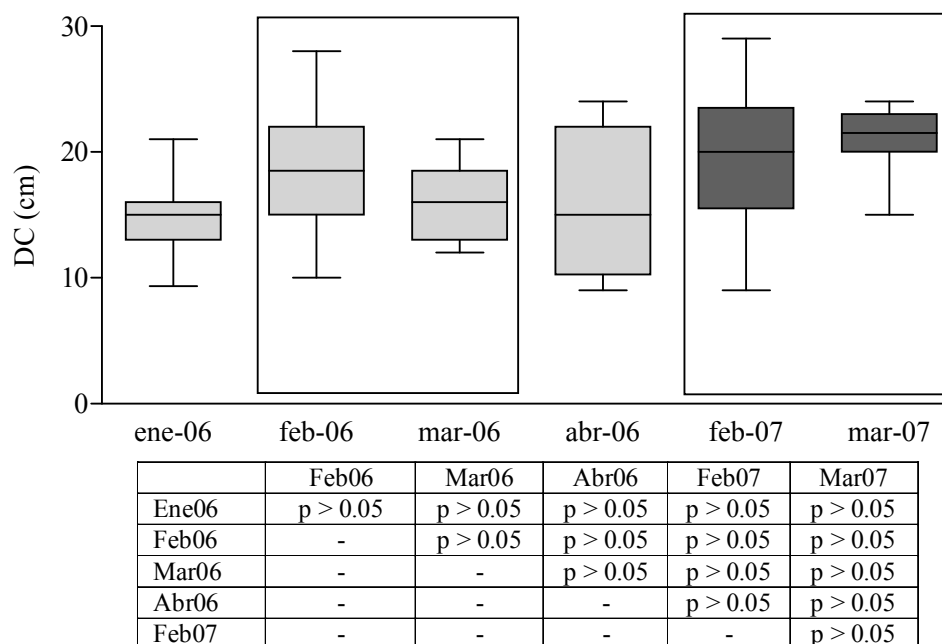


Figura 3.25: Variaciones temporales en las tallas de las hembras de *Lychnorhiza lucerna*. Se recuadraron períodos iguales de diferentes años. Se indica el valor p del ANOVA para cada una de los contrastes realizados mediante la prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$).

- *Machos*

- *Madurez sexual*: En todos los meses muestreados los machos sexualmente maduros (machos II y III) fueron más abundantes que los inmaduros (machos I) (Fig. 3.26A). Asimismo, se observó que conforme avanzaba el 2006, la proporción de machos II descendía dando lugar al aumento en la proporción de machos III (Fig. 3.26A) indicando que las medusas iban evacuando los espermatozoides. Sin embargo, en ambos meses de 2007 los machos II fueron más abundantes tanto en febrero como en marzo (Fig. 3.26A).

- *Tallas*: Las tallas observadas para febrero de 2006 fueron significativamente mayores que para todos los otros períodos estudiados (ANOVA 1F, $p < 0.0001$) (Fig. 3.26B). No se observaron diferencias significativas entre febrero y marzo de 2007, ni entre períodos iguales de ambos años (Fig. 3.26B). En consecuencia, mientras entre febrero y marzo de 2006 se observó una disminución de las tallas medias de los machos, en 2007 no se detectaron cambios significativos (Fig. 3.26B).

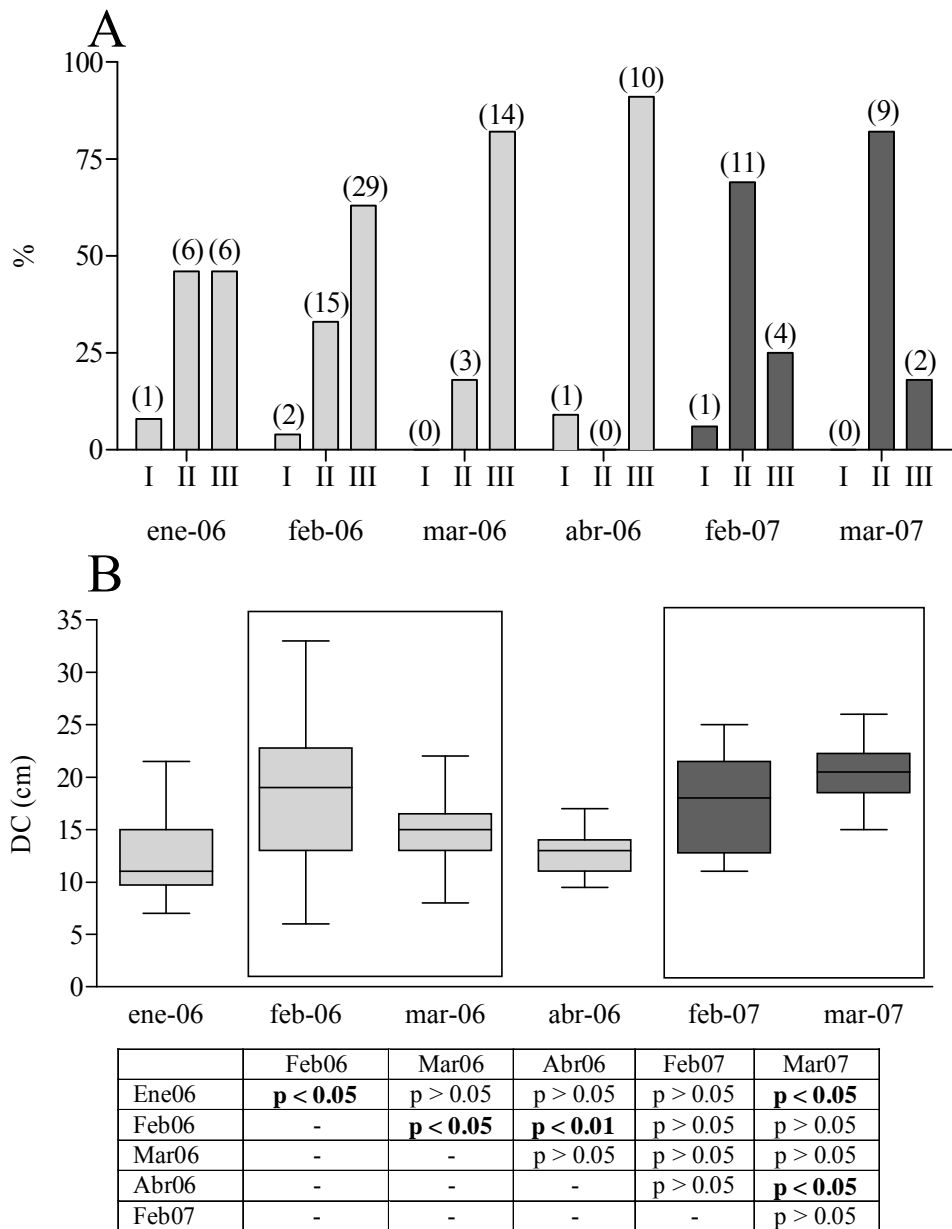


Figura 3.26: Variaciones temporales en el grado de madurez sexual (A) y en las tallas (B) de los machos de *Lychnorhiza lucerna*. A: I = machos en desarrollo; II y III = machos sexualmente maduros. Entre paréntesis se indica el número de ejemplares observados; B: se recuadraron periodos iguales de diferentes años; se indica el valor p del para cada una de los contrastes realizados mediante la prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$). Ver detalles en el texto.

3.3 Dinámica de poblaciones

3.3.1 Patrón espacial de ocurrencia

El análisis de los datos agrupados evidenció un patrón de distribución espacial bastante bien definido. En los sectores Norte y Sur del área de muestreo (costas de Uruguay y de la provincia de Buenos Aires, respectivamente) las medusas fueron capturadas principalmente en las estaciones más costeras. Por otro lado, en la región central del estuario, las medusas se distribuyeron en aparente coincidencia con la posición del frente salino de superficie (Fig. 3.27).

Las medusas de *L. lucerna* fueron halladas entre los 33° 50' S (\approx Chui, Uruguay) y los 38° 05' S (Mar del Plata), siendo éste el extremo sur del rango de distribución geográfica de la especie (Fig. 2.1A).

L. lucerna fue hallada dentro de rangos muy amplios de salinidad y temperatura (Fig. 3.28). Sin embargo, las máximas abundancias se observaron en salinidades mayores de 15 (Fig. 3.28).

3.3.2 Patrón temporal de ocurrencia

La ocurrencia de las medusas de *L. lucerna* se observó entre enero y julio (Tabla 3.2). Analizando los datos provenientes de las campañas INIDEP agrupados por mes se observó que *L. lucerna* fue capturada en el 100% de las campañas realizadas en los meses de febrero y marzo. A su vez, aunque su frecuencia de aparición disminuye drásticamente con el avance del otoño y la llegada del invierno, ocasionalmente pueden hallarse medusas de esta especie en los meses de junio y julio (Tabla 3.3).

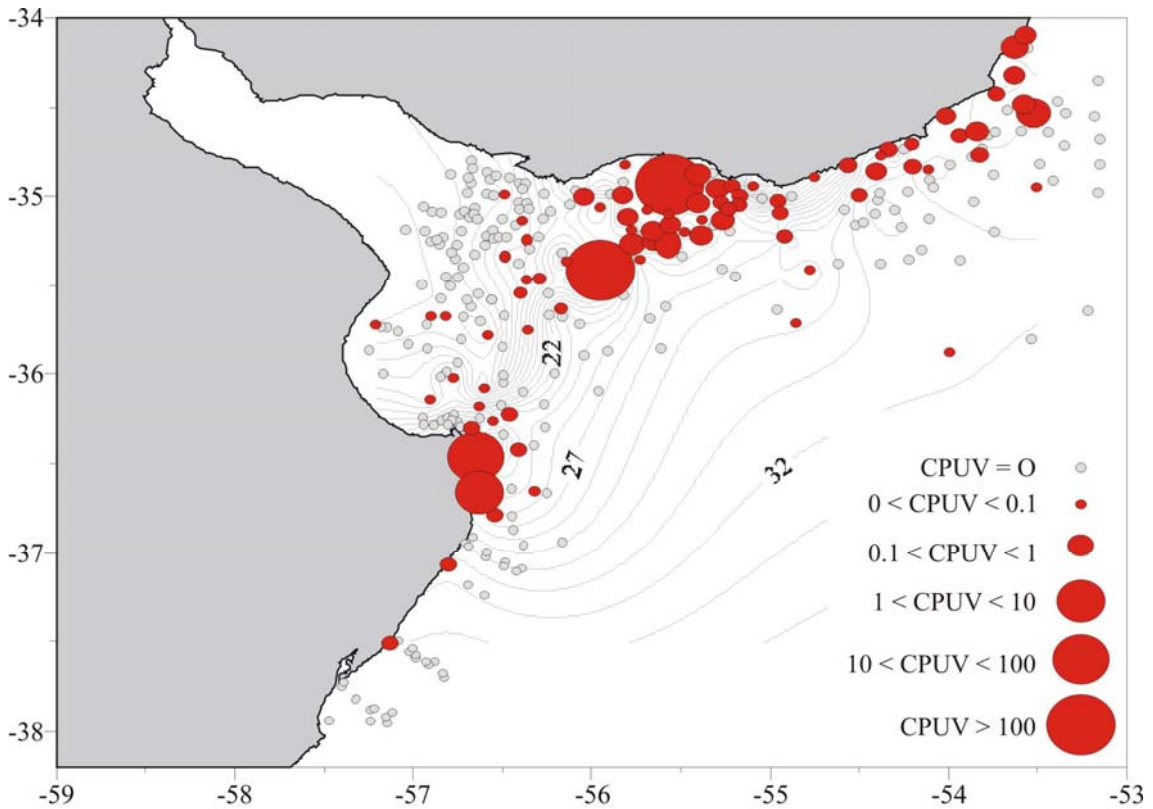


Figura 3.27: Distribución y biomasa (CPUV = kg / 1000 m³) de medusas de *Lychnorhiza lucerna*. Las líneas grises representan isohalinas de superficie. Datos agrupados.

Tabla 3.2: Patrón temporal de ocurrencia de las medusas de *Lychnorhiza lucerna* en el estuario del Río de la Plata y área marítima adyacente. Datos discriminados por mes y año.

Año/Mes	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sept	Oct	Nov	Dic
1993	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-
1994	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	0	-
1995	-	-	-	-	-	-	0	-	0	-	0	-
1996	-	1	-	-	-	0	0	-	0	-	-	-
1997	-	-	-	-	-	1	0	-	-	-	0	-
1998	-	-	1	-	-	1	1	-	-	0	-	0
1999	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0
2000	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-
2001	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-
2002	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
2003	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
2004	-	1	1	-	-	-	0	-	-	-	-	-
2005	1	1	1	1	0	-	-	-	-	-	0	0
2006	1	1	1	1	1	0	-	-	-	-	-	0
2007	1	1	1	0	0	0	-	-	-	-	-	-
N (1)	3	6	7	2	1	2	3	0	0	0	0	0
N total	3	6	7	3	3	7	7	1	2	1	5	5
% (1)	100	100	100	40	25	22	30	0	0	0	0	0

1 = presencia de medusas; 0 = ausencia de medusas; - = no se realizaron muestreos; N(1) = número de muestreos con presencia de medusas en ese mes/año; Ntotal = número de muestreos realizados en ese mes/año.

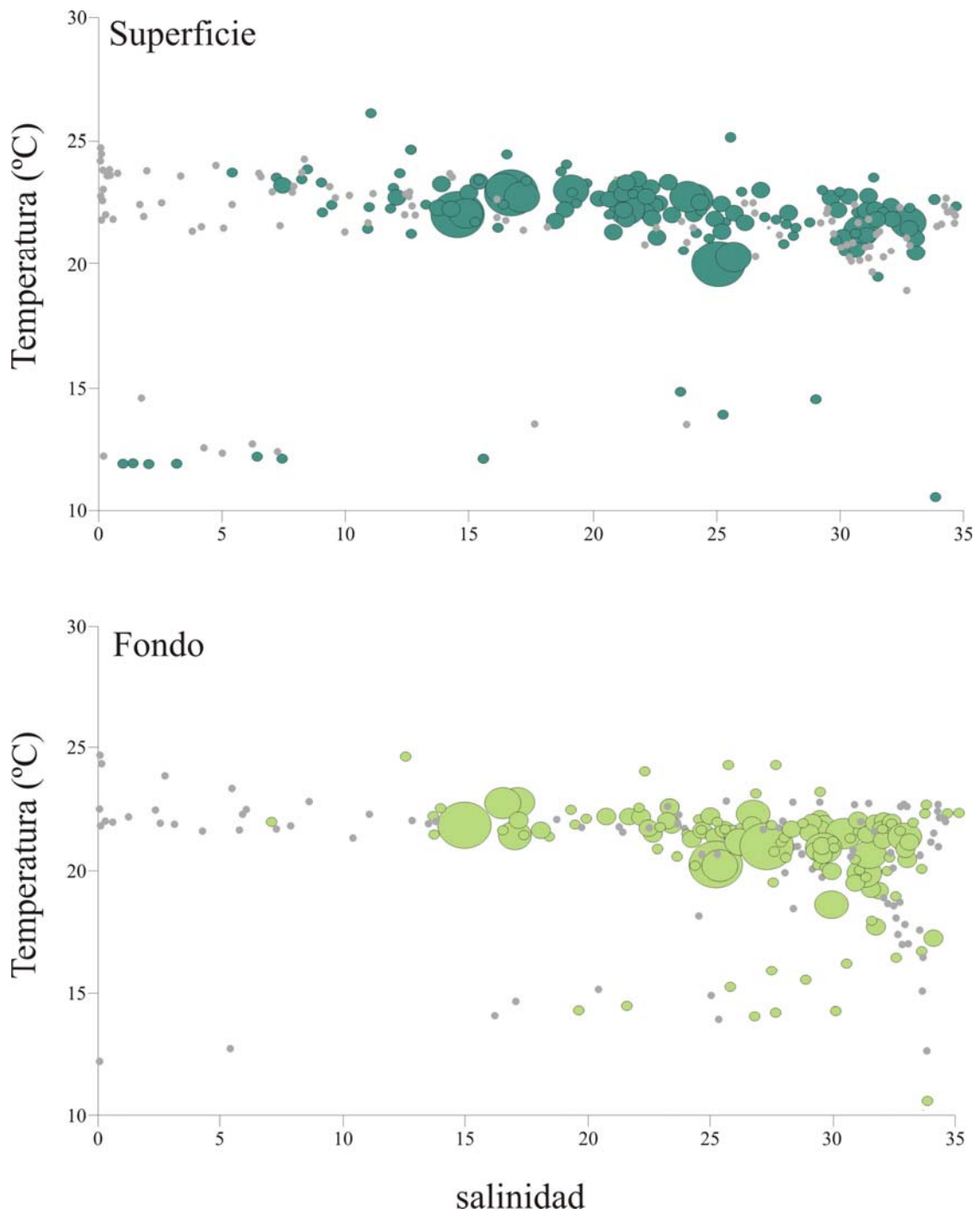


Figura 3.28: *Lychnorhiza lucerna*. Rangos de temperatura y salinidad registrados en superficie y fondo. El tamaño de los círculos es proporcional a la biomasa. Los puntos grises corresponden a las estaciones de pesca en donde no se capturaron medusas.

3.3.3 Distribución de frecuencia de tallas

i) Datos agrupados

El rango de tallas de las medusas capturadas fue de 5-38 cm DC. El 70% se encontró entre los 10 y los 22 cm y el 13% en valores inferiores a los 10 cm DC (Fig. 3.29).

Tabla 3.3: Patrón temporal de ocurrencia de las medusas de *Lychnorhiza lucerna* en el estuario del Río de la Plata y área marítima adyacente. Datos agrupado por mes.

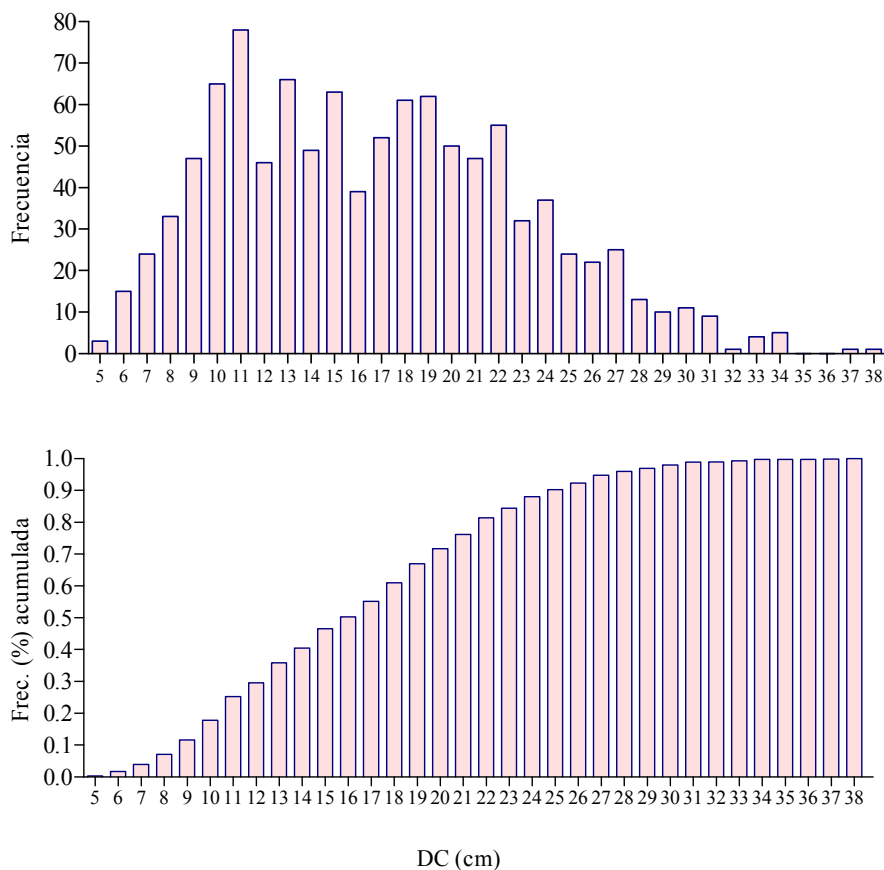
Año/Mes	Campañas (+)/campañas realizadas	# lances efectuados	# lances (+)	% lances +
Enero	-	-	-	-
Febrero	3/3	174	86	49%
Marzo	4/4	146	44	30%
Abril	-	-	-	-
Mayo	-	-	-	-
Junio	1/4	217	2	1%
Julio	3/6	429	10	2%
Agosto	0/1	57	0	0%
Septiembre	0/2	53	0	0%
Octubre	0/1	10	0	0%
Noviembre	0/6	467	0	0%
Diciembre	0/4	234	0	0%

(+) = presencia de medusas de *L. lucerna*. Sólo se consideran las campañas INIDEP. Ver detalles en texto.

Sólo una medusa de 7.5 cm DC fue capturada utilizando las redes de plancton (marzo 2006; red Motoda).

ii) Patrones espaciales

No se detectaron diferencias significativas entre las distribuciones de frecuencia de tallas de las medusas provenientes de los sectores Norte y Sur en el estuario del Río de la Plata (Kolmogorov-Smirnov, $p > 0.05$) (Fig. 3.30).



Media	16,7	Varianza de la muestra	38,7
Mediana	16	Coefficiente de asimetría	0,4
Moda	11	Rango	29
Desviación estándar	6,2	Mínimo	5
N	1050	Máximo	38

Figura 3.29: *Lychnorhiza lucerna*. Distribución de frecuencia de tallas (DC = diámetro de campana). Datos agrupados.

iii) Patrones temporales

No se detectaron diferencias significativas entre meses iguales correspondientes a diferentes años (Kolmogorov-Smirnov, $p > 0.05$). El análisis de los datos agrupados por mes evidenció que existen diferencias significativas entre la distribución de frecuencias de tallas de febrero y el resto de los meses analizados (Fig. 3.31). La talla de las medusas se incrementa entre enero y febrero para luego volver a disminuir hasta los valores de enero durante los meses de marzo y abril (Fig. 3.31).

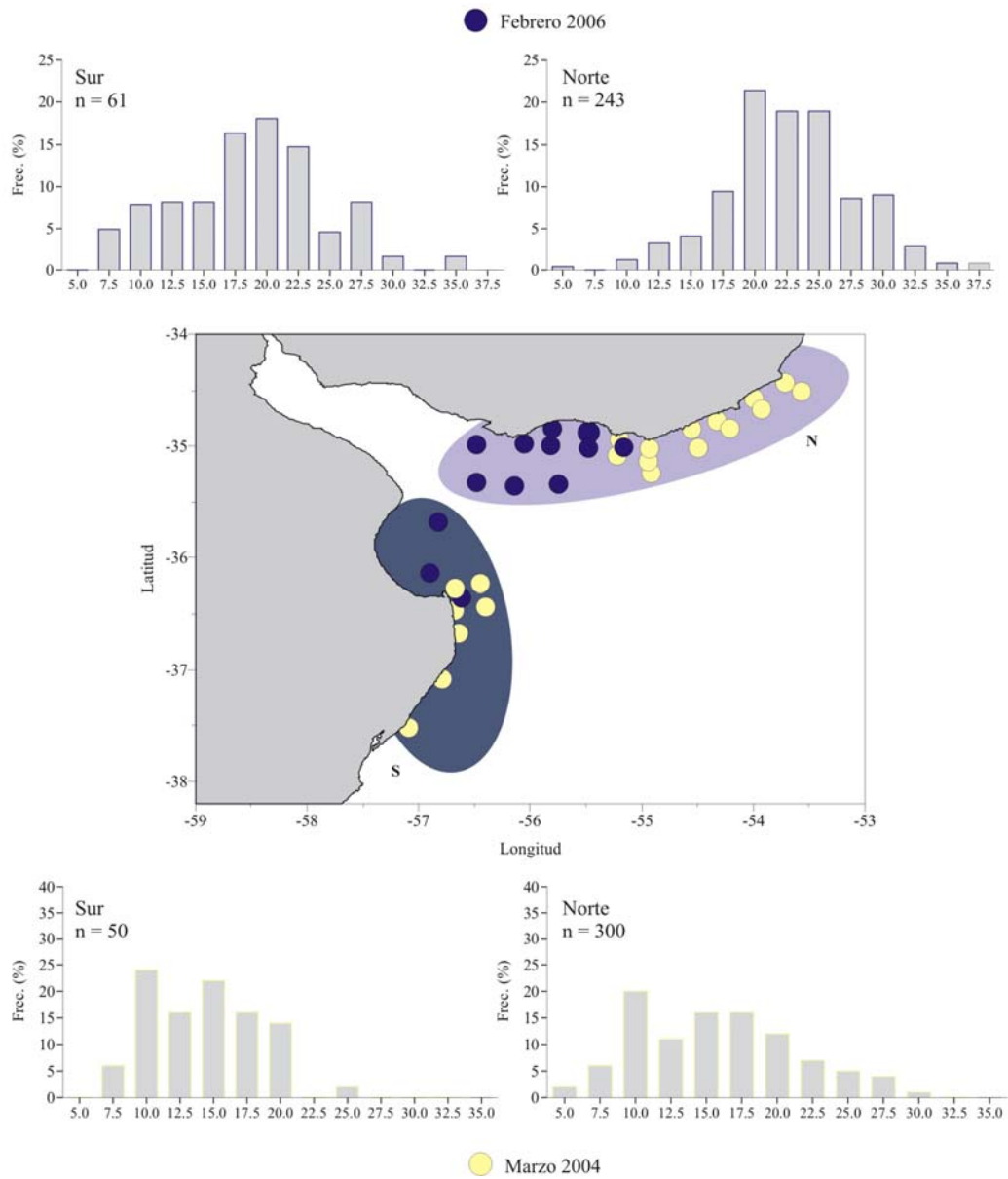


Figura 3.30: Distribuciones de frecuencia de tallas (diámetro de campana, cm) de medusas de *Lychnorhiza lucerna* provenientes de los sectores norte (N) y sur (S) definidos en el estuario del Río de la Plata. Los puntos en el mapa representan la posición de los lances de pesca en los meses analizados.

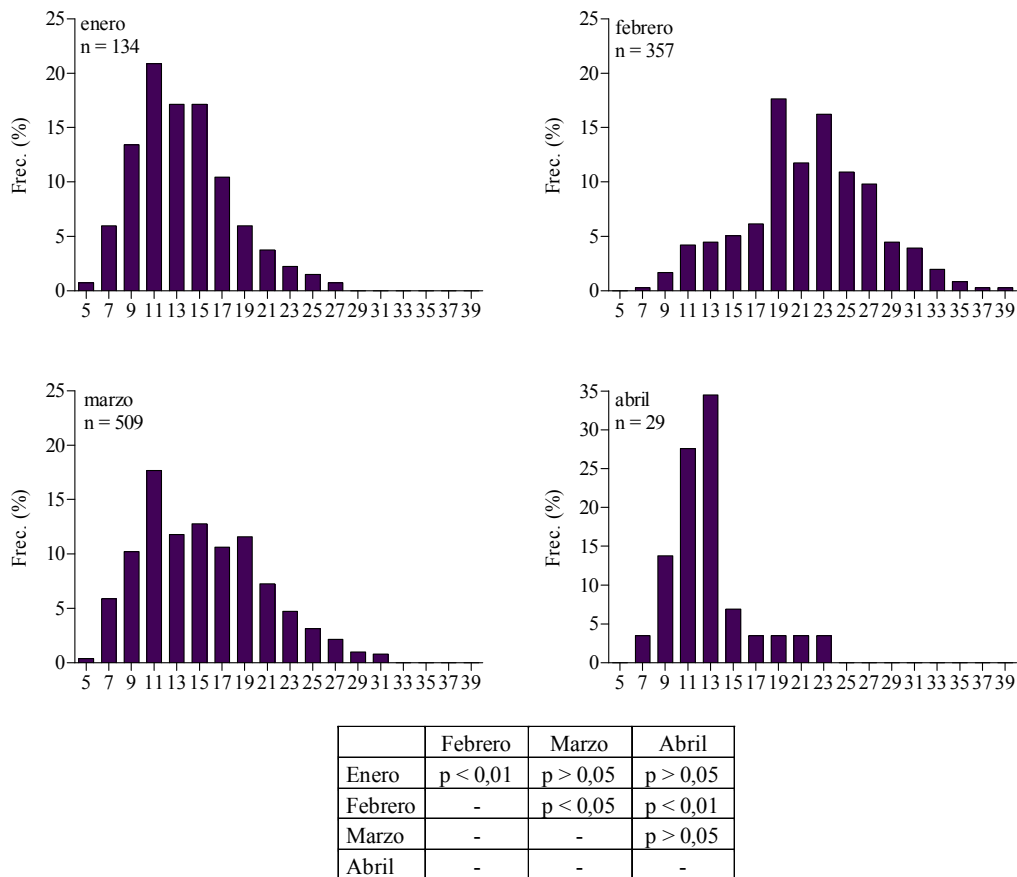


Figura 3.31: *Lychnorhiza lucerna*. Distribuciones de frecuencias de tallas (diámetro de campana, cm) correspondientes a los meses de mayor abundancia de medusas (datos de diferentes campañas agrupados por mes). Se indica el valor p de la Prueba de Kolmogorov-Smirnov para cada una de los contrastes realizados.

3.3.4 CPUVs

El patrón general de distribución de biomasa de las medusas de *L. lucerna* en el estuario del Río de la Plata se presenta en la figura 3.27. Las biomásas más elevadas (147, 138 y 101 kg / 1000 m³) se registraron en febrero de 1999 (campaña OB02-99) en las costas uruguayas, entre las ciudades de Montevideo y Punta del Este, y frente a Punta Rasa y San Clemente del Tuyú.

No se observaron diferencias significativas en las capturas de *L. lucerna* entre los sectores norte y sur del estuario del Río de la Plata (Tabla 3.4). Asimismo, se observó que las capturas correspondientes al mes de febrero de 1999 resultaron

significativamente mayores que las del resto de los meses analizados (Tukey, $p < 0.01$).

En ninguno de los restantes contrastes se detectaron diferencias significativas (Tukey, $p > 0.05$).

Tabla 3.4: ANOVA 2F. Variaciones espacio-temporales en las CPUV ($\text{kg} / 1000 \text{ m}^3$) de medusas de *Lychnorhiza lucerna* en el estuario del Río de la Plata.

Fuente de variación	SS	GL	MS	F	p
Mes/Año ❶	7929,21	6	1321,534	3,166108	0,006606
Área ❷	0,16	1	0,160	0,000384	0,984408
Interacción	604,78	6	100,797	0,241488	0,961775
Error	46748,83	112	417,400		

❶ Campañas INIDEP realizadas en febrero 1996, marzo 1998, febrero 1999, marzo 2000, marzo 2001, marzo, 2004 y febrero 2006; ❷ Sectores Norte y Sur del estuario del Río de la Plata representados en la figura 3.30.

Los valores de CPUV oscilaron entre 0.001 y 147 y se caracterizaron por presentar varianzas muy elevadas. Asimismo, se observó una proporción muy baja de valores elevados y un gran número de estaciones con biomazas muy bajas o directamente nulas (Fig. 3.32).

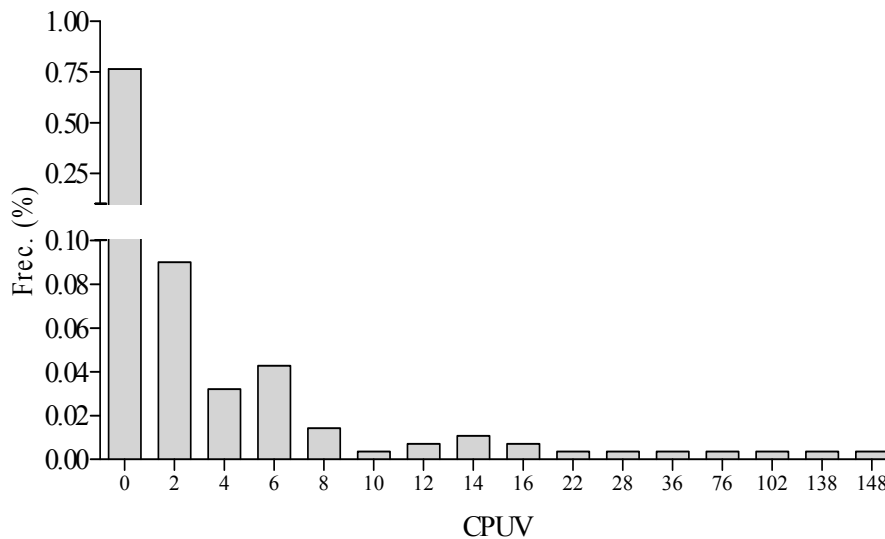


Figura 3.32: *Lychnorhiza lucerna*. Distribuciones de frecuencias de biomazas ($\text{CPUV} = \text{Kg} / 1000\text{m}^3$) obtenidas durante las campañas INIDEP. $N_{\text{total}} = 142$.

3.3.5 Relación talla / peso

i) Datos agrupados

El peso de las medusas se incrementó con la talla de las mismas siguiendo una curva de tipo potencial con excepción de marzo de 2007 en cuyo caso presentó un mejor ajuste a una curva exponencial (Tabla 3.5; Fig. 3.33).

Tabla 3.5: Ajuste de la relación talla / peso correspondiente al total de los datos agrupados y a las diferentes áreas y meses considerados.

	n	Rango de tallas (cm)	SEMR lineal	SEMR potencial	SEMR exponencial
Datos agrupados	942	5 – 38	18.94	11.02	11.22
<i>Variaciones espaciales</i>					
Marzo 2004 Norte	300	5 – 31	16.71	11.08	11.20
Marzo 2004 Sur	114	5 – 30	24.47	14.70	15.03
Febrero 2006 Norte	164	10 – 38	15.09	8.01	9.95
<i>Variaciones temporales</i>					
Febrero 2006 Sur	50	6 – 28	22.60	6.42	7.67
Febrero 2005	99	7 – 26	31.82	7.64	7.71
Enero 2006	35	5 – 21.5	32.09	7.95	8.41
Febrero 2006	21	8 – 22	5.86	4.19	5.57
Marzo 2006	29	6 – 24	7.67	4.01	4.69
Abril 2006	29	7.5 – 23.5	22.55	5.73	8.41
Febrero 2007	32	13.5 – 27	3.94	3.72	6.87
Marzo 2007	16	13 – 24.5	2.60	2.92	2.56

SEMR: Suma de errores medios relativos.

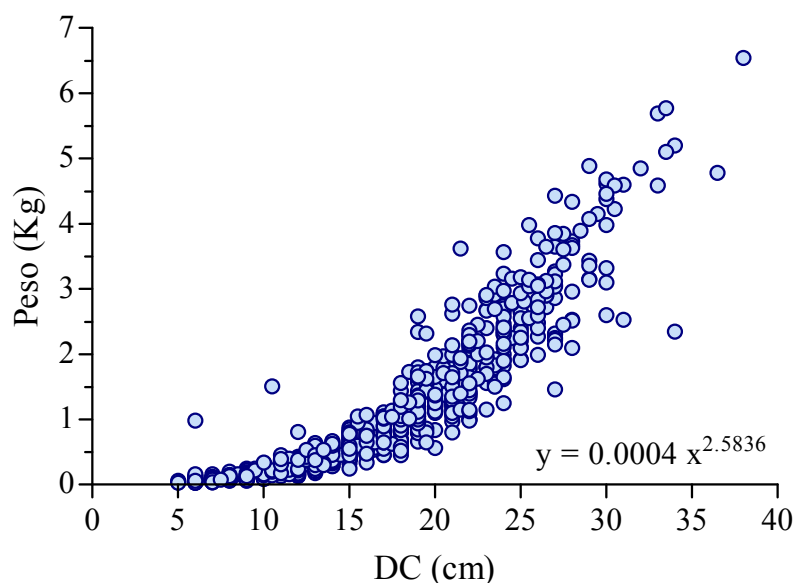


Figura 3.33: Relación entre la talla (DC, diámetro de campana) y peso de las medusas de *Lychnorhiza lucerna*. Se indica la curva de mejor ajuste a los datos. Datos agrupados.

ii) *Variaciones espaciales:*

- *Marzo 2004:* El peso de las medusas del sector norte se incrementó con la talla de las mismas con una pendiente significativamente mayor que la correspondiente a las medusas del sector sur ($p < 0.05$) (rango de tallas 5 – 30 cm DC) (Figs. 3.34 y 3.35).

- *Febrero 2006:* No se observaron diferencias significativas entre las pendientes de la relación talla / peso entre las medusas de los sectores norte y sur ($p > 0.05$) (rango de tallas 10 – 28 cm DC). No obstante, la ordenada de origen fue significativamente mayor en el sector norte ($p < 0.01$) (Figs. 3.34 y 3.35).

iii) *Variaciones temporales:*

• *Variaciones mensuales*

- *Año 2006:* Los resultados de los ANCOVAs realizados para comparar las curvas correspondientes a los diferentes meses del año 2006 se presentan en la Fig. 3.36. Se observaron diferencias significativas entre los meses de enero y marzo (pendiente y ordenada de origen), enero y abril (ordenada de origen) y febrero y abril (ordenada de origen) (Figs. 3.36 y 3.37).

- *Año 2007:* No se detectaron diferencias significativas en la relación talla / peso entre los meses de febrero y marzo de 2007 (Figs. 3.36 y 3.37).

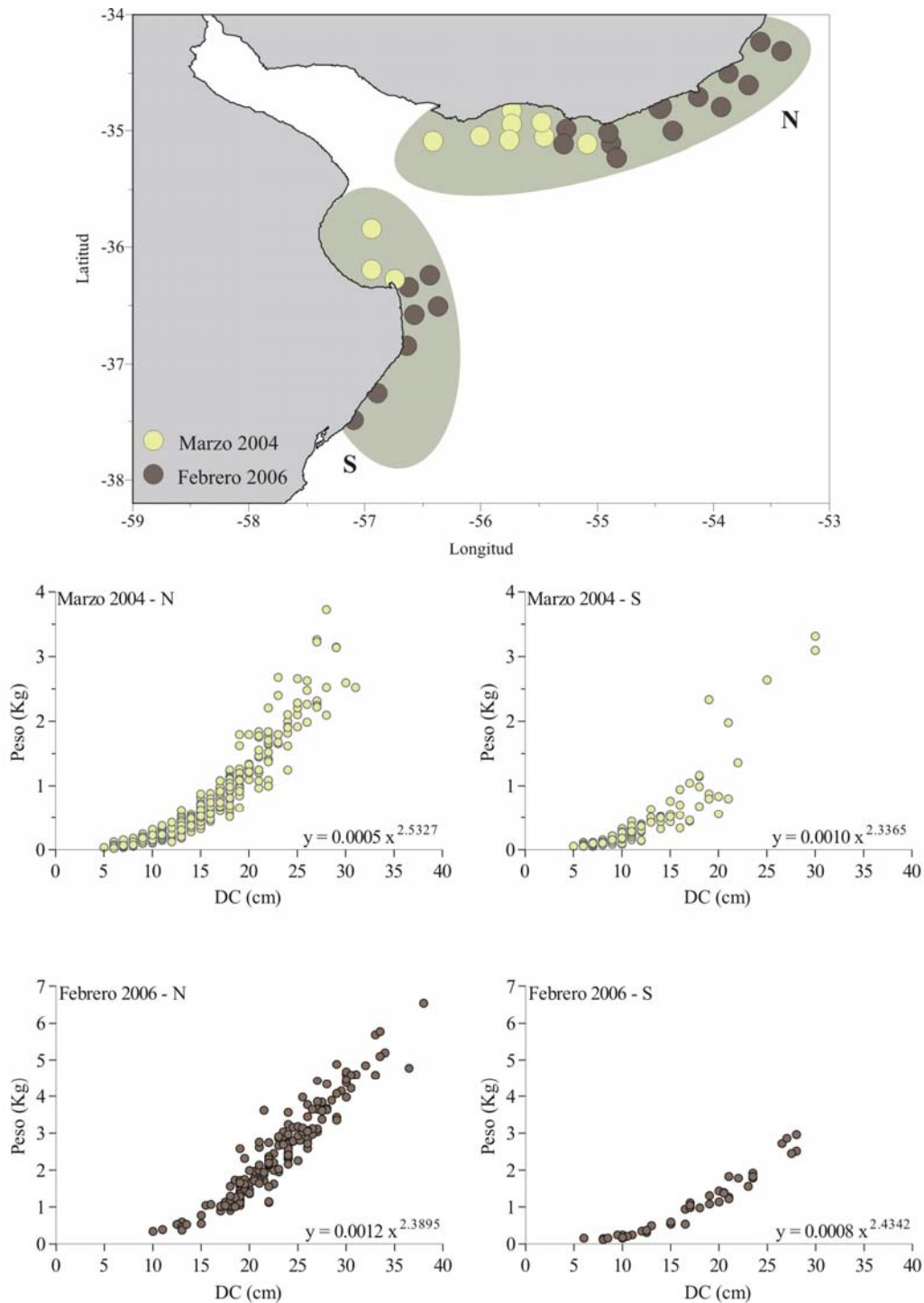
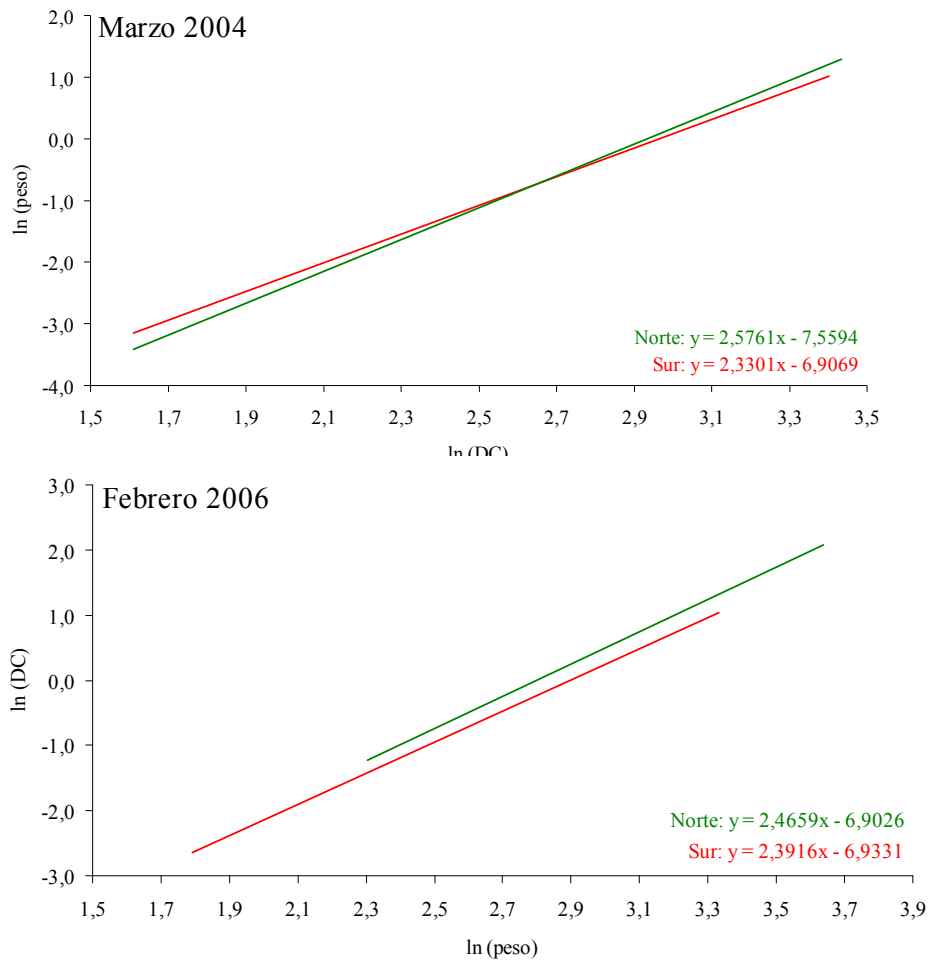


Figura 3.34: *Lychnorhiza lucerna*. Variaciones espaciales en la relación talla / peso de las medusas capturadas en los sectores norte (N) y sur (S) definidos en el estuario del Río de la Plata. Los puntos en el mapa representan la posición de los lances de pesca en cada una de las dos campañas analizadas. Se indican las curvas de mejor ajuste a los datos. DC: diámetro de campana.



Marzo 2004	Norte	Febrero 2006	Norte
Sur	b: $p < 0.05$ a: $p < 0.05$ rc: 5.0 – 30.0	Sur	b: $p > 0.05$ a: $p < 0.05$ rc: 10.0 – 28.0

Figura 3.35: *Lychnorhiza lucerna*. Variaciones espaciales de la relación talla / peso. Se presenta el rango de tallas comparado (rc) y el valor p obtenido para la comparación de pendientes (b) y de ordenadas de origen (a) correspondiente a cada ANCOVA.

- *Variaciones interanuales*

- *Febrero*: No se detectaron diferencias significativas en la relación talla / peso de las medusas capturadas en febrero de 2005, 2006 y 2007 (Figs. 3.36 y 3.38).
- *Marzo*: No se detectaron diferencias significativas en la relación talla / peso de las medusas capturadas en marzo de 2006 y 2007 (Figs. 3.36 y 3.38).

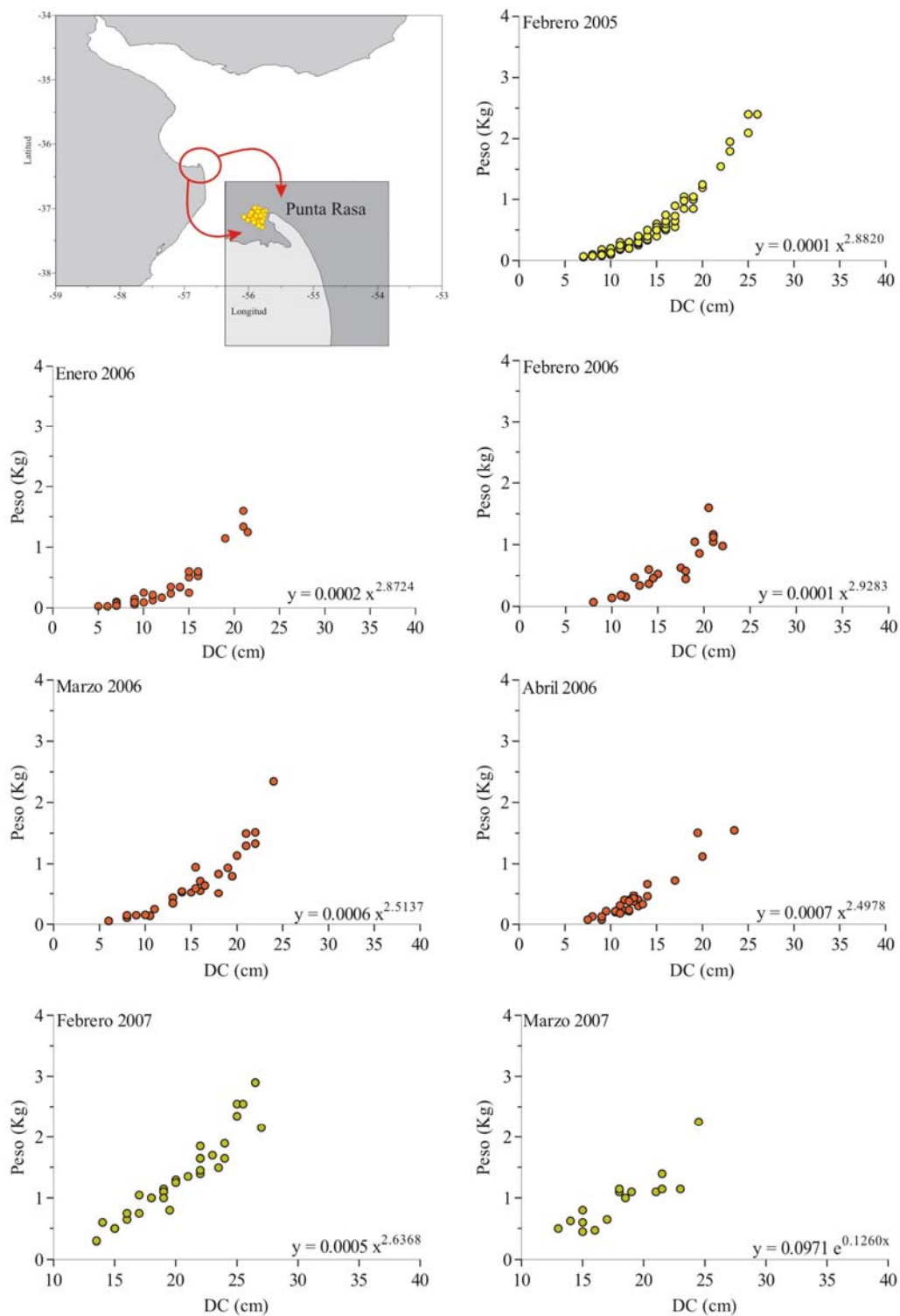
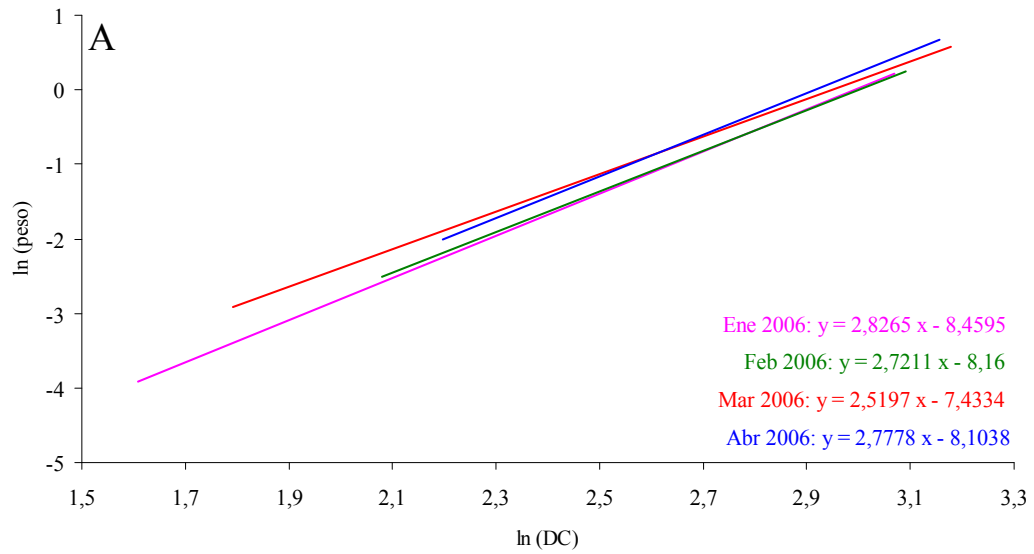
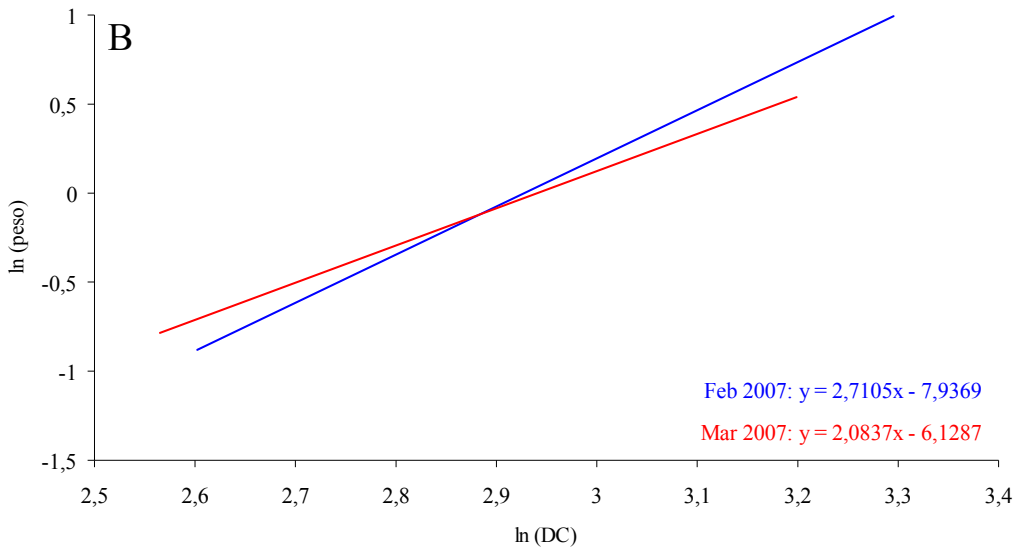


Figura 3.36: *Lychnorhiza lucerna*. Variaciones temporales en la relación talla / peso de las medusas de capturadas en las cercanías de Punta Rasa. Se indican las curvas de mejor ajuste a los datos. DC: diámetro de campana.



Año 2006	Febrero	Marzo	Abril
Enero	b: $p > 0.05$ a: $p > 0.05$ rc: 8.0 – 21.5	b: $p < 0.05$ a: $p < 0.05$ rc: 6.0 – 21.5	b: $p > 0.05$ a: $p < 0.05$ rc: 7.5 – 21.5
Febrero	-	b: $p > 0.05$ a: $p > 0.05$ rc: 8.0 – 22.0	b: $p > 0.05$ a: $p < 0.05$ rc: 8.0 – 22.0
Marzo	-	-	b: $p > 0.05$ a: $p > 0.05$ rc: 7.5 – 23.5



Año 2007	Marzo
Febrero	b: $p > 0.05$ a: $p > 0.05$ rc: 13.5 – 24.5

Figura 3.37: *Lychnorhiza lucerna*. Variaciones temporales en la relación talla / peso correspondientes a los años 2006 (A) y 2007 (B). Se presenta el rango de tallas (rc) y el valor p obtenido para la comparación de pendientes (b) y de ordenadas de origen (a) correspondiente a cada ANCOVA. DC: diámetro de campana.

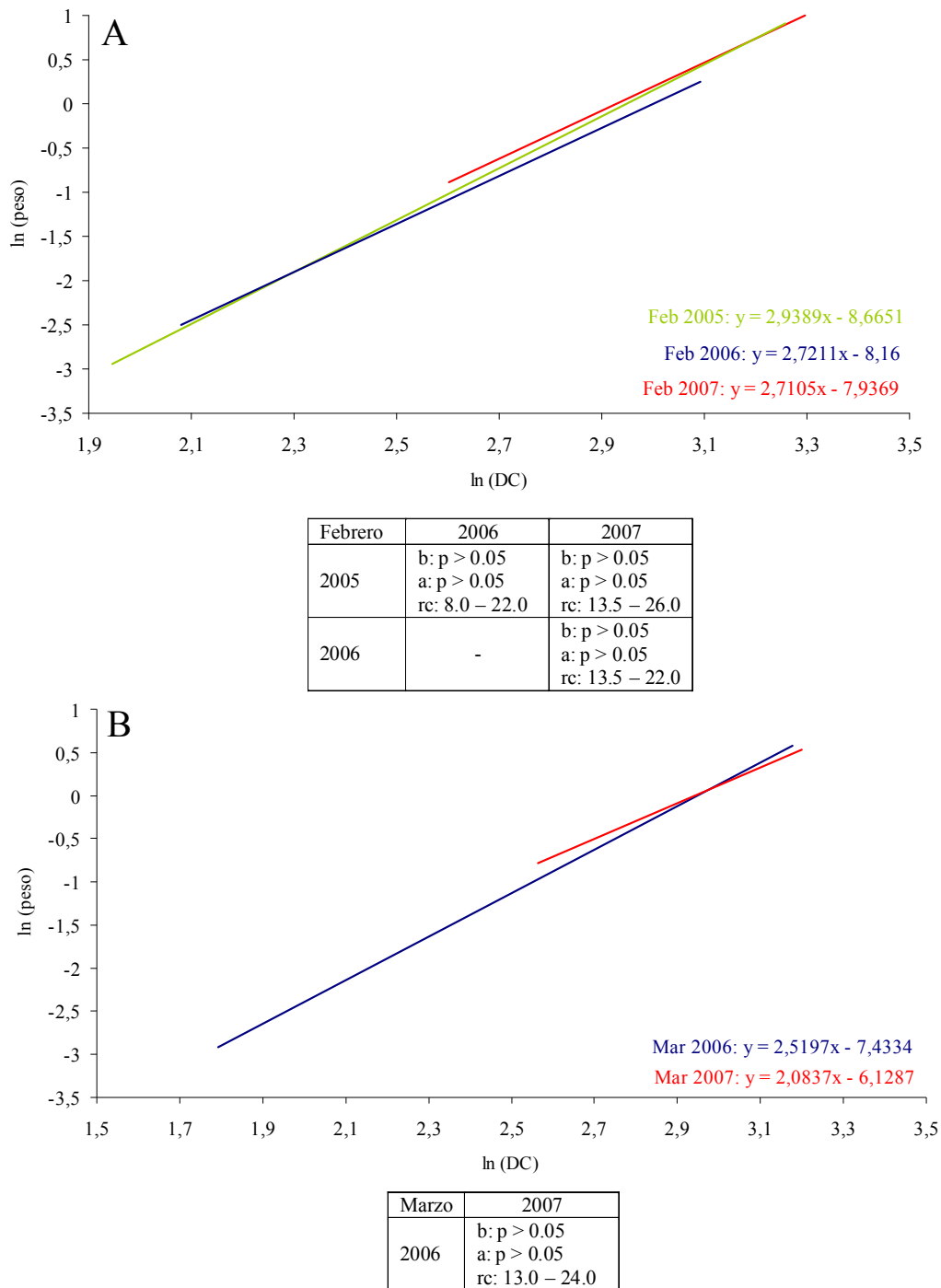


Figura 3.38: *Lychnorhiza lucerna*. Variaciones interanuales en la relación talla / peso correspondientes a los meses febrero (A) y marzo (B). Se presenta el rango de tallas (rc) y el valor p obtenido para la comparación de pendientes (b) y de ordenadas de origen (a) correspondiente a cada ANCOVA. DC: diámetro de campana.

3.4 Posibilidades de desarrollo de una pesquería de medusas en la Argentina

3.4.1 Revisión de las pesquerías de medusas en el mundo

La posibilidad de utilizar especies planctónicas como fuente de alimento para el hombre viene siendo considerada ya desde el siglo XIX (Omori, 1978). En los últimos 25 años se han realizado varios estudios para explotar comercialmente especies que nunca antes habían sido tenidas en cuenta por su escaso valor comercial y que hoy día, con el colapso de varias pesquerías tradicionales y el aumento en la demanda de alimentos, comienzan a adquirir mayor importancia. Actualmente son más de 30 especies planctónicas las que se pescan comercialmente y se utilizan como alimento de consumo humano, animal o de cebo (Tablas 3.6 y 3.7).

Las medusas son la base de pesquerías comerciales en diferentes lugares del mundo (Kingsford et al., 2000). Mientras que la mayoría de las personas en el mundo occidental considera a las medusas como un “pedazo de gelatina a ser evitado”, para millones de chinos, japoneses, vietnamitas o coreanos conforman un alimento cotidiano de consumo popular (Fig. 3.39) (Rudloe, 1996; Kimura et al., 1991; Hsieh y Rudloe, 1994).

Las medusas que se comercializan actualmente pertenecen casi todas al Orden Rhizostomeae (Cnidaria: Scyphozoa). Este hecho se debe fundamentalmente a sus características organolépticas y a su relativo gran tamaño que permiten obtener la mejor calidad (Omori, 1981; Omori y Nakano, 2001). Sin embargo, aunque con menores precios, existen otras especies de medusas Scyphozoa que son pescadas y comercializadas en diferentes lugares del mundo (Tabla 3.7; Fig. 3.40 y 3.41).

Tabla 3.6: Especies planctónicas explotadas comercialmente^①. Modificado a partir de Omori (1978).

Especies	País/Región	Explotación comercial
Copepoda		
<i>Calanus finmarchicus</i> ^②	Noruega	+
<i>Calanus plumchrus</i> ^②	Canadá, Japón	+
Mysidacea		
<i>Neomysis intermedia</i>	Japón	+++
<i>Neomysis japonica</i>	Japón	+++
<i>Acanthomysis mitsukurii</i>	Japón	+++
Varias especies	China, Corea del Sur, SE-Asia	++
Euphausiacea		
<i>Euphausia pacifica</i>	Canadá, Japón, Corea del Sur	+++
<i>Euphausia superba</i>	Antártida	++++
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	Francia, Mónaco, Noruega	+
Decapoda		
<i>Acetes americanus americanus</i>	Brasil, Surinam	+
<i>Acetes chinensis</i>	China, Corea del Sur, Taiwán	++++
<i>Acetes erythraeus</i>	China, SE-Asia, India	+++
<i>Acetes indicus</i>	SE-Asia, India	++++
<i>Acetes intermedius</i>	Filipinas, Taiwán	+
<i>Acetes japonicus</i>	China, Corea del Sur, Japón	++
<i>Acetes serrulatus</i>	China	+
<i>Acetes sibogae</i>	SE-Asia	++
<i>Acetes vulgaris</i>	SE-Asia	++
<i>Sergia lucens</i>	Japón	+++

① Las medusas son incluidas en la tabla 3.7; ②: Utilizados principalmente como alimento para animales y cebo; +: Menos de 10 tn al año; ++: 100 a 1000 tn al año; +++: 1000 a 10 000 tn al año; ++++: más de 10 000 tn al año.

Aunque son varios los trabajos publicados acerca de diferentes aspectos biológicos y ecológicos de los rhizostomos (ver Arai, 1997), la literatura existente acerca de sus pesquerías es realmente muy escasa, está publicada en lugares no convencionales y de poca difusión o, en varios casos, está escrita en chino o japonés. De todas maneras, existen algunos trabajos de revisión en donde se reportan usos comerciales de las medusas, datos de capturas y hasta algunas consideraciones de manejo de sus pesquerías (e. g. Omori, 1981; Kingsford et al., 2000; Hsieh et al., 2001).

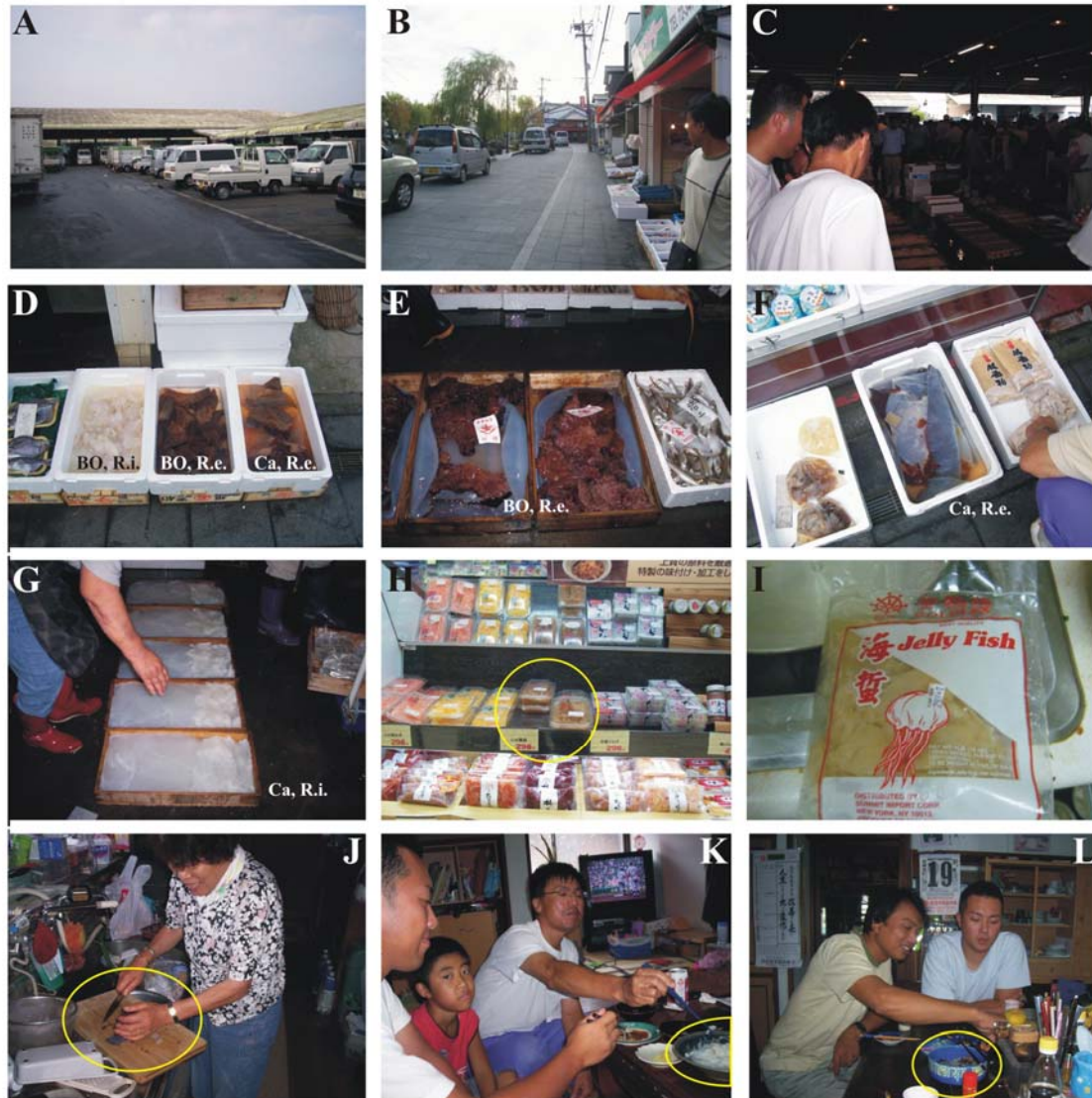


Figura 3.39: La comercialización y el consumo de medusas es una actividad corriente en Japón. (A-G) Mercado de productos pesqueros en donde se comercializan medusas (Kyushu, Japón); (D-G) Campanas (Ca) y brazos orales (BO) en salmuera de *Rhopilema esculentum* (R.e.) y *Rhopilema hispidum* (R.i.); (H-I) Venta de medusas semi-deshidratadas y cortadas (supermercado en Higashi-hiroshima, Japón); (J-L) Consumo de medusas en hogares japoneses.

La pesquería de medusas es una actividad milenaria. Aunque las estadísticas pesqueras de la FAO datan de 1950 (www.fao.org/fishery), en China existen registros de consumo de medusas deshidratadas anteriores al año 1700 (Wu, 1955).

Tabla 3.7: Listado de especies de medusas explotadas comercialmente. Modificado y actualizado a partir de Kingsford et al. (2000).

Especies	Motivo	País/Región	Referencias
SCYPHOZOA			
RHIZOSTOMEAE			
<i>Catostylus mosaicus</i>	Alimento	Australia, Nueva Guinea	Wooton et al., 1982; Kingsford y Gillanders, 1995; Omori y Nakano, 2001; Anon., 2002a
<i>Cassiopea ndrossia</i>	Alimento	Filipinas	Heeger (<i>com. pers.</i>) en Omori y Nakano, 2001
<i>Crambione mastigophora</i>	Alimento	s.e.	Omori y Nakano, 2001
<i>Crambionella stuhlmanni</i>	Alimento	India	Kuthalingam et al., [1988]
<i>Crambionella annandalei</i>	Alimento	Myanmar	Liu (<i>com. pers.</i>)
<i>Crambionella orsini</i>	Alimento	s.e.	Omori y Nakano, 2001
<i>Cephea cephea</i>	Alimento	s.e.	Omori y Nakano, 2001
<i>Mastigias sp.</i>	Alimento	Japón, Filipinas, Australia, Nueva Guinea, Samoa, Tailandia	Sloan y Gunn, 1985
<i>Nemopilema nomurai</i>	Alimento	Japón, Corea del Sur, China	Omori, 1978, 1981; Sloan y Gunn, 1985; Kawahara (<i>com. pers.</i>)
<i>Rhizostoma pulmo</i>	Alimento	Turquía, Mar Mediterráneo, Mar Negro	Omori y Nakano, 2001
<i>Rhopilema nomadica</i>	Alimento	Israel, Turquía, Mar Rojo	Avian et al., 1995
<i>Rhopilema esculentum</i>	Alimento, Industria farmacéutica (colágeno)❶	China, Indonesia, Malasia, Tailandia, Japón	Omori, 1981; Morikawa, 1984; Cheng, 1991; Nagai et al., 1999, 2000; Schiariti, 2006
<i>Rhopilema hispidum</i>	Alimento	China, Indonesia, Malasia, Tailandia, Japón	Omori, 1981; Sloan y Gunn, 1985; Cheng, 1991; Schiariti, 2006
<i>Stomolophus meleagris</i>	Alimento	México, EE.UU.	Omori, 1981; Huang et al., [1988] Huang, 1986, 1988; Rudloe, 1996, 1997; Hsieh et al., 2001
<i>Lobonema smithi</i>	Alimento	Filipinas	Omori, 1981; Sloan y Gunn, 1985; Cheng, 1991
<i>Lobonemoides gracilis</i> ❷	Alimento	China, Indonesia, Malasia, Tailandia, Filipinas, Australia	Omori, 1981
SEMAEOSTOMEAE			
<i>Aurelia aurita</i>	Alimento, mascotas para acuario.	Canadá, Japón, Turquía	Anon., 2002b
<i>Chrysaora melanaster</i> ❸	Alimento	s. e.	Morikawa, 1984

❶ En la publicación original aparece como *Rhopilema asamushi*; ❷ Considerada por P. Cornelius *Lobonema smithi* (en Omori y Nakano, 2001); ❸ En la publicación original aparece como *Dactylometra pacifica*; s.e.: sin especificar. Los años indicados entre corchetes corresponden a referencias incompletas y significan que tales publicaciones pertenecen al año indicado o son posteriores.



Figura 3.40: Algunas de las especies de medusas que se comercializan en los diferentes mercados del mundo. A: *Catostylus mosaicus*; B: *Mastigias papua*; C: *Rhizostoma pulmo*; D: *Crambionella orsisi*; E: *Nemopilema nomurai*; F: *Stomolophus meleagris*; G: *Aurelia aurita*; H: *Rhopilema nomadica*; I: *Crambione mastigophora*; J: *Cephea cephea*; K: *Chrysaora melanaster*.

En la tabla 3.8 puede verse que las capturas permanecieron por debajo de las 5000 tm hasta 1970. Aunque en 1973 se registraron capturas mayores a 100000 tm, estos valores no se sostuvieron en el tiempo hasta mediados de los 80'. Recién a partir de 1992 las capturas se mantuvieron en el tiempo superando la barrera de las 200000 tm, alcanzando un total de 500000 tm. Estos valores de captura no son triviales en

comparación con los registrados para pesquerías de otros recursos (Kingsford et al., 2000).



Figura 3.41: Pesquerías de medusas en el mundo. Rojo: Pesquerías asiáticas (Japón, China, Tailandia, Malasia, Filipinas, Myanmar, Vietnam, Surinam, Malasia); Azul: Australia y Nueva Guinea; Amarillo: India; Verde: Turquía e Israel; Violeta: Estados Unidos y México; Gris: Pesquería en estudio o sin éxito (Canadá, Estados Unidos y Argentina). 1: *Catostylus mosaicus*; 2: *Cassiopea ndrossia*; 3: *Crambione mastigophora*; 4: *Crambionella annandalei*; 5: *Lychnorhiza lucerna*; 6: *Mastigias* spp.; 7: *Nemopilema nomurai*; 8: *Phyllorhiza punctata*; 9: *Rhizostoma pulmo*; 10: *Rhopilema nomadica*; 11: *Rhopilema esculentum*; 12: *Rhopilema hispidum*; 13: *Stomolophus meleagris*; 14: *Lobonema smithi*; 15: *Lobonemoides gracilis*; 16: *Aurelia aurita*; 17: *Aequorea* spp.

Por ejemplo, en 1996, la captura de medusas alcanzó los 2/3 de las capturas mundiales de tiburones, rayas y quimeras en conjunto (540000 tm vs. 760000 tm) y superó la cosecha de vieiras y langostas. En términos económicos, las pesquerías de medusas aportaron menores ingresos en comparación con las cifras multimillonarias alcanzadas por las pesquerías de peces óseos y cefalópodos. Sin embargo, las importaciones se encuentran en el orden de los millones de dólares; en 1995 Japón importó medusas por un valor de U\$S 25 millones, Taiwán U\$S 20 millones y Corea del Sur U\$S 17 millones desde Indonesia, Malasia y China (Rudloe, 1996).

La gran mayoría de las capturas de medusas provienen del Pacífico occidental y nor-occidental y del Índico oriental (Fig. 3.41). Países como Indonesia, Tailandia y

China tienen una larga historia (>25 años) en la pesca de medusas. Hasta 1969, las capturas mundiales de medusas provenían en su totalidad de las aguas de los alrededores de Indonesia (Omori, 1978). Recién entre 1970 y 1980 comenzaron a registrarse capturas por parte de Filipinas y Malasia y ya en 1984 comenzó una nueva pesquería de medusas en el Mar Mediterráneo por parte de Turquía.

- ***Métodos de captura***

Son muchos los artes de pesca que pueden utilizarse para capturar medusas en grandes cantidades. Sin embargo, dado que son organismos delicados, y que los daños sufridos durante la captura pueden incidir drásticamente en el precio final (Hsieh et al., 2001), la elección del tipo de arte de pesca no es un tema menor. Para ello, se requiere de ciertas consideraciones que involucran, por ejemplo, el tipo de ambiente en donde se realicen las maniobras (profundidad, tipo de fondo, corrientes, etc.) o de ciertas reglamentaciones particulares. En algunas regiones (e. g. Estado de Victoria, Australia), los arrastres demersales no están permitidos por los daños que provocan sobre el sustrato y la fauna bentónica (Sainsbury, 1996). En particular, en la pesquerías de medusas, el daño causado sobre la comunidad bentónica no se trata solamente de una cuestión ambiental; en este caso los arrastres demersales pueden llegar a dañar severamente los stocks de pólipos de los cuales depende el futuro de la actividad (Cheng, 1991). No obstante, dado que no es muy común que los pescadores se dediquen exclusivamente a la pesca de medusas, el arte de pesca utilizado depende fundamentalmente de las embarcaciones y artes de pesca disponibles.

Tabla 3.8: Capturas de medusas reportadas por la FAO*. Modificado y actualizado a partir de Kingsford et al. (2000).

Año	PNO China	EIO Indonesia	WCP Indonesia	EIO Malasia	WCP Malasia	WCP Filipinas	EIO Tailandia	WCP Tailandia	MBS Turquía	Total
1950		<0.5	300							300
1951		<0.5	1700							1700
1952		<0.5	1900							1900
1953		<0.5	1900							1900
1954		<0.5	2100							2100
1955		<0.5	2100							2100
1956		<0.5	2200							2200
1957		<0.5	2100							2100
1958		<0.5	2200							2200
1959		<0.5	2100							2100
1960		<0.5	2100							2100
1961		100	2700							2800
1962		100	2800							2900
1963		100	2900							3000
1964		100	3000							3100
1965		100	3400							3500
1966		100	3700							3800
1967		100	3500							3600
1968		100	3700							3800
1969		100	4100							4200
1970	50600	100	5900		0	0	0	2500	0	59100
1971	16000	100	5900		0	0	0	2500	0	24500
1972	16600	100	5200		0	0	0	2700	0	24600
1973	58200	100	4700		0	0	0	66900	0	129900
1974	22068	19	413		0	0	0	2400	0	24900
1975	17109	21	5486			0	0	4369	0	26985
1976	5131	83	8830			8	0	22738	0	36783
1977	11653	1355	172			0	0	82439	0	95169

Tabla 3.8: Continuación

Año	PNO China	EIO Indonesia	WCP Indonesia	EIO Malasia	WCP Malasia	WCP Filipinas	EIO Tailandia	WCP Tailandia	MBS Turquía	Total
1978	3644	0	1914			0	2892	59708	0	68158
1979	12967	0	2395			0	3700	51252	0	70314
1980	8988	254	243			600	108	2056	0	12249
1981	17966	2271	166	1323		2002	17213	11620	0	52561
1982	17582	1533	538	5012	5742	200	72893	29237	0	132737
1983	10000	2303	21539	4021	14694	125	32810	147471	0	232963
1984	36461	<0.5	442	319	17681	91	5100	5892	1785	67771
1985	60908	2581	799	16	12981	5	22555	6463	1719	108027
1986	19380	4135	8293	1236	14617	34	59001	17089	2802	126587
1987	58484	4140	3652	3423	22314	88	26536	13940	3	132580
1988	32098	2051	10907	7509	19686	55	0	18352	1821	92479
1989	34944	797	8671	30844	11192	86	0	15955	1173	103662
1990	39174	16	1330	6916	12615	64	0	13995	1109	75219
1991	96009	16	2639	3131	8962	70	50	55407		166284
1992	228459	280	5546	3299	12324	75	1012	102179	564	353738
1993	132572	675	25768	2001	14292	73	5778	9857	781	191797
1994	113354	1744	1059	10	10128		7804	78308	814	213221
1995	171905	1288	121788	205	7487	61	17060	16668	487	336949
1996	265325	4018	2722	2823	17079	57	12540	17956	904	323424
1997	400483	18000	20160	2813	50998	20	12200	17500	900	523074
Total	1 958 064	48 880	327 645	74 901	252 792	3 714	299 252	877 451	14 862	3 857 561

* www.fao.org/fishery. NWP: Pacífico noroeste; EIO: Océano Índico Este; WCP: Pacífico centro-oeste; MBS: Mar Mediterráneo y Mar Negro. Las abreviaciones corresponden a las zonas determinadas por la FAO.

Los métodos utilizados para pescar medusas son muy variados y van desde la utilización de copos manuales hasta los arrastres a la pareja (Tabla 3.9) (Kingsford et al., 2000). Las ventajas y desventajas de cada uno de ellos pueden resumirse en términos de la calidad de la captura, el daño causado sobre las tallas no comerciales, el by-catch, la eficiencia de captura y los costos operativos (Tabla 3.9). Con excepción de las redes de copo, todos los demás artes de pesca presentan un riesgo potencial de dañar la captura o de capturar ejemplares fuera de los rangos de talla permitidos (Kingsford et al., 2000). El gran beneficio de las redes de copo es justamente la gran calidad de las capturas ya que de esta manera las medusas sufren menos daños, y pueden colectarse las tallas deseadas. Al mismo tiempo, no existen riesgos de dañar el ambiente o de by-catch. Aunque el método es laborioso, las medusas suelen presentarse formando densos grupos facilitando así su recolección. Además, en varios casos son utilizadas en conjunto con redes de cerco o trasmallos. En una primera maniobra se concentran las medusas, y en una segunda se colectan de a una con los copos (Schiariti *obs. pers.*).

Más allá del tipo de arte de pesca utilizado, el tamaño de malla y el tipo de embarcación son otras cuestiones a tener en cuenta. Los tamaños mínimos de malla están usualmente basados en las tallas que deben pasar de largo por las redes y las permitidas para pescar. Para peces normalmente se asume que un tamaño de malla adecuado es aquel que permite escapar a las tallas juveniles y retiene con relativa eficiencia a las tallas permitidas. El problema con las medusas es que los mayores tamaños de mallas tienden a dañar las medusas durante los arrastres, aún si estos son breves. Las mallas de menor tamaño dañan menos a las medusas. Sin embargo, además de capturar ejemplares juveniles, presentan mayores tasas de colmatación (Kingsford et al., 2000).

Tabla 3.9: Comparación entre los diferentes métodos utilizados para pescar medusas. Modificado de Kingsford et al. (2000).

	Daño a la captura	Daño a tallas no comerciales	By-catch pelágico ^①	By-catch demersal	Daño a stocks de pólipos	Baja eficiencia si las medusas están dispersas	Costos de los equipos elevado	Costos elevados de combustible	Embarcación prescindible
Copos						✓ ^②			✓
Arrastres manuales en la costa	✓	✓	✓	✓ ^②	✓	✓ ^②			✓
Arrastres pelágicos	✓	✓	✓				✓	✓	
Arrastres demersales	✓	✓	✓	✓	✓		✓	✓	
Redes de cerco		✓	✓			✓	✓	✓	
Redes de marea	✓	✓	✓	✓					
Redes de enmalle	✓	✓	✓	✓					

Fuente: ^① Incluye la captura de medusas de tallas no comerciales; ^② Cuantitativamente demostrado (Hudson et al., 1997).

Con respecto al tipo de embarcación, dado que las capturas pueden realizarse con eficiencia desde varios tipos y tamaños de embarcaciones, la decisión suele ser más práctica y sencilla. Es raro que existan pescadores que se dediquen a pescar exclusivamente medusas. En consecuencia, se usan las embarcaciones que se estaban empleando para los otros recursos. No obstante, por regla general, las medusas son capturadas desde pequeñas embarcaciones (7 a 15 m de eslora) con las cuales se mantienen costos no demasiado elevados (Rudloe, 1997; Kingsford et al., 2000; Omori y Nakano, 2001).

- **Procesamiento**

China es el primer país en procesar medusas para consumo humano (Morikawa, 1984). Aunque los chinos consumen medusas desde hace miles de años, el vínculo de la industria pesquera con este recurso es relativamente reciente (Hsieh et al., 2001). A partir del desarrollo de pesquerías de medusas en diferentes lugares del mundo, la técnica de procesamiento tradicional de los chinos se transmitió con pocas modificaciones hacia nuevos países productores. Las medusas se comercializan como un producto semi-deshidratado. El procesamiento de medusas para consumo humano es una técnica de bajo costo que no requiere de gran capital de inversión. A su vez, es una labor relativamente sencilla aunque intensiva (Hsieh et al., 2001). Según algunos expertos orientales “*el procesado de medusas más que una técnica es un verdadero arte*” (Rudloe, 1986).

A diferencia de otros recursos alimenticios de origen marino, las medusas no pueden ser simplemente pescadas, colocadas en hielo y comercializadas. Para ello, es necesario procesarlas en una serie de etapas a través de las cuales van perdiendo agua por el agregado de sales.

Tradicionalmente el procesamiento de las medusas se inicia pocas horas después de la captura separando la campana de los brazos orales. Posteriormente las medusas se lavan con agua marina con el fin de remover las membranas mucosas y las gónadas, y por último se procede a una deshidratación gradual con sales (NaCl) y alumbre ($KAl(SO_4)_2 \cdot 12H_2O$). El alumbre reduce el pH, actúa como desinfectante y agente endurecedor y permite obtener una textura firme (Huang, 1988). La utilización en conjunto de sales y alumbre reduce a niveles mínimos el crecimiento microbiano (Hsieh et al., 2001). De esta manera, una vez deshidratado, el producto puede conservarse por un período de hasta 1 año a temperatura ambiente y de hasta 2 años en lugar fresco (Hsieh et al., 2001). El proceso completo de deshidratación requiere entre 20 y 40 días y el rendimiento obtenido varía entre el 7% y el 10% del peso húmedo, dependiendo de la especie y de la técnica de procesamiento utilizada (Hsieh et al., 2001).

Las técnicas de procesamiento de medusas varían en función de las especies, las regiones y del “artesano” que realice esta labor. No obstante, se describen a continuación los pasos generales desde la captura de las medusas hasta la obtención del producto semi-deshidratado final listo para la comercialización:

1) *Separación de brazos orales y campana*: Una vez en cubierta se cortan inmediatamente los brazos orales (Fig. 3.42A-D) y se guardan en forma separada de la campana (Fig. 3.42B) ya que el lavado y el procesado de los mismos requiere técnicas diferentes. Durante esta etapa es muy importante no exponer las medusas a temperaturas elevadas. Si así fuera el caso, es recomendable enfriar la captura con hielo en escamas. Debido precisamente a este motivo en regiones de elevadas temperaturas la pesca de medusas se realiza durante la noche (Schariti *obs. pers.*).

2) *Lavado*: Se procede al lavado exhaustivo de las medusas con abundante agua de mar a fin de remover el mucus y las gónadas. Existen diferentes dispositivos para realizar esta tarea de forma adecuada (Fig. 3.42F-H). Este paso es fundamental ya que la obtención de un producto de buena calidad depende de no dejar ningún tipo de residuo que luego pueda descomponerse durante las fases subsiguientes.

Los brazos orales presentan en general mucha mayor cantidad de mucus que las campanas. En consecuencia, en algunos casos es necesario remojar los brazos orales con agua caliente para facilitar la remoción del mucus durante el lavado (Fig. 3.42F).

3) *Salado*: En esta tercera etapa comienza la deshidratación por el agregado de sales (Fig. 3.42K). Sin embargo, antes de colocar las medusas en sal, se realiza una inspección de las campanas para verificar que hayan quedado correctamente lavadas y terminar de retirar los restos de mucus o gónadas que puedan haber quedado (Fig. 3.42I, J). Las etapas de deshidratación con sal y alumbre son las más delicadas debido a que cada especie tiene su “receta particular”. Las proporciones de sal y alumbre por kg de medusa, y los tiempos que duran cada una de las etapas suelen mantenerse en secreto. Además, dependen de las características de cada especie. Por esta razón los valores que se detallan a continuación son solamente orientativos:

i) Para algunas especies (e. g. *Stomolophus meleagris*) el primer paso de deshidratación química consiste en colocar las campanas (los brazos orales no requieren esta etapa) ya limpias en una solución hipersaturada de NaCl durante 12-24 hs. Si las campanas son demasiado gruesas, es preciso removerlas cada 2 o 3 horas a fin de asegurar un tratamiento parejo de todo el material y disminuir los riesgos de descomposición. Esta etapa, que Rudloe (1996) menciona como “*softening*”, se realiza

sólo en el caso de las especies que presentan una mayor proporción de colágeno. Sin ir más lejos, no se tiene en cuenta para procesar *Rhopilema esculentum* y *R. hispidum*, dos de las especies de mayor valor comercial (Schariti *obs. pers.*).



Figura 3.42: Etapas del procesado de medusas. (A-D) Separación de los brazos orales de la campana; (B-D) *Rhopilema esculentum* en Kyushu, Japón; (E) Las campanas y los brazos orales se almacenan a bordo en forma separada; (F-H) Lavado exhaustivo de campanas y brazos orales (F) Los brazos orales se remojan con agua caliente previo al lavado para permitir el correcto lavado en los dispositivos de las figuras G o H; (I-J) Inspección del material para retirar restos de gónadas o mucus que hayan quedado remanentes; (K) Pesado de la sal y el alumbre que se utiliza para deshidratar las medusas; (L-M) Deshidratación con sal y alumbre a pequeña escala; (N-Q) Deshidratación con sal y alumbre a escala industrial; (R) Última etapa, previa al emvasado. Las medusas se apilan para terminar el secado a temperatura ambiente. Dibujos: Modificados a partir de Rudloe (1996).

ii) Una vez retiradas de la solución hipersaturada de NaCl las medusas se colocan en un recipiente con una mezcla de sal y alumbre ($\approx 3\%$ de la mezcla) y se dejan por un lapso de alrededor de 24 hs. Nuevamente en esta etapa surgen diferencias entre

los métodos utilizados que se originan tanto en la especie en cuestión como en la cantidad de medusa a procesar. Si se trata de una escala artesanal, se pueden utilizar los recipientes que se muestran en la figuras 3.42E-F (procesado de *R. esculentum* en Kyushu, Japón). En este caso, en un recipiente de diámetro similar al de las campanas (≈ 50 cm) se van colocando las medusas intercaladas con una capa de la mezcla de sal y alumbre que se esparce a mano por sobre toda la campana hasta llenar el recipiente (Fig. 3.42L-M). Si se requiere una cantidad industrial, pueden utilizarse recipientes como los ilustrados en la figuras 3.42N-Q. En este caso, las medusas se colocan también alternándose con capas de la mezcla de sales pero en recipientes que contienen mayor volumen y equipados con una canilla en su base que permite escurrir el agua que se va perdiendo por deshidratación (Fig. 3.42N-Q).

Esta etapa puede consistir en uno o varios pasos sucesivos en donde se va reduciendo la proporción de alumbre. Los tiempos que duran cada una de estas sub-etapas varían con la cantidad de material a procesar y la especie. En promedio, las medusas se deshidratan con sal y alumbre durante 24 hs.

iii) Una vez finalizada la etapa ii), las medusas se lavan para eliminar cualquier resto de mucus que pueda haber quedado y enjuagar el alumbre. Posteriormente se repiten los mismos pasos que en ii) pero esta vez utilizando solamente NaCl durante aproximadamente 48 hs.

4) *Secado final y compresión*: Pasadas las 48 hs en sal las medusas se terminan de secar a temperatura ambiente sobre bandejas plásticas durante ≈ 72 hs mas. A modo de control, el agua que escurrió en la etapa anterior (Fig. 5.5Q) debe haber quedado sin ningún tipo de olor. Las medusas se apilan unas sobre otras y se les coloca un peso encima para que terminen de deshidratarse mecánicamente (Fig. 5.4R). Es muy

importante que la temperatura en esta fase no sea muy elevada (no más de 20 °C). En este punto las medusas habrán perdido más del 75% del agua pero no deberían haber quedado completamente secas.

Las proporciones de sales y medusas en cada etapa son muy variables. A modo de ejemplo, se requieren 2.5 kg de sal para producir 1 kg de *Rhopilema* semi-deshidratada, a partir de 6 kg de medusas frescas. Por otro lado, el procesamiento de *S. meleagris* requiere una mayor cantidad de sal (1 kg de sal / 2 kg de medusas) (Rudloe, 1997).

Lógicamente, el precio del producto depende de su calidad. Sin embargo, el concepto de “calidad” también es variables según los compradores. Tomando en cuenta las exigencias del mercado japonés, que maneja el mayor volumen de importaciones, los estándares de calidad que deben cumplir las medusas dependen del tamaño, color, consistencia, textura y forma del producto semi-deshidratado (Hsieh et al., 2001; Omori y Nakano, 2001). De todo el proceso, la clave es obtener el equilibrio justo entre elasticidad y lo que en inglés se conoce como “*crunchiness*”. Ese equilibrio se alcanza logrando el punto justo en el porcentaje de humedad del producto final.

Una vez lograda esta etapa, el valor en el mercado del producto deshidratado depende del tamaño de los individuos (mayor tamaño significa precios más elevados), de su color y su forma (Hsieh et al., 2001).

- ***Composición nutricional***

Las medusas listas para consumir (RTU, según sus siglas en inglés) se componen principalmente por agua y proteínas. Si bien durante el procesado las medusas pierden más del 75% del agua, el % de humedad del producto RTU varía entre 94.1 y 95.6% (Huang, 1988).

El análisis de la composición proximal del producto RTU revela que tienen menos de 0.01% de grasas y menos de 20 calorías por cada 100 g. Todas las medusas comestibles presentan cantidades muy bajas de grasas crudas y colesterol (Hsieh et al., 2001). De acuerdo con Hsieh y Rudloe (1994), el contenido de colesterol de las medusas, calculado en base a su peso húmedo, es menor a 0.35 mg / 100 g. Por lo tanto, las medusas pueden ser consideradas como un alimento libre de colesterol. El bajo contenido graso del producto RTU se debe a que por regla general las medusas carecen depósitos de lípidos a excepción de las gónadas (Joseph, 1979) las cuales son removidas en las primeras fases del procesamiento.

Las medusas frescas son ricas en minerales (Na, Ca, K, y Mg) pero estos se pierden durante su procesamiento (Hsieh et al., 1996). Si bien el producto RTU contiene una gran concentración de sal (NaCl) que adquiere durante el procesamiento, la sal se elimina antes de ser consumido colocando las medusas en agua durante unas horas (Anexo III).

Los carbohidratos son otro de los nutrientes que contribuyen al contenido calórico de los alimentos (Hsieh et al., 2001). Las medusas contienen trazas de carbohidratos en forma de azúcar unidas a glicoproteínas (Kimura et al., 1983). Sin embargo, la suma entre agua, lípidos, proteínas y cenizas es del 100 %. Por lo tanto, la contribución calórica de los carbohidratos de las medusas es despreciable (Hsieh et al., 2001).

El análisis proteico de medusas procesadas indica que los productos comercializados en Malasia y China contienen un promedio de 5.5 y 6.8 g de proteína cada 100 g de producto salado, respectivamente (Huang, 1988). La cantidad de proteínas correspondiente al producto RTU se encuentran alrededor de 4.7% en campanas y 5.6 % en brazos orales. Estos valores convierten a las medusas en alimentos con un valor nutricional bajo (Hsieh et al., 2001).

- **Otros usos comerciales de las medusas**

Si bien casi la totalidad de las medusas se comercializan como alimento, existe un interés creciente en estudiar el valor medicinal de diferentes especies de medusas. Las propiedades curativas de las medusas son conocidas desde hace mucho tiempo por los chinos (Omori, 1981; Hsieh y Rudloe, 1994). Se cree que las medusas son efectivas en tratamientos contra la artritis, la hipertensión, dolores de espalda y úlceras entre otras dolencias. Asimismo, también se le atribuye a las medusas la propiedad de combatir la fatiga y el agotamiento y de estimular el flujo sanguíneo durante el ciclo menstrual (Hsieh et al., 2001). Sin embargo, la mayor parte de estas propiedades están descritas en publicaciones no científicas escritas en chino y no han sido corroboradas formalmente.

Se piensa que es el colágeno el agente que otorga a las medusas algunas de las propiedades descritas dado que es el compuesto esencial del tejido muscular, cartílago y huesos (Hsieh y Rudloe, 1994). Prácticamente todo el contenido proteico de las medusas es colágeno (Barzansky et al., 1975). Nagai et al. (1999) estimaron que el 46.4% del peso seco liofilizado de *S. meleagris* es colágeno constituyéndose así en una importante fuente potencial de esta proteína. Hsieh et al. (2001) demostraron con un experimento realizado con ratas, que el tratamiento con colágeno extraído de medusas resulta efectivo para combatir, por ejemplo, los efectos de la artritis reumatoidea.

- **Los problemas de las pesquerías de medusas**

En varios lugares del mundo el problema fundamental para desarrollar una pesquería de medusas es el bajo valor del producto en comparación con recursos más tradicionales tales como peces, calamares y ciertos crustáceos y bivalvos (Kingsford et al., 2000). Las medusas no se destacan como fuente de proteínas ni otros compuestos de

valor nutritivo (Omori, 1978). Asimismo, las preferencias locales o étnicas sobre ciertos elementos empeora aún más la situación (Omori, 1978). En el primer caso, podrían lograrse algunos avances a través del agregado de aditivos que incrementen el valor nutricional de las medusas. Sin embargo, el segundo problema es más difícil de resolver.

Para el manejo apropiado de cualquier pesquería es esencial contar con buenas bases de datos que brinden información histórica de las capturas (fundamentalmente CPUE) (Kingsford et al., 2000). Una de las bases de datos pesqueras más importantes del mundo es sin lugar a dudas la provista por la FAO. Sin embargo, en lo que respecta a las pesquerías de medusas hay algunos aspectos a tener en cuenta. En primer lugar, aunque las pesquerías de medusas se desarrollan fuera de los mares asiáticos desde mediados de la década del 80' (ver Huang, 1986, 1988; Kuthalingam et al. [1988]; Rudloe, 1996) estos datos no están incluidos en sus registros (Kingsford et al., 2000). Por otro lado, hay que tener en cuenta que hasta 1996 la FAO consideraba a todas las capturas de medusas como *Rhopilema* spp. Si bien *Rhopilema esculentum* (Fig. 5.5B,C) es la especie de mayor valor comercial y una de las que registra mayores capturas, existen registros de 17 especies más que se pescan y comercializan con distintos fines (Tabla 3.7). Actualmente, todas las capturas de medusas que son reportadas por la FAO figuran en conjunto como “jellyfish”. No obstante, lo más importante a tener en cuenta son las discrepancias existentes entre las capturas “reales” y las informadas por la FAO. Por ejemplo, Cheng (1991) notó que las capturas anuales en la bahía de Liaodong (China) han sido en los 80' de alrededor de 100000 tm llegando a un pico de 260000 tm. De acuerdo con la FAO, la captura total registrada llegó como mucho al 10% de los valores reportados por Cheng (1991). Asimismo, mientras que Cheng (1991) registró un

máximo de capturas de 700000 tm para la misma región, esta cifra supera la captura mundial reportada por la FAO para cualquier año.

Finalmente, dada la necesidad de la FAO de presentar los datos divididos en grandes regiones pesqueras, no es posible determinar si las capturas correspondientes a cada región no provienen de un área más pequeña. Los valores de capturas mencionados por Cheng (1991), por ejemplo, corresponden a una bahía de aproximadamente 25000 km². En tal caso, si semejantes valores de captura corresponden a áreas relativamente pequeñas, existe un importante riesgo potencial de sobreexplotación (Kingsford et al., 2000) que no puede ser advertido si solamente se analizan los registros provistos por la FAO. Sin ir más lejos, la sobreexplotación es real en diferentes poblaciones de medusas en oriente (Huang, 1988), constituyendo uno de los principales motivos de la necesidad de explorar nuevas alternativas por parte de los países importadores.

Anteriormente se comentó que muchas especies de medusas presentan fluctuaciones interanuales en su abundancia. Esta característica hace que los ingresos sean esporádicos e impredecibles (Kingsford et al., 2000; Omori y Nakano, 2001). En algunos casos, han llegado incluso a colapsar temporalmente algunas pesquerías atribuyéndose los motivos a cambios en factores oceanográficos tales como descensos en la salinidad (e. g. Bahía Liaodong; Lu et al., 1989). Estos mismos autores sugirieron que un método apropiado para mantener estables las poblaciones de medusas e incrementar la producción era producir plánulas artificialmente y liberarlas en áreas particulares. Esta iniciativa ha sido puesta en práctica por los chinos en Bahía Liaodong con un éxito relativo (Dong et al., 2007). Entre 1984 y 2004, se han realizado 11 resiembras de efiras de *R. esculentum* en esta bahía con el objetivo de estabilizar las capturas e incrementar los ingresos. Asimismo, durante el período 2005-2006, se realizó una nueva siembra en donde se liberaron en esa pequeña área 416 millones de medusas

juveniles (diámetro de la campana > 1cm) (Dong et al., 2007). Los resultados correspondientes a este último evento de siembra indicaron que la tasa de recaptura de las medusas liberadas fue del 3.0 y 3.2 % respectivamente. Con estos valores, Dong et al. (2007) reportaron que los pescadores obtuvieron incrementos en sus ingresos de ¥159 millones (US\$ 1.5 millones al cambio actual) durante esos dos años. Según informaron estos autores, la relación costo / beneficio (producción artificial de efras y su liberación / valor de las ventas) fue de 1:18. En consecuencia, el aumento de los stocks de *R. esculentum* en Bahía Liaodong a través de la producción y liberación de sus juveniles produjo beneficios económicos destacables (Dong et al., 2007).

Sin embargo, este tipo de soluciones resultan muy polémicas. Más allá de aportar beneficios económicos directos a determinado sector, con la importancia social que significa generar trabajo y reactivar las economías regionales, realizar este tipo de acciones puede resultar altamente riesgoso si no se conocen los efectos ambientales que conllevan. Este tipo de problemas ponen en evidencia la necesidad de profundizar los conocimientos acerca los aspectos biológicos y ecológicos que nos permitan entender el rol que estos organismos cumplen en el ambiente. Igualmente necesario resulta comprender la relación entre el tamaño de sus poblaciones y el ambiente, hecho que nos ayudaría a entender, e incluso predecir, sus frecuentes fluctuaciones.

Una solución simultánea a ambos problemas sería realizar el cultivo artificial de medusas hasta obtener ejemplares de tallas comerciales. Sin embargo, aunque esto sea tecnológicamente posible, el precio de las medusas en comparación con los costos de su producción intensiva haría de esta opción una alternativa no viable en la actualidad (Kingsford et al., 2000).

3.4.2 *Pesquería de medusas en la Argentina*

i) Procesamiento de las medusas

- 1) Se separaron los brazos orales de la campana (Fig. 3.43A).
- 2) Las medusas se lavaron intensamente con agua de mar a fin de sacarles el mucus y los restos de gónadas que pudieran haber quedado luego de separar los brazos orales.
- 3) Posteriormente las campanas se colocaron en una solución hipersaturada de NaCl durante 20 hs. Durante esta primera fase de deshidratado químico las medusas adquirieron una textura más suave y resistente que permitió que sean manipuladas con mayor facilidad y sin riesgo de romperlas. Para asegurar que la deshidratación fuese más pareja y efectiva las medusas fueron removidas periódicamente.
- 4) Una vez retiradas de la solución hipersaturada (Fig. 3.43B) de NaCl las campanas se colocaron en un recipiente con una mezcla de sal de mesa (entrefina) y alumbre al 3% ($KAl(SO_4)2 \cdot 12H_2O$) y se dejaron por 24 hs (Fig. 3.43C).
- 5) Posteriormente, las medusas se retiraron de la solución de sal y alumbre y se enjuagaron con agua dulce a fin de eliminar el alumbre y los restos de mucus y gónadas que pudieran haber quedado. Luego se colocaron en un segundo recipiente conteniendo solamente sal de mesa entrefina por un lapso de 48 hs (Fig. 3.43E).

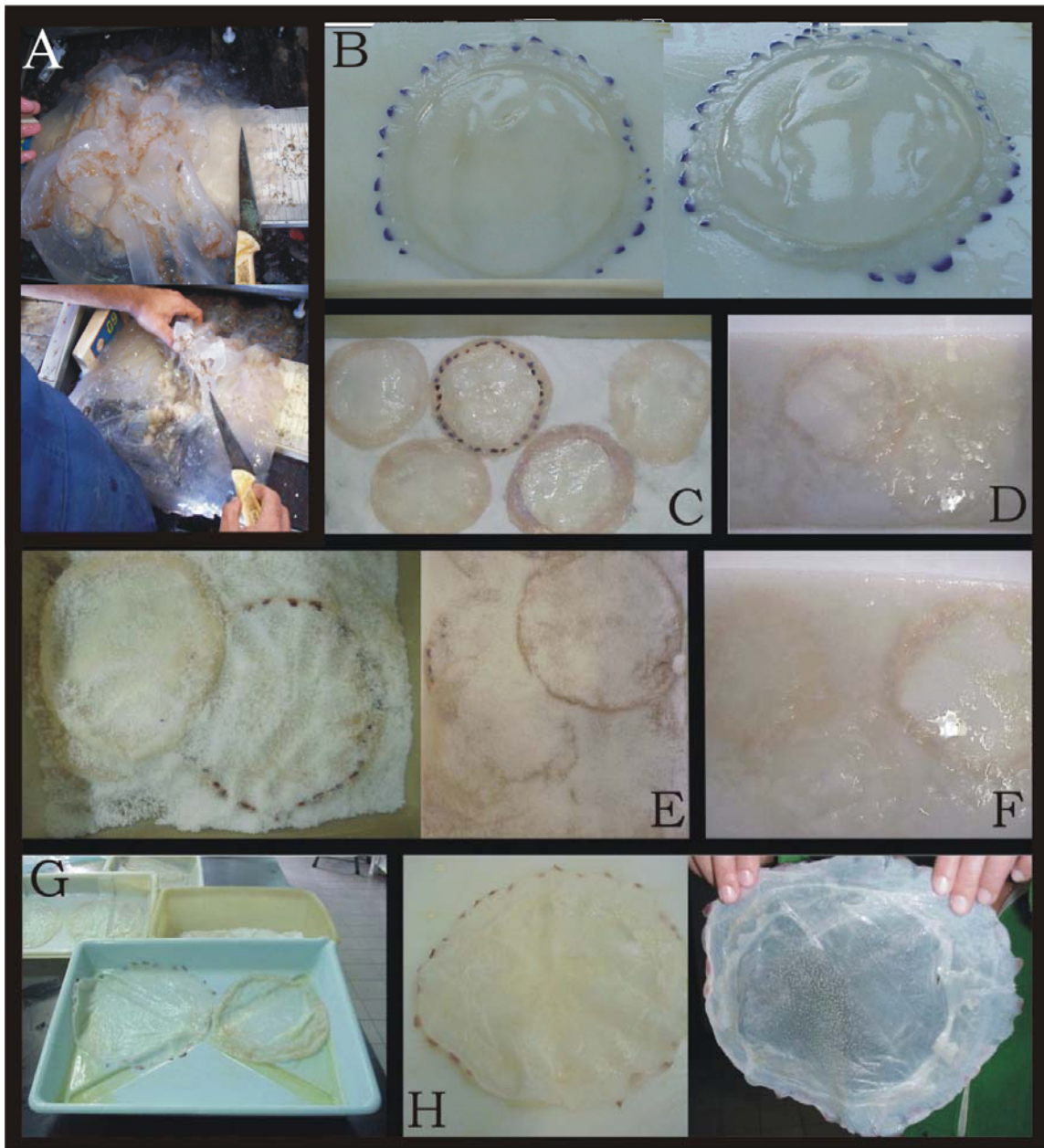


Figura 3.43: Etapas del procesamiento de las campanas de *Lychnorhiza lucerna* con sal y alumbre. Ver detalles en el texto.

- 6) Pasadas las 48 hs en sal las medusas perdieron el resto del agua (Fig. 3.43F) y se pusieron a secar a temperatura ambiente sobre una bandeja plástica durante 72 hs más (Fig. 3.43G).
- 7) Pasadas las 72 hs las medusas perdieron casi toda el agua quedando delgadas y con una consistencia gomosa en las partes más gruesas y resecan en las más delgadas (Fig. 3.43H).

ii) Evaluación de la calidad del producto semi-deshidratado

Considerando las 5 características más importantes que definen la calidad del producto semi-deshidratado (elasticidad, textura, color, tamaño y limpieza) los especialistas japoneses de Kanetoku Corporation, opinaron que la técnica empleada para procesar campanas de *L. lucerna* fue apropiada. No obstante, consideraron que el grado de deshidratación resultó excesivo y que deberían ajustarse ciertos detalles de acuerdo a las características particulares de nuestra especie. La excesiva deshidratación pudo haberse debido a una combinación entre la técnica empleada (proporción de sales y duración de las distintas etapas) y las características organolépticas específicas de esta medusa.

Al respecto, las campanas de *L. lucerna* presentaron una elasticidad similar a la deseada en los ejemplares de mayor tamaño (15-20 cm DC) aunque las medusas de menores tallas (10-15 cm) resultaron excesivamente deshidratadas por lo que perdieron elasticidad. La textura fue la característica menos lograda por la excesiva pérdida de agua. El color del producto obtenido fue el deseado ya que las medusa adquirieron luego del procesado una tonalidad blanco-amarillenta (Fig. 3.43). Asimismo, el tamaño de las campanas luego de la deshidratación permaneció entre los 10 y los 20 cm DC. Por último, las campanas quedaron cubiertas de pequeños gránulos de sal incrustados que debieron ser retirados manualmente con alto riesgo de romper el material.

iii) Composición proximal

Los resultados de los análisis de composición proximal se presentan en la tabla 3.10. No existen diferencias significativas en ninguna de las variables analizadas entre campana y brazos orales ($p > 0.05$).

Tabla 3.10: Composición proximal de *Lychnorhiza lucerna* correspondiente a campana y brazos orales.

Especie		Proteínas	Grasas	Cenizas	Humedad
<i>Lychnorhiza lucerna</i>	C	0.92 (0.25)	0.91 (1.23)	2.29 (0.34)	97.10 (0.61)
(n = 5)	BO	1.00 (0.21)	0.68 (0.81)	1.98 (0.52)	97.13 (0.67)

Entre paréntesis se indica el desvío estándar. En ningún caso las diferencias entre campana y brazos orales resultaron significativas ($p > 0.05$); C: campana; BO: brazos orales; Proteínas: g N total; Grasas: g/100g de muestra; Cenizas: g; Humedad: %.

iv) Caracterización socioeconómica del sector que podría beneficiarse del desarrollo de una pesquería de medusas en la Argentina

Al menos en una primera instancia los principales beneficiarios del desarrollo de esta actividad serían los pescadores artesanales de las costas de la provincia de Buenos Aires. La caracterización socio-demográfica y socio-económica de esta comunidad se presenta en la tabla 3.11.

En total, las embarcaciones que operan en los puertos bonaerenses alcanzan la suma de 276 unidades e involucran a más de 1700 tripulantes (Errazti y Bertolotti, 1998). Debido a su proximidad con las áreas de mayores abundancias de *L. lucerna*, San Clemente del Tuyú y General Lavalle (24 unidades operando, 8.7%) serían los puertos más beneficiados con el desarrollo de esta actividad. Las características generales de dicha flota se presentan en la tabla 3.12.

Resultados

Tabla 3.11: Características socio-demográficas de los pescadores del puerto de San Clemente del Tuyú. Fuente: Errazti et al. (1998).

Edad promedio (años)	36 (n=19)
Composición por sexo	95% hombres ❶
Estado civil	Casados: 53% (n=10) Solteros: 21% (n=4) Separados: 5.3% (n=1) Divorciados: 10.5% (n=2)
Grado de instrucción de los pescadores	Sin escolaridad: 42.3% (n=11) Primario: 38.5% (n=10) Secundario: 19.2% (n=5)
Grado de instrucción de los hijos independientes	Primario: 66.7% (n=8) Secundario incompleto: 8.3% (n=1) Secundario completo: 25% (n=3)
Profesión de los hijos independientes	Pesca: 16.7% (n=2) Otros: 83.3 (n=10)
Propiedad de la vivienda	Propia: 42.1% (n=8) Alquiler: 26.3% (n=5) Otros: 31.6% (n=6)
Puestos en la embarcación	Patrón: 15.8% (n=3) Patrón y propietario: 26.3% (n=5) Tripulante: 52.6% (n=10) Propietario y tripulante: 5.3% (n=1)
Permanencia de las embarcaciones en el agua	Horas/día: 11.7 Días/semana: 5.8 Semanas/mes: 4.0 Meses/año: 8.3
Pautas de elección de la profesión	Tradicición: 29.2% (n=7) Remuneración: 25% (n=6) Propia elección: 41.7% (10) Desempleo: 4.2% (n=1)
Antigüedad en la pesca	14.2 años

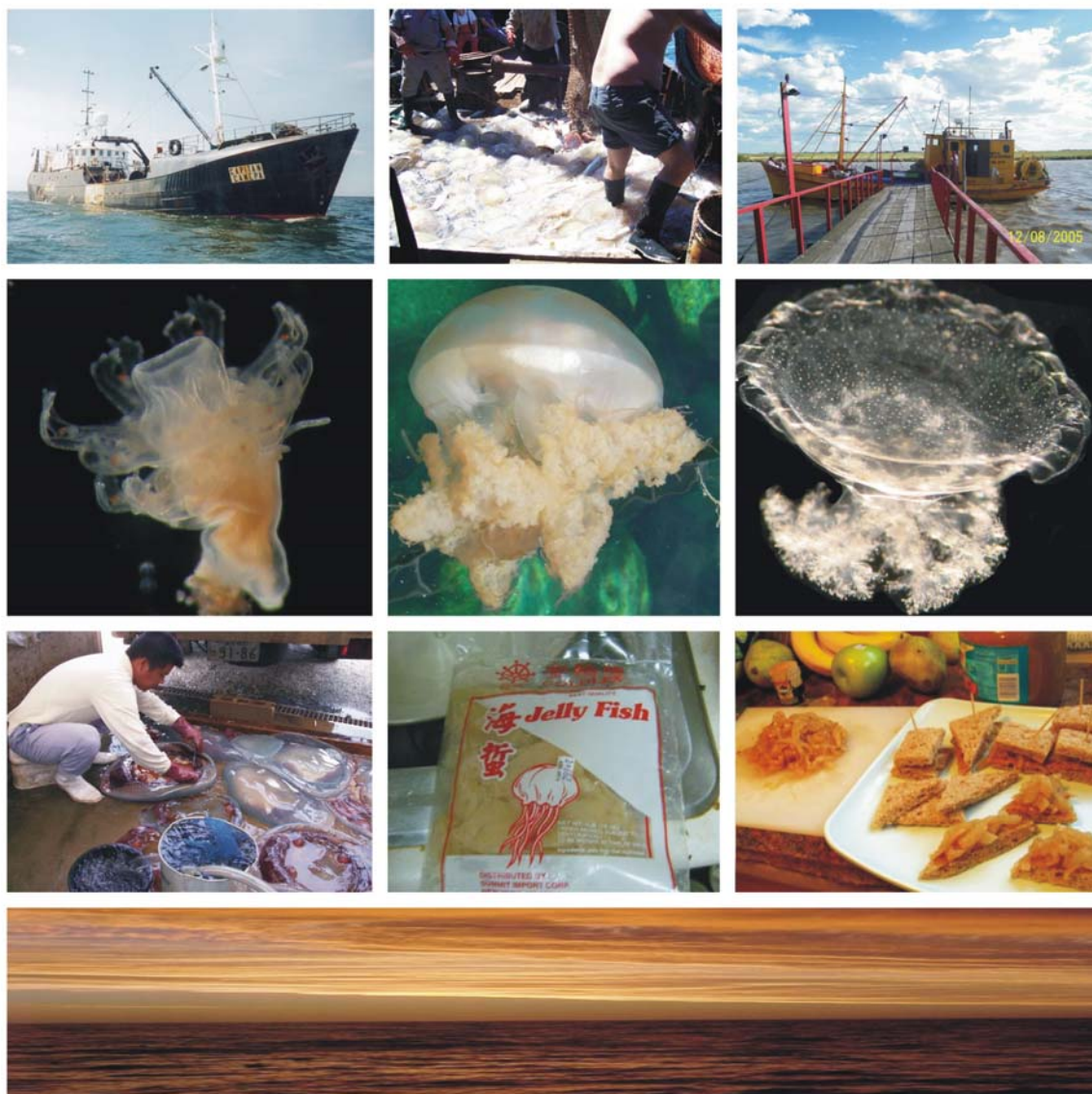
❶ Existen mujeres dedicadas a la venta del producto pescado por sus maridos.

Tabla 3.12: Características principales de la flota que opera en los puertos de General Lavalle y San Clemente del Tuyú. Fuente: Errazti y Bertolotti (1998).

	General Lavalle	San Clemente del Tuyú	Total
Nº de embarcaciones	7(2.5)	17(6.2)	24(8.7)
Eslora	Hasta 7m: 1 de 7 a 10 m: 2 de 10 a 13 m: 3 de 13 a 16 m: 0 de 16 a 19 m: 1	Hasta 7m: 3 de 7 a 10 m: 4 de 10 a 13 m: 8 de 13 a 16 m: 1 de 16 a 19 m: 1	-
Nº de tripulantes	21(1.2)	43(2.4)	64(3.6)
Capacidad de carga (cajones) ❶	1280(1.2)	3070(2.8)	4350(4.0)
Equipo de navegación	s/d	Radio y Sonda	-
Artes de pesca utilizados	s/d	red de arrastre demersal ❷; red de enmalle ❷	-

❶ Un cajón: aproximadamente 40 kg de medusas; ❷ Artes de pesca utilizado con éxito en la captura de medusas; Entre paréntesis se indica el % respecto al total de la flota costera bonaerense; s/d: sin dato.

DISCUSIÓN



4. Discusión

En esta Tesis se describieron algunos problemas que generan las scyphomedusas al producirse sus explosiones demográficas o blooms y se destacó la posibilidad de que esta la tendencia se incremente en el futuro. Además, se vio que tal como sucede con otros rhizostomos, lejos de ser un problema, las grandes biomásas de *L. lucerna* constituyen un beneficio para el desarrollo de su posible pesquería. Entre estas dos situaciones tan diferentes existe un denominador común: en ambos casos es fundamental establecer el tamaño de las poblaciones de estas medusas y conocer los factores que provocan sus fluctuaciones espaciales y temporales. Aunque con distintos objetivos, en ambos casos la resolución del problema requiere del conocimiento de las historias de vida ya que éstas, en interacción con el ambiente, determinan la dinámica de sus poblaciones (Stearns, 1976, 1992).

La historia de vida de *L. lucerna* incluye un ciclo de vida con pólipos y medusas capaces de alcanzar elevadas tasas de crecimiento y reproducción dentro del rango termo-halino del estuario del Río de la Plata. Sin embargo, la ausencia de efiras sugiere que esta especie no completaría su ciclo de vida localmente. Considerando la dirección predominante de las corrientes entre los meses de diciembre y marzo (NE-SO) (Guerrero et al, 1997), es probable que los pólipos se ubiquen en algún punto al norte del estuario, sobre las costas uruguayas o brasileras, y que las medusas allí producidas sean transportadas hacia el sur como un excedente demográfico de la población de origen.

La biomasa de *L. lucerna* en las costas bonaerenses quedaría de esta manera supeditada al reclutamiento ocurrido en otra región, en combinación con la acción de factores oceanográficos y meteorológicos. Este hecho, sumado a las limitaciones en el diseño de muestreo y a las metodologías empleadas para la captura de estas medusas

hicieron de las estimaciones de biomasa de *L. lucerna* un hecho sumamente variable a partir del cual no se pudieron extraer patrones claros de la distribución de su biomasa.

A pesar de ello, pudo observarse que *L. lucerna* se encuentra presente en el estuario del Río de la Plata todos los veranos en niveles de biomasa que podrían llegar a sustentar el desarrollo de una pesquería a nivel artesanal. Si además consideramos en conjunto el aumento en la demanda de medusas por parte de los países importadores (principalmente asiáticos), las necesidades económicas de los pescadores bonaerenses, y la calidad del producto obtenido a partir de esta especie, podemos concluir que el desarrollo de una pesquería de medusas en nuestro país sería posible en el futuro.

4.1 Ciclo de vida

El ciclo de vida de *L. lucerna* es similar al descrito para el resto de las especies de rhizostomos y consistió en la alternancia de generaciones polipoides y medusoides. La distribución espacio-temporal y la abundancia de las medusas están reguladas por la abundancia y la reproducción asexual de los pólipos (Brewer y Feingold, 1991). Las generaciones de pólipos tienen en consecuencia un rol fundamental en la generación de explosiones demográficas o blooms de medusas (Keen, 1987; Jarms, 2007). En esta Tesis observamos que a partir de un solo pólipo de *L. lucerna* se generaron unas 60 efitas en el término de 4 meses. Aunque estos resultados son preliminares y se requieren nuevos experimentos para estimar las tasas de estrobilación de esta especie, los mismos resaltan la importancia que los scyphistomas podrían llegar a tener en la determinación de la abundancia de las medusas *L. lucerna* y de sus fluctuaciones.

En consecuencia, la abundancia de las medusas es dependiente del éxito de cada una de las etapas del ciclo de vida, es decir, de las probabilidades de éxito en el asentamiento de las plánulas, de las tasas de reproducción de los pólipos y su capacidad

de resistir condiciones desfavorables, y de las tasas de mortalidad y crecimiento de las efitas (Colin y Kremer, 2002). Sin embargo, aunque exista bastante información acerca de las fases medusoides de varias especies (ver Arai, 1997), son pocos los ciclos de vida que se conocen. Por ejemplo, solamente 15 de las 90 especies existentes de rhizostomos (Anexo I) presentan ciclos de vida conocidos (Tabla 4.1).

4.1.1 Asentamiento de las plánulas

Tal como fuera reportado para otras especies de rhizostomos (e. g. Pitt, 2000; Kawahara et al., 2006), las plánulas de *Lychnorhiza lucerna* fueron capaces de colonizar diferentes tipos de superficies tanto naturales como artificiales. Aunque sólo algunos de los posibles sustratos fueron utilizados en el presente experimento, este comportamiento podría indicar que, o bien estas especies no tienen capacidad de seleccionar sustratos, o que, en ausencia del indicado, se asientan sobre una variedad de superficies.

Otro aspecto que debe tenerse en cuenta además del tipo de sustrato es la posición de los mismos (Arai, 1997a). En nuestro experimento se observó que el 80% de las plánulas de *L. lucerna* se adhirieron sobre la interfase agua-aire. Este inesperado resultado, que suponemos no es muy frecuente en la naturaleza, podría deberse a las condiciones experimentales en combinación con un comportamiento comúnmente registrado para otras especies de scyphozoos. Se ha observado que las plánulas de diferentes scyphozoos tienden a fijarse sobre la cara inferior de los sustratos debido a que, de esta manera los pólipos evitarían el riesgo de ser tapados por la precipitación de cualquier partícula (ver Arai, 1997a). También he observado en reiteradas ocasiones que los pólipos de *L. lucerna* quedaban literalmente “tapados” por los desechos de la digestión que ellos mismos eliminaban. De esta manera, las condiciones experimentales (pequeños recipientes sin circulación de agua) que sin duda contribuyeron a aumentar la

tensión superficial, pudieron haber favorecido la fijación de las plánulas en la única alternativa disponible para que los pólipos pendieran con sus tentáculos hacia abajo (Fig. 3.3B).

El estuario del Río de la Plata se caracteriza por la predominancia de fondos arenosos y sílico-arcillosos (Urien, 1972; Giberto, 2008). Dado que es esperable que los sustratos duros sean indispensables para la fijación de las larvas y la supervivencia de los pólipos, el asentamiento de las plánulas de *L. lucerna* en las costas de la provincia de Buenos Aires podría verse limitado por la disponibilidad de sustratos adecuados.

4.1.2 *Scyphistomas*

Los pólipos del Orden Rhizostomeae han sido descritos para muy pocas especies y entre ellas la mayor parte nunca fueron observados en la naturaleza. Este hecho probablemente se deba al pequeño tamaño de los pólipos, a su gran fragilidad y su aparente vida críptica.

Existen en la actualidad 15 especies de rhizostomos con pólipos descritos (Tabla 4.1). A partir del análisis de estas descripciones se desprende que existen muchas similitudes entre especies y aún entre familias. En líneas generales, los scyphistomas presentan forma de copa o cono, se adhieren aboralmente al sustrato por medio de un disco pedal y llevan una corona de tentáculos en su extremo oral.

Los pólipos de *L. lucerna* presentan una gran cantidad de similitudes con los de *Rhopilema verrilli* y *Stomolophus meleagris* (Calder, 1973, 1982) particularmente en su cáliz en forma de copa y su proboscis ahusada y prominente. Sin embargo, todas las descripciones se basan en conceptos bastante subjetivos tales como “pedúnculo alargado” o “forma de copa” y en mediciones que son extremadamente variables debido a que los pólipos son muy elásticos y cambian de forma continuamente en respuesta a

estímulos externos (Tabla 4.1). De esta manera, se hace extremadamente complicado identificar una especie a partir de la descripción general de sus pólipos al nivel de detalle en el que han sido realizadas las descripciones de las especies conocidas.

4.1.3 Reproducción asexual

i) Producción de podocistos

Los pólipos de los rhizostomos pueden reproducirse asexualmente de tres maneras, i.e. brotación (gemación), fisión, y a través de la formación de podocistos (Arai, 1997a). Respecto a la producción de podocistos ha habido algunas discrepancias en la literatura. En este sentido, los términos podocisto y cisto pedal han sido utilizados con diferentes significados y hasta como sinónimos (Cargo y Rabenold, 1980; Magnusen, 1980; Arai, 1997a; Pitt, 2000). Para evitar confusiones, en la presente tesis se adoptó la definición propuesta por Blanquet (1972), en donde un podocisto es considerado como una pequeña porción de tejido (células epidérmicas y mesenquimales) separadas del disco pedal y cubiertas por una fina cutícula quitinosa.

Los podocistos pueden ser formados debajo del disco pedal o en el extremo de estolones que se desprenden del pedúnculo. En *L. lucerna*, al igual que en *R. nomadica* (Lotan et al., 1992) los podocistos se forman en la base del disco pedal. Por el contrario, los pólipos de *C. mosaicus* forman sus podocistos en el punto en donde el estolón hace contacto con el sustrato (Pitt, 2000), es decir, a una pequeña distancia del pólipo. Sin embargo, en *R. verrilli* se ha observado que la producción de podocistos ocurre de las dos maneras antes descriptas (Calder, 1973).

Discusión

Tabla 4.1: Lista de especies de rhizostomos con ciclos de vida conocidos y características morfológicas de los scyphistomas y estróbilos. Modificado y actualizado a partir de Calder (1982), Pitt (2000) y Holst et al. (2007).

Especies	Forma del scyphistoma	Longitud máxima (mm)①	Nº de tentáculos	Reproducción asexual	Tipo de estrobilación	Nº de efras por estróbilo	Referencias
<i>Cassiopea andromeda</i>	Forma de copa, pedúnculo alargado, disco oral amplio.	≈ 2	32	Brotes	Monodisco, ocasionalmente polidisco	usualmente 1, hasta 2	Bigelow, 1900; Gohar y Eisawy, 1960ab; Ludwig, 1969; Neumann, 1977; Rahat y Adar, 1980; Hofmann y Honegger, 1990
<i>Cassiopea xamachana</i>	s. e.	s. e.	32	Brotes	Monodisco	1	Bigelow, 1900
<i>Catostylus mosaicus</i>	Forma de copa, pedúnculo de longitud moderada, proboscis en forma de domo	s. e.	12-20	Podocistos, brotes, fisión parcial	Monodisco y polidisco	hasta 5	Pitt, 2000
<i>Cephea cephea</i>	Forma de copa, pedúnculo alargado, disco oral de ancho moderado.	2.9	16	Brotes	Monodisco	1	Sugiura, 1966
<i>Cotylorhiza tuberculata</i>	Forma de copa, pedúnculo alargado, disco oral de ancho moderado.	5	16	Brotes	Monodisco	1	Claus, 1890, 1893; Kikinger, 1992
<i>Lychnorhiza lucerna</i>	Forma de cono②, pedúnculo de longitud moderada, disco oral de ancho moderado, proboscis prominente en forma de domo.	1.5	18-22	Podocistos	Polidisco	3	Presente trabajo
<i>Mastigias papua</i>	Forma de copa, pedúnculo alargado, disco oral de ancho moderado.	2.3	usualmente 16, hasta 18	Brotes	Monodisco	1	Uchida, 1926; Sugiura, 1963
<i>Phyllorhiza punctata</i>	s. e.	≈ 4	16	Brotes	Monodisco	1	Rippingale y Kelly, 1995; Lange y Kaiser, 1995

Tabla 4.1: Continuación.

Especies	Forma del scyphistoma	Longitud máxima (mm)❶	Nº de tentáculos	Reproducción asexual	Tipo de estrobilación	Nº de efiras por estróbilo	Referencias
<i>Nemopilema nomurai</i>	Forma de copa, pedúnculo de longitud moderada, disco oral ancho con proboscis prominente y en forma de domo.	2.6	16	Podocistos	Polidisco	3-7	Kawahara et al., 2006; Kawahara <i>com. pers.</i>
<i>Rhizostoma pulmo</i>	Forma de cono, pedúnculo de longitud moderada, disco oral amplio.	12❷	32	Brotes, podocistos	Polidisco	12-18 segmentos sin desarrollo de efiras	Paspaleff, 1938
<i>Rhizostoma octopus</i>	Forma de copa, pedúnculo corto.	2.3	hasta 24	Podocistos, brotes (raro)	Monodisco y polidisco	1-5	Holst et al., 2007
<i>Rhopilema esculentum</i>	Forma de cono, proboscis ahusada.	3.5	16	Podocistos	Polidisco	hasta 17	Ding y Cheng, 1981; Cheng y Ding, 1983; Cheng y Ding, 1984; Guo, 1990
<i>Rhopilema verrilli</i>	Forma de cono, pedúnculo de longitud moderada, disco oral de ancho moderado y proboscis ahusada.	2.5	hasta 20	Podocistos	Monodisco, ocasionalmente polidisco	hasta 3	Cargo, 1971; Calder, 1973
<i>Rhopilema nomadica</i>	Forma de copa, pedúnculo de longitud moderada, proboscis extraordinariamente ahusada.	2	16	Podocistos, brotes (raro)	Polidisco	5-6	Lotan et al., 1992
<i>Stomolophus meleagris</i>	Forma de cono, pedúnculo de longitud moderada, disco oral de ancho moderado y proboscis en forma de domo.	2	16	Podocistos	Polidisco, ocasionalmente monodisco	1-3, usualmente 2	Calder, 1982

❶ Desde el disco pedal al extremo de la boca; ❷ La forma de los pólipos cambia normalmente luego de alimentarse o en respuesta a estímulos externos por lo que se describe la forma del pólipo en estado relajado; ❸ No se indica si los tentáculos están incluidos; s. e.: sin especificar.

Los podocistos son considerados como estructuras de resistencia producidas para sobrellevar situaciones desfavorables del ambiente tales como valores extremos de temperatura (<4 o >36 °C) o salinidad (<5 o >30 ups) o bajas concentraciones de oxígeno (Cargo y Schultz, 1966; Blanquet, 1972; Arai, 1997a; Pitt, 2000). Asimismo, la producción de podocistos está relacionada con el estado nutricional de los pólipos (Arai 1997a). Mientras que en algunas especies la producción de podocistos es observada frecuentemente luego de haber cesado la alimentación (Pitt, 2000), en otras aumenta en abundancia de alimento (Lotan et al., 1992). Bajo condiciones favorables de temperatura y salinidad, la producción de podocistos en *L. lucerna* fue mayor en abundancia de alimento llegando a alcanzar uno de las mayores tasas reportadas para rhizostomos (10 podocistos por scyphistoma por mes). Una vez completo el ciclo de vida y finalizado el experimento, se redujo la frecuencia de alimentación de los pólipos de una vez cada tres días a una vez a la semana. Bajo estas nuevas condiciones (no incluidas originalmente en el diseño experimental), la producción de podocistos disminuyó en algunos recipientes llegando incluso a detenerse en algunos otros. Por lo tanto, la producción de podocistos en esta especie podría estar relacionada con la disponibilidad de alimento.

Por otro lado, la producción de diferentes tipos de cistos puede ser inducida por la presencia de bacterias (Cargo y Schultz, 1966). A los pocos días del comienzo del experimento se observó el crecimiento de films bacterianos en varios de los recipientes que incluso llegaron a matar a varios pólipos. En consecuencia, la producción de podocistos pudo haber sido inducida por las condiciones estresantes generadas por la presencia del film bacteriano, alcanzando las elevadas tasas observadas debido a la abundancia de alimento.

Más allá de la reproducción asexual, la producción de podocistos asociada a la formación de estolones implica un movimiento del pólipo a través del sustrato. Nosotros observamos que los scyphistomas de *L. lucerna* se desplazan por el sustrato al ir produciendo podocistos. Una vez que el estolón se apoya sobre el sustrato a unos μm de distancia del disco pedal, el pólipo se mueve a ese nuevo punto dejando un podocisto en la posición anterior (Fig. 3.4F, G). El mismo fenómeno ha sido reportado para otras especies de scyphozoos tales como *C. mosaicus*, *N. nomurai* o *Aurelia aurita* (Cargo y Rabenold, 1980; Pitt, 2000; Kawahara et al., 2006). Considerando que de los podocistos dejados atrás pueden emerger eventualmente nuevos pólipos, cuando un scyphistoma produce un podocisto de esta manera, está al mismo tiempo evitando, o reduciendo, la competencia por recursos con los nuevos pólipos que él mismo produjo a través de los podocistos. Cargo y Rabenold (1980) propusieron que cuando los pólipos se encuentran muy cercanos unos a otros, los individuos periféricos tienden a formar estolones y alejarse del área superpoblada. Si bien no podemos confirmar la hipótesis de Cargo y Rabenold, durante nuestro experimento se observó que en áreas donde los pólipos estaban muy cercanos unos a otros la competencia por alimento fue muy evidente. El movimiento alejándose de los pólipos vecinos traería en consecuencia una reducción en la competencia por alimento.

ii) *Estrobilación*

La estrobilación puede ser inducida por uno o más estímulos dependiendo de la especie y las condiciones ambientales. Se ha observado que aumentos repentinos en la temperatura, o descensos prolongados de la misma (4-6 semanas) seguidos del retorno a la temperatura normal, disminuciones en la disponibilidad de alimento, cambios en el pH, incrementos bruscos en la salinidad, o tratamientos con diferentes compuestos

iodados (iodina, tiroxina, el iodito de potasio) han inducido la estrobilación en diferentes especies de rhizostomos (e. g. Spangenberg, 1971; Loeb, 1973; 1974; Olmon y Webb, 1974).

Nosotros observamos que los pólipos de *L. lucerna* estrobilaron repetidamente bajo condiciones constantes de temperatura, salinidad, oscuridad y abundancia de alimento. Sin embargo, en aquellos recipientes en los cuales no se habían producido efiras, la estrobilación fue inducida tras mantenerlos por 30 días a una temperatura 6 °C menor, y retornarlos al valor original (22 °C). Por lo tanto, si bien la estrobilación en *L. lucerna* puede ser inducida por un “enfriamiento” prolongado seguido por el retorno a la temperatura original, tiene que haber otros factores involucrados que disparen la producción de efiras en esta especie.

La capacidad de estrobilar repetidas veces ha sido descrita para varias especies de rhizostomos tales como *Cassiopea andromeda* (Gohar y Eisawy, 1960a), *Mastigias papua* (Sugiura, 1963), *Cephea cephea* (Sugiura, 1966) y *R. nomadica* (Lotan et al., 1992). Nosotros observamos que pólipos bien alimentados de *L. lucerna* estrobilaron varias veces durante el experimento. En especies con estrobilación del tipo polidisco, el número de efiras por evento varía entre pólipos de la misma especie sometidos a las mismas condiciones (e. g. Lotan et al., 1992; Pitt, 2000; Kawahara et al., 2006). Por el contrario, los pólipos de *L. lucerna* produjeron siempre 3 efiras por estrobilación. Solamente se registró un caso en donde se produjo 1 sola efira pero esta presentó anomalías (5 lóbulos marginales) y natación defectuosa y murió al día siguiente de ser liberada.

4.1.4 Efiras y metefiras

Los 8 lóbulos marginales de las efiras de *L. lucerna* son observados típicamente en todas las especies de scyphozoos descritas hasta el momento (Arai, 1997a). Berrill (1949) propuso que las primeras efiras liberadas (las del extremo del estróbilo) serían más grandes que el resto y que podrían presentar hasta 12 lóbulos marginales. Por el contrario, las últimas efiras en ser liberadas (las de la base del estróbilo) serían de menor tamaño y podrían presentar hasta un mínimo de 4 lóbulos marginales. A diferencia de lo postulado por Berrill (1949), no hemos encontrado ninguna correlación entre el número de lóbulos marginales, el tamaño de la efira y su posición en el estróbilo. Por el contrario, hemos observado la liberación de una efira típica de 8 lóbulos marginales seguida de otras dos con 11 y 12, respectivamente.

Las efiras son el estadio de vida pelágico más difícil de identificar en el ciclo de vida de las medusas debido a la similitud existente entre las diferentes especies de scyphozoos. Aún entre los trabajos que describen ciclos de vida de scyphozoos, son muy pocos los que incluyen descripciones morfológicas de las efiras (Tronolone et al., 2002). Sin embargo, existen algunos caracteres estructurales presentes en las efiras recientemente liberadas que pueden ser utilizados para diferenciar algunas especies (Russell, 1970). Dentro del rango de distribución de *L. lucerna* han sido reportadas sólo 8 especies de scyphomedusas (Mianzan y Cornelius, 1999) y entre ellas, hay descripciones de efiras de 5 de las especies: *Chrysaora lactea* (Mianzan, 1986; Morandini et al., 2004), *Pelagia noctiluca* (Russell, 1970; Rottini Sandrini y Avian, 1983), *A. aurita* (Spangenberg, 1965), *Phyllorhiza punctata* (Tronolone et al., 2002) y *S. meleagris* (Calder, 1982). Ninguna de las efiras de estas 5 especies presenta los labios marginales con las proyecciones apicales ramificadas en la forma que las presenta *L. lucerna* (Fig. 3.7A, D, E). Asimismo, la disposición de las baterías de nematocistos

sobre la exumbrella también parece ser completamente diferente al observado para las especies antes mencionadas y podría ser de utilidad a la hora de identificar efiras recientemente liberadas (Mianzan *obs. pers.*).

4.2 Reproducción sexual

Las estrategias reproductivas juegan un rol de suma importancia en la dinámica poblacional, la biogeografía y la continuidad de las especies (Ramírez Llorda, 2002). La reproducción sexual asegura no sólo la producción de nuevas camadas y el sustento de la población, sino también la recombinación genética. Dentro de los diferentes procesos reproductivos, la gametogenesis (ovogénesis y espermatogénesis) cumple un papel central (Ramírez Llorda, 2002).

En esta sección se discuten las características de la reproducción sexual de *L. lucerna*, incluyendo la morfología de las gónadas, la gametogenesis y la fecundidad. A partir de estas características y procesos individuales se analizan ciertos parámetros poblacionales tales como la talla de madurez sexual, el estatus reproductivo y sus variaciones espacio-temporales.

4.2.1 Gametogénesis

i) Ovogénesis

La estructura ovárica de las scyphomedusas muestra una diversidad morfológica que parece reflejar la sistemática de la Clase (Eckelbarger y Larson, 1992). Esta diversidad está basada principalmente en diferentes tipos de síntesis de vitelo. Mientras que en los Coronatae (Anexo I) los ovocitos se desarrollan libres en la mesoglea del ovario, en los Semaestomeae y Rhizostomeae los ovocitos se desarrollan en contacto con un grupo de células especializadas, los trofocitos, las cuales cumplen funciones en

la nutrición de las gametas (Eckelbarger y Larson, 1992; Eckelbarger, 1994ab). La ovogénesis en *L. lucerna* concuerda con todo lo descrito para las demás especies de rhizostomos: los ovocitos se originan en la gastrodermis del ovario y su desarrollo ocurre en estrecha asociación con los trofocitos durante la síntesis de vitelo.

Al menos a nivel de microscopía óptica, el origen y desarrollo de las gametas femeninas presenta pocas variaciones dentro Semaestomeae y Rhizostomeae. Los ovocitos se originan dentro de la gastrodermis a partir de las divisiones mitóticas de las oogonias. Una vez iniciada la síntesis de vitelo las células germinales comienzan a incrementar su tamaño y a proyectarse hacia la mesoglea del ovario manteniendo contacto con la gastrodermis a través de los trofocitos. Una vez finalizada la vitelogénesis, la ovogénesis queda detenida en la profase de la meiosis I, tal como lo indica la prominente vesícula germinal que presentan los ovocitos en este estadio de desarrollo. Hasta esta etapa de la ovogénesis no se han observado diferencias importantes entre ninguno de los semaeostomos o rhizostomos descritos hasta el momento (e. g. Uchida, 1926, Widerstein, 1965; Eckelbarger y Larson, 1988, Lesh-Laurie y Suchy, 1991; Kikinger, 1992; Eckelbarger, 1994ab; Arai, 1997a).

No obstante, a partir de este punto comienzan a observarse variaciones respecto al patrón general. En la mayoría de las especies, la ovogénesis se detiene en la profase I y se completa fuera del ovario con la finalización de la meiosis y la expulsión de los dos cuerpos polares que convierten a los ovocitos en células haploides justo antes de que ocurra la fertilización. Exceptuando la observación de Widersten (1965), quien propuso que la fertilización de los ovocitos en *R. pulmo* puede ocurrir dentro mismo del ovario, siempre se asumió que los ovocitos completan su desarrollo fuera del mismo, ya sea en la cavidad subgenital, en la cavidad gástrica, en los canales de los brazos orales, o directamente en el agua circundante. Sin embargo, aunque sea evidente que los ovocitos

salen en algún momento del ovario, nunca se supo de qué manera ni por dónde lo hacían. Al respecto, Ohtsu et al. (2007) estudiaron la maduración gonadal en *N. nomurai* y obtuvieron imágenes que muestran a los ovocitos “escurriéndose”¹ de la gónada a través de un poro en el epitelio ovárico (Fig. 4.1). Durante la observación de los preparados histológicos de los ovarios de *L. lucerna*, el Dr. Christiansen² halló evidencias que acompañan la observación de Ohtsu et al. (2007) agregando que el poro en el epitelio ovárico se forma justo en el sitio de contacto entre el ovocito y los trofocitos (Fig. 3.12). Al analizar nuestras imágenes, Eckelbarger (*com. pers.*) sugirió que se trataba de un artificio de las técnicas histológicas empleadas las cuales habrían generado rupturas en los tejidos en las uniones ovocito-trofocitos, sensiblemente más débiles que la membrana circundante. Sin embargo, el ovario no posee ninguna abertura que lo comunique con el exterior por lo que necesariamente tiene que generarse algún orificio de salida. Por otra parte, las observaciones de Ohtsu et al. (2007) fueron registradas a partir de material *in vivo*, y aun así se aprecia la formación de un poro a través del cual son expulsadas las gametas. Por lo tanto, aunque el daño generado por las técnicas histológicas pueda haber aumentado la frecuencia de observación de ovocitos saliendo del ovario, resulta razonable pensar que al finalizar la vitelogenésis el ovocito es expulsado a través de un orificio que se genera en la gastrodermis, también en forma natural, justo en el sitio en donde estaba unido a los trofocitos.

Una vez fuera del ovario, Ohtsu et al. (2007) sugieren que los ovocitos serían transportados mediante movimientos de cilias presentes en la superficie externa del epitelio ovárico. Asimismo, el ovario se contrae irregularmente lo cual indica la existencia de filamentos contráctiles. Las contracciones del ovario favorecerían la salida

¹ El término “escurren” (*squeeze out*) fue utilizado por los autores en referencia a la forma ahusada que adquieren los ovocitos al atravesar la gastrodermis (ver figura 4.1).

² Dr. Ernesto Christiansen: Laboratorio de Histología del INIDEP.

de los ovocitos desde la cavidad subgenital hacia el exterior, a través de las aberturas subgenitales.

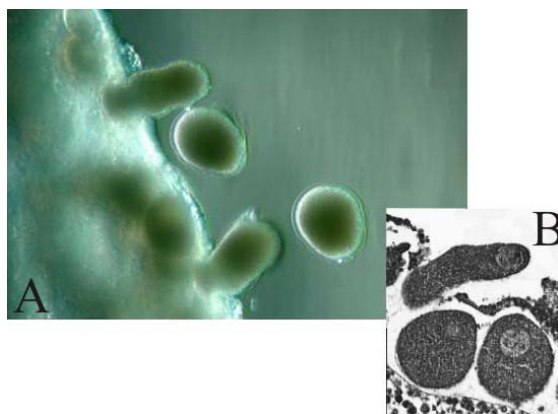


Figura 4.1: Extrusión de los ovocitos del ovario. (A) Fotografía *in vivo* de un ovario de *Nemopilema nomurai*. Cedida por M. Kawahara; (B) Preparado histológico de un ovario de *Lychnorhiza lucerna*.

ii) *Espermatogénesis*

A pesar de ser un proceso biológico de enorme importancia, la espermatogénesis no ha sido estudiada en forma sistemática y consistente en comparación con la ovogénesis (Roosen-Runge, 1969). Sin embargo, el proceso de espermatogénesis se conoce en líneas generales para un cierto número de rhizostomos y no presenta grandes variaciones dentro de las pocas especies estudiadas (Tabla 4.2) (e. g. Widersten, 1965; Roosen-Runge, 1969; Kikinger, 1992; Rouse y Pitt, 2000).

De la misma manera que en el resto de los rhizostomos, la espermatogénesis en *L. lucerna* ocurre dentro de folículos espermáticos que se forman de invaginaciones del epitelio germinal testicular. Los folículos espermáticos se van formando debido a las sucesivas divisiones mitóticas de las EG. Simultáneamente con el crecimiento del folículo espermático, las divisiones mitóticas de las EG dan lugar a los E1 los cuales se vuelcan desde las paredes hacia el lumen de los folículos. Los E1 sufren la meiosis I dando lugar a la formación de los E2 ($n+n$). Los E2 completan la meiosis a partir de la

cual se generan las ET (n) las cuales a su vez se diferencian en EZ (n). Hasta aquí, a nivel de microscopía óptica, todas las especies presentan el mismo esquema y sólo se conocen diferencias entre especies en cuanto a la ultraestructura de los espermatozoides (Rouse y Pitt, 2000).

A partir de la aparición de los EZ surgen algunas diferencias en cuanto a la forma en la cuál es evacuado el esperma. Una vez formadas, las gametas son expulsadas del testículo a través de un poro que se abre en la base del mismo y que se comunica con la cavidad subgenital (Fig. 3.13D). En algunos scyphozoos el esperma puede acumularse en la cavidad subgenital o en los brazos orales antes de ser evacuado (Arai, 1997a). En otros, el esperma acumulado se agrega antes de ser evacuado formando un paquete denominado *espermatozeugmata* (Tabla 4.2). En estas especies, cada espermatozeugmata es evacuado como una unidad (Arai, 1997a). Asimismo, existen especies de rhizostomos en donde se “conserva” la evacuación de los EZ como células individuales como carácter plesiomórfico dentro de los scyphozoos (Tabla 4.2) (Rouse y Pitt, 2000).

A pesar de ser muy poca la información al respecto, el análisis de las especies de las cuales tenemos conocimiento indica que mientras todas aquellas que evacuan espermatozoides pertenecen al suborden Daktyliophorae, las pertenecientes al suborden Kolpophorae evacuan espermatozeugmata (Tabla 4.2). Si bien las conclusiones a las cuales se puede arribar considerando sólo el 10% de las especies de Rhizostomeae son limitadas, la forma de evacuar las gametas masculinas en los rhizostomos podría estar reflejando la sistemática del grupo.

Tabla 4.2: Estrategias reproductivas de diferentes especies de rhizostomos.

Suborden	Familia	Especie	Dimorfismo sexual	Incubación	Fertilización	Evacuación en machos	Referencias
Kolpophorae	Cassiopeidae	<i>Cassiopea andromeda</i>	✓	✓	interna	espermatozugmata	Gohar y Eisawy, 1960ab; Hofmann et al., 1996; Rouse y Pitt, 2000
		<i>Cassiopea frondosa</i>	✓	✓	interna	espermatozugmata	Gohar y Eisawy, 1960ab; Hofmann et al., 1996
		<i>Cassiopea xamachana</i>	✓	s. d.	s. d.	s. d.	Gohar y Eisawy, 1960ab; Hofmann et al., 1996; Rouse y Pitt, 2000
	Mastigiidae	<i>Mastigias papua</i>	s. d.	✓	interna	espermatozugmata	Uchida, 1926; Rouse y Pitt, 2000; Holst et al., 2007
		<i>Phyllorhiza punctata</i>	s. d.	✓	interna	espermatozoides y espermatozugmata	Rippingale y Kelly, 1995; Rouse y Pitt, 2000
	Cepheidae	<i>Cephea cephea</i>	s. d.	✓	interna	s. d.	Sugiura, 1966
<i>Cotylorhiza tuberculata</i>		✓	✓	interna	espermatozugmata	Avian, 1986; Kikinger, 1992; Kingsford et al., 2000; Rouse y Pitt, 2000	
Daktyliophorae	Catostylidae	<i>Catostylus mosaicus</i>	✗	✓	interna	espermatozoides	Pitt, 2000; Pitt y Kingsford, 2000; Rouse y Pitt, 2000
	Lychnorhizidae	<i>Lychnorhiza lucerna</i>	✓ ^①	✗	interna?	espermatozoides	Presente Tesis
	Rhizostomatidae	<i>Rhizostoma octopus</i>	✓ ^①	✗	?	s. d.	Holst et al., 2007
		<i>Rhizostoma pulmo</i>	s. d.	✗	interna	espermatozoides	Paspaleff, 1938; Widersten, 1965; Rouse y Pitt, 2000
		<i>Rhopilema esculentum</i>	s. d.	✗	externa ^②	s. d.	Ding y Chen, 1981; Dong et al., 2006
		<i>Rhopilema nomadica</i>	s. d.	✗	externa? ^③	s. d.	Lotan et al., 1992; Lotan et al., 1994
		<i>Rhopilema verrilli</i>	s. d.	✓	interna	s. d.	Cargo, 1971; Calder, 1973
	Stomolophidae	<i>Nemopilema nomurai</i>	✓ ^①	✗	?	espermatozoides	Kawahara et al.; 2006; Ohtsu et al., 2007
		<i>Stomolophus meleagris</i>	s. d.	✗	interna	s. d.	Calder, 1982

① Sólo visible en medusas sexualmente maduras; ② Información provista sin citar referencias en Dong et al. (2006); ③ no se explicita, deducido a partir de Lotan et al. (1994). Ver detalles en el texto; ? = no existen evidencias suficientes para determinarlo; s. d.: sin dato disponible en literatura. Clasificación según Mianzan y Cornelius (1999).

4.2.2 Estrategias reproductivas

i) Dimorfismo sexual y cuidados parentales

L. lucerna es una especie dioica que presenta dimorfismo sexual en la coloración de sus gónadas. Exceptuando *Chrysaora hysocella* (Semaestomeae), la única especie hermafrodita conocida, los scyphozoos presentan sexos separados (Widersten, 1965; Arai, 1997a). Asimismo, el dimorfismo sexual sólo es distinguible macroscópicamente con certeza para un grupo de medusas que presentan estructuras desarrolladas para incubar sus huevos, embriones o larvas (especies “incubadoras”) (Tabla 4.2). Por ejemplo, la presencia de vesículas orales especializadas para cargar masas de huevos y embriones en hembras de *Cassiopea* (= *Polyclonia*) *andromeda* y *C. frondosa* (Bigelow, 1900; Gohar y Eisawy, 1960ab; Hofmann et al., 1996) o el desarrollo de filamentos que se desprenden de la base del disco oral y son utilizados para incubar los huevos y las plánulas en las hembras de *C. tuberculata* (Kikinger, 1992).

Por otro lado, en el caso de especies que no presentan cuidado parental, la única evidencia de dimorfismo sexual que se ha encontrado reside en la coloración de sus gónadas. Por ejemplo, los testículos blanco-azulados de *R. octopus*, o blanco-lechosos de *N. nomurai*, en contraste con los ovarios amarronados que presentan las hembras de ambas especies (Kawahara et al., 2006; Ohtsu et al., 2007; Holst et al., 2007). A diferencia de los trabajos mencionados, en donde no se reporta la existencia de variaciones en este patrón de coloraciones, se observó que las gónadas de *L. lucerna* presentan una amplia gama de colores y tonalidades que podrían deberse tanto a diferencias entre sexos como a las variaciones en los grados de madurez sexual. Asimismo, machos y hembras presentaron todo el espectro de tonalidades observado y en consecuencia, no se detectaron diferencias entre sexos. No obstante, como colores y

tonos son caracteres muy subjetivos y dependientes del ojo del observador, las gónadas se clasificaron considerando sólo cuatro colores y tonalidades fácilmente distinguibles (Fig. 3.9). De esta manera, se pudieron observar diferencias en la coloración de las gónadas de machos y hembras de *L. lucerna* con un error del 21.4 %.

Al igual que la forma de evacuación de las gametas masculinas, la presencia de cuidado parental en el Orden Rhizostomeae parecería presentar cierto tipo de relación con la sistemática del grupo. Mientras que en el 100% de las especies descritas para el suborden Kolpophorae los embriones se desarrollan dentro del cuerpo de la hembra, dentro del suborden Daktyliophorae, el 78% de las mismas no presentan ningún tipo de cuidado parental (Tabla 4.2). De todas maneras, para poder realizar un análisis más riguroso será necesario incorporar otras especies de rhizostomos ya que hasta el momento sólo se cuenta con información del 10% de las especies del orden (Anexo I).

ii) *Fertilización: ¿Interna o externa?*

Los scyphozoos presentan estrategias reproductivas muy variadas que incluyen tanto fertilización externa como interna (Arai, 1997a). Considerando solamente los rhizostomos, más del 50% de las especies presentan fertilización interna (Tabla 4.2). En este caso la fertilización puede ocurrir dentro del ovario o de la cavidad subgenital, (*R. pulmo*), dentro de los canales de los brazos orales (*C. tuberculata* y *C. andromeda*), o dentro mismo del celenterón (*Cassiopea frondosa*) (Paspaleff, 1938; Gohar y Eisawy, 1960ab; Widersten, 1965; Rottini Sandrini y Avian, 1991; Kikinger, 1992).

De las 10 especies que presentan fertilización interna, se ha observado que 8 presentan cierto tipo de cuidado parental (Tabla 4.2). No obstante, existen especies no incubadoras en donde las plánulas pueden ser liberadas al agua inmediatamente luego de la fertilización (i. e. *S. meleagris*, Calder, 1982; *R. pulmo*, Kikinger, 1992). En estos

casos, la inmediata expulsión de las “evidencias de fertilización interna” podría dar la falsa impresión de la existencia de fertilización externa. Este hecho se refleja en la tabla 4.2 en donde puede observarse que existen 4 especies en donde no se han hallado evidencias de fertilización interna pero aún así no pudo confirmarse que se trate de medusas con fertilización externa. Tales son los casos de *L. lucerna*, *R. octopus* y *S. meleagris* en donde no sabemos si efectivamente la fertilización ocurre en el agua circundante o dentro del cuerpo de la hembra con la rápida expulsión del cigoto resultante.

L. lucerna es una especie que no presenta ningún tipo de estructura especializada para la incubación. Asimismo, la ausencia de huevos, embriones o plánulas en las hembras de esta especie sugiere que el desarrollo embrionario ocurre en el agua circundante tal como sucede en otras especies de rhizostomos (Tabla 4.2). Sin embargo, debido a las dificultades mencionadas no se puede asegurar que la fertilización ocurra fuera del cuerpo de la hembra. Sólo existen dos trabajos que reportan rhizostomos que presentan fertilización externa y aún así, en ninguno de ellos se da la certeza de que eso ocurra (Tabla 4.2). En el primer caso, Lotan et al. (1992) mencionan que los ovocitos de *R. nomadica* son expulsados hacia el agua a través de los canales de los brazos orales dando la idea de que las gametas femeninas son expulsadas al agua antes de ser fertilizadas. En segundo caso, Dong et al. (2006) mencionan aislada y explícitamente que *R. esculentum* presenta fertilización externa. Sin embargo, el trabajo de Dong et al. describe el ciclo de vida de otra especie y tal mención figura en una tabla sin aclarar su fuente. De esta manera, se puede concluir que no existen evidencias fehacientes de la existencia de fertilización externa en el Orden Rhizostomeae.

Ahora bien, cuando los individuos liberan las gametas al mar, la probabilidad de que el esperma pueda hallar y fertilizar un ovocito es muy baja. La fertilización de los

huevos es un hecho tremendamente problemático debido a la rápida difusión de las gametas y su corta vida en un ambiente normalmente muy dinámico y dispersivo que termina generalmente “diluyendo” las gametas liberadas y disminuyendo las posibilidades de una fertilización exitosa (Levitan, 1995). Las estrategias adoptadas para contrarrestar estas dificultades recaen en atributos de las gametas, de los individuos, de las poblaciones y del ambiente (Tabla 4.3).

A pesar de no haber hallado evidencia alguna de fertilización interna en *L. lucerna*, revisando los atributos mencionados en la tabla 4.3 surgen indicios de que este hecho podría tratarse de un artificio metodológico y no de una estrategia reproductiva de la especie. En invertebrados de fertilización externa, los adultos tienen control sobre el momento de evacuación y sobre el número de gametas a evacuar; pero una vez liberadas, la morfología y el comportamiento de las gametas, y su interacción con el ambiente, son los determinantes del éxito reproductivo (Levitan, 1995). Entre los atributos de las gametas femeninas que aumentan las probabilidades de fertilización podemos mencionar el tamaño (los ovocitos de mayor tamaño son fertilizados a tasas más elevadas que los de menor tamaño), la existencia de cubiertas gelatinosas que incrementan el volumen del ovocito y favorecen el contacto con el espermatozoide, y la presencia de receptores químicos o de compuestos que atraigan químicamente a los espermatozoides.

Los ovocitos de *L. lucerna* se encuentran entre los más pequeños observados para los rhizostomos³. Asimismo, si bien la atracción química es conocida para algunas especies de Hydrozoa, no se ha detectado en scyphozoos (Arai, 1997a). En este sentido, en lo que respecta a los atributos de las gametas femeninas las evidencias indican que es poco probable que *L. lucerna* sea una especie que presente fertilización externa.

³ La información publicada respecto a los diámetros de los ovocitos de rhizostomos se encuentra en las referencias mencionadas en la tabla 4.2.

Tabla 4.3: Factores que influyen sobre el éxito de la fertilización. Modificado a partir de Levitan (1995).

Gametas	Individuos	Poblaciones	Ambiente
Esperma	Comportamiento	Densidad	Complejidad topográfica
<i>morfología</i>	<i>agregación</i>	Tamaño	Flujo
<i>comportamiento</i>	<i>sincronismo</i>	Distribución	<i>velocidad</i>
<i>velocidad</i>	<i>tasa de desove</i>	Estructura de tallas	<i>turbulencia</i>
<i>longevidad</i>	<i>tipo de desove</i>	Estructura de edades	Profundidad
Huevos	Morfología	Proporción de sexos	Factores fisicoquímicos
<i>tamaño</i>	<i>talla</i>		<i>temperatura</i>
<i>cubierta gelatinosa</i>	<i>rendimiento reproductivo</i>		<i>salinidad</i>
<i>atracción química</i>			<i>pH</i>
<i>receptores de esperma</i>			
General	Edad		
<i>edad</i>	Asignación de energía		
<i>compatibilidad</i>			

4.2.3 ¿Cómo determinar la madurez sexual en Scyphozoos?

Tal como se mencionara en la introducción, uno de los aspectos más importantes a la hora de estudiar las estrategias reproductivas que influyen sobre la dinámica poblacional es determinar *cuándo* y *dónde* los individuos se están reproduciendo⁴. Los trabajos que tratan aspectos poblacionales de la reproducción sexual de scyphomedusas se refieren en su mayoría a especies incubadoras (e. g. Brewer, 1989; Kikinger, 1992; Rippingale y Kelly, 1995; Lucas y Lawes, 1998). En estos casos, los autores simplemente detectan la presencia de hembras sexualmente maduras a través de la aparición de plánulas o huevos fertilizados dentro de sus cuerpos. En cambio, al referirse a especies que no presentan cuidado parental, o simplemente en el caso de los machos, es necesario recurrir a análisis más detallados.

Ohtsu et al. (2007) han estudiado en profundidad la maduración sexual de *N. nomurai* utilizando material *in vivo*. Sin embargo, cuando se trata de análisis poblacionales esta técnica es poco apropiada debido al número de individuos que deben ser analizados. A modo de alternativa, se examinó la posibilidad de determinar la

⁴ En esta sección sólo se hace referencia a la reproducción sexual.

madurez sexual de *L. lucerna* mediante la coloración de sus gónadas. Sin embargo, esta variable no reflejó fielmente la maduración gonadal.

Aunque el proceso de gametogénesis se conoce con diferentes grados de detalle para una serie de rhizostomos, estos conocimientos han sido utilizados para determinar el grado de desarrollo gonadal de las medusas solamente para *C. mosaicus* (Pitt y Kingsford, 2000) y *L. lucerna* (presente trabajo). No obstante, existen importantes diferencias entre los criterios adoptados en ambos estudios. Pitt y Kingsford (2000) determinaron que una medusa sexualmente madura presenta más del 15% de *Oiii*, o más del 70% de los folículos espermáticos con EZ. Sin embargo, existen algunos aspectos importantes a destacar. En primer lugar, las proporciones límite mencionadas fueron calculadas a partir del análisis de un número no indicado de medusas “grandes” (*large medusae, dixit*), las cuales se asumieron como sexualmente maduras simplemente por su tamaño. En segundo lugar, en la determinación del % *Oiii* se incluyeron los ovocitos previtelogenéticos (Pitt, *com. pers.*). Asimismo, los machos sexualmente maduros se determinaron considerando solamente el % de folículos conteniendo EZ. Estrictamente, esto significa que los folículos que ya han evacuado los EZ no han sido considerados siendo que su presencia es clara evidencia de madurez sexual. Durante el análisis microscópico de las gónadas de *L. lucerna* los ovocitos previtelogenéticos resultaron ser órdenes de magnitud más abundantes que los vitelados. Además, se observó una gran proporción de folículos espermáticos en donde los EZ ya habían sido evacuados. Por lo tanto, de haber utilizado para *L. lucerna* el mismo criterio que Pitt y Kingsford (2000), prácticamente no se hubieran detectado la presencia de medusas sexualmente maduras.

En *L. lucerna*, la presencia de *Oiii* en el 100% de las hembras sugiere que todas y cada una de ellas presentaban la capacidad potencial de estar evacuando gametas al momento de ser capturadas. Más aún, en el 43% de las mismas los *Oiii* superaron el

50% de los ovocitos en vitelogénesis indicando un avanzado desarrollo sexual. Sin embargo, se desconocen aún los detalles que definen el momento de la evacuación y si existe alguna densidad mínima de *Oiii* a partir de la cual comience el desove. Por lo tanto, se requiere de algún tipo de evidencia del mismo para poder confirmar la madurez sexual.

En este sentido, hemos observado imágenes que muestran claramente *Oiii* en el momento de ser expulsados del ovario (Fig. 3.12C). No obstante, esto podría deberse tanto a la expulsión natural de los ovocitos de la gónada como a un artificio generado en el transcurso de las preparaciones histológicas (Eckelbarger *com. pers.*) por lo que no pudo realizarse la caracterización de este hecho ni asignárselo a ningún grado de desarrollo en particular. Así, ante la imposibilidad adoptar un criterio objetivo, opté por considerar la sola presencia de *Oiii* (ovocitos en su máximo grado de desarrollo y listos para ser evacuados) como indicio de madurez sexual. La presencia de *Oiii* nos indica entonces que las medusas estaban desovando al momento de la captura o bien que el desove era inminente.

En los machos existieron menos complicaciones a la hora de establecer un criterio para determinar la presencia de medusas sexualmente maduras debido a que las evidencias de desove fueron claras y poco objetables. La presencia de folículos espermáticos evacuados, fácilmente identificable en los preparados histológicos, constituyó la evidencia de que el desove ya había comenzado y fue la clave para determinar si un macho había alcanzado la madurez sexual.

4.2.4 Talla de madurez sexual y fecundidad

En función de criterio adoptado para decidir cuando una medusa alcanza la madurez sexual, podemos decir que prácticamente el 100% de las medusas de *L.*

Lucerna presentes en el estuario del Río de la Plata se encontraban sexualmente maduras. De este modo, se observó que en esta especie la madurez sexual podría ser alcanzada a partir de los 6 cm DC.

La talla a la cual un individuo alcanza la madurez sexual sólo puede ser correctamente estudiada cuando se cuenta con individuos en todos los estadios de desarrollo, en cuyo caso es de esperarse que se incremente conforme avanza el desarrollo (i. e. *sexualmente indiferenciados* → *sexualmente inmaduros* → *sexualmente maduros*). En el presente trabajo no se hallaron medusas sexualmente indiferenciadas. Asimismo, sólo el 1.7% (n = 5) de las medusas resultaron sexualmente inmaduras. Sin embargo, pese al error comúnmente asociado a tamaños de muestra limitados, se observó que estas medusas resultaron significativamente más pequeñas que las sexualmente maduras.

En la mayoría de los casos se desconocen los factores que inducen la diferenciación gonadal y su posterior desarrollo aunque es sabido que no se trata simplemente del tiempo transcurrido desde la estrobilación (Arai, 1997a). En *L. lucerna* en particular, el hecho de haber hallado el 100% de las medusas sexualmente diferenciadas nos impide siquiera especular con los factores que puedan haber inducido la diferenciación de las gónadas. No obstante, una metefira de *L. lucerna* puede alcanzar una talla de aproximadamente 14 mm DC (sección 3.1.7). Por lo tanto, si la madurez sexual puede ser alcanzada a partir de los 6 cm DC, resulta evidente que tanto la diferenciación de las gónadas como la madurez sexual pueden ocurrir dentro de ese intervalo de tallas.

Existe considerable evidencia que indica que la talla a partir de la cual las medusas alcanzan la madurez sexual está afectada por un balance entre la energía que se destina a crecimiento somático y a reproducción (e. g. Arai, 1980; Ishii y Båmstedt,

1998; Costello, 1991). En este sentido, cuando el alimento escasea, la tasa de crecimiento disminuye generando un cambio en la asignación de la energía hacia la reproducción. En consecuencia, la maduración ocurre a tallas menores en comparación con individuos bien alimentados. Cuando el alimento es abundante, las medusas crecen a tasas más elevadas a expensas del desarrollo gonadal. De esta manera, la madurez sexual dependerá de la tasa de crecimiento la cual, a su vez, se encuentra supeditada a la disponibilidad de alimento (Lucas, 2001). Esta competencia por la energía asimilada entre crecimiento somático y reproductivo podría explicar el hecho de no haber encontrado ninguna relación clara entre el grado de desarrollo gonadal y la talla de *L. lucerna*. Una vez iniciada la gametogénesis, la energía sería desviada hacia la producción de gametas disminuyendo las tasas de crecimiento.

Suponiendo que en *L. lucerna* la energía destinada hacia crecimiento somático y reproducción sigue el patrón descrito previamente, el hecho de haber hallado medusas sexualmente maduras dentro de un amplio rango de tallas nos sugiere que la talla en la cual esta especie alcanza la madurez sexual es muy variable. Este hecho ha sido observado para otras especies de scyphozoos (e. g. *A. aurita*, Lucas, 2001; *C. mosaicus*, Pitt y Kingsford, 2001). En general, la aparición de individuos sexualmente maduros en una determinada población ocurre cuando la talla media máxima ha sido alcanzada (e. g. Lucas, 1996; Lucas y Lawes, 1998). Dado que es muy frecuente que la talla media máxima de los scyphozoos presente una gran variabilidad aún en poblaciones de la misma especie⁵ (Spangenberg, 1965; Yasuda, 1971; Omori et al., 1995; Lucas, 1996; Lucas y Lawes, 1998; Ishii y Båmstedt, 1998), es de esperarse que la talla en la cual se alcanza la madurez sexual también sea muy variable.

⁵ O inclusive dentro mismo de una población dependiendo de la escala espacial de análisis y el criterio adoptado para definir a la población (Ver sección 1.2).

Dentro de una población en particular, aunque el inicio de la maduración sexual ocurre primero en medusas de mayor tamaño, eventualmente todas las medusas alcanzan la madurez sexual, aún aquellas que son relativamente pequeñas (Lucas, 2001). Este hecho puede verse reflejado en la población de *L. lucerna* del estuario del Río de la Plata en donde se han observado medusas con capacidad de evacuar sus gametas dentro de un amplio rango de tallas (6 – 33 cm DC).

Hemos visto que la talla en la cual una medusa adquiere la capacidad de reproducirse sexualmente depende en cierta forma del alimento disponible. Ahora cabe preguntarse qué implicancias tiene esto en la dinámica poblacional de la especie. Si bien la madurez sexual puede alcanzarse aún en tallas relativamente pequeñas, las diferencias en la talla de medusas sexualmente maduras tienden a influir en el rendimiento reproductivo de la especie, lo cual a su vez podría afectar el reclutamiento de las plánulas (Lucas, 2001). En este sentido, el número de ovocitos producidos se incrementa con la talla de la hembra (o su biomasa) tal como fuera observado en éste y otros estudios (Schneider, 1988; Lucas, 1996; Kremer et al., 1990; Huang et al., 1985). De esta manera, bajo condiciones de abundancia de alimento la energía asimilada incrementaría las tasas de crecimiento permitiendo alcanzar la madurez sexual a tallas mayores y, en consecuencia, aumentar el rendimiento reproductivo debido a fecundidades más elevadas.

4.2.5 Patrones espaciales en la madurez sexual

Los muestreos realizados en febrero de 2006 indican que las medusas capturadas en el sector Norte presentaron una fecundidad más elevada y un mayor desarrollo gonadal que las del sector Sur. Si bien no se cuenta con otros períodos que permitan

confirmar esta tendencia, las diferencias observadas entre las fecundidades de ambas áreas podrían ser explicadas por las diferencias en las tallas medias. Tal como se observa en la figura 3.16 el número de ovocitos producidos por hembra se incrementó con la talla. De esta manera, las fecundidades relativas medias más elevadas en el sector Norte podrían deberse a que en esa área las medusas son, en promedio, más grandes.

Por otro lado, se observó que la temperatura media fue también mas elevada en las costas uruguayas. En este caso, los aumentos de temperatura afectarían indirectamente el rendimiento reproductivo a través de la modificación generada sobre la productividad primaria y secundaria de la región (Lucas, 2001). Si los aumentos de temperatura producen incrementos en la abundancia de alimento, el balance de energía asimilada se inclinaría, según lo explicado anteriormente, hacia aumentar las tasas de crecimiento por sobre el esfuerzo reproductivo. De esta manera, con tasas de crecimiento más elevadas, las medusas de las costas uruguayas pudieron haber alcanzado tallas mayores las cuales, a su vez, explicarían las diferencias de fecundidades entre áreas.

4.2.6 Patrones temporales en la madurez sexual

La ausencia de medusas sexualmente inmaduras sumada al alto grado de asincronismo observado en la gametogénesis, sugiere que *L. lucerna* es una especie que realiza desoves seriados. Las mismas características fueron halladas para *C. tuberculata* y *C. mosaicus* aunque no sería un fenómeno común a todos los scyphozoos (Kikinger, 1992; Pitt y Kingsford, 2000).

En el estuario del Río de la Plata las medusas de *L. lucerna* comienzan a aparecer durante el mes de enero, habiendo ya alcanzado la madurez sexual. El análisis microscópico de las gónadas de esta especie nos indica que el desove ocurre

continuamente a lo largo de toda la temporada y que se interrumpiría sólo con el envejecimiento de los individuos y su muerte al llegar el invierno. Aunque el número de ejemplares no nos permita realizar un análisis muy profundo, esta hipótesis estaría apoyada por la aparición de medusas en estado de regresión hacia mediados del mes de mayo.

4.3 Dinámica de poblaciones

La dinámica de poblaciones estudia el tamaño de las poblaciones, sus variaciones espaciales y temporales, y las causas que las determinan. Tal como se mencionara en la introducción (sección 1.2.1), en especies con ciclos de vida metagenéticos la determinación de la *población* en estudio depende del criterio elegido o de las posibilidades de cada investigador. En particular para *L. lucerna*, el hecho de no conocer la localización de los pólipos en la naturaleza nos obliga a considerar a nuestra población simplemente como un grupo de organismos de la misma especie que coexisten dentro de una área en particular. Por lo tanto, de aquí en adelante, cada vez que hablemos de “población de *L. lucerna*” nos estaremos refiriendo en realidad al conjunto de medusas de esta especie que está presente en el estuario del Río de la Plata y su área marítima adyacente.

De esta manera, se discutirán los patrones espaciales y temporales de distribución y biomasa de *L. lucerna* en el estuario del Río de la Plata, el crecimiento de su población y las dificultades propias de estimar el tamaño de sus poblaciones a través de metodologías que permitan compara resultados de distintas investigaciones, aspectos de suma importancia para la elaboración de pautas de manejo de una pesquería.

4.3.1 Rango de distribución espacial de las medusas de *L. lucerna*

El primer registro de *L. lucerna* corresponde a Haeckel (1879) quien citó la presencia de un ejemplar hallado en las costas de Brasil. Posteriormente, Vannucci (1951, 1957) realizó una breve descripción morfológica de la especie atribuyéndole un rango de distribución desde Río de Janeiro hasta Pernambuco (Brasil). Más tarde se extendió el rango de distribución conocido hacia el norte hasta la Guyana francesa (5 °N) (Kramp, 1961) y hacia el sur hasta San Clemente del Tuyú (36° 20' S) (Mianzan, 1986) constituyéndose así el primer registro de la especie para nuestro país. Recientemente se publicaron varios registros de estas medusas principalmente en las cercanías de la región de Cananéia (≈ 25 °S, Brasil) y en el estuario del Río de la Plata y su área marítima adyacente (e. g. Mianzan y Cornelius, 1999; Mianzan y Guerrero, 2000; da Silveira y Cornelius, 2000; Morandini, 2003, 2005). Finalmente, el hallazgo de un ejemplar adulto de *L. lucerna* dentro del puerto de Mar del Plata (12 cm DC, febrero 2008) (Rodríguez y Díaz Briz, *com. pers.*) extiende la distribución conocida de la especie hasta los 38 °S, aproximadamente 200 km hacia el sur.

4.3.2 Patrón espacial de ocurrencia y relación con salinidad y temperatura

En el estuario del Río de la Plata y su área marítima adyacente, *L. lucerna* presenta un patrón de distribución bien definido. Sobre las costas de Uruguay y la provincia de Buenos Aires la presencia de estas medusas es más frecuente en las estaciones más costeras. Por otro lado, en la región central del estuario, la distribución de estas medusas ocurre en aparente coincidencia con el frente salino de superficie. Esta superposición espacial entre la distribución de las medusas y el frente salino de superficie se manifiesta también por el amplio rango de salinidades dentro del cual fue hallada esta especie.

Las medusas son organismos osmoconformes y por lo tanto suelen presentar límites máximos y mínimos bien definidos (Arai, 1997a). Sin embargo, hemos observado que *L. lucerna* presenta no solo la capacidad de sobrevivir sino también de reproducirse dentro de un rango de salinidad realmente muy amplio (0.9 – 35.1 ups).

La presencia cerca de la costa es un fenómeno muy común entre los rhizostomos y semaestomos (Arai, 1997a). En estos casos, se ha propuesto que la concentración de medusas cerca de las costas en lugares abiertos sería el resultado de la combinación de comportamiento activo de las medusas (Pitt y Kingsford, 2000) con efectos físicos tales como el viento (Zavodnik, 1987). Por otro lado, la predominancia de estas especies en ambientes neríticos puede explicarse también por las características de sus historias de vida. Las plánulas de los rhizostomos y semaestomos son lecitotróficas. Al carecer de estructuras que le permitan alimentarse, a las pocas horas de haberse formado la plánula debe hallar un sustrato adecuado para asentarse y dar lugar al pólipo, el cual rápidamente desarrolla tentáculos para poder atrapar sus presas. Estas características marcan un inevitable vínculo entre la columna de agua y el fondo marino que restringe el rango de distribución de estas especies a ambientes con disponibilidad de sustratos adecuados y profundidades que aumenten las probabilidades de una conexión exitosa entre las diferentes fases de vida de estas especies.

4.3.3 Patrón temporal de ocurrencia

Las scyphomedusas se encuentran presentes en el ambiente pelágico durante el tiempo transcurrido entre la estrobilación y su muerte. Si nos restringimos a un área en particular, a la aparición de las medusas por estrobilación, y a su desaparición por muerte, debemos agregarle también la inmigración y emigración de individuos desde y hacia otras regiones debido fundamentalmente a los procesos oceanográficos.

En el estuario del Río de la Plata y su área marítima adyacente, la ocurrencia de medusas de *L. lucerna* comienza a mediados de verano y se extiende hasta mediados de otoño aunque algunos ejemplares pueden ocasionalmente sobrevivir hasta el mes de julio. No se hallaron evidencias de que esta especie estrobile dentro del área de estudio, no se conoce la localización de los pólipos en la naturaleza, ni se han hallado efiras o medusas sexualmente indiferenciadas pese a la intensidad y cobertura espacio-temporal de los muestreos. En consecuencia, las medusas de *L. lucerna* presentes en el estuario del Río de la Plata serían producto de la estrobilación de pólipos ubicados al norte, y serían transportadas hacia el estuario del Río de la Plata debido a la circulación neta de las aguas en esa época del año (Guerrero et al., 1997).

A mediados del siglo pasado fue introducido por primera vez el concepto de diferencias demográficas asociadas a diferencias en la calidad de los ambientes (e. g. Levene, 1953). No obstante, no fue sino hasta la década del 80' que este concepto fue utilizado para desarrollar la teoría de las poblaciones *fuentes-sumidero* que permitió modelar los eventos demográficos en el contexto de heterogeneidad de ambientes y estudiar cuestiones tales como selección de hábitat y características de las historias de vida (Brown y Pavlovic, 1992; Días, 1996). En pocas palabras, los diferentes ambientes ocupados por una especie presentan variaciones en su "calidad". En ambientes de mayor calidad se generan excedentes demográficos (*fuentes*) mientras que en otros de baja calidad ocurre un déficit demográfico (*sumideros*). Cuando es posible el movimiento de individuos entre uno y otro ambiente, se produce la migración de individuos desde las poblaciones *fuentes* hacia las poblaciones *sumidero* (Días, 1996). En nuestro caso en particular, la diferencia en la calidad de ambientes estaría dada principalmente por la disponibilidad de sustratos adecuados para el asentamiento de las plánulas y el

desarrollo de los pólipos. Las medusas presentes en el estuario del Río de la Plata representarían la población sumidero generada a partir del excedente demográfico de la población fuente, ubicada en algún punto al norte de la región.

La determinación de las causas de la desaparición de estas medusas hacia fines de otoño entraña menos dificultades que las de su aparición. Lógicamente, las medusas pueden desaparecer debido a muerte o emigración. En este último caso, debido a los vientos y las corrientes predominantes en la región, las medusas podrían ser transportadas hacia el sur o hacia el este. La ausencia de medusas pese a la cobertura espacial y temporal de estaciones de plancton y pesca nos daría la pauta de que las medusas de *L. lucerna* no son transportadas masivamente fuera del estuario sino que morirían en la región hacia fines de otoño.

Mientras que algunas especies de scyphomedusas llegan a vivir 14 o más meses, muchas otras no logran sobrevivir el invierno (e. g. Kikinger, 1992; Arai, 1997a; Kingsford, et al., 2000). No se sabe hasta que punto esta mortalidad invernal se debe a senescencia o a otros factores tales como falta de alimento, descenso de temperatura, predación, parasitismo o enfermedades. En muchas especies la mortalidad de las medusas se correlaciona con la reproducción y posiblemente sea causada por ella (Arai, 1997a). Por ejemplo, en *A. aurita* los cirros gástricos son eliminados simultáneamente con los productos de la reproducción quedando imposibilitadas de alimentarse (Spangenberg, 1965). Las medusas entonces sufren una degradación morfológica en donde se reducen sus tentáculos, se acortan los brazos orales y se contrae la campana (Hamner y Jenssen, 1974; Möller, 1980). De manera similar, las medusas de *Cyanea* sp. disminuyen la tasa de alimentación durante el período de incubación por lo que se reduce el diámetro de la campana y se deterioran los tentáculos, los brazos orales y el

epitelio subumbrelar (Brewer, 1989). Por otro lado, se cree que el desarrollo de las gónadas podría aumentar las tasas de mortalidad por predación o las tasas de infestación por parásitos (Arai, 1997a). Por ejemplo, la infestación de medusas por parte del anfípodo *Hyperia galba* se incrementa intensamente durante este período (Dittrich, 1988).

En *L. lucerna* no se ha detectado ni la presencia de parásitos, ni la pérdida de los cirros gástricos, ni la presencia de predadores que sean capaces de diezmar su población⁶. No obstante, prácticamente todos los ejemplares capturados se encontraban evacuando sus gametas. Asimismo, se han encontrado ejemplares en estado de regresión que presentaron las características descritas para otras especies que serían producto de una reducción en su alimentación. Si tal reducción se debe simplemente a una disminución en la disponibilidad de alimento o a un cambio, morfológico o fisiológico de las medusas deberá resolverse en futuras investigaciones.

En conclusión, las medusas de *L. lucerna* llegarían al estuario del Río de la Plata entre enero y mayo transportadas desde el norte por las corrientes y morirían en la región luego de haber desovado repetidas veces a lo largo de su vida.

4.3.4 Relación talla / peso

La biomasa de *L. lucerna* se incrementó con su talla siguiendo una curva de tipo potencial cuyos parámetros resultaron similares a los observados para otras especies de scyphomedusas (Omori et al., 1995; Weisse y Gomoiu, 2000; Buecher et al., 2001; Pitt y Kingsford, 2003). Sólo en un caso (marzo 2007) los datos presentaron un mejor ajuste a una curva exponencial (Tabla 3.5). Sin embargo, es posible que las diferencias

⁶ Sólo se conocen algunas especies de tortugas que se alimentarían de *L. lucerna* (Estrades et al., 2007) pero que sin duda no sería responsables de su desaparición del área de estudio a fines de otoño.

observadas se deban a un artificio generado por el bajo número de medusas consideradas este caso en particular ($n = 16$).

La forma en la que el peso de las medusas aumenta con la talla refleja las condiciones de alimentación a la cual están sometidas las medusas en el ambiente (Weisse y Gomoiu, 2000). El análisis de las variaciones espaciales en la relación talla / peso evidenció que la tasa de crecimiento de *L. lucerna* fue mayor en el sector norte que en el sur tanto en 2004 como en 2006. A su vez, se observó que la pendiente de esta relación disminuía conforme avanzaba la temporada. En ambos casos, los distintos parámetros de las curvas se corresponden con diferencias en las temperaturas registradas. Si bien no contamos con información acerca de la alimentación de *L. lucerna*, las diferencias observadas en la relación talla / peso podrían deberse a los cambios en las condiciones de alimentación inducidos por la temperatura.

4.3.5 Dificultades para estimar la abundancia (o biomasa) de scyphomedusas

En esta Tesis contamos con datos de biomasa de *L. lucerna*. Sin embargo, la fuente de error más importante asociada con las estimaciones de biomasa suele provenir de las estimaciones de su abundancia (Omori y Hamner, 1982). Por lo pronto, en esta sección nos concentraremos en aquellos factores que representan una fuente de error a la hora de realizar estas estimaciones.

Ya hemos visto que las abundancias de scyphomedusas son realmente muy complicadas de estimar y que se caracterizan por una considerable variabilidad entre réplicas con desvíos estándar de hasta el 90% de la media más allá de la metodología empleada (Kingsford et al., 2000). Esta misma situación fue observada cuando se estimaron las biomásas de *L. lucerna*. En este caso, se observó que las CPUVs presentaron una distribución de frecuencias típica para poblaciones planctónicas, con

una gran proporción de valores muy bajos o nulos y una baja proporción de valores muy elevados (Fig. 3.32). Sin embargo, las biomásas registradas en algunos de los lances efectuados en febrero de 1999 resultaron tan elevadas (Fig. 4.2) que se pudieron detectar diferencias significativas entre éste y los demás meses a pesar de las varianzas obtenidas.

Más allá de las dificultades mencionadas, existe una serie de factores que deben tenerse en cuenta a la hora de interpretar los resultados. La gran mayoría de los datos analizados en el presente capítulo provienen de muestreos diseñados en función de objetivos y necesidades completamente diferentes a los planteados en esta tesis⁷. Por lo tanto, el primer problema que debimos enfrentar fue el hecho de que las muestras se obtuvieron utilizando metodologías que no permiten realizar estimaciones confiables de la abundancia de medusas. Durante las campañas INIDEP las características que se describen a continuación podrían haber contribuido a subestimar la biomasa: (a) los tamaños de malla utilizados podrían subestimar las abundancias de las tallas menores; (b) la distancia recorrida por las redes de pesca (≈ 1.8 km) podría exceder el tamaño que los “parches” de medusas; (c) los muestreos no pueden ser realizados en áreas muy cercanas a la costa⁸ en donde las biomásas podrían resultar muy elevadas y (d) el área barrida por las redes de arrastre demersal se restringe a los últimos metros de la columna de agua (≈ 4.5 m, para los BIP OB y EH y ≈ 2.5 m para el BIP CC). En este caso, la biomasa sería un estimador confiable sólo en caso de conocerse la distribución vertical de las medusas al momento de ser capturadas.

⁷ Las campañas INIDEP son diseñadas en su mayoría para la evaluación del tamaño de los stocks de diferentes especies de peces.

⁸ La proximidad de las estaciones de pesca a la costa se encuentra limitada por la profundidad mínima requerida por el calado de cada una de las embarcaciones.



Figura 4.2: Captura de *Lychnorhiza lucerna* a bordo del BIP Capitán Oca Balda en febrero de 1999 (OB 02-99). Captura estimada = 14 toneladas (CPUV = 147 kg / 1000 m³).

Debido a que los datos provienen de embarcaciones que operan con artes de pesca y metodologías diferentes entre sí, la biomasa capturada se estandarizó en función del volumen filtrado por la red durante el arrastre. Para poder comparar las biomásas estimadas de esta manera es preciso considerar que no existe escape a la red por parte de los organismos. Es decir, que el 100% de la biomasa presente en el área barrida fue capturada. Si bien esta aproximación puede resultar errónea y dar como resultado una subestimación de las abundancias en caso de peces, consideramos que las tasas de evasión de las medusas pueden despreciarse.

Por otro lado, a pesar de que durante las campañas SC se emplearon metodologías diferentes, todas ellas presentaron sesgos importantes a la hora de realizar estimaciones confiables de abundancia o biomasa de scyphomedusas. Los arrastres a la

pareja empleados para la captura de medusas presentan los mismos problemas descritos anteriormente para los arrastres demersales realizados a bordo de los buques del INIDEP. Asimismo, los muestreos con redes de enmalle realizados en San Clemente del Tuyú y Mar de Ajó, más allá de subestimar las tallas menores, presentan la limitación de muestrear dentro de un área muy restringida, problema de particular importancia en especies cuya distribución es altamente agregada y variable. En consecuencia, los datos de biomasa aquí presentados deben ser considerados en términos absolutamente relativos.

Este tipo de dificultades han sido un denominador común en la mayoría de los trabajos que intentaron realizar estimaciones de abundancia o biomasa de scyphomedusas a través de la utilización de arrastres de pesca o plancton (ver Kingsford et al., 2000). Las metodologías empleadas han sido de lo más variadas y en algunos casos cuestionables a la hora de capturar scyphomedusas⁹ generando muestreos sesgados en algún sentido. De esta manera, prácticamente la totalidad de los datos publicados acerca de abundancia de scyphomedusas deberían ser considerados como relativos a ese estudio en particular dificultándose, o directamente imposibilitándose, la comparación entre los mismos (Kingsford, et al., 2000). La enorme varianza asociada a las estimaciones de abundancia de este tipo de organismos sólo pueden ser contrarrestada considerando un gran número de estaciones de muestreo cuya distribución espacial contemple ciertas características tanto de la especie en cuestión como del área de estudio (Kingsford, 1998).

⁹ Algunos de los problemas más comunes radican en que estas medusas son demasiado grandes para ser capturadas por las redes de plancton tradicionales y demasiado frágiles para los arrastres demersales comúnmente utilizados en pesca.

Otro de los grandes inconvenientes que surgen a partir de todas estas dificultades es el de analizar los datos históricos de la abundancia de medusas. Si no se puede comparar la información debido a la heterogeneidad de metodologías de muestreo o escalas de análisis, va a ser muy complicado poner a prueba las hipótesis acerca de los aumentos en las abundancias de organismos gelatinosos comentados en la introducción.

Por otro lado, todas estas son cuestiones de importancia crucial para aquellas especies que se explotan comercialmente. Los investigadores responsables de establecer las pautas de manejo de estas pesquerías necesitan conocer el tamaño de los stocks¹⁰, la composición de edades (tallas) dentro de los mismos, y sus variaciones espaciales y temporales a fin de estimar su grado de vulnerabilidad ante diferentes intensidades de explotación (Kingsford, et al., 2000).

En consecuencia, la unificación de las metodologías empleadas a la hora de realizar estimaciones de abundancia de medusa es una necesidad primaria. En este sentido, se están realizando importantes avances en el desarrollo de herramientas acústicas que permitan localizar las medusas cuando estas no estén en superficie, estimar el tamaño de sus parches, determinar su distribución vertical e incluso, estimar su biomasa (e. g. Álvarez Colombo et al., 2003; Båmstedt et al., 2003; Hirose et al., 2005; Brierley, et al., 2005; Álvarez Colombo et al., 2008; Schiariti et al., *in prep.*).

4.4 Pesquería de medusas en la Argentina

Para poder ser explotado exitosamente, un recurso debe cumplir al menos con dos aspectos básicos que se desprenden sencillamente del sentido común: tiene que tener valor comercial y tiene que ser suficientemente abundante. Dado que 16 de las 18

¹⁰ Un stock representa una unidad de manejo en una pesquería. Dentro del stock la inmigración y la emigración son mínimas. Asimismo, existe un cierto aislamiento reproductivo dentro del mismo con lo cual la unidad en sí misma debe ser capaz de auto-sustentarse en el tiempo (Kingsford et al., 2000).

especies de medusas que se explotan comercialmente en el mundo pertenecen al Orden Rhizostomeae (Tabla 3.7), el primer intento de desarrollar una pesquería de medusas en la Argentina debía llevarse a cabo considerando aquellos rhizostomos presentes en la región que presentaran *a priori* abundancias relativamente elevadas.

Según Mianzan y Cornelius (1999), las únicas dos especies de rhizostomos presentes en el Mar Argentino son *L. lucerna* y *S. meleagris*. Si bien la pesquería de *S. meleagris* se desarrolla con éxito en el Golfo de México, los registros de esta especie en la región se reducen a solo un ejemplar capturado frente a las costas de Mar del Plata (Mianzan *com. pers.*). Por el contrario, existen varios registros de abundancias elevadas de *L. lucerna* en el estuario del Río de la Plata y su frente marítimo. En consecuencia, el estudio de las posibilidades de desarrollo de una pesquería de medusas se realizó considerando solamente esta especie.

4.4.1 Calidad del producto obtenido

En la Tabla 4.2 se presentan las características requeridas por el mercado asiático que definen la calidad del producto semi-deshidratado y las características del producto obtenido a partir de las campanas de *L. lucerna*. Luego de analizar tanto las medusas deshidratadas como frescas, los expertos japoneses opinaron que *L. lucerna* reúne las condiciones para lograr un producto de calidad intermedia y que sería necesario perfeccionar la técnica empleada. Por lo tanto, entre las actividades pendientes queda determinar la técnica de procesado que permita lograr la calidad mas elevada posible. Asimismo, sería interesante también explorar nuevos mercados en Asia (i. e. China) que puedan interesarse en esta especie aunque no se logre alcanzar la calidad requerida por la empresa japonesa mencionada.

4.4.2 Composición proximal

No existen trabajos previos que aporten datos acerca de la composición proximal de *L. lucerna* y nos permitan comparar nuestros resultados. Sin embargo, los valores obtenidos son similares a aquellos observados para otra de las especies de medusas que se comercializan en el mundo (Huang, 1988; Hsieh et al., 2001).

Debido al bajo contenido de grasas que presentan los organismos gelatinosos, la técnica empleada para la cuantificación de lípidos (extracción en calor) no resultó óptima. En consecuencia, los desvíos estándar fueron muy elevados y la interpretación de los resultados se vio dificultada (Tabla 3.10). En caso de organismos con niveles tan bajos de grasas deberían emplearse técnicas de extracción en frío tales como las sugeridas en Undeland et al. (1998). A pesar de ser conscientes de las posibles dificultades de utilizar técnicas de extracción en caliente no fue posible aplicar las técnicas adecuadas dado que no se dispuso de un homogeneizador, requerimiento indispensable para las técnicas de extracción en frío.

4.4.3 Caracterización de la flota costera bonaerense

En general el equipamiento de la flota costera bonaerense es adecuado al tamaño y autonomía de la misma y el uso actual de las artes de pesca está en relación directa con el tipo de especies capturadas. Las artes de pesca utilizadas por los pescadores incluyen redes de arrastre demersal (simple o a la pareja), redes de enmalle y redes de cerco, todas ellas utilizadas con éxito para la captura de medusas en otras partes del mundo (ver Kingsford et al., 2000).

Tabla 4.2: Comparación entre las características del producto obtenido a partir de las campanas de *L. lucerna* y aquellas requeridas por los consumidores.

Característica	Requerimientos del mercado para un producto de calidad superior ^❶	Producto obtenido
Elasticidad	Las medusas deben quedar elásticas. Deben resistir un suave estiramiento sin romperse y deben volver a su forma original.	Para las medusas de mayor tamaño (15-20 cm) se obtuvo una elasticidad similar a la buscada. Los ejemplares de menor tamaño (10-15 cm) quedaron demasiado delgados y secos perdiendo la elasticidad requerida y ajándose al estirarlos.
Textura	Es lo más difícil de alcanzar. Deben ser lo más crocantes (“crunchy”) posible sin perder la elasticidad. Se debe lograr el balance perfecto entre “ <i>crunchiness</i> y elasticidad.	Esta característica fue la menos lograda. Las medusas que resultaron mantener la elasticidad no quedaron crocantes sino demasiado “gomosas”. Aquellas crocantes habían perdido la elasticidad.
Color	Una medusa con tonalidad blanca es preferida antes que otros colores. Las amarillas o “doradas” también son aceptadas pero si se tornan marrones yo se consideran descompuestas.	Una de las características mejor logradas. Se logró obtener medusas blancas y algunas otras de tonalidad amarilla.
Tamaño	En líneas generales mayores tamaños significan precios más elevados. Las medusas asiáticas alcanzan después de procesadas un diámetro de entre 30 y 50 cm. Sin embargo, las producidas en EE.UU. y exportadas a China y Japón no superan los 15 cm y son consideradas de calidad superior.	Obtuvimos medusas deshidratadas de diámetros de entre 10 y 20 cm.
Limpieza	Las medusas deben quedar libres de todo tipo de gránulos o protuberancias y no deberían tener apariencia rugosa.	No se consiguió tal característica. Todas las medusas quedaron con granos de sal incrustados que debieron ser retirados manualmente con alto riesgo de romper el material.

❶ Fuente: Huang (1988), Hsieh y Rudloe (1994), Rudloe (1996), Omori y Nakano (2001), Hsieh et al. (2001).

La caracterización socio-demográfica y socio-económica de los pescadores del puerto de San Clemente del Tuyú (Tabla 3.11 y 3.12) permite concluir los siguientes puntos:

- La población de pescadores del puerto de San Clemente es “joven” pudiendo ser las duras condiciones de trabajo uno de los elementos determinantes.

-
- Comparando con el nivel de instrucción del país y con el grado de instrucción personal de la industria pesquera, el nivel de instrucción de los pescadores costeros bonaerenses es elevado.

Desde el año 1978, año en dónde se registró la máxima captura por parte de la flota costera bonaerense, los valores han disminuido considerablemente a pesar del aumento en el número de embarcaciones de mayor tamaño que opera en la región (Errazti y Bertolotti, 1998). Errazti y Bertolotti (1998) postulan que la disminución observada en las capturas podría deberse a la creciente participación de la flota de altura convencional en la captura de especies tradicionalmente costeras a partir de la década del '80, y a las fluctuaciones de demanda de las especies costeras, altamente dependiente del mercado interno muy limitado y de las fluctuaciones del mercado externo.

Muchos estudios indican que el éxito o el fracaso de los proyectos pesqueros dependen, además de los factores biológicos y económicos, de los factores socioculturales (Errazti et al., 1998). En puertos desarrollados tales como Mar del Plata, Quequén o Ingeniero White (Bahía Blanca), existen una serie de alternativas que servirían de paliativos para los períodos en los cuales disminuyen los ingresos provenientes de la industria pesquera. Sin embargo, en puertos pequeños con actividad a nivel artesanal como los de San Clemente o Gral. Lavalle, tales opciones se ven muy reducidas. Por lo tanto el desarrollo de la pesquería de medusas podría convertirse en una buena alternativa ya que la temporada de las mismas coincide con los meses de menores ingresos por la baja abundancia de los recursos pesqueros en la zona y el establecimiento de vedas por parte del gobierno provincial.

5. Conclusiones

En esta Tesis se han dado los primeros pasos en el estudio de la historia de vida y dinámica poblacional de la scyphomedusa *Lychnorhiza lucerna*. Más aún, han sido los primeros pasos dentro un tema que se ha desarrollado recién a mediados de la década del 90' en respuesta al aumento de los problemas económicos y ecológicos que las medusas generan mediante sus masivas ocurrencias. No es sorprendente entonces haberme encontrado con limitaciones generadas por la falta de criterios y definiciones adaptadas a este tipo de organismos, o la falta de metodologías de muestreo unificadas que me permitieran realizar comparaciones entre especies o regiones. Todo esto me ha creado la necesidad de establecer criterios propios que fueron discutidos aquí por primera vez.

El ciclo de vida de *L. lucerna* consiste en la alternancia de generaciones polipoides y medusoides. No obstante, nunca se hallaron pólipos ni efiras pese a la gran cobertura espacio-temporal de los muestreos. Dado su pequeño tamaño, sus hábitos bentónicos y su gran fragilidad, es comprensible que no se tengan registros de los pólipos en la naturaleza. Sin embargo, el hecho de no haber hallado en ninguna época del año efiras sugiere que *L. lucerna* no completa su ciclo de vida en el estuario del Río de la Plata. Por el contrario, estas medusas serían producto de la estrobilación de pólipos ubicados al norte en algún punto sobre las costas uruguayas o brasileras.

Hemos visto que las medusas capturadas en el estuario del Río de la Plata ya habían alcanzado la madurez sexual y se encontraban desovando. Hemos visto también que las gametas pueden ser fertilizadas dentro del rango de salinidad y temperatura registrado para la región en esa época del año, y que el desarrollo de las plánulas también es posible dentro de esos valores. Asimismo, observamos que los pólipos de *L.*

Lucerna son capaces de reproducirse y estroblar durante un tiempo muy prolongado¹¹ y tolerando cambios bruscos de salinidad (hasta 5 puntos de diferencia; Schiariti, *obs. pers.*). No obstante, dado que en el estuario del Río de la Plata predominan los fondos blandos (limo-arcillosos), esta especie estaría limitada por la disponibilidad de sustratos adecuados y las altas tasas de sedimentación que impedirían el asentamiento de las plánulas y el desarrollo de los pólipos.

A las dificultades de estimar la abundancia de scyphomedusas debidas a los patrones de distribución espacial, a su tamaño y fragilidad, debemos sumarle entonces el desconocimiento de la localización y abundancia de los pólipos y del momento y número de eventos de estrobilación, los cuales definen el reclutamiento de la especie en el ambiente pelágico. En estas condiciones, es realmente muy complicado estimar la abundancia (o biomasa) de la especie y determinar las causas de sus fluctuaciones que nos permitirían modelar su dinámica poblacional en la región. Más allá de estas dificultades, se pudo establecer un patrón de ocurrencia y biomasa relativa en la región:

- ✓ La ocurrencia de las medusas de *L. lucerna* en el estuario del Río de la Plata es fuertemente estacional y se restringe principalmente al período comprendido entre enero y mayo.
- ✓ Las abundancias más elevadas son alcanzadas durante febrero y marzo cerca de las costas uruguayas y argentinas, en la región externa del estuario del Río de la Plata.

¹¹ Los pólipos fueron obtenidos en marzo de 2006 y siguen produciendo efiras aún hasta el día de la fecha.

De esta manera, *L. lucerna* cumpliría con el primer requisito que exige el desarrollo de cualquier pesquería: se encuentra en la región en abundancias que permitirían el desarrollo de una pesquería a escala artesanal. Asimismo, existen otras características que favorecerían el desarrollo de una pesquería de medusas en la provincia de Buenos Aires:

- ✓ *L. lucerna* puede capturarse eficientemente con los artes de pesca utilizadas por la flota artesanal que se beneficiaría con el desarrollo de esta pesquería.
- ✓ Esta especie presenta características organolépticas muy similares a las de las medusas que se comercializan actualmente.
- ✓ Se podría obtener a partir de las campanas de *L. lucerna* un producto con características similares a los que se comercializan actualmente.
- ✓ La infraestructura y los insumos necesarios para su captura y procesado es sencilla y poco costosa.
- ✓ Existe una comunidad de pescadores artesanales que cuenta con los medios para capturar las medusas y la infraestructura para procesarlas.
- ✓ Existe una necesidad económica por parte de esa comunidad de emprender nuevas actividades que permitan compensar las pérdidas económicas que genera la marcada disminución en la disponibilidad de los recursos pesqueros explotados actualmente.
- ✓ Si bien la ocurrencia masiva de *L. lucerna* se restringe a unos pocos meses al año, coincide con el período del año de menores ingresos de los pescadores de la región.

Si bien las medusas deshidratadas fueron catalogadas por los expertos japoneses como un producto de calidad intermedia, la creciente demanda de alimento a nivel mundial podría traer como consecuencia un aumento de precios que podría hacer rentable la actividad aún de no ser posible una mejora en la calidad obtenida a partir de *L. lucerna*.

Por otro lado, el hecho de que las medusas que llegan al estuario del Río de la Plata representen una población sumidero deberá ser considerado a la hora de establecer pautas para el manejo de la pesquería. Si la continuidad de la especie no depende de su reproducción en el estuario del Río de la Plata, no habría entonces necesidad de establecer cupos de captura. No obstante, no hay que descontar los efectos ecológicos de la remoción de medusas del ambiente costero y el daño causado sobre el fondo en el caso de arrastres demersales, factores que deberán ser estudiados en su momento.

- **Consideraciones finales**

Son varios los interrogantes que quedan planteados a partir de los resultados de este trabajo. Ya vimos que la identificación de los patrones es el comienzo de la identificación de las escalas. Con las escalas espaciales contempladas en las campañas de evaluación pesquera del INIDEP hemos detectado que estas medusas presentan un patrón de distribución espacial típico de organismos planctónicos: *L. lucerna* se distribuye en forma agregada. A partir de aquí, es necesario cambiar la escala espacial de análisis a fin estimar el tamaño de los parches, el número de parches presentes en la región, y la distribución vertical de las medusas dentro de los mismos. Sólo a partir de la adquisición de estos conocimientos estaremos en condiciones de determinar el tamaño de la población y de detectar la magnitud de sus fluctuaciones.

Por otro lado, es muy importante localizar los bancos de pólipos, o las efitas, para poder contemplar su rol en la determinación de la abundancia de medusas. Una vez localizados, deberían estudiarse los factores que regulan la estrobilación y las tasas de crecimiento y mortalidad de las efitas. Toda esta es información fundamental para comprender los factores que regulan la abundancia de medusas.

Finalmente, en lo que respecta al desarrollo de la pesquería de esta especie, sería necesario realizar dos tareas fundamentales. En primer lugar habría que perfeccionar la técnica de procesado de *L. lucerna* a fin de lograr un menor grado de deshidratación que otorgaría una elasticidad más ajustada a los requerimientos actuales del mercado y aumentaría en consecuencia la rentabilidad de la pesquería. En segundo lugar, dado que solamente se evaluó la calidad de *L. lucerna* en una empresa japonesa, quedan aún varios mercados por explorar que podrían resultar interesados.

6. Referencias

- Antonacopoulos N (1968) Entwurfzum: FAO-Generalstandard CODEX Fish A1 Anlage 3. Analysenmethoden, pag 11-12.
- Álvarez Colombo G, Mianzan HW, Madirolas A (2003) Acoustic characterization of gelatinous-plankton aggregations: four case studies from the Argentinean continental shelf. ICES Journal of Marine Science 60: 650 – 657
- Anon. (1998) Have you considered cannonball jellyfish? Florida Coastal Management Program, Florida
- Anon. (2002a) Developmental fisheries management plan, Jellyfish (*Catostylus mosaicus*) 2003-2005. Fisheries Division, Department of Natural Resources and Environment, Victoria
- Anon. (2002b) Jellyfish exploratory survey Trinity Bay. Government of Newfoundland and Labrador, FDP 424 – 5
- Anon. (2003a) Shrimpers turn to jellyfish to make ends meet American Institute of Fishery Research Biologists
- Anon. (2003b) Assessment of the Victorian Developmental Jellyfish Fishery
- Anon. (2008) UPDATE 3-PG&E Diablo 2 reactor remains shut due jellyfish. Agencia Reuters: <http://www.reuters.com/article/marketsNews/idUSN2235552820081022>.
- Arai MN (1980) Growth rates of *Aequorea* medusae. En: Tardent P, Tardent R (eds) Developmental and Cellular Biology of Coelenterates. Elsevier/North Holland Biomedical Press, Oxford, pp 163 – 169
- Arai MN (1997a) A functional biology of Scyphozoa. Chapman & Hall, London
- Arai MN (1997b) Coelenterates in pelagic food webs. En: den Hartog JC (ed) Proceedings of the 6th International Conference on Coelenterate Biology. Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden, The Netherlands, pp 1 – 9
- Aubone A (1995) Programa KS1, Prueba de Kolmogorov-Smirnov, (v:14081995), INIDEP, E-mail: aaubone@inidep.edu.ar
-

-
- Aubone A, Hernández DR (1997) Notas sobre métodos no paramétricos. Notas de divulgación INIDEP
- Avian M (1986) Temperature influence on in vitro reproduction and development of *Pelagia noctiluca* (Forskål). *Boll. Zool.* 53: 385 – 391
- Avian M, Spainer E, Galil B (1995) Nematocysts of *Rhopilema nomadica* (Scyphozoa: Rhizostomeae), an immigrant jellyfish in the Eastern Mediterranean. *Journal of Morphology* 224: 221 – 231
- Båmstedt U, Kaartvedt S, Youngbluth M (2003) An evaluation of acoustic and video methods to estimate the abundance and vertical distribution of jellyfish. *Journal of Plankton Research* 25: 1307 – 1318
- Barzansky B, Lenhoff HM, Bode H (1975) *Hydra* mesoglea: similarity of its amino acid and neutral sugar composition to that of vertebrate basal lamina. *Comp. Biochem. Physiol.* 50B: 419 – 424
- Begon M, Harper JL, Townsend CR (1988) *Ecología: Individuos, poblaciones y comunidades*. Ediciones Omega, S. A., Barcelona
- Behrends G, Schneider G (1995) Impact of *Aurelia aurita* medusae (Cnidaria, Scyphozoa) on the standing stock and community composition of mesozooplankton in the Kiel Bight (western Baltic Sea). *Marine Ecology Progress Series* 127: 39 – 45
- Benovic A, Justic D, Bender A (1987) Enigmatic changes in the hydromedusan fauna of the northern Adriatic Sea. *Nature* 326: 597 – 600
- Berrill N (1949) Developmental analysis of Scyphomedusae. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 24: 393 – 410
- Bigelow RP (1900) The anatomy and development of *Cassiopea xamachana*. *Memoirs of the Boston Society of Natural History* 5: 191 – 236
- Blanquet RS (1972) Structural and chemical aspects of the podocyst cuticle of the scyphozoan medusa, *Chrysaora quinquecirrha*. *Biological Bulletin* 142: 1 – 10
- Boero F, Mills CE (1997) Agricultural versus ethological oceanography. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 209 – 209
-

- Boero F, Bouillon J, Piraino S (2005) The role of Cnidaria in evolution and ecology. *Ital. J. Zool.* 72: 65 – 71
- Boero F, Bonsdorff E (2007) A conceptual framework for marine biodiversity and ecosystem functioning. *Marine Ecology* 28: 134 – 145
- Boero F, Bouillon J, Gravili C, Miglietta MP, Parsons TR, Piraino S (2008) Gelatinous plankton: irregularities rule the world (sometimes). *Marine Ecology Progress Series* 356: 299 – 310
- Brewer RH (1989) The annual pattern of feeding, growth, and sexual reproduction in *Cyanea* (Cnidaria: Scyphozoa) in the Niantic River estuary, Connecticut. *Marine Ecology Progress Series* 176: 272 – 281
- Brewer RH, Feingold JS (1991) The effect of temperature on the benthic stages of *Cyanea* (Cnidaria: Scyphozoa), and their seasonal distribution in the Niantic River estuary, Connecticut. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 152: 49 – 60
- Brown JS, Pavlovic NB (1992) Evolution in heterogeneous environments: effects on migration on habitat specialization. *Evol. Ecol.* 6: 360 – 382
- Brierley AS, Boyer DC, Axelsen BE, Lynam CP, Sparks CAJ, Boyer HJ, Gibbons MJ (2005) Towards the acoustic estimation of jellyfish abundance. *Marine Ecology Progress Series* 295: 105 – 111
- Brodeur RD, Mills CE, Overland JE, Walters GE, Schumacher JD (1999) Evidence for a substantial increase in gelatinous zooplankton in the Bering Sea, with possible links to climate change. *Fisheries Oceanography* 8: 296 – 306
- Brusca RC, Brusca GJ (1990) *Invertebrates*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts
- Buecher E, Sparks CAJ, Brierley AS, Boyer DC, Gibbons MJ (2001) Biometry and size distribution of *Chrysaora hysoscella* (Cnidaria, Scyphozoa) and *Aequorea aequorea* (Cnidaria, Hydrozoa) off Namibia with some notes on their parasite *Hyperia medusarum*. *Journal of Plankton Research* 23: 1073 – 1080
- Calder DR (1973) Laboratory observations on the life history of *Rhopilema verrilli* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Marine Biology* 21: 109 – 114
-

-
- Calder DR (1982) Life history of the Cannonball jellyfish, *Stomolophus meleagris* L. Agassiz, 1860 (Scyphozoa, Rhizostomida). *Biological Bulletin* 162: 149 – 162
- Cargo DG (1971) The sessile stages of a Scyphozoan identified as *Rhopilema verrilli*. *Tulane Studies in Zoology and Botany* 17: 31 – 34
- Cargo DG, Rabenold GE (1980) Observations on the asexual reproductive activities of the sessile stages of the sea nettle *Chrysaora quinquecirrha* (Scyphozoa). *Estuaries* 3: 20 – 27
- Cargo DG, Schultz LP (1966) Notes on the biology of the Sea Nettle, *Chrysaora quinquecirrha*, in Chesapeake Bay. *Chesapeake Science* 7: 95 – 100
- Chen J, Ding G (1983) Effect of temperature on strobilation of jellyfish (*Rhopilema esculenta* Kishinouye - Scyphozoa, Rhizostomeae). *Acta Zoologica Sinica* 29: 195 – 206
- Chen J, Ding G (1984) Effect of light on the strobilation of edible medusa, *Rhopilema esculenta* Kishinouye (Cnidaria, Scyphozoa). *Oceanologia Limnol. sin.* 15: 310 – 316
- Cheng J-K (1991) The harvesting and utilization of edible jellyfish population. Reporte no publicado. China Liaoning Foodstuffs Import and Export Corporation (Traducción al Inglés)
- Claus C (1890) Über die Entwicklung des Scyphostoma von *Cotylorhiza*, *Aurelia* und *Chrysaora*, sowie ueber die systematische Stellung der Scyphomedusen. I. Arbeiten aus dem Zoologischen Institute der Universitat Wien und der Zoologischen Station in Triest 9: 85 – 128
- Claus C (1893) Über die Entwicklung des Scyphostoma von *Cotylorhiza*, *Aurelia*, und *Chrysaora*, sowie ueber die systematische Stellung der Scyphomedusen. II. Arbeiten aus dem Zoologischen Institute der Universitat Wien und der Zoologischen Station in Triest 10: 1 – 70
- Colin SP, Kremer P (2002) Population Maintenance of the Scyphozoan *Cyanea* sp. Settled planulae and the distribution of medusae in the Niantic River, Connecticut, USA. *Estuaries* 25: 70 – 75
-

-
- Costello J (1991) Complete carbon and nitrogen budgets for the hydromedusa *Cladonema californicum* Hyman (Anthomedusa: Cladonemidae). *Marine Biology* 108: 119 – 128.
- da Silveira FL, Cornelius FS (2000) Novas observações sobre medusas (Cnidaria, Scyphozoa, Rhizostomeae) no nordeste e sul do Brasil. *Acta Biologica Leopoldensia* 22: 9 – 18
- de Wolf P (1989) The price of patchiness. *Helgoländer Meeresunters.* 43: 263 – 273
- Días PC (1996) Sources and sinks in population biology. *TREE* 11: 326 – 329
- Ding G, Chen J (1981) The life history of *Rhopilema esculenta* Kishinouye. *J Fish China* (Suichan Xuebao) 5: 93 – 104
- Dittrich B (1988) Studies on the life cycle and reproduction of the parasitic amphipod *Hyperia galba* in the North Sea. *Helgolaender Meeresuntersuchungen* 42: 79 – 98
- Dong J, Liu C-Y, Wang Y-Q, Wang B (2006) Laboratory observations on the life cycle of *Cyanea nozakii* (Semeostomida, Scyphozoa). *Acta Zoologica Sinica* 52: 389 – 395
- Dong J, Jiang L, Tan K, Ye C, Li B (2007) Enhancement of jellyfish (*Rhopilema esculentum* Kishinouye, 1891) in Liaodong Bay, China. *Second International Jellyfish Blooms Symposium, Gold Coast, Australia*, pp 34
- Eckelbarger KJ, Larson RJ (1988) Ovarian morphology and oogenesis in *Aurelia aurita* (Scyphozoa: Semeostomeae): ultrastructural evidence of heterosynthetic yolk formation in a primitive metazoan. *Marine Biology* 100: 103 – 115
- Eckelbarger KJ, Larson RJ (1992) Ultrastructure of the ovary and oogenesis in the jellyfish *Linuche unguiculata* and *Stomolophus meleagris*, with a review of ovarian structure in the Scyphozoa. *Marine Biology* 114: 633 – 643
- Eckelbarger KJ (1994a) Oocytic nutrition in the lower Metazoa: The Scyphozoa. En: Wilson WH, Stricker SA, Shinn GL (eds) *Reproduction and development of marine invertebrates*. The Johns Hopkins University Press, London, pp 15 – 28
- Eckelbarger KJ (1994b) Diversity of metazoan ovaries and vitellogenic mechanisms: implications for life history theory. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 107: 193 – 218
-

-
- Errazti E, Bertolotti MI (1998). Flota costera: descripción de las principales características en la región bonaerense. *Frente Marítimo* 17: 63 – 70
- Errazti E, Bertolotti MI, Pagani A (1998). Indicadores para el análisis socioeconómico de la actividad pesquera: un estudio socioeconómico del pescador costero de la región bonaerense. *Frente Marítimo* 17: 71 – 80
- Estrades A, López-Mendilaharsu M, Fallabrino A (2007) *Dermochelys coriacea* (Leatherback Seaturtle) diet. *Herpetological review* 38: 330
- Everhart WH, Youngs WD (1992) *Principles of Fishery Science*. Cornell University Press, London
- Fautin DG (2002) Reproduction of Cnidaria. *Can. J. Zool.* 80: 1735 – 1754
- Giangrande A, Geraci S, Belmonte G (1994) Life-cycle and life-history diversity in marine invertebrates and the implications in community dynamics. *Oceanography and Marine Biology, an Annual Review* 32: 305 – 333
- Giberto DA (2008) Estructura de la comunidad bentónica y nichos tróficos de Sciaenidae (Pisces: Osteichthyes) en el estuario del Río de la Plata. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, Bariloche
- Gibbons MJ, Buecher E (2001) Short term variability in the assemblage of medusae and ctenophores following upwelling events in the southern Benguela ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 220: 169 – 177
- Gohar HAF, Eisawy AM (1960a) The biology of *Cassiopea andromeda* (from the Red Sea) (With a note on the species problem). *Publ. Mar. Biol. Sta. Ghardaqa, Red Sea* 11: 3 – 42
- Gohar HAF, Eisawy AM (1960b) The development of *Cassiopea andromeda* (Scyphomedusae). *Publ. Mar. Biol. Sta. Ghardaqa, Red Sea* 11: 147 – 190
- Goy J (1979) Campagnes de la Calypso. Atlantique sud-american Meduses. *Resultats SCI. Campagnes de la Calypso* 11: 263 – 296
- Graham WM, Pagès F, Hammer WM (2001) A physical context for gelatinous zooplankton aggregations: a review. *Hydrobiologia* 451: 199 – 212
-

- Graham WM, Martin DL, Felder DL, Asper VL, Perry HM (2003) Ecological and economic implications of a tropical jellyfish invader in the Gulf of Mexico. *Biological Invasions* 5: 53 – 69
- Grant A, Tyler PA (1983) The analysis of data in studies of invertebrate reproduction. I. Introduction and statistical analysis of gonad indices and maturity indices. *International Journal of Invertebrate Reproduction* 6: 259 – 269
- Guerrero RA, Acha EM, Framiñán MB, Lasta CA (1997) Physical oceanography of the Río de la Plata estuary, Argentina. *Continental Shelf Research* 17: 727 – 742
- Guo P (1990) Effect of nutritional condition on the formation and germination of the podocyst of scyphistomae of *Rhopilema esculenta* Kishinouye. *J Fish China (Suichan Xuebao)* 14: 206 – 211
- Haddock SHD (2004) A golden age of gelata: past and future research on planktonic ctenophores and cnidarians. *Hydrobiologia* 530/531: 549 – 556
- Haeckel E (1880) *Das System der Medusen. I, 2: System der Acraspeden.* Gustav Fischer, Jena: 361 – 672
- Hamner WM, Janssen RM (1974) Growth, degrowth, and irreversible cell differentiation in *Aurelia aurita*. *Amer. Zool.* 14: 833 – 849
- Haury LR, McGowan JA, Wiebe PH (1978) Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. En: Steele JH (ed) *Spatial pattern in plankton communities.* Plenum, New York, pp 277 – 327
- Hay SJ, Hislop JRG, Shanks AM (1990) North sea Scyphomedusae; summer distribution, estimated biomass and significance particularly for 0-group gadoid fish. *Netherlands Journal of Sea Research* 1/2: 113 – 130
- Hirose M, Mukai T, Hwang D, Iida K (2005) Target strength measurements on tethered live jellyfish *Nemopilema nomurai*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 71: 571 – 577
- Hofmann DK, Honegger TG (1990) Bud formation and metamorphosis in *Cassiopea andromeda* (Cnidaria: Scyphozoa): a developmental and ultrastructural study. *Marine Biology* 105: 509 – 518
-

-
- Hofmann DK, Fitt WK, Fleck J (1996) Checkpoints in the life cycle of *Cassiopea spp.*: control of metagenesis and metamorphosis in a tropical jellyfish. *Int. J. Dev. Biol.* 40: 331 – 338
- Holst S, Sötje I, Tiemann H, Jarms G (2007) Life cycle of the rhizostome jellyfish *Rhizostoma octopus* (L.) (Scyphozoa, Rhizostomeae), with studies on cnidocysts and statoliths. *Marine Biology* 151: 1695 – 1710
- Hsieh Y-HP, Rudloe J (1994) Potential of utilizing jellyfish as food in Western countries. *Trends in Food Science & Technology* 5: 225 – 229
- Hsieh Y-HP, Leong F-M, Barnes KW (1996) Inorganic constituents in fresh and processed cannonball jellyfish (*Stomolophus meleagris*). *J. Agric. Food Chem.* 44: 3117 – 3119
- Hsieh Y-HP, Leong F-M, Rudloe J (2001) Jellyfish as food. *Hydrobiologia* 451: 11 – 17
- Huang M, Hu J, Wang Y, Chen Z (1985) Preliminary study on the breeding habits of edible jellyfish in Hangzhou Wan Bay. *Journal of Fisheries of China* 9: 239 – 246
- Huang Y-W (1986) The processing of Cannonball jellyfish (*Stomolophus meleagris*) and its utilization Proc. 11th Annual Tropical and Subtropical Fisheries Conference of the Americas, pp 141 – 146
- Huang Y-W, Christian P, Colson D [1988] Harvest and preservation of a shrimp by-catch: Cannomball jellyfish (*Stomolophus meleagris*): 466 – 474
- Huang Y-W (1988) Cannonball jellyfish (*Stomolophus meleagris*) as food resource. *Journal of Food Science* 53: 341 – 343
- Hudson RJ, Bridge NF, Walker TI (1997) Feasibility study for establishment of a Victorian commercial jellyfish fishery. Marine and Freshwater Resources Institute, Australia, Project 92/125.31, Queenscliff
- Ishii H, Båmstedt U (1998) Food regulation of growth and maturation in a natural population of *Aurelia aurita*. *Journal of Plankton Research* 20: 805 – 816
- IPCC (2007) Summary for policymakers. En: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL (eds) *Climate change 2007: the physical science*
-

- basis. Contribution of Working Group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge
- Jarms G (2007) The polyps of the Scyphozoa and their impact on jellyfish blooms. Second International Jellyfish Blooms, 24-27 June, Gold Coast, Australia
- JICA/ITP. 1982. Métodos químicos de análisis. 85 pp.
- Joseph JD (1979) Lipid composition of marine and estuarine invertebrates. Porifera and Cnidaria. Prog. Lipid Res 18: 1 – 30
- Jumars PA (1993) Concepts in biological oceanography: An interdisciplinary primer. Oxford University Press, New York
- Kawahara M, Uye S-i, Ohtsu K, Iizumi H (2006) Unusual population explosion of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae) in East Asian waters. Marine Ecology Progress Series 307: 161 – 173
- Keen SL (1987) Recruitment of *Aurelia aurita* (Cnidaria: Scyphozoa) larvae is position-dependent, and independent of conspecific density, within a settling surface. Marine Ecology Progress Series 38: 151 – 160
- Kikinger R (1992) *Cotylorhiza tuberculata* (Cnidaria: Scyphozoa) - Life history of a stationary population. Marine Ecology 13: 333 – 362
- Kimura S, Miura S, Park YH (1983) Collagen as the major edible component of jellyfish (*Stomolophus nomurai*). Journal of Food Science 48: 1758 – 1760
- Kimura H, Mizuno H, Saito T, Suyama Y, Ogawa H, Iso N (1991) Structural change of salted jellyfish during cooking. Nippon Suisan Gakkaishi 57: 85 – 90
- Kingsford MJ, Gillanders BM (1995) Fishery and research priorities for *Catostylus mosaicus*. Report for the Australian Nature Conservation Agency
- Kingsford MJ (1998) Analytical aspects of sampling design. En: Kingsford MJ, Battershill CN (eds) Studying temperate marine environments: a handbook for ecologists. University of Canterbury Press, Christchurch, pp 49 – 83
-

-
- Kingsford MJ, Pitt KA, Gillanders BM (2000) Management of jellyfish fisheries, with special reference to the order Rhizostomeae. *Oceanography and Marine Biology. Ann. Rev.* 38: 85 – 156
- Kon T, Honma Y (1972) Studies on gonad maturity in some marine invertebrates - V. Seasonal changes in the gonads of the moon jellyfish. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 38: 545 – 553
- Kramp PL (1961) Synopsis of the medusae of the world. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 40: 7 – 469
- Kremer P, Costello J, Kremer J, Canino M (1990) Significance of photosynthetic endosymbionts to the carbon budget of the scyphomedusa *Linuche unguiculata*. *Limnology Oceanography* 35: 609 – 624
- Kuthalingam MDK, James DB, Sarvesan R, Devadoss P, Manivasagam S, Thirumilu P [1988] A note on the processing of the jellyfish at Alambaraikuppam near Mahabalipuram. *Mar. Fish. Infor. Serv., T & E Ser* 98: 8 – 10
- Lange J, Kaiser R (1995) The maintenance of pelagic jellyfish in the Zoo-Aquarium Berlin. *Int Zoo Yb* 34: 59 – 64
- Lesh-Laurie GE, Suchy PE (1991) Cnidaria: Scyphozoa and Cubozoa. En: Harrison FW, Westfall JA (eds) *Microscopic anatomy of invertebrates*. Wiley-Liss, Inc., New York, pp 185 – 266
- Levene H (1953) Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available. *Am. Nat.* 87: 331 – 333
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943 – 1967
- Levitan DR (1995) The ecology of fertilization in free-spawning invertebrates. En: McEdward L (ed) *Ecology of marine invertebrate larvae*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, pp 123 – 156
- Lindahl O, Henroth L (1983) Phyto-zooplankton community in coastal waters of western Sweden - an ecosystem off balance? . *Marine Ecology Progress Series* 10: 119 – 126
-

- Loeb MJ (1973) The effect of light on strobilation in the Chesapeake Bay sea nettle *Chrysaora quinquecirrha*. Mar Biol 20: 144 – 147
- Loeb MJ (1974) Strobilation in the Chesapeake Bay sea nettle *Chrysaora quinquecirrha* II. Partial characterization of the neck-inducing factor from strobilating polyps. Comp. Biochem. Physiol. 47: 291 – 301
- Lotan A, Ben-Hillel R, Loya Y (1992) Life cycle of *Rhopilema nomadica*: a new immigrant scyphomedusan in the Mediterranean. Marine Biology 112: 237 – 242
- Lotan A, Fine M, Ben-Hillel R (1994) Synchronization of the life cycle and dispersal pattern of the tropical invader scyphomedusan *Rhopilema nomadica* is temperature dependent. Mar. Ecol. Prog. Ser. 109: 59 – 65
- Lu N, Liu C-Y, Guo P (1989) Effect of salinity on larvae of edible medusae (*Rhopilema esculenta* Kishinouye) at different development phases and a review on the cause of jellyfish resources falling greatly in Liadong Bay. Acta Ecologica Sinica 9: 304 – 309
- Lucas CH (1996) Population dynamics of *Aurelia aurita* (Scyphozoa) from an isolated brackish lake, with particular reference to sexual reproduction. Journal of Plankton Research 18: 987 – 1007
- Lucas CH, Lawes S (1998) Sexual reproduction of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in relation to temperature and variable food supply. Marine Biology 131: 629 – 638
- Lucas CH (2001) Reproduction and life history strategies of the common jellyfish, *Aurelia aurita*, in relation to its ambient environment. Hydrobiologia 451: 229 – 246
- Ludwing FD (1969) Die Zooxanthellen bei *Cassiopea andromeda* Eschscholtz 1829 (Polyp-Stadium) und ihre Bedeutung für die Strobilation. Zool. Jb. (Abt Anat Ontog Tiere) 86: 238 – 277
- Mackie GO (2002) What's new in cnidarian biology? Can. J. Zool. 80: 1649 – 1653
- Magnusen JE (1980) Epidermal cell movement during podocyst formation in *Chrysaora quinquecirrha*. En: Tardent O, Tardent R (eds) Developmental and cellular biology of coelenterates. Elsevier/North Holland Biomedical Press, Amsterdam, pp 435 – 440
-

-
- Mianzan HW (1986) Estudio sistemático y bioecológico de algunas medusas Scyphozoa de la región subantártica. PhD, La Plata
- Mianzan HW (1989) Las medusas Scyphozoa de la Bahía Blanca, Argentina. Bolm. Inst. oceanogr., S. Paulo 37: 29 – 32
- Mianzan HW, Cornelius PFS (1999) Cubomedusae and Scyphomedusae. En: Boltovskoy D (ed) South Atlantic Zooplankton. Blackuys Publishers, pp 513 – 559
- Mianzan HW, Lasta C, Acha EM, Guerrero R, Machi G, Bremec C (2001) The Río de la Plata Estuary, Argentina-Uruguay. In: U. Seeliger LDdLaBK (ed) Ecological studies: Coastal Marine Ecosystems of Latin America. Springer-Verlag, Berlin, pp 185 – 204
- Mianzan HW, Ramírez FC, Costello JH, Chiaverano L (2005) ¿Un mar de gelatina? Ciencia Hoy 15: 48 – 55
- Mills CE (1995) Medusae, siphonophores, and ctenophores as planktivorous predators in changing global ecosystems. ICES Journal of Marine Science 52: 575 – 581
- Mills CE (2001) Jellyfish Blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? Hydrobiologia 451: 55 – 68
- Morandini AC (2003) Estrutura populacional de *Chrysaora lactea* e *Lychnorhiza lucerna* (Cnidaria, Scyphozoa) em amostras de plâncton, com a redescricao das espécies. PhD. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo
- Morandini AC, Lang da Silveira F, Jarms G (2004) The life cycle of *Chrysaora lactea* Eschscholtz, 1829 (Cnidaria, Scyphozoa) with notes on the scyphistoma stage of three other species. Hydrobiologia 530/531: 347 – 354
- Morandini AC, Ascher D, Stampar SN, Ferreira JFV (2005) Cubozoa e Scyphozoa (Cnidaria: Medusozoa) de águas costeiras do Brasil. Iheringia, Sér. Zool. Porto Alegre 95: 281 – 294
- Möller H (1980) Population dynamics of *Aurelia aurita* Medusae in Kiel Bight, Germany (FRG). Marine Biology 60: 123 – 128
- Möller H (1984) Reduction of a larval herring population by jellyfish predator. Science 224 621 - 622
-

- Morikawa T (1984) Jellyfish. FAO Infofish, Marketing Digest 1: 37 – 39
- Nagai T, Ogawa T, Nakamura T, Ito T, Nakagawa H, Fujiki K, Nakao M, Yano T (1999) Collagen of edible jellyfish exumbrella. *J. Sci. Food Agric.* 79: 855 – 858
- Nagai T, Worawattanamateekul W, Suzuki N, Nakamura T, Ito T, Fujiki K, Nakao M, Yano T (2000) Isolation and characterization of collagen from rhizostomous jellyfish (*Rhopilema asamushi*). *Food Chemistry* 70: 205 – 208
- Neumann R (1977) Polyp morphogenesis in a scyphozoan: evidence for a head inhibitor from the presumptive foot end in vegetative buds of *Cassiopea andromeda*. *Wilhelm Roux's Archs devl Biol* 183: 79 – 83
- Nogueira Jr. M, Haddad MA (2005) *Lychnorhiza lucerna* Haeckel (Scyphozoa, Rhizostomeae) and *Libinia ferreirae* Brito Capello (Decapoda, Majidae) association in southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 908 – 912
- Ohtsu K, Kawahara M, Ikeda H, Uye S-i (2007) Experimental induction of gonadal maturation and spawning in the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Marine Biology* 152: 667 – 676
- Olmon JE, Webb KL (1974) Metabolism of 131I in relation to strobilation of *Aurelia aurita* L. (Scyphozoa). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 16: 113 – 122
- Omori M (1978) Zooplankton fisheries of the world: a review. *Marine Biology* 48: 199 – 205
- Omori M (1981) Edible jellyfish (Scyphomedusae: Rhizostomeae) in the far east waters: A brief review of the biology and fishery. *Bulletin of the Plankton Society of Japan* 28: 1 – 11
- Omori M, Hamner WM (1982) Patchy distribution of zooplankton: behavior, population assessment and sampling problems. *Marine Biology* 72: 193 – 200
- Omori M, Ishii H, Fujinaga A (1995) Life history strategy of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphomedusae) and its impact on the zooplankton community of Tokyo Bay. *ICES Journal of Marine Science* 52: 597 – 603
- Omori M, Nakano E (2001) Jellyfish fisheries in southeast Asia. *Hydrobiologia* 451: 19 – 26
- Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froese R, Torres Jr. F (1998) Fishing down marine food webs. *Science* 279: 860 – 863
-

-
- Paspaleff BW (1938) Über die Entwicklung von *Rhizostoma pulmo* Agass. Trud chernomorsk biol Sta Varna 7: 1 – 25
- Pitt KA (2000) Life history and settlement preferences of the edible jellyfish *Catostylus mosaicus* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Marine Biology* 136: 269 – 279
- Pitt KA, Kingsford MJ (2000) Reproductive biology of the edible jellyfish *Catostylus mosaicus* (Rhizostomeae). *Marine Biology* 137: 791 – 799
- Pitt KA, Kingsford MJ (2003) Temporal variation in the virgin biomass of the edible jellyfish, *Catostylus mosaicus* (Scyphozoa, Rhizostomeae). *Fisheries Research* 63: 303 – 313
- Pitt KA, Clement A-L, Connolly RM, Thibault-Botha D (2008) Predation by jellyfish on large and emergent zooplankton: Implications for benthic-pelagic coupling. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76: 827 – 833
- Pitt KA, Kingsford MJ, Rissik D, Koop K (en prensa) Jellyfish modify the response of planktonic assemblages to nutrient pulses. *Marine Ecology Progress Series*
- Purcell JE (1991) A review of cnidarians and ctenophores feeding on competitors in the plankton. *Hydrobiologia* 216/217: 335 – 342
- Purcell JE, Uye S-i, Lo W-T (2007) Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Marine Ecology Progress Series* 350: 153 – 174
- Rahat M, Adar O (1980) Effect of symbiotic zooxanthellae and temperature on budding and strobilation in *Cassiopeia andromeda* (Eschscholz). *Biological Bulletin* 159: 394 – 401
- Ramírez Llorda E (2002) Fecundity and life-history strategies in marine invertebrates. *Advances in Marine Biology* 43: 88 – 170
- Raskoff KA, Sommer FA, Hamner WM, Cross KM (2003) Collection and culture techniques for gelatinous zooplankton. *Biological Bulletin* 204: 68 – 80
- Ricklefs RE (1979) *Ecology*. Chiron Press Inc., New York
- Rippingale RJ, Kelly SJ (1995) Reproduction and survival of *Phyllorhiza punctata* (Cnidaria: Rhizostomeae) in a seasonally fluctuating regime in western Australia. *Marine and Freshwater Research* 46: 1145 – 1151
-

- Roosen-Runge EC (1969) Comparative aspects of spermatogenesis. *Biology of Reproduction* 1: 24 – 39
- Rouse GW, Pitt KA (2000) Ultrastructure of the sperm of *Catostylus mosaicus* and *Phyllorhiza punctata* (Scyphozoa, Cnidaria): Implications for sperm terminology and the inference of reproductive mechanisms. *Invertebrate Reproduction and Development* 38: 23 – 34
- Rottini Sandrini L, Avian M (1983) Biological cycle of *Pelagia noctiluca*: morphological aspects of the development from planula to ephyra. *Marine Biology* 74: 169 – 174
- Rottini Sandrini L, Avian M (1991) Reproduction of *Pelagia noctiluca* in the central and northern Adriatic Sea. *Hydrobiologia* 216/217: 197 – 202
- Rudloe J (1996) Methods to harvest and process the cannonball jellyfish. Gulf Specimen Laboratories, Inc., Panacea, Florida 32346
- Rudloe J (1997) Harvesting and processing of cannonball jellyfish: Instruction and training manual. Prepared by P. G. Johnson & Associates, Inc., Crawfordville, Florida 32327
- Russell FRS (1970) II Pelagic Scyphozoa with a supplement to the first volume on hydromedusae The medusae of the British isles. Cambridge University Press, New York
- Sainsbury JC (1996) Commercial fishing methods: an introduction to vessels and gears. Oxford: Fishing News Books
- Schiariti A (2006) Pasantía en la Universidad de Hiroshima. Informe de Actividades. Informe de Comisión N° 85 INIDEP. Área: Pesquerías Pelágicas y Ambiente Marino. Proyecto: Ecología Pesquera. 8 pp.
- Schiariti A, Kawahara M, Uye S-i, Mianzan HW (en prensa) Life cycle of the jellyfish *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Marine Biology*
- Schneider G (1988) Chemische Zusammensetzung und Biomasseparameter der Ohrenqualle *Aurelia aurita*. *Helgoländer Meeresunters.* 42: 319 – 327
- Sinclair M (1988) Marine populations: an assay on population regulation and speciation. Washington Sea Grant Program, Seattle and London
-

-
- Sloan NA, Gunn CR (1985) Fishing, processing and marketing of jellyfish, (L.) (*Aurelia aurita*), from Southern British Columbia. Canadian Industry Report of Fisheries and Aquatic Sciences N° 157
- Sokal RR, Rohlf FJ (1999) Introducción a la Bioestadística. Editorial Reverté, Barcelona
- Spangenberg DB (1965) Cultivation of the life stages of *Aurelia aurita* under controlled conditions. J Exp Zool 159: 303 – 318
- Spangenberg DB (1971) Thyroxine induced metamorphosis in *Aurelia*. Journal of Experimental Zoology 178: 183 – 194
- Stabeno PJ, Schumacher JD, Bailey KM, Brodeur RD, Cokelet ED (1996) Observed patches of walleye pollock eggs and larvae in Shelikof Strait, Alaska: Their characteristics, formation and persistence. Fisheries Oceanography 5: 81 – 91
- Stearns SC (1976) Life-History tactics: A review of the ideas. The Quarterly Review of Biology 51: 3 – 47
- Stearns SC (1992) The evolution of life histories. Interprint Ltd., Malta
- Steele JH (1978) Some comments on plankton patches. En: Steele JH (ed) Spatial pattern in plankton communities. Plenum, New York, pp 1 – 20
- Stommel H (1963) Varieties of oceanographic experience. Science 139: 572 – 576
- Suchman CL, Brodeur RD (2005) Abundance and distribution of large medusae in surface waters of the northern California Current. Deep-Sea Research II 52: 51 –72
- Sugiura Y (1963) On the life history of rhizostome medusa I. *Mastigias papua* L. Agassiz. Annotationes Zoologicae Japonenses 36: 194 – 202
- Sugiura Y (1966) On the life-history of Rhizostome medusae IV. *Cephea cephea*. Embryologia 9: 105 – 122
- Tronolone VB, Morandini AC, Migotto AE (2002) On the occurrence of scyphozoan ephyrae (Cnidaria, Scyphozoa, Semaestomeae and Rhizostomeae) in the Southeastern Brazilian coast. Biota Neotropica 2: 1 – 18
-

- Uchida T (1926) The anatomy and development of a rhizostome medusa, *Mastigias papua* L. Agassiz, with observations on the phylogeny of Rhizostomeae. J Fac Sci imp Univ Tokyo (IV: Zool) 1: 45 – 95
- Undeland I, Harrod M, Lingnert H (1998) Comparison between methods using low-toxicity solvents for the extraction of lipids from herring (*Clupea harengus*). Food Chemistry 61: 355 – 365
- Urien C M (1972) Río de la Plata estuarine environment. The Geological Society of America Memoir 133: 213 – 233
- Vannucci M (1951) Hydrozoa e Scyphozoa existentes no Instituto Paulista de Oceanografia I. Boletim do Instituto Paulista de Oceanografia 2: 69 – 104
- Vannucci M (1957) Distribuição de Scyphozoa nas costas do Brasil. Au. da Acad. Brasileira de Ciências 29: 535 – 598
- Vannucci-Mendes M (1944) Sobre a larva de *Dibothriorhynchus dinoi*, sp. n. parasita dos Rhizostomata (Cestoda, Tetrarhynchidea). Arquivos do Museu Paranaense 4: 47 – 82
- Verity PG, Smetacek V (1996) Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems. Marine Ecology Progress Series 130: 277 – 293
- Weisse TW, Gomoiu MT (2000) Biomass and size structure of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in the northwestern Black Sea during spring and summer. Journal of Plankton Research 22: 223 – 239
- Widersten B (1965) Genital organs and fertilization in some scyphozoa. Zoologiska Bidrag fran Uppsala 37: 45 – 58, pls 41 – 43
- Wooton M, Buckle KA, Martin DL (1982) Studies on the preservation of Australian jellyfish (*Catostylus* spp.). Food Technology in Australia 34: 398 – 400
- Wu BL (1955) Hai-tsue (*Rhopilema esculentum*). Biology Newsletter 4: 35 – 40
- Yasuda T (1971) Ecological studies on the jellyfish, *Aurelia aurita* in Urazoko Bay, Fukui Prefecture - IV Monthly change in a bell-length composition and breeding season. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries 37: 364 – 370
-

-
- Zamponi MO (2002) The association between medusa *Lychnorhiza lucerna* (Scyphomedusae, Rhizostomeae) and Decapod *Libinia spinosa* (Brachyura, Majidae) recorded for the first time in neritic waters of Argentina. Russian Journal of Marine Biology 28: 267 – 269
- Zavodnik D (1987) Spatial aggregations of the swarming jellyfish *Pelagia noctiluca* (Scyphozoa). Marine Biology 94: 265-269

Anexo I

Características de los cnidarios y clasificación del Orden Rhizostomeae

CARACTERÍSTICAS DEL PHYLUM CNIDARIA (Brusca y Brusca, 1990):

1. Metazoos diploblásticos: ectodermo y endodermo separados por mesoglea acelular de origen ectodérmico.
2. Simetría radial primaria, usualmente modificada como biradial o cuadradial. Eje corporal primario oral-aboral.
3. Poseen cnidocistos, únicos en el reino animal.
4. La cavidad gastrovascular (celenterón), de origen endodérmico, es la única cavidad corporal que poseen.
5. La cavidad digestiva (gastrovascular), en forma de saco o ramificada, tiene una sola apertura que funciona tanto de boca como de ano.
6. Sin cabeza, sin sistema nervioso centralizado, sin sistema circulatorio ni excretor.
7. El sistema nervioso es una red simple de nervios compuesta mayormente por neuronas no-polares y desnudas.
8. La musculatura está formada por células epiteliomusculares, derivadas del ectodermo y endodermo (epidermis y gastrodermis); son las células musculares más primitivas de todos los eumetazoos.
9. Aunque existen muchas variaciones del patrón general, estos organismos dimórficos; es decir, presentan dos morfologías adultas diferentes: alternancia de generaciones polipoides y medusoides.
10. Presentan típicamente una larva plánula (ciliada, motil, gastrular).

CLASIFICACIÓN ACTUALMENTE ACEPTADA

Phylum Cnidaria

- Clase Anthozoa
- Clase Cubozoa
- Clase Hydrozoa
- **Clase Scyphozoa**

Subclase Scyphomedusae

Orden Coronate

Orden Stauromedusae

Orden Semaestomeae

Orden Rhizostomeae

Orden RHIZOSTOMEAE

Suborden KOLOPHORAE

Superfamilia KAMPYLOMYARIAE

- Familia CASSIOPEIDAE
 - *Cassiopea andromeda* (Forskål 1775)
 - C. depressa* Haeckel 1880
 - C. medusa* (Pallas 1774)
 - C. frondosa* Light 1914
 - C. mertensi* Brandt 1838
 - C. ndrosia* Agassiz y Mayer 1899
 - C. ornate* Haeckel 1880
 - C. picta* Vanhöffen 1888
 - C. vanderhorsti* Stiasny 1922
 - C. xamachana* Bigelow 1892

Superfamilia ACTINOMYARIAE

- Familia CEPHEIDAE
 - *Cephea cephea* (Forskål 1775)
C. coerulea Vanhöffen 1902
C. conifera Haeckel 1880
C. octostyla (Forskål 1775)
 - *Cotylorhiza tuberculata* (Macri 1778)
C. ambulacrata Haeckel 1880
C. erythraea Stiasny 1920
C. pacifica Mayer 1915
 - *Netrosoma coerulescens* Maas 1903
N. dumokuroa (Agassiz y Mayer 1899)
N. setouchianum (Kishinouye 1902)
N. typhlodendrium Schultze 1898
 - *Polyrhiza vesiculosa* Ehrenberg 1835

Superfamilia KRIKOMYARIAE

- Familia MASTIGIIDAE
 - *Mastigias papua* (Lesson 1830)
M. albipunctatus Stiasny 1920
M. andersoni Stiasny 1926
M. gracilis (Vanhöffen 1888)
M. ocellatus (Modeer 1791)
M. pantherinus Haeckel 1880
M. roseus (Reynaud 1830)
M. siderea Chun 1896
 - *Mastigietta palmipes* (Haeckel 1880)
 - *Phyllorhiza luzoni* Mayer 1915
P. pacifica (Light 1921)
P. peronlesueuri Goy 1990
P. punctata von Lendenfeld 1884

-
- Familia VERSURIGIDAE
 - *Versuriga anadyomene* (Maas 1903)

 - Familia THYSANOSTOMATIDAE
 - *Thysanostoma lagellatum* (Haeckel 1880)
 - *T. loriferum* (Ehrenberg 1835)
 - *T. thysanura* Haeckel 1880

Suborden DAKTYLIOPHORAE

Superfamilia INSCAPULATAE

- **Familia LYCHNORHIZIDAE**
 - *Anomalorhiza shawi* Light 1921

 - ***Lychnorhiza lucerna* Haeckel 1880**
 - *L. arubae* Stiasny 1920
 - *L. malayensis* Stiasny 1920

 - *Pseudorhiza aurosa* von Lendenfeld 1882
 - *P. haeckeli* Haacke 1884

 - Familia CATOSTYLIDAE
 - *Acromitoides purpurus* (Mayer 1910)
 - *A. stiphropterus* (Schultze 1897)

 - *Acromitus flagellatus* (Maas 1903)
 - *A. hardenbergi* Stiasny 1934
 - *A. maculosus* Light 1914
 - *A. rabanchatu* Annandale 1915
 - *A. tankahkei* Light 1924

 - *Catostylus cruciatus* (Lesson 1830)
 - *C. mosaicus* (Quoy y Gaimard 1824)
 - *C. ornatellus* (Vanhöffen 1888)
-

- C. ouwensi* Moestafa y McConnaughey 1966
- C. perezii* Ranson 1945
- C. tagi* (Haeckel 1869)
- C. townsendi* Mayer 1915
- C. tripterus* (Haeckel 1880)
- C. turgescens* (Schultze 1911)
- C. viridescens* (Chun 1896)

- *Crambione bartschi* (Mayer 1910)
- C. cooki* Mayer 1910
- C. mastigophora* Maas 1903

- *Crambionella annandalei* Rao 1931
- C. orsini* (Vanhöffen 1888)
- C. stuhlmanni* (Chun 1896)

- *Leptobrachia leptopus* (Chamisso y Eysenhardt 1821)

- Familia LOBONEMATIDAE
 - *Lobonema mayeri* Light 1914
 - L. smithi* Mayer 1910

 - *Lobonemoides gracilis* Light 1914
 - L. robustus* Stiasny 1920
 - L. sewelli* Rao 1931

Superfamilia SCAPULATAE

- Familia RHIZOSTOMATIDAE
 - *Eupilema inexpectata* Pagés, Gili y Bouillon 1992
 - E. scapulare* Haeckel 1880

 - *Nemopilema nomurai* (Kishinouye 1922)

 - *Rhizostoma luteum* (Quoy & Gaimard 1827)
 - R. octopus* (Macri 1778)
 - R. pulmo* (Macri 1778)
-

- *Rhopilema esculentum* Kishinouye 1891
- R. hispidum* (Vanhöffen 1888)
- R. nomadica* Galil, Spanier y Ferguson 1990
- R. rhopalophorum* Haeckel 1880
- R. verrilli* (Fewkes 1887)

- Familia STOMOLOPHIDAE
 - *Stomolophus fritillarius* Haeckel 1880
 - S. meleagris* Agassiz 1862

Fuente: Kramp (1961), Arai (1997), Mianzan y Cornelius (1999).

Anexo II

Pesquerías de medusas en el mundo

- **Las pesquerías en Asia**

Como se mencionó anteriormente, los chinos fueron los primeros en procesar y consumir medusas. En los años 232-300 A.C. ya existían descripciones de los usos de las medusas como alimento a lo largo de las costas de China (Wu, 1955). En el resto de Asia, fundamentalmente Japón, Corea y los países del sudeste asiático, habrían sido los inmigrantes chinos los que introdujeron esta costumbre (Omori y Nakano, 2001).

Hasta los años 70' la actividad permaneció a pequeña escala. A partir de entonces los volúmenes aumentaron drásticamente gracias a la intervención de Japón que comenzó a importar, principalmente de China, medusas como producto semi-deshidratado (Omori, 1981). Debido a la inestabilidad de la producción, consecuencia de las típicas fluctuaciones de este recurso, y al rápido incremento de los precios en China, los comerciantes japoneses comenzaron a implementar las técnicas captura y procesamiento aprendidas en China, en países del sudeste asiático tales como Tailandia, Malasia e Indonesia. Más tarde esta nueva actividad pesquera se expandió hacia Filipinas, Vietnam, Singapur y Myanmar (Omori y Nakano, 2001). Actualmente 2/3 de la producción mundial de medusas semi-deshidratadas se vende a Japón siendo el otro tercio exportado a Corea del Sur, Taiwán, Singapur, Hong Kong y recientemente a los Estados Unidos (Omori y Nakano, 2001).

A juzgar por ciertas características de los productos que se comercializan en Asia, son más de 8 las especies de medusas pescan en esa región. Los comerciantes y distribuidores de medusas en Asia consideran solamente 8 tipos de artículos definidos en función del color, forma, textura y tamaño del producto semi-deshidratado que Omori y Nakano (2001) definen de la siguiente manera:

(1) Tipo Rojo, o tipo Chino: Campanas de 30-60 cm de diámetro, textura lisa y color rojizo. Probablemente *Rhopilema esculentum*.

(2) Tipo blanco: Campanas de hasta 50 cm de diámetro, de color blancuzco y con numerosas papilas puntiagudas de 1-3 cm. Muy probablemente *Lobonema smithi*.

(3) Tipo arenoso: Campanas de diámetro mayor a 50 cm con su cara externa con numerosas proyecciones pequeñas y puntos de color amarronado. Probablemente *Rhopilema hispidum*.

(4) Tipo ribereño: Campanas de hasta 20 cm de diámetro. Exumbrella blancuzca o levemente amarronada y algo rugosa. Usualmente capturada en estuarios o cerca de la desembocadura de diversos ríos.

(5) Tipo Cilacap: De color lila estando viva; diámetro de la campana de hasta 25 cm. Esta especie es usualmente capturada en Cilacap, Java.

(6) Tipo Prigi: Medusa de color rojo o púrpura con vida; diámetro de la campana de hasta 40 cm. Especie usualmente capturada en Bahía Prigi y Mancar, Java e identificada como *Crambione mastigophora*.

(7) Tipo semi-chino: Exumbrella de color amarillento y textura lisa; diámetro de campana de hasta 15 cm. Aspecto general al tipo rojo aunque de menor tamaño.

(8) Tipo Bola: Exumbrella de color marrón suave; campana rígida y gruesa. Identificada como *Crambionella orsisi*.

La pesca de medusas se realiza normalmente a bordo de pequeños botes o lanchas de hasta 15 m de eslora con diferentes niveles de equipamiento dependiendo de los países y localidades. Si bien Omori y Nakano (2001) mencionan que las medusas se capturan exclusivamente de día debido a que los pescadores las localizan cuando éstas están en superficie, en algunas regiones en donde las temperaturas son muy elevadas

durante el día (e. g. Kyushu, Japón) se aprovecha la noche para preservar la calidad de la captura. En estos casos, las medusas son atrapadas con redes de enmalle y colectadas una a una con copos de mano (Schiariti *obs. pers.*).

• Estados Unidos

La pesquería de medusas en los EE. UU. tiene su origen en la crisis que sufrieron los pescadores de camarones en el Golfo de México. Originalmente la ocurrencia de medusa en grandes números despertaba los más enconados odios por parte de los pescadores de camarones del Golfo de México. Las medusas colmataban sus redes (Huang, 1988) llegando incluso a poner en peligro la embarcación y reducían el valor de los camarones debido a que literalmente los aplastaban dentro de la red (Anon. 2003a). Tales eran los problemas que se llegó incluso a inventar y utilizar en las maniobras de pesca unos “excluidores de medusas”, que luego dieron origen a los hoy obligatorios excluidores de tortugas (Rudloe, 1996). Sin embargo, a comienzos de los 90’ la industria camaronera del sur de los Estados Unidos (Carolina del Sur, Georgia y Florida) sufrió una de sus crisis más profundas y algunos pescadores, con el incentivo y ayuda de investigadores de la Universidad de Georgia (Y-W Huang) y del Gulf Specimen Marine Laboratory de Panacea, Florida (Jack Rudloe) comenzaron a pescar, procesar y exportar la medusa *Stomolophus meleagris* a China, Japón y Tailandia (Anon. 1998). Actualmente Raffield Fisheries es la empresa que domina el mercado de medusas en la región (<http://www.raffieldfisheries.com>).

Aunque el valor que pueden alcanzar las medusas no puede competir con el de los camarones o ciertos peces, la relativa facilidad para capturar grandes volúmenes de medusas y el bajo costo de su procesamiento atrajo a los pescadores que ya no tenían otra fuente de recursos. Las embarcaciones utilizadas para la captura de medusas

pueden dividirse en pequeñas y grandes. Las pequeñas rondan los 10 m de eslora y cargan entre 1360 y 1600 kg. Las mismas están equipadas con “rompeolas” cuya función es la de evitar que las medusas no se muevan en cubierta disminuyendo así los riesgos de vuelta de campana. Las embarcaciones grandes alcanzan los 30 m de eslora y pueden cargar hasta 23000 kg.

Los artes de pesca utilizados para la captura de *S. meleagris* incluyen copos, redes de cerco operadas con arrastres simples o a la pareja. Las redes miden aproximadamente unos 20 x 2 m de apertura de boca con una malla de 7.6 cm en las alas y 3.8 cm en el copo (Rudloe, 1996). Con este tipo de artes de pesca las capturas resultan “limpias” y el by-catch es prácticamente nulo según reportes de pescadores locales (Anon. 1998).

La pesquería de *S. meleagris* en el Golfo de México es una actividad legalmente regulada. En primer lugar, para poder pescar los pescadores necesitan tramitar un permiso de pesca. Asimismo, tanto la potencia de las embarcaciones como el tipo de arte de pesca utilizado y las regiones permitidas están reglamentados (Rudloe, 1996). Incluso, es obligatorio el uso de los dispositivos que evitan el enmalle de las tortugas (Rudloe, 1997). Además de estar sometidos a estas restricciones, la Comisión de Pesquerías Marinas regula los cupos de captura, las temporadas de las mismas y las regiones permitidas.

No sólo los aspectos de la captura de las medusas están regulados. Como en cualquier industria alimenticia, para procesar y vender medusas es necesario contar con las habilitaciones sanitarias correspondientes que regulan y controlan los pasos comprendidos desde la colocación de las medusas a bordo hasta el empaquetado del producto terminado (Rudloe, 1996).

El procesamiento de *S. meleagris* se realiza siguiendo los pasos ya mencionados de deshidratación con sales y alumbre. Una vez finalizado, las medusas se empaquetan en bolsas plásticas cerradas al vacío. Los detalles de esta operación dependen de los requerimientos del comprador pero en general, las campanas se empaquetan en forma individual y siempre separadas de los brazos orales que tienen un valor muchos menor (Rudloe, 1997). El producto terminado se exporta en su gran mayoría a Japón y China siendo la especie no-asiática que alcanza mayor valor en el mercado.

Así como la crisis de la pesquería de camarones dio origen a la explotación comercial de *S. meleagris*, otro problema disparó el estudio de una nueva pesquería alternativa en el Golfo de México. Entre mayo y septiembre del año 2000 se reportaron grandes densidades de la medusa *Phyllorhiza punctata* (Rhizostomeae), especie no reportada hasta ese momento para la región (Graham. et al., 2003). Los efectos negativos de estas explosiones demográficas de *P. punctata* impactaron económicamente en forma directa sobre la actividad de los pescadores de la región (las maniobras de pesca se ven seriamente dificultadas por la gran cantidad de medusas) así como también en forma indirecta sobre algunos de los recursos pesqueros de la región a través de la predación de las medusas sobre huevos y larvas de peces y bivalvos (Graham et al., 2003). En consecuencia, el desarrollo de una pesquería de *P. punctata* tendría el doble propósito de mitigar los problemas mencionados al mismo tiempo en que se constituiría en una nueva fuente de recursos para los pescadores e industriales de la región (Kingsford et al., 2000). Sin embargo, luego de procesar unos 200 kg de esta medusa se llegó a la conclusión de que la calidad del producto obtenido no cumplía con las exigencias del mercado asiático (Graham et al., 2003). A pesar de que el contenido de agua de esta especie resultó un poco más alto que el de otras especies explotadas (e. g. *S. meleagris*) (Hsieh et al., 1996), fue la presencia de unos puntos blancos que esta

especie presenta en su campana los que redujeron su valor comercial y determinaron que la pesquería no resulte viable.

- **Australia**

El estudio de la posibilidad de desarrollo de una pesquería de medusas en Australia se remonta hacia mediados de la década del 90 (Kingsford y Gillanders, 1995). Actualmente, al igual que en los Estados Unidos, es una actividad cuidadosamente regulada que se desarrolla bajo el estricto control del Gobierno a través del departamento de Recursos Naturales y Ambiente (Anon. 2003b). La única especie que está permitido explotar es el *Catostylus mosaicus* (Rhizostomeae). El área de desarrollo de la pesquería está restringida a Port Philip Bay, Western Port Bay, Corner Inlet y Gippsland Lakes, los estados de Victoria y New South Wales en la costa este y sur del país. Para su captura sólo están permitidos los arrastres con redes tipo copo (*dip-netting*) (Kingsford, et al., 2000; Anon. 2003b). Las redes de cerco están permitidas pero sólo para concentrar las medusas que luego deben ser colectadas con el copo (Anon., 2003b). La temporada de pesca está comprendida entre los meses de febrero y junio con un cupo anual de hasta 1500 toneladas (peso húmedo) en total. La talla mínima permitida es de 23 cm de diámetro (Anon. 2003b).

Se estima que actualmente una tonelada de *C. mosaicus* semi-deshidratada alcanza un valor de entre U\$S 12 260 y U\$S 15 100 en los mercados de China y Japón (Anon., 2003b). De esta manera, capturando las 1500 t permitidas y considerando un rendimiento del 14% se podrían producir unas 210 t de medusas procesadas que representarían un ingreso de entre 2.5 y 3.2 millones de dólares (Anon. 2003b).

- **Canadá**

En Canadá se ha estudiado la posibilidad de desarrollar una pesquería de medusas en Bahía Trinity, British Columbia basada en *Aurelia aurita* (Semaestomeae). Para promover su desarrollo, el Departamento de Pesquerías y Acuicultura del gobierno de Labrador publicó en los diarios locales invitaciones a los pescadores para participar de la experiencia piloto (Anon. 2002b).

Durante el proyecto se utilizaron para la captura de *A. aurita* redes de cerco de 37 x 9 m, a una velocidad de arrastre de 1 nudo durante algunos minutos, con embarcaciones de aproximadamente 15 m de eslora. Estas embarcaciones navegaban hasta divisar en superficie los bancos de medusas, sobre el que desarrollaban las maniobras de captura arriba descritas. Una vez a bordo, las medusas eran colocadas en grandes recipientes con escamas de hielo y alumbre. El procesado era luego finalizado en tierra. Posteriormente, las muestras fueron enviadas a China, Taiwán y Florida (EE. UU) para su degustación y evaluación de calidad.

La primera conclusión a la que se arribó fue que la pesquería no resulta viable debido a la baja calidad del producto obtenido, la cual podría deberse a diferentes motivos, fundamentalmente a los métodos de captura, almacenado a bordo y transporte empleados que produjeron severos daños a las medusas colectadas (Anon. 2002b). Sin embargo, se destacó la importancia de haber despertado la conciencia sobre el potencial desarrollo de esta actividad económica, fundamentalmente en tiempos en donde se están buscando nuevas alternativas debido a la disminución de las capturas a nivel mundial (Omori y Nakano, 2001). En su reporte, el gobierno de Labrador comenta que luego de la experiencia realizada, las industrias pesqueras quedaron dispuestas a continuar con las investigaciones a fin de evaluar exhaustivamente el potencial desarrollo de esta pesquería (Anon. 2002b).

Como recomendación final, se destacó la necesidad de seguir investigando a fin de mejorar los métodos de captura y almacenado y las técnicas de procesamiento empleadas hasta encontrar lo óptimo para la especie. Asimismo, se hizo hincapié en la importancia de realizar estimaciones de abundancia de *A. aurita* en la región, y de mejorar el conocimiento acerca de su biología y ecología.

El Departamento de Pesquerías y Acuicultura, remarcó que, para lograr en el futuro el desarrollo de una pesquería alternativa, rentable y sustentable, es clave la actuación conjunta del gobierno, los organismos de investigación científica y los empresarios.

Anexo III

“Cómo preparar un buen plato con medusas”



... y por si alguno se quedó con ganas de leer, aquí va una serie de consejos para quedar bien con los amigos!!

- Tips -

para cualquiera de las recetas lo primero que debe hacerse es:

- 1) Cocinar las medusas en agua hirviendo por 1 o 2 min. dependiendo de si se está por preparar "campanas" o "brazos orales", respectivamente.*
- 2) Enjuagar en agua helada para cortar la cocción. Eliminar el exceso de sal y de agua y guardar en la heladera hasta que se enfríe.*
- 3) Guardar siempre en la heladera.*

Ensalada de medusas

Ingredientes:

- medusas cortadas en juliana
- tofu cortado en cubos
- cilantro
- cebolla de verdeo
- pepino
- semillas de sésamo
- p  prika
- aceite de s  samo 100% puro
- salsa de soja de bajo contenido de sodio

Preparaci  n:

- ✓ Mezclar todos los ingredientes en un boll y dejarlos reposar por 10 min.
- ✓ Agregar salsa de soja y aceite de s  samo a gusto.
- ✓ Cortar el pepino de forma tal de obtener peque  os recipientes en donde se sirve la ensalada.
- ✓ Pasados los 10 min, servir la ensalada en los recipientes.
- ✓ Tostar las semillas de s  samo y espolvorearlas sobre la ensalada junto con el p  prika.



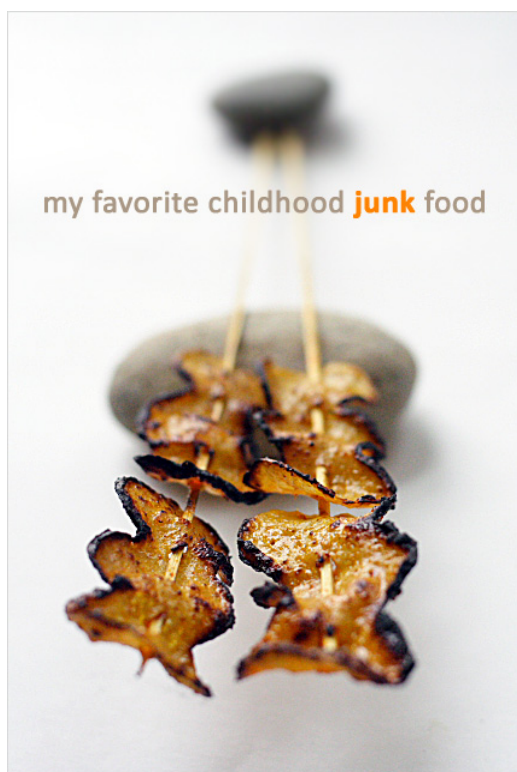
Satay jellyfish

Ingredientes:

- medusas (campanas)
- sal
- chile
- huevo
- harina 0000
- aceite
- palitos tipo brochette

Preparación:

- ✓ Cortar las medusas en tiras de aprox. 4 cm de espesor y engancharlas en los palitos según se muestra en la imagen.
- ✓ Hacer una mezcla con la harina, la sal y el chile (a gusto).



- ✓ Pasar las medusas por huevo y luego por la mezcla anterior.
- ✓ Freír en abundante aceite hirviendo por sólo 15-20 segs.

Ensalada de rábano y medusas

Ingredientes:

- medusas (campanas), 250 grs
- rábanos, 150 grs
- sal
- salsa de soja de bajo contenido de sodio
- vinagre
- mostaza

Preparación:



- ✓ Cortar las medusas juliana..
- ✓ Saltear en un wok con vinagre bien caliente por algunos segundos.
- ✓ Enfriar inmediatamente en agua helada y escurrir.

- ✓ Pelar los rábanos y cortar en juliana.
- ✓ Agregar sal y dejar marinar por 20 min.
- ✓ Enjuagar con agua corriente y escurrir.



✓ Poner lo rábanos en un plato y agregar las medusas encima.

✓ Mezclar la salsa de soja con mostaza y sal a gusto.



✓ Agregar la mezcla sobre nuestra ensalada y servir...

