

Dinámica espacio-temporal de medusas y ctenóforos, y su relación con las condiciones ambientales en la Laguna de Rocha y mar adyacente, Uruguay



Victoria Vidal

**Tesina de grado
Licenciatura en Ciencias Biológicas**



Dinámica espacio-temporal de medusas y ctenóforos, y su relación con las condiciones ambientales en la Laguna de Rocha y mar adyacente, Uruguay

Victoria Vidal

vvidalmadalena@gmail.com

Orientadora: Mag. Irene Machado (Ecología Funcional de Sistemas Acuáticos, Centro Universitario Regional del Este, Udelar)

Co-orientadora: Dra. Sofía Dutto (Instituto Argentino de Oceanografía, IADO, CONICET-UNS)

Miembros del tribunal

Dr. Daniel Conde

Lic. Gabriela Failla

Diciembre, 2019

RESUMEN

Este estudio analizó la composición de especies de medusas y ctenóforos y las dinámicas espacio-temporales de sus abundancias, así como su relación con variables ambientales, en el Área Protegida Laguna de Rocha. La laguna de Rocha (LR) es un sistema salobre y somero, que se conecta periódicamente al mar a través de la apertura y cierre de una barra de arena. El mar adyacente (MR) recibe la influencia de la corriente cálida de Brasil, la corriente fría de Malvinas, así como de aguas provenientes de la descarga del Río de la Plata. Se realizaron 15 muestreos en LR y en MR, entre febrero de 2016 y febrero de 2017. La Laguna estuvo conectada al mar entre abril y mediados de octubre de 2016 y desde finales de octubre 2016 hasta enero de 2017. Los muestreos fueron realizados con rastra epibentónica (1 m x 1 m, malla 500 μ m) en LR y con red cónica (diámetro: 65 cm, malla: 500 μ m) en MR. Se registró también la temperatura y la salinidad y se determinó la clorofila-a. Se identificaron once taxa de medusas y tres especies de ctenóforos, incluyendo primeros registros de cuatro especies de hidromedusas para la zona costera de Uruguay y una especie exótica potencialmente invasora. Las medusas fueron más abundantes que los ctenóforos y ambos grupos presentaron mayor abundancia en MR (K-W, $p < 0,01$). *Liriope tetraphylla* fue la especie de hidromedusa dominante en ambos ambientes. Asimismo, algunas especies estuvieron más asociadas a LR (ej. *Blackfordia virginica*, *Mnemiopsis leidyi*) y otras, a MR (ej. *Obelia* spp., *Cunina octonaria*). Las medusas *L. tetraphylla* y *Eucheilota ventricularis* y el ctenóforo *Pleurobrachia pileus* lograron desarrollarse adecuadamente en ambos ambientes, probablemente, debido a que son especies adaptadas a la variabilidad ambiental que el área de estudio presenta. La relación entre el zooplancton gelatinoso y las variables ambientales indicó que la salinidad es una de las principales condicionantes de la abundancia de algunas especies (ej. *L. tetraphylla*, *Obelia* spp.) y la temperatura y la clorofila-a factores condicionantes de otras especies (ej. *B. virginica* y *M. leidyi*). Los ctenóforos y algunas medusas (*L. tetraphylla*, *E. ventricularis* y *Obelia* spp.) fueron más abundantes en primavera, mientras que otras (*B. virginica* y *C. octonaria*) fueron típicas del verano-otoño. Los resultados de este estudio indican que el ciclo de apertura/cierre de la barra arenosa, así como el intercambio de masas de agua generado por la descarga de la laguna e intrusiones marinas, tuvieron implicancias en las dinámicas espacio-temporales del zooplancton gelatinoso. A partir de la primera apertura de la barra arenosa se registró una disminución en la diversidad y la abundancia de zooplancton gelatinoso tanto en la laguna como en el mar. Por otra parte, a partir de la segunda apertura de la barra, se dieron las condiciones para que ingresaran a la laguna especies que inicialmente estaban en el mar adyacente. Éstos constituyen los primeros resultados sobre la dinámica espacio-temporal del zooplancton gelatinoso en esta área protegida. Es altamente recomendable mantener el monitoreo de esta comunidad para evaluar posibles impactos, lo cual permitirá contribuir a las medidas de manejo del área.

AGRADECIMIENTOS

A Irene Machado por su paciencia y dedicación a lo largo del proceso de esta tesis y por haberme permitido realizar mi tesis en el marco de su proyecto. Gracias por siempre transmitirme tranquilidad y siempre ver las cosas de forma positiva y constructiva.

A Sofía Dutto por su gran amabilidad y buena disposición siempre que necesité su ayuda. Por recibirme en su laboratorio en Bahía Blanca y compartir conmigo su conocimiento sobre medusas y ctenóforos.

A los miembros del tribunal, Daniel Conde y Gabriela Failla, por sus aportes que ayudaron a mejorar esta tesis.

A Lorena Rodríguez, Danilo Calliari, Carolina Lescano, César Vidal, Maximiliano Cassou, Dir. Héctor Caymaris, GP Andrés Sosa, y GP. Daniel Sosa por sus colaboraciones que hicieron posible este trabajo.

A Gaby Vélez, Carla, Ángel y Laura Rodríguez por permitirme formar parte de sus proyectos y enriquecer mi formación académica con sus enseñanzas.

A las chicas de la sala de tesistas, Lía, Karina, Florencia y Sole Costa con las que compartí charlas y mates que hicieron mucho más amena mi vida en el CURE. Especialmente quiero agradecer a Sole Pasquariello, con la cual compartí muchos momentos durante el análisis de laboratorio y durante la redacción de la tesis. Gracias por todos los mates y cenas compartidas, por darme para adelante y estar ahí siempre.

A mis compañeros de carrera, Frank, Niki, Tomy, Teo, Guti, Fio, el Salado, Ine, Facu, Bruno, Tati, Meri olvier, la chiqui y Tincho alíes por todas las risas, las fiestas, las tardes de estudio y por convertirse en amigos entrañables. No puedo imaginar Facultad de Ciencias sin ustedes. Especialmente quiero agradecerle a Lu Bidondo por las interminables tardes de estudio. Por bancarnos la cabeza mutuamente en todo momento. Gracias por estar siempre.

A los Coquis, Clau, Lu Domínguez y Tati por las tardes compartidas en Karumbé. Por su cariño y por ser ejemplos para mí de personas luchadoras incansables de la vida.

A mis amigas de siempre, Iri y Mari, simplemente, gracias por existir.

A mi familia, mis tíos Gaby y Ale por apoyarme siempre y brindarme todos los materiales para que pudiera avanzar en la carrera. A mi hermano, mis abuelos Marga, Washington e Isabel, mi tía Carla y mi prima Zoe.

Finalmente, quiero agradecer muy especialmente a mis padres por su apoyo y amor incondicional y por haberme permitido llegar a la educación universitaria en base a su esfuerzo y dedicación.

ÍNDICE

1. Introducción.....	7
1.1 Características generales de medusas y ctenóforos.....	7
1.2 Medusozoa.....	7
1.3 Ctenophora.....	8
1.4 Dinámica espacio-temporal de medusas y ctenóforos en la región costera de Uruguay.....	9
2. Hipótesis y objetivos.....	12
2.1 Hipótesis.....	12
2.2 Objetivo general.....	12
2.3 Objetivos específicos.....	12
3. Materiales y Métodos.....	13
3.1 Área de estudio.....	13
3.2 Estrategia de muestreo.....	14
3.3 Muestreos hidrográficos y biológicos.....	14
3.4 Análisis de datos.....	15
4. Resultados.....	17
4.1 Condiciones ambientales.....	17
4.2 Zooplancton gelatinoso.....	19
4.2.1 Composición taxonómica y abundancia.....	19
4.2.2 Distribución espacio-temporal del zooplancton gelatinoso.....	21
4.2.3 Análisis espacio-temporal por especie.....	24
4.3 Agrupamientos de especies del zooplancton gelatinoso.....	28
4.4 Zooplancton gelatinoso y su relación con las condiciones ambientales.....	29
5. Discusión.....	31
5.1 Consideraciones taxonómicas.....	31
5.2 Variabilidad espacio-temporal del zooplancton gelatinoso.....	32
5.3 Implicancias ecológicas del zooplancton gelatinoso en el área de estudio.....	36
6. Conclusiones.....	37
7. Perspectivas.....	37
8. Bibliografía.....	38
9. Anexo.....	48
10. Glosario.....	49

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Características generales de medusas y ctenóforos

Medusas y ctenóforos forman parte del “zooplancton gelatinoso”, denominación que refiere a los organismos con cuerpo transparente, frágiles y de vida planctónica. Además de representantes de los Phyla Cnidaria y Ctenophora, el zooplancton gelatinoso involucra representantes de otros Phyla, como radiolarios, moluscos (pteropoda), quetognatos y cordados (apendicularias, salpas) (Haddock 2004). Los organismos gelatinosos constituyen una gran fracción de la biodiversidad dentro del zooplancton marino y pueden alcanzar biomásas excepcionalmente altas (“blooms”) bajo condiciones ambientales favorables. Estos organismos, particularmente medusas y ctenóforos, tienen el potencial de alterar la dinámica de las redes tróficas debido a su alta capacidad depredatoria sobre una gran variedad de organismos planctónicos y pelágicos (Purcell 1992; Purcell y Arai, 2001; Gaitán 2004; Gusmão et al. 2015; Yilmaz 2015), efecto que se potencia durante los eventos de proliferación masiva.

1.2 Medusozoa

Los medusozoarios (medusas) comprenden aproximadamente 3700 especies en todo el mundo y tradicionalmente se dividen en cuatro clases: Cubozoa, Scyphozoa, Hydrozoa y Staurozoa (Schiariti et al. 2018). Junto con los Anthozoa (corales y anémonas) forman el Phylum Cnidaria.

Las hidromedusas pertenecen a la clase Hydrozoa y conforman un diverso y heterogéneo grupo de, aproximadamente, 800 especies (Bouillon y Boero 2000). Se caracterizan por poseer velo (a excepción de *Obelia* spp.), que es una membrana muscular que se proyecta hacia el centro desde el margen umbrelar y por la presencia de fase pólipo (cuando presente), solitario o colonial (Bouillon et al. 2006) (Fig. 1A; ver Glosario). Las hidromedusas son medusas pequeñas, sus tallas suelen oscilar en el orden de los milímetros a pocos centímetros, y constituyen uno de los grupos mejor representados en el Atlántico Sur Occidental en términos de riqueza específica (Genzano et al. 2008a). En contraste, las escifomedusas (Scyphozoa) incluyen algunos de los invertebrados marinos más grandes, están representadas por un número menor de especies y son de mayor tamaño que las hidromedusas. Tienen una mesoglea gruesa, lo que les proporciona soporte, simetría radial y carecen de velo (Fig. 1B) (Mianzan y Cornelius 1999). Por otro lado, las cubomedusas (Cubozoa) son medusas de forma cúbica, con estructuras sensoriales complejas y, en general, toxinas muy potentes. Se caracterizan por su división tetrámera, que separa el celenterón en cuatro bolsas. Presentan cuatro ropalia sensoriales perradiales con “ojos” y ocelos, cuerpos vítreos, lentes y retinas, además de estatocistos. Los tentáculos o grupos de tentáculos se originan en cada una de las cuatro esquinas interradales y tienen bases musculares engrosadas llamadas pedalia (Fig. 1C; ver Glosario).

El ciclo de vida de una medusa presenta, en general, dos estados alternantes: pólipo y medusa. El pólipo se reproduce asexualmente y puede generar medusas por brotación (Hydrozoa), por estrobilación (Scyphozoa, en las que se generan medusas inmaduras llamadas efiras), o bien, metamorfosearse en una medusa (Cubozoa). Las medusas constituyen las fases planctónicas y se reproducen sexualmente formando un cigoto que dará origen a una larva denominada plánula, la cual realiza metamorfosis y da lugar a un nuevo pólipo (Boero et al. 1992; Cornelius 1992). Por otra parte, si bien la metagénesis es el patrón original dentro de Hydromedusae, hay muchas variaciones del ciclo de vida. En algunas especies de hidromedusas, el pólipo está ausente (ej. *Liriope tetraphylla*) y en otras, es el estadio medusa el que está ausente o reducido (ej. *Corymorpha januaria*) (Boero et al. 1992; Boero y Bouillon 1993). Aquellas especies que poseen ambos estados alternantes del ciclo de vida (pólipo y medusa) se denominan meroplanctónicas y aquellas que solo poseen fase de medusa, cumpliendo en consecuencia todo su ciclo vital dentro del plancton, se denominan holoplanctónicas.

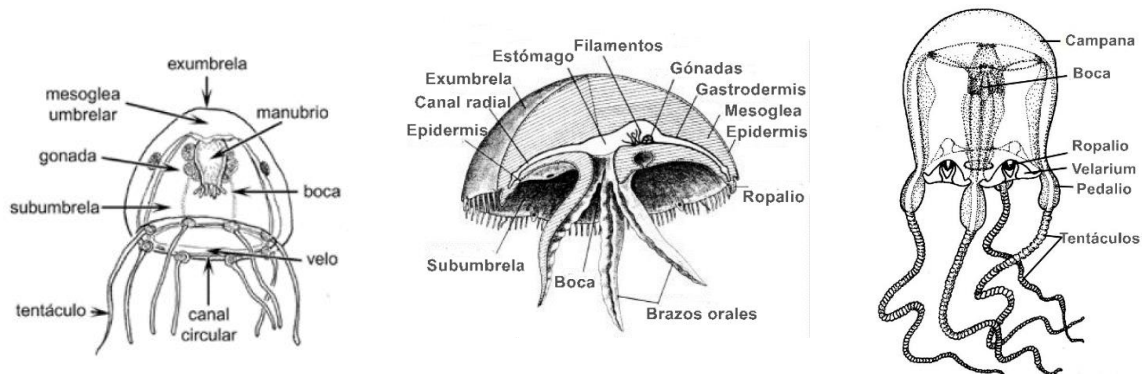


Figura 1. Morfología general de A) Hydromedusae (Hydrozoa), B) Scyphozoa, C) Cubozoa (Marambio et al. 2018).

1.3 Ctenophora

Los ctenóforos son un filo pequeño y bien definido de animales birradialmente simétricos (un eje oral-aboral, con dos planos de simetría, el tentacular y el oral) que agrupa alrededor de 150 especies distribuidas en todo el mundo. Son organismos planctónicos o excepcionalmente bentónicos (un orden) y solitarios (Mianzan 1999). Se caracterizan por presentar, al menos en alguna fase de su ciclo de vida, ocho filas longitudinales de *ctenos* (“peines” formados por cilios yuxtapuestos) que actúan en la locomoción y células especializadas denominadas coloblastos, que poseen una sustancia pegajosa y se utilizan para capturar presas (Oliveira et al. 2007). Los ctenóforos son los animales más grandes que usan cilios para la locomoción. La natación es coordinada por el órgano sensorial apical o estatocisto. Los ctenóforos comprenden dos clases: Nuda (sin tentáculos durante toda su vida), con un solo orden (Beroida); y Tentaculata, con cinco órdenes (Mianzan 1999) (Fig. 2).

La mayoría de los ctenóforos son hermafroditas, capaces de fertilizarse a sí mismos. Muy pocas especies pueden reproducirse asexualmente. A diferencia de las medusas, los ctenóforos se desarrollan directamente, sin etapas larvales ni pólipos

distintivos. Las especies de ctenóforos son, en general, difíciles de distinguir entre sí en los primeros estadios de crecimiento (Mianzan 1999).

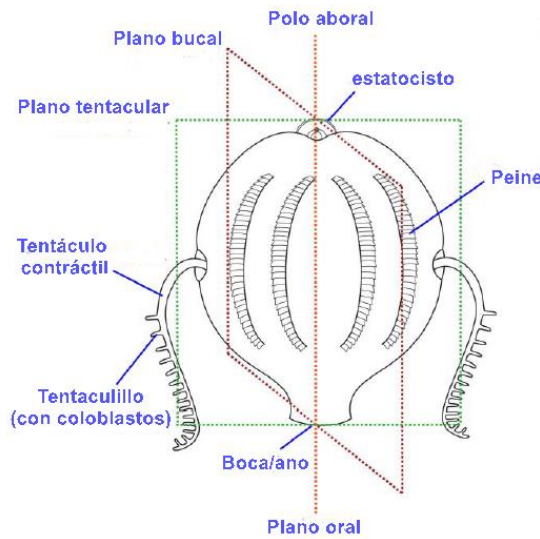


Figura 2. Morfología general de un ctenóforo Tentaculata (Moreno et al. 2011).

1.4 Dinámica espacio-temporal de medusas y ctenóforos en la región costera de Uruguay

En la región costera subtropical y templada del Atlántico Sur Occidental se ha registrado la presencia de medusas tanto de aguas cálidas como subtropicales pertenecientes a las superclases Cubozoa, Scyphozoa e Hydrozoa (Marques et al. 2003; Failla 2006; Genzano et al. 2008a; Leoni 2014; Nogueira et al. 2018; Schiariti et al. 2018). Hasta el momento, una sola especie de cubomedusa (*Tamoya haplonema*) y 15 escifomedusas han sido registradas en esta área (Leoni et al. 2016; Schiariti et al. 2018). Hydrozoa, por otro lado, agrupa la mayor diversidad de especies en comparación con las medusas de las demás superclases (Rodríguez et al. 2017). Con respecto a los ctenóforos, están citados para esta región dos especies de la clase Tentaculata (*Mnemiopsis leidyi* y *Pleurobrachia pileus*) y una especie de la clase Nuda (*Beroe ovata*) (Failla 2006; Leoni et al. 2014).

En cuanto a la distribución espacial y temporal, la región del frente marítimo está caracterizado por una gran heterogeneidad ya que se encuentran especies pertenecientes a aguas más frías provenientes del mar patagónico y a aguas más cálidas provenientes del Sur de Brasil (Balech y Ehrlich 2008). Particularmente, en el frente salino del Río de la Plata se han registrado altas biomásas de zooplancton gelatinoso (Mianzan y Guerrero 2000; Rodríguez et al. 2017; Dutto et al. 2019). En cuanto a las zonas costeras y estuarinas, las medusas suelen alcanzar alta abundancia durante la primavera y el verano. *Liriope tetraphylla* es citada como la especie dominante dentro de las hidromedusas, mientras que *Obelia* spp. *Blackfordia virginica*, *Eucheilota ventricularis*, *Clytia hemisphaerica* y *Bougainvillia* spp. son especies frecuentemente registradas (Failla 2014; Schiariti et al. 2015; Nogueira et al. 2019a; Dutto et al. 2019).

La mayoría de las especies son eurihalinas, aunque también se han registrado especies que son visitantes ocasionales de los estuarios. *Liriope tetraphylla* si bien es considerada una especie oceánica, ocurre en alta abundancia en zonas costeras y estuarinas (Gaitán 2004; Pukanski 2011; Nogueira et al. 2019b). Por otro lado, *B. virginica* suele registrarse en mayor abundancia en las zonas estuarinas internas, con salinidades medias a bajas (23-1) (Pukanski 2011; Nogueira et al. 2019b). Para el caso de los ctenóforos, la mayoría de los estudios, hasta ahora, han sido dirigidos a la ocurrencia y biología de *M. leidy* debido a su naturaleza invasora. Si bien esta especie es originaria de estuarios templados y subtropicales a lo largo de la costa este del Atlántico Norte y Sur, es reconocida por invadir aguas del Mar Negro y Caspio, ya que tolera amplios rangos de salinidad y temperatura (Ivanov et al. 2000; Shiganova et al. 2001a; Finenko et al. 2006). Se han registrado alta abundancia de *M. leidy* durante primavera y verano, en aguas de la plataforma, en el frente salino del Río de la Plata, así como en diferentes zonas costeras y estuarinas de Argentina y Brasil (Bahía Blanca, Puerto Madryn; Canal de São Sebastião; Bahía da Babitonga) (Mianzan y Guerrero 2000; Oliveira et al. 2007; Mianzan et al. 2010; Dutto et al. 2017; Nogueira et al. 2019b). *Pleurobrachia pileus* es otra especie de ctenóforo comúnmente registrado en las zonas costeras del Atlántico Sur Occidental, normalmente asociado a las aguas frías subantárticas de la corriente de Malvinas. Algunos estudios indicaron mayor frecuencia y abundancia de esta especie a mayores profundidades (Finenko et al. 2006; Schiariti et al. 2015). Por otro lado, se conoce muy poco sobre las dinámicas espacio-temporales de *B. ovata* aunque es otra especie de ctenóforo frecuentemente registrado en el Atlántico Sur Occidental templado (Mianzan 1986; Dutto et al. 2017).

La región Atlántica uruguaya abarca aproximadamente 9.266 km², es un área altamente dinámica, fuertemente influenciada por la descarga del Río de la Plata y por la confluencia de la Corriente de Brasil y la Corriente de Malvinas (Convergencia Subtropical Atlántica) (Piola et al. 2005; Verocai et al. 2016). Sobre la costa se encuentran varias lagunas (Laguna de Castillos, Laguna de Rocha, Laguna garzón y Laguna José Ignacio) que presentan comunicación con el océano, establecida por la dinámica de apertura y cierre de una barra arenosa (Conde et al. 2002). Dichas lagunas costeras son ecosistemas altamente productivos, proveen alimento, protección y áreas de reproducción para una gran biodiversidad de aves, mamíferos, reptiles, peces y crustáceos (Rodríguez-Graña et al. 2008). La dinámica de apertura y cierre de la barra de arena que conecta la laguna con el mar, es una de los principales determinantes de las características ambientales y de las comunidades biológicas de la laguna y del área costera adyacente (Conde et al. 2019; Bonilla et al. 2005). Aunque el conocimiento sobre zooplancton gelatinoso es escaso para el caso específico de las lagunas costeras, estudios en laboratorio han mostrado que cambios en la salinidad inciden en la abundancia de medusas y ctenóforos (Mills et al. 1984).

Los estudios previos de medusas y ctenóforos específicos para la zona costera de Uruguay corresponden a estudios cualitativos que reúnen información bibliográfica, así como registros de campo de los autores (Olagüe et al. 1990; Failla 2006; Leoni 2014;

Leoni et al. 2014). A pesar del importante rol del zooplancton gelatinoso en las redes tróficas, aún se desconocen las dinámicas espacio-temporales de su abundancia en sitios de importancia para la diversidad y el turismo, como es la Laguna de Rocha y la zona costera adyacente.

2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

2.1 Hipótesis de trabajo

La dinámica espacio-temporal y la composición de especies de medusas y ctenóforos en la Laguna de Rocha (LR) y mar adyacente (MR) dependen de la dinámica de apertura/cierre de la barra arenosa y de la variación estacional de las condiciones ambientales.

2.2 Objetivo general

Caracterizar la comunidad del zooplancton gelatinoso (medusas y ctenóforos) y determinar su relación con las condiciones ambientales durante un ciclo anual.

2.3 Objetivos específicos

- Identificar taxonómicamente el zooplancton gelatinoso de LR y MR.
- Evaluar la distribución espacial y temporal de las especies de zooplancton gelatinoso del área de estudio.
- Determinar si existen agrupamientos de especies en LR y MR.
- Relacionar la abundancia y la composición de especies de la comunidad de zooplancton gelatinoso con las condiciones ambientales (salinidad, temperatura, clorofila-a) y con la apertura/cierre de la barra arenosa.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Área de estudio

La zona costera de Uruguay se caracteriza por recibir aguas de la corriente cálida de Brasil, de la Corriente fría de Malvinas, así como de aguas provenientes de la descarga del Río de la Plata y de sistemas acuáticos locales (lagunas y arroyos) (Piola et al. 2005; Ortega y Martínez 2007; Verocai et al. 2016). La ocurrencia de estas masas de agua determina variaciones de salinidad y temperatura que a su vez condicionan la distribución del zooplancton gelatinoso (Failla 2006; Genzano et al. 2008a; Rodríguez et al. 2017). Este estudio se centró en la Laguna de Rocha y el mar adyacente (34°35' S - 54°17' W) (Fig. 3).

La Laguna de Rocha (LR) presenta 72 km² de superficie, se caracteriza por ser muy somera (0.6m) y presentar conexión periódica al mar adyacente (MR). Esta conexión intermitente genera una gran variabilidad espacio-temporal en las características fisicoquímicas del agua y en las comunidades biológicas debido a la mezcla de agua dulce con las intrusiones marinas (Conde et al. 2002; Bonilla et al. 2005; Alonso et al. 2013; Conde et al. 2019) (Fig. 3). De acuerdo a Conde et al. (2000) en LR se pueden identificar tres fases en base a la dinámica hidrológica: Fase I) aumenta el nivel de agua en la laguna luego de un período lluvioso y como consecuencia se produce la apertura de la barra, Fase II) ocurre el vaciado parcial del sistema y posteriormente ingresa y avanza agua desde la zona costera (intrusión marina), diferenciando una zona sur de alta salinidad y una norte de características aún límnicas; Fase III) la influencia salina afecta la zona norte, aunque comúnmente con un menor nivel de salinidad. Estudios previos han reportado las consecuencias de este proceso en la abundancia y la composición de especies de las comunidades biológicas microbianas (Piccini et al. 2006; Alonso et al. 2013), la vegetación acuática sumergida (Rodríguez-gallego et al. 2015), las comunidades de fitoplancton (Conde et al. 2000; Bonilla et al. 2005) y el fitobentos (Conde et al. 1999). Por lo tanto, también tiene consecuencias para la alimentación de distintas especies de peces (Vizziano et al. 2002; Norbis y Galli 2004) y aves (Alfaro y Clara 2007).

En LR está asentada una de las más singulares comunidades de pescadores artesanales que se abastecen exclusivamente de especies de la laguna tales como corvina, lenguado, pejerrey, sirí y camarón (Norbis y Galli 2004). Esta laguna ha sido objeto de varios reconocimientos internacionales y nacionales. Desde 1976 forma parte de la Reserva de la Biosfera (Programa MAB-Unesco). Desde el 2010 tanto LR como MR forman parte del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) bajo la denominación Paisaje Protegido (Decreto No. 61/010). Finalmente, en 2015 fue incorporada, por resolución de la Convención de Ramsar sobre humedales, al listado de sitios reconocidos internacionalmente en el manejo y conservación de ecosistemas.

3.2 Estrategia de muestreo

En LR se realizaron un total de 15 muestreos desde febrero 2016 a febrero 2017 (M1 al M15). Los sitios de muestreo se ubicaron en la zona centro y sur de LR, que es donde hay mayor influencia de la zona costera. Inicialmente se ubicaron dos sitios de muestreo (Centro y Sur, con 3 réplicas) dentro de la LR, y a partir del cuarto muestreo se agregaron dos sitios de muestreo más (Boya: 2 km al noreste del sitio de muestreo Sur y Barra Vieja: 4km al este del sitio de muestreo Sur, sin réplicas) para obtener una mayor cobertura espacial (Fig. 3). En MR se realizaron un total de 12 muestreos, en dos sitios de muestreo (Boca: frente a la desembocadura de LR y Serena: a unos 5km de la desembocadura, con 3 réplicas cada una) (Fig. 3).

Los muestreos se realizaron cada 60 días de modo de obtener datos a lo largo del año y siguiendo el ciclo de apertura y cierre de la barra arenosa (Fig. 3). A su vez, en algunos períodos, se aumentó la frecuencia de muestreo (cada 7-15 días) para evaluar el efecto de la apertura de la barra y la posible conectividad entre la laguna y el mar (periodo de barra abierta) sobre la comunidad de zooplancton gelatinoso (Fig. 3).

3.3 Muestreos hidrográficos y biológicos

En cada sitio de muestreo se registró la profundidad y se midió temperatura del agua (°C) y salinidad a unos 30 cm de la superficie. Asimismo, se obtuvieron muestras subsuperficiales de agua para la estimación de clorofila-a y luego en el laboratorio se cuantificó la concentración por espectrofotometría (Parsons et al. 1984).

Las muestras de zooplancton fueron colectadas en cada sitio de muestreo, mediante arrastres oblicuos, desde una embarcación tipo Zodiac, con una red cónica (diámetro de boca: 65 cm, malla: 500 μm) en MR y con rastra epibentónica (boca: 1 m x 1m, malla 500 μm) en LR. Las redes tenían adosado un flujómetro para determinar el volumen de agua filtrada y estimar la abundancia de organismos.

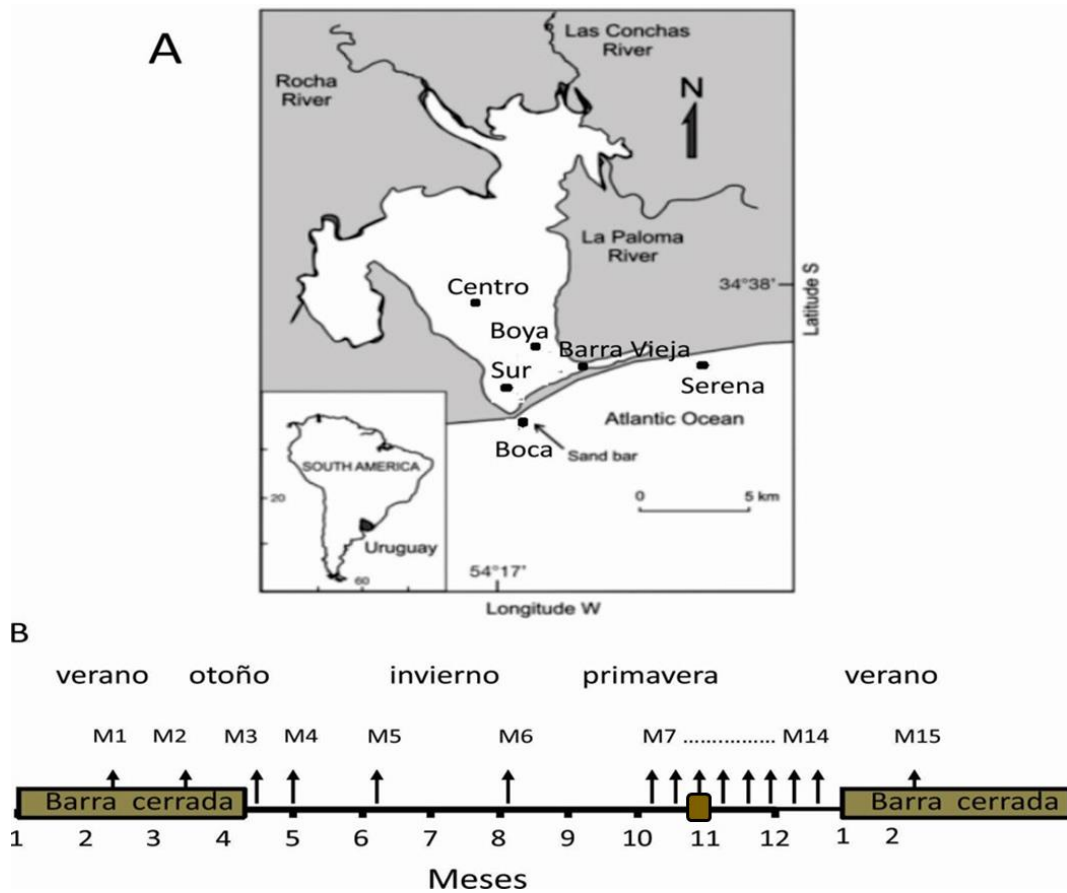


Figura 3. A) Ubicación geográfica de los seis sitios de muestreo (Centro, Sur, Boya, Barra Vieja, Boca y Serena) en Laguna de Rocha y Mar adyacente. B) Distribución temporal del número de muestreos (M1-M15), desde febrero 2016 a febrero 2017 y la dinámica de la barra (abierta/cerrada).

El material colectado se fijó *in situ* en una solución de formaldehído 4%, con excepción de los ejemplares de la especie *M. leidy*, que por su dificultad de conservación en formaldehído fueron separados de la muestra y contabilizados en el laboratorio inmediatamente luego del muestreo.

Las muestras de zooplancton se analizaron bajo lupa estereoscópica en el Instituto Argentino de Oceanografía (IADO, CONICET-UNS) de Bahía Blanca (Argentina), en donde se realizó la identificación de especies y en Laboratorio de Microscopía del Centro Universitario Regional Este (CURE, Rocha), en donde se realizó el conteo de medusas y ctenóforos. La abundancia numérica fue estandarizada a número de individuos por 100 m³ (ind. 100 m⁻³).

3.4 Análisis de datos

Se realizaron diagramas de Olmsted-turkey (Sokal y Rohlf, 1969) para determinar especies consideradas como “dominantes”, “comunes”, “ocasionales” y “raras” para cada ambiente estudiado (LR y MR) en base a su abundancia total (ind. 100 m⁻³) y la frecuencia de ocurrencia (%FO). En el diagrama, las líneas de referencia representan la media de la frecuencia de ocurrencia (eje y) y la media de la abundancia (eje x). Se

consideró que una especie fue dominante cuando presentó abundancia y frecuencia de ocurrencia mayor a la media, común cuando su abundancia fue mayor a la media pero su frecuencia de ocurrencia menor, ocasional cuando su abundancia fue mayor a la media pero su frecuencia de ocurrencia fue menor y rara cuando su abundancia y frecuencia de ocurrencia fue menor a la media.

Para evaluar las diferencias espaciales y temporales en la abundancia de medusas y ctenóforos en las diferentes épocas del año primero se comprobaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad. En los casos que no se cumplieron estos supuestos, se aplicaron test no paramétricos de comparación de medias entre varias muestras (Kruskal-Wallis) o entre pares de muestras (Mann-Whitney test). Para analizar la variación temporal entre muestreos de la abundancia de medusas y ctenóforos se utilizó su forma estandarizada y adimensional como desviaciones estándar (DS) de la media del periodo de referencia (febrero 2016 – febrero 2017). Para ello, se utilizó la fórmula $z = \frac{x - \mu}{\sigma}$, donde x es un valor de abundancia procedente de la muestra con una media μ y desviación estándar σ .

Para analizar las comunidades de zooplancton gelatinoso en LR y MR, y los agrupamientos dentro de cada ambiente, se utilizaron análisis de cluster o agrupamiento jerárquico. Para este análisis, se utilizaron las abundancias transformadas con $\ln(x+1)$ de aquellas especies que presentaron una abundancia relativa $>1\%$, y se calculó la matriz de similitud en base al índice de Bray-Curtis. Los grupos fueron definidos utilizando como umbral de corte el promedio de la matriz de similitud (Arancibia 1988). Este análisis se realizó con el paquete estadístico Past 3.26.

Para evaluar la relación entre las condiciones ambientales (temperatura, °C), salinidad y clorofila-a ($\mu\text{g/l}$) y la abundancia ($\text{ind. } 100 \text{ m}^{-3}$) de zooplancton gelatinoso, se realizó un Análisis de Correlación Canónica (CCA). El CCA forma una combinación lineal de variables ambientales que maximiza la separación de nichos de las especies y el primer resultado es un diagrama de ordenación (Leps y Smilauer 2003). Para este análisis se utilizaron las abundancias transformadas con $\ln(x+1)$ de aquellas especies que presentaron una abundancia relativa $>1\%$. Este test fue realizado en el software libre RStudio (R Core Team 2015).

4. RESULTADOS

4.1 Condiciones ambientales

Desde febrero 2016 hasta abril 2016 la barra arenosa estuvo cerrada, sin conexión entre LR y MR. Debido a intensas precipitaciones que ocurrieron en la zona, la barra de arena se abrió el 16 de abril de 2016 y LR quedó conectada con MR mediante un canal durante varios meses. En octubre, por efecto del viento que acumula arena, la barra se cerró, pero una tormenta de mar la abrió nuevamente luego de unos pocos días. LR permaneció conectada a MR hasta el 17 de enero de 2017 cuando la barra se cerró nuevamente (Fig. 3 y 4).

Respecto a la profundidad, LR presentó en promedio menor profundidad que MR (1.1 ± 0.4 m y 9.1 ± 1.7 m respectivamente). Dentro de LR, el sitio de muestreo Centro y la Boya fueron las que presentaron mayor profundidad. En MR el sitio de muestreo Boca presentó una profundidad levemente menor que Serena.

La temperatura ($^{\circ}\text{C}$) registrada para toda el área de estudio varió entre 9.7 ± 1.8 $^{\circ}\text{C}$ y $24.22 \pm 2.6^{\circ}\text{C}$. El patrón general de la temperatura a lo largo del período de estudio fue similar entre ambientes (LR y MR) y estuvo fuertemente influenciada por la estación del año (Fig. 4A). La temperatura fue elevada en verano 2016, tanto en LR como en MR (23.50°C y 22.4°C respectivamente), y comenzó a disminuir en el otoño hasta alcanzar el mínimo en invierno en ambos ambientes (8.4°C y 11.0°C). Luego volvió a aumentar hasta el máximo que se registró en verano 2017 (24.6°C y 22.6°C). La temperatura ($^{\circ}\text{C}$) se mantuvo en rangos relativamente parecidos entre los sitios de muestreo en LR y no se registraron diferencias entre los sitios de muestreo, aunque se observa dentro de LR mayor variación con respecto a los sitios de muestreo localizados en MR (Fig. 4B). En MR, tampoco se registraron diferencias significativas entre sitios de muestreo (K-W, $p > 0.05$) (Fig. 4B).

La salinidad para la totalidad del área de estudio, varió entre 6.4 ± 0.4 y 28.6 ± 1.8 , se vio afectada por el ciclo apertura/cierre de la barra y fue en general mayor en MR que en LR (Fig. 4C). Durante el verano 2016 (período de barra cerrada) presentó valores medios en LR (16.6) y altos en MR (32.5). Luego, cuando se abrió la barra, disminuyó en ambos ambientes, con la diferencia de que la disminución fue más abrupta en LR, en donde se registró el mínimo (1.1) a principios del otoño, y en MR la disminución fue más gradual, hasta el mínimo a mediados de otoño (6.7) (Fig. 4C). A partir de la primavera la salinidad aumentó en MR, con dos picos bien marcados (32.8 en M7 y 32.4 en M9). Los valores altos se mantuvieron en MR hasta principios del verano 2017. En LR también se registraron períodos de elevada salinidad en la primavera. Posteriormente, cuando se cerró la barra (verano 2017), si bien en MR las altas salinidades se mantuvieron (31.8), dentro de LR la salinidad disminuyó (17.1) (Fig. 4C). En cuanto a la variación espacial de la salinidad, se observa que fue mayor en MR que en LR (Fig. 4D). Dentro de cada ambiente, la salinidad no varió significativamente (K-W, $p > 0.05$) (Fig. 4D).

La clorofila-a ($\mu\text{g l}^{-1}$) varió entre 1.0 ± 0.5 y $8.1 \pm 1.8 \mu\text{g l}^{-1}$ en toda el área de estudio y estuvo influenciada por la estación del año y por la dinámica de la barra. En cuanto a la evolución temporal en LR, se observó que luego de presentar valores altos en el verano 2016 ($7.4 \mu\text{g l}^{-1}$), disminuyó abruptamente en otoño, cuando se abrió la barra ($0.8 \mu\text{g l}^{-1}$) (Fig. 4E). Durante el invierno, presentó valores medios ($2.8 \mu\text{g l}^{-1}$), y a principios de la primavera (octubre y noviembre) presentó dos picos (7.6 y $6.5 \mu\text{g l}^{-1}$), luego, se mantuvo en valores medios hasta finales de la primavera. Aumentó nuevamente en verano 2017, con barra cerrada ($6.9 \mu\text{g l}^{-1}$). En MR, la clorofila-a fue mínima durante los meses de verano 2016 ($0.5 \mu\text{g l}^{-1}$), aumentó en otoño luego de la apertura de la barra ($3.1 \mu\text{g l}^{-1}$), luego se mantuvo en valores medios durante el invierno, y, en el verano 2017, presentó el máximo ($9.3 \mu\text{g l}^{-1}$) (Fig. 4E). En cuanto a la distribución espacial, en LR no se registraron diferencias en los valores promedios entre sitios de muestreo (K-W, $p > 0.05$). En el centro se registró el valor máximo ($12.7 \mu\text{g l}^{-1}$), seguido del sitio de muestreo ubicado en la barra vieja ($10.2 \mu\text{g l}^{-1}$), mientras que en el sur se registraron los valores más bajos ($0.4 - 6.8 \mu\text{g l}^{-1}$) (Fig. 4F). En cuanto a MR, tampoco se registraron diferencias en los valores promedios de cada sitio de muestreo (K-W, $p > 0.05$).

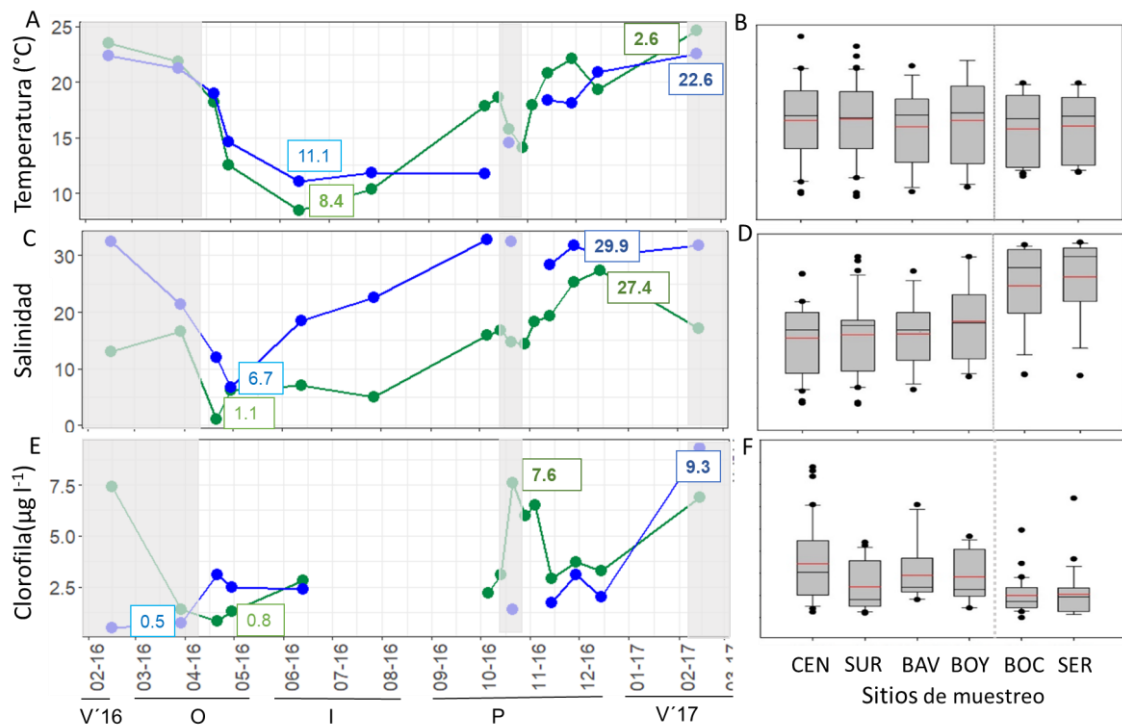


Figura 4. Variación temporal y espacial de las variables ambientales estudiadas. Las gráficas de la izquierda representan la dinámica temporal de A) temperatura ($^{\circ}\text{C}$), C) Salinidad y E) Clorofila-a ($\mu\text{g l}^{-1}$) en la Laguna de Rocha (verde) y el mar adyacente (azul). Se indica con área sombreada en gris los periodos de barra cerrada y los valores máximos (azul y verde oscuro) y mínimos (azul y verde claro). Se indican las estaciones del año como verano 2016 (V'16), otoño (O), invierno (I), primavera (P) y verano 2017 (V'17). Los diagramas de caja ubicados en la derecha representan la dinámica espacial de B) temperatura ($^{\circ}\text{C}$), D) Salinidad y F) clorofila-a ($\mu\text{g l}^{-1}$) en los sitios de muestreo del área de estudio. La línea roja representa la media, la negra la mediana y los puntos los outliers. La línea punteada separa los sitios de muestreo de la Laguna de Rocha (CEN: centro, SUR: sur, BAV: barra vieja y BOY: boya) y del mar adyacente (BOC: boca y SER: serena)

4.2 Zooplancton gelatinoso

4.2.1 Composición taxonómica y abundancia

Se identificaron un total de 14 taxa, de los cuales 11 correspondieron a medusas y 3 a ctenóforos (Tabla 1). Casi todos los taxa fueron identificados a nivel de especie, con excepción de las medusas *Hydractinia* sp., *Clytia* spp. y *Obelia* spp. que por dificultades en la identificación quedaron a nivel de género (Bouillon et al. 2006). Todas las especies se registraron en su fase pelágica del ciclo y en estadio juvenil y/o adulto. Se identificaron 10 hidromedusas y 1 escifomedusa (orden Semaestomeae). Las hidromedusas, estuvieron representadas por los órdenes Anthoathecata (2 especies y 1 género), Leptothecata (3 especies y 2 géneros), Limnomedusae (1 especie) y Narcomedusae (1 especie) (Anexo, Tabla 1). Las 3 especies de ctenóforos identificados pertenecen a las Clases Tentaculata (órdenes Lobata y Cydippida) y Nuda (orden Beroida) (Anexo, Tabla 1).

Con respecto a las medusas en LR se observó que *L. tetraphylla* fue la especie dominante (FO% > 19.6%, abundancia > 130.5 ind. 100 m⁻³), mientras que en la categoría comunes solo se registraron *B. virginica* y *E. ventricularis* (FO% > 19.6%, abundancia < 130.5 ind. 100 m⁻³) y dentro de raras *C. hemisphaerica*, *Cunina octonaria* y *Amphinema dinema* (FO% < 19.6%, abundancia < 130.5 ind. 100 m⁻³) (Fig. 5A). En MR la especie de medusa dominante también fue *L. tetraphylla*, y se destacan abundancias ampliamente mayores que en LR (FO% > 28.3%, abundancia > 682.6 ind. 100 m⁻³) (Fig. 5B). *Eucheilota ventricularis*, *Obelia* spp., y *C. octonaria* fueron especies comunes (FO% > 28.3%, abundancia < 672.6 ind. 100 m⁻³) en MR y las demás especies registradas (ej. *C. hemisphaerica*, *Proboscoidactyla mutabilis* e *Hydractinia* sp.) fueron relativamente raras (FO% < 28.3%, abundancia < 672.6 ind. 100 m⁻³) (Fig. 5B). Cabe destacar que *A. dinema* y *B. virginica* fueron exclusivamente registradas en LR mientras que *Obelia* spp, *Hydractinia* sp. y *P. mutabilis* fueron exclusivamente registradas en MR.

Respecto a los ctenóforos en LR, *M. leidyi* se destacó como la especie dominante (FO% > 33.3%, abundancia > 40.13 ind. 100 m⁻³), mientras que *P. pileus* y *B. ovata* fueron especies raras (FO% < 33.3%, abundancia < 40.13 ind. 100 m⁻³) (Fig. 5C). El mar adyacente estuvo dominado por *P. pileus* (FO% > 11.1%, abundancia > 134.3 ind. 100 m⁻³), mientras que *B. ovata* y *M. leidyi* fueron especies raras (FO% < 11.1%, abundancia < 134.3 ind. 100 m⁻³) (Fig. 5D). En este ambiente los ctenóforos fueron menos frecuentes que en LR (FO%= 10.3 - 20), pero alcanzaron abundancias puntuales muy elevadas para los valores registrados en este estudio (0.04 – 402.5 ind. 100 m⁻³) (Tabla 1).

Tabla 1. Abundancia total (Ab, ind. 100 m⁻³) ± desvío estándar (ds), abundancia relativa (%), rango y frecuencia de ocurrencia (FO%) de los taxa de medusas y ctenóforos en la Laguna de Rocha y Mar adyacente. La línea punteada divide medusas de ctenóforos.

Taxa	Laguna de Rocha				Mar adyacente			
	Ab ± ds	%	Rango	FO%	Ab ± ds	%	Rango	FO%
Clase Hydrozoa								
Orden Anthoathecata								
<i>Anphinema dinema</i>	0.1 ± 0.3	0.0	0 - 1	6.6	0 ± 0	0.0	0.0	0.0
<i>Hydractinia</i> sp.	0 ± 0	0.0	0.0	0.0	0.4 ± 0.8	0.0	0 - 2.2	25.0
<i>Proboscidactyla mutabilis</i>	0 ± 0	0.0	0.0	0.0	1 ± 2.8	0.0	0 - 9.4	13.3
Orden Leptothecata								
<i>Blackfordia virginica</i>	53.5 ± 157.1	3.7	0 - 596.8	33.3	0 ± 0	0.0	0.0	0.0
<i>Clytia</i> spp.	0.2 ± 0.6	0.0	0 - 2.0	13.3	0.4 ± 1.2	0.0	0 - 4.2	13.3
<i>Obelia</i> spp.	0 ± 0	0.0	0.0	0.0	21.8 ± 48.3	0.3	0 - 167.8	58.3
<i>Clytia hemisphaerica</i>	2.1 ± 7.2	0.14	0 - 28	13.3	0.8 ± 2.6	0.0	0 - 8.9	13.3
<i>Eucheilota ventricularis</i>	16.6 ± 41.1	1.15	0 - 159	53.3	500.8 ± 1722.9	6.8	0 - 5971.8	50.0
Orden Narcomedusae								
<i>Cunina octonaria</i>	0.6 ± 2.3	0.0	0 - 9.0	6.6	11.5 ± 35.2	0.2	0 - 123.0	33.3
Orden Limnomedusae								
<i>Liriope tetraphylla</i>	1363 ± 3254.9	94.9	0 - 11798	73.3	6862.4 ± 16644.9	92.7	0 - 55189.8	91.6
Clase Scyphozoa								
Orden Semaestomeae								
<i>Chrysaora lactea</i>	0.13 ± 0.3	0.0	0 - 1	13.3	0.5 ± 1.3	0.0	0 - 4.5	13.3
Clase Tentaculata								
Orden Lobata								
<i>Mnemopsis leidy</i>	91.9 ± 155.2	76.6	0 - 537	75.3	0.04 ± 0	0.0	0.0	0.0
Orden Cydippida								
<i>Pleurobrachia pileus</i>	21.7 ± 74.1	18.0	0 - 289	6.7	402.5 ± 1291.0	99.8	0 - 4496.0	20.0
Clase Nuda								
Orden Beroida								
<i>Beroe ovata</i>	6.8 ± 17.04	5.6	0 - 58	18.0	0.6 ± 2.0	0.1	0 - 6.9	10.3

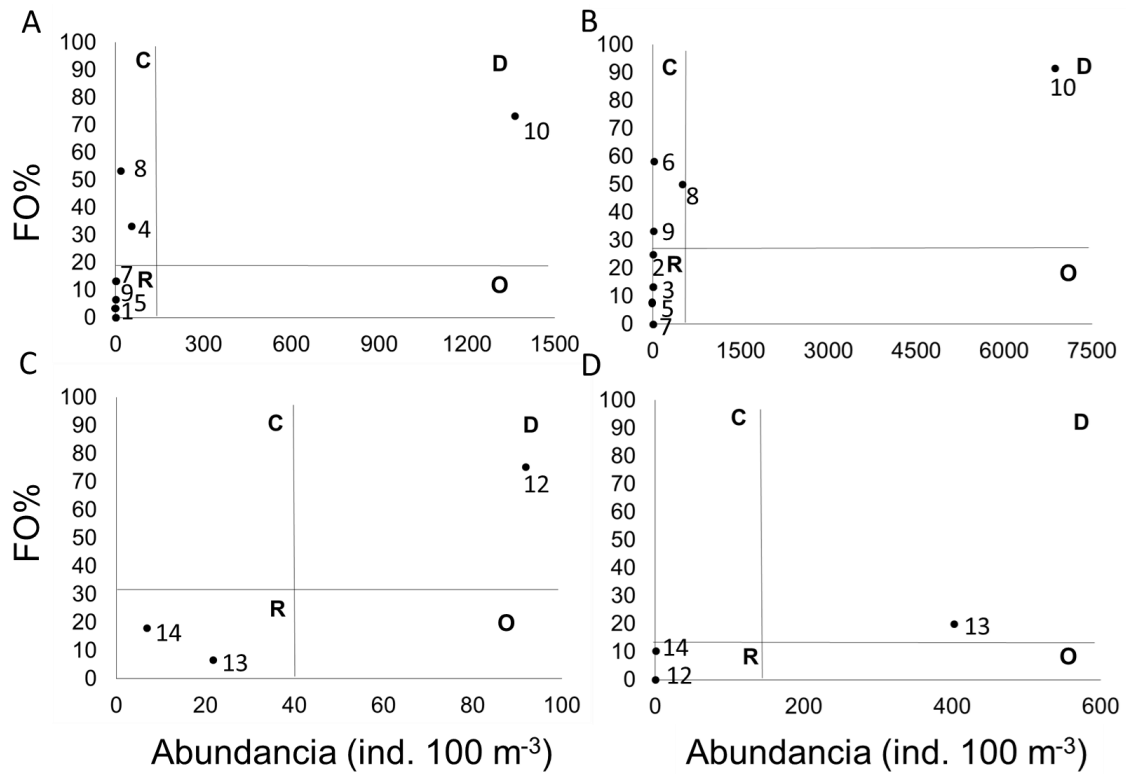


Figura 5. Diagrama de Olmstead-Tukey, indicando la abundancia (ind. 100 m⁻³) y la frecuencia de ocurrencia (FO%) de: a) Medusas en la Laguna de Rocha, b) Medusas en el Mar adyacente, c) Ctenóforos en la Laguna de Rocha y d) Ctenóforos en el Mar adyacente. Las líneas negras que dividen los cuadrantes representan la media de la abundancia (Eje x, ind. 100 m⁻³) y de la frecuencia de ocurrencia (Eje y, FO%). 1: *Amphinema dinema*, 2: *Hydractinia* sp., 3: *Proboscidactyla mutabilis*, 4: *Blackfordia virginica*, 5: *Clytia* spp., 6: *Obelia* spp., 7: *Clytia hemisphaerica*, 8: *Eucheilota ventricularis*, 9: *Cunina octonaria*, 10: *Liriopse tetraphylla*, 11: *Chrysaora lactea*, 12: *Mnemiopsis leidyi*, 13: *Pleurobrachia pileus*, 14: *Beroe ovata*. Las especies se clasificaron en: C: común, D: dominante, R: rara, y O: ocasionales.

4.2.2 Distribución espacio-temporal del zooplancton gelatinoso

Los períodos en los que se registraron mayor abundancia de medusas, por encima de la media, fueron mediados y finales de la primavera (M12 y M13). Se destaca que luego de la primera apertura de la barra no se registraron medusas (M4) (Fig. 6A). Algo similar ocurre con los ctenóforos, siendo principios de la primavera (M7) el periodo de mayor abundancia, superando la media (Fig. 6B). Luego de la primera apertura de la barra no se registraron ctenóforos (M3 y M4) (Fig.6B).

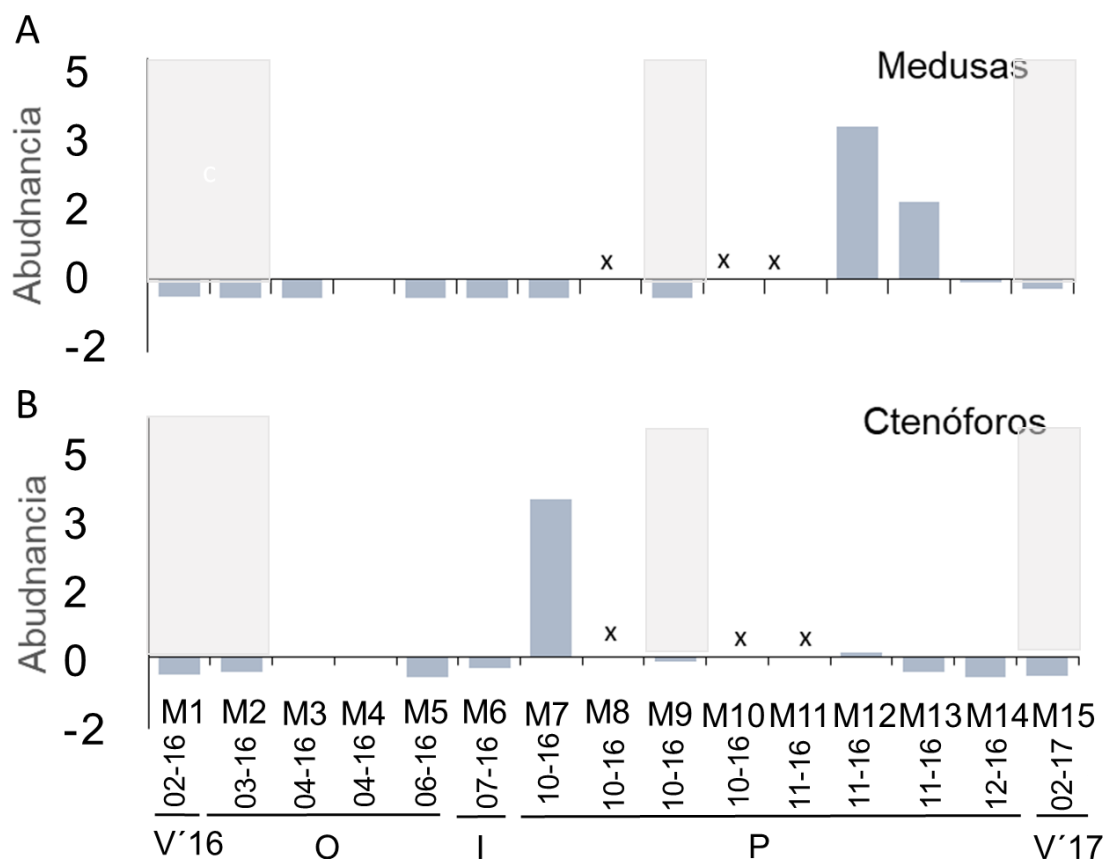


Figura 6. Forma estandarizada y adimensional de la abundancia de A) medusas y B) ctenóforos para la totalidad del área de estudio. Se indica con área sombreada en gris los periodos de barra cerrada y las estaciones del año como verano 2016 (V'16), otoño (O), invierno (I), primavera (P) y verano 2017 (V'17). Con cruces se indican los periodos en donde no hubo muestreos en el mar adyacente por lo tanto no se tuvieron en cuenta para este análisis.

En cuanto a las medusas, en LR las abundancias fueron moderadas durante el verano 2016 (50 a 800 ind. 100 m⁻³), con tendencia a disminuir hasta mediados de otoño (M4), periodo en el cual no fueron registradas, coincidiendo con la apertura de la barra, la disminución de la temperatura y una marcada disminución de la salinidad (Fig. 7A). Luego, volvieron a registrarse, con abundancia baja a inicios de primavera y previo a la segunda apertura de la barra (M7-M9, < 50 ind. 100 m⁻³). En los días posteriores a la tormenta de mar que abrió por segunda vez la barra, se notó un aumento en la abundancia de medusas en LR hasta alcanzar el máximo de todo el período analizado (M12: 1087.1 ± 3149.2 ind. 100 m⁻³). Hacia finales de primavera, si bien la abundancia disminuyó, se mantuvo en valores moderados (50 a 800 ind. 100 m⁻³) hasta el verano 2017 (Fig. 7A). En MR, durante el verano de 2016 las medusas se registraron en abundancia baja (< 50 ind. 100 m⁻³) y aumentaron hacia principios de otoño (M2). Luego de la apertura de la barra, la abundancia disminuyó y al igual que en LR, no fueron colectadas medusas a mediados de otoño (M4). Las medusas volvieron a registrarse a finales de otoño e invierno (M5 y M6) en abundancia moderada (50 a 800 ind. 100 m⁻³). A partir de la primavera la abundancia de las medusas aumentó hasta alcanzar el

máximo a mediados de ese periodo (M12: 5575.4 ± 16551.9 ind. 100 m^{-3}). Luego de esto, la abundancia disminuyó, aunque se mantuvo en valores moderados (50 a 800 ind. 100 m^{-3}) hasta el verano 2017 (Fig. 7A). Con respecto a la dinámica espacial, la abundancia de medusas fue mayor en MR (83.7%) que en LR (16.3%) (K-W, $p=3,8e-08$ N=90). No se registraron diferencias significativas entre los sitios de muestreo en LR ni en MR (KW, $p > 0.05$, N= 90) (Fig. 7B).

Respecto a los ctenóforos, en LR los valores de abundancia fueron bajos durante el verano 2016 y el periodo de barra cerrada (M1, M2, < 50 ind. 100 m^{-3}). La abundancia disminuyó aún más cuando se abrió la barra hasta valores nulos durante mediados de otoño e invierno (M3, M4, M5 y M6), coincidiendo con una disminución de la salinidad, la temperatura y la clorofila-a (Fig. 7C). Los ctenóforos reaparecieron a principios de primavera y presentaron un pico de abundancia a mediados de la misma (M12: 195.3 ± 296.0 ind. 100 m^{-3}), posteriormente, la abundancia de éstos disminuyó hasta el verano 2017, en donde se registraron en abundancia baja (< 50 ind. 100 m^{-3}). La segunda apertura de la barra no mostró un efecto en la abundancia total de ctenóforos en LR. En MR, se registraron ctenóforos a partir de finales del otoño (M5) y su abundancia aumentó hasta alcanzar un máximo a principios de la primavera (M7: 1498.7 ± 2595.8 ind. 100 m^{-3}) que se destacó del resto de los periodos ($80.1 \pm 138.7 - 0.1 \pm 0.2$ ind. 100 m^{-3}). Luego de esto, la abundancia disminuyó en MR y no se registraron ctenóforos a finales de la primavera ni en verano de 2017 (M14 y M15) (Fig. 7C). Respecto a la dinámica espacial, la abundancia de ctenóforos fue mayor en MR (76.9%) que en la LR (23.0%) (K-W, $p=0.031$, N=90). No se registraron diferencias significativas entre los sitios de muestreo en LR ni en MR (KW, $p > 0.05$, N= 90) (Fig. 7 D).

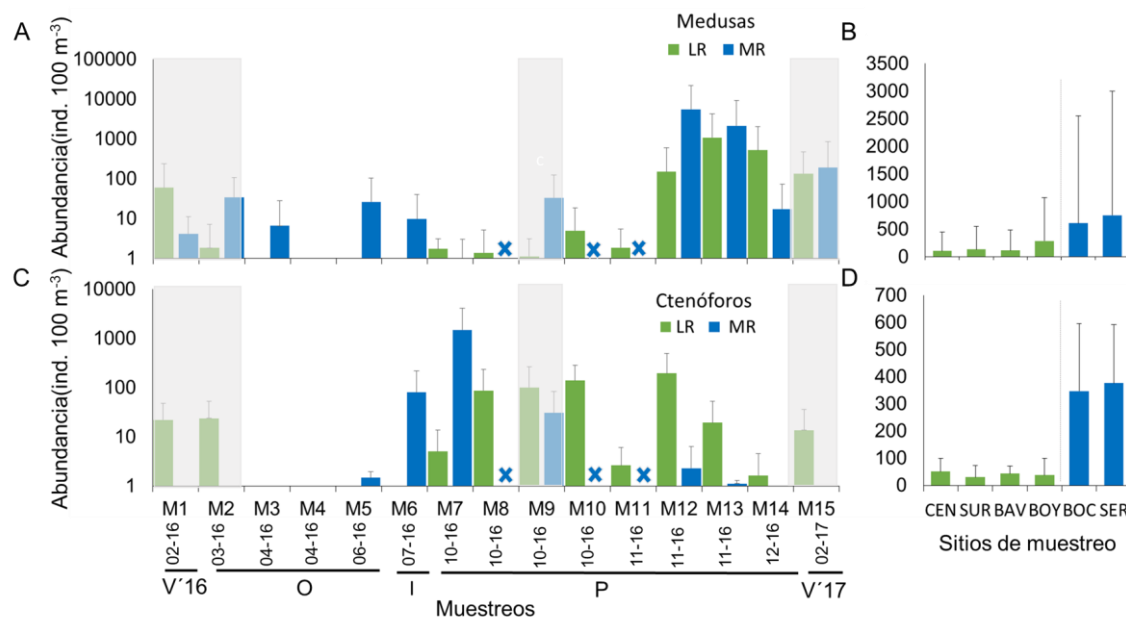


Figura 7. Dinámica temporal y espacial de la abundancia de medusas y ctenóforos. A la izquierda se muestra la dinámica temporal de la abundancia (ind. 100 m^{-3}) de: A) medusas y C) ctenóforos en la Laguna de Rocha (LR, verde) y en Mar adyacente (MR, azul) a lo largo de un ciclo anual (febrero 2016 a febrero 2017) y para cada muestreo (1 a 15). Se muestra además cuando no hubo muestreo en MR (cruz azul) y los periodos de barra cerrada (área sombreada con gris). A la derecha se muestra la abundancia promedio (ind. 100 m^{-3}) y el desvío estándar de B) medusas

y D) ctenóforos en cada sitio de muestreo dentro de la Laguna de Rocha (centro: CEN, sur: SUR, barra vieja: BAV, boya: BOY) y en el mar adyacente (boca: BOC y serena: SER). La línea punteada vertical divide los sitios de muestreo de Laguna de Rocha y el mar adyacente.

4.2.3 Análisis espacio-temporal por especie

Liriope tetraphylla fue registrada durante el verano 2016 hasta la primavera siguiente en MR en abundancia moderada (M1 a M7, 50 a 800 ind. 100 m⁻³). Durante ese período en LR sólo fue registrada a inicios de otoño y en baja abundancia (M2, < 50 ind. 100 m⁻³). Desde inicios de primavera, la abundancia de *L. tetraphylla* tendió a aumentar en ambos ambientes hasta que alcanzó valores muy elevados (M12, 13, 14 > 25000 ind. 100 m⁻³). Particularmente, dentro de ese periodo, se destacó mediados de primavera (entre M11 y M12), en donde, en MR, la abundancia de esta especie aumentó cuatro órdenes de magnitud aproximadamente en 15 días (de 3 a 20523 ind. 100 m⁻³, M-W, p=0,039). En LR el aumento fue menos pronunciado (de 3189 a 12587 ind. 100 m⁻³) y ocurrió unos 15 días después (entre M12 y M13). A final de primavera (M14) y verano 2017 (M15), la abundancia disminuyó en ambos ambientes, pero continuó siendo elevada (6000 a 2500 ind. 100 m⁻³) (Fig. 8A). En cuanto a la distribución espacial de la abundancia, esta especie presentó abundancia alta en LR (800 a 6000 ind. 100 m⁻³) y aún mayores en MR donde puntualmente se registró abundancia muy elevada (20000 a 70000 ind. 100 m⁻³). Por otra parte, no se registraron diferencias significativas entre los sitios de muestreo en LR ni en MR (KW, p > 0.05, N= 90) (Tabla 2).

Eucheilota ventricularis se registró en abundancia baja a partir de principios de la primavera (M7, M8 y M9) en ambos ambientes (< 50 ind. 100 m⁻³). En MR aumentó su abundancia a mediados de primavera (M12), en donde ocurrió el máximo (> 6000 ind. 100 m⁻³). En LR la abundancia de esta especie aumentó posteriormente a la segunda apertura de la barra, ocasionada por una fuerte tormenta de mar, hasta llegar a valores moderados a mediados de primavera (M13; 50 a 800 ind. 100 m⁻³). A finales de primavera, la abundancia disminuyó en ambos ambientes y no se registró esta especie durante el verano 2017 (Fig. 8B). Respecto a su distribución espacial, no se registraron diferencias significativas entre ambientes (KW p > 0.05, N=90). Tampoco se registraron diferencias significativas entre sitios de muestreo en LR ni en MR (KW, p > 0.05, N=90) (Tabla 2).

Blackfordia virginica se registró únicamente en LR y presentó un pico de abundancia en el verano de 2016 (M1: 716 ± 874.3 ind. 100 m⁻³), disminuyendo levemente hacia inicios de otoño. Esta especie dejó de registrarse luego de la primera apertura de la barra, ocasionada por fuertes lluvias. En primavera, fue registrada en baja abundancia en dos ocasiones, una de ellas fue inmediatamente luego de la segunda apertura de la barra y la otra fue a finales de primavera (M10 y M14, < 50 ind. 100 m⁻³). La abundancia presentó nuevamente un pico en el verano de 2017 durante la fase de barra cerrada (M15: 179 ± 66.6 ind. 100 m⁻³) (Fig. 8C). En cuanto a la distribución espacial, no se registraron diferencias significativas entre los sitios de muestreo (KW, p > 0.05) (Tabla 2).

Obelia spp. ocurrió únicamente en MR, registrándose en abundancia baja (< 50 ind. 100 m^{-3}) durante el verano 2016 e inicios de otoño (periodo de barra cerrada). Luego de la primera apertura de la barra, no se colectaron individuos de esta especie hasta la primavera, con excepción del muestreo de invierno en el que se registró en abundancia baja (M6: < 50 ind. 100 m^{-3}). A mediados de primavera, la abundancia fue máxima (M12: 167.8 ± 410.9 ind. 100 m^{-3}) y luego, disminuyó, y se mantuvo en valores bajos (< 50 ind. 100 m^{-3}) hasta el verano 2017 (Fig. 8D). No se registraron diferencias significativas en la abundancia entre los sitios de muestreo (KW $p \geq 0.05$) (Tabla 2).

Cunina octonaria fue registrada en abundancia moderada (50 a 800 ind. 100 m^{-3}) en MR durante el periodo de barra cerrada (verano 2016 y principios del otoño), con un máximo a principios del otoño (M2, 200.5 ± 44.4 ind 100 m^{-3}). Luego de la primera apertura de la barra, esta especie dejó de registrarse y volvió a ser registrada en LR y MR en una ocasión puntual y en abundancia baja a finales de la primavera (M14: < 50 ind. 100 m^{-3}) (Fig. 8E). No se registraron diferencias significativas entre los sitios de muestreo ni en MR ni en LR ($p \geq 0.05$), en este último sólo fue registrada en el centro (Tabla 2).

Clytia hemisphaerica se registró a partir de finales del otoño en MR en abundancia baja (M5: < 50 ind. 100 m^{-3}). Posteriormente, a partir de la primavera, dejó de registrarse en MR y comenzó a registrarse sólo en LR, en abundancia baja (M9 y M15: < 50 ind. 100 m^{-3}) (Fig. F). Respecto a la distribución espacial, esta especie fue registrada en abundancia baja en ambos ambientes (< 50 ind. 100 m^{-3}) y no se registraron diferencias significativas entre los sitios de muestreo (KW, $p \geq 0.05$, N=90) (Tabla 2).

Respecto a los ctenóforos, la especie *Pleurobrachia pileus* fue registrada en abundancia baja en LR a inicio de otoño (M2: < 50 ind. 100 m^{-3}), durante el periodo de barra cerrada. Luego de la primera apertura de la barra (M3 y M4) dejó de registrarse (Fig. 8G). Esta especie se registró nuevamente a inicios de primavera, y alcanzó su máximo de abundancia en el segundo período de barra cerrada, previo a la tormenta de mar. Luego de la segunda apertura de la barra, la abundancia dentro de LR disminuyó y desde mediados de primavera ya no se registró (de M13 en adelante). En MR esta especie se registró a partir de finales del otoño (M5) hasta principios de la primavera (M7), periodo en el cual ocurrió un marcado aumento de su abundancia (de 240.3 ± 17.7 ind. 100 m^{-3} en M6 a 4496.0 ± 2878.3 ind. 100 m^{-3} en M7). Luego de la segunda apertura de la barra, la abundancia disminuyó en MR y a partir de mediados de primavera esta especie dejó de registrarse (de M12 en adelante) (Fig. 8G). En cuanto a la distribución espacial, esta especie presentó abundancia moderada en LR (50 a 800 ind. 100 m^{-3}) y alta en MR (800 a 6000 ind. 100 m^{-3}), aunque estadísticamente las diferencias no fueron significativas (KW, $p \geq 0.05$, N=90) (Tabla 2). No se registraron diferencias significativas en la abundancia de *P. pileus* entre los sitios de muestreo en LR ni en MR (KW, $p \geq 0.05$, N=90).

Mnemiopsis leidyi fue la especie más abundante y frecuente dentro de LR. Durante el verano 2016 e inicio de otoño (periodo de barra cerrada) ocurrió en

abundancia moderada (50 a 800 ind. 100 m⁻³) en ese ambiente. Posteriormente, cuando se abrió la barra como consecuencia de precipitaciones elevadas (otoño) y en el invierno, no se registraron individuos en LR. A partir de principios de la primavera (M7) comenzó a registrarse en abundancia moderada en LR con un máximo de abundancia a mediados de ese periodo, momento en el cual la barra estaba cerrada (M9: 435 ind. 100 m⁻³; M-W, $p=0.036$, N= 90). Unas semanas después de la segunda apertura de la barra, la abundancia disminuyó levemente (M11), pero luego aumentó alcanzando nuevamente un máximo (M12: 536.9 ± 271.6 ind. 100 m⁻³). A partir de ese momento, esta especie dejó de registrarse hasta el verano 2017 (periodo de barra cerrada), en donde volvió a ser registrada en abundancia moderada (50 a 800 ind. 100 m⁻³) (Fig. 8H). En MR, se registró sólo en una ocasión, a finales de otoño, en abundancia baja (M5: < 50 ind. 100 m⁻³). Esta especie fue significativamente más abundante en LR que en MR (K-W, $p=0.028$, N= 90), aunque no varió significativamente entre los sitios de muestreo dentro de este ambiente (KW, $p > 0.05$, N=90) (Tabla 2).

Beroe ovata fue la especie de ctenóforo menos abundante en el área. Fue registrada en LR en la primavera durante el período de barra cerrada en abundancia baja (M9: < 50 ind. 100 m⁻³). Luego de la segunda apertura de la barra, esta especie dejó de registrarse, hasta que a mediados y finales de la primavera (M12 y M13) se registró nuevamente alcanzando su máxima abundancia (M13: 31.9 ± 39.5 ind. 100 m⁻³). A finales de primavera (M14) y verano 2017 (M15), su abundancia fue baja (< 50 ind. 100 m⁻³). En MR, esta especie se registró únicamente a mediados de primavera (M12 y M13) y en abundancia baja (Fig. 8). La abundancia de *B. ovata* fue significativamente mayor en LR que en MR (K-W, $p < 0.01$), y no hubo diferencias significativas entre los sitios de muestreo (KW $p \geq 0.05$, para todos los casos) (Tabla 2).

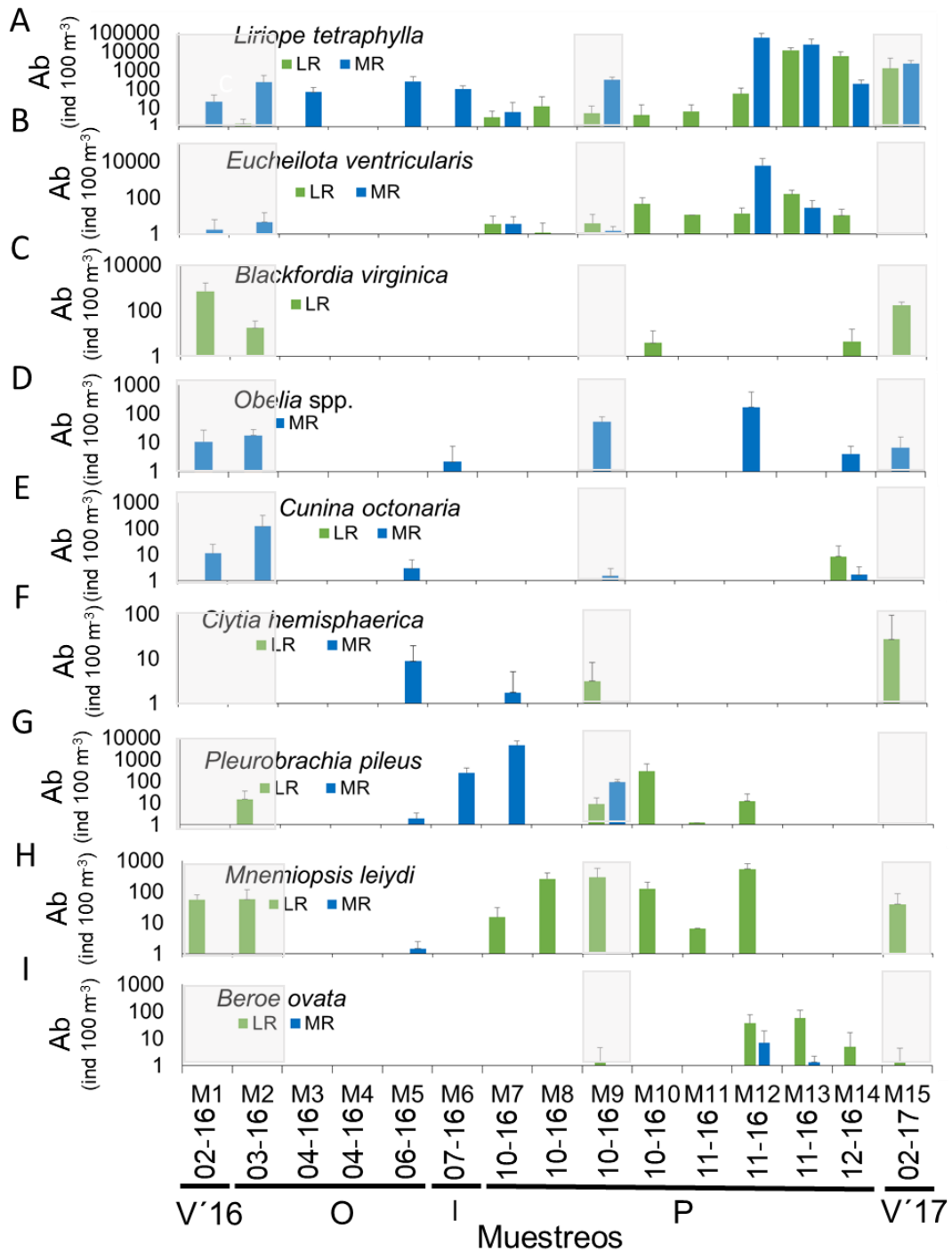
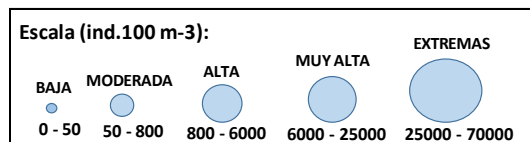


Figura 8. Dinámica temporal de la abundancia (ind. 100 m⁻³) de a) *Liriope tetraphylla* b) *Eucheilota ventricularis* c) *Blackfordia virginica* d) *Obelia* spp. e) *Cunina octonaria* f) *Clytia hemisphaerica* g) *Pleurobrachia pileus* h) *Mnemiopsis leidyi* i) *Beroe ovata* en la Laguna de Rocha (verde) y Mar adyacente (azul) a lo largo de un ciclo anual (febrero 2016 a febrero 2017) y para cada muestreo (1 a 15). Se indica con área sombreada en gris los periodos de barra cerrada y las estaciones del año como verano 2016 (V'16), otoño (O), invierno (I), primavera (P) y verano 2017 (V'17). Los ejes se encuentran logaritmizados y las escalas varían de acuerdo a los valores de abundancia de cada una de las especies.

Tabla 2. Promedios (círculos) y rangos de abundancia (ind. 100 m⁻³) para todos los taxa en cada sitio de muestreo, dentro de la Laguna de Rocha (LR) (Centro, sur, barra vieja y boya) y en el mar adyacente (MR) (serena y boca).

Taxas/ Sitio de muestreo	LR				MR	
	CENTRO	SUR	BARRA VIEJA	BOYA	SERENA	BOCA
<i>Liriope tetraphylla</i>	0 - 13770	0 - 9827	0 - 8773	0 - 26346	0 - 45620	0 - 64759
<i>Euceilota ventricularis</i>	0 - 146	0 - 173	0 - 91	0 - 209	0 - 9331	0 - 2612
<i>Blackfordia virginica</i>	0 - 180	0 - 1059	0 - 80	0 - 1729		
<i>Obelia spp.</i>					0 - 335	0 - 50
<i>Cunina octonaria</i>	0 - 17				0 - 201	0 - 22
<i>Chrysaora lactea</i>	0 - 2	0 - 3		0 - 2	0 - 6	0 - 3
<i>Clytia hemisphaerica</i>	0 - 4	0 - 55			0 - 11	0 - 7
<i>Clytia spp.</i>	0 - 4					0 - 7
<i>Proboscidactyla mutabilis</i>	0 - 0,4				0 - 0,8	0 - 16
<i>Hydractinia sp.</i>					0 - 5	0 - 2
<i>Anphinema dinema</i>		0 - 2,4				
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	0 - 435	0 - 686	0 - 207	0 - 244	0 - 1,2	
<i>Pleurobrachia pileus</i>	0 - 543	0 - 34	0 - 84	0 - 42	0 - 4164	0 - 4828
<i>Beroe ovata</i>	0 - 89	0 - 38	0 - 47	0 - 4	0 - 12	0 - 1,3



4.3 Agrupamientos de especies del zooplancton gelatinoso

El análisis de *cluster* realizado en LR permitió identificar 3 agrupamientos de las especies del zooplancton gelatinoso estudiado, con la línea de corte ubicada en 49% (Fig. 9A). El primer grupo estuvo conformado por *P. pileus* (Fig. 9A). Este ctenóforo se caracterizó por presentar abundancia excepcionalmente alta a inicios de primavera, diferenciándose de las otras especies de ctenóforo que lo hicieron en periodos posteriores. Además, fue una especie poco frecuente en LR. *Blackfordia virginica*, *B. ovata* y *M. leidyi* conformaron el segundo grupo (Fig. 9A). Estas especies fueron típicas de LR y ocurrieron fundamentalmente en los meses cálidos de finales de primavera y verano. Por último, *L. tetraphylla* y *E. ventricularis* conformaron el tercer grupo (Fig. 9A). Estas especies se caracterizaron por presentar abundancia muy alta a mediados de la primavera.

El análisis de *cluster* en MR permitió identificar 3 grupos, con la línea de corte ubicada en 34% (Fig. 9B). El primer grupo lo conformó *P. pileus* (Fig. 9B). Este ctenóforo fue una especie dominante en MR, y al igual que en LR, presentó abundancia muy elevada a principios de la primavera. *Cunina octonaria* y *Obelia* spp., conformaron el segundo grupo (Fig. 9B) asociadas al ambiente marino y máximos de abundancia en otoño-verano. Por último, el tercer grupo estuvo formado por *L. tetraphylla* y *E. ventricularis* que presentaron abundancia alta a mediados de primavera (Fig. 9B).

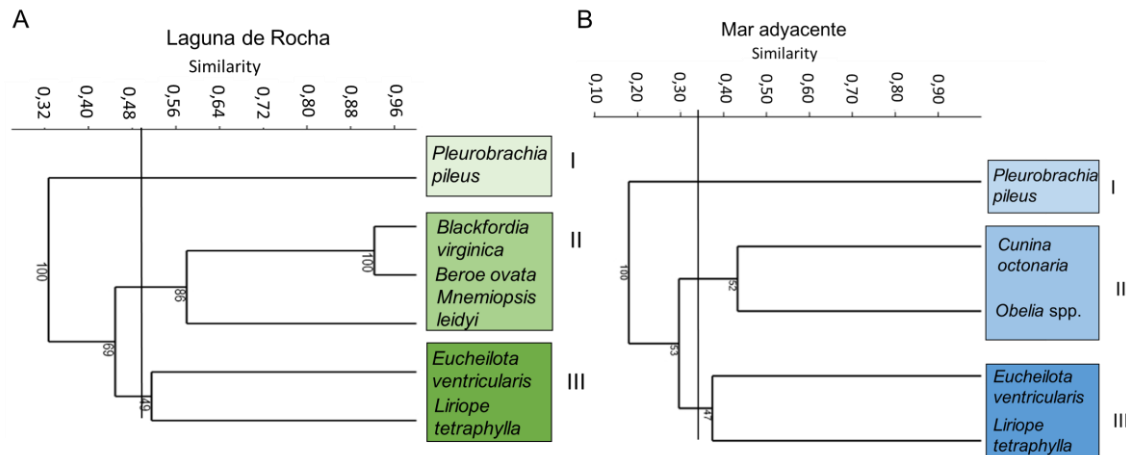


Figura 9. Dendograma obtenido del análisis de cluster de abundancias (ind. 100 m⁻³) de las distintas especies consideradas relevantes para la Laguna de Rocha (A) y para el Mar adyacente (B). Con números romanos y colores se indican los grupos establecidos en base a un 49% de similitud para LR y un 34% para MR.

4.4 Zooplancton gelatinoso y su relación con las condiciones ambientales

El CCA reveló que la variabilidad explicada por el primer eje (dimensión 1) fue del 53% y por el segundo eje (dimensión 2) el 47%. Las variables de mayor importancia fueron la salinidad (0.89) que presentó el mayor vector a lo largo del eje y, y la temperatura (0.73) que presentó el segundo mayor vector a lo largo del eje y (Fig. 10).

De acuerdo a la dimensión 1, *B. virginica*, *M. leidyi* y *B. ovata* se relacionaron positivamente con la temperatura y la clorofila-a, y negativamente con la salinidad. Por otro lado, *P. pileus*, *Obelia* spp., *L. tetraphylla* y *E. ventricularis* se relacionaron positivamente con la salinidad y negativamente con la temperatura y la clorofila-a. Dentro de éstas, *L. tetraphylla* pareció ser la más relacionada a la salinidad (Fig. 10).

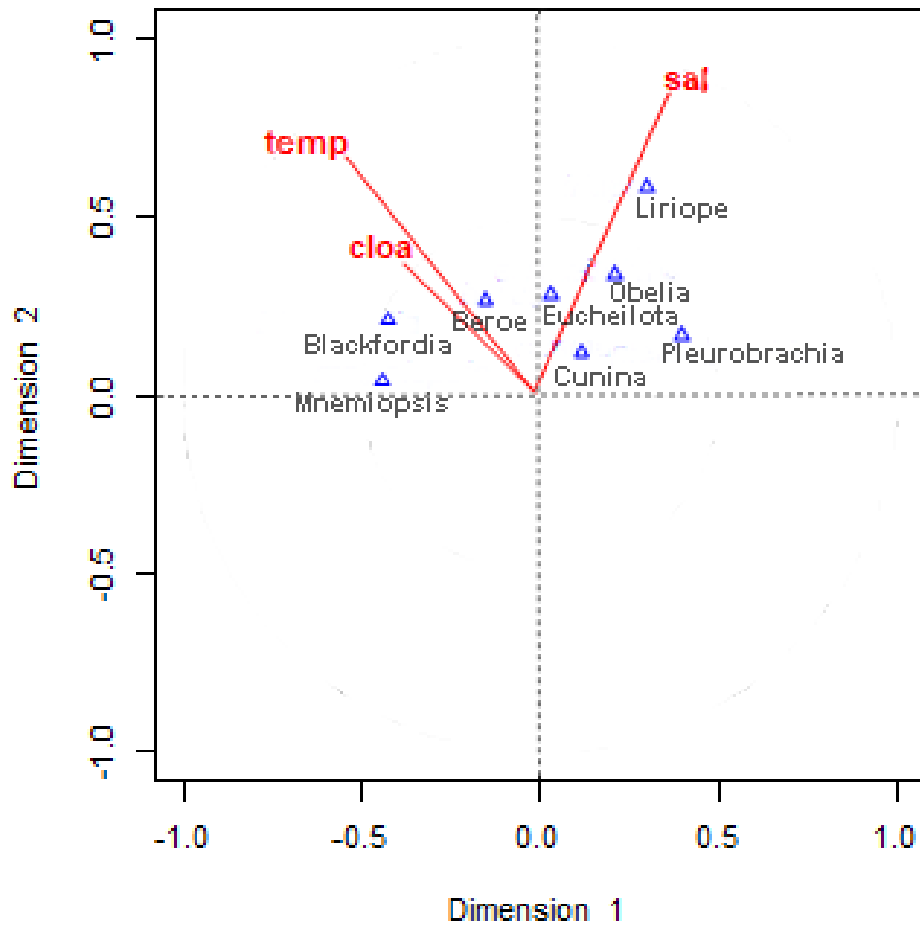


Figura 10. Diagrama en dos dimensiones del análisis de correspondencia canónica (CCA) incluyendo las variables ambientales y especies estudiadas (medusas: *Liriope tetraphylla*, *Eucheilota ventricularis*, *Obelia* spp., *Cunina octonaria*, *Blackfordia virginica* y ctenóforos: *Mnemiopsis leidy*, *Pleurobrachia pileus*, y *Beroe ovata*). Las flechas indican la posición de las variables ambientales: Temperatura (°C, Temp), Salinidad (Sal) y Clorofila-a (ug/l, Clo).

5. DISCUSIÓN

Este trabajo constituye el primer estudio de zooplancton gelatinoso para el Área Protegida Laguna de Rocha y mar adyacente, e incluye el análisis de la dinámica espacio-temporal de la abundancia de las especies de medusas y ctenóforos registradas a lo largo de las diferentes estaciones del año. A pesar de la gran similitud en las condiciones ambientales entre la Laguna de Rocha y el mar adyacente, se observaron algunas diferencias en los agrupamientos de zooplancton gelatinoso en los distintos ambientes. Se incluye, además, el primer registro de cuatro especies de hidromedusas para la zona costera de Uruguay, donde se enfatiza el hallazgo de una especie exótica potencialmente invasora.

5.1 Consideraciones taxonómicas

El Área Protegida Laguna de Rocha presentó durante este trabajo menor riqueza de especies de medusas y ctenóforos al compararla con otras lagunas y áreas costeras de Brasil y Argentina (Nogueira 2012; Martínez et al. 2015; Dutto et al. 2017). Esto puede estar relacionado a que no se cuenta con información previa sobre la composición de especies en esta área. Éste es el primer estudio en el que se presenta un análisis taxonómico de dicha comunidad para el Área Protegida Laguna de Rocha. Además, el número de especies de medusas registradas en este estudio pudo estar subestimada considerando la dificultad para identificar ciertas especies de sus respectivos géneros (*Clytia* spp., *Obelia* spp.) sin analizar su fase pólipo o datos genéticos. Un estudio reciente sobre la fauna de hidroides de la costa del departamento de Rocha, Uruguay, registró la presencia de pólipos de las especies *Obelia dichotoma* y *Clytia gracilis* (Leoni 2014) por lo que estas especies podrían ser las registradas durante este trabajo.

Hydrozoa fue la clase mejor representada dentro del grupo de las medusas (10 especies) y los órdenes Anthoathecata y Leptothecata los que presentaron mayor riqueza de especies, lo cual es frecuente en la región (Marques et al. 2003; Genzano et al. 2008a; Rodríguez et al. 2017; Dutto et al. 2017; Nogueira et al. 2018). Por otro lado, la única especie registrada de la clase Scyphozoa fue *Chrysaora lactea* y solamente fue hallada en su estadio de efira. Es poco probable que los estadios adultos de esta clase, que presentan un tamaño de campana de aproximadamente 15-20cm, sean capturados con las redes (área de boca 65cm) que tienen como objetivo individuos más pequeños. Respecto a los ctenóforos, se registraron las tres especies citadas previamente en las costas uruguayas (Leoni et al. 2014) y en las regiones costeras de Brasil y Argentina (Oliveira et al. 2007; Schiariti et al. 2015; Dutto et al. 2017; Nogueira et al. 2018).

De los resultados en esta zona de estudio, se destacan los primeros registros de las hidromedusas *P. mutabilis*, *A. dinema*, *C. octonaria* y de la hidromedusa exótica *B. virginica*. Ésta última es originaria del Mar Negro y Caspio y es considerada una especie invasora en diversas regiones estuarinas del mundo (Wintzer et al. 2013; Freire et al. 2014; Toyokawa y Fuji 2015). *Blackfordia virginica* fue registrada por primera vez en el

Atlántico Sur Occidental en la costa noreste de Brasil (Paranaguá 1963) y luego, casi cuatro décadas después, en distintos estuarios a lo largo de la costa argentina y brasileña (Genzano et al. 2006; Nogueira y Oliveira 2006; Bardi y Marques 2009; Pukanski 2011; Nogueira 2012; 2018; 2019a; 2019b). A pesar de que la especie es considerada por distintos autores como establecida en la región, se desconoce el impacto que pueda generar en las comunidades planctónicas locales (Rodríguez 2012; Nogueira 2012; Freire et al. 2014).

5.2 Variabilidad espacio-temporal del zooplancton gelatinoso

Si bien la Laguna de Rocha y el mar adyacente se diferenciaron en algunas condiciones ambientales (ej. profundidad, salinidad) y presentaron algunas especies distintivas de cada lugar, en ambos ambientes la hidromedusa *L. tetraphylla* fue dominante. Estudios previos ya han reportado alta abundancia de esta especie en aguas costeras y de plataforma de Argentina y Brasil (Mianzan y Guerrero 2000; Gaitán 2004; Pukanski 2011; Nagata et al. 2014; Nogueira et al. 2018). Esta especie se caracteriza por ser eurihalina y se establece comúnmente en los estuarios (Nogueira et al. 2018). Sin embargo, puede ser muy abundante en los sectores estuarinos externos, con mayor influencia marina, salinidades > 20 y temperaturas entre 17°C a 25°C (Pukanski 2011; Nagata et al. 2014; Martínez et al. 2015; Nascimento et al. 2018; Nogueira et al. 2018). Esto concuerda con el presente trabajo, en donde esta especie fue más abundante en el mar adyacente, siendo la salinidad una de las variables que explicó, en mayor medida, su abundancia. Entre las hidromedusas registradas, esta especie es la única que presenta ciclo de vida holoplanctónico. Es conocido que las especies holoplanctónicas pueden formar una población “seed” o remanente constituida por pocos individuos que permanecen juntos durante condiciones adversas. Esta estrategia minimiza la dispersión y, por tanto, facilita el encuentro para reproducirse durante el inicio de una estación favorable. Es durante estos periodos que se pueden producir aumentos notorios en el número de individuos (CIESM 2001; Gaitán 2004). Su desarrollo holoplanctónico, que no requiere de un sustrato específico para fijar su fase de pólipo, asociado a su gran adaptabilidad a cambios ambientales, podrían explicar su dominancia tanto en el mar como en la laguna.

Por otro lado, la medusa *B. virginica* y el ctenóforo *M. leidy* son especies asociadas a ambientes costeros (Shiganova et al. 2001a; Pukanski 2011; Freire et al. 2014) y lagunas costeras (Álvarez-Silva et al. 2003; Delpy et al. 2016). Ambas especies son eurihalinas y ocurren en las zonas internas y medias de los estuarios (Pukanski 2011; Nascimento et al. 2018; Nogueira et al. 2018). En concordancia con esto, se observó que ambas especies estuvieron asociadas a la laguna, con aguas más salobres. En el caso de *M. leidy*, tolera amplios rangos de salinidad (0.1 a 38) y se ha propuesto que dicha tolerancia podría ser una estrategia de selección de hábitat para evitar la depredación de otras especies (ej: la escifomedusa *Chrysaora quinquecirrha*) (Purcell et al. 2001).

Otras especies, que han estado asociadas a ambientes marinos, bahías y estuarios con conexión permanente, tales como *P. pileus*, *Obelia* spp. y *C. octonaria*, en este estudio, fueron especies asociadas al mar adyacente (Nagata et al. 2014; Nascimento et al. 2018). *Pleurobrachia pileus* ha sido citado en toda la plataforma de Argentina y Uruguay, aunque se han registrado mayores abundancias y frecuencias de ocurrencia en ambientes marinos, profundos y salinos (Mianzan y Guerrero 2000; Schiariti et al. 2015). Dentro de la laguna, esta especie fue encontrada en frecuencia y abundancia baja, lo que indica que las condiciones le fueron más favorables en el mar adyacente. *Obelia* spp. es definida como una especie tolerante a condiciones salobres, con alta abundancia registrada en distintas zonas costeras del Atlántico Sur Occidental (Genzano et al. 2008a; Nogueira 2012; 2018, Nascimento et al. 2018; Dutto et al. 2019). Por otro lado, es citada por algunos autores como más abundante en salinidades >20, lo cual podría explicar porque *Obelia* spp. fue una especie común en el mar adyacente (Nagata et al. 2014; Nascimento 2016). Sin embargo, en la laguna costera de Mar Chiquita, Mar del Plata, Argentina hay registros previos de grandes agregaciones de los pólipos de esta especie (Genzano et al. 2008b), por lo que, si bien *Obelia* spp. en este estudio fue registrada exclusivamente en el mar adyacente, no se descarta su ocurrencia dentro de la laguna.

En el área de estudio se observó que las condiciones ambientales y el zooplancton gelatinoso se vieron afectados por la variación estacional. En particular, se registró una sucesión de especies a lo largo del año, ya que algunas especies se asociaron al verano y otras a la primavera (Bardi y Marques 2009; Pukanski 2011). *Blackfordia virginica* y *C. octonaria* se registraron en el verano a temperaturas moderadas a altas (rango 18,6°C - 28,6°C), lo cual se condice con lo registrado en estudios previos (26-27 °C) (Bardi y Marques 2009; Pukanski 2011; Nagata et al. 2014). Además, es conocido que la reproducción de medusas de *B. virginica* mediante sus pólipos, es estimulada por salinidades bajas de entre 15 y 22 (Wintzer et al. 2011). Los pólipos de esta especie podrían encontrarse en la laguna en estado latente, por medio de estructuras de resistencia (cistos, podocistos, hidrorrizas, e hidrocaules de resistencia), hasta que las condiciones ambientales sean las adecuadas para su reproducción (Calder 1990). Aunque probar esta hipótesis requiere de estudios a futuro con metodología apropiada para la recolección de pólipos, esta idea podría explicar el hecho que, durante este estudio, *B. virginica* presentó dos máximos de abundancia: en verano 2016 y verano 2017, cuando las temperaturas fueron máximas (entre 23°C y 25°C) y las salinidades medias (entre 13 y 17).

Los picos de abundancia del zooplancton gelatinoso en primavera suelen estar asociados al aumento de los productores primarios (ej. fitoplancton) que suele ocurrir en esa época, como consecuencia de la disponibilidad de nutrientes, luz y de mayores temperaturas (Arai 1992; Nagata et al. 2014). Esta última afecta la fisiología de los organismos y es un factor clave ya que acelera el metabolismo y la reproducción de las medusas (Purcell 2005). En este estudio algunas especies de medusas como *L. tetraphylla*, *E. ventricularis*, y los ctenóforos presentaron máximos de abundancia

durante este periodo. Sin embargo, se registró una sucesión en los máximos de abundancia de estas especies. *Pleurobrachia pileus*, si bien comenzó a registrarse a finales del otoño, presentó un pico de abundancia a inicios de primavera. Esto es común en esta latitud, mientras que más hacia el sur (ej. Región norpatagónica del mar argentino) el pico suele ocurrir hacia el verano (Mianzan y Guerrero 2000, Schiariti et al. 2015). Esta especie es típica de aguas más salinas y frías ya que en el Atlántico Sur Occidental se distribuye a lo largo del mar patagónico (Mianzan 1999; Schiariti et al. 2015). Esto podría explicar que, en este trabajo, *P. pileus* no se agrupó con otras especies en el análisis de agrupamientos jerárquicos.

Dentro del grupo de las medusas *L. tetraphylla* fue la única que estuvo presente durante casi todo el periodo analizado. Esto puede estar asociado, como fue descrito previamente, a la existencia poblaciones remanentes o “seed” que toleren el invierno para poder prosperar con condiciones ambientales favorables. En efecto, el pico máximo de esta especie ocurrió a mediados de primavera al mismo tiempo que ocurrió el pico máximo de *E. ventricularis*. Probablemente, estas especies se vieron favorecidas por el aumento de temperatura y salinidad registradas en el área de estudio durante ese periodo. *Liriope tetraphylla* llegó inclusive a aumentar su abundancia cuatro órdenes de magnitud. Es conocido que abundancia alta, ya sea como resultado de agregaciones o eventos de reproducción masiva de *L. tetraphylla*, implica consecuencias drásticas para otras fracciones del zooplancton debido a su gran capacidad depredatoria (Purcell y Arai, 2001; Purcell 2005; Purcell 2012; Yilmaz 2015). *Liriope tetraphylla* se mantuvo en abundancia alta hasta el verano 2017, siendo este uno de los aspectos que diferenció los dos veranos considerados en este estudio. Es conocido que esta especie puede registrar dos o varios picos de abundancia en zonas costeras estuarinas y mantener sus poblaciones estables si se mantienen las condiciones propicias de disponibilidad de alimento y temperaturas (Gaitán 2004; Pukanski 2011).

Mnemiopsis leidyi, comenzó a ser registrada a inicios de primavera dentro de la laguna, probablemente favorecida por las temperaturas altas en este sistema somero. Además, el pico máximo de abundancia a mediados de primavera coincidió con altos valores de clorofila-a. La clorofila-a es un indicador de la productividad del sistema, y por tanto de disponibilidad de alimento, que pudo favorecer dicho crecimiento poblacional. Esto es esperable si consideramos que la temperatura óptima para su temporada de reproducción es en aguas cálidas de entre 24 y 28°C y que, en este trabajo, su abundancia fue explicada en mayor medida por la temperatura y clorofila-a (Purcell et al. 2001). Finalmente, la disminución en la abundancia de *M. leidyi* y *P. pileus* coincidió con el aumento del ctenóforo *B. ovata*, que logró establecerse dentro de la laguna hacia finales de primavera. Ésta es una especie importante a tener en cuenta ya que cumple un rol clave dentro de las poblaciones de ctenóforos. Es depredadora tanto de *M. leidyi* como de *P. pileus*. En el Mar Negro se cree que *B. ovata* es responsable de controlar las poblaciones y la invasión de *M. leidyi* (Shiganova et al. 2001a; 2001b). Por lo tanto, es esperable que cuando *B. ovata* aumenta su abundancia, provoque una

disminución en la abundancia de las otras especies de ctenóforos debido a un efecto depredatorio.

El ciclo de apertura-cierre de la barra también tuvo consecuencias en las dinámicas espacio-temporales de medusas y ctenóforos. La primera apertura de la barra causada por fuertes lluvias, generó una gran descarga de la laguna hacia el mar adyacente en concordancia con la dinámica propuesta para este ambiente (Conde 2000; 2019). El régimen hidrológico de la laguna y la periodicidad de la conexión con el mar ya ha sido reportado como un factor condicionante para las dinámicas espacio-temporales de otras comunidades en esta área (Bonilla et al. 2005; Alonso et al. 2013; Rodríguez- Gallego et al. 2015). A su vez, la primera apertura de la barra ocurrió en otoño, época en la cual comienza a generarse mayor incidencia de la pluma del Río de la Plata en la zona costera de Uruguay contribuyendo a la disminución de la salinidad (Piola et al. 2005). Por tanto, los mecanismos anteriormente descritos podrían explicar la marcada disminución de la abundancia y de especies registradas de zooplancton gelatinoso en ese momento. El efecto de la apertura de la barra fue más notorio en la laguna, en donde inmediatamente después dejaron de registrarse medusas y ctenóforos. En el mar este efecto fue más gradual, siendo que la ausencia de zooplancton gelatinoso fue evidenciada unos 15 días después de la apertura de la barra. Con respecto a la medusa invasora *B. virginica*, cabe mencionar que, la estrategia de vida que presenta un pólipo bentónico, podría explicar su presencia el verano siguiente (2017). Estos pólipos parecen haberse adaptado al ambiente de la laguna y resistido la fuerte descarga de la laguna registrada en abril 2016. Por otro lado, durante los periodos de barra abierta, se observó que algunas especies (ej. *C. hemisphaerica*, *P. pileus*) luego de registrar picos de abundancia en el mar, comenzaron a disminuir su abundancia en ese ambiente y a aumentar en la laguna. Esto podría estar relacionado a la ocurrencia de intrusiones marinas durante los periodos de barra abierta, que podrían transportar organismos hacia la laguna (Bonilla et al. 2005). Los resultados de este estudio indicarían que el intercambio de masas de agua generado por la descarga de la laguna, así como por las intrusiones marinas serían unos de los principales mecanismos condicionantes de las dinámicas espacio-temporales de la abundancia de zooplancton gelatinoso en esta área. Algunas especies (*P. pileus*, *E. ventricularis*, *L. tetraphylla*) presentan abundancia relevante en ambos ambientes. Probablemente debido a que éstas son especies adaptadas a la variabilidad ambiental que el área de estudio presenta, por lo que pueden desarrollarse adecuadamente en ambos ambientes. Esto podría explicar la presencia de agrupamientos con estas especies tanto en la laguna como en el mar adyacente.

5.3 Implicancias ecológicas del zooplancton gelatinoso en el área de estudio

El Área Protegida Laguna de Rocha y mar adyacente constituyen un ambiente altamente dinámico, con amplios rangos de salinidad, altas temperaturas y productividad durante el verano (Piccini et al. 2006; Rodríguez-Gallego et al. 2015). Estas condiciones ofrecen un ambiente propicio para que se den crecimientos poblacionales excepcionalmente altos de medusas y ctenóforos (Bardi 2011; Nascimento 2016). Las medusas consumen un amplio espectro de presas como copépodos, larvas de crustáceos, poliquetos, así como huevos, larvas y juveniles de peces (Ramírez y Zamponi 1981). Los ctenóforos predan sobre otras fracciones del zooplancton de diverso tamaño, que incluye copépodos, huevos y larvas de peces (Finenko et al. 2006; Javidpour et al. 2009) y, algunas especies, otros ctenóforos (Purcell 1991; Purcell y Arai, 2001; Shiganova et al. 2001b). Es conocido que estos organismos pueden generar grandes impactos en las comunidades del zooplancton, lo que los señala como componentes clave en la transferencia de energía hacia niveles tróficos superiores (Shiganova 1998; Gaitán 2004; Oguz et al. 2008; Yilmaz 2015). También se han reportado impactos de algunas de las especies que integran estos grupos en las pesquerías, debido a que compiten por el alimento de los estadios larvales de peces o por depredar directamente sobre ellos (Purcell y Grover 1990; Mianzan y Guerrero 2000; Lynam et al. 2006; Richardson et al. 2009).

El Área protegida Laguna de Rocha y mar adyacente es un importante sitio de reproducción y alimentación para larvas de peces de interés comercial, tales como pejerrey, lacha, corvina, anchoíta, anchoa (Vizziano et. al 2002; Machado et al. 2011). Teniendo en cuenta el importante rol que estos organismos tienen en las cadenas tróficas acuáticas, los crecimientos exponenciales de zooplancton gelatinoso podrían generar impactos en el estado de los recursos pesqueros de esta área Protegida.

Por otro lado, medusas y ctenóforos han sido reportadas como presas de diversas especies de peces, tortugas, aves y mamíferos marinos por distintos autores en otras partes del mundo (Arai 1988; 2005; Purcell y Arai, 2001) y en la región (Mianzan et al. 2001; Díaz Briz et al. 2017). Algunas especies de peces (ej. *Peprilus paru*, *Stromateus brasiliensis*) y tortugas (ej. *Dermochelys coriácea*, *Chelonia mydas*) que ocurren en la zona costera del Área protegida Laguna de Rocha utilizan el zooplancton gelatinoso como recurso alimenticio (Castell et al. 2005; Díaz Briz et al. 2017), por lo que el rol del zooplancton gelatinoso, no solo como depredadores, sino como presas, es otro punto a tener en cuenta dentro de la cadena trófica del área de estudio.

6. CONCLUSIONES

Este trabajo evaluó la dinámica espacio-temporal del zooplancton gelatinoso y su relación con distintas condiciones ambientales por primera vez en el Área protegida Laguna de Rocha y en la zona costera uruguaya. Además, se evaluó el efecto de apertura-cierre de la barra arenosa sobre esta comunidad. Se registraron 11 taxa de medusas y 3 de ctenóforos incluyendo primeros registros de cuatro especies de hidromedusas para la zona costera de Uruguay, y una especie exótica potencialmente invasora. Los resultados revelaron que *L. tetraphylla* fue la especie dominante en ambos ambientes. Asimismo, algunas especies (el ctenóforo *M. leidy* y la medusa *B. virginica*) se asociaron mayormente a la laguna con condiciones salobres, mientras que otras especies (las medusas *Obelia* spp. y *C. octonaria* y el ctenóforo *P. pileus*) estuvieron más asociadas al mar adyacente. *Liriope tetraphylla*, *P. pileus*, y *E. ventricularis*, fueron las especies que presentaron mayor adaptación a la variabilidad ambiental que caracteriza el área de estudio, ya que fueron capaces de desarrollarse adecuadamente en ambos ambientes. La primavera resultó ser el periodo en el cual se registraron mayores abundancias de ctenóforos y de algunas medusas (*L. tetraphylla*, *E. ventricularis* y *Obelia* spp.), mientras que otras medusas (*B. virginica* y *C. octonaria*) fueron típicas del verano. El ciclo de apertura-cierre de la barra, así como las dinámicas de la zona costera (ej. pluma del Río de la Plata) tuvieron consecuencias en la comunidad de zooplancton gelatinoso. A partir de la primera apertura de la barra arenosa se registró una disminución en la diversidad y la abundancia de zooplancton gelatinoso tanto en la laguna como en el mar. Por otra parte, a partir de la segunda apertura de la barra, se dieron las condiciones para que ingresaran a la laguna especies que inicialmente estaban en el mar adyacente.

7. PERSPECTIVAS

A partir de los resultados obtenidos se espera contribuir al mejor entendimiento de las dinámicas espacio-temporales del zooplancton gelatinoso en las costas uruguayas y al manejo ecosistémico del Área protegida Laguna de Rocha. En este estudio la hidromedusa exótica *B. virginica* fue registrada durante dos veranos consecutivos, inclusive luego de una gran descarga de la laguna hacia el mar. Por lo tanto, es necesario contar con monitoreos estacionales a mediano y largo plazo para evaluar el grado de establecimiento de esta especie exótica y para confirmar si la sucesión de especies registrada en este estudio ocurre todos los años.

Asimismo, los impactos a nivel ecológico de algunas especies que integran esta comunidad (Ej. *L. tetraphylla*, *M. leidy*) es otro punto de repercusión. Futuros estudios, que tengan en cuenta la ecología trófica de esta comunidad y las consecuencias en otras fracciones del zooplancton deberían llevarse a cabo para evaluar el rol como predadores y presas en la Laguna de Rocha y zona costera, así como de otros sistemas costeros y estuarinos de Uruguay.

8. BIBLIOGRAFÍA

Alfaro, M., y Clara, M. (2007). Assemblage of shorebirds and seabirds on Rocha Lagoon sandbar, Uruguay. *Ornitología Neotropical*. 18(3): 421-432.

Alonso, C., Piccini, C., Unrein, F., Bertoglio, F., Conde, D., y Pernthaler, J. (2013). Environmental dynamics as a structuring factor for microbial carbon utilization in a subtropical coastal lagoon. *Frontiers in microbiology*. 4: 1-14.

Álvarez-Silva, C., Gómez Aguirre, S., y Miranda-Arce, G. (2003) Variaciones morfológicas en *Blackfordia virginica* (Hydrozoa: Leptomedusae: Blackfordiidae) en lagunas costeras de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical* 51: 409-412.

Arai, M. (1988). Interactions of fish and pelagic coelenterates. *Canadian Journal of Zoology*. 66: 1913 – 1927.

Arai, M. (1992). Active and passive factors affecting aggregations of Hydromedusae: a review. En: Aspects of Hydrozoan Biology J. Bouillon, F. Boero, F. Cicogna, J.M.Gili and R. Hughes (Eds.). *Scientia Marina*. 56(2-3): 99-108.

Arai, M. (2005). Predation on pelagic coelenterates: a review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 85: 523 – 536.

Arancibia, H. (1988). Cluster analysis the use of a simple statistical method in the identification of groups. En *ICES Council Meeting*. Copenhagen, Denmark. 18p.

Bardi, J., y Marques, A.C., (2009). The invasive hydromedusae *Blackfordia virginica* Mayer, 1910 (Cnidaria: Blackfordiidae) in southern Brazil, with comments on taxonomy and distribution of the genus *Blackfordia*. *Zootaxa*. 2198(1): 41-50.

Bardi, J., (2011). Comunidades de hidrozoários (Cnidaria) estuarinos do sudeste e sul do Brasil. São Paulo. Tesis de Doctorado. Instituto de biociências, Universidade de São Paulo, USP 188p.

Boero, F., Bouillon, J., y Piraino, S. (1992). On the origins and evolution of hydromedusan life cycles (Cnidaria, Hydrozoa). *Sex Origin and Evolution*. 6: 59-68.

Boero, F., y Bouillon, J. (1993). Zoogeography and life cycle patterns of Mediterranean hydromedusae (Cnidaria). *Biological journal of the Linnean Society*. 48(3): 239-266.

Bouillon J. y F. Boero. (2000). Synopsis of the families and genera of the hydromedusae of the world, with a list of the worldwide species. *Thalassia Salentina*. 24: 47 – 296.

Bouillon, J., Gravili, C., Pagès, F., Gili, J.-M. y F. Boero. (2006). An introduction to Hydrozoa. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*. 194, 591 pp.

Bonilla, S., Conde, D., Aubriot, L., y Del Carmen Pérez, M. (2005). Influence of hydrology on phytoplankton species composition and life strategies in a subtropical coastal lagoon periodically connected with the Atlantic Ocean. *Estuaries*, 28(6) : 884-895.

Calder, D.R. (1990). Seasonal cycles of activity and inactivity in some hydroids from Virginia and South Carolina, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology*. 68: 442-450.

Castell, E. D., López-Mendilaharsu, M., y Izquierdo, G. (2005). Hábitos Alimentarios de Juveniles de Tortuga Verde (*Chelonia mydas*) en Cerro Verde, Rocha-Uruguay. *Anais II Jornada de Conservação e Pesquisa de Tartarugas Marinhas no Atlântico Sul Ocidental, Praia do Cassino, Brasil*. 15-18.

CIESM. (2001) Gelatinous Zooplankton outbreaks: the theory and practice. Naples, Italia, 29 de agosto a 1° de setiembre. *The Mediterranean Science Commission Workshop Series*. 14: 23-27.

Conde, D., Bonilla, S., Aubriot, L., De León, R., y Pintos, W. (1999). Comparison of the areal amount of chlorophyll a of planktonic and attached microalgae in a shallow coastal lagoon. *Hydrobiologia*. 408: 285-291.

Conde, D., Aubriot, L., y Sommaruga, R. (2000). Changes in UV penetration associated with marine intrusions and freshwater discharge in a shallow coastal lagoon of the Southern Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*. 207:19-31.

Conde, D., Aubriot, L., Bonilla, S., y Sommaruga, R. (2002). Marine intrusions in a coastal lagoon enhance the negative effect of solar UV radiation on phytoplankton photosynthetic rates. *Marine Ecology Progress Series*. 240: 57-70.

Conde, D., Solari, S., de Álava, D., Rodríguez-Gallego, L., Verrastro, N., Chreties, C., y Vitancurt, J. (2019). Ecological and social basis for the development of a sand barrier breaching model in Laguna de Rocha, Uruguay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 219: 300-316.

Cornelius, P. (1992). Medusa loss in letolid Hydrozoa (Cnidaria), hydroid rafting, and abbreviated life cycles among their remote-island faunae: an interim review. En: Bouillon,

J., Boero, F., Cicogna, F., Gili J.M. y R.G. Hughes (Eds.). Aspects of Hydrozoan Biology. *Scientia Marina*. 56 (2-3): 245 – 261.

Delpy, F., Albouy-Boyer, S., Pagano, M., Thibault, D., Blanchot, J., Guilhaumon, F., y Bonnet, D. (2016). Identifying the drivers of abundance and size of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Northwestern Mediterranean lagoons. *Marine environmental research*. 119: 114-125.

Díaz Briz, L., Sánchez, F., Marí, N., Mianzan, H., y Genzano, G. (2017). Gelatinous zooplankton (ctenophores, salps and medusae): an important food resource of fishes in the temperate SW Atlantic Ocean. *Marine Biology Research*. 13(6): 630-644.

Dutto, M. S., Genzano, G. N., Schiariti, A., Lecanda, J., Hoffmeyer, M. S., y Pratolongo, P. D. (2017). Medusae and ctenophores from the Bahía Blanca Estuary and neighboring inner shelf (Southwest Atlantic Ocean, Argentina). *Marine Biodiversity Records*. 10(1): 14.

Dutto, S., Chazarreta, J., Rodríguez, S., Schiariti, A., Díaz-Briz, L., y Genzano, G. (2019). Macroscale abundance patterns of hydromedusae in the temperate Southwestern Atlantic (27°–56° S). *PloS one*. 14(6): 217.

Failla Siquier, G. (2006). Zooplankton gelatinoso de la costa uruguaya. En: Menafrá R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F, Conde D, editors. *Bases para la Conservación y el Manejo de la Costa Uruguaya*. Montevideo. 97–103.

Failla Siquier, G. (2014). Hallazgo de la medusa *Bougainvillia pagesi* (CNIDARIA, HYDROZOA, ANTHOTHECATA) parasitada con metacercarias de *Monascus filiformis* (DIGENEA, FELLODISTOMIDAE) en el estuario del Río de la Plata, Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*. 23: 43-47.

Finenko, G. A., Kideys, A. E., Anninsky, B. E., Shiganova, T. A., Roohi, A., Tabari, M. R., y Bagheri, S. (2006). Invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea: feeding, respiration, reproduction and predatory impact on the zooplankton community. *Marine Ecology Progress Series*. 314: 171-185.

Freire M., Genzano, N., Neumann-Leitão, S., y Pérez, D. (2014). The non-indigenous medusa *Blackfordia virginica* (Hydrozoa, Leptothecata) in tropical Brazil: 50 years of unnoticed presence. *Biological Invasions*. 16: 1–5.

Gaitán, E. N. (2004). Distribución, abundancia y estacionalidad de *Liriope tetraphylla* (Hydromedusae) en el Océano Atlántico Sudoccidental y su rol ecológico en el estuario

del Río de la Plata. Tesis de grado, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 42 p.

Genzano, G., Mianzan, H., Acha, M., y Gaitán, E. (2006). First record of the invasive medusa *Blackfordia virginica* (Hydrozoa: Leptomedusae) in the Río de la Plata estuary, Argentina-Uruguay. *Revista Chilena de Historia Natural*. 79(2): 257-261.

Genzano, G., Mianzan, H., y Bouillon, J. (2008a). Hydromedusae (Cnidaria: Hydrozoa) from the temperate southwestern Atlantic Ocean: a review. *Zootaxa*. (1750): 1-18.

Genzano, G., Mianzan, H., Diaz-Briz, L., y Rodríguez, C. (2008b). On the occurrence of *Obelia* medusa blooms and empirical evidence of unusual massive accumulations of *Obelia* and *Amphisbetia* hydroids on the Argentina shoreline. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 36(2): 301-307.

Gusmão, L. M. O., Díaz, X. F. G., Melo, M., Schwamborn, R., y Neumann-Leitão, S. (2015). Jellyfish diversity and distribution patterns in the tropical Southwestern Atlantic. *Marine Ecology*. 36(1): 93-103.

Haddock, S. H. (2004). A golden age of gelata: past and future research on planktonic ctenophores and cnidarians. *Hydrobiologia*. 530 (1-3): 549-556.

Ivanov, V. P., Kamakin, A. M., Ushivtzev, V. B., Shiganova, T., Zhukova, O., Aladin, N., y Dumont, H. J. (2000). Invasion of the Caspian Sea by the comb jellyfish *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora). *Biological Invasions*. 2(3): 255-258.

Javidpour, J., Molinero, J. C., Lehmann, A., Hansen, T., y Sommer, U. (2009). Annual assessment of the predation of *Mnemiopsis leidyi* in a new invaded environment, the Kiel Fjord (Western Baltic Sea): a matter of concern?. *Journal of Plankton Research*. 31(7): 729-738.

Leoni, V. (2014). Fauna de hidroides (Cnidaria: Hydrozoa) de la Coronilla-Cerro Verde (Rocha, Uruguay): primer inventario y posibles mecanismos de dispersión. Tesis de grado. Universidad de la República, Uruguay, 58p.

Leoni, V., González, S., Scarabino, F., Fabiano, G., Rubio, L., Stampar, S. N., y Oliveira, O. M. (2014) Frágiles, luminosos y voraces: ctenóforos (ctenophora) en aguas uruguayas. En: *II Jornadas Interdisciplinarias en Biodiversidad y Ecología, Rocha, Uruguay*. 47-48.

Leoni, V., González, S., Ortega, L., Scarabino, F., Siquier, G. F., Dutra, A., y Stampar, S. N. (2016). *Tamoya haplonema* (Cnidaria: Cubozoa) from Uruguayan and adjacent

waters: oceanographic context of new and historical findings. *Marine Biodiversity Records*. 9(1): 92.

Leps J, Smilauer P. 2003. *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. Cambridge: Cambridge University Press. p: 269.

Lynam, C. P., Gibbons, M. J., Axelsen, B. E., Sparks, C. A., Coetzee, J., Heywood, B. G., y Brierley, A. S. (2006). Jellyfish overtake fish in a heavily fished ecosystem. *Current biology*. 16(13): R492-R493.

Machado, I., Conde, y Rodríguez-Graña, L. (2011). Composition and spatial distribution of ichthyoplankton in intermittently-open coastal lagoons of Uruguay. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*. 6(3): 237-243.

Marques, A. C., Morandini, A. C., y Migotto, A. E. (2003). Synopsis of knowledge on Cnidaria Medusozoa from Brazil. *Biota Neotropica*. 3(2): 1-18.

Martínez, T., Costa, B., y Miyashita, L. (2015) Diversity of gelatinous zooplankton (Cnidaria, Ctenophora, Chaetognatha and Tunicata) from the Cananéia-Iguape Estuarine System (São Paulo, Brazil). *Proceedings of the XVI COLACMAR and XVI Senalmar*, Santa Marta, Colombia. p 35.

Marambio, M., López, L., Fuentes, V., y Gili, J. M. (2013). Guía de identificación y tratamiento de picaduras de medusas y otros organismos gelatinosos de la costa mediterránea española. CSIC - Instituto de Ciencias del Mar (ICM), España. 44p.

Mianzan, H.W. (1986). *Beroe ovata* en aguas de la Bahía Blanca, Argentina (Ctenophora) en aguas de la Bahía Blanca, Argentina (Ctenophora). *Spheniscus*. 29 – 32.

Mianzan, H.W. y P.F.S. Cornelius. (1999). Cubomedusae and Scyphomedusae. En: D. Boltovskoy (Ed.). *South Atlantic Zooplankton*. Leiden, Backhuys Publishers. 513 – 559.

Mianzan H.W. (1999). Ctenophora. En: D. Boltovskoy (Ed.). *South Atlantic Zooplankton*. Leiden, Backhuys Publishers. 513 – 559.

Mianzan, H. W., y Guerrero, R. A. (2000). Environmental patterns and biomass distribution of gelatinous macrozooplankton. Three study cases in the South-western Atlantic Ocean. *Scientia Marina*. 64 (S1): 215-224.

Mianzan, H.W., Pájaro, M., Álvarez Colombo, G. y A. Madirolas (2001). Feeding on survival food: gelatinous plankton as a source of food for anchovies. *Hydrobiologia*. 451: 45 – 53.

Mianzan, H. W., Martos, P., Costello, J. H., y Guerrero, R. A. (2010). Avoidance of hydrodynamically mixed environments by *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) in open-sea populations from Patagonia, Argentina. *Jellyfish Blooms: New Problems and Solutions*. 113-124.

Mills, C. E. (1984). Density is altered in hydromedusae and ctenophores in response to changes in salinity. *The Biological Bulletin*. 166(1): 206-215.

Moreno, Ana., Outerelo, R., Ruiz, E., Aguirre, J., Almodóvar, A., Alonso, J., Benito, J., Arillo, A., y Cano, J. (2011). Prácticas de Zoología. Estudio y diversidad de los Cnidarios y Ctenóforos. Ficha de asignatura–Grado en Biología. Seminarios. Volumen 1. p 8.

Nascimento, L. (2016). Hidrozoários planctônicos do complexo estuarino de Paranaguá-Brasil. Tesis de Maestría del Programa de Pos-Graduación en Sistemas Costeros y Oceánicos. Universidad Federal de Paraná, Brasil. 118p.

Nascimento, L. S., Júnior, M. N., Viana, E. M., y Bersano, J. G. F. (2018). Biodiversity of planktonic hydrozoans from a subtropical estuary: evidence of assemblage structure change. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 99(3): 551-562.

Nagata, R. M., Júnior, M. N., Brandini, F. P., y Haddad, M. A. (2014). Spatial and temporal variation of planktonic cnidarian density in subtropical waters of the Southern Brazilian Bight. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 94(7): 1387-1400.

Norbis, W., y Galli, O. (2004). Hábitos de alimentación del lenguado *Paralichthys orbignyanus* (Valenciennes, 1842) en una laguna costera somera del Atlántico Sur: Rocha, Uruguay. *Ciencias marinas*. 30(4): 619-626.

Nogueira Jr, M., y Oliveira, J. S. (2006). *Moerisia inkermanica* Paltchikowa-Ostroumova (Hydrozoa; Moerisidae) e *Blackfordia virginica* Mayer (Hydrozoa; Blackfordiidae) na Baía de Antonina, Paraná, Brasil. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*. 1(1): 35-42.

Nogueira, M. (2012). Gelatinous zooplankton fauna (Cnidaria, Ctenophora and Thaliacea) from Baía da Babitonga (southern Brazil). *Zootaxa*. 3398(1): 1-21.

- Nogueira, M., y Brandini, F. P. (2018). Community structure and spatiotemporal dynamics of the zooplankton in the South Brazilian Bight: a review. In *Plankton Ecology of the Southwestern Atlantic*. 149-170.
- Nogueira, M., da Costa, B. S. P., Martinez, T. A., Brandini, F. P., y Miyashita, L. K. (2019a). Diversity of gelatinous zooplankton (Cnidaria, Ctenophora, Chaetognatha and Tunicata) from a subtropical estuarine system, southeast Brazil. *Marine Biodiversity*. 49(3): 1283-1298.
- Nogueira, M., y Costa, M. D. (2019b). Zooplâncton da Baía da Babitonga e plataforma continental adjacente: diagnóstico e revisão bibliográfica. *Revista CEPSUL-Biodiversidade e Conservação Marinha*. 8: 201-900.
- Oguz, T., Fach, B., y Salihoglu, B. (2008). Invasion dynamics of the alien ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its impact on anchovy collapse in the Black Sea. *Journal of Plankton Research*. 30(12): 1385-1397.
- Olagüe, G., Failla Siquier, G., Mianzan, H., Saldaña, J. (1990). Relación entre la Distribución de Vientos y la Aparición de Scyphomedusae en el Puerto de Punta del Este (R. O. del Uruguay). *Revista Geofísica*. 33: 69-73.
- Oliveira, O. M. P. D., Mianzan, H., Migotto, A. E., y Marques, A. C. (2007). Identification key for the ctenophores from Brazilian coast. *Biota Neotropica*. 7(3): 341-350.
- Ortega, L., y Martínez, A. (2007). Multiannual and seasonal variability of water masses and fronts over the Uruguayan shelf. *Journal of Coastal Research*. 618-629.
- Paranaguá, M.N. (1963). Sobre uma nova ocorrência de *Blackfordia virginica* Mayer, 1910 e *Ostrumovia inkermanica* Hadzi (1928) (Hydromedusae). *Trabalhos do Instituto de Biologia Marítima e Oceanografia*. Universidade do Recife. 5-6: 141 – 145.
- Parsons, T. R. (1984). *A manual of chemical y biological methods for seawater analysis*. Pergamon Press, Oxford. 173 p.
- Piccini, C., Conde, D., Alonso, C., Sommaruga, R., y Pernthaler, J. (2006). Blooms of single bacterial species in a coastal lagoon of the southwestern Atlantic Ocean. *Applied and Environmental Microbiology*. 72(10): 6560-6568.
- Piola, A. R., Matano, R. P., Palma, E. D., Möller Jr, O. O., y Campos, E. J. (2005). The influence of the Plata River discharge on the western South Atlantic shelf. *Geophysical Research Letters*. 32(1).

Pukanski, L. (2011) Dinâmica populacional das hidromedusas *Liriope tetraphylla* (Trachymedusae) e *Blackfordia virginica* (leptothecata) na Baía da Babitonga. Tesis de Maestría. Universidade Federal do Paraná, Paraná, Brazil. p: 51.

Purcell, J. E., y Grover, J. J. (1990). Predation and food limitation as causes of mortality in larval herring at a spawning ground in British Columbia. *Marine Ecology Progress Series*. 55-61.

Purcell, J. E. (1991). A review of cnidarians and ctenophores feeding on competitors in the plankton. *Coelenterate Biology: recent research on Cnidaria and ctenophore*. Springer, Dordrecht. 335-342.

Purcell, J. E. (1992). Effects of predation by the scyphomedusan *Chrysaora quinquecirrha* on zooplankton populations in Chesapeake Bay, USA. *Marine Ecology-progress Series*. 87: 65-65.

Purcell, J. E., y Arai, M. N. (2001). Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: a review. *Hydrobiologia*. 451(1-3): 27-44.

Purcell, J. E., Shiganova, T., Decker, M., y Houde, E. (2001). The ctenophore *Mnemiopsis* in native and exotic habitats: US estuaries versus the Black Sea basin. *Hydrobiologia*. 451(1-3): 145-176.

Purcell, J. E. (2005). Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 85(3): 461-476.

Purcell, J. E. (2012). Jellyfish and ctenophore blooms coincide with human proliferations and environmental perturbations. *Annual Review of Marine Science*. 4: 209-235.

Ramírez, F.C. y M.O. Zamponi. (1981). Hydromedusae. En: Boltovskoy, D. (Ed.), Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. INIDEP, Mar del Plata, Argentina. 443 – 469.

Richardson, A. J., Bakun, A., Hays, G. C., y Gibbons, M. J. (2009). The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends in ecology and evolution*. 24(6): 312-322.

Rodríguez, C. (2012). Hidromedusas del Atlántico Sudoccidental: Biodiversidad y Patrones De Distribución. Tesis de doctorado, Universidad nacional de Mar del Plata, Argentina: 199 pp.

Rodríguez, C., Marques, A. C., Mianzan, H. W., Tronolone, V. B., Migotto, A. E., y Genzano, G. N. (2017). Environment and life cycles influence distribution patterns of hydromedusae in austral South America. *Marine Biology Research*. 13(6): 659-670.

Rodríguez-Gallego, L., Sabaj, V., Masciadri, S., Kruk, C., Arocena, R., y Conde, D. (2015). Salinity as a major driver for submerged aquatic vegetation in coastal lagoons: a multi-year analysis in the subtropical Laguna de Rocha. *Estuaries and coasts*. 38(2): 451-465.

Rodríguez-Graña, L., Calliari, D., Conde, D., Sellanes, J., y Urrutia, R. (2008). Food web of a SW Atlantic shallow coastal lagoon: spatial environmental variability does not impose substantial changes in the trophic structure. *Marine Ecology Progress Series*. 362: 69-83.

Schiariti, A., Betti, P., Dato, C., Leonarduzzi, E., Carrizo, S., Rodríguez, C., y Genzano, G. N. (2015). Medusas y ctenóforos de la región norpatagónica I: diversidad y patrones de distribución. *INIDEP, Dirección de Pesquerías Demersales*. 17p.

Schiariti, A., Dutto, M. S., Pereyra, D. Y., Siquier, G. F., y Morandini, A. C. (2018). Medusae (Scyphozoa and Cubozoa) from southwestern Atlantic and Subantarctic region (32-60 S, 34-70 W): species composition, spatial distribution and life history traits. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 46(2).

Shiganova, T. (1998). Invasion of the Black Sea by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and recent changes in pelagic community structure. *Fisheries Oceanography*. 7(3-4): 305-310

Shiganova, T., Mirzoyan, Z., Studenikina, E., Volovik, S., Siokou-Frangou, I., Zervoudaki, S., y Dumont, H. (2001a). Population development of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi*, in the Black Sea and in other seas of the Mediterranean basin. *Marine biology*. 139(3): 431-445.

Shiganova, T. A., Bulgakova, Y. V., Volovik, S. P., Mirzoyan, Z. A., y Dudkin, S. I. (2001b). The new invader *Beroe ovata* Mayer 1912 and its effect on the ecosystem in the northeastern Black Sea. *Jellyfish Blooms: Ecological and Societal Importance*. 187-197.

Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. (1969). *Biometría*. Ed. Blume. Barcelona, España. 587p.

Toyokawa, M. y Fujii, N. (2015). First record of two invasive hydromedusae *Maeotias marginata* (Modeer, 1791) (Hydrozoa: Limnomedusae) and *Blackfordia virginica* Mayer, 1910 (Hydrozoa: Leptomedusae) in Japan. *Plankton and Benthos Research*. 10(4): 215-219.

Verocai, J. E., Nagy, G. J., & Bidegain, M. (2016). Sea-level trends along freshwater and seawater mixing in the Uruguayan Rio de la Plata estuary and Atlantic Ocean coast. *International Journal of Marine Science*. Vol 6.

Vizziano, D., Forni, F., Saona, G., & Norbis, W. (2002). Reproduction of *Micropogonias furnieri* in a shallow temperate coastal lagoon in the southern Atlantic. *Journal of Fish Biology*.61: 196-206.

Wintzer, A. P., Meek, M. H., Moyle, P. B., & May, B. (2011). Ecological insights into the polyp stage of non-native hydrozoans in the San Francisco Estuary. *Aquatic ecology*. 45(2): 151-161.

Wintzer AP, Meek MH, y Moyle PB (2013) Abundance, size, and diel feeding ecology of *Blackfordia virginica* (Mayer, 1910), a nonnative hydrozoan in the lower Napa and Petaluma Rivers, California (USA). *Aquatic Invasions*. 8: 147–156

Yilmaz, I. N. (2015). Collapse of zooplankton stocks during *Liriope tetraphylla* (Hydromedusa) blooms and dense mucilaginous aggregations in a thermohaline stratified basin. *Marine Ecology*. 36(3): 595-610.

9. ANEXO

Tabla 1. Listado de las medusas y los ctenóforos registrados en la Laguna de Rocha y el ambiente marino adyacente durante este estudio. Criterio taxonómico según Worms (<http://www.marinespecies.org/>)

Phylum Cnidaria

Subphylum Medusozoa

Clase Hydrozoa

Subclase

Hydroidolina

Orden Anthoathecata

Fam. Hydractiniidae

Género *Hydractinia* sp.

Fam. Proboscidactylidae

Proboscidactyla mutabilis

Fam. Pandeidae

Amphinema dinema

Orden Leptothecata

Fam. Blackfordiidae

Blackfordia virginica

Fam. Campanulariidae

Clytia hemisphaerica

Género *Obelia* spp.

Fam. Lovenellidae

Eucheilota ventricularis

Subclase

Trachylinae

Orden Limnomedusae

Fam. Geryoniidae

Liriope tetraphylla

Orden Narcomedusae

Fam. Cuninidae

Cunina octonaria

Clase Scyphozoa

Orden Semaestomeae

Fam. Pelagiidae

Chrysaora lactea

Phylum Ctenophora

.Clase Tentaculata

Orden Lobata

Fam. Bolinopsidae

Mnemiopsis leidyi

Orden Cydippida

Fam. Pleurobrachiidae

Pleurobrachia pileus

Clase Nuda

Orden Beroida

Fam. Beroidae

Beroe ovata

10. GLOSARIO

Velo. Pliegue horizontal que se proyecta hacia el interior desde el margen umbrelar, dejando un orificio central y circular, la abertura velar. El velo sirve en la propulsión y la orientación de la medusa, actúa como un diafragma fotográfico, durante la natación, la medusa puede ajustar el diámetro de su abertura, que puede ser tan ancha como el paraguas o casi cerrada.

Umbrela. Cuerpo principal de medusa, excluyendo manubrio y tentáculos; En general se asemeja a una campana o un paraguas. La superficie externa, generalmente convexa, es la superficie exumbrelar (exumbrela); la superficie cóncava interior es la superficie subumbrelar (subumbrela), la concavidad es la cavidad subumbrelar. El borde de la umbrela es el margen umbrelar.

Cnidocistos. Orgánulo punzante característico del Phylum Cnidaria. Consiste en una cápsula de doble pared, secretada por una célula particular llamada cnidocito. Los cnidocistos se utilizan para la captura de presas, la defensa y el apego. Se sabe que están bajo control nervioso.

Cnidocito. Tipo de célula especializada, generalmente ubicadas en el ectodermo. Consiste en un núcleo basal, un cnidocil distal y paredes celulares con raíces de soporte. Típicamente concentrado en los tentáculos.

Mesoglea. Una sustancia no celular que se encuentra entre el ectodermo y el endodermo; forma la masa gelatinosa de la umbrela y una capa similar a la laminilla (mesolamella) en formas polipoideas.

Estrobilación. El corte vegetativo sucesivo de una secuencia de nuevos individuos de un extremo de un individuo padre. En escifomedusas, las efitas son estrobilados de un escifistoma.

Efitas. La medusa inmadura de escifomedusas, liberada del escifistoma.

Escifistoma. La etapa sésil, polipoide en el ciclo de vida de una escifomedusa.

Celenterón Cavidad digestiva simple que actúa como una garganta, estómago e intestino con una abertura para la boca y el ano.

Ropalia. Órgano pequeño, aproximadamente cilíndrico, ubicado típicamente en una hendidura en el margen, o en un nicho o foso en el lado de la campana. La mayoría admite receptores de luz y órganos que detectan movimientos y posturas.

Ocelos. (pl. ocelli) Fotorreceptor multicelular. Manchas redondas, oblongas o alargadas, negras, marrones, amarillas o rojas, que consisten en una pequeña masa o cúpula de células pigmentadas asociadas con células nerviosas.

Estatocistos. Órgano de sentido marginal de equilibrio desarrollado en el velo y completamente ectodérmico.

Pedalia. En cubomedusas, son una extensión del borde inferior de la campana en cada esquina, que sostiene el tentáculo (s).

Ciclo Holoplanctónico. Ciclo de vida completamente pelágico, sin fase bentónica.

Ciclo Meroplanctónico. Ciclo de vida que incluye una fase pelágica y otra bentónica.