

**Efectos del polipoide de *Cunina octonaria*
(Hydrozoa, Narcomedusae) como parásito de
Liriope tetraphylla (Hydrozoa, Trachymedusae)
en la costa del Río de la Plata (Maldonado,
Uruguay).**



Florencia Castiglioni

**Tesis de grado
Licenciatura en Ciencias Biológicas**

**Efectos del polipoide de *Cunina octonaria*
(Hydrozoa, Narcomedusae) como parásito de
Liriope tetraphylla (Hydrozoa, Trachymedusae)
en la costa del Río de la Plata (Maldonado,
Uruguay).**

Florencia Castiglioni
f.castiglioni17@gmail.com

Orientadora: Lic. Gabriela Failla Siquier (Sección Zoología de Invertebrados, Facultad de Ciencias)

Co-orientador: Lic. Rodrigo Ponce de León (Sección Zoología de Invertebrados, Facultad de Ciencias)

Miembros del tribunal
Lic. Gabriela Failla Siquier
Dr. F. Alejandro Puente-Tapia
Dra. Jenny C. Saldaña

Resumen

En este trabajo se evaluó la asociación parasitaria entre dos hidromedusas: *Liriope tetraphylla* y *Cunina octonaria*, y su relación con las condiciones ambientales en el área comprendida entre los balnearios de Playa Verde y Las Flores, Departamento de Maldonado, Uruguay durante el período primavera-verano de los años 2016 - 2019. Dicha zona costera está influenciada por la Corriente cálida de Brasil, Corriente fría de Malvinas y la descarga del Río de la Plata, determinando variaciones de salinidad y temperatura que condicionan la distribución del zooplancton gelatinoso. Los muestreos se realizaron una vez por semana con ayuda de una red de mano (1 mm de malla) mediante arrastres horizontales en la superficie por un tiempo de 30 minutos. Se registró la temperatura y la salinidad de cada muestreo. Se identificaron seis especies de hidromedusas, dos de escifomedusas y dos de ctenóforos. *Liriope tetraphylla* fue la especie más abundante, seguida por *Eucheilota maculata* y *Clytia hemisphaerica*, el resto de las especies se registraron ocasionalmente durante los meses muestreados. Sólo *L. tetraphylla* fue parasitada por *C. octonaria*. Los individuos de *L. tetraphylla* fueron medidos (talla umbrelar) y sexados, se les determinó el índice de vacuidad y se cuantificó el número de parásitos mediante los índices parasitológicos de prevalencia, intensidad y abundancia. Los resultados indicaron que la talla de *L. tetraphylla* osciló entre 1 a 13 mm, con una media de 3 mm. En octubre de 2017 y 2018 se registraron las tallas más grandes. Sólo el 11% de las medusas de *L. tetraphylla* presentaron las gónadas desarrolladas: 37 machos y 21 hembras. El índice de vacuidad fue de 100% debido a que la totalidad de los estómagos estaban vacíos. Se registró una correlación positiva entre la abundancia de parásitos con la temperatura del agua. La prevalencia de parásitos total fue de 8%. La intensidad parasitaria fue mayor en las medusas con tallas entre 2 y 4 mm, la máxima fue de 24 brotes y la mínima de 1 brote de *C. octonaria* por hospedador. Se registraron cinco medusas de *L. tetraphylla* parasitadas con trematodos digeneos en la mesoglea, además de presentar parásitos de *C. octonaria*. Los efectos del polipoide de *C. octonaria* sobre la medusa de *L. tetraphylla* se manifestaron por: la ausencia de gónadas en la mayoría de las medusas parasitadas producida por la reabsorción de los tejidos reproductivos del hospedador debido a la falta de alimento o por el efecto de la castración parasitaria, y por la ausencia de contenido estomacal ya que los polipoides y medusoides de *C. octonaria* obstruyen el manubrio, impidiendo la ingestión de alimentos. El presente estudio, representa el primer trabajo de investigación que describe la asociación parasítica entre dos medusas, *L. tetraphylla* y *C. octonaria* para Uruguay.

Agradecimientos

A mi tutora Gabriela Failla Siquier y a mi co-orientador Rodrigo Ponce de León por compartir sus conocimientos y experiencias conmigo, por la paciencia, la dedicación y la buena onda durante todo el proceso de esta tesis.

A los miembros del tribunal, Alejandro Puente-Tapia, Jenny Saldaña y Gabriela Failla Siquier por su tiempo invertido para mejorar esta tesis.

A mis compañeros y amigos de Facultad: Mauro Martínez, Camila Ruíz y Natalia Montaldo, por su aguante, sus consejos y esas largas charlas y caminatas por la capital. A Mariana por todos estos años de amistad, por estar en las buenas y en las malas, por esas charlas eternas donde hablamos de todo y se nos pasan las horas sin darnos cuenta.

A Facundo por apoyarme estos años juntos, soportar mi mal humor y sacarme siempre una sonrisa en los momentos difíciles.

A mi familia por su cariño y su buena onda. Principalmente, a mis padres y mi hermano por su amor incondicional, por el apoyo constante en todo lo que quería hacer y por siempre darme para adelante cuando bajaba los brazos, hicieron que los momentos de estrés durante la carrera fueran más llevaderos.

A ti abuelita hermosa, que nos estas cuidando desde el cielo. 

Índice

1. Introducción	6
1.1 Generalidades	6
1.2 Asociaciones interespecíficas.....	7
1.3 Importancia socio-económica de las medusas	8
1.4 Hidromedusas	10
1.4.1 Ciclos de vida	11
1.4.2 Variaciones de los ciclos de vida	12
1.4.3 Dispersión.....	13
1.4.4 Características de las medusas estudiadas	14
<i>Liriope tetraphylla</i>	14
<i>Cunina octonaria</i>	14
Interacción entre <i>Liriope tetraphylla</i> y <i>Cunina octonaria</i>	16
2. Hipótesis	18
3. Objetivos.....	19
4. Materiales y Métodos	20
4.1 Área de estudio	20
4.2 Recolección y procesamiento de las muestras	20
4.3 Análisis de datos	22
5. Resultados.....	25
5.1 Caracteres morfológicos de <i>Liriope tetraphylla</i>	31
5.1.1 Gónadas	31
5.1.2 Manubrio.....	32
5.1.3 Análisis estomacal	32
6. Discusión	33
7. Conclusiones	40
8. Perspectivas	42
9. Bibliografía.....	43
10. Anexo	54
11. Glosario	56

1. Introducción

1.1 Generalidades

El Phylum Cnidaria es un diverso grupo de organismos casi exclusivamente marinos, relativamente simples que incluye hidroides, medusas, corales y anémonas de mar (Daly *et al.*, 2007, Genzano *et al.*, 2014). Los miembros del Phylum se dividen en dos Subphyla: Anthozoa y Medusozoa: dentro del subphylum Anthozoa se encuentra la clase Anthozoa representada exclusivamente por formas pólipo, mientras que el subphylum Medusozoa se divide en cuatro clases: Cubozoa (cubomedusas), Hydrozoa (hidromedusas), Scyphozoa (escifomedusas) y Staurozoa (estauromedusas), las cuales presentan fase medusa y pólipo en su ciclo de vida (Boero *et al.*, 1992; Collins, 2002; Marques & Collins, 2004; Daly *et al.*, 2007; Hamner & Dawson, 2009).

El número de especies a nivel mundial es de más de 3900 (incluyendo hidroides, sifonóforos y medusas), teniendo en cuenta las especies marinas y dulceacuícolas. De ellas, la mayor riqueza específica está representada por las hidromedusas (Bouillon *et al.*, 2006). Junto con los Phyla Ctenophora, Chaetognatha y Tunicata, las medusas (Cnidaria) forman parte de un grupo funcional denominado “plancton gelatinoso”, los cuales se caracterizan por su fragilidad, cuerpo transparente y estado planctónico (Raskoff *et al.*, 2003; Haddock, 2004; Nogueira *et al.*, 2018).

Los cnidarios presentan un tipo de célula diagnóstica denominada cnidocito*, que consiste en una cápsula y un filamento enrollado en su interior (Brusca & Brusca, 2005); la diversidad morfológica de este tipo celular ha resultado útil para su caracterización taxonómica (Östman, 2000; Kass-Simon & Scappaticci, 2002; Marques & Collins, 2004; Haddad *et al.*, 2010). Tradicionalmente se ha agrupado la diversidad de morfotipos de cnidocitos en tres categorías principales: nematocistos* (25 tipos), espirocistos* (dos tipos) y pticocistos* (un tipo) (Östman, 2000; Kass-Simon & Scappaticci, 2002). Los nematocistos intervienen principalmente en la obtención del alimento y la defensa (Mianzan *et al.*, 2000; Kass-Simon & Scappaticci, 2002; Haddad *et al.*, 2010) mediante una sustancia de toxicidad variable contenida dentro de la cápsula (Brusca & Brusca, 2005).

En los últimos años surgió un gran interés en el estudio de estos organismos (Schuchert, 1998; Haddock, 2004; Boero *et al.*, 2008; Marques *et al.*, 2016; Bentlage *et al.*, 2018;

Durán-Fuentes *et al.*, 2018), debido a que son un componente importante del sistema pelágico (Doyle *et al.*, 2014, Schiariti *et al.*, 2018), desempeñando un rol relevante en las cadenas tróficas marinas, tanto como depredador como presa, ya que pueden alimentarse de ictioplancton (huevos y larvas de peces) y otros integrantes del zooplancton, y al mismo tiempo son el alimento de peces óseos y cartilagosos (tiburones), tortugas, aves marinas y algunos mamíferos marinos (Ramírez & Zamponi, 1981; Mills, 1995; Mianzan *et al.*, 2001). Así mismo, las medusas proporcionan refugio para otros organismos cuando se encuentran en la columna de agua (Ohtsuka *et al.*, 2009; Sal Moyano *et al.*, 2012; Schiariti *et al.*, 2018). Además, cumplen una gama amplia de roles ecológicos, que incluyen diversas asociaciones interespecíficas como por ejemplo mutualismo, parasitismo, comensalismo (Towanda & Thuesen, 2006; Ohtsuka *et al.*, 2009; Schiariti *et al.*, 2018).

1.2 Asociaciones interespecíficas

Se denomina simbiosis a la interacción íntima por largo tiempo entre organismos de distintas especies, donde al menos una de las partes depende obligatoriamente de la asociación como parte de su historia de vida. Las relaciones simbióticas se dividen en tres categorías: 1) mutualismo, el hospedador y el simbiote se benefician recíprocamente de la relación; 2) comensalismo, el simbiote utiliza al hospedador sin beneficiarlo o perjudicarlo; y 3) parasitismo, el simbiote utiliza al hospedador como un recurso de diferente índole causándole cierto nivel de daño (Leung & Poulin, 2008).

Un ejemplo de estas asociaciones es la interacción entre el cangrejo decápodo *Libinia spinosa* Guérin, 1832 y la escifomedusa *Lychnorhiza lucerna* Haeckel, 1880 en el estuario del Río de la Plata, donde los cangrejos usan a la medusa como refugio, transporte y como medio para el acceso a alimentos (Sal Moyano *et al.*, 2012; Schiariti *et al.*, 2018). Un tipo diferente de asociación es la que se produce entre medusas y tremátodos digeneos de los géneros *Monascus* y *Opechona*, la cual es considerada como parasitaria (Schiariti *et al.*, 2018). Estos tremátodos tienen como hospedadores secundarios a medusas, ctenóforos y quetognatos, los cuales son consumidos por peces (hospedador primario) donde completan sus ciclos de vida (Girola *et al.*, 1992; Martorelli, 2001; Díaz-Bríz *et al.*, 2012, 2015; Failla Siquier & Díaz-Bríz, 2015; Schiariti *et al.*, 2018).

Diferentes tipos de interacciones biológicas a nivel intra- e intergrupales se han identificado en los cnidarios, por ejemplo, entre la Clase Anthozoa donde larvas de las

anémonas *Peachia* (Sullivan & Kremer, 2011), han sido observadas adheridas a escifomedusas (e.g., *Chrysaora lactea* Eschscholtz, 1829 y *C. plocamia* Lesson, 1830) y a hidromedusas (e.g., *Liriope tetraphylla* y *Eucheilota ventricularis* McCrady, 1859) (Ohtsuka *et al.*, 2009; Schiariti *et al.*, 2018). Las larvas de las anémonas presentan diversas maneras de ingresar al hospedador: a) consumo directo mediante el proceso de alimentación del hospedador; b) consumo de otros hospedadores infectados; c) por la penetración de la larva a la exumbrela. Estas larvas atraviesan el tejido del organismo gelatinoso con el fin de consumir el tejido reproductivo o presas atrapadas (Sullivan & Kremer, 2011).

Por otra parte, se han observado asociaciones entre larvas de anémonas y algunas especies de ctenóforos: la anémona *Edwardsiella lineata* Verrill in Baird, 1873 tiene un ciclo de vida único, en el cual las larvas plánulas parasitan selectivamente al ctenóforo *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 a través de la epidermis o la cavidad gastrovascular. Se posicionan a lo largo de la faringe, cerca del esófago o la boca dentro de la cavidad digestiva del hospedador donde se metamorfosean en parásitos vermiformes que son capaces de alimentarse del material digerido capturado por el hospedador. Después de que el parásito sale del hospedador, infecta otro o se fija a un sustrato (Ohtsuka *et al.*, 2009).

Una relación parasitaria peculiar, es aquella en la cual participan dos especies de hidromedusas, cada una representada por una etapa particular del ciclo de vida: la etapa medusoide de *L. tetraphylla* como hospedador y la fase polipoide* de *Cunina octonaria* McCrady, 1859 como la especie parásita, donde la larva utiliza como sustrato el manubrio de *L. tetraphylla*, para completar su ciclo de vida, transformándose en polipoide y luego generando brotes medusoides (Bouillon, 1987; Osborn, 2000; Ohtsuka *et al.*, 2009). El primer trabajo en la región sobre esta asociación fue en la costa de Mar del Plata, Argentina (Puente-Tapia *et al.*, 2016), siendo el presente trabajo el primero sobre la parasitosis para la costa de Uruguay.

1.3 Importancia socio-económica de las medusas

Las poblaciones de medusas, tanto hidromedusas como escifomedusas, bajo ciertas circunstancias, experimentan rápidos cambios en sus abundancias, fenómenos conocidos como blooms* o agregaciones* (Graham *et al.*, 2001; Yilmaz, 2014). El aumento en las poblaciones de medusas a nivel mundial puede tener consecuencias para la dinámica de la red alimentaria planctónica marina (Yilmaz, 2014), ya que existen

estrechas relaciones de competencia y depredación entre peces y medusas en el sistema pelágico (Pauly *et al.*, 2009; Williams, 2015). Durante el verano de 1999, en Mar del Plata (Argentina), se registró un sorprendente bloom de *L. tetraphylla*, el cual pudo ser visualizado como una gran mancha rosa en la superficie del agua. Esto se produjo por la elevada tasa de reproducción sexual y por procesos físicos en el agua, que conjuntaron en un solo espacio a los organismos de esta medusa. Los bañistas que entraron en contacto con los tentáculos de dicha medusa experimentaron sensación de irritación y síntomas de dermatitis menor (Mianzan *et al.*, 2000).

Muchas actividades humanas pueden contribuir al aumento de las poblaciones de medusas, en el caso de las aguas costeras, las construcciones de muelles y/o puertos, la eutrofización del medio marino y la sobrepesca comercial son factores que contribuyen a la formación de blooms de estos organismos (Purcell *et al.*, 2007; Richardson *et al.*, 2009). Esto puede generar efectos indirectos en diversas actividades antropogénicas como la pesca, debido a que las medusas son depredadoras y se alimentan principalmente de zooplancton e ictioplancton siendo a la vez competidores potenciales de los peces (Purcell *et al.*, 2007). Además, las grandes agregaciones de organismos gelatinosos tienen efecto negativo sobre el turismo provocando cuantiosas pérdidas económicas (Mianzan *et al.*, 2005; Purcell *et al.*, 2007; Williams, 2015; Rutkowski *et al.*, 2018).

A pesar de los problemas que pueden ocasionar los blooms o agregaciones de medusas, ya sea en la pesca u otras actividades humanas, la explotación como recurso alimenticio de estos organismos ha generado ingresos millonarios para varios países (Purcell *et al.*, 2007; Williams, 2015; Boero *et al.*, 2016). Debido al aumento de medusas su demanda está incrementándose en la industria alimenticia, las pesquerías y en la medicina (Hsieh *et al.*, 2001, Shimomura, 2005; Richardson *et al.*, 2009; Falkenhaus, 2014). Las medusas, en particular las escifomedusas, han sido utilizadas como fuente de alimento en China desde hace miles de años y en la actualidad son un producto ampliamente consumido en ciertas regiones del mundo, por lo que existen pesquerías de medusas que cosechan varias toneladas al año (Richardson *et al.*, 2009). Se han realizado estudios en los cuales se descubrió que estos organismos pueden ser utilizados para el tratamiento de enfermedades e infecciones (Hsieh *et al.*, 2001; Addad *et al.*, 2011) ya que el colágeno de las medusas estimula el sistema inmunológico y las respuestas inflamatorias en los humanos (Boero *et al.*, 2008; Addad *et al.*, 2011).

1.4 Hidromedusas

La clasificación de los hidrozoarios es muy compleja y está en constante revisión. Cabe destacar que existe un sesgo a la fase pólipo o medusa generando diversos sistemas de clasificación (Collins, 2009). La Clase Hydrozoa, que comprende alrededor de 3.700 especies (Bouillon *et al.*, 2006; Schiariti *et al.*, 2018), está compuesta por las Subclases Trachylinae e Hydroidolina (Marques & Collins, 2004; Collins *et al.*, 2006; Daly *et al.*, 2007). La Subclase Trachylinae está representada por los Órdenes Limnomedusae, Narcomedusae, Trachymedusae y Actinulida. Las especies consideradas en este estudio, *L. tetraphylla* y *C. octonaria*, se clasifican dentro de Limnomedusae y Narcomedusae, respectivamente (Collins *et al.*, 2008; WoRMS).

Las hidromedusas son animales principalmente marinos, aunque se conocen dos géneros de agua dulce: *Craspedacusta* Lankester, 1880 y *Limnocnida* Günther, 1893 (Limnomedusae) (Collins *et al.*, 2008). Debido a su distribución espacial, han sido clasificadas como organismos cosmopolitas ya que habitan en todos los océanos, desde aguas superficiales hasta las grandes profundidades abisales (Gili *et al.*, 1998; Bouillon *et al.*, 2006; Genzano *et al.*, 2014; Durán-Fuentes *et al.*, 2018).

Este tipo de cnidarios son generalmente de tallas pequeñas (Genzano *et al.*, 2014), con tamaños entre 0,5 y 6 cm de diámetro umbrelar (Ruppert & Barnes, 1996). Son organismos diblásticos*, mientras que, la forma típica del cuerpo se asemeja a una campana con una exumbrela (superficie externa) y una subumbrela (superficie interna) (Figura 1). A partir del centro de la subumbrela se origina el manubrio, de largo variable, en el extremo libre tiene la abertura bucal y el estómago en la base. El estómago está conectado a una red de canales radiales* simples o ramificados ubicados en la superficie subumbrelar, generalmente en número de 4, que cumplen con la función de distribuir el alimento. Los canales radiales se unen a un canal anular* que rodea el borde umbrelar. Las hidromedusas presentan un velo* ubicado en el margen umbrelar que contribuye a la propulsión del organismo (Ramirez & Zamponi, 1981; Ruppert & Barnes, 1996; Genzano *et al.*, 2014).

Las gónadas de las hidromedusas pueden ubicarse en el manubrio o en los canales radiales. En el margen umbrelar se pueden encontrar otras estructuras con función sensorial tales como estatocistos*, cordilis* y cirri*. Además, poseen células sensoriales que se distribuyen entre las células epidérmicas, las cuales se concentran principalmente alrededor de la boca y en los tentáculos. Estas células tienen un extremo

libre con un flagelo que actúa como receptor de estímulos químicos y táctiles (Genzano *et al.*, 2014).

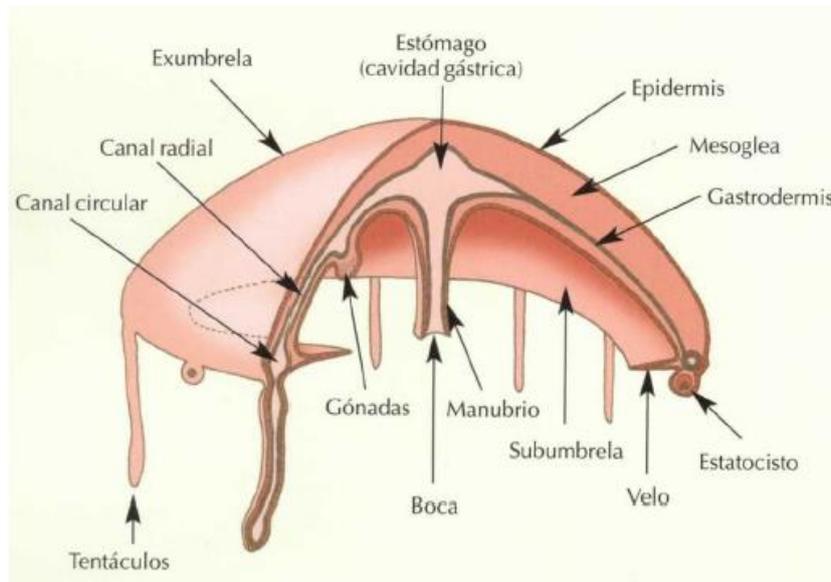


Figura 1. Morfología de una hidromedusa típica. Tomado de Proyecto Andalucía – Zoología I, Tomo XIII. 2004.

1.4.1 Ciclos de vida

El ciclo de vida típico se caracteriza por la alternancia de un estado sésil bentónico (pólipo) y un estado libre planctónico (medusa) (Figura 2). El pólipo presenta reproducción asexual, a partir de la cual, se generan medusas por un proceso de brotación. Las medusas son liberadas al medio donde se reproducen tanto sexual como asexualmente. En la reproducción sexual, se forma un cigoto que originará una larva lecitotrófica denominada plánula, ésta se fija a un sustrato en donde llevará a cabo una metamorfosis para generar un nuevo pólipo (Boero *et al.*, 1992; Cornelius, 1992; Ruppert & Barnes, 1996; Brusca & Brusca, 2005). El período de vida de la etapa medusa oscila entre pocos días a varios meses, dependiendo de la especie (Ruppert & Barnes, 1996; Rutkowski *et al.*, 2018), mientras que la etapa pólipo puede existir durante varios años (Piraino *et al.*, 2004; Rutkowski *et al.*, 2018).

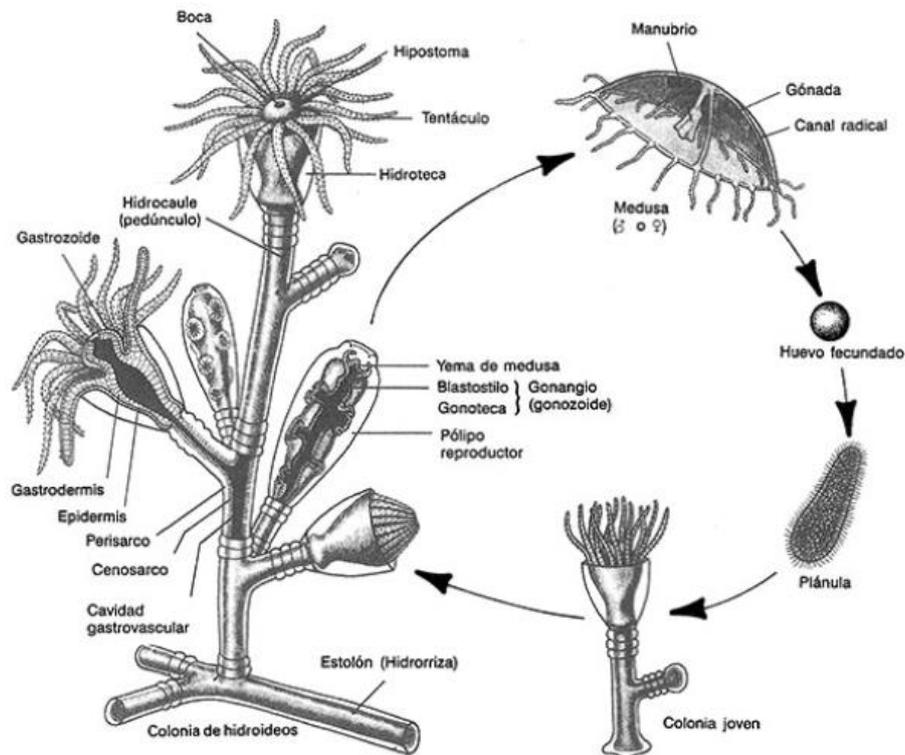


Figura 2. Ciclo de vida típico de Hydrozoa. Tomado de Rupert y Barnes, 1996.

El patrón clásico dentro de Hydrozoa es la alternancia de generaciones pólipo-medusa, donde las medusas son la fase planctónica y las responsables de la reproducción sexual, mientras que, los pólipos son bentónicos y se reproducen asexualmente; sin embargo, hay muchas variaciones del ciclo de vida. Existen especies holoplanctónicas, que completan su ciclo de vida en el plancton reduciendo totalmente la fase pólipo, como es el caso de *L. tetraphylla*, y especies meroplanctónicas, las cuales sólo permanecen cierto tiempo en el plancton (Boero *et al.*, 1992; Boero *et al.*, 1997; Piraino *et al.*, 2004; Genzano *et al.*, 2014). La Subclase Trachilynae (Órdenes Trachymedusae y Narcomedusae) se caracteriza por tener la fase pólipo totalmente ausente, agrupando a las especies con estrategia holoplanctónica (Collins, 2002).

1.4.2 Variaciones de los ciclos de vida

Un caso particular dentro de las variaciones del patrón típico es la medusa *Turritopsis nutricula* Mc Crady, 1859 (Anthomedusae, Clavidae), denominada “medusa inmortal”. Ante condiciones desfavorables (cambios de temperatura y salinidad, falta de alimento), estas medusas comienzan una transformación inversa a la etapa de pólipo que consiste en una reducción completa de los órganos y tejidos específicos de la medusa. En esta

instancia, se produce un adelgazamiento de la mesoglea y un acortamiento de los tentáculos, por lo que la medusa es incapaz de nadar y se asienta en el fondo marino. El resultado de este proceso es una masa redondeada de células poco diferenciadas con forma de quiste. Cuando las condiciones vuelven a ser favorables, esa masa de células comenzará a generar una nueva colonia (Piraino *et al.*, 2004).

Otro ejemplo se da dentro de la Familia Campanulariidae, en la cual el género *Laomedea*, está representado por un hidroide sésil que carece de la fase de medusa planctónica. Las colonias crecen sobre un sustrato sólido, con pólipos que surgen de un estolón. Los pólipos forman muchos hidrantes que producen gonóforos, dentro de los cuales, se realiza la fecundación generando larvas plánulas que son liberadas al medio. En determinado momento, las larvas se fijan al sustrato originando una nueva colonia (Bouillon *et al.*, 2004; Vervoort 2006).

1.4.3 Dispersión

La dispersión de las hidromedusas puede estar influenciada por mecanismos naturales, como las corrientes de agua, el viento, eventos reproductivos, sin embargo, las actividades humanas son un vector importante para la propagación de especies (Occhipinti-Ambroggi & Savini, 2003), por ejemplo, el transporte de especies a través del agua de lastre de las embarcaciones (Correa & Almada, 2013; Alfaro *et al.*, 2014) Durante los últimos años se ha documentado evidencia sobre la invasión de especies de medusas a nivel mundial (Genzano *et al.*, 2006; Graham & Bayha, 2007; Marques *et al.*, 2017), lo cual es posible cuando las condiciones ambientales (temperatura, salinidad, alimento disponible) son favorables permitiendo un crecimiento rápido de la población (Boero *et al.*, 2008; Marques *et al.*, 2017).

Un caso de especie bioinvasora en el Atlántico sudoccidental es la hidromedusa *Blackfordia virginica* Mayer 1910, una especie nativa del Mar Negro (Graham & Bayha, 2007), la cual presenta típicamente dos fases en su ciclo de vida: un pólipo bentónico y una medusa planctónica (Mills & Sommer, 1995). En el estuario de Mira, ubicado en la costa suroeste de Portugal se ha encontrado esta hidromedusa, donde las densidades más altas se registran durante el verano cuando las condiciones ambientales son favorables (Marques *et al.*, 2017). Esta hidromedusa también ha sido encontrada en el norte del Mar Argentino (Genzano *et al.*, 2006) y en la Laguna de Rocha durante los meses cálidos del 2016 y 2017 (Rocha, Uruguay) (Vidal, 2019).

1.4.4 Características de las medusas estudiadas

Liriope tetraphylla

El estadio de medusa se caracteriza por tener una umbrela hemisférica de hasta 30 mm; un manubrio sobre un pedúnculo gástrico largo; una boca con 4 labios simples; 4 canales radiales; 1 a 3 canales centrípetos por cuadrante, gónadas en forma de corazón ubicadas en la parte media de los canales radiales; 4 tentáculos perradiales largos, huecos y con anillos de nematocistos; 4 tentáculos interradales cortos, sólidos y con anillos de nematocistos adaxiales; 8 estatocistos (Rodríguez, 2012).

Esta especie de medusa ha sido considerada como un problema de salud pública debido a su poder urticante que, junto a las grandes abundancias que puede alcanzar en el verano austral, afecta a los bañistas de los principales balnearios de Argentina y Uruguay, siendo los niños y las personas alérgicas los más susceptibles a las toxinas (Mianzan *et al.*, 2000; Failla Siquier, 2006; Lecanda *et al.*, 2016).

Liriope tetraphylla es considerada una especie oceánica, sin embargo, es citada como la especie dominante dentro de las hidromedusas en las zonas costeras y estuarinas del Atlántico sudoccidental (Gaitán, 2004; Nogueira *et al.*, 2018; Dutto *et al.*, 2019; Puente-Tapia & Genzano, 2019). El área de distribución varía por la influencia de las corrientes marinas (Ramirez & Zamponi, 1981), comprende aguas templado-cálidas de la plataforma, zonas costeras y estuarinas en el Atlántico sudoccidental, desde Colombia (17°N) hasta Argentina (40° S) (Gaitán, 2004; Rodríguez, 2012; Oliveira *et al.* 2016; Dutto *et al.*, 2019). Dicha especie suele alcanzar altos valores de abundancias durante la primavera y el verano, principalmente en zonas con profundidades menores a 25 metros.

Cunina octonaria

El estadio de medusa se caracteriza por presentar una umbrela aplanada de hasta 7 mm de diámetro; manubrio muy ancho y corto, boca circular; 8 bolsillos gástricos; 8 tentáculos originados en la región media de los bolsillos gástricos por encima del margen umbrelar; 3 - 5 estatocistos por lappet*; 1 otoporpaes* por lappet (Rodríguez, 2012).

Esta medusa no tiene una fase pólipo propiamente dicha, sino que posee una fase polipoide que ha sido encontrada en varias especies de hidromedusas como *Cytaeis tetrastyla* Eschscholtz, 1829, *Halitiera inflexa* Bouillon, 1980, *Teissiera medusifera* Bouillon, 1978, *Laodicea undulata* Forbes & Goodsir, 1853 y *L. tetraphylla* (Bouillon,

1987) (Figura 3). Esta especie presenta un tipo de desarrollo indirecto (Berrill, 1950; Bouillon, 1987), donde el cigoto origina en una larva plánula, la cual se adherirá al manubrio de otra hidromedusa formando un polipoide (Bouillon, 1987; Lucas & Reed, 2009). Por reproducción asexual el polipoide produce medusoides, que se separarán del estolón una vez que se hayan desarrollado lo suficiente como para llevar una vida libre (Bouillon, 1987).

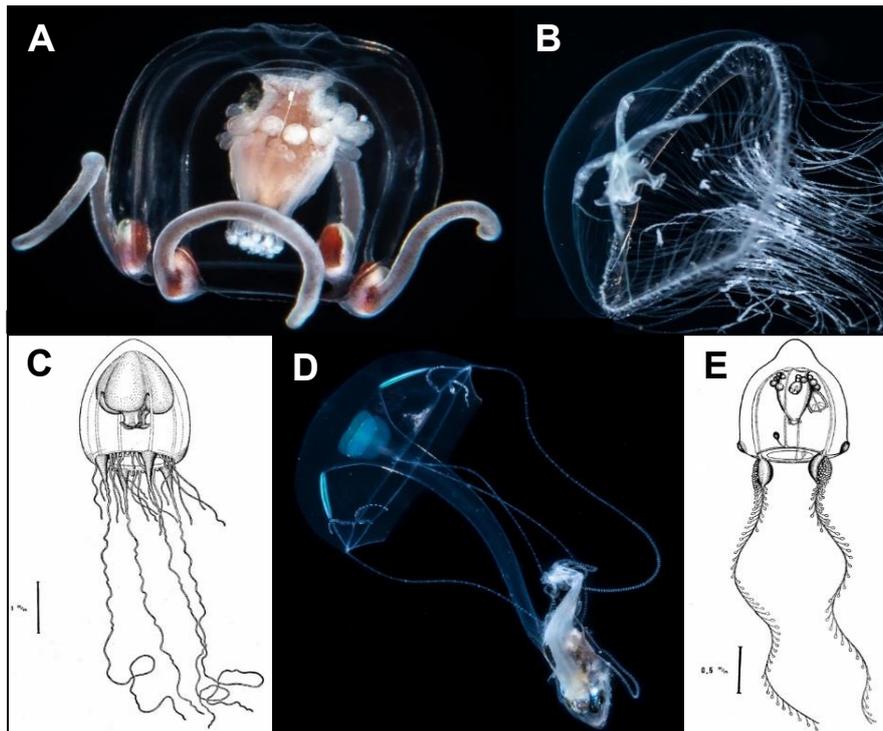


Figura 3. Especies de hidromedusas parasitadas por *Cunina octonaria*, A - *Cytæis tetrastyla*, B - *Laodicea undulata*, C - *Halitiara inflexa*, D - *Liriope tetraphylla*, E - *Teissiera medusifera*. Tomado de WoRMS.

En el Atlántico Sudoccidental, la distribución de la fase medusa de *C. octonaria* está influenciada por la masa oceánica tropical proveniente del hemisferio norte, la cual se continúa hasta el sur de Cabo Frío (Río de Janeiro, Brasil) (Ramirez & Zamponi, 1981). Además, esta masa de agua llega a las costas de Montevideo (34°50' S - 56°10' W), por lo cual, es posible la presencia de esta medusa en nuestra región.

Interacción entre *Liriope tetraphylla* y *Cunina octonaria*

La interacción parasitaria entre estas dos hidromedusas se produce cuando una o varias larvas plánula de *C. octonaria* se fija en la subumbrella (parásito externo) o en la cavidad gástrica (parásito interno) de *L. tetraphylla*, la cual cumple el papel de hospedador en esta etapa del ciclo. Una vez dentro, la larva se transforma en una larva bitentaculata. Aquellas que se ubicaron en la subumbrella, se dirigen a la región del manubrio. En dicha región, las larvas se transforman en uno o varios estolones (fase polipoide del ciclo de vida), los cuales, por medio de reproducción asexual, comienzan a generar brotes medusoides que se desarrollarán en pequeñas medusas. Una vez alcanzado el desarrollo necesario, los brotes se desprenden del estolón para dar inicio a la fase de medusa libre nadadora (Figura 4) (Bouillon, 1987). Los nuevos medusoides al ser liberados al medio adquieren la capacidad de alimentarse por sí mismos. En la etapa planctónica, estos crecen hasta alcanzar el estadio adulto (Figura 5).

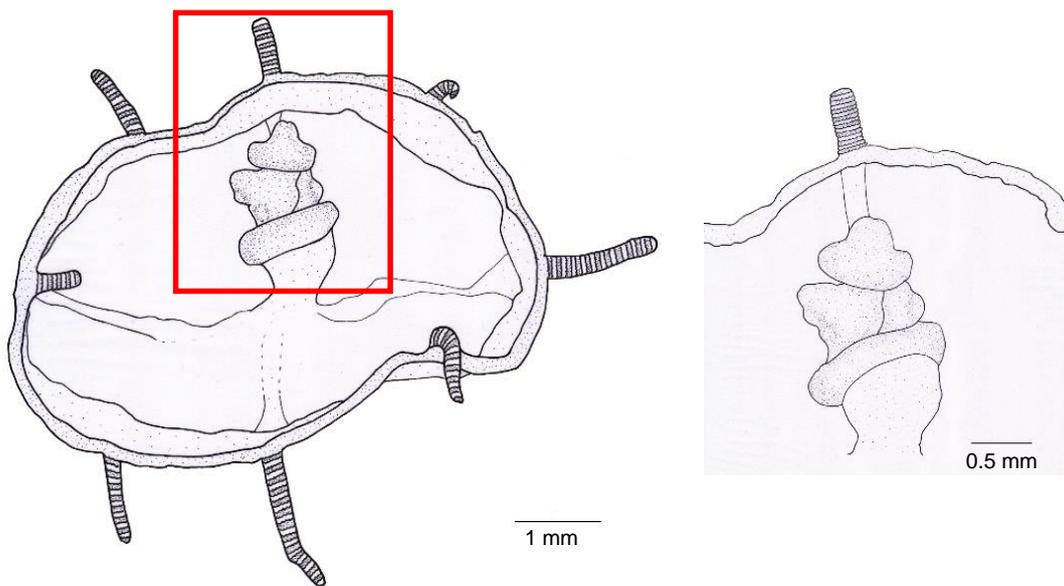


Figura 4. Esquema del extremo del manubrio de *Liriope tetraphylla* parasitado por brotes medusoides de *Cunina octonaria*. Realizado por Castiglioni, F.

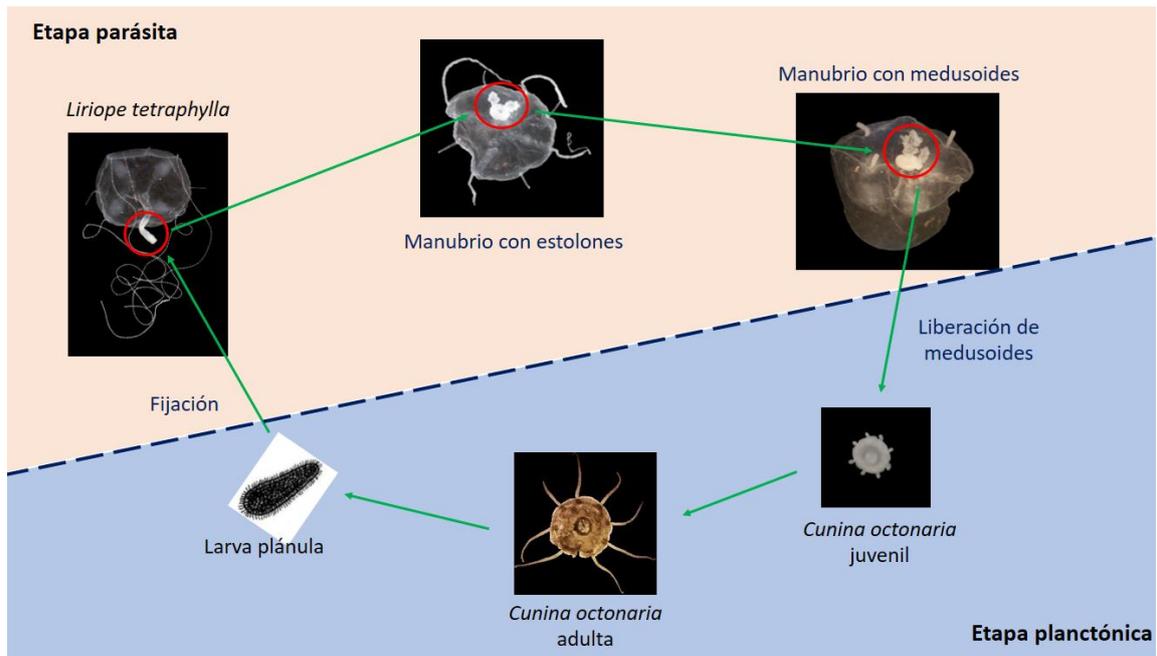


Figura 5. Ciclo de vida de *Cunina octonaria*. Esquema realizado por Castiglioni, F.

Debido a la importancia ecológica y socio-económica que presenta *L. tetraphylla* en la región sudoccidental del Atlántico, es necesario llevar a cabo estudios que permitan conocer de manera cabal el rol de esta medusa en el ecosistema marino dentro del cual se distribuye. Para ello, es indispensable conocer todos los aspectos ecológicos de la especie, incluyendo los diferentes tipos de asociaciones biológicas que puede presentar. De esta manera, el presente estudio, representa el primer trabajo de investigación que describe la asociación parasítica de *L. tetraphylla* y *C. octonaria* para Uruguay.

2. Hipótesis

- En base a los antecedentes de especies hospedadoras de *C. octonaria* y a la diversidad de medusas presentes en las costas de Uruguay, se espera que *L. tetraphylla* sea la única especie en asociación con *C. octonaria*.
- En las medusas de *L. tetraphylla* con mayores tallas se observará el mayor número de brotes medusoides de *C. octonaria*.
- Existe una concordancia temporal del ciclo de vida de *C. octonaria* con el de *L. tetraphylla*, por lo tanto, en el comienzo de la temporada estival (diciembre) se encuentran menos brotes de *C. octonaria* que al final (marzo) de dicha temporada.
- Teniendo en cuenta la ubicación del polipoide de *C. octonaria* se espera encontrar el estómago vacío en las medusas de *L. tetraphylla*.

3. Objetivos

- Determinar la diversidad y las abundancias de las distintas especies de medusas presentes en las muestras de zooplancton durante el período de verano.
- Establecer las posibles correlaciones entre las abundancias de *L. tetraphylla* y la hidrología de los sitios de muestreo con la finalidad de ver si estos parámetros son determinantes para sus variaciones.
- Establecer si existe asociación entre la etapa parásita de *C. octonaria* con alguna de las especies distribuidas en la región.
- Establecer el intervalo de talla umbral en las que *L. tetraphylla* es parasitada y determinar la ocurrencia de la fase parasitaria de *C. octonaria* en las diferentes tallas y la posición del parásito en el manubrio.
- Describir la asociación en base a los índices parasitológicos de prevalencia, intensidad y abundancia.
- Comparar la talla umbral de las medusas parasitadas y no parasitadas a fin de establecer si existe correlación entre el tamaño del hospedador y la intensidad de infección.
- Determinar si *C. octonaria* presenta cierta preferencia por los hospedadores machos o hembras
- Analizar si *L. tetraphylla* presenta contenido estomacal cuando se encuentra en asociación con *C. octonaria*, así como también el efecto del parásito sobre el desarrollo gonadal de *L. tetraphylla*.
- Determinar el tipo de parásito que puede ser *C. octonaria*: especialista o generalista.

4. Materiales y Métodos

4.1 Área de estudio

La costa uruguaya tiene una longitud de 670 km, de los cuales, 450 km se ubican en la influencia del estuario del Río de la Plata, mientras que, los 220 km restantes en el Océano Atlántico abarcando aproximadamente 9.266 km². Este sistema hidrográfico complejo es un área altamente dinámica que se caracteriza por tener influencia de diferentes corrientes de aguas: Corriente cálida de Brasil, Corriente fría de Malvinas, aguas provenientes de la descarga del Río de la Plata, así como ciertos sistemas acuáticos locales (lagunas, ríos y arroyos) (Piola *et al.*, 2005; Ortega & Martínez, 2007; Verocai *et al.*, 2016). La región del frente marítimo está caracterizada por una gran heterogeneidad debido a la presencia de especies pertenecientes a aguas frías provenientes del mar patagónico y a aguas cálidas provenientes del sur de Brasil (Balech & Ehrlich, 2008). La influencia de estas masas de agua con propiedades termohalinas contrastantes determina la variación tanto de salinidad como de temperatura, las cuales condicionan la distribución del zooplancton gelatinoso (Failla, 2006; Genzano *et al.*, 2008; Rodríguez *et al.*, 2017), afectando la productividad biológica y la dinámica del ecosistema de la plataforma (Ortega & Martínez, 2007). En cuanto a las zonas costeras y estuarinas, las medusas suelen alcanzar una alta abundancia durante la primavera y el verano (Puente-Tapia & Genzano, 2019).

4.2 Recolección y procesamiento de las muestras

La recolección del material biológico usado en el presente estudio, se llevó a cabo una vez por semana en los períodos de diciembre de 2016, octubre a febrero de 2017, octubre a enero de 2018 y enero a marzo de 2019 en los balnearios de Playa Verde (34°49' S - 55°18' W) y Las Flores (34°50' S - 55°25' W), Departamento de Maldonado, Uruguay (Figura 6). En dicho Departamento (y en ambos balnearios mencionados) se han realizado muestreos costeros desde hace más de diez años con el objetivo de estudiar tanto la biodiversidad como la variación estacional de las especies de zooplancton gelatinoso (Failla Siquier, 2006; Failla Siquier, 2014; Failla Siquier & Díaz-Briz, 2015; Lauría & Failla Siquier, 2019). Por lo tanto, es una zona de la cual existen conocimientos previos sobre la taxonomía y ocurrencia del plancton gelatinoso, así como abundante material fijado depositado en la colección de la Sección de Invertebrados de la Facultad de Ciencias. La elección del área de muestreo del presente

estudio se realizó en base a los antecedentes mencionados. Además, en función de la presencia de ambas especies de medusas y por ser una zona con escaso disturbio antropogénico.

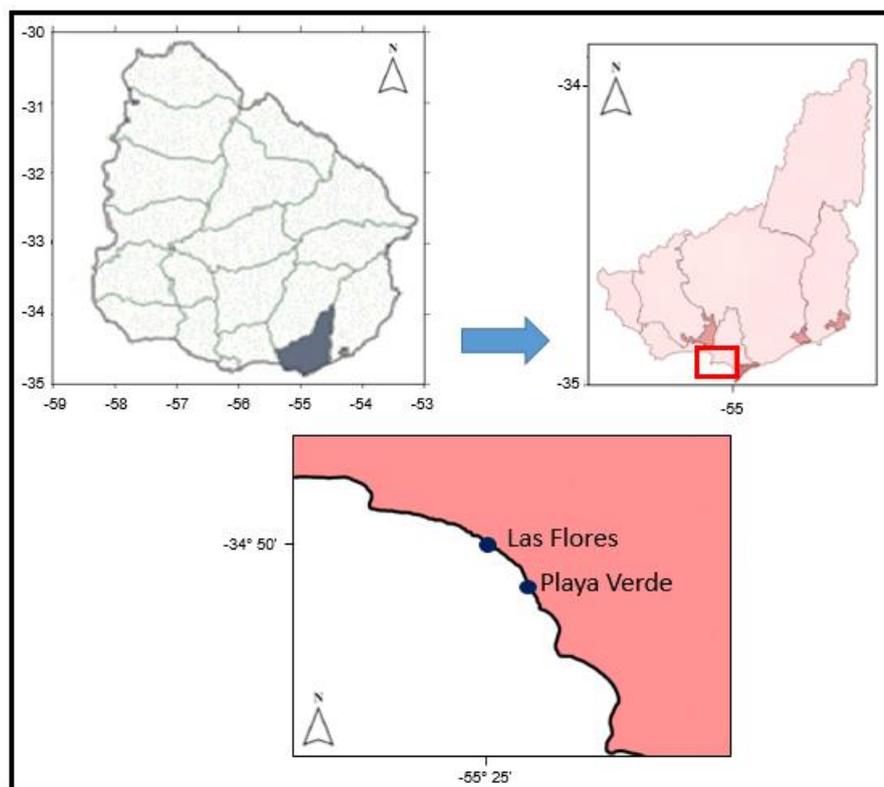


Figura 6. Departamento de Maldonado. Los puntos azules indican las playas donde fueron obtenidas las muestras: Las Flores ($34^{\circ}50' S - 55^{\circ}25' W$) y Playa Verde ($34^{\circ}49' S - 55^{\circ}18' W$).

Las muestras zooplanctónicas fueron colectadas desde la costa con una red de mano (1mm de malla) con un diámetro de 20 cm y una profundidad de 20 cm, unida a un vástago de 62 cm. La recolección se realizó mediante arrastres horizontales en la superficie (a 1m de profundidad) por un tiempo de 30 minutos. Posteriormente, las muestras fueron fijadas en formaldehído al 5% en agua de mar (Darrigran *et al.*, 2007). El área de estudio fue caracterizada hidrológicamente por medio de los valores de temperatura del agua ($^{\circ}C$) y salinidad, los cuales fueron medidos con ayuda de una sonda multiparamétrica YSI 556 perteneciente a la Sección de Oceanografía (Facultad de Ciencias).

Las muestras zooplanctónicas fueron analizadas bajo lupa Nikon SMZ10 y un microscopio Olympus BX51. Solo en aquellas muestras con gran cantidad de ejemplares, se tomaron submuestras para su análisis. Las muestras con N menor a 250

individuos, fueron procesadas en su totalidad. Las medusas se identificaron por medio de literatura especializada y, en complemento, se llevó a cabo una revisión de la base de datos del zooplancton gelatinoso de Uruguay perteneciente a la Lic. Gabriela Failla Siquier, así como de material fijado depositado en la colección de Invertebrados de la Facultad de Ciencias, la cual incluye datos desde 1994 a la fecha. La sistemática y la nomenclatura de las especies fue siguiendo la clasificación más reciente disponible en la página WoRMS (World Register of Marine Species; www.marinespecies.org).

4.3 Análisis de datos

Se determinó la abundancia de las medusas de *L. tetraphylla* colectadas aproximando el volumen de filtrado a la fórmula del volumen de un cilindro ($\text{Vol.} = \pi * r^2 * h$), es decir, se estimó como un cilindro el radio y el recorrido de la red de mano. La abundancia se calculó como ind/m³. Para identificar si las abundancias diferían significativamente entre estaciones, se realizó una prueba ANOVA de una vía.

Se realizó un análisis de las hidromedusas presentes en las muestras con la finalidad de observar si tenían la fase parasitaria de *C. octonaria*. Además, basado en Bouillon (1987), se estableció la etapa del ciclo de vida en la que se encontró a *C. octonaria* (polipoides o brotes medusoides). Se registró el número total de organismos parasitados por muestra y el número de estolones presentes en cada hospedador. Adicionalmente, se contabilizó el número total brotes medusoides de *C. octonaria* presentes en cada estolón.

A todos los individuos de *L. tetraphylla* extraídos de las muestras de zooplancton se les midió la talla umbrelar (mm) en vista oral con la finalidad de determinar el intervalo de talla de los individuos parasitados y no parasitados. Por medio de la aplicación de la regla de Sturges (Zar 1999), se construyó un histograma de frecuencia de tallas de *L. tetraphylla* con la finalidad de analizar la presencia o ausencia del estolón de *C. octonaria* en las diferentes tallas de *L. tetraphylla*. Por medio de la prueba de t-student, se analizaron las posibles diferencias significativas entre la talla de los individuos de *L. tetraphylla* parasitados y no parasitados (Sokal y Rohlf, 1999).

En aquellos organismos de *L. tetraphylla* que se encontraron en asociación con *C. octonaria* se procedió a medir el largo del manubrio cuando éste se encontraba extendido en su totalidad. Se dividió el manubrio en dos porciones: proximal (porción

cercana a la cavidad gástrica) y distal (porción lejana a la cavidad gástrica) con el fin de determinar si existe una posible preferencia de ubicación de la larva de *C. octonaria* (Figura 7). La posible relación entre la talla umbrelar y la longitud del manubrio (totalmente extendido) fue analizada por medio de la correlación de los rangos de Spearman.

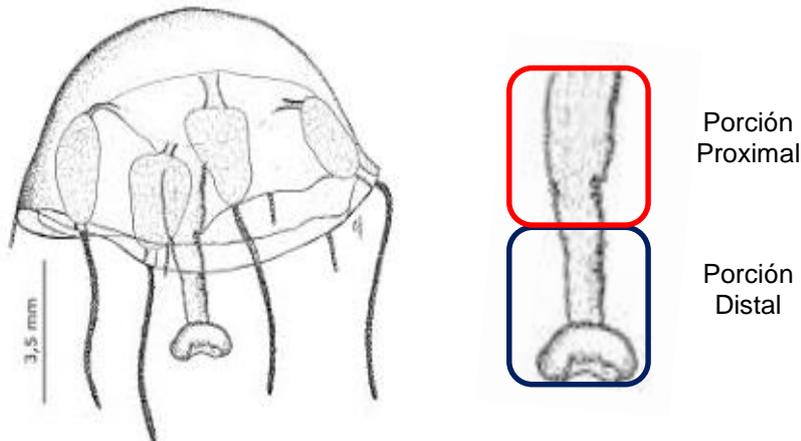


Figura 7: Manubrio de *Liriope tetraphylla* dividido en dos porciones: proximal y distal. Tomado y modificado de Failla Siquier, 2006.

En base a los datos, la asociación entre *C. octonaria* y *L. tetraphylla* fue descrita en términos de los siguientes niveles de infección parasitaria según las definiciones de Bush *et al.* (1997).

Prevalencia: número de hospedadores infectados con 1 o más individuos de una especie de parásito dividido por el número de hospedadores examinados para esa especie de parásito, expresado en porcentaje.

Intensidad: número de individuos de una especie de parásito en un hospedador infectado.

Abundancia: número de individuos de un parásito particular en un solo hospedador, independientemente de si el hospedador está infectado o no.

En este trabajo se consideran como especie de parásito a los polipoides y los brotes medusoides.

Se utilizó el coeficiente de correlación de rangos de Spearman (Zar, 1999) para determinar la posible relación entre la talla del hospedador con la prevalencia parasitaria y la intensidad parasítica (número de estolones y brotes medusoides).

Para determinar si *C. octonaria* presentó cierta afinidad por los hospedadores hembras o machos, se llevó a cabo una revisión de las gónadas de todos los individuos de *L. tetraphylla* en asociación con *C. octonaria* en busca de células germinales diferenciadas. Para ello, se realizaron preparados transitorios *in toto* los cuales se observaron bajo microscopio a fin de determinar la presencia de gametas (óvulos o espermatozoides).

Con el objetivo de determinar uno de los posibles efectos del poliploide de *C. octonaria* sobre *L. tetraphylla*, a todos los individuos con presencia de *C. octonaria* se les observó su cavidad estomacal y el manubrio en busca de presencia de contenido alimenticio. Con esto, se busca determinar si los individuos parasitados presentan alimento o se encuentran vacíos. Para ello, se calculó el Índice de vacuidad (Iv) (Windell, 1971) donde E_v es el número de estómagos vacíos y E_t es el número total de estómagos analizados.

$$Iv = \frac{E_v}{E_t} \times 100$$

El concepto de rango de hospedante (Rohde 2005) se utilizó para clasificar a *C. octonaria* como un parásito especialista o generalista. De acuerdo con este concepto, una especie de parásito especialista es aquella que tiene una marcada afinidad por una familia, género o especie, mientras que uno generalista, parasita hospedadores de varios taxa (familias, géneros o especies) diferentes. Para este análisis, se realizó una revisión de la literatura disponible de los registros de asociación entre *C. octonaria* y otras especies hospederas, así como entre las especies de la familia Cuninidae.

Los análisis estadísticos se realizaron en RStudio versión 3.6.1 con un nivel de significación estadística de $p \leq 0.05$.

Todo el material procesado para esta tesina fue depositado en la colección de la Sección de Zoología de Invertebrados de Facultad de Ciencias.

5. Resultados

La temperatura máxima registrada fue de 28.0 °C en febrero de 2019 y la mínima de 15.7°C en noviembre de 2017, mientras que la salinidad máxima fue de 28.5 en enero de 2018 y la mínima fue de 7.0 en febrero y marzo de 2019 (Figura 8). A mediados de febrero (día 15) de 2019 se registró la máxima temperatura y la salinidad mínima (Tabla 1).

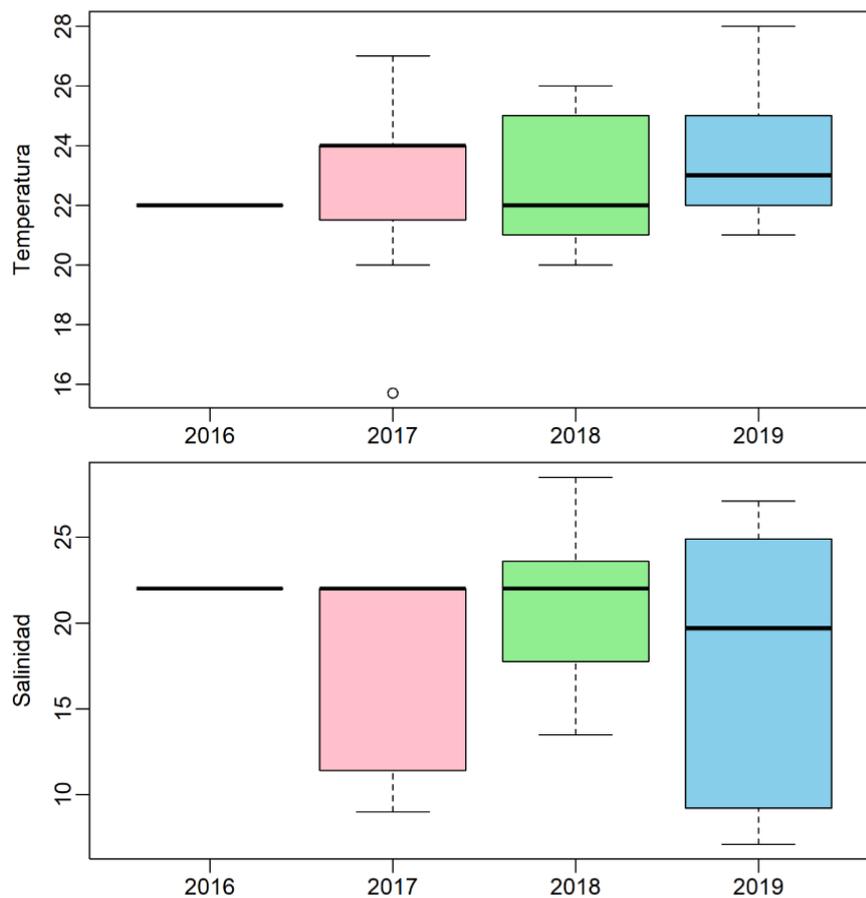


Figura 8. Variación temporal de la temperatura y salinidad en el período de muestreo.

Tabla 1. Valores del número total de organismos de *Liriope tetraphylla* analizadas y parasitadas, prevalencia, intensidad parasitaria, promedio de temperatura del agua (T_P) y salinidad (S_P) de los meses muestreados.

Período de muestreo	<i>L. tetraphylla</i> analizadas	<i>L. tetraphylla</i> parasitadas	Prev (%)	Intensidad		T _P (°C)	S _P
				mín	máx		
Diciembre 2016	150	0	0	0	0	22	22
Enero 2017	573	18	3.1	1	5	22.2	22
Febrero 2017	248	60	24.2	1	15	25.5	15.5
Octubre 2017	150	0	0	0	0	20	-
Noviembre 2017	454	0	0	0	0	20.6	11
Diciembre 2017	335	14	4.2	1	10	23	22
Enero 2018	1148	164	14.3	1	15	24.2	22.1
Octubre 2018	250	0	0	0	0	22	18
Noviembre 2018	500	0	0	0	0	20.5	18.5
Diciembre 2018	655	24	3.7	1	24	22.3	23.5
Enero 2019	313	8	2.6	1	14	23.3	19.7
Febrero 2019	513	4	0.8	1	3	26.3	13.7
Marzo 2019	1540	252	16.4	1	22	22.8	18.5
Total	6829	544	8				

Durante el período de muestreo, se identificaron un total de 10 especies del zooplancton gelatinoso, de las cuales, seis fueron hidromedusas: *Liriope tetraphylla*, *Eucheilota maculata* Hartlaub, 1894, *Clytia hemisphaerica* Linnaeus, 1767, *Aglauropsis kawari* Moreira & Yamashita, 1972, *Bougainvillia pagesi* Nogueira et al., 2013 y *Cunina octonaria*; dos especies de escifomedusas *Lychnorhiza lucerna* Haeckel, 1880 y *Chrysaora lactea* Eschscholtz, 1829; así como dos especies de ctenóforos, *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 y *Beroe ovata* Bruguière, 1789 (Ver Anexo). Únicamente *L. tetraphylla* fue observada en asociación parasitaria con *C. octonaria*.

Liriope tetraphylla se registró en las temporadas de primavera-verano del 2016 a 2019, con abundancias que van desde 2.9 (diciembre de 2016) a 30.3 ind/m³ (marzo de 2019). En términos de estacionalidad, no se observaron diferencias significativas en los valores de abundancia (ANOVA: F= 1.22; P= 2.88).

Durante el período de muestreo las abundancias más altas de *L. tetraphylla* se registraron durante el verano y las más bajas durante la primavera. No se encontraron diferencias significativas entre los muestreos de verano (ANOVA: $F= 0.22$, $P= 3.0$) desde 2016 a 2019. Tampoco se observaron diferencias significativas entre los muestreos de primavera (ANOVA: $F= 5.13$, $P= 4.9$) y verano (ANOVA: $F= 0.58$, $P= 5.1$) de 2017 y 2018 (los muestreos de 2016 y 2019 se realizaron solamente en verano). La mayor abundancia de *L. tetraphylla* se produjo en marzo de 2019, a su vez en dicho mes, se registró la salinidad más baja el día 23 que fue de 7 (Figura 8).

Con excepción de diciembre de 2016 y los meses de octubre - noviembre de 2017 y 2018, en el resto de los meses de muestreo se identificaron individuos de *L. tetraphylla* en asociación con *C. octonaria* con temperaturas del agua entre 20 - 28°C y 7 - 28.5 de salinidad (Tabla 1). Se observó que en enero de 2018 y marzo de 2019 se registraron los valores más altos de organismos parasitados, mientras que, en los meses de enero y febrero de 2019 los más bajos.

El diámetro umbrelar de *L. tetraphylla* osciló entre 1 a 13 mm, la media fue de 3 mm manteniéndose durante los diferentes años de muestreo (Figura 9 y 10). En los meses de octubre se registraron las tallas más grandes, sin embargo, no se encontraron medusas parasitadas.

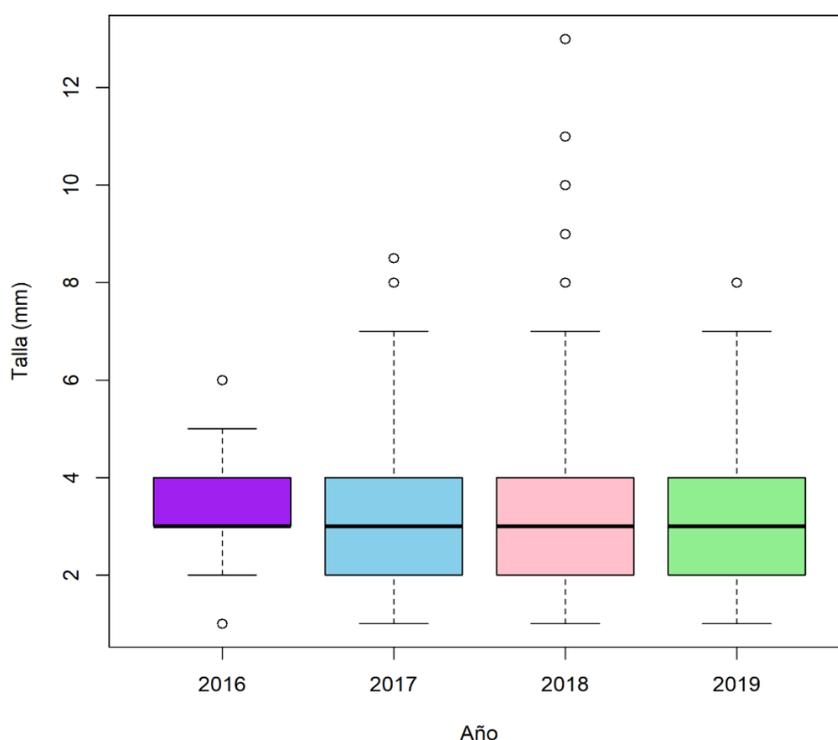


Figura 9. Talla umbrelar de *Liriopse tetraphylla* durante los años de muestreo.

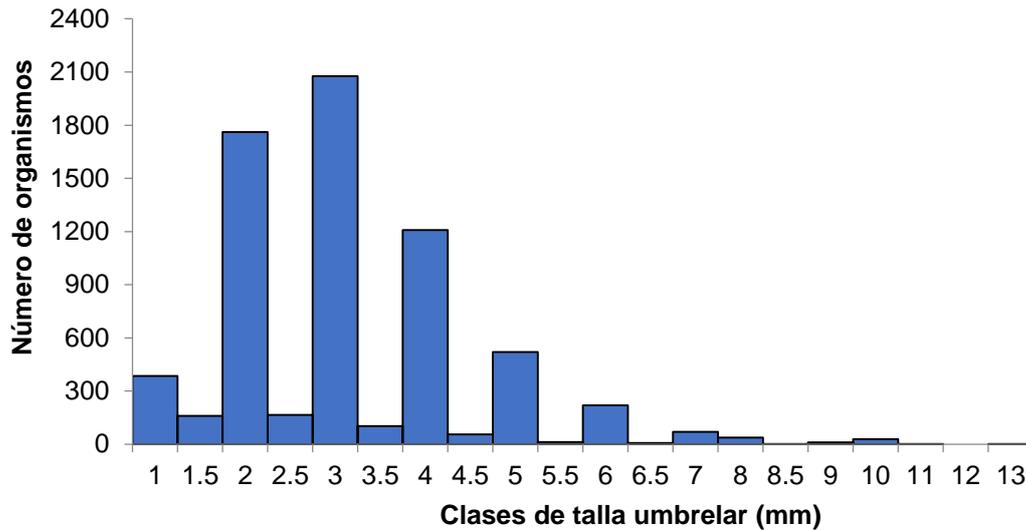


Figura 10. Histograma de frecuencia de tallas de *Liriope tetraphylla*.

Los organismos parasitados presentaron un intervalo de tallas entre 1 a 7 mm, con una media de 3 mm (Figura 11). Las medusas parasitadas más grandes se encontraron en los meses de febrero de 2017 y marzo de 2019, mientras que las más pequeñas pertenecen a los meses de enero de 2018 y marzo de 2019. Las medusas entre 2 y 4 mm presentaron el mayor número de individuos parasitados. Se observaron diferencias significativas entre la talla de las medusas parasitadas y no parasitadas (t-student test, $t = -3.8$, g.l. = 710.2, $p < 0.05$), siendo las medusas parasitadas las más pequeñas.

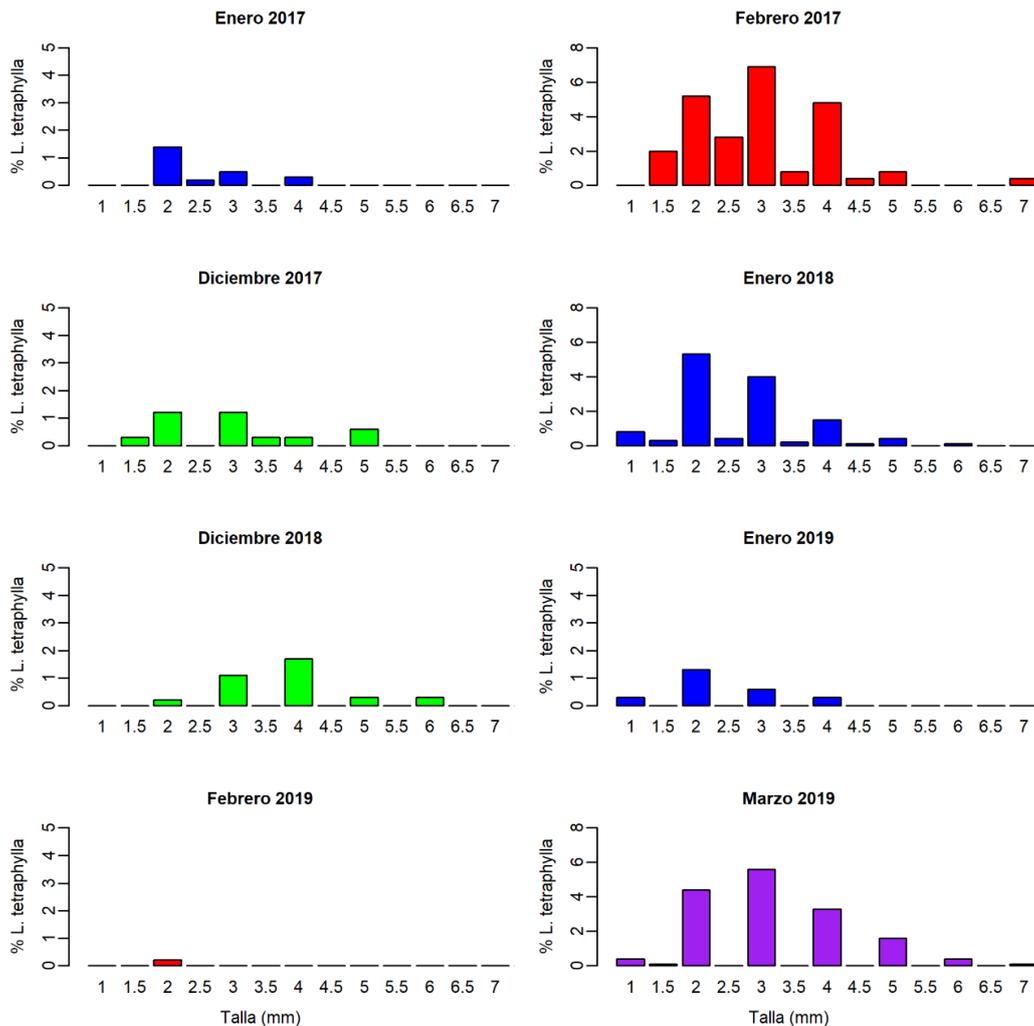


Figura 11. Porcentaje de organismos de *Liriopsis tetraphylla* en asociación con *Cunina octonaria*, en función de la talla (mm).

Todos los estolones de *C. octonaria* fueron observados en el característico manubrio de *L. tetraphylla*. Dichos polipoides, presentaron brotes medusoides en diferentes estadios de desarrollo. Mediante observaciones *in vivo* bajo lupa binocular, se pudo constatar que el estolón con brotes medusoides de *C. octonaria* no se encuentra inmóvil dentro del manubrio, sino que a partir de movimientos del mismo el estolón sale e ingresa sucesivamente del manubrio a través de la boca de *L. tetraphylla*. En relación a la cantidad de estolones, el 71.5% (389) de las medusas parasitadas presentaron un solo estolón por hospedador, un 12% (66) presentaron dos estolones, un 1.3% (7) presentaron tres estolones y sólo un 0.4% (2) presentaron cuatro estolones.

De los 6829 organismos de *L. tetraphylla* analizados, 544 presentaron la asociación parasitaria con *C. octonaria*, con una prevalencia total de 8% (Tabla 1). Tanto la prevalencia máxima mensual como la mínima se observaron en los meses

correspondientes al verano de 2019, donde marzo presentó la máxima y febrero la mínima. No se encontró una correlación entre la talla de las medusas parasitadas y la prevalencia de infección (Spearman test, $r = -0.21$, $p > 0.05$).

Aquellas medusas con tallas entre 2 y 4 mm fueron las que presentaron mayor intensidad parasitaria, siendo las de 3 mm las que registraron los valores más altos, con 860 de los 2833 brotes medusoides encontrados. La intensidad parasitaria (medusoides y polipoides) tuvo un máximo de 24 brotes y un mínimo de un brote de *C. octonaria* por hospedador. La intensidad más frecuente fue de tres, es decir, la mayoría de las medusas parasitadas presentaron tres brotes medusoides de *C. octonaria* (Figura 12). No se encontró una correlación entre la talla y la intensidad parasitaria (Spearman test, $r = -0.02$, $p > 0.05$).

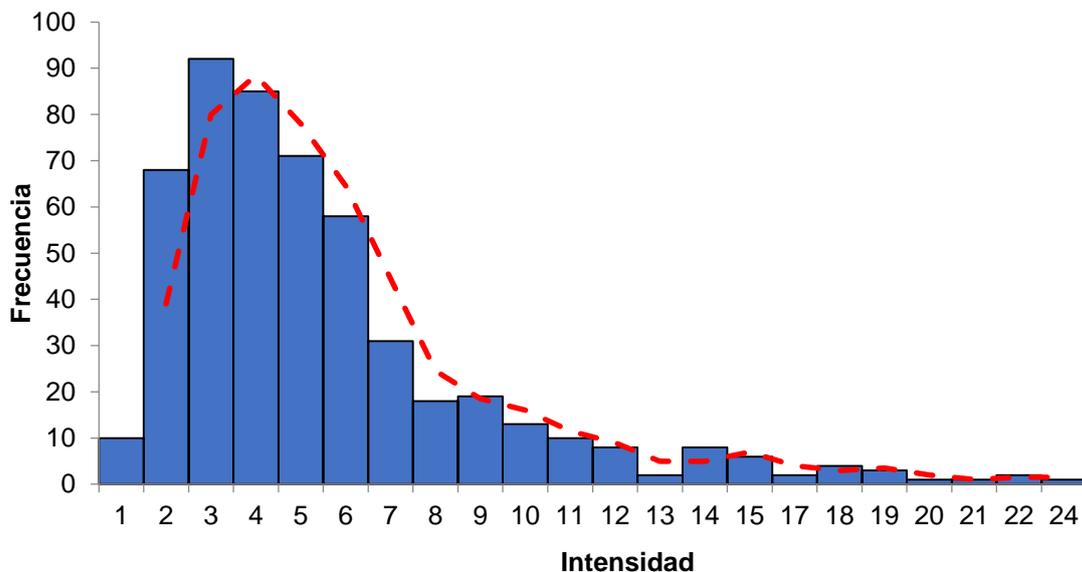


Figura 12. Histograma de intensidades (promedio del n° de parásitos por medusa) del total de medusas.

Se observó una correlación significativa entre la abundancia de la parasitosis con la temperatura (Spearman test, $r = 0.65$, $p < 0.05$), es decir, cuando aumenta la temperatura del agua también aumenta la abundancia de *L. tetraphylla* parasitadas. Sin embargo, no se encontró una correlación significativa entre la presencia de la parasitosis de *C. octonaria* con la salinidad (Spearman test, $r = 0.34$, $p > 0.05$).

En base a la revisión de la literatura disponible, se contabilizó un total de tres especies del género *Cunina* en asociación parasitaria con otras medusas, por lo cual, de acuerdo

al concepto de rango del hospedador, las medusas del genero *Cunina* fueron clasificadas como parásitos generalistas.

Por otra parte, en marzo de 2019 se registraron cinco individuos de *L. tetraphylla* que presentaron coinfección de *C. octonaria* y trematodos digeneos (*Monascus filiformis* Rudolphi 1819). Se hallaron un total de siete digeneos en medusas con tallas desde 3 a 6 mm. Los parásitos digeneos se encontraron embebidos en la mesoglea del hospedador.

5.1 Caracteres morfológicos de *Liriope tetraphylla*

5.1.1 Gónadas

De las 544 medusas parasitadas, sólo 58 (11%) presentaron las gónadas desarrolladas, de las cuales, 37 fueron identificadas como machos y 21 como hembras (Figura 13). El intervalo de talla de los machos osciló entre 2 y 6 mm de diámetro umbrelar, los cuales registraron una intensidad parasitaria que varió entre 1 y 22 brotes medusoides por hospedador. La talla de las hembras osciló entre 3 y 7 mm y la intensidad parasitaria varió entre 1 y 24.

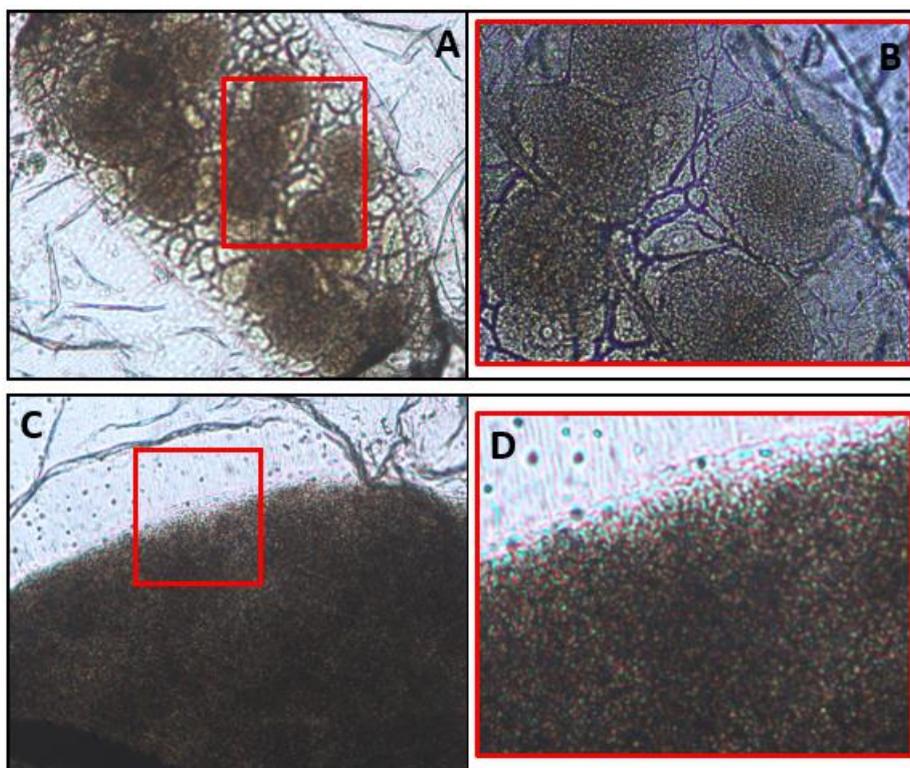


Figura 13. Detalle de las gónadas de *Liriope tetraphylla*. A - Gónada femenina, B - ovocito, C - Gónada masculina, D - espermatozoides. Fotos de Castiglioni, F. y Failla Siquier, G.

5.1.2 Manubrio

Se encontró una correlación positiva entre el diámetro umbrelar de las medusas parasitadas y el largo del manubrio (Spearman test, $r = 0.51$, $p < 0.05$), es decir, a medida que aumenta el diámetro umbrelar, también aumenta el largo del manubrio. De las 544 medusas parasitadas se tomó una submuestra de 275 individuos para analizar la posición del estolón fijado en el manubrio. De las medusas con el manubrio totalmente extendido, 214 presentaron el estolón fijado en la porción distal, mientras que 61 lo presentaron en la porción proximal del manubrio (Figura 14). Se observaron diferencias significativas entre el largo del manubrio y la posición del estolón (t-student test, $t = 15.01$, g.l. = 456, $p < 0.05$), por lo que se concluye que la mayoría de los estolones se ubicaron en la porción más lejana a la cavidad gástrica y en medusas con el largo del manubrio entre 1 y 2 mm.

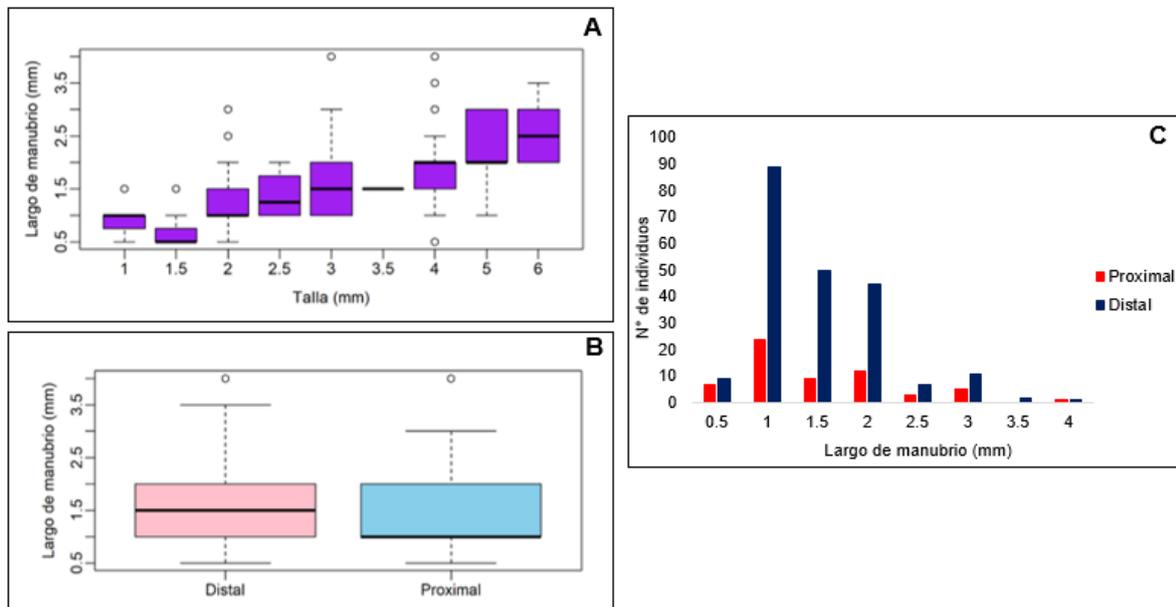


Figura 14. A- Variación de la talla según el largo del manubrio en medusas en asociación parasitaria con *Cunina octonaria*, B- Variación en longitud de la porción distal y proximal del manubrio en medusas parasitadas, C- Variación del largo del manubrio (mm) según la cantidad de individuos parasitados.

5.1.3 Análisis estomacal

El análisis estomacal general de los organismos de *L. tetraphylla* en asociación parasitaria, permitió observar que dichos organismos no presentaron alimento en su cavidad. De esta manera, el índice de vacuidad fue de 100%, es decir, la totalidad de los estómagos estaban vacíos.

6. Discusión

Los valores de temperatura registrados en el periodo de muestreo, corresponden a los antecedentes de la región, con temperaturas que oscilaron entre 15.7 °C y 28.0 °C, y salinidad entre 7.0 y 28.5. La variación de la temperatura de la superficie y la salinidad coincidió con los patrones observados previamente en el área de estudio, con temperaturas más bajas y más altas registradas en los periodos frío y cálido, respectivamente (Datos abiertos, DINAMA). Los efectos de la temperatura y la salinidad en el zooplancton gelatinoso han sido bien documentados, incluidos los patrones de ocurrencia, abundancia y distribución geográfica (Graham *et al.*, 2001; Richardson *et al.*, 2009). Los procesos fisiológicos como la ingestión, la respiración y el desarrollo reproductivo de estos organismos se ven afectados directamente por las variaciones de temperatura en el medio marino (Richardson, 2008). El hecho de que *L. tetraphylla* haya sido identificada como una especie euriterma (Oliveira *et al.*, 2016), le ha permitido adaptarse a diferentes hábitats y estaciones climáticas, por lo cual, es posible encontrarla a lo largo de un ciclo anual, aún en temperaturas bajas, mientras que, con el incremento de la temperatura del mar, incrementa sus abundancias. En Mar del Plata, la fase medusa de *C. octonaria* está presente en todas las estaciones, pero con bajas abundancias (Puente-Tapia & Genzano, 2019).

El máximo valor de abundancia de *L. tetraphylla* fue registrado durante el mes de marzo de 2019. En los meses de verano (enero-marzo) las abundancias fueron altas, mientras que en el período de primavera (octubre-diciembre) las abundancias fueron menores, siendo diciembre de 2016 y octubre de 2017 los meses con las abundancias más bajas de todos los meses muestreados. En la costa uruguaya se produce un incremento poblacional a principios del verano, al igual que sucede en el Puerto de Mar del Plata (Puente-Tapia & Genzano, 2019) y en la Bahía de Samborombón, Provincia de Buenos Aires (estuario del Río de la Plata) donde *L. tetraphylla* está presente durante todo el año, mientras que en Miramar (Provincia de Buenos Aires) hay una estacionalidad, estando presentes solo en el período febrero-mayo (Gaitán, 2004). Generalmente, en la costa uruguaya, el número de *L. tetraphylla* comienza a disminuir a mediados de febrero, por lo cual, la gran abundancia de organismos en marzo de 2019 podría ser considerado excepcional. En la Bahía de Samborombón, este descenso se produce en abril (Gaitán, 2004), mientras que las poblaciones de *L. tetraphylla* en el Puerto de Mar del Plata tienen un comportamiento similar al de la región de este estudio (Puente-Tapia & Genzano, 2019). Es necesario realizar un estudio sobre el ciclo anual de *L. tetraphylla* en las costas

uruguayas con el fin de ampliar el conocimiento de esta especie para determinar la presencia de una posible población “seed” o remanente constituida por escasos individuos que permanecen durante todo el año bajo condiciones adversas en lugares particulares, como sucede en la Bahía de Samborombón (Gaitán, 2004).

El número de especies identificadas en el presente estudio, representan sólo el 6% de las especies de medusas que han sido reportadas para las costas uruguayas (Oliveira *et al.*, 2016), las cuales han sido registradas previamente para el área de estudio. *Liriope tetraphylla* en el Océano Atlántico Sudoccidental presenta una distribución espacial hasta 41° S (sur de Bahía Blanca, Argentina) y tiene altas abundancias (hasta 4.7×10^6 ind.m³) (Mianzan *et al.*, 2000). En esta región atlántica, *L. tetraphylla* es conocida con el nombre común de “tapioca”, la cual, debido a sus elevadas concentraciones y a su poder urticante, puede representar un problema de salud pública durante los meses cálidos del año (Mianzan *et al.*, 2000; Puente-Tapia, com. pers.) En el caso de la etapa de medusa de *C. octonaria*, presenta una distribución geográfica conocida desde Colombia hasta Argentina (Oliveira *et al.*, 2016), sin embargo, existen registros aislados cerca de las Islas Malvinas (Rodríguez, 2012; Dutto *et al.*, 2019).

De acuerdo con Bouillon (1987), la fase polipoide de *C. octonaria* ha sido identificada en asociación parasítica con cinco especies de hidromedusas, las cuales poseen una distribución geográfica variable. *Cytaeis tetrastyla* Eschscholtz, 1829 y *Laodicea undulata* Forbes & Goodsir, 1853 se encuentran en el Océano Atlántico, Indo-Pacífico y Mediterráneo, entre los 14° N y 29° S y entre los 8° N y 49° S, respectivamente (Rodríguez, 2012); *Halitira inflexa* Bouillon, 1980 habita en el Mediterráneo Oriental (WoRMS), Mar de Bismarck y Nueva Zelanda (Bouillon, 1995); *Teissiera medusifera* Bouillon, 1978 ha sido registrada en Papúa, Nueva Guinea (WoRMS) y *Liriope tetraphylla* ha sido hallada en el Océano Atlántico, Indo-Pacífico y Mediterráneo entre los 14° N y 40° S (Rodríguez, 2012). A partir de las distribuciones registradas, del total es hospedadores del polipoide de *C. octonaria*, tanto *L. undulata* como *L. tetraphylla* podrían encontrarse en las costas uruguayas, sin embargo, hasta la fecha no hay registros de la presencia de *L. undulata*.

A pesar de que *L. tetraphylla* presenta largos períodos de ocurrencia y es una de las medusas más abundantes y comunes en las aguas templadas del Océano Atlántico Sudoccidental (Mianzan & Guerrero, 2000; Mianzan *et al.*, 2000; Gaitán, 2004; Failla Siquier, 2006; Dutto *et al.*, 2017; Puente-Tapia & Genzano, 2019), la asociación con *C. octonaria* en costas uruguayas no había sido previamente identificada y analizada.

Tomando en consideración el presente estudio y los datos del Mar Argentino (Puentes-Tapia *et al.*, 2016), esta asociación se registra únicamente durante el periodo cálido (primavera-verano), coincidiendo con las mayores abundancias que *L. tetraphylla* alcanza en esta región (Mianzan & Guerrero, 2000; Gaitán, 2004; Puentes-Tapia & Genzano, 2019). Diversos factores han sido identificados como los causantes de que ciertas especies del zooplancton gelatinoso presenten mayores concentraciones durante la primavera-verano en zonas costeras, de los cuales, la disponibilidad de alimento y la temperatura del agua, representan dos de los principales disparadores (Mianzan *et al.*, 2001). El hecho de que las abundancias de *L. tetraphylla* hayan sido correlacionadas significativamente con estos parámetros ambientales en costas de Mar del Plata, Argentina, confirman esta suposición (Puentes-Tapia & Genzano, 2019).

El amplio espectro trófico que presenta *L. tetraphylla* (Larson, 1982; Ansay *et al.*, 2003; Puentes-Tapia, 2019) le permite beneficiarse de la disponibilidad de alimento presente en zonas costeras como el estuario del Río de la Plata para alimentarse, crecer y reproducirse (Ramírez & Zamponi, 1981; Gaitán, 2004; Puentes-Tapia, 2019). Así mismo, la fase medusa de *C. octonaria* se beneficia de dicha disponibilidad de alimento, mientras que la fase larvaria de esta especie aprovecha las elevadas abundancias de *L. tetraphylla* para facilitar su encuentro con el hospedador.

Otra de las razones por las que *C. octonaria* podría parasitar a *L. tetraphylla* estaría dado por la longitud de su manubrio, ya que tiene un largo considerable en comparación con el que presentan *C. hemisphaerica* y *E. maculata*. El manubrio de *L. tetraphylla* suele ser largo, extendiéndose hacia el exterior de la subumbrela sobrepasando el borde de la misma, mientras que en *C. hemisphaerica* y *E. maculata* el manubrio es corto y se encuentra en la base de la subumbrela sin sobrepasarla (Rodríguez, 2012). Esta diferencia morfológica podría ocasionar una dificultad ya sea en la fijación de la larva plánula y/o en la posterior proliferación del polipoide de *C. octonaria*. Para poder afirmar esta hipótesis sería necesario realizar estudios moleculares para determinar, por ejemplo, si existe algún tipo de fenómeno químico de atracción de la larva plánula hacia *L. tetraphylla* o algún mecanismo de defensa presente en las otras especies que impida la fijación del polipoide de *C. octonaria*.

De acuerdo con el concepto de rango de hospedador (Rohde, 2005), *C. octonaria* puede clasificarse como generalista, ya que ha sido asociada a varias especies de hospedador, las cuales pertenecen a diferentes familias, por lo que no se observa una selectividad o preferencia por un hospedador (Puentes-Tapia *et al.*, en preparación). Como se

mencionó en los resultados, en el área de estudio se identificaron un total de 9 especies del zooplancton gelatinoso (5 hidromedusas, 2 escifomedusas y 2 ctenóforos), sin embargo, sólo *L. tetraphylla* se identificó como especie hospedadora, a pesar de que las hidromedusas *E. maculata* y *C. hemisphaerica* mostraron abundancias similares o incluso mayores que *L. tetraphylla* en la costa de Uruguay (Failla Siquier, com. pers).

A pesar de la poca información existente sobre las asociaciones entre *Cunina* y otras especies, ésta sugiere que ninguna de las interacciones observadas es específica por el hospedador, lo cual difiere con lo observado en el presente estudio, debido a que con los resultados obtenidos, se puede decir que en las costas uruguayas existe cierta selectividad por parte de *C. octonaria* por *L. tetraphylla*, ya que aunque se registró la coexistencia de otras hidromedusas, solo se observó asociación con *L. tetraphylla*. Esto podría deberse a la falta concomitante de proximidad de las especies (Berrill, 1950) al menos en el área de estudio. Una adaptación de los parásitos es la baja especificidad por el hospedador, lo cual les confiere la capacidad de infectar y de sobrevivir por mayor tiempo (Marcogliese, 2005). Debido a esto, es necesario llevar a cabo más estudios que permitan observar si existen en otras regiones del Atlántico Sudoccidental otras especies en asociación con *C. octonaria* o si la especificidad observada en costas uruguayas es confirmada.

El diámetro umbrelar de *L. tetraphylla*, tanto parasitadas como no parasitadas, varió entre 1 y 13 mm, con una media de 3 mm que se mantuvo constante durante los diferentes años de muestreo. En estudios previos en costas argentinas, los diámetros umbrelares variaron entre 1 y 13 mm en la región de la Bahía de Samborombón (Gaitán, 2004) y una longitud máxima de 12,9 mm para Mar del Plata (Puente-Tapia, 2019). En costas ecuatorianas, su talla máxima fue de 14 mm (Muñoz Pozo, 2015), en el sur de Brasil oscilaron entre 0,25 y 17,5 mm (Nagata *et al.*, 2014), mientras que en la región del Mar de Marmará, Turquía fue identificada con un diámetro de 12 mm (Isinibilir *et al.*, 2010). De acuerdo a Bouillon *et al.* (2004) esta hidromedusa puede alcanzar diámetros umbrelares de hasta 30 mm en el Mediterráneo. Los datos obtenidos en este trabajo son acordes con otras regiones del mundo, por lo que este estudio está dentro de los parámetros de la descripción umbrelar de *L. tetraphylla*.

Los organismos parasitados presentaron un intervalo de tallas entre 1 a 7 mm, registrándose las más grandes en febrero de 2017 y marzo de 2019, y las más pequeñas en enero de 2018 y marzo de 2019. En las costas argentinas, el intervalo de tallas de las medusas de *L. tetraphylla* parasitadas fue de 1.7 a 7 mm (Puente-Tapia *et al.*, en

preparación), manteniéndose el mismo rango de tallas en ambas localidades. El 98.8% de los organismos analizados en el presente estudio estuvieron agrupados en este intervalo de tallas, lo cual, explicaría la razón de que este rango sean las tallas en la que *L. tetraphylla* presentó asociación con *C. octonaria*.

En cuanto al tejido gonadal, solamente el 11% de las medusas parasitadas presentaron las gónadas desarrolladas, agrupándose en un intervalo de talla entre los 2 - 7 mm de talla umbrelar. Gaitán (2004) señala que, en el estuario del Río de la Plata, la aparición de gónadas se manifiesta a partir de los 3 mm de diámetro umbrelar, sin embargo, no todos los individuos de dicho diámetro umbrelar o superiores presentaron gónadas visibles. El bajo porcentaje de medusas con gónada en el total de las parasitadas podría deberse al crecimiento del polipoide de *C. octonaria* en el manubrio de *L. tetraphylla* impidiendo la ingestión de alimento. Por lo tanto, no habría aporte energético para la formación y/o maduración de las gónadas, o bien una inanición prolongada generaría la reabsorción de las mismas o la castración parasitaria (Arai, 1997). Se entiende por castración parasitaria como una estrategia infecciosa de eliminación eventual independiente de la intensidad de la reproducción del hospedador como el medio principal para adquirir energía. Ésta ha sido estudiada en invertebrados marinos como bivalvos, copépodos y otros crustáceos (Lafferty & Kuris, 2009). El número de medusas parasitadas en las cuales fue posible discriminar entre macho y hembra fue muy pequeño como para poder inferir si existe preferencia de infección por el sexo del hospedador. Hasta el momento no hay información disponible sobre la parasitosis por sexo en hidromedusas.

Las asociaciones entre pólipos de medusas y otros taxones son variadas, incluidos mutualismo, parasitismo, comensalismo, etc., aunque a veces es difícil discriminar entre ellas. Las medusas son utilizadas como sustrato, refugio, alimento o proveedores de alimentos, mientras que los pólipos parásitos se benefician de estas interacciones debido a que les proporcionan: a) un hogar en un hábitat limitado de sustrato; b) transporte; c) acceso a los alimentos de los hospedadores (Raskoff & Robinson, 2005; Ohtsuka *et al.*, 2009). La mayoría de las medusas parasitadas que se analizaron presentaron un sólo estolón, pero se encontraron medusas con hasta 4 estolones, coincidiendo con las observaciones de Bouillon (1987), el cual describió a los estolones como prolíferos voluminosos, alargados, cilíndricos con el centro hinchado y los extremos aguzados. En las costas argentinas, se encontraron medusas con estolones que tenían una forma alargada y cilíndrica que se ensanchaba en la región basal hacia el interior del manubrio y en el lado externo tenía diferentes formas: aplanado o

simplemente de forma ovalada (Puente-Tapia *et al.*, en preparación). Los estolones que presentaron las medusas parasitadas de este trabajo eran prolíferos, cilíndricos y con el centro hinchado, asemejándose más a la descripción proporcionada por Bouillon (1987).

Las medusas, durante la inanición, muestran una disminución en la estructura general del cuerpo, como es el caso de la escifomedusa *Cassiopea xamachana* Bigelow, 1892, la cual puede sobrevivir hasta 45 días sin alimento, reduciéndose a menos del 1% de su peso original. En *Aurelia aurita*, primero se reabsorben las gónadas, aunque las espermatogonias que estaban en desarrollo continúan madurando, y puede disminuir el diámetro de la umbrela. Pruebas de laboratorio realizadas en escifomedusas muestran que la maduración sexual es un fenómeno dependiente del tamaño o de la disponibilidad de nutrientes (Arai, 1997), con lo cual se podría pensar que un fenómeno similar podría ocurrir en hidromedusas, aunque hasta el momento no se encontró información sobre el efecto que podría tener la inanición sobre estas medusas.

En base a los trabajos consultados sobre diferentes clases de medusas, se podría inferir que la inanición puede afectar a los hospedadores de distintas maneras. Si la larva plánula de *C. octonaria* se fija en una medusa bien desarrollada y que ingirió alguna presa recientemente, ésta podría llegar a sobrevivir más tiempo en asociación parasitaria. En cambio, si *C. octonaria* se fija en una medusa juvenil que necesita alimentarse para crecer y desarrollarse o en una medusa que no ingirió alimento recientemente, ésta se vería más afectada por la asociación parasitaria y sobreviviría menor tiempo.

La asociación de *Cunina* se ha clasificado como una interacción parasitaria debido a que la etapa polipoide no solo absorbe los tejidos reproductivos del hospedador, sino que también consume los alimentos capturados por éste (Raskoff & Robinson, 2005). En el presente estudio, las medusas parasitadas no presentaron contenido estomacal, por lo que se podría suponer que, debido a la ubicación del estolón, estos individuos tienen la alimentación restringida, considerándose de esta manera, un efecto perjudicial en *L. tetraphylla*.

Trabajos recientes sugieren que en el caso de la interacción existente entre *L. tetraphylla* y *C. octonaria* se necesitan más estudios para una adecuada caracterización de esta asociación (Schariti *et al.*, 2018), debido a que no se tiene conocimiento si, luego de la liberación de los medusoides de *C. octonaria*, las medusas de *L. tetraphylla* mueren o se libera el manubrio y comienzan a ingerir alimentos nuevamente. Tampoco se sabe

que sucede con el polipoide: podría morir si muere la medusa hospedadora o luego de la producción de brotes medusoides, o bien tener un período de “reposo” y comenzar a producir medusoides nuevamente; las posibilidades son muchas, podrían estudiarse siguiendo el ciclo de esta asociación con organismos vivos en el laboratorio.

El polipoide de *C. octonaria* utiliza a *L. tetraphylla* como sustrato (Raskoff & Robinson, 2005; Ohtsuka *et al.*, 2009). Hasta el momento no se tiene claro si el movimiento del estolón con los brotes medusoides entrando y saliendo del manubrio lo genera la medusa de *L. tetraphylla* o el polipoide de *C. octonaria*. Por otro lado, estos movimientos podrían favorecer la liberación y dispersión de los medusoides de *C. octonaria*.

El parasitismo en las hidromedusas no es inusual y el movimiento lento de muchas especies permite que los parásitos pelágicos o bentónicos se instalen para la locomoción o protección (Lucas & Reef, 2009). La asociación de *L. tetraphylla* y *C. octonaria* puede deberse a la gran abundancia que *L. tetraphylla* alcanza en la región, facilitando el encuentro entre las larvas de *C. octonaria* con las medusas de *L. tetraphylla* (Puente-Tapia *et al.*, en preparación). La estrategia de alimentación de este hospedador consiste en extender sus tentáculos y esperar el encuentro con sus presas en una posición pasiva (Mills, 1981; Puente-Tapia *et al.*, en preparación), lo que podría ser aprovechado por las larvas de *C. octonaria* para fijarse en el hospedador.

En este estudio, se encontraron medusas de *L. tetraphylla* con dos tipos diferentes de asociaciones en un solo organismo: fase polipoide de *C. octonaria* y tremátodos (Digenea), por lo que esta medusa presenta un importante rol ecológico como hospedador de varios grupos de organismos, así como un papel trófico de hospedador secundario dentro de una red alimenticia con complejas interacciones entre organismos (Marcogliese, 2005). La transferencia de estos parásitos puede implicar diferentes interacciones depredador-presa entre los hospedadores (Marcogliese, 1995; Rohde, 2005; Díaz-Bríz *et al.*, 2015). Algunas especies de parásitos digeneos en peces, como *M. filiformis*, usan medusas y quetognatos como hospedadores secundarios (Marcogliese, 1995). Esto permite inferir que los organismos gelatinosos tendrían un papel importante en la transmisión de parásitos ya que son presas de los peces que actúan como hospedadores finales del parásito (Díaz-Bríz *et al.*, 2012).

7. Conclusiones

En este trabajo se estudió el efecto de la asociación parasitaria entre dos hidromedusas presentes en la zona costera uruguaya, así como también su relación con las condiciones ambientales. Las variaciones de temperatura y salinidad, en el área de muestreo, estuvieron acorde a los registros históricos consultados, excepto durante el mes de marzo de 2019 donde se constató un incremento y una disminución muy marcados de la salinidad. Independientemente de las variaciones de temperatura y salinidad, fue posible encontrar medusas de *L. tetraphylla* en todos los meses muestreados, sin embargo, no fue así con la asociación parasitaria, la cual fue hallada en los meses de enero, febrero y diciembre de 2017, enero y diciembre de 2018 y enero, febrero y marzo de 2019. El verano de 2019 fue atípico, ya que la asociación entre estas medusas fue registrada hasta fines de marzo, siendo que no se observaron en los meses de marzo de los años anteriormente muestreados.

Se registraron un total de seis especies de hidromedusas, dos de escifomedusas y dos de ctenóforos. Los resultados revelaron que *L. tetraphylla* fue la especie más abundante, seguida por *E. maculata* y *C. hemisphaerica*. Durante los meses muestreados, se registraron además otras especies tanto de hidromedusas como de escifomedusas: *Bougainvillia pagesi*, *Aglauropsis kawari*, *Lychnorhiza lucerna* y *Chrysaora lactea* y de ctenóforos *Mnemiopsis leidyi* y *Beroe ovata*. De las medusas registradas, únicamente *L. tetraphylla* fue observada en asociación parasitaria con *C. octonaria*, mostrando cierta selectividad por el hospedador en el área de estudio. Esto podría deberse por un lado a una concordancia temporal en los ciclos de vida de ambas especies de medusas y la gran abundancia de *L. tetraphylla*, lo que favorecería el encuentro entre la larva plánula de *C. octonaria* y su hospedador, y a su vez podría existir algún impedimento para que la larva de *C. octonaria* se fije a otros potenciales hospedadores disponibles como *E. maculata* o *C. hemisphaerica*. Las medusas de *L. tetraphylla* más parasitadas fueron las que presentaron tallas más pequeñas, cabe destacar que la mayoría de las medusas analizadas presentaron tallas pequeñas. El 78% de los estolones estaban ubicados en la porción más lejana a la cavidad gástrica, ya que sería más fácil para la larva plánula fijarse luego de su ingreso a través de la boca.

A partir de la interpretación de los resultados obtenidos y de la bibliografía consultada, se sugiere que dicha asociación parasitaria afecta negativamente a las medusas de *L. tetraphylla* en dos aspectos:

- Las medusas parasitadas observadas no poseían contenido estomacal debido a que los polipoides y medusoides de *C. octonaria* obstruyen el manubrio, impidiendo la ingestión de alimentos.
- La mayoría de estas medusas no presentaron las gónadas desarrolladas, esto podría ser explicado por la reabsorción del tejido gonadal debido a la falta de alimento o por el efecto de la castración parasitaria.

A pesar de todo el conocimiento actual, aún se desconocen aspectos sobre la dinámica de esta asociación parasitaria.

8. Perspectivas

Se espera que los resultados obtenidos de este estudio sirvan como punto de partida para profundizar en el conocimiento de la asociación parasitaria entre estas dos especies de medusas costeras de Uruguay. El próximo paso sería poder realizar experimentos de laboratorio con el fin de obtener el ciclo de vida completo de ambas especies de medusas para poder evaluar “in vivo” las consecuencias de esta interacción, lo que requiere espacio y la infraestructura adecuada. Así mismo se prevé realizar trabajos conjuntamente con científicos de Mar del Plata (provincia de Buenos Aires), con el fin de comparar las variaciones estacionales y los índices parasitológicos de ambas especies de hidromedusas en las costas de Argentina y Uruguay.

9. Bibliografía

Addad, S., Exposito, J. Y., Faye, C., Ricard-Blum, S. & Lethias, C. 2011. Isolation, characterization and biological evaluation of jellyfish collagen for use in biomedical applications. *Marine drugs*, 9(6), 967-983. DOI: 10.3390/md9060967.

Alfaro, R. M., Ramírez-Martínez, C., González, C. A., & del Castillo, M. E. M. 2014. Principales vías de introducción de las especies exóticas. Mendoza, R. & Koleff, P.(coords.) *Especies acuáticas invasoras en México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 43-73.

Ansay, C., Ballesteros, G. & Acha, M. 2003. Interacciones biofísicas del ictioplancton frente a la Laguna Mar Chiquita. Resúmenes. *V Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Mar del Plata*. 64 pp.

Arai, M. N. 1997. A functional biology of Scyphozoa. London, Chapman & Hall.

Balech, E., & Ehrlich, M. D. 2008. Esquema biogeográfico del Mar Argentino. *Revista de investigación y desarrollo pesquero*, 19, 45-75.

Bentlage, B., Osborn, K. J., Lindsay, D. J., Hopcroft, R. R., Raskoff, K. A., & Collins, A. G. 2018. Loss of metagenesis and evolution of a parasitic life style in a group of open-ocean jellyfish. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 124, 50-59. DOI: 10.1016/j.ympev.2018.02.030

Berrill, N. J. 1950. Development and medusa-bud formation in the Hydromedusae. *The quarterly review of Biology*, 25(3), 292-316.

Boero, F., Bouillon, J. & Piraino, S. 1992. On the origins and evolution of hydromedusan life cycles (Cnidaria, Hydrozoa). *Bolletino di Zoologia*, En: R. Dallai (ed.), *Sex origin and evolution*. Selected Symposia and Monographs Unione Zoologica Italiana, 6, 59-68.

Boero, F., Bouillon, J., Piraino, S. & Schmid, V. 1997. Diversity of hydroidomedusan life cycle: ecological implications and evolutionary patterns. En: H. den Hartog (ed.), *Proceedings of the 6th International Conference on Coelenterate Biology*. Natural Museum of Leiden, Leiden, 53-62.

Boero, F., Bouillon, J., Gravili, C., Miglietta, M.P., Parsons, T. & Piraino, S. 2008. Gelatinous plankton: irregularities rule the world (sometimes). *Marine Ecology Progress Series*, 356, 299-310. DOI: 10.3354/meps07368

Boero, F., Brotz, L., Gibbons, M. J., Piraino, S. & Zampardi, S. 2016. Impacts and effects of ocean warming on jellyfish. En Laffoley, D. & Baxter, J. M., (eds.) Explaining ocean warming: causes, scale, effects and consequences. Full report to International Union for Conservation of Nature, Gland, Switzerland. 213–237.

Bouillon, J. 1987. Considérations sur le développement des Narcoméduses et sur leur position phylogénétique. *Indo-Malayan Zoology*, 4, 189-278.

Bouillon, J. 1995. Hydromedusae of the New Zealand Oceanographic Institute (Hydrozoa, Cnidaria). *New Zealand Journal of Zoology*, 22(2), 223-238. DOI: 10.1080/03014223.1995.9518038

Bouillon, J. 1999. Hydromedusae. En: Boltovskoy, D (ed.). *South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands. 385-465.

Bouillon, J., Medel, M. D., Pagès, F., Gili, J. M., Boero, F., & Gravili, C. 2004. Fauna of the Mediterranean hydrozoa. *Scientia Marina*, 68(2), 5-438.

Bouillon, J., Gravili, C., Pagès, F., Gili, J. M. & Boero, F. 2006. An introduction to Hydrozoa. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, 194: 591.

Brusca, R. C. & Brusca, G. J. 2005. Invertebrados, 2da ed. McGraw-Hill Interamericana, Madrid, España. 237-287.

Bush, A. O., Lafferty, K. D., Lotz, J. M. & Shostak, A. W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *Journal of Parasitology* 83, 575–583. DOI: 10.2307/3284227

Collins, A. G. 2002. Phylogeny of Medusozoa and the evolution of cnidarian life cycles. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(3), 418-432. DOI: 10.1046/j.1420-9101.2002.00403.x

Collins, A. G., Schuchert, P., Marques, A. C., Jankowski, T., Medina, M. & Schierwater, B. 2006. Medusozoan phylogeny and character evolution clarified by new large and small subunit rDNA data and an assessment of the utility of phylogenetic mixture models. *Systematic biology*, 55(1), 97-115. DOI: 10.1080/10635150500433615.

Collins, A. G., Bentlage, B., Lindner, A., Lindsay, D., Haddock, S. H., Jarms, G., Norenburg, J. L., Thomas Jankowski, T. & Cartwright, P. 2008. Phylogenetics of *Trachylina* (Cnidaria: Hydrozoa) with new insights on the evolution of some problematical taxa. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88(8), 1673-1685. DOI: 10.1017/S0025315408001732

Collins, A. G. 2009. Recent insights into cnidarian phylogeny. *Smithsonian contributions to the marine sciences*, (38), 139-149.

Cornelius, P. F. S. 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. & Hughes, R.G. (eds.). Aspects of Hydrozoan Biology, *Scientia Marina*, 56(2-3), 245-261.

Correa, N. & Almada, P. S. 2013. Agua de lastre y especies exóticas. *Ciencia Hoy*, 22(131), 59-64.

Daly, M., Brugler, M. R., Cartwright, P., Collins, A. G., Dawson, M. N., Fautin, D. G., Scott, C. F., McFadden, C. S., Opresko, D. M., Rodriguez, E. & Romano, S. L. 2007. The phylum Cnidaria: a review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus. *Zootaxa* (1668): 127–182. DOI: 10.11646/zootaxa.1668.1.11

Darrigran, G., Vilches, A., Legaralde, T. & Damborenea, C. 2007. Guía para el estudio de macroinvertebrados. I.-Métodos de colecta y técnicas de fijación. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Buenos Aires, Argentina. 1-86.

Díaz-Bríz, L. M., Martorelli, S. R., Genzano, G. N. & Mianzan, H. W. 2012. Parasitism (Trematoda, Digenea) in medusae from the southwestern Atlantic Ocean: medusa hosts, parasite prevalences, and ecological implications. *Jellyfish Blooms IV*. Springer, Dordrecht. 215-226 DOI: 10.1007/s10750-012-1040-1

Díaz-Bríz, L. M., Martorelli, S. R. & Genzano, G. N. 2015. The parasite *Monascus filiformis* (Trematoda, Digenea, Fellodistomidae) on *Stromateus brasiliensis* (Pisces, Perciformes, Stromateidae): possible routes of transmission involving jellyfish. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 96(7), 1483-1489. DOI: 10.1017/S0025315415001757

Dirección Nacional de Medio Ambiente (DINAMA) dinama.gub.uy/oan/datos-abiertos/calidad-agua/. Consultado el 15 de abril de 2020.

Doyle, T. K., Hays, G. C., Harrod, C. & Houghton, J. D. 2014. Ecological and societal benefits of jellyfish. En: Pitt K.A. & Lucas C.H. (eds.) *Jellyfish blooms*. Springer, Dordrecht, 105-127. DOI: 10.1007/978-94-007-7015-7_5.

Durán-Fuentes, J., Gracia, A., Osorio, C., & Cedeño-Posso, C. 2018. Aporte al conocimiento de las medusas (Cnidaria Medusozoa) en el departamento del Atlántico, Colombia. *Revista de la*

Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 42(162), 49-57.
DOI: 10.18257/raccefyn.520.

Dutto, M. S., Genzano, G. N., Schiariti, A., Lecanda, J., Hoffmeyer, M. S. & 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. DOI 10.1186/s41200-017-0114-1

Dutto, M. S., Chazarreta, C. J., Rodriguez, C. S., Schiariti, A., Díaz-Bríz, L. M. & Genzano, G. N. 2019. Macroscale abundance patterns of hydromedusae in the temperate Southwestern Atlantic (27°–56° S). *Plos One* 14(6), e0217628. DOI: 10.1371/journal.pone.0217628

Failla Siquier, M. G. 2006. Zooplancton gelatinoso de la costa uruguaya. En: Menafra, R., Rodríguez-Gallego, L., Scarabino, F. & Conde, D. (eds.). *Bases para la Conservación y el Manejo de la Costa Uruguaya*. Vida Silvestre, Montevideo, Uruguay, 97–103.

Failla Siquier, M. G. 2014. Hallazgo de la medusa *Bougainvillia pagesi* (Cnidaria, Hydrozoa, Anthoathecata) 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.

Failla Siquier, M. G. & Díaz-Briz, L. M. 2015. Variación interanual de *Monascus filiformis* (Digenea: Trematoda) parasitando a *Liriope tetraphylla* (Cnidaria: Hydrozoa) en la costa de Uruguay. En *VII Congreso Argentino de Parasitología*. Congreso llevado a cabo en Bariloche, Argentina.

Falkenhaus, T. 2014. Review of jellyfish blooms in the Mediterranean and Black Sea. *Marine Biology Research*, 10(10), 1038–1039. DOI: 10.1080/17451000.2014.880790

Gaitán, E. N. 2004. Distribución, abundancia y estacionalidad de *Liriope tetraphylla* (Hidromedusa, Trachymedusae) 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.

Genzano, G., Mianzan, H., Acha, E.M. & 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, 257-261.

Genzano, G., Mianzan, H. & Bouillon, J. 2008. Hydromedusae (Cnidaria: Hydrozoa) from the temperate southwestern Atlantic Ocean: a review. *Zootaxa*. (1750): 1-18. DOI: 10.11646/zootaxa.1750.1.1

Genzano, G., Schiariti, A. & Mianzan, H. W. 2014. Cnidaria. *Los Invertebrados Marinos*. Fundación Félix de Azara, Buenos Aires, 67-85.

Gili, J. M., Bouillon, J., Pagès, F., Palanques, A., Puig, P. & Heussner, S. 1998. Origin and biogeography of the deep-water Mediterranean Hydromedusae including the description of two new species collected in submarine canyons of Northwestern Mediterranean. *Scientia Marina*, 62(1-2), 113-134. DOI: 10.3989/scimar.1998.62n1-2113

Girola, C. V., Martorelli, S. R. & Sardella, N. H. 1992. Presencia de Metacercarias de *Monascus filiformis* (Digenea, Fellodistomidae) en hidromedusas del Océano Atlántico. *Revista Chilena de Historia Natural*. 65, 409–415.

Graham, W. M., Pagès, F. & Hamner, W. H. 2001. A physical context for gelatinous zooplankton aggregations: a review. *Hydrobiologia*, 451, 199-212. DOI: 10.1007/978-94-010-0722-1_16

Graham, W. M. & Bayha, K.M. 2007. Chapter 14: Biological invasions by marine jellyfish. En: Nentwig, W. (ed.), *Biological Invasions, Ecological Studies*, vol. 193. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 239-255. DOI: 10.1007/978-3-540-36920-2_14

Haddad, J. V., Silveira, F. L. D., & Migotto, Á. E. 2010. Skin lesions in envenoming by cnidarians (Portuguese man-of-war and jellyfish): etiology and severity of accidents on the Brazilian coast. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, 52(1), 47-50. DOI: 10.1590/S0036-46652010000100008

Haddock, S.H.D. 2004. A Golden age of gelata: past and future research on planktonic ctenophores and cnidarians. *Hydrobiologia*, 530/531, 549-556. DOI: 10.1007/s10750-004-2653-9

Hamner, W. M. & Dawson, M. N. 2009. A review and synthesis on the systematics and evolution of jellyfish blooms: advantageous aggregations and adaptive assemblages. *Hydrobiologia*, 616(1), 161-191. DOI: 10.1007/s10750-008-9620-9

Hsieh, Y. P., Leong, F. M. & Rudloe, J. 2001. Jellyfish as food. *Jellyfish Blooms: Ecological and Societal Importance*. Dordrecht, Springer. 451, 11-17. DOI: 10.1007/978-94-010-0722-1_2

Isinibilir, M., Yilmaz, I. N. & Piraino, S. 2010. New contributions to the jellyfish fauna of the Marmara Sea. *Italian Journal of zoology*, 77(2), 179-185. DOI: 10.1080/11250000902895766

Kass-Simon, G. A. A. & Scappaticci, Jr, A. A. 2002. The behavioral and developmental physiology of nematocysts. *Canadian Journal of Zoology*, 80(10), 1772-1794. DOI: 10.1139/z02-135

- Lafferty, K. D. & Kuris, A. M. 2009. Parasitic castration: the evolution and ecology of body snatchers. *Trends in parasitology*, 25(12), 564-572. DOI: 10.1016/j.pt.2009.09.003
- Larson, R. 1982. Medusae (Cnidaria) from Carrie Bow Cay, Belize. En: Rützier, K. & Macintyre, I. G. (eds.). The Atlantic Barrier reef Ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize, 1. Structure and communities. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*, 12, 253-258.
- Lauría, R. & Failla Siquier, M. G. 2019. Report of the *Aglauroopsis kawari* jellyfish (Cnidaria, Hydrozoa, Limnomedusae) parasitised with the metacercaria of *Monascus filiformis* (Digenea, Fellodistomidae) in the estuary of the Río de la Plata, Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 28(2), 100-102. DOI: 10.26462/28.2.8
- Lecanda, M. J., Siebenhaar, M. P. & Tanzola, R. D. 2016. Dermatitis de los bañistas asociada al contacto con la medusa *Liriope tetraphylla* en Monte Hermoso, Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Asociación Médica de Bahía Blanca*, 26(2), 43-49.
- Leung, T. L. F. & Poulin, R. 2008. Parasitism, commensalism, and mutualism: exploring the many shades of symbioses. *Vie et Milieu*, 58(2), 107-115.
- Lucas, C. H. & Reed, A. J. 2009. Observations on the life histories of the narcomedusae *Aeginura grimaldii*, *Cunina peregrina* and *Solmissus incisus* from the western North Atlantic. *Marine Biology (Berl)*. 156, 373-379. DOI: 10.1007/s00227-008-1089-6
- Marcogliese, D. J. 1995. The role of zooplankton in the transmission of helminth parasites to fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 5, 336–371. DOI: 10.1007/BF00043006
- Marcogliese, D. J. 2005 Transmission of marine parasites. En Rohde, K. (ed.) *Marine parasitology*. United Kingdom: CSIRO Publishing, 280-286.
- Marques, A. C. & Collins, A. G. 2004. Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution. *Invertebrate Biology*. 123(1), 23-42. DOI: 10.1111/j.1744-7410.2004.tb00139.x
- Marques, R., Bouvier, C., Darnaude, A. M., Molinero, J. C., Przybyła, C., Soriano, S., Tomasini, J. A. & Bonnet, D. 2016. Jellyfish as an alternative source of food for opportunistic fishes. *Experimental Marine Biology and Ecology*. 485, 1-7. DOI: 10.1016/j.jembe.2016.08.008
- Marques, F., Angélico, M. M., Costa, J. L., Teodósio, M. A., Presado, P., Fernandes, A., Chainho, P. & Domingos, I. 2017. Ecological aspects and potential impacts of the non-native hydromedusa

Blackfordia virginica in a temperate estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 197, 69-79. DOI: 10.1016/j.ecss.2017.08.015

Martorelli, S. R. 2001. Digenea parasites of jellyfish and ctenophores of the southern Atlantic. *Hydrobiologia*, 451(1-3), 305-310. DOI: 10.1023/A:1011862406670

Mianzan, H. W. & 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. DOI:10.3989/scimar.2000.64s1215.

Mianzan, H., Sorarrain, D., Burnett, J. W. & Lutz, L. L. 2000. Mucocutaneous junctional and flexural paresthesias caused by the holoplanktonic trachymedusa *Liriope tetraphylla*. *Dermatology*. 201(1): 46-48. DOI: 10.1159/000018429

Mianzan, H., Pájaro, M., Álvarez Colombo, G. & Madirolas, A. 2001. Feeding on survival food: gelatinous plankton as a source of food for anchovies. *Hydrobiologia*. 451, 45-53. DOI: 10.1023/A:1011836022232

Mianzan, H., Ramirez, F., Costello, J. & Chiaverano, L. 2005. ¿Un mar de gelatina?. *Ciencia Hoy*, 15 (86), 48-55.

Mills, C. E. 1981 Seasonal occurrence of planktonic medusae and ctenophores in the San Juan Archipelago (NE Pacific). *The Wasmann Journal of Biology*. 39(1), 6-29.

Mills, C. E. 1995. Medusae, siphonophores, and ctenophores as planktivorous predators in changing global ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*. 52, 575-581. DOI: 10.1016/1054-3139(95)80072-7

Mills, C. E. & Sommer, F. 1995. Invertebrate introductions in marine habitats: two species of hydromedusae (Cnidaria) native to the Black Sea, *Maeotias inexpectata* and *Blackfordia virginica*, invade San Francisco Bay. *Marine Biology*. 122: 279-288. DOI: 10.1007/BF00348941

Muñoz Pozo, J. F. 2015. Distribución de la medusa (Cnidarios Hydrozoa) en la zona costera del puerto pesquero de Chanduy-Santa Elena, durante el periodo de Enero-Abril 2015. Tesis de Grado, Universidad Estatal Península de Santa Elena, La Libertad, Ecuador.

Nagata, R. M., Júnior, M. N., Brandini, F. P. & 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.

Nogueira, M., da Costa, B. S. P., Martinez, T. A., Brandini, F. P. & Miyashita, L. K. 2018. Diversity of gelatinous zooplankton (Cnidaria, Ctenophora, Chaetognatha and Tunicata) from a subtropical estuarine system, southeast Brazil. 2019. *Marine Biodiversity*. 49, 1283–1298. DOI: 10.1007/s12526-018-0912-7

Occhipinti-Ambrogi, A. & Savini, D. 2003. Biological invasions as a component of global change in stressed marine ecosystems. *Marine pollution bulletin*. 46(5), 542-551. DOI: 10.1016/S0025-326X(02)00363-6

Ohtsuka, S., Koike, K., Lindsay, D., Nishikawa, J., Miyake, H., Kawahara, M., Mujiono, N., Hiromi, J. & Komatsu, H. 2009. Symbionts of marine medusae and ctenophores. *Plankton and Benthos Research*. 4(1), 1-13. DOI: 10.3800/pbr.4.1

Oliveira, O. M., Miranda, T. P., Araujo, E. M., Ayon, P., Cedeno-Posso, C. M., Cepeda-Mercado, A. A., Córdoba, P., Cunha, A. F., Genzano, G. N., Haddad, M. A., Mianzan, H. W., Migoto, A. E., Miranda, L. S., Morandini, A. C., Nagata, R. M., Nascimento, K. B., Nogueira Jr. M, Palma, S., Quiñones, J., Rodriguez, C. S., Scarabino, F., Schiariti, A., Stampar, S. N., Tronolone, V. B. & Marques, A. C. 2016. Census of Cnidaria (Medusozoa) and Ctenophora from south American marine waters. *Zootaxa*, 4194(1), 1-256. DOI: 10.11646/zootaxa.4194.1.1.

Ortega, L. & Martínez, A. 2007. Multiannual and seasonal variability of water masses and fronts over the Uruguayan shelf. *Journal of Coastal Research*. 23(3), 618-629. DOI: 10.2112/04-0221.1

Osborn, D. A. 2000 Cnidarian “parasites” on *Solmissus incisa*, a narcomedusa. *Scientia Marina*, 64(S1), 157–163. DOI:10.3989/scimar.2000.64s1157

Östman, C. 2000. A guideline to nematocyst nomenclature and classification, and some notes on the systematic value of nematocysts. *Scientia Marina*, 64(S1), 31-46. DOI: 10.3989/scimar.2000.64s131

Pauly, D., Graham, W., Libralato, S., Morissette, L. & Palomares, M. L. D. 2009. Jellyfish in ecosystems, online databases, and ecosystem models. *Hydrobiologia*, 616, 67–85. DOI: 10.1007/978-1-4020-9749-2_5

Piola, A. R., Matano, R. P., Palma, E. D., Möller Jr, O. O. & Campos, E. J. 2005. The influence of the Plata River discharge on the western South Atlantic shelf. *Geophysical Research Letters*. 32(1). DOI: 10.1029/2004GL021638

Piraino, S., De Vito, D., Schmich, J., Bouillon, J. & Boero, F. 2004. Reverse development in Cnidaria. *Canadian Journal of Zoology*, 82(11): 1748-1754. DOI: 10.1139/z04-174

Puente-Tapia, F. A., Díaz-Bríz, L. M., Failla Siquier, M. G. & Genzano, G. Diciembre de 2016. Dos casos de parasitismo de medusas en la costa de Mar del Plata (provincia de Buenos Aires), Argentina. En *IV Congreso Uruguayo de Zoología*. Congreso llevado a cabo en Maldonado, Uruguay.

Puente-Tapia, F. A. & Genzano, G. 2019. Seasonal succession of gelatinous zooplankton (medusae and ctenophores) from Mar del Plata Harbor, Argentina (SW Atlantic Ocean). *Ecología Austral*. 29(3), 339-351.

Puente-Tapia, F. A. 2019. Factores físico-químicos y biológicos que regulan la abundancia de las medusas y ctenóforos (zooplancton gelatinoso) de las costas de Mar del Plata, Argentina. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina.

Purcell, J. E., Uye, S. & Lo, W. 2007. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Marine Ecology Progress Series*. 350, 153–174. DOI: 10.3354/meps07093

Raskoff, K. A., Sommer, F. A., Hamner, W. M. & Cross, K. M. 2003. Collection and culture techniques for gelatinous zooplankton. *The Biological Bulletin*. 204, 68-80.

Raskoff, K. A. & Robison, B. H. 2005. A novel mutualistic relationship between a doliolid and a cnidarian, *Bythotiara dolioeques* sp. nov. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 85(3), 583-593. DOI: 10.1017/S0025315405011513

Ramirez, F. C. & Zamponi, M. O. 1981. Hydromedusae. En: Boltovskoy, D. (ed.), *Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina, 443-469.

Richardson, A. J. 2008. In hot water: zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science*. 65(3), 279-295. DOI: 10.1093/icesjms/fsn028

Richardson, A. J., Bakun, A., Hays, G. C. & Gibbons, M. J. 2009. The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends in ecology & evolution*, 24(6), 312-322. DOI: 10.1016/j.tree.2009.01.010

Rodríguez, C. 2012. *Hidromedusas del Atlántico Sudoccidental: Biodiversidad y patrones de distribución*. Tesis Doctor en Ciencias, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina.

Rodríguez, C., Marques, A. C., Mianzan, H. W., Tronolone, V. B., Migotto, A. E. & Genzano, G. N. 2017. Environment and life cycles influence distribution patterns of hydromedusae in austral South America. *Marine Biology Research*. 13(6), 659-670. DOI: 10.1080/17451000.2017.1280170

Rohde, K. (ed.). 2005. *Marine parasitology*. CSIRO publishing Melbourne and CABI, Wallingford, Oxon.

Ruppert E. & Barnes R. 1996. *Zoología de los Invertebrados*, 6ta ed, McGraw-Hill Interamericana, Madrid, España. 120-125.

Rutkowski, T., Schroeder, R. & Resgalla Jr, C. 2018. Occurrences of Jellyfish in the Industrial Fishing Activity of the Southeastern and Southern Regions of Brazil. *Marine and Coastal Fisheries*. 10(2), 144-151. DOI: 10.1002/mcf2.10017

Sal Moyano, M., Schiariti, A., Giberto, D. A., Briz, L. D., Gavio, M. A. & Mianzan, H. W. 2012. The symbiotic relationship between *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa, Rhizostomeae) and *Libinia spinosa* (Decapoda, Epialtidae) in the Río de la Plata (Argentina–Uruguay). *Marine Biology (Berl)*. 159(9), 1933-1941. DOI: 10.1007/s00227-012-1980-z

Schiariti, A., Dutto, M. S., Morandini, A. C., Nagata, R. M., Pereyra, D. Y., Tapia, F. A. P., Díaz-Bríz, L. & Genzano, G. 2018. An Overview of the Medusozoa from the Southwestern Atlantic. En *Plankton Ecology of the Southwestern Atlantic*. Springer International Publishing AG. 413-449. DOI: 10.1007/978-3-319-77869-3_19

Schuchert, P. 1998. How many hydrozoan species are there? *Zoologische Verhandelingen*. 323, 209-219.

Shimomura, O. 2005. The discovery of aequorin and green fluorescent protein. *Journal of microscopy*. 217(1), 3-15. DOI: 10.1111/j.0022-2720.2005.01441.x

Sullivan, L. J. & Kremer, P. 2011. Gelatinous zooplankton and their trophic roles. En: Wolanski, E. & McLusky, D. (eds.) *Treatise on estuarine and coastal science*. New York, Elsevier. 127–171

Towanda, T. & Thuesen, E. V. 2006. Ectosymbiotic behavior of *Cancer gracilis* and its trophic relationships with its host *Phacellophora camtschatica* and the parasitoid *Hyperia medusarum*. *Marine Ecology Progress Series*. 315, 221-236. DOI: 10.3354/meps315221

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*. 6. DOI: 10.5376/ijms.2016.06.0007

Vervoort, W. 2006. Leptolida (Cnidaria: Hydrozoa) collected during the CANCAP and Mauritania-II expeditions of the National Museum of Natural History, Leiden, The Netherlands [Anthoathecata, various families of Leptothecata and addenda]. *Zoologische Mededelingen*. 80(1), 181.

Vidal, V. 2019. Dinámica espacio-temporal de medusas y ctenóforos, y su relación con las condiciones ambientales en la Laguna de Rocha y mar adyacente, Uruguay. Tesis Licenciatura en Ciencias Biológicas, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.

Williams, J. 2015. Are Jellyfish Taking Over The World?. *Journal of Aquaculture & Marine Biology*. 2(3), 00026. DOI: 10.15406/jamb.2015.02.00026.

Windell, J. T. 1971. Food analysis and rate of digestion. En: *Methods for assessment of fish production in fresh waters*. 2nd edition. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 215-226.

World Register of Marine Species (WoRMS) <http://www.marinespecies.org> Consultado el 19 de setiembre de 2019

Yilmaz, I. N. 2014. Collapse of zooplankton stocks during *Liriope tetraphylla* (Hydromedusa) blooms and dense mucilaginous aggregations in a thermohaline stratified basin. *Marine Ecology*, 36(3): 595-610. DOI: 10.1111/maec.12166

Zar, J. H. 1999. Biostatistical Analysis. *New Jersey: Prentice-Hall Inc.*

10. Anexo

Listado de las medusas y los ctenóforos encontrados en los muestreos de Las Flores y Playa Verde. Criterio taxonómico según WoRMS (<http://www.marinespecies.org/>)

Phylum Cnidaria

Subphylum Medusozoa

Clase Hydrozoa

Subclase Hydroidolina

Orden Anthoathecata

Familia Bougainvilliidae

Bougainvillia pagesi

Orden Leptothecata

Familia Lovenellidae

*Eucheilota maculata*¹

Familia Campanulariidae

Clytia hemishaerica

Subclase Trachylinae

Orden Limnomedusae

Familia Geryoniidae

*Liriope tetraphylla*¹

Familia Olindiidae

*Aglauropsis kawari*²

Orden Narcomedusae

Familia Cuninidae

Cunina octonaria

Clase Scyphozoa

Subclase Discomedusae

Orden Rhizostomeae

Familia Lychnorhizidae

*Lychnorhiza lucerna*²

Orden Semaestomeae

Familia Pelagiidae

*Chrysaora lactea*²

Phylum Ctenophora

Clase Tentaculata

Orden Lobata

Familia Bolinopsidae

Mnemiopsis leidyi

Clase Nuda

Orden Beroida

Familia Beroidae

Beroe ovata

Referencias:

1. especie de hidromedusa más abundante en las costas uruguayas
2. especies ocasionales en los años muestreados

11. Glosario

Tomado de Bouillon (1999). Se especificará en caso contrario.

Agregación: redistribución de la población que permite la coexistencia de un alto número de individuos en un mismo lugar (Graham *et al.*, 2001).

Bloom: incremento en la reproducción asexual que genera un aumento de la población (Graham *et al.*, 2001).

Canal anular o circular: canal simple que recorre el margen de la campana que une los extremos de los canales radiales; ocasionalmente, el canal circular no es hueco, sino que consiste en un núcleo sólido de células endodérmicas.

Canal centrípeto: canal ciego que surge del canal circular y se dirige hacia el manubrio.

Canal radial: canal que surge del manubrio y se dirige hacia el margen de la campana.

Cirri: tentáculos marginales sensitivos de longitud variable y de aspecto filiforme, formados por células vacuoladas (Ramírez & Zamponi, 1981).

Cnidocito: célula redonda u ovoide que secreta al nematocisto, está ubicada en el ectodermo y, mayormente, en los tentáculos.

Cordili: pequeños tentáculos modificados con otolitos endodérmicos constituyendo el "órgano auditivo" más común entre medusas (Ramírez & Zamponi, 1981).

Diblástico: compuesto de dos epitelios, un ectodermo externo (epidermis) y un endodermo interno (gastrodermis), separados por una capa conectiva relativamente indiferenciada, la mesoglea (no un tejido verdadero).

Espirocisto: organelo con una delgada pared capsular con un largo filamento en espiral que no tiene un eje o espina aparente. Luego de la descarga, la cápsula y el filamento se vuelven transparentes (Kass-Simon & Scappaticci, 2002).

Estatocisto: vesículas epidérmicas localizados en la base velar del borde subumbrelar y caracterizados por la presencia de células especiales (litocitos). Cada uno de los

cuales contiene una concreción redonda móvil (estanolito) compuesto de material orgánico y carbonato de calcio (Ramírez & Zamponi, 1981).

Lappet: borde festoneado que se ubica alrededor de la campana.

Mesoglea: sustancia acelular que se encuentra entre el ectodermo y el endodermo y que forma la masa gelatinosa de la campana en hidromedusas.

Nematocisto: organelo urticante característico de Cnidaria, que consiste en una cápsula secretada por una célula llamada cnidocito, que contiene un fluido refringente y un filamento enrollado que se desenreda en la descarga. De acuerdo con la estructura del tubo interno, se reconocen diferentes tipos de cnidocistos, lo que constituye un rasgo taxonómico importante. Los cnidocistos se utilizan para la captura de presas y defensa.

Otoporpa: en algunas Narcomedusae, tractos ectodérmicos verticales, alargados, ovalados o incluso redondeados, con cnidocistos que se extienden hacia arriba desde cada estatocisto sobre el margen exumbrelar.

Polipoide: se le denomina así al estado pólipo que es parásito de otro organismo.

Ptycocistos: organelo cuyo filamento carece de los pliegues helicoidales que le permiten comprimirse, en cambio presenta pliegues longitudinales por los cuales se pliega de forma variable antes de la descarga. El filamento descargado no tiene espinas (Mariscal, 1984).

Velo: pliegue horizontal que se proyecta hacia el interior desde el margen umbrelar, dejando una abertura central, curva, la abertura velar. Consiste en dos capas de ectodermo separadas por una laminilla de mesoglea, el ectodermo interno, de origen subumbrelar, con músculos estriados. El velo sirve en la propulsión y la orientación de la medusa, el diámetro de su abertura se puede ajustar durante la natación, desde el ancho de la campana hasta casi cerrado.