
BIOLOGÍA Y MÉTODOS DE ESTUDIO DEL ZOOPLANKTON GELATINOSO CON ÉNFASIS EN INVESTIGACIONES DEL PACÍFICO ESTE TROPICAL

TECNOCIENCIA

Cardona, Valentina; Brugnoli, Ernesto; Díaz-Ferguson, Edgardo; Morales, Alvaro

Valentina Cardona

Universidad Latina, Facultad Ciencias de la Salud Dr., Panamá

Ernesto Brugnoli

Estación Científica Coiba (COIBA AIP), Panamá

Edgardo Díaz-Ferguson

Facultad de Ciencias, Uruguay

Alvaro Morales

Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR) y Escuela de Biología, Costa Rica

Tecnociencia

Universidad de Panamá, Panamá

ISSN: 1609-8102

ISSN-e: 2415-0940

Periodicidad: Semestral

vol. 23, núm. 2, 2021

Luis.rodriquez@up.ac.pa

Recepción: 21 Marzo 2021

Aprobación: 14 Junio 2021

URL: <http://portal.amelica.org/ameli/jatsRepo/224/2242372016/index.html>

Resumen: Esta revisión da un vistazo general a los avances en el estudio de zooplancton gelatinoso en el área del Pacífico Este Tropical. Se inicia con una breve descripción de los principales filos que conforman el zooplancton gelatinoso, Cnidaria y Ctenofora, y sobre la clase Thaliacea, perteneciente al subfilo Urochordata, cuyos integrantes son frecuentes en esta zona. Además, se realiza una comparación de los beneficios y limitaciones encontradas en los métodos tradicionales de captura y estudio versus los métodos moleculares basándonos en criterios como sensibilidad, identificación del organismo, probabilidad de resultados falsos (falsos positivos y falsos negativos), invasividad y costo. Finalmente, recopilamos información disponible sobre zooplancton gelatinoso en el Pacífico Este Tropical (PET) para observar la forma de captura y los especímenes encontrados en éste. El PET presenta un alto grado de biodiversidad y de condiciones fisicoquímicas ideales para el desarrollo de este tipo de organismos, pero han sido poco estudiados. Es necesario realizar más estudios de este grupo en esta zona utilizando métodos tradicionales y moleculares para eficientemente entender estas poblaciones, su dinámica, conectividad demográfica y comportamiento con mayor detalle. La implementación de métodos moleculares en estas especies permitirá el establecimiento de una línea base de datos moleculares que permitirá a futuro establecer unidades evolutivas y de conservación, el manejo del número efectivo de reproductores, valorar la diversidad genética y la identificación de áreas de conectividad genética y flujo genético.

Palabras clave: Cnidarios, Ctenóforos, Urochordata, Biología, Ecología Marina, Métodos de captura.

Abstract: This review gives an overview of advances in the study of gelatinous zooplankton in the Eastern Tropical Pacific area. The review provides a brief description of the main phyla that make up the gelatinous zooplankton, Cnidaria and Ctenofora, and about the Thaliacea class, belonging to the subphylum Urochordata, whose members are present in this area. In addition, we made a comparison of benefits and limitations of traditional capture and study methods versus molecular methods based on the following criteria: sensitivity, specificity, probability of false results (false positive and false negative), invasiveness and cost. Finally, we review and summarize the available information of gelatinous zooplankton for the Eastern Tropical Pacific (PET) related to collection methods, and species list for the region. PET has an elevated marine biodiversity and

ideal physical and chemical conditions for the development of zooplankton communities; however, studies on these taxa are reduced. Therefore, it is necessary to carry out more studies of this group in this zone including both traditional and molecular methods to efficiently understand populations, their dynamics, demographic connectivity and behavior in more detail. The application of molecular methods in these species will provide a base line of molecular data that will allow scientists to establish evolutionary and conservation units, assess genetic diversity, understand the effective population size of their populations and the identification of genetic connectivity and gene flow areas.

Keywords: Cnidaria, Ctenophores, Urochordata, Biology, Marine Ecology, Capture methods.

INTRODUCCIÓN

El termino zooplancton deriva del griego zoon, que significa animal, y planktos, que significa vagando. Se refiere a un grupo de animales que viven en la columna de agua marina y que no tienen la capacidad de natación suficiente para contrarrestar las corrientes (Lagos Tobías et al. 2013). Corresponden a organismos heterótrofos, dependiendo de sus hábitos alimentarios se pueden clasificar en: herbívoros, carnívoros u omnívoros (Lagos Tobías et al. 2013). Por otro lado, de acuerdo con su tamaño se pueden dividir en: nanoplancton (2-20 μm), microplancton (20-200 μm), mesoplancton (0,2-20 mm), macroplancton (2-20 cm) y megaplancton (20-200 cm) (Lagos Tobías et al. 2013). El zooplancton también se puede catalogar como gelatinoso e ictioplancton de acuerdo a si los organismos presentan un cuerpo gelatinoso o se integran a las comunidades ícticas en estadios adultos. Específicamente, un organismo zooplanctónico se considera gelatinoso cuando su porcentaje de carbono se encuentra entre 10 y 35% de su peso seco (Schneider, 1989) y su contenido de agua debe ser superior al 95% (Larson, 1986).

El zooplancton gelatinoso (ZG) está conformado principalmente por dos filos de invertebrados: Cnidaria y Ctenófora. Sin embargo, existen algunos organismos componentes del ZG que pertenecen al filo Chordata (vertebrados), específicamente en el subphyllum Urochordata (tunicados). Dentro de los cordados, en este trabajo nos centrarnos en la clase Thaliacea, donde se encuentran las “salpas” (Morales-Ramírez & Nowaczyk, 2006). La taxonomía general de los principales grupos de ZG se presenta en la figura 1.

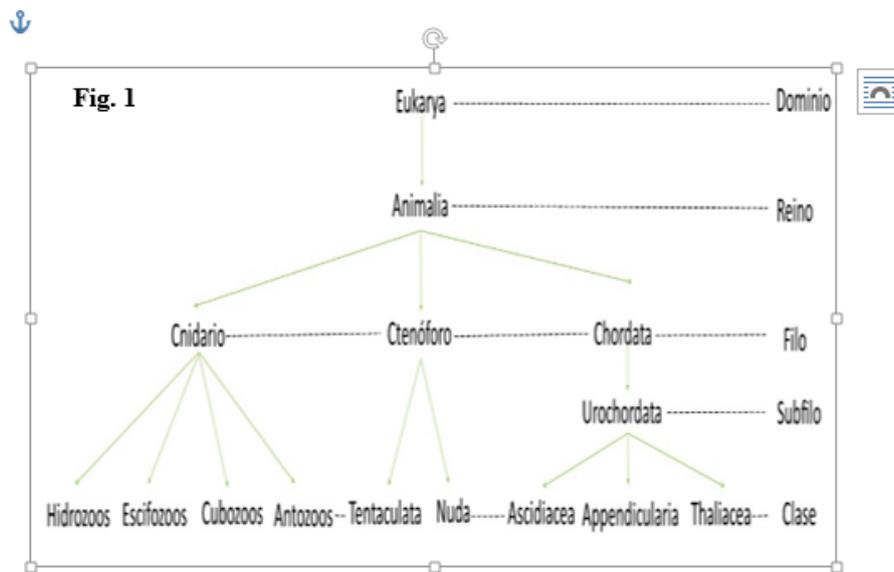


FIGURA 1
Clasificación taxonómica de las principales

La información existente sobre esta categoría es bastante escasa (Aubert et al. 2018) sin embargo en las últimas dos décadas ha adquirido relevancia debido a sus efectos tanto positivos como negativos en el turismo, la industria pesquera y alimenticia (Díaz Briz et al. 2017). Algunos efectos negativos son el aumento de la constancia y el tamaño de los blooms de diferentes especies (especialmente venenosas) que han afectado gravemente el turismo marino, ya que no se cuenta con un sistema que pueda predecir el riesgo de aparición de una alta cantidad de medusas en un área específica en un tiempo dado (Aubert et al. 2018). Por otro lado, algunos beneficios reportados, es que son comercializados en Asia, principalmente la taxa medusoide (Madin et al. 2014). También han sido utilizados en la industria farmacológica para la producción de colágeno y mucina, glicoproteína derivada de estos (Patwa et al. 2015).

Entre algunos estudios importantes realizados a nivel mundial se identifica el de Verwimp et. al (2020), en el cual se crea uno de los primeros protocolos de estudio y extracción de ADN genómico de ZG, específicamente del ctenóforo invasor *Mnemiopsis leidyi*. Esta especie presenta una alta tasa de éxito que se puede explicar por la facilidad de movilidad mundial (Pérez-Portela et al. 2013) y sus características biológicas de adaptación descritas por Keister et al. (2020). Las constantes explosiones poblacionales de este ctenóforo en mares europeos generan un constante desequilibrio en la cadena alimentaria pelágica (Oguz et al. 2008; Van Walraven et al. 2017) que puede inducir a cascadas tróficas comunitarias (Tiselius & Møller 2017). Otro estudio importante a mencionar es el de Díaz Briz et al. (2017) donde se identificaron 44 especies de peces de las familias Molidae, Carangidae, Stromateidae, Salmoidae y Nototheiidae que consumen ZG. Es conocido que algunas especies de estas familias, consumen exclusivamente ZG (Pope et al. 2010) siendo descritos comúnmente como medusófagos (Macpherson, 1983). Por otro lado, hay varias descripciones de peces que consumen estos organismos cuando hay una disminución de las fuentes de alimento indicando así la importancia de este grupo en la cadena trófica marina. (Mianzan et al. 1996).

En el presente trabajo se describen las características de la biología y taxonomía de algunos organismos que forman parte del ZG, con énfasis en los filos cnidaria, ctenófora y el subfilo urochordata (clase Thaliacea). Así mismo, se realiza una descripción de los diferentes métodos de estudio utilizados (tradicionales y moleculares), indicando los beneficios y limitaciones de cada uno de ellos. Finalmente, se presentan estudios identificados de ZG realizados hasta la fecha en el PET. Con este enfoque se busca recopilar información de este importante grupo funcional del zooplancton marino en esta zona, cuyo alto grado de biodiversidad

y condiciones fisicoquímicas específicas, la vuelven una región para ideal los estudios de biodiversidad. Para recopilar esta información se realizó una revisión de la base de datos Scopus, Science Direct, Google Scholar y Researchgate. Donde se realizaron búsquedas por palabras clave en revistas internacionales, indexadas en los idiomas inglés y español. En adición se citan tesis relacionadas con el tema de revisión (Segura 1984; Castillo 2019; Capurro 2020), libros de texto (Macpherson 1983; Bereiter-Hahn 1984; Rupert y Barnes 1996; Díaz-Ferguson 2012), monografías (UNESCO 1968) y bases de datos (WoRMS 2015) entre otros.

En cuanto a contenido y estructura del documento, las primeras secciones del documento no presentan un criterio de selección único sobre zooplancton y el PET; incorporándose información general del ZG y proporcionando una idea general y global sobre estudios del grupo focal, el ZG. Posteriormente se incluye una sección específica de estudios realizados en el Pacífico Este Tropical y luego incorporamos la importancia de los métodos moleculares como una herramienta importante y eficaz en la identificación y caracterización de las poblaciones de ZG.

BIOLOGÍA Y TAXONOMÍA

Aunque los filos que representan la mayoría del ZG (cnidaria y ctenófora) presentan características similares que parecen indicar que son dos ramas provenientes de un mismo ancestro en común, las diferencias diagnósticas entre ambos grupos se describen en la figura 2. Estas diferencias indicarían un tipo de evolución convergente de acuerdo con Rupert & Barnes (1996). A continuación, se describen ambos filos con sus características específicas, así como la clase Thaliacea dentro del filo Chordata.

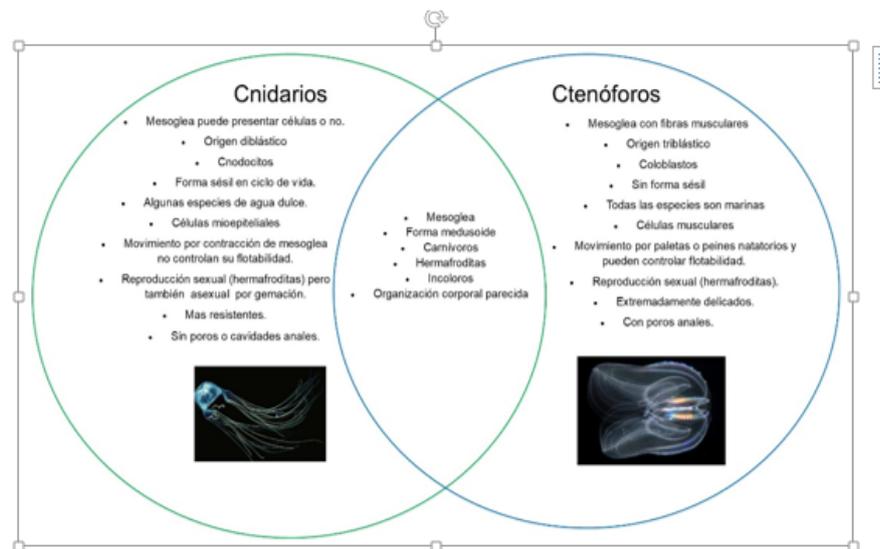


FIGURA 2

clases que generan Zooplancton gelatinoso. Tener en cuenta que ni la clase Antozoo (cnidarios), ni la clase Ascidiacea (Chordata) generan este tipo de organismos.

Cnidaria

También conocidos como Celenterados, corresponden a organismos diblásticos primitivos con un desarrollo de órganos muy limitados con aproximadamente 9,000 especies (Rupert & Barnes 1996). Como generalidades del filo destacan la simetría radial en los adultos, la presencia de una cavidad digestiva y función circulatoria. La pared del cuerpo cuenta con 3 capas: epidermis, gastrodermis y mesoglea (tejido conjuntivo fibroso, parecido a la gelatina que puede o no presentar células mesenquimáticas). Presentan además sistemas nerviosos similares a las neuronas multipolares de los animales, pero algunas de sus sinapsis son simétricas (Rupert & Barnes 1996).

Manifiestan dos formas básicas: Pólipo (forma sésil) con simetría cilíndrica o tubular cuyo extremo oral esta hacia arriba y Medusa (forma de natación libre) con un aspecto de campana o sombrilla cuyo extremo oral está en la cara cóncava. El movimiento de la forma medusoide se debe a la contracción de sus fibras longitudinales y estas pueden decidir si flotar o “saltar” (Rupert & Barnes 1996). En la figura 3 se puede observar ambas formas.

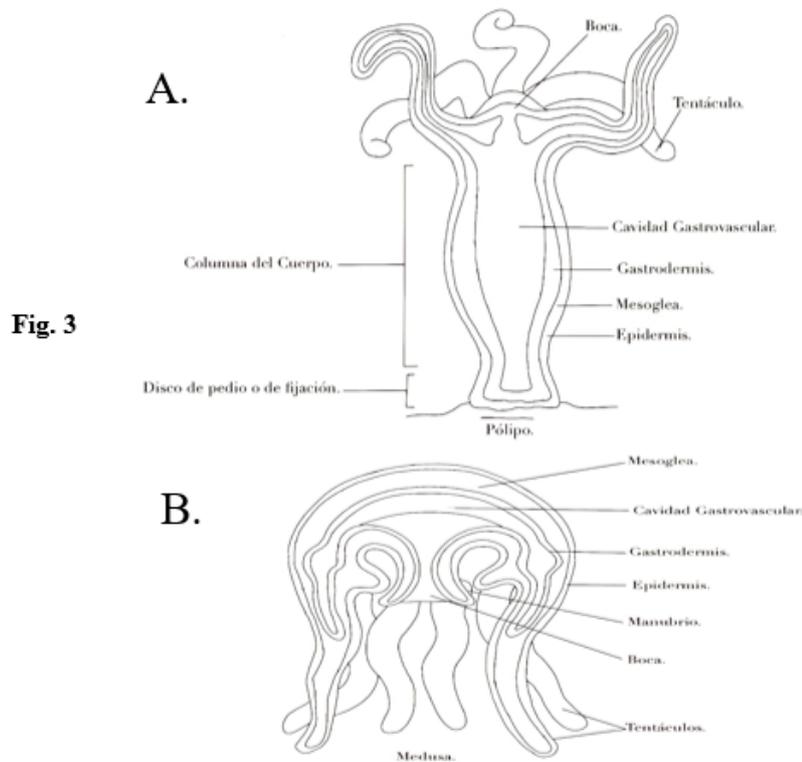


FIGURA 3
Formas de Cnidaria: (A) Pólipo y (B) Medusa.

Todas las especies presentan células especializadas conocidas como cnidocitos. Estas son exclusivas y específicas de los cnidarios, tienen carácter defensivo o de caza. Hay dos tipos principales: nematocistos, por las cuales se liberan toxinas (específicas de cada especie) y las desmonenas que no tienen toxina, estas funcionan adhiriéndose y envolviendo a presas pequeñas (Rupert & Barnes 1996).

Casi todos los cnidarios conocidos son carnívoros y se alimentan de pequeños crustáceos (Rupert & Barnes 1996). La mayor parte de su proceso de digestión es intracelular y se distribuyen los nutrientes por difusión. Con respecto a su reproducción prefieren temperaturas cálidas y puede suceder de forma asexual por gemación o de forma sexual. En invierno se forma una cubierta quitinosa en la superficie del huevo fecundado que lo protege de las bajas temperaturas hasta la primavera cuando se abre y sale una larva plánula de natación libre (Rupert & Barnes 1996).

Las tres clases de cnidarios que pueden integrar el ZG son:

-Clase Hidrozoa: alrededor de 2,700 especies, en su mayoría marinas, pero existen algunos organismos de agua dulce en esta categoría (hidras y medusas). Las tres características claves de este grupo son:

- Mesoglea sin células de ningún tipo.
- Gastrodermis sin cnidocitos.
- Gónadas epidérmicas, rara vez gastrodérmicas.

Clase Cubozoa: 9 especies marinas descritas. Tiene una mesoglea gruesa, gelatinosa y fibrosa que contiene células ameboides de la epidermis.

-Clase Escifozoa: hay alrededor de 200 especies marinas. Presentan una mesoglea celular, algunos cnidocitos gastrodérmicos y gametos gastrodérmicos.

Corresponde a un filo de animales marinos, casi transparentes, también conocidos como nueces de mar o medusas con peines (Rupert & Barnes 1996). Hay aproximadamente 50 especies conocidas, algunas de aguas costeras y otras oceánicas. Son organismos triblásticos poco derivados con forma esférica u ovalada, cuyo tamaño puede ir desde 5 mm a 4.3 cm (Rupert & Barnes 1996). Presentan algunas especies de profundidad que pueden llegar a tener un tamaño de hasta 25 cm. Muestran una cavidad gastrovascular compleja con sistema de canales y una gruesa capa corporal intermedia, similar a la mesoglea de los cnidarios (Rupert & Barnes 1996).

Ctenófora

Corresponde a un filo de animales marinos, casi transparentes, también conocidos como nueces de mar o medusas con peines (Rupert & Barnes 1996). Hay aproximadamente 50 especies conocidas, algunas de aguas costeras y otras oceánicas. Son organismos triblásticos poco derivados con forma esférica u ovalada, cuyo tamaño puede ir desde 5 mm a 4.3 cm (Rupert & Barnes 1996). Presentan algunas especies de profundidad que pueden llegar a tener un tamaño de hasta 25 cm. Muestran una cavidad gastrovascular compleja con sistema de canales y una gruesa capa corporal intermedia, similar a la mesoglea de los cnidarios (Rupert & Barnes 1996).

La epidermis está formada por células sensoriales y mucosas, después se continúa con una capa de células musculares lisas y después se encuentra la mesoglea, que es un tipo de tejido conjuntivo con fibras musculares y amebocitos del mesodermo (Rupert & Barnes 1996). El cuerpo está dividido en ocho partes iguales por 8 hileras de bandas ciliadas, conocidas como paletas de peines o natatorios, que conforman su sistema locomotor, la anatomía de los ctenóforo se puede observar en la figura 4.

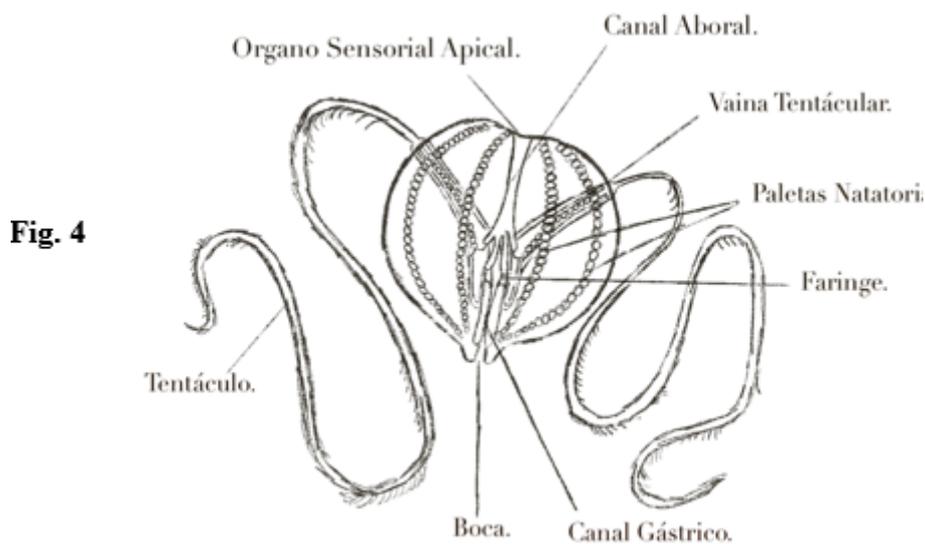


FIGURA 4
Anatomía de un Ctenóforo con tentáculos.

En los tentáculos hay células especializadas o coloblastos, que funcionan como adhesivos, las cuales presentan una forma piriforme y el extremo delgado está unido a la mesoglea tentacular. Estas tienen uniones sinápticas con células nerviosas que son especiales porque tienen fibras radiales menores que terminan en

un granulo relleno de material mucoso adhesivo, el cual se libera cuando entra en contacto con una presa (Rupert & Barnes 1996).

Son carnívoros y en su dieta incluyen organismos planctónicos, crustáceos, larvas de peces y hasta otras especies de ctenóforos (Rupert & Barnes 1996). Los canales digestivos tienen poros que se abren en la mesoglea y son controlados por rosetas de células ciliadas, esto sirve para controlar la cantidad de fluido y densidad de la misma y así regular su flotabilidad.

Todos los organismos de este filo presentan bioluminiscencia, la cual es causada por fotocitos que se encuentran en las paredes de los canales digestivos meridianos. En cuanto a reproducción la gran mayoría son hermafroditas, con un sexo en cada canal meridiano. La fecundación es externa y hay pocas especies incubadoras, su forma juvenil es una larva cidipoidea (Rupert & Barnes 1996).

Se divide en 2 clases; Clase Tentaculata (con tentáculos) y Clase Nuda (sin tentáculos).

Urochordata

Es el subfilo con las características menos derivadas del filo Chordata. También son conocidos como tunicados debido a una capa celulósica que recubre la parte externa del animal. De acuerdo con estudios filogenéticos se ha descubierto que este grupo es hermano de los vertebrados (Delsuc et al. 2006). Son herbívoros, se alimentan principalmente de fitoplancton, el cual atrapan atrayendo el agua circulante con un sifón y absorben por hendiduras faríngeas. Presentan un sistema nervioso reducido, en forma de un ganglio cerebroideo (Holland, 1989), del que salen algunos nervios hacia los músculos del cuerpo, pero cuyo principal objetivo es controlar los sifones. Además, presentan un sistema circulatorio simple y respiran por difusión.

La mayoría son hermafroditas y sus larvas nacen de huevos que los adultos mantienen dentro del cuerpo, algunos se pueden reproducir por gemación, igual que los cnidarios.

Sus clases son: Ascidiacea, Appendicularia (son considerados la forma menos derivada de urocordados), Sorberacea (no existen muchos registros de esta clase, ya que su hábitat son los abismos marinos) y Thaliacea.

Las principales características de la clase Thaliacea (ej. salpas) son un estilo de vida pelágico, cuerpo gelatinoso y proliferación repentina en condiciones adecuadas (Piette & Lemaire 2015). Algunos trabajos mencionan la habilidad de las salpas para conducir impulsos eléctricos, estos pueden ser generados por estimulación mecánica o por terminaciones nerviosas (Bereiter-Hahn et al. 1984). Su epidermis está conformada por un epitelio simple y plano, pero en el estolón presenta forma cubica. Las células epidérmicas poseen procesos de interdigitación lateral y están acopladas por uniones gap (la razón morfológica de la habilidad de pasar impulsos) y por lo que parece ser uniones estrechas. Tienen células sensoriales ciliadas en la epidermis de los labios, pero sin las uniones gap. En lo que se refiere al cerebro, las células epidérmicas están enervadas por grandes sinapsis eferentes intraepiteliales. Además, presentan “vasos sanguíneos” (Bereiter-Hahn et al. 1984). Se subdivide en tres órdenes: Pyrosomida, Salpida y Doliolida.

En el orden Salpida se encuentra la familia Salpidae, cuyo nombre deriva del griego y significa pez. La primera persona en describir esta familia fue Browne (1756) y actualmente está conformada por 13 géneros y 44 especies según la base de datos WoRMS (2015). Las diferentes especies de la familia Salpidae presentan reproducción sexual, vivíparos (Meyen, 1832) y asexual. Cada generación utiliza el tipo de procreación opuesto al que usaron sus progenitores, alternando así en cada progenie. Este mismo esquema fue aplicado después en los cnidarios por Steenstrup (1865), se cree que este ciclo de vida tan complejo es debido a su forma de alimentación y es considerado exitoso debido a que bajo las condiciones adecuadas pueden generar grandes proliferaciones (“blooms”) en ecosistemas marinos (Piette & Lemaire 2015).

MÉTODOS DE DETECCIÓN Y ESTUDIO

Una de las razones de la falta de información sobre ZG a nivel global es la fragilidad de sus estructuras anatómicas impidiendo a posteriori su adecuada determinación taxonómica en el laboratorio. Por esta razón la mayoría de registros que se mantienen de los ctenóforos es por ejemplares atrapados con tarros por buzos

y preservados con formalina (Rupert & Barnes 1996). Esto representa un grave problema, especialmente cuando la identificación se basa completamente en su anatomía (métodos tradicionales, Figura 5). Sin embargo, debido a los avances en los últimos 40 años, actualmente es posible detectar y estudiar organismos marinos de forma molecular mediante la tecnología del ADN recombinante la cual incluye el aislamiento de ácidos nucleicos y la amplificación de segmentos específicos o genes mediante la amplificación en cadena de la polimerasa en tiempo final (PCR) o en tiempo real (qPCR), como por ejemplo, la amplificación de un segmento universal de 650 pares de bases del gen citocromo oxidasa I para clasificar a todos los eucariotas mediante el código de barras de la vida (Herbert et al. 2003) y recientemente la identificación de material genético de componentes no vivos del ambiente mediante ADN ambiental (eADN) (Díaz-Ferguson, 2012; Díaz-Ferguson & Moyer 2014). A continuación, se describen los diferentes métodos de captura, la forma tradicional para el estudio del ZG y la forma molecular.

Los principales equipos de muestreo para ZG corresponden a 1. Botellas de muestreo (ej. Van Dorn, Hydro-bios, otras): botella cilíndrica atada a un cabo que se deja caer verticalmente por la borda de un navío. Consta de un sistema de cerrado mecánico, lo que permite tomar una cantidad de muestra específica a la profundidad deseada.

2. Bombas de agua: tubo con dos salidas, una por la que entra el agua y la otra dirigida hacia una red o malla, la cual se recomienda que sea de aproximadamente 200 μm (Khames & Hafferssas, 2019). Dicha red está inmersa en un tanque de volumen conocido al cual los organismos son llevados por presión. Sólo puede ser usada a pocos metros de profundidad (0-100 m), zona pelágica (UNESCO, 1968). Con este método es posible causar algún daño mecánico a los organismos del ZG.

3. Redes de plancton: es el método mayormente utilizado. Las mismas pueden ser abiertas como cerradas y el tamaño de la malla es un punto importante a considerar, aunque la malla recomendada sea de 500 μm (Rodríguez-Sáenz et al. 2012) se han obtenido buenas abundancias de salpas y ctenóforos utilizando una malla 280 μm (Brugnoli et al. En preparación). En lo que se refiere a ZG se recomienda hacer los muestreos de forma vertical si no se encuentra estratificación termoclina, y de haberla, es recomendable hacer muestreos horizontales en las diferentes capas (Rodríguez-Sáenz et al. 2012). Aunque se ha encontrado que dependiendo de la especie que se busque recolectar, los muestreos horizontales pueden volverse obsoletos, ya que se ha comprobado la distribución homogénea de algunos organismos en las diferentes capas, ejemplo de esto las hidromedusas (Rodríguez-Sáenz et al. 2012).

Las actividades de recolección de data de ZG usualmente se realiza para proyectos cortos específicos o mediante iniciativas científicas ciudadanas y en raras ocasiones se les incluye en programas nacionales de monitoreo. Esto se debe a preocupaciones por parte de gerentes y creadores de políticas que aunque se monitoree al ZG, sus poblaciones son incontrolables, por lo tanto, los escasos recursos que se poseen serian mejor utilizados en otros proyectos. (Aubert et al. 2018). Debido a esto, muchas investigaciones en esta línea se han unido a estudios en peces o a viajes de compañías pesqueras, donde el método de captura es generalmente una red de peces con apertura de la malla de colecta muy grande para ZG. Una investigación realizada en Inglaterra y Francia buscaba implementar un protocolo de bajo costo para el estudio y manejo del ZG en ecosistemas marinos, utilizando como método de captura redes pesqueras. Debido a la falta de especificidad de las redes solo se capturaron los ejemplares más grandes presentes en el área y se generaron daños considerables en sus estructuras anatómicas, lo cual llevó a que, la mayor parte del tiempo la identificación a nivel de especie no fue posible. (Aubert et al. 2018). Durante este trabajo se demostró la necesidad de un catálogo con fotografías de ZG, tanto dentro como fuera del agua, en los barcos de expedición (Aubert et al. 2018). Esto permitiría la identificación del organismo por características biológicas con un estereoscopio, especialmente si no se cuenta con la experiencia necesaria, debido a que el aspecto de estos especímenes varía mucho fuera del agua.

Los métodos tradicionales se basan en obtener el ejemplar mediante alguno de las 3 formas de captura ya mencionadas, identificarlo mediante el uso del estereoscopio y el conteo del número de especímenes presentes

(Capurro et al. 2020). Sin embargo, debido a la falta de sensibilidad de estas técnicas muchas veces se pueden dar resultados erróneos.

Con respecto a las técnicas moleculares a pesar de los importantes avances en zooplancton a nivel global en los últimos años (Choquet et al. 2019; Beninde et al. 2020; Verwimp et al. 2020), se identifican escasos estudios que utilicen técnicas moleculares en ZG. Es posible indicar un estudio molecular poblacional del ctenóforo invasor *Mnemiopsis leidyi* (Verwimp et al. 2020). En el mismo se basaron en las diferentes poblaciones en diversos puertos de áreas no originarias de la especie en el Mar Norte Europeo y se las comparó con una población de la Bahía de Chesapeake (América del Norte área autóctona) mediante la técnica GBS (secuenciación por genotipado). Esta técnica permite la identificación de polimorfismos de un solo nucleótido (SNP) a gran escala en varios loci. Los resultados indican una estructura poblacional significativa entre las siete regiones del estudio y se pudo confirmar la presencia de tres aglomeraciones: Bahía de Chesapeake, el puerto de Ostend y las otras localizaciones del Mar Norte. Son tan distintas que es posible asignar, en un individuo introducido recientemente, su lugar de origen (Verwimp et al. 2020).

Aunque el mencionado estudio se realizó en el Atlántico y no el Pacífico, generó una cantidad de información considerable a la hora de crear protocolos moleculares, comenzando con la identificación de dos kits funcionales para la extracción de ADN de ZG: Bio-Nobile Quick Pick gDNA y Invitex DNA Isolation

Otro estudio molecular a resaltar es el de Yokobori et al. (2005), en el cual se secuenció todo el genoma mitocondrial de *Doliolum nationalis* un taliáceo, buscando encontrar los genes que pudieran indicar el desarrollo evolutivo y las conexiones taxonómicas.

Ambas formas de estudio (tradicionales y moleculares) tienen sus beneficios y dificultades. Por mencionar algunos beneficios en los métodos tradicionales está que su costo inicial es relativamente más bajo, pero hay que tener en cuenta que se puede volver bastante costoso debido a la cantidad de tiempo invertido y recurso humano. Otro posible beneficio es que no se necesita personal capacitado en biología molecular, pero aun así se necesita personal capacitado en la taxonomía de los diferentes grupos y debido a que en algunas fases de su ciclo de vida estos organismos son microscópicos pueden darse muchos falsos resultados (Capurro, 2020).

Por otro lado, las técnicas moleculares son rápidas (cuando es un protocolo estandarizado), sensibles (detectan concentraciones bajas de ADN en la muestra o bajas densidades del organismo en cuestión), no son invasivas y, mientras que los protocolos estén debidamente estandarizados y se desarrollen de forma correcta, los falsos resultados son muy poco probables. Sin embargo, los principales problemas que presentan son: el alto costo inicial debido a la optimización de la técnica sino existen referencias del protocolo o cebadores de amplificación para la especie en cuestión, lo que implica el desarrollo de estos, la necesidad de un mayor nivel de capacitación de los recursos humanos para realizar los procesos y la necesidad de consolidar los protocolos (Capurro, 2020). No obstante, los beneficios superan con creces lo negativo. Algunos de estos beneficios a nivel poblacional son la determinación de la diversidad genética la cual es una medida del potencial adaptativo de las especies, el establecimiento de patrones de conectividad y zonas de conectividad genética y el establecimiento de unidades de manejo y conservación, así como el conocimiento del número efectivo de reproductores de una población en particular.

ZG EN EL PACÍFICO ESTE TROPICAL

El Pacífico Este Tropical (PET) es la región continental comprendida entre el golfo de Tehuantepec México (16o N) y el Golfo de Guayaquil Ecuador (3o S) (Guzmán & Cortés, 1993). Esta provincia contiene la mayor diversidad de especies tropicales del Pacífico Americano y era anteriormente conocida como la Provincia Panámica (Guzmán & Cortés, 1993).

En relación al zooplancton en general, una importante revisión sobre los especímenes presentes en esta región fue realizada por Fernández-Álamo & Färger- Lorda (2006), sobre los patrones de distribución temporal y espacial del zooplancton y su relación con los rasgos oceanográficos que afectan la distribución,

abundancia y relaciones tróficas del zooplancton. También ha sido investigado el zooplancton costero (Morales-Ramírez, 2008) y aquel asociado a parches de arrecifes coralinos de la Isla del Coco (Esquivel-Garrote & Morales-Ramírez, 2020 a, b) y de las Islas Galápagos (Figuroa, 2021), en este último caso con referencia especial a Copépoda. Además a la fecha, se han encontrado dos nuevas especies de copépodos monstrílidos (Suárez-Morales & Morales Ramírez, 2009), una especie de un copépodo calánido (Esquivel-Garrote et al. 2015) y una nueva especie de siphonostomatoideo parásito de peces (Suárez-Morales & Gasca, 2012), lo que indica que las aguas del Parque Nacional Isla del Coco podrían ser bien una “hot spot” para la diversidad de zooplancton. Morales-Ramírez et. al (2018) realizó un trabajo cuyo objetivo fue una revisión comprensiva sobre el desarrollo de la investigación en zooplancton marino en diferentes hábitats costeros de Costa Rica y en hábitats insulares oceánicos del Parque Nacional Isla del Coco. Entre los trabajos mencionados en el mismo se indica el estudio realizado por Morales-Ramírez (2015) en la Bahía Salinas donde se encontraron 16 especies de ZG (quetognatos, cnidarios, ctenóforos y moluscos) y las investigaciones ya mencionadas anteriormente en esta sección. Gracias a estos y otros estudios se han podido identificar 549 especies de zooplancton en aguas marinas costarricenses (Morales-Ramírez et. al 2018).

Por otro lado, existen pocos estudios sobre ZG en esta zona (Segura, 1984; Castillo, 2019; Del Moral-Flores et al. 2020) y también se puede mencionar la investigación de Mojica López & Franco-Herrera (2019), que se realizó en el extremo sur del PET colindando con el Pacífico Sur hasta la Antártida, el objetivo de este era ver la diversidad de zooplancton en esta zona y se encontró una abundancia de organismos de la clase Thaliacea (Salpas). Entre los estudios realizados en el PET sobre ZG destaca el trabajo de Morales-Ramírez & Nowaczyk (2006), cuyo objetivo fue estudiar la distribución, abundancia, composición y biomasa del zooplancton gelatinoso en el Golfo Dulce (Costa Rica), durante un periodo de transición de la estación lluviosa a la estación seca y en presencia de un evento de El Niño. Las muestras correspondieron a 6 estaciones científicas del Golfo Dulce, se obtuvieron mediante el uso de una red de zooplancton (500 μ m) y de acuerdo con la distribución de la temperatura se tomó una muestra en la capa superior a la termoclina, otra en la termoclina y otra por debajo de ella. Durante este estudio se recolectaron y determinaron 41 especies de ZG distribuidos en 33 especies de cnidarios (17 hidromedusas y 16 sifonóforos), dos especies de ctenóforo y seis especies de taliáceos. Se comprobó que estos tres grupos, al igual que el resto del ZG, se distribuyen especialmente en las capas superficiales (0-20/40 m). La diversidad y abundancia de organismos gelatinosos aumentó de diciembre 1997 a febrero 1998 con un gradiente espacial de mayor diversidad y abundancia en estaciones en medio y en las partes externas del Golfo Dulce, disminuyendo estas hacia las estaciones internas. Dichas diferencias probablemente fueron el reflejo de respuestas poblacionales a las condiciones del ENSO 1997-1998. La mayoría de estas especies demostraron hábitos oceánicos, el ctenóforo *Hormiphora plumosa* fue la única especie de todas aquellas gelatinosas que se observó en todas las estaciones y durante todo el periodo de estudio. Las familias y especies identificadas en este trabajo se pueden observar en la tabla 1.

Por otro lado, Rodríguez-Sáenz et al. (2012), analizan los Hydrozoos (Cnidarios) en la Bahía Culebra de Costa Rica. Este fue el primer estudio de este grupo de ZG en un área de afloramiento costero en América Central. El objetivo fue describir y analizar las variaciones espaciales y temporales de la abundancia de hidromedusas de las clases Automedusa e Hydroidomedusa en una bahía semi-cerrada influenciadas por el afloramiento costero anual de aguas frías. Se ubicaron 4 sitios de muestreo, siendo el sitio 4 la zona más expuesta (profundidad máxima de 40 m) y el sitio 1 en la boca de la bahía (profundidad de 30 m). Se realizaron muestreos cada 15 días, en las cuatro estaciones, con una red de neuston, cuando no había estratificación térmica evidente el tipo de arrastre de la red fue vertical y cuando había se tomaban las muestras de forma horizontal, una en el estrato superficial y la otra en el estrato profundo mediante redes de plancton, con una malla de 500 micras. Las abundancias relativas de hidromedusas fueron significativamente menores durante época seca (0.8+2.1 ind. /m³) que durante época lluviosa (1.2+2.8 ind. /m³). La mayor abundancia de medusas durante la época lluviosa se puede atribuir, en parte, a la liberación de huevos de invertebrados a la columna de agua durante esta época y que las hidromedusas estén presentes para aprovechar la disponibilidad

de este recurso alimentario. Se identificó un total de 53 especies de hidromedusas pertenecientes a 26 familias y 5 subclases. Seis especies se recolectaron en todas las fechas (*Liriopettra phylla*, *Solmundella bitentaculata*, *Trichydra pudica*, *Rhopalone mavelatum*, *Phialopsis diegensis* y *Clytia simplex*). Diez especies se recolectaron durante la época seca y 17 especies únicamente durante la estación lluviosa. De estas 53 especies, 26 correspondieron a nuevos registros en aguas costarricenses; de ellas, 21 especies son además nuevos registros en Centroamérica y 8 especies son nuevos registros para el PET. La abundancia de especies de hidromedusas encontradas también podría considerarse indicadores de la salud relativa de este ecosistema costero, ya que estudios anteriores afirman que comunidades pelágicas sometidas a tensores ambientales tienen una reducida diversidad de especies, con dominancias claras de otras más tolerantes (Bednarsky & Morales 2004). En la tabla 1 puede observarse las familias y especies recolectadas en esta investigación. Por otra parte, Corrales-Ugalde & Morales-Ramírez (2017) reportan un nuevo registro de la medusa *Stellamedusa ventana* en aguas del Pacífico Norte de Costa Rica, siendo el segundo registro para esta especie en todo el PET. De igual manera, se han reportado 15 especies de apendicularias para el Pacífico Este Tropical, con siete nuevos registros para aguas del Pacífico costarricense: *Apendiculares sicula*, *Fritillaria charybdae*, *F. cf. pacifica*, *F. tenella*, *F. pellucida f. omani*, *Oikopleura fusiformis f. cornutogastra* and *Pelagopleura verticalis* (Corrales-Ugalde et al. 2018).

Una característica en común de todos los estudios mencionados en el presente trabajo es que todos utilizaron métodos tradicionales de estudio del zooplancton, no considerando el uso de métodos moleculares. Recientemente, Morales-Ramírez et. al (2018) recalcan la importancia de utilizar métodos moleculares en estudios futuros.

Por tanto, se hace necesario realizar más estudios en las zonas tropicales y en especial en una zona de gran importancia en términos de biodiversidad y conectividad como lo es el PET, recordando que el hábitat de preferencia del ZG son aguas tropicales o semi-tropicales cálidas (Khames & Hafferssas, 2019)

CONCLUSIONES

El ZG es un grupo de organismos marinos, poco estudiado a nivel mundial, pero cuya presencia es esencial para el normal funcionamiento de las redes tróficas marinas. No obstante, en ausencia de depredadores naturales y cuando su incremento es descontrolado genera graves consecuencias en diferentes escalones de los ecosistemas marinos y en los servicios ecosistémicos que brindan los océanos al ser humano. Los organismos del ZG, consumen un alto espectro de presas y son también alimento para grupos importantes como las familias de peces como *Molidae*, *Carangidae*, *Stromateidae*, *Salmoidae* y *Nototheiidae*. Asimismo, muchos organismos de este grupo son extremadamente adaptables. El mejor camino para controlar su población cuando se encuentra descontrolada, y así evitar cascadas en las cadenas tróficas, es la creación de protocolos, tanto moleculares como otros más accesibles, para el estudio de su distribución geográfica y características específicas, especialmente en zonas como el PET.

El PET puede considerarse como una zona ideal para el desarrollo de ZG, gracias a sus características fisicoquímicas específicas y a su alto grado de biodiversidad. Además, el alto grado de presión antropogénica en la zona lo vuelve vulnerable a poblaciones descontroladas, recalcando así la necesidad de llevar a cabo más estudios en esta área. En tiempos de cambio climático es necesario mantener buenos programas de monitoreo del ZG, ya que ellos responden de manera eficaz a cambios rápidos y pronunciados de temperatura. Esto podría posibilitar un mejor conocimiento para el manejo integrado de sus poblaciones, una mejor conservación y un mejor aprovechamiento pesquero (ej. Medusas).

RECOMENDACIONES O PERSPECTIVAS

- Realizar un estudio de ZG en el PET comparando el cambio de estaciones para ver las variaciones en su población según las características físico químicas presentes y poder relacionar a largo plazo con el impacto del Cambio Climático.

Realizar estudios de caracterización genética y filogeografía para determinar gradientes de diversidad genética, zonas de conectividad en este grupo a lo largo del PET.

Desarrollar protocolos de ADN ambiental basándose en genes mitocondriales específicos para especies de ZG de interés, evitando así la necesidad de utilizar métodos de captura específicos y obteniendo resultados con una muestra de agua de la zona de interés.

Otros beneficios que la técnica de eDNA (ADN ambiental) brindaría a los estudios de ZG son: señalización de la presencia de poblaciones aun en densidades muy bajas, la biodiversidad y estructura comunitaria de la zona, dinámicas poblacionales y la salud del ecosistema, entre muchas otras características

Debido a las variables constantemente cambiantes de los ecosistemas marinos lo ideal sería utilizar un marcador mitocondrial específico con un tamaño de 100pb o menor, ya que se ha comprobado que marcadores más grandes se degradan con mayor facilidad en el ambiente marino.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Estación Científica Coiba (COIBA AIP) por los recursos invertidos en el desarrollo de esta revisión. Al Dr. Omar Dupuy, por sus comentarios que han enriquecido el presente manuscrito y a Carolina Pérez por su ayuda en la creación de los diagramas. Ernesto Brugnoli Olivera agradece al SNI-ANII.

REFERENCIAS

- Aubert A., Antajan E., Lynam C., Pitois S., Pliru A., Vaz S., Thibault D., 2018. No more reason for ignoring gelatinous zooplankton in ecosystem assessment and marine management: Concrete cost- effective methodology during routine fishery trawls survey. *Mar. Pol.* 89: 100-108
- Bednarsky, M. & A. Morales-Ramírez. 2004. Composition, abundance and distribution of macrozooplankton in Culebra Bay, Gulf of Papagayo, Pacific coast of Costa Rica and its value as bioindicator of pollution. *Rev. Biol. Trop.* 52 (Suppl. 2): 105-119.
- Beninde J., Möst M., Meyer A., 2020. Optimized and affordable high-throughput sequencing workflow for preserved and nonpreserved small zooplankton specimens. *Mol Ecol Resour.* 2020; 00:1–15. DOI: 10.1111/1755-0998.13228.
- Bereiter-Hahn J., Matoltsy A.G., Sylvia Richards K., 1984. *Biology of the Integument 1: Invertebrates*. Springer-Verlag, pages 800-814.
- Browne P., 1756. *The Civil and Natural History of Jamaica*. London (United Kingdom): T. Osborne and J. Shipton.
- Capurro L. 2020. Detección de larvas de *Limnoperla fortunei* (Dunker, 1857) mediante ADN ambiental. Tesis en Licenciatura en Ciencias Biológicas Opción Biotecnología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República.
- Castillo P., 2019. Estructura poblacional del zooplancton gelatinoso en el mar ecuatorial. Tesis en Licenciatura en Ciencias Naturales, Carrera Biología, Facultad Ciencias Naturales, Universidad de Guayaquil.
- Choquet M., Smolina I., Dhanasiri A., Blanco-Bercial L., Kopp M., Jueterbock A., Sundaram A., Hoarau G., 2019. Towards population genomics in non-model species with large genomes: a case study of the marine zooplankton *Calanus finmarchicus*. *R. Soc. Open Sci.* 6: 180608. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.180608>

- Corrales-Ugalde, M. & Morales Ramírez, A. 2017. New record of *Stellamedusa ventana* Raskoff & Matsumoto, 2014 in the Eastern Tropical Pacific. *Mar. Biod.* DOI 10.1007/s12526-017-07-0781-5.
- Corrales-Ugalde, M., I. Castellanos, Morales-Ramírez, A. 2018. Clave dicotómica para la identificación de Apendicularias en el Pacífico Tropical Oriental y Mares Interamericanos, con un listado de especies para Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 66 (Suppl. 1): 108-122.
- Del Moral-Flores L., López-Segovia E., Escartín-Alpizar V., 2020. Dos nuevos registros de Medusas (Cnidaria: Cubozoa y Scyphozoa) en la Bahía De Acapulco, Guerrero, México. *Rev. Inv. Mar.* vol. 40, No. 2, 71-76. ISSN: 1991-6086.
- Delsuc F., Brinkmann H., Chourrout D., Philippe H., 2006. Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates. *Nat.* 439: 965–968.
- Díaz Briz L., Sanchez F., Mari N., Mianzan H., Genzano G., 2017. Gelatinous zooplankton (ctenophores, salps and medusae): an important food resource of fishes in the temperate SW Atlantic Ocean. *Mar. Bio. Res.* 13:6, 630-644, DOI: 10.1080/17451000.2016.1274403
- Díaz-Ferguson E. 2012. *Ecología molecular marina: aplicaciones y perspectivas*. Primera Edición. Universal Books, Panamá, Republica de Panama. ISBN: 978-9962-686-74-3. 212p.
- Díaz-Ferguson E. E., Moyer G. R., 2014. History, applications, methodological issues and perspectives for the use of environmental DNA (eDNA) in marine and fresh water environments. *Rev. Biol. Trop.* Vol. 62: 1273-1284
- Esquivel-Garrote, O., Suárez-Morales, E., Morales -Ramírez, A. 2015. A new species of *Pontella* (Calanoida, Pontellidae) from an oceanic island of the eastern tropical Pacific. *Proc. Biol. Soc. Washington* 128(2):137-151
- Esquivel-Garrote, O. & A. Morales-Ramírez. 2020a. Community structure of coral reef zooplankton in Isla del Coco National Park, a Natural World Heritage site in the Eastern Tropical Pacific. *Rev. Biol. Trop* 68 (1): 248-260.
- Esquivel-Garrote, O. & A. Morales-Ramírez. 2020b. Nocturnal variation of the zooplankton community in coral reef substrates at Isla del Coco National Park (Eastern Tropical Pacific). *Rev. Biol. Trop* 68 (1): 261-270.
- Fernández-Álamo, M.A. & J. Färber-Lorna. 2006. Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanog.* 69 (2–4): 318-359. doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.003
- Figueroa, D.F. 2021. Environmental forcing on zooplankton distribution in the coastal waters of the Galápagos Islands: spatial and seasonal patterns in the copepod community structure. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 661: 49-69
- Guzmán H. M, Cortés J., 1993. Arrecifes coralinos del Pacífico Oriental Tropical: Revisión y Perspectiva. *Rev. Biol. Trop.* 41 (3): 535-557, 1993.
- Herbert P., Cywinska A., Ball S., deWaard J., 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 270, 313-321. DOI 10.1098/rspb.2002.2218
- Holland Z., 1989. Fine structure of spermatids and sperm of *Doliolletta gegenbauri* and *Doliolum nationalis* (Tunicata: Thaliacea): implications for tunicate phylogeny. *Mar. Bio.* 101:83–95.
- Keister J., Winans A., Herrman B., 2020. Zooplankton community response to seasonal Hypoxia: A test of three Hypotheses. *Divers.* 2020, 12, 21
- Khames G. & Hafferssas A., 2019. Abundance and species composition of gelatinous zooplankton in Habibas Island and Sidi Fredj (Western Mediterranean Sea). *Cah. Biol. Mar.* 60: 143-152
- Lagos Tobías A. M., Algarra A. F., Yanes L. L., León M. V., Sevilla M. D., Londoño R., Quiroga S., 2013. *Meiofauna. InfoZoa Vol. 1* ISSN: 2346-1837
- Larson R. J., 1986. Water content, organic content, and carbon and nitrogen composition of medusa from the northeast Pacific. *J. Exp. Biol. Ecol.* 99: 107-120. (1986)
- Macpherson E., 1983. *Ecología Trófica de Peces en las Costas de Namibia. 1. Hábitos Alimentarios*. Barcelona: España. 30 paginas.
- Madin L.P., Mianzan H., Sutherland K.R., Uye S.-i., Pitt K.A., Lucas C.H., Bøgeberg M., Brodeur R.D., Condon R.H., 2014. Linking human well-being and jellyfish: ecosystem services, impacts, and societal responses, *Front. Ecol. Environ.* 12 515–523, <http://dx.doi.org/10.1890/130298>.

- Meyen F. J. F., 1832. Contribuciones a la zoología recopiladas en un viaje alrededor del mundo. Primer tratado. Sobre las salpas. Nueva Acta Físico-Medica Academia Imperial Leopoldino-Carolinae 16:362–422.
- Mianzan H. W., Marí N., Prenski B., Sanchez F., 1996. Fish predation on neritic ctenophores from the Argentine continental shelf: a neglected food resource? *Fish. Res.* 27:69–79. doi:10.1016/0165-7836(95)00459-9
- Mojica López L. & Franco-Herrera A., 2019. Composición y abundancia taxonómica del zooplancton desde el Pacífico Sur hasta la Península Antártica 2016-2017. *Bol. Inv. Mar. Cos.* 48 (2), 119-142. DOI: 10.25268/bimc.invenmar.2019.48.2.769.
- Morales-Ramírez A. & Nowaczyk J., 2006. El zooplancton gelatinoso del Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica, durante la transición de la estación lluviosa a la seca 1997-1998. *Rev. Biol. Trop.*, vol. 54, núm. 1, septiembre, 2006, pp. 201-223.
- Morales-Ramírez A., 2008. Caracterización cualitativa del zooplancton del Área de Conservación Marina Isla del Coco (ACMIC), Océano Pacífico de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 56 (Suppl. 2): 159-169..
- Morales-Ramírez, A., 2015. Composición, abundancia, biomasa y diversidad del zooplancton en Bahía Salinas, Pacífico Norte de Costa Rica (Informe final, proyecto 808-B1-194). San José, Costa Rica: Vicerrectoría de Investigación, Universidad de Costa Rica. Recuperado de <http://hdl.handle.net/10669/74285>
- Morales-Ramírez A., Corrales-Ugalde M., Esquivel-Garrote O., Carrillo-Baltodano A., Rodríguez-Sáenz K., Sheridan C., 2018. Estudios de zooplancton marino en Costa Rica: una revisión y perspectivas a futuro. *Rev. Biol. Trop.* 66 (Suppl. 1): S24-S41
- Oguz T., Fach B., Salihoglu B., 2008. Invasion dynamics of the alien Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its impact on anchovy collapse in the Black sea. *J. Plankton Res.* 30, 1385-1397. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbn094>
- Patwa A., Thiéry A., Lombard F., Lilley M.K.S., Boisset C., Bramard J.F., Bottero J.Y., Barthélémy P., 2015. Accumulation of nanoparticles in “jellyfish” mucus: a bio-inspired route to decontamination of nano-waste, *Sci. Rep.* 5 11387, <http://dx.doi.org/10.1038/srep11387>.
- Pérez - Portela R., Arranz V., Rius M., Turón X., 2013. Cryptic speciation or global spread? The case of a cosmopolitan marine invertebrate with limited dispersal capabilities. *Sci. Rep.* 3, 3197. DOI: 10.1038/srep03197
- Piette J. & Lemaire P., 2015. Thaliaceans, The Neglected Pelagic Relatives of Ascidiaceans: A Developmental and Evolutionary Enigma. *Q. Rev. Biol.* Vol. 90, No. 2 (June 2015), pp. 117-145. <http://www.jstor.org/stable/10.1086/681440>
- Pope E. C., Hays G. C., Thys T. M., Doyle T. K., Sims D. W., Queiroz N., 2010. The biology and ecology of the ocean sunfish *Mola mola*: a review of current knowledge and future research perspectives. *Rev. Fish Biol. Fish.* 20:471–87. DOI 10.1007/s11160-009-9155-9.
- Rodríguez-Sáenz K., Vargas-Zamora J. A., Segura-Puertas L., 2012. Medusas (Cnidaria: Hydrozoa) de una zona de afloramiento costero, Bahía Culebra, Pacífico, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 60 (4): 1731-1748.
- Rupert E., Barnes R. 1996. *Zoología de los Invertebrados*. McGraw-Hill Interamericana Editores, Sexta Edición, pp. 98-172
- Schneider G., 1989. Carbon and nitrogen content of marine zooplankton dry material: a short review. *Plankton Newsletter* 11: 4-7.
- Segura L., 1984. Morfología, sistemática y zoogeografía de las medusas (cnidaria: hydrozoa y scyphozoa) del Pacífico Tropical Oriental. *Publicaciones Especiales - Instituto de Ciencias Del Mar y Limnología. UNAM*, (8), 1–314
- Steenstrup J. J., 1865. *On the Alternation of Generations*. London (United Kingdom): Ray Society
- Suárez-Morales, E. & Morales-Ramírez, A. 2009. New species of Monstrilloidea (Crustacea: Copepoda) from the Eastern Tropical Pacific. *Jour. Nat. Hist.* 43: 1257-1271.
- Suárez-Morales, E. & Gasca, R. 2012. A new *Lepeophtheirus* (Copepoda: Siphonostomatoida: Caligidae) from Isla del Coco National Park, Costa Rica, Eastern Tropical Pacific. *Rev. Biol. Trop* 60 (Supl. 3): 235-242
- Tiselius P. & Møller L., 2017. Community cascades in a marine pelagic food web controlled by the non-visual apex predator *Mnemiopsis leidyi*. *J. Plankton Res.* 39, 271-279. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbw096>

UNESCO 1968. Monographs on oceanographic methodology. UNESCO: Paris. 174 pp

Van Walraven L., Daan R., Legenberg V., Van derVeer H., 2017. Species composition and predation pressure of the gelatinous zooplankton community in the western Dutch Wadden Sea before and after the invasion of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Aggassiz, 1865. *Aquat. Invasions* Vol. 12, 1: 5-21.

Verwimp C., Vansteenbrugge L., Derycke S., Kerkhove T., Muylle H., Honnay O., Ruttink T., Roldán Ruiz I., Hostens K., 2020. Population genomic structure of the gelatinous zooplankton species *Mnemiopsis leidyi* in its non-indigenous range in the North Sea. *Ecol. Evol.* 2020; 10:11–25. DOI: 10.1002/ece3.5468

WoRMS Editorial Board. 2015. World Register of Marine Species. <http://www.marinespecies.org>.

Yokobori S., Oshima T., Wada H., 2005. Complete nucleotide sequence of the mitochondrial genome of *Doliolum nationalis* with implications for evolution of urochordates. *Mol. Phylogenet. Evol.* 34:273–283 (2005).

Fig.1 Clasificación taxonómica de las principales clases que generan Zooplankton gelatinoso. Tener en cuenta que ni la clase Antozoo (cnidarios), ni la clase Ascidiacea (Chordata) generan este tipo de organismos.

Fig. 2 Similitudes y diferencias entre los filos Cnidario y Ctenóforos. Aparente evolución convergente. Imágenes extraídas de las páginas web Anipedia y All you need is Biology.