

Dinámica poblacional e historia de vida de la medusa *Lychnorhiza lucerna* (Cnidaria: Scyphozoa): implicaciones ecológicas y económicas en el estuario del Río de la Plata (Argentina-Uruguay)

Francisco Alejandro Puente-Tapia, Luciano Chiaverano, Lucrecia Allega, Juan Burla, Lucila Sobrero, Claudio Ruarte y Agustín Schiariti

Citar como:

Puente-Tapia FA, Chiaverano L, Allega L, Burla J, Sobrero L, Ruarte C y Schiariti A. 2024. Dinámica poblacional e historia de vida de la medusa *Lychnorhiza lucerna* (Cnidaria: Scyphozoa): implicaciones ecológicas y económicas en el estuario del Río de la Plata (Argentina-Uruguay). Inf Investigación INIDEP N° 023/24, 23 pp.



Dinámica poblacional e historia de vida de la medusa *Lychnorhiza lucerna* (Cnidaria: Scyphozoa): implicaciones ecológicas y económicas en el estuario del Río de la Plata (Argentina-Uruguay)

Francisco Alejandro Puente-Tapia¹, Luciano Chiaverano^{1,2}, Lucrecia Allega¹, Juan Burla¹, Lucila Sobrero^{1,2}, Claudio Ruarte¹ y Agustín Schiariti^{1,2}

1. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Argentina.
2. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET-INIDEP), Mar del Plata, Argentina.

Resumen

Las medusas son componentes conspicuos del ecosistema marino, sin embargo, nuestro conocimiento acerca de su dinámica poblacional e historia de vida, necesarios para comprender su papel en el funcionamiento del ecosistema, son insuficientes. En el presente informe se describió la variación espacio-temporal de la biomasa, el crecimiento y la reproducción sexual de la medusa *Lychnorhiza lucerna* en el estuario del Río de la Plata (ERLP, 35°S-57°W) en un periodo de 20 años (1993-2013). Si bien, esta especie se distribuye a lo largo de toda el área de estudio, su biomasa se concentra principalmente en dos áreas diferenciadas (hot-spots), ambas en relación con el frente de turbidez. La talla, la fecundidad relativa y el grado de desarrollo gonadal variaron significativamente entre ambos hot-spots, mientras que, las biomásas tuvieron una variación significativa entre los años analizados. La talla de las medusas, el peso húmedo y el porcentaje de desarrollo total de ovocitos se incrementó durante la primera mitad del verano y decreció durante la segunda mitad del mismo. Las elevadas fluctuaciones en la biomasa observadas entre años impiden que pueda predecirse el tamaño de la población que se alcanzará cada año. Sin embargo, nuestros resultados sugieren una alta predictibilidad del periodo de ocurrencia, así como en la ubicación de las áreas de mayor concentración de esta especie. Se discuten aquí los mecanismos físicos de agregación de las medusas, los efectos potenciales sobre la dinámica del zooplancton y la producción pesquera, su importancia para la conservación de las especies de tortugas de la región y su potencial uso en el desarrollo de una pesquería local de medusas.

Palabras Clave

Atlántico sudoccidental, distribución, biomásas, tasas de crecimiento, fecundidad

Introducción

Las medusas pertenecientes a la clase Scyphozoa (Phylum Cnidaria) son componentes conspicuos de las comunidades planctónicas tanto por sus grandes tamaños como por la magnitud de sus explosiones demográficas (Richardson et al. 2009; Gibbons y Richardson 2013). Al alcanzar grandes abundancias, éstas pueden tener un efecto negativo sobre las actividades humanas, incluyendo las pesquerías, la acuicultura, las plantas de generación de energía y el turismo (Schiariti et al. 2018a). Desde hace algunas décadas se ha incrementado el interés por comprender el rol ecológico que estos organismos gelatinosos cumplen en los ecosistemas marinos, mostrando que las medusas pueden ejercer una presión de depredación en la producción zooplanctónica (incluyendo huevos y larvas de peces de importancia comercial) (Robinson et al. 2014; Chiaverano et al. 2018). Sin embargo, estos organismos gelatinosos también sirven como alimento para una amplia variedad de organismos bentónicos (Sweetman et al. 2014), peces (e.g., Milisenda et al. 2014), aves y tortugas marinas (Heaslip et al. 2012; Heithaus 2013; Thiebot et al. 2017) e incluso para consumo humano (Schiariti y Mianzan 2013; Raposo et al. 2022). Adicionalmente, las medusas tienen el potencial de proporcionar beneficios ecosistémicos



y económicos en rubros como la gastronomía, cosmetología y la industria sanitaria (Hsieh et al. 2001; Pérez-Ruzafa et al. 2002; Leone et al. 2015).

A pesar de esta importancia, nuestro conocimiento sobre su ecología se encuentra aún taxonómica y espacialmente fragmentado. Información básica, como sus patrones de distribución espacio-temporal, sus valores de abundancias y, aspectos sobre su reproducción y alimentación, solo se conocen para unas pocas especies. La escasez de información ecológica y biológica sobre estas especies, clave para comprender su rol en los ecosistemas marinos y poder estimar las fluctuaciones del tamaño poblacional, se debe en gran parte a la dificultad de obtener información a causa de los altos costos asociados a monitorear grandes extensiones en el mar. En consecuencia, las oportunidades para realizar este tipo de estudios son muy limitadas a nivel mundial (Bastian et al. 2010). No obstante, fuentes indirectas de información procedentes de estudios no específicos sobre medusas, como las campañas de evaluación de poblaciones de peces, pueden resultar muy útiles (Brodeur et al. 1999; Lynam et al. 2005; Bastian et al. 2010; Decker et al. 2017; Quiñones et al. 2018).

Lychnorhiza lucerna Haeckel, 1880 (Scyphozoa: Rhizostomeae) es una de las especies de medusas más frecuentes y abundantes en aguas templadas del Atlántico Sudoccidental (ASO), distribuyéndose en esta región desde el sudeste de Brasil (22-23°S) hasta el norte de Argentina (36-38°S) (Mianzan y Cornelius 1999; Schiariti et al. 2018b y referencias incluidas). Morandini (2003) observó que esta especie tiene una ocurrencia a lo largo de todo el año en aguas de Brasil (Región de Cananéia, 23°S), mientras que en Argentina (costas de Buenos Aires) se ha observado principalmente durante el verano (enero a marzo). Debido a su tamaño (hasta 480 mm de diámetro; Schiariti 2008), a ciertas características organolépticas, y a sus valores de abundancias/biomásas (ver Hsieh et al. 2001; Álvarez-Colombo et al. 2003; Schiariti 2008; Brotz 2017; Schiariti et al. 2018b), esta especie está bajo evaluación como una medusa con potencial pesquero en la región (Schiariti y Mianzan 2013; Brotz et al. 2017). En este estudio se usaron datos de *L. Lucerna* (una especie con capacidad de producir explosiones demográficas o blooms) recopilados durante 20 años (1993-2013) en campañas de investigación pesquera en el estuario del Río de la Plata (ERLP) con el objetivo de estudiar los patrones espacio-temporales de su dinámica poblacional, crecimiento somático y fecundidad en un ecosistema templado costero y altamente productivo.

Materiales y métodos

El ERLP se divide en tres regiones en base a sus características hidrológicas: 1) Región Rivereña (RR, Fig. 1A): caracterizada por ser un área somera (1-5 m) y formada por la confluencia de las aguas del delta del Río Paraná y del Río Uruguay (Acha et al. 2008, Mianzan et al. 2001); 2) Región Estuarina (mixohalina) (RE, Fig. 1A): presenta una mayor profundidad (5-25 m), cuya característica principal es la permanente estratificación vertical y horizontal presente durante casi todo el año debido a la salinidad, en donde el agua salada se adentra hacia el estuario por el fondo, mientras que, el agua dulce se mueve hacia el océano por la superficie, formando así, una cuña salina (Guerrero et al. 1997; Framiñan et al. 1999; Mianzan et al. 2001); 3) Región Marítima (RM, Fig. 1A): localizada entre el límite exterior de la cuña salina (donde se localiza el frente salino de superficie, FSS) y las aguas marinas de la plataforma continental (Guerrero et al. 1997; Framiñan et al. 1999; Mianzan et al. 2001; Acha et al. 2008). El límite interior del estuario (punta de la cuña) está definido por un frente de turbidez (FT; Fig. 1A) (Acha et al. 2004) provocado por la floculación de materia en suspensión y a la resuspensión de sedimentos provocada por el efecto de la marea. La distribución del FT sigue la geometría de la Bahía de Samborombón (BS), Argentina y de la Barra el Indio (BI) (Fig. 1A), con una posición relativamente estable en esta área y variable en el norte del estuario, hacia las costas uruguayas (Framiñan y Brown 1996).

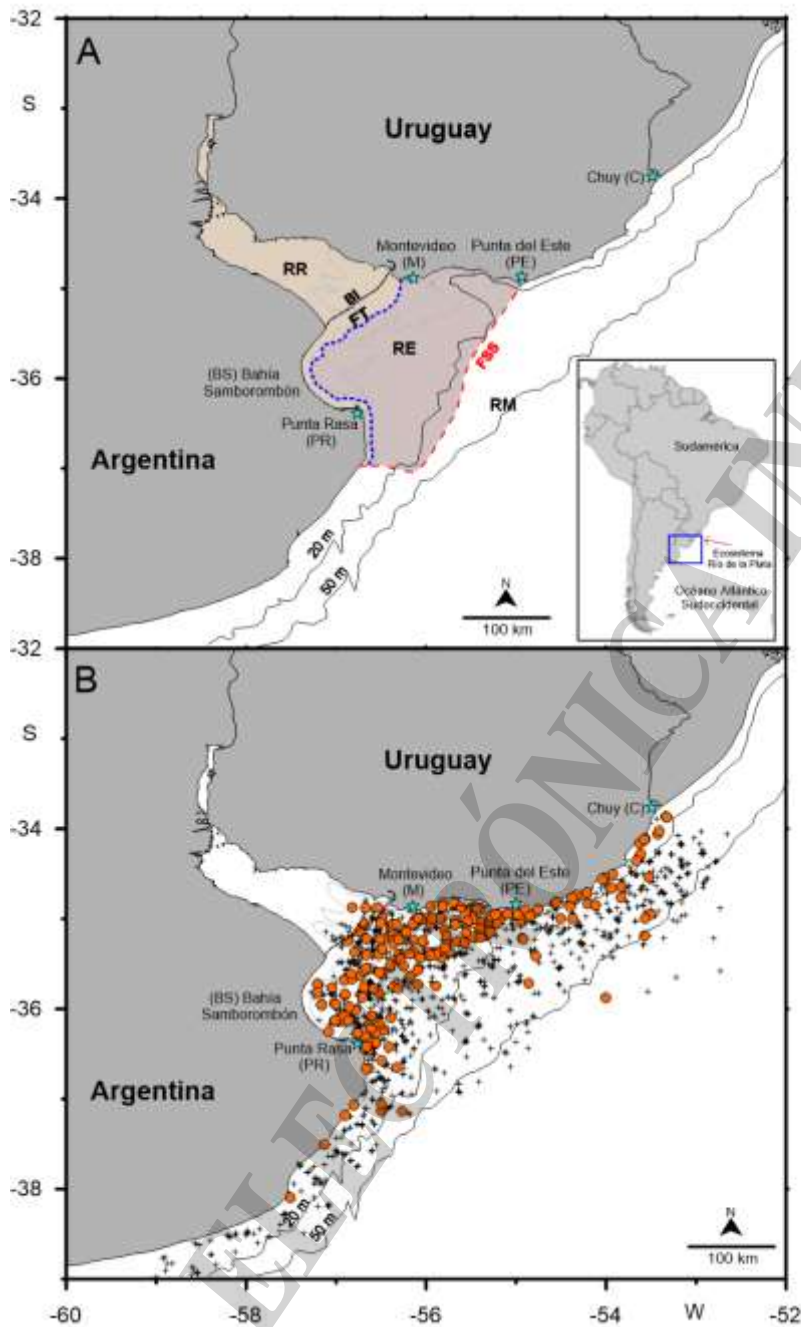


Figura 1. (A) Mapa del área de estudio: Estuario del Río de la Plata (Argentina-Uruguay) mostrando las regiones hidrológicas: región rivereña (RR), estuarina (RE) y marina (RM). Línea negra punteada indica la posición de la Barra del Indio (BI). Línea azul discontinua representa la posición media durante el verano del frente de turbidez (FT); línea roja discontinua representa la posición media durante el verano del frente salino de superficie (FSS). (B) Distribución espacial del muestreo (arrastres demersales), mostrando la posición de las estaciones positivas (círculos anaranjados) y negativas (cruces) de capturas de la medusa *Lychnorhiza lucerna*. Líneas grises sólidas representan las isobatas.

Colecta de los datos

Campañas de evaluación pesquera del INIDEP



Los datos de capturas incidentales de *L. lucerna* fueron obtenidos a partir de un total de 1995 lances de pesca demersales efectuados durante 33 campañas de investigación pesquera por parte del INIDEP, entre junio de 1993 y diciembre de 2013 (Tabla 1) en el área de estudio. Todos los lances se realizaron durante horas del día usando una red PILOT (24 m² de apertura de boca) o una ENGEL (~35 m² apertura de boca) dependiendo de cada campaña. Todas las redes se arrastraron durante 20-30 min a 3-4 nudos.

Las medusas fueron procesadas a bordo dentro de las 2 h después de su colecta. Cuando existieron capturas menores a 500 kg, todos los organismos fueron contados y pesados como peso húmedo (PH) con una precisión de 0,1 kg. Con capturas mayores a 500 kg, se realizó una submuestra para determinar el número de organismos y su respectivo peso. En cada lance fue necesario calcular la biomasa de *L. lucerna* de forma particular debido a que, para cada caso, la distancia de muestreo (estimada usando un GPS) no fue la misma. El total de medusas capturadas (PH kg) fue dividida por el volumen muestreado (área de la boca de la red multiplicado por la distancia recorrida; ver Brodeur et al. 1999) y después convertida a kg PH 1000 m³. La biomasa media anual (usando los datos de febrero y marzo, i.e. periodo principal de ocurrencia de esta medusa) fue estimada sumando la biomasa de todos los arrastres de un año determinado y dividiéndola por el número total de arrastres realizados en ese mismo periodo.

Adicionalmente, se realizaron arrastres de zooplancton en cada una de las campañas antes mencionadas, a fin de identificar la presencia de estadios juveniles de *L. lucerna* en la región. Para ello, se usaron redes Bongo, Nackthai, Motoda (arrastres oblicuos) y Multired (arrastres horizontales estratificados), las cuales fueron equipadas con redes con apertura de malla de 200 o 500 µm según los casos. Finalmente, los datos de temperatura (°C) y salinidad fueron registrados en todas las estaciones utilizando un CTD Sea-Bird 19.

Tabla 1. Esfuerzo de muestreo de la medusa *Lychnorhiza lucerna* en el estuario del Río de la Plata y su área marina adyacente (Argentina-Uruguay)

Año/mes muestreo	Época climática	# de arrastres demersales	# de muestreos en la playa	# de lances de zooplancton
Junio 1993	Otoño	101	0	0
Junio 1994	Otoño	33	0	0
Noviembre 1994	Primavera	99	0	9
Julio 1995	Invierno	70	0	0
Septiembre 1995	Invierno	6	0	0
Noviembre 1995	Primavera	81	0	62
Febrero 1996	Verano	60	0	0
Junio 1996	Invierno	46	0	0
Septiembre 1996	Invierno	47	0	0
Junio 1997	Invierno	46	0	0
Noviembre 1997	Primavera	46	0	0
Marzo 1998	Verano	32	0	30
Junio 1998	Invierno	45	0	23
Octubre 1998	Primavera	10	0	17
Diciembre 1998	Primavera	61	0	22



Año/mes muestreo	Época climática	# de arrastres demersales	# de muestreos en la playa	# de lances de zooplancton
Febrero 1999	Verano	72	0	0
Noviembre 1999	Primavera	138	0	18
Diciembre 1999	Primavera	49	0	25
Marzo 2000	Verano	44	0	25
Julio 2000	Invierno	54	0	0
Marzo 2001	Verano	43	0	0
Julio 2001	Invierno	68	0	0
Agosto 2002	Invierno	57	0	0
Diciembre 2003	Primavera	89	0	0
Febrero 2004	Verano	27	0	0
Julio 2004	Invierno	91	0	0
Enero 2005	Verano	0	2	0
Febrero 2005	Verano	3	2	2
Marzo 2005	Verano	2	2	2
Abril 2005	Otoño	3	2	0
Noviembre 2005	Primavera	103	0	0
Diciembre 2005	Primavera	35	2	60
Enero 2006	Verano	6	2	5
Febrero 2006	Verano	48	2	46
Marzo 2006	Verano	4	2	6
Abril 2006	Otoño	1	2	2
Mayo 2006	Otoño	2	2	2
Junio 2006	Otoño	92	0	0
Diciembre 2006	Primavera	3	2	2
Enero 2007	Verano	0	2	4
Febrero 2007	Verano	5	2	4
Marzo 2007	Verano	0	2	0
Abril 2007	Otoño	0	2	0
Mayo 2007	Otoño	0	2	0
Junio 2007	Otoño	0	2	0
Marzo 2009	Verano	49	0	18
Noviembre 2010	Primavera	40	0	12
Marzo 2011	Verano	42	0	0
Diciembre 2013	Primavera	84	0	0
Total		2037	34	396

Colecta adicional de medusas

Con el objetivo de describir los cambios temporales en la biomasa, la talla (i.e. diámetro umbrelar, DU), PH individual y los patrones de reproducción sexual, se realizaron muestreos mensuales entre enero de 2005 y junio de 2007. Para ello, se realizaron 42 arrastres demersales con las embarcaciones Mundo Marino I y II (12 m de longitud) bajo la modalidad de arrastre a la pareja. Las medusas



capturadas fueron procesadas en las instalaciones de Mundo Marino tras un período de no más de 3 h posteriores a su captura. La talla se midió colocando las medusas sobre un ictiómetro midiendo la distancia entre ropalios opuestos. El PH individual, medido con una balanza manual ($\pm 0,1$ kg) fue utilizado para estimar la biomasa siguiendo el mismo procedimiento previamente descrito. Adicionalmente, se realizaron arrastres de zooplancton con una red de plancton de tipo Bongo (60 cm de abertura en la boca, 300 μm de apertura de malla) desde aproximadamente 1 m del fondo hasta la superficie. Dichas muestras fueron examinadas en su totalidad con ayuda de un microscopio binocular. Finalmente, se realizaron caminatas por las playas de San Clemente del Tuyú y Punta Rasa (dos veces por semana entre enero de 2005 y junio de 2007; Tabla 1) a fin de registrar la presencia de medusas y coleccionar aquellos ejemplares en buen estado de conservación.

Reproducción sexual

El sexo de las medusas fue registrado preliminarmente examinando las gónadas bajo una lupa binocular de campo. Posteriormente se extrajo una muestra de cada gónada y se confirmó el sexo a partir de la observación de cortes histológicos según se detalla en Schiariti et al. (2012). La fecundidad relativa (FR) de las hembras fue determinada también a partir de esos cortes histológicos mediante el conteo del número de ovocitos por mm^2 en el tejido gonadal. Se registró el número de ovocitos de cada uno de los tres estadios de desarrollo (Oi, Oii, Oiii) en al menos tres secciones de cada gónada y, con este dato, se obtuvo un valor promedio (ver Schiariti et al. 2012 para detalles de la metodología). Finalmente, se calculó el porcentaje de ovocitos completamente maduros (%Oiii) en el tejido gonadal.

Análisis de los datos

La relación entre los valores de salinidad y de temperatura (de fondo y de superficie) y las biomásas de *L. lucerna* fue estudiada por medio del análisis de correlación de Pearson.

Distribución espacial de las biomásas

Para la evaluación visual de los patrones de distribución de las biomásas de *L. lucerna* en el área de estudio, los datos fueron interpolados usando el método no paramétrico de Estimación de la Densidad de Kernel (EDK) (Fix y Hodges 1951) por medio del software ArcMap 10.5. Para ello, considerando todos los años muestreados, el área de estudio fue dividida en cuadrículas de 25 x 25 km y la biomasa de esta medusa fue calculada para cada cuadrícula dividiendo la biomasa total por cuadrícula ($\text{kg } 1000 \text{ m}^3$) por el número total de lances efectuados en dicha cuadrícula. Posteriormente, la biomasa promedio por cuadrícula fue estandarizada dividiendo el valor de cada una por el valor más alto registrado, dando valores entre 0 y 1. El grado de agrupación espacial (estandarizada) de las biomásas fue evaluado por medio del análisis de hot-spot de Getis-Ord G_i^* utilizando el ArcMap 10.5 (Getis y Ord 1992; Ord y Getis 1995). Se eligió la distancia inversa para la conceptualización de la relación espacial, mientras que la distancia Euclidiana fue usada como método de distancia, considerando una banda de 25 km de diámetro. El análisis de Getis-Ord G_i^* produce puntuaciones Z (desviación estándar) en donde valores bajos indican áreas de biomásas significativamente bajas (cold-spot), mientras que, valores Z altos indican áreas de biomásas significativamente altas (hot-spot) (Scott y Warmerdam 2005). Para detalles del análisis, ver Getis y Ord (1992) y Ord y Getis (1995).



Variación interanual de las biomásas

Para el análisis de la variación interanual de las biomásas de *L. lucerna* se consideraron los datos correspondientes a enero, febrero y marzo (verano), debido a que este periodo representa el de mayor frecuencia de muestreo en tiempo y espacio, además de ser el periodo principal de ocurrencia de esta medusa en el área de estudio. El promedio de biomasa anual fue obtenido dividiendo la biomasa total de cada año por el número total de arrastres realizados en el mismo período. Las variaciones interanuales de las biomásas fueron analizadas mediante el test de Kruskal-Wallis seguido de una prueba *post-hoc* de Dunn cuando se observaron diferencias significativas.

Estructura de tallas y crecimiento

Debido a que no hubo diferencias significativas en el DU y PH en los mismos meses entre años diferentes (t-test, $p > 0,05$), todos los datos fueron agrupados y se calculó un promedio mensual considerando todos los años agrupados. Las diferencias en el DU medio y PH entre meses (enero-abril) fueron analizadas por medio de la prueba de ANOVA de una vía con una prueba *post-hoc* de comparación múltiple de Tukey cuando se observaron diferencias significativas. La relación entre DU y PH fue examinada por medio de una regresión lineal, mientras que, la variación potencial entre machos y hembras fue analizada por medio de una prueba de ANCOVA, usando “sexo” como factor fijo y DU como la covariante. Tanto la respuesta como la variable covariante fueron previamente transformadas con su valor logarítmico. Las tasas de crecimiento específico de *L. lucerna* fueron estimadas a partir de las medias de DU y PH de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$Gt = \ln (W_1/W_0) / (t_1-t_0)$$

Donde W_1 y W_0 son el valor medio de DU o PH y, $t_1-t_0 = 30$ días (Lucas 1996; Ishii y Båmstedt 1998; Chiaverano et al. 2004). La tasa de crecimiento específica diaria fue calculada de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$C = (Gt)(Wt)$$

Donde Gt es la tasa de crecimiento específico y Wt es la media mensual de DU o PH en t (ver Frandsen y Riigard 1997; Chiaverano et al. 2004).

Fecundidad relativa y desarrollo gonadal

La relación entre la FR y el DU fue analizada por medio de una prueba de ANCOVA con una transformación logarítmica previa de los datos, usando “año” como factor fijo y DU como covariante. Debido a que el factor “año” no fue significativo ($p > 0,1$) en la FR, todos los datos (2006-2007) fueron agrupados. Para analizar la variación en la FR promedio y el %Oiii entre meses (enero-abril), se realizó un análisis de ANOVA de una vía seguida de una prueba *post-hoc* de comparación múltiple de Tukey. Debido a que no observaron diferencias significativas en RF y %Oiii en el mismo mes entre diferentes años (T-test, $p > 0,05$), se obtuvo el promedio mensual agrupando todos los datos (2006 y 2007).

Resultados

Lychnorhiza lucerna ocurrió en el área de estudio entre diciembre y julio. Las medusas se registraron en el 100% de los muestreos realizados (n=18) en verano (enero-marzo) y en un 38% en los muestreos (n=13) durante el otoño (abril-junio). Su frecuencia de ocurrencia disminuyó hacia el invierno (30%, julio-septiembre, n=13) y primavera (7%, octubre-noviembre, n=13) (Tabla 2). Las medusas se observaron desde los 33°S (Uruguay) hasta los 38°S (Argentina) en aguas relativamente someras (<20



m) (Fig. 1A). No se observó la presencia de juveniles en ninguna de las muestras de plancton examinadas (Tabla 1; n=2636). Las medusas de esta especie se registraron dentro de un amplio rango de salinidad (0-35) y temperatura (10-27°C), alcanzando las mayores biomásas en salinidades de entre 15 y 30 y temperaturas de entre 20 y 23°C. No se observaron correlaciones significativas entre la biomasa y estos parámetros hidrológicos (Pearson: $r^2 < 0,1$, $p > 0,25$, n=165, para ambos parámetros, considerando tanto los valores de superficie como de fondo).

Tabla 2. Patrón temporal de la ocurrencia de *Lychnorhiza lucerna* en el estuario del Río de la Plata y su región marítima adyacente (Argentina-Uruguay). 1 = presencia de *L. lucerna*; 0 = ausencia; - = sin dato. Columnas sombreadas = periodo de mayor frecuencia de ocurrencia

Año	Verano			Otoño			Invierno			Primavera		
	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
1993	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-
1994	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	0	-
1995	-	-	-	-	-	-	0	-	0	-	0	-
1996	-	1	-	-	-	0	0	-	0	-	-	-
1997	-	-	-	-	-	1	0	-	-	-	0	-
1998	-	-	1	-	-	1	1	-	-	0	-	0
1999	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0
2000	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-
2001	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-
2002	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
2003	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
2004	-	1	1	-	-	-	0	-	-	-	-	-
2005	1	1	1	1	0	-	-	-	-	-	0	0
2006	1	1	1	1	1	0	-	-	-	-	-	0
2007	1	1	1	0	0	0	-	-	-	-	-	-
2009	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2011	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2013	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1

Distribución espacial

Del total de los arrastres positivos para *L. lucerna*, el 4,6% estuvieron localizados en la RR, el 63,4% en la RE y el 32% restante en la RM (Fig. 1B). El análisis de la interpolación de EDK identificó tres áreas de biomásas relativas altas (Fig. 2A): 1) zona estuarina, entre Montevideo (M) y Punta del Este (PE); 2) el área de Punta Rasa, Argentina (PR) y 3) en la región costera próxima a Chuy (C) (Fig. 2A). Por su parte, el análisis espacial de hot-spot sólo identificó dos áreas de biomásas significativas altas ($Z > 1,96$) con un hot-spot relativamente mayor (4375 km²) localizado cerca de Montevideo (“hot-spot Montevideo”) y otro menor (3750 km²) cerca de Punta Rasa (“hot-spot Punta Rasa”) (Fig. 2B). No se identificó ningún cold-spot ($Z < -1,65$). La salinidad y la temperatura promedio no variaron significativamente entre ambos hot-spots (prueba t, $p > 0,05$). El DU, el PH, la FR y el %Oiii fueron significativamente mayores (prueba t, $p < 0,05$) en el hot-spot Montevideo (Fig. 3A-D).

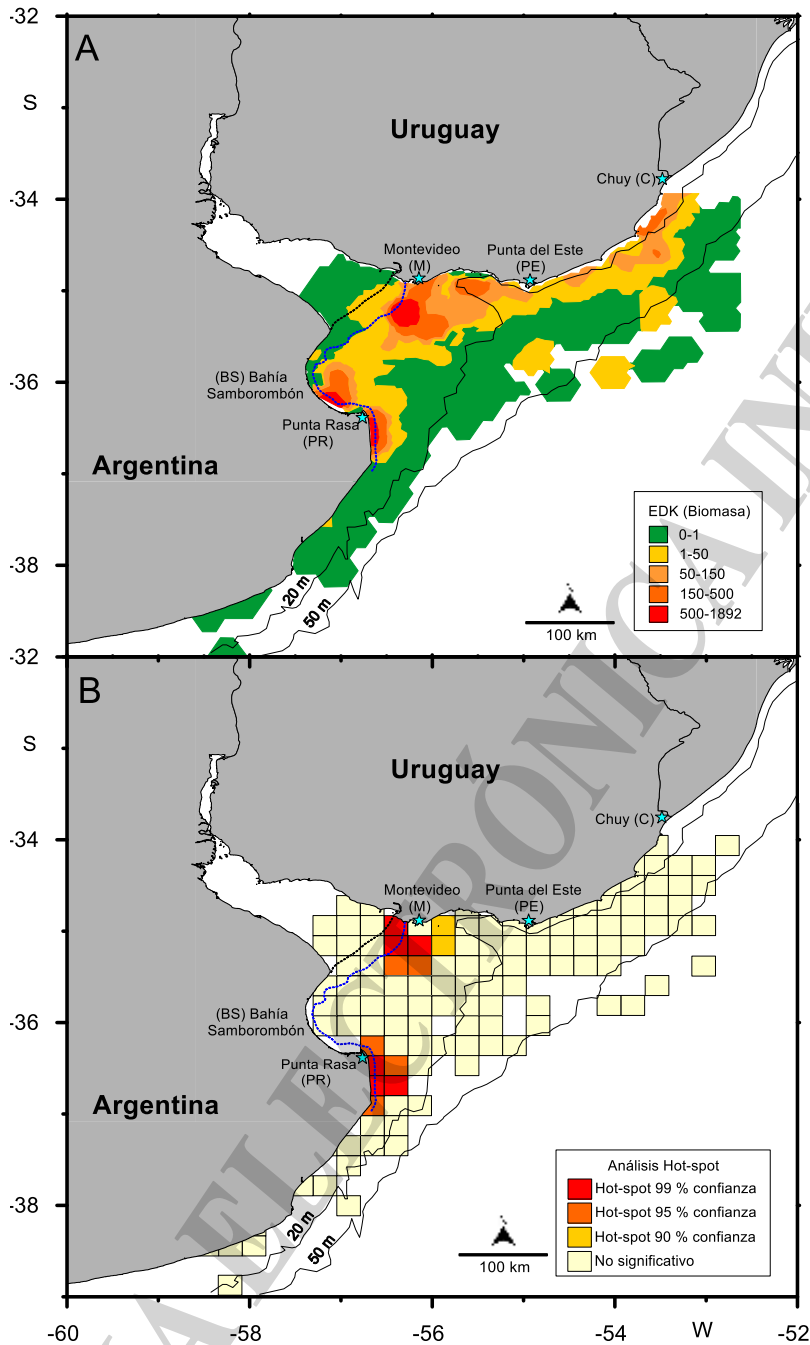


Figura 2. Mapa del área de muestreo en el estuario del Río de la Plata (Argentina-Uruguay) durante el verano (1996-2011). A) Distribución de la Estimación de la Densidad de Kernel (EDK) de las biomazas (kg 1000 m⁻³) de la medusa *Lychnorhiza lucerna*. B. Mapa cuadrículado (25x25 km) mostrando la localización de los hot-spots (valor $Z > 1,65$) de la biomasa de *L. lucerna* (verano 1996-2011). Un hot-spot fue determinado cerca de Montevideo (hot-spot norte) y el otro cerca de Punta Rasa (hot-spot sur). Línea negra punteada representa la posición media de la Barra del Indio. Línea punteada azul representa la posición media durante el verano del frente de turbidez. Líneas sólidas son las isobatas. Espacio en blanco representa las áreas no muestreadas.

Variación interanual de las biomásas

La biomasa media anual (febrero-marzo) de *L. lucerna* no mostró un incremento o disminución neta con el tiempo (Spearman, $r^2=0,24$, $p>0,52$, $n=9$). Sin embargo, la biomasa varió significativamente entre años (Kruskal Wallis, $H=154$, $p<0,01$), observándose un pico de abundancia en el año 1999 (33 kg 1000 m⁻³) y en 2009 (67 kg 1000 m⁻³) (Fig. 4). En estos años, la biomasa fue significativamente mayor (Dunn, $p<0,05$) que el resto de los años muestreados. Las biomásas más bajas de todos los años analizados fueron observadas en el 2001 (0,07 kg 1000 m⁻³) y 2011 (0,1 kg 1000 m⁻³) (Fig. 4). Finalmente, las biomásas de *L. lucerna* no variaron significativamente entre los años 1998, 2000, 2001, 2004, 2006 y 2011 (Dunn, $p<0,05$).

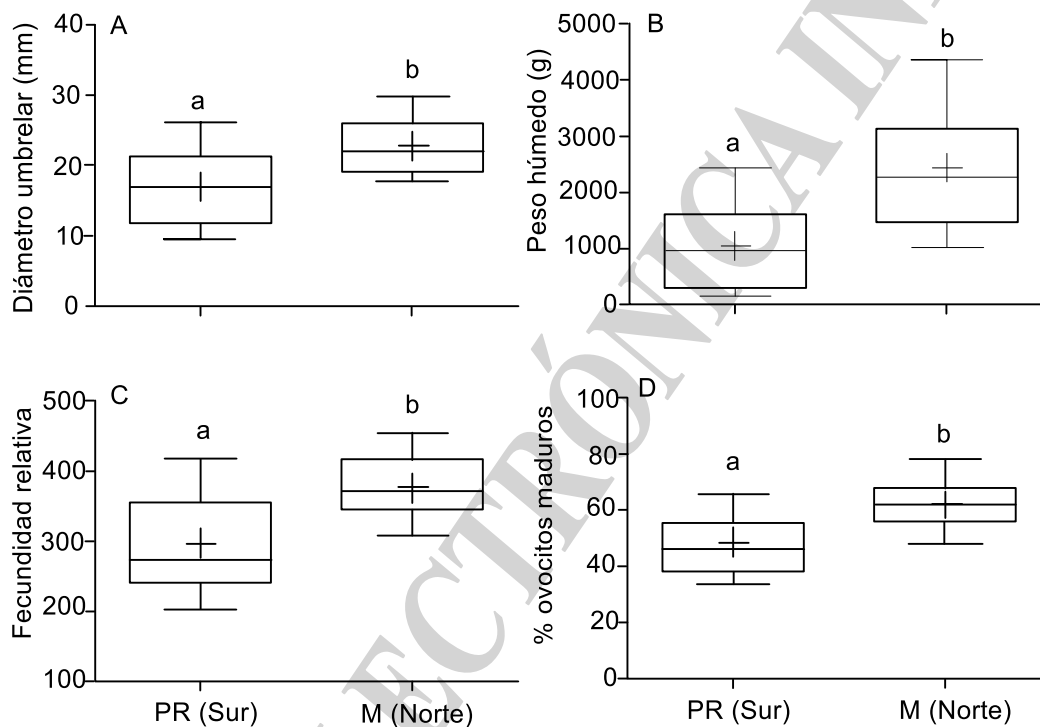


Figura 3. Diferencias en el (A) diámetro umbrelar, (B) peso húmedo individual, (C) fecundidad relativa y (D) porcentaje de ovocitos maduros de la medusa *Lychnorhiza lucerna* entre las dos áreas de hot-spot (verano 2006-2007) de biomásas en el estuario del Río de la Plata (Argentina-Uruguay). PR: Punta Rasa; M: Montevideo. Caja= percentiles 25-75%; mediana= línea horizontal; media= cruz; bigotes= min-max. Diferentes letras indican diferencias significativas (Mann-Whitney para peso húmedo, prueba de T para el resto de las características; $p<0,05$).

Estructura de tallas y crecimiento

El DU de *L. lucerna* varió entre 10 y 380 mm (media \pm DE=160 \pm 62 mm; $n=180$; Fig. 5). El valor medio mensual varió significativamente entre meses (ANOVA, $F_{(1,4)}=15$, $p<0,05$), mostrando un incremento significativo entre enero (DU promedio=125 mm) y febrero (DU promedio=190 mm) (Tukey, $p<0,05$), así como una disminución significativa (Tukey, $p<0,05$) entre febrero y abril (DU media=134 mm) (Fig. 6A). Por otra parte, el PH varió entre 40 y 3800 g (media \pm DE=900 \pm 695 g,

n=180). La media mensual varió significativamente entre meses (ANOVA, $F_{(1,4)}=15$, $p<0,05$), mostrando el mismo patrón observado en el DU, con un incremento significativo de enero (media PH= 410 g) a febrero (media PH= 1100 g) (Tukey, $p<0,05$) y una disminución significativa (Tukey, $p<0,05$) de febrero a abril (media PH= 450 g) (Fig. 6B).

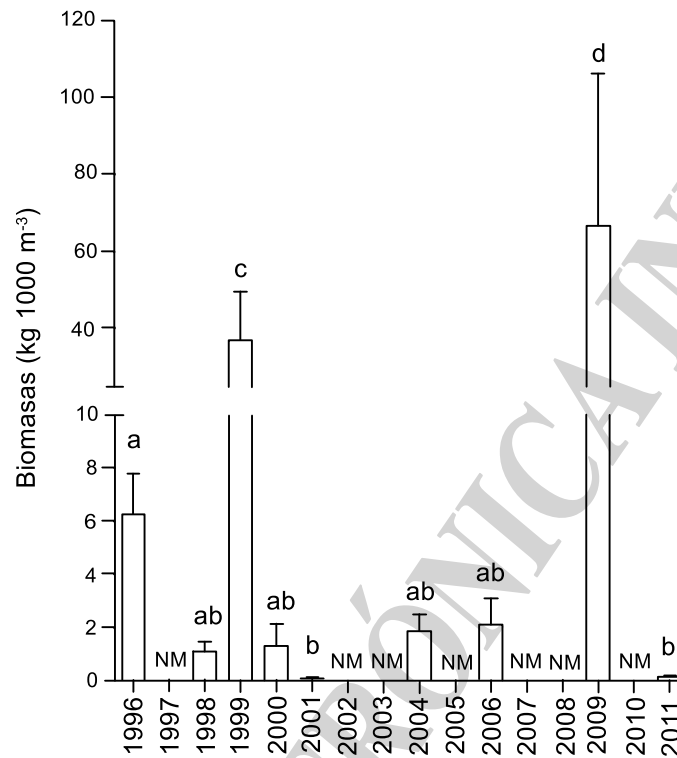


Figura 4. Variación interanual de la biomasa media (kg 1000 m⁻³) de *Lychnorhiza lucerna* durante el verano (Feb-Mar) en el estuario del Río de la Plata (Argentina-Uruguay). Barras y bigotes representan la media y desviación estándar, respectivamente. Diferencias significativas en la biomasa media entre años (Dunn's Test, $p<0,05$) es indicada por medio de las diferentes letras. NM: no muestreado.

Se observaron señales de senescencia en los organismos, tales como la pérdida de los brazos orales y degradación corporal, endurecimiento y aumento de la opacidad de la umbrela solo durante los meses de marzo y abril. Debido a que no se observaron diferencias significativas en la pendiente de la relación DU-PH entre las hembras y los machos (interacción ANCOVA, $F_{(1,180)}= 0,3$, $p=0,4$), los datos fueron agrupados y la significancia de la relación DU-PH fue evaluada por un análisis de regresión lineal. De esta manera, la regresión lineal indicó una relación significativa y positiva entre DU y PH ($F_{(1,179)}=48950$, $R=0,99$, $p<0,01$) (Fig. 6C), la cual es expresada por medio de la siguiente ecuación:

$$\log(\text{PH}) = -0,24 + \log(\text{DU}) 2,51$$

La estimación de las tasas diarias de crecimiento instantáneo mostró que *L. lucerna* tuvo un crecimiento positivo durante el periodo de enero-febrero (37 g PH y 0,3 mm DU por día, 5% y 4%, respectivamente), así como un decrecimiento durante el periodo de febrero-marzo (-8 g PH y -0,01 mm DU por día, -1,6% y -0,25%, respectivamente) y en marzo-abril (-9 g PH y -0,1 mm DU por día, -4,6% y -4%, respectivamente) (Fig. 7A, B).

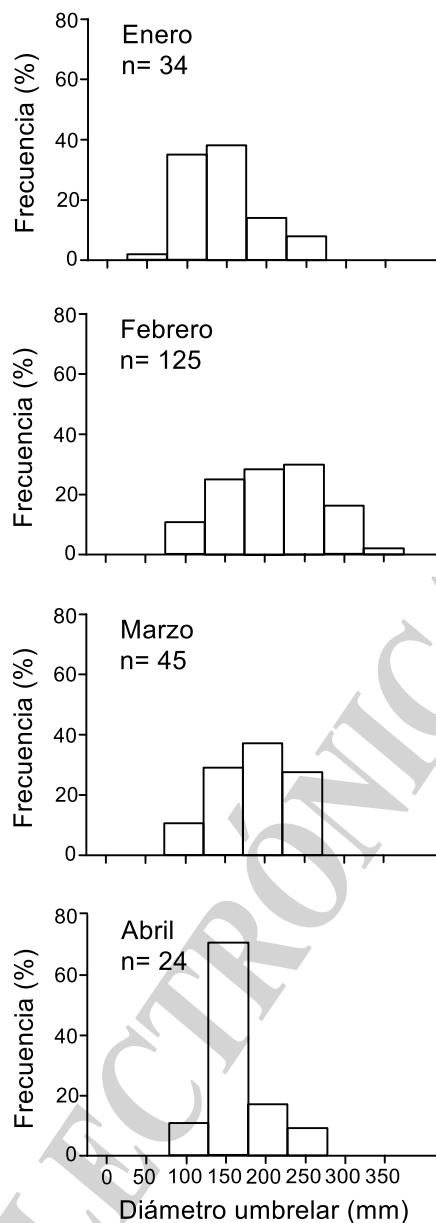


Figura 5. Variación temporal (datos agrupados, n= 2006-2007) de la distribución de las frecuencias de tallas (diámetro umbrelar, mm) de la medusa *Lychnorhiza lucerna* en el estuario del Río de la Plata (Argentina-Uruguay).

Fecundidad relativa (FR) y desarrollo gonadal

La FR no varió significativamente entre meses (ANOVA, $F_{(5,95)}=1,5$, $p>0,05$, Fig. 8A). Debido a que no se observaron diferencias en la pendiente de la relación DU-PH entre años (ANCOVA, $F_{(1,81)}=0,4$, $p=0,5$, $n=90$), los datos fueron agrupados y la significancia de esta relación fue evaluada por medio de un análisis de regresión lineal, el cual indicó una relación débil y positiva, pero significativa ($F_{(1,101)}=6,3$, $p<0,05$, $R=0,1$) entre el DU y PH de *L. lucerna* (Fig. 9), expresada por la siguiente ecuación:

$$FR = 92,1 + DU 3,55$$

El porcentaje de %Oiii varió entre meses (ANOVA, $F_{(5,95)}=8,9$, $p<0,01$), con un incremento significativo (Tukey, $p<0,05$) de enero a febrero, seguido por un descenso significativo (Tukey, $p<0,05$) de enero a abril (Fig. 8B).

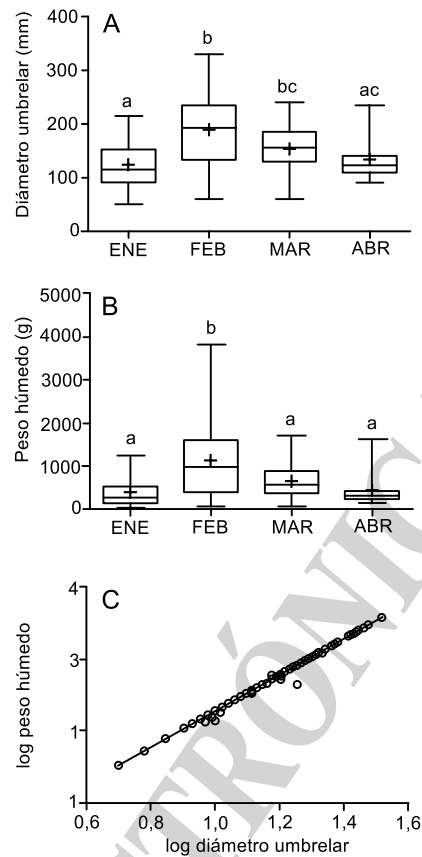


Figura. 6. Variación temporal (2006-2007) del (A) diámetro umbrelar, (B) peso húmedo y (C) de la relación entre estos parámetros de la medusa *Lychnorhiza lucerna* en el estuario del Río de la Plata (Argentina-Uruguay). Caja= percentiles 25-75%; mediana=línea horizontal; media= cruz; bigote= Min-Max. Diferentes letras indican diferencias significativas (Tukey Test, $p<0,05$).

Discusión

Distribución espacial

La distribución espacial de *L. lucerna* en el área de estudio estuvo altamente influenciada por el ambiente físico. Estudios previos observaron en el área de estudio que las medusas de *L. lucerna* se asociaban con el frente salino de superficie (FSS; Fig. 1A) (Mianzan y Guerrero 2000; Mianzan et al. 2001; Álvarez-Colombo et al. 2003). Sin embargo, el presente estudio indica que las mayores concentraciones de biomásas (hot-spots) identificadas fueron observadas en la región norte y sur del estuario, cerca de Montevideo y Punta Rasa, respectivamente, coincidiendo con la posición media del frente de turbidez (Fig. 2B) (Maciel et al. 2021). Estas diferencias en la distribución, se pueden atribuir al hecho que el presente estudio incluye una mayor cobertura espacio-temporal de datos de muestreo en relación a estudios previos, permitiendo tener una visión más detallada de su ocurrencia espacio-temporal. El FT funciona como un área de retención tanto de organismos del plancton gelatinoso (Álvarez-Colombo et al. 2003; Cabreira et al. 2006) como de sus posibles presas (e.g., Berasategui et



al. 2004; Schiariti et al. 2006; Simionato et al. 2006; Acha et al. 2008; Derisio et al. 2014), lo que facilita el encuentro entre depredador-presa (Bakun 2006), representando una zona favorable para la alimentación y reproducción de estos organismos gelatinosos.

La distribución horizontal de *L. lucerna* en el ERLP observada durante el verano parece ser el resultado del transporte (dirección NE-SO) de organismos desde una “población fuente” ubicada al sur de Brasil. Este transporte se debe al efecto en conjunto de las corrientes marinas, el régimen del viento (Guerrero et al. 1997) y los hábitos planctónicos de esta medusa (Nagata et al. 2021). Por otra parte, *L. lucerna* es una especie que al estar asociada con el fondo de la columna de agua (ver Álvarez-Colombo et al. 2003; Sal Moyano et al. 2012) es transportada por lo que el flujo de agua marina que ingresa por el fondo al estuario a lo largo de las costas uruguayas. Dicho flujo al colisionar con la Barra del Indio (BI, Fig. 1) (Fossati y Piedra-Cueva 2013) y coincidir espacialmente con el FT, genera una zona de retención de organismos, explicando la posición del hot-spot norte de biomasa observada en este estudio. El hot-spot sur Punta Rasa también coincide espacialmente con el FT y el frente de salinidad de fondo (ver Maciel et al. 2021). Sin embargo, su ubicación probablemente sea el resultado del efecto de las corrientes marinas y la batimetría de la región (ver Guerrero et al. 1997; Moreira y Simionato 2019), sumado al efecto provocado por el régimen del viento, que en condiciones de dirección N, E y NO (predominantes durante el verano) (Simionato et al. 2006; Piola et al. 2008), hacen que las partículas asociadas a la capa de fondo sean transportadas hacia el SE siguiendo un patrón en forma de “cinta transportadora” a lo largo de la BI hasta alcanzar el sur de la Bahía de Samborombón (SB) (Simionato et al. 2006; Acha et al. 2012) y la zona de Punta Rasa (ver Fig. 19 en Fossati y Piedra-Cueva 2013).

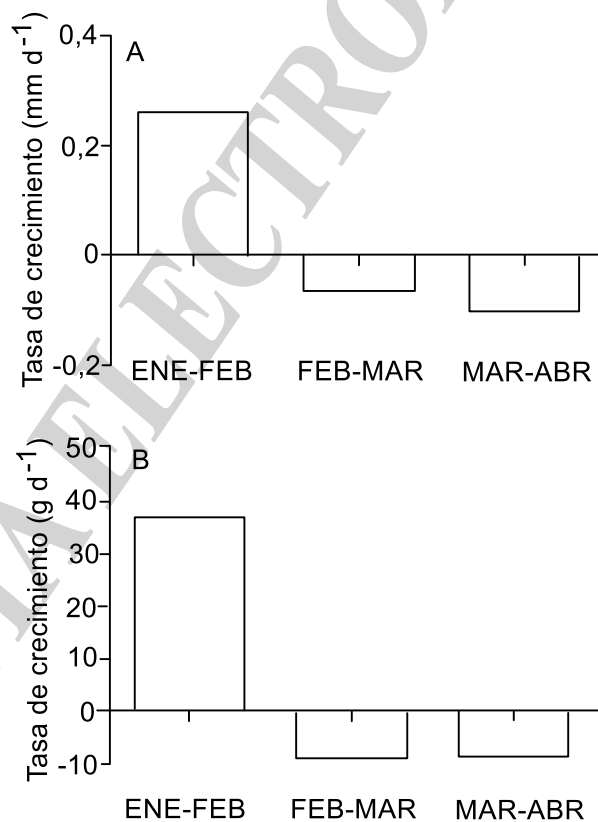


Figura 7. (A) variación temporal de la tasa de crecimiento diario en el diámetro umbrelar y (B) peso húmedo de la medusa *Lychnorhiza lucerna* en el estuario del Río de la Plata, Argentina-Uruguay (2006-2007).

Patrones espaciales de la talla, fecundidad relativa (FR) y desarrollo gonadal

Las medusas del hot-spot norte Montevideo fueron significativamente más grandes, con una mayor FR y proporción de ovocitos maduros en comparación con las del hot-spot sur Punta Rasa. Para explicar esto, debemos tomar en cuenta la dinámica del transporte de las medusas por parte de las corrientes dentro del estuario, así como el respectivo crecimiento somático y la fase de senescencia. Todas las medusas al ingresar al estuario por la parte norte se encuentran sexualmente maduras. Un valor menor de %Oiii en las gónadas de las medusas del hot-spot sur Punta Rasa respecto al hot-spot norte Montevideo sugiere que la madurez gonadal y el proceso de desove ocurren durante el tiempo en que son transportadas del sector norte del estuario (Montevideo) hacia el sur (Punta Rasa). De esta manera, es posible que la diferencia en el %Oii observadas entre hot-spots indiquen que los individuos muestreados en las cercanías del hot-spot sur Punta Rasa sean más longevas y se encuentren en un estado de madurez sexual más avanzado que las del hot-spot norte Montevideo. Además, las medusas del sector sur tuvieron una talla más chica que las del norte, indicando un crecimiento somático negativo (i.e. decrecimiento), lo cual es comúnmente observado en medusas en las últimas etapas del desarrollo gonadal y el desove (e.g. Marques et al. 2015; Goldstein y Riisgård 2016; Henschke et al. 2018). Las condiciones ambientales (temperatura de agua y la salinidad) entre ambos hot-spots no variaron significativamente, sugiriendo que los distintos valores de FR entre ambas zonas se deben principalmente a las diferencias observadas en las tallas de los organismos, ya que dichos parámetros se correlacionan positivamente con la FR.

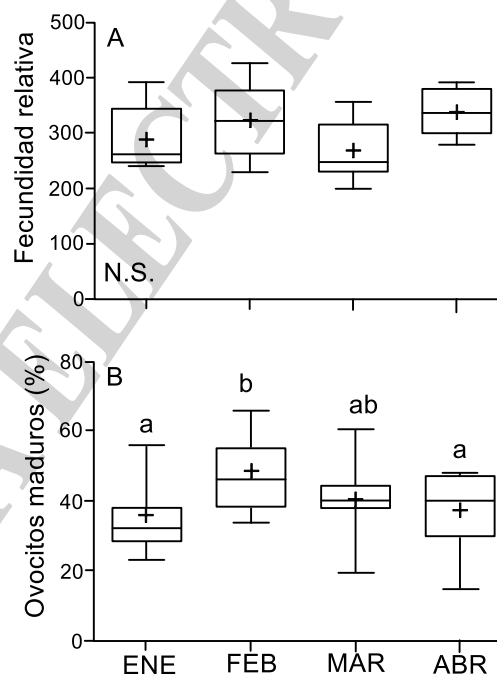


Figura 8. (A) Variación temporal (2006-2007) en la fecundidad relativa y (B) porcentaje de desarrollo total de los ovocitos de la medusa *Lychnorhiza lucerna* en el estuario del Río de la Plata (Argentina-Uruguay). Caja= percentiles 25-75%; mediana= línea horizontal; media= cruz; bigotes= min-max. Diferentes letras indican diferencias significativas (Tukey test, $p < 0,05$). N.S.=no significativo.

Patrones temporales del cambio en la biomasa, crecimiento somático y desarrollo gonadal

La ocurrencia de *L. lucerna* en la región fue consistente durante el verano, lo cual es característico de especies del plancton gelatinoso distribuidas en ambientes templados, como el área de estudio (Lucas 2001; Pitt y Kingsford 2003; Fernández-Alías et al. 2021). Por su parte, las especies presentes en zonas tropicales-subtropicales presentan patrones de ocurrencia continua o semi-continua (Lucas 2001; Pitt y Kingsford 2003; Fernández-Alías et al. 2020, 2021). Tal es el caso del sur de Brasil (Cananéia, 25°S), en donde es posible observar una población de *L. lucerna* a lo largo de todo el año, incluyendo éfiras, medusas juveniles y adultas (Morandini 2003; Nagata et al. 2021).

El crecimiento somático de las medusas de *L. lucerna* mostró un patrón positivo de enero a febrero (i.e., incremento DY y PH) seguido de uno negativo (i.e., decrecimiento) de febrero a abril. Esta tendencia es característica en medusas, las cuales aumentan de talla hasta alcanzar su tamaño máximo para luego decrecer (e.g., Chiaverano et al. 2004; Goldstein y Riisgård 2016). Esto puede deberse a una variación en la disponibilidad de alimento (Marques et al. 2015; Goldstein y Riisgård 2016) y/o al cambio en el uso de la energía destinada al crecimiento hacia el desarrollo de las gónadas (e.g., Lucas 1996; Aoki et al. 2012; Chiaverano et al. 2004). Además, el crecimiento significativo en la proporción de los Oiii observado de enero a febrero estaría sugiriendo el desarrollo de los ovocitos, mientras que, el proceso de desove fue evidenciado por el decrecimiento significativo de la proporción de Oiii de febrero a abril (ver Schiariti et al. 2012). Nuestras estimaciones de las tasas de crecimiento indicaron que el PH disminuyó más rápido que el DU de febrero a marzo, coincidiendo con una pérdida de la masa corporal inicial debido a liberación de las gametas (ver Chiaverano et al. 2004). Contrariamente, el PH y el DU de *L. lucerna* disminuyeron a una tasa similar de marzo a abril, indicando un decrecimiento isométrico, probablemente debido a la variación en la disponibilidad de alimento y/o al inicio de la senescencia post-desove (Kikinger 1992).

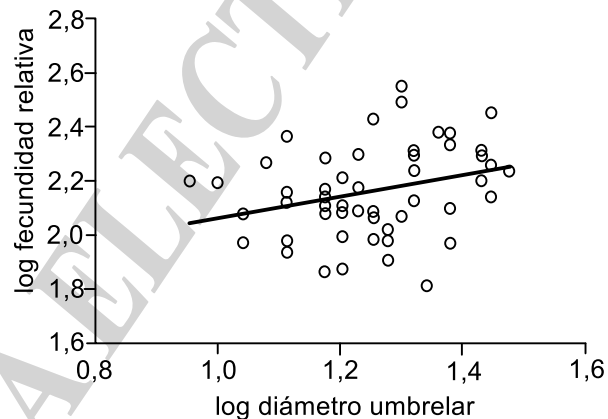


Figura 9. Regresión lineal de la relación entre el diámetro umbrelar y fecundidad relativa de la medusa *Lychnorhiza lucerna* en el estuario del Río de la Plata (2006-2007), Argentina-Uruguay.

Implicaciones ecológicas y económicas

El ERLP es una región que no alberga una población local de *L. lucerna* (ver cuadro 1 de Schiariti et al. 2018a para definición de poblaciones de medusas). Todos los individuos observados en el estuario se encontraban sexualmente maduros (ver Schiariti et al. 2012). Adicionalmente, no se observaron éfiras o medusas juveniles en ninguna de las muestras de zooplancton analizadas, pese a la gran



cobertura espacial. De esta manera, nuestro estudio sugiere que en el área de estudio es muy probable que no existan poblaciones de pólipos bentónicos, los cuales son los encargados de producir efiras (fase planctónica). Además, el ERLP no es un ambiente favorable para el desarrollo de pólipos, ya que se caracteriza por presentar sedimentos blandos y finos (Uriel 1972; Moreira et al. 2016), en los cuales las larvas plánulas no se pueden asentar, impidiendo el desarrollo y metamorfosis de la larva planctónica al pólipo bentónico (Kikinger 1992). Por lo tanto, tomando en cuenta el periodo de ocurrencia de esta medusa en el ERLP y el sur de Brasil (Morandini 2003), los patrones de viento (N-O) y de corrientes oceánicas (N-S), la dominancia de organismos sexualmente maduros, y que el ERLP es el punto más sureño de la distribución geográfica de esta medusa (Mianzan y Cornelius 1999; Oliveira et al. 2016; Schiariti et al. 2018b), se puede inferir que la población de *L. lucerna* en el área de estudio representa un “exceso demográfico” o “población sumidero” (ver Dias 1996) de la “población fuente” localizada en la zona del sur de Brasil (ver Oliveira et al. 2016; Nagata et al. 2021).

Considerando que *L. lucerna* es una medusa depredadora zooplanctívora (Nagata y Morandini 2018) y que su distribución dentro del estuario se solapa con la del zooplancton (incluyendo huevos y larvas de peces de importancia comercial), en años de altas biomásas de esta medusa es posible que se genere una mayor presión depredadora sobre los niveles tróficos inferiores (control ascendente), llegando a afectar incluso a las pesquerías artesanales y comerciales (e.g., Rosinson et al. 2014; Chiaverano et al. 2018) tanto de Argentina como de Uruguay (ver Mianzan et al. 2001). A pesar de este aspecto “negativo”, las medusas juegan otro tipo de rol dentro de las cadenas tróficas, así como en temas relacionados con la conservación de especies en peligro de extinción. Ciertas especies de medusas son el alimento principal u ocasional de numerosas especies de peces (Purcell y Arai 2001; Díaz Briz et al. 2017), aves (Thiebot et al. 2017) y tortugas marinas (Cardona et al. 2012). En ese sentido, el ERLP representa un área de alimentación de tres especies de tortugas durante el verano (caguama –*Caretta caretta*-; verde –*Chelonias mydas*-; laúd –*Dermochelys coriacea*-), coincidiendo espacio-temporalmente con las biomásas de *L. lucerna* y otros organismos gelatinosos, facilitando así, su alimentación y desarrollo (González Carman et al. 2014, 2016; Prosdocimi et al. 2016), por lo que se destaca la importancia ecológica de *L. lucerna* en este sistema estuarino binacional.

Finalmente, *L. lucerna* es una medusa que, debido a sus biomásas y a ciertas características organolépticas, puede ser explotada comercialmente para consumo humano (Schiariti 2008; Schiariti y Mianzan 2013; Brotz et al. 2017). Nuestros resultados muestran que su periodo y áreas de ocurrencia dentro del ERLP son altamente predecibles, por lo que una pesquería dirigida a esta especie podría beneficiarse de este aspecto, representando una nueva fuente de trabajo para pescadores locales, compensándolos económicamente ante la baja actividad pesquera en la región durante el periodo cálido (Carozza et al. 2004).

Agradecimientos

Queremos agradecer a los científicos y técnicos del INIDEP, a la tripulación y observadores por su voluntad y ayuda en la colección de los datos usados en este trabajo. AS está especialmente en deuda con C. Jaspers por los comentarios y sugerencias en este estudio. Este informe ha sido escrito en memoria de Hermes Mianzan, quien dio inicio al estudio sistemático del zooplancton gelatinoso en Argentina y Uruguay. Este trabajo fue financiado por el INIDEP y FONCyT PICT 2018-3872.



Bibliografía

- ACHA EM, MIANZAN HW, GUERERO RA, FAVERO M, BAVA J. 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America. Physical and ecological processes. *J Mar Syst.* 44 (1-2): 83-105.
- ACHA EM, MIANZAN H, GUERRERO R, CARRETO J, GIBERTO D, MONTOYA N, CARIGNAN M. 2008. An overview of physical and ecological processes in the Río de la Plata Estuary. *Cont Shelf Res* 28 (13): 1579-1588.
- ACHA EM, SIMIONATO CG, CAROZZA G, MIANZAN H. 2012. Climate induced year classes' fluctuations of white mouth croaker *Micropogonias furnieri* (Pisces, Sciaenidae) in the Río de la Plata Estuary. *Cont Shelf Res* 28 (1): 1579-1588.
- ÁLVAREZ COLOMBO G, MIANZAN HW, MADIROLAS A. 2003. Acoustic characterization of gelatinous plankton aggregations: four study cases from the Argentine continental shelf. *ICES J Mar Sci* 60 (3): 650-657.
- AOKI K, YAMADA S, TOYOKAWA M, YSUDA A, KIKUCHI T. 2012. Horizontal distribution and growth of jellyfish, *Aurelia aurita* (Linnaeus 1758) *sensu lato*, in Mikawa Bay, Japan. *Coast Mar Sci* 35:103-111
- BASTIAN T, HABERLIN D, PURCELL JE, HAYS GC, DAVENPORT J, McALLEN R, DOYLE TK. 2010. Large-scale sampling reveals the spatio temporal distributions of the jellyfish *Aurelia aurita* and *Cyanea capillata* in the Irish Sea. *Mar Biol* 158: 2639-2952.
- BAKUN A. 2006. Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity, adaptive response and competitive advantage. *Sci Mar* 70:105-122.
- BERASATEGUI AD, ACHA EM, FERNÁNDEZ ARAOZ NC. 2004. Spatial patterns of ichthyoplankton assemblages in the Río de la Plata estuary (Argentina, Uruguay). *Estuar Coast Shelf Sci* 60 (4): 599-610.
- BRODEUR RD, MILLS CE, OVERLAND JE, WALTERS GE, SCHUMACHER. 1999. Evidence for a substantial increase in gelatinous zooplankton in the Bering Sea, with possible links to climate change. *Fish Oceanogr* 8 (4): 296-306.
- BROTZ L, SCHIARITI A, LÓPEZ-MARTÍNEZ J, ÁLVAREZ-TELLO J, PEGGY HSIEH Y-H, JONES RP, QUIÑONES J, DONG Z, MORANDINI AC, PRECIADO M, LAAZ E, MIANZAN H. 2017. Jellyfish fisheries in the Americas: origin, state of the art, and perspectives on new fishing grounds. *Rev Fish Biol Fisheries* 27:1-29.
- CABREIRA AG, MADIROLAS A, ÁLVAREZ COLOMBO G, ACHA EM, MIANZAN HW. 2006. Acoustic study of the Río de la Plata estuarine front. *ICES J Mar Sci* 63 (9): 1718-1725.
- CARDONA L, FERNÁNDEZ G, REVELLES EM, AGUILAR A. 2012. Readaptation to the wild of rehabilitated loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) assessed by satellite telemetry. *Aquat Conserv: Mar Freshw Ecosyst* 22 (1): 104-112.
- CAROZZA C, HERNÁNDEZ D, PERROTA R. 2004. Evaluación de corvina rubia (*Micropogonias furnieri*) en el área del Río de la Plata y zona común de pesca Argentino-Uruguaya, por medio de un modelo de dinámica de biomasa. *Rev Invest Desarr Pesq* 16:77-90.
- CHIAVERANO L, MIANZAN H, RAMÍREZ F. 2004. Gonad development and somatic growth patterns of *Olindias sambaquiensis* (Limnomedusae, Olindiidae). *Hydrobiologia* 530/531:373-381.
- CHIAVERANO LM, ROBINSON KL, TAM J, RUZICKA JJ, QUIÑONES J, ALEKSA KT, HERNÁNDEZ FJ, BRODEUR RD, LEAF R, UYE S-I, DECKER MB, ACHA M, MIANAN HW, MIANZAN WH. 2018. Evaluating the role of large jellyfish and forage fishes as energy pathways, and their interplay with fisheries, in the Northern Humboldt Current System. *Prog Oceanogr* 164:28-36.
- DECKER MB, ROBINSON KL, DORJI S, CIECIEL KD, BARCELO C, RUZICKA JJ, BRODEUR RD. 2017. Jellyfish and forage fish spatial overlap on the eastern Bering Sea Shelf during periods of high and low jellyfish biomass. *Mar Ecol Prog Ser* 591:57-69.



- DERISIO C, BRAVERMAN M, GAITÁN E, HOZBOR C, RAMÍREZ F, CARRETO J, BOTTO F, GAGLIARDINI DA, ACHA EM, MIANZAN H. 2014. The turbidity front as a habitat for *Acartia tonsa* (Copepoda) in the Río de la Plata, Argentina-Uruguay. *J Sea Res* 85:197-204.
- DIAS PC. 1996. Sources and sinks in population biology. *Trends Ecol Evol* 11: 326-329.
- DIAZ BRIZ L, SÁNCHEZ F, NOEMÍ M, MIANZAN H, GENZANO G. 2017. Gelatinous zooplankton (ctenophores, salps and medusae): an important food resource of fishes in the temperate SW Atlantic Ocean. *Mar Biol Res* 13 (6): 630-644.
- FOSSATI M, PIEDRA-CUEVA I. 2013. A 3D Hydrodynamic numerical model of the Río de la Plata and Montevideo's Coastal Zone. *Appl Math Model* 37 (3): 1310-1332.
- FERNÁNDEZ-ALÍAS A, MARCOS C, QUISPE JI, SABAH S, PÉREZ-RUZAF A. 2020. Population dynamics and growth in three scyphozoan jellyfishes, and their relationship with environmental conditions in a coastal lagoon. *Estuar Coast Shelf Sci* 243: 106901.
- FERNÁNDEZ-ALÍAS A, MARCOS C, PÉREZ-RUZAF A. 2021. Larger scyphozoan species dwelling in temperate, shallow waters show higher blooming potential. *Mar Poll Bull* 173: 113100.
- FIX A, HODGES JL. 1951. An important contribution to nonparametric discriminant analysis and density estimation: commentary on Fix and Hodges (1951) 57 (3): 233-247.
- FRAMIÑAN MB, BROWN OB. 1996. Study of the Río de la Plata turbidity front. Part I: Spatial and temporal distribution. *Cont Shelf Res* 16 (10): 1259-1282.
- FRAMIÑAN MB, ETALA MP, ACHA EM, GUERRERO RA, LASTA CA, BROWN OB. 1999. Physical characteristics and processes of the Río de la Plata Estuary. En: PERILLO GME, PICCOLO MC, PINO-QUIVIRA MP, editores. *Estuaries of South America. Their geomorphology and dynamics*. Springer, Berlin
- FRANSEN KT, RIISGÅRD. 1997. Size dependent respiration and growth of jellyfish, *Aurelia aurita*. *Sarsia* 82: 307-312.
- GETIS A, ORD JK. 1992. The analysis of spatial association by use of distance statistics. *Geogr Anal* 24 (3): 189-206.
- GIBBONS MJ, RICHARDSON. 2013. Beyond the jellyfish joy-ride and global oscillations: advancing jellyfish research. *J Plankton Res* 35 (5): 929-938.
- GOLDSTEIN J, RIISGÅRD HU. 2016. Population dynamics and factors controlling somatic degrowth of the common jellyfish, *Aurelia aurita*, in a temperate semi-closed cove (Kertinge Nor, Denmark). *Mar Biol* 163: 33
- GONZÁLEZ CARMAN V, BOTTO F, GAITÁN EN, ALBAREDA D, CAMPAGNA C, MIANZAN HW. 2014. A jellyfish diet for the herbivorous green turtle *Chelonia mydas* in the temperate SW Atlantic. *Mar Biol* 161: 339-349.
- GONZÁLEZ CARMAN V, BRUNO IM, MAXWELL S, ÁLVAREZ K, ALBAREDA D, ACHA EM, CAMPAGNA C. 2016. Habitat use, site fidelity and conservation opportunities for juvenile loggerhead sea turtles in the Río de la Plata, Argentina. *Mar Biol* 163: 1-13.
- GUERRERO RA, ACHA EM, FRAMIÑAN MB, LASTA CA. 1997. Physical oceanography of the Río de la Plata estuary, Argentina. *Cont Shelf Res* 17: 727-742.
- HEASLIP SG, IVERSON SJ, BOWEN WD, JAMES MC. 2012. Jellyfish support high energy intake of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*): video evidence from animal-borne cameras. *PLoS ONE* 7:e33259.
- HENSCHKE N, STOCK CA, SARMIENTO JL. 2018. Modeling population dynamics of scyphozoan jellyfish (*Aurelia* spp.) in the Gulf of Mexico. *Mar Ecol Prog Ser* 591:167-183.
- HEITHAUS MR. 2013. Predators, prey, and the ecological roles of sea turtles. En: WYNEKEN J, LOHMANN KJ, MUSICK JA, editores. *The biology of sea turtles, vol III*. CRC Press, Boca Raton, p. 249-284.



- HSIEH Y-HP, LEONG FM, FM, RUDLOE J. 2001. Jellyfish as food. En: PURCELL JE, GRAHAM WM, DUMONT HJ, editores. Jellyfish Blooms: Ecological and Societal Importance. Springer, Dordrecht, p. 11–17.
- ISHII H, BÅMSTEDT U. 1998. Food regulation of growth and maturation in a natural population of *Aurelia aurita*. J Plankton Res 20 (5): 805-816.
- KIKINGER R. 1992. *Cotylorhiza tuberculata* (Cnidaria: Scyphozoa)-Life history of a stationary population. Mar Ecol 13: 333-362.
- LEONE A, LECCI RM, DURANTE M, MELI F, PIRAINO S. 2015. The bright side of gelatinous blooms: Nutraceutical value and antioxidant properties of three Mediterranean jellyfish (Scyphozoa). Mar Drugs 13 (8): 4654-4681.
- LYNAM CP, HEATH MR, HAY SJ, BRIERLEY AS. 2005. Evidence for impacts by jellyfish on North Sea herring recruitment. Mar Ecol Prog Ser 298:157–167.
- LUCAS CH 1996. Population dynamics of *Aurelia aurita* in relation to age and sexual maturity. J Exp Mar Biol Ecol 183 (6): 189-192.
- LUCAS CH. 2001. Reproduction and life history strategies of the common jellyfish, *Aurelia aurita*, in relation to its ambient environment. Hydrobiologia 451: 229-246.
- MACIEL F, SANTORO PE, PEDOCCHO F. 2021. Spatio-temporal dynamics of the Río de la Plata turbidity front; combining remote sensing with in-situ measurements and numerical modeling. Cont Shelf Res 213: 104301.
- MARQUES R, ALBOUY-BOYER S, DELPY F, CARRÉ C, LE FLOC'H É, ROQUES C, MOLINERP J-C, BONNET D. 2015. Pelagic population dynamics of *Aurelia* sp. in French Mediterranean lagoons. J Plankton Res 37 (5): 1019-1035.
- MIANZAN HW, CORNELIS PFS. 1999 Cubomedusae and Scyphomedusa South Atlantic Zooplankton. Blackhuys Publishers, Leiden, p. 513-559.
- MIANZAN HW, GUERRERO RA. 2000. Environmental patterns and biomass distribution of gelatinous macrozooplankton. Three study cases in the southwestern Atlantic Ocean. Sci Mar 64 (Suppl. 1): 215–224.
- MIANZAN HW, LASTA C, ACHA EM, GUERRERO R, MACHI G, BREMEC C. 2001. The Río de la Plata Estuary, Argentina-Uruguay. En: SEELIGER U, KJERFVE B, editores. Ecological studies: Coastal Marine Ecosystems of Latin America. Springer-Verlag, Berlin, p. 18–204.
- MILISENDA G, ROSA S, FUENTES VL, BOERO F, GUGLIELMO L, PURCELL JE, PIRAINO S. 2014. Jellyfish as prey: frequency of predation and selective foraging of *Boops boops* (Vertebrata, Actinopterygii) on the Mauve stinger *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa). PLoS ONE 9: e94600.
- MORANDINI AC. 2003. Estrutura populacional de *Chrysaora lactea* e *Lychnorhiza lucerna* (Cnidaria; Scyphozoa) em amostras de plâncton, com a redescrção das espécies. PhD Thesis. Universidade de São Paulo
- MOREIRA D, SIMIONATO C. 2019. The Río de la Plata estuary hydrology and circulation. Meteorologica 44: 1-30
- MOREIRA D, SIMIONATO CG, DRAGANI W, CAYOCCA F, TEJEDOR MLC. 2016. Characterization of bottom sediments in the Río de la Plata Estuary. J Coastal Res 32 (6): 1473-1494.
- NAGATA RM, MORANDINI AC. 2018. Diet, prey selection, and individual feeding rates of the jellyfish *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa, Rhizostomeae). Mar Biol 165:187
- NAGATA RM, TEIXEIRA-AMARI P, LEMOS VR, JORDANO MA, MUXAGATA E, MORANDINI AC. 2021. First description of wild-collected ephyrae of *Lychnorhiza lucerna* (Cnidaria, Scyphozoa). Anais Acad Brasil Cienc 93 (2): e20190574.
- OLIVEIRA OMP, ARAÚJO EM, AYON P, CEDEÑO-POSSO CM, CEPEDA AA, CÓRDOVA P, CUNHA AF, GENZANO G, HADDAD MA, MIANZAN HW, MIGOTTO AE, MIRANDA LS, MORANDINI AC, NAGATA R, NASCIMENTO KB, NOGUEIRA JR M, PALMA S, QUIÑONES J, RODRÍGUEZ C,



- SCARABINO F, SCHIARITI A, TRONOLONE VB, MARQUES AC. 2016. Census of Cnidaria (Medusozoa) and Ctenophora from South American marine waters. *Zootaxa* 4194 (1): 1-256.
- ORD JK, GETIS A. 1995. Local spatial autocorrelation statistics: distributional issues and an application. *Geogr Anal* 27 (4): 286-306.
- PÉREZ-RUZAF A, GILABERT J, GUTIÉRREZ JM, FERNÁNDEZ AI, MARCOS C, SABAH S. 2002. Evidence of a planktonic food web response to changes in nutrient input dynamics in the Mar Menor coastal lagoon, Spain. *Hydrobiologia* 475/476: 359-369.
- PIOLA AR, ROMERO SI, ZAJACZKOVSKI U. 2008. Space-time variability of the Plata plume inferred from ocean color. *Cont Shelf Res* 28 (13): 1556-1567.
- PITT KA, KINGSFORD MJ. 2003. Temporal and spatial variation in recruitment and growth of medusae of the jellyfish, *Catostylus mosaicus* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Mar Freshw Res* 54 (2): 117-125.
- PROSDOCIMI L, ALBAREDA DA, BRUNO I, RODRÍGUEZ-HEREDIA S, NAVARRO G. 2016. Movimientos estacionales de la tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*) y su posible interacción con la pesquería de arrastre costero en el Río de la Plata. *Frente Marit* 24: 147-154.
- PURCELL JR, ARAI MN. 2001. Interaction of pelagic cnidarian and ctenophores with fish: A review. *Hydrobiologia* 451: 27-44.
- QUIÑONES J, CHIAVERANO LM, AYÓN P, ADAMS GS, MIANZAN HW, ACHA M. 2018. Spatial patterns of large jellyfish *Chrysaora plocamia* blooms in the Northern Humboldt Upwelling System in relation to biological drivers and climate. *ICES J Mar Sci* 75 (4): 1405-1415.
- RAPOSO A, ALASQAH I, ALFHEEAID HA, ALSHARARI ZD, ALTURKI HAM RAHEEM D. 2022. Jellyfish as food: a narrative review. *Foods* 11 (18): 2772.
- RASBAND WS. 1997–2015. ImageJ. U.S. National Institutes of Health., Bethesda, Maryland, USA. <https://imagej.nih.gov/ij>
- RICHARDSON AJ, BAKUN A, HAYS GC, GIBBONS MK. 2009. The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends Ecol Evol* 24 (6):312
- ROBINSON KL, RUZICKA JJ, DECKER MB, BRODEUR RD, HERNÁNDEZ FJ, QUIÑONES J, UYE S-I, MIANZAN H, GRAHAM WM. 2014. Jellyfish, forage fish, and the World's major fisheries. *Oceanogr* 27: 104-115.
- SAL MOYANO MP, SCHIARITI A, GIBERTO DA, DIAZ BRIZ L, GAVIO MA, MIANZAN HW. 2012. The symbiotic relationship between *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa, Rhizostomeae) and *Libinia spinosa* (Decapoda, Epialtidae) in the Río de la Plata (Argentina-Uruguay). *Mar Biol* 159: 1933-1941.
- SCHIARITI A, BERASATEGUI AD, GIBERTO DA, GUERRERO RA, ACHA EM, MIANZAN HW. 2006. Living in the front: *Neomysis americana* (Mysidacea) in the Río de la Plata estuary, Argentina-Uruguay. *Mar Biol* 149: 483-489.
- SCHIARITI A. 2008. Historia de vida y dinámica de poblaciones de *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa) ¿Un recurso pesquero alternativo? Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires.
- SCHIARITI A, CHRISTIANSEN E, MORANDINI AC, DA SILVEIRA FL, GIBERTO DA, MIANZAN HW. 2012. Reproductive biology of *Lychnorhiza lucerna* (Cnidaria: Scyphozoa: Rhizostomeae): individual traits related to sexual reproduction. *Mar Biol Res* 8 (3):255-264.
- SCHIARITI A, MIANZAN H. 2013. La medusa *Lychnorhiza lucerna* (Cnidaria: Scyphozoa) como recurso pesquero alternativo en Argentina. Informe de Investigación INIDEP. 36: 9.
- SCHIARITI A, DUTTO MS, MORANDINI AC, NAGATA RM, PEREYRA DY, PUENTE-TAPIA FA, DIAZ-BRIZ L, GENZANO G. 2018a. An overview of the Medusozoa from the Southwestern Atlantic. *Plankton Ecology of the Southwestern Atlantic: From the Subtropical to the Subantarctic Realm*, pp.413-449.



SCHIARITI A, DUTTO MS, PEREYRA DY, FAILLA SIQUIER G, MORANDINI AC. 2018b. Medusae (Scyphozoa and Cubozoa) from Southwestern Atlantic and Subantarctic region (32-60° S, 34-70° W): species composition, spatial distribution and life history traits. *Lat Am J Aquat. Res* 46: 240-257.

SCOTT L, WARMERDAN N. 2005. Extend crime analysis with ArcGIS spatial statistics tools. *ArcUser Magazine*, April-June. http://www.esri.com/news/arcuser/0405/ss_crimestats1of2.html. Accessed 10 April 2023

SIMIONATO CG, MECCIA VL, DRAGANI WC, GUERRERO R, NUÑEZ M. 2006. Río de la Plata estuary response to wind variability in synoptic to intra-seasonal scales. Part 1: Barotropic response. *J Geophys Res* 111: C09031.

SWEETMAN AK, SMITHCR, DALE T, JONES DO. 2014. Rapid scavenging of jellyfish carcasses reveals the importance of gelatinous material to deep-sea food webs. *Proc Roy Soc Lond B: Biol Sci.* 281: 2014-2210.

THIEBOT J-B, ARNOULD JPY, GÓMEZ-LAICH A, ITO K, KATO A, METTERN T, MITAMURA H, NODA T, POUPART T, QUINTANA F, RACLOT T, ROPERT-COUDERT Y, SALA JE, SEDDON PJ, SUTTON GJ, YODA K, TAKAHASHI A. 2017. Jellyfish and other gelata as food for four penguin species-insights from predator-borne videos. *Front Ecol. Environ* 15 (8): 437-441.

URIEL CM. 1972. Río de la Plata Estuary Environments. *The Geological Society of America Memoir* 133: 213-234.

COPIA ELECTRÓNICA