

---

## ESTIMACIÓN DE TASAS DE INGESTIÓN DE *Mnemiopsis leidy* (CTENOPHORA: LOBATA) EN CONDICIONES DE LABORATORIO\*

por

AGUSTÍN SCHIARITI<sup>1,2</sup>, DIEGO GIBERTO<sup>1,2</sup>, FEDERICO BIANCA<sup>1</sup>, JULIETA SUAREZ<sup>1</sup>,  
MARTÍN BERTELO<sup>1</sup> y HERMES W. MIANZAN<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP),  
Paseo Victoria Ocampo N° 1, Escollera Norte, B7602HSA - Mar del Plata, Argentina  
correo electrónico: agustin@inidep.edu.ar

<sup>2</sup>Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina

### SUMMARY

**Estimate of intake rates of *Mnemiopsis leidy* (Ctenophora: Lobata) under laboratory conditions.** The first results in the development of a standardized methodology to estimate *Mnemiopsis leidy* intake rates and their impact on fish recruitment are presented. *M. leidy* capability to consume lyophilized fish eggs and level of consumption of such type of preys, *Artemia* nauplii and rotifera were assessed. Although *M. leidy* can consume lyophilized fish eggs, intake rates were extremely low, often null and in all cases lower than those estimated for the other types of preys offered. The increase of feeding rate on each prey was proportional to ctenophores size growth. The results observed suggest that consumption of fish eggs would not affect recruitment. However, there is not a uniform methodology in the literature that allows for standardized comparisons. The results obtained underline the need to define a standard methodology to address *M. leidy* feeding pattern and its potential effect on fish recruitment. The development of a standard prey type to allow for comparative studies will represent a step forward in that sense. To that end, it will be necessary to repeat the experiments presented here using live as well as lyophilized eggs.

### RESUMEN

Se presentan los primeros resultados en el desarrollo de una metodología estandarizada para estimar las tasas de ingestión de *Mnemiopsis leidy* y su impacto sobre el reclutamiento de peces. Se evaluó si *M. leidy* podía consumir huevos liofilizados de peces y se estimó el nivel de consumo de ese tipo de presas, nauplii de *Artemia* y rotíferos. A pesar de que *M. leidy* puede consumir huevos de peces liofilizados, se observó que la ingesta fue muy baja, frecuentemente nula, y en todos los casos menor a la estimada para los otros tipos de presas ofrecidos. El aumento de la tasa de alimentación sobre cada presa fue proporcional al incremento de la talla de los ctenóforos. Los resultados observados sugieren que el consumo de huevos de peces no afectaría su reclutamiento. No obstante, en la literatura no existe una metodología uniforme que permita establecer comparaciones estandarizadas. Los resultados obtenidos en el presente trabajo enfatizan la necesidad de definir una metodología estándar que permita abordar el estudio del patrón de

---

\*Contribución INIDEP N° 1805

alimentación de *M. leidy* y sus potenciales efectos sobre el reclutamiento de peces. El desarrollo de una presa modelo que permita realizar estudios comparativos representará un avance en ese sentido. Para lograrlo será necesario repetir los experimentos que aquí se presentan utilizando tanto huevos vivos como liofilizados.

**Key words:** Gelatinous zooplankton, ctenophores, recruitment, Argentine Sea.

**Palabras clave:** Plancton gelatinoso, ctenóforos, reclutamiento, Mar Argentino.

---

## INTRODUCCIÓN

---

La importancia que el reclutamiento de nuevos individuos a la población tiene sobre el tamaño de los *stocks* se cuestiona en la actualidad (Everhart y Youngs, 1992). Las tasas de reclutamiento están sujetas a una serie de factores ambientales que operan de distinta manera sobre cada uno de los estadios de desarrollo de los peces. En relación con las etapas tempranas de desarrollo (huevos y larvas), la predación es probablemente la mayor causa de mortalidad y el factor de mayor influencia sobre las tasas de reclutamiento (Bailey y Houde, 1989).

Los huevos y larvas de peces son consumidos por una gran variedad de especies entre las cuales los organismos gelatinosos se destacan por sus elevadas tasas de ingestión (Purcell, 1985, 1997; Arai, 1997). Cuando estas tasas de ingestión se combinan con las enormes abundancias que alcanzan durante sus explosiones demográficas, medusas y ctenóforos son capaces de generar importantes cambios en las abundancias de sus presas (Lindahl y Henroth, 1983; Möller, 1984; Omori *et al.*, 1995). A su vez, si estos eventos se dan en áreas de reclutamiento de peces, los efectos *top-down* provocados pueden terminar reduciendo sus *stocks* a través del aumento producido en las tasas de mortalidad por predación y competencia (Purcell y Shiganova, 2001).

El ctenóforo *Mnemiopsis leidy* tal vez se encuentre entre los predadores gelatinosos más estudiados. Esta especie se alimenta de varios tipos de presas zooplanctónicas (Kremer, 1979; Mills, 1994; Mianzan, 1999; Mutlu, 1999) y pre-

ferentemente sobre aquellas especies de movilidad reducida (Williams y Johnson, 2005; Javidpour *et al.*, 2006). De esta manera, los huevos de peces constituirían presas potencialmente atractivas para este ctenóforo y se esperaría que fueran consumidos tal como ocurre con varias especies de predadores gelatinosos (Purcell y Sturdevant, 2001; Purcell, 2009). A partir de estos conocimientos se ha especulado con la posibilidad de que *M. leidy* sea capaz de provocar o favorecer la disminución de los *stocks* pesqueros a través de la predación directa sobre las etapas tempranas del desarrollo de peces (Purcell, 1985; Monteleone y Duguay, 1988; Cowan y Houde, 1992; Purcell *et al.*, 1994; Mills, 1995; Bilio y Niermann, 2004). Estos argumentos fueron utilizados para explicar el colapso de las pesquerías del Mar Negro luego de la introducción accidental y establecimiento de *M. leidy* en la región (Shiganova y Bulgakova, 2000; Janas y Zgrundo, 2007). Sin embargo, hay autores que sostienen que las tasas de consumo de huevos de esta especie no llegarían a ser lo suficientemente elevadas como para afectar el reclutamiento (Hamer *et al.*, 2011; Jaspers *et al.*, 2011).

Más allá del tipo de presa, las tasas de ingestión de *M. leidy* se ven afectadas tanto por la talla de los ctenóforos como por las condiciones experimentales mediante las cuales se estiman (Purcell, 2009). De esta manera, lo primero que debemos resolver para estudiar los posibles impactos de estos ctenóforos sobre el reclutamiento de peces es como estimamos sus tasas de ingestión. Sin una metodología uniforme que nos permita comparar resultados esta tarea se verá dificultada.

En el Mar Argentino, la amplitud de la plataforma y la presencia de estructuras hidrográficas

semi-permanentes (e.g. Río de la Plata o el frente de mareas nor-patagónico) y de ambientes costeros semi-cerrados (e.g. Bahía Blanca) (Guerrero *et al.*, 1997), generan condiciones especialmente adecuadas para el establecimiento de grandes poblaciones de *M. leidy* (Mianzan, 1999). Esta especie llega a dominar la biomasa zooplanctónica en el frente de marea de Península Valdés y en el sector norte del estuario del Río de la Plata (Mianzan y Guerrero, 2000), en coincidencia con las áreas de puesta y cría de dos importantes recursos pesqueros de nuestro país, la merluza común (*Merluccius hubbsi*), y la anchoíta (*Engraulis anchoita*) (Hansen y Madirolas, 1996; Macchi *et al.*, 2004).

En este contexto, y dentro del marco del Proyecto “Reclutamiento del Efectivo Patagónico de la Merluza Común (REC)” del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), se comenzó a resolver los problemas metodológicos asociados a las estimaciones de las tasas de ingestión de *M. leidy* para poder estudiar los posibles impactos de esta especie sobre el reclutamiento de la merluza común. Para ello, se llevaron a cabo dos series de experimentos tendientes a definir la metodología más apropiada para estimar las tasas de consumo de huevos de peces de *M. leidy*. A través de los mismos evaluamos la posibilidad de utilizar huevos de peces liofilizados y rehidratados como presa modelo de experimentación.

---

## MATERIALES Y MÉTODOS

---

### Captura de los ctenóforos

Los ctenóforos (*M. leidy*; n = 13) fueron capturados en marzo de 2011 dentro de la Base Naval del Puerto de Mar del Plata utilizando un copo de malla de 8 mm equipado con un colector rígido que mantenía a los individuos dentro del agua en todo momento. Inmediatamente después de su captura los ctenóforos fueron transportados al

Laboratorio de Ecología Experimental del INIDEP y transferidos delicadamente a un acuario de 60 l que contenía agua de mar filtrada (25  $\mu$ m) con las mismas condiciones de salinidad (34) y temperatura (20 °C) del ambiente en el que fueron capturados. Previo a cada experimento los ctenóforos fueron transferidos a un recipiente transparente de longitud equivalente a la talla de los mismos y apoyados sobre un calibre a fin de registrar la talla de cada animal.

### Experimentos de alimentación

Se llevaron a cabo dos experimentos preliminares con los siguientes objetivos: (1) evaluar si *M. leidy* es capaz de consumir huevos de peces liofilizados y rehidratados. Mediante este primer experimento se estudió si los huevos de peces procesados de esta manera pueden ser consumidos por los ctenóforos y utilizados como presa experimental en épocas del año en donde no hay disponibilidad de huevos vivos; (2) estimar las tasas de ingestión de *M. leidy* sobre huevos de peces, rotíferos y nauplii de *Artemia*. Este segundo experimento se realizó para poner a punto el diseño experimental que permita estimar las tasas de alimentación de estos ctenóforos y sus variaciones en función de la talla de los mismos y la disponibilidad de diferentes tipos de presa.

En total se realizaron 11 observaciones considerando tres rangos de tallas de ctenóforos (50-55 mm, 55-60 mm, 60-70 mm largo total medido según Mianzan, 1999) y tres tipos de presas (huevos de besugo, *Pagrus pagrus*; rotíferos, *Brachionus* sp.; y nauplii de *Artemia franciscana*). En caso de coincidir con los límites de los rangos de talla los ejemplares fueron asignados a la categoría de rango inferior.

Las tallas de las presas utilizadas fueron las mismas en todas las experiencias, a saber: huevos de besugo 0,84-0,96 mm de diámetro; rotíferos 230-270  $\mu$ m de largo total; nauplii de *Artemia* 200-500  $\mu$ m de largo total. Los tres tipos de presas fueron facilitados por el Programa “Maricultu-

ra y Biología Experimental” del INIDEP. Los huevos de besugo fueron obtenidos en diciembre de 2010 a partir del desove de hembras mantenidas en los acuarios del INIDEP. Dentro de las 24 h de haber sido colectados los huevos fueron liofilizados en el Instituto de Investigaciones en Ciencia y Tecnología de Materiales (INTEMA) y mantenidos dentro de un desecador hasta el momento de ser utilizados. Previo a cada experimento, los huevos fueron rehidratados en agua destilada por un período de 30 min. Todas las observaciones se realizaron en un acuario de sección rectangular de 30 l de capacidad específicamente diseñado en el INIDEP para cultivo de ctenóforos (*plankton Kreisel* modificado a partir de Raskoff *et al.*, 2003). El acuario fue equipado con un sistema de circulación suave de agua regulado para mantener a los ctenóforos y sus presas en la columna pero minimizando la frecuencia de contacto de éstos con las paredes del mismo. En todos los casos las condiciones de salinidad y temperatura se mantuvieron constantes y similares a las del ambiente en donde fueron colectados los ctenóforos tal como se describiera anteriormente. Los ctenóforos utilizados fueron mantenidos en el acuario experimental sin alimentarse durante 48 h.

Las tasas de ingestión (I) fueron estimadas según la siguiente fórmula:

$$I = \# \text{ presas consumidas } \times \text{ ctenóforo}^{-1} \times \text{ h}^{-1} \quad (1)$$

### Experimento 1: respuesta funcional

Para evaluar si los huevos liofilizados y rehidratados podían ser consumidos por *M. leidy* y utilizados como presa en experiencias de laboratorio se colocaron tres ctenóforos (50-55 mm) en el acuario experimental y se agregaron 200 huevos de besugo (6,6 huevos l<sup>-1</sup>). A las tres horas se retiraron los ctenóforos y se examinaron bajo lupa a fin de analizar su contenido estomacal. El agua del acuario fue filtrada a través de una malla de 20 µm y los huevos remanentes fueron contados con lupa binocular. Se estimó la tasa de alimentación individual según (1).

### Experimento 2: efecto del tipo de presa y de la talla de los ctenóforos sobre las tasas de ingestión

Se estudió la posible selección de presas de *M. leidy* agregando huevos de besugo (H), rotíferos (R) y nauplii de *Artemia* (A) en concentraciones iguales. Todas las observaciones se realizaron en el mismo acuario utilizando sólo un ctenóforo por vez y bajo las mismas condiciones experimentales descritas anteriormente. Las experiencias se iniciaron al agregar 100 presas de cada tipo (9,9 presas l<sup>-1</sup> total; 3,3 presas l<sup>-1</sup> de cada especie). Transcurridas tres horas se retiraron los ctenóforos y se examinaron con lupa para analizar su contenido estomacal. El agua del acuario fue filtrada a través de una malla de 20 µm y las presas remanentes fueron contadas bajo lupa binocular. Se realizaron en total 10 observaciones individuales considerando los tres rangos de talla de los ctenóforos.

La existencia de posibles preferencias en el consumo de cada tipo de presa, y de sus variaciones en función de la talla, se estudiaron mediante pruebas de bondad de ajuste. En primera instancia se estudió la heterogeneidad entre las 10 observaciones individuales mediante la prueba Gh (Sokal y Rohlf, 1999). Luego se compararon las distribuciones de frecuencias de presas consumidas y no consumidas dentro y entre clases de talla mediante las pruebas de bondad de ajuste repetidas (G y Gp) (Sokal y Rohlf, 1999). Para ello, se asumió que las tasas de encuentro con el predador serían iguales para los tres tipos de presa considerando que las habilidades de escape y natación de las presas ofrecidas son nulas o mínimas. De esta manera, se puso a prueba la hipótesis nula de no preferencias:

$$H_0: p_H = p_R = p_A = 1/3 * (1 - p_{NC})$$

donde  $p_H$ ,  $p_R$ ,  $p_A$  son las probabilidades de consumir cada tipo de presa y  $p_{NC}$  es la probabilidad de no consumir presas.

## RESULTADOS

### Experimento 1

Cuatro de los 200 huevos de besugo agregados al acuario experimental fueron consumidos por los ctenóforos. La tasa de ingestión estimada fue en consecuencia de  $0,44$  huevos ctenóforo<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>. Tres de los huevos consumidos fueron hallados

dentro del estomodeo de uno de los ctenóforos. El restante no fue observado por lo que se asumió que ya había sido digerido al momento de finalizar el experimento.

### Experimento 2

Las tasas de ingestión de *M. leidyi* variaron tanto con el tipo de presa como con la talla de los ctenóforos ( $Gh = 144,22$ ;  $\chi^2_{0,05; 27} = 40,11$ ) (Figura 1). Se observó que las tasas de ingestión fueron

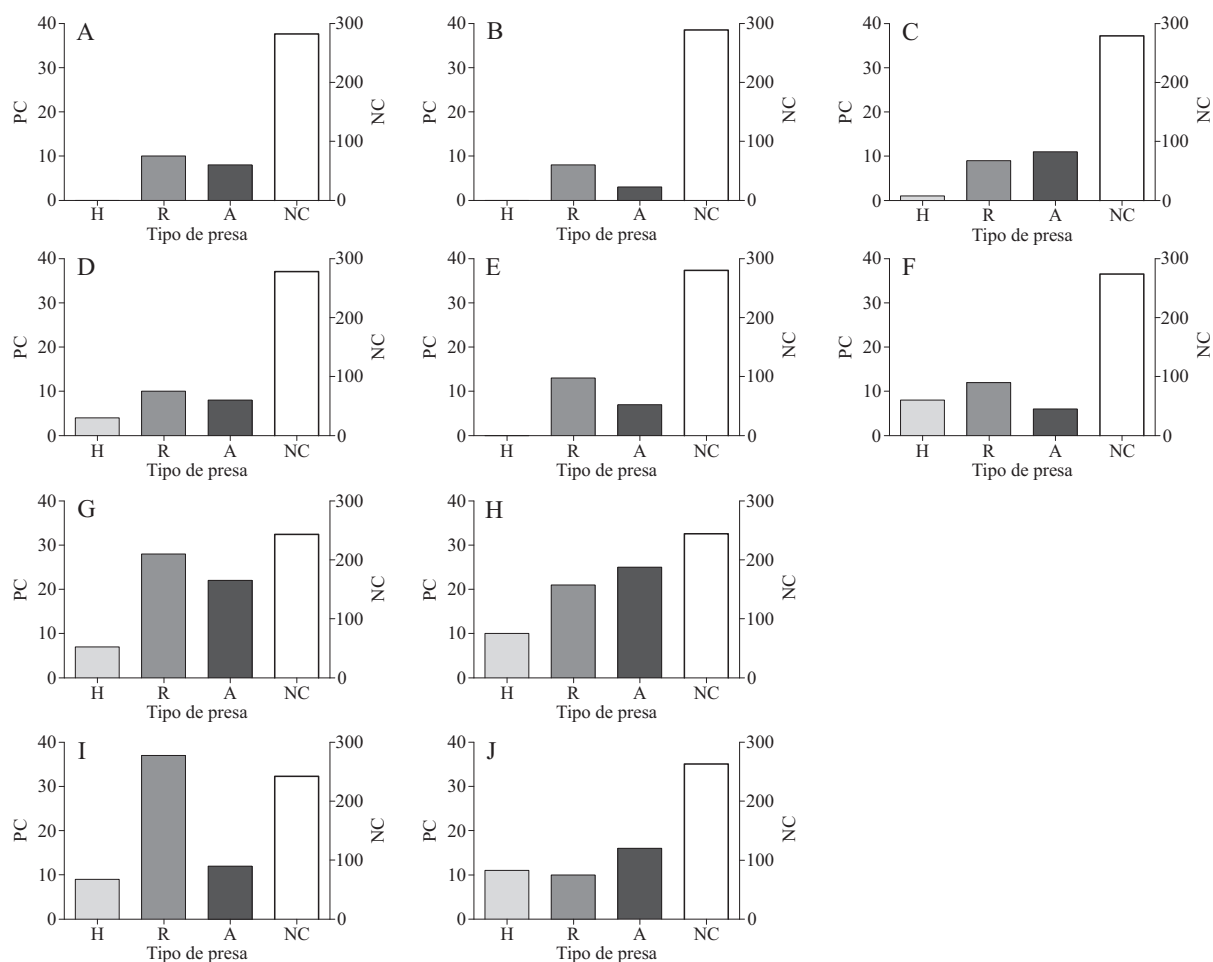
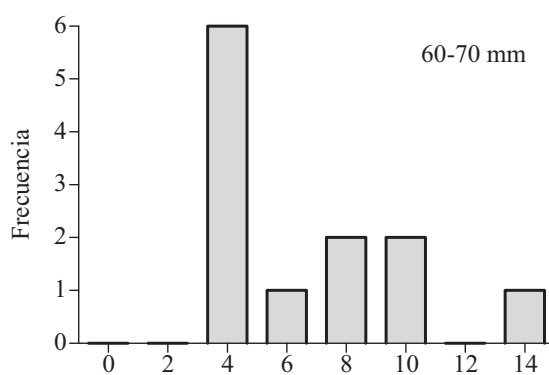
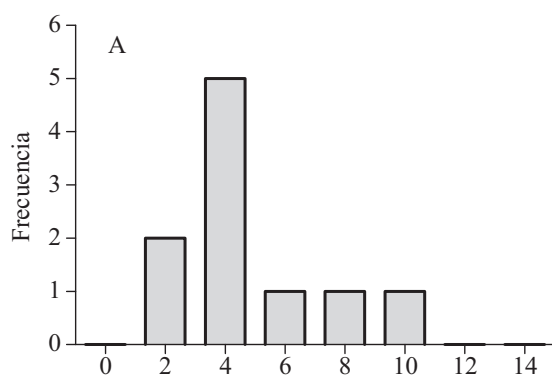
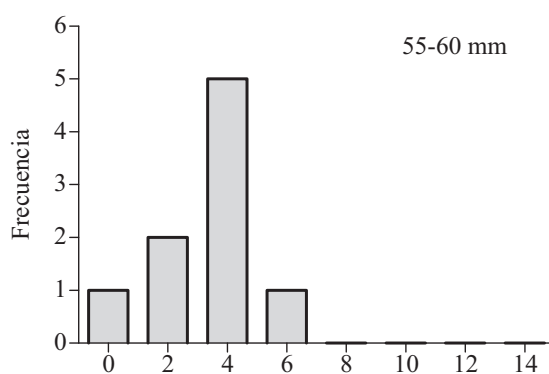
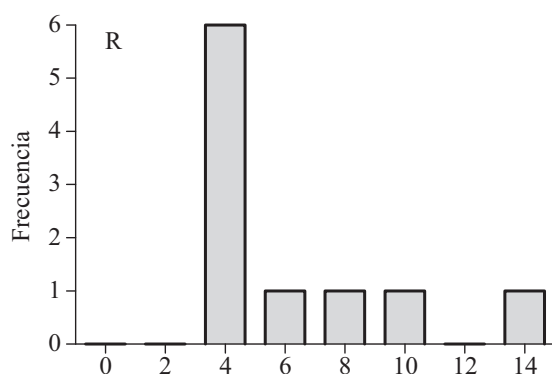
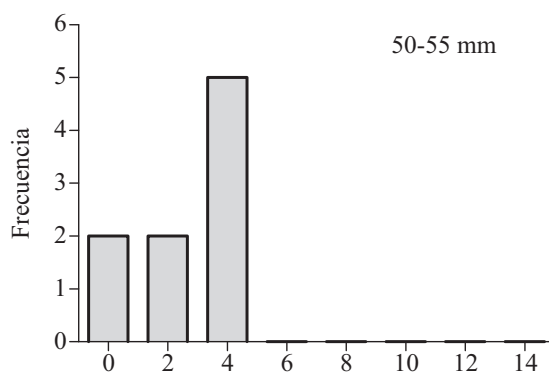
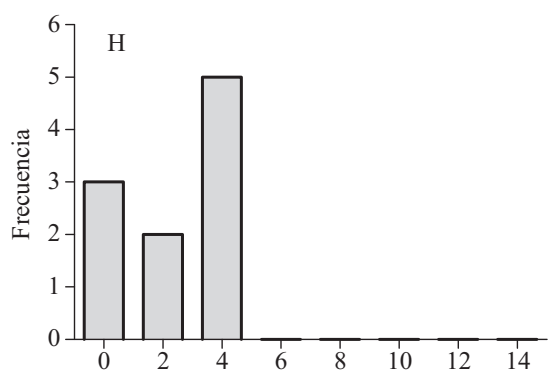


Figura 1. *Mnemiopsis leidyi*. Número de presas consumidas (PC) y no consumidas (NC) en cada observación realizada. A-C) 50-55 mm. D-F) 55-60 mm. G-J) 60-70 mm. H: huevos de peces, R: rotíferos, A: nauplii de *Artemia*.

Figure 1. *Mnemiopsis leidyi*. Number of consumed (PC) and non-consumed (NC) preys in each observation made. A-C) 50-55 mm. D-F) 55-60 mm. G-J) 60-70 mm. H: fish eggs, R: rotifera, A: *Artemia nauplii*.



Tasa de ingestión

Tasa de ingestión

Figura 2. *Mnemiopsis leidyi*. Distribución de frecuencia de las tasas de ingestión (# de presas consumidas ctenóforo<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) para cada tipo de presa ofrecido. H: huevos de besugo liofilizados y rehidratados, R: rotíferos, A: nauplii de *Artemia*. Datos de las distintas clases de talla de ctenóforos agrupados.

Figure 2. *Mnemiopsis leidyi*. Intake rates frequency distribution (# of consumed preys ctenophore<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) for each type of prey offered. H: lyophilized and rehydrated red porgy eggs, R: rotifera. A: *Artemia* nauplii. Ctenophores size group pooled data.

Figura 3. *Mnemiopsis leidyi*. Distribución de frecuencia de las tasas de ingestión (# de presas consumidas ctenóforo<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) para cada clase de talla considerada. Datos de los distintos tipos de presas agrupados.

Figure 3. *Mnemiopsis leidyi*. Intake rates frequency distribution (# of consumed preys ctenophore<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) for each size class considered. Prey type pooled data.

diferentes entre los tres tipos de presa ofrecidas y, a su vez, diferentes a las esperadas bajo la hipótesis nula de no preferencias ( $G = 89,65$ ;  $\chi^2_{0,05; 9} = 15,51$ ). Los rotíferos fueron las presas más consumidas seguidas por los nauplii de *Artemia* y los huevos de peces (Figura 2). Este mismo orden de preferencias se observó tanto para los datos analizados en forma agrupada como para cada una de las clases de talla consideradas (Figuras 1 y 2). A su vez, se observó que las tasas de ingestión aumentaron significativamente con la talla de los ctenóforos ( $G = 102,57$ ;  $\chi^2_{0,05; 9} = 15,51$ ) considerando las presas totales y cada una de las presas por separado (Figuras 1 y 3).

---

## DISCUSIÓN

---

A través de los experimentos realizados en este trabajo se ha avanzado en varios aspectos en relación con la determinación de una metodología adecuada para estudiar la alimentación del ctenóforo *M. leidy* y los potenciales efectos sobre la abundancia de sus presas. En primera instancia, comprobamos que *M. leidy* es capaz de consumir huevos de peces liofilizados y rehidratados a tasas hasta cuatro veces mayores que las estimadas por otros investigadores (Hamer *et al.*, 2011; Jaspers *et al.*, 2011). No obstante, las diferentes condiciones experimentales (tipo de acuario, talla de los ctenóforos, temperatura, tipos de huevos de peces) impiden un análisis profundo de los motivos de tales diferencias.

Si bien sería ideal disponer de huevos vivos para experimentación, la disponibilidad de huevos en el INIDEP no coincide con la disponibilidad de ctenóforos en las cercanías de Mar del Plata por más de un mes, dejando en consecuencia una estrecha ventana temporal para realizar los experimentos o generando una dificultad a la hora de recolectar y transportar los ctenóforos por grandes distancias. La conservación de los huevos mediante la liofilización nos brinda entonces

la posibilidad de realizar experimentos durante un lapso mucho mayor de tiempo. Asimismo, la técnica de liofilización de huevos de peces ha sido planteada en trabajos previos con el fin de obtener una presa modelo para estimar tasas de alimentación no sólo de ctenóforos sino también de otros predadores gelatinosos (Collini, 2012). Mediante experimentos realizados con las medusas *Liriope tetraphylla* y *Clytia* sp. se ha observado que la liofilización y posterior rehidratación no afecta significativamente las tasas de predación de estas medusas (Collini, 2012). No obstante, dadas las diferentes técnicas de captura empleadas por ctenóforos y medusas, estos experimentos deberán ser repetidos con *M. leidy*.

Es sabido que las tasas de alimentación de *M. leidy* dependen del tipo de presa disponible y que aumentan con la talla de los ctenóforos (Purcell, 1997, 2009; Purcell y Shiganova, 2001). Al estudiar los efectos del tipo de presa y de la talla sobre las tasas de ingestión de *M. leidy* observamos que el consumo de huevos fue mucho menor que para las otras presas y que incluso fue frecuentemente nulo en todas las clases de talla estudiadas. Los resultados observados sugieren que esta especie no sería capaz de provocar efectos negativos sobre el reclutamiento de peces a través del consumo de sus huevos tal como fuera propuesto por Hamer *et al.* (2011) y Jaspers *et al.* (2011). Sin embargo, contrastan fuertemente con los reportados por Cowan y Houde (1993) y Purcell y Arai (2001), quienes propusieron que *M. leidy* era una de las mayores causas de mortalidad de las etapas tempranas del desarrollo de peces. Si bien es posible que estas diferencias se deban a las diferentes tallas de ctenóforos consideradas en cada caso, nuevamente aquí las diferencias en el diseño experimental impiden evaluar el efecto de la talla de *M. leidy* sobre el consumo de huevos de peces aportando otra evidencia de la importancia de desarrollar una metodología uniforme para estudiar este problema. Sin resultados comparables, no podemos buscar diferencias en las respuestas biológicas ni ecológicas en ninguno de los casos.

Debido a que los huevos de peces no poseen capacidad de escape alguna, y asumiendo que todas las presas que hacen contacto con el ctenóforo son capturadas, sería esperable que la tasa de ingestión de huevos sea mayor que la correspondiente en el caso de presas que tengan movilidad propia y algún grado de escape del predador. Sin embargo, Jaspers *et al.* (2011) observaron que el contacto de los huevos con estos ctenóforos no induce ninguna respuesta de captura. Esto sugiere que *M. leidy* no sería capaz de percibir los huevos de peces y que en los pocos casos en los que estos son consumidos se debería a que los huevos entrarían accidentalmente en las corrientes que estos ctenóforos generan para atrapar a sus presas pero sin la respuesta de captura normalmente observada en este ctenóforo luego de percibir el contacto con su presa (Costello *et al.*, 1999). Estas observaciones explicarían las tasas de ingestión de huevos de peces significativamente menores en comparación con las estimadas para rotíferos, copépodos, y artemias en este trabajo y por Hamer *et al.* (2011) y Jaspers *et al.* (2011).

Por otro lado, a pesar de ser en ambos casos muy baja, y frecuentemente nula, la tasa de ingestión de huevos estimada en este estudio resultó hasta cuatro veces superior a la observada por Jaspers *et al.* (2011). En este caso, las diferencias podrían deberse a la talla de los ctenóforos y al tamaño de los acuarios utilizados. Cada vez que los ctenóforos hacen contacto con las paredes del acuario su capacidad de atrapar una presa se ve afectada (Costello *et al.*, 1999; Purcell, 2009). De esta manera, si se utilizan acuarios de menor tamaño con circulación de agua relativamente intensa las tasas de ingestión resultarán subestimadas. Así, los ctenóforos de menor tamaño, en combinación con los acuarios de menor capacidad utilizados por Jaspers *et al.* (2011) podrían explicar las diferencias observadas entre ambos estudios.

Los resultados obtenidos en este trabajo resaltan la necesidad de definir una metodología estándar que permita abordar el estudio de la ali-

mentación de *M. leidy* y sus efectos sobre el reclutamiento de peces. El desarrollo de una presa que sirva de modelo de experimentación, que ha dado resultados en el caso de las medusas *L. tetraphylla* y *Clytia* sp., representará un paso adelante en este sentido. Para ello será necesario repetir los experimentos presentados en este trabajo utilizando huevos vivos en comparación con los liofilizados. A partir de ello, se podrá comenzar a comprender los efectos de las diferentes condiciones experimentales sobre las tasas de alimentación de esta especie.

---

## AGRADECIMIENTOS

---

Agradecemos a la Dra. Verónica Mucci por su trabajo en la liofilización de los huevos de besugo y a dos revisores anónimos por sus comentarios y correcciones.

---

## BIBLIOGRAFÍA

---

- ARAI, M.N. 1997. A functional biology of Scyphozoa. Chapman & Hall, Londres, 316 pp.
- BAILEY, K.M. & HOUE, E.D. 1989. Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. *Adv. Mar. Biol.*, 25: 1-83.
- BILIO, M. & NIERMANN, U. 2004. Is the comb jelly really to blame for it all? *Mnemiopsis leidy* and the ecological concerns about the Caspian Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 269: 173-183.
- COLLINI, R.C. 2012. Quantification of Hydromedusae Predation on Fish Eggs in the Northern Gulf of Mexico. M.Sc. Thesis, University of South Alabama, 36 pp.
- COSTELLO, J.H., LOFTUS, R. & WAGGETT, R. 1999. Influence of prey detection on capture success for the ctenophore *Mnemiopsis leidy*



- feeding upon adult *Acartia tonsa* and *Oithona colcarva* copepods. Mar. Ecol. Prog. Ser., 191: 207-216.
- COWAN, J.H. & HOUDE, E.D. 1992. Size-dependent predation on marine fish larvae by Ctenophores, Scyphomedusae, and planktivorous fish. Fish. Oceanogr., 1: 113-126.
- COWAN, J.H. & HOUDE, E.D. 1993. Relative predation potentials of scyphomedusae, ctenophores and planktivorous fish on ichthyoplankton in Chesapeake Bay. Mar. Ecol. Prog. Ser., 95: 55-65.
- EVERHART, W.H. & YOUNGS, W.D. 1992. Principles of Fishery Science. Cornell University Press, Londres, 349 pp.
- GUERRERO, R.A., ACHA, E.M., FRAMIÑÁN, M.B. & LASTA, C.A. 1997. Physical oceanography of the Río de la Plata estuary, Argentina. Cont. Shelf Res., 17: 727-742.
- HAMER, H.H., MALZAHN, A.M. & BOERSMA, M. 2011. The invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi*: a threat to fish recruitment in the North Sea? J. Plankton Res., 33: 137-144.
- HANSEN, J.E. & MADIROLAS, A. 1996. Distribución, evaluación acústica y estructura poblacional de la anchoíta. Resultados de las campañas del año 1993. Rev. Invest. Desarr. Pesq., 10: 5-21.
- JANAS, U. & ZGRUNDO, A. 2007. First record of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 in the Gulf of Gdansk (southern Baltic Sea). Aquat. Invasions, 2 (4): 450-454.
- JASPERS, C., TITELMAN, J., HANSSON, L.J., HARALDSSON, M. & DITLEFSEND, C.R. 2011. The invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* poses no direct threat to Baltic cod eggs and larvae. Limnol. Oceanogr., 56: 431-439.
- JAVIDPOUR, J., SOMMER, U. & SHIGANOVA, T. 2006. First record of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in the Baltic Sea. Aquat. Invasions, 1: 299-302.
- KREMER, P. 1979. Predation by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Narragansett Bay, Rhode Island. Estuaries, 2 (2): 97-105.
- LINDAHL, O. & HENROTH, L. 1983. Phyto-zooplankton community in coastal waters of western Sweden - an ecosystem off balance? Mar. Ecol. Prog. Ser., 10: 119-126.
- MACCHI, G.J., PÁJARO, M. & EHRLICH, M. 2004. Seasonal egg production pattern of the Patagonian stock of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). Fish. Res., 67: 25-38.
- MIANZAN, H.W. 1999. Ctenophora. En: BOLTOVSKOY, D. (Ed.). South Atlantic Zooplankton. Backhuys Publishers, Leiden: 561-573.
- MIANZAN, H.W. & GUERRERO, R.A. 2000. Environmental patterns and biomass distribution of gelatinous macrozooplankton. Three study cases in the South-Western Atlantic Ocean. Sci. Mar., 64: 215-224.
- MILLS, C.E. 1994. Medusae, siphonophores and ctenophores as planktivorous predators: are they characteristic of high- or of low-productivity ecosystems? En: ICES Symposium on Zooplankton Production, Plymouth, Inglaterra, Resúmenes: 57.
- MILLS, C.E. 1995. Medusae, siphonophores, and ctenophores as planktivorous predators in changing global ecosystems. ICES J. Mar. Sci., 52 (3-4): 575-581.
- MÖLLER, H. 1984. Reduction of a larval herring population by jellyfish predator. Science, 224: 621-622.
- MONTELEONE, D.M. & DUGUAY, L.E. 1988. Laboratory studies of predation by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* on the early stages in the life history of the bay anchovy, *Anchoa mitchilli*. J. Plankton Res., 10: 359-372.
- MUTLU, E. 1999. Distribution and abundance of ctenophores and their zooplankton food in the Black Sea. II. *Mnemiopsis leidyi*. Mar. Biol., 135 (4): 603-613.
- OMORI, M., ISHII, H. & FUJINAGA, A. 1995. Life history strategy of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphomedusae) and its impact on the zooplankton community of Tokyo Bay. ICES J. Mar. Sci., 52: 597-603.
- PURCELL, J.E. 1985. Predation on fish eggs and

- larvae by pelagic cnidarians and ctenophores. *Bull. Mar. Sci.*, 37: 739-755.
- PURCELL, J.E. 1997. Pelagic cnidarians and ctenophores as predators: selective predation, feeding rates and effects on prey populations. *Ann. Inst. Oceanogr. Paris (Nouv. Ser.)*, 73: 125-137.
- PURCELL, J.E. 2009. Extension of methods for jellyfish and ctenophore trophic ecology to large-scale research. *Hydrobiologia*, 616: 23-50.
- PURCELL, J.E. & ARAI, M.N. 2001. Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: a review. *Hydrobiologia*, 451: 27-44.
- PURCELL, J.E. & SHIGANOVA, T.A. 2001. The ctenophore *Mnemiopsis* in native and exotic habitats: U.S. estuaries versus the Black Sea basin. *Hydrobiologia*, 451: 145-176.
- PURCELL, J.E. & STURDEVANT, M.V. 2001. Prey selection and dietary overlap among zooplanktivorous jellyfish and juvenile fishes in Prince William Sound, Alaska. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 210: 67-83.
- PURCELL, J.E., WHITE, J.R. & ROMAN, M.R. 1994. Predation by gelatinous zooplankton and resource limitation as potential controls of *Acartia tonsa* copepod populations in Chesapeake Bay. *Limnol. Oceanogr.*, 39: 263-278.
- RASKOFF, K.A., SOMMER, F.A., HAMNER, W.M. & CROSS, K.M. 2003. Collection and culture techniques for gelatinous zooplankton. *Biol. Bull.*, 204: 68-80.
- SHIGANOVA, T. & BULGAKOVA, Y.V. 2000. Effects of gelatinous plankton on Black Sea and Sea of Azov fish and their food resources. *ICES J. Mar. Sci.*, 57: 641-648.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1999. *Introducción a la Bioestadística*. Editorial Reverté, Barcelona, 362 pp.
- WILLIAMS, R.L. & JOHNSON, K.B. 2005. Seasonal variation, diet and prey selection of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in a subtropical estuary. *Integr. Comp. Biol.*, 45: 1098.

*Recibido: 23-03-2012*

*Aceptado: 07-11-2012*