



IMARPE
INSTITUTO DEL MAR DEL PERÚ



UNIVERSIDAD NACIONAL *de* MAR DEL PLATA

.....

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Los Niños, Los Viejos, Las Medusas y su interacción con las pesquerías en el ecosistema norte de la Corriente de Humboldt, análisis de la medusa Scyphozoa *Chrysaora plocamia*.

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad Nacional de Mar del Plata en el área de Ciencias Biológicas.

Lic. Javier Antonio Quiñones Dávila

Director de Tesis: Dr. Eduardo M. Acha. (Argentina).

Consejero de Estudios: Dra. Sara Purca (Perú).

Lugar de Trabajo: Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Callao, Perú e Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Argentina.

Mar del Plata, 2018.

Los Niños, Los Viejos, Las Medusas y su interacción climática ecológica y pesquera en el ecosistema norte de la Corriente de Humboldt, análisis de la medusa Scyphozoa *Chrysaora plocamia*.

Resumen

Se estudiaron las interacciones temporales entre la variabilidad climática y la ecología de la medusa Scyphozoa *Chrysaora plocamia* en el ecosistema norte de la corriente de Humboldt (ENCH), en aguas territoriales peruanas, un área de importancia pesquera mundial. Este ecosistema está influenciado por la variabilidad climática del fenómeno El Niño (EN) a nivel inter-anual y El Viejo a nivel inter-decadal. Esta variabilidad climática también está ligada a grandes proliferaciones de la mencionada medusa, donde en años EN se registran grandes proliferaciones de *C. plocamia*. Los análisis usados incluyeron: Estudios de las fluctuaciones poblacionales de esta medusa a diferentes escalas temporales; Evaluación de los patrones espaciales de su distribución con variables biológicas; Análisis del rol trófico-ecológico de esta medusa y Evaluación de los efectos de sus capturas incidentales en las pesquerías locales. Los datos del análisis temporal provienen de una data histórica de 45 años (1972-2014), realizados por las campañas científicas de recursos pelágicos del Instituto del Mar del Perú, ejecutadas desde la frontera con Ecuador hasta la frontera con Chile y desde la costa hasta las 150 millas náuticas. Para el análisis espacial se escogieron los años con las más grandes proliferaciones (1982-83, 1986-87 y 2014), para el rol trófico-ecológico se realizó una completa revisión bibliográfica, donde se analizaron sus interacciones con diversos organismos en el pelagial y en el bentos, para el efecto en las pesquerías se realizó un análisis ecológico-económico en los desembarques de anchoveta y otros pelágicos en la pesquería industrial y artesanal. Los resultados demuestran que la biomasa de *C. plocamia* fue alta y con diferente intensidad durante periodos inter-decadales cálidos (El Viejo) en los 1970s y 1980s, con los mayores valores conectados a el EN, mientras que en regímenes fríos (la Vieja) en los 1990s y 2000s casi no hubo registros, registrándose un incremento al final de la serie. En el patrón espacial se demostró que en años EN esta medusa se distribuyó ampliamente y estuvo principalmente asociada con larvas de sardina y anchoveta

conjuntamente con zooplancton, contrariamente en años neutrales estuvo restringida a la costa y asociada a huevos de anchoveta y zooplacton. En los efectos en las pesquerías se demostró una pérdida económica significativa en la industria pesquera los cuales podrían incrementarse aún más durante años EN. El presente estudio nos da nuevas evidencias de cambios en el ENCH, con respecto a las proliferaciones de *C. plocamia* incluyendo futuros cambios de régimen por medio de las asociaciones espacio-temporales con la variabilidad climática y la disponibilidad alimenticia, las cuales podrían afectar seriamente las pesquerías locales durante años de grandes proliferaciones en una de las zonas pesqueras más importantes a nivel mundial. Se sugiere que el aumento de presión pesquera incentivarían altas proliferaciones de *C. plocamia* que a su vez producirían disminuciones en la productividad pesquera.

Palabras Clave: *Chrysaora plocamia*, Perú, El Niño, El Viejo, Cambios de Régimen, medusas.

El Niño, El Viejo and Jellyfishes and its interactions with climate, ecology and fisheries in the Northern Humboldt Upwelling Ecosystem, analysis of the Scyphomedusae *Chrysaora plocamia*.

Abstract

The Interactions of the jellyfish *Chrysaora plocamia* in the Northern Humboldt Upwelling Ecosystem (NHUE) in Peruvian territorial waters, a worldwide important fishing area, were studied. This ecosystem is influenced by climate variability, such as El Niño (EN) at inter-annual and to “El Viejo” at inter-decadal scales. This climate variability is also linked to big blooms of this jellyfish species. The following studies were included: Analysis of its populational fluctuations at temporal scales; distribution of its spatial patterns in relation with biological variables; their trophic-ecology analysis and its bycatch effects in industrial and artisanal fisheries. Data in the temporal analysis were obtained from a 45-year (1972-2014) long-term data in pelagic research cruises carried out by the Peruvian Marine Research

Institute, from the boundary with Ecuador to the boundary with Chile, and from coastline up to 150 nautical miles offshore. For the spatial analysis, years with massive jellyfish blooms were picked up (1982-83, 1986-87 and 2014), for trophic-ecology analysis, a complete bibliographic revision was carried out and finally for the effects in local fisheries an ecological-economic analysis was carried out for the industrial and artisanal fisheries. The results demonstrate that *C. plocamia* biomass was high and variable during the warm El Viejo regime in the 1970s and 1980s, with peaks connected to intra-regime EN. In cold regimes (La Vieja) in the 1990s and 2000s, the biomass was very low or below detection, however at the end of the time series the biomass slightly increase. Regarding the spatial analysis during EN years *C. plocamia* was widely distributed and best associated with sardine larvae and zooplankton, conversely during neutral years was restricted to coastal areas, associated mainly with anchoveta eggs and zooplankton. With respect to the trophic-ecologic role, interactions were analyzed with several organisms in the pelagic and benthos environments. *C. plocamia* bycatch diminishes profit in local fisheries that could rise in an EN scenario. The present study gives new evidences of changes in the NHUS with respect to the jellyfish blooms, including future regime shifts by means of best spatial-temporal associations with climate variability and food availability that could severely affect local fisheries during big bloom years in one of the most important fishing areas worldwide. It is suggested that an increase in fishing pressure could enhance *C. plocamia* blooms, which in turn would produce decreases in fishing productivity.

Keywords: *Chrysaora plocamia*, Perú, EL Niño, El Viejo, regime shifts, jellyfish.

Agradecimientos

Para comenzar agradecer a mis directores de tesis Hermes Mianzan (+) y Marcelo Acha. Hermes fue la persona que desde el primer momento creyó en mí, desde la primera vez que me fui por tierra desde Lima hasta Mar del Plata por tierra ahí estaban Hermes y Marcelo juntos esperándome en la antigua estación de la calle sarmiento, me apoyaron ambos por muchos años, sobre todo afinando mis ideas, inculcándome los necesarios principios académicos. Me acuerdo mucho cuando nos tomamos unos camparis con coca cola con

Hermes en la calle Guemes. Cuando ambos visitaron a mi familia en dos oportunidades en Lima. Aprendí mucho de Hermes y lo tengo en mi memoria por el resto de mis días, fue un excelente director de tesis, una gran persona y sobre todo un gran amigo en las buenas y en las malas, que en paz descansas estimado amigo. Fuiste y eres grande mi hermano hasta el final del camino. Marcelo tú también me ayudaste en todo momento con tus sugerencias y críticas que iban forjando mi camino muchas gracias por las acertadas sugerencias y metodologías propuestas y gracias por impulsarme en el camino académico.

A las instituciones y amigos de la ciencia que me apoyaron en el largo camino de la tesis. En primer lugar al Instituto del Mar del Perú (IMARPE) organismo líder en la investigación científica marina de la República del Perú. Un agradecimiento super especial al Blgo. Andrés Chipollini Montenegro por su guía constante en mis años formativos y por su amistad hasta la fecha de hoy. Al Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI) o por sus siglas en inglés, Inter-American Institute for Global Change Research, con sede en Montevideo Uruguay por el apoyo a lo largo de todos estos años por las siguientes becas otorgadas: GEO-0452325, EXA 470/10, PIP 112-201101-00892; CRN3070, así como también por el Fondo para la Investigación Científica y Tecnológica, perteneciente a La Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, organismo nacional dependiente del Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva del Gobierno Argentino (FONCyT) mediante las becas FONCyT 01553, FONCyT PICT 2006 No. 1553, todas estas becas otorgadas a través de los Drs. Hermes Mianzan, Marcelo Acha y Alberto Piola. Adicionalmente también tengo que agradecer a algunas becas de movilización y de incentivo por publicaciones científicas otorgadas a mi persona a travez de Cienciactiva, organismo perteneciente al Consejo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación Tecnológica (CONCYTEC) de la república del Perú. Muchas gracias especiales a los investigadores del IMARPE, en especial a la Dra. Sara Purca del IMARPE por sus acertadas recomendaciones oceanográficas y técnicas recomendadas desde el inicio de todo este proceso, a la Blga Patricia Ayón por los datos de huevos y larvas de anchoveta, a los blgos. Piero Villegas, Américo Fernández-Baca y al ing. Geógrafo Carlos Paulino por sus acertadas recomendaciones en el ArcGIS, Al laboratorio Costero de Pisco en especial a Sixto Quispe y mis jefes Jorge Zeballos y Oscar Galindo por los permisos constantes así como a los

directores del IMARPE, Andrés Chipollini (nuevamente) y Renato Guevara por los permisos respectivos para la gran cantidad de viajes a la república Argentina.

También quiero agradecer a Luciano Chiaverano, que me ha apoyado bastante con el tercer capítulo de la tesis. A la gente del Instituto Nacional de Investigaciones y Desarrollo Pesquero (INIDEP) como “el Nono” Gustavo Álvarez Colombo, Ariel Cabreira, Agustin Schiariti, Carla Derisio, Caro Rodríguez, Esteban Gaitán, Luciano Padovani por sus re buena onda en el proceso y en especial a Victoria Gonzales-Carman por su apoyo desde el comienzo, también a las bibliotecarias Guillermina Cosulich y Quimey Navas. A la gente de la Universidad Nacional de Mar del Plata en especial a Pedro Caparrós, de la Escuela de Post Grado, por toda su inmensa ayuda administrativa prestada, a las autoridades de la Universidad por admitirme en el doctorado, a todos mis profes tanto en Mar del Plata como en Bariloche (Universidad Nacional del Comahue). También un agradecimiento a mis amigos del club de surf de Waikiki en la zona de Punta Mogotes, a Jere Alabart, Lucas Tuki, Mariana Chanlio, Blas Alabart, papa de Blas, al Catu, a Leo Pivano, Shoi Abascal, Rosario Llamas, Andrea Chapella por su re buena onda y compartir momentos en las olas de Mar del Plata y algunos asaditos. En Brasil un agradecimiento super especial al Dr. Andre Carrara Morandini, por sus enseñanzas y el fantástico curso que nos dicto en la Universidad de Sao Paulo (USP), conjuntamente con Agustin Schiariti (INIDEP), ambos han sido y son exelentes profesores y sobre todo muy buenos amigos, se aprende mucho de ellos y eso se agradece.

A mi familia, A mi padre Oscar Quiñones, a mi madre Vilma Dávila, a mi hermana Cristina Quiñones, gracias por soportarme tanto, no sé cómo me han aguantado todos estos años la verdad, gracias por el apoyo incondicional en las buenas y en las malas. A mi hijita Alanis Quiñones muchas gracias por el apoyo emocional incalculable eres mi motor de vida y lo seguirás siendo, a Pochi Villalobos Galbani gracias Pochita por enseñarme cual es el camino que debo tomar, muchas gracias también por soportarme tanto (a veces demasiado) la verdad. A mis tíos Gilmer, tía Clary, tío Hugo, tío Roly, tía Nelly, tía Mara, mis primos Coco, Karina, Cesar, Guillermo, Chini, pepe, Mimi, Lalo, Oscar, Eliana, Erick, Miqueli, Gino, Giancarlo. Gracias por los momentos chéveres. A mis amigos más cercanos: Gringo, Diego, Claudio, Chato Willy, Santiago, Marco, Micky, Giacomo, Evelyn, Arturo, Lalo gracias por todos los buenos momentos en diferentes momentos de nuestra existencia.

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 EL ECOSISTEMA DE AFLORAMIENTO EN EL NORTE DE LA CORRIENTE DE HUMBOLDT (ENCH)	2
1.2 LA MEDUSA SCYPHOZOA <i>Chrysaora plocamia</i>	6
1.2.1 GENERALIDADES SOBRE LA ESPECIE	6
1.2.2 CICLO DE VIDA Y ESTRATEGIA REPRODUCTIVA.	8
1.2.3 INTERACCIONES ECOLÓGICAS DE <i>C. plocamia</i> EN EL PELAGIAL	10
1.3 ¿POR QUE LA TESIS?	12
1.4 OBJETIVOS E HIPÓTESIS	13
1.5 REFERENCIAS	15
1.6 ANEXO FIGURAS	25

CAPÍTULO 2. FLUCTUACIONES POBLACIONALES DE *C. plocamia* A DIFERENTES ESCALAS TEMPORALES Y SU RELACIÓN CON LA VARIABILIDAD AMBIENTAL.

2.1 RESUMEN	29
2.2 INTRODUCCION	30
2.3 MATERIALES Y METODOS	32
2.3.1 RECONSTRUCCION DE LAS SERIES DE TIEMPO	32
2.3.2 AGENTES CLIMÁTICOS	34
2.3.3 PRESIÓN PESQUERA	35
2.3.4 ANÁLISIS DE LOS DATOS	35
2.4 RESULTADOS	37
2.4.1 MODELAJE EN GAM	38
2.5 DISCUSIÓN	39
2.5.1 VISION GENERAL	39
2.5.2 ESCALA INTER-DECADAL	39
2.5.3 ESCALA INTER-ANUAL	40
2.5.4 EVENTOS EL NIÑO DURANTE EL VIEJO Y LA VIEJA	42
2.5.5 ECOLOGIA DE LOS PÓLIPOS	43
2.5.6 FACTOR PESCA	44
2.5.7 DISPONIBILIDAD ALIMENTICIA	44

2.6 CONCLUSIONES	47
2.7 REFERENCIAS	47
2.8 ANEXO TABLAS Y FIGURAS	65

CAPÍTULO 3. PATRONES ESPACIALES DE LAS GRANDES PROLIFERACIONES DE *C. plocamia* EN RELACION CON VARIABLES BIOLÓGICAS Y EL CLIMA.

3.1 RESUMEN	73
3.2 INTRODUCCIÓN	73
3.3 METODOLOGÍA	76
3.3.1 ÁREA DE ESTUDIO Y TOMA DE INFORMACION	76
3.3.2 ANALISIS DE LOS DATOS	77
3.3.3 TRASLAPE ESPACIAL	79
3.4 RESULTADOS	79
3.4.1 DISTRIBUCIÓN DE LA MEDUSA <i>C. plocamia</i>	79
3.4.2 TRASLAPE ESPACIAL CON VARIABLES BIOLÓGICAS.	81
3.5 DISCUSIÓN	82
3.4.1 DISTRIBUCIÓN DE <i>C. PLOCAMIA</i> CON VARIABLES FÍSICAS.	82
3.4.2 TRASLAPE ESPACIAL ENTRE <i>C. plocamia</i> Y VARIABLES BIOLÓGICAS	84
3.6 CONCLUSIONES	86
3.7 REFERENCIAS	87
3.8 ANEXO TABLAS Y FIGURAS	94

CAPÍTULO 4. EL ROL DE *C. plocamia* EN LA TRAMA TRÓFICA DEL ECOSOSTEMA NORTE DE LA CORRIENTE DE HUMBOLDT (ENCH)

4.1 RESUMEN	106
4.2 INTRODUCCIÓN	106
4.3 METODOLOGÍA	108
4.4 RESULTADOS	110
4.4.1 QUIENES SE ALIMENTAN DE MEDUSAS SCYPHOZOAS A NIVEL GLOBAL Y EN EL ENCH?	110

4.4.2 DE QUE SE ALIMENTAN LAS MEDUSAS SCYPHOZOAS A NIVEL GLOBAL Y EN EL ENCH?	114
4.4.3 INTERACCIONES SIMBIÓTICAS Y PARASÍTICAS DE LAS MEDUSAS SCYPHOZOAS EN EL PELAGIAL A NIVEL GLOBAL Y EN EL ENCH.	116
4.4.4 INTERACCIONES TROFICAS Y DEGRADACION DE LAS MEDUSAS SCYPHOZOAS EN EL BENTOS A NIVEL GLOBAL Y EN EL ENCH.	119
4.5 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	122
4.6 REFERENCIAS	124
4.7 ANEXO TABLAS Y FIGURAS	141

CAPÍTULO 5. INTERACCIONES DE *C. plocamia* CON LAS PESQUERÍAS LOCALES Y ROL TRÓFICO DE LAS MEDUSAS EN DISTINTOS ESCENARIOS DE EXTRACCION PESQUERA

5.1 RESUMEN	149
5.2 INTRODUCCIÓN	150
5.3 METODOLOGÍA	155
5.4 RESULTADOS	158
5.5 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	160
5.6 REFERENCIAS	166
5.7 ANEXO TABLAS Y FIGURAS	175

CAPÍTULO 6. DISCUSIÓN GENERAL

6.1 CONSIDERACIONES FINALES	184
6.2 PUBLICACIONES	194

CAPITULO 1

Introducción General

1.1 EL ECOSISTEMA DE AFLORAMIENTO EN EL NORTE DE LA CORRIENTE DE HUMBOLDT

El afloramiento es el transporte de agua rica en nutrientes desde el fondo del océano hasta la superficie. Esto tiene lugar en la parte este de los océanos, por esta razón, hay una mayor productividad a lo largo de estas zonas costeras que en el océano abierto, la surgencia en aguas peruanas producen las aguas más ricas en nutrientes a nivel mundial. En el Ecosistema Norte de la Corriente de Humboldt (ENCH), por efecto Coriolis, los vientos procedentes del sur se desvían hacia la izquierda, esto mueve las aguas superficiales cálidas y pobres hacia zonas oceánicas, por lo que las capas superficiales en la costa son remplazadas por aguas frías y ricas en nutrientes procedentes del fondo marino (Bakun, 1990; Bakun y Weeks, 2008). En este contexto varias características del ecosistema como, temperaturas del aire y atmosfera, dióxido de carbono atmosférico, desembarques de sardina y anchoveta y productividad primaria han variado en los últimos 50 años. A mediados de los años 1970s se produjo un cambio de un régimen frío con dominancia de anchoveta (la Vieja) hacia un régimen cálido con dominancia de sardina (El Viejo), un nuevo cambio de régimen hacia La Vieja se produjo a comienzos de los años 1990s. (Chavez et al., 2003). Las fluctuaciones poblacionales de la medusa scyphozoa *Chrysaora plocamia* también parece estar en sintonía con estas variabilidades ambientales en el ENCH. (Quiñones et al., 2015).

La costa este del Océano Pacífico, frente al territorio peruano tiene características particulares que lo hacen único

1.- La Latitud: El Ecosistema Norte de la Corriente de Humboldt (ENCH) es el que se encuentra a las más bajas latitudes de todos los grandes ecosistemas de afloramiento en el este de los océanos, a estas latitudes los vientos son menores, lo que produce un fuerte y continuo enriquecimiento de la productividad primaria, sin la desventaja de la alta turbulencia en otras zonas de afloramiento a latitudes mayores, esto origina condiciones de vientos favorables cerca de las zonas costeras, lo que produce una alta productividad primaria que soporta una biomasa pesquera por lo menos 20 veces mayor en desembarque en toneladas que otras zonas pesqueras similares a nivel mundial (Bakun y Weeks, 2008).

Adicionalmente si el ENCH lo comparamos con zonas tropicales a la misma latitud, se comprueba que presenta aguas bastante frías, donde a 5°S de latitud se pueden reportar temperaturas tan bajas como 16°C, cuando por ejemplo, a la misma latitud en Brasil se registran temperaturas mayores a 25°C .

2.- Los afloramientos: Las aguas frías son arrastradas desde el fondo del mar, llevando los nutrientes hacia las capas superficiales, lo que incrementa de manera exponencial la productividad primaria. En segundo lugar, como resultado de esta gran productividad, el ENCH produce mayores desembarques por área que en cualquier otra parte del mundo, produciendo una contribución sustancial a la producción mundial de recursos pesqueros (Bakun y Weeks, 2008; Chavez et al., 2008; Chavez y Messi 2009; Bakun et al., 2010).

3.- Zona mínima de oxígeno: Como consecuencia del hundimiento y decaimiento de la productividad primaria a nivel superficial conjuntamente con poca ventilación, las aguas superficiales altamente oxigenadas se superponen a una capa de zona mínima de oxígeno (ZMO) mucho más superficial que en otras zonas geográficas. Esta ZMO forma una barrera para algunos animales, a su vez estas condiciones particulares contienen distintas formas de vida marina adaptadas a este ambiente hostil, el cual es usado para evitar la depredación. Debajo de la ZMO en zonas profundas de la plataforma continental la ausencia de oxígeno preserva organismos muertos, creando un excelente registro para estudios del ecosistema y su variabilidad en el pasado. (Chavez, 2008).

4.- Resiliencia del Ecosistema: Otra característica única del ENCH es su susceptibilidad única a extremas perturbaciones interanuales asociadas a el fenómeno El Niño Oscilación del Sur (ENOS), lo que a la primera impresión podría ser percibido como algo negativo, podría ser más bien algo totalmente positivo. Debido a que este ecosistema se encuentra situado en el punto más oriental del anticiclón del Pacífico Sur, recibe un impacto inmediato de la perturbación producida por el ENOS, este fenómeno produce una fuerte inyección de energía al ecosistema por medio de ondas costeras atrapadas (coastally-trapped wave dynamics) por lo que el ENCH está acostumbrado a recomodarse y recuperarse rápidamente al impacto, cosa que no sucede en ningún otro ecosistema en el mundo (Bakun y Weeks, 2008). Así mismo esto cobra aún más relevancia ante un nuevo escenario de mayor intensificación de eventos El Niño en el Pacífico ecuatorial central (Lee y McPhaden, 2010)

5.- Acoplamiento océano-atmosfera: El ENCH está íntimamente ligado a la dinámica del Pacífico Ecuatorial la cual se encuentra sujeta a fuertes variaciones climáticas, ecosistémicas y pesqueras a escalas inter-anales e inter-decadales (Chavez et al., 2008). De todos los ecosistemas de afloramiento del este de los océanos (EAEO), el ENCH fue el que presentó la más alta correlación entre los vientos a lo largo de la costa y los gradientes de temperaturas superficiales del mar (TSM), esta es una de las razones para evidenciar que los coeficientes de acoplamiento océano-atmosfera en el ENCH están entre los más altos de los EAEO (Wang y Castelao, 2016).

6.- Frentes de afloramiento: Es sabido que los ecosistemas de afloramiento del este de los océanos son los más productivos del planeta (Pauly y Christensen, 2005), en estos sistemas las corrientes fluyen hacia el ecuador, las cuales son derivadas hacia el este por el efecto Coriolis o rotación de la tierra, produciendo una fuerte productividad primaria. Los organismos del fito y zooplancton se desplazan hacia el este por el transporte Ekman y se concentran donde convergen las aguas frías de la surgencia. En estas convergencias es donde el agua aflorada vuelve a hundirse, es justamente en esta área específica donde interactúan y se produce una interfaz entre estas aguas y las oceánicas, esta interfaz es conocida como “frente de afloramiento” la cual es altamente productiva, donde se agregan gran cantidad de organismos (Mann y Lazier, 2013; Acha et al., 2015).

Todos los sistemas de afloramiento a nivel global están sometidos a fuertes presiones antropogénicas, como una intensa extracción pesquera y el cambio climático (IPCC, 2013) ¿Todas las características mencionadas del ENCH lo podrían hacer un sistema más saludable que otros ecosistemas de afloramiento similares? ¿La sobrepesca indiscriminada conjuntamente con el cambio climático podría influenciar negativamente en el ENCH produciendo más medusas que peces? Una de las evidencias más importantes sobre la medusificación del ecosistema, es lo reportado en un ecosistema de afloramiento similar como Benguela (Namibia), el cual estuvo sujeto a una explotación continua de sus peces pelágicos, principalmente sardina, por más de 4 décadas, experimentando cambios espectaculares y sostenidos que han afectado prácticamente todos los niveles tróficos, alterando profundamente el funcionamiento del ecosistema, produciendo un desplome de los rendimientos pesqueros a pesar de medidas de manejo constantes en las últimas dos

décadas, lo que no ha podido revertir las profundas cascadas tróficas con cambios irreversibles en que han producido una proliferación y dominancia absoluta de medusas (*Chrysaora fulgida*). A este fenómeno se le ha denominado “medusificación del ecosistema” (Richardson et al., 2008; Flynn et al., 2012; Roux et al., 2013). Se hipotetiza que los cambios ambientales a largo plazo, conjuntamente con el aumento de la TSM y la velocidad del viento así como la intensidad de surgencia podrían facilitar el desacoplamiento de la productividad primaria y los niveles tróficos superiores, suprimiendo a las especies de peces tradicionales y favoreciendo a una comunidad de fauna diferente como las medusas, adicionalmente el fortalecimiento de la ZMO puede inclusive acelerar este proceso (Ekau et al., 2018)

¿Es posible que esto también suceda en el ENCH? Futuros escenarios predicen una relajación de los vientos, los cuales podrían producir un afloramiento anómalo que afectaría la zona cercana al ecuador esencialmente a través de todo el Océano Pacífico, produciéndose un ascenso de la termoclina cerca al ecuador en el Pacífico Oeste, esto originaría un significativo levantamiento de la termoclina en el Pacífico Este, produciéndose solo cambios mínimos en el ENCH ante la eventualidad de eventos ENOS de fuerte magnitud. Sin embargo, si es que el escenario es distinto, produciéndose una intensificación de los vientos, las tasas de transporte hacia aguas oceánicas y la turbulencia originada por los vientos se incrementaría (Bakun y Weeks, 2008). ¿Esto podría afectar la alta variabilidad interanual y decadal a nivel oceanográfico de la aparente estabilidad del ENCH? En relación a los pequeños pelágicos, aparentemente esto afectaría a la sardina (*Sardinops sagax*) que en los otros ecosistemas similares está más ligada a vientos más fuertes y a una mucho más alta turbulencia superficial, sin embargo, la anchoveta (*Engraulis ringens*) estaría siendo menos afectada, debido a las seis particulares características mencionadas al comienzo de esta introducción, a esto se suma que en el ENCH el principal recurso pelágico es la anchoveta, la cual llega a la primera madurez sexual al año de edad en Perú (Perea y Roque, 2005), comparativamente en Benguela, el principal recurso pelágico a nivel histórico es la sardina. Sin embargo su población ha sido diezmada y relegada a las costas sudafricanas (Fossen et al., 2001; Boyer et al., 2001), hay que recalcar que la sardina en Benguela llega a la primera madurez sexual a los dos años de edad (van der Lingen et al., 2006), el doble que la anchoveta en Perú. En conclusión

por todas las características mencionadas a lo largo de este capítulo introductorio podríamos decir que el ENCH es un sistema fuerte, con características oceanográficas únicas que lo hacen más resiliente a otros ecosistemas de afloramiento similares, sin embargo la última palabra no está aún dicha, si es que entramos a un eventual futuro cambio de régimen cálido (El Viejo) la situación se podría revertir.

1.2 LA MEDUSA SCYPHOZOA *Chrysaora plocamia*

1.2.1 GENERALIDADES SOBRE LA ESPECIE

La medusa scyphozoa *Chrysaora plocamia* es una de las medusas más grandes y conspicuas que se encuentran en el continente americano, probablemente solo superada en tamaño por la medusa negra (*Chrysaora achlyos*) descubierta en las costas del norte de Baja California (Martin et al., 1997; Schaadt et al., 2001). El tamaño de la campana varía entre 50 y 60 cm, sin embargo, se ha registrado hasta 90 cm (J. Quiñones obs pers), los brazos orales se pueden extender entre 2 y 3 m de largo. No existe mucha información con respecto a *C. plocamia*, a pesar de que fue descrita por primera vez hace casi 200 años (Lesson, 1830). Esta medusa habita varios ecosistemas del continente sudamericano: en la costa este de Sudamérica, desde Bahía Sechura (~05° 30'S) al norte del Perú (Mianzan et al., 2013), extendiéndose por el sur cerca de las costas de Talcahuano (~37°S) en la octava región (El Dia, 2015), sin embargo, frente a las costas peruanas existe una mayor concentración de esta medusa en comparación con aguas chilenas (Mianzan et al., 2013; Quiñones et al., 2015; Quiñones et al., 2018). Más hacia el sur se le empieza a registrar nuevamente a partir de la décima región, Isla Chiloé, zona de Aysén y región Magallánica (Bravo et al., 2011; Palma et al., 2011, 2014), para subir nuevamente por la Patagonia Argentina, donde se le ha registrado en varias oportunidades en Puerto Madryn, Chubut (Mianzan y Cornelius, 1999; Mianzan et al., 2005). Adicionalmente también se ha reportado su presencia en las costas Uruguayas (Stampar et al., 2017). Todas estas subpoblaciones han sido reconocidas a nivel taxonómico como *C. plocamia* (Morandini y Marques, 2010). Las zonas de costa combinadas ocupadas por esta medusa, suman unos 13,000 km lineales, con un área mayor a 5.5 millones km², representando una gran fracción de las aguas costeras sudamericanas (Miloslavich et al., 2011).

Las abundancias de *C. plocamia* son muy bajas en invierno en las costas peruanas, en algunas ocasiones se ha reportado algunos ejemplares cercanos al fondo (J. Quiñones obs pers). Se han reportado ephyras en primavera en la zona de los canales chilenos (Bravo et al., 2011; Palma et al., 2011) así como también en la zona de Paracas (J. Quiñones datos no publicados). Los patrones de coloración varían de una zona geográfica a otra, por ejemplo en la Patagonia Argentina varían desde totalmente transparente a blanquecina, presentando estructura radiada con 16 estructuras triangulares que se concentran en la parte apical de la medusa, presentando en algunas ocasiones ejemplares con tonalidades marrones, amarillentas o rojizas (Mianzan y Cornelius, 1999; Morandini y Marques, 2010). La mayoría de los ejemplares de la población peruana presentan un patrón de coloración más oscuro con una alta variación en la coloración, presentando tonalidades blanquecinas, amarillentas, ambar, ocre, rojizas, lila, purpuras, marrones y marrones oscuros (Figs. I.1 y I.2) (J. Quiñones, obs pers). Las observaciones de presencia de juveniles e incluso de ephyras en diferentes áreas geográficas sugieren la existencia de diversas poblaciones locales. *Chrysaora plocamia* morfológicamente es idéntica a *Chrysaora achylos* (Morandini y Marques, 2010). Según un análisis cladístico en el que se usaron 15 especies de medusas de la familia Pelagiidae incluida *C. plocamia*, se determinó que todas las especies pertenecientes al género *Chrysaora* presentan una serie de caracteres comunes lo que evidencia un mismo ancestro (Gershwin y Collins, 2002). *C. plocamia* es un importante miembro de los ecosistemas marinos de Sudamérica, donde cumple una serie de roles ecológicos: incluyendo interacciones tróficas con sus depredadores (tortugas marinas, peces óseos, aves, etc), con los organismos sobre los cuales depreda (ictioplancton y zooplancton), interacciones simbióticas, variabilidad poblacional, relaciones espaciales-temporales con el clima y variables biológicas. Esta especie también influye negativamente en industrias cuando presenta grandes abundancias produciendo una serie de impactos en la pesca industrial y artesanal, en emprendimientos de acuicultura, plantas desalinizadoras y turismo. Esta especie de medusa también ha sido empleada históricamente como carnada por pescadores artesanales peruanos para pescar cojinova (*Seriolella violácea*) en la zona de Pisco, Perú (Mianzan et al., 2014), así como también usaban las grandes agregaciones de estas medusas como indicador para localizar a la tortuga laúd (*Dermochelys coriácea*) las cuales

se arponeaban para utilizar su carne durante los años 1960s, 1970s y 1980s (Brotz et al., 2016). Adicionalmente existe un gran potencial para exportar a *C. plocamia* a China para que puede ser usada como alimento, lo cual podría ser respaldado por el gran nivel de biomasa de esta especie en aguas peruanas, pudiendo implicar la apertura de una nueva pesquería en la zona (Brotz et al., 2016; Quiñones et al., 2015), lo que generaría un nuevo polo de desarrollo económico en la zona.

1.2.2 CICLO DE VIDA Y ESTRATEGIA REPRODUCTIVA

Las medusas Scyphozoa (Phylum Cnidaria, Clase Scyphozoa) son conspicuos organismos del macrozooplacton gelatinoso que generalmente presentan grandes campanas (Cornelius, 1997; Mianzan y Cornelius, 1999). El género *Chrysaora*, Péron y Lesueur, 1810, contiene varias especies, dentro de este género se encuentra *Chrysaora achylos*, una de las medusas más grandes del siglo 20 (Martin et al., 1997). La sistemática y taxonomía de muchas especies pertenecientes a este género son bastante confusas, habiéndose descubierto hasta hace no mucho tiempo atrás nuevas especies de este género (Gershwin y Zeider, 2008). Así mismo el ciclo de vida de *C. plocamia* parece ser bastante complejo, el cual está caracterizado por una progresión de generaciones alternantes con una separación temporal y espacial de sus fases reproductivas asexuales y sexuales (Fig. I.3).

Esto es lo que se le conoce como el ciclo de vida metagenético. Las medusas adultas presentan dimorfismo sexual, y liberan gametos masculinos y femeninos que se fertilizan en el agua y producen una plánula de color blanquecino. Estas plánulas, después de 1 a 2 días, nadan cerca del fondo marino donde posteriormente se asientan de cabeza en la parte inferior de sustratos duros, como valvas de pelecípodos, plástico o vidrio. Después de unos dos días de asentamiento se produce la metamorfosis a pólipo o scyphistoma, en la base de los pólipos se producen continuamente unas estructuras más pequeñas llamadas podocistos; estos podocistos podrían generar eventualmente nuevos pólipos. Ante el cambio estacional los pólipos empiezan a formar una estructura a manera de disco justo por debajo del disco oral, después con el tiempo se van formando más discos apicales, a esta nueva estructura se le denomina Estróbila, el último disco apical que generalmente es el más desarrollado, se libera formando una ephyra, la cual típicamente presenta 8 brazos

y 16 lappets marginales, después la ephyra crece, se convierte en una metaephyra, en una medusa juvenil, y finalmente en adulto cerrando el ciclo (Agassiz, 1862; Morandini et al., 2004).

Alternativamente a este ciclo de vida clásico se ha presentado una nueva propuesta (Ceh et al., 2015), basada en estudios de *Chrysaora plocamia* en Antofagasta, norte de Chile. Esta nueva propuesta establece algunas variaciones, por ejemplo que podrían observarse medusas (fase pelágica) en invierno, contradiciendo la regla general donde se dice que en esta estación se encuentra en fase de pólipo, con lo cual se estarían produciendo ephyras en temporadas no habituales, adicionalmente también sugiere que las generaciones de pólipos y de fase pelágica de medusa no presentan una separación ni espacial ni temporal y finalmente especifican que el ciclo de vida metagenético no siempre ocurre, por lo que ellos sugieren entonces un ciclo de vida multimodal. Sin embargo, esta nueva propuesta resulta objetable en varios puntos para el caso de *C. plocamia*. Por ejemplo, Ceh et al., (2015) plantean que, salvo una excepción, nunca se hallaron en invierno medusas menores a 10 cm, esto no se ajusta a lo registrado en aguas peruanas, donde hemos encontrado ephyras, metaephyras y medusas juveniles a fines del invierno, y en primavera en más de tres oportunidades en la zona de Paracas – Pisco (13°50'S), por lo que se sugiere que no existe una segregación espacial con respecto a medusas juveniles y adultas (J. Quiñones datos no publicados). Adicionalmente Ceh et al., (2015) también sugiere que al comienzo de la temporada de fase pelágica de *C. plocamia* se observan las medusas más grandes para después observarse medusas más pequeñas, esto es todo lo contrario para la zona de Paracas, donde el diámetro de campana de *C. plocamia* en la fase inicial (primavera) fue mucho menor, aumentando progresivamente mientras avanzaba el verano, y presentándose las mayores tallas en otoño (Elefan $L_{\infty} = 94.5$; $k=0.7$; $N=780$) para el periodo 2007 – 2009 (J. Quiñones, datos no publicados). Adicionalmente Ceh et al., (2015) también mencionan que la fase de medusa en *C. plocamia* se presenta durante todo el año; sin embargo para la zona de Paracas durante los meses de Junio – Agosto no observamos un solo ejemplar, lo que si observamos fue que a fines de mayo y Junio se observaban algunos ejemplares moribundos de esta especie, seniles y sin tentáculos, sobre el fondo marino, muriendo en grandes masas, y siendo depredadas por algunas especies de cangrejos (J. Quiñones, obs pers). Adicionalmente Morandini et al., (2016) argumenta

que las interpretaciones de Ceh et al., (2015) son erróneas e imprecisas lo que genera una visión engañosa del ciclo de vida de las Scyphomedusas, Morandini refuerza sus opiniones presentando un análisis histórico del ciclo de vida metagenético, indicando que este puede seguir siendo usado como un patrón general del ciclo de vida de las Scyphomedusas.

1.2.3 INTERACCIONES ECOLÓGICAS DE *C. plocamia* EN EL PELAGIAL

C. plocamia es un miembro importante del ENCH, debido a que en algunas oportunidades puede llegar a presentar una amplia participación de biomasa en el ecosistema pelagial, las medusas del género *Chrysaora* consumen una gran cantidad de ictioplancton y zooplancton (Purcell y Decker, 2005; Costello et al., 2012; Meredith et al., 2016; Zeman et al., 2016). Por lo que *C. plocamia* podría estar ejerciendo un fuerte control predador-presa cuando presenta grandes abundancias. Las observaciones acerca de peces que depreden sobre *C. plocamia* son escasas, sin embargo existe información anecdótica, por ejemplo en Bahía Independencia, en Peru central (~14°S), pescadores artesanales usaban las gónadas de esta medusa para capturar cojinova (*Serioteleia violácea*). Esta información se obtuvo por entrevistas a pescadores artesanales en la zona, y tiene bastante sentido considerando que *S. violácea* consume grandes cantidades de medusas, salpas y pyrosomas (e.r. Arai 1988; Mianzan et al., 1996). Recientemente juveniles de *S. violácea* fueron observados consumiendo *C. plocamia*, registrándose incluso dentro de sus contenidos estomacales (Riascos et al., 2012), otros peces óseos de gran tamaño como el pez luna (*Mola mola*) son animales consumidores especializados de medusas dentro de su dieta en el sistema pelagial (Nelson, 1994; Carwardine, 1995). Las aves marinas también se alimentan de organismos gelatinosos, por ejemplo, en aguas del océano sur (>30°S) cuatro especies de pingüinos fueron observados alimentándose de diversas especies de medusas como salpas, ctenoforos, scyphomedusas (Thielbot et al., 2017; Thielbot et al., 2016).

C. plocamia también forma parte de la dieta de algunas especies de tortugas marinas, sin embargo, los quelonios necesitan consumir grandes cantidades de presa gelatinosa para poder alcanzar sus requerimientos nutricionales (Hays et al., 2009). En efecto la cantidad de energía que se puede obtener de una dieta basada en medusas es bastante baja, por

ejemplo una dieta basada en medusas produce 58 veces menos energía que una dieta basada en carne de arenque (Doyle et al., 2007), sin embargo hay partes de la medusa que presentan mayor input energético que otras como la zona de las gónadas, que pueden tener hasta cuatro veces más contenido calórico que la campana, es por eso que en muchas ocasiones hemos apreciado a tortugas verdes volteando medusas *C. plocamia* y alimentándose exclusivamente de la parte inferior de la campana donde se ubican las gónadas (J. Quiñones, obs pers). Sin embargo, animales de gran tamaño pueden sobrevivir mejor consumiendo una dieta de mala calidad que animales más pequeños (Nagy et al., 1999), por lo que no es sorprendente que dos de los animales marinos más grandes existentes en los océanos: la tortuga dorso de cuero (*Dermochelys coriácea*) y el pez luna (*Mola mola*), sobreviven únicamente alimentándose de medusas (Davenport, 1998; Wallace et al., 2006; Doyle et al., 2007).

Tres de las cinco especies de tortugas marinas reportadas en aguas peruanas se alimentan de *C. plocamia*, por ejemplo la tortuga dorso de cuero (*D. coriácea*), donde en diversas necropsias realizadas por el IMARPE se encontró más del 90% de *C. plocamia* como su presa principal (J. Quiñones, datos no publicados), en la tortuga verde del pacifico este (*Chelonia mydas agassizii*) la participación en frecuencia de ocurrencia de *C. plocamia* en su dieta fue del orden del 75% durante el evento El Niño 1987 (Quiñones et al, 2010), encontrándose también regularmente esta presa durante los veranos y otoños de años mas recientes en la Bahía de Paracas. La biomasa de medusas durante eventos El Niño parece ser bastante grande para soportar los requerimientos alimenticios de la tortuga verde del Pacifico Este (Quiñones et al., 2010). También se registró la presencia de esta medusa como presa en la tortuga pico de loro (*L. olivácea*) (Goya et al., 2011). Las medusas Scyphozoas como *C. plocamia* proveen estructuras para favorecer diferentes tipos de interacciones ecológicas en el sistema pelagial: como fuente de comida o como protección a otras especies (e.g. Arai et al., 1997; Towanda y Thusen, 2006). Sus largas campanas y extendidos brazos orales proveen protección y comida para cardúmenes de peces juveniles, como por ejemplo el pámpano pintado (*Stromateus stellatus*) (Elliot et al., 1999), así como a otros peces de la familia stromateidae (H. Mianzan observación personal). Estos peces probablemente encuentran protección por parte de grandes

depredadores y podrían también beneficiarse de presas capturadas y picadas por las mismas medusas (Purcell y Arai, 2001).

Numerosos invertebrados utilizan *C. plocamia* como sustrato en la columna de agua, El anfípodo hyperiido *Hyperia curticephala* ha sido descrito en asociación con esta medusa en aguas del norte del Perú en Paita y en Bahía de Mejillones en el norte de Chile (Oliva et al., 2010), donde se registraron uno de los mayores números de infestación registrados. La asociación entre anfípodos hyperiidos y medusas ha sido ampliamente documentada (Arai, 1997; Towanda y Teusen, 2006). Estas asociaciones son complejas y varían ampliamente en el grado de dependencia de estos anfípodos con sus hospederos para protección, comida, etc (Gasca y Haddock, 2004). La presencia de pequeñas porciones de mesoglea en los contenidos gástricos de los anfípodos sugieren que *H. curticephala* no solamente usa a *C. plocamia* como su hospedero o sustrato en la columna de agua, sino también como fuente de alimentación, la cual es denominada como micro depredación (Oliva et al., 2010). La composición isotópica de *C. plocamia* cambia con el tamaño del individuo, sugiriendo que la dieta de esta especie podría incluir presas tanto pelágicas como bentónicas (Riascos et al., 2015). La depredación de anfípodos hyperiidos de medusas sugiere que existe un equilibrio entre la tasa de alimentación y la tasa de regeneración de los tejidos de medusas (Laval, 1980). También se ha propuesto que los anfípodos pueden constituir presa para juveniles de *S. violácea* que se alimentan de ellos y transmiten esta energía a los peces. La asociación con otro invertebrado, la anemona parasítica *Peachia chilensis* y *C. plocamia* como su hospedero ha sido también descrita, este parasito induce a la castración, reducción de la fecundidad y mortandad del hospedero (Riascos et al, 2012 a y b).

1.3 POR QUE LA TESIS?

Existe una percepción general en la comunidad científica de que las abundancias de los organismos gelatinosos ha venido incrementándose desde los últimos 20 años (Condon et al., 2013; Pitt y Lucas, 2014). Entre las posibles causas de estas proliferaciones se encuentra el efecto climático o ambiental y los factores de índole antropogénico como sobrepesca (Purcell et al., 2012; Duarte et al., 2013; Boero et al., 2016). El ecosistema peruano es uno de los que presenta mayor productividad biológica, y está sujeto a una

fuerte influencia climática, principalmente debido a la existencia de dos fases complementarias en la oscilación del Sur: El Niño y La Niña, las cuales varían a escalas interanuales (Philander et al., 1985). Los eventos El Niño (EN), pueden influenciar negativamente la fauna béntica y de pastoreo como el zooplancton (Tarazona et al., 1988), reduciendo las poblaciones de anchoveta y aves marinas durante eventos EN fuertes (Jahncke, 2004). Análisis preliminares de abundancias de medusas en Perú, sugieren una correlación positiva con eventos El Niño (Quiñones et al., 2010; Quiñones et al., 2015). Adicionalmente, este ecosistema está siendo sujeto a una fuerte presión pesquera desde hace más de 60 años; se sabe que en este tipo de ecosistemas la extracción de peces puede producir alteraciones en la trama trófica y ocasionar que estos ecosistemas terminen produciendo más medusas que peces (Parsons y Lalli, 2002; Richardson et al., 2009). Se sabe además que en Perú la composición específica y niveles tróficos varía en años EN y años normales (Ochoa et al., 2010), de este modo la disponibilidad alimenticia de las medusas podría verse incrementada ante este tipo de alteraciones tróficas, por lo cual es necesario un análisis de los niveles tróficos de los principales componentes del ecosistema en años El Niño y La Niña.

A nivel global, la mayoría de los estudios que se han realizado respecto de fluctuaciones de abundancias de medusas están basados en series de tiempo muy cortas, o incluso en algunos casos, sólo en un año determinado donde se produjo una proliferación masiva. La información colectada rutinariamente en IMARPE (Instituto del Mar del Perú) nos brindó la oportunidad de reconstruir y analizar una serie de tiempo de 45 años, con el propósito de describir y explicar las marcadas fluctuaciones interanuales de estas medusas en el ecosistema Peruano, así mismo sus patrones espaciales y sus relaciones con variables biológicas en años EN y años neutrales; para establecer finalmente el rol trófico de *C. plocamia* durante sus explosiones demográficas. Adicionalmente, se evaluó el impacto de las capturas incidentales de *C. plocamia* en pesquerías locales, lo cual es primordial para cuantificar también el factor pérdida en la pesquería industrial peruana, una de las más importantes a nivel mundial.

1.4 OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general de la tesis es el análisis de las fluctuaciones poblacionales de *Chrysaora plocamia* a diferentes escalas espaciales - temporales, rol trófico - ecológico e interacciones con pesquerías.

Los objetivos específicos son los siguientes:

- 1.- Evaluar las fluctuaciones poblacionales de *C. plocamia* a diferentes escalas temporales (inter-anual, inter-decadal) y su tendencia debido al Cambio Climático así como la influencia de la pesca a nivel inter anual.
- 2.- Analizar los patrones espaciales en la distribución y abundancia de *C. plocamia* en años de fuertes proliferaciones en años ENOS, así como su relación con variables biológicas y el clima.
- 3.- Describir el rol trófico de las medusas del género Scyphozoa en el ecosistema pelagial y bentónico a nivel global; y establecer el rol trófico de *C. plocamia* en el ENCH.
- 4.- Evaluar las interacciones de *C. plocamia* con las pesquerías locales y rol trófico de las medusas en distintos escenarios de extracción pesquera en el ENCH

Capítulo 1: para alcanzar el objetivo específico 1, se reconstruyó y analizó una serie temporal de abundancias de medusas a escalas inter-anales e inter-decadales para lo cual se procesó información procedente de cruceros de investigación de recursos pelágicos del Instituto del Mar del Perú, desde 1972 hasta el 2014, esta información fue analizada y correlacionada con el Índice de oscilación peruano (IOP), el índice de cambio de Régimen (RIS3) y los desembarques de anchoveta, para analizar sus respuestas al clima a distintas escalas temporales y el factor antropogénico (extracción pesquera) en el ENCH.

Capítulo 2: para alcanzar el objetivo específico 2, se analizaron los cambios espaciales en la distribución y abundancia en años donde se hayan producido proliferaciones masivas de *C. plocamia*, en relación con variables biológicas y el clima, para lo cual se escogieron años EN extraordinario (1982-83), EN fuerte (1986-87), y un año neutral (2014), se realizaron una serie de análisis geoespaciales (SIG), se determinó la respuesta espacial y traslape en la distribución de *C. plocamia* con diversas variables biológicas como

clorofila, volumen de zooplancton, abundancias de ictioplancton (huevos y larvas de sardina y anchoveta) a escalas longitudinales y latitudinales en el ENCH.

Capítulo 3: para lograr el objetivo específico 3, se realizó una exhaustiva revisión bibliográfica para determinar el rol trófico de las medusas scyphozoas a nivel global en el ecosistema pelagial y bentónico, se determinaron las interacciones tróficas entre los organismos que se alimentan de estas medusas, de los organismos de las cuales se alimentan estas medusas, de las relaciones simbióticas y parasíticas, así como de la degradación de medusas en el bentos y su contribución a la trama trófica bentónica. Así mismo de *C. plocamia* en el ENCH.

Capítulo 4: para lograr el objetivo específico 4, se analizó la información piloto de las pesquerías locales industriales y artesanales del sur del Perú. Se cuantificó por vez primera el factor pérdida a nivel económico de las capturas incidentales de *C. plocamia* en el ENCH. Así mismo se discutió información de un análisis de diversos modelaje del ecosistema para analizar y discutir la respuesta de *C. plocamia* (Chiaverano et al., 2018) ante distintos escenarios de extracción pesquera.

1.5 REFERENCIAS

Acha, E. M., Mianzan, H. W., Guerrero, R. A., Favero, M., Bava, J. 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America. Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems*, 44: 83–105.

Acha, E. M., Piola, A., Iribarne, O., Mianzan, H. 2015. Ecological Processes at Marine Fronts, Oases in the Ocean. *Springer Briefs in Environmental Science*. 68 pp.

Agassiz, L., 1862. *Contributions to the Natural History of the United States of America*, IV. Little, Brown y Company, Boston.

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

- Arai, M.N., 1997. *A Functional Biology of Scyphozoa*. Chapman y Hall, London.
- Bakun, A. 1990. Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. *Science*, 247: 198–201.
- Bakun, A., y Weeks, S. J. 2008. The marine ecosystem off Peru: What are the secrets of its fishery productivity and what might its future hold?. *Progress in Oceanography*, 79: 290-299.
- Bakun, A., Field, D. B., Redondo-Rodriguez, A., Weeks, S. J., 2010. Greenhouse gas, upwelling-favorable winds, and the future of coastal ocean upwelling ecosystems. *Global Change Biology*, 16:1213–1228.
- Boero, F., Brotz, L., Gibbons, M. J., Piraino, S., Zampardi, S. 2016. 3.10 Impacts and effects of ocean warming on jellyfish. Gland, Switzerland: IUCN, 213–237.
- Boyer, D. C., Boyer, H. J., Fossen, I., Kreiner, A. 2001. Changes in abundance of the northern Benguela sardine stock during the decade 1990 to 2000, with comments on the relative importance of fishing and the environment. *South African Journal of Marine Science*, 23: 67–84.
- Bravo, V., Palma, S., y Silva, N. 2011. Seasonal and vertical distribution of medusae in Aysén region, southern Chile. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 39: 359–377.
- Brotz, L., Schiariti, A., López-Martínez, J., Álvarez-Tello, J., Hsieh, Y. H. P., Jones, R. P., Laaz, E. 2017. Jellyfish fisheries in the Americas: origin, state of the art, and perspectives on new fishing grounds. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 27: 1-29.
- Carwardine, M., 1995. *The Guinness book of animal records*. Middlesex, UK: Guinness Publishing.
- Chavez F. P., Bertrand, A., Guevara-Carrasco, R., Soler, P., Csirke, J. 2008. The Northern Humboldt Current System: brief history, present status and a view towards the future. *Progress in Oceanography*, 79: 95–105.

- Ceh, J., Gonzalez, J., Pacheco, A. S., Riascos, J. M. 2015. The elusive life cycle of scyphozoan jellyfish–metagenesis revisited. *Scientific reports*, 5: 1–13.
- Chiaverano, L. M., Robinson, K. L., Tam, J., Ruzicka, J. J., Quiñones, J., Aleksa, K. T., Hernandez, F. J., Brodeur, R. D., Leaf, R., Uye, S., Decker, M. B., Acha, M., Mianzan, H. W., Graham, W. M. 2018. Evaluating the role of large jellyfish and forage fishes as energy pathways, and their interplay with fisheries, in the Northern Humboldt Current System. *Progress in Oceanography*, 164: 8–36.
- Condon, R. H., Duarte, C. M., Pitt, K. A., Robinson, K. L., Lucas, C. H., Sutherland, K. R., Mianzan, H. W., et al. 2013. Recurrent jellyfish blooms are a consequence of global oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110: 1000–1005.
- Cornelius, P.F.S. 1997. Class Scyphozoa – jellyfish. In: Richmond, M.D. (ed.). *A guide to the seashores of eastern Africa and the western Indian Ocean islands: SIDA/Department for Research Cooperation, SAREC, Stockholm*, pp. 122–125.
- Costello J. H., Bayha, K. M., Mianzan, H. W., Shiganova, T. A., Purcell, J. E. 2012. Transitions of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) from a native to an exotic species: a review. *Hydrobiologia*, 690: 21–46.
- Davenport, J., 1998. Sustaining endothermy on a diet of cold jelly: energetics of the leatherback turtles *Dermochelys coriacea*. *British Herpetological Society Bulletin*, 62: 4–8.
- Doyle, T. K., Houghton, J. D., McDevitt, R., Davenport, J., Hays, G. C. 2007. The energy density of jellyfish: estimates from bomb-calorimetry and proximate-composition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 343: 239–252.
- Duarte, C. M., Pitt, K. A., Lucas, C. H., Purcell, J. E., Uye, S. I., Robinson, K., Madin, L. 2013. Is global ocean sprawl a cause of jellyfish blooms? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11: 91–97.
- El Dia, 2017. Enormes medusas aparecieron en el borde costero de Tomé. Acceso on line el 04.09.2007 según el enlace:

<http://www.lun.com/lunmobileiphone/Homemob.aspx?dt=12-02-2015%200:00:00ybodyid=0ySupplementId=0yPaginaId=14yNewsId=>

Ekau, W., Auel, H., Hagen, W., Koppelman, R., Wasmund, N., Bohata, K., Verheye, H. M. 2018. Pelagic key species and mechanisms driving energy flows in the northern Benguela upwelling ecosystem and their feedback into biogeochemical cycles. *Journal of Marine Systems*, <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2018.03.001>

Elliot, W., Gonzáles, R., Becerra, W., Ramírez, A. 1999. Biología y pesquería del pampanito pintado *Stromateus stellatus* Cuvier en la zona de Huacho (Perú) durante enero a setiembre 1999. Informe Progresivo, Instituto del Mar del Perú N° 112, 23 pp.

Flynn, B. A., Richardson, A. J., Brierley, A. S., Boyer, D. C., Axelsen, B. E., Scott, L., Moroff, N. E., Kainge, P. I., Tjizoo, B. M., Gibbons, M. J. 2012. Temporal and spatial patterns in the abundance of jellyfish in the northern Benguela upwelling ecosystem and their link to thwarted pelagic fishery recovery. *African Journal of Marine Science*, 34: 131–146.

Fossen, I., Boyer, D. C., Plarre, H. 2001. Changes in some key biological parameters of the northern Benguela sardine stock. *African Journal of Marine Science*, 23: 111–121.

Gasca, R., Haddock, S. H. D. 2004. Associations between gelatinous zooplankton and hyperiid amphipods (Crustacea: Peracarida) in the Gulf of California. *Hydrobiologia* 530/531: 529–535.

Gershwin, L. A., Collins, A. G. 2002. A preliminary phylogeny of Pelagiidae (Cnidaria, Scyphozoa), with new observations of *Chrysaora colorata*, *Journal of Natural History*, 36: 127–148.

Gershwin, L. y Zeidler, W. 2008. Some new and previously unrecorded Scyphomedusae (Cnidaria: Scyphozoa) from southern Australian coastal waters. *Zootaxa*, 1744: 1–18.

Goya, E., Quiñones, J., de Paz, N. 2011. Informe Nacional sobre la Situación de las Tortugas Marinas en el Perú. Commission Permanente del Pacífico Sur (CPPS), Lima. 72 pp.

- Hampton, S. 2014. Multidisciplinary investigation into stock structure of small pelagic fishes in southern Africa (Doctoral dissertation, University of Cape Town).
- Hays, G. C., Farquhar, M. R., Luschi, P., Teo, S. L. H., Thys, T. M. 2009. Vertical niche overlap by two ocean giants with similar diets: ocean sunfish and leatherback turtles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 370: 134–143.
- IPCC, 2013: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp, doi:10.1017/CBO9781107415324.
- Jahncke, J., Checkley, D., and Hunt, G. L. Jr. 2004. Trends in carbon flux to seabirds in the Peruvian upwelling. *Fisheries Oceanography*, 13: 208–223.
- Laval, P. 1980. Hyperiid amphipods as crustacean parasitoids associated with gelatinous zooplankton. *Oceanography Marine Biology Annual Review*, 18: 11–56.
- Lee, T., M. J. McPhaden. 2010. Increasing intensity of El Niño in the central-equatorial Pacific. *Geophysical Research Letters*, 37: L14603.
- Lesson, R. P. 1830. Voyage autour du monde, exécuté par ordre du roi sur la corvette La Coquille, pendant les années 1822–1825. *Zoologie*, 2: 135.
- Mann, K. H., Lazier, J. R. N. 2013. Dynamics of marine ecosystems. Biological-physical interactions in the oceans. Blackwell Science Publications, Cambridge
- Martin, J. W., Gershwin, L. A., Burnett, J. W., Cargo, D. G., y Bloom, D. A. 1997. *Chrysaora achlyos*, a remarkable new species of scyphozoan from the Eastern Pacific. *The Biological Bulletin*, 193: 8–13.
- Meredith, R. W., Gaynor, J. J., Bologna, P. A. 2016. Diet assessment of the Atlantic Sea Nettle *Chrysaora quinquecirrha* in Barnegat Bay, New Jersey, using next-generation sequencing. *Molecular Ecology*, 25: 6248–6266.

Mianzan, H. W., Marí, N., Prenski, B., Sanchez, F. 1996. Fish predation on neritic ctenophores from the Argentine continental shelf: a neglected food resource? *Fisheries Research*, 27: 69–79.

Mianzan, H. W., Cornelius, P. F. S. 1999. Cubomedusae and Scyphomedusae. In: Boltovskoy D (ed) *South Atlantic zooplankton*, vol 1. Blackuys Publishers, Leyden, pp 513–559.

Mianzan, H., Ramírez, F., Chiaverano, L., y Costello, J. 2005. ¿ Un mar de gelatina?. *Ciencia Hoy*, 15: 48–55.

Miloslavich, P., Klein, E., Díaz, J. M., Hernández, C. E., Bigatti, G., Campos, L., Artigas, F., Castillo, J., Penchaszadeh, P. E., Neill, P. E., Carranza, A., Retana, M. V., Díaz de Astarloa, J. M., Lewis, M., Yorío, P., Piriz, M. L., Rodríguez, D., Yoneshigue-Valentin, Y., Gamboa, L., Martín, A. 2011. Marine biodiversity in the Atlantic and Pacific Coasts of South America: knowledge and gaps. *PLoS One* 6: e14631.

Morandini, A. C., Silveira, F.L., Jarms, G. 2004. The life cycle of *Chrysaora lactea* Eschscholtz, 1829 (Cnidaria, Scyphozoa) with notes on the scyphistoma stage of three other species. *Hydrobiologia*, 530/531: 347–354.

Morandini, A. C., Marques, A. C. 2010. Revision of the genus *Chrysaora* Péron y Lesueur, 1810 (Cnidaria: Scyphozoa). *Zootaxa*, 2464: 1–97.

Morandini, A. C., Schiariti, A., Stampar, S. N., Maronna, M. M., Straehler-Pohl, I., Marques, A. C. 2016. Succession of generations is still the general paradigm for scyphozoan life cycles. *Bulletin of Marine Science*, 92: 343–351.

Nagy, K. A., Girard, I. A., Brown, T. K. 1999. Energetics of free-ranging mammals, reptiles, and birds. *Annual Review of Nutrition*, 19: 247–277.

Nelson, J. S., 1994. *Fishes of the world*. New York: Wiley

Oliva, M. E., Maffet, A., Laudien, J. 2010. Association between *Chrysaora plocamia* (Cnidaria, Scyphozoa) and *Hyperia curticephala* (Peracarida: Amphipoda) in Mejillones Bay, Northern Chile. *Revista Biología Marina y Oceanografía*, 45: 127–130

- Ochoa, N., Taylor, M. H., Purca, S., Ramos, E. 2010. Intra and interannual variability of nearshore phytoplankton biovolume and community changes in the northern Humboldt Current system. *Journal of Plankton Research*, 32: 843–855.
- Palma, S., Silva, N., Retamal, M. C., Castro, L. 2011. Seasonal and vertical distributional patterns of siphonophores and medusae in the Chiloé inland sea, Chile. *Continental Shelf Research*, 31: 260–271.
- Parsons, T. R., Lalli, C. M. 2002. Jellyfish population explosions: revisiting a hypothesis of possible causes. *La Mer*, 40: 111–121.
- Pauly, D., and Christensen, V. 2005. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374: 255–257.
- Perea, A., Roque, C. 2005. Parámetros reproductivos de adultos de anchoveta peruana a finales del invierno 2005. *Informe Instituto del Mar del Perú*, 35: 167–171.
- Péron, F., Lesueur, C. A. 1810. Tableau des caractères génériques et spécifiques de toutes les espèces de Méduses connues jusqu'à ce jour. *Annales du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris, 14: 325–366.
- Philander, S. G. H. 1985. El Niño and La Niña. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 42: 2652–2662.
- Pitt, K. A., Lucas, C. H. (Eds.). 2014. Jellyfish blooms. Dordrecht, The Netherlands, Springer.
- Purcell, J. E., Arai, M. N. 2001. Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: a review. *Hydrobiologia*, 451: 27–44.
- Purcell, J. E., Decker, M. B. 2005. Effects of climate on relative predation by scyphomedusae and ctenophores on copepods in Chesapeake Bay during 1987–2000. *Limnology and Oceanography*, 50: 376–387.

- Quiñones, J., González-Carman, V., Zeballos, J., Purca, S., Mianzan, H. W. 2010. Effects of El Niño-driven environmental variability on black turtle migration to Peruvian foraging grounds. *Hydrobiologia*, 645: 69–79.
- Quiñones, J., Mianzan, H., Purca, S., Robinson, K. L., Adams, G. D., and Acha, E. M. 2015. Climate-driven population size fluctuations of jellyfish (*Chrysaora plocamia*) off Peru. *Marine biology*, 162: 2339-2350.
- Quiñones, J., Chiaverano, L., Ayón, P., Adams, G., Mianzan, H., and Acha, E. M. 2018. Spatial patterns of large jellyfish *Chrysaora plocamia* blooms in the Northern Humboldt Upwelling System in relation to biological drivers and climate. *ICES Journal of Marine Science*. doi:10.1093/icesjms/fsy004
- Riascos, J. M., Vergara, M., Fajardo, J., Villegas, V., Pacheco, A. S. 2012a. The role of hyperiid parasites as a trophic link between jellyfish and fishes. *Journal of Fisheries Biology*, 81: 1686–1695.
- Riascos, J. M., Villegas, V., Cáceres, I., González, J. E., Pacheco, A. S. 2012b. Patterns of a novel association between the scyphomedusa *Chrysaora plocamia* and the parasitic anemone *Peachia chilensis*. *Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom*, 1: 1–5.
- Riascos, J. M., Docmac, F., Reddin, C., Harrod, C. 2015. Trophic relationships between the large scyphomedusa *Chrysaora plocamia* and the parasitic amphipod *Hyperia curtiphala*. *Marine biology*, 162: 1841-1848.
- Richardson, A. J., Bakun, A., Hays, G. C., Gibbons, M. J. 2009. The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends in Ecology and Evolution*, 24: 312–322.
- Roux, J. P., van der Lingen, C. D., Gibbons, M. J., Moroff, N. E., Shannon, L. J., Smith, A. D., y Cury, P. M. 2013. Jellyfication of marine ecosystems as a likely consequence of overfishing small pelagic fishes: lessons from the Benguela. *Bulletin of Marine Science*, 89: 249–284.

- Schaadt, M., Yasukochi, L., Gershwin, L., Wrobel, D. 2001. Husbandry of the black jelly (*Chrysaora achlyos*), a newly discovered scyphozoan in the eastern North Pacific Ocean. Bulletin-Institut Oceanographique Monaco-numero special, 1: 289–296.
- Stampar, S. N., Rosa, F. C., Ortega, L., Leoni, V., Scarabino, F., Beneti, J. S., Morandini, A. C. 2016. First record along the Uruguayan coast of the largest sea nettle jellyfish, *Chrysaora plocamia* (Lesson, 1830)(Cnidaria: Scyphozoa). Check List, 12: 1934.
- Tarazona, J., Paredes, C., Romero, L., and Guzmán, S. 1988. La recolonización de las comunidades de mitilidos en la costa central del Perú después de El Niño 1982–1983. In Salzwedel, H., and Landa, A. (eds), Recursos y dinámica del ecosistema de afloramiento peruano. Boletín Instituto del Mar del Perú. Volumen Extraordinario, Callao: 115–120.
- Thiebot, J. B., Ito, K., Raclot, T., Poupart, T., Kato, A., Ropert-Coudert, Y., Takahashi, A. 2016. On the significance of Antarctic jellyfish as food for Adélie penguins, as revealed by video loggers. Marine Biology, 163: 1–8.
- Thiebot, J. B., Arnould, J. P., Gómez-Laich, A., Ito, K., Kato, A., Mattern, T., Raclot, T. 2017. Jellyfish and other gelata as food for four penguin species—insights from predator-borne videos. Frontiers in Ecology and the Environment. doi: 10.1002/fee.1529
- Towanda, T., Thuesen, E. V. 2006. Ectosymbiotic behavior of *Cancer gracilis* and its trophic relationships with its host *Phacellophora camtschatica* and the parasitoid *Hyperia medusarum*. Marine Ecology Progress Series, 315: 221–236.
- Van der Lingen, C. D., Freon, P., Fairweather, T. P., J. J. van der Westhuizen. 2006. Density-dependent changes in reproductive parameters and condition of southern Benguela sardine *Sardinops sagax*. African Journal of Marine Science 28: 625–636.
- Wallace, B. P., Kilham, S. S., Paladino, F. V., Spotila, J. R. 2006. Energy budget calculations indicate resource limitation in Eastern Pacific leatherback turtles. Marine Ecology Progress Series, 318: 263–270.

Wang, Y., Castelao, R. M. 2016. Variability in the coupling between sea surface temperature and wind stress in the global coastal ocean. *Continental Shelf Research*, 125: 88–96.

Zeman, S. M., Brodeur, R. D., Daly, E. A., Sutherland, K. R. 2016. Prey selection patterns of *Chrysaora fuscescens* in the northern California Current. *Journal of Plankton Research*, 38: 1433–1443.

1.6 ANEXO FIGURAS



Figura I.1 Varazón de *Chrysaora plocamia* registrada en el balneario de Paracas, a unos 240 km al sur de Lima, durante el verano del año 2012, se puede observar la gran variedad de coloraciones que exhibe esta especie. (Fotos: Monika Bachmann)



Figura I.2 En estas fotografías se aprecia la alta variabilidad cromáticas de diversos ejemplares de *Chrysaora plocamia*, registrados en la costa centro-sur del Perú durante el verano austral del 2012 y 2014. (Fotos: Monika Bachmann y Javier Quiñones)

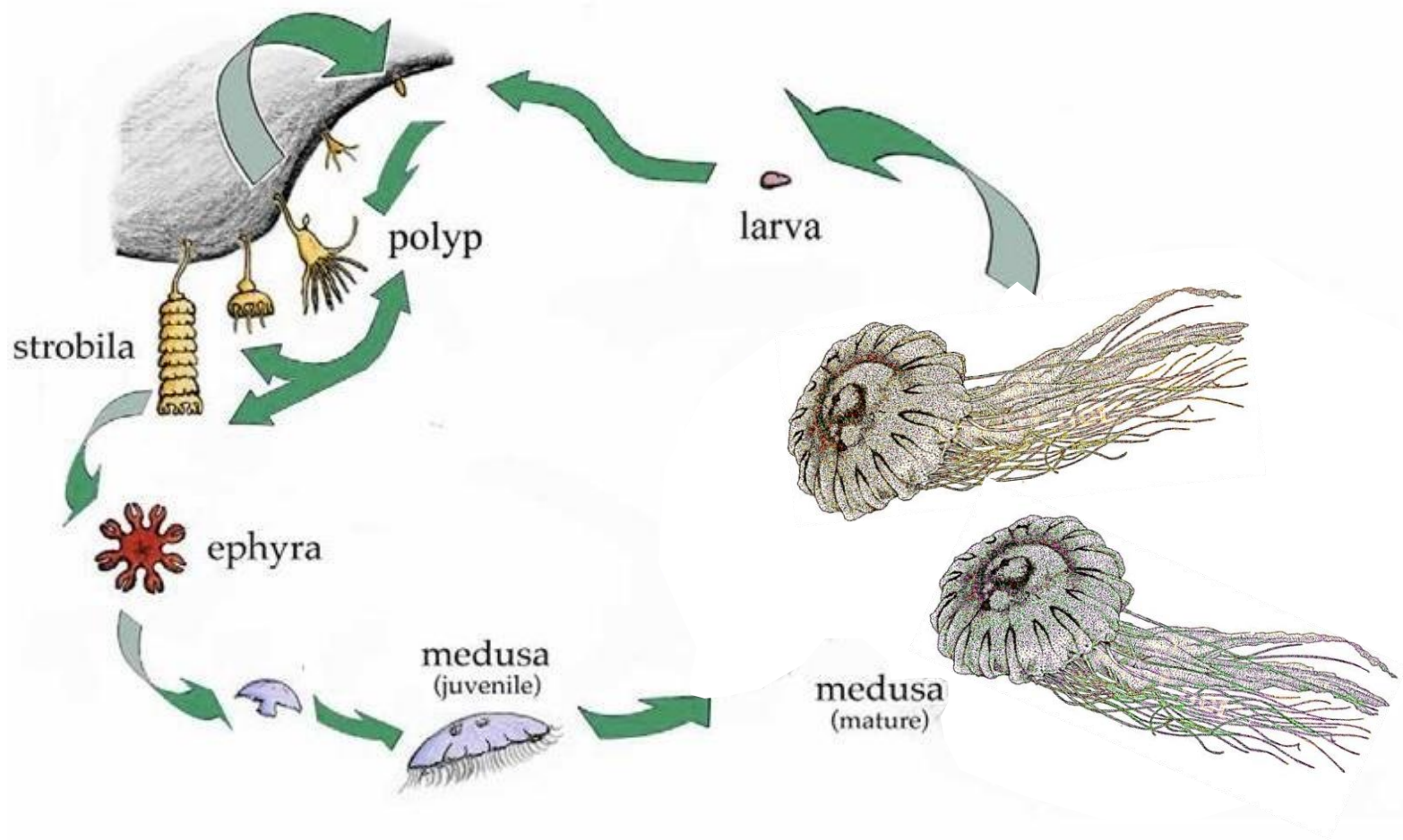


Figura I.3: Se muestra el ciclo de vida de *Chrysaora melanaster* una especie que vive en el Mar de Bransfield (Pacífico Norte). Imagen modificada de Mike Dawson en: Robinson, K.L., Ruzicka, J. J., Decker, M. B., Brodeur, R. D., Hernandez, F. J., Quiñones, J., Acha, E. M., Uye, S., Mianzan, H., Graham, W. M. 2014. Jellyfish, Forage Fish and the World's Major Fisheries. *Oceanography* 27:104-115.

CAPITULO 2

FLUCTUACIONES POBLACIONALES DE *C. plocamia* A DIFERENTES ESCALAS TEMPORALES Y SU RELACIÓN CON LA VARIABILIDAD AMBIENTAL

2.1 RESUMEN

Existe una preocupación general acerca del incremento de las poblaciones de medusas a nivel mundial en los ecosistemas marinos, principalmente debido a factores ambientales (Cambio Climático) y/o antropogénicos (sobrepesca y eutrofización), así como también interacciones entre todos estos factores. Para poder dilucidar los procesos que controlan la abundancia de las poblaciones de medusas en el Ecosistema Norte de la Corriente de Humboldt (ENCH), uno de los ecosistemas más intensamente pescados del mundo, se examinaron las interrelaciones entre una serie de tiempo de 43 años de los bio-volumenes anuales de la scyphomedusa *Chrysaora plocamia* con: El índice de oscilación peruano (inter-anual), el cual representa los cambios en la temperatura superficial del mar a lo largo de la costa peruana; el índice de cambio de régimen (inter-decadal), calculado a partir de la alternancia entre anchoveta y sardina en varios ecosistemas de afloramiento a nivel mundial; y los desembarques comerciales de anchoveta (interanual). Nuestros resultados muestran que las fluctuaciones en la biomasa poblacional de *C. plocamia* tuvieron relación con los factores ambientales, sin embargo no encontramos una relación con los desembarques de anchoveta (un estimador de la presión pesquera). Las biomásas de medusas fueron altas y variables durante el régimen cálido conocido como El Viejo en los 1970s y 1980s; Contrariamente, las biomásas fueron bastantes bajas o por debajo de los niveles de detección durante el régimen frío conocido como La Vieja durante los años 1990s y 2000s. A escalas más cortas y dentro del régimen El Viejo, los picos de abundancia de medusas coincidieron con eventos relacionados a El Niño Oscilación del Sur (ENOS). Al final de la serie de datos la biomasa de esta medusa se incrementa ligeramente. El patrón con respecto al factor pesquero en el ENCH es el opuesto al atribuido previamente como consecuencia de la extracción de peces comerciales en otros ecosistemas de afloramiento. Nosotros sugerimos que los factores

ambientales y la disponibilidad alimenticia actúan sinérgicamente influenciando en la variabilidad poblacional de *C. plocamia* en el ENCH.

2.2 INTRODUCCION

Las fluctuaciones de medusas y ctenóforos han sido reportadas en muchos ecosistemas marinos a nivel mundial (Purcell 2005, 2012; Condon et al., 2013), dando la impresión de que las proliferaciones de medusas son cada vez mayores y más frecuentes. El tamaño poblacional de las medusas muestra dramáticas variaciones inter-anales, sin embargo, las razones específicas de estos incrementos no son claras (Condon et al., 2012; Purcell, 2012). Un reciente esfuerzo global sugiere que las poblaciones exhiben oscilaciones a escalas decadales, presentándose un ligero incremento en las abundancias desde los años 1970s (Condon et al., 2013). La variabilidad en el tamaño poblacional de medusas ha sido atribuida a un efecto sinérgico de factores ambientales y antropogénicos como el forzamiento climático, sobrepesca, degradación de los océanos, eutrofización, invasiones biológicas e hipoxia, así como interacciones entre ellos (Purcell et al., 2007; Duarte et al., 2012; Miller y Graham 2012; Purcell, 2012; Bayha y Graham 2014; Decker et al., 2014; Uye, 2014). El clima puede afectar la estructura del ecosistema promoviendo cambios en la temperatura, patrones de circulación, estratificación, aporte de nutrientes, niveles de oxígeno entre otros (Doney et al., 2012) y a escalas de grandes cuencas oceánicas se han correlacionado con abundancias de medusas en varios ecosistemas en el Atlántico Norte, Océano Pacífico y Mar Mediterráneo (Goy et al., 1989; Cargo y King, 1990; Lynam et al., 2005, 2010; Purcell, 2005; Purcell y Decker 2005; Brodeur et al., 2008; Molinero et al., 2009; Kogovšek et al., 2010; Robinson y Graham 2013). También se ha demostrado que procesos climáticos puede afectar el crecimiento y la reproducción de los ctenóforos (Jaspers et al., 2011; Robinson y Graham 2014), así como procesos tempranos de estrobilación en medusas scyphozoas (Stenseth y Mysterud, 2002).

La sobrepesca también ha sido propuesta como causa de las grandes abundancias de medusas en ecosistemas sujetos a una fuerte presión pesquera (Bakun y Weeks 2006; Richardson et al., 2009). La sobrepesca puede producir profundas modificaciones en los ecosistemas

marinos por medio de la alteración de la abundancia y biodiversidad en varios niveles tróficos (Cury et al., 2000; Reid et al., 2000; Worm et al., 2006), algunas veces dando orígenes a procesos conocidos como “pescando hacia abajo de la trama trófica” (*fishing down food webs* Pauly et al., 1998), cuando las pesquerías explotan recursos cada vez más bajos en la cadena alimenticia. Cuando el factor pesquero reduce las poblaciones de peces piscívoros, las medusas zooplánctivas aumentan, presumiblemente debido a la reducción en la competencia por presas (Parsons y Lalli 2002; Lynam et al., 2011; Robinson et al., 2014). En algunos ecosistemas sujetos a fuerte presión pesquera, la eliminación masiva de pequeños peces pelágicos está relacionada con grandes proliferaciones de medusas (Purcell et al., 1999; Bakun y Weeks 2006; Daskalov et al., 2007; Roux et al., 2013). Sin embargo, hasta la fecha, no hay evidencia que apoye esta hipótesis, debido a la poca cantidad de series de tiempo de abundancias de medusas suficientemente largas (mayores a 20 años), podría estar obstaculizando nuestra habilidad para identificar qué fuerzas son predominantemente responsables en la regulación del tamaño y frecuencia de sus proliferaciones (Condon et al., 2012; Brotz et al., 2012).

El Ecosistema Norte de la Corriente de Humboldt (ENCH) es uno de los más productivos a nivel mundial, siendo el líder en la producción de peces en el mundo (Bakun et al., 2010). Este sistema soporta una de las pesquerías mono específicas más grandes del planeta, basada en la anchoveta peruana, *Engraulis ringens* (Chavez et al., 1999, 2008; Pennington et al., 2006), con capturas anuales de alrededor 5 millones de toneladas anuales en promedio en los últimos 10 años (FAO FishStats, 2016) y una flota compuesta por más de 1200 embarcaciones cerqueras que trabajan a lo largo de toda la costa peruana (Fréon et al., 2008). Este ecosistema se caracteriza por altas fluctuaciones inter-anuales e inter-decadales influenciadas por la variabilidad ambiental, donde se incluye El Niño Oscilación del Sur (ENOS) y la Oscilación Decadal del Pacífico (ODP) (Bakun, 1998; Chavez et al., 2003, 2008; Chavez y Messié, 2009). Un miembro conspicuo de la fauna costera del ENCH es la medusa *C. plocamia* (Cnidaria: Scyphozoa: Semaestomeae) (Quiñones, 2008; Quiñones et al., 2010). Cuando sus proliferaciones son abundantes, puede afectar negativamente industrias como la pesquera, acuicultura, plantas desalinizadoras y turismo (Quiñones et al., 2013; Mianzan et al., 2014). Las fluctuaciones en las abundancias de *C. plocamia* han sido

recientemente reportadas (Mianzan et al., 2014), donde se sugiere que los picos durante eventos ENOS ocurren dentro de un régimen cálido tipo El Viejo, sin embargo aún no se ha probado la respuesta de estas medusas ante los cambios ambientales y antropogénicos. El ENCH es un ecosistema ideal para poder examinar los roles de la variabilidad climática y la presión pesquera como disparadores en el ecosistema y las abundancias de medusas. Nuestros objetivos fueron analizar los patrones de fluctuación de las proliferaciones de *C. plocamia* en el ENCH y discutir los procesos responsables de esa variabilidad. Para poner a prueba la hipótesis de que los factores climáticos y las pesquerías estarían influenciando las variaciones en la biomasa de medusas en el ENCH, se examinaron las interrelaciones entre la biomasa de *C. plocamia* con dos índices climáticos: el Índice de Oscilación Peruano (IOS, escala inter-anual) y el Índice de Cambio de Régimen (ICR, escala inter-decadal), así como los desembarques anualizados de anchoveta en el ENCH.

2.3 MATERIALES Y MÉTODOS

2.3.1 RECONSTRUCCIÓN DE LAS SERIES DE TIEMPO

Se reconstruyó una serie de 43 años de abundancias de medusas desde 1972 hasta el 2014, esta información fue obtenida a partir de los cruceros de investigación conducidos por el Instituto del Mar del Perú (IMARPE). El único vacío en la información corresponde al año 1989, debido a que no se realizaron cruceros en ese año. Se usaron las capturas incidentales de medusas tanto en embarcaciones de cerco (N=20) como de arrastre (N=70) que pescaban con fines científicos a la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) y la sardina del Pacífico (*Sardinops sagax*). Los cruceros fueron realizados de dos a tres veces por año, principalmente durante primavera y verano, a lo largo de toda la costa peruana, desde el límite norte con Ecuador (03°23'S, 80°18'W), hasta el borde sur con Chile (18°21'70°22'W), y desde la línea costera hasta 100 millas náuticas (mn) mar adentro. Solo los cruceros conducidos entre septiembre y mayo fueron usados para construir la serie de tiempo, debido a que la ocurrencia de medusas empieza en la primavera austral, y se observan hasta finales de otoño (Quiñones, 2008).

La biomasa de medusas fue estandarizada al volumen filtrado por red (kg 1000 m⁻³). El volumen filtrado (m³) fue estimado separadamente para los arrastres pelágicos y para las redes de cerco. Ambos tipos de redes trabajaron en los 100 primeros metros de la columna de agua, así mismo ambas redes operaron durante el día y la noche. Un total de 12,091 operaciones de pesca fueron analizadas (Fig. II.1.), resultando un promedio de 295 operaciones de pesca por año, todas las capturas de medusas fueron analizadas a bordo, y aquellas menores a un kg fueron consideradas negativas (ausencia de medusas). Para los arrastres con redes pelágicas, el área media de la boca de la red (m²) se estimó usando la ecuación (1), fue multiplicada por la distancia recorrida en metros (m). Los arrastres pelágicos variaron desde 12 hasta 20 m de abertura de red horizontal y desde 9 hasta 15 m de abertura vertical. La distancia de arrastre fue estimada usando las coordenadas de la posición inicial y final.

$$\begin{aligned} \text{Area boca red (m}^2\text{)} &= \left(\frac{\pi}{4} \times \text{altura red}\right) \times \text{area ancho boca red (m}^2\text{)} \\ &= \left(\frac{\pi}{4} \times \text{altura de la red}\right) \times \text{ancho de la red (1)} \end{aligned}$$

Volumen filtrado = area de la boca de red x distancia recorrida

Para el aparejo de cerco, se estimó el volumen filtrado asumiendo que la red es un cilindro, tal como se presenta en la ecuación (2), el radio de la red fue obtenido del perímetro de la red (m) tal como se aprecia en la ecuación (3). Los rangos del perímetro de la red de cerco variaron entre 570 hasta 700 m de largo y de 84 hasta 100 m de altura.

$$\text{Volumen filtrado (m}^3\text{)} = (\pi \times r^2) \times \text{altura de la red (2)}$$

$$r = \left(\frac{\text{perimetro de la red}}{2}\right) \div \pi \text{ (3)}$$

C. plocamia es un animal pelágico que habita principalmente en aguas superficiales (Mianzan et al., 2014), por lo que la información obtenida por redes pelágicas (arrastre y cerco) son consideradas como representativas de la abundancia de medusas. Las medusas no fueron identificadas hasta el nivel de especie durante las evaluaciones de los 1970's y 1980's, para cuantificar estos años, diez jefes de cruceros que participaron en estas operaciones fueron entrevistados, las entrevistas incluyeron preguntas acerca del reconocimiento de las especies usando fotografías de las especies de medusas más comunes en la zona, y el tamaño de los animales. Noventa por ciento de las medusas fueron identificadas como *C. plocamia* (Stiasny, 1937; Mianzan y Cornelius, 1999). El promedio del diámetro de la campana de *C. plocamia* es de 50 cm (Quiñones, 2008), por lo que son suficientemente grandes para ser retenidas en las redes de cerco y de arrastre que presentan un tamaño de malla de 13 mm. Las capturas de *C. plocamia* fueron pesadas y analizadas a bordo.

2.3.2 AGENTES CLIMÁTICOS

El Índice Oceánico del Niño (ONI) es estimado en base a las anomalías de la Temperatura Superficial del Mar (TSM) en la región de El Niño 3.4 (5–5°S, 170–140°W) y es comúnmente empleado para definir los episodios El Niño (EN) y La Niña (Smith et al., 2008). Sin embargo, el ONI no necesariamente refleja los eventos de calentamiento local (WE) que ocurren en la costa peruana; consecuentemente, nosotros empleamos el Índice de Oscilación Peruano (IOP) para describir la variabilidad ambiental a escalas inter-anales. El principal componente en el cual se basa el IOP es la TSM, obtenida de cinco puntos geográficos distribuidos a lo largo de toda la costa entre 5°S y 17°S. El IOP representa mejor las variaciones de TSM en Perú y está positivamente correlacionado con otros índices como el ONI y la Oscilación Decadal del Pacífico (ODP) por lo que también refleja las condiciones oceánicas en la región del Pacífico Este Tropical (Montecinos et al., 2003). En este estudio, los valores medios anualizados del IOP fueron usados y comparados con los datos de abundancias de medusas. Debido a que estas últimas están presentes de septiembre a mayo, nosotros solo usamos estos valores como “año biológico”, por ejemplo, el año 2012 cubre desde septiembre 2011 hasta mayo 2012. Las fases de los episodios EN fueron usadas de acuerdo al ONI (comienzo = -0.5, pico = 0, término = +0.5). Un episodio EN es diferente a

un WE, debido a que un periodo EN se origina en el Pacífico Central, mientras que un WE puede originarse en el Pacífico Este u Oeste y su efecto es local.

El Índice de cambio de régimen (Kamykowski, 2012) fue empleado para describir la variabilidad ambiental a escalas inter-decadales (Chávez et al., 2003). Estas series fueron construidas de acuerdo a las asociaciones conceptuales entre la sardina y la anchoveta en sus rangos poblacionales de diversas zonas geográficas, como Japón, California, Perú y Sudáfrica. Las poblaciones de sardina y anchoveta han exhibido fluctuaciones sincrónicas a escalas decadales, por lo menos durante el último siglo veinte, las cuales han sido conglomeradas en el RIS3 (Kamykowski, 2012). La información disponible cubre el periodo desde 1971 hasta el 2009 fueron provistos gentilmente por el Dr. Kamykowski¹.

2.3.3 PRESIÓN PESQUERA

La intensidad de la pesca fue estimada usando los desembarques anuales (10^6 toneladas por año; MT año⁻¹; (FAO FishStatJ, 2016) de la flota industrial que tenía como objetivo a la anchoveta. También se emplearon los números anuales de viajes de anchoveta para estudiar la relación entre las fluctuaciones de medusas con las pesquerías. Esta flota realiza el mayor esfuerzo de pesca en el ENCH y su actividad de traslapa en espacio y en tiempo con la ocurrencia y distribución de *C. plocamia*. Los desembarques de otras especies como sardinas, jureles y caballas no se incluyeron debido a que estas no coinciden espacialmente con las medusas (Valdivia, comm. pers.) Los datos de desembarque fueron proporcionados por la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO, FishStatJ, 2016) y los viajes de pesca fueron proporcionados por IMARPE para todos los puertos industriales a lo largo de la costa peruana, desde 1972 hasta el 2012.

2.3.4 ANÁLISIS DE DATOS

Para explorar los efectos del IOP, RIS3 y la pesquería de anchoveta en la biomasa de medusas, un modelo aditivo generalizado (GAM; Hastie y Tibshirani 1986) fue

¹Department of Marine, Earth & Atmospheric Sciences, 1125 Jordan Hall, North Carolina State University, Raleigh, NC 27695-8208, USA. dan_kamykowski@ncsu.edu

implementado. Se incluyó información desde 1972 hasta el 2009, siendo el período cubierto por todas las series de tiempo empleadas. Los modelos GAM describen robustamente las correlaciones no lineales que pueden existir entre las pesquerías y su ambiente (Brander, 1994; Bigelow et al., 1999; Venables y Dichmont, 2004), los cuales han sido previamente usados para modelar la abundancia de medusas en relación con el clima (Brodeur et al., 2008; Eriksen et al., 2012; Decker et al., 2013).

Los análisis GAM son relativamente robustos ante los efectos de auto-correlaciones (Segurado et al., 2006). Sin embargo, para poder asegurar la validez de los supuestos del modelo, la presencia de las auto-correlaciones en la serie de tiempo de medusas fue probada a través de la prueba Durbin-Watson (DW). Las auto-correlaciones de primer orden no estuvieron presentes ($DW = 1.767$, $p = 0.185$), por lo que no se elaboraron modelos que tomaban en cuenta la auto-correlación. La distribución subyacente de probabilidad empleada fue seleccionada utilizando el criterio de información de Akaike (AIC) de acuerdo con Burnham y Anderson (2002) y aplicado por Damalas et al., (2007). Se empleó la distribución de probabilidad del modelo con el mayor peso del factor Akaike. Una constante de 1 fue añadida como la variable respuesta (Biomasa de medusas) para permitir la transformación de los datos para modelos logarítmicos (Lo et al., 1992; Mitchell et al., 2014), y se estableció el parámetro "gamma" de la función GAM en 1.4 (Wood 2006) para reducir el sobreajuste. El modelo completo empleado adopta la siguiente forma:

$$(Medusa - Biomasa + 1) \sim s(RIS3) + s(IOP) + s(desembarques anchoveta) \quad (4)$$

Nosotros utilizamos perfiles de regresión cúbica con un componente de contracción (Wood, 2006; Decker et al., 2013; Photopoulou et al., 2014), este tipo de análisis forma parte de los “modelos aditivos generalizados” que son una extensión de los modelos lineales que incluyen la sumas de las funciones no lineales de las co-variables. Para representar los posibles efectos no lineales en los predictores debido a su mayor estabilidad (Venables y Dichmont 2004). Fueron estimados parámetros de homogeneidad por la validación cruzada

generalizada (GCV), los cuales se han empleado con anterioridad (Brodeur et al., 2008, Eriksen et al., 2012; Decker et al., 2013). Dada la longitud de la serie de datos, el número de nudos de parámetros (k) se limitó a 4 para evitar la homogeneidad (Brodeur et al., 2008, Decker et al., 2013). Las covariables se consideraron estadísticamente insignificantes a valores de $p > 0,05$. Se empleó el paquete “mgcv” del software libre R (R Development Core Team, versión 3.1.1, 2014, USA) para los análisis estadísticos. Se realizó un análisis comparativo adicional entre los eventos ENOS de 1982-83 y 1997-98 para poder observar la respuesta de las medusas durante eventos ENOS dentro de un régimen cálido y frío, respectivamente.

2.4 RESULTADOS

La serie de tiempo de medusas mostró dos periodos de altas abundancias (Fig. II.2A). Durante el primer periodo (1972-1989) estas mostraron alta variabilidad, con rangos desde cero hasta valores medios de $12 \text{ kg } 1000\text{m}^{-3}$. Una dramática disminución se inició a comienzos del segundo periodo (1989) y las medusas fueron extremadamente escasas o ausentes por los próximos 20 años, sin embargo, un pequeño incremento ocurrió al final de la serie (2009-2014). Este patrón de dos periodos diferenciados coincide con fluctuaciones inter-decadales cálido – frías conocidas como los regímenes El Viejo y La Vieja (Fig. II.2D) respectivamente. Ambos regímenes son visualizados claramente en el RIS3, que muestra un régimen positivo ente el comienzo y mitad de los años 1970s hasta el comienzo de los 1990s, luego un régimen negativo conocido como La Vieja entre los años 1990s y 2000s. Este mismo patrón de dos periodos diferenciados es evidenciado en los desembarques de anchoveta y los viajes de pesca, presentando valores más bajos durante el régimen cálido El Viejo (1970s-1980s), caracterizado por valores positivos del RIS3; y un incremento en los desembarques de anchoveta durante el régimen La Vieja (1990s-2000s) caracterizado por valores negativos del RIS3.

Los picos de altas abundancias de *C. plocamia* durante el régimen El Viejo estuvieron fuertemente relacionados a fenómenos El Niño (EN) o a calentamientos locales (WE) (Fig. II.2C). Cinco eventos EN pudieron ser detectados por el IOP (Fig. II.2C): dos eventos

extraordinarios en 1982-83 (IOP = +13.2) y 1997-98 (IOP = +10.8), y tres fuertes en 1972 (IOP = +2.5); 1987 (IOP = +3.4); y 1991-93 (IOP = +4.9). Adicionalmente cuatro WE ocurrieron en 1976 (IOP = +2.0); 1979 (IOP = +0.4); 1993 (IOP = +1.1); y 2012 (IOP = +0.1). Sin embargo, los valores anualizados del IOP en 1976 (un año con altas abundancias de medusas) no fueron extremos, pero las anomalías durante algunos meses fueron bastante altas (+2.6 junio; +3.1 Julio; +3.3 agosto). Las abundancias de medusas se incrementaron notablemente durante los fuertes EN de 1982-83 y 1986-87 y el WE de 1976, con valores anuales promedio de estaciones positivas (no considerando los ceros) que alcanzaron valores de 5.7, 12.4 y 5.6 kg 1000m⁻³ respectivamente. Durante todo el régimen de La Vieja, no se apreció ningún pico de grandes abundancias de medusas, inclusive durante los fuertes eventos EN ni durante los WE (e. g., 1991-92 y 1997-98).

2.4.1 MODELADO GAM

Nosotros elegimos la distribución gamma con la función de enlace inverso después de comparar la información de pesos de Akaike (W_i) y los radios de evidencia (ER) de todos los modelos candidatos (Tabla II.1). Esta distribución ha sido previamente seleccionada para modelar la biología de la pesquería basada en la reducción de los valores generalizados de validación cruzada (GCV). (Flores et al., 2015). El modelamiento GAM indicó que los desembarques de la pesquería de anchoveta no fueron un predictor significativo de la biomasa de medusas (valor $p > 0.05$) por lo que fueron excluidos de análisis posteriores (Tabla II.2). El RIS3 y IOP fueron ambos predictores significativos de la biomasa de medusas entre 1972 y 2009 ($p < 0.05$). Después del diagnóstico (Wood 2006), el modelo tubo un ajuste relativamente bueno, empleando una homogeneidad detectada a través de la función "gam.check" dentro del paquete "mgcv" (Pointin Payne 2014).

Los modelados GAM se trazaron, y se analizaron las tendencias visualmente (Fig. II.3). Para mantener la identificabilidad en el modelo las funciones se promediaron a 0 (Wood y Augustin 2002). Como la función inversa interactúa con los predictores (x_1, \dots, x_k) tal como $g(\mu_i) = 1 / \mu_i$, donde $\mu(x)$ es la media de la distribución gamma, la homogenización GAM de las variables explicativas indican que la biomasa de las medusas aumenta cuando el RIS3 y el IOP se incrementa, y en el caso en el caso de IOP, se produce una meseta asintótica

después de que alcanza un valor de 5. Los índices RIS3 e IOP se escalan de manera positiva (por ejemplo cálidos) y negativos (por ejemplo fríos) las anomalías climáticas están por encima y por debajo de 0 respectivamente. Así, la biomasa de las medusas aumentó durante el régimen inter-decadal cálido (por ejemplo El Viejo y EN, respectivamente). Estos resultados sugieren que la biomasa de medusas está positivamente correlacionada con las variables climáticas incluidas en el modelo.

2.5 DISCUSION

2.5.1 VISIÓN GENERAL

Las oscilaciones de *C. plocamia* en el ENCH parecen responder mejor a variables ambientales (IOP, RIS3) que a la presión pesquera (desembarques de anchoveta y viajes de pesca) (Fig.II.2C y D). A escalas decadales, la alta abundancia de medusas en los años 1970s y 1980s coinciden con valores positivos de la fase RIS3. El cambio de régimen ocurre al comienzo de los años 1990s, donde se inicia el periodo de pobres o nulas abundancias de medusas (1990s–2000s) caracterizado por valores negativos de RIS3. Los patrones de medusas coinciden con cambios de régimen a nivel inter-decadal en la región, caracterizados por una fase cálida con dominancia de sardina llamada El Viejo y una fase fría con dominancia de anchoveta denominada La Vieja (Chávez et al., 2003). A escalas más pequeñas y dentro del régimen El Viejo, las fluctuaciones de medusas fueron relacionadas con ciclos ENOS con altas abundancias durante episodios EN y WE. Un moderado incremento en las abundancias de medusas fue observado al final de la serie de tiempo (2009-2014).

2.5.2 ESCALA INTER-DECADAL

Las poblaciones de medusas exhiben típicamente variaciones extraordinarias. Una reciente investigación a nivel global, mostró que las poblaciones de medusas varían con una periodicidad aproximada de unos 20 años (Condon et al., 2013). En el mar Mediterráneo, la bahía de Chesapeake y el Mar de Bering, las largas series de tiempo muestran que las poblaciones de medusas fluctúan en conjunto con factores climáticos (Goy et al., 1989; Cargo

y King, 1990; Brodeur et al., 2008). Las explicaciones ofrecidas para entender estas fluctuaciones incluyen respuestas a oscilaciones climáticas y océano-atmósfera (Stenseth y Mysterud, 2002; Robinson y Graham, 2013), o ciclos de vida intrínsecos y procesos poblacionales (Goy et al., 1989; Purcell et al., 2007).

En el Océano Pacífico, el clima y la productividad de ecosistemas neríticos y oceánicos han variado por periodos de unos ~50 años. A mediados de los 1970s, el Pacífico cambió de un régimen frío dominado por la Anchoqueta (La Vieja) a un régimen cálido dominado por la Sardina (El Viejo). Un retorno a un periodo dominado nuevamente por la Anchoqueta ocurrió a mediados de los años 1990s. El ENCH es la región en la cual EN y la variabilidad climática en términos generales es más notoria (Chávez et al., 2003; 2008). Los ritmos ambientales naturales afectan distintos componentes biológicos del ecosistema, como el fitoplancton, zooplancton y los pequeños peces pelágicos (Alheit y Niquen 2004; Ayon et al., 2008). Las altas abundancias de medusas ocurrieron dentro del régimen El Viejo (cálido dominado por la sardina) desde 1975 hasta finales de los años 1980s, y las bajas o nulas abundancias de medusas se extendieron a lo largo del régimen La Vieja (frío y dominado por anchoqueta) que comenzó a comienzos de los 1990s. Pero los patrones temporales de medusas muestran también una alta frecuencia de variación dentro del régimen El Viejo.

2.5.3 ESCALA INTER-ANUAL.

Una combinación de condiciones ambientales (por ejemplo TSM, salinidad, disponibilidad de luz, corrientes y mezcla en la columna de agua) y atmosféricas (por ejemplo patrones de vientos, presión atmosférica) puede beneficiar a las medusas bajo ciertas circunstancias (Purcell, 2005; Purcell et al., 2007; Brodeur et al., 2008; Gibbons y Richardson, 2009). Las medusas Scyphozoa en varios ecosistemas muestran altas abundancias durante años cálidos, como es el caso de *Cyanea capillata* y *Aurelia aurita* en el mar de Barents (Ericksen et al., 2012), así como en la región noroeste del mar del Norte y en el mar de Irlanda (Lynam et al., 2005). Sin embargo, no hay una regla general que indique que las proliferaciones de medusas sólo ocurren durante años cálidos. En el norte de la corriente de California, las abundancias de *Chrysaora fuscescens* y *Aequorea* Sp. fueron positivamente correlacionadas con primaveras y veranos más bien fríos o con anomalías negativas de la Oscilación Decadal del

Pacífico (PDO) (Lenarz et al., 1995; Suchaman et al., 2012). En el ENCH, las altas abundancias de la medusa *C. plocamia* ocurren durante periodos cálidos (EN y WE) que se desarrollan dentro de regímenes cálidos (El Viejo). Durante el régimen frío La Vieja, las abundancias de medusas son muy bajas o están por debajo de los valores de detección, a pesar de la ocurrencia de dos eventos El Niño (1991-93 y 1997-98; Fig II.2A), mostrando que las condiciones biofísicas asociadas a los eventos El Niño no son suficientes para explicar los picos de abundancia de medusas. La distribución geográfica de *C. plocamia* (incluyendo las costas Pacíficas y Atlánticas del cono sur sudamericano) muestran que esta especie prefiere aguas templadas antes que subtropicales (Mianzan et al., 2014). Consecuentemente, otros factores aparte de la temperatura podrían ser los causantes de sus fluctuaciones en sus tamaños poblacionales.

Se propone un esquema de la variabilidad inter e intra anual en el ENCH, en donde se muestran tres escenarios: A) Fuerte afloramiento durante años neutrales o “La Niña”, típico periodo frío caracterizado por una alta disponibilidad de nutrientes, fuertes vientos costeros, turbulencia y buena capa de mezcla en la columna de agua, buenas concentraciones de diatomeas y dinoflagelados y poca cantidad de organismos micro-gelatinosos y zooplancton pequeño, lo que termina produciendo muy poca cantidad de *C. plocamia* (Fig. II.5A). B) Periodo cálido “El Niño”, caracterizado por un prolongado hundimiento de la termoclina que impide el afloramiento de aguas frías del fondo ricas en nutrientes, vientos muy débiles, lo que produce poca de mezcla y una con una alta estratificación de la columna de agua, lo que produce el hundimiento de las diatomeas, reduciéndose drásticamente sus abundancias, solo los organismos con motilidad propia como los flagelados dominan, produciéndose zooplancton pequeño y organismos micro-gelatinosos, lo que termina produciendo grandes abundancias de *C. plocamia* (Fig. II.5B). C) Bajo afloramiento, generalmente durante periodos neutrales, caracterizados por una baja disponibilidad de nutrientes, se produce una relajación local del afloramiento, con la consecuente poca mezcla en la columna de agua con dominancia de flagelados y dinoflagelados, no se sabe aún cual sería el efecto de estas condiciones en la producción de *C. plocamia* (Fig. II.5C).

2.5.4 EVENTOS EL NIÑO DURANTE EL VIEJO Y LA VIEJA

Las series de tiempo de abundancias de *C. plocamia* muestran que estas se incrementaron sólo durante eventos EN o WE ocurridos dentro del régimen El Viejo. La Tabla II.3 muestra una comparación entre los fenómenos EN extraordinarios que ocurrieron dentro del régimen El Viejo (EN 1982-83) y La Vieja (EN 1997-98) basados en la revisión de literatura. Ambos fenómenos EN tienen una similar influencia en la oceanografía física (Mc Phaden et al., 2011), la misma profundidad de la zona del mínimo de oxígeno (Gutiérrez et al., 2011) y la misma composición fitoplanctónica (Ochoa et al., 1985; Sánchez et al., 2000); sin embargo, la composición zooplanctónica fue dominada por diferentes grupos. Durante el evento EN 1982-83, los organismos dominantes fueron los doliólidos, sifonóforos, hidromedusas y apendicularias (Santander y Carrasco, 1985; Carrasco y Santander, 1987), todos estos pertenecientes al zooplancton gelatinoso. Por el contrario, durante EN 1997-98, la composición zooplanctónica estuvo dominada principalmente por copépodos y los organismos del zooplancton gelatinoso estuvieron presentes pero a densidades bastante bajas (Bonicelli, 2008). Debido a que las especies de medusas que pertenecen al género *Chrysaora* aparentemente prefieren alimentarse de presas gelatinosas (Brodeur et al., 2002., Purcell y Decker, 2005; Suchman et al., 2008), podría explicarse de esta manera, al menos en parte, las diferencias en las abundancias de medusas entre dos eventos EN ocurridos unos durante el régimen El Viejo y el otro durante el régimen La Vieja.

Durante EN 1982-83, las densidades de organismos bentónicos fueron seis veces mayores que durante EN 1997-98 (Tarazona et al., 1985). Condiciones favorables en el bentos podrían haber incentivado la abundancia de pólipos y la producción de ephyras, incrementándose notablemente los efectos de la creciente competencia por espacio y alimento. Finalmente, durante EN 1982-83, las anomalías positivas de TSM, de naturaleza cálida, empezaron a aparecer tan temprano como mayo de 1982 (con una anticipación de 8 meses antes del florecimiento poblacional extraordinario de medusas), donde las proliferaciones pueden ser masivas (Fig. II.4). Contrariamente durante EN 1997-98 las anomalías positivas de TSM ocurrieron tan tarde como en Octubre 1997 (con solo una anticipación de tres meses al pico

de calentamiento del evento), por lo que las plánulas y los pólipos podrían tener más tiempo para asentarse y desarrollarse en el evento EN 1982-83.

2.5.5 ECOLOGÍA DE LOS PÓLIPOS

C. plocamia tiene un ciclo de vida metagenético, los pólipos han sido obtenidos en el laboratorio (Morandini et al., 2013; Riascos et al., 2013) pero estos aún no han sido encontrados en la naturaleza, debido principalmente a su pequeño tamaño. Con el objetivo de entender las fluctuaciones en las abundancias de medusas, es esencial investigar el rol de los pólipos en el bentos en la formación de proliferaciones de medusas, así como la respuesta de los pólipos ante la variabilidad climática (Prieto et al., 2010; Lucas et al., 2012); sin embargo, no se conoce mucho acerca de la estrategia reproductiva y ecología de los pólipos (Arai, 2009; Lucas, 2012). Se conoce que la comunidad bentónica en el ENCH es afectada por la variabilidad de la temperatura del mar y la zona del mínimo de oxígeno (ZMO). El bentos eucarionte comparte el lecho marino con una importante componente prokariote, una bacteria filamentosa (localmente conocida como espagueti) correspondiente al género *Thioploca* (Gutierrez et al., 2008). Durante años neutrales, el oxígeno cercano al lecho marino raramente excede los 0.5 ml/lit (Arntz y Fahrbach, 1996; Tarazona et al., 1996) formándose una capa o alfombra de estas bacterias con una densidad de aproximadamente 1 kg (peso húmedo) por m² (Gallardo, 1977; Arntz et al, 1991; Schulz et al, 1996).

Durante años El Niño, el oxígeno cercano al lecho marino se incrementa a más de 3.5 ml/L y los organismos macrobentónicos muestran un drástico incremento de sus densidades en zonas costeras, mientras que *Thioploca* exhibe paralelamente una disminución en sus abundancias. El asentamiento de las plánulas de *Chrysaora plocamia* y el desarrollo de sus pólipos podría ser más exitoso durante periodos cálidos debido a la reducción de *Thioploca*. Si este fuera el caso, los pólipos de *C. plocamia* en el ENCH podrían presentar una respuesta contraria a lo que sucede con otras especies de medusas en otros ecosistemas, dado que durante condiciones hipóxicas los pólipos suelen tomar ventaja de la disminución general de otras especies bentónicas, proliferando debido a la reducción de la competencia espacial (Condon et al., 2001; Ishii et al., 2008). Sin embargo la presencia de *Thioploca* per se no sería el único factor, podría ser también la mayor o menor presencia de sustratos naturales

duros como valvas de pelecípodos o piedras. Inclusive también de sustratos duros productos de la contaminación ambiental como plástico o vidrio, donde también hay fuertes tasas de asentamiento de plánulas de medusas scyphozoas (Holst y Jarms, 2007). Una hipótesis alternativa es la intrusión de Aguas Subtropicales Superficiales (ASS) durante los años cálidos, lo que se refleja en un mayor incremento de las salinidades y niveles de oxígeno, lo cual podría disparar la reproducción de los pólipos. En efecto, las altas salinidades inducen mayores producciones de efiras debido a la mayor cantidad de discos en la estróbila en *Aurelia aurita* y *Cyanea capillata* (Holst y Jarms, 2010), y a su vez mayores cantidades de efiras en *C. capillata* son producidas a altas concentraciones de oxígeno (Condon et al., 2001). Se ha demostrado además que la hipoxia estacional aumenta la supervivencia y éxito de los pólipos en el norte del Golfo de México (Miller y Graham, 2012).

Condiciones favorables para los pólipos podrían incentivar la estrobilación en muchas especies de medusas (Purcell, 2007; Boero et al., 2008; Purcell et al., 2009; Holst, 2012), lo que podría producir grandes abundancias de medusas. Sin embargo, la información con respecto a los efectos de la variabilidad medio ambiental en la reproducción asexual de las medusas es escasa, un trabajo reciente sugiere que algunas medusas producen una serie de cohortes durante la fase de medusa, lo que sugeriría una producción continua de efiras por parte de los pólipos (Ceh et al., 2015). Sin embargo esta teoría ha sido fuertemente cuestionada por varios expertos en la materia, que sostienen que el estudio en mención presenta varias malinterpretaciones e imprecisiones (Morandini et al., 2016).

2.5.6 FACTOR PESCA

La presión pesquera parece no tener las mismas consecuencias para las medusas en el ENCH que en otros ecosistemas sujetos a una fuerte sobrepesca (Fig. II.2B), tal como lo evidencia el modelaje GAM. Los desembarques y el número de viajes anualizados en la pesquería industrial se incrementaron por un factor de 3 en las últimas dos décadas (1990s y 2000s), un periodo de total ausencia de medusas. Contrariamente, durante el período de mayor abundancia de medusas, en las décadas de 1970s y 1980s se caracterizó por una baja presión pesquera. Estos hallazgos contrastan con las relaciones entre las proliferaciones de las medusas y el incremento de la presión pesquera en otras regiones del mundo. Se ha sugerido

que las perturbaciones a gran escala en la red trófica causadas por la sobrepesca incrementarían las poblaciones de medusas a través de la reducción de competidores y depredadores tope (Richardson et al., 2009). Por ejemplo, en la corriente de Benguela se ha sugerido que las medusas sobrepasan largamente las abundancias de peces pelágicos como consecuencia de la sobrepesca (Lynam et al., 2006; Roux et al., 2013). Peces pelágicos dominantes como la sardina (*Sardinops sagax*) fueron sustituidos por los gobios pelágicos (*Sufflogobius bibarbatus*) y las medusas (*Chrysaora fulgida* y *Aequorea forskalea*) (Flynn et al., 2012). El incremento de *Aurelia aurita*, *Cyanea nozakii* y *Nemopilema nomurai* en aguas costeras chinas ha sido también atribuido a la sobrepesca, entre otros factores (Dong et al., 2010). Proliferaciones masivas de *Aurelia aurita* y *Cyanea capillata* en el Mar del Norte se produjeron tras el colapso de los stocks de arenque (Lynam et al., 2005). Cascadas tróficas y proliferaciones masivas de medusas en el Mar Negro, también han sido atribuidas a la sobrepesca (Daskalov y Mamedov 2007). Mientras que los aumentos en la abundancia de medusas son atribuidos a la sobrepesca en varios ecosistemas (Bakun y Weeks 2006; Lynam et al., 2006; Richardson et al., 2009; Utne-Palm et al., 2010; Jensen et al., 2012), no parece ser el caso para el ENCH, donde el factor climático y la variabilidad oceanográfica parecerían controlar la abundancia de medusas, tal como se ha demostrado también en otros ecosistemas como en el Mar de Irlanda (Lynam et al., 2011), Mar de Bering (Decker et al., 2013) y Hawái (Chiaverano et al., 2013). Nuestros resultados sugieren que factores climáticos, en vez del factor pesquero, están produciendo cambios en la estructura trófica que estaría impulsando una mayor abundancia de medusas en el ENCH.

2.5.7 DISPONIBILIDAD ALIMENTICIA

Las poblaciones de medusas pueden ser reguladas por procesos originados desde abajo en la cadena trófica (procesos “bottom up”) (West et al., 2009; Purcell, 2012:), de modo tal que las fluctuaciones poblacionales de las medusas estarían relacionadas a una mayor productividad a escalas de tiempo relevantes para sus ciclos de producción anual (Condon et al., 2013). Las medusas scyphozoas se pueden alimentar de un amplio rango de presas dentro del zooplankton, lo que incluye copépodos, otros taxones gelatinosos, meroplancton y huevos de peces (Suchman et al., 2008). Un estudio relativamente reciente muestra que los huevos

de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) y los copépodos forman parte del 90% de la dieta de *C. plocamia* en el norte de Chile (Riascos et al., 2014), sin embargo, este estudio fue realizado durante un periodo frío dentro del régimen frío La Vieja (noviembre 2010 a marzo 2011), consecuentemente, estos resultados no son representativos de la dieta de *C. plocamia* durante periodos de grandes abundancias que ocurrieron durante el régimen El Viejo. Adicionalmente, también se conoce que otras especies del género *Chrysaora* prefieren alimentarse de presas gelatinosas como *C. quinhecirrha* en la Bahía de Chesapeake (Purcell y Decker, 2005; Costello et al., 2012); *C. fuscescens* en el Pacífico Norte (Suchman et al., 2008); y *C. melanaster* en el mar de Bering (Brodeur et al., 2002). Se podría especular que *C. plocamia* durante las proliferaciones masivas de 1970s y 1980s podría haber consumido grandes cantidades de presas que podrían ser una combinación de zooplancton pequeño, huevos de peces y micro-gelatina.

Existe evidencia de cambios en la cadena alimentaria pelágica del ENCH asociados a fluctuaciones ambientales, las cuales han sido hipotetizadas en base a los cambios observados en el Régimen Indicador de Especies (RIS3) (por ejemplo sardinas y anchovetas) (Ayón et al., 2011). Durante periodos cálidos (por ejemplo EN y El Viejo) existe una dominancia de dinoflagelados, flagelados heterotróficos y zooplancton pequeño (Ochoa et al., 2010; Ayón et al., 2010), esto como consecuencia de una menor productividad en el ecosistema (Bertrand et al., 2004). Por el contrario, la alta productividad durante años neutrales o durante regímenes fríos promueven la dominancia de diatomeas grandes y crustáceos de tamaño considerable como los eufáusidos (Ochoa et al., 2010; Ayón et al., 2011). La información sobre macro zooplancton gelatinoso en el ENCH es escasa, sin embargo, un muestreo que se realizó en enero 1997 demostró la presencia de pequeños organismos gelatinosos, como los sifonóforos, tunicados y ctenóforos (Pages et al., 2001), el zooplancton gelatinoso no fue considerado en algunas series de tiempo como en Ayón et al. (2011).

2.6 CONCLUSIONES

La fluctuación poblacional de *C. plocamia* en el ENCH estuvo altamente correlacionada con procesos EN y WE ocurridos durante el régimen cálido El Viejo, pero no así con los desembarques de anchoveta. La TSM por si misma parece no ser suficiente para explicar estas fluctuaciones, debido a que durante fuertes eventos EN dentro del régimen La Vieja, las medusas fueron escasas o nulas. Asimismo, desde un punto de vista biogeográfico *C. plocamia* parece preferir aguas templadas subtropicales que aguas cálidas tropicales. El ENCH es uno de los ecosistemas de afloramiento sujetos a una fuerte presión pesquera a nivel mundial, que soportan pesquerías pelágicas, teniendo a la anchoveta como su principal recurso. A pesar de la intensidad del esfuerzo pesquero, las bajas abundancia de medusas nos permite rechazar la hipótesis general de que el incremento de medusas podría ser consecuencia de la sobrepesca. Nosotros proponemos un modelo conceptual (Fig. II.5) donde la variabilidad climática y disponibilidad alimentaria actúan sinérgicamente, de esta manera producen la observada variabilidad en las poblaciones de medusas en el ENCH. Los grandes picos en sus abundancias durante el régimen El Viejo podrían ser explicados por la dominancia de zooplancton gelatinoso (teóricamente el alimento preferido), condiciones favorables para los pólipos en el bentos y un periodo más prolongado de intrusión de aguas cálidas durante fenómenos EN, los cuales dan mayor tiempo para el asentamiento de las plánulas y el desarrollo de los pólipos. Finalmente, la tendencia del incremento de las abundancias de medusas al final de la serie de tiempo (2009-14) podría ser un indicativo que estemos a puertas de un nuevo cambio de régimen.

2.7 REFERENCIAS

Alheit, J., M. Niquen. 2004. Regime shifts in the Humboldt Current ecosystem. *Progress in Oceanography*, 60: 201–222.

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

Arai, M. N. 2009. The potential importance of podocysts to the formation of scyphozoan blooms: A review. *Hydrobiologia*, 616: 241–246.

Arntz, W. E., Tarazona, J., Gallard, V. A., Flores, L. A., Salzwedel, H. 1991. Benthos communities in oxygen deficient shelf and upper slope areas of the Peruvian and Chilean Pacific coast, and changes caused by El Niño, in: *Modern and Ancient Continental Shelf Anoxia*, In: Tyson, R. V., and Pearson, T. H. *Geological Society Special Publication*, 58: 131–154.

Arntz, W. E., E. Fahrbach. 1996. *El Niño Experimento Climático de la Naturaleza*. Fondo de Cultura Económica, México, D.F. 312pp.

Ayón, P., Swartzman, G., Bertrand, A., Gutiérrez, M., Bertrand, S. 2008. Zooplankton and forage fish species off Peru: large-scale bottom-up forcing and local-scale depletion. *Progress in Oceanography*, 79: 208–214.

Ayón, P., Swartzman, G., Espinoza, P., Bertran, A. 2011. Long-term changes in zooplankton size distribution in the Peruvian Humboldt Current System: conditions favoring sardine or anchovy. *Marine Ecology Progress Series*, 422: 211–222.

Bakun, A. 1998. Ocean triads and radical interdecadal variation: bane and boon to scientific fisheries management. In: Pitcher, T., Haert, P. J., and Paula, D. (eds). *Reinventing fisheries management*. Springer, Dordrecht, pp 331–358.

Bakun, A., Weeks, S. J. 2006. Adverse feedback sequences in exploited marine systems: are deliberate interruptive actions warranted? *Fish and Fisheries*, 7: 316–333.

Bakun, A., Field, D., Redondo-Rodriguez, A., Weeks, S. 2010. Greenhouse gas, upwelling-favorable winds, and the future of coastal ocean upwelling ecosystems. *Global Change Biology*, 16: 1213–1228.

Bayha, M. K., Graham, W. M. 2014 Nonindigenous Marine Jellyfish: Invasiveness, Invasibility, and Impacts in Pitt K. A. and Lucas, C. H. (eds). *Jellyfish blooms*. Springer, Dordrecht, pp 45–77.

Bertrand, A., Segura, M., Gutiérrez, M., Vásquez, L. 2004. From small-scale habitat loopholes to decadal cycles: a habitat-based hypothesis explaining fluctuation in pelagic fish populations off Peru. *Fish and Fisheries*, 5: 296–316.

Bigelow, K. A., Boggs, C. H., He, X. 1999. Environmental effects on swordfish and blue shark catch rates in the US North Pacific longline fishery. *Fisheries Oceanography*, 8: 178–198.

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

Bonicelli, 2008. Distribución espacial, composición específica y abundancia del zooplancton en la costa peruana durante los años 1996 y 1998. Tesis Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima. Perú.

Brodeur, R., Sugisaki, D. H., Hunt, G. L. 2002. Increases in jellyfish biomass in the Bering Sea: implications for the ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 233: 89–103.

Brodeur, R. D., Decker, M. B., Ciannelli, L., Purcell, J. E., Bond, N. A., Stabeno, P. J., Acuna, E., Hunt, G. L. Jr. 2008. The rise and fall of jellyfish in the Bering Sea in relation to climate regime shifts. *Progress in Oceanography*, 77: 103–111.

Brotz, L., Cheung, W. W. L., Kleisner, K., Pakhomov, E., Pauly, D. 2012. Increasing jellyfish populations: trends in Large Marine Ecosystems. *Hydrobiologia*, 690: 3–20.

Burnham, K. P., Anderson, D. R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information theoretic approach, 2nd edn. Springer, New York

Cargo, D. G., King, D. R. 1990. Forecasting the abundance of the sea nettle, *Chrysaora quinquecirrha*, in the Chesapeake Bay. *Estuaries*, 13: 486–491.

Carrasco and Santander, 1987. The El Niño Event and its influence on the zooplankton off Peru, *Journal of Geophysical Research*, 92: 14,405–14,410.

Ceh, J., Gonzalez, J. E., Pacheco, A. S., Riascos, J. M. 2015. The elusive life cycle of scyphozoan jellyfish: metagenesis revisited. *Scientific Reports*, 5: 12037.

Chavez, F. P., Strutton, P. G., Friederich, G. E., Feely, R. A., Feldman, G. C., Foley, D. G., McPhaden, M. J. 1999. Biological and chemical response of the Equatorial Pacific Ocean to the 1997-98 El Niño. *Science*, 286: 2126–2131.

Chavez, F. P., Ryan, J., Lluch-Cota, S. E., Niquen, M. 2003. From Anchovies to Sardines and Back: Multidecadal Change in the Pacific Ocean. *Science*, 299: 217–221.

Chavez, F. P., Bertrand, A., Guevara-Carrasco, R., Soler, P., Csirke, J. 2008. The Northern Humboldt Current System: Brief history, present status and a view towards the future. *Progress in Oceanography*, 79: 95–105.

Chavez, F. P., Messié, M. 2009. A comparison of eastern boundary upwelling ecosystems. *Progress in Oceanography*, 83: 80–96.

Chiaverano, L. M., Holland, B. S., Crow, G. L., Blair, L., Yanagihara, A. A. 2013. Long-term fluctuations in circalunar beach aggregations of the box jellyfish *Alatina moseri* in Hawaii, with links to environmental variability. PLoS One, 8: e77039.

Condon, R. H., Decker, M. B., Purcell, J. E. 2001. Effects of low dissolved oxygen on survival and asexual reproduction of scyphozoan polyps (*Chrysaora quinquecirrha*). Hydrobiologia, 451: 89–95.

Condon, R. H., Duarte, C. M., Pitt, K. A., Robinson, K. L., Lucas, C. H., Sutherland, K. R., Mianzan, W. M., Bogeberg, M., Purcell, J. E., Decker, M. B., Uye, S., Madin, L. P., Brodeur, R. D., Haddock, S. H., Malej, A., Parry, G. D., Eriksen, E., Quiñones, J., Acha, M., Harvey, M., Arthur, J. M., Graham, W. M. 2013. Recurrent Jellyfish Blooms are a Consequence of Global Oscillations, Proceedings of the National Academy of Sciences, 110: 1000–1005.

Costello J. H., Bayha, K. M., Mianzan, H. W., Shiganova, T. A., Purcell, J. A. 2012. Transitions of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) from a native to an exotic species: a review. Hydrobiologia, 690: 21–46.

Cury, P., Bakun, A., Crawford, R. J. M., Jarre, A., Quiñones, R. A., Shannon, J. L., Verheye, H. M. 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in 'wasp-waist' ecosystems. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil 57: 603–618.

Damalas, D., Megalofonou, P., Apostolopoulou, M. 2007. Environmental, spatial, temporal and operational effects on swordfish (*Xiphias gladius*) catch rates of eastern Mediterranean Sea longline fisheries. Fisheries Research, 84: 233–246.

Daskalov, G., Mamedov, E. 2007. Integrated fisheries assessment and possible causes for the collapse of anchovy kilka in the Caspian Sea. ICES Journal of Marine Science. 64: 503–511.

Daskalov, G., Grishin, A. N., Rodionov, S., Mihneva, V. 2007. Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts. *Proceedings of the National Academy of Science*, 104: 10518–10523.

Decker, M. B., Liu, H., Ciannelli, L., Ladd, C., Cheng, W., Chan, K. S. 2013. Linking changes in eastern Bering Sea jellyfish populations to environmental factors via nonlinear time series models. *Marine Ecology Progress Series*, 494: 179–189.

Decker, M. B., Cieciel, K., Zavolokin, A., Lauth, R., Brodeur, R. D., Coyle, K. O. 2014. Population fluctuations of jellyfish in the Bering Sea and their ecological role in this productive shelf ecosystem. In: Pitt, K. A., Lucas, C. H. (eds) *Jellyfish blooms*. Springer, Dordrecht, pp 153–183.

Dong, Z., Liu, D., Keesing, J. K. 2010. Jellyfish blooms in China: dominant species, causes and consequences. *Marine Pollution Bulletin*, 60: 954–963.

Duarte, C. M., Pitt, K. A., Lucas, C. H., Purcell, J. E., Uye, S., Robinson, K., Brotz, L., Decker, M. B., Sutherland, K. R., Malej, A., Madin, L., Mianzan, H., Gili, J. M., Fuentes, V., Atienza, D., Pagés, F., Breitburg, D., Malek, J., Graham, W. M., Condon, R. H. 2012. Is global ocean sprawl a cause of jellyfish blooms? *Frontiers in Ecology and Environment* 11: 91–97.

Eriksen, E., Prozorkevich, D., Trofimov, A., Howel, D. 2012. Biomass of scyphozoan jellyfish, and its spatial association with 0-group fish in the Barents Sea. *PLoS One*, 7: e33050.

FAO FishStatJ, 2016. Fisheries and aquaculture software. FishStatJ - software for fishery statistical time series. In: FAO Fisheries and Aquaculture Department [online]. Rome. Updated 21 July 2016. [Cited 5 April 2018]. <http://www.fao.org/fishery/>

Flores, A., Wiff, R., Diaz, E. 2015. Using the gonadosomatic index to estimate the maturity ogive: application to Chilean hake (*Merluccius gayi gayi*). ICES Journal of Marine Science 72: 508–514.

Flynn, B. A., Richardson, A. J., Brierley, A. S., Boyer, C. D., Axelsen, B. E., Scott, L., Moroff, N. E., Kainge, P. I., Tjizoo, B. M., Gibbons, M. J. 2012. Temporal and spatial patterns in the abundance of jellyfish in the northern Benguela upwelling ecosystem and their link to thwarted pelagic fishery recovery. African Journal of Marine Science, 34: 131–146.

Freon, P., Bouchon, M., Mullon, C., Garcia, C., Niquen, M. 2008. Interdecadal variability of anchoveta abundance and overcapacity of the fishery in Peru, Progress in Oceanography, 79: 401–412.

Gallardo, V. A. 1977. Large benthic microbial communities in sulphide biota under Peru-Chile Subsurface Countercurrent, Nature, 268: 331–332.

Gibbons, M. J., Richardson, A. J. 2009. Patterns of pelagic cnidarian abundance in the North Atlantic. Hydrobiologia, 616: 51–65.

Goy, J., Morand, P., Etienne, M. 1989. Long-term fluctuations of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphomedusa) in the western Mediterranean Sea. Prediction by climatic variables. Deep-Sea Research, 36: 269–279.

Graham, W. M., Bayha, K. M. 2007. Biological invasions by marine jellyfish. In: Nentwig, W. (Ed.), Biological Invasions: Ecological Studies, vol. 193. Springer- Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 239–255.

Gutiérrez, D., Enríquez, E., Purca, S., Quipúzcoa, L., Marquina, R., Flores, G., Graco, M. 2008. Oxygenation episodes on the continental shelf of central Peru: Remote forcing and benthic ecosystem response. *Progress in Oceanography*, 79: 177–189.

Gutierrez, D., Bertrand, A., Wosnitza-Mendo, C., Dewitte, B., Purca, S., Peña, C., Chaigneau, A., Tam, J., Graco, M., Echevin, V., Grados, C., Freon, P., Guevara-Carrasco, R. Sensibilidad del sistema de afloramiento costero del Perú al cambio climático e implicancias ecológicas, *Revista Peruana Geoatmosférica*, 3: 1–24.

Hastie, T., Tibshirani, R. 1986. Generalized additive models. *Statistical Science*, 1: 297–318.

Holst, S., Jarms, G. 2007. Substrate choice and settlement preferences of planula larvae of five Scyphozoa (Cnidaria) from German Bight, North Sea. *Marine Biology*, 151: 863–871.

Holst, S., Jarms, G. 2010. Effects of low salinity on settlement and strobilation of Scyphozoa (Cnidaria): Is the lion's mane *Cyanea capillata* (L.) able to reproduce in the brackish Baltic Sea? *Hydrobiologia*, 645: 53–68.

Holst, S. 2012. Effects of climate warming on strobilation and ephyra production of North Sea scyphozoan jellyfish. *Hydrobiologia*, 690: 127–140.

Ishii, H., Ohba, T., Kobayashi, T. 2008. Effects of low dissolved oxygen on planula settlement, polyp growth and asexual reproduction of *Aurelia aurita*. *Plankton Benthos Research*, 3: 107–113.

Jaspers, C., Møller, L. F., Kiørboe, T. 2011. Salinity gradient of the Baltic Sea limits the reproduction and population expansion of the newly invaded comb jelly *Mnemiopsis leidyi*. *PLoS One*, 6: e24065.

Jensen, O. P., Branch, A., Hilborn, R. 2012. Marine fisheries as ecological experiments. *Theoretical Ecology*, 5: 3–22.

Kamykowski, D. 2012. 20th century variability of atlantic meridional overturning circulation: Planetary wave influences on world ocean surface phosphate utilization and synchrony of small pelagic fisheries. *Deep Sea Research Part I*, 65: 85–99

Kogovšek, T., Bogunovic, B., Malej, A. 2010. Recurrence of bloom forming scyphomedusae: wavelet analysis of a 200- year time series. *Hydrobiologia*, 645: 81–96.

Lenarz, W. H., Ventresca, D. A., Graham, W. M., Schwing, F. B., Chavez, F. 1995. Explorations of El Niño events and associated biological population dynamics off central California. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigation Report*, 36: 106–119.

Lo, N. C., Jacobson, L. D., Squire, J. L. 1992. Indices of relative abundance from fish spotter data based on delta-lognormal models. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Science* 49: 2515–2526.

Lucas, C. H., Graham, W. M., Widmer, C. 2012. Jellyfish life histories: role of polyps in forming and maintaining scyphomedusa populations. *Advances in Marine Biology* 63: 133–196.

Lynam, C. P., Brierley, A. C., Hay, S. J. 2005. Jellyfish abundance and climate variation: contrasting responses in oceanographically distinct regions of the North Sea, and possible implications for fisheries. *Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom*, 85: 435–450.

Lynam, C. P., Gibbons, M. J., Axelsen, B. E., Sparks, C. A., Cotzee, J., Heywood, B. G., Brierley, A. S. 2006. Jellyfish overtake fish in a heavily fished ecosystem. *Current Biology*, 16: 13R492.

Lynam, C. P., Attrill, J. M., Skogen, M. D. 2010. Climatic and oceanic influences on the abundance of gelatinous zooplankton in the North Sea. *Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom*, 90: 1153–1159.

Lynam, C. P., Lilley, M. K. S., Bastian, T., Doyle, T. K., Beggs, S. E., Hays, G. C. 2011. Have jellyfish in the Irish Sea benefited from climate change and overfishing? *Global Change Biology*, 17: 767–782.

McPhaden, M. J., Lee, T., McClurg, D. 2011. El Niño and its relationship to changing background conditions in the tropical Pacific Ocean. *Geophysical Research Letters*, 38: L15709.

Mianzan, H. W., Cornelius, P. F. S. 1999. Cubomedusae and Scyphomedusae. In: Boltovskoy, D. (ed), *South Atlantic zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden: 513-559.

Mianzan, H., Quiñones, J., Palma, S., Schiariti, A., Acha, M., Robinson, K., Graham, W. M. 2014. *Chrysaora plocamia*: a poorly understood jellyfish from South American Waters. In: Pitt KA, Lucas CH (eds) *Jellyfish blooms*. Springer, Dordrecht, pp 219–236.

Miller, M. E., Graham, W. M. 2012. Environmental evidence that seasonal hypoxia enhances survival and success of jellyfish polyps in the northern Gulf of Mexico. *Journal of Experimental Marine Biology Ecology*, 432: 113–120.

Mitchell, J. D., Collins, K. J., Miller, P.I., Suberg, L. A. 2014. Quantifying the impact of environmental variables upon catch per unit effort of the blue shark *Prionace glauca* in the western English Channel. *Journal of Fish Biology*, 1: 657–670.

Molinero, J. C., Buecher, E., Lucic, D., Malej, A., Miloslavice, M. 2009. Climate and Mediterranean jellyfish: assessing the effect of temperature regimes on jellyfish outbreak dynamics. *Annales Series Historia Naturalis*, 19: 11–18.

Morandini, A. C., Schiariti, A., Stampar, S. N., Maronna, M. M., Straehler-Pohl, I., Marques, A. C. 2016. Succession of generations is still the general paradigm for scyphozoan life cycles. *Bulletin of Marine Science*, 92: 343–351.

Montecinos, A., Purca, S., Pizarro, O. 2003. Interannual to interdecadal sea surface temperature variability along the western coast of South America. *Geophysical Research Letters*, 30: 1570.

Ochoa, N., Rojas de Mendiola, B., Gomez, O. 1985. Identificación del Fenómeno “El Niño” a través de los Organismos Fitoplanctónicos. In: Arntz, W., Landa, A., Tarazona, J. (eds) *El Niño: Su impacto en la Fauna Marina*. Boletín Instituto del Mar del Perú. Volumen Extraordinario, 23–31.

Ochoa, N., Taylor, M. H., Purca, S., Ramos, E. 2010. Intra and interannual variability of nearshore phytoplankton biovolume and community changes in the northern Humboldt Current system. *Journal of Plankton Research*, 32: 843–855.

Pagés, F., Gonzalez, H. E., Ramon, M., Sobarzo, M., Gili, J. M. 2001. Gelatinous zooplankton assemblages associated with water masses in the Humboldt Current System, and potential predatory impact by *Bassia bassensis* (Siphonophora: Calycophorae). *Marine Ecology Progress Series*, 210: 13–24.

Parsons, T. R., Lalli, C. M. 2002. Jellyfish population explosions: revisiting a hypothesis of possible causes. *La Mer*, 40: 111–121.

Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., Torres, F. 1998. Fishing down marine food webs. *Science*, 279: 860–863.

Pennington, J. T., Mahoney, K. L., Kuwahara, V. S., Kolber, D. D., Calienes, R., Chavez, F. P. 2006. Primary production in the eastern tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography*, 69: 285–317.

Photopoulou, T., Fedak, M. A., Thomas, L., Matthiopoulos, J. 2014. Spatial variation in maximum dive depth in gray seals in relation to foraging. *Marine Mammal Science*, 30: 923–938.

Pitt, K. A., Lucas, C. H. (eds) *Jellyfish Blooms*, Springer Science+Business Media Dordrecht 2014.

Pointin, F., Payne, M. R. 2014. A resolution to the blue whiting (*Micromesistius poutassou*) population paradox? *PLoS One*, 9: e106237.

Prieto, L., Astorga, D., Navarro, G., Ruiz, J. 2010. Environmental control of phase transition and polyp survival of a massive outbreaker jellyfish. *PLoS One* 5: e13793.

Purcell, J. E. 1991. A review of cnidarians and ctenophores feeding on competitors in the plankton. In *Coelenterate Biology: recent research on cnidaria and ctenophora*. *Hydrobiologia*, 216: 335–342.

Purcell, J. E. 2003. Predation on zooplankton by large jellyfish, *Aurelia labiata*, *Cyanea capillata* and *Aequorea aequorea*, in Prince William Sound, Alaska. *Marine Ecology Progress Series*, 246: 137–152.

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

Purcell, J. E. 2007. Environmental effects on asexual reproduction rates of the scyphozoan *Aurelia labiata*. *Marine Ecology Progress Series*, 48: 183–196.

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

Purcell, J. E., Arai, M. N. 2001. Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: a review. *Hydrobiologia*, 451: 27–44.

Purcell, J. E., Decker, M. B. 2005. Effects of climate on relative predation by scyphomedusae and ctenophores on copepods in Chesapeake Bay during 1987–2000. *Limnology and Oceanography*, 50: 376–387.

Purcell, J. E., Malej, A., Benović, A. 1999a. Potential links of jellyfish to eutrophication and fisheries. In: *Ecosystems at the land-sea margin: drainage basin to coastal sea*. In: Malone T. C., Malej, A., Harding, Jr. L. W., Smolaka, N., Turner, R. E. (eds). *Coastal Estuarine Studies*, 55: 241–263.

Purcell, J.E., White, J. R., Nemazie, D. A., Wright, D. A. 1999b. Temperature, salinity and food effects on asexual reproduction and abundance of the scyphozoan *Chrysaora quinquecirrha*. *Marine Ecology Progress Series*, 180: 187–196.

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

Purcell, J. E., Hoover, R. A., Schwarck, N. T. 2009. Interannual variation of strobilation by the scyphozoan *Aurelia labiata* in relation to polyp density, temperature, salinity, and light conditions in situ. *Marine Ecology Progress Series*, 375: 139–149.

Quiñones J., 2008. *Chrysaora plocamia* Lesson, 1830 (Cnidaria, Scyphozoa), frente a Pisco, Perú. Informe Instituto del Mar del Peru, 35: 221–230.

Quiñones, J., Carman, V. G., Zeballos, J., Purca, S., Mianzan, H. W. 2010. Effects of El Niño-driven environmental variability on black turtle migration to Peruvian foraging grounds. *Hydrobiologia*, 645: 69–79.

Quiñones J., Monroy, A., Acha, E. M., Mianzan, H. W. 2013. Jellyfish bycatch diminishes profit in an anchovy fishery off Peru. *Fisheries Research*, 139: 47–50.

R Development Core Team, R. 2009. A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria.

Reid, P.C., Battle, E. J. V., Batten, S. D., Brander, K. M. 2000. Impacts of fisheries on plankton community structure. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 495–502.

Riascos, J. M., Paredes, L., Gonzales, K., Caceres, I., Pacheco, A. S. 2013. The larval and benthic stages of the scyphozoan medusa *Chrysaora plocamia* under El Niño–La Niña thermal regimes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 446: 95–101.

Riascos, J. M., Villegas, V., Pacheco, A. S. 2014. Diet composition of the large scyphozoan jellyfish *Chrysaora plocamia* in a highly productive upwelling centre off northern Chile. *Marine Biology Research* 10: 791–798.

Richardson, A. J., Bakun, A., Hay, J. C., Gibbons, M. J. 2009. The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends in Ecology Evolution*, 24: 312–322.

Robinson, K. L., Graham, W. M. 2013. Long-term change in the abundances of northern Gulf of Mexico scyphomedusae *Chrysaora* sp. and *Aurelia* sp. with links to climate variability. *Limnology and Oceanography*, 58: 235–253.

Robinson, K. L., Graham, W. M. 2014. Warming of subtropical coastal waters accelerates *Mnemiopsis leidyi* growth and alters timing of spring ctenophore blooms. *Marine Ecology Progress Series*, 502: 105–115.

Robinson, K. L., Ruzicka, J. J., Decker, M. B., Brodeur, R. D., Hernandez, F. J., Quiñones, J., Acha, E. M., Uye, S., Mianzan, H., Graham, W. M. 2014. Jellyfish, forage fish, and the world's major fisheries. *Oceanography*, 27: 104–115.

Roux, J. P., Van der Lingen, C. D., Gibbons, M. J., Moroff, N. E., Shannon, L. J., Smith, A. D., Cury, P. M. 2013. Jellyfication of marine ecosystems as a likely consequence of overfishing small pelagic fishes: lessons from the Benguela. *Bulletin of Marine Science*, 89: 249–284.

Sánchez, S. 2000. Variación estacional e interanual de la biomasa fitoplanctónica y concentraciones de clorofila A, frente a la costa peruana durante 1976–2000. *Boletín Instituto del Mar del Perú* 19: 29–44.

Santander, H., Carrasco, S. 1985. Cambios en el zooplancton durante El Niño 1982–1983 en el área de Chimbote. In: del Anales I (ed) Aguilar, A. E. T. Congreso Nacional de Biología Pesquera, Trujillo, pp 201–206

Schulz, H. N., Jørgensen, B. B., Fossing, H. A., Ramsing, N. 1996. Community structure of filamentous, sheath-building sulfur bacteria, *Thioploca* spp., off the coast of Chile, *Applied Environmental Microbiology*, 62: 1855–1862.

Segurado, P., Araújo, M. B., Kunin, W. E. 2006. Consequences of spatial autocorrelation for niche-based models. *Journal of Applied Ecology*, 43: 433–444.

Smith, T. M., Reynolds, R. W., Peterson, C. T., Lawrimore, J. 2008. Improvements to NOAA's historical merged land-ocean surface temperature analysis (1880–2006). *Journal of Climate*, 21: 2283–2296.

Stenseth, N. C., Mysterud, A. 2002. Climate, changing phenology, and other life history traits: nonlinearity and match–mismatch to environment. *Proceedings of National Academy of Science of the United States of America*, 99: 13379–13381.

Suchman, C. L., Daly, E. A., Keister, J. E., Peterson, W. T., Brodeur, R. D. 2008. Feeding patterns and predation potential of scyphomedusae in a highly productive upwelling region. *Marine Ecology Progress Series*, 358: 161–172.

Suchman, C. L., Brodeur, R. D., Emmett, R. L., Daly, E. A. 2012. Large medusae in surface waters of the Northern California current: variability in relation to environmental conditions. *Hydrobiologia*, 690: 113–125.

Stiasny, G., 1937. Scyphomedusae. John Murray Expedition 1933-1934, *Scientific Reports* 4: 203–242.

Tarazona, J., Arntz, W., Canahuire, E., Ayala, Z., Robles, A. 1985. Modificaciones producidas durante “El Niño” en la infauna bentónica de áreas someras del ecosistema de afloramiento peruano. In: Arntz W, Landa A, Tarazona J (eds) *El Niño: Su impacto en la fauna marina*. Boletín Instituto del Mar del Perú. Volumen Extraordinario, 55–63.

Tarazona, J., Arntz, W., Valle, S., Peña, T. 2001. Los índices de la variabilidad de El Niño y del impacto sobre las comunidades bentónicas. In: Tarazona J, Arntz W, Castillo de

Maruenda E (eds) El Niño en América Latina: impactos biológicos y sociales. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Editorial Omega, Lima, pp 113–125

Utne-Palm, A. C., Salvanes, A. G. V., Currie, B., Kaartvedt, S., Nilsson, G. E., Braithwaite, V. A., Stecyk, J. A. W., Hundt, M., Van der Bank, M., Flynn, B. et al. 2010. Trophic structure and community stability in an overfished ecosystem. *Science*, 329: 333–336.

Uye, S. 2014. The giant jellyfish *Nemopilema nomurai* in East Asian marginal seas. In: Pitt KA, Lucas CH (eds) Jellyfish Blooms. Springer, Dordrecht, pp 185–205.

Venables, W. N., Dichmont, C. M. 2004. GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research. *Fisheries Research*, 70: 319–337.

West, J. W., Pitt, K. A., Welsh, D. T., Koop, K., Rissik, D. 2009. Top-down and bottom-up influences of jellyfish on primary productivity and planktonic assemblages. *Limnology Oceanography*, 54: 2058–2071.

Wood, S. 2006. Generalized additive models: an introduction with R. *Biometrics* 62: 392.

Wood, S. N., Augustin, N. H. 2002. GAMs with integrated model selection using penalized regression splines and applications to environmental modelling. *Ecology Modelling*, 157: 157–177.

Worm, B., Barbier, E. B., Beaumont, N., Duffy, J. E., Folke, C., Halpern, B. S., Jackson, J. B. C., Lotze, H. K., Micheli, F., Palumbi, S. R., Sala, E., Selkoe, K. A., Stachowicz, J. J.,

Watson, R. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314: 787–790.

Zuta, S., Urquiza, W., Rivera, T., Maldonado, M. 1976. Informe de la exploración con bolicheras para el control costero de “El Niño” en Febrero 1976 (EBCCEN 1– 1976), Serie de Informes Especiales, Instituto del Mar del Perú, pp 1–10.

2.8 ANEXO TABLAS Y FIGURAS

Tabla II.1. Resultados del Criterio de Información de Akaike (AIC), Valores de Akaike y radios de evidencia (ER) para las distribuciones de probabilidad de modelos GAM para predictores de biomasa de *C. plocamia*, 1972-2009. Solo los modelos completos fueron comparados para ver la consistencia. Se calcularon los índices de evidencia en comparación con el modelo que presenta el mayor AIC

Distribución de error	Function enlace	AIC	Delta (Δ_i)	Valores Akaike (w_i)	ER
Gaussian	Identidad	159.914	85.505	2.68E ¹⁹	3.69E ¹⁸
Gaussian	Log	119.519	45.101	1.58E ¹⁰	6.24E ⁹
Gamma	Inversa	74.409	0	0.988	1
Gamma	Log	83.315	8.905	0.0151	85.860

Tabla II.2 Resultados del modelo GAM de los predictores medioambientales y ecológicos relacionados con la biomasa de *C. plocamia*, 1972-2009. Usando una distribución gamma y una función de enlace inversa.

Predictor	Grados de libertad	F	p-value
RIS3	1.145	5.289	0.017
POI	1.135	7.944	0.004
Desembarques de anchoveta	2.578	2.626	0.070

Tabla II.3: Tabla comparativa entre dos eventos EN ocurridos dentro de El Viejo (EN 1982-83) y durante La Vieja (EN 1997-98) basados en la revisión de la literatura.

El Niño durante El Viejo	El Niño durante La Vieja
(evento cálido durante un régimen cálido) EN 1982-1983	(evento cálido durante un régimen frío) EN 1997-98
<p>Oceanografía: Usando datos de TSM, la profundidad de la isoterma de 20°C y la influencia de los vientos, este evento fue considerado un evento El Niño del Pacífico Este, lo que viene a ser un fenómeno EN extraordinario con profundos impactos en la costa peruana (1). El borde superior de la Zona del Mínimo de Oxígeno (ZMO) se profundizó hasta los 300 m (2)</p> <p>Fitoplancton: Al comienzo del evento ENOS, las diatomeas fueron severamente reducidas, siendo reemplazadas por dinoflagelados tropicales (3)</p> <p>Zooplancton: Fuerte disminución (1/6 comparado con años neutrales) en la abundancia de copépodos; incremento de grandes quetognatos, apendicularias, hidromedusas, doliólidos y sifonóforos (5; 6). Los volúmenes de zooplancton fueron dominados por organismos gelatinosos.</p> <p>Benthos Costero: Para aguas costeras (entre 3 y 34 m) fue reportado un fuerte incremento en la diversidad de especies y sus biomásas en regiones que previamente fueron anóxicas y sin macrofauna; así como también una extensión de la distribución vertical de distintas especies de la macrofauna (8)</p>	<p>Oceanografía: Usando datos de TSM, la profundidad de la isoterma de 20°C y la influencia de los vientos, este evento fue considerado un evento El Niño del Pacífico Este, lo que viene a ser un fenómeno EN extraordinario con profundos impactos en la costa peruana (1). El borde superior de la Zona del Mínimo de Oxígeno (ZMO) se profundizó hasta los 300 m (2)</p> <p>Fitoplancton: Al comienzo del evento ENOS, las diatomeas fueron severamente reducidas, siendo reemplazadas por dinoflagelados tropicales (3)</p> <p>Zooplancton: Los más importantes grupos taxonómicos de acuerdo a sus abundancias y frecuencias fueron los copépodos (79%), apendicularias (6%), ostrácodos (5%), eufáusidos (4%), quetognatos (2%) y cladóceros (2%) (7). El zooplancton gelatinoso se mantuvo a niveles bajos.</p> <p>Benthos Costero: La respuesta del bentos no fue necesariamente proporcional a la intensidad del fenómeno EN, las densidades de macrobentos fueron hasta 6 veces menores que en el evento EN 1982-83 (9).</p>

(1) McPhaden et al., (2011); (2) Gutierrez et al., (2011); (3) Sánchez, (2000) (4) Ochoa et al., (1985); (5) Carrasco and Santander (1987); (6) Santander and Carrasco (1985); (7) Bonicelli (2008); (8) Tarazona et al., (1985); (9) Tarazona et al., (2001).

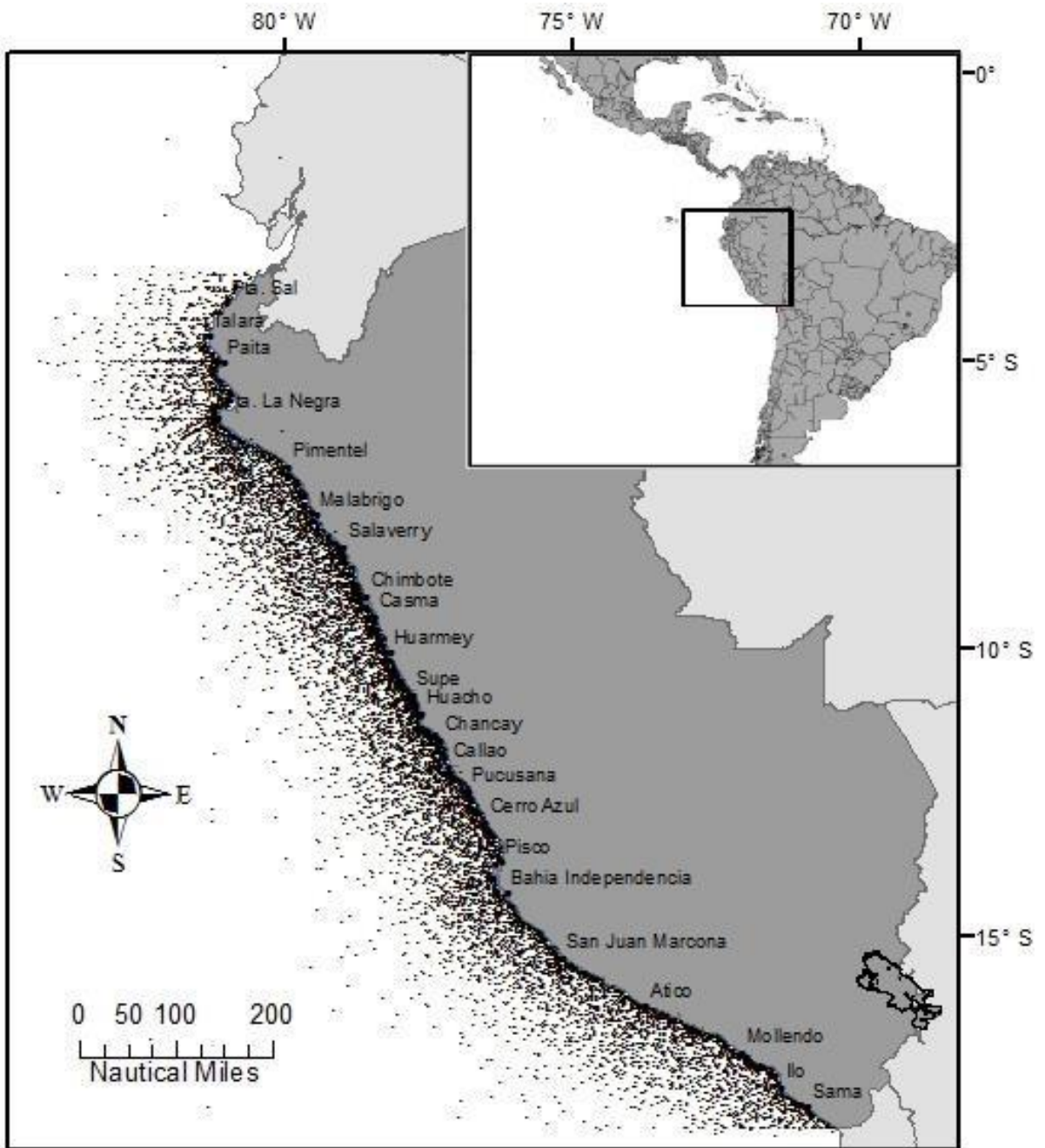


Figura II.1. Esfuerzo de muestreo de los cruceros de investigación para la evaluación de recursos pelágicos, expresados por los pequeños puntos negros (N=12.091), realizados entre 1972 al 2014.

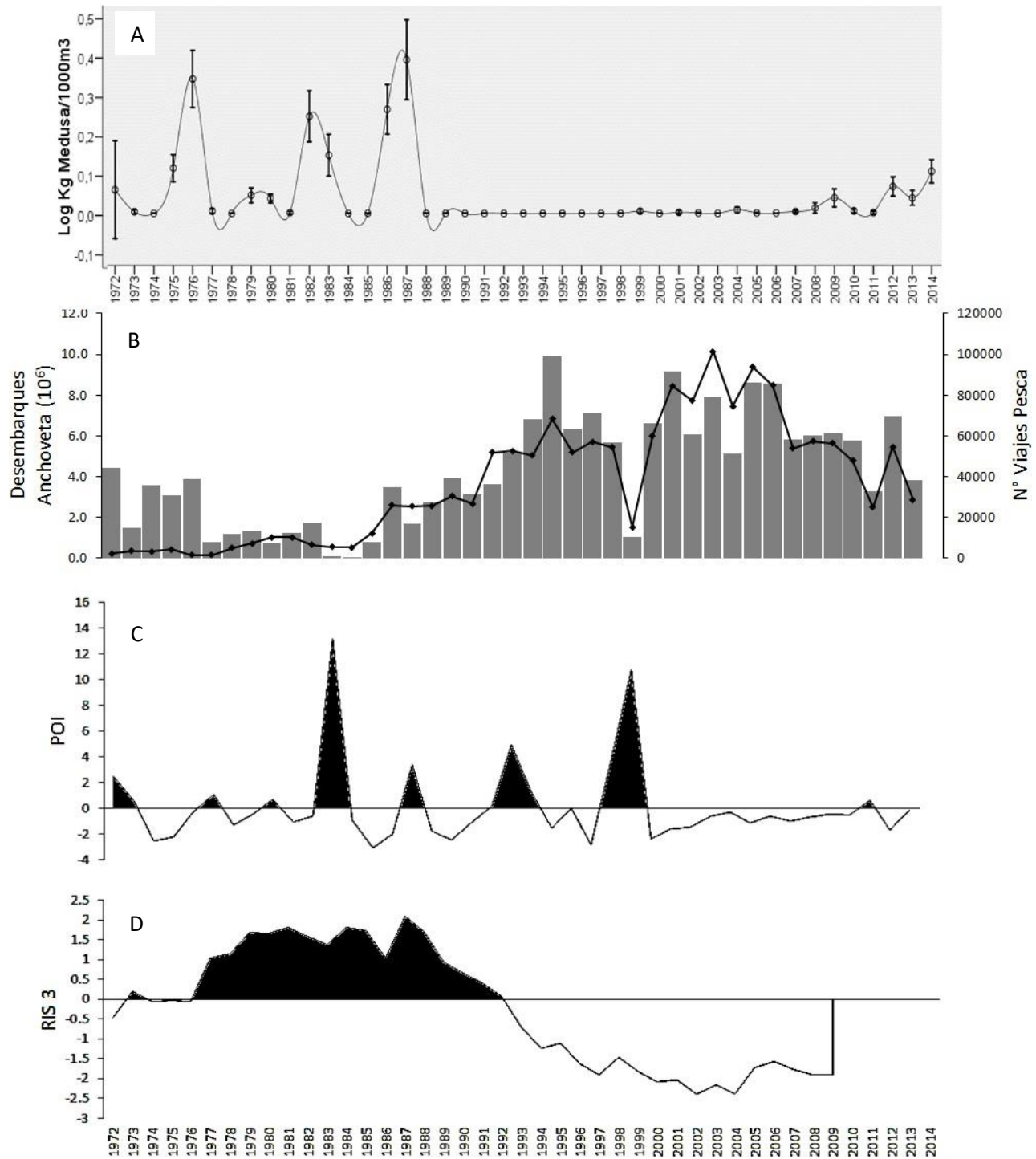


Figura II.2. Series de tiempo de abundancias de medusas para el periodo 1972-2014 expresado en kg medusas/1000m³; Las abundancias fueron transformadas a logaritmo (A); Los desembarques de Anchoveta (*Engraulis ringens*) fueron expresados en millones de toneladas y el número de viajes de pesca para el periodo (1972-2011) (B); Series de tiempo del Índice de Oscilación Peruano (POI) (1972 – 2012) (C) y las Series de Cambio de Régimen (RIS3) para el periodo 1972-2009 (D).

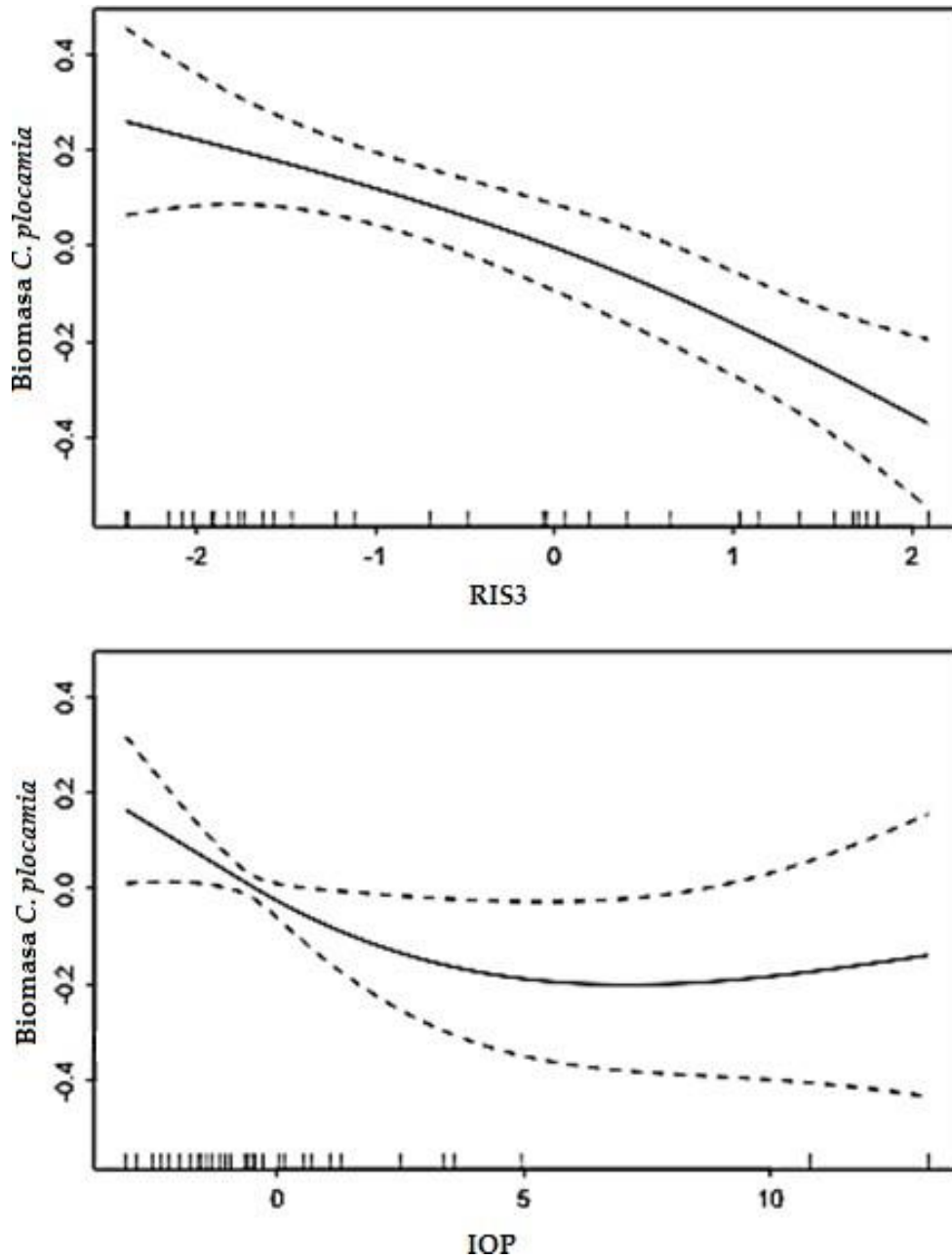


Figura II.3 Curvas GAM de significancia predictoras de la biomasa de *C. plocamia*, usando la distribución gama y la función de enlace inversa. Las líneas cortadas indican el 95% de confianza y la densidad de la data está representada por líneas pequeñas en el eje X, el panel superior es para el RIS3 y el inferior para el IOP.



Figura II.4. Proliferaciones de la medusa scyphozoa *Chrysaora plocamia* durante el año 2012 en las inmediaciones del fondeadero de embarcaciones industriales en el Puerto del Callao, Perú.

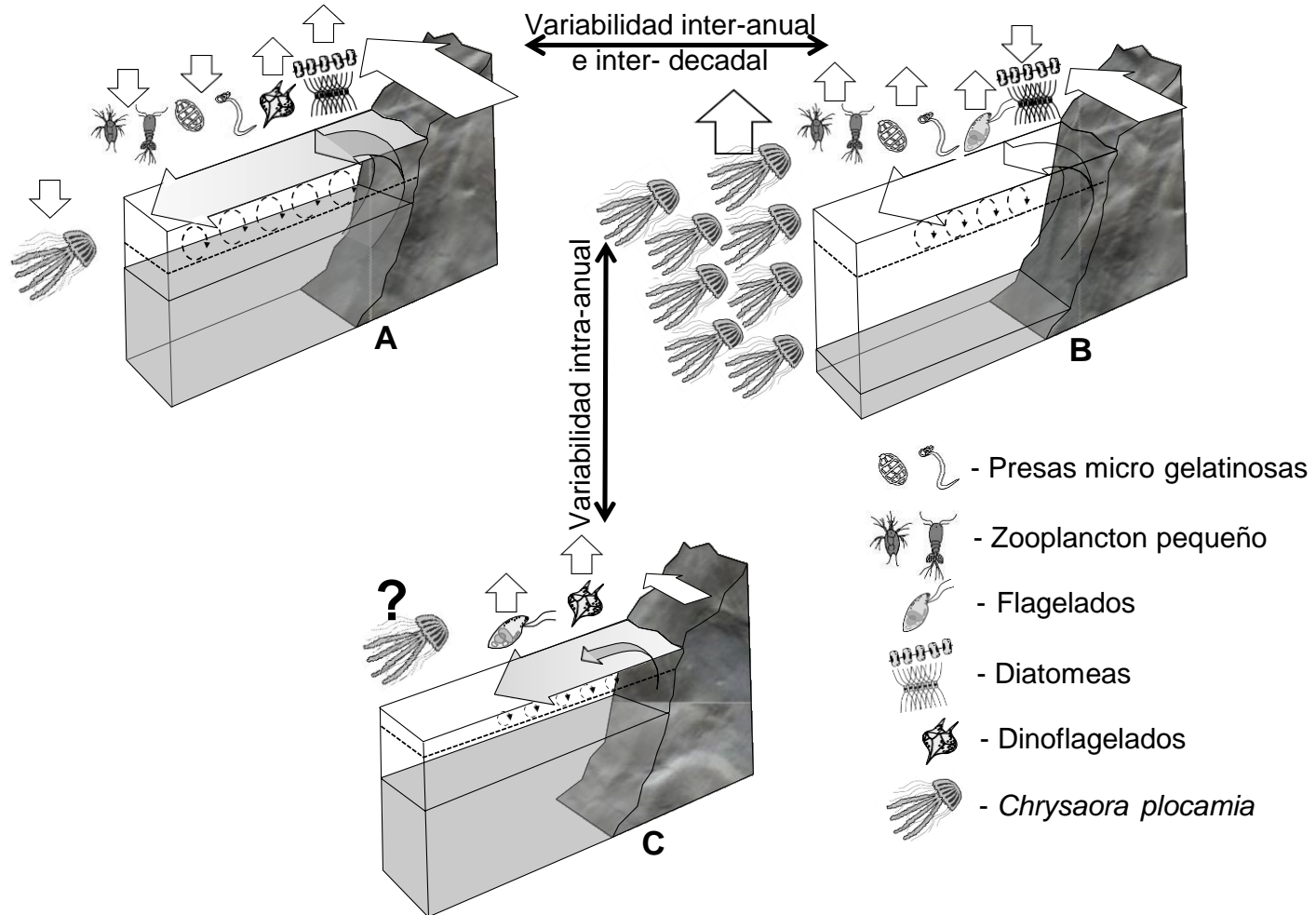


Figura II.5 Esquema de la variabilidad en la productividad del ENCH a nivel inter e intra anual. La termoclina es representada por la separación entre la capa clara y sombreada; la capa sombreada representa aguas frías ricas en nutrientes debajo de la termoclina. La fortaleza del viento costero está representado por el ancho y tamaño de la flecha blanca paralela a la costa. La capa de mezcla en la columna de agua se representa por la línea cortada y remolinos. El grado de transporte Ekman está representado por la línea blanca perpendicular a la costa. A) Típico año Frio o “La Niña” con baja producción de *C. plocamia*. B) Típico año “El Niño” con alta productividad de *C. plocamia*. C) Periodo neutral con productividad incierta de *C. plocamia*, para mayores detalles consultar texto. (Adaptado de Ochoa et al., 2010).

CAPITULO 3

3. PATRONES ESPACIALES DE LAS GRANDES PROLIFERACIONES DE *C. plocamia* EN RELACIÓN CON VARIABLES BIOLÓGICAS Y EL CLIMA

3.1 RESUMEN

En el Ecosistema Norte de la Corriente de Humboldt (ENCH) la medusa scyphozoa *Chrysaora plocamia* presenta una alta variabilidad interanual en sus tamaños poblacionales, las cuales terminan produciendo grandes proliferaciones. En este capítulo examinamos los patrones geográficos de *C. plocamia* en el ENCH y su traslape espacial con ictioplancton, zooplancton y la concentración de clorofila *a* (Chl *a*) durante años El Niño (1982-83 y 1986-87) y un año neutral (2014). Durante los años El Niño, la cobertura espacial de *C. plocamia* fue mucho mayor que durante años neutrales. En 1982-83, las medusas estuvieron concentradas principalmente en las regiones centro-sur y sur del Perú, donde estaban principalmente asociadas con zooplancton, larvas de sardina y Chl *a*. En 1986-87, las medusas se distribuyeron principalmente en las regiones norte traslapándose especialmente con larvas de sardina y altos valores de Chl *a*, y en la región sur con zooplancton y larvas de anchoveta. En el 2014, las medusas ocurrieron principalmente en las regiones norteñas, donde se traslaparon espacialmente con zooplancton, Chl *a* y huevos y larvas de anchoveta. Nuestros resultados indican que fuertes factores ambientales afectan la distribución y abundancia de *C. plocamia*, lo cual tiene consecuencias sobre la abundancia de zooplancton e ictioplancton, como también en las pesquerías del ENCH.

3.2 INTRODUCCION

Las medusas y otros organismos gelatinosos (ctenóforos, sifonóforos, etc) son componentes importantes de ecosistemas costeros y oceánicos a nivel mundial (Lucas et al., 2014). Las medusas están recibiendo particular atención debido a la capacidad de algunas especies de incrementar intempestivamente sus tamaños poblacionales, lo cual tiene como resultado proliferaciones masivas en ecosistemas marinos a nivel mundial (Brotz et al., 2012; Purcell, 2012; Condon et al., 2013). Estudios recientes han relacionado las ocurrencias masivas de

medusas con fluctuaciones climáticas (Purcell, 2005), sobrepesca (Lynam et al., 2006), contaminación, modificación del hábitat y translocación o invasión de especies foráneas (Richardson et al., 2009; Purcell, 2012; Duarte et al., 2013). Sin embargo, los mecanismos detrás de la formación de estas ocurrencias masivas aún no se entienden plenamente (Duarte et al., 2013; Gibbons y Richardson, 2013), probablemente debido a la escasez de largas series de tiempo de medusas (Purcell, 2012). Estudios previos basados en las pocas largas series de tiempo existentes, indican que la abundancia de medusas frecuentemente co-varían con la variabilidad ambiental a escalas inter anuales e inter decadales (e.g. Goy, 1989; Lynam et al., 2005a; Purcell, 2005; Brodeur et al., 2008a; Eriksen et al., 2012; Chiaverano et al., 2013; Quiñones et al., 2015). Sin embargo, nuestro conocimiento acerca de los procesos ambientales que podrían influenciar en la distribución de medusas es limitado (ver Brodeur et al., 2008a; Brodeur et al., 2014; Eriksen et al., 2012). Los efectos potenciales directos e indirectos del clima a largo plazo en la distribución espacial de medusas son prácticamente desconocidos en la mayoría de los ecosistemas marinos (ver Brodeur et al., 2008a).

Los cambios en la distribución influenciados por la variabilidad climática pueden afectar las interacciones entre las especies (Kordas et al., 2011). Numerosos estudios han demostrado que las medusas scyphozoas pueden potencialmente consumir grandes cantidades de presas planctónicas, incluyendo larvas y huevos de peces (Purcell, 2003; Meredith et al., 2016; Zeman et al., 2016). Sin embargo, no se han realizado muchos esfuerzos para entender cómo la variabilidad ambiental (biótica y abiótica) está relacionada con la distribución de medusas, así como su traslape espacial con estadios iniciales de peces explotados comercialmente (Purcell, 2003). El traslape espacial entre medusas grandes con estadios larvales y adultos de especies de peces comerciales ha sido reportado en distintos ecosistemas, como el norte de la Corriente de California (Brodeur et al., 2008a; 2014) así como en el Mar de Barents (Eriksen, 2015). También se ha reportado el traslape espacial de grandes medusas con zonas de desove de sardina y anchoas en el Mar del Norte (Lynam et al., 2005b), en el norte de la Corriente de Benguela (Flynn et al., 2012), así como en el noroeste del Mar Mediterráneo (Tilves et al., 2016). Todo esto sugiere que las agregaciones de medusas se alimentan en estas zonas de larvas de sardinas y anchoas. Adicionalmente, se ha demostrado que otros factores biológicos también afectan la distribución espacial de las medusas scyphozoas, entre los cuales se incluyen otros organismos del plancton gelatinoso

(Brodeur et al., 2002; Purcell y Decker, 2005; Costello et al., 2012), Chl *a* y productividad primaria (Schroeder et al., 2014).

El Ecosistema Norte de la Corriente de Humboldt (ENCH), es uno de los ecosistemas de mayor productividad a nivel mundial, el cual soporta una de las mayores pesquerías en el mundo, basada en la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) (Pennington et al., 2006). El funcionamiento del ecosistema en el ENCH está periódicamente alterado por el ciclo ENOS a escalas inter-anales, y también a escalas inter-decadales produciéndose cambios de un régimen frío dominado por anchoveta denominado “La Vieja”, a un régimen cálido dominado por sardina denominado “El Viejo” (Chavez et al., 2003). Esta variabilidad también ha sido relacionada con proliferaciones de la medusa *C. plocamia* (Quiñones et al., 2015), donde las biomásas se han visto incrementadas durante años El Niño (EN) dentro del régimen cálido con dominancia de sardina durante los años 1970’s y 1980’s, y durante un régimen frío con dominancia de anchoveta al final de los 2010s (Quiñones et al., 2015). Cuando se registran altos niveles de abundancia, *C. plocamia* se presenta de manera constante como captura incidental dentro de las pesquerías comerciales, lo cual produce importantes pérdidas a la industria local, debido a que las plantas pesqueras se rehúsan a recibir las capturas cuando la cantidad de medusas supera cierto porcentaje de las capturas (Quiñones et al., 2013).

La relación entre los factores ambientales y la variabilidad temporal de *C. plocamia* ha sido bien establecida (Quiñones et al., 2015), demostrándose que las biomásas de *C. plocamia* fluctúan con variables climáticas a escalas inter-anales e inter-decadales. Sin embargo, no existe ninguna relación con los desembarques de anchoveta (empleados como estimación de la presión pesquera). Los potenciales efectos directos e indirectos sobre el medioambiente a nivel biótico y abiótico en los patrones espaciales de *C. plocamia* aún son desconocidos. Esta información es particularmente necesaria en el ENCH debido al potencial impacto de las medusas sobre huevos y larvas de peces de importancia comercial. En este capítulo, analizamos información de tres años donde se produjeron proliferaciones masivas de medusas, elegidas a partir de una serie de tiempo de 45 años de cruceros pelágicos en Perú. Dos de estos años (1982-83 y 1986-87) corresponden a El Niño (EN), y el restante corresponde a un año neutral o ligeramente cálido (2014). El objetivo es establecer los

patrones espaciales de *C. plocamia*, y su relación con los patrones de ictioplancton, zooplancton y la concentración de Chl *a*.

3.3 METODOLOGIA

3.3.1 AREA DE ESTUDIO Y TOMA DE INFORMACION

El área de estudio se extendió en aguas peruanas, desde el límite con el Ecuador, en la latitud 03°23'S por el norte, hasta el límite con Chile a los 18°21'S en el sur. A nivel longitudinal desde la línea costera hasta las 100-150 millas náuticas (mn) mar afuera, cubriendo aproximadamente un área total de 500,000 km² (Fig. III.1). El área de estudio fue dividida en cuatro zonas geográficas: Norte (04°S - 09°S), Centro-Norte (09°S - 12°S), Centro-Sur (12°S - 15°S), y Sur (15°S - 18°S). Tres periodos de proliferaciones masivas de *C. plocamia* fueron seleccionados para el análisis: 1982-83 (EN extraordinario), 1986-87 (EN fuerte) y el año 2014 (año neutral) (Fig. III.1). En cada uno de estos años seleccionados, la abundancia de *C. plocamia* fue al menos 400% más alta que el promedio de abundancia en toda la serie de 45 años (ver Quiñones et al., 2015).

Toda la información empleada en el presente estudio fue colectada durante cruceros de investigación a cargo del Instituto del Mar del Perú (IMARPE) los cuales se realizaron en primavera y verano, a través de transectos perpendiculares a la línea de costa que tienen un espaciamiento entre ellos de 12 a 15 mn. Las abundancias de *C. plocamia* (log kg medusas 1000m⁻³) fueron calculadas usando la metodología descrita en Quiñones et al. (2015) y fue promediada por cada área iso-paralitoral usada por el IMARPE para la evaluación de la pesquería de la anchoveta (Gutiérrez y Peraltilla 1999). Cada área iso-paralitoral fue categorizada usando los siguientes límites superiores de abundancia: 0, 0.01, 0.1, 1.0, 10, y 100. Los valores de Chl *a* (µg/l) fueron obtenidos de muestras de agua colectada durante los cruceros en estaciones espaciadas cada 5 o 10 mn, utilizando la metodología de Holm-Hansen et al. (1965) y de Strickland y Parsons (1972). El zooplancton fue colectado por medio de arrastres verticales desde los 50 m de profundidad hasta la superficie, usando una red Hensen de 0.33 m² de área de boca y 300 µm de tamaño de malla. Cada crucero de investigación tuvo una duración de entre 40 y 50 días, y las estaciones de muestreo fueron localizadas cada 4

mn en el área comprendida entre la línea costera y las 30 mn mar afuera, así como cada 5 mn en el área comprendida entre las 30 y 150 mn mar afuera. Las muestras de zooplancton fueron fijadas en 2% de formaldehído y el biovolumen de zooplancton (ml/muestra) fue determinado usando el método de desplazamiento (Kramer et al., 1972). La abundancia de huevos y larvas de anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) y de sardina (*Sardinops sagax*) fueron estimadas separando y contando los huevos y larvas por estación, las áreas con registros positivos fueron estandarizados en N° huevos / larvas x m⁻² (para detalles específicos consultar Santander, 1987).

3.3.2 ANALISIS DE LOS DATOS

Todas las variables explicativas (biológicas) fueron previamente transformadas usando logaritmos; y todos los valores atípicos (outliers) fueron remplazados por el valor máximo del rango remanente, debido a que los estimadores de kriging son principalmente sensibles a la presencia inusual de valores extremos (Armstrong y Boufassa, 1988). Las variables biológicas fueron interpoladas para cada año usando kriging ordinario para poder incrementar su resolución (Lloyd, 2006). Sin embargo, para el periodo 1982-83, los huevos de sardina, así como las larvas y huevos de anchoveta fueron excluidos del análisis porque sus valores y cobertura espacial fué demasiado baja, mientras que en el año 1986-87 los huevos de sardina y de anchoveta fueron excluidos por el mismo motivo. De manera similar, los huevos y larvas de sardina no fueron incluidos para el análisis del año 2014, debido a que la biomasa de sardina había sido severamente reducida en Perú desde el año 2000 (FAO FishStats, 2016). Los patrones de distribución espacial de *C. plocamia* fueron examinados usando Getis-Ord análisis de Hot Spots (ESRI, 2011), el cual calcula el valor estadístico de GiZScore para cada área iso-paralitoral y así poder categorizar la abundancia. Los z-score resultantes y p-values se refieren al nivel de agrupación, donde los valores más bajos nos indican zonas en que la abundancia es relativamente baja (cold-spot), y los valores altos indican zonas donde la abundancia es relativamente alta (hot-spot) (Scott y Warmerdam, 2005). Un área iso-paralitoral es considerada como un cold-spot o un hot-spot cuando sus valores de desviación estándar son ≥ 1.96 del estadístico GiZScore. Las relaciones espaciales fueron modeladas usando la herramienta “Técnicas de contención de bordes de polígonos”,

debido a que las áreas iso-paralitorales fueron similares en tamaño y forma (ESRI, 2011). El análisis fue realizado de manera separada para cada año en particular.

Para identificar las variables biológicas que mejor explican la variación en la distribución de la abundancia de *C. plocamia* en cada uno de los años analizados, se empleó una técnica denominada “Regresiones Geográficas Ponderadas” o “Geographical Weighted Regressions” (GWR) por sus siglas en inglés. GWR provee un método que analiza los datos espaciales incorporando auto correlaciones espaciales y coeficientes de regresión no estacionarios. GWR calcula los coeficientes de regresión para cada posición incorporando información de la variable dependiente y de las variables explicativas que coinciden dentro de una distancia definida en cada ubicación y se expresa en la siguiente formula:

$$Y_i = \beta_{0,i} + \sum_{k=1}^p \beta_{k,i} X_{k,i} + \varepsilon$$

Donde Y_i es la variable respuesta o dependiente (abundancia de medusas $\log \text{kg } 1000\text{m}^{-3}$) en una ubicación i , $\beta_{0,i}$ es el parámetro de intercepción en la ubicación i , $\beta_{k,i}$ es el coeficiente de regresión específico de la ubicación de la variable explicativa. $X_{k,i}$ (i.e. Chl a , volumen de zooplancton, abundancia de larvas de sardina y huevos y larvas de anchoveta) en una ubicación i , y ε es el error residual. La distancia entre cada una de las ubicaciones fue seleccionada usando el Criterio de Información de Aikake (AICc) por sus siglas en inglés, que se utiliza para tamaños muestrales pequeños. Esta herramienta permite identificar la distancia fija óptima o número adaptativo óptimo de las ubicaciones vecinas. La herramienta kernel calcula la densidad de características de varias ubicaciones vecinas y sus alrededores, es adaptable para hacer que el ancho de banda de la distancia cambie de acuerdo con la densidad espacial de las medusas. Se realizaron una serie de análisis individuales de GWR para cada variable biológica y la variable que mejor explicaba la variación en la abundancia de *C. plocamia* fue seleccionada y comparada con los valores del R-cuadrado y AICc. Las variables biológicas que mejor explican la variación en la abundancia fueron después visualizadas en un mapa de traslape.

3.3.3 TRASLAPE ESPACIAL

El grado de traslape espacial de *C. plocamia* con las variables biológicas fue estimado usando herramientas geoestadísticas descritas en Brodeur et al. (2008a, 2014). Un test de Moran's I se realizó para la autocorrelación espacial donde se utilizó el método euclidiano usando una distancia umbral de 40 km. Se determinó que los datos estaban significativamente auto correlacionados a valores $p \leq 0,05$. Se produjeron capas de cobertura continua (datos puntuales) de la abundancia de la medusa *C. plocamia* y las variables biológicas seleccionadas utilizando una técnica de análisis geoestadístico en ArcMap 10.1 (ESRI, 2011). Dada la distancia entre las estaciones de muestreo, los mapas de cobertura no pretenden representar procesos a pequeña escala, sino más bien elucidar patrones a gran escala en la distribución espacial de *C. plocamia* y de las variables biológicas analizadas (Brodeur et al., 2008a). Los valores pronosticados se agruparon en 3 clases para ilustrar las áreas donde *C. plocamia* y cada variable biológica estaban ausentes (abundancia = 0), presente (biomasa > 0) y muy abundante (abundancia \geq percentil 75) para 1982-83, 1986-87 y 2014. Luego se produjeron mapas poligonales para estimar donde *C. plocamia* y cada variable seleccionada se superponían en cualquier nivel (ambos valores > 0) y donde tenían la superposición más alta (percentil >75%). El área dentro de cada polígono se expresó en kilómetros cuadrados (km²) mediante la técnica "cálculo de geometría" disponible en ArcMap 10.1. El área de superposición porcentual se calculó dividiendo el área de traslape entre los polígonos donde las distribuciones de medusas están presentes en altas abundancias, y cada variable explicativa, las cuales se dividieron por el área total muestreada (km²) x 100 (Brodeur et al., 2014). Adicionalmente se realizó un análisis de superposición espacial latitudinal entre *C. plocamia* y cada variable biológica por cada año analizado, considerando las cuatro regiones del área de estudio.

3.4 RESULTADOS

3.4.1 DISTRIBUCION ESPACIAL DE LA MEDUSA *C. plocamia*

Durante el período 1982-83, la mayor parte (> 70%) de *C. plocamia* se distribuyó dentro de las 40 nm de distancia a la costa, con individuos que alcanzaron hasta las 100 mn mar afuera,

pero en menor abundancia (Fig. III.2). La abundancia promedio por área iso-paralitoral fue 3,5 (SD: 1,5) kg 1000 m⁻³, variando de 1.7 a 7.8 (N = 467). Durante el período 1986-87, las medusas se distribuyeron más lejos de la costa, alcanzando hasta 150 mn mar afuera. Aproximadamente el 50% de las medusas se distribuyeron dentro de las 40 mn, con 32% y 12% de las medusas distribuidas en aguas comprendidas entre 40 y 100 mn y de 100 a 150 mn, respectivamente (Figs. III.2 y III.3A). En 1986-87, la abundancia media por área iso-paralitoral fue de 4.4 (SD: 4) kg 1000 m⁻³, variando de 1 a 43.2 (N = 835). En 2014, la distribución de *C. plocamia* estaba bastante replegada hacia la línea litoral, donde la mayoría (~ 68%) se distribuyó dentro de las 20 mn de distancia a la costa, el 23% entre los 40 y 60 mn y ~ 9% entre 60 y 100 mn en alta mar (Figs. III.2 y III.3A). En 2014, la abundancia media por área iso-paralitoral fue de 1,8 (SD: 0,8) kg 1000 m⁻³, variando de 1 a 7.6 (N = 366).

Durante el período 1982-83, el 6% de *C. plocamia* se distribuyó en la región Norte del área de estudio, 28% en la región Centro-Norte, ~ 21% en la región Centro-Sur y 44% en la región Sur (Fig. III.3). En 1986-87, el 6% de las medusas se registraron en la región Norte, ~ 31% en la región Centro-Norte, ~ 19% en la región Centro-Sur y 44% en la región Sur (Fig. III.3B). En 2014, el 10% de las medusas se distribuyeron en la región Norte, el 41% en la región Centro-Norte, el 38% en el Centro-Sur y el 11% en la región Sur (Fig. III.3B). En ambos períodos de 1982-83 y 1986-87, la abundancia de *C. plocamia* fue mayor en la región Sur, mientras que en 2014 el pico de abundancia se registró en la región Centro-Norte (Fig. III.3B).

Tres *hot-spots* de *C. plocamia* se identificaron en el ENCH durante 1982-83 (Fig. III.4). El mayor *hot-spot* (18.414 km²) se localizó en las regiones Norte y Centro-Norte del área de estudio a 08°- 09°S a unas 20 a 50 mn en alta mar. Se localizó un *hot-spot* de tamaño medio (10.938 km²) en la costa sur entre los 15° y los 16°S y entre 20 y 40 mn de distancia a la costa. También se presentó un *hot-spot* pequeño (2.981 km²), localizado en la costa central del Perú a 12°S dentro 20 mn de la costa (Fig. III.4). En 1986-87, se identificaron dos *hot-spots*, uno de gran tamaño (32.542 km²) ubicado a todo lo largo de la costa sur entre 16° y 18° S, hasta las 30-40 mn de distancia de la costa, también se identificó otro *hot-spot* de tamaño mediano (11.601 km²) en la costa norte (07° -08°S) hasta 30 mn de distancia a la costa (Fig. III.4). En el 2014 sólo se identificó un *hot-spot* de tamaño mediano (12.260 km²)

a lo largo de la costa norte entre 08° - 09 ° S y a solo 0-30 mn de distancia a la costa (Fig. III.4). En el año 2014, *C. plocamia* no exhibió abundancias altas en el sur del área de estudio, todo lo contrario a los años 1982-83 y 1986-87 donde se encontraron fuertes abundancias en la zona sur, donde también se ubicaron *hot-spots* de mediano y gran tamaño (Fig. III.4).

3.4.2 TRASLAPE ESPACIAL CON VARIABLES BIOLÓGICAS

Los análisis de GWR indicaron que en 1982-83 y 1986-87, la variable que mejor explicó la abundancia de *C. plocamia* fue la Chl *a*, seguida por el biovolumen de zooplancton y la abundancia de larvas de sardina y anchoveta (Tabla III.1). Contrariamente, en el 2014, la abundancia de *C. plocamia* estuvo mayormente relacionada con la abundancia de huevos de anchoveta, seguido por el volumen de zooplancton, Chl *a* y larvas de anchoveta (Tabla III.1). El análisis geostadístico indicó que en 1982-83, *C. plocamia* presentó la mayor superposición espacial con larvas de sardina (55.2%), seguido por volumen de zooplancton (31.5%) y Chl *a* (31.5%). Para 1986-87, la mayor superposición espacial fue con volumen de zooplancton (39.2%), seguido de larvas de sardina (37.2%), larvas de anchoveta (37%) y Chl *a* (33.8%). Para el año 2014 la mayor superposición espacial fue con el volumen de zooplancton (37.3%), seguido de huevos de anchoveta (33.2%), Chl *a* (29.4%) y larvas de anchoveta (28%) (Fig. III.5).

En los años y en las áreas donde la abundancia tanto de *C. plocamia* como de las variables biológicas fueron altas ($\geq 75\%$), la superposición espacial entre *C. plocamia* y las variables biológicas variaba con la latitud (Tabla III.2). En 1982-83, *C. plocamia* y las larvas de sardina exhibieron la superposición espacial más alta en las áreas al norte (17.6%), mientras que las medusas exhibieron un elevado traslape espacial con Chl *a* (9.5%) y con el volumen de zooplancton (10.1%) en las áreas al sur. En 1986-87, las medusas mostraron la mayor superposición espacial con Chl *a* (20,2%) y larvas de sardina (17,2%) en las zonas norteñas y con volumen de zooplancton (12,7%) y larvas de anchoveta (10,6%) en las zona sur. En el año 2014, *C. plocamia* mostró que la mayor superposición fue con Chl *a* (25,9%) en la zona norte y con huevos y larvas de anchoveta (21,4%) en el área Centro-Norte (Fig. III.5). La cobertura espacial de *C. plocamia* y cada una de las variables biológicas se presentan por cada año analizado (Figs. III.6, III.7 y III.8).

3.5 DISCUSION

3.4.1 DISTRIBUCIÓN DE *C. plocamia* CON VARIABLES BIOFÍSICAS.

La distribución espacial de *C. plocamia* varió considerablemente entre distintos períodos climáticos, lo que sugiere que las condiciones ambientales juegan un papel clave en la determinación del patrón espacial de abundancia de estas medusas en el ENCH. Las proliferaciones masivas de *C. plocamia* reportadas en los años EN 1982-83 y 1986-87 se distribuyeron principalmente dentro de los primeros 40 mn de distancia a la costa e incluso estuvieron presentes hasta las 150 mn mar afuera. Por el contrario, las proliferaciones de esta medusa durante un año neutral o ligeramente cálido (2014) se restringieron principalmente a zonas netamente costeras, principalmente dentro de las 20 mn de distancia a la costa. Durante ambos periodos EN, las condiciones oceanográficas fueron similares, caracterizadas por aguas altamente estratificadas con un fuerte gradiente térmico (IMARPE, 1988; Gutiérrez et al., 2011), una elevada temperatura superficial marítima (TSM), y elevadas anomalías de la temperatura superficial del mar (SSTA), así como una pronunciada profundización de la termoclina (Arntz y Tarazona, 1990, IMARPE, 1988).

Una prolongada profundización de la termoclina puede prevenir el surgimiento de aguas frías y ricas en nutrientes, lo que resulta en una reducción en las abundancias de diatomeas y un aumento en las especies flageladas (Ochoa et al., 2010) debido a que las diatomeas se hunden en aguas altamente estratificadas, por su alto peso debido a los silicatos y la baja turbulencia (Smetacek, 1985). Los flagelados son presa común del meso zooplancton, que a su vez representa la principal presa de la mayoría de las medusas; en consecuencia, el aumento de la abundancia de especies flageladas puede llevar a una mayor abundancia de medusas (Parsons y Lalli, 2002; Richardson et al., 2009). Investigaciones anteriores en el ENCH sugieren que la alta disponibilidad de presas, principalmente el ictioplancton y el zooplancton gelatinoso, pueden desencadenar el crecimiento de la población de medusas (Quiñones et al., 2015). Por lo tanto, tales cambios en la composición de la comunidad del plancton probablemente tienen un papel en la mayor cobertura espacial de *C. plocamia* durante ambos años EN 1982-83 y 1986-87.

La variabilidad en las asociaciones planctónicas puede explicar parcialmente la restricción de las proliferaciones de *C. plocamia* confinándolas a las aguas costeras en el

2014. Durante este año, el zooplancton fue menos abundante en aguas mar afuera, con un menor porcentaje de organismos gelatinosos (IMARPE, datos no publicados). Las medusas del género *Chrysaora* se alimentan de una gran variedad de presas, incluyendo zooplancton gelatinoso (Purcell y Decker, 2005; Costello et al., 2012; Brodeur et al., 2002) y la reducción de la disponibilidad de presas en aguas mar afuera probablemente limitó la expansión de *C. plocamia* en el 2014. Los *hot-spots* de *C. plocamia* durante los años EN 1982-83 y 1986-87 también son probablemente un reflejo de la alta abundancia y la amplia distribución de posibles presas (por ejemplo, larvas de sardina y anchoveta, así como mesozooplancton), mientras que el único *hot-spot* detectado en 2014 es quizás una consecuencia de la baja disponibilidad de alimento en aguas mar afuera. Por ejemplo, los análisis de *hot-spots* indicaron que *C. plocamia* es más abundante en áreas del ENCH donde las variables biológicas (larvas de sardina, huevos y larvas de anchoveta, volumen de zooplancton, Chl *a*) son más abundantes. *C. plocamia* mostró la mayor superposición espacial con larvas de sardina durante los años EN 1982-83 y 1986-87, mientras que en 2014 la mayor superposición espacial fue con huevos de anchoveta.

En el presente trabajo se presenta información sobre años cálidos EN y años neutrales, sin embargo no se ha presentado información sobre la presencia o distribución de *C. plocamia* durante años fríos “La Niña” (LN). Esto se debió a que prácticamente no se encontró esta especie de medusa, presentando una distribución espacial nula o poco abundante en zonas expuestas y de mar abierto durante el año frío LN del 2007 (media 0.03 kg *C. plocamia* 1000 m⁻³), sin embargo se reportaron abundancias muy altas, hasta 200 veces más (media 5.8 kg *C. plocamia* 1000 m⁻³), dentro de la “Bahía Independencia” (14°08’S – 14°19’S) en la costa Centro-Sur del Perú (Quiñones, 2008; Quiñones datos no publicados). Estas grandes abundancias fueron reportadas debajo de la termoclina en aguas someras (<25 m) a nivel sub superficial. Los fuertes vientos registrados en el área generaron una alta turbulencia a nivel superficial, lo que podría haber influenciado en la distribución de *C. plocamia* solo a nivel sub-superficial. Por lo que podríamos inferir que durante años fríos LN se produciría un repliegue en la distribución espacial de *C. plocamia* hacia zonas someras semi-protegidas como ensenadas y bahías, mientras en zonas de aguas abiertas y oceánicas se producirían abundancias nulas o bastante bajas en el ENCH.

3.5.2 TRASLAPE ESPACIAL ENTRE *C. plocamia* Y VARIABLES BIOLÓGICAS

La variación en la superposición espacial entre *C. plocamia* y los huevos de anchoveta, así como con las larvas de sardina, sugiere un posible cambio en la dieta como resultado de un cambio de régimen, donde se presentan alternancias en la dominancia de anchoveta y sardina en el ENCH (Chavez et al., 2003). Por ejemplo, los huevos de anchoveta son la presa más común de *C. plocamia* en el norte de Chile durante un año frío (Riascos et al., 2013), que coincide con un régimen frío con dominancia de anchoveta. Sin embargo, las preferencias tróficas de *C. plocamia* durante años neutrales (cálidos) siguen siendo poco claras. Existen varios reportes sobre la superposición y depredación de algunas especies de medusas con ictioplancton. La medusa *Pelagia noctiluca* en el noroeste del Mediterráneo se superpone con larvas de anchoa (*Engraulis encrasicolus*), la cual fue la presa más frecuentemente ingerida (Tilves et al., 2016). Adicionalmente, en Barnegat Bay, New Jersey, *C. quinquecirrha* consumió desproporcionadamente grandes cantidades de huevos y larvas de peces (Meredith et al., 2016), superponiéndose en el espacio y el tiempo con *C. quinquecirrha* (Paul Bologna, comunicación personal). En la Corriente del Norte de California, los huevos de anchoa (*Engraulis mordax*) son la presa más consumida por *C. fuscescens* (Zeman et al., 2016), existiendo una superposición espacial elevada entre estas medusas y anchoas adultas (Brodeur et al., 2008b, 2014). Además, se ha observado una fuerte selección positiva de ictioplancton (huevos y larvas de peces) en *C. fuscescens* en las costas de Oregon (Zeman et al., 2016) y por *C. quinquecirrha* en la bahía de Chesapeake (Purcell, 1994).

El volumen del zooplancton tuvo un grado importante de superposición espacial con *C. plocamia* en el ENCH. Durante el año EN 1982-83, las agrupaciones de zooplancton estaban dominadas por el zooplancton gelatinoso, consistente principalmente en quetognatos, doliólidos, sifonóforos, hidromedusas y apendicularias (Carrasco y Santander, 1987; Z. Carrasco, comunicación personal). Durante el año EN 1986-87, el zooplancton estaba compuesto principalmente de pequeños copépodos, pterópodos y taxones gelatinosos, tales como doliólidos y apendicularias (IMARPE, 1988). Durante el año 2014, las hidromedusas de los géneros Trachymedusae y Narcomedusae fueron más abundantes que en años anteriores (P. Ayón, comunicación personal). Investigaciones anteriores indican que medusas

del género *Chrysaora* se alimentan de zooplancton gelatinoso cuando está disponible, por ejemplo *C. quincheirrha* en la bahía de Chesapeake, EE.UU. se alimenta del ctenóforo *Mnemiopsis leydyi* (Purcell y Decker, 2005; Costello et al., 2012), así como *C. melanaster* en el Mar de Bering se alimenta principalmente de macrozooplancton gelatinoso cuando está presente (Brodeur et al., 2002). Mientras que la dieta de *C. plocamia* frente al Perú no ha sido ampliamente examinada, un estudio reciente demuestra que durante un evento cálido denominado El Niño Costero 2017 se han reportado los siguientes ítems: zoeas de decápodo, huevos de peces costeros e hidromedusas (Aller, 2017). Por lo tanto, la alta abundancia de presas, compuestas principalmente por zooplancton gelatinoso en el ENCH podría jugar también un papel importante en la distribución de *C. plocamia* en este ecosistema. Del mismo modo, hubo una alta superposición entre *C. plocamia* y Chl *a* en el ENCH. Estudios previos han mostrado que las concentraciones de scyphomedusas y ctenóforos pueden correlacionarse con las concentraciones de Chl *a* (Kideys et al., 2008). La aparente influencia de Chl *a* sobre la distribución de *C. plocamia*, probablemente representa un efecto indirecto, ya que las medusas se alimentan de taxones de meso zooplancton que a su vez se alimentan directamente de diatomeas y flagelados (Parsons y Lalli, 2002; Chiaverano et al., 2013).

La superposición espacial entre *C. plocamia* y las variables biológicas exhibió un claro componente latitudinal. La superposición entre medusas y huevos y larvas de peces fue consistentemente mayor en el norte del área de estudio (7-10° S) en todos los períodos de estudio. Estas tendencias se deben probablemente a la ubicación constante y definida de las áreas de reproducción de peces en regiones específicas de los ecosistemas de afloramiento (Bakun, 2006b), debido a una selección específica de determinadas masas de agua con una dinámica particular que permiten la retención larvaria y de huevos (Bakun, 2006b). Aunque son altamente productivas, las áreas de surgencia también pueden ser altamente advectivas, transportando huevos y larvas hacia zonas de mar abierto (Acha, et al., 2015). La superposición mínima entre *C. plocamia* y el ictioplancton en la región Centro-Sur es probablemente el resultado de una alta advección y un hábitat negativo para las larvas de peces pelágicos, debido a un patrón de fuertes vientos en el área, con altas anomalías de vientos para la zona en el periodo de 1979 a 2010, así como también debido a la presencia de un intenso núcleo de surgencia alrededor de ~16°S (Rahn y Garreaud, 2014). Sin embargo, los *hot-spots* identificados en la región Sur (15° - 18°20'S) en 1982-83 y 1986-87 estuvieron

altamente asociados con el volumen de zooplancton. Esta área también tiene un ciclo anual relativamente fuerte con respecto a la retención de calor, debido a la alta insolación y baja nubosidad de esta zona geográfica (Takahashi, 2005). La temperatura está positivamente correlacionada con la producción de medusas en el ENCH (Quiñones et al., 2015) y probablemente explica la productividad local en esta área.

3.6 CONCLUSIONES

Los presentes resultados, conjuntamente con los de Quiñones et al. (2015), nos permiten proponer dos escenarios influenciados por el medioambiente que pueden producir proliferaciones de *C. plocamia* en el ENCH (Fig. III.9). En primer lugar, se espera que tanto la abundancia de *C. plocamia*, así como su distribución espacial aumenten durante los años EN durante el régimen cálido El Viejo, probablemente como consecuencia del aumento de la disponibilidad alimenticia (alta concentración de larvas de sardina en el norte y larvas de anchoveta en el sur, conjuntamente con abundancia de zooplancton) y condiciones oceanográficas adecuadas (alta TSM, fuerte gradiente térmico y termoclina más profunda) que potencialmente pueden promover el crecimiento de las medusas y aumentar la producción de estas. Este escenario está representado por los años EN 1982-83 y 1986-87, durante los cuales la superposición espacial de *C. plocamia* fue mayor con sus presas potenciales como larvas de sardina y anchoveta y zooplancton, principalmente asociadas con el desove de sardina y anchoveta y la producción de zooplancton (Bakun y Broad, 2003; Alheit y Niquen, 2004).

En segundo lugar, durante los años neutros (o ligeramente cálidos), la alta abundancia de *C. plocamia* estaría restringida a aguas netamente costeras. Este escenario está representado por el año 2014, durante el cual la distribución de *C. plocamia* estuvo limitada, probablemente como consecuencia de condiciones medioambientales menos favorables, tales como la reducción de la disponibilidad alimenticia en aguas oceánicas, así como los cambios en la estructura trófica del ENCH, conduciendo esto a una mayor retención del ictioplancton y la concentración de las presas en aguas costeras de la plataforma continental (Brochier et al., 2011). Para ambos escenarios, se espera que las proliferaciones de *C. plocamia* se distribuyan en zonas geográficas con características oceanográficas asociadas

con la retención de ictioplancton, y que presenten gradientes térmicos que promueven la producción de medusas.

Entender efectos ambientales sobre la distribución espacial de *C. plocamia* en el ENCH puede ser altamente beneficioso para las pesquerías en esta importante zona pesquera. Los patrones de variabilidad espacial presentados y los escenarios propuestos pueden ser utilizados para ayudar a la flota pesquera de anchoveta, evitando áreas de alta concentración de *C. plocamia*, para de esta manera minimizar las capturas incidentales de medusas, lo que puede conducir a importantes pérdidas económicas (Quiñones et al., 2013). Alternativamente, la identificación de *hot-spots* de *C. plocamia* también puede ayudar al establecimiento de una pesquería de medusas, para asistir la demanda de los mercados asiáticos (Brotz et al., 2017). Por último, la variabilidad espacial de abundancia de medusas, así como su superposición espacial con huevos y larvas de peces comerciales, podrían utilizarse para instaurar medidas de manejo pesquero en el ENCH, así como en otros ecosistemas marinos de alta productividad e importancia comercial a nivel mundial.

3.7 REFERENCIAS

- Acha, E. M., Piola, A., Iribarne, O., Mianzan, H. 2015. Ecological processes at marine fronts: oases in the ocean. Springer. 66 pp.
- Alheit, J., Niquen, M. 2004. Regime shifts in the Humboldt Current ecosystem. Progress in Oceanography, 60: 201–222.
- Aller, 2017. Descripción de la dieta de la medusa *Chrysaora plocamia* (Lesson, 1830) en la bahía Independencia, Perú. Tesis para el grado de licenciatura de la Universidad Científica del Sur, Lima, Perú. 50 pp.
- Armstrong, M., Boufassa, A. 1988. Comparing the robustness of ordinary kriging and lognormal kriging: Outlier resistance. Mathematical Geology, 20: 447–457.
- Arntz, W. E., Tarazona, J. 1990. Effects of El Niño 1982-83 on benthos, fish and fisheries off the South American Pacific coast. Elsevier Oceanography Series, 52: 323–360.

- Bakun, A. 1996. Patterns in the ocean: ocean processes and marine population dynamics. California Sea Grant, in cooperation with Centro de Investigaciones Biologicas del Noroeste, La Paz, México. 323 pp.
- Bakun, A., Broad, K. 2003. Environmental 'loopholes' and fish population dynamics: comparative pattern recognition with focus on El Niño effects in the Pacific. *Fisheries Oceanography*, 12: 458–473.
- Bakun, A. 2006a. Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity, adaptive response and competitive advantage. *Scientia Marina*, 70: 105–122.
- Bakun, A. 2006b. Wasp-waist populations and marine ecosystem dynamics: Navigating the predator pit topographies. *Progress in Oceanography*, 68: 271–288.
- Brochier, T., Lett, C., Fréon, P. 2011. Investigating the 'northern Humboldt paradox from model comparisons of small pelagic fish reproductive strategies in eastern boundary upwelling ecosystems. *Fish and Fisheries*, 12: 94–109.
- Brodeur, R. D., Sugisaki, H. Hunt Jr, G. L. 2002. Increases in jellyfish biomass in the Bering Sea: implications for the ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 233: 89–103.
- Brodeur, R. D., Decker, M. B., Ciannelli, L., Purcell, J. E., Bond, N. A., Stabeno, P. J., Acuna, E., et al. 2008a. The rise and fall of jellyfish in the Bering Sea in relation to climate regime shifts. *Progress in Oceanography*, 77: 103–111.
- Brodeur, R. D., Suchman, C. L., Reese, D. C., Miller, T. W., Daly, E. A. 2008b. Spatial overlap and trophic interactions between pelagic fish and large jellyfish in the northern California Current. *Marine Biology*, 154: 649–659.
- Brodeur, R. D., Barcelo, C., Robinson, K. L., Daly, E. D., Ruzika, J. J. 2014. Seasonal and interannual variability in the spatial overlap between forage fishes and the large medusa *Chrysaora fuscescens* in the northern California Current region. *Marine Ecology Progress Series*, 510: 167–181.
- Brotz, L., Cheung, W. W. L., Kleisner, K., Pakhomov, E., Pauly, D., 2012. Increasing jellyfish populations: trends in Large Marine Ecosystems. *Hydrobiologia*, 690: 3–20.

Brotz, L., Schiariti, A., López-Martínez, J., Álvarez-Tello, J., Hsieh, Y. H. P., Jones, R. P., Quiñones, J. et al. 2017. Jellyfish fisheries in the Americas: origin, state of the art, and perspectives on new fishing grounds. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 27: 1–29.

Carrasco, S., Santander, H. 1987. The El Niño Event and its influence on the zooplankton off Peru. *Journal of Geophysical Research*, 92: 14,405–14,410.

Costello J. H, Bayha, K. M., Mianzan, H. W., Shiganova, T. A., Purcell, J. E. 2012. Transitions of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) from a native to an exotic species: a review. *Hydrobiologia*, 690: 21–46.

Chavez, F. P., Ryan, J., Lluch-Cota, S. E., Niquen, M. 2003. From Anchovies to Sardines and Back: Multidecadal Change in the Pacific Ocean. *Science*, 299: 217–221.

Chiaverano, L. M., Holland, B. S., Crow, G. L., Blair, L., Yanagihara, A. A. 2013. Long-term fluctuations in circalunar beach aggregations of the box jellyfish *Alatina moseri* in Hawaii, with links to environmental variability. *PloS ONE*, 8: e77039.

Condon, R. H., Duarte, C. M., Pitt, K. A., Robinson, K. L., Lucas, C. H., Sutherland, K. R., Mianzan, H. W., et al. 2013. Recurrent jellyfish blooms are a consequence of global oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110: 1000–1005.

Duarte, C. M., Pitt, K. A., Lucas, C. H., Purcell, J. E., Uye, S. I., Robinson, K., Brotz, L., et al. 2013. Is global ocean sprawl a cause of jellyfish blooms? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11: 91–97.

Eriksen, E., Prozorkevich, D., Trofimov, A., Howel, D. 2012. Biomass of Scyphozoan Jellyfish, and Its Spatial Association with 0-Group Fish in the Barents Sea. *PLoS ONE*, 7: e33050.

Eriksen, E. 2015. Do scyphozoan jellyfish limit the habitat of pelagic species in the Barents Sea during the late feeding period? *ICES Journal of Marine Science*, 73: 217–226.

ESRI, 2011. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.

FAO, 2016. Fisheries and aquaculture software. FishStatJ - software for fishery statistical time series. In: FAO Fisheries and Aquaculture Department [online]. Rome. Updated 21 July 2016. [Cited 4 August 2017]. <http://www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstatj/en>

Flynn, B. A., Richardson, A. J., Brierley, A. S., Boyer, D. C., Axelsen, B. E., Scott, L., Moroff, N. E. et al. 2012. Temporal and spatial patterns in the abundance of jellyfish in the northern Benguela upwelling ecosystem and their link to thwarted pelagic fishery recovery. *African Journal of Marine Science*, 34: 131–146.

Gibbons, M. J., Richardson, A. J. 2013. Beyond the jellyfish joy-ride and global oscillations: advancing jellyfish research. *Journal of Plankton Research*, 35: 929–938.

Goy, J., Morand, P., Etienne, M. 1989. Long term fluctuation of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphomedusa) in the western Mediterranean Sea. Prediction by climatic variables. *Deep-Sea Research*, 36: 269–279.

Gutiérrez, M. Peraltila, S. 1999. Aplicación de un Sistema de Información Geográfica y de la carta electrónica iso-paralitoral en las evaluaciones hidroacústicas de la biomasa de recursos pesqueros en el mar peruano. *Informe Instituto del Mar del Perú*, 146: 25–29.

Gutiérrez, D., Bertrand, A., Wosnitza-mendo, C., Dewitte, B., Purca, S., Peña, C., Chainegau, A. et al. 2011. Sensibilidad del sistema de afloramiento costero del Perú al cambio climático e implicancias ecológicas [Climate change sensitivity of the Peruvian upwelling system and ecological implications]. *Revista Peruana Geoatmosférica*, 3: 1–24.

Holm-Hansen, O., Lorenzen, C. J., Holmes, R. W., Strickland, J. D. 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. *ICES Journal of Marine Science*, 30: 3–15.

IMARPE, 1988. Informe del Crucero 8610-12 a bordo del BIC Humboldt y BIC SNP-1 “Prospección pesquera de los recursos pelágicos anchoveta, sardina, jurel y caballa”. Instituto del Mar del Perú. 20 pp.

Kideys, A. E., Roohi, A., Eker-Develi, E., Mélin, F., Beare, D. 2008. Increased chlorophyll levels in the southern Caspian Sea following an invasion of jellyfish. *Research Letters in Ecology*, 185642: 1–4.

- Kordas, R. L., Harley, C. D., O'Connor, M. I. 2011. Community ecology in a warming world: the influence of temperature on interspecific interactions in marine systems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400: 218–226.
- Kramer, D., Kalin, M., Stevens, E. G., Thrailkill, J. R., Zweifel, J. R. 1972. Collecting and processing data on fish eggs and larvae in the California Current region. NOAA Technical Report NMFS Circ-370, 38 pp.
- Lloyd, C. D. 2006. *Local Models for Spatial Analysis*. CRC Press, Belfast. 244 pp.
- Lucas, C. H., Jones, D. O., Hollyhead, C. J., Condon, R. H., Duarte, C. M., Graham, W. M., Robinson, K. L., et al. 2014. Gelatinous zooplankton biomass in the global oceans: geographic variation and environmental drivers. *Global ecology and biogeography*, 23: 701–714.
- Lynam, C. P., Brierley, A. S., Hay, S. J. 2005a. Jellyfish abundance and climate variation: contrasting responses in oceanographically distinct regions of the North Sea, and possible implications for fisheries. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85: 435–450.
- Lynam, C. P., Heath, M. R., Hay S. J., Brierley, A. 2005b. Evidence for impacts by jellyfish on North Sea herring recruitment. *Marine Ecology Progress Series*, 298: 157–167.
- Lynam, C. P., Gibbons, M. J., Axelsen, B. A., Sparks, C. A. J., Coetzee, J., Heywood, B. G., Brierley, A. S., 2006. Jellyfish overtake fish in a heavily fished ecosystem. *Current Biology*, 16: R492–R493.
- Meredith, R. W., Gaynor, J. J., Bologna, P. A. 2016. Diet assessment of the Atlantic Sea Nettle *Chrysaora quinquecirrha* in Barnegat Bay, New Jersey, using next-generation sequencing. *Molecular Ecology*, 25: 6248–6266.
- Ochoa, N., Taylor, M. H., Purca, S., Ramos, E. 2010. Intra-and interannual variability of nearshore phytoplankton biovolume and community changes in the northern Humboldt Current system. *Journal of Plankton Research*, 32: 843–855.

- Purcell, J. E., Nemazie, D. A., Dorsey, S. E., Houde, E. D., Gamble, J. C. 1994. Predation mortality of bay anchovy (*Anchoa mitchilli*) eggs and larvae due to scyphomedusae and ctenophores in Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 114: 47–58.
- Parsons, T. R., Lalli, C. M. 2002. Jellyfish population explosions: revisiting a hypothesis of possible causes. *La mer*, 40: 111–121.
- Pennington, J. T., Mahoney, K. L., Kuwahara, V. S., Kolber, D. D., Calienes, R., Chavez, F. P. 2006. Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69: 285–317.
- Purcell, J. E. 2003. Predation on zooplankton by large jellyfish, *Aurelia labiata*, *Cyanea capillata* and *Aequorea aequorea*, in Prince William Sound, Alaska. *Marine Ecology Progress Series*, 246: 137–152.
- Purcell, J. E., 2005. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom*, 85: 461–476.
- Purcell, J. E., Decker, M. B. 2005. Effects of climate on relative predation by scyphomedusae and ctenophores on copepods in Chesapeake Bay during 1987–2000. *Limnology and Oceanography*, 50: 376–387.
- Purcell, J. E., 2012. Jellyfish and ctenophore blooms coincide with human proliferations and environmental perturbations. *Annual Review of Marine Sciences*, 4: 209–235.
- Quiñones, J., Monroy, A., Acha, E. M., Mianzan, H. 2013. Jellyfish bycatch diminishes profit in an anchovy fishery off Peru. *Fisheries Research*, 139: 47–50.
- Quiñones, J., Mianzan, H., Purca, S., Robinson, K. L., Adams, G. D., Acha, M. 2015. Climate-driven population size fluctuations of jellyfish (*Chrysaora plocamia*) off Peru. *Marine Biology*, 162: 2339–2350.
- Rahn, D. A., Garreaud, R. D. 2014. A synoptic climatology of the near-surface wind along the west coast of South America. *International Journal of Climatology*, 34: 780–792.

- Riascos, J. M., Paredes, L., Gonzales, K., Caceres I., Pacheco, A. S. 2013. The larval and benthic stages of the scyphozoan medusa *Chrysaora plocamia* under El Niño–La Niña thermal regimes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 446: 95–101.
- Richardson, A. J., Bakun, A., Hays, G. C., Gibbons, M. J. 2009. The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends in Ecology and Evolution*, 24: 312–322.
- Santander, H. 1987. Relationship between anchoveta egg standing stock and parent biomass off Peru, 4°–14°S. In *The Peruvian Anchoveta and its Upwelling Ecosystems: Three Decades of Change*, 1st edn, pp. 179–207. Ed. by D. Pauly, and I. Tsukayama, ICLARM Studies and Reviews, Manila. 351 pp.
- Schroeder, R., Branco, J. O., Freitas Jr. F., Resgalla Jr, C. 2014. Preliminary assessment of the jellyfish bycatch captured off southern and southeastern Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 42: 288–300.
- Scott, L., Warmerdam, N. 2005. Extend crime analysis with ArcGIS spatial statistics tools. *Arc User Magazine*, April-June USA.
- Smetacek, V. S. 1985. Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. *Marine biology*, 84: 239–251.
- Strickland, J. D., Parsons, T. R. 1972. *A practical handbook of seawater analysis*. 2nd edition. Fisheries Research Board of Canada Bull. 167 Alger Press. 310 pp.
- Takahashi, K. 2005. The annual cycle of heat content in the Peru Current region. *Journal of Climate*, 18: 4937–4954.
- Tilves, U., Purcell, J. E., Fuentes, V. L., Torrents, A., Pascual, M., Raya, V., Gili, J. M. et al. 2016. Natural diet and predation impacts of *Pelagia noctiluca* on fish eggs and larvae in the NW Mediterranean. *Journal of Plankton Research*, 38: 1243–1254.
- Zeman, S. M., Brodeur, R. D., Daly, E. A., Sutherland, K. R. 2016. Prey selection patterns of *Chrysaora fuscescens* in the northern California Current. *Journal of Plankton Research*, 38: 1433–1443

3.8 ANEXO TABLAS Y FIGURAS.

Tabla III.1. Resumen de los resultados del análisis de Geographical Weighted Regression (GWR) entre la variable dependiente (*Chrysaora plocamia*) y las variables explicativas. El asterisco indica las variables seleccionadas (alto r^2 -adjusted y bajo AICc), los cuales son indicados con un asterisco (*)

Year	1982 - 83		1986 - 87		2011	
	r^2 -adjusted	AICc	r^2 -adjusted	AICc	r^2 -adjusted	AICc
Clorofila a	0.942*	-563	0.905*	-668	0.743*	-334
Zooplancton	0.876*	-465	0.689*	-300	0.802*	-356
Larvas sardina	0.719*	-325	0.623*	-253		
Huevos sardina	0.251	-169	0.352	-670		
Larvas anchoveta	0.152	-147	0.649*	-263	0.716*	-317
Huevos anchoveta	0.530	-250	0.431	-108	0.819*	-356.2

Tabla III.2: Traslape circunscrito a las áreas de mayor concentración de *Chrysaora plocamia* ($\geq 75\%$) (Áreas negras en la Figura 5) y las variables biológicas diferenciadas geográficamente a nivel latitudinal. Las áreas con mayor traslape ($> 8,000 \text{ km}^2$) están marcadas con un asterisco (*), donde también se indica el % del traslape.

Year \ variable	Clorofila a		Zooplancton		Larvas sardina		Larvas anchoveta		Huevos anchoveta	
1982-83	Traslape (km ²)	%	Traslape (km ²)	%	Traslape (km ²)	%	Traslape (km ²)	%	Traslape (km ²)	%
Norte	2735	4.7	3697	6.4	10213*	17.6*				
Centro-Norte	2250	6.1	2141	5.8	6608	18.0				
Centro-Sur	4676	9.6	5818	12.0	2096	4.3				
Sur	10547*	9.5*	11182*	10.1*	0	0.0				
Total	20208.1	8.0	22837.9	9.0	18917.8	8.4				
1986-87										
Norte	18417*	20.4*	64	0.1	8797*	9.7*	0.0	0.0		
Centro-Norte	13219*	16.4*	1067	1.3	13905*	17.2*	4203	5.2		
Centro-Sur	502	0.4	2757	2.4	4367	3.9	0	0.0		
Sur	1755	1.1	19537*	12.7*	1363	0.9	16270*	10.6*		
Total	33893.0	7.7	23425.1	5.3	28431.8	6.5	20472.6	4.7		
2014										
Norte	11662*	25.9*	5534	12.3			1779	3.9	3365	7.5
Centro-Norte	5853	12.3	4303	9.1			10173*	21.4*	10017*	21.4*
Centro-Sur	1500	2.4	940	1.5			2317	3.7	4985	8.1
Sur	0	0.0	0.0	0.0			0.0	0.0	0.0	0.0
Total	19015.3	10.3	10776.0	5.9			14268.8	7.8	18367.6	10.0

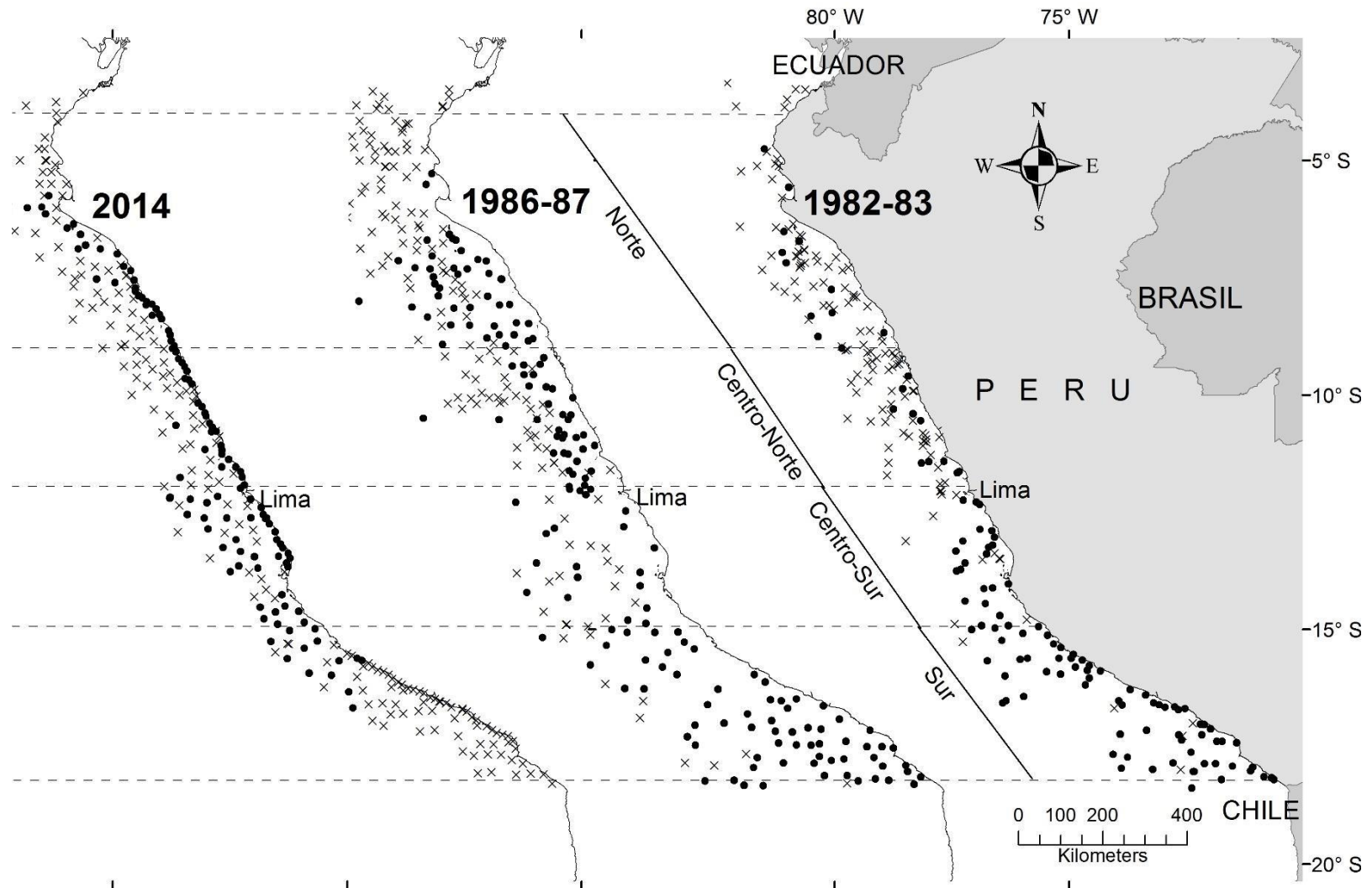


Figura III.1. Área de estudio de los tres periodos seleccionados con grandes proliferaciones de *Chrysaora plocamia* en el ENCH, de derecha a izquierda: EN 1982-83; EN 1986-87 y el año neutral 2014. Los puntos negros son calas positivas de medusas y las cruces representan calas sin medusas.

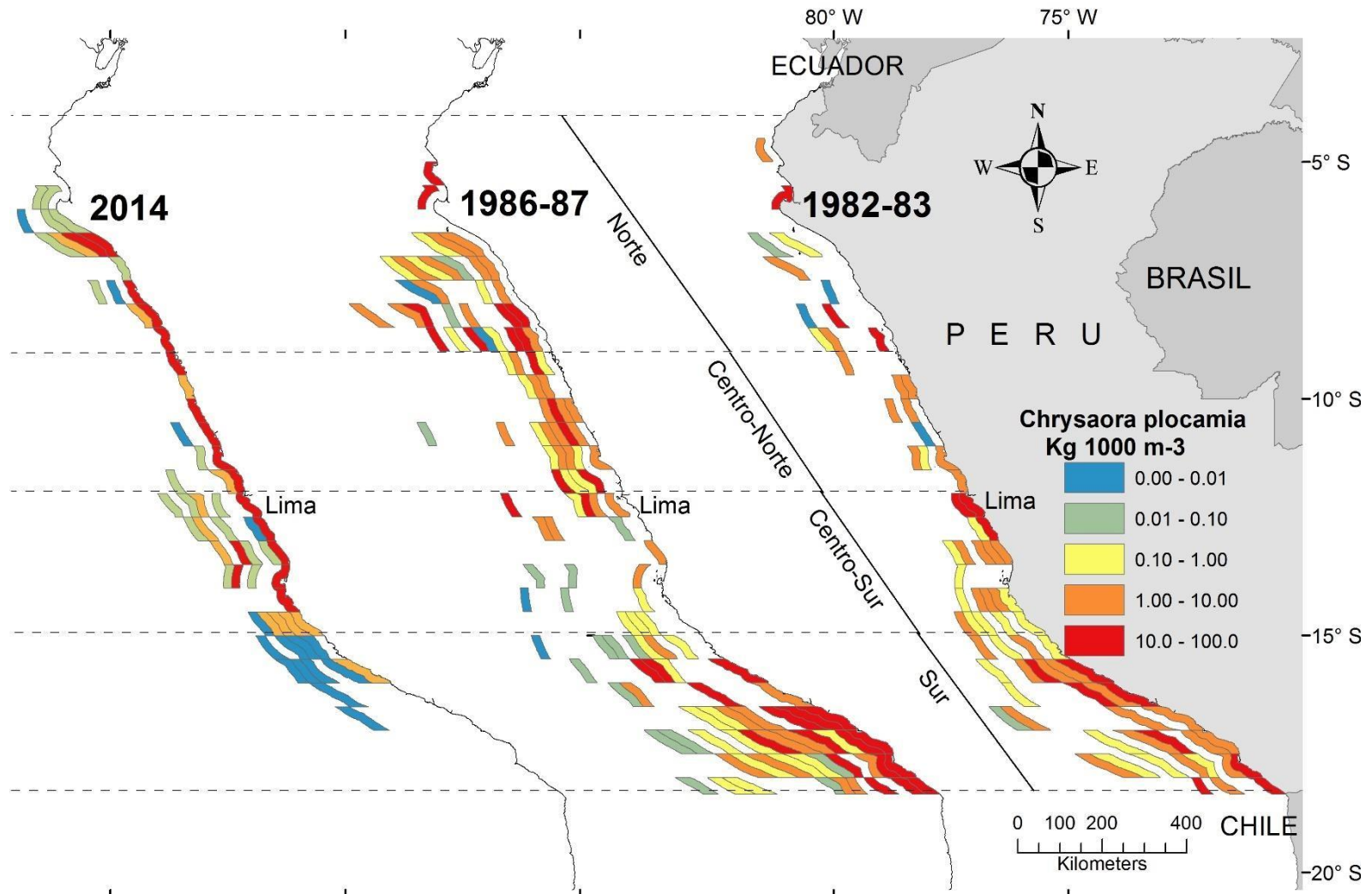


Figura III.2. Distribución de *Chrysaora plocamia* por áreas iso-paralitorales durante años EN (1982-83 y 1986-87) y durante un año neutral (2014). La Abundancia es expresada en Kg de medusas 1000⁻³.

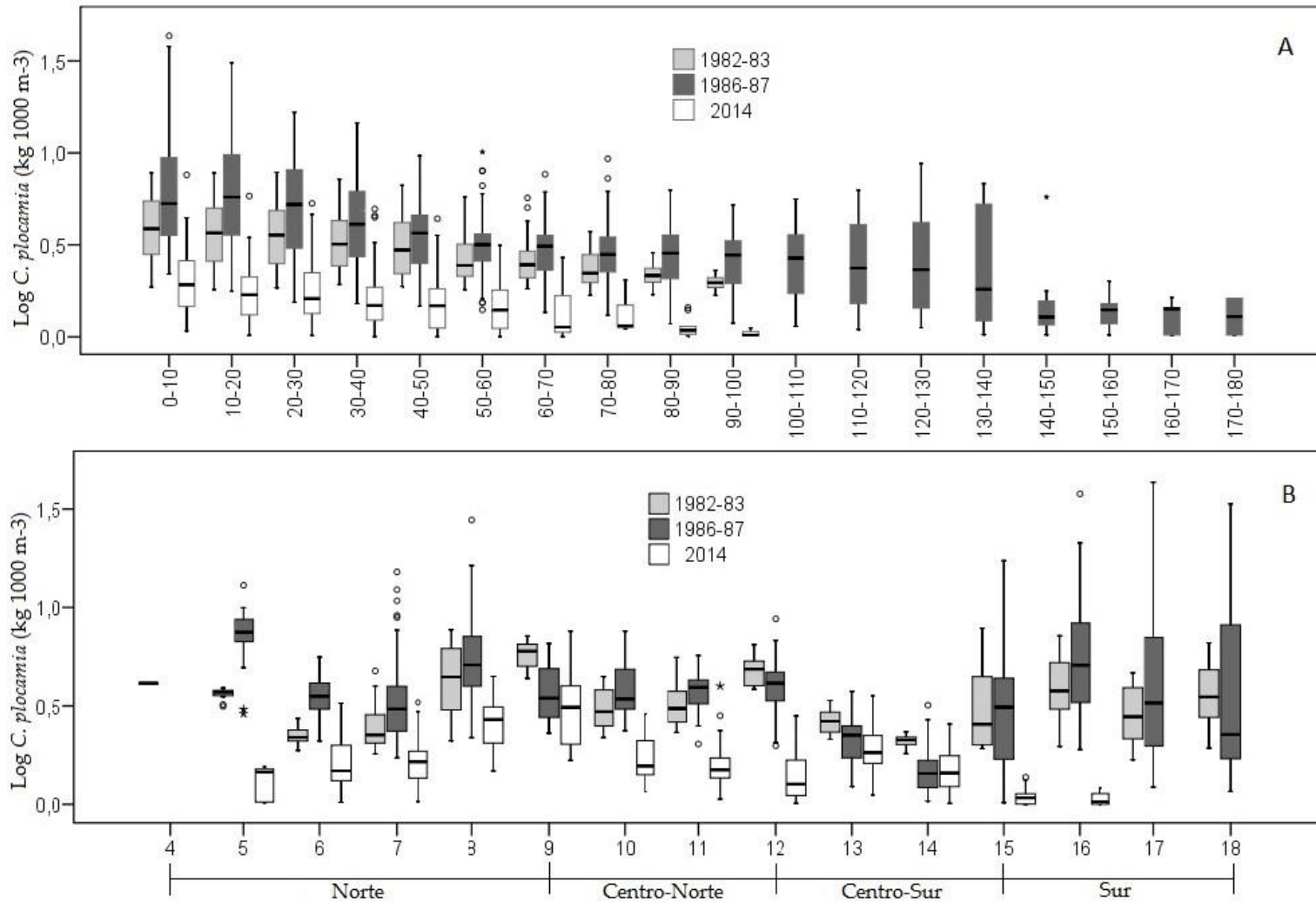


Figura III.3. Abundancia de *Chrysaora plocamia* (log kg de medusas 1000m⁻³) en relación con la distancia de la costa (eje X) (A) y en relación con el grado latitudinal (eje x) (B) para los años EN 1982-83 y 1986-87 y el año neutral 2014.

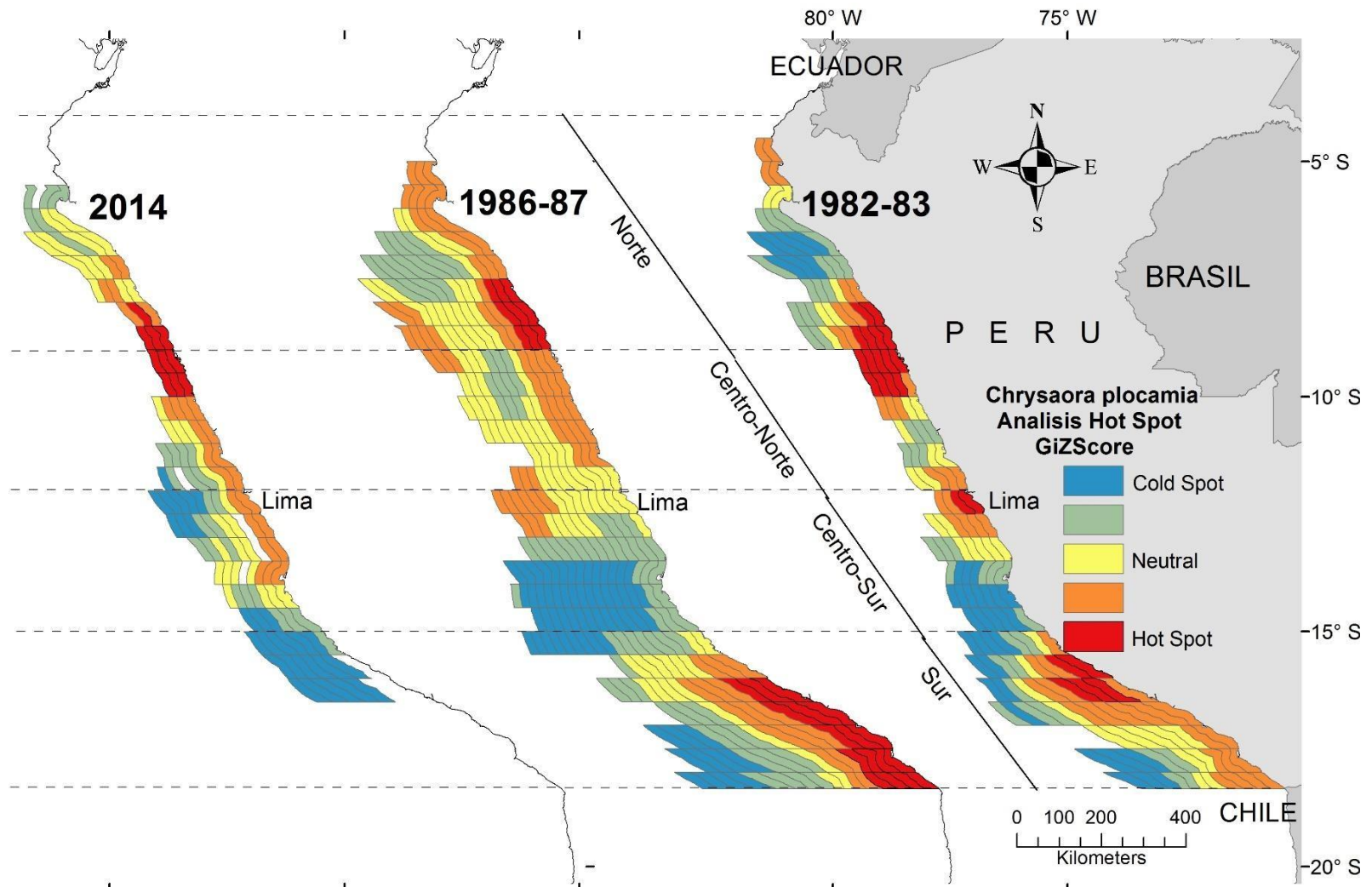


Figura III.4. Distribución de las zonas de mayor agregación (*Hot Spots*) de la medusa *Chrysaora plocamia* (GIZ Score > 2.9; polígonos rojos) y *Cold Spots* (polígonos celestes) en el ENCH durante los años EN (1982-83 y 1986-87) y año neutral (2014). La abundancia es expresada en log kg de medusas 1000m⁻³.

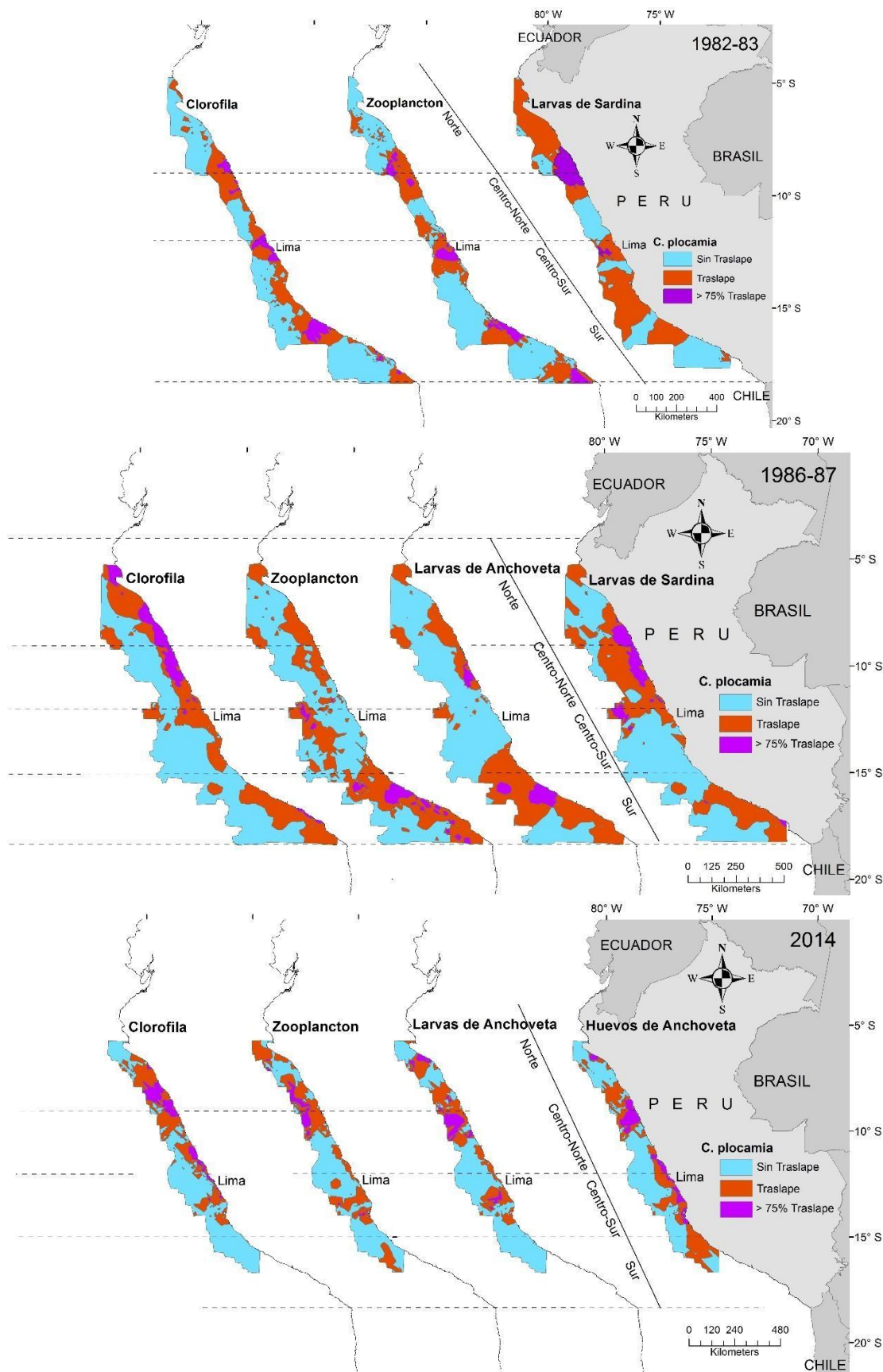


Figura III.5. Área de estudio mostrando el traslape espacial de *Chrysaora plocamia* y las variables biológicas (explicativas) en el ENCH durante los años EN (1982-83 y 1986-87) y año neutral (2014). La distribución de las variables explicativas está representada por un color celeste. El traslape total entre *C. plocamia* y la variable explicativa se representa en rojo, mientras que el área de máximo traslape (>75% de la biomasa de medusas y variable exploratoria combinadas) es expresado en color púrpura

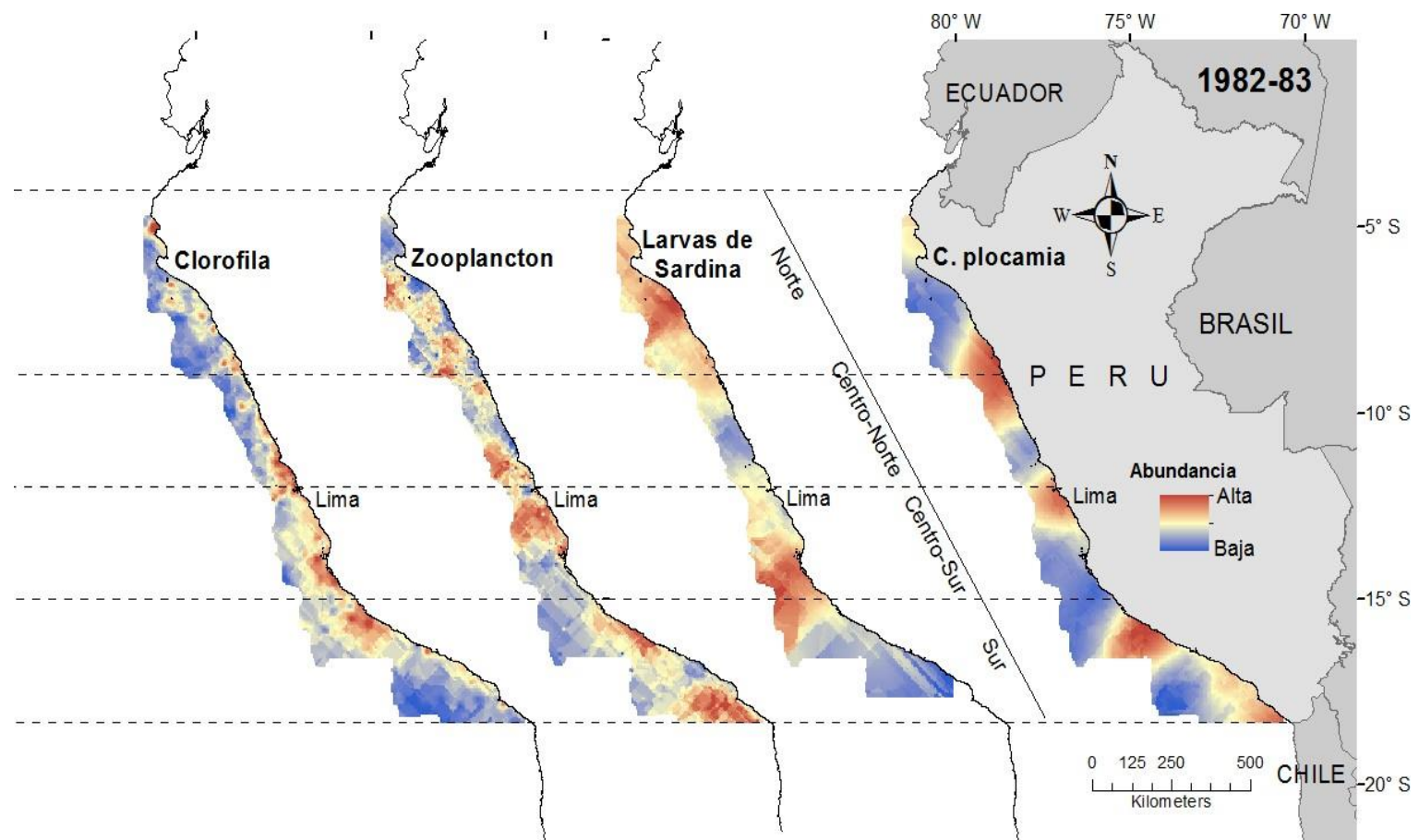


Fig. III.6. Cobertura espacial de medusa (*Chrysaora plocamia*) y las variables explicativas seleccionadas (larvas de sardina, volumen de zooplancton y clorofila a) los cuales se muestran para el año EN 1982-83. El color rojizo representa las áreas de mayores abundancias y el color azulado representa las áreas de pobres o bajas abundancias.

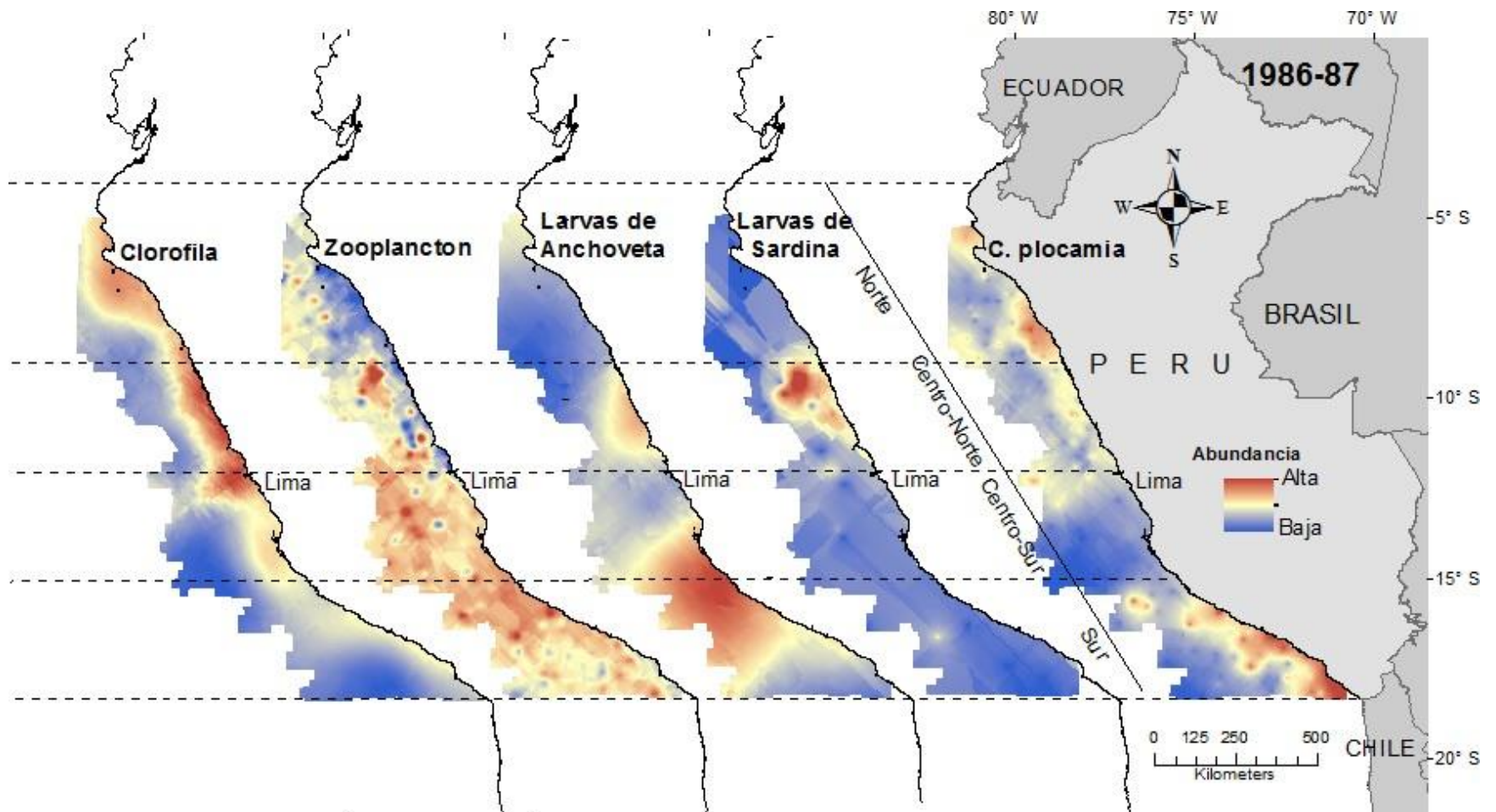


Fig. III.7. Cobertura espacial de medusa (*Chrysaora plocamia*) y las variables explicativas seleccionadas (larvas de sardina, volumen de zooplancton y clorofila a) los cuales se muestran para el año EN 1986-87. El color rojizo representa las áreas de mayores abundancias y el color azulado representa las áreas de pobres o bajas abundancias.

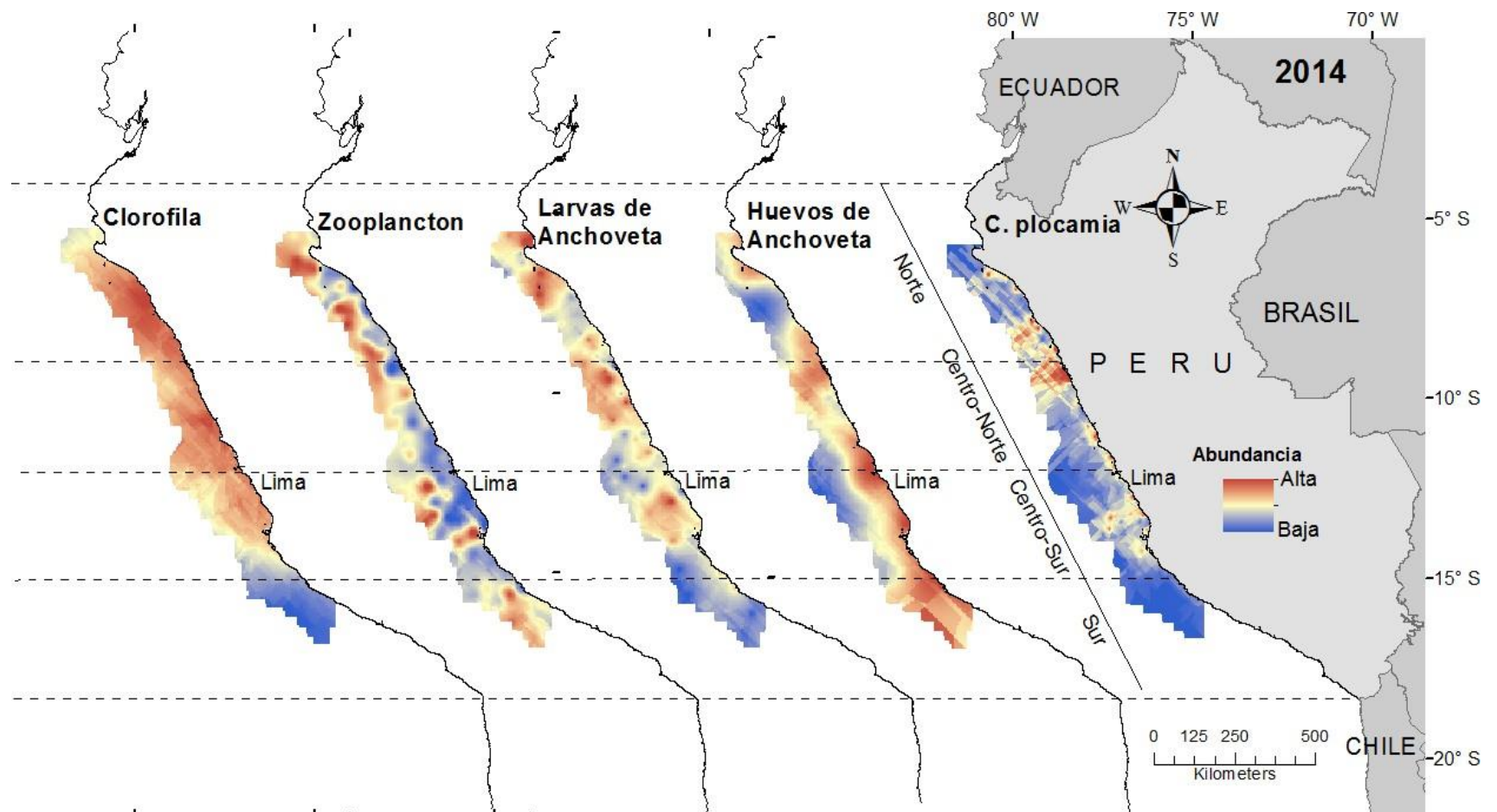


Figura III.8. Cobertura espacial de medusa (*Chrysaora plocamia*) y las variables explicativas seleccionadas (larvas de sardina, volumen de zooplankton y clorofila a) los cuales se muestran para el año neutral 2014. El color rojizo representa las áreas de mayores abundancias y el color azulado representa las áreas de pobres o bajas abundancias.



Figura III.9. Agregaciones de *Chrysaora plocamia* en las inmediaciones del fondeadero de las embarcaciones industriales en el puerto del Callao en marzo del 2012

CAPITULO 4

EL ROL DE *C. plocamia* EN LA TRAMA TROFICA DEL ECOSITEMA NORTE DE LA CORRIENTE DE HUMBOLDT

4.1 RESUMEN

Las medusas scyphozoas interactúan en la cadena trófica con una serie de organismos como reptiles, aves, peces, crustáceos, cnidarios, platelmintos, moluscos, equinodermos, etc. Algunas interacciones son perjudiciales para algunos de los organismos mencionados, en otras ocasiones estas medusas sirven como hospederos intermediarios para parásitos de peces, otras interacciones son positivas para algunos de los organismos mencionados. Este gran número de interacciones varían desde ser beneficiosas para las medusas (alimento, eliminación de parásitos) a ser negativas para ellas (depredación en las medusas). Se realizó una exhaustiva revisión bibliográfica de las interacciones tróficas de las medusas scyphozoas a nivel global, las interacciones evaluadas fueron las siguientes: 1.- organismos que se alimentan de medusas scyphozoas. 2.- organismos presa de las medusas scyphozoas. 3.- interacciones simbióticas o parasíticas con las medusas scyphozoas y 4.- organismos que se alimentan de medusas scyphozoas cuando llegan al bentos debilitadas, seniles o muertas. Adicionalmente se realizó una revisión bibliográfica de cómo es la transferencia de energía con respecto a este grupo de medusas en interacciones *top-down* y *bottom-up*. Así mismo se presenta la información existente de las interacciones tróficas de *Chrysaora plocamia* en el ENCH y se la interpreta en el contexto general de la ecología trófica de las medusas scyphozoas.

4.2 INTRODUCCION

Las medusas de la clase Scyphozoa, son animales conspicuos, a los que generalmente no se les ha dado la importancia que tienen en los ecosistemas pelágicos (Fleming et al., 2015), la tesis de que las medusas no tenían un rol trófico (ecológico) en ecosistemas pelágicos y que simplemente eran depositarios de carbono ya está desactualizada (Hansson y Norrman, 1995;

Arai, 2005; Condon et al., 2011); varios estudios han indicado que muchas especies marinas se alimentan exclusivamente de medusas a pesar de su bajo contenido nutricional (Doyle et al., 2007; 2014). Actualmente existe un creciente interés en las interacciones tróficas de la fase pelágica de las medusas Scyphozoas (Purcell, 2009; Flemming et al., 2015; Purcell, 2017). Incluso también sobre el rol trófico que cumplen en el bentos cuando mueren las medusas, tanto en aguas profundas (Titelman et al., 2006; Sweetman et al., 2014), así como en aguas someras (Stoner y Layman, 2015). Respecto de los depredadores de medusas scyphozoas, merecen mención las tortugas marinas, principalmente la tortuga dorso de cuero o laúd (*Dermochelys coriácea*) (Heaslip et al., 2012) cuya alimentación es altamente incrementada en zonas de mayor agregación de medusas (Wallace et al., 2015). Una gran variedad de carnívoros oportunistas también se alimenta de medusas, como moluscos, artrópodos, peces, otros reptiles y aves (Arai, 2005). Desde la perspectiva opuesta, las medusas se alimentan de un gran bagaje de presas, como mesozooplankton e ictioplankton (Suchman et al., 2008; Purcell et al., 2014), microplankton (Stoecker et al., 1987; Colin et al., 2005), especies del macrozooplankton gelatinoso (Purcell, 1997; Brodeur et al., 2002; Purcell y Decker, 2005) en el sistema pelagial, así como también especies más relacionadas al bentos como el plancton emergente¹ (Pitt et al., 2008). A pesar de que las medusas scyphozoas son depredadores no visuales, son capaces de detectar las zonas donde hay mayor agregación de presas y allí se alimentan preferentemente (Suchman y Sullivan, 1998; Purcell y Sturdevant, 2001). Adicionalmente, existe evidencia de cambios tróficos asociados a diferentes estructuras de tallas de medusas, tal como también sucede en los peces (Graham et al., 2007; Fleming et al., 2011).

El ENCH está caracterizado por un sistema de afloramiento presente durante todo el año (Carr, 2001), el cual soporta una gran pesquería, incluyendo la pesquería de sardina de pacífico, *Sardinops sagax* (Chavez et al., 2008; Cardenas-Quintana et al., 2015), así como también la pesquería más grande en toneladas a nivel mono específico basada en la anchoveta peruana, *Engraulis ringens* (Pennington et al., 2006; Bakun y Weeks, 2008). En este contexto dentro del ENCH estos peces pelágicos y varios organismos de la cadena trófica se traslapan a nivel espacial con la medusa scyphozoa *Chrysaora plocamia* (Quiñones et al., 2015). Esta

especie de medusa podría dominar el ecosistema pelágico en algunos años específicos, los cuales podría llegar a más del 50% en peso (Quiñones et al., 2013). Ante condiciones de calentamiento anómalo, las poblaciones de estas medusas se podrían incrementar aún más, tanto en sus abundancias como en su cobertura espacial, especialmente en periodos previos a El Niño (EN), dentro de periodos inter-decadales cálidos (Quiñones et al., 2018). Las interacciones y traslapes espaciales entre los peces pelágicos, las medusas y otros componentes del ecosistema pelágico del ENCH se pueden traducir en potenciales interacciones depredatorias y competitivas, debido a que estudios previos revelan que la dieta de *C. plocamia* incluye huevos de anchoveta, copépodos, larvas de bivalvos y poliquetos (Riascos et al., 2014), todo esto durante un periodo frío. Así mismo durante un periodo cálido se encontró que *C. plocamia* se alimentaba principalmente de zoeas de decápodos, huevos de peces costeros e hidromedusas (Aller, 2017). Algunos de los ítems consumidos por esta medusa son compartidos con la dieta de peces pelágicos de importancia comercial (Espinoza y Bertrand, 2008; Espinoza et al., 2009). Estas interacciones tróficas se espera que puedan ser afectadas por la sobrepesca a cargo de las empresas pesqueras, las cuales tienen un promedio de extracción de ~6 millones de toneladas anuales (1990 – 2015; FAO, 2016). Habría que mencionar que el ENCH ha sido modelado extensivamente a nivel trófico usando modelos de carbono y nitrógeno (Walsh, 1981), modelos de balance de masas (Jarre y Pauly, 1993), modelos de flujo de carbonos (Carr, 2002) y modelos de estado estático (Tam et al., 2008), pero lamentablemente ninguno de estos modelos incluyó medusas scyphozoas.

4.3 METODOLOGIA

Se realizó una investigación documental usando diversas fuentes como artículos científicos, libros y trabajos académicos varios, la búsqueda de la información se realizó principalmente online, donde se utilizaron varias plataformas, una de las principales es Google Scholar vía www.scholar.google.com. También se accedió a la plataforma de repositorio digital online del Instituto del Mar del Perú (IMARPE) vía <http://biblioimarpe.imarpe.gob.pe:8080/>. Adicionalmente, debido a que el IMARPE mantiene suscripción a diversas fuentes de información científico académica, también se accedió a los siguientes servicio de buscadores de trabajos científicos como se mencionan a

continuación: Science Direct: <http://www.sciencedirect.com/>; EBSCO Host: <https://www.ebsco.com/> y ASFA: <http://www.fao.org/fishery/asfa/es>. Cuando no se podía acceder a una publicación científica en la cual no teníamos suscripción le escribíamos directamente al autor principal, así mismo le pedíamos que por favor nos mande una copia del manuscrito debido a que estábamos realizando un trabajo de investigación académico. En la medida de lo posible se utilizó información publicada en revistas indexadas, usando de preferencia la información más actualizada. También se consultaron bases de datos bibliográficas, las cuales están conformadas por archivos de información organizada que contienen registros o referencias bibliográficas completas, las cuales están acompañadas de los resúmenes de los artículos publicados en revistas científicas y que nos permiten obtener el documento completo.

La estrategia de búsqueda de la información online relevante consistió en usar palabras clave o descriptores, tales como: años e idiomas consultados, combinaciones booleanas (“and” “or” “not”) y limitadores (tipo de artículo, encabezamientos, etc.). Una vez identificados los documentos con la información relevante se valoraron con criterios que permitan descartar aquellos que contienen errores metodológicos y que podrían conducir a conclusiones equivocadas. Dentro de los documentos seleccionados se puso énfasis en los aspectos aplicables a la investigación priorizando aspectos como el estado actual del tema a tratar, identificando los marcos de referencia. A nivel específico se organizó la búsqueda bibliográfica en varias secciones, las cuales consistieron de tres componentes principales: (1) sobre la depredación de los organismos que se alimentan de las medusas scyphozoas en general y con énfasis en *C. plocamia*; principalmente tortugas marinas, peces óseos y aves marinas, así mismo también se evaluaron las interacciones trófico – ecológicas entre estos organismos y *C. plocamia*. (2) Sobre la depredación de las medusas scyphozoas y *C. plocamia* sobre los principales organismos de los que se alimentan, principalmente mesozooplankton, zooplankton gelatinoso e ictioplankton, así como sus interacciones tróficas. (3) sobre las interacciones simbióticas o parasíticas entre las medusas scyphozoas y *C. plocamia* con diversos organismos, principalmente con anfípodos hyperidos, anémonas parasíticas y algunos peces óseos de la familia carangidae. (4) Sobre las interacciones de

organismos que se alimentan de medusas scyphozoas cuando llegan al bentos debilitadas, seniles o muertas, principalmente cangrejos decápodos, poliquetos, gasterópodos, equinodermos y anfípodos gamáridos.

4.4 RESULTADOS

4.4.1 QUIENES SE ALIMENTAN DE MEDUSAS SCYPHOZOAS A NIVEL GLOBAL Y EN EL ENCH ?

Las medusas Scyphozoas son importantes componentes de los ecosistemas marinos tanto como depredadores, así como presas (Pauly et al., 2009; Richardson et al., 2009), siempre se consideró que estos organismos presentaban un bajo contenido calórico, debido a los altos niveles de agua que componen sus tejidos (Doyle et al., 2007), sin embargo las gónadas presentan 5 veces más contenido calórico que la campana y más del doble que los brazos orales (Doyle et al., 2007). Es por eso que los organismos que se alimentan de medusas tienen que consumir grandes cantidades, lo que implica grandes estómagos y una rápida digestión (Davenport, 2017), debido a que los animales de grandes tallas pueden sobrevivir mejor con alimentos de baja calidad con respecto a los animales pequeños, porque el gran tamaño ayuda a alcanzar más fácilmente sus requerimientos metabólicos (Nagy et al., 1999; Doyle et al., 2007). Es por esto que no nos debemos sorprender que dos de los animales marinos más grandes que existen; como la tortuga dorso de cuero (*Dermochelys coriácea*) y el pez óseo más grande existente, el pez luna (*Mola mola*) se alimenten exclusivamente de medusas (Davenport, 1998; Houghton et al., 2006; Wallace et al., 2006; Davenport, 2017). Los principales géneros de medusas consumidos por las tortugas laúd son *Cyanea capillata* y *Aurelia aurita* en Nueva Scotia, Canadá, en Atlántico Nor-Oeste (Heaslip et al., 2012). Así mismo en las costas de California las tortugas laúd se alimentan de *Chrysaora fuscescens* (Benson et al., 2007) (Fig. IV.1). Otra especie de tortuga que se alimenta de medusas scyphozoas es la tortuga verde (*Chelonia mydas*), como se ha evidenciado en el Pacífico Centro Norte (Parker et al., 2011). La tortuga Cabezona (*Caretta caretta*), también se alimenta de medusas scyphozoas como se evidencio en la corriente del golfo frente a las

costas de Florida (Witherington, 2002), Carolina del Sur (McClellan et al., 2010) y en el mar Mediterráneo (Revelles et al., 2007). Otra de las especies de tortugas marinas que se alimenta de medusas Scyphozoas es la tortuga carey (*Eretmochelys imbricata*) en el Mar Caribe (Blumenthal et al., 2009). Finalmente, la tortuga plana de Australia (*Natator depressus*) también se alimenta de medusas scyphozoas en el golfo de Carpentaria (Walker y Parmenter, 1990).

Algunos peces también se alimentan de medusas. Las interacciones entre peces y medusas son bastante complejas, debido a que las medusas se alimentan de estadios iniciales de peces o bien pueden competir con ellos por el alimento (Purcell y Arai, 2001), estadios iniciales de peces pueden buscar protección dentro de las campanas de las medusas y alimentarse del tejido de éstas (Fig IV.2.) (Arai, 1988; Purcell y Arai, 2001). Se sabe que por lo menos 124 especies de peces se alimentan de medusas (Purcell, 2012); sin embargo, detectar presas gelatinosas en los estómagos de peces es difícil debido a que se digieren rápidamente (Arai et al., 2003). Debido a esta problemática los ictiólogos están examinando mayor cantidad de estómagos frescos de peces, antes de que el contenido gelatinoso sea digerido o destruido por las técnicas tradicionales de preservación (Purcell y Arai, 2001). No se conocen peces cuyas dietas estén basadas exclusivamente en medusas, inclusive los peces que están especializados en comer medusas, al menos también ingieren anfípodos hiperidos los cuales están asociados a estas, y también consumen salpas (Kashkina, 1986; Mianzan et al., 1997). Dentro de los peces cartilagosos, el género *Squalus*, como el tollo de cacho (*Squalus acanthias*), se alimenta en gran medida de organismos gelatinosos (Arai, 1988; Arai, 2005; Diaz-britz et al., 2017), así como las rayas del género *Dipturus* (Diaz-Britz et al., 2017). Con respecto a los peses óseos, los más reportados como consumidores de medusas pertenecen a las siguientes familias: Stromateidae, *Peprilus* sp. (palometas); Centrolophidae, *Seriola* sp. (Peces medusa y cojinovas); Macrouridae, *Macrourus* sp. (granaderos, colas de rata, pejeratas); Nototheniidae, *Lepidonotothen* sp. (nototénias); Congridae (congrios); Carangidae, *Parona* sp. (jureles); Bathylagidae, *Bathylagus* sp., *Lipolagus* sp., *Pseudobathylagus* sp. (esperalanes o capellanes); Salmonidae, *Oncorhynchus* sp. (salmones); Scorpaenidae, *Sebastes* sp. (peces escorpión); Anoplopomatiidae. *Anoplopoma*

sp. (peces mantequilla); Hexagrammidae, *Pleurogrammus* sp. (molvas o lorchas) (Arai, 1988; Purcell and Arai, 2001; Arai, 2005; Diaz-Briz et al., 2017). Un caso resaltante se manifiesta en los ecosistemas fuertemente alterados por el factor sobrepesca, como es en el sistema de afloramiento de Benguela, donde los grandes peces pelágicos comerciales han sido remplazados por la medusa scyphozoa *Chrysaora fulgifa* (Flynn et al., 2012), al mismo tiempo la estructura comunitaria de peces ahora es dominada por el pez gobio *Sufflogobius bibarbatus*, por medio de análisis de isotopos estables se determinó que esta especie de gobio se alimenta de *C. fulgida*.

Las aves son organismos que también se alimentan de medusas, generalmente las aves que pertenecen al orden Procelariformes, como los albatros y petreles, así como también la familia Alcidae y Laridae pertenecientes al orden Charadriiformes (Arai, 2005). El fulmar del norte (*Fulmarus glacialis*) se alimenta de medusas scyphozoas en el mar de Bering, donde incluso el alimento para las crías en algunas ocasiones estuvo constituido por un 100% de medusas (Harrison, 1984; Schneider et al., 1986). Las golondrinas de la tempestad del género *Oceanodroma*, así como las pardelas de género *Puffinus* se alimentan de medusas scyphozoas (Harrison, 1984). También se ha registrado que el arao común (*Uria aalga*) y el mérgulo lorito (*Aethia psittacula*), ambos pertenecientes a la familia Alcidae, se alimentan de scyphomedusas (Harrison, 1984; Vermeer et al., 1987). Con respecto a las gaviotas, se ha registrado que la gaviota *Rissa tridactyla* se alimenta de medusas (Harrison, 1984), así mismo varias especies de gaviotas, skuas, pagalos y saltadores se alimentan de medusas muertas varadas en las orilla de las playas (Ates, 1991). Algunos playeritos, familia Scolopacidae, del género *Crocethia* se alimentan también de la medusa *Aurelia aurita* (Grimm, 1984; Ates, 1991). En el Hemisferio Sur también existen reportes de aves marinas utilizando medusas como alimento, este es el caso del albatros de ceja negra (*Thalassarche melanophrys*); observándose en este caso que identificaba las medusas scyphozoas desde el aire y después descendía a alimentarse directamente de ellas en la costa sur de Chile (Suazo, 2008). Adicionalmente, a lo largo de diversas islas sub-antárticas como las islas Malvinas y Georgias del Sur (Reino Unido/Argentina), Macquaire (Australia) e islas Campbell (Nueva Zelanda), se ha registrado que tanto el albatros ceja negra (*T. melanophrys*) como el albatros

de Campbell (*Thalassarche impavida*) consumen medusas scyphozoas en el 42% de los casos (McInnes et al., 2017). Los pingüinos de adelia (*Pygoscelis adeliae*) también se alimentan de medusas, habiéndose registrado que se alimentaban activamente de medusas scyphozoas en áreas cercanas a la península antártica (Thiebot et al., 2016), también se observó este comportamiento en el pingüino magallánico (*Spheniscus magallanicus*) en la Patagonia argentina; en el pingüino ojo amarillo (*Megadyptes antipodes*) al sur de Nueva Zelanda y en el pingüino azul (*Eudyptula minor*) en el sur de Australia, donde también se les observó que se alimentaban activamente de scyphomedusas (Thiebot et al., 2017).

Algunas medusas pueden alimentarse de sus propios congéneres, por ejemplo las scyphomedusas *Cyanea capillata* y *Phacellophora camtschatica* depredan sobre *Aurelia aurita* de tamaño más pequeño (Bamstedt et al., 1994; Strand y Hamner, 1988). Los Helmintos pueden alimentarse también de scyphomedusas pero cuando se encuentran en fases larvianas, las cuales depredan medusas que actúan como hospederos intermediarios, antes de alojarse en su hospedero definitivo que son los peces (Purcell y Arai, 2001). Los moluscos nudibranchios depredan principalmente los pólipos (fase bentónica) de las medusas hydrozoas y scyphozoas, como el caso específico de *Coryphella verrucosa* que se alimenta de pólipos de *Aurelia aurita* (Hernroth y Grondahl, 1985). Existe también información de la depredación del octópodo *Argonauta argo* alimentándose de la scyphomedusa *Phyllorhiza* sp. (Heeger et al., 1992). Con respecto a los mamíferos ocasionalmente se ha reportado la presencia de hidroides en los estómagos de foca común (*Phoca vitulina*) y de la foca barbuda (*Erignathus barbatus*), pero no se ha reportado consumo de scyphomedusas (Fraser, 1939; Finley y Evans, 1983). El otro mamífero que consume medusas es lógicamente el hombre. En algunos países de Asia oriental como China, Japón, Korea y Taiwan, existe un mercado especializado en la captura y comercialización de medusas para consumo humano (Omori y Nakano, 2001), últimamente también se están capturando medusas en las Américas, principalmente en Estados Unidos, México y Ecuador para su exportación y consumo en estos países asiáticos (Brotz et al., 2017).

Con respecto a los predadores de *C. plocamia* en el ENCH, la información es mucho más escasa y generalmente no está publicada. Tenemos sin embargo evidencia de consumo

de *C. plocamia* por la tortuga laúd (*Dermochelys coriácea*) en la zona de Pisco (~14°S) y Lambayeque (~07°S) donde el consumo de esta medusa fue mayor al 75% de frecuencia de ocurrencia (FO) (Quiñones et al., 2015b). Históricamente los pescadores artesanales en Perú usaban las grandes concentraciones de estas medusas para capturar tortuga laúd durante los años 1960s, 1970s y 1980s (Brotz et al., 2017). *C. plocamia* ocurrió en más del 75% de los estómagos de tortuga verde (*Chelonia mydas agassizii*) en Pisco durante el fenómeno El Niño 1987 (Quiñones et al., 2010), también se evidenció el consumo de esta medusa por la tortuga verde en la zona de Paracas en el verano y otoño del año 2010 (Paredes-Coral, 2015). Con respecto a los peces, los pescadores artesanales de Perú, sobre todo en la zona de Pisco (~14°S), han usado tradicionalmente las gónadas de *C. plocamia* como carnada para capturar Cojinova (*Seriolella violácea*) (Mianzan et al., 2014), pez de la familia Centrolophidae también conocidos como peces medusa que se sabe se alimenta de *C. plocamia* en el Pacífico Sur Este (datos no publicados). Con respecto a las aves, la gaviota dominicana (*Larus dominicanus*) y la gaviota común peruana (*Larus belcheri*) se alimentaban de *C. plocamia* varadas en la orilla de la playa en la zona de Laguna Grande, Pisco (datos no publicados).

4.4.2 DE QUE SE ALIMENTAN LAS MEDUSAS SCYPHOZOAS A NIVEL GLOBAL Y EN EL ENCH?

Las medusas scyphozoas se alimentan de una gran variedad de organismos, donde juegan un importante rol como depredadores y competidores en los ecosistemas marinos, especialmente durante periodos de grandes proliferaciones (Purcell y Arai, 2001). Las scyphomedusas son consideradas depredadores continuos, es decir se van alimentando mientras se desplazan (Costello y Colin, 1995). En periodos de grandes proliferaciones pueden llegar a remover una substancial proporción del plancton, que podría llegar hasta el 25% por día de la biomasa planctónica (Purcell, 1992; Uye y Shimauchi, 2005). Las scyphomedusas no son depredadores visuales, por lo que ingieren diferentes taxas en proporciones variables (Purcell y Sturdevant, 2001; Graham y Kroutil, 2001). Las medusas que incluyen en su dieta altas proporciones de organismos de contextura suave, generalmente se alimentan de muchas

larvas y huevos de peces cuando están disponibles (Purcell, 1997). La dieta y alimentación de algunas especies de scyphomedusas pertenecientes al género *Chrysaora*, han sido descritas. Por ejemplo, Flynn y Gibbons (2007) sustentan que la dieta de *Chrysaora fulgida* (antes *C. hysoscella*), en la corriente de Benguela (Namibia y Sudáfrica) incluye distintos organismos como cladóceros, copépodos, huevos de crustáceos, quetognatos y larvas de poliquetos bentónicos. Asimismo, Meredith et al. (2016) luego de un estudio con metodologías de secuenciamiento (NGS, por sus siglas en inglés), en la costa este Norteamericana, establecieron que la dieta de *Chrysaora quinquecirrha* consistía en 23 diferentes taxones incluyendo copépodos, huevos de peces, copépodos harpaticoides, poliquetos, ctenóforos y anemonas. Adicionalmente, Zeman et al. (2016) reportó diferentes especies de copépodos, zooplancton gelatinoso, larvas de euphausidos, copépodos, cladóceros y un gran porcentaje de huevos de anchoveta del norte (*Engraulis mordax*) en la dieta de *Chrysaora fuscescens* en la corriente de California frente a Oregón, USA. Así mismo para *C. fuscescens* se reportó que preferentemente se alimentaba de huevos y larvas de euphausidos, zooplancton gelatinoso y copépodos en el norte de la corriente de California (Suchman et al., 2008). En el mar de Bering la medusa *Chrysaora melanaster* se alimenta preferentemente de zooplancton gelatinoso no identificado, copépodos calanoides, euphausidos, larvas de decápodos, juveniles de peces y apendicularias (Brodeur et al., 2002). Para la misma *C. melanaster* pero en la parte sureste del Mar de Bering y aguas cercanas al sur de la península de Kamchatka e islas Kuril (Siberia - Rusia), se registró que se alimentaba preferentemente de pequeñas medusas como *Aglanta digitale*, larvas de euphausidos y copépodos, sin embargo hay que precisar que grandes ejemplares de *C. melanaster* (> 30 cm) se alimentaban de larvas solitarias y juveniles iniciales de cefalópodos (Radchenko, 2013).

Con respecto a la dieta específica de *Chrysaora plocamia* en el ENCH, existen solo dos estudios hasta la fecha, el primero de ellos reporta su dieta en las costas del norte de Chile, específicamente en la Bahía de Mejillones en Antofagasta (Riascos et al., 2014), donde se establece que la dieta de esta especie consiste entre 50 y 99% de huevos y larvas de peces y crustáceos holoplanctónicos respectivamente. Es importante resaltar que este estudio coincidió con periodos de temperaturas superficiales marítimas (TSM) con anomalías

negativas ($-1.3^{\circ}\text{C} \pm 0.5^{\circ}\text{C}$) (NOAA, 2017), por lo que las presas presentes podrían estar sesgadas a aguas frías. El segundo estudio de dieta de *C. plocamia* se realizó en Perú, en Bahía Independencia, en Abril 2017 durante el fenómeno de El Niño costero con anomalías positivas ($+ 1.9^{\circ}\text{C}$ ATSM) donde se reportaron principalmente las siguientes presas: zoeas de decápodos de las familias Pinnotheridae, Munididae, Callianassidae, Hippidae, Paguridae y Porcellanidae; huevos de peces costeros como lisa (*Mugil cephalus*), pejerrey (*Odontesthes regia regia*) y anchoveta (*Engraulis ringens*); hidromedusas; isópodos; poliquetos de la familia Nereidae; copépodos, microalgas, y microplásticos (Fig. IV.3). (Aller, 2017).

4.4.3 INTERACCIONES SIMBIÓTICAS Y PARASÍTICAS DE LAS MEDUSAS SCYPHOZOAS EN EL PELAGIAL A NIVEL GLOBAL Y EN EL ENCH.

Muchos autores han demostrado la existencia de un gran número de interacciones entre medusas scyphozoas con otros organismos (Purcell y Arai, 2001; Gasca y Haddock, 2004; Arai, 2005), sin embargo el potencial efecto de estas interacciones permanece poco estudiado aun, a esto se suma la gran dificultad de coleccionar los organismos gelatinosos como presas por su rápida digestión y degradación, erróneamente se asumía que las medusas no tenían un rol específico en el ecosistema trófico marino (Mianzan et al., 2001). Las grandes proliferaciones de medusas podrían ser susceptibles al parasitismo debido a que las abundancias de los parásitos están correlacionadas positivamente con las densidades de sus hospederos (Arneberg et al., 1998), adicionalmente el tamaño poblacional de los hospederos es determinante en la infección parasitaria (Bagge et al., 2004). La mayoría de las interacciones simbióticas o parasíticas de medusas se dan con anfípodos hipéridos, donde se han identificado a más de 250 especies en asociaciones con diferentes grupos de especies gelatinosas (Laval, 1980; Vinogradov et al., 1996). Estos anfípodos han sido considerados como parásitos y micro-depredadores (Ohtsuka et al., 2009; Oliva et al., 2010) debido a que se pueden presentar en grandes números y podrían contribuir en una disminución de la población de las medusas hospederas (Pitt et al., 2014). Los anfípodos hipéridos están asociados con diferentes tipos de organismos gelatinosos, principalmente al inicio de su

existencia cuando se asume que aún son estrictamente parásitos (Dittrich, 1987; 1992). Esta asociación generalmente es perjudicial para el hospedero, se ha propuesto una categorización del diverso tipo de asociaciones medusa – anfípodos como: ecto-comensalismo, endo-comensalismo, depredación y micro-depredación (Vader, 1983; Gasca y Haddock, 2004). La intensidad y prevalencia de parasitismo de anfípodos en medusas puede llegar a ser alta (Laval, 1980; Oliva et al., 2010). Algunos anfípodos adultos como *Hyperia* sp., tienen a las gónadas de medusas scyphozoas como su alimento preferido (Dittrich, 1988, 1992; Buecher et al., 2001).

Otros grupos taxonómicos de organismos que podrían parasitar las medusas scyphozoas son los trematodos digeneos (Martorelli y Cremona 1998), estos trematodos pueden infectar por lo menos a 62 especies de medusas (Browne, no publicado). Sin embargo, de las 18,000 especies de digeneos existentes, solo 13 de ellos se han especializado en parasitar medusas, debido a que estos organismos presentan un ciclo de vida complicado, el cual implica que cambian de hospedero de acuerdo a su ciclo de vida, generalmente el hospedero primario es un molusco, el intermedio un invertebrado y el final un vertebrado (Diaz-Britz et al., 2012; Pitt et al., 2014). Las medusas son usadas como hospederos intermedios y son infectadas por la fase de metacercaria de estos parásitos, las cuales se alimentan del tejido de las medusas, que en los casos de altos grados de parasitismo se podrían producir un ablandamiento total de la estructura de la medusa (Girola et al., 1992). Una alta prevalencia de los parásitos digeneos en medusas nos permiten inferir que las medusas tienen un rol importante en la transmisión de parásitos hacia sus hospederos finales (Marcogliese, 2002). En el Atlántico Sudoccidental, cerca del 34% de todas las medusas analizadas (N=48,900) correspondientes a 50 especies, presentaban parásitos digeneos, principalmente de los géneros *Opechona* y *Monascus* (Diaz-Britz et al., 2012). El grado de infestación en medusas por digeneos puede ser bastante alta y podría ser mayor que otros hospederos secundarios (Marcogliese, 1995).

Larvas de anemonas, generalmente de los géneros *Edwardsiella* y *Peachia* parasitan medusas y se alimentan de sus fluidos intestinales, gonadales y diversas partes de las medusas (Spaulding, 1972; Mills, 1993), de adultas estas anemonas son bénticas y de vida libre

(Reitzel et al., 2006). Las anemonas parasíticas del género *Peachia* son conocidas por causar mucho daño a varias especies de hidromedusas, cuyos efectos acumulativos pueden causar la desaparición de la población hospedera (Mills, 1993). Sin embargo, estudios posteriores proponen que la distribución de los parásitos estaría restringida a algunos hospederos donde se produce una alta mortalidad (Bush et al., 2001). También se ha observado una castración parasítica en organismos altamente infestados por *Peachia* sp., los cuales podrían tener influencias considerables en la dinámica poblacional del hospedero (Baudoin, 1975; Lafferty, 1993). Otros organismos que parasitan medusas son los cestodos (Vannucci-Mendes, 1944); crustáceos isópodos (Barham y Pickwell, 1969); anélidos como nematodos (Svendsen, 1990); crustáceos cirrípedos (Pagès, 2000), algunos microbios (Doores and Cook 1976), así como también existen interacciones con otros tipos de organismos como anfípodos gamáridos, eufáusidos, mysidaceos, copépodos, ostrácodos, pycnogónidos y decápodos como cangrejos y langostinos (Arai, 2005), sin embargo no se tiene información detallada de sus interacciones.

Con respecto al caso específico de *Chrysaora plocamia* en el ENCH, se sabe que diversas taxas de invertebrados utilizan a esta especie de medusas como substrato. El anfípodo hipérido *Hyperia curticephala* ha sido descrito en asociación con *C. plocamia* en las aguas costeras de Paita (~05°S) en el norte del Perú, en la zona de Pisco (~14°S) en la costa central peruana (Fig IV.4) y en la Bahía de Mejillones (~23°S) al norte de Chile (Vinogradov y Semenova, 1985; Oliva et al., 2010; Quiñones, J. datos no publicados). La presencia de pequeñas porciones de mesoglea en el contenido gástrico de *H. curticephala* sugiere que no solo usa a *C. plocamia* como substrato sino también como fuente de alimento, esta asociación es considerada como una micro-depredación (Oliva et al., 2010). La densidad e intensidad de infestación de *H. curticephala* depende del tamaño del hospedero, contrariamente a otros anfípodos hipéridos, que reportan un cambio a dieta betónica ante poca abundancia del hospedero, la composición isotópica de *H. curticephala* demuestra que su fuente de alimentación es netamente pelágica (Riascos et al., 2015). A su vez los anfípodos hipéridos constituyen presas para los juveniles de cojinova (*Seriotelella violácea*) lo cual canaliza la energía hacia los peces (Mianzan et al., 2014). También existe una asociación

entre *C. plocamia* con la anemona parasítica *Peachia chilensis*, cuya fase pelágica es netamente juvenil. La intensidad de infestación varía de acuerdo al periodo del ciclo de vida de su hospedero. Al comienzo del ciclo de vida de *C. plocamia*, en Noviembre, el grado de infestación es bajo, presentando solo algunos ejemplares grandes de *P. chilensis*. Posteriormente en diciembre, una nueva cohorte de larvas de esta anemona se recluta en el hospedero produciéndose un gran incremento en el grado de infestación pero no tanto en biomasa. Aparentemente la mayoría de las larvas abandonan a su hospedero entre Febrero y Marzo, quedando muy pocos remanentes al final de la fase pelágica de la medusa (Riascos et al., 2012). La mayor cantidad de infestación se dio en las gónadas de *C. plocamia*, el grado de infestación es a veces tan alto que producen la castración de los individuos. El número promedio de infestación fue bastante alto (N=465), algunas medusas se registraron hasta 3500 parásitos por medusa, al final se concluye que la infestación de *P. chilensis* reduce la fecundidad de *C. plocamia* llegando incluso a producir la muerte de los individuos (Riascos et al., 2012).

4.4.4 INTERACCIONES TRÓFICAS Y DEGRADACIÓN DE LAS MEDUSAS SCYPHOZOAS EN EL BENTOS A NIVEL GLOBAL Y EN EL ENCH.

Se ha prestado mucha atención a las interacciones tróficas de las medusas scyphozoas con diversos organismos en el sistema pelagial, sin embargo mucho menor atención han recibido las interacciones de estos organismos gelatinosos en el bentos cuando están vivos, moribundos o muertos. Se sabe que el macrozooplancton gelatinoso incorpora eficientemente Carbono y Nitrógeno de productores primarios y consumidores secundarios a la biomasa gelatinosa (Fancett, 1988; Yougbluth, 2001). Cuando se acumulan scyphomedusas en el fondo marino, debido al término de su fase pelágica, muchas llegan moribundas, las cuales comienzan a ser depredadas por diversos organismos, principalmente anémonas, crustáceos decápodos, equinodermos y poliquetos (Ates, 1991, 2017; Stoner y Layman, 2015). Las medusas muertas pueden transportar nutrientes rápidamente de la zona pelágica hacia aguas profundas (Billet et al., 2006; Lebrato, 2013), enriqueciendo el lecho marino con carbono

orgánico, reduciendo los niveles de oxígeno y alterando los ciclos biogeoquímicos (Billet et al., 2006; Roe et al., 1990). Los organismos carroñeros del lecho marino juegan un rol vital, controlando el ingreso de energía de los organismos muertos en varios componentes de la cadena trófica (Sweetman et al., 2014). Las medusas muertas acumuladas en el lecho marino rápidamente atraen depredadores, en abundancias hasta de 1000 animales, los cuales consumen las scyphomedusas en cuestión de horas, por lo que todos los organismos consumidos en el pelagial transmiten nutrientes al bentos, lo que las convierte en conectores ecosistémicos entre los productores primarios en el pelagial y con consumidores secundarios de la fauna béntica en el lecho marino (Lebrato, 2013). La degradación de las scyphomedusas también es posible por un morfotipo específico de bacterias que usan las medusas como sustrato, por lo que el rol de las medusas muertas en la cadena trófica depende parcialmente de la composición bacteriana del bentos (Titelman et al., 2006).

Ahora pasaremos a describir los principales organismos que depredan sobre medusas scyphozoas en el bentos. Las anémonas, principalmente las pertenecientes al orden Actinaria, están entre las más importantes, como las de los géneros *Actinia* y *Actinoporus* que depredan sobre *Cyanea lamarckii* en las islas de los canales, Inglaterra (Wood, 2013), así como en *Aurelia* sp. en la isla de Curacao, sur del Mar Caribe (Van der Vlugt, 1981) y en *Peryphylla peryphylla*, en aguas noruegas (Jarms y Tiemann, 2004); anémonas del género *Metridium* depredan en *Cyanea capillata* en el Pacífico Noroeste (Ates, 2017), así como en *Aurelia aurita* y *Chrysaora hysoscella* en los Países Bajos (Ates, 2002; 2017); anémonas del género *Diadumene* depredan en *Chrysaora quinquecirrha* en los Países Bajos (Cargo y Schultz, 1967); anémonas del género *Sagartia* en *C. hysoscella* y *Cyanea lamarckii* en los Países Bajos (Ates, 2002); anémonas del género *Sagartiogeton* en *A. aurita* en el Mar del Norte (Berryman, 1984); anémonas del género *Urcinia* en *Aurelia labiata*, *P. camtschatica* (Ates, 2017), así como en *Rhizostoma pulmo*, *A. aurita*, *C. lamarckii* y *C. hysoscella* en el Mar del Norte (Den Hartog, 1963; Ates, 2002); anémonas del género *Urticinopsis* en *Desmonema* Sp. en la Antártida (Coniff, 2000). Finalmente, anémonas del género *Entacmaea* en *Mastigias papua* en Lake Kakaban, Indonesia (Hoeksema et al., 2015). También se ha registrado

depredación por parte de otros cnidarios como el coral *Fungia scruposa* el que ha sido observado alimentándose de *Aurelia aurita* en el Mar Rojo (Alamaru et al., 2009).

Otros organismos que son depredadores usuales de scyphomedusas en el bentos son los crustáceos decápodos, como el cangrejo *Callinectes sapidus* que depreda en *C. capillata* y *Stomolophus meleagris* en el Golfo de México (Farr, 1978); de cangrejos del género *Cancer* y *Carcinus* que depredan en *A. aurita* en el Mar del Norte (Steinich, 1973) y en el Kattegat (Rasmussen, 1973) respectivamente; del género *Chorilia* que depredan en *C. capillata* en el Pacífico Nor Este (Harbo, 2011); del género *Homarus* que depredan en *A. aurita* en los Países Bajos (Ates, 2017); del género *Hyas* que depreda en *C. capillata* (Ates y Hoyinck, 2012) y *A. aurita* (Ates, 2017) en aguas de Escocia; del género *Liocarcinus* que depredan sobre *C. capillata* también en aguas de Escocia (Ates, 2017); del género *Menippe* que depreda en *Stomolophus* sp. en el Golfo de México (Powell y Gunter, 1968); del género *Munida* que depreda sobre *A. aurita* en aguas de Escocia (Naylor, 2011); del género *Necora* que depredan en *C. lamarckii* en los Países Bajos y en *Aurelia aurita* en aguas de Escocia (Ates, 2017); del género *Ocypode* que depredan en *Physalia physalis* en el Golfo de México (Phillips et al., 1969). También existen una gran cantidad de cangrejos ermitaños del género *Pagurus* que depredan sobre medusas scyphozoas como en *Pelagia noctiluca* en la isla de Malta (Ates, 2017); en *Aurelia aurita* en aguas de Escocia (Ates y Hoyinck, 2012; Ates, 2017); en *Cyanea* sp. y *Stomolophus* sp. En el Golfo de México (Phillips et al., 1969). También se han reportado cirrípodos que depredan sobre medusas scyphozoas, como especímenes del género *Balanus* que depredan en *C. quinquecirrha* en el Atlántico Oeste (Cones y Haven, 1969). También se han reportado a anfípodos gamáridos como *Orchomenella obtusa* depredando en *Peryphylla peryphylla* y en *C. capillata* en aguas Noruegas (Sweetman et al., 2014). Los Equinodermos también han sido registrados alimentándose de scyphomedusas, como las estrellas de mar del género *Asterias* depredando en *C. capillata* en aguas Noruegas (Moen y Svensen, 2000) y en *A. aurita* en aguas Escocesas (Ates y Hoyinck, 2012). Los Ophiuroideos del género *Ophiocomina* y *Ophiothrix* también han sido registrados depredando en *A. aurita* en aguas Escocesas y en los Países Bajos respectivamente (Ates y Hoyinck, 2012; Ates, 2002), también se han registrado otras especies de Ophiuroideos de género no identificado

depredando en *Aurelia limbata* en el Mar de Japón (Miyake et al., 2002). Los poliquetos del género *Hermodice* también han sido reportados como consumidores de scyphomedusas como *Cassiopea* sp. (Stoner y Layman, 2015). Para mayor detalle de los géneros y especies de los depredadores y presas, lugar geográfico del reporte y referencia bibliográfica consultar la Tabla IV.1.

En el ENCH se ha registrado grandes acumulaciones de *Chrysaora plocamia* sobre el lecho marino. Estas acumulaciones, de más de 1 m de espesor de medusas moribundas o muertas, solo fueron observadas al término de su fase pelágica, a mediados de Mayo, en las playas de Carhuas y Tunga en Bahía Independencia (14°14'S; 76°08'W) a unos 250 km al sur de Lima. Estas aglomeraciones de medusas estaban siendo depredadas por diversas especies de cangrejos, principalmente por el cangrejo puñete (*Hepatus chilensis*), Jaiba paco o cajeta (*Platymera gaudichaudii*) y Jaiva reina (*Cancer plebejus*) (Quiñones J, datos no publicados), no se registró depredación por otro tipo de organismos, pero se necesitan hacer más estudios “in situ” para determinar interacciones con otros organismos del bentos.

4.5 DISCUSION Y CONCLUSIONES

La perspectiva de la función trófica de las scyphomedusas ha progresado desde la vieja visión en la cual se las consideraba como finales de cadena trófica, constituyendo entonces sumideros de carbono (Verity y Smetacek, 1996) al reconocimiento que sus interacciones con depredadores superiores, peces e invertebrados, por lo que ahora son ecológicamente relevantes (Ohtsuka et al., 2009; D’Ambra et al., 2015; Chiaverano et al., 2018). La gran cantidad de bibliografía presentada en el presente capítulo nos muestra que las interacciones tróficas donde se involucran las medusas scyphozoas son bastante amplias, sin embargo un punto fundamental es poder cuantificar la importancia que tienen estas interacciones en las redes tróficas pelágicas y bentónicas (Arai, 2005). Durante mucho tiempo se consideró que una dieta a base de scyphomedusas era irrelevante debido al bajo contenido orgánico (Purcell y Arai, 2001). Esto es debido a que los pequeños peces pelágicos (PPP) son cruciales en la transferencia de energía entre diversos niveles tróficos, siendo incluso más evidente en los

ecosistemas de afloramiento, donde las fluctuaciones de estos peces pueden alterar la dinámica, estructura y funcionamiento del ecosistema (Smith et al., 2011). Por lo tanto, la mayoría de los modelos ecosistémicos solo están focalizados en parámetros relacionados a los peces (Walters et al., 2008; Pauly et al., 2009). Sin embargo, las scyphomedusas juegan un rol muy importante en el ecosistema, no solo compitiendo con los PPP por el alimento, si no también alimentándose directamente de las fases iniciales de ellos como huevos y larvas (Meredith et al., 2016; Zeman et al., 2016), adicionalmente, si a esto se le suma que estas medusas pueden formar proliferaciones masivas que pueden llegar a dominar las biomásas en áreas costeras (Lynam et al., 2006; Uye, 2008; Boero, 2013), el impacto podría ser mayor aun. Sin embargo ante el escenario de una fuerte presión antropogénica por medio de la sobrepesca se reducirían drásticamente los volúmenes de PPP, y esto produciría un incremento de medusas (Robinson et al., 2014; 2015), se sugiere que todas las interacciones tróficas descritas en el presente capítulo podrían tener fuertes implicancias en el ecosistema, particularmente en los niveles tróficos superiores, debido a que una disminución de los PPP podría resultar en una disminución en el número de aves marinas (Cury et al., 2011) y otros peces pelágicos de importancia comercial (Smith et al., 2011; Pikitch et al., 2014).

A pesar de su bajo contenido calórico / proteico las medusas sirven de alimento a diversos taxas, entra los que se incluyen reptiles, aves, peces, crustáceos, poliquetos, cnidarios, moluscos y bacterias, como se enlisto en el presente capítulo. Raramente se ha realizado una recopilación de las interacciones tróficas *top-down* y *bottom-up* de las medusas scyphozoas, por lo que el presente capítulo presenta las evidencias de varias de estas interacciones, sugiriendo la importancia de las scyphomedusas en las tramas tróficas, la cual fue subestimada por mucho tiempo, probablemente debido a las limitaciones en los enfoques metodológicos usados. El uso de las scyphomedusas como alimento por una gran variedad de taxas estarían reduciendo la competencia por alimento, lo que podría suplir las restricciones energéticas debido a la baja calidad de una dieta gelatinosa. Es también importante realizar investigaciones en el rastreo de los componentes orgánicos liberados cuando mueren las medusas. Cuando las medusas se reproducen, pueden perder su habilidad para alimentarse y consecuentemente de regenerarse por lo que se producen muertes masivas

y grandes acumulaciones de materia orgánica en el fondo marino, la cual es aprovechada por una gran variedad de depredadores béticos. Hasta la fecha existen muy pocos estudios que documenten que proporción de los compuestos orgánicos liberados son usados por los depredadores béticos. Adicionalmente, debido a que globalmente se están produciendo incrementos en las proliferaciones de scyphomedusas, existe un creciente interés por entender sus diversas interacciones bióticas, tanto en el ecosistema pelagial como en el bético, de esta manera y en conjunto con nuevas técnicas de modelamiento ecológico en la cual se incluya información de medusas scyphozoas, se podrán tomar mejores medidas de manejo en ecosistemas sujetos a la presión antropogénica.

4.6 REFERENCIAS

Alamaru, A., Bronstein, O., Loya, Y., Dishon, G. 2009. Opportunistic feeding by the fungiid coral *Fungia scruposa* on the moon jellyfish *Aurelia aurita*. *Coral Reefs*, 28: 865.

Aller, 2017. Descripción de la dieta de la medusa *Chrysaora plocamia* (Lesson, 1830) en la bahía Independencia, Perú. Tesis para el grado de licenciatura de la Universidad Científica del Sur, Lima, Perú. 50 pp.

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

Armonies, W. 1988. Physical factors influencing active emergence of meiofauna from boreal intertidal sediment. *Marine Ecology Progress Series*, 49: 277–286.

Arneberg, P., Skorping, A., Grenfell, B., Read, A. F. 1998. Host densities as determinants of abundance in parasite communities. *Proceedings of Royal Society of London Series B*, 265: 1283–1289.

Ates, R. M. L. 1991. Predation on Cnidaria by vertebrates other than fishes. *Hydrobiologia*, 216/217: 305–307.

- Ates, R. M. L. 2002. Kwallen als voedsel van zeeanemonen en van stormvogels. *Zeepaard*, 62: 132–135.
- Ates, R. M. L., Hoyinck, S. E. C. 2012. Schijfkwallen in de voedselketen. *Zeepaard*, 72: 126–131.
- Ates, R. M. 2017. Benthic scavengers and predators of jellyfish, material for a review. *Plankton and Benthos Research*, 12: 71–77.
- Bagge, A., Poulin, R., Valtonen, E. 2004. Fish population size, and not density, as the determining factor of parasite infection: a case study. *Parasitology*, 128:305–313
- Bakun, A., Weeks, S. J. 2008. The marine ecosystem off Peru: What are the secrets of its fishery productivity and what might its future hold? *Progress in Oceanography*, 79: 290–299.
- Bamstedt, U., Martinussen, M. B. Matsakis, S. 1994. Trophodynamics of the two scyphozoan jellyfishes, *Aurelia aurita* and *Cyanea capillata*, in western Norway. *ICES Journal of Marine Science*, 51: 369–382.
- Barham, E. G., Pickwell, G. V. 1969. The giant isopod, *Anuropus*: a scyphozoan symbiont. *Deep-Sea Research*, 16: 525–529.
- Baudoin, M. 1975. Host castration as a parasitic strategy. *Evolution*, 29: 335–352.
- Benson, S. R., Forney, K. A., Harvey, J. T., Carretta, J. V., Dutton, P. H. 2007. Abundance, distribution, and habitat of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) off California, 1990–2003. *Fishery Bulletin*, 105: 337–347.
- Berryman, J. 1984. Predation of *Sagartiogeton laceratus* upon *Aurelia aurita* in shallow water. *Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom*, 64: 725.
- Billett, D. S., Bett, S. M., Jacobs, B. J., Rouse, C. L., Wigham, I. P. 2006. Mass deposition of jellyfish in the deep Arabian Sea. *Limnology and Oceanography*, 51: 2077–2083.

- Blumenthal, J. M., Austin, T. J., Bell, C. D. L., et al. 2009. Ecology of hawksbill turtles, *Eretmochelys imbricata*, on a western Caribbean foraging ground. *Chelonian Conservation Biology*, 8: 1–10.
- Boero, F., Bouillon, J., Gravili, C., Miglietta, M. P., Parsons, T., Piraino, S. 2008. Gelatinous plankton: irregularities rule the world (sometimes). *Marine Ecology Progress Series*, 356: 299–310.
- Brodeur, R. D., Sugisaki, H., Hunt Jr, G. L. 2002. Increases in jellyfish biomass in the Bering Sea: implications for the ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 233: 89–103.
- Brotz, L., Schiariti, A., López-Martínez, J., Álvarez-Tello, J., Hsieh, Y. H. P., Jones, R. P., Quiñones, J., Mianzan, H. 2017. Jellyfish fisheries in the Americas: origin, state of the art, and perspectives on new fishing grounds. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 27: 1-29.
- Buecher, E., Sparks, C., Brierley, A., Boyer, H., Gibbons, M. 2001. Biometry and size distribution of *Chrysaora hysocella* (Cnidaria, Scyphozoa) and *Aequorea aequorea* (Cnidaria, Hydrozoa) off Namibia with some notes on their parasite *Hyperia medusarum*. *Journal of Plankton Research*, 23: 1073–1080.
- Bush, A. O., Fernandez, J. C., Esch, G. W., Seed, J. R. 2001. Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites. Cambridge: Cambridge University Press.
- Cardenas-Quintana, G., Franco-Melendez, M., Salcedo-Rodriguez, J., Ulloa-Espejo, D., and Pellon-Farfan, J. 2015. The Peruvian sardine, *Sardinops sagax*: Historical analysis of the fishery (1978-2005). *Ciencias Marinas*, 41: 203-216.
- Cargo, D. G., Schultz, L. P. 1967. Further observations on the biology of the sea nettle and jellyfishes in Chesapeake Bay. *Chesapeake Science*, 8: 209–220.
- Carr, M. E. 2001. Estimation of potential productivity in Eastern Boundary Currents using remote sensing. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49: 59–80.

Chavez, F. P., Bertrand, A., Guevara-Carrasco, R., Soler, P., Csirke, J. 2008. The northern Humboldt Current System: brief history, present status and a view towards the future. *Progress in Oceanography*, 79: 95–105.

Chiaverano, L.M., Robinson, K.L., Tam, J., Ruzicka, J.J., Quiñones, J., Aleksa, K.T., Hernandez, F.J., Brodeur, R.D., Leaf, R., Uye, S-i., Decker, M.B., Acha, M., Mianzan, H.W., Graham, W.M. 2018. Evaluating the role of large jellyfish and forage fishes as energy pathways, and their interplay with fisheries, in the Northern Humboldt Current System, *Progress in Oceanography*, doi: <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.04.009>

Colin, S. P., Costello, J. H., Graham, W. M., Higgins III, J. 2005. Omnivory by the small cosmopolitan hydromedusa *Aglaura hemistoma*. *Limnology and Oceanography*, 50: 1264–1268.

Condon, R.H., Steinberg, D. K., Giorgio, P. A., Del Bouvier, T. C., Bronk, D. A., Graham, W. M., Ducklow, H. W. 2011. Jellyfish blooms result in a major microbial respiratory sink of carbon in marine systems. *Proceeding National Academy of Science of the United States of America*, 108: 10225–10230.

Cones, H. N., Haven, D. S. 1969. Distribution of *Chrysaora quinquecirrha* in the York River. *Chesapeake Science*, 10: 75–84.

Conniff, R. 2000. Jelly bellies. *National Geography Magazine*, 197: 82–101.

Costello, J. H., Colin, S. P. 1995. Flow and feeding by swimming scyphomedusae. *Marine Biology*, 124: 399–406.

Cury, P. M., Boyd, I. L., Bonhommeau, S., Anker-Nilssen, T., Crawford, R. J., Furness, R. W., Mills, J. A., Murphy, E. J., Österblom, H., Paleczny, M., Piatt, J. F. 2011. Global seabird response to forage fish depletion—one-third for the birds. *Science*, 334: 1703–1706.

D'Ambra, I., Graham, W. M., Carmichael, R. H., Hernandez, F. J. 2015. Fish rely on scyphozoan hosts as a primary food source: evidence from stable isotope analysis. *Marine biology*, 162: 247–252.

Davenport, J. 1998. Sustaining endothermy on a diet of cold jelly: Energetics of the leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*. British Herpetological Society Bulletin, 62: 4–8.

Davenport, J. 2017. Crying a river: how much salt-laden jelly can a leatherback turtle really eat? Journal of Experimental Biology, 220: 1737–1744.

Diaz-Briz, L., Martorelli, S., Genzano, G., Mianzan, H. 2012. Parasitism (Trematoda, Digenea) in medusae from the southwestern Atlantic Ocean: medusa hosts, parasite prevalences, and ecological implications. Hydrobiologia, 690: 215–226.

Dittrich, B., 1987. Postembryonic development of the parasitic amphipod *Hyperia galba*. Helgoländer Meeresuntersuchungen, 41: 217–232.

Dittrich, B. 1988. Studies on the life cycle and reproduction of the parasitic amphipod *Hyperia galba* in the North Sea Helgoland Marine Research, 42: 79–98.

Dittrich, B., 1992. Functional morphology of the mouthparts and feeding strategies of the parasitic amphipod *Hyperia galba* (Montague, 1813). Sarsia, 77: 11–18.

Doores, S., Cook, T. M. 1976. Occurrence of *Vibrio* and other bacteria on the sea nettle, *Chrysaora quinquecirrha*. Microbiology Ecology, 3: 31–40.

Doyle, T. K., Houghton, J. D. R., Buckley, S. M., Hays, G. C., Davenport, J. 2007. The broad-scale distribution of five jellyfish species across a temperate coastal environment. Hydrobiologia, 579: 29–39.

Doyle, T. K., Houghton, J. D., McDevitt, R., Davenport, J., Hays, G. C. 2007. The energy density of jellyfish: estimates from bomb-calorimetry and proximate-composition. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 343: 239–252.

Doyle, T. K., Hays, G. C., Harrod, C., Houghton, J. D. R. 2014. Ecological and societal benefits of jellyfish. In: Lucas CH, Pitt KA, eds. Jellyfish blooms. Dordrecht: Springer Science+Business.

Espinoza, P., Bertrand, A. 2008. Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current system. *Progress in Oceanography*, 79: 215–227.

Espinoza, P., Bertrand, A., van der Lingen, C. D., Garrido, S., de Mendiola, B. R. 2009. Diet of sardine (*Sardinops sagax*) in the northern Humboldt Current system and comparison with the diets of clupeoids in this and other eastern boundary upwelling systems. *Progress in Oceanography*, 83: 242–250.

Fancett, M. S. 1988. Diet and prey selectivity of scyphomedusae from Port Phillip Bay, Australia. *Marine Biology*, 98: 503–509.

FAO, 2016. Fisheries and aquaculture software. FishStatJ - software for fishery statistical time series. In: FAO Fisheries and Aquaculture Department [online]. Rome. Updated 21 July 2016. [Cited 4 August 2017]. <http://www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstatj/en>

Farr, J. A. 1978. Blue crab predation on jellyfish. *Florida Science*, 41: 217–218.

Finley, K. J., Evans, C. R. 1983. Summer diet of the bearded seal (*Erignathus barbatus*) in the Canadian High Arctic. *Arctic*, 36: 82–89.

Fleming, N. E. C., Houghton, J. D. R., Magill, C., Harrod, C. L. 2011. Preservation methods alter stable isotope values in gelatinous zooplankton: implications for interpreting trophic ecology. *Marine Biology*, 158: 2141–2146.

Fleming, N. E., Harrod, C., Newton, J., Houghton, J. D. 2015. Not all jellyfish are equal: isotopic evidence for inter-and intraspecific variation in jellyfish trophic ecology. *PeerJ*, 3: e1110.

Flynn, B. A., Gibbons, M. J. 2007. A note on the diet and feeding of *Chrysaora hysoscella* in Walvis Bay Lagoon, Namibia, during September 2003. *African Journal of Marine Science*, 29: 303–307.

Flynn, B. A., Richardson, A. J., Brierley, A. S., Boyer, D. C., Axelsen, B. E., Scott, L., Gibbons, M. J. 2012. Temporal and spatial patterns in the abundance of jellyfish in the

northern Benguela upwelling ecosystem and their link to thwarted pelagic fishery recovery. *African Journal of Marine Science*, 34: 131–146.

Fraser, C. M. 1939. Hydroids as food supply. *Toyol Society of Canada*, 5: 259–264.

Gasca, R., Haddock, S. H. D., 2004. Associations between gelatinous zooplankton and hyperiid amphipods (Crustacea: Peracarida) in the Gulf of California. *Hydrobiologia*, 530: 529–535.

Girola, C. V., Martorelli, S. R., Sardella, N. H. 1992. Presencia de metacercarias de *Monascus filiformis* (Digenea, Fellodistomidae) en hidromedusas del Océano Atlántico Sur (Presence of metacercariae of *Monascus filiformis* (Digenea, Fellodistomidae) in hydromedusae of the South Atlantic Ocean). *Revista Chilena de Historia Natural*, 65: 409–415.

Graham, W. M., Kroutil, R. M. 2001. Size-based prey selectivity and dietary shifts in the jellyfish, *Aurelia aurita*. *Journal of Plankton Research*, 23: 67–74.

Graham, B., Grubbs, D., Holland, K., Popp, B. 2007. A rapid ontogenetic shift in the diet of juvenile yellowfin tuna from Hawaii. *Marine Biology*, 150: 647–658.

Grimm, P. 1984. Gonaden der Ohrenqualle (*Aurelia aurita*) als Nahrung des Sanderlings (*Calidris alba*). *Seevögel*, 5: 24.

Hansson, L. J., Norrman, B. 1995. Release of dissolved organic carbon (DOC) by the scyphozoan jellyfish *Aurelia aurita* and its potential influence on the production of planktonic bacteria. *Marine Biology*, 121: 527–532.

Harbo, R. M. 2011. *Whelks to whales: coastal marine life of the Pacific Northwest*. Harbour Publishing Co Ltd, Madeira Park, BC, Canada, 328 pp.

Harrison, N. M. 1984. Predation on jellyfish and their associates by seabirds. *Limnology and Oceanography*, 29: 1335–1337.

Hartog, J. C. Den. 1963. De verspreiding van *Tealia felina*, de zeedahlia, in Nederland. *Zeepaard*, 23: 75–82.

Heaslip, S. G., Iverson, S. J., Bowen, W. D., and James, M. C. 2012. Jellyfish support high energy intake of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*): video evidence from animal-borne cameras. *PloS one*, 7: e33259.

Heeger, T., Piatkowski, U., Moller, H. 1992. Predation on jellyfish by the cephalopod *Argonauta argo*. *Marine Ecology Progress Series*, 88: 293–296.

Hernroth, L., Grondahl, F. 1985. On the biology of *Aurelia aurita* (L.) 3. Predation of *Coryphella verrucosa* (Gastropoda, Opisthobranchia), a major factor regulating the development of *Aurelia* populations in the Gullmar Fjord, Western Sweden. *Ophelia*, 24: 37–45.

Hoeksema, B. W., Tuti, Y., Becking, L. E. 2015. Mixed medusivory by the sea anemone *Entacmaea medusivora* (Anthozoa: Actiniaria) in Kakaban Lake, Indonesia. *Marine Biodiversity*, 45: 141–142.

Houghton, J. D. R., Doyle, T. K., Wilson, M. W., Davenport, J., Hays, G. C. 2006. Jellyfish aggregations and leatherback turtle foraging patterns in a temperate coastal environment. *Ecology*, 87: 1967–1972.

Jarms, G., Tiemann, H. 2004. *Actinostola callosa*, a medusivorous sea anemone and its mass occurrence in the Lurefjord, Norway. *Helgoland Marine Research*, 58: 15–17.

Jarre, A., Pauly, D. 1993. Seasonal changes in the Peruvian upwelling ecosystem. *Trophic Models of Aquatic Ecosystems*, Vol 26, 307–331. Ed by Christensen, V., D. Pauly, D. ICLARM Conference Proceedings 390 pp.

Laval, P. 1980. Hyperiid amphipods as crustacean parasitoids associated with gelatinous zooplankton. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*: 18: 11–56.

- Lebrato, M., Mendes, P. J., Steinberg, D. K., Cartes, J. E., Jones, B. M., Birsa, L. M., Benavides, R., Oschlies, A. 2013. Jelly biomass sinking speed reveals a fast carbon export mechanism. *Limnology and Oceanography*, 58: 1113–1122.
- Marcogliese, D. J. 1995. The role of zooplankton in the transmission of helminth parasites to fish. *Reviews in Fisheries Biology and Fisheries*, 5: 336–371.
- Marcogliese, D. J. 2002. Food webs and the transmission of parasites to marine fish. *Parasitology*, 124: S83–S89.
- Martorelli, S. R., Cremonese, F. 1998. A proposed three-host life history of *Monascus filiformis* (Rudolphi, 1819) (Digenea: Fellodistomidae) in the southwest Atlantic Ocean. *Canadian Journal of Zoology*, 76: 1198–1203.
- McClellan, C. M., Braun-McNeill, J., Avens, L., Wallace, B. P., Read, A. J. 2010. Stable isotopes confirm a foraging dichotomy in juvenile loggerhead sea turtle. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 387: 44–51.
- McInnes, J. C., Alderman, R., Lea, M. A., Raymond, B., Deagle, B. E., Phillips, R. A., Suazo, C. G. 2017. High occurrence of jellyfish predation by black-browed and Campbell albatross identified by DNA metabarcoding. *Molecular Ecology*.
- Mees, J., Jones, M. B. 1997. The hyperbenthos. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 35: 221–255.
- Meredith, R. W., Gaynor, J. J., Bologna, P. X. 2016. Diet Assessment of the Atlantic Sea Nettle *Chrysaora quinquecirrha* in Barnegat Bay, New Jersey using Next Generation Sequencing. *Molecular Ecology*, 25: 6248–6266.
- Mianzan, H., Pájaro, M., Alvarez-Colombo, G., Madirolas, A. 2001. Feeding on survival-food: gelatinous plankton as a source of food for anchovies. *Hydrobiologia*, 451: 45–53.
- Mianzan, H., Quiñones, J., Palma, S., Schiariti, A., Acha, E. M., Robinson, K. L., Graham, W. M. 2014. *Chrysaora plocamia*: a poorly understood jellyfish from South American waters. In *Jellyfish Blooms* (pp. 219-236). Springer Netherlands.

- Moen, F. E., Svensen, E. 2000. Dyreliv i havet, handbok i Norsk marin fauna. KOM Forlag, Kristiansand, 2nd ed, pp. 1–608.
- Lafferty, K. D. 1993. Effects of parasitic castration on growth, reproduction and population dynamics of the marine snail *Cerithidea californica*. *Marine Ecology Progress Series*, 96: 229–237.
- Lynam, C. P., Gibbons, M. J., Axelsen, B. E., et al. 2006. Jellyfish overtake fish in a heavily fished ecosystem. *Current Biology*, 16: R492–R493.
- Mills, C. E. 1993. Natural mortality in NE Pacific coastal hydromedusae: Grazing predation, wound healing and senescence. *Bulletin of Marine Science*, 53: 194–203.
- Miyake, H., Lindsay, D. J., Hunt, J. C., Hamatsu, T. 2002. Scyphomedusa *Aurelia limbata* (Brandt, 1838) found in deep waters off Kushiro, Hokkaido, northern Japan. *Plankton Biology and Ecology*, 49: 44–46.
- Nagy, K. A., Girard, I. A., Brown, T. K. 1999. Energetics of free-ranging mammals, reptiles, and birds. *Annual Review of Nutrition*, 19: 247–277.
- Naylor, P. 2011. Great British Marine Animals. Sound Diving Publ, Plymouth, UK, 3rd ed, 320 pp.
- NOAA. 2017. Climate Prediction Center - Monitoring & Data: ENSO Impacts on the U.S. - Previous Events. (n.d.). Retrieved March 08, 2017, from http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml
- Ohtsuka, S., Koike, K., Lindsay, D., Nishikawa, J., Miyake, H., Kawahara, M., Mujiono, N., Hiromi, J., Komatsu, H. 2009. Symbionts of marine medusae and ctenophores. *Plankton Benthos Research*, 4: 1–13.
- Oliva, M. E., Maffet, A., Laudien, J. 2010. Asociación entre *Chrysaora plocamia* (Cnidaria, Scyphozoa) e *Hyperia curticephala* (Peracarida: Amphipoda) en Bahía de Mejillones, norte de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 45: 127–130.

- Omori, M., Nakano, E. 2001. Jellyfish fisheries in Southeast Asia. In *Jellyfish Blooms: Ecological and Societal Importance* (pp. 19-26). Springer Netherlands.
- Pagès, F. 2000. Biological associations between barnacles and jellyfish with emphasis on the ectoparasitism of *Alepas pacifica* (Lepadomorpha) on *Diplulmaris malayensis* (Scyphozoa). *Journal of Natural History*, 34: 2045–2056.
- Paredes-Coral, E. 2015. Hábitos alimentarios de la tortuga verde del pacífico este *Chelonia mydas agassizii* (BOUCORT, 1868) en la bahía de Paracas, Ica, Perú, durante el año 2010. Tesis de Licenciatura de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Lima, Perú.
- Parker, D., Dutton, P. H., Balazs, G. H. 2011. Oceanic diet and distribution of haplotypes for the green turtle, *Chelonia mydas*, in the central North Pacific. *Pacific Science*, 65: 419–431.
- Pauly, D., Graham, W., Libralato, S., Morissette, L., Palomares, M. D. 2009. Jellyfish in ecosystems, online databases, and ecosystem models. *Hydrobiologia*, 616: 67–85.
- Pennington, J. T., Mahoney, K. L., Kuwahara, V. S., Kolber, D. D., Calienes, R., Chavez, F. P. 2006. Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69: 285–317.
- Phillips, P. J., Burke, W. D., Keener, E. J. 1969. Observations on the trophic significance of jellyfishes in Mississippi Sound with quantitative data on the associative behavior of small fish. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1969: 703–712.
- Pikitch, E. K., Rountos, K. J., Essington, T. E., Santora, C., Pauly, D., Watson, R., Sumaila, U. R., et al. 2014. The global contribution of forage fish to marine fisheries and ecosystems. *Fish and Fisheries*, 15: 43–64.
- Pitt, K. A., Budarf, A. C., Browne, J. G., Condon, R. H. 2014. Bloom and bust: why do blooms of jellyfish collapse? In: Pitt, K. A., Lucas, C. H. (eds) *Jellyfish blooms*. Springer, Netherlands, pp. 79–103.
- Powell, E. H., Gunter, G. 1968. Observations on the stone crab *Menippe mercenaria* in the vicinity of Port Aransas, Texas. *Gulf and Caribbean Research*, 2: 285–299.

- Purcell, J. E. 1992. Effects of predation by the scyphomedusan *Chrysaora quinquecirrha* on zooplankton populations in Chesapeake Bay, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 87: 65–76.
- Purcell, J. E., 1997. Pelagic cnidarians and ctenophores as predators: selective predation, feeding rates and effects on prey populations. *Annales de l’Institut océanographique*, Paris 73: 125–137.
- Purcell, J. E., Arai, M. N. 2001. Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: a review. *Hydrobiologia*, 451: 27–44.
- Purcell, J. E., Sturdevant, M. V. 2001. Prey selection and dietary overlap among zooplanktivorous jellyfish and juvenile fishes in Prince William Sound, Alaska. *Marine Ecology Progress Series*, 210: 67–83.
- Purcell, J. E., Decker, M. B. 2005. Effects of climate on relative predation by scyphomedusae and ctenophores on copepods in Chesapeake Bay during 1987–2000. *Limnology and Oceanography*, 50: 376–387.
- Purcell, J. E. 2009. Extension of methods for jellyfish and ctenophore trophic ecology to large-scale research. *Hydrobiologia*, 616: 23–50.
- Purcell, J. E., Tilves, U., Fuentes, V. L., Milisenda, G., Olariage, A., Sabatés, A. 2014. Digestion times and predation potentials of *Pelagia noctiluca* eating fish larvae and copepods in the NW Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 510: 201–213.
- Purcell, J. E. 2017. Successes and challenges in jellyfish ecology: examples from *Aequorea* spp. *Marine Ecology Progress Series*, 591: 7–27.
- Quiñones, J., Carman, V. G., Zeballos, J., Purca, S., Mianzan, H. 2010. Effects of El Niño-driven environmental variability on black turtle migration to Peruvian foraging grounds. *Hydrobiologia*, 645: 69–79.
- Quiñones, J., Monroy, A., Acha, E. M., Mianzan, H. 2013. Jellyfish bycatch diminishes profit in an anchovy fishery off Peru. *Fisheries Research*, 139: 47–50.

- Quiñones, J., Mianzan, H., Purca, S., Robinson, K. L., Adams, G. D., Acha, M. 2015. Climate-driven population size fluctuations of jellyfish (*Chrysaora plocamia*) off Peru. *Marine Biology*, 162: 2339–2350.
- Quiñones, J., Alfaro-Shigueto, J., Paredes, E., Mangel, J., Quispe, S. 2015b. Jellyfish abundance and Kelvin waves drive juvenile and sub adult leatherback presence in Peruvian neritic waters” durante el 35 International sea Turtle Symposium del 19 al 24 de Abril 2014
- Quiñones, J., Chiaverano, L., Ayón, P., Adams, G., Mianzan, H., Acha, E. M. 2018. Spatial patterns of large jellyfish *Chrysaora plocamia* blooms in the Northern Humboldt Upwelling System in relation to biological drivers and climate. *ICES Journal of Marine Science*. doi:10.1093/icesjms/fsy004.
- Radchenko, K. V. 2013. New data on the distribution and feeding habits of jellyfish in the Northwest Pacific. *Russian Journal of Marine Biology*, 39: 509–520.
- Rasmussen, E. 1973. Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna. *Ophelia* 11: 1–495.
- Reitzel, A. M., Sullivan, J. C., Finnerty, J. R. 2006. Qualitative shift to indirect development in the parasitic sea anemone *Edwardsiella lineata*, *Integrative and Comparative Biology*, 46: 827–837.
- Revelles, M., Cardona, L., Aguilar, A., Fernández, G. 2007. The diet of pelagic loggerhead sea turtles *Caretta caretta* off the Balearic archipelago (western mediterranean): Relevance of long-line baits. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom*, 87: 805–813.
- Riascos, J. M., Villegas, V., Pacheco, A. S. 2014. Diet composition of the large scyphozoan jellyfish *Chrysaora plocamia* in a highly productive upwelling centre off northern Chile. *Marine Biology Research*, 10: 791–798.

Riascos, J. M., Docmac, F., Reddin, C., Harrod, C. 2015. Trophic relationships between the large scyphomedusa *Chrysaora plocamia* and the parasitic amphipod *Hyperia curticephala*. *Marine biology*, 162: 1841–1848.

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

Robinson, K. L., Ruzicka, J. J., Decker, M. B., Brodeur, R. D., Hernandez, F. J., Quiñones, J., Acha, M. E., et al. 2014. Jellyfish, forage fish and the world's major fisheries. *Oceanography*, 27: 104–115.

Robinson, K. L., Ruzicka, J. J., Hernandez, F. J., Graham, W. M., Decker, M. B., Brodeur, R. D., Sutor, M. 2015. Evaluating energy flows through jellyfish and gulf menhaden (*Brevoortia patronus*) and the effects of fishing on the northern Gulf of Mexico ecosystem. *ICES Journal of Marine Science*, 72: 2301–2312.

Schneider, D. C., Hunt, G. L. Harrison, N. M. 1986. Mass and energy transfer to seabirds in the southeastern Bering Sea. *Continental Shelf Research*, 5: 241–257.

Smith, A. D. M., Brown, C. J., Bulman, C. M., Fulton, E. A., Johnson, P., Kaplan, I. C., Lozano-Montes, H., et al. 2011. Impacts of fishing low trophic level species on marine ecosystems. *Science*, 333: 1147–1150.

Roe, H. S. J., Billett, D. S. M., Lampitt, R. S. 1990. Benthic/midwater interactions on the Madeira Abyssal Plain; evidence for biological transport pathways. *Progress in Oceanography*, 24: 127–140.

Spaulding, J. G. 1972. The life cycle of *Peachia quinquecapitata*, an anemone parasitic on medusa during its larval development. *Biology Bulletin*, 143: 440–453.

Steinich, M. 1973. Unterwasser-Blitztechnik. *Foto-Magazin*, 25: 38–39.

Stoecker, D. K., Michaels, A. E., Davis, L. H. 1987. Grazing by the jellyfish *Aurelia aurita* on microzooplankton. *Journal of Plankton Research*, 9: 901–915.

- Stoner, E. W., Layman, C. A. 2015. Bristle worms attack: benthic jellyfish are not trophic dead ends. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13: 226–227.
- Strand, S. W., Hamner, W. M. 1988. Predatory behavior of *Phacellophora camtschatica* and size-selective predation upon *Aurelia aurita* (Scyphozoa: Cnidaria) in Saanich Inlet, British Columbia. *Marine Biology*, 99: 409–414.
- Suazo, C. G. 2008. Black-browed albatross foraging on jellyfish prey in the southeast Pacific coast, southern Chile. *Polar Biology*, 31: 755–757.
- Suchman, C. L., Sullivan, B. K. 1998. Vulnerability of the copepod *Acartia tonsa* to predation by the scyphomedusa *Chrysaora quinquecirrha*: effect of prey size and behavior. *Marine Biology*, 132: 237–245.
- Suchman, C. L., Daly, E. A., Keister, J. E., Peterson, W. T., Brodeur, R. D. 2008. Feeding patterns and predation potential of scyphomedusae in a highly productive upwelling region. *Marine Ecology Progress Series*, 358: 161–172.
- Svendsen Y. S. 1990. Hosts of third stage larvae of *Hysterothylacium* sp. (Nematoda, Anisakidae) in zooplankton from outer Oslofjord, Norway. *Sarsia*, 75: 161–167.
- Sweetman, A. K., Smith, C. R., Dale, T., Jones, D. O. B. 2014. Rapid scavenging of jellyfish carcasses reveals the importance of gelatinous material to deep-sea food webs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281: 2014–2210.
- Tam, J., Taylor, M. H., Blaskovic, V., Espinoza, P., Ballón, R. M., Díaz, E., Wosnitza-Mendo, C., Argüelles, J., Purca, S., Ayón, P., and Quipuzcoa, L. 2008. Trophic modeling of the Northern Humboldt Current Ecosystem, part I: comparing trophic linkages under La Niña and El Niño conditions. *Progress in Oceanography*, 79: 352–365.
- Thiebot, J. B., Ito, K., Raclot, T., Poupart, T., Kato, A., Ropert-Coudert, Y., Takahashi, A. 2016. On the significance of Antarctic jellyfish as food for Adélie penguins, as revealed by video loggers. *Marine Biology*, 163: 108.

- Thiebot, J. B., Arnould, J. P., Gómez-Laich, A., Ito, K., Kato, A., Mattern, T., Raclot, T. 2017. Jellyfish and other gelata as food for four penguin species—insights from predator-borne videos. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15: 437–441.
- Titelman, J., Riemann, L., Sørnes, T. A., Nilsen, T., Griekspoor, P., Båmstedt, U. 2006. Turnover of dead jellyfish: stimulation and retardation of microbial activity. *Marine Ecology Progress Series*, 325: 43–58.
- Utne-Palm, A. C., Salvanes, A. G., Currie, B., Kaartvedt, S., Nilsson, G. E., Braithwaite, V. A., Sandvik, G. K. 2010. Trophic structure and community stability in an overfished ecosystem. *Science*, 329: 333–336.
- Uye, S., Shimauchi, H. 2005. Population biomass, feeding, respiration and growth rates, and carbon budget of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in the Inland Sea of Japan. *Journal of Plankton Research*, 27: 237–248.
- Uye, S. I. 2008. Blooms of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai*: a threat to the fisheries sustainability of the East Asian Marginal Seas. *Plankton and Benthos Research*, 3: 125–131.
- Vader, W. 1983. Associations between amphipods (Crustacea: Amphipoda) and sea anemones (Anthozoa, Actiniaria). *Memoirs of the Australian Museum*, 18: 141–153.
- Vannucci-Mendes, M. 1944. Sobre la larva de *Dibothriorhynchus dinoi* sp. parasita dos Rhizostomata (Cestoda Tetrarhynchidea). *Arquivos do Museu Paranaense*, 4: 47–81.
- Verity, P. G., Smetacek, V. 1996. Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 130: 277–293.
- Vermeer, K., Sealy, S. G., Sanger, G. A. 1987. Feeding ecology of Alcidae in the eastern North Pacific Ocean. In *Seabirds: feeding, ecology and role in marine ecosystems* (ed. J.P. Croxall), Cambridge: Cambridge University Press. pp. 189–227.
- Vinogradov, M. E., Semenova, T. N. 1985. A new species of the genus *Hyperia* (Crustacea, Amphipoda) from the coastal waters of Peru. *Zoologichesky Zhurnal*, 64: 139–143.

- Vinogradov, M. E., Volkov, A. F., Semenova, T. N. 1996. Hyperiid amphipods (Amphipoda, Hyperiidea) of the World Oceans. Science Publishers Inc, Enfield.
- Vlugt, P. J. Van. Der. 1981. *Actinoporus elegans*. Zeeaquarium, 31: 5–9.
- Walker, T. A., Parmenter, C. J. 1990. Absence of a pelagic phase in the life cycle of the flatback turtle, *Natator depressa* (Garman). Journal of Biogeography, 17: 275–278.
- Wallace, B. P., Zolkewitz, M., James, M. C. 2015. Fine-scale foraging ecology of leatherback turtles. Frontiers in Ecology and Evolution, 3: 1–15.
- Wallace, B. P., Kilham, S. S., Paladino, F. V., Spotila, J.R. 2006. Energy budget calculations indicate resource limitation in Eastern Pacific leatherback turtles. Marine Ecology Progress Series, 318: 263–270.
- Walsh, J. J. 1981. A carbon budget for overfishing off Peru. Nature, 290: 300–304.
- Walters, C., Martell, S. J. D., Christensen, V., Mahmoudi, B. 2008. An Ecosim model for exploring Gulf of Mexico ecosystem management options: implications of including multistanza life-history models for policy predictions. Bulletin of Marine Science, 83: 251–271.
- Witherington, B. E. 2002. Ecology of neonate loggerhead turtles inhabiting lines of downwelling near a Gulf Stream front. Marine Biology, 140: 843–853.
- Wood, C. 2013. Sea Anemones and Corals of Britain and Ireland. Wild, Nature Press, Plymouth, UK, 160 pp.
- Youngbluth, M. J., Båmstedt, U. 2001. Distribution, abundance, behavior and metabolism of *Periphylla periphylla*, a mesopelagic coronate medusa in a Norwegian fjord. Hydrobiology, 451: 321–333.
- Zeman, S. M., Brodeur, R. D., Daly, E. A., Sutherland, K. R. 2016. Prey selection patterns of *Chrysaora fuscescens* in the northern California Current. Journal of Plankton Research 38: 1433–1443.

4.7 ANEXO TABLAS Y FIGURAS

Tabla IV.1: Organismos bénticos (cnidarios, crustáceos decápodos y equinodermos) que se alimentan de medusas vivas, moribundas y muertas

DEPREDADOR O CARROÑERO	PRESA	LOCALIDAD	FUENTE
Cnidaria: Actinaria			
<i>Actinia equina</i>	<i>Cyanea lamarckii</i> Péron & Lesueur, 1810	Islas del Canal, Inglaterra	Wood, 2013
<i>Actinoporus elegans</i> (Duchassaing, 1850)	<i>Aurelia</i> Sp.	Curaçao, Mar Caribe	Van der Vlugt 1981*
<i>Actinostola callosa</i> (Verrill, 1882)	<i>Periphylla periphylla</i> (Péron & Lesueur, 1810)	Aguas de Noruega	Jarms y Tiemann 2004
<i>Diadumene leucolena</i> (Verrill, 1866)	<i>Chrysaora quinquecirrha</i> (DeSor, 1848)	Atlántico Oeste	Cargo y Schultz, 1967*, Cones y Haven, 1969
<i>Metridium farcimen</i> (Brandt, 1835)	<i>Cyanea capillata</i> (Linnaeus, 1758)	Pacífico Nor Este	Ates, 2017
<i>Metridium senile</i>	<i>Aurelia aurita</i> (Linnaeus, 1758)	Grevelingen, Holanda	Ates, 2017
<i>Metridium senile</i>	<i>A. aurita</i> , <i>P. pileus</i> , <i>Chrysaora hysoscella</i> (Linnaeus, 1767)	Oosterschelde, Holanda	Ates, 2002
<i>Sagartia troglodytes</i> (Price in Johnston, 1847)	<i>A. aurita</i> , <i>C. lamarckii</i> , <i>C. hysoscella</i>	Oosterschelde, Holanda	Ates, 2002
<i>Sagartiogeton laceratus</i> (Dalyell, 1848)	<i>Aurelia aurita</i>	?	Ates, 2017
<i>Urticina lofotensis</i> (?)	<i>Aurelia labiata</i> (Chamisso & Eysenhardt, 1821), <i>Phacellophora camtschatica</i> , Brandt, 1835	Mar del Norte	Den Hartog, 1963
<i>Urticina felina</i> (Linnaeus, 1761)	<i>Rhizostoma pulmo</i> (Macri, 1778), <i>P.</i>		
<i>Urticina felina</i>	<i>A. aurita</i> , <i>C. lamarckii</i> , <i>C. hysoscella</i>	Oosterschelde, Holanda	Ates, 2002
<i>Urticina antarcticus</i>	<i>Desmonema</i> sp.	Antártica	Conniff, 2000
<i>Entacmaea medusivora</i> Fautin & Fitt, 1991			
Cnidaria distintos al orden Actiniaria			
<i>Fungia scruposa</i> (Klunzinger, 1879)	<i>A. aurita</i>	Mar Rojo	Alamaru et al., 2009
Crustaceos Decápodos			
<i>Callinectes sapidus</i> (Rathbun, 1896)	<i>C. capillata</i> , <i>Stomolophus meleagris</i> (Agassiz, 1862)	Golfo de México	Farr, 1978
<i>Cancer pagurus</i> (Linnaeus, 1758)	<i>A. aurita</i>	Mar del Norte	Steinich, 1973
<i>Chorilia longipes</i> Dana, 1852	<i>C. capillata</i>	Pacífico Nor Este	Harbo, 2011
<i>Homarus gammarus</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Aurelia aurita</i>	Grevelingen, Holanda	Ates, 2017
<i>Hyas araneus</i> (Linnaeus, 1758)	<i>C. capillata</i>	Aguas de Escocia	Ates y Hoyinck 2012
<i>Hyas araneus</i>	<i>A. aurita</i>	Aguas de Escocia	Ates, 2017
<i>Menippe mercenaria</i> (Say, 1818)	<i>Stomolophus</i>	Golfo de México	Powell y Gunter 1968
<i>Munida rugosa</i> (Fabricius, 1775)	<i>A. aurita</i>	Aguas de Escocia	Naylor 2011

<i>Necora puber</i> (Linnaeus, 1767)	<i>C. lamarckii</i>	Oosterschelde, Holanda	Ates, 2017
<i>Necora puber</i>	<i>A. aurita</i>	Aguas de Escocia	Ates, 2017

Tabla IV.1 (continuación)

DEPREDADOR O CARROÑERO	PRESA	LOCALIDAD	FUENTE
Crustáceos Decápodos (continuación)			
<i>Ocypode quadrata</i> (Fabricius, 1787)	<i>Physalia physalis</i> (Linnaeus, 1758)	Golfo de México	Phillips et al., 1969
<i>Pagurus anachoretus</i> Risso, 1827	<i>Pelagia noctiluca</i> (Forskål, 1775)	Mgar-Ix-Ieni, Gozo, Islas Malta	Ates, 2017
<i>Pagurus. bernhardus</i>	<i>A. aurita</i>	Aguas de Escocia	Ates y Hoyinck 2012; Ates, 2017.
<i>Pagurus floridanus</i> (Benedict, 1892), <i>Pagurus pollicaris</i> (Say, 1817)	<i>Cyanea</i> Sp., <i>Stomolophus</i> Sp.	Golfo de Mexico	Phillips et al., 1969*
Crustáceos distintos al Orden Decápoda			
<i>Balanus eburneus</i> (Gould, 1841); <i>Orchomenella obtusa</i> (Sars, 1891)	<i>C. quinquecirrha</i> ephyrae	Atlantic Oeste	Cones y Haven 1969
<i>Orchomenella obtusa</i> (Sars, 1891)	<i>Peryphilla periphylla</i> , <i>C. capillata</i>	Aguas de Noruega	Sweetman et al., 2014
Equinodermos			
<i>Asterias rubens</i> (Linnaeus, 1758)	<i>C. capillata</i>	Aguas de Noruega	Moen y Svensen 2000
<i>Asterias rubens</i>	<i>Aurelia aurita</i>	Aguas de Escocia	Ates y Hoyinck 2012
<i>Ophiocomina nigra</i> (Abildgaard, 1789)	<i>Aurelia aurita</i>	Aguas de Escocia	Ates y Hoyinck 2012
<i>Ophiothrix fragilis</i> (Abildgaard, 1789)	<i>Aurelia aurita</i>	Oosterschelde, Holanda	Ates, 2002
<i>Ophiothrix. fragilis</i>	<i>Aurelia aurita</i>	Aguas de Escocia	Ates y Hoyinck 2012
Ophiurids	<i>Aurelia limbata</i> (Brandt, 1835)	Mar del Japón.	Miyake et al. 2002
Poliquetos			
<i>Hermodice</i> Sp.	<i>Cassiopea</i> Sp.	Islas Bahamas	Stoner y Layman, 2015



Figura IV.1. Tortuga dorso de cuero, baula o laúd (*Dermochelys coriácea*) alimentándose de medusa scyphozoa (Foto: NOAA Nefsc Photo Gallery Turtles).

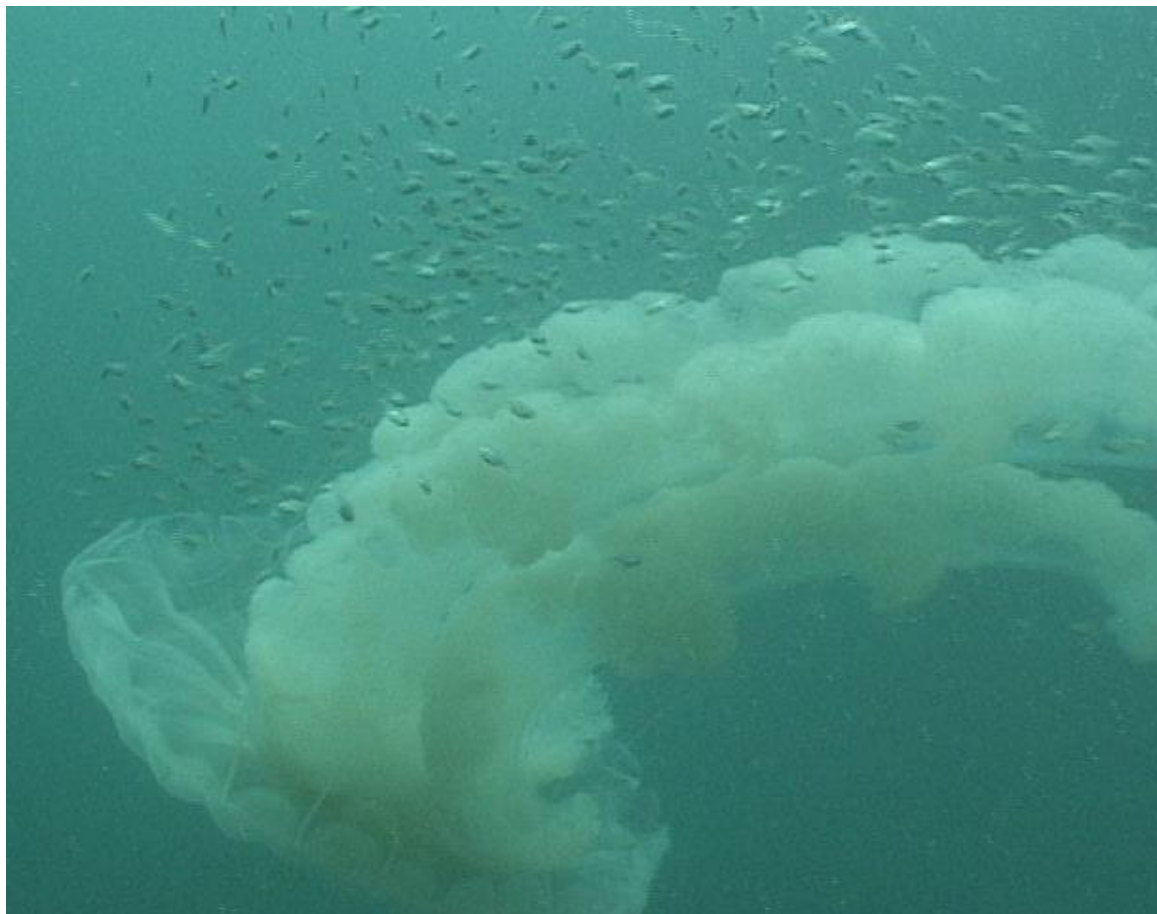


Figura IV.2. Medusa *Chrysaora plocamia* usada como protección por estadios juveniles de peces stromateidos, Puerto Madryn, Chubut, Argentina (Foto de J. Costello).

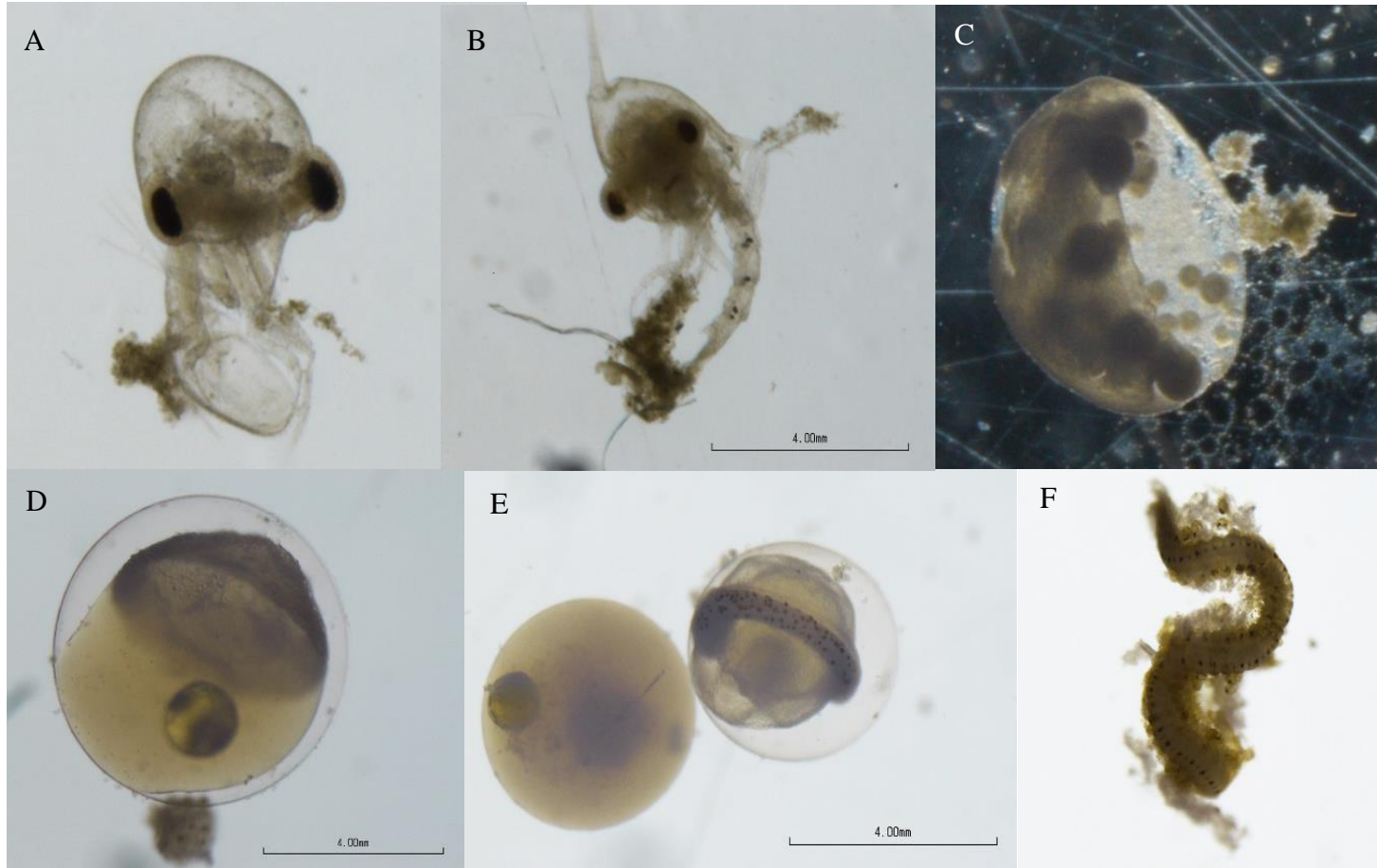


Figura IV.3. Dieta de la medusa Scyphozoa *Chrysaora plocamia* en Bahía Independencia, Perú Central (14°17'S; 76°08'W): A) Zoea de muy muy (*Emerita análoga*); B) Zoea de cangrejo de la familia Pinnotheridae; C) Hydromedusa; D) huevo de lisa (*Mugil cephalus*); E) Huevo y larva de lisa y D) Poliqueto de la familia Nereidae. (Fotos: Oscar Aller Rojas).

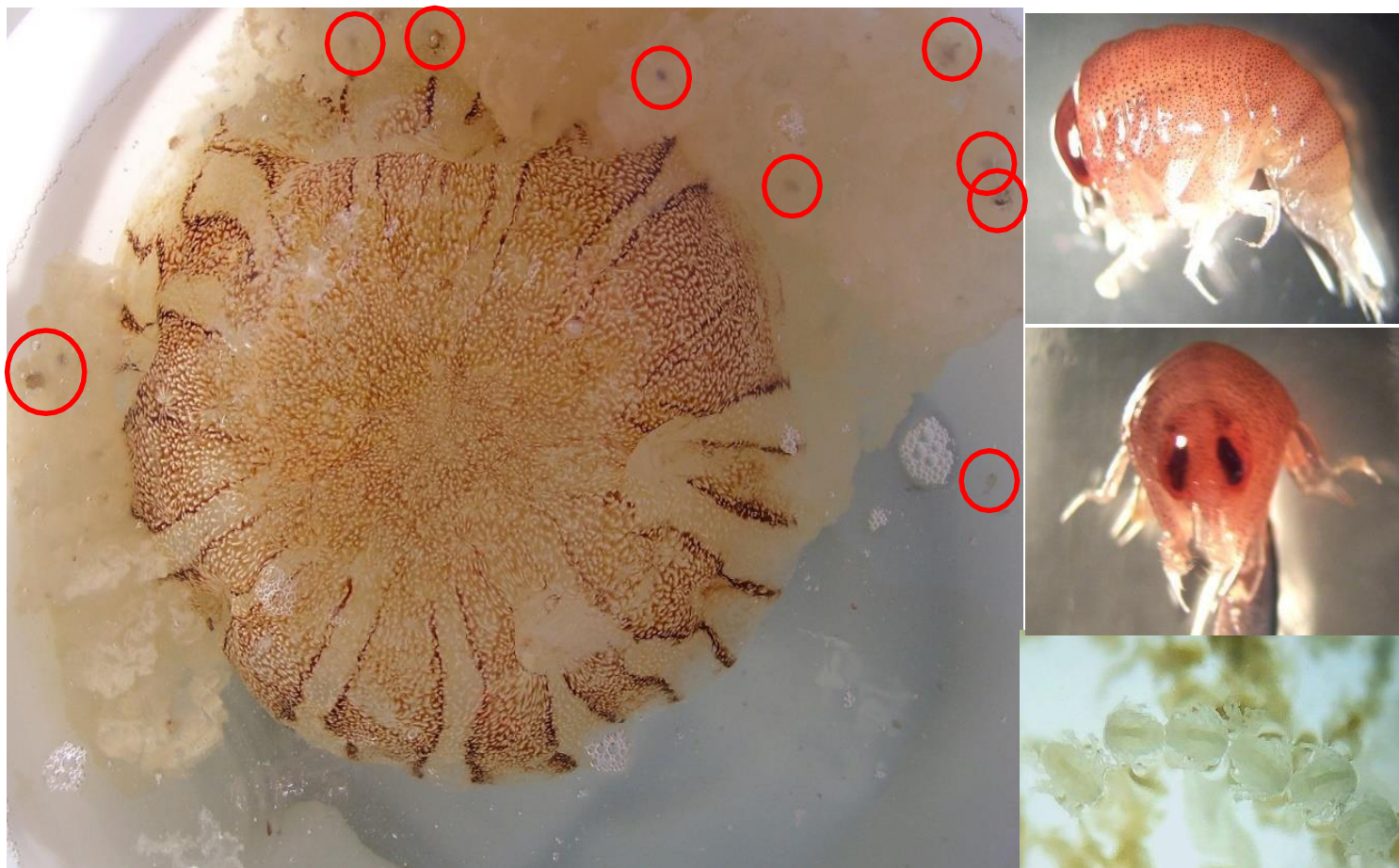


Figura IV.4. Comensalismo o micro – depredación en *Chrysaora plocamia* por parte de anfípodos hyperidos (*Hyperia curtiphala*) resaltados en los círculos rojos, y ampliados en fase adulta y en fase juvenil al lado derecho. Bahía Independencia, Perú Central (Fotos: Javier Quiñones).



Figura IV.5. *Chrysaora plocamia* moribunda en el lecho marino de Caleta Olivia, Santa Cruz, Argentina, consumida por toda clase de depredadores bentónicos (Foto: José Adrián Acosta Fabio).

CAPITULO 5

INTERACCIONES DE *C. plocamia* CON LAS PESQUERÍAS LOCALES Y ROL TRÓFICO DE LAS MEDUSAS EN DISTINTOS ESCENARIOS DE EXTRACCION PESQUERA

5.1 RESUMEN

En la costa peruana una de las pesquerías locales más importantes es la pesquería basada en la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*, L. Jenyns, 1842), con muy buenos volúmenes de desembarque (Pennington et al., 2006), sin embargo la pesquería artesanal también está representada por importantes volúmenes de desembarque de *E. ringens* (Estrella y Swartzman, 2010). En este contexto las capturas incidentales de la medusa scyphozoa *Chrysaora plocamia* (Lesson, 1832) pueden afectar las pesquerías industriales y artesanales en Perú, esta medusa presenta altas fluctuaciones estacionales, con picos en sus abundancias durante el verano. En la pesca industrial, en el puerto de Ilo (17°40'S) durante el verano austral 2008-2009, *C. plocamia* fue >30% de las capturas en 5% de las operaciones de pesca, lo cual fue suficiente para producir pérdidas económicas de más de US\$ 200,000 en solo 35 días de pesca. Las plantas pesqueras rechazaron toda la pesca si las capturas incidentales de medusas fueron > 40% de la captura en peso. En la pesca artesanal, en el puerto de Pisco (13°45'S) durante el periodo 2007-2009, *C. plocamia* representó el 5.5% de las capturas, pero con picos >20% en los veranos del 2007 y 2009, ocupando el lugar correspondiente a las anchovetas en las bodegas, produciendo pérdidas económicas de más de US\$ 27,500 por temporada. Las pérdidas económicas se incrementan sustancialmente durante periodos cálidos como El Niño, donde la abundancia de estas medusas es mucho mayor. Con respecto a la repuesta del ecosistema ante distintos escenarios de extracción pesquera, se sugiere que de acuerdo a los resultados encontrados en literatura reciente, se presentaría una disminución de todos los grupos funcionales como respuesta a altas proliferaciones de *C. plocamia*. Así mismo, como consecuencia de una sobrepesca simulada, se produciría un incremento en la

productividad de *C. plocamia*. Este tipo de estudios son los primeros que se realizan en el Ecosistema Norte de la Corriente de Humboldt

5.2 INTRODUCCION

Las proliferaciones de especies nativas de medusas y ctenóforos han sido documentadas desde hace más de 20 años, contribuyendo a la percepción de un incremento en sus poblaciones (ej. Mills, 2001; Lynam et al., 2006; Purcell, 2005; Xian et al., 2005; Condon et al., 2012). Varias explicaciones fueron ofrecidas como posibles gatilladores de estas proliferaciones, incluyendo a la sobrepesca, eutrofización, translocaciones accidentales, incremento de estructuras artificiales en ambientes costeros y calentamiento global (ej. Parsons y Lalli, 2002; Purcell et al., 2011; Holst y Jarms, 2007; Brodeur et al., 2008; Richardson et al., 2009). Independientemente de las causas, es claro que estos incrementos poblacionales pueden tener impactos negativos en actividades económicas. Las medusas interfieren con la economía de las ciudades costeras debido a varios factores: a las altas capturas incidentales en las redes de pesca, taponamiento de las tomas de agua de las bombas de la industria energética y plantas desalinizadoras e impidiendo que los turistas lleguen a las playas debido al temor de estos hacia sus picaduras en algunas especies (Möller, 1984; Mianzan, 1989; Mianzan y Cornelius, 1999; Uye, 2008).

Las conexiones entre los organismos gelatinosos y las poblaciones de peces comerciales han sido ampliamente estudiadas (revisado en Purcell et al., 2007; Purcell, 2011), especialmente después de la invasión del ctenóforo *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865) en el Mar Negro durante el final de los años 1980s (Shiganova et al., 2003). Recientemente muchas pesquerías comerciales han disminuido y han sido remplazadas por medusas. Por ejemplo, en el ecosistema de la corriente de Benguela, las biomásas de *Chrysaora fulgida* (Reynaud, 1830) y *Aequorea forskalea* (Forsskål, 1775) se incrementaron mientras que las biomásas de los peces pelágicos comerciales decrecieron totalmente en las últimas cuatro décadas (Lynam et al., 2006). Una situación similar fue descrita en el mar de la China y en el mar Amarillo, donde la disminución de las pesquerías fue asociada al incremento de

medusas (Dong et al., 2010). En ambos casos, estos cambios estuvieron asociados a una sobre explotación de los recursos ícticos.

Las medusas scyphozoas afectan las pesquerías de diferentes maneras, incluyendo (1) el taponamiento y el deterioro de las redes de pesca (Lotan et al., 1993; Graham et al., 2003; Purcell et al., 2007), (2) el incremento del trabajo para poder sacarlas de las redes de pesca (Kawahara et al., 2006b), (3) produciendo dolorosas picaduras a los pescadores cuando las manipulan (Purcell et al., 2007; Kawahara et al., 2006a; Uye, 2008), (4) incrementando el riesgo de voltear las embarcaciones debido a la excesiva carga (Kawahara et al., 2006b), (5) disminuyendo las capturas de peces (Cheng et al., 2005; Dong et al., 2010; Palmieri et al., 2014), y (6) incrementando la mortalidad de peces debido a la acción venenosa de los nematocistos (ej. Båmstedt et al., 1998). En Japón varias proliferaciones de la medusa gigante *Nemopilema nomurai* (Kishinouye, 1922) causaron severos daños económicos a las pesquerías locales. Una pérdida de aproximadamente 20 US\$ millones en solo un área fue atribuida a la disminución en las capturas de peces y al daño causado en las redes (Kawahara et al., 2006b). En Norte América, la medusa invasora *Phyllorhiza punctata* (von Lendenfeld, 1884) causó unos 10 US\$ millones en pérdidas en la industria langostinera del Golfo de México, debido a la obstrucción de las redes y la reducción de las larvas de langostino (Graham et al., 2003). Sudamérica también ha experimentado relaciones negativas entre las medusas y sus pesquerías. En el sureste de Brasil, proliferaciones durante todo el año de la medusa *Lychnorhiza lucerna* (Haeckel, 1880), ha afectado la pesquería de langostinos, debido a que ocupan el lugar correspondiente a la pesca objetivo y acortan el tiempo efectivo de arrastre, así como la obstrucción de las redes de pesca (Nagata et al., 2009). En el norte de Argentina durante el verano, *L. lucerna* también ha causado problemas al reducir las capturas totales de peces y su calidad, dañando las redes y previniendo a los pescadores de operar en ciertas áreas geográficas (Schiariti et al., 2008).

En estudios recientes los pescadores y sus cooperativas han sido entrevistados para asesorar si es que hay un problema debido a las medusas, determinando si es que sus capturas se han visto incrementadas lo que produciría un impacto negativo en sus actividades pesqueras (Uye y Ueta, 2004; Nagata et al., 2009). Estos reportes, sin embargo, no han podido

cuantificar las pérdidas económicas potenciales en las pesquerías. Aunque los efectos negativos de las medusas en las pesquerías son innegables, la cuantificación de las pérdidas económicas es difícil. Usualmente la contribución de las capturas incidentales de medusas es ignorada o no reportada en las estadísticas oficiales. Sin embargo, existen unos pocos estudios recientes que han podido cuantificar las pérdidas económicas debido a las capturas incidentales de medusas, como el de Palmieri et al. (2014) donde reportó pérdidas anuales del orden de US\$ 9.7 millones en el norte del mar Adriático en Italia, así como el estudio de Kim et al. (2012) donde reportó pérdidas anuales de US\$ 36.8 millones en las pesquerías en Corea. La pesquería de cerco industrial y artesanal peruanas ofrecen la oportunidad de cuantificar las pérdidas económicas debido a la presencia de las medusas. Por lo tanto, el objetivo del presente estudio es cuantificar por vez primera las potenciales pérdidas económicas usando las capturas incidentales de medusas en ambas pesquerías peruanas. Para poder lograr esto, se desarrolló una investigación piloto en las cual se cuantificaban las capturas incidentales de medusas, así como se realizaron entrevistas a los empleados de las plantas pesqueras que procesan anchoveta de flota de cerco industrial en el puerto de Ilo (17°40'S) y de flota de cerco artesanal del puerto de Pisco (13°45'S). Ambos son estudios en un solo punto geográfico por lo que la magnitud del estudio es a pequeña escala.

La alta productividad del ecosistema peruano, soporta una de las más grandes pesquerías mono específicas en el mundo (Chávez et al., 1999, 2008; Pennington et al., 2006), realizando una de las mayores contribuciones a la pesquería mundial (Bakun et al., 2010). Una flota > 1200 embarcaciones de cerco operan a lo largo de la costa a nivel industrial (Fréon et al., 2008) y anualmente capturan más de 5 millones de toneladas de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) durante la última década (FAO, 2016). Con respecto a la pesquería artesanal, más de 9,500 embarcaciones artesanales (< 25 toneladas de capacidad de bodega) operan en territorio peruano (Alfaro-Shigueto et al., 2011) las cuales desembarcan unas 500,000 toneladas anuales (Alfaro-Shigueto et al., 2010). El Ecosistema Norte de la Corriente de Humboldt (ENCH) es caracterizado por fluctuaciones inter-anuales e inter-decadales, siendo *C. plocamia* un miembro conspicuo de la fauna costera durante el verano (Quiñones, 2008; Quiñones et al., 2010; Quiñones et al., 2015) cuando su distribución de

traslapa con la de anchovetas (Ganoza et al., 2000; Bertrand et al., 2004). Las capturas incidentales de *C. plocamia* en aguas peruanas generan pérdidas económicas principalmente a las pesquerías artesanales e industriales de cerco. Estas capturas incidentales son particularmente problemáticas durante las fases cálidas ENOS cuando *C. plocamia* es abundante (Fig. V.1), debido a que los pescadores tienen muchos problemas en encontrar aguas sin la presencia de medusas para poder operar (Dr. Valdivia, IMARPE, comunicación personal).

En la flota artesanal, las medusas deben ser retiradas manualmente; sin embargo, la remoción total es difícil de conseguir a bordo (Fig. V.2). Por lo tanto, las medusas se descargan manualmente conjuntamente con el pescado y se descartan en el puerto de desembarque. La pesca industrial de cerco funciona de manera diferente a la pesca artesanal, los peces son absorbidos de las redes de las embarcaciones de cerco, por medio del uso de un manguerón de succión, de esta manera son almacenados en la bodega de la embarcación sin ninguna clasificación. Cuando las medusas están presentes estas son también succionadas conjuntamente con las anchovetas, los pescadores no pueden descartar las medusas en el mar, por lo que estas ocupan el espacio en las bodegas que debería usarse para almacenar anchoveta. Esto da como resultado un gran desplazamiento de las capturas de peces debido a las medusas y también da lugar a una pérdida de ingresos o incluso a la captura total rechazada por las plantas de procesamiento. Así, las pérdidas económicas tanto para la pesca artesanal como industrial tienen el potencial de ser sustancialmente altas durante periodos cálidos como El Niño cuando *C. plocamia* tiende a ser más abundante. Durante procesos de calentamiento debido a una dinámica oceanográfica particular en el codo Perú – Chile, aproximadamente desde Mollendo (17°S') hasta Iquique (20°15'S), se produce muy poca cobertura nubosa y se un calentamiento superficial en el mar por insolación a nivel estacional, principalmente en la época de primavera – verano (Takahashi, 2005). Este calentamiento local también podría gatillar los procesos de reproducción de *C. plocamia* en el sur del Perú, lo cual también produciría explosiones demográfica (blooms) de esta especie, estas grandes agregaciones y proliferaciones de esta especie interactúan con la pesca de anchoveta tanto a

nivel industrial como artesanal en el sur del Perú, lo cual puede repercutir a nivel económico en la pesquería de anchoveta.

Con respecto al rol trófico de *C. plocamia* ante distintos escenarios de extracción pesquera, constituye un aspecto poco estudiado, principalmente debido a la ausencia de medusas scyphozoas en los modelos trófico-ecológicos. Esto es preocupante porque se sugiere que los niveles poblacionales de estas medusas se estarían incrementando en muchos ecosistemas a nivel mundial (Brotz et al., 2012; Condon et al., 2013). Se han realizado algunos estudios sobre los efectos ecosistémicos como consecuencia de las proliferaciones de medusas en diversas regiones sujetas a fuerte presión pesquera (Kideys et al., 2005; Ruzicka et al., 2013; Robinson et al., 2015), los cuales indican una relación inversa entre la producción de medusas y la de peces pelágicos, debido a que ambos se superponen en espacio y tiempo (Brodeur et al., 2008b; Decker et al., 2018) y en sus dietas (Brodeur et al., 2008). La sobrepesca de peces comerciales podría indirectamente gatillar la proliferación de medusas produciendo profundos cambios en el ecosistema (Utne-Palm et al., 2010), la eliminación de peces comerciales aumentaría la disponibilidad alimenticia para las medusas (Robinson et al., 2014). EL ENCH es uno de los ecosistemas más productivos de todos los ecosistemas de afloramiento del este de los océanos (Pennington et al., 2006; Bakun y Weeks, 2008), este ecosistema es el hábitat de la medusa scyphozoa *Chrysaora plocamia*, una de las más abundantes (Quiñones, 2008; Quiñones et al., 2015). En este escenario los peces pelágicos de importancia comercial como la anchoveta (*Engraulis ringens*) y la sardina (*Sardinops sagax*) se traslapan temporal y espacialmente con *C. plocamia* (Quiñones et al., 2018).

Estudios previos revelan que la dieta de *C. plocamia* incluye huevos de anchoveta (Riascos et al., 2014), adicionalmente esta medusa también consume las presas que son consumidas por anchoveta y sardina en el ENCH (Espinoza y Bertrand, 2008; Espinoza et al., 2009), por lo que se produce un alto traslape espacio-temporal entre los peces pelágicos comerciales y *C. plocamia*, compartiendo las mismas áreas geográficas que huevos y larvas de *E. ringens* y *S. sagax* en el ENCH (Quiñones et al., 2018). Este tipo de interacciones podría afectar a los peces de importancia comercial como la anchoveta debido a depredación y/o competencia, lo cual tendría un impacto económico fuerte debido a los abundantes

desembarques (> 5 millones t anuales) registrados para esta especie en Perú (FAO, 2016). Es verdad que el ENCH ha sido modelado extensivamente usando diversos tipos y variedades de modelaje ecológico, sin embargo ninguno de los modelos incluyó a las medusas scyphozoas dentro del análisis. En esta oportunidad se analizó un modelo trófico de estado estacionario para el ENCH, desarrollado por Chiaverano et al. (2018) el cual fue una adaptación de Tam et al. (2008). En el mencionado estudio se consideró información de varios ítems nuevos no tomados en cuenta previamente, tales como: *C. plocamia*, tortugas marinas, huevos de anchoveta, descartes pesqueros, entre otros (ver Tabla V.3). De esta manera se evaluaron los efectos en el ecosistema de distintos niveles de abundancia de *C. plocamia* y *E. ringens* en diversos escenarios de extracción pesquera y tasas de consumo.

5.3 METODOLOGIA

En el caso de la pesquería industrial en el Puerto de Ilo (17°37' S, 71°20' W), un puerto ubicado a solo 200 km de la frontera con Chile, varias personas a cargo del control de calidad de cinco plantas pesqueras fueron entrevistadas por cinco semanas entre el 17 y 21 de Diciembre 2008 y del 2 al 31 de Enero 2009. Para comprobar la hipótesis nula de que las medusas no causan perjuicios económicos a la pesquería de la anchoveta, seguimos la metodología de Uye y Ueta (2004) y Nagata et al. (2009) haciendo las siguientes preguntas:

- 1.- Ustedes aplicaron una deducción (el peso de las medusas es substraído de la captura total desembarcada) si es que había medusas presentes en las capturas? Si la respuesta es afirmativa, ¿cuánto era el valor de deducción por tonelada desembarcada?
- 2.- Cuál es el máximo porcentaje en peso de capturas incidentales de medusas aceptado para evitar las deducciones?
- 3.- Si las medusas entran en el proceso de fabricación de harina de pescado, esto implicaría una demora en la producción? Podría cuantificarlo usted en tiempo usado?

4.- Es posible que la captura total pueda ser totalmente descartada debido a los altos porcentajes de capturas de medusas?

De las cinco plantas pesqueras, tres aplicaron una deducción cuando las capturas de medusas eran >10%, una si las capturas eran >15% y la restante si la captura era >30%. Para decidir si las capturas de medusas causaban pérdidas económicas, nosotros consideramos 13% de capturas incidentales como un valor crítico que representa el peso medio de las capturas incidentales aplicado por las plantas pesqueras. Cuando estas capturas excedían el 40% de la captura total, esta era descartada en su totalidad, debido a que mucha cantidad de medusas produce harina de pescado de muy baja calidad. La flota, en el momento de las entrevistas, consistía de 200 embarcaciones, que representaban casi el 17% de la flota pesquera industrial peruana. 70% de las embarcaciones eran de acero, con un promedio de capacidad de bodega de 220 toneladas. Otras embarcaciones eran de madera; con un promedio de capacidad de bodega de 120 toneladas. 28% (N=417) de los desembarques totales fueron analizados en el puerto de Ilo durante el periodo de estudio. Cuando las embarcaciones arribaban al puerto, las capturas eran recibidas por medio de una tubería submarina hasta llegar a la tolva de las plantas pesqueras. Una sub muestra de 14 kg fue tomada en cada una de las plantas pesqueras, donde las medusas y los peces fueron pesados por separado. Como resultado, se obtuvo la contribución de las capturas de medusas, esta proporción a su vez fue extrapolada a las capturas totales en las estadísticas oficiales de desembarques. Las medusas fueron identificadas de acuerdo a Stiasny (1937) y Mianzan y Cornelius (1999).

Para el caso de las pesquerías artesanales se analizaron los desembarques de la pesquería de cerco artesanal del puerto de Pisco, en el complejo pesquero la Puntilla, localizado a 250 km al sur de Lima. Se visitó el muelle de desembarque desde febrero del 2007 hasta marzo del 2009. La información que se tomó consistió en: (1) nombre de la embarcación, (2) zona de pesca, (3) perímetro y altura de la red de cerco, y (4) Composición total de la captura. La biomasa de *C. plocamia* capturada incidentalmente fue estandarizada al volumen filtrado por red (kg 1000 m⁻³). El volumen filtrado (m³) fue estimado para cada una de las embarcaciones artesanales. Las redes trabajaron de manera pelágica superficial,

debido a que la altura de las redes promedio era de 30 m, y por el embande de la red, solo se trabaja de manera efectiva en los primeros 20 m de la columna de agua. Las operaciones de pesca se realizaron indistintamente durante el día y la noche. Un total de 196 operaciones de pesca fueron analizadas, se analizaron un total de 56 embarcaciones, las capturas menores a 1 kg fueron consideradas con valor cero.

Para el aparejo de cerco artesanal, se estimó el volumen filtrado asumiendo que la red es un cilindro, tal como se presenta en la ecuación (1), el radio de la red fue obtenido del perímetro de la red (m) tal como se aprecia en la ecuación (2). Los rangos del perímetro de la red de cerco variaron entre 160 y 396 m de largo y de 28 hasta 32 m de altura.

$$\text{Volumen filtrado (m}^3\text{)} = (\pi \times r^2) \times \text{altura de la red (1)}$$

$$r = \left(\frac{\text{perímetro de la red}}{2} \right) \div \pi \quad (2)$$

Las capturas de *C. plocamia* en las bodegas de las embarcaciones artesanales ocupan un lugar que podría ser destinado a la anchoveta, afectando la ganancia de los pescadores. Debido a que la medusa no tiene valor económico (por el momento para esta especie), para estimar su perjuicio se multiplicó la cantidad de medusas capturada en toneladas por el valor de tonelada de anchoveta fresca de la época, que era en ese entonces de US\$ 160. Después el valor obtenido en US\$ se dividió por el número de días en que se pescó y se calculó un valor diario promedio de pérdida

Con respecto al rol trófico de *C. plocamia* ante distintos escenarios de extracción pesquera, el modelo empleado por Chiaverano et al. (2018) fue desarrollado usando el de Tam et al. (2008). El dominio geográfico del modelo cubrió un área de 165,000 km², extendiéndose desde 04°S hasta los 16°S y hasta 111 km (60 mn) de la costa. El modelo se construyó utilizando ECOPATH (Christensen y Pauly, 1992), que utiliza un enfoque de balance de masas para estimar los flujos energéticos entre grupos funcionales predefinidos. La producción neta de un grupo dado es similar a las pérdidas de energía a través de la

depredación, las tasas de extracción debido a la pesca, la senescencia y la migración neta. Se realizaron escenarios estructurales para evaluar los efectos de los cambios en la biomasa y tasas de consumo de *C. plocamia* y *E. ringens*, así como los cambios en las tasas de extracción por el factor pesca (véase Ruzicka et al., 2012; Robinson et al., 2015). Se realizaron cuatro escenarios: I) Aumento en las proliferaciones de *C. plocamia* (el consumo de *C. plocamia* aumentó en un 50%), II) predominancia de *E. ringens* (el consumo de anchoveta aumentó en un 50%), III) aumento de la presión de pesca (aumento del 40% en la captura de anchoveta, considerando una tasa media de extracción de 29 t km⁻² año⁻¹) y IV) moratoria de la pesca (cierre total de todas las pesquerías).

5.4 RESULTADOS

Con respecto a la pesca industrial, durante el periodo de estudio, un total de 20.958 t fué desembarcada. De este total, 19 953 t correspondieron a anchoveta (94.3%), 1 113 t a *Chrysaora plocamia* (5.3%) y 91.8 t a otros peces (0.4%) (Tabla V.1). Alrededor del 75% de las capturas fueron obtenidas en aguas someras, a una distancia máxima de 9 km de la costa (Fig. V.3). Los desembarques de medusas, aunque variables, tendieron a incrementarse mientras el verano iba avanzando (Tabla V.1). Las proliferaciones estacionales de *C. plocamia* en el sur del Perú ocurren durante la primavera y el verano cuando la TSM se incrementa, así mismo las medusas son más grandes al final del verano (Quiñones, 2008). Los resultados de las entrevistas indican que las capturas incidentales de medusas disminuyen las ganancias económicas que los pescadores pudieran haber ganado. En efecto, todas las plantas pesqueras dedujeron el peso de las medusas cuando estas pasaban cierto porcentaje (Tabla V.1). La deducción por tonelada de medusa, equivalía al valor de una tonelada de anchoveta, que fue de 160 US\$ al momento del estudio. Todos los empleados entrevistados aseveraron que el proceso de fabricación de harina de pescado sufría un retraso del 20% si es que la cantidad de medusa era alta, con la consecuencia de mayor energía consumida. Adicionalmente, cuando las capturas de medusas excedían el 40% de la captura total, la pesca era rechazada, descartando toda la captura con los peces dentro de esta (Tabla V.1).

Con respecto a la pesca artesanal, durante el periodo de estudio, un total de 944 586 kg fueron desembarcados. De este total: 893 240 kg correspondieron a anchoveta (94.6%) y 51 346 kg a *Chrysaora plocamia* (5.4%) (Tabla V.2). El 100% de las operaciones de pesca se realizaron en aguas someras, dentro de los 10 km de distancia a la costa, sin embargo, la principal zona de pesca, donde se realizó el 30% de las operaciones de pesca, se ubicó a 6 km de distancia a la costa. La captura promedio de *C. plocamia* por operación de pesca fue de 307 ± 390 kg (rango: 0.5–1650, N=196). Los desembarques de medusas, aunque variables, tendieron a ser más altos en los meses de verano y otoño (Fig. V.4). La pérdida promedio por día por capturas de *C. plocamia* en Pisco fue de 276.5 US\$, lo que nos da una pérdida de 5 530 US\$, debido a que en promedio son 20 días de pesca efectiva al mes, totalizando una pérdida de 27 549 US\$ (Fig. V.4) para la temporada en que hay mayor incidencia de medusas (Diciembre – Abril).

Con respecto al rol trófico de *C. plocamia* y anchoveta ante distintos escenarios de extracción pesquera, el estudio de Chiaverano et al. (2018) encontró que en el Escenario I el ENCH solo podría soportar un aumento de 39% en el consumo de *C. plocamia*, estando limitado por la producción de sus presas. Un incremento del 39% en la biomasa de *C. plocamia* dió como resultado una disminución en la productividad en la mayoría de los taxones y niveles tróficos superiores. Por el contrario, las tortugas marinas fueron el único grupo que exhibió un aumento en la producción. El aumento del 39% en el consumo de *C. plocamia* produjo una disminución del 13% en la productividad de las pesquerías (Figura V.6A, Tabla V.3).

Los impactos del aumento del consumo de anchoveta en un 50% (Escenario II) tuvieron un impacto negativo en la producción de *C. plocamia*, peces mesopelágicos, peces pelágicos planctívoros, cefalópodos y tortugas marinas. Sin embargo, se incrementó la producción de aves marinas, producción de huevos de anchoveta y pesquerías. En este escenario se observaron pequeños efectos negativos en la producción de zooplancton, peces piscívoros y peces predadores tope (Figura V.6B, Tabla V.3).

El escenario de mayor presión pesquera (Escenario III) produjo un gran aumento de la productividad de los grupos tróficos medios (peces demersales, peces pelágicos planctívoros,

peces mesopelagicos y *C. plocamia*), asimismo también aumentaron los consumidores del nivel trófico superior (cefalópodos y tortugas marinas). Sin embargo, se mostró una fuerte disminución en la productividad de huevos de anchoveta y aves marinas (-30% y -44%, respectivamente) (Fig. V.6C, Tabla V.3).

El cierre total de las pesquerías (Escenario IV) produjo grandes aumentos de productividad de anchoveta y peces bento-demersales, así como en los peces depredadores piscívoros demersales, aves marinas y mamíferos marinos. Por el contrario, se observaron grandes disminuciones en la productividad de la mayoría de los grupos de niveles tróficos medios, donde se incluyen a *C. plocamia*, peces mesopelágicos y peces planctónicos pelágicos y demersales. La productividad de los consumidores del nivel superior, como los cefalópodos y las tortugas marinas, también disminuyó (Figura V.6D y Tabla V.3).

5.5 DISCUSION Y CONCLUSIONES

Las pesquerías pelágicas industriales en el sur de Perú están compuestas por anchovetas y otros peces pelágicos como el jurel (*Trachurus murphy*, Nichols 1920) y el camotillo (*Normanichthys crockery*, Clark 1937), los cuales no pueden ser descartados a bordo. Los pescadores usualmente venden toda la captura a las plantas pesqueras. Durante el periodo de estudio, las capturas incidentales de medusas alcanzaron niveles que afectaron las ganancias de los pescadores. Aunque solo el 10% y el 5% de las capturas analizadas tuvieron valores >10 y >30% de capturas incidentales de medusas, respectivamente (Tabla V.1), fue suficiente para producir pérdidas económicas a los pescadores, esto se evidenciaba en las tolvas de desembarque en las plantas industriales de Ilo, donde era evidente la cantidad de medusa capturada (Fig. V.5). Del total desembarcado, 876.5 t correspondieron a medusas (4% de las capturas totales) y fue descontado en las plantas pesqueras. Cuando las capturas incidentales de medusas sobrepasaban el 40% la captura total fue descartada incluyendo las anchovetas. Esto ocurrió en 13 oportunidades con un descarte total de 387.4 t. Cuando se aplicó la deducción de 160 US\$ por tonelada desembarcada (medusas y anchovetas descartadas = 1 268 t), el estimado total excedía 200 000 US\$ en el transcurso de 35 días (Tabla V.1) con un

promedio de pérdida por embarcación de US\$ 5 466. Hay que recalcar que estas pérdidas ocurrieron en sólo 35 días de pesca; extrapolando estos resultados la pérdida económica para toda la temporada de medusas (Noviembre – Mayo) (Quiñones, 2008) sería del orden de 1.2 millones US\$. Lo que nos daría una cifra de pérdida anual a nivel nacional de 7.1 millones US\$. Esta sería una cifra bastante moderada si la comparamos con otros ecosistemas en los que se han calculado valores de pérdida anuales de entre 10 y 40 millones US\$ (Kim et al., 2012; Palmieri et al., 2014).

Las pesquerías artesanales peruanas son muy extendidas y numerosas. En el país existen más de 100 puntos de desembarque, más de 9 500 embarcaciones con una población total de 37 000 pescadores (Alfaro-Shigueto et al., 2011), donde se producen desembarques totales a nivel nacional del orden de ~500 000 toneladas anuales (Alfaro-Shigueto et al., 2010). Estos volúmenes de desembarque a nivel artesanal son incluso mucho más altos que los desembarques industriales de muchos países (FAO FishStats, 2011). En la presente evaluación piloto sólo se analizó el desembarque de un punto geográfico, aun así se determinó una pérdida de 27 500 US\$ para toda la temporada de *C. plocamia*, por lo que teóricamente se podrían producir pérdidas del orden de 2.7 millones US\$ a lo largo de toda la costa peruana.

Nuestro muestreo ocurrió durante la fase neutral del Índice del Niño Oceánico (ONI) (ver NOAA, 2011), cuando las abundancias estacionales de *C. plocamia* son intermedias, pero fueron suficientes para causar impactos económicos negativos a los pescadores. Las capturas incidentales de medusas se incrementan fuertemente durante periodos El Niño y otros eventos cálidos (WE) principalmente dentro de un régimen cálido El Viejo (Quiñones et al., 2010; Quiñones et al., 2015), cuando una simple operación de pesca o lance puede capturar más de 100 t de *C. plocamia* (Quiñones, observación personal), todo esto en una perspectiva a gran escala. Por lo que las pérdidas económicas podrían ser mucho mayores en años de grandes abundancias de *C. plocamia*, donde el volumen de medusas se puede incrementar hasta en 400% (Quiñones et al., 2018). Sin embargo hablando de efectos más ligados a procesos locales, la dinámica oceanográfica del codo Perú – Chile tiene la particularidad de producir calentamientos por insolación en la zona del sur del Perú y Norte

de Chile, debido a una baja cobertura nubosa y una alta insolación del océano a nivel superficial (Takahashi et al., 2005), estos procesos no necesariamente están ligados a eventos El Niño si no a las ondas tangenciales Rossby (Kiladis et al., 1998), las cuales se originan en el Pacífico central influenciando la zona del codo Perú – Chile. Estos calentamientos locales podrían estar gatillando procesos de reproducción asexual de *C. plocamia* lo que pueden producir grandes “blooms” o proliferaciones que pueden interactuar con la pesca.

Es de esperarse que las pérdidas económicas significativas para los pescadores también se incrementarían durante estos eventos cálidos. Es bueno recalcar que este caso de estudio que les presentamos comprende un periodo de tiempo relativamente corto, tanto para el estudio piloto en la pesca artesanal como en la industrial; por lo que para estimar el impacto que podría producirse a una mayor escala se necesitarían más estudios, debiendo considerarse distintos escenarios, durante años neutrales con abundancias medias y durante años EN con abundancias masivas de *C. plocamia*, como por ejemplo años EN 1982-83, 1986-87 y el año ligeramente cálido 2014 (Quiñones et al., 2018), donde las pérdidas económicas por capturas incidentales de *C. plocamia* serían más significativas. Nuevos estudios a grandes escalas espaciales – temporales serían fundamentales para poder cuantificar las magnitudes de las pérdidas económicas de las capturas incidentales de estas medusas en el ENCH.

Con respecto al rol trófico de *C. plocamia* y anchoveta ante distintos escenarios de extracción pesquera, se evidenció que ante un incremento simulado de proliferación de medusas (Escenario I), se produjo una disminución en la productividad de casi todos los consumidores del nivel medio y superior. Este hallazgo es similar a lo reportado en otros ecosistemas pelágicos marinos, incluidos el norte de la Corriente de California (Ruzicka et al., 2012) y el Golfo de México (Robinson et al., 2015). Investigaciones anteriores indican que la anchoveta y grandes medusas scyphozoas pueden superponerse en sus dietas (Brodeur et al., 2008b), por lo tanto un aumento en el consumo de medusas podría reducir la productividad de los peces pelágicos comerciales, al verse reducida la disponibilidad de sus presas por la competencia. La anchoveta y *C. plocamia* comparten presas en el ENCH (Riascos et al., 2014; Espinoza y Bertrand 2008; Espinoza et al., 2009). Consecuentemente, durante una proliferación de *C. plocamia* es probable que haya una reducción en la

disponibilidad de presas para anchoveta, por lo que otros taxones pelágicos planctívoros podrían tomar su lugar, lo que podría resultar en una disminución de la productividad de peces planctívoros (Figura 6A). En el escenario de aumento de grandes proliferaciones de *C. plocamia*, se produjo una disminución en la productividad de peces piscívoros, peces bentónicos, peces depredadores tope, aves marinas y mamíferos marinos (principalmente pinnípedos), esto se debería a una disminución en la producción de presas de anchoveta (Tabla V.3). Considerando la importancia trófica de la anchoveta en la transferencia de energía en el ENCH, se espera que cualquier factor que afecte su productividad tenga fuertes efectos en todo el ecosistema. Bajo el escenario de proliferación de *C. plocamia*, el único grupo funcional que respondió positivamente fueron las tortugas marinas. Este resultado se puede explicar por el hecho de que *C. plocamia* parece ser un elemento clave en la dieta de la tortuga dorso de cuero (*Dermochelys coriacea*) y de las tortugas negras (*Chelonia mydas agassizii*) en el ENCH (Paredes, 2015; Quiñones et al., 2015).

El aumento del consumo de anchoveta en un 50% (Escenario II) afectó fuertemente la producción de *C. plocamia* (29% de disminución), mientras que el incremento de la presión pesquera en un 40% (Escenario III), presentó un efecto opuesto (aumento del 24% en la producción de *C. plocamia*). Estos resultados podrían deberse al traslape dietético entre *C. plocamia* y la anchoveta. Por lo tanto, un mayor consumo de anchoveta influenciaría negativamente en la disponibilidad de zooplancton para *C. plocamia*, lo que afectaría negativamente su crecimiento y productividad (Parsons y Lalli, 2002). Por el contrario, es probable que ocurra el efecto contrario cuando el factor pesca elimine a los peces pelágicos comerciales (Robinson et al., 2014). A pesar de la importancia de la anchoveta en el ENCH en la transferencia de energía hacia niveles tróficos superiores, se produjo una fuerte baja en la productividad de los peces piscívoros en los escenarios II y III (Tabla V.3). Resultados similares se obtuvieron bajo los mismos escenarios para el norte del Golfo de México (Robinson et al., 2015). Adicionalmente, incrementos del orden de 50% en el consumo de anchoveta o del 40% en la extracción de anchoveta por el factor pesca, no serían suficientes para causar grandes cambios en la productividad de los peces piscívoros. Esto podría deberse a que los peces piscívoros poseen una amplio espectro trófico, no alimentándose únicamente

de anchoveta, por lo que podrían suplir sus requerimientos energéticos con presas alternativas, como por ejemplo otros pequeños peces mesopelágicos y macrozooplancton (Tabla V.3). Esto está corroborado, por ejemplo dos de los principales peces piscívoros en el ENCH son la merluza (*Merluccius gayi*) y el bonito (*Sarda sarda chilensis*), además de la anchoveta ambas especies se alimentan también de otras presas en proporciones importantes, por ejemplo la merluza se alimenta de ejemplares juveniles de su misma especie y de berechito manchado (*Ctenosciaena peruviana*) (Blaskovic y Espinoza, 2011), y el bonito también se alimenta de samasa (*Anchoa nasus*), peces de las familia Clupeidae y Syngnathidae, así como del camaroncito pelágico munida (*Pleuroncodes monodon*) (Fernandez et al., 2011).

Sin embargo, en nuestro escenario de aumento de la presión pesquera, se produjeron cambios en la productividad de consumidores tope, incluyendo también a *C. plocamia*. Esto respalda los hallazgos de estudios previos en otros ecosistemas sujetos a una fuerte presión pesquera, en los cuales las capturas de peces pelágicos (anchoveta por ejemplo) altera la estructura y dinámica del ecosistema marino (Jackson et al., 2001; Pikitch et al., 2012), inclusive produciéndose cambios en los ciclos de energía a nivel biogeoquímico (Ekau et al., 2018). Esto resulta en un aumento de las poblaciones de medusas (Lynam et al., 2011; Roux et al., 2013), produciendo alteraciones drásticas donde las medusas y gobios pueden dominar un ecosistema con un fuerte componente anóxico, desplazando a un segundo lugar a los peces pelágicos comerciales (Roux et al., 2013; Salvanes et al., 2015; Salvanes et al., 2018). Aunque la abundancia de *C. plocamia* en el ENCH no se incrementó durante periodos de fuerte presión pesquera sobre la anchoveta (Quiñones et al., 2015), la sobrepesca podría incentivar las proliferaciones de *C. plocamia* si es que ocurren en periodos de condiciones ambientales favorables para la propagación asexual de los pólipos. Trabajos previos mostraron que las proliferaciones de *C. plocamia* ocurren preferentemente durante eventos cálidos El Niño que ocurren dentro de regímenes cálidos El Viejo con dominancia de sardina (Quiñones et al., 2015). Por lo tanto, durante estos periodos, deberían desarrollarse adaptaciones apropiadas para determinar un buen manejo pesquero en el ENCH.

En nuestro escenario de cierre total de la pesquería (Escenario IV) se produjo un incremento en la productividad de anchoveta y un declive en la productividad de *C. plocamia*, así como en peces mesopelágicos y pequeños cefalópodos, probablemente como resultado de la competencia por alimento. La competencia por recursos también puede explicar la disminución en la productividad de peces piscívoros pelágicos, ya que este grupo está representado principalmente por jurel (*Trachurus murphy*) y caballa (*Scomber japonicus*), los cuales también se alimentan de zooplancton, peces mesopelágicos, el camaroncito pelágico munida (*P. monodon*) y cefalópodos (Alegre et al., 2013; Fernandez et al., 2011). Bajo este escenario, aumentó la productividad de la mayoría de peces piscívoros, peces depredadores tope, aves marinas y mamíferos marinos, esto se debería a la mayor disponibilidad de anchoveta como presa. Resultados similares se obtuvieron en escenarios de veda total de la pesca modelados para otros ecosistemas como en norte del Golfo de México, el norte de la Corriente de California y el Mar de Bering; sugiriéndose que los peces pelágicos zooplanctívoros, peces piscívoros, peces depredadores tope y aves marinas sean más susceptibles a los cierres totales de la pesquería (Robinson et al., 2014; 2015). Aunque un escenario de veda total es quizás extremo y poco realista, representa un ejercicio valioso para examinar los efectos de la pesca en todo el ecosistema, no solo en el ENCH, sino en diversos ecosistemas sujetos a fuerte presión pesquera.

Un resultado importante de nuestro escenario de proliferaciones de *C. plocamia* (Escenario I) fue una reducción del 13% en la productividad de la pesca en general (Tabla V.3). En Perú, la anchoveta representa > 99% de los desembarques totales anuales (FAO, 2016). Por lo tanto, el resultado de este modelo sugiere que cuando *C. plocamia* es abundante, la pesca industrial disminuye principalmente debido al efecto negativo del incremento de esta medusa en la producción de anchoveta (Tabla V.3). Aunque una disminución del 13% de la pesca en el ENCH puede parecer poco significativa, esta reducción en la pesquería más importante a nivel mundial se traduciría en una disminución potencial de ~ 845 000 toneladas de peces, considerando un desembarque anual promedio de 6 millones de toneladas (FAO, 2016). Además, nuestro escenario de proliferación de *C. plocamia* es bastante conservador (solo un 39% de incremento) lo cual significa ~12 t km⁻². Durante años con proliferaciones

excepcionales de *C. plocamia* en el ENCH, como en 1976, 1982-83, 1986-87 y 2014, su biomasa alcanzó niveles del orden de 62, 37, 81 y 43 t km⁻² respectivamente (Quiñones et al., 2015), esto significa un incremento entre 2.9 y 6.4 veces más que en lo reportado por Chiaverano et al. (2018). Por lo tanto, se espera que tales eventos tengan un mayor impacto negativo en la producción de anchoveta, y consecuentemente en su pesquería. Esto podría ya haber sucedido en el pasado, por ejemplo durante muchos años se atribuyó que el colapso de la anchoveta peruana a comienzos de los años 70s se debió a una sinergia del fuerte evento El Niño de 1972 y la sobrepesca de la pesquería industrial. Sin embargo, justo en esos años aparecen una serie de eventos de proliferaciones masivas de *C. plocamia*, y al existir un traslape espacial en su distribución y su dieta, estas medusas también podrían haber contribuido de manera significativa en el colapso de la población de anchoveta por depredación directa de sus huevos y larvas e indirecta por competencia con las anchovetas por el mismo alimento.

Nuestros distintos escenarios muestran que el ecosistema puede soportar máximo un incremento de *C. plocamia* del 39%. Los distintos escenarios presentados estiman niveles sostenidos de producción a perpetuidad y se diseñaron específicamente para evitar la extinción de cualquier taxón evaluado en el modelo. En realidad, las proliferaciones de *C. plocamia* en el ENCH pueden exceder fácilmente el 39% durante cortos periodos en áreas específicas conocidas como *hot-spots* (Quinones et al., 2018). Las investigaciones futuras, incluyendo modelos a nivel regional ayudarán a evaluar los efectos potenciales de las grandes proliferaciones de *C. plocamia* sobre la anchoveta y su pesca industrial en el ENCH, lo cual ayudaría sobremanera al buen manejo de una de las principales pesquerías a nivel mundial.

5.6 REFERENCIAS

Alegre A., Espinoza, P., Espino, M. 2013. Ecología trófica del jurel *Trachurus murphyi* en el Perú entre 1977-2011. En: Csirke J., R. Guevara-Carrasco & M. Espino (Eds.). Ecología, pesquería y conservación del jurel (*Trachurus murphyi*) en el Perú. Revista Peruana de Biología Número Especial, 20: 75–82.

Alfaro-Shigueto, J., Mangel, J. C., Pajuelo, M., Dutton, P. H., Seminoff, J. A., Godley, B. J. 2010. Where small can have a large impact: structure and characterization of small-scale fisheries in Peru. *Fisheries Research*, 106: 8–17.

Alfaro-Shigueto, J., Mangel, J. C., Bernedo, F., Dutton, P. H., Seminoff, J. A., Godley, B. J. 2011. Small-scale fisheries of Peru: a major sink for marine turtles in the Pacific. *Journal of Applied Ecology*, 48: 1432–1440.

Bakun, A., Weeks, S. J. 2008. The marine ecosystem off Peru: What are the secrets of its fishery productivity and what might its future hold? *Progress in Oceanography*, 79: 290–299.

Bakun, A., Field, D. B., Redondo-Rodriguez, A., Weeks, S. J. 2010. Greenhouse gas, upwelling-favorable winds, and the future of coastal ocean upwelling ecosystems. *Global Change Biology*, 16: 1213–1228.

Båmstedt, U., Fosså, J. H., Martinussen, M. B., Fosshagen, A. 1998. Mass occurrence of the physonect siphonophore *Apolemia uvaria* (Lesueur) in Norwegian waters. *Sarsia* 83: 79–85.

Bertrand, A., Segura, M., Gutiérrez, M., Vásquez, L. 2004. From small-scale habitat loopholes to decadal cycles: a habitat-based hypothesis explaining fluctuation in pelagic fish populations off Peru. *Fish and Fisheries* 5: 296–316.

Blascovic, V., Espinoza, P. 2011. Dita de la merluza peruana en el verano 2004, Crucero BIC Olaya 0401-02. Informe Instituto del Mar del Perú, 38: 311–319.

Brodeur, R. D., Decker, M. B., Ciannelli, L., Purcell, J. E., Bond, N. A., Stabeno, P. J., Acuna, E. and Hunt Jr., G. L. 2008. The rise and fall of jellyfish in the Bering Sea in relation to climate regime shifts. *Progress in Oceanography*, 77: 103–111.

Brodeur, R. D., Suchman, C. L., Reese, D. C., Miller, T. W., Daly, E. A. 2008b. Spatial overlap and trophic interactions between pelagic fish and large jellyfish in the northern California Current. *Marine Biology*, 154: 649–659.

- Brotz, L., Cheung, W. W., Kleisner, K., Pakhomov, E., Pauly, D. 2012. Increasing jellyfish populations: trends in large marine ecosystems. *Hydrobiologia*, 690: 3–20.
- Carr, M. E. 2002. Estimation of potential productivity in Eastern Boundary Currents using remote sensing. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49: 59–80.
- Chavez, F. P., Strutton, P. G., Friederich, G. E., Feely, R. A., Feldman, G. C., Foley, D. G., McPhaden, M. G. 1999. Biological and chemical response of the equatorial Pacific Ocean to the 1997–1998 El Niño. *Science*, 286: 2126–2131.
- Chavez, F. P., Bertrand, A., Guevara-Carrasco, R., Soler, P., Csirke, J. 2008. The northern Humboldt Current system: Brief history, present status and a view towards the future. *Progress in Oceanography*, 79: 95–105.
- Cheng, J. H., Ding, F. Y., Li, S. F., Yan, L. P., Ling, J. Z., Li, L. S. 2005. A study on the quantity distribution of macro-jellyfish and its relationship to seawater temperature and salinity in the East China Sea Region. *Acta Ecologica Sinica*, 25: 440–445.
- Chiaverano, L. M., Robinson, K. L., Tam, J., Ruzicka, J. J., Quiñones, J., Aleksa, K. T., Hernandez, F. J., Brodeur, R. D., Leaf, R., Uye, S., Decker, M. B., Acha, M., Mianzan, H. W., Graham, W. M. 2018. Evaluating the role of large jellyfish and forage fishes as energy pathways, and their interplay with fisheries, in the Northern Humboldt Current System. *Progress in Oceanography*, 164: 8–36.
- Christensen, V., Pauly, D. 1992. ECOPATH II—software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, 61: 169–185.
- Condon, R. H., Graham, W. M., Duarte, C. M., Pitt, K. A., Lucas, C. H., Haddock, S. H. et al. 2012. Questioning the rise of gelatinous zooplankton in the world's oceans. *BioScience*, 62: 160–169.
- Condon, R. H., Duarte, C. M., Pitt, K. A., Robinson, K. L., Lucas, C. H., Sutherland, K. R., Mianzan, H. W., Bogeberg, M., Purcell, J. E., Decker, M. B., Uye, S. I. 2013. Recurrent

jellyfish blooms are a consequence of global oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110: 1000–1005.

Decker, M. B., Robinson, K. L., Dorji, S., Cieciel, K. D., Barceló, C., Ruzicka, J. J., Brodeur, R. D. 2018. Jellyfish and forage fish spatial overlap on the eastern Bering Sea shelf during periods of high and low jellyfish biomass. *Marine Ecology Progress Series*, 591: 57–69.

Dong, Z., Liu, D., Keesing, J. 2010. Jellyfish blooms in China: Dominant species, causes and consequences. *Marine Pollution Bulletin*, 60: 954–963.

Ekau, W., Auel, H., Hagen, W., Koppelman, R., Wasmund, N., Bohata, K., Verheye, H. M. 2018. Pelagic key species and mechanisms driving energy flows in the northern Benguela upwelling ecosystem and their feedback into biogeochemical cycles. *Journal of Marine Systems*. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2018.03.001>

Espinoza, P., Bertrand, A. 2008. Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current system. *Progress in Oceanography*, 79: 215–227.

Espinoza, P., Bertrand, A., van der Lingen, C. D., Garrido, S., de Mendiola, B. R. 2009. Diet of sardine (*Sardinops sagax*) in the northern Humboldt Current system and comparison with the diets of clupeoids in this and other eastern boundary upwelling systems. *Progress in Oceanography*, 83: 242–250.

Arellano, C. E., Swartzman, G. 2010. The Peruvian artisanal fishery: changes in patterns and distribution over time. *Fisheries Research*, 101: 133–145.

Fernandez, C., Alegre, A., Espinoza, P. 2011. Alimentación de las principales especies pelágicas durante el 2011. Informe Anual del Instituto del mar del Perú. 23 pp.

FAO, 2016. FAO FishStats. Fisheries and aquaculture software. FishStatJ - software for fishery statistical time series. In: FAO Fisheries and Aquaculture Department [online]. Rome. Updated 21 July 2016. [Cited 4 August 2017]. <http://www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstatj/en>

- Fréon, P., Bouchon, M., Mullon, C., García, C., Ñiquen, M. 2008. Interdecadal variability of anchoveta abundance and overcapacity of the fishery in Peru. *Progress in Oceanography*, 79: 401–412.
- Ganoza, F., Castillo, P. R., Marín, D. 2000. Variaciones estacionales en la distribución y biomasa de anchoveta entre 1983 y 2000. *Boletín del Instituto del Mar del Perú*, 19: 157–177.
- Graham, W. M., Martin, D. L., Felder, D. L., Asper, V. L. 2003. Ecological and Economical implications of a tropical jellyfish invader in the Gulf of Mexico. *Biological Invasions*, 5: 53–69.
- Holst, S., Jarms, J. 2007. Substrate choice and settlement preferences of planula larvae of five Scyphozoa (Cnidaria) from German Bight, North Sea. *Marine Biology*, 151: 863–871.
- Jackson, J. B., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J. A., Hughes, T. P. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293: 629–637.
- Kawahara, M., Uye, S., Ohtsu, K., Iizumi, H. 2006a. Unusual population explosion of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae) in East Asian waters. *Marine Ecology Progress Series*, 307: 161–173.
- Kawahara, M., Uye, S., Burnett, J. W., Mianzan, H. W. 2006b. Stings of edible jellyfish (*Rhopilema hispidum*, *Rhopilema esculentum* and *Nemopilema nomurai*) in Japanese waters. *Toxicon*, 48: 713–716.
- Kim, D. H., Seo, J. N., Yoon, W. D., Suh, Y. S. 2012. Estimating the economic damage caused by jellyfish to fisheries in Korea. *Fisheries Science*, 78: 1147–1152.
- Kideys, A. E., Roohi, A., Bagheri, S., Finenko, G., Kamburska, L. 2005. Impacts of invasive ctenophores on the fisheries of the Black Sea and Caspian Sea. *Oceanography*, 18: 76–85.
- Lotan, A., Ben-Hillel, R., Loya, Y. 1993. Aggregation and dispersal of *Rhopilema nomadica*, a tropical immigrant medusa in the Mediterranean Sea. *Israel Journal of Zoology*, 39: 67–68.

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

Lynam, C. P., Lilley, M. K. S., Bastian, T., Doyle, T. K., Beggs, S. E., Hays, G. C. 2011. Have jellyfish in the Irish Sea benefited from climate change and overfishing? *Global Change Biology*, 17: 767–782.

Mianzan, H. W., 1989. Sistemática y zoogeografía de scyphomedusae en aguas neríticas argentinas. *Investigación Marina CICIMAR* 4: 15–34.

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

Mills, C. E. 2001. Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? *Hydrobiologia*, 451: 55–68.

Möller, H. 1984. Effects of jellyfish predation on fishes. United Nations Environmental Programme Workshop on Jellyfish Blooms in the Mediterranean, Athens, Greece, 31 October – 4 November, 1983: 45–59.

Nagata, R., Haddad, M., Nogueira, M. Jr. 2009. The nuisance of medusae (Cnidaria, Medusozoa) to shrimp trawls in central part of southern Brazilian Bight, from the perspective of artisanal fishermen. *Pan American Journal of Aquatic Sciences*, 4: 312–325.

NOAA, 2011. The Oceanic Niño Index (ONI), Climate Prediction Center of the National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA). http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml

Palmieri, M. G., Barausse, A., Luisetti, T., Turner, K. 2014. Jellyfish blooms in the Northern Adriatic Sea: Fishermen's perceptions and economic impacts on fisheries. *Fisheries Research*, 155: 51–58.

Paredes, E. 2015. Hábitos alimentarios de la tortuga verde del Pacífico Este *Chelonia mydas agassizzi* (Boucort, 1868) en la bahía de Paracas, Ica, Perú, durante el año 2010. Universidad nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú. 69 pp.

Parsons, T. R., Lalli, C. M. 2002. Jellyfish population explosions: revisiting a hypothesis of possible causes. *La Mer*, 40: 111–121.

Pennington, J. T., Mahoney, K. L., Kuwahara, V. S., Kolber, D. D., Calienes, R., Chavez, F. P. 2006. Primary production in the eastern tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography*, 69: 285–317.

Purcell, J. E., 2005. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85: 461–476.

Purcell, J. E. 2011. Jellyfish and ctenophore blooms coincide with human proliferations and environmental perturbations. *Annual Review of Marine Science* doi: 10.1146/annurev-marine-120709-142751.

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

Quiñones, J., 2008. *Chrysaora plocamia* Lesson, 1830 (Cnidaria, Scyphozoa), frente a Pisco, Perú. *Informe Instituto del Mar del Perú*, 35: 221–230.

Quiñones, J., Carman, V. G., Zeballos, J., Purca, S., Mianzan, H. W. 2010. Effects of El Niño-driven environmental variability on black turtle migration to Peruvian foraging grounds. *Hydrobiologia*, 645: 69–79.

Quiñones, J., Mianzan, H., Purca, S., Robinson, K. L., Adams, G. D., Acha, M. 2015. Climate-driven population size fluctuations of jellyfish (*Chrysaora plocamia*) off Peru. *Marine Biology*, 162: 2339–2350.

Quiñones, J., Chiaverano, L., Ayón, P., Adams, G., Mianzan, H., Acha, E. M. 2018. Spatial patterns of large jellyfish *Chrysaora plocamia* blooms in the Northern Humboldt Upwelling

System in relation to biological drivers and climate. ICES Journal of Marine Science. doi:10.1093/icesjms/fsy004

Riascos, J. M., Villegas, V., Pacheco, A. S. 2014. Diet composition of the large scyphozoan jellyfish *Chrysaora plocamia* in a highly productive upwelling centre off northern Chile. Marine Biology Research, 10: 791–798.

Richardson, A. J., Bakun, A., Hays, G. C., Gibbons, M. J. 2009. The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. Trends in Ecology and Evolution, 24: 312–322.

Robinson, K. L., Ruzicka, J. J., Decker, M. B., Brodeur, R.D., Hernandez, F. J., Quiñones, J., Acha, M. E., et al. 2014. Jellyfish, forage fish and the world's major fisheries. Oceanography, 27: 104–115.

Robinson, K. L., Ruzicka, J. J., Hernandez, F. J., Graham, W. M., Decker, M. B., Brodeur, R. D., Sutor, M. 2015. Evaluating energy flows through jellyfish and gulf menhaden (*Brevoortia patronus*) and the effects of fishing on the northern Gulf of Mexico ecosystem. ICES Journal of Marine Science, 72: 2301–2312.

Roux, J. P., van der Lingen, C. D., Gibbons, M. J., Moroff, N. E., Shannon, L. J., Smith, A. D. M., Cury, P. M. 2013. Jellyfication of marine ecosystems as a likely consequence of overfishing small pelagic fishes: lessons from the Benguela. Bulletin of Marine Science, 89: 249–284.

Ruzicka, J. J., Steele, J. H., Gaichas, S. K., Ballerini, D. J., Brodeur, R. D., Hofmann, E. E. 2013. Analysis of energy flow in US-GLOBEC ecosystems using End-to-End models. Oceanography, 26: 24–39.

Salvanes, A. G. V., Bartholomae, C., Yemane, D., Gibbons, M. J., Kainge, P., Krakstad, J.-O., Rouault, M. J., Staby, A., Sundby, S. 2015. Spatial dynamics of the bearded goby and its key fish predators off Namibia vary with climate and oxygen availability. Fisheries Oceanography, 24: 88–101.

- Salvanes, A. G. V., Gibbons, M. J. 2018. Adaptation to hypoxic environments; bearded gobies *Sufflogobius bibarbatus* in the Benguela upwelling ecosystem. *Journal of fish biology*, 92: 752–772.
- Schiariti, A., Kawahara, M., Uye, S., Mianzan, H. W. 2008. Life cycle of the jellyfish *Lychnorhiza lucerna*, (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Marine Biology*, 156: 1–12.
- Shiganova, T. A., Musaeva, E. I., Bulgakova, Y. V., Mirzoyan, Z. A., Martynyuk, M. L. 2003. Ctenophores invaders *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) and *Beroe ovata* Mayer 1912, and their effect on the pelagic ecosystem of the northeastern Black Sea. *Biological Bulletin*, 2: 225–235.
- Stiasny, G., 1937. Scyphomedusae. John Murray Expedition 1933–1934, *Scientific Reports* 4: 203–242.
- Takahashi, K. 2005. The annual cycle of heat content in the Peru Current region. *Journal of Climate*, 18: 4937–4954.
- Tam, J., Taylor, M. H., Blaskovic, V., Espinoza, P., Ballón, R. M., Díaz, E., Wosnitza-Mendo, C., Argüelles, J., Purca, S., Ayón, P., Quipuzcoa, L. 2008. Trophic modeling of the Northern Humboldt Current Ecosystem, part I: comparing trophic linkages under La Niña and El Niño conditions. *Progress in Oceanography*, 79: 352–365.
- Utne-Palm, A. C., Salvanes, A. G., Currie, B., Kaartvedt, S., Nilsson, G. E., Braithwaite, V. A., Sandvik, G. K. 2010. Trophic structure and community stability in an overfished ecosystem. *Science*, 329: 333–336.
- Uye, S., Ueta, U. 2004. Recent increase of jellyfish populations and their nuisance to fisheries in the Inland Sea of Japan. *Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography*, 68: 9–19.
- Uye, S. 2008. Blooms of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai*: a threat to the fisheries sustainability of the East Asian Marginal Seas. *Plankton and Benthos Research*, 3: 125–131.
- Xian, W., Kang, B., Liu, R. 2005. Jellyfish Blooms in the Yangtze Estuary. *Science* 307: 41.

5.7 ANEXO TABLAS Y FIGURAS

Tabla V.1. Estadísticas de las embarcaciones cerqueras industriales muestreadas en Ilo durante 5 semanas entre el 17 de Diciembre 2008 y el 31 Enero 2009. Los desembarques de medusas y anchovetas se agruparon en 5 semanas (S): Diciembre tercera semana (DEC 3S) hasta Enero cuarta semana (ENE 4S). La última semana de diciembre no fue analizada, debido a que registraron muy pocos desembarques. Las deducciones de las plantas pesqueras fueron aplicadas cuando las capturas incidentales de medusas fueron >13%, como valor crítico. También cuando la captura fue >40% de medusas se descartaba toda la captura (peces y medusas). Los valores deducidos son dados de acuerdo con el precio de la anchoveta al momento de estudio (US\$ 160 por tonelada de anchoveta).

Semanas con muestreo	Plantas pesqueras	Nº de lanchas	Desembarque anchoveta (t)	Desembarque medusas (t)	Nº embarcaciones >13% de medusas (valor crítico)	Medusa desembarcada >13%	Valor descontado 1 (US\$)	Nº embarcaciones >40% de medusas (descarte pesca)	Anchoveta desembarcada (t) en >40% medusas	Valor descontado 2 (US\$)	Total valor descontado (US\$)
DIC 3S	Planta 2 y 4	69	4580.5	89.3	0	0.0	0	0	0	0	0
ENE 1S	Planta 1,2,3 y 4	79	3800.8	91.4	6	57.7	9232	2	17	2720	11952
ENE 2S	Planta 1,2,3 y 4	75	3558.7	323.7	16	251.9	40303	5	124.6	19932	60235
ENE 3S	Planta 1,2,3 y 4	112	4234.8	148.7	8	119.7	19146	0	0	0	19146
ENE 4S	Planta 2,4 y 5	82	3577.9	459.5	7	447.2	71557	6	245.9	39338	110896
Total		417	19752.7	1112.6	37	876.5	140238	13	387.4	61991	202230

Tabla V.2. Estadísticas de las embarcaciones cerqueras artesanales en Pisco, desde el verano del 2007 hasta verano del 2009. Las capturas de *Chrysaora plocamia* ocupan el espacio destinado a la anchoveta en la bodega de las embarcaciones artesanales, por lo tanto es un dinero que dejan de percibir los pescadores. Los descuentos están basados en el precio de la tonelada de anchoveta para la época (US\$ 160). En la última columna de la derecha se indica el valor dejado de percibir en US\$ por capturas de *C. plocamia*

Temporada	Medusas (t)	% Medusas	Anchoveta (t)	% Anchoveta	Captura total (t)	US\$ Anchoveta	US\$ dejado de percibir
Verano 2007	1.3	21.1	4700	78.9	5955.8	752000	200.9
Primavera 2007	11.4	3.8	290500	96.2	301861.5	46480000	1817.8
Verano 2008	6	3.8	150700	96.2	156700	24112000	960.0
Otoño 2008	25.2	5.6	421140	94.4	446319	67382400	4028.6
Verano 2009	7.6	22.4	26200	77.6	33750	4192000	1208.0
Total	51.3	5.4	893240	94.6	944586	142918400	8215.4

Tabla V.3. Promedio (desviación estándar), del porcentaje (%) en la producción de grupos funcionales en los escenarios modelados. Escenario I: Proliferación de medusas grandes (*Chrysaora plocamia*). Escenario II: Dominancia de anchoveta (*Engraulis ringens*). Escenario III: Aumento de la presión pesquera. Escenario IV: Cierre de la pesca. Cambio fraccional = (modelo del escenario - modelo base) / modelo base x 100. Los valores inferiores a 0.01% se indican mediante un guion. (Adaptado de Chiaverano et al., 2018).

Código	Grupo Funcional	Escenario I	Escenario II	Escenario III	Escenario IV
1	NO3	-	-	-	-
2	NH4 Pelágico	-1.1 (0.7)	0.9 (0.9)	-0.8 (0.8)	1.2 (0.9)
3	NH4 Béntico	3.0 (1.6)	-4.5 (1.9)	3.7 (1.6)	-3.7 (1.7)
4	Fitoplancton grande	-	-	-	-
5	Fitoplancton pequeño	-	-	-	-
6	Microzooplancton	0.1 (0.05)	-1.8 (1.2)	1.4 (1.0)	-1.6 (1.1)
7	Mesozooplancton	-	-1.9 (1.5)	1.5 (1.2)	-1.7 (1.3)
8	Macrozooplancton	0.01 (0.01)	-1.9 (1.7)	1.5 (1.2)	-1.8 (1.5)
9	Medusas pequeñas	-28.9 (22.5)	-49.9 (26.7)	47.1 (34.9)	-45.7 (24.9)
10	<i>Chrysaora plocamia</i>	38.5 (6.7)	-28.9 (16.5)	24.0 (15.3)	-26.2 (14.8)
11	Macrobentos	0.9 (0.6)	-0.4 (1.0)	0.3 (0.8)	-0.1 (0.9)
12	<i>Engraulis ringens</i>	-12.4 (7.8)	46.3 (4.5)	-38.7 (0.4)	40.0 (3.1)
13	Peces mesopelágicos	-14.1 (11.1)	-56.3 (26.9)	52.3 (32.3)	-51.5 (24.9)
14	Cefalópodos	-11.4 (8.6)	-49.8 (26.4)	47.1 (34.7)	-34.1 (28.3)
15	Peces pelágicos planctívoros	-20.2 (18.9)	-30.5 (22.4)	27.9 (25.4)	-18.9 (23.2)
16	Peces pelágicos zooplanctívoros	-14.0 (9.5)	-2.6 (17.4)	1.7 (17.3)	-24.4 (20.1)
17	Peces demersales pisívoros	-12.9 (8.7)	-6.9 (18.1)	5.2 (18.5)	48.1 (36.2)
18	Peces demersales planctívoros	-12.8 (13.0)	-22.5 (14.6)	20.9 (18.4)	-20.6 (13.6)
19	Peces demersales bentívoros	-10.4 (6.8)	-2.7 (18.8)	1.8 (20.8)	41.7 (40.7)
20	Peces depredadores tope	-12.4 (7.9)	-3.3 (20.1)	2.1 (21.8)	297 (300)
21	Aves marinas	-13.7 (9.2)	30.9 (15.2)	-30.3 (15.1)	31.6 (30.1)
22	Mamíferos marinos	-12.4 (8.2)	1.7 (16.4)	-2.8 (17.1)	66.3 (43.1)
23	Tortugas marinas	25.2 (14.5)	-31.8 (16.5)	27.7 (17.9)	-73.4 (21.4)
24	Huevos	-12.4 (7.8)	46.3 (4.5)	-44.4 (4.5)	41.8 (23.2)
25	Despojos detríticos	-13.1 (8.0)	30.7 (10.2)	-2.7 (4.6)	-100 (0)
26	Pesquerías	-13.1 (8.0)	30.7 (10.2)	-2.7 (4.6)	-100 (0)
27	Detritus pelágico	0.05 (0.05)	-1.7 (1.2)	1.3 (0.9)	-1.5 (1.1)
28	Detritus béntico	0.9 (0.6)	-0.4 (1.0)	0.3 (0.8)	-0.01 (0.9)



Figura V.1. Captura de *Chrysaora plocamia* durante un crucero de evaluación de Recursos Pelágicos a bordo del BIC José Olaya Balandra, del Instituto del mar del Perú, Bahía Independencia, Perú Central, verano del 2009 (Foto: Anónimo).



Figura V.2. Captura incidental de *Chrysaora plocamia* durante una operación de pesca de cerco artesanal de anchoveta frente al Callao (Foto: Yuri Hooker).

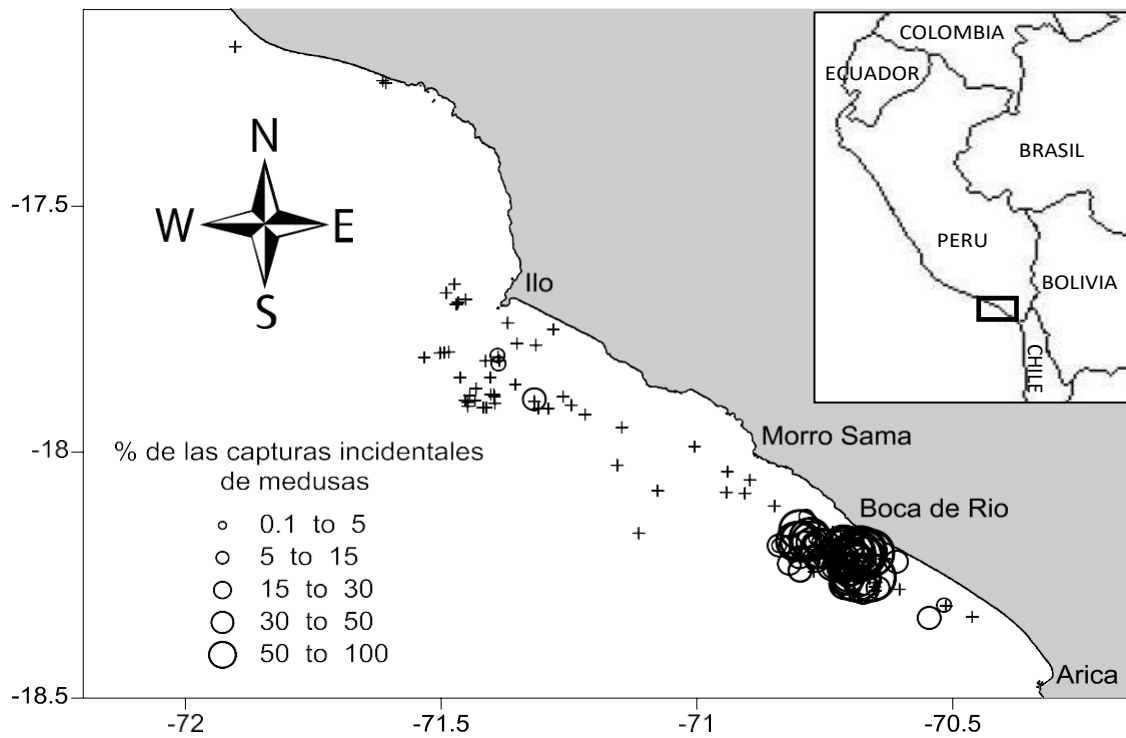


Figura V.3. Abundancias relativas de medusas (*Chrysaora plocamia*) de la flota industrial cerquera del sur peruano, puerto de Ilo, las pequeñas cruces muestran las operaciones de pesca donde no hubo capturas de medusas.

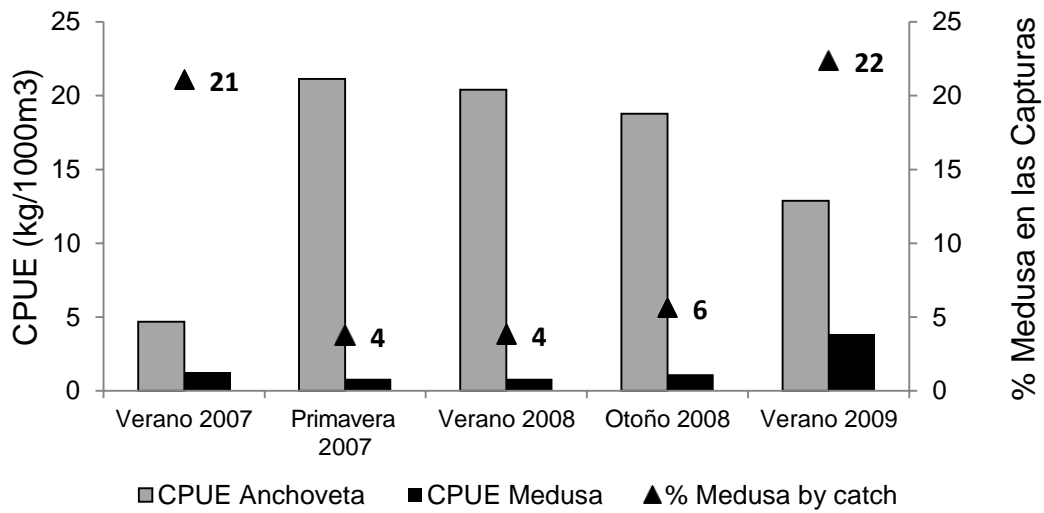


Figura V.4. Histograma donde se representan los valores de captura por unidad de esfuerzo (CPUE) de anchoveta (barras grises) y de la medusa *Chrysaora plocamia* (barras negras) expresadas en kg /1000 m³ de agua de mar filtrada. También están representadas las capturas incidentales de *C. plocamia* con triángulos negros en la pesquería artesanal de cerco en la Zona de Pisco (2007 – 2009).



Figura V.5. Desembarque de anchoveta, con capturas incidentales > 70% de *Chrysaora plocamia* en la pesquería industrial de cerco en el puerto de Ilo, enero 2009 (Foto: Javier Quiñones).

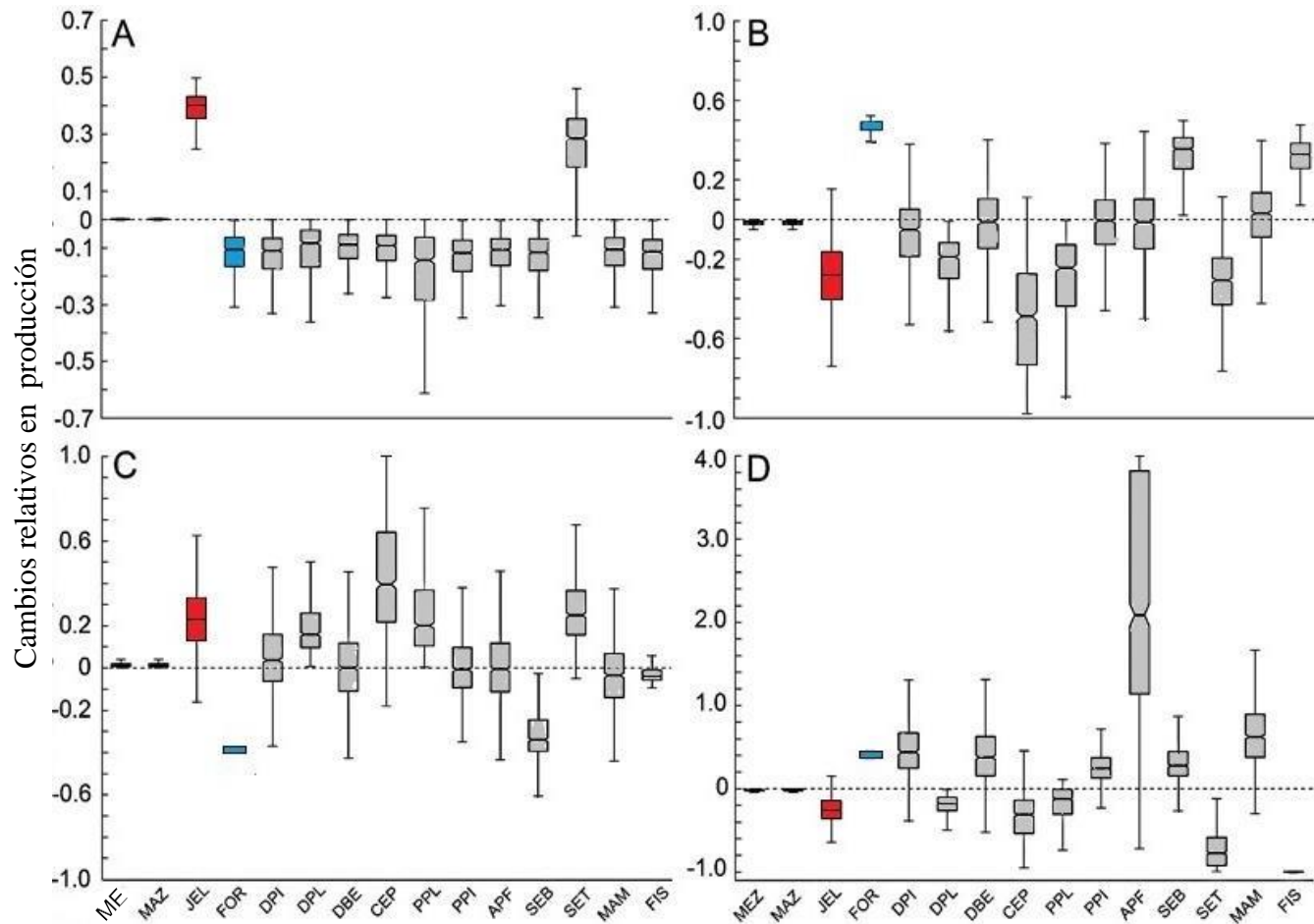


Figura V.6. Respuestas del Ecosistema al modelo: **A)** Proliferación de *C. plocamia* (Escenario I), **B)** Dominancia de anchoveta (Escenario II), **C)** Aumento de la presión pesquera (Escenario II), and **D)** Cierre de la pesca (Escenario IV). MEZ: mesozooplankton, MAZ: macrozooplankton, JEL: *Chrysaora plocamia* (color rojo), FOR: *Engraulis ringens* (color azul), DPI: peces piscívoros demersales, DPL: peces planctívoros demersales, DBE: peces bentívoros demersales, CEP: cefalópodos, PPL: peces planctívoros pelágicos, PPI: peces piscívoros pelágicos, APF: peces depredadores tope, SEB: aves marinas, SET: tortugas marinas, MAM: mamíferos marinos, FIS: pesquerías totales. Nótese la diferencia en las escalas del eje Y. (adaptado de Chiaverano et al., 2018)

CAPITULO 6

6.1 CONCLUSIONES FINALES

El objetivo general de esta tesis es avanzar en los conocimientos sobre las proliferaciones de la medusa scyphozoa *Chrysaora plocamia*, tratar de explicar las razones de su variabilidad espacio-temporal, determinar su rol ecológico y evaluar el impacto económico en el Ecosistema Norte de la Corriente de Humboldt (ENCH). Las medusas scyphozoas, más conocidas como medusas verdaderas, representan un grupo ecológica y económicamente importante dentro del zooplancton gelatinoso, que cuando son abundantes, son capaces de alterar la ecología trófica de ecosistemas marinos, así como afectar negativamente la pesca comercial, emprendimientos de acuicultura, plantas industriales de desalinización y generación eléctrica. En la presente tesis, se presentó un panorama general sobre esta especie, donde se incluyeron generalidades, sus roles ecológicos y reproductivos en el ecosistema pelagial del ENCH (Capítulo 1). Se analizaron las causas de sus fluctuaciones poblacionales a nivel temporal en relación con la variabilidad medio ambiental (Capítulo 2). Los patrones espaciales de sus grandes proliferaciones en relación con distintas variables biológicas en diversos escenarios climáticos (Capítulo 3). Se realizó un análisis trófico ecológico de *C. plocamia* en relación con organismos que interactúan con ella en los sistemas pelágicos y bentónicos (Capítulo 4). Los impactos en las pesquerías locales por altas capturas incidentales de esta medusa también fueron analizados (Capítulo 5).

Los objetivos específicos fueron analizar las fluctuaciones en la biomasa de *C. plocamia* con respecto a la variabilidad medio ambiental a escalas inter – anuales e inter – decadales, así como evaluar la influencia del factor pesca en estas fluctuaciones (Capítulo 2). Evaluar la respuesta de la distribución espacial de *C. plocamia* en años con grandes proliferaciones durante años cálidos (ENOS) y años neutrales o ligeramente cálidos, en relación con diversas variables biológicas (Capítulo 3). Determinar el rol trófico – ecológico de *C. plocamia* y su interacción con los organismos que se alimentan de ella, de los organismos de los que ella se alimenta, sus relaciones simbióticas y parasíticas, así como su

degradación en el bentos (Capítulo 4). Evaluar los efectos económicos en las pesquerías locales debido a las altas capturas incidentales de *C. plocamia* usando dos casos pilotos, como en el puerto de Ilo (pesquería industrial) y puerto de Pisco (pesquería artesanal), así como el rol trófico de las medusas en distintos escenarios de extracción pesquera en el ENCH.

Uno de los factores fundamentales para obtener un mejor conocimiento de las causas y mecanismos que influyen en las ocurrencias masivas en medusas scyphozoas es entender el efecto de la variabilidad medioambiental y disponibilidad alimenticia sobre estas medusas. Es por eso que la combinación de diversos factores, como los abióticos (temperatura, salinidad, corrientes, etc); bióticos (clorofila / productividad, presas potenciales, redes tróficas) y antropogénicos (sobrepesca), así como su intensidad, temporalidad y persistencia en el tiempo estarían influenciando en la mayor o menor proliferación de *C. plocamia* en el ENCH. Antes de la realización de esta tesis los efectos de las variables mencionadas en la ocurrencia de *C. plocamia* habían sido pobremente exploradas. En la presente tesis se muestra una de las series de tiempo más largas de abundancias de medusas scyphozoas (45 años), por medio de la cual se pudo determinar las asociaciones de esta medusa con la variabilidad ambiental, disponibilidad alimenticia e interacciones tróficas a distintas escalas espacio temporales, así como también las implicancias ecológicas y económicas de sus capturas incidentales en las pesquerías locales. Uno de los principales resultados fue que *C. plocamia* presenta una fuerte asociación con la fase cálida del ENSO, principalmente coincidente dentro de un régimen cálido “El Viejo” (Capítulo 2). Sin embargo la temperatura del mar *per se*, no es suficiente para explicar estas fluctuaciones poblacionales, por ejemplo durante el ENOS 1997-98 que ocurrió dentro de un régimen frío o “La Vieja”, se registraron niveles muy bajos o nulos de *C. plocamia*. Lo cual nos permite rechazar la hipótesis que el factor pesca favorece a la abundancia de esta medusa en el ENCH, esta hipótesis si se evidenció en ecosistemas sujetos a una fuerte sobrepesca como en Benguela, donde las abundancias de *Chrysaora fulgida* son cuatro veces más abundantes que la suma de todos los peces comerciales en el pelagial. En nuestro caso las características únicas del ENCH como la baja latitud, zonas y frentes de afloramiento, zona mínima de oxígeno, acoplamiento océano-atmosfera y sobre todo la capacidad de resiliencia de este ecosistema, lo hacen todavía saludable y resistente ante fuertes factores antropogénicos como lo es la sobrepesca (Capítulo

1). Esta hipótesis también pudo ser corroborada en un modelado del ENCH usando ECOPATH, donde el incremento del factor sobrepesca influyó positivamente en un aumento en las abundancias de *C. plocamia* (Capítulo 5).

Alternativamente se propuso otra hipótesis, en la que se especifica que la sinergia de la variabilidad medio ambiental y la disponibilidad alimenticia podrían ser la causa de la variabilidad de *C. plocamia* en el ENCH, en efecto se pudo evidenciar que en zonas geográficas específicas de grandes concentraciones o *hot-spots* de esta medusa, existía una alta sinergia o traslape (>75%) con sus presas potenciales como larvas de sardina, huevos de anchoveta o zooplancton (Capítulo 3). Adicionalmente, los grandes picos de abundancia registrados dentro del régimen cálido “El Viejo” podrían ser explicados por la dominancia de otros componentes del plancton gelatinoso, debido a que aparentemente es una de sus presas favoritas según la literatura científica de otras medusas del género *Chrysaora*. Otra posibilidad podría estar dada por las condiciones favorables para los pólipos en el bentos y mayor persistencia de periodos cálidos durante eventos EN, lo que le daría más tiempo a las plánulas para su asentamiento, con el consecuente desarrollo de los pólipos. Finalmente la tendencia creciente en las abundancias de *C. plocamia* al final de la serie de tiempo (2009 – 2014) sería un indicativo de un posible cambio hacia un régimen cálido “El Viejo” en un futuro próximo. (Capítulo 2).

También se ha demostrado por vez primera qué factores influyen en la distribución espacial de *C. plocamia*, para lo cual se realizaron una serie de correlaciones geoespaciales con distintas variables bióticas como clorofila *a* y con sus presas potenciales, tales como: larvas y huevos de anchoveta (*E. ringens*), sardina (*Sardinops sagax*) y volumen de zooplancton. Esto se realizó en años en los cuales la abundancia de esta medusa fue 400% veces superior al promedio histórico de 45 años de datos, como en los periodos EN 1982-83 y 1986-87, así como en el periodo neutral / ligeramente cálido 2014. Se proponen dos escenarios: el primero de ellos con masivas abundancias y amplia distribución espacial de *C. plocamia* desde la costa hasta los 150 km mar afuera, registrada en periodos ENOS clásicos o canónicos, con patrones oceanográficos típicos; tales periodos ocurrieron durante el régimen cálido “El Viejo”. En estos años se registraron altas concentraciones de larvas de

sardina en el norte y larvas de anchoveta en el sur en conjunto con buenas abundancias de zooplancton, este escenario es representado por los años EN 1982-83 y 1986-87, donde el traslape espacial entre *C. plocamia* fue mucho más alto en el norte del país en asociación con zonas de desove de sardina, y en el sur del país con zonas de desove de anchoveta conjuntamente con alta producción de zooplancton. En este escenario, la información de las zonas de *hot-spots* donde existen fuertes abundancias de *C. plocamia* podría ser empleada por la industria pesquera para evitar fuertes capturas incidentales, de esta manera se podría tener un mejor manejo para evitar repercusiones ecológicas y económicas (Capítulo 5). En el segundo escenario la distribución de *C. plocamia* también presentó grandes abundancias, sin embargo estuvieron replegadas hacia la costa en los primeros 30 km, probablemente este repliegue fue debido a una limitada disponibilidad alimenticia en zonas oceánicas y a cambios en la estructura trófica en el ENCH, donde aparentemente se produjo retención de ictioplancton y presas potenciales (por ejemplo huevos de anchoveta) en aguas de la plataforma continental, este escenario correspondió al año 2014 el cual fue considerado como neutral o ligeramente cálido. En ambos escenarios las grandes proliferaciones de estas medusas estuvieron distribuidas en aguas con características oceanográficas asociadas a la retención de ictioplancton conjuntamente con gradientes térmicos que promueven la productividad y proliferación masiva de medusas (Capítulo 3).

Hasta ahora hemos mostrado los efectos de factores medio ambientales y biológicos en la variabilidad en las abundancias y distribución de *C. plocamia* a diferentes escalas espacio temporales, sin embargo la función trófica / ecológica de las scyphomedusas en general, y de *C. plocamia* en específico, son fundamentales para poder entender y cuantificar su impacto en las redes tróficas tanto del pelagial como del bentos. Hemos demostrado que las relaciones tróficas de las scyphomedusas son bastante amplias, incluyendo todo tipo de interacciones donde las medusas sirven de alimento a diversas taxas, entre las que se incluyen reptiles, aves, crustáceos, poliquetos, cnidarios, moluscos y bacterias. Así mismo se presentó información acerca de los organismos que sirven de alimento a las scyphomedusas, donde se encuentran representadas diversas taxas como: cordados (ictioplancton), diversas especies de copépodos, zooplancton gelatinoso y una gran variedad de zoo e ictioplancton. Se describieron también las asociaciones simbióticas y parasíticas de las medusas scyphozoas

en el ecosistema pelagial, principalmente con diversas especies de anfípodos, trematodos, platelmintos y crustáceos diversos. De igual forma se describieron las interacciones tróficas de scyphomedusas seniles o moribundas, así como la degradación de estas en el bentos, donde también interactúan con una serie de organismos asociados al lecho marino que se alimentan de medusas scyphozoas. En el caso específico de *C. plocamia* la información con respecto a todo este tipo de interacciones es mucho más escasa, sin embargo se recabó toda la información existente hasta la fecha en el ENCH. De esta manera se presenta evidencia de la importancia de las scyphomedusas en los ecosistemas tróficos en las interacciones *top-down* y *bottom-up* tanto en el sistema pelagial como en el bentónico. (Capítulo 4).

En la presente tesis se ha demostrado que durante años fríos y neutrales las abundancias de *C. plocamia* no son tan elevadas y se produce un repliegue en su distribución hacia aguas costeras. Por el contrario durante años cálidos como El Niño (EN) las abundancias son mucho mayores y hay una amplia distribución masiva tanto en aguas costeras como oceánicas (Capítulo 4). Debido a esto, las capturas incidentales de *C. plocamia* por la flota pesquera durante años cálidos tipo EN, sería aún mucho mayores que las demostradas en la presente tesis, por lo que las repercusiones económicas podrían ser incrementadas notoriamente (Capítulo 5). Es por eso que es importante identificar zonas de recurrencia o “*hot spots*” (Capítulo 3) de esta medusa para orientar la distribución espacial del esfuerzo pesquero y de esta manera minimizar las pérdidas económicas. Alternativamente, estas grandes concentraciones podrían a su vez satisfacer la demanda de estas medusas como alimento por los mercados asiáticos, lo cual implicaría la creación de una nueva pesquería con sus consecuentes beneficios económicos, tal como ya viene sucediendo desde hace unos años en países latinoamericanos como México y Ecuador.

Adicionalmente, evaluar la respuesta de *C. plocamia* ante distintos escenarios de extracción en el ENCH es fundamental para el manejo de la pesquería (Capítulo 5). Uno de los principales resultados es que ante el escenario de altas proliferaciones de esta medusa se produjo una disminución casi total de todos los taxones evaluados, incluida una disminución del 12% de anchoveta, con excepción de las tortugas marinas que se alimentan de medusas. Otro resultado interesante es que ante el escenario de incremento de la presión pesquera, se

produjo un incremento (+26%) en la productividad de *C. plocamia* (Capítulo 5). Hay que recalcar que el cierre de las pesquerías es un escenario hipotético y poco realista, sin embargo es un ejercicio interesante para poder examinar los efectos de la sobrepesca en el ENCH y en otros ecosistemas de afloramiento del Este de los Océanos. Por otra parte el modelaje de todos los escenarios presentados nos ayudan a evaluar el verdadero impacto y alteraciones que podrían producir las fuertes proliferaciones de *C. plocamia* sobre la anchoveta en el ENCH (Capítulo 5). Sin embargo la alta capacidad de resiliencia y recuperación del ENCH (Capítulo 1) podrían influenciar de manera positiva en la recuperación del ecosistema después de pasado un periodo de fuertes proliferaciones de *C. plocamia*, por lo que este tipo de características deberían también considerarse en futuros modelajes del ENCH, sugiriéndose la incorporación de modelos que puedan soportar mayores incrementos de esta medusa (>400%), tal como sucede en la realidad en algunas ocasiones.

Las implicancias económicas con respecto a las altas capturas incidentales de medusas scyphozoas en pesquerías han sido ampliamente descritas y publicadas, estas implicancias son mayores cuando ocurren en ecosistemas de afloramiento donde la industria pesquera tiene mucho valor comercial, sin embargo no existía información al respecto para el ENCH, por lo que se analizaron dos casos pilotos en Perú, la pesquería industrial de anchoveta en el puerto de Ilo y la pesquería artesanal también de anchoveta en el puerto de Pisco. En la presente tesis se demostró que en ambos puertos se produjeron pérdidas económicas significativas por las altas capturas incidentales de *C. plocamia*. Incluso cuando las capturas sobrepasaban cierto porcentaje toda la pesca de esa embarcación era rechazada, todo esto ocurrió dentro del contexto de años fríos como la Niña (LN) (2007), años neutrales (2008) y años ligeramente cálidos (2009), (Capítulo 5). Como resultado de este análisis, esta tesis también muestra por primera vez que las altas capturas incidentales de *C. plocamia* en la pesquería local también pueden producir pérdidas económicas significativas, como de más de US\$ 200,000 en solo 35 días de pesca en la pesquería industrial del puerto de Ilo, y de US\$ 27,500 por temporada (Noviembre – Mayo) en la pesquería artesanal del puerto de Pisco (Capítulo 5). Estos estudios se realizaron en años neutrales, con abundancias medias de *C. plocamia*. Las mayores pérdidas económicas en el puerto de Ilo se realizaron en una temporada con anomalías neutras del Índice de Oscilación Peruano (IOP), con un promedio

de -0.45°C . Durante otras temporadas recientes como en el 2008, 2010, 2012 y 2014 se presentaron anomalías térmicas mucho más elevadas, con valores promedios cercanos a $+2.0^{\circ}\text{C}$ del IOP, coincidentes con una mayor abundancia de *C. plocamia*; por lo que las capturas incidentales de esta medusa podrían ser aún más significativas, lo que implicaría pérdidas económicas incluso mayores en la pesquería peruana. Por lo tanto se recomendaría en investigaciones futuras realizar este tipo de análisis en años con mayores abundancias de esta especie. Adicionalmente se recomendaría realizar un análisis de traslape entre las zonas *Hot-spot* y la flota pesquera, de esta manera podríamos cuantificar las implicancias económicas, ecológicas y antropogénicas en una de las pesquerías más importantes a nivel mundial.

Aunque esta tesis ha abordado diversos temas con respecto a la respuesta en las abundancias de *C. plocamia* a la variabilidad medioambiental y disponibilidad alimenticia a diversas escalas espacio temporales, así como aspectos de interacciones tróficas y comerciales de esta medusa en el ENCH, muchas preguntas aun necesitan ser respondidas, incluso algunas nuevas preguntas han surgido mientras se desarrollaba la presente investigación. Antes del desarrollo de esta tesis se sabía muy poco sobre la variabilidad y el rol ecológico – económico de *C. plocamia* en el ENCH. Por ejemplo ahora se sabe que esta medusa prefiere distribuirse espacialmente en zonas donde existen agregaciones de presas potenciales como zonas de desove de sardina (*Sardinops sagax*) en el norte del Perú, principalmente cuando ocurren eventos de calentamiento EN dentro de regímenes cálidos tipo “El Viejo”, tal como ocurrió en EN 1982-83 y EN 1986-87, o que durante años neutrales o ligeramente cálidos prefiere agregarse en zonas más costeras donde hay concentración de huevos de anchoveta (*Engraulis ringens*) en la costa central, presuntamente para poder alimentarse de estas, tal como sucedió en el año 2014. (Capítulo 3). Sin embargo los estudios de traslape espacial *per se* sólo dan un indicio de que especies podría haber estado alimentando, por que asumimos que se agregaban en esa zona para alimentarse de huevos y larvas de los peces mencionados. Sin embargo en este contexto surgen nuevas preguntas como por ejemplo: ¿qué combinación de variables oceanográficas influenciarían en la agregación de estas medusas en estas zonas particulares?, ¿Podrían influenciar las actividades antropogénicas como la eutrofización, contaminación, nuevas estructuras marítimas,

sobrepesca o emisión de gases invernadero en la mayor o menor concentración de estas medusas en áreas particulares? Para poder responder estas preguntas se necesitarían estudios futuros en los cuales se puedan comparar diversas variables oceanográficas, biológicas y antropogénicas, como por ejemplo empleando análisis multivariados en los que se usen diversas matrices de distribución espacial de *C. plocamia* en una serie de tiempo más larga.

En un contexto de cambio climático, en donde ya se registran incrementos notables o cambios de diversas variables oceanográficas, biológicas y alteraciones antropogénicas, es esencial tratar de determinar cómo estos nuevos y cada vez más persistentes cambios podrían influenciar en la mayor o menor proliferación de esta medusa scyphozoa en el ENCH, así como las consecuencias que estos cambios podrían tener en la mayor productividad de estas medusas en diversas fases de su ciclo de vida, tales como en los pólipos (bentos) como en las medusas (pelagial). La respuesta positiva de grandes proliferaciones de *C. plocamia* ante estos eventos de calentamiento ha sido explicada por su relación con la variabilidad medioambiental a gran escala (Capítulo 2), sin embargo surge la interrogante si también existe alguna dinámica oceanográfica a escala local que también podrían influenciar en grandes proliferaciones de esta medusa? Para poder responder esta pregunta se necesitarían también hacer estudios futuros con respecto al efecto de la insolación superficial y el patrón e intensidad de los vientos en la zona del codo Perú – Chile, donde también se producen buenas proliferaciones de esta especie, aparentemente desligadas de fenómenos de calentamiento a macro escala. También se necesitarían estudios acerca de la respuesta de los pólipos y la producción de efiras en escenarios EN, neutrales y LN, representando las anomalías típicas que ocurren en aguas peruanas, las cuales se podrían realizar en mesocosmos en medios naturales para tener una respuesta más exacta de lo que podría ocurrir en el ambiente natural. En la presente tesis también se han presentado las diversas interacciones tróficas, simbióticas o parasíticas que presenta *C. plocamia* con diversos organismos, esta información había sido descrita en el caso de interacciones con anfípodos hipéridos y anemonas pelágicas para el norte de Chile. Sin embargo ahora se presentan nuevas asociaciones con organismos del bentos que se alimentan de estas medusas, principalmente cuando están moribundas o seniles y se acumulan en el lecho marino al final de su ciclo de vida metagenético, esto se ha observado principalmente en los meses de mayo

y junio en la zona de Bahía Independencia, donde se han observado grandes acumulaciones de medusas moribundas y muertas, en muchos casos ya sin tentáculos en el lecho marino, entre los meses de mayo y junio, sirviendo de alimento a una gran cantidad de organismos carroñeros como crustáceos decápodos (Capítulo 4).

En las investigaciones realizadas en la zona de Pisco, Perú, se nota un incremento progresivo del diámetro medio de la campana (mm inferior) mientras avanzan los meses, por ejemplo en la fase inicial (primavera) fue de mucho menor longitud, a fines de septiembre ya se empezaron a registrar efiras y metaefiras con un tamaño promedio de 1.42 ± 0.7 cm (rango: 0.2 – 4 cm, N=314) en la zona de Paracas, después se notó un aumento progresivo mientras avanzaban las estaciones en primavera y verano, presentándose las mayores tallas a finales del otoño (Elefan $L_{\infty} = 94.5$; $k=0.7$; N=780) para el periodo 2007 – 2009, después en los meses de invierno hasta comienzos de primavera no se observó ninguna medusa, a pesar de que se realizaron monitoreos acuáticos por más de 10 años seguidos en la zona de Paracas, una de las principales zonas de agregación costera de *C. plocamia*. Esto nos indica que no existe una segregación espacial con respecto a individuos juveniles y adultos de *C. plocamia*, por lo menos dentro de la bahía de Paracas donde conviven todos los estadios de su ciclo de vida, al menos de la fase pelágica. Sin embargo aún existen ciertas preguntas que no han sido respondidas como por ejemplo, ¿cuál sería el patrón de agregación espacial en diversas estructuras por tallas en zonas costeras como la bahía Paracas?, ¿Cuál sería la tasa de transferencia de carbono y nitrógeno de *C. plocamia* del pelagial hacia el bentos cuando mueren al final de su ciclo de vida? Para responder a la primera pregunta se deben de continuar los estudios a fina escala de análisis espaciales con herramientas SIG entre la distribución de distintas fases de vida pelágica de esta medusa y la variabilidad medioambiental, disponibilidad alimenticia pero a una escala local más fina. Para responder a la segunda pregunta se deben realizar estudios de interacciones bióticas de medusas en fase terminal con diversos organismos depredadores en el bentos. Esto ayudaría sobremanera al mejor manejo de ecosistemas sujetos a fuerte influencia antropogénica debido a la importancia que tienen la descomposición de medusas en las redes tróficas marinas.

La investigación de los factores medioambientales, biológicos, ecológicos y antropogénicos en la mayor o menor abundancia, así como la distribución espacial de *C. plocamia* en distintos escenarios y a distintas escalas espacio – temporales fue cubierta durante la presente tesis. Lo cual es necesario para comprender y entender mejor el funcionamiento de los mecanismos causantes de los diversos tipos de proliferaciones de *C. plocamia*. Considerando los cambios globales en las condiciones oceánicas actuales, tales como el incremento de la temperatura del mar, eutrofización, acidificación, sobrepesca, etc. es esencial determinar cómo estos cambios medioambientales y biológicos pueden producir alteraciones en la mayor o menor proliferación de *C. plocamia*, así como también predecir sus patrones de agregación a diferentes escalas en el tiempo y en el espacio. En la presente tesis se ha tratado de proveer información considerable sobre diferentes aspectos biológicos, ecológicos, tróficos e incluso comerciales que podrían estar influenciando en la mayor o menor disponibilidad de esta medusa en el ENCH. Esta tesis resalta la importancia del análisis de distintas estrategias o respuestas de *C. plocamia* ante distintos escenarios climáticos y biológicos, debido a que el entendimiento de estas estrategias pueden ayudar ampliamente a establecer causas, elucidar mecanismos y predecir las ocurrencias de grandes proliferaciones de medusas a nivel mundial. Adicionalmente la nueva información proporcionada en la presente tesis también podría ser utilizada para ayudar en los planes de manejo y gestión pesquera basados en diversos enfoques ecosistémicos en el ENCH y otros ecosistemas de afloramiento comercialmente importantes para las pesquerías a nivel mundial.

6.2 PUBLICACIONES

Gran parte de los resultados de la tesis han sido utilizados para la realización de los siguientes trabajos:

Quiñones, J., Monroy, A., Acha, E. M., Mianzan, H. 2013. Jellyfish bycatch diminishes profit in an anchovy fishery off Peru. *Fisheries Research*, 139, 47-50.

Mianzan, H., **Quiñones, J.**, Palma, S., Schiariti, A., Acha, E. M., Robinson, K. L., Graham, W. M. 2014. *Chrysaora plocamia*: a poorly understood jellyfish from South American waters. In *Jellyfish blooms* (pp. 219-236). Springer, Dordrecht.

Quiñones, J., Mianzan, H., Purca, S., Robinson, K. L., Adams, G. D., Acha, M. 2015. Climate-driven population size fluctuations of jellyfish (*Chrysaora plocamia*) off Peru. *Marine Biology*, 162: 2339–2350.

Quiñones, J., Chiaverano, L., Ayón, P., Adams, G., Mianzan, H., Acha, E. M. 2018. Spatial patterns of large jellyfish *Chrysaora plocamia* blooms in the Northern Humboldt Upwelling System in relation to biological drivers and climate. *ICES Journal of Marine Science*. doi:10.1093/icesjms/fsy004

Chiaverano, L. M., Robinson, K. L., Tam, J., Ruzicka, J. J., **Quiñones, J.**, Aleksa, K. T., Hernandez, F. J., Brodeur, R. D., Leaf, R., Uye, S., Decker, M. B., Acha, M., Mianzan, H. W., Graham, W. M. 2018. Evaluating the role of large jellyfish and forage fishes as energy pathways, and their interplay with fisheries, in the Northern Humboldt Current System. *Progress in Oceanography*, 164: 8–36.



Short Communication

Jellyfish bycatch diminishes profit in an anchovy fishery off Peru

Javier Quiñones^{a,*}, Aldrin Monroy^b, E. Marcelo Acha^c, Hermes Mianzan^c^aLaboratorio Costero de Pisco, Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Av. Los Libertadores A-12, Urb. El Gof, Paracas, Ica, Peru^bLaboratorio Costero de Matarani, Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Av. Arequipa 405, Matarani, Islay, Arequipa, Peru^cInstituto de Investigaciones Marinas y Costeras (Universidad Nacional de Mar del Plata y Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas) e Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Paseo Victoria Ocampo no 1, B7602HSA, Mar del Plata, Argentina

ARTICLE INFO

Article history:

Received 28 December 2011

Received in revised form 25 April 2012

Accepted 25 April 2012

Keywords:

Scyphomedusae

Chrysaora plocamta

Anchovy

Purse seine

Economic losses

ABSTRACT

Peru supports one of the world's largest single-species fisheries based on the Peruvian anchovy (*Engraulis ringens* L. Jenyns, 1842), and bycatch of the scyphomedusa *Chrysaora plocamta* (Lesson, 1832) affects this fishery. Medusae display strong seasonal fluctuations, with peak abundances during summer. Off southern Peru and during the austral summer 2008–2009, *C. plocamta* were >30% of the catch in 5% of the hauls, which was enough to cause economic losses of more than 200,000 US\$ in only 35 d of fishing. Fishery factories refused to receive the catch if jellyfish bycatch was >40% of the catch in weight. Economic losses could substantially increase during warm periods like El Niño, during which *C. plocamta* medusa abundances greatly increase. This study was the first attempt to quantify economic losses due to jellyfish through the use of bycatch rates and interviews with employees of fishery factories.

© 2012 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Outbreaks of indigenous or invasive medusae or ctenophores have commonly been documented in the last 15 years, contributing to a perceived increase of jellyfish blooms (e.g., Mills, 2001; Lynam et al., 2006; Purcell, 2005; Xian et al., 2005; Condon et al., 2012). Various explanations were offered as possible drivers for increased blooms, including overfishing, eutrophication, accidental translocations, proliferation of artificial structures in coastal environments, and global warming (e.g., Parsons and Lalli, 2002; Purcell, 2011; Holst and Jarms, 2007; Brodeur et al., 2008; Richardson et al., 2009). Independently of their causes, it is clear that jellyfish blooms can have negative impacts on economic activities. Jellyfish interfere with the economy of coastal cities by clogging nets of fishermen and cooling-water intake screens of power and desalination plants, as well as hampering tourist industries by deterring beachcombers that fear the stings of some species (Möller, 1984; Mianzan, 1989; Mianzan and Cornelius, 1999; Uye, 2008).

The connections between jellyfish and commercial fish populations have become widely studied (reviewed in Purcell et al., 2007; Purcell, 2011), especially after the invasion of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865) in the Black Sea during the late 1980s (e.g., Shiganova et al., 2003). Recently, many commercial fisheries have been diminished and seemingly replaced by jellyfish.

For example, in the Benguela current system, the jellyfish biomass of *Chrysaora hysoscella* (Linnaeus, 1766) and *Aequorea forskalea* (Forsskål, 1775) increased while pelagic fish biomass decreased during the last four decades (Lynam et al., 2006). A similar situation was described for the East China and Yellow seas, where the fisheries decline was associated with jellyfish increase (Dong et al., 2010). In both cases, the relationship was thought to result from the depletion of fish resources.

Jellyfish negatively affect fisheries in various ways, including (1) clogging and bursting nets (Lotan et al., 1993; Graham et al., 2003; Purcell et al., 2007), (2) increasing labor to remove medusae from nets (Kawahara et al., 2006b), (3) producing painful stings to fishermen who handle medusae (Purcell et al., 2007; Kawahara et al., 2006a; Uye, 2008), (4) increasing the risk of capsizing trawl boats due to a heavier payload (Kawahara et al., 2006b), (5) diminishing fish catches (Cheng et al., 2005; Dong et al., 2010), and (6) increasing fish mortality due to nematocyst venom (e.g., Båmstedt et al., 1998). In Japan, several blooms of the giant scyphomedusa *Nemopilema nomurai* (Kishinouye, 1922) caused severe economic damage to the local fisheries. A loss of ca. 20 million US\$ in one area was attributed to decreased fish catch and damage to nets (Kawahara et al., 2006b). In North America, the invasive jellyfish *Phyllorhiza punctata* (von Lendenfeld, 1884) cost 10 million US\$ in losses to the shrimp fishery of the Gulf of Mexico by fouling fishing gear and reducing the shrimp harvest (Graham et al., 2003). South America also has experienced the negative relationship between jellyfish and fisheries. In southeastern Brazil, year-round blooms of the scyphomedusa *Lycnorhiza lucerna* (Haeckel, 1880) have affected the shrimp fishery by shortening and displacing hauls, as well as clogging nets (Nagata

* Corresponding author. Tel.: +51 56 545105; fax: +51 56 545105.

E-mail addresses: jquinones@imarpe.gob.pe, javierantonioquinones@gmail.com (J. Quiñones), hermes@inidep.edu.ar (H. Mianzan).

Chapter 10

Chrysaora plocamia: A Poorly Understood Jellyfish from South American Waters

Hermes Mianzan, Javier Quiñones, Sergio Palma, Agustín Schiariti, E. Marcelo Acha, Kelly L. Robinson, and William M. Graham

Abstract Blooms and strandings of *Chrysaora plocamia* are reported to occur along both Atlantic and Pacific South American coasts. First described in Peruvian waters by Lesson (1830) almost two centuries ago as *Cyanea plocamia*, there is surprisingly little ecological information about this conspicuous animal. This chapter reviews current knowledge about *C. plocamia* biology and ecology, its relationship with pelagic fisheries and climate and the problems blooms cause in the Humboldt Current and Patagonian shelf ecosystems. *Chrysaora plocamia* has important ecological roles, including trophic and symbiotic interactions with fish and sea turtles. Population variability has a clear relationship with climate where phases of high *C. plocamia* biomass were associated with El Niño events occurring during warm “El Viejo” regimes. Interestingly, their estimated biomass occasionally approached those of sardines or anchovies. This large jellyfish negatively affects human industries in the region when abundant, including fisheries, aquaculture, desalination plants and tourism. Understanding relationships between jellyfish blooms and environmental drivers (e.g. ENSO, regime shifts) should allow forecasting of the jellyfish abundance and potential vulnerabilities such that resource managers and industrial fisheries owners may prepare for costly outbreaks.

H. Mianzan (✉) • A. Schiariti • E.M. Acha
Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP),
e IIMyC (CONICET-Universidad Nacional de Mar del Plata),
Paseo Victoria Ocampo no 1, Mar del Plata B7602HSA, Argentina
e-mail: hermes@inidep.edu.ar

J. Quiñones
Laboratorio Costero de Pisco, Instituto del Mar del Perú (IMARPE),
Av. Los Libertadores A-12, Urb. El Golf, Paracas, Ica, Peru

S. Palma
Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, P.O. Box 1020, Valparaíso, Chile

K.L. Robinson • W.M. Graham
University of Southern Mississippi, 1020 Balch Blvd., Stennis Space Center, MS 39529, USA

K.A. Pitt and C.H. Lucas (eds.), *Jellyfish Blooms*, DOI 10.1007/978-94-007-7015-7_10, 219
© Springer Science+Business Media Dordrecht 2014

Climate-driven population size fluctuations of jellyfish (*Chrysaora plocamia*) off Peru

Javier Quiñones¹ · Hermes Mianzan^{3,4} · Sara Purca² · Kelly L. Robinson⁵ · Grant D. Adams⁶ · E. Marcelo Acha^{3,4}

Received: 13 May 2015 / Accepted: 30 September 2015
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2015

Abstract There is a general concern that jellyfish populations are increasing throughout marine ecosystems worldwide, mainly due to environmental (e.g., climate drivers) and anthropogenic forces (e.g., overfishing and eutrophication), or interactions among them. To identify drivers of jellyfish populations in the heavily fished northern Humboldt upwelling system (NHUS), we examined linkages between a 43-year-long annual time series (1972–2014) of the biomass of the scyphomedusae *Chrysaora plocamia* and several forcing factors: the Peruvian Oscillation Index, the Regime Indicator Series and commercial landings of Peruvian anchovy. We found that *C. plocamia* biomass fluctuated with climate drivers, but not with anchovy landings (a proxy of fishing pressure). Jellyfish biomass was high and variable during the warm El Viejo regime in the 1970s and 1980s, with peaks connected to intra-regime El

Niño Southern Oscillation (ENSO) events. By contrast, no peaks occurred during warming events in the cold La Vieja regime in the late 1990s and 2000s when jellyfish biomass was very low or below detection; however, at the end of the study period, biomass rose slightly. The fishing pattern in the NHUS is just the opposite of those that previously have been attributed to removing small pelagic fish. We suggest that environmental factors and prey availability act synergistically to generate observed population size variability of this medusa in the NHUS.

Introduction

Jellyfish (medusae and ctenophores) abundance fluctuations have been recorded in different marine ecosystems worldwide (Purcell 2005, 2012; Condon et al. 2013), giving a general impression that jellyfish blooms are becoming larger and more frequent in the global ocean. Jellyfish population sizes typically show dramatic inter-annual variability, but whether jellyfish populations have increased worldwide is less clear (Condon et al. 2012; Purcell 2012). A recent global effort suggests that populations exhibit worldwide oscillations over decadal time scales with a slight, rising trend in abundance

Responsible Editor: J. Purcell.

Hermes Mianzan: Deceased.

Reviewed by undisclosed experts.

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s00227-015-2751-4) contains supplementary material, which is available to authorized users.

✉ Javier Quiñones
javierantonioquinones@gmail.com; jquinones@imarpe.gob.pe

¹ Laboratorio Costero de Pisco, Instituto del Mar del Perú IMARPE, Av. Los Libertadores A-12, Urb. El Golf, Paracas, Ica, Peru

² Área de Investigaciones Marino Costeras (AFIMC), Instituto del Mar del Perú IMARPE, Esquina Gamarra y General Valle S/N Chucuito, Callao, Peru

³ Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero INIDEP, Paseo Victoria Ocampo N°1, B7602HSA Mar del Plata, Argentina

⁴ Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (UNMDP-CONICET), Mar del Plata, Argentina

⁵ Hatfield Marine Science Center, Oregon State University, Newport, OR, USA

⁶ Gulf Coast Research Laboratory, University of Southern Mississippi, Ocean Springs, MS, USA



Spatial patterns of large jellyfish *Chrysaora plocamia* blooms in the Northern Humboldt Upwelling System in relation to biological drivers and climate

Javier Quiñones^{1,*}, Luciano M. Chiaverano², Patricia Ayón³, Grant S. Adams^{4,5},
Hermes W. Mianzan^{6,7,†}, and E. Marcelo Acha^{6,7}

¹Laboratorio Costero de Pisco, Instituto del Mar del Perú IMARPE, Av. Los Libertadores A-12, Urb. El Golf, Paracas, Ica, Perú

²Division of Marine Science, University of Southern Mississippi, 1020 Balch Blvd, Stennis Space Center, 39529 MS, USA

³Laboratorio de Zooplankton y Producción Secundaria, Área de Investigaciones en Oceanografía Biológica, Instituto del Mar del Perú IMARPE, Esquina. Gamarra y General Valle S/N Chuauita, Callao, Perú

⁴School of Aquatic and Fishery Sciences, University of Washington, Box 355020, Seattle, WA 98195-5020, USA

⁵Division of Coastal Sciences, School of Ocean Science and Technology, University of Southern Mississippi, 703 East Beach Drive, Ocean Springs, MS, USA

⁶Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero INIDEP, Paseo Victoria Ocampo N°1, Mar del Plata B7602HSA, Argentina

⁷Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (INMdp-CONICET), Mar del Plata, Argentina

*Corresponding author: tel: +51 992 790 017; e-mail: jquinones@imarpe.gob.pe.

†Deceased.

Quiñones, J., Chiaverano, L. M., Ayón, P., Adams, G. S., Mianzan, H. W., and Acha, E. M. Spatial patterns of large jellyfish *Chrysaora plocamia* blooms in the Northern Humboldt Upwelling System in relation to biological drivers and climate. – ICES Journal of Marine Science, doi:10.1093/icesjms/fsy004.

Received 6 October 2017; revised 24 December 2017; accepted 11 January 2018.

In the Northern Humboldt Upwelling System (NHUS), one of the most productive ecosystems in the world, the large jellyfish *Chrysaora plocamia* exhibits high inter-annual variability in population size, often resulting in massive blooms. In this study, we examined the geographic patterns of *C. plocamia* in the NHUS and their spatial overlap with ichthyoplankton, zooplankton, and chlorophyll *a* concentration (Chl *a*) during two El Niño (EN) years (1982–1983 and 1986–1987), and a neutral year (2014). During EN years, the spatial extent of *C. plocamia* medusae was larger than in the neutral year. In 1982–1983, medusae were concentrated mainly in the central-southern and southern regions of Peru, where they were associated with zooplankton, sardine larvae, and Chl *a*. In 1986–1987, medusae occurred in the northern and southern regions and spatially overlapped with sardine larvae and Chl *a*, and with zooplankton and anchoveta larvae, respectively. In 2014, medusae occurred mainly in the northern region, where they were associated with zooplankton, Chl *a*, and anchoveta eggs and larvae. Our results indicate strong EN effects on the distribution and abundance of *C. plocamia*, which can have consequences for zooplankton and ichthyoplankton abundance, as well as fisheries, in the NHUS.

Keywords *Chrysaora plocamia*, El Niño, ichthyoplankton, Perú, scyphomedusae, spatial patterns, zooplankton

Introduction

Jellyfish (medusae, ctenophores, and siphonophores) are important components of coastal and oceanic marine ecosystems worldwide (Lucas *et al.*, 2014). Large medusae in particular, have

received special attention due to the capacity of a few species to suddenly increase in population size, often resulting in mass occurrences or blooms in marine ecosystems worldwide (Purcell, 2012; Condon *et al.*, 2013). Recent studies have linked mass



Contents lists available at ScienceDirect

Progress in Oceanography

journal homepage: www.elsevier.com/locate/pocean

Evaluating the role of large jellyfish and forage fishes as energy pathways, and their interplay with fisheries, in the Northern Humboldt Current System



Luciano M. Chiaverano^{a,*}, Kelly L. Robinson^b, Jorge Tam^c, James J. Ruzicka^d, Javier Quiñones^e, Katrina T. Aleksa^a, Frank J. Hernandez^f, Richard D. Brodeur^g, Robert Leaf^f, Shin-ichi Uye^h, Mary Beth Deckerⁱ, Marcelo Acha^j, Hermes W. Mianzan^j, William M. Graham^a

^a Division of Marine Science, The University of Southern Mississippi, 1020 Balch Blvd., Stennis Space Center, MS, USA

^b Biology Department, University of Louisiana at Lafayette, 410 East Saint Mary Blvd, Lafayette, LA, USA

^c Laboratorio de Modelado Oceanográfico, Ecosistémico y del Cambio Climático (LMOECC), Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Av. Gamarray Gral. Valle s/n, Callao, Peru

^d Cooperative Institute for Marine Resources Studies, Hatfield Marine Center, Oregon State University, 2030 SE Marine Science Drive, Newport, OR, USA

^e Laboratorio Costero de Pesca, Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Av. Los Libertadores A-12, Urb. El Golf, Paracas, Ica, Peru

^f Division of Coastal Sciences, The University of Southern Mississippi, 703 E Beach Dr, Ocean Springs, MS, USA

^g NOAA Northwest Fisheries Science Center, Hatfield Marine Center, 2030 SE Marine Science Drive, Newport, OR, USA

^h Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University, 4-4 Kagamiyama 1 Chome, Higashi-Hiroshima, Japan

ⁱ Department of Ecology and Evolutionary Biology, Yale University, 165 Prospect St., New Haven, CT, USA

^j Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Paseo Victoria Ocampo N°1, Escollera Norte, Mar del Plata, Argentina

ARTICLE INFO

Keywords

ECOPATH

ECOTRAN

Peruvian anchoveta

Sardine

Chrysaora plocamia

Humboldt Current

Foodwebs

ABSTRACT

Large jellyfish are important consumers of plankton, fish eggs and fish larvae in heavily fished ecosystems worldwide; yet they are seldom included in fisheries production models. Here we developed a trophic network model with 41 functional groups using ECOPATH re-expressed in a donor-driven, end-to-end format to directly evaluate the efficiency of large jellyfish and forage fish at transferring energy to higher trophic levels, as well as the ecosystem-wide effects of varying jellyfish and forage fish consumption rates and fishing rates, in the Northern Humboldt Current system (NHCS) off of Peru. Large jellyfish were an energy-loss pathway for high trophic-level consumers, while forage fish channelized the production of lower trophic levels directly into production of top-level consumers. A simulated jellyfish bloom resulted in a decline in productivity of all functional groups, including forage fish (12%), with the exception of sea turtles. A modeled increase in forage fish consumption rate by 50% resulted in a decrease in large jellyfish productivity (29%). A simulated increase of 40% in forage fish harvest enhanced jellyfish productivity (24%), while closure of all fisheries caused a decline in large jellyfish productivity (26%) and productivity increases in upper level consumers. These outcomes not only suggest that jellyfish blooms and fisheries have important effects on the structure of the NHCS, but they also support the hypothesis that forage fishing provides a competitive release for large jellyfish. We recommend including jellyfish as a functional group in future ecosystem modeling efforts, including ecosystem-based approaches to fishery management of coastal ecosystems worldwide.

1. Introduction

Forage fishes, defined here as small pelagic planktivorous fishes, not only represent the main food source of piscivorous fishes, seabirds, and marine mammals in marine ecosystems worldwide, but also comprise ~30% of global marine fisheries catch (Pikitch et al., 2014). Because of their importance as prey to broad diversity of predators, they are a crucial conduit for energy transfer between lower and higher trophic levels within marine foodwebs. This is particularly true in eastern

boundary current ecosystems where fluctuations in forage fish abundance can alter the dynamics, structure and function of ecosystems (Smith et al., 2011). Forage fish production is highly susceptible to variations in environment and harvest rates (Chavez et al., 2003), with subsequent changes cascading upwards and downwards through the foodweb (Pauly et al., 1998; Daskalov et al., 2007). Such susceptibility has encouraged policy-makers and managers to implement ecosystem-based fishery modeling efforts to conserve and manage forage fish populations (Alder et al., 2008; Pikitch et al., 2012).

* Corresponding author.

E-mail address: Luciano.chiaverano@usm.edu (L.M. Chiaverano).

<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.04.009>

Received 6 November 2017; Received in revised form 9 April 2018; Accepted 13 April 2018

Available online 13 April 2018

0079-6611/ © 2018 Elsevier Ltd. All rights reserved.