

# HYDROMEDUSAE

FERNANDO C. RAMÍREZ y MAURICIO O. ZAMPONI

## Morfología

Las hidromedusas son también denominadas medusas craspédotas, por la presencia de un velo, o polimedusas, por representar la etapa sexual de una alternancia de generaciones con pólipos asexuados. Poseen simetría radial de carácter tetrámero. En su forma típica, presentan un cuerpo cóncavo-convexo con una superficie externa o exumbrela y una interna o subumbrela, que adopta la forma de una campana, o bien de una semiesfera; o un aspecto deprimido con forma de reloj. Del centro pende el manubrio, que constituye una formación tubular de largo variable y de sección cilíndrica o cuadrangular, el cual típicamente representa el esófago, con la abertura bucal en su extremo y el estómago en su base. La boca puede presentar un borde liso o crenulado, o bien dar nacimiento a tentáculos en número variable, simples o dicotómicamente ramificados. El estómago se conecta con una red de canales internos que constituyen el sistema gastrovascular, cuya finalidad es la distribución del alimento. Dicho sistema está constituido por canales radiales que pueden ser simples o ramificados, por lo general en número de 4 o más, y que siempre comunican con un canal periférico que corre en forma paralela al margen de la campana. Dicho canal circular puede continuarse con la cavidad de los tentáculos cuando éstos son huecos, o bien con divertículos ciegos de diferente largo, denominados canales centrípetos. Considerando el carácter cuatripartito de la simetría de las medusas, los canales radiales constituyen un elemento referencial para el ordenamiento sistemático de las estructuras. En este sentido, los ejes radiales de primer orden o perradios corresponden a los dos ejes transversos principales de una pirámide cuadrangular teórica de base cuadrada, y los mismos coincidirían con los cuatro canales radiales,

los cuatro tentáculos primarios, los cuatro órganos genitales y los ángulos (en los manubrios de sección cuadrangular). Los interradios corresponden a los ejes transversos de 2º orden, e interceptan a los mencionados en un ángulo de 45°, mientras que los adradios y subradios, respectivamente de 3º y 4º orden, constituyen ángulos de 22,5° y 11,25°. El velo, que limita la abertura de la cavidad subumbrelar, es un proceso membranoso que se proyecta horizontalmente hacia adentro y cuyas contracciones regulan la comunicación del interior de la campana con el exterior (fig. 175).

En el margen se hallan los tentáculos, que se presentan frecuentemente en número de cuatro, aunque en algunos grupos es de 8, 12, 16, 32 o un número indefinido que se incrementa con la edad. Por lo general son huecos, a menudo sólidos; nacen de un bulbo basal ubicado sobre la cara externa del borde umbrelar (abaxiales) o en la cara interna del mismo (adaxiales). En algunos grupos hay más de un tentáculo implantado en cada bulbo, constituyendo manojos compuestos de tentáculos. Pueden asimismo presentarse limitados, en algunos géneros, a 1 o 2, en cuyo caso nacen en la terminación de un canal radial. Su función es predatoria por lo que su superficie se halla revestida de nematocistos dispuestos en formaciones de diverso tipo, como verrugas, anillos o crestas. En algunos casos especiales su base está provista de espolones de función adhesiva. El margen umbrelar es asiento de otras estructuras de función sensitiva, tales como los tentáculos secundarios, los bulbos marginales, los *cirri*, los *ocelos*, los *cordyli* y los estatocistos.

## Glosario de términos técnicos

**Acraspédotas:** medusas sin velo o diafragma.

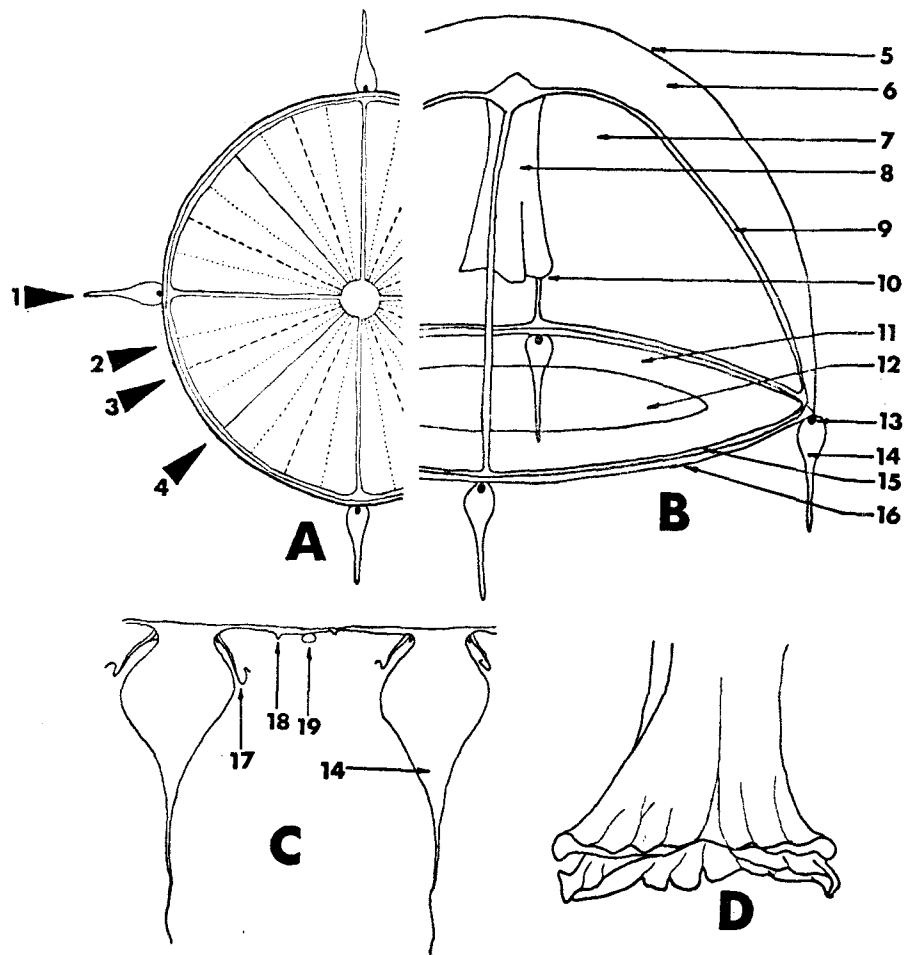


Fig. 175. Detalles morfológicos en hidromedusas.

A) Vista oral; B) Vista lateral; C) Tentáculos y estructuras asociadas; D) Extremos del estómago con cuatro labios bien desarrollados (B y C: *Euchelota maculata*).  
 1) Perradio; 2) Subradio; 3) Adradio; 4) Interradio; 5) Exumbrella; 6) Mesodermo; 7) Cavidad subumbrelar; 8) Estómago; 9) Canal radial; 10) Boca; 11) Velo; 12) Orificio del velo; 13) Ocelo; 14) Tentáculo; 15) Canal circular; 16) Borde umbrelar; 17) Cirro lateral; 18) Bulbo rudimentario; 19) Vesícula marginal.

(Original).

**Adradios:** radios de orden terciario, a  $22,5^\circ$  de los perradios e interradios, que dividen la superficie umbrelar en 4 planos simétricos.

**Almohadillas adhesivas:** estructuras ubicadas en la extremidad de los tentáculos de ciertas especies, cuyos cnidocistos no se disponen en anillos sino en forma de verdadera almohadilla.

**Bolsillos gástricos:** dilataciones del manubrio que pueden localizarse en los canales radiales de diferentes grados, constituyendo una continuación del pedúnculo gástrico.

**Canales centrípetos:** canales ciegos que se dirigen desde el borde umbrelar hacia el centro de la campana.

**Cavidad coronal de la umbrela o cavidades en embudo (infundíbulo):** formada por cuatro a ocho pliegues verticales subumbrelares o mesenterios; dividen a la cavidad umbrelar en una mitad inferior simple o cavidad coronal, y en una mitad superior cuadril u octolocular o cavidad infundibular.

**Cavidad subgenital:** infundíbulos subumbrelares de forma y funciones variadas, relacionados con los genitales pues la pared subumbrelar es el lugar de origen de las glándulas reproductivas.

**Cavidad umbrelar:** zona delimitada por la subumbrela, que actúa como cavidad respiratoria y natatoria.

**Cirros:** tentáculos marginales sensitivos de longitud variable y de aspecto filiforme, formados por células vacuoladas.

**Clavellae:** Estructuras marginales de percepción química situadas en la base de los rhopalia.

**Cnidocilio:** pelo urticante de las células urticantes.

**Cordyli:** pequeños tentáculos modificados con otolitos endodérmicos constituyendo el "órgano auditivo" más común entre medusas.

**Craspédotas:** medusas con velo, o diafragma.

**Cuadrante:** sección de la umbrela limitada por dos radios o perradios adyacentes y simétricamente similares.

**Depresiones olfatorias rhopalares:** depresiones ciegas en forma de embudo en la superficie dorsal de las escamas protectoras rhopalares.

**Discos adhesivos:** aglutinamiento de cnidocistos, generalmente ubicados en la extremidad de los tentáculos.

**Dissonemales:** medusas de forma regresiva con sólo dos tentáculos.

**Estatocistos:** fosos o vesículas epidérmicas localizados en la base velar del borde subumbrelar y caracterizados por la presencia de células especiales (litocistos), cada uno de los cuales contiene una concreción redonda móvil (estatulito) compuesto de material orgánico y carbonato de calcio.

**Estatorhabdos:** tentáculos sensorios cortos, dilatados en el extremo, provistos de un estatocisto con uno o varios estatulitos.

**Exumbrela:** superficie lisa exterior de la cavidad umbrelar, cubierta de epitelio ectodérmico. Puede poseer proyecciones, nervaduras, etc.

**Flagellum:** pelo flexible y móvil de células sensorias ectodermales.

**Infundíbulo:** ver cavidad coronal de la umbrela.

**Interradios:** radios de orden secundario, a  $45^\circ$  de los perradios, que dividen la superficie umbrelar en cuatro planos simétricos que pasan por las gónadas.

**Manubrio:** saco gástrico de forma variable (redondo, cuadrado, prismático, piramidal, cónico, etc.) en cuyo extremo se abre la boca.

**Mononemales:** medusas con forma regresiva con sólo un tentáculo.

**Nichos de la cavidad umbrelar:** espacios secundarios en la pared subumbrelar formados en parte por pliegues o proyecciones subumbrelares o por condiciones de crecimiento del margen umbrelar.

**Ocelos:** estructuras de percepción visual localizadas en el margen umbrelar y en la base de los tentáculos, pudiendo estar provistas de una lente.

**Octonemales:** medusas que presentan ocho tentáculos perradiales alternados con *cordily* interradales (en algunos géneros de Trachymedusae y Narcomedusae).

**Otolito:** concreción calcárea de función "auditiva".

**Otoporpaes:** rayos urticantes exumbrelares de recorrido centrípeto a partir de los *cordily* y cubiertos de células endodérmicas.

**Papila:** acumulaciones epiteliales originadas en el tejido subepitelial y de formas variadas (nudos redondeados o cónicos, rayos, etc.).

**Palpelo:** pelo rígido e inmóvil de células sensorias ectodermales.

**Pedúnculo gástrico:** prolongación del saco gástrico.

**Peronia:** profundas incisiones que cortan el cuerpo umbrelar hasta la subumbrela.

**Perradios:** ejes de orden primario que dividen la superficie umbrelar en dos planos simétricos a 90°, que pasan por los lóbulos ovales.

**Poros excretores:** aberturas del canal radial próximas al canal anular, localizados por encima de la superficie subumbrelar, ubicados sobre una papila.

**Rhopalia:** (también llamado cuerpo marginal) es la unión de un estatorhabdo, una fosesta olfativa, un lóbulo olfativo y un ganglio nervioso en la base.

**Sensilas:** órganos sensorios en general (tentáculos, clavellae, ocelos, vesículas, etc.).

**Subumbrela:** superficie interna cóncava de la umbrela ventral, tapizada de epitelio ectodermal; puede poseer células glandulares pigmentadas y fibrilares.

**Subradio:** radio de orden cuaternario a 11,25° de los restantes radios y que divide la superficie umbrelar en cuatro planos simétricos.

**Tentáculos:** órganos de función diversa (sensoria, suctoria, defensa, ataque, natación, alimentación) implantados en la exumbrela o subumbrela. Son, generalmente, largos y cilíndricos, constituidos por epitelio ectodérmico, musculatura, un eje interno de endodermo y una placa de soporte. Pueden ser huecos o sólidos. De acuerdo al radio que pasa por su base pueden ser perradiales, interradales, adradiales y subradiales (respectivamente del 1º al 4º orden).

**Umbrela:** denominación que recibe el cuerpo acampanado de la medusa y se halla formado por un alto porcentaje de agua y de tejido mucoso o cartilaginoso.

**Umbrela dorsal:** ver exumbrela.

**Umbrela ventral:** ver subumbrela.

**Velo:** proceso del margen libre de la umbrela que se proyecta hacia adentro constituyendo una membrana o diafragma.

**Verruga:** estructuras adherentes formadas por acumulación de cnidocistos, localizadas en tentáculos o en la exumbrela.

**Vestíbulo subgenital:** se forma por la fusión de las cavidades subgenitales originando un vestíbulo cruciforme central.

## Biología

### Reproducción y desarrollo

Los celenterados planctónicos, en especial las hidromedusas, presentan un ciclo de vida metagenético en el cual la fase medusa representa la etapa sexual y el pólipo la etapa asexual. En este ciclo se cumplen las siguientes secuencias:

pólipo → medusa → huevo → larva  
plánula → pólipo

Las fases mencionadas anteriormente pueden variar de acuerdo a las modalidades biológicas propias de cada especie, existiendo la posibilidad de omisión de alguna de ellas. La etapa pólipo se halla representada por individuos solitarios o coloniales, sésiles, en los cuales se ha desarrollado un alto grado de polimorfismo. Las estructuras encargadas de

engendrar las futuras medusas (gonóforos) adoptan gran variedad de formas y localizaciones, pudiendo nacer del hidrocaulo, de la hidrorhiza o (*e.g.*, *Obelia*) quedar restringidos a pólipos especiales modificados llamados gonangios. El gonangio consta de un tallo central denominado blastostilo, sobre el cual se desarrollan las yemas medusoides. Los gonóforos poseen todas las potencialidades para originar los individuos sexuados (medusas) y asegurar la continuación del ciclo. La transformación de un gonóforo para dar medusas libres comienza con una protuberancia compuesta de epidermis y gastrodermis. Por proliferación celular de la extremidad, la epidermis, que luego se invagina enrollándose en una esfera conocida como entocodon, pasa a constituir el principio de la subumbrella; la gastrodermis se aglutina alrededor del entocodón, constituyendo cuatro tubos destinados a transformarse en los canales radiales y simultáneamente arrastra hacia el centro de dicha esfera al mismo entocodon para formar el futuro manubrio. La superficie epidérmica del gonóforo, previa invaginación, y junto con la epidermis adyacente del entocodon forma la lámina velar; simultáneamente se originan crecimientos de la gastrodermis de los canales radiales y de sus extremos, que se funden para constituir el canal anular. La formación de la medusa es completada con la ruptura de la lámina velar, liberación del velo, crecimiento de tentáculos y estructuras marginales y reducción de las zonas de adherencia al blastostilo, para eclosionar finalmente por ruptura de la envoltura del gonóforo, cuando éste existe. Posteriormente puede incrementar su tamaño y desarrollar tentáculos adicionales, canales radiales y estructuras marginales. A partir de la medusa se inicia una etapa planctónica y sexual, esta fase se reproduce por medio de gametas (los individuos normalmente son dioicos). La posición de las gónadas es variable en los diferentes órdenes. La fecundación puede ser externa o interna; en el primer caso, las gónadas, una vez maduras, vierten los productos sexuales al medio donde se unen para constituir la cigota o huevo; si es interna, los huevos inician su desarrollo en la misma gónada. La segmentación es completa y se forma una blástula; la gastrulación suele tener lugar mediante un proceso conocido como ingresión, en el

cual la proliferación de la pared de la blástula origina la movilización de las células hacia el interior del blastocele, resultando una gástrula sólida que recibe el nombre de estereogástrula. Ésta se alarga rápidamente para convertirse en una larva plánula, nadadora y ciliada, con sus extremos anterior y posterior diferentes. Como la plánula conserva la estructura de estereogástrula, no existe cavidad gastrovascular ni boca. Luego de una existencia nadadora, que dura desde unas horas a días, pierde las cilias, segrega el perisarco y se fija al sustrato adecuado dando origen a una colonia hidroide.

## Alimentación

Las medusas son organismos de régimen carnívoro en grado estricto, sus presas son de talla micro o macroscópica. El alto grado de transparencia de su cuerpo les permite pasar inadvertidas para sus víctimas, manteniendo pasivamente sus estructuras a la espera del alimento. En este sentido, el tipo de alimentación es, desde el punto de vista mecánico, por colisión, en el cual el predador recibe el impacto de la presa. La retención se basa en la acción de los numerosos nematocistos que, a la manera de baterías, tapizan la superficie de determinadas partes del cuerpo, en especial de los tentáculos, epidermis de la región oral y borde de la umbrela. Cuando un objeto entra en contacto con el cnidocilo (o mecanismo efector de la descarga del nematocisto) éste actúa como un percutor produciendo la descarga con la consiguiente salida del dardo y del filamento de retención. Hay evidencias de que algunas especies perciben por adelantado la aproximación de la presa mediante la recepción de las vibraciones del agua, recibidas por los estatocistos del margen umbrelar (Hardy, 1956). En determinadas especies la alimentación está coadyuvada por la expansión y contracción de la campana cuya abertura es cubierta por los tentáculos a la manera de un filtro (Fraser, 1969b). Si bien en este proceso se hallan involucrados otros factores, en especial de origen químico, los resultados de las experiencias son contradictorios y no arriban a una conclusión satisfactoria (Hyman, 1949).

La presa, una vez paralizada por efectos de la sustancia tóxica inyectada, es llevada a la boca por medio de los mismos tentáculos. En caso de que el tamaño de la presa lo requiera, otros tentáculos se dirigen hacia la misma con el fin de asegurar su retención, mientras la boca, debidamente ensanchada, se aproxima a la misma por extensión del manubrio. En algunas especies, como las del género *Sarsia*, que están dotadas de un largo manubrio, éste puede rodear a la presa a la manera de un constrictor, para luego englutirla. Una vez introducida en la cavidad gastrovascular la presa es fragmentada por acción mecánica y química, luego comienza la acción proteolítica de las sustancias segregadas por las células glandulares de la gastrodermis. En algunos casos dicha acción no logra penetrar el tegumento de algunos crustáceos, por lo que son descartados; ejemplares rotos, ofrecidos en cautiverio, fueron totalmente digeridos con excepción de la referida envoltura quitinosa (Fraser, 1969b). A esta digestión de carácter extracelular que se realiza en la región esofágica y gástrica sigue una acción intracelular más lenta. Las vacuolas de las células alojadas en la mesoglea continúan la rotura molecular, en especial de sustancias proteicas y grasas.

## Nicho trófico

Dada su naturaleza predatora, las medusas pertenecen a los eslabones superiores de la cadena alimenticia, incluyendo en su dieta, además de los organismos fitoplanctívoros, carnívoros de primero y segundo grado. Hay algunas evidencias de selectividad alimentaria sobre determinados grupos del zooplankton, lo cual establece diferentes competencias: ciertas especies prefieren pequeños crustáceos, otras predan sobre larvas de peces, etc. Ello está en parte condicionado por la relación de tamaño, por lo cual el espectro trófico va desde organismos del microplankton, tales como dinoflagelados, larvas de invertebrados, etc., hasta del macroplankton: quetognatos, sifonóforos, larvas de peces, medusas, etc. No obstante, hay ejemplos de

ingestión de presas de talla desproporcionada, como ha sido señalado para *Liriope tetraphylla*, que puede ingerir presas del triple de su tamaño (Fraser, 1969b), o como *Leuckartiara nobilis* que ingiere *Sarsia princeps* de su propia talla. Pero el principal papel de las medusas reside en su incidencia sobre las poblaciones juveniles de peces. Ha sido señalado que de las 51 especies cuya alimentación fue estudiada, 34 registran la ingestión de estados larvales y juveniles de peces (Alvaríño, 1975). Ello no descarta que la mayoría incluya, en mayor o menor proporción, representantes de ictioplancton en su dieta. En tal sentido la voracidad es manifiesta: Fraser (1969b) señala que una pequeña medusa puede capturar 80 larvas de peces en 6,5 horas; *Aurelia aurita*, una Scyphomedusae de gran tamaño, llega a consumir hasta 450 peces juveniles en sus estadios primarios de desarrollo. Estos altos índices tienen su lógica repercusión en los stocks pesqueros. Se ha señalado una relación inversa muy evidente entre la abundancia regional de medusas y la de peces (Neale y Bayly, 1974; Candeias, 1931). El diezmo de las larvas da lugar a mediano plazo al fracaso del reclutamiento de las poblaciones adultas y el deterioro de la actividad pesquera. Esto se ha puesto en evidencia, no solamente con los peces, sino con otros organismos de importancia económica, como ha sido señalado para el crustáceo comercial *Homarus vulgaris* del Mar del Norte (Russell, 1970).

## Distribución

### Distribución espacio-temporal mundial

La distribución de las hidromedusas depende de una serie de factores de diferente orden, entre los cuales deben ser citados: tipo de reproducción, condiciones ambientales como salinidad del agua, temperatura, nutrientes, naturaleza del fondo, régimen de las corrientes, etc. Las especies de los órdenes Antho-

medusae, Leptomedusae y Limnomedusae (agrupadas como Leptolinae) son de ciclo meroplanctónico por provenir de pólipos fijados al fondo. Ello puede significar una limitación para la distribución de poblaciones que, aun con condiciones hidrológicas favorables, están impedidas de colonizar un área por no hallar condiciones propicias para la implantación del pólipo. La salinidad determina los modelos de distribución de muchas especies, en especial en sectores neríticos, donde la descarga de aguas interiores puede llevar a altos tenores de dilución. En aquellas áreas donde las condiciones ambientales varían estacionalmente, la supervivencia de algunas especies está asegurada por la constitución de formas de resistencia del pólipo, con el encapsulamiento de las diferentes partes. El regreso de las condiciones normales de salinidad y temperatura da lugar a la formación de nuevas generaciones. Aun asegurada la supervivencia, la corta duración de su vida impide a las Leptolinae alcanzar mayores distancias, por lo que habitan, por lo general, una estrecha banda a lo largo de las costas. La presencia continua de especímenes de algunas regiones alejadas de plataforma puede ser debida a la existencia de bancos submarinos que determinan áreas de baja profundidad con la consiguiente formación de una rica fauna bentónica. En menor medida, el desarraigo de algas puede determinar la presencia ocasional de especímenes en áreas alejadas. No obstante, ha sido registrada, en muchas especies leptolinas, la producción de medusas directamente y por brotación a través de varias generaciones, con lo cual alcanzan una mayor dispersión geográfica. En las medusas traquilinas (Trachymedusae y Narcomedusae), de ciclo paragenético, el mecanismo de supervivencia es oscuro, no descartándose la posibilidad de la aparición de huevos de resistencia que caen al fondo hasta el regreso de las condiciones favorables.

### Distribución vertical

Si bien la mayoría de las medusas son organismos del epiplancton, es preciso señalar la

diferencia entre las especies de Leptolinae y Trachylinae. Las primeras son marcadamente superficiales, aunque existen excepciones de especies con rangos de desplazamiento vertical de hasta 2000 metros, tales como *Calyropsis geometrica*, *C. nematophora*, *C. chuni*, *Euphysora furcata*, *Meator rubatra*, etc. (Vinogradov, 1968). De acuerdo a los resultados de la "Meteor Expedition", Thiel (1938a) señala que por debajo de los 100 metros se produce una brusca disminución numérica de las Leptolinae, y si bien su número es muy exiguo, aun a los 900 metros hay testigos. Los barridos seriados efectuados por la "Discovery Expedition" en aguas antárticas evidencian rangos batimétricos muy profundos para algunas especies, entre las que se destacan *Euphysora gigantea*, *Pandea rubra*, *Tiaranna rotunda*, *Chromatonema rubrum*, etc., que en el Mar de Weddel alcanzaban más de 1400 metros de profundidad. Las especies de Trachylinae presentan sobrados ejemplos de desplazamiento hacia la batipelagial. Un ejemplo excepcional lo constituyen las especies del género *Ptychogastris*, que poseen estructuras adhesivas para fijarse al fondo; la "Challenger Expedition" registró su presencia en Kerguelen a 1260 brazas de profundidad (citado por Haeckel, 1882, como *Pectis*), mientras que la "Discovery Expedition" la halló en aguas antárticas a 1080 y 830 m (Kramp, 1957). De acuerdo a los resultados de la "Meteor Expedition" Thiel establece para las traquilinas tres categorías: en primer término figuran aquellas especies que predominan numéricamente en los niveles de superficie entre 100 y 0 metros. Una segunda categoría corresponde a especies de niveles medios, aproximadamente entre 400 y 200 metros. Una tercera categoría corresponde a aquellas especies que, aunque ocupan niveles profundos, viven en niveles superficiales durante sus etapas de huevo y juvenil, pasando a niveles inferiores al alcanzar un mayor tamaño. Según señala Kramp (1957) la distribución vertical de muchas especies batipelágicas no responde tanto a otros factores como a la temperatura de dichos niveles: algunas especies son batipelágicas en regiones tropicales y subtropicales, en tanto que en áreas frías pueden ser halladas en niveles próximos a la superficie (ver p. 772 y fig. 248).

