

Tesis de Posgrado

Familia Salpidae (Tunicata, Thaliacea) con especial énfasis en aspectos de la reproducción

Daponte, María Cristina

1994

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Daponte, María Cristina. (1994). Familia Salpidae (Tunicata, Thaliacea) con especial énfasis en aspectos de la reproducción. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2676_Daponte.pdf

Cita tipo Chicago:

Daponte, María Cristina. "Familia Salpidae (Tunicata, Thaliacea) con especial énfasis en aspectos de la reproducción". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1994. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2676_Daponte.pdf

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

35

**Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales**

**FAMILIA SALPIDAE (TUNICATA, THALIACEA)
CON ESPECIAL ENFASIS EN ASPECTOS
DE LA REPRODUCCION**

María Cristina Daponte

Directora de Tesis: Dra. Graciela B. Esnal

**Tesis presentada para optar al Título de
Doctora de la Universidad de Buenos Aires**

1994

Daniel, Andrés y
Alejandro

AGRADECIMIENTOS

A mi Directora de Tesis, la Dra. Graciela B. Esnal, quien con gran paciencia me guió en el estudio de los organismos marinos, compartió conocimientos, laboratorio, bibliografía, muestras, traducciones, y amistad.

A mis incondicionales amigas de Introducción a la Zoología Marina Tío Vallejo y Graciela Cohen, siempre preparadas a dar una mano. A María Marta, con quien durante muchos años compartí y espero seguir compartiendo laboratorio, escritorio tensiones y alegrías

Al Dr. Daniel Nahabedian, por sus consejos y paciencia.

Al Dr. Axel Bachman por su permanente amabilidad

A mis padres, Carlos y Angélica, por su amor, respaldo y aliento constante y desinteresado, sin los cuales esto hubiera sido mucho más difícil.

A Daniel, quien a pesar de no hablar mucho, tuve a mi lado en todo momento para aconsejarme, comprenderme, cuidarme, y ayudarme en todo.

A mis hijos Andrés y Alejandro, preocupados siempre por que " te vaya bien..." y "como te fue..." y a quienes, durante este último tiempo tuvieron que luchar con una madre en "estado de tesis".

A Fabiana y Laura por provisión de parte de las muestras que utilicé para este trabajo. '

INDICE

INTRODUCCION

POSICION TAXONOMICA.....	1
IMPORTANCIA ECOLOGICA DEL GRUPO.....	1
CICLO ONTOGENETICO	5
Características generales de la formación del estolón y brotes..	5
Características generales de las gónadas.....	7
OBJETIVOS DEL PRESENTE TRABAJO	10

MATERIAL Y METODOS

MATERIAL.....	17
METODOS	19
Procesamiento de los datos obtenidos:.....	20

RESULTADOS Y DISCUSION

ESTUDIOS DE LA REPRODUCCION EN DIFERENTES ESPECIES

<i>IASIS ZONARIA</i> (Pallas, 1774).....	35
ASPECTOS MORFOLOGICOS	35
Oozoides.....	35
Blastozoides	36
ESTIMACION DE LA CAPACIDAD REPRODUCTIVA.....	37
Oozoides.....	37
Blastozoides	39
ESPECIES DEL GENERO <i>IHLEA</i>	49
<i>IHLEA MAGALHANICA</i> (Apstein, 1894).	49
ASPECTOS MORFOLOGICOS	50
Oozoides.....	50
Blastozoides	50
<i>IHLEA RACOVITZAI</i> van Beneden 1913	69
ASPECTOS MORFOLOGICOS	69
Oozoides.....	69
Blastozoides	70
<i>IHLEA PUNCTATA</i> (Forskål, 1775).....	74
ASPECTOS MORFOLOGICOS	74
Oozoides.....	74
Blastozoides	74
COMPARACION ENTRE LAS ESPECIES DE <i>IHLEA</i>	77
Oozoides.....	77

Blastozooides	77
ESPECIES DEL GENERO <i>THALIA</i>	78
ASPECTOS MORFOLOGICOS	79
Oozooides.....	79
Blastozooides	81
ESTIMACION DE LA CAPACIDAD REPRODUCTIVA.....	83
ESTUDIO ECOLOGICO EN IASIS ZONARIA	
MATERIAL Y METODOS	86
PATRON DE DISTRIBUCION	87
Ozooides.....	87
Blastozooides	88
CONCLUSIONES	89
CONCLUSIONES GENERALES.....	93
BIBLIOGRAFIA.....	96

INTRODUCCION

POSICION TAXONOMICA

Las salpas son organismos planctónicos que pertenecen al Phylum **Chordata**; Subphylum **Tunicata** o **Urochordata**; Clase **Thaliacea** van der Hoeven, 1850; Familia **Salpidae** Traustedt, 1850

La sistemática del grupo fue muy confusa en sus comienzos dado que frecuentemente se dieron nombres específicos diferentes a la forma solitaria (oozoide) y agregada (blastozooide) de un mismo ciclo de vida (Fig. 1). Comprendido el problema, se solucionó en un primer momento con la utilización de una nomenclatura binominal para el epíteto específico uniéndose los dos nombres con un guión, dando prioridad al nombre correspondiente al oozoide. Luego este criterio se modificó cambiando la prioridad al primer nombre dado cronológicamente (Ritter, 1905). La nomenclatura moderna obvió finalmente el segundo nombre. Metcalf (1918) realizó un importante estudio taxonómico sobre la familia Salpidae considerando un sólo género: *Salpa* Forskål, 1775 subdividido en 10 subgéneros que más tarde se elevaron a nivel genérico (Ihle e Ihle-Landerberg, 1933) y se separaron otros géneros.

IMPORTANCIA ECOLOGICA DEL GRUPO

Las salpas se encuentran en casi todos los océanos del mundo, excepto en el Artico, siendo su presencia constante en las zonas epi y mesopelágicas (Foxton, 1966; Kashkina, 1978). Son, por lo tanto, una parte importante de las comunidades de macro y mesoplancton, pudiendo sufrir rápidos incrementos en su abundancia bajo condiciones favorables (Silver, 1971; Heron, 1972 a,b; Kashkina, 1986).

Algunas especies como *Salpa aspera*, *S. fusiformis* y *S. thompsoni* realizan importantes migraciones verticales encontrándose en grandes densidades en la superficie durante la noche (Franqueville 1971; Wiebe et al. 1979; Casareto y

Nemoto, 1986; Visser y Van Soest, 1987)..Casareto y Nemoto (loc.cit.), observaron diferente distribución vertical de los distintos estadios de madurez en *S. thompsoni*.

Las salpas son filtradoras activas, a medida que se mueven por propulsión una red mucosa producida por el endostilo filtra el agua que ingresa al organismo, reteniendo las partículas del medio. Las características de la retención de partículas pueden ser deducidas a partir de la estructura de la red que producen (Kremer y Madin, 1992). Silver y Bruland (1981) sugieren que esta red tiene un tamaño de poro de $1.9 \times 0.2 \mu\text{m}$ en el caso de *Salpa fusiformis*, mientras que Bone et al., (1991) consideran un tamaño promedio de poro de $0.6 \mu\text{m}$ para *Pegea confoederata*. Estas diferencias pueden deberse a que el tamaño efectivo del poro de la red puede ser afectado por el mecanismo de filtrado. Madin (1990) sugiere que la presión diferencial a través de la red puede hacer que se distienda y aumente de esa forma el tamaño del poro.

Las salpas pueden filtrar con eficiencia del 100% partículas cuyo rango varía entre 2 y $4 \mu\text{m}$ (Madin, 1974; Harbison y Mc Alister, 1979; Silver y Bruland, 1981; Caron et al. 1989). Su tasa de filtración es una de las más elevadas en comparación con otros organismos planctónicos: una única salpa puede producir impacto similar al ocasionado por cientos de copépodos. Un blastozooide de *Pegea confoederata* con una talla 30-39 mm presenta una tasa de filtración específica de $48 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ de peso seco (Harbison y Gilmer, 1976). Esta tasa es 10 veces mayor que la de la ascidia *Phallusia mammillata* y cuatro veces mayor que la de *Styela clava* (Fiala-Madioni, 1973; Holmes, 1973). La tasa de filtración del copépodo *Calanus pacificus* es de $0.03 \text{ ml } \mu\text{g C}^{-1} \text{ h}^{-1}$ mientras que para el oozooide de *Cyclosalpa affinis*, alcanza valores de $1.17 \text{ ml } \mu\text{g C}^{-1} \text{ h}^{-1}$. (Frost, 1972). Harbison & Gilmer (loc.cit.) calcularon que un blastozooide de *P. confoederata* de 50 mm de longitud tiene el mismo impacto de forrajeo que 450 copépodos calanoideos de gran tamaño. El accionar de las salpas produce un efecto devastador sobre el fitoplancton privando de él a otros herbívoros,

por lo que algunas especies (e.g. peces planctófagos) abandonarían áreas donde las salpas se encuentran en grandes concentraciones (Fraser, 1962; Kashkina, 1978).

La mayor parte de la comida ingerida es parcialmente digerida y resulta compactada en el tubo digestivo. La materia fecal sale como una cinta continua, formándose los pellets como secciones de esta cinta (Madin, 1982).

Las salpas proveen de un mecanismo rápido de transporte de pequeñas partículas desde la superficie a las profundidades. Debido a que se las encuentra en densos manchones en distintas áreas (Thompson, 1942; Berner, 1957; Foxton, 1966; Brattström, 1972; Wiebe et al., 1979; Le Borgne, 1983; Pomeroy et al., 1984; Bathmann, 1988; Morris et al., 1988), a las altas tasas de defecación, al gran tamaño de los pellets y a la rápida sedimentación de los mismos, estas partículas son un suplemento nutricional importante para otras formas pelágicas y batipelágicas (Wiebe et al., 1979; Pomeroy y Deibel, 1980; Iseki, 1981; Madin, 1982; Matsueda et al., 1986). Además, los pellets son fuente importante de nutrientes para bacterias y organismos coprófagos. En el modelo planteado por Pomeroy et al. (1984), el 50% del carbono lábil de los pellets sería consumido por bacterias y el resto por protozoos. Asimismo, debido a la alta tasa de defecación, las salpas tendrían un papel importante en el ciclo biogeoquímico de metales traza en el mar (Romeo et al., 1992).

A causa de la gran cantidad de fitoplancton filtrado el estómago es el órgano de mayor valor nutricional. Hay ejemplos que indican que las salpas son importantes en la dieta de muchos peces. Kashkina (1986), en una revisión bibliográfica, cita más de 47 especies de peces pertenecientes a 23 familias de 10 órdenes (Clupeiformes, Salmoniformes, Myctophiformes, Beloniformes, Gadiformes, Beryciformes, Zeiformes, Scopaeniformes, Tetradontiformes y Perciformes) que en distintas regiones del océano mundial se alimentan en mayor o menor grado de salpas. Yount (1958) identificó *Thalia democratica* en el estómago de *Chaetodon unimaculatus* en la región de Honolulu. Fraser (1962) cita a *Ihlea punctata* en el estómago de un arenque del mar de Irlanda. Murray y Hjort (1912) registraron salpas que no pudieron ser

identificadas en el estómago de tortugas capturadas en el Océano Atlántico. *Salpa fusiformis* fue encontrada en el abadejo azul (Thompson, 1948) y en la merluza *Pneumatophorus japonicus* (Nishimura, 1958.). Hall (1955) encontró que las especies del género *Thalia* pueden, en distintos momentos, ser el tercer grupo de mayor frecuencia encontrado en el estómago del pez volador de Barbados. Bennet (1840) destaca una aparente asociación entre la presencia de manchones de salpas y la de ballenas, aves y delfines. Foxton (1966), encontró restos de salpas en 220 muestras de contenido estomacal de distintos ejemplares de albatros pertenecientes a las especies *Diomedea chrysostoma* y *Diomedea melanophris*. La proporción de salpas variaba entre 14.5 - 71,6% de dicho contenido estomacal.

Se han registrado 3 especies de peces pertenecientes al género *Tetragonorus* viviendo dentro de la cámara branquial de salpas (Emery, 1882; Lo Bianco, 1909). Estos peces utilizan sus dientes para morder partes internas de salpas y pirosoomas. Entran a la salpa por el sifón atrial y, dentro de ella, comen la barra branquial y el "núcleo" (curvatura del tubo digestivo en la que se compactan el esófago, el estómago y el intestino). La morfología y el comportamiento de *Tetragonorus*, sugieren que estos peces están específicamente adaptados para la vida en asociación con tunicados pelágicos y que esta asociación es común en el océano abierto (Janssen y Harbison, 1981).

Aparte de estos peces, las salpas tendrían otros predadores entre los que se incluyen varias especies de anfípodos y copépodos del género *Sapphirina* (Kashkina, 1993). Madin y Harbison (1977) mencionaron 18 especies de anfípodos hypéridos en relación simbiótica con 6 géneros de salpas. Para algunos de estos géneros de anfípodos las salpas serían huéspedes ocasionales (Harbison et al. 1977) mientras que para otros dicha asociación sería indispensable. Los juveniles y las hembras de los géneros *Lycaea* y *Vibilia* tendrían una relación simbiótica obligatoria con varias especies de sálpidos, mientras que los machos son predadores libres (Harbison et

al.,loc.cit.). Laval (1963, 1974) encontró que hay generalmente una larva de *Vibilia armata* por salpa.

Las salpas parecen ser huéspedes ideales de estos anfípodos ya que les proveen de un amplio espacio protegido, gran cantidad de alimento en forma de material particulado o de sus propios tejidos, oportunidades de dispersión y además parecerían no tener mecanismos de defensa contra sus hospedadores. Las especies parásitas pertenecientes al género *Vibilia*, se alimentan preferencialmente de las partículas de alimento que entran con la corriente de agua, mientras que las que pertenecen al género *Lycaea* consumen el tejido de la salpa directamente.

CICLO ONTOGENETICO

En el ciclo de vida intervienen dos generaciones: una que se reproduce sexualmente, el blastozooide (forma agregada) y otra que se reproduce asexualmente, el oozooide (forma solitaria) (Fig. 2).

El oozooide produce un estolón que se localiza ventralmente. A medida que crece, el estolón se dilata progresivamente desde la base hacia el extremo libre. A continuación se produce su estrobilación y cada estróbilo se transforma en un blastozooide.

Como cada oozooide está capacitado para producir asexualmente una gran cantidad de individuos encadenados esto da como resultado una distribución en manchones.

Los blastozooides son hermafroditas y generalmente protoginos, cada uno posee un ovario y un testículo. El testículo se localiza en forma difusa sobre el "núcleo" formando una masa separada. El ovario se ubica sobre el costado de la pared cloacal del animal.

Características generales de la formación del estolón y brotes

El estolón surge como un brote entre el corazón y el endostilo, en cuyo interior se localizan los esbozos blastogénéticos. Estos esbozos originarán distintas estructuras en las yemas. Existe confusión en la literatura respecto de los orígenes de cada estructura. Sutton (1960) efectuó un análisis minucioso y trató de establecer las relaciones entre las diferentes terminologías utilizadas por los autores que consideraron este tema.

Estos esbozos blastogénéticos son (Fig.3):

1) un tubo o cordón ubicado dorsalmente en la region media que constituirá el sistema nervioso.

2) un tubo central, abierto, que representa el esbozo faríngeo

3) dos tubos o cordones peribranchiales que se ubican a ambos lados del tubo faríngeo.

4) dos macizos pericárdicos que probablemente formarán los músculos y el mesénquima

5) un cordón ventral, genital, en la zona media

Los esbozos están cubiertos por el ectodermo ventral del oozooide. A medida que crece el estolón, también lo hacen los esbozos blastogénéticos en su interior.

Johnson (1910) observó en *Salpa fusiformis* que la segmentación se inicia en el ectodermo produciéndose constricciones a intervalos regulares a lo largo del estolón. Estas constricciones aumentan en profundidad, cortando las estructura internas del estolón (esbozos blastogénéticos), dividiéndolo en segmentos. Según Berrill (1950) la segmentación comienza a los costados del estolón y se extiende hacia el lado dorsal y ventral del mismo (Fig. 4)

En un primer momento los blastozooides (yemas) se disponen en una única fila, luego se produce un reordenamiento y los blastozooides pasan a ubicarse en una

hilera doble, uno a la derecha y otro a la izquierda (Fig. 5). La región en que se produce el reordenamiento, llamada "zona de despliegue", ha sido estudiada en detalle en especies del género *Salpa* (Brooks, 1893; Johnson, 1910; Berrill, 1950 y Sawiki, 1966).

La estrobilación puede hacerse sobre una cierta longitud, detenerse y comenzar inmediatamente y así sucesivamente o producirse de forma continua. Esto determina distintos patrones de crecimiento.

En el caso de desarrollo con formación de bloques, los blastozooides pueden disponerse en forma de rueda (*Cyclosalpa*) o alineados de a pares uno tras otro (*Salpa*, *Thalia*, *Iasis*, etc.)

A medida que se produce el crecimiento y alargamiento del estolón este cava un túnel en la túnica del oozoide y sale al exterior mediante un orificio practicado en la misma. Una vez que los blastozooides distales completan su desarrollo, el bloque completo se libera del estolón y queda en el exterior.

Los miembros del bloque liberado permanecen unidos entre si por proyecciones de la túnica denominados pedúnculos de unión. Con los movimientos del mar estos pedúnculos se rompen y los blastozooides se separan.

Una vez desprendido el bloque el orificio de salida practicado en la túnica se contrae y es obstruído por un tejido de apariencia granular (Foxton, 1966), originándose entonces una cicatriz que generalmente se distingue claramente.

Características generales de las gónadas

El testículo puede encontrarse localizado sobre el "núcleo" o separado del mismo, constituyendo una masa única cuya forma y localización puede variar según los casos (Fig. 6 A) En *Thalia democratica* se divide en 6 ramas alargadas, unidas por un espermiducto común que se abre en la cloaca (Holland, 1988).

En *T. democratica* , *Cyclosalpa affinis* y *Helicosalpa virgula* , la espermatogénesis es similar y se produce asincrónicamente, dentro de cada rama del testículo los espermatocitos y espermátidas tempranas se localizan generalmente periféricos y las espermátidas tardías y espermatozoides están ubicados en el área central (Holland, loc.cit.).

El sistema femenino comprende un ovario con un número variable de oocitos rodeados de células foliculares o calimnocitos; un tubo hueco en toda su extensión, el oviducto, que se abre a la cloaca y un receptáculo seminal (Fig. 6 B).

La asociación de oocitos y células foliculares recibe el nombre de folículo. Cada folículo está unido al oviducto mediante un pedicelo.

Todo el sistema se encuentra localizado en un seno sanguíneo que es una ramificación del seno transversal.

Según observaciones realizadas por Leloup (1929) en *S. fusiformis* la fecundación se produce en la joven cadena de blastozooides apenas liberada. Los espermatozoides (que provienen de otra cadena) se acumulan en una porción del oviducto (receptáculo seminal) (Fig. 6 B).

La fecundación se produce en el momento en que el oocito se prepara para emitir el segundo glóbulo polar. Una vez producida la fecundación en el folículo se suceden una serie de cambios.

En estadios tempranos los blastómeros son separados entre sí por células de la pared del folículo en el cual el embrión comenzó su desarrollo. Posteriormente, se producen reordenamientos celulares y degradación de células foliculares que dejan cavidades vacías a través de las cuales los blastómeros pueden moverse (Korotneff, 1896 Sutton, 1960). Con estas modificaciones los folículos ováricos se transforman en sacos uterinos.

El desarrollo embrionario se continúa en el mesénquima hemocélico de la pared cloacal del blastozooide. Durante los procesos de crecimiento el embrión sobresale en

la cavidad cloacal y los embriones permanecen unidos a la madre mediante una placenta.

Asociado al embrión y localizado en la cara ventral del mismo se encuentra el eleoblasto. Este puede tener distintas formas según las especies. Cuando la organogénesis del embrión se acaba, el eleoblasto tiene su talla máxima. Sus funciones son múltiples (producción de linfocitos y leucocitos, envoltura de la masa germinal y nutrición del embrión entre las más importantes). La función hematopoyética se mantiene hasta el momento en que el eleoblasto entra en regresión (Brien, 1948).

Fue característico observar en nuestras muestras a oozoides jóvenes (recién liberados) con restos de la placenta, eleoblasto muy desarrollado y el intestino transparente (sin restos de comida). A medida que aumenta el tamaño de los individuos los restos placentarios y el eleoblasto desaparecen y el intestino se torna oscuro, repleto de comida.

OBJETIVOS DEL PRESENTE TRABAJO

En todas las especies de salpas se supone que un oozooide puede producir asexualmente gran cantidad de blastozooides encadenados, pero en general no hay información sobre el número mínimo de bloques de blastozooides que pueden ser producidos por un oozooide ni sobre el número de individuos por bloque.

Este tipo de estimaciones se ha hecho en pocas especies: *Salpa thompsoni* y *S. gerlachei* (Foxton, 1966) y *Thalia democratica* (Heron y Benham, 1985).

Con respecto a los blastozooides, las observaciones realizadas por Brooks (1893), Korotneff (1894, 1896), Stier (1938), Brien (1948), Berrill (1950) y Sutton (1960) se refieren principalmente a la morfología del desarrollo del folículo ovárico hasta la formación del joven embrión, existiendo escasa información referida al número de folículos en desarrollo, talla de liberación de los oozooides, número mínimo de oozooides producidos, etc. y generalizándose el concepto de un blastooide-un embrión cuando no es así en muchas especies.

Sin embargo, debido al importante papel que tienen las salpas en el ecosistema, es necesario determinar cuál es el potencial reproductivo mínimo que poseen.

El número de brotes por bloque o cadena producidos por el estolón es un parámetro de crecimiento de la población que no es afectado por condiciones de muestreo como la selectividad de las redes, ni por los efectos del fijador y, por lo tanto, puede ser estimado de una amplia variedad de muestras (Heron y Benham, 1985).

La estimación de la capacidad de producción de brotes es imprescindible para mejorar la comprensión de la dinámica poblacional, la distribución de las especies y sus variaciones periódicas en abundancia, factores todos relacionados con la producción del plancton.

Por lo que antecede se plantearon los siguientes objetivos de trabajo:

- 1.- mejorar el conocimiento del ciclo de vida de algunas especies comunes del mar argentino u océano austral mediante:**
 - a) determinación de la capacidad de formación de embriones**
 - b) determinación de la capacidad de formación de yemas**

- 2.- analizar la aplicabilidad de las diferencias encontradas entre las especies del mismo género como herramienta taxonómica**

- 3.- aplicar el conocimiento sobre los distintos estadios del ciclo de vida en estudios poblacionales.**

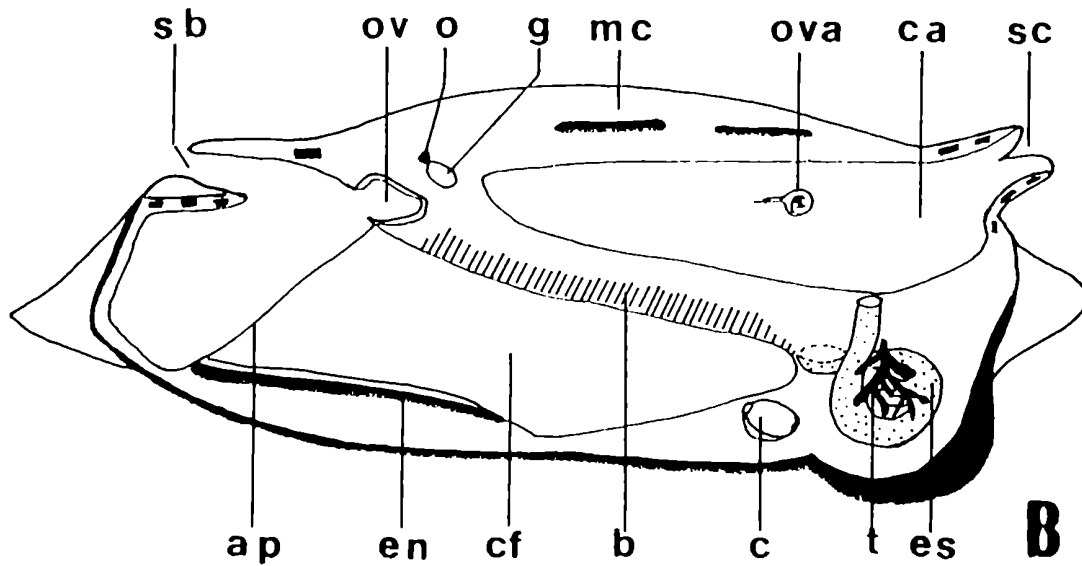
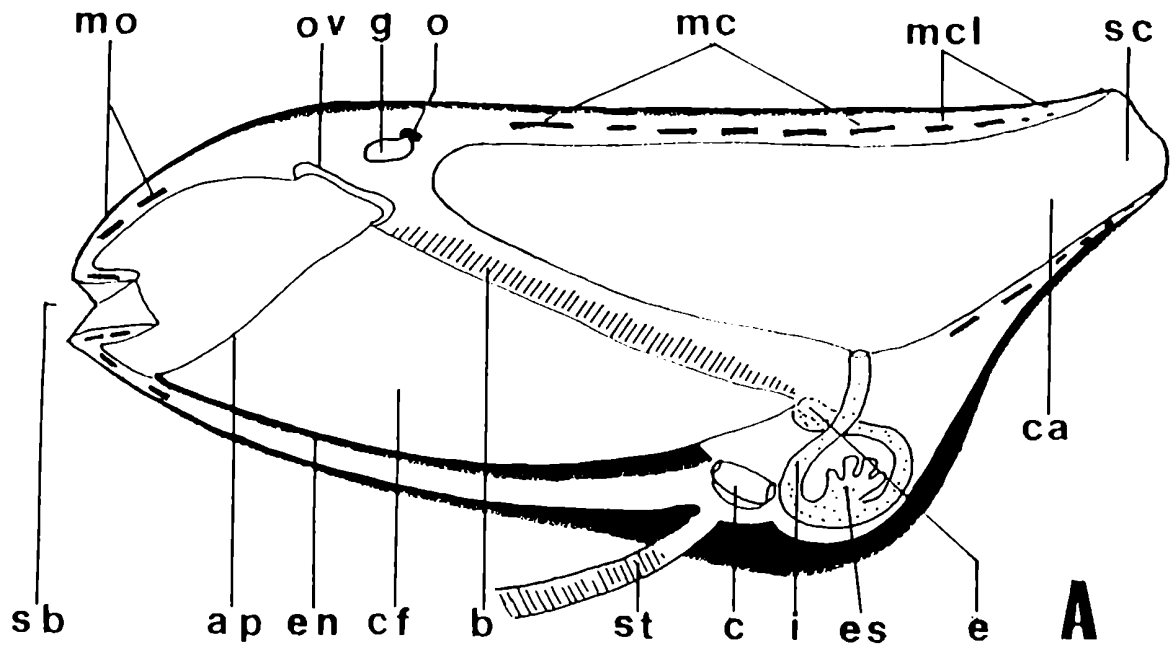


Fig. 1 Familia Salpidae. **A:** Oozooide. **B:** Blastozooide. **ap:** arcos pericoronales, **b:** branquia, **c:** corazón, **ca:** cavidad atrial, **cf:** cavidad faríngea, **e:** esófago, **en:** endostilo, **es:** estómago, **g:** ganglio cerebroide, **i:** intestino, **mcl:** músculos cloacales, **mo:** músculos orales, **o:** ojo, **ov:** órgano vibrátil, **ova:** ovario, **sb:** sifón cloacal, **st:** estolón, **t:** testículo. (Modificado de Ihle, 1935)

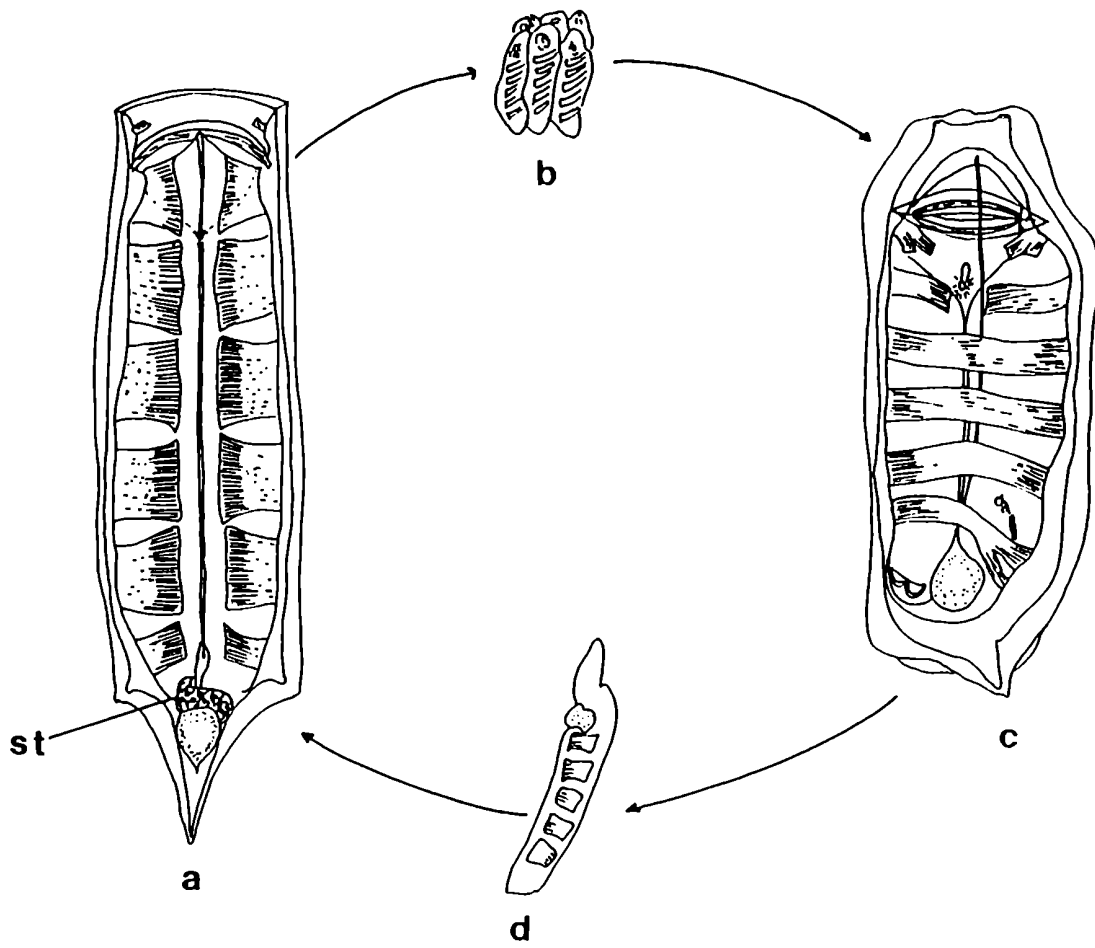


Fig. 2 Ciclo ontogénico de *Lasis zonaria*. **a:** Ooozoide con estolón desarrollado, **b:** bloque de blastozooides, **c:** blastozoide, **d:** joven oozoide, **st:** estolón prolífero.

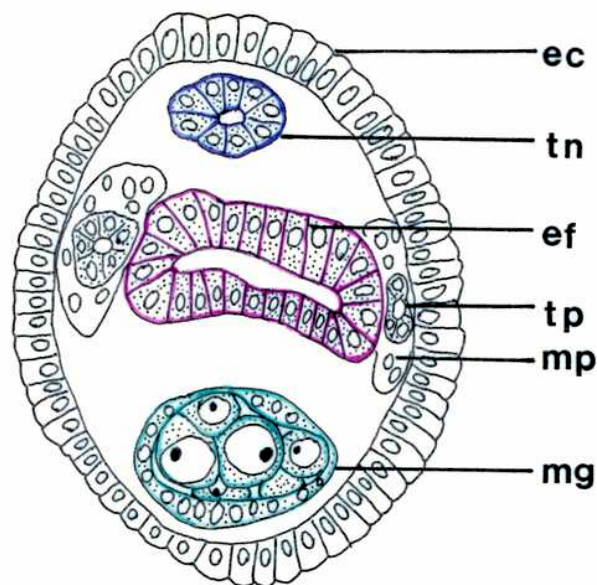


Fig. 3 Corte transversal del estolón de *Thalia democratica* en el que se indican los esbozos blastogénéticos. **ef**: esbozo faríngeo, **ec**: ectodermo, **mg**: macizo genital, **mp**: macizo pericárdico, **tn**: tubo neural, **tp**: tubos peribranquiales (Modificado de Brien, 1948).

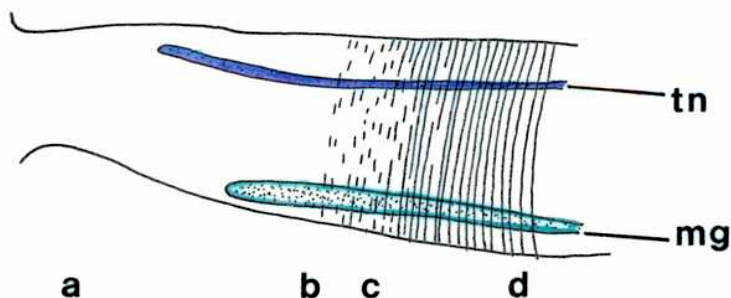


Fig. 4 Vista lateral de la región proximal del estolón de *Iasis zonaria*. **a-b**: zona sin segmentar, **b-c**: comienzo de segmentación, **c-d**: zona totalmente segmentada, **tn**: tubo neural, **mg**: macizo genital continuo.

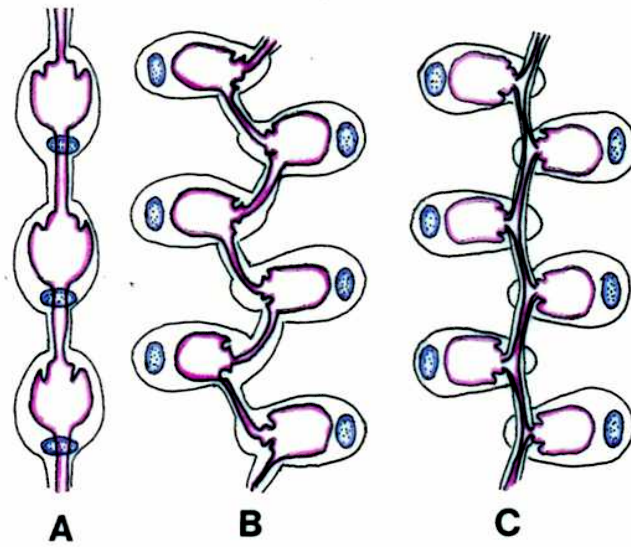


Fig. 5 Esquema mostrando la disposición de yemas (blastozooides) en una única hilera: **A** y su reordenamiento en dos hileras: **B** y **C** (Según Brien, 1948).

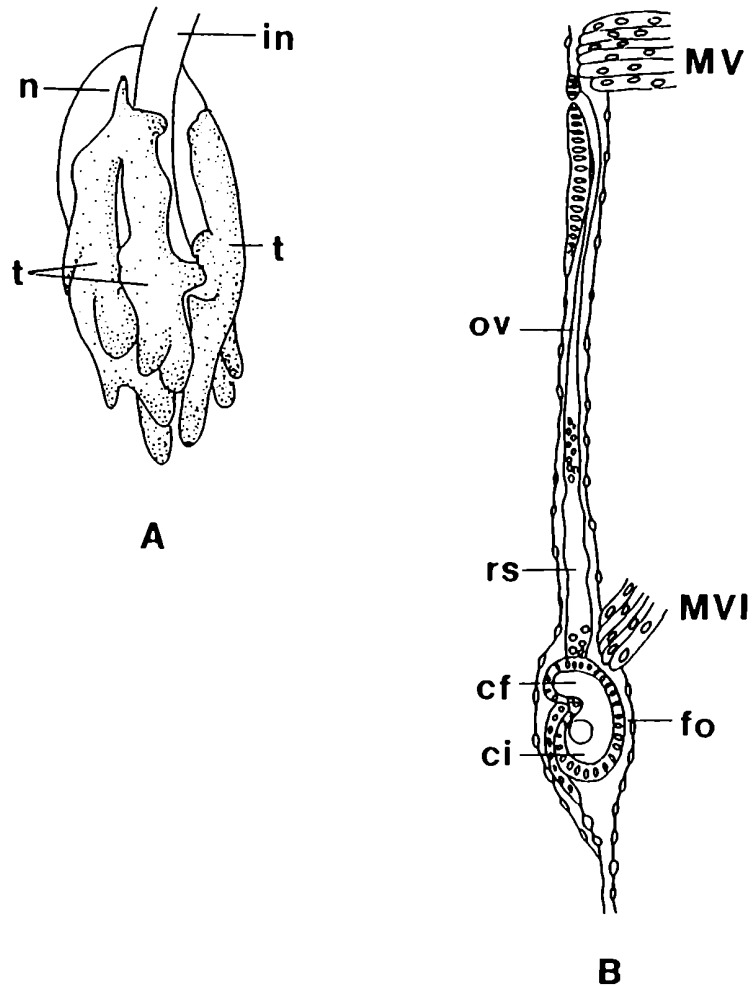


Fig. 6 Organos genitales. **A:** Testículo de *Thalia democratica* localizado sobre el "núcleo" digestivo. **in:** intestino, **t:** lóbulos del testículo (de Ihle, 1935). **B:** ovario de *Salpa fusiformis*. **M V** y **MVI:** músculos cinco y seis, **cf:** cámara de fecundación, **ci:** cámara de incubación, **fo:** folículo, **ov:** oviducto, **rs:** receptáculo seminal (Según Leloup, 1929).

MATERIAL Y METODOS

MATERIAL

Se utilizaron 229 muestras de plancton tomadas durante las siguientes operaciones:

1) EASTROPAC (a Cooperative Effort Towards Understanding of the Oceanography of the Eastern Tropical Pacific Ocean). El área cubierta por la expedición EASTROPAC se extendió aproximadamente entre los 20°N, 20° S, 119° W y la costa occidental del Continente Americano y fue realizada desde enero de 1967 hasta abril de 1968.

Las muestras fueron tomadas con red de plancton de malla de nylon Nitres 333 (abertura de malla: 333 μm) con diámetro de boca de 50 cm. Se realizaron arrastres oblicuos entre los 200 metros y la superficie.

2) Campañas de los Buques "Walther Herwig" (Alemania) y "Shinkai Maru" (Japón) que cubrieron el área comprendida entre 35°53' S y los 54°57' S sobre la plataforma continental argentina, desde abril de 1978 hasta abril de 1979. En este caso se utilizó una red de Bongo de 60 cm de diámetro de boca y abertura de malla de 330 μm Los arrastres fueron oblicuos de 1250 - 0 metros según la profundidad del fondo.

3) Campaña del barco ruso "Evrika" durante 1988 en el el área del Océano Atlántico que se extiende entre los 36°30' y 50° S y 60°33' y 42°05' W. Las muestras fueron tomadas con una red de Bongo de 60 cm de diámetro de boca y abertura de malla 500 μm . Se realizaron arrastres oblicuos de 50 - 0 metros.

4) Expediciones Philipinas y Moro llevadas a cabo durante los meses de abril-julio de 1979 entre los 08°51.7' N y 12°28.5' S y los 123°06.9' E y 152°16.7' E. Las muestras

proviene de los mares de Celebes, Molucas, Arafura, Coral, Salomón y la costa de Nueva Guinea abierta hacia el Pacífico y fueron tomadas con una red de 50 cm de diámetro de boca y abertura de malla de 60 y 80 μm . Los arrastres fueron oblicuos y entre 125 - 0 metros.

5) XLI Comissão Oceanográfica Costa Sul frente a las costas de la Provincia de Buenos Aires en noviembre de 1969, realizada por el buque "Almirante Saldhana" (1 estación).

6) Muestras ocasionales del Canal Beagle en las que estaban presentes ejemplares de la especie *Iasis zonaria*.

7) Campaña del buque Almirante Irizar durante enero-febrero de 1986 en el Mar de la Flota, de Wedell y Bellingshausen.

Los datos de las estaciones de las que provienen los ejemplares utilizados se encuentran en las Tablas I a V.

En las Figuras 7 a 11 se muestran las áreas donde fueron recolectadas las muestras, se incluyen sólo las estaciones con sálpidos. Se contó con un total aproximado de 55.000 ejemplares.

METODOS

De la mayoría de las campañas mencionadas anteriormente se recibieron los tunicados ya entresacados de las muestras de plancton totales, en el resto (Walther Herwig, Shinkai Maru y Evrika) se revisó la campaña y se hizo la extracción. Se identificaron las especies y se seleccionaron aquellas de interés para este estudio.

Se estudiaron todos los ejemplares presentes en las muestras que contenían menos de 1000, cuando este número era mayor se procedió a su fraccionamiento mediante un fraccionador de plancton Folsom (Mc Ewen et al., 1954)

Las muestras fueron fijadas en formaldehído 2% o 4 %. Con el fin de mejorar la observación de los ejemplares se usaron los siguientes colorantes:

- rosa de Bengala (Yount, 1954) para colorear los músculos
- azul de Toluidina (Yount, 1954) y azul de metileno para detectar la estructura de la túnica.

Los ejemplares coloreados fueron observadas bajo lupa y microscopio.

Las especies del género *Ihlea*, se colorearon *in toto* utilizando las técnicas de azul de toluidina, azul de metileno y carmín borácico (Grenocher) para comparar las distintas estructuras. Posteriormente se dibujaron los distintos estadios de desarrollo de los sacos uterinos. Se consideraron 15000 ejemplares obtenidos en distintas campañas en diferentes áreas y épocas del año.

Algunos ejemplares fueron incluidos en parafina, obteniéndose cortes de 5µm que posteriormente fueron coloreados con hematoxilina- eosina con el objeto de reconocer estructuras embrionarias.

Para el estudio de la producción de yemas en los oozoides de *Iasis zonaria* se procedió a contar el número de brotes presentes en cada estolón, presencia o ausencia

de bloques, número de bloques, presencia o ausencia de pieza intermedia, presencia o no de cicatriz. A continuación se determinó el número promedio de brotes por estolón (El número de ejemplares utilizados figuran en la Tabla VI).

En el caso de los blastozooides de *I. zonaria* se midió la longitud del ovario y se contaron el número de folículos presentes, el número de sacos uterinos en desarrollo y la existencia de marcas placentarias. Para realizar este estudio se observaron 5.000 ejemplares. El número utilizado para el estudio estadístico aparece en la Fig. 20.

Con respecto a las especies del género *Thalia* consideradas se procedió a dibujar los estolones de cada oozoide utilizando un microscopio estereoscópico con una cámara clara. Cada dibujo fue luego medido mediante un Kontron Bildanalyse Mini-Mop. Se contaron los bloques y número de brotes de aproximadamente 1.500 ejemplares, de los cuales se seleccionaron sólo aquellos que estaban completamente desarrollados, desechándose los datos correspondientes a los ozooides que tenían sus estolones es proceso de desarrollo. El número de ejemplares utilizados figura en la Tabla VIII.

Con respecto a los blastozooides se dispuso aproximadamente de 8.000 ejemplares pertenecientes a este género pero que no pudieron ser utilizados por la imposibilidad de ser atribuidos a una u otra especie dada su naturaleza críptica (Soest, 1973).

Procesamiento de los datos obtenidos:

Los datos se procesaron determinando medias, varianzas y desvíos standard. Las comparaciones de cada variable, por especie, se realizaron mediante un Análisis de la Varianza. Como fue frecuente el caso de datos que no tenían distribución normal o

comparaciones en las que las varianzas de las distintas poblaciones no eran iguales se optó por la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Daniel, 1978).

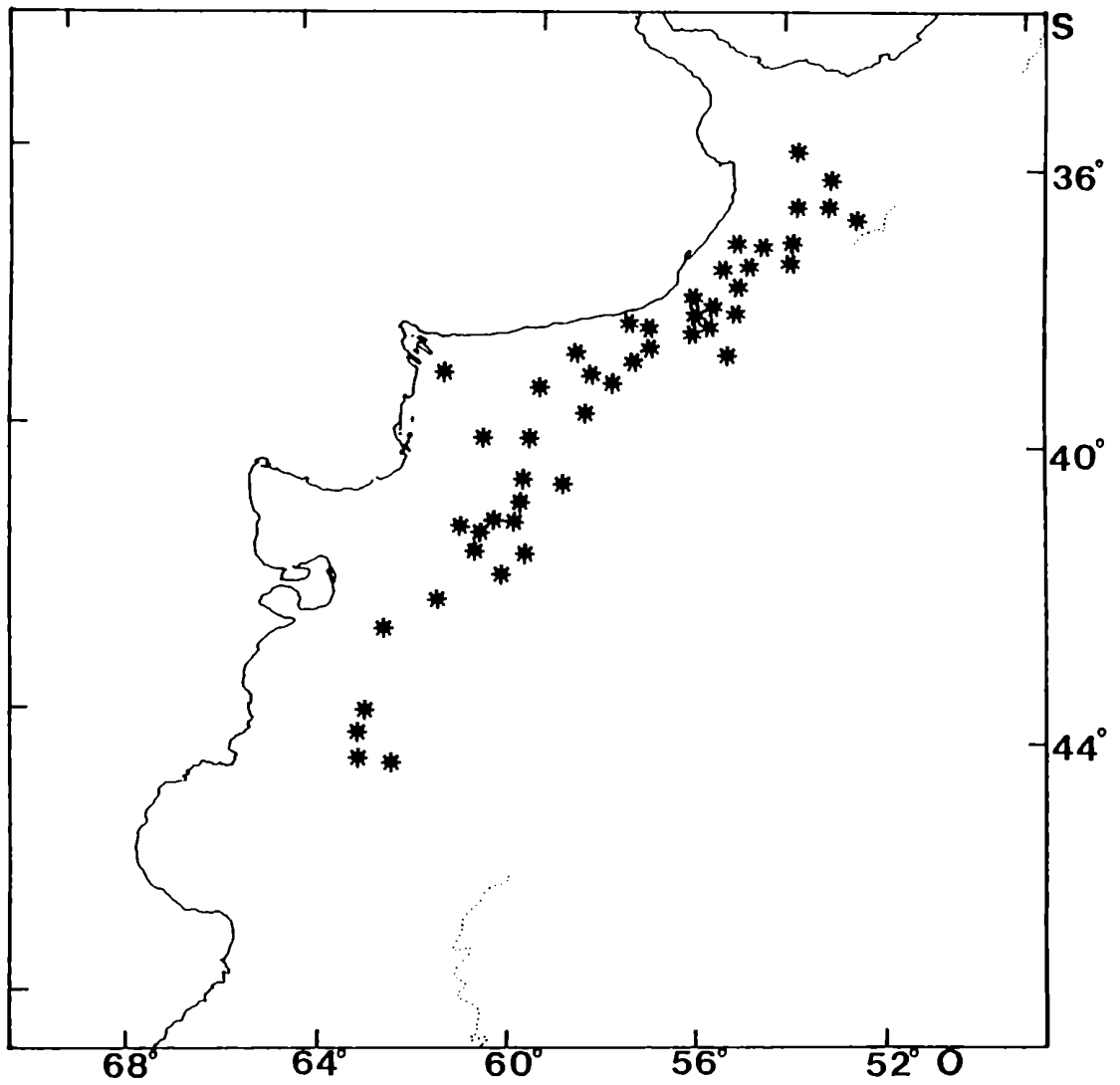


Fig. 7 Posición de las estaciones realizadas por los buques WALTHER HERWIG y SHINKAI MARU.

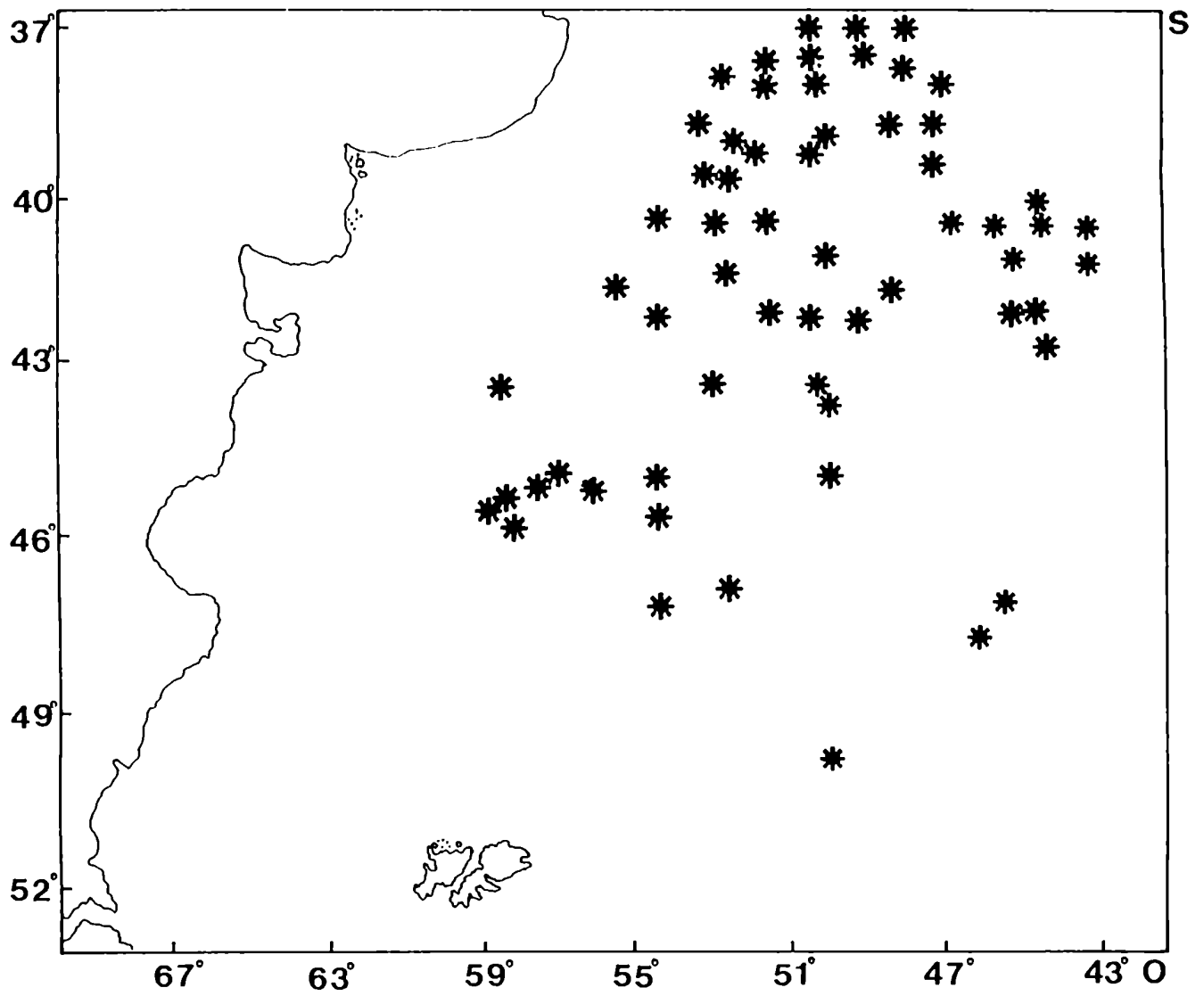


Fig. 8 Posición de las estaciones con sálpidos realizadas por el buque EVRIKA.

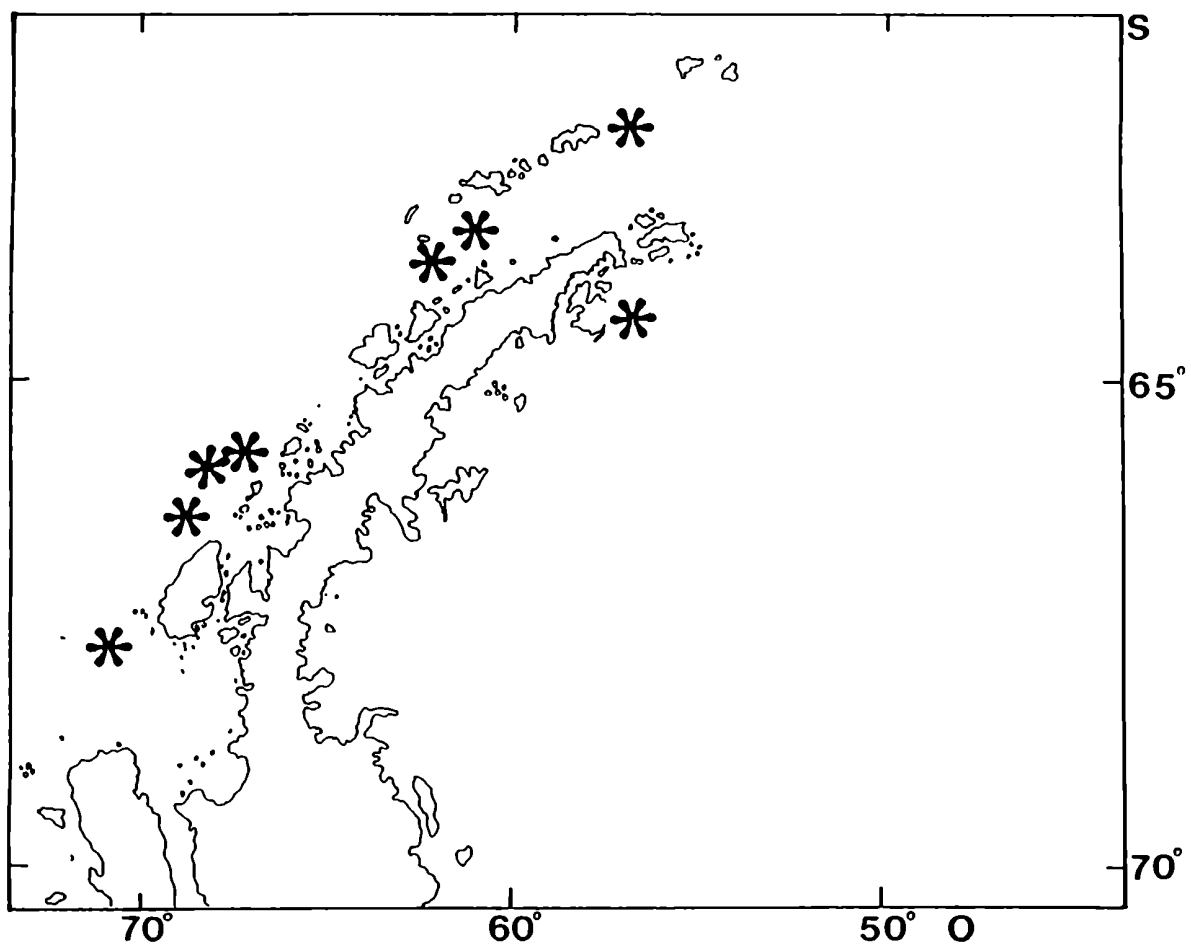


Fig. 9 Posición de las estaciones con sálpidos realizadas por el buque ALMIRANTE IRIZAR.

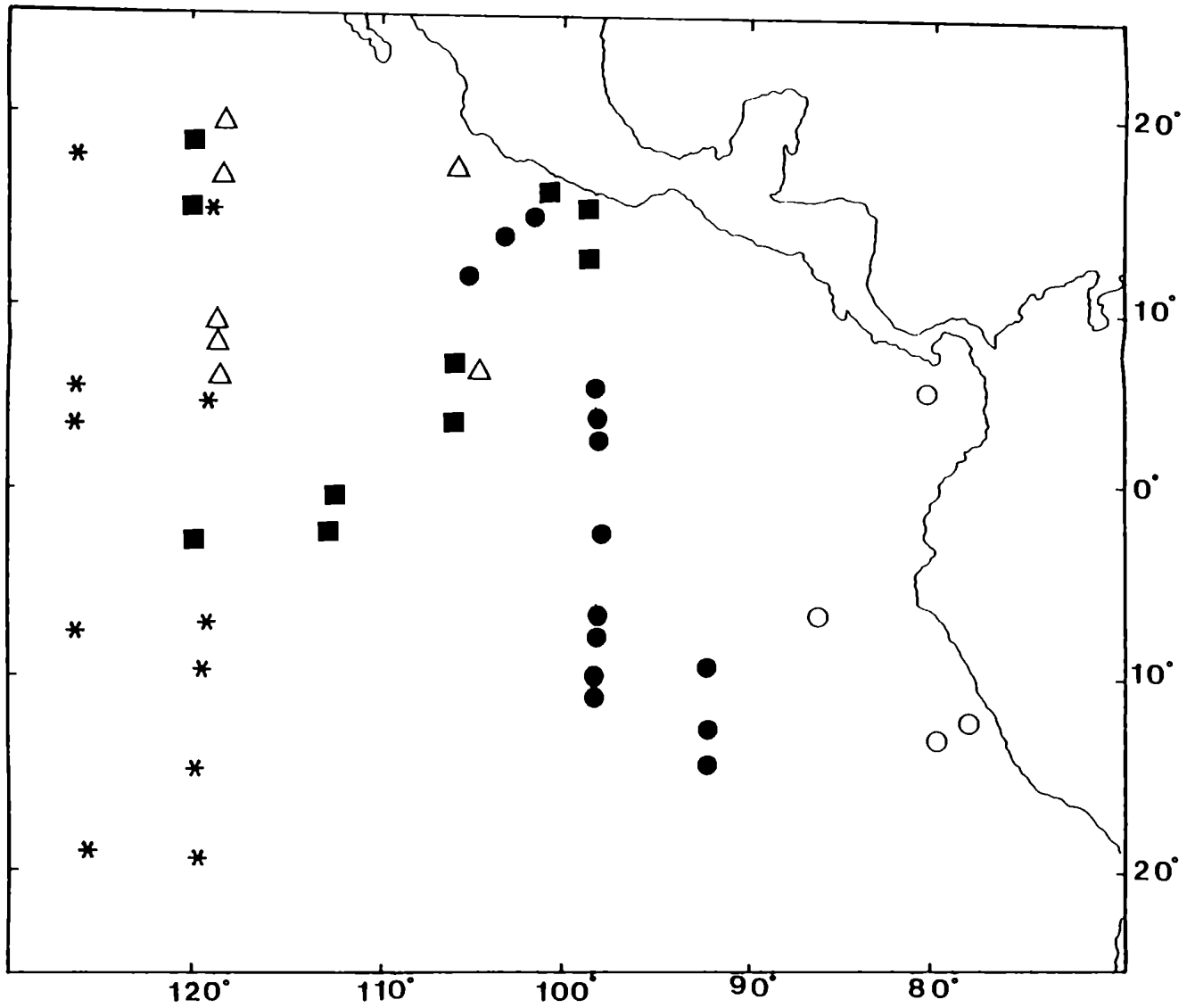


Fig. 10 Posición de las estaciones con sálpidos realizadas durante la expedición EASTROPAC. Crucero 11 (*), Crucero 12 (●), Crucero 14 (○), Crucero 20 (■), Crucero 30 (△).

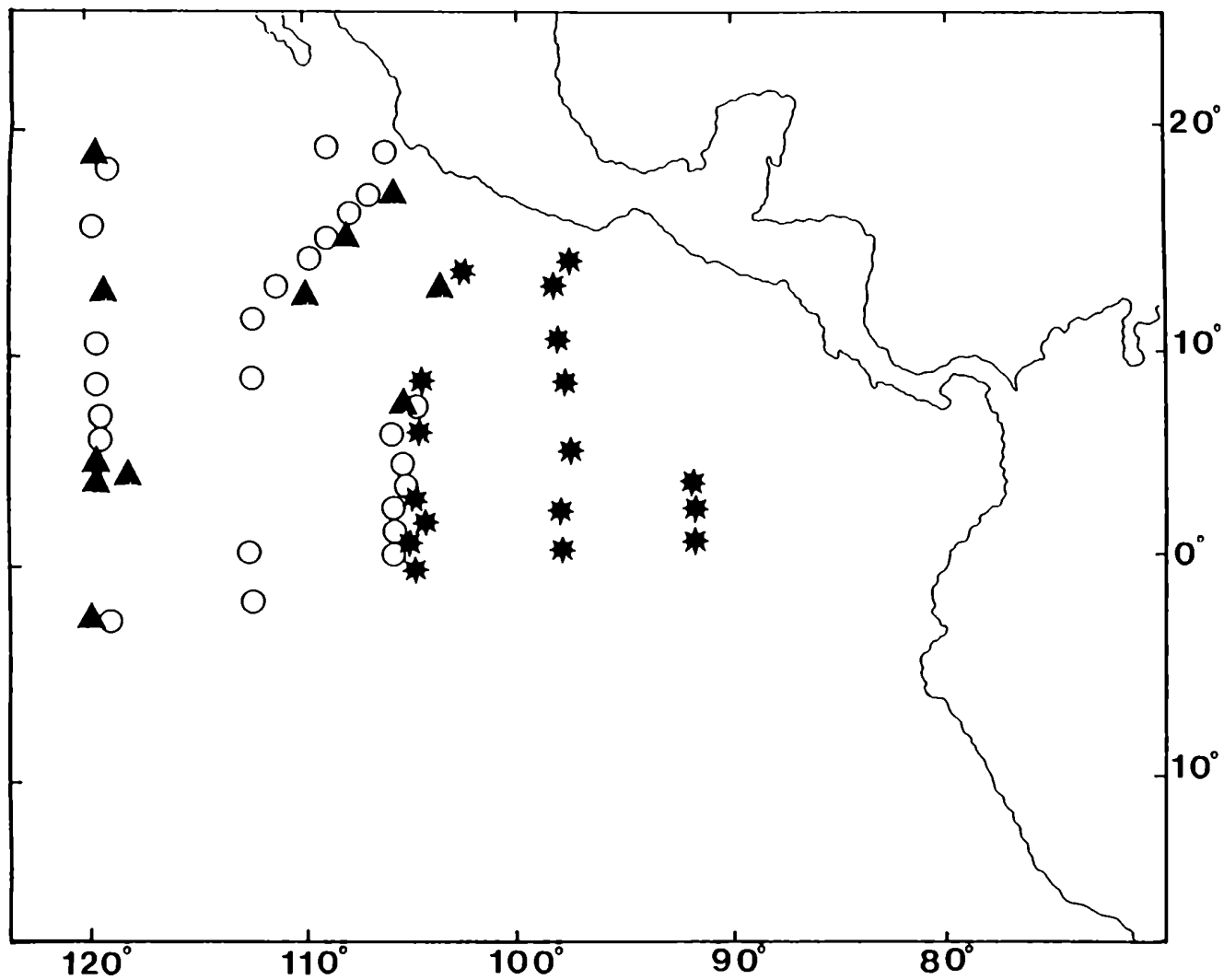


Fig. 11 Posición de las estaciones con sálpidos realizadas durante la expedición EASTROPAC. Crucero 45 (○), Crucero 46 (★), Crucero 50 (▲).

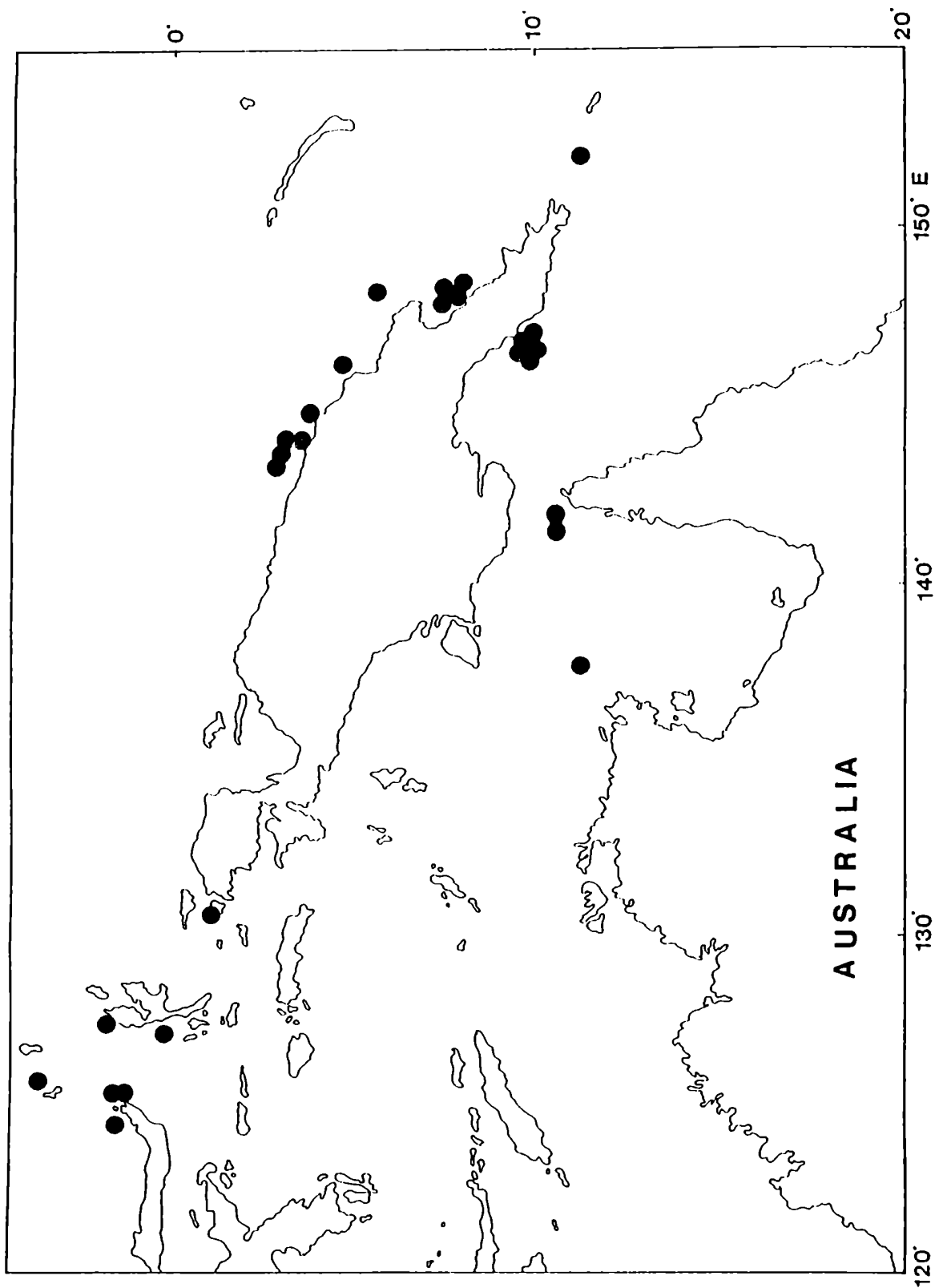


Fig. 12 Posición de las estaciones con sálpidos realizadas durante las expediciones MORO y FILIPINAS.

Tabla I. Posición de las estaciones realizadas por los buques Walther Herwig, Alte. Saldanha y Shinkai Maru.

BUQUE	ESTACION	POSICION		FECHA
		LATTUD	LONGITUD	
Walter Herwig	703/91	35° 44.00' S	52° 46.00' O	07/78
Walter Herwig	705/92	35° 55.00' S	53° 04.00' O	07/78
Walter Herwig	1143/275	36° 04.00' S	55° 31.00' O	11/78
Sinkai Maru	5/3 A	36° 59.03' S	54° 29.02' O	06/78
Sinkai Maru	9/5 A	37° 27.08' S	55° 29.05' O	06/78
Sinkai Maru	9/35 A	37° 27.08' S	56° 28.03' O	10/78
Sinkai Maru	3/1 A	37° 28.00' S	55° 30.00' O	07/78
Walter Herwig	1138/276	37° 46.00' S	56° 14.00' O	11/78
Walter Herwig	938/197 A	37° 50.05' S	56° 42.02' O	09/78
Sinkai Maru	12/7 A	38° 04.02' S	56° 28.00' O	06/78
Saldanha		38° 05.00' S	48° 04.00' O	09/69
Shinkai Maru	17/40	38° 30.00' S	56° 30.00' O	10/78
Shinkai Maru	17/13	38° 30.05' S	56° 58.00' O	06/78
Walter Herwig	941/198	38° 39.00' S	57° 02.06' O	10/78
Shinkai Maru	18/10	38° 46.05' S	58° 12.02' O	11/78
Shinkai Maru	22/12	38° 57.08' S	58° 02.00' O	06/78
Shinkai Maru	19/42 A	38° 59.00' S	57° 59.00' O	10/78
Shinkai Maru	6/3 A	39° 12.00' S	59° 13.00' O	09/78
Walter Herwig	1133/274	39° 16.00' S	58° 11.00' O	11/78
Shinkai Maru	27/45 A	39° 29.00' S	58° 30.00' O	10/78
Walter Herwig	951/202	39° 38.06' S	59° 49.06' O	10/78
Shinkai Maru	17 bis/62	40° 00.00' S	59° 00.00' O	06/78
Shinkai Maru	27/5 A	41° 00.00' S	60° 03.00' O	04/78
Shinkai Maru	57/26	41° 30.00' S	60° 31,05' O	07/78
Walter Herwig	510/6	41° 42.00' S	60° 57.00' O	05/78
Walter Herwig	737/107 A	41° 25.00' S	60° 12.00' O	07/78
Shinkai Maru	36/59 A	41° 58.00' S	59° 55.00' O	07/78
Walter Herwig	680/80	42° 14.00' S	60° 21.00' O	06/78
Walter Herwig	682/81 A	42° 39.00' S	61° 34.00' O	06/78
	Pto. Madryn	42° 50.00' S		06/78
Walter Herwig	749/113	44° 14.05' S	62° 53.00' O	09/78
Walter Herwig	663/74 A	44° 30.00' S	63° 01.00' O	06/78
Walter Herwig	526/13	44° 54.00' S	63° 01.00' O	05/78
Walter Herwig	662/73	44° 55.00' S	62° 26.00' O	07/78
Walter Herwig	528/14	45° 55.00' S	60° 01.00' O	05/78
Walter Herwig	535/17	46° 50.00' S	62° 38.00' O	05/78
	Puerto Moat	53° 00.00' S		03/78

Tabla II. Posición de las estaciones realizadas por el barco EVRIKA.

ESTACION	POSICION		FECHA
	LATITUD	LONGITUD	
01	36° 30.00' S	50° 31.00' O	01/8/88
02	36° 30.00' S	49° 51.00' O	02/8/88
03	36° 30.00' S	48° 30.00' O	03/8/88
06	36° 30.00' S	47° 30.00' O	03/8/88
07	37° 27.00' S	48° 00.00' O	04/8/88
10	37° 31.00' S	50° 59.00' O	04/8/88
11	37° 31.00' S	51° 28.00' O	05/8/88
12	37° 30.00' S	51° 52.00' O	05/8/88
13	37° 52.00' S	52° 33.00' O	05/8/88
18	39° 02.00' S	51° 15.00' O	06/8/88
19	39° 00.00' S	50° 39.00' O	07/8/88
20	39° 00.00' S	50° 10.00' O	07/8/88
22	38° 58.00' S	48° 26.00' O	07/8/88
23	39° 00.00' S	48° 00.00' O	08/8/88
27	39° 00.00' S	47° 17.00' O	08/8/88
30	40° 28.00' S	43° 44.00' O	11/8/88
32	40° 28.00' S	44° 53.00' O	11/8/88
33	40° 28.00' S	45° 57.00' O	12/8/88
34	40° 30.00' S	47° 00.00' O	13/8/88
39	40° 28.00' S	51° 44.00' O	17/8/88
42	40° 29.00' S	54° 27.00' O	18/8/88
46	41° 58.00' S	55° 27.00' O	21/8/88
47	42° 00.00' S	54° 30.00' O	22/8/88
50	42° 00.00' S	51° 37.00' O	23/8/88
51	42° 00.00' S	50° 30.00' O	23/8/88
52	42° 00.00' S	49° 35.00' O	23/8/88
53	41° 58.00' S	48° 31.00' O	24/8/88
61	47° 30.00' S	54° 33.00' O	04/8/88
62	45° 59.00' S	54° 28.00' O	04/9/88
65	46° 01.00' S	58° 01.00' O	05/9/88
66	45° 59.00' S	58° 31.00' O	06/9/88
67	45° 59.00' S	58° 59.00' O	06/9/88
75	45° 00.00' S	57° 41.00' O	08/9/88
76	45° 00.00' S	57° 07.00' O	09/9/88
77	45° 00.00' S	56° 38.00' O	09/9/88
80	42° 02.00' S	54° 37.00' O	10/9/88
85	43° 30.00' S	50° 25.00' O	11/9/88
86	43° 29.00' S	50° 52.00' O	12/9/88
88	43° 30.00' S	53° 04.00' O	12/9/88
90	43° 28.00' S	58° 27.00' O	14/9/88
92	47° 01.00' S	52° 57.00' O	28/9/99
98	41° 12.00' S	52° 56.00' O	30/9/88
99	40° 30.00' S	53° 03.00' O	01/10/88
100	39° 41.00' S	53° 00.00' O	01/10/88
101	39° 18.00' S	53° 03.00' O	01/10/88

Tabla II. (continuación)

ESTACION	POSICION		FECHA
	LATITUD	LONGITUD	
102	40° 00.00' S	50° 00.00' O	05/10/88
106	43° 42.00' S	50° 00.00' O	07/10/88
111	50° 00.00' S	50° 01.00' O	09/10/88
114	48° 29.00' S	47° 10.00' O	10/10/88
115	47° 50.00' S	46° 01.00' O	11/10/88
121	42° 10.00' S	45° 00.00' O	13/10/88
122	42° 29.00' S	44° 57.00' O	13/10/88
123	41° 01.00' S	45° 00.00' O	13/10/88
124	40° 27.00' S	44° 58.00' O	14/10/88
134	41° 35.00' S	43° 21.00' O	14/10/88

Tabla III. Posición de las estaciones realizadas por el buque Almirante Irizar.

ESTACION	POSICION		FECHA
	LATITUD	LONGITUD	
09	62° 11.00' S	57° 00.00' O	24/02/86
10	62° 30.00' S	58° 20.00' O	25/02/86
11	63° 03.00' S	59° 57.00' O	25/02/86
12	63° 23.00' S	61° 40.00' O	25/02/86
13	63° 36.00' S	61° 60.00' O	26/02/86
14	64° 22.00' S	64° 22.00' O	26/02/86
16	65° 52.00' S	67° 36.00' O	27/02/86
17	66° 08.00' S	68° 08.00' O	17/02/86
18	66° 30.00' S	68° 41.00' O	18/02/86
22	68° 03.00' S	70° 45.00' O	22/02/86

Tabla IV. Posición de las estaciones realizadas durante la expedición EASTROPAC

CRUCERO	ESTACION	POSICION		FECHA	
		LATITUD	LONGITUD		
CRUCERO 11	032	17° 20.0'N	119° 00.0'E	30/1/67	
	040	15° 10.8'N	118° 53.7'E	31/1/67	
	068	06° 05.0'N	118° 55.0'E	03/2/67	
	072	04° 42.5'N	118° 55.2'E	08/2/67	
	136	07° 42.3'S	118° 57.5'E	09/2/67	
	144	09° 58.0'S	119° 00.0'E	10/2/67	
	159	15° 01.8'S	119° 01.0'E	12/2/67	
	187	19° 59.0'S	125° 09.0'E	16/2/67	
	221	08° 15.0'S	125° 59.0'E	20/2/67	
	CR.11 COMP.	189	19° 59.0'S	125° 58.8'E	16/2/67
278		03° 25.0'N	126° 00.0'E	24/2/67	
287		05° 23.0'N	125° 58.7'E	25/2/67	
322		17° 41.0'N	126° 00.0'E	01/3/67	
CRUCERO 12	244	05° 30.0'N	112° 01.5'E	15/3/67	
CR.12 COMP.	008	13° 51.0'N	110° 15.0'E	12/2/67	
	235	02° 36.0'N	112° 06.0'E	14/2/67	
CRUCERO 13	087	09° 45.0'S	92° 02.0'E	19/2/67	
	097	12° 48.0'S	92° 07.0'E	19/2/67	
	103	15° 02.0'S	92° 02.0'E	20/2/67	
	143	16° 21.0'S	98° 02.0'E	25/2/67	
	151	13° 32.0'S	98° 00.0'E	26/2/67	
	159	10° 46.0'S	98° 00.0'E	27/2/67	
	161	10° 09.0'S	98° 03.0'E	27/2/67	
	167	07° 52.0'S	98° 00.0'E	28/2/67	
	169	07° 10.0'S	98° 05.0'E	28/2/67	
	191	02° 26.0'N	97° 57.0'E	02/3/67	
	227	03° 59.0'N	98° 02.0'E	04/3/67	
	223	03° 16.0'N	98° 01.0'E	04/3/67	
	237	06° 00.0'N	98° 00.0'E	05/3/67	
	268	15° 59.9'N	101° 09.0'E	13/3/67	
	282	12° 29.0'N	104° 28.0'E	15/3/67	
	CRUCERO 14	022	05° 36.0'N	80° 31.0'E	05/2/67
		263	07° 08.5'N	86° 12.5'E	24/3/67
CR.14 II	110	12° 27.0' N	77° 56.0' O	24/2/67	
	115	13° 18.0' N	79° 35.0' O	25/2/67	
CRUCERO 20	008	18° 57.0' N	119° 20.0' O	13/4/67	
	016	15° 50.0' S	119° 19.0' O	14/4/67	
	072	03° 03.0' N	119° 20.0' O	21/4/67	
	084	00° 10.0' N	112° 18.0' O	24/4/67	
	181	07° 12.0' N	105° 26.0' O	11/4/67	
	189	04° 04.5' N	105° 17.0' O	12/4/67	
	256	12° 45.0' N	98° 22.0' O	22/4/67	
	264	15° 39.0' N	98° 20.0' O	23-24/4/67	

Tabla IV. (continuación)

CRUCERO	ESTACION	POSICION		FECHA	
		LATTUD	LONGITUD		
CRUCERO 30	010	19° 33.0' N	118° 28.0' O	17-18/6/67	
	018	16° 45.0' N	118° 33.0' O	18-19/6/67	
	041	08° 32.0' N	118° 26.0' O	21-22/6/67	
	043	07° 51.0' N	118° 24.0' O	22/6/67	
	049	05° 37.0' N	118° 46.0' O	22-23/6/67	
	051	05° 04.0' N	118° 30.5' O	23/6/67	
	082	01° 43.0' S	111° 30.0' O	28-29/6/67	
	096	03° 29.0' N	111° 40.0' O	30-31/7/67	
	104	06° 22.0' N	111° 32.0' O	01-02/7/67	
	112	09° 16.5' N	111° 20.0' O	02-03/7/67	
	128	14° 06.0' N	109° 26.0' O	04-05/7/67	
	144	17° 46.0' N	105° 45.0' O	06-07/7/67	
	CRUCERO 45	018	19° 15.7' N	118° 56.0' O	07-08/8/67
		024	17° 19.9' N	119° 01.5' O	08/8/67
046		10° 51.7' N	119° 02.2' O	11/8/67	
053		08° 46.6' N	118° 58.3' O	13/8/67	
058		07° 24.8' N	118° 47.2' O	13/8/67	
060		06° 50.0' N	118° 55.3' O	14/8/67	
110		02° 22.0' S	118° 43.5' O	17-18/8/67	
198		01° 30.7' S	111° 53.1' O	27-28/8/67	
289		00° 53.8' N	112° 03.3' O	02-03/9/67	
325		09° 01.8' N	111° 54.8' O	05-06/9/67	
333		11° 27.0' N	111° 51.0' O	06-07/9/67	
341		13° 33.4' N	109° 04.3' O	07-08/9/67	
CRUCERO 45		348	14° 57.4' N	109° 04.3' O	08-09/9/67
		350	15° 16.0' N	108° 37.5' O	09/9/67
	356	16° 53.0' N	107° 03.0' O	09-10/9/67	
	358	17° 20.0' N	105° 29.8' O	10/9/67	
	371	19° 12.5' N	105° 40.5' O	13/9/67	
	379	19° 38.5' N	108° 24.0' O	14/9/67	
CRUCERO 46	011	14° 19.2' N	102° 38.0' O	17/8/67	
	034	07° 22.0' N	104° 57.0' O	20/8/67	
	036	06° 50.0' N	104° 54.0' O	21/8/67	
	042	04° 52.0' N	105° 00.0' O	21/8/67	
	044	04° 34.0' N	105° 02.0' O	22/8/67	
	050	02° 50.0' N	105° 16.0' O	22/8/67	
	052	02° 28.0' N	105° 15.0' O	23/8/67	
	086	00° 47.0' N	98° 04.0' O	31/10/67	
	094	03° 08.0' N	98° 12.0' O	01/9/67	
	102	05° 36.0' N	97° 54.0' O	02/9/67	
	112	08° 57.5' N	97° 51.0' O	04/9/67	
	118	11° 02.5' N	98° 04.5' O	04/9/67	
	126	13° 41.0' N	98° 03.0' O	05/9/67	
	128	14° 09.0' N	98° 01.0' O	06/9/67	
161	03° 34.0' N	91° 56.0' O	18/9/67		

Tabla IV. (continuación)

CRUCERO	ESTACION	POSICION		FECHA
		LATTUD	LONGITUD	
CRUCERO 50	009	19° 14.5' N	119° 09.5' O	20/10/67
	027	13° 03.8' N	119° 07.0' O	23/10/67
	035	09° 49.5' N	119° 04.0' O	24/10/67
	041	08° 01.0' N	119° 02.0' O	24/10/67
	043	07° 24.5' N	118° 55.0' O	25/10/67
	049	05° 12.0' N	119° 10.0' O	25/10/67
	051	04° 38.0' N	119° 10.0' O	26/10/67
	057	03° 11.5' N	119° 21.0' O	26/10/67
	118	12° 50.0' N	110° 10.0' O	04/10/67
	126	15° 02.0' N	108° 54.0' O	05/10/67
	134	17° 11.0' N	106° 44.0' O	06/10/67
	154	13° 19.5' N	103° 41.0' O	12/10/67
	170	07° 29.5' N	105° 10.5' O	14/10/67
	250	14° 05.0' N	98° 12.0' O	26-27/10/67

Tabla V. Posición de las estaciones realizadas durante las expediciones Filipinas y Moro.

ESTACION	POSICION		FECHA
	LATITUD	LONGITUD	
09-PN-60	11° 14.0' S	137° 54.0' E	03/6/79
11-PN-60	10° 33.3' S	142° 13.2' E	05/6/79
12-PN-60	10° 33.4' S	142° 13.2' E	05/6/79
19-PN-60	09° 28.8' S	147° 08.4' E	08/6/79
20-PN-60	09° 28.8' S	147° 08.4' E	09/6/79
21-PN-60	09° 28.2' S	147° 08.3' E	10/6/79
22-PN-60	09° 31.0' S	147° 10.2' E	10/6/79
27-PN-60	09° 25.8' S	147° 06.8' E	19/6/79
36-PN-80	11° 06.0' S	152° 16.7' E	15/6/79
41-PN-80	07° 59.2' S	148° 04.7' E	17/6/79
45-PN-80	07° 59.2' S	148° 04.7' E	17/6/79
46-PN-80	07° 59.0' S	148° 04.7' E	17/6/79
47-PN-80	07° 58.8' S	148° 04.7' E	17/6/79
51-PN-80	05° 42.3' S	147° 51.3' E	18/6/79
53-PN-80	04° 49.6' S	147° 51.3' E	19/6/79
61-PN-80	03° 48.5' S	144° 35.0' E	20/6/79
65-PN-80	03° 23.4' S	143° 31.9' E	21/6/79
68-PN-80	03° 23.4' S	143° 31.9' E	21/6/79
71-PN-80	03° 23.4' S	143° 32.0' E	21/6/79
72-PN-80	03° 34.2' S	143° 38.8' E	22/6/79
99-PN-80	01° 00.1' S	132° 31.2' E	02/7/79
141-PN-80	00° 29.4' N	127° 24.7' E	13/7/79
148-PN-80	01° 39.9' N	127° 30.6' E	15/7/79
154-PN-80	01° 51.5' N	125° 06.2' E	16/6/79
155-PN-80	01° 51.5' N	125° 06.2' E	16/6/79
156-PN-80	01° 30.0' N	124° 49.5' E	17/7/79
158-PN-80	03° 46.8' N	125° 34.5' E	18/7/79

RESULTADOS Y DISCUSION

**ESTUDIOS DE LA
REPRODUCCION EN
DIFERENTES ESPECIES**

***IASIS ZONARIA* (Pallas, 1774)**

Es una especie con una amplia distribución geográfica con preferencia por las aguas cálidas y templadas (Soest, 1975), aparece en los océanos Pacífico (oriental y occidental), Índico, Atlántico (es muy común en el Atlántico sudoccidental) y el mar Mediterráneo.

Las estaciones de las que provienen los ejemplares para este estudio son las indicadas en las Fig. 7.y 41.

ASPECTOS MORFOLOGICOS

Oozoides

El estolón surge en la línea media ventral en posición anterior al "núcleo" y se extiende hacia la región posterior, enroscándose en posición ventral primero y rodeando después al "núcleo".

Como es de regla general, al comienzo de su desarrollo tiene la apariencia de un tubo que luego comienza a segmentarse en su extremo distal originando una hilera simple de brotes que, a medida que progresa la segmentación, se reordenan formando una doble hilera (Fig. 13).

El crecimiento del estolón es discontinuo resultando como consecuencia una serie de bloques o grupos de brotes en cada uno de los cuales todos los blastozoides tienen aproximadamente el mismo tamaño, siendo los más grandes los del bloque distal, que serán los primeros en ser liberados.

El estolón completamente desarrollado (Fig. 14 A) presenta tres bloques contando a partir de la zona de reordenamiento o despliegue a diferencia de las especies del género *Salpa* (*S. thompsoni*, *S. gerlachei*, *S. aspera*, *S. fusiformis*) que

solo presentan dos (Foxton, 1966). Este autor menciona la presencia de tres bloques, pero incluye en esta consideración el segmento anterior a la zona de reordenamiento.

Entre el bloque proximal y el del medio, y entre éste y el distal (a partir de la zona de despliegue) se observa una pequeña región con brotes mal formados, de aspecto abortivo. Esta región fue denominada "pieza intermedia" por Johnson (1910) quien la describió sobre ejemplares de *Salpa aspera* (que denomina *S. fusiformis*). Johnson (1910) menciona que esta pieza no existe en *Iasis zonaria*. Sin embargo una observación cuidadosa del estolón nos permite asegurar que también se encuentra en esta especie (Fig. 14 B)

Cuando el bloque distal está listo para ser liberado se separa del que le sigue por la pieza intermedia y sale por una abertura que se forma en la túnica en la región ventrolateral derecha.(Fig 15)

Luego de desprendido un bloque esta abertura se cierra quedando indicada su posición por una cicatriz. Por lo tanto la presencia de esta cicatriz nos indica que ha sido liberado al menos un bloque de blastozooides. Esta suposición puede, además, ratificarse por la presencia de restos de la pieza intermedia en el extremo distal del estolón (Fig. 15)

Blastozooides

El ovario se localiza sobre la región dorsal derecha del blastozooide. Está formado por varios folículos ováricos unidos a un oviducto y un receptáculo seminal. Cada folículo ovárico se encuentra unido al oviducto mediante un pedicelo (Fig. 16).

De los trabajos de Brooks (1893), Korotneff (1894, 1896), Stier (1938), Brien (1948), Berrill (1950) y Sutton (1960), puede apreciarse que el patrón general de desarrollo embrionario en esta especie sigue pautas similares al resto de las especies de salpas.

Hemos observado que los sacos uterinos con mayor desarrollo corresponden a los que se localizan más anteriormente sobre el oviducto, estando los más distales (los más alejados del receptáculo seminal) poco o nada desarrollados. (Fig. 17)

Cada embrión está sujeto al blastozooide "madre" mediante una placenta independiente (Fig. 17). Esta placenta parece tener menor tamaño relativo y ser más delgada que en otras especies.

Cuando el oozooide es liberado conserva restos de la placenta que son posibles de observar en el embrión joven. En el blastozooide madre queda una marca claramente visible que indica la liberación del embrión (oozooide) en el lugar en que se hallaba la placenta (Fig. 18)

ESTIMACION DE LA CAPACIDAD REPRODUCTIVA

Oozooides

Para efectuar este estudio se definieron 6 estadios del desarrollo basados en la estructura del estolón:

- 1.-** Joven oozooide en el que el estolón comienza a desarrollarse. La segmentación puede haberse iniciado, pero aún no se ha producido el reordenamiento de los blastozooides de una sola hilera a hilera doble.
- 2.-** Presencia de un bloque de blastozooides formados a partir de la zona de despliegue.
- 3.-** Presencia de dos bloques desarrollados a partir de la zona de despliegue y ausencia de cicatriz.
- 4.-** Presencia de tres bloques desarrollados y ausencia de cicatriz.

5.- Tres bloques desarrollados a partir de la zona de despliegue. Presencia de pieza intermedia en el extremo distal del estolón y de cicatriz en la túnica.

6.- Dos bloques desarrollados a continuación de la zona de despliegue. Presencia de pieza intermedia en el extremo distal del estolón y cicatriz presente.

Se calculó la longitud promedio de los individuos de cada estadio así como el número promedio de brotes por bloque en cada estadio. Los resultados obtenidos se muestran en la Tabla VI

Si bien se carecen de elementos de juicio concluyentes para estimar el número total de bloques producidos por cada oozooide, podemos suponer que al menos son cuatro. Esto es evidente por la existencia de individuos que presentan 3 bloques desarrollados y cicatriz, indicativa de que al menos un bloque fue liberado.

La comparación entre el número de brotes por cada bloque indica que el número de yemas por bloque aumenta en los bloques más jóvenes. Es decir que en un estolón con al menos tres bloques, el bloque I (BI) tendrá más brotes o yemas que el BII y este, más que el BIII (Fig. 19).

Los datos de longitud de la Tabla.VI parecen indicar que el estadio 6 es el de mayor edad, y el hecho de que presente sólo dos bloques podría significar una pérdida de la capacidad de formación de nuevos bloques.

El número de brotes esperado por cada oozooide sería así de aproximadamente 400. Para hacer este cálculo se consideraron los promedios máximos para cada bloque (Fig. 19).

Se halló una correlación altamente significativa entre el número de brotes por bloque y la longitud del oozooide. La correlación más fuerte ($r= 0,77$; $p< 0,01$) se encontró entre el número de brotes del bloque próximo a la zona de despliegue (y por lo tanto el formado más recientemente) y la longitud. Los bloques mediano y distal

también mostraron correlaciones significativas ($r= 0,62$; $p < 0,01$ y $r= 0,50$; $p < 0,01$ respectivamente).

El número de brotes del bloque proximal parece ser un buen indicador de la velocidad de crecimiento del oozooide.

El tamaño promedio de los brotes próximos a ser liberados (estadios 4 y 5) fue de 4,1 mm ($N= 34$; $S= 0,94$). Dicho tamaño no se encontró correlacionado con la longitud del oozooide madre.

Blastozoides

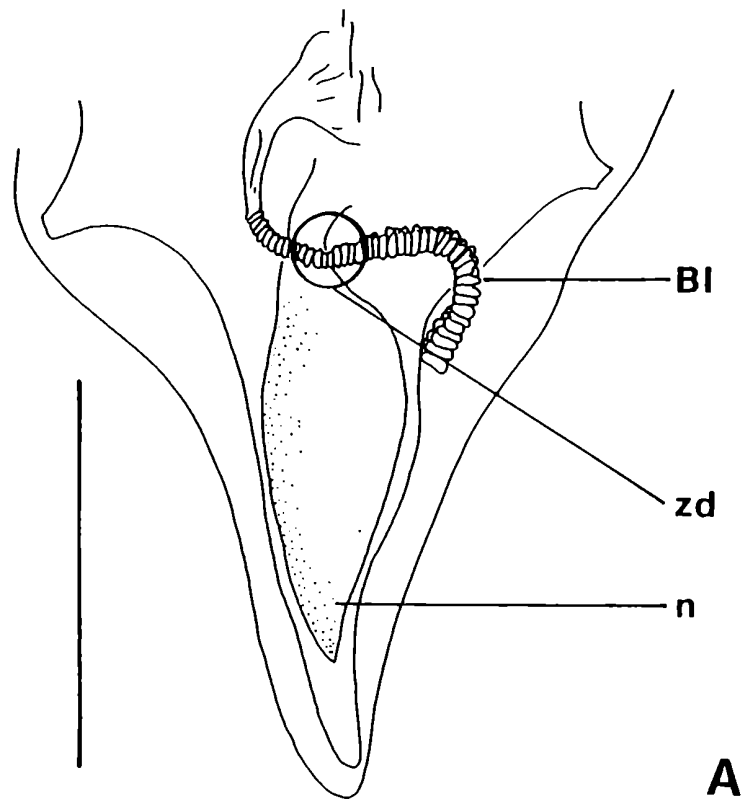
Korotneff (1896) observó de 4 a 6 embriones en desarrollo simultáneamente y los autores que le sucedieron se limitaron a repetir esa información. En nuestro caso hemos observado de 1 a 7 embriones en desarrollo (en la Figura 16 se muestran 6) pero el número de folículos ováricos presentes en el ovario pueden llegar a 11.

En la Figura 20 se presenta la frecuencia de aparición de blastozoides con 1 a 11 oocitos. Los cálculos se hicieron sobre 791 individuos coleccionados en la misma campaña.

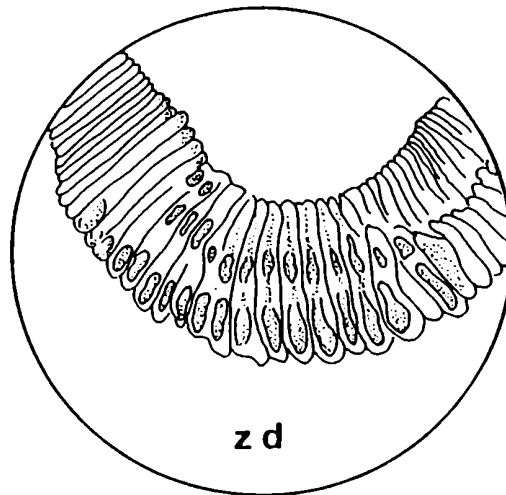
Se observa que las mayores frecuencias de aparición se dan para los ejemplares que tienen de 5 a 7 folículos en el ovario, dándose el máximo en 6.

La longitud del ovario está correlacionado con el tamaño del individuo ($r= 0,86$; $p < 0,01$) pero el número de oocitos por ovario no lo está, habiendo ejemplares menores de 10 mm que presentan 10 oocitos y otros mayores de 40 mm que sólo presentan dos.

Tomando en cuenta los resultados obtenidos y considerando que en algunas de las muestras, en un metro cúbico de agua hay al menos un oozooide, y que este puede originar por brotación al menos 400 blastozooides, y que por cada blastozooide se pueden originar como mínimo 3 oozooides, nos encontramos potencialmente con al menos 1200 oozooides. Esto explica la presencia de los "blooms" citados frecuentemente (Silver, 1971; Foxton, 1966) y la capacidad colonizadora de estos organismos que resultan oportunistas por su posibilidad de aumentar su densidad de población muy rápidamente aprovechando condiciones favorables del medio.



A



B

Fig. 13 *Iasis zonaria*. **A**: región posterior del oozoide con el estolón desarrollado. **BI**: bloque proximal del estolón, **zd**: zona de despliegue. **B**: detalle de la zona de despliegue del estolón. Escala: 5 mm.

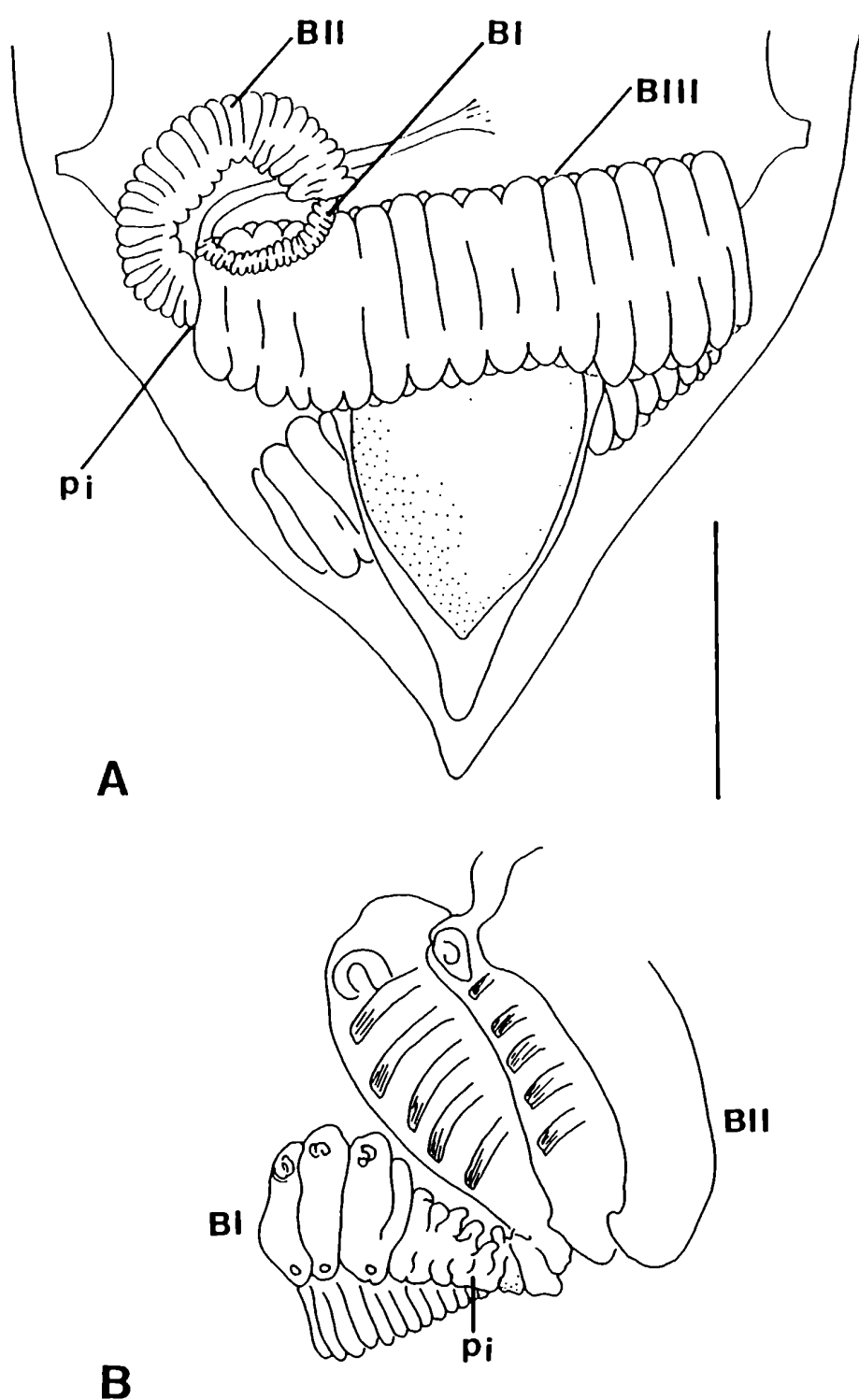


Fig. 14 *Iasis zonaria*. **A:** región posterior del oozooide con el estolón completamente desarrollado. **B:** detalle de la pieza intermedia. **BI:** bloque proximal, **BII:** bloque medio, **BIII:** bloque distal, **pi:** pieza intermedia. Escala: 5 mm

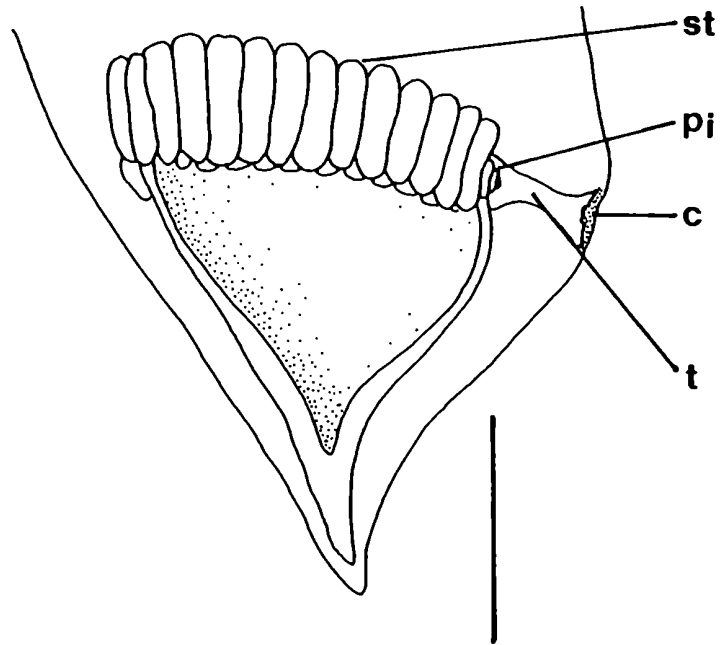


Fig. 15 *Iasis zonaria*. Extremo posterior del oozoide. **c**: cicatriz, **pi**: pieza intermedia, **st**: estolón, **t**: túnel. Escala: 5 mm

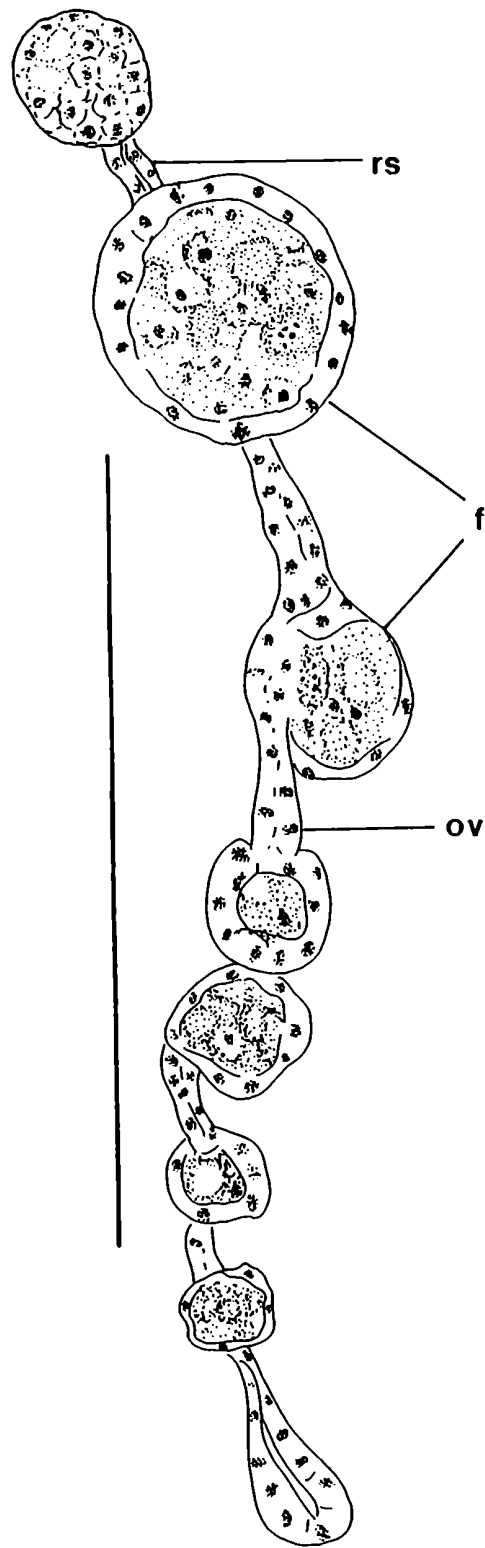


Fig. 16 ovario de *Iasis zonaria*. f: folículos ováricos en desarrollo, o: oviducto, rs: receptáculo seminal. Escala: 1 mm

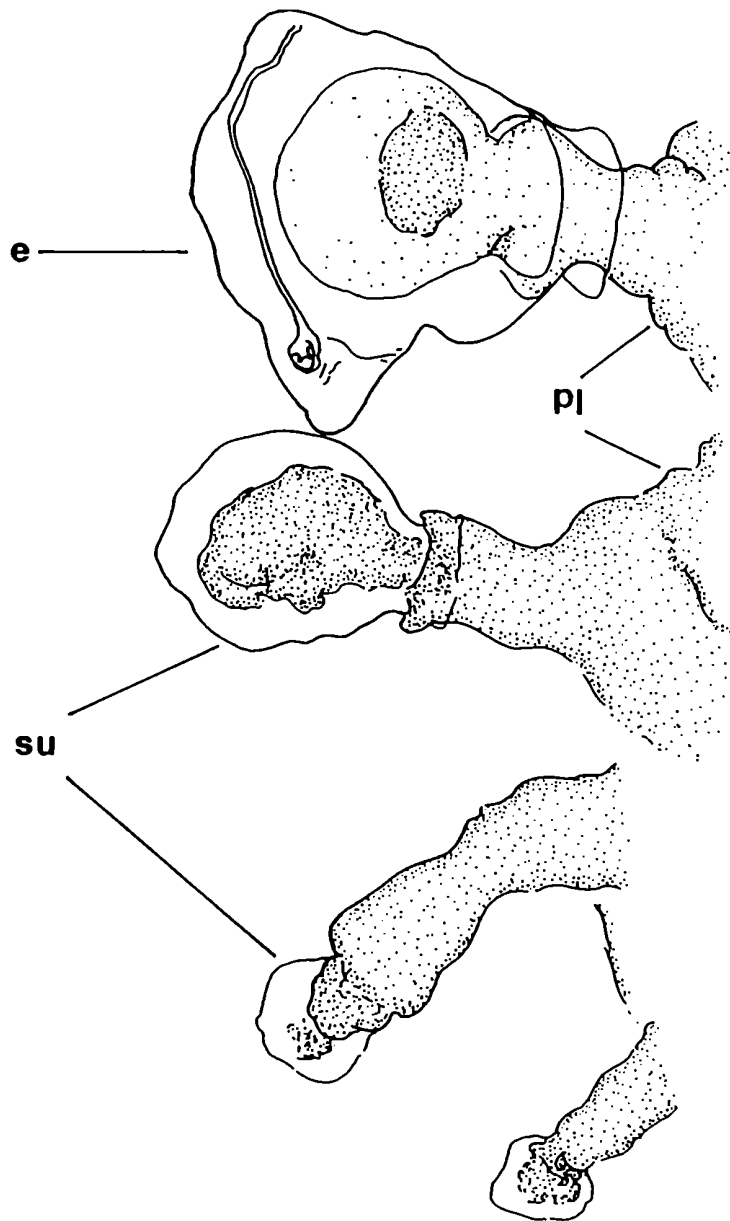


Fig. 17 *Iasis zonaria*. **e**: embrión en formación, **su**: sacos uterinos en distintos grados de desarrollo, **pl**: placentas independientes.

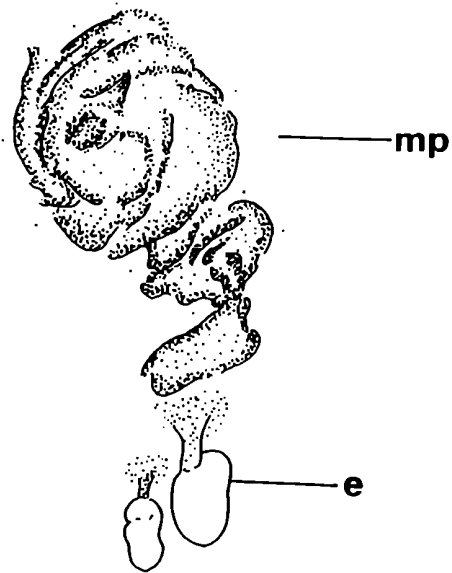


Fig. 18 *Iasis zonaria*. Extremo posterior del blastozooide. **mp**: marcas placentarias dejadas en la túnica, **su**: sacos uterinos en distintos grados de desarrollo.

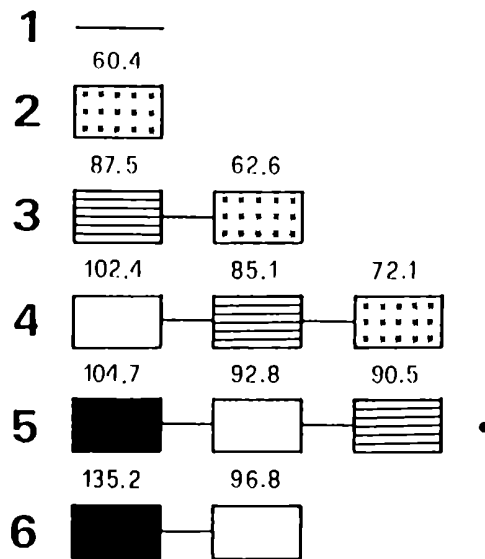


Fig. 19 Representación esquemática de los bloques correspondientes a cada estadio definido (1 a 6). Se indica el número promedio de brotes encontrados por bloque. El punto señala la presencia de cicatriz.

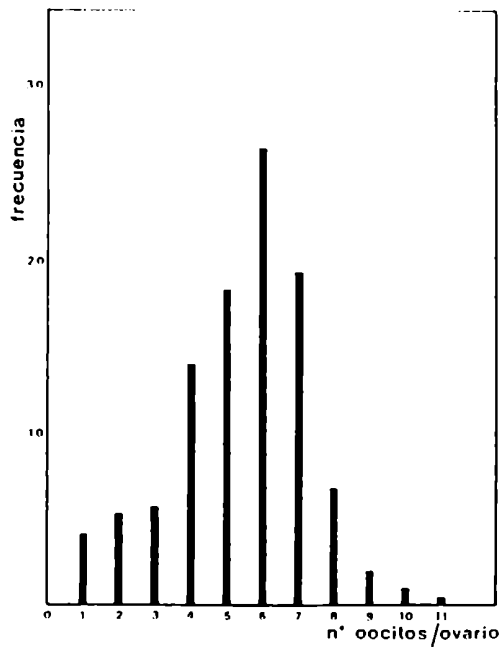


Fig. 20 Frecuencia de aparición de blastozoides con 1 a 11 sacos uterinos en el ovario de *Iasis zonaria*.

Tabla VI. Longitud promedio (mm) de los oozoides y número promedio de brotes por bloque en cada estadio de *Iasis zonaria*.
BI: bloque proximal, **BII:** bloque medio, **BIII:** bloque distal

ESTADIO	DATO	X	S	N
1	long	18.2	7.0	58
2	long	43.8	5.7	14
	BI	60.4	9.1	14
3	long	58.6	7.4	21
	BI	87.5	25.7	21
	BII	62.6	11.6	21
4	long	64.6	8.3	14
	BI	102.4	16.3	14
	BII	85.1	13.3	14
	BIII	72.1	19.4	14
5	long	74.4	10.8	22
	BI	104.7	21.0	22
	BII	92.8	12.7	22
	BIII	90.5	10.6	22
6	long	78.1	6.2	13
	BI	135.2	31.5	13
	BII	96.8	14.2	13

ESPECIES DEL GENERO *IHLEA*

Hasta el año 1971 este género comprendía sólo dos especies: *I. punctata* e *I. magalhanica*. En dicho año, Foxtton rehabilitó *I. racovitzai* (van Beneden, 1913) considerada unánimemente en la literatura como sinónimo de *I. magalhanica*.

Estas dos últimas especies tienen una gran semejanza morfológica y, en ambas, las estructuras corporales no están sostenidas por una túnica firme, de modo que el hallazgo de ejemplares con los músculos destruidos es una regla más que una excepción.

Foxtton (1971) mostró que las semejanzas en la disposición de los músculos del cuerpo eran aún mayores que las que supuso van Beneden (1913), pero encontró algunos detalles diferenciales en la musculatura del oozooide que incluyen el número de fibras por banda muscular. También difieren en su distribución geográfica.

Foxtton (loc.cit.) mencionó que el estado de preservación de los ejemplares de que dispuso no le permitió una observación muy detallada, de modo que no consideró características relativas a las estructuras reproductivas. Nuestro objetivo fue describir estas estructuras con el fin de demostrar que pueden ser utilizadas para caracterizar a las especies.

***IHLEA MAGALHANICA* (Apstein, 1894).**

Esta especie es criófila y se extiende desde la convergencia subtropical hasta la convergencia antártica. Se la encuentra en el Atlántico sur entre los 34° a 44° S (Esnaol, 1981), en el área Australia - Nueva Zelandia de 30° a 49° S (Soest, 1975), Fagetti (1959) la ha citado a la altura de Valparaíso (Chile).

Las estaciones en las que se obtuvieron los ejemplares para este estudio se indican en la Fig. 8.

ASPECTOS MORFOLOGICOS

Oozoides

Los embriones recién liberados de *I. magalhanica* presentan el eleoblasto extremadamente desarrollado, que disminuye de tamaño a medida que el oozooide crece. En embriones jóvenes (con eleoblasto aún grande) se observa que el estolón no solamente ha comenzado la estrobilación que originará las yemas sino que aparece en el exterior a través del túnel en la túnica. La abertura de salida está localizada ventral e inmediatamente por delante del "núcleo". El estolón continúa creciendo en el exterior sin estar cubierto por la túnica (Fig. 21).

El reordenamiento de las yemas también se produce en el exterior (a diferencia, como veremos, de lo que ocurre con *I. racovitzai*).

El tamaño y el grado de madurez de los blastozoides aumenta desde el extremo proximal al distal del estolón. Aunque los ejemplares con un estolón bien desarrollado fueron muy escasos, es evidente que el crecimiento es continuo, sin formación de bloques. Debido a este patrón de crecimiento es imposible hacer una estimación del número de brotes que pueden formarse a semejanza de lo realizado en *Iasis zonaria*.

Blastozoides

El ovario se localiza en la región dorsolateral derecha del cuerpo. Se extiende desde aproximadamente el borde posterior del músculo cuatro (MIV) hasta la región posterior del "núcleo" (Fig. 22).

En el ovario se observaron hasta 12 folículos conectados a un receptáculo seminal y un oviducto. Cada folículo está formado por un oocito rodeado por una única capa de células foliculares encontrándose unido al ovario mediante un pedúnculo posterior.

El oocito fecundado y las células foliculares sufren una serie de cambios originándose un saco uterino. Hemos observado de 8 a 12 sacos uterinos, asociados al oviducto extendido (Fig. 23 A y B).

A medida que progresa el desarrollo se produce un plegamiento y acortamiento del oviducto que adquiere forma de herradura, disponiéndose los sacos uterinos en la porción dorsal de la herradura (Figs 24 y 25 A y B). Un acortamiento del oviducto y pedicelos foliculares también fue observado por Korotneff (1894) en *Iasis zonaria*.

Posteriormente el oviducto aumenta su plegamiento, los sacos uterinos se mantienen en posición dorsal y se produce un engrosamiento de los extremos de la herradura (Figs. 26 y 27A y B).

A medida que se engrosan los extremos se advierte una degradación progresiva de los sacos uterinos dorsales (Fig. 28) hasta que estos desaparecen quedando solamente los engrosamientos laterales que ya son muy pronunciados (Fig. 29).

A partir de estos extremos engrosados comienza a perfilarse el desarrollo de un embrión unido a una placenta en cada uno de ellos. Ambas placentas están relacionadas entre si y unidas al progenitor por una única conexión a diferencia de lo que ocurre en otras especies en que cada placenta se une independientemente. En este estado la figura formada por ambos embriones en desarrollo tiene la apariencia de un reloj de arena (Fig. 30 A y B).

Cada embrión continúa su crecimiento unido a su placenta hasta que el desarrollo se ha completado (Figs. 31 y 32 A y B)

En el caso del estadio representado en la figura 30 un corte longitudinal delgado nos permite observar regiones coincidentes con las descritas para *Cyclosalpa pinnata* (Brien, 1928). Es posible distinguir los repliegues incubatrices, el ectoblasto, la faringe, el techo placentario, la placenta, el botón placentario, la cavidad y murallas placentarias así también como gran número de linfocitos en todo el embrión en desarrollo (Fig. 33)

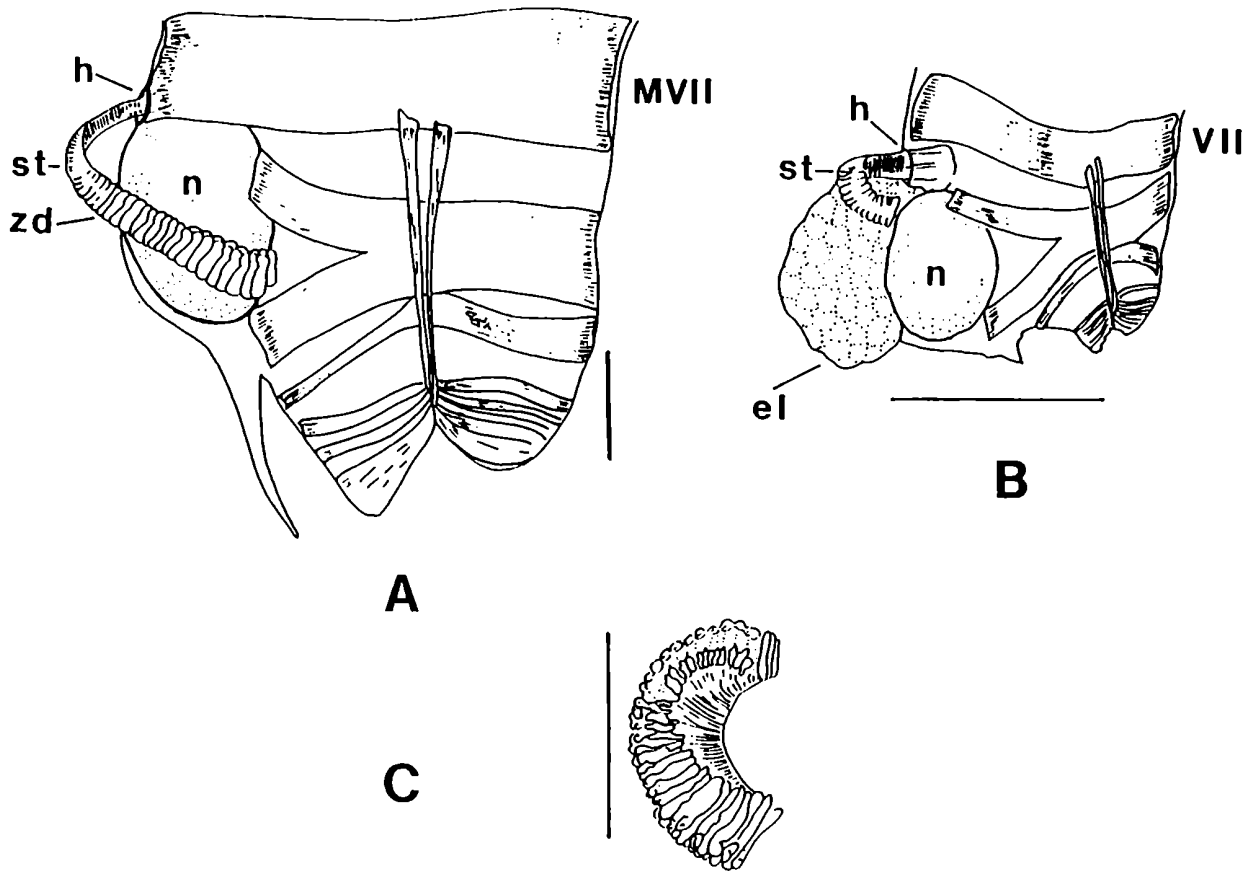


Fig 21 *Ihlea magalhanica*. **A**: extremo posterior de un joven oozoide. **B**: Vista lateral izquierda del extremo posterior de un oozoide con estolón prolífico. **el**: eleoblasto, **h**: orificio de salida en la túnica, **n**: "núcleo", **st**: estolón, **z**: "zona de despliegue", **VII**: músculo siete. Escala: 2mm
C: Detalle de la zona de despliegue. Escala: 1 mm

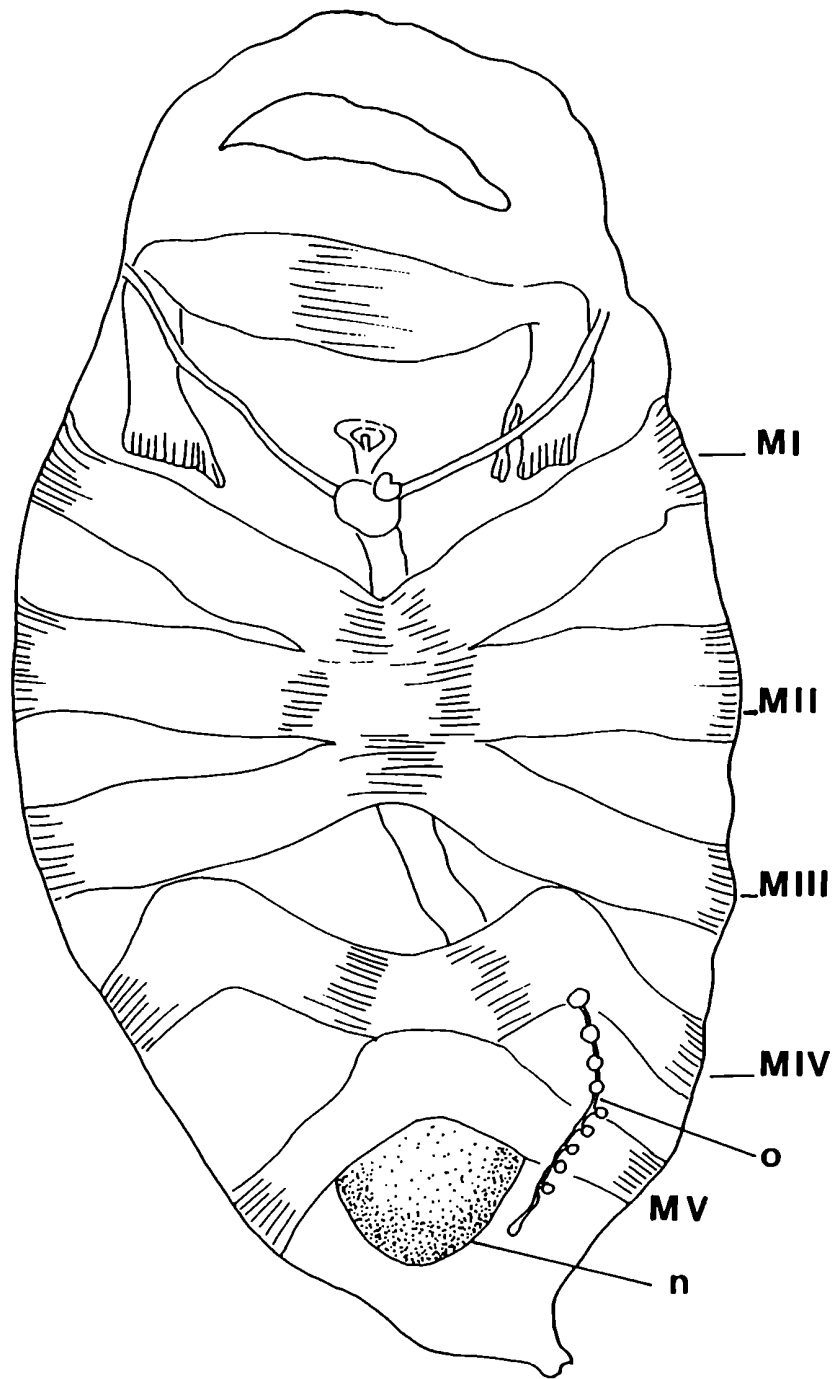


Fig. 22 Blastozoide de *Ihlea magalhanica* en vista dorsal. MI, MII, MII, MIV, MV: músculos uno, dos, tres, cuatro y cinco, n: núcleo digestivo, o: ovario.

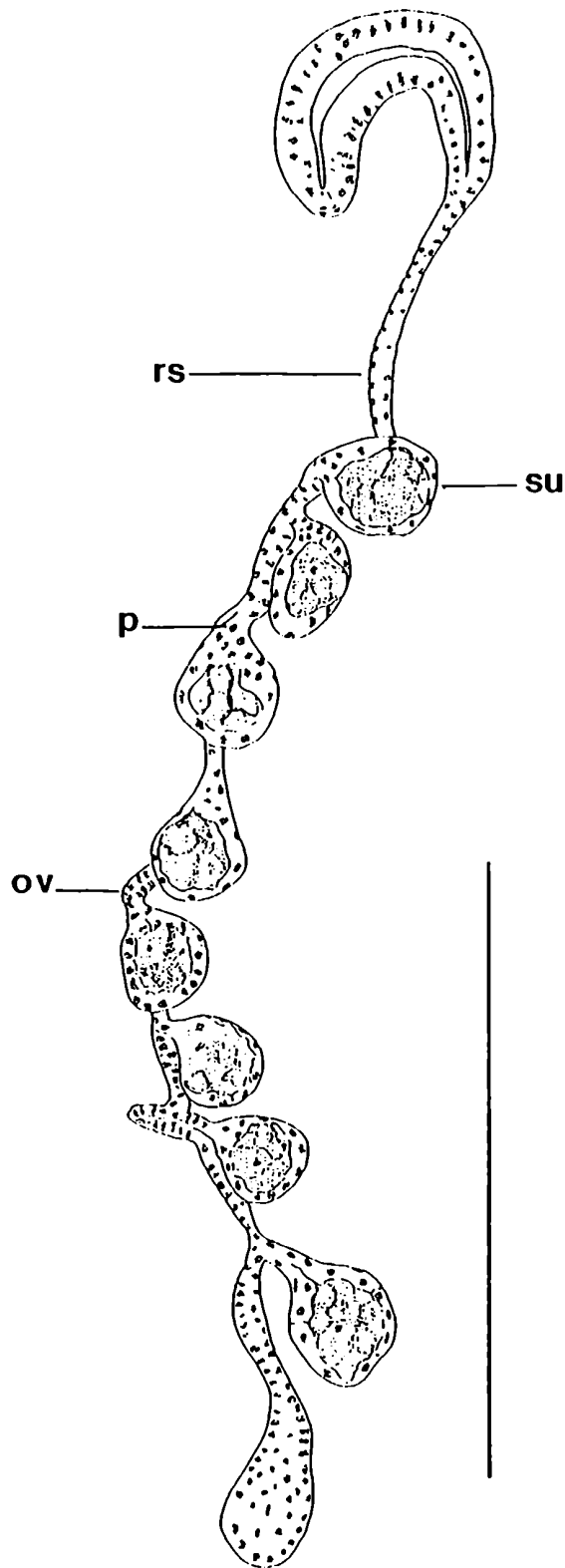


Fig. 23 A. Ovario de *Ihlea magalhanica*. **ov**: oviducto, **p**: pedicelos de unión, **su**: sacos uterinos, **rs**: receptáculo seminal. Escala 0,5 mm



Fig. 23. B. Fotografía del Ovario de *Ihlea magalhanica* en el que se observan 7 sacos uterinos. Coloración: carmín borácico.

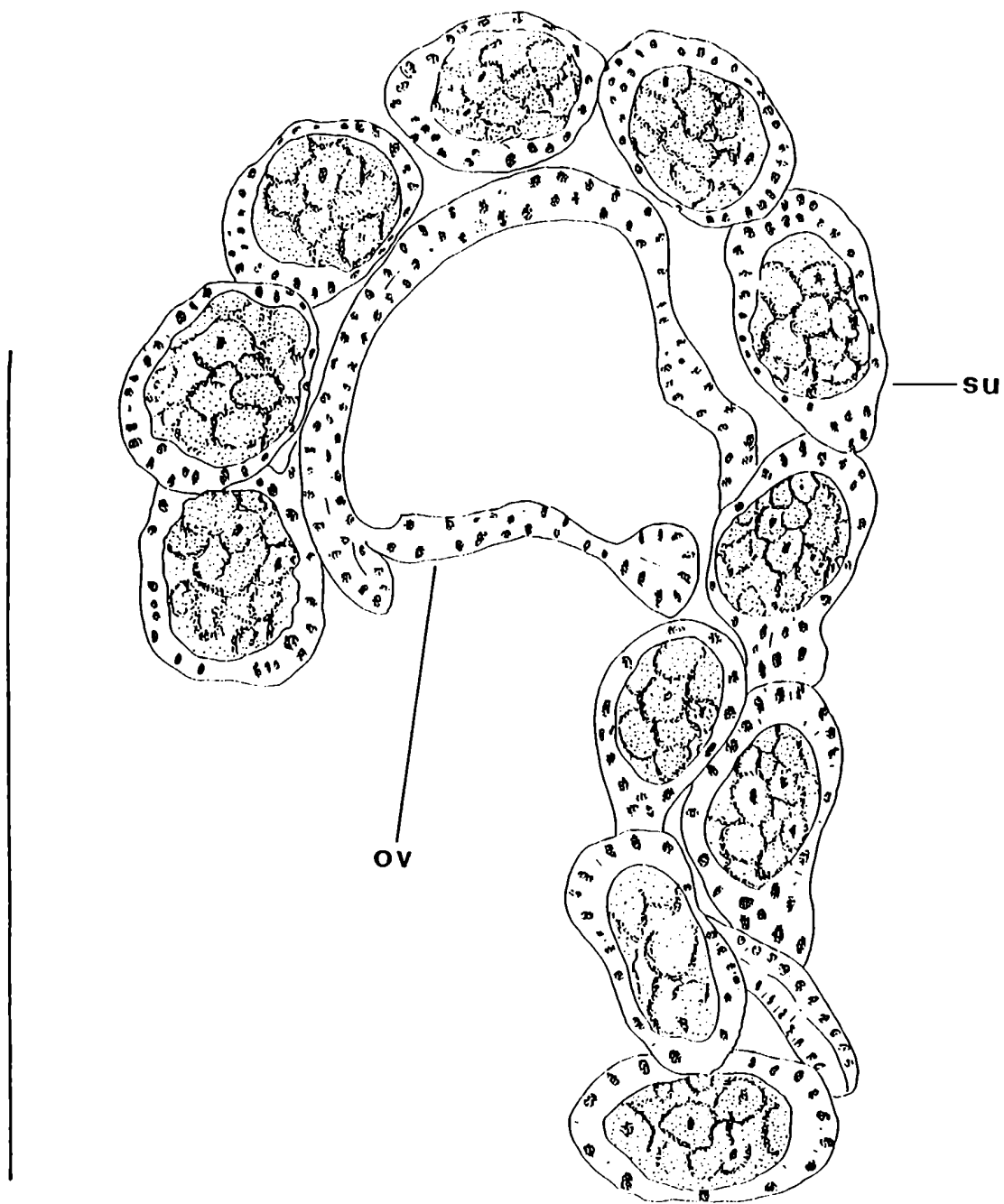


Fig. 24 Ovario de *Ihlea magalhanica*. **ov**: oviducto plegándose, **su**: sacos uterinos en desarrollo. Escala 0,5 mm

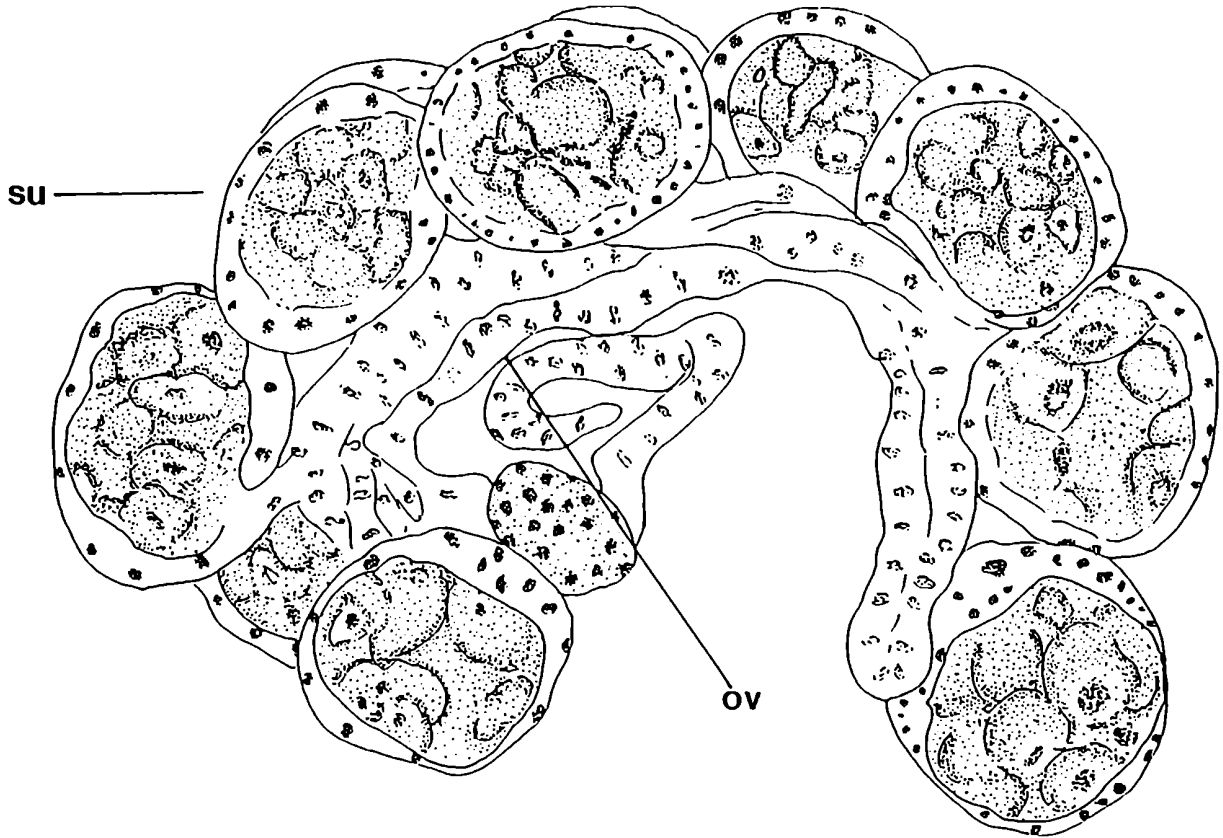


Fig. 25 A. Etapas de plegamiento del ovario de *Ihlea magalhanica* : forma de herradura. **ov**: oviducto plegado, **su**: sacos uterinos dispuestos dorsalmente al oviducto. Escala: 0,5 mm

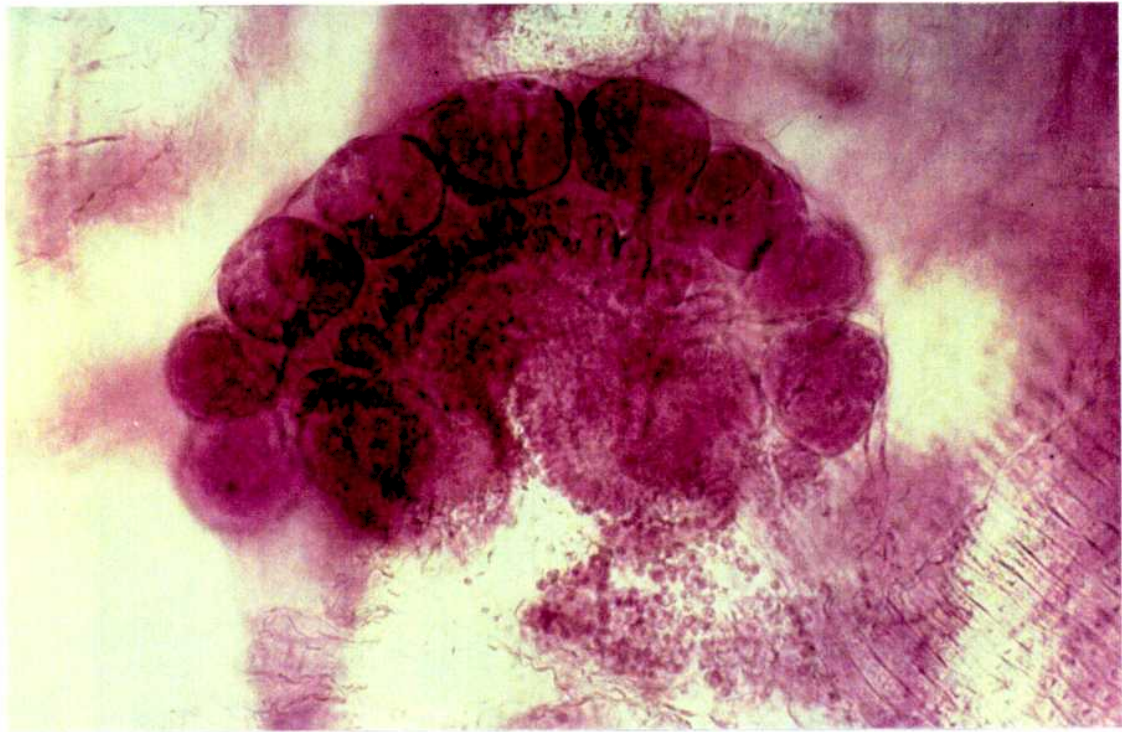


Fig. 25 B. *Ihlea magalhanica*. Fotografía del oviducto plegado en forma de herradura con los sacos uterinos dispuestos dorsalmente. Coloración: carmín borácico.

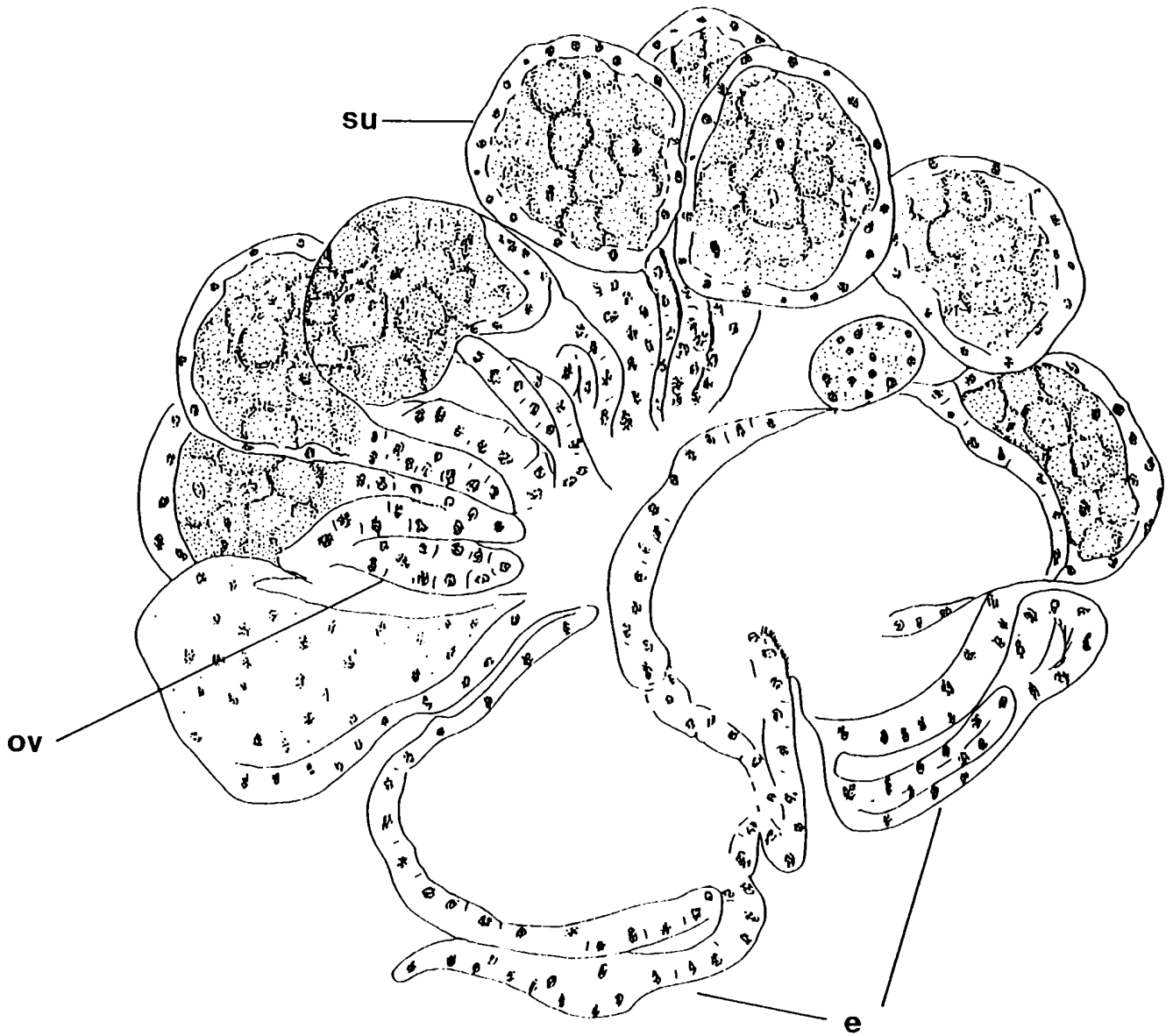


Fig. 26. Ovario plegado de *Ihlea maghalanica*. e: extremos engrosados, ov: oviducto plegado, su: sacos uterinos dispuestos dorsalmente al oviducto. Escala 0,5 mm.

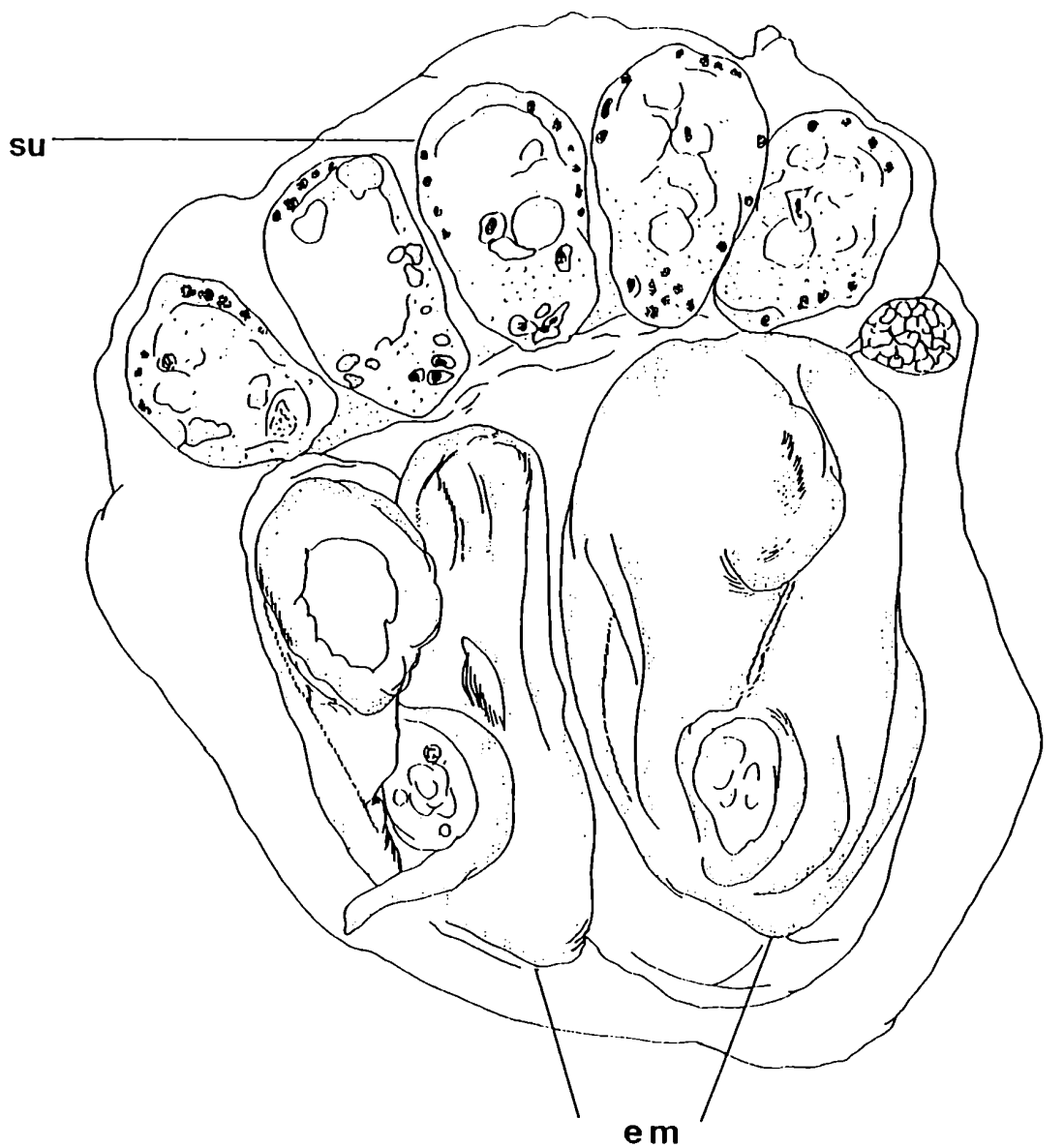


Fig. 27 A *Ihlea magalhanica*. e: extremos laterales engrosados del oviducto donde comienzan a desarrollarse los embriones, su: sacos uterinos en posición dorsal. Escala: 0,5 mm



Fig. 27 B. *Ihlea magalhanica*. Fotografía de la etapa de desarrollo con los extremos laterales engrosados del oviducto y los sacos uterinos dorsales. Coloración: carmín borácico.

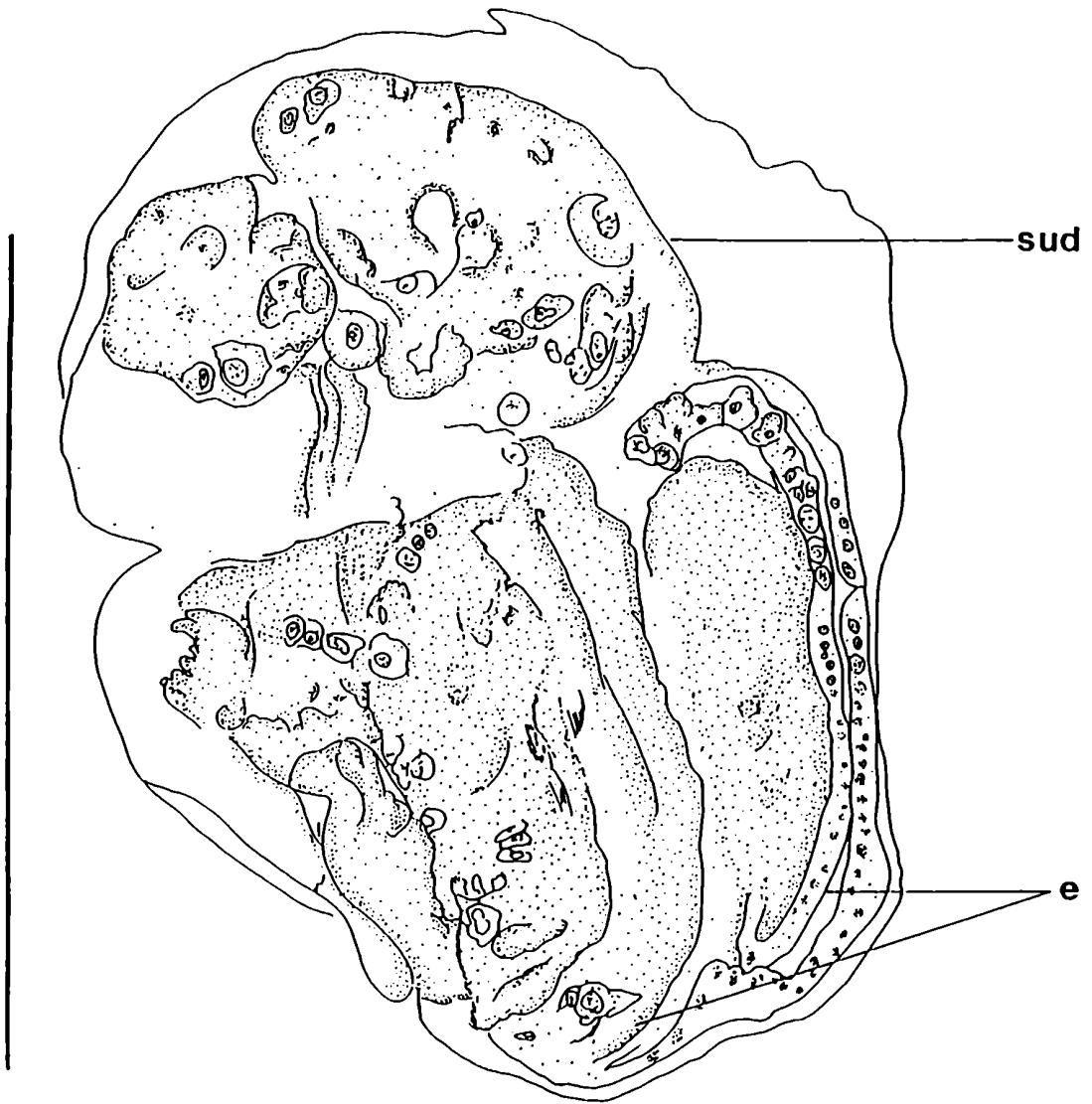


Fig 28. Estadio posterior de desarrollo del oozoide de *Ihlea magalhanica*.
e: extremos laterales muy engrosados, **sud:** sacos uterinos en proceso de degradación.
Escala 0,5 mm

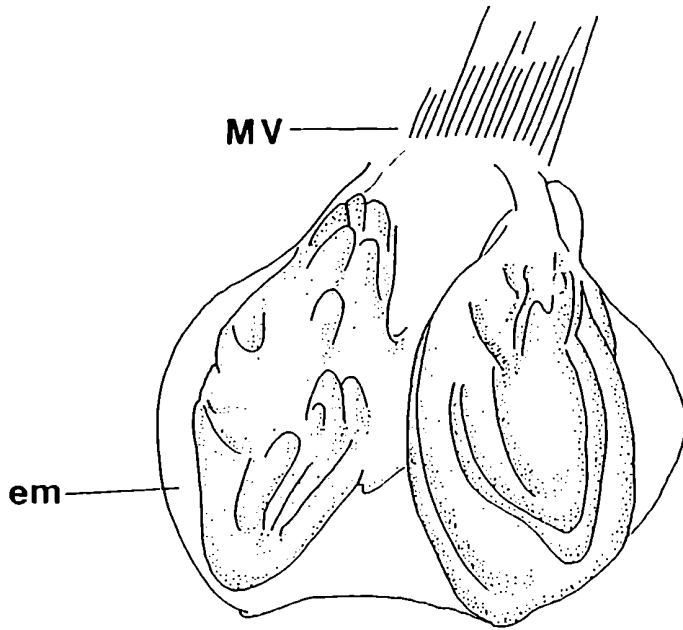


Fig. 29 Estadio del desarrollo embrionario de *Ihlea magalhanica*. en el que han desaparecido los sacos uterinos. **em**: embrión en desarrollo, **MV**: músculo cinco. Escala 0,5 mm

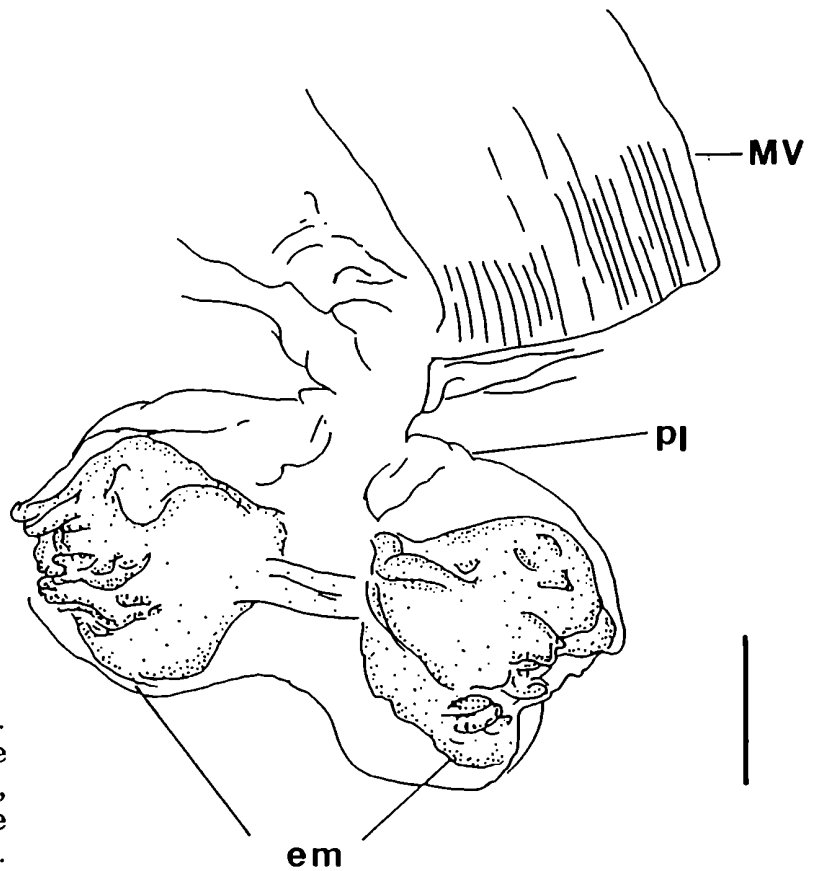


Fig. 30 A *Ihlea magalhanica*. Estadio de desarrollo en el que se distinguen los embriones (**em**), unidos al blastozooide madre mediante la placenta (**pl**). **MV**: músculo cinco. Escala 0,5 mm

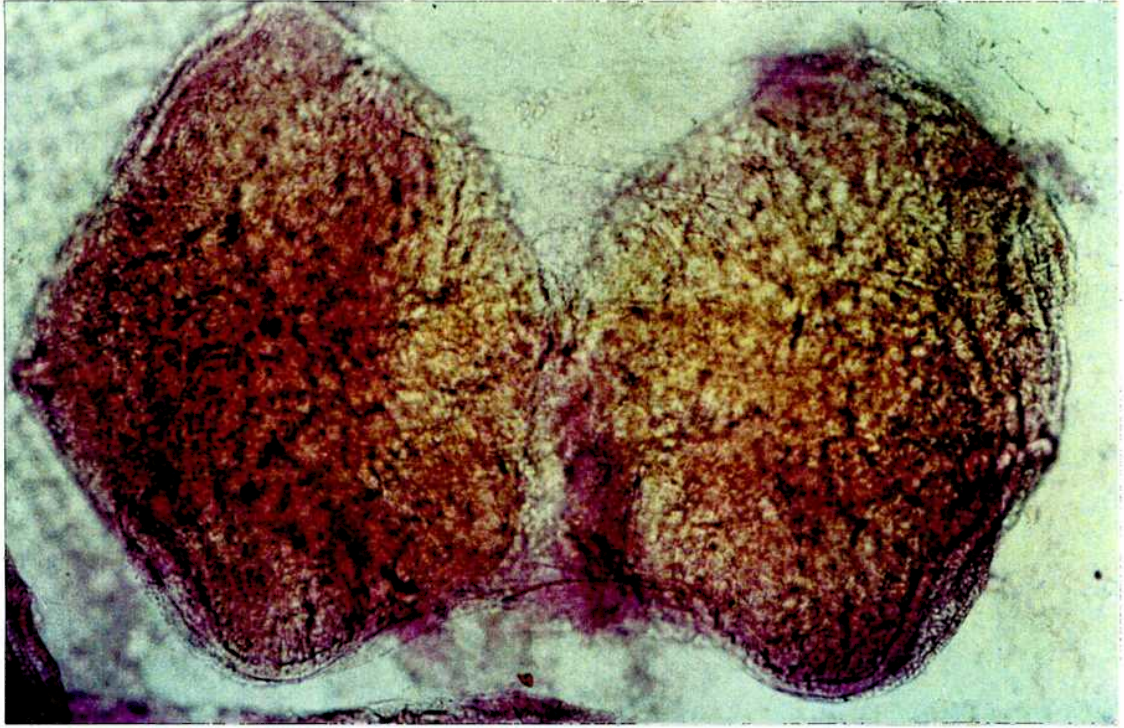


Fig. 30. B. *Ihlea magalhanica*. Fotografía del estadio de desarrollo en el que se distinguen los dos embriones ("reloj de arena"). Coloración: carmín borácico.

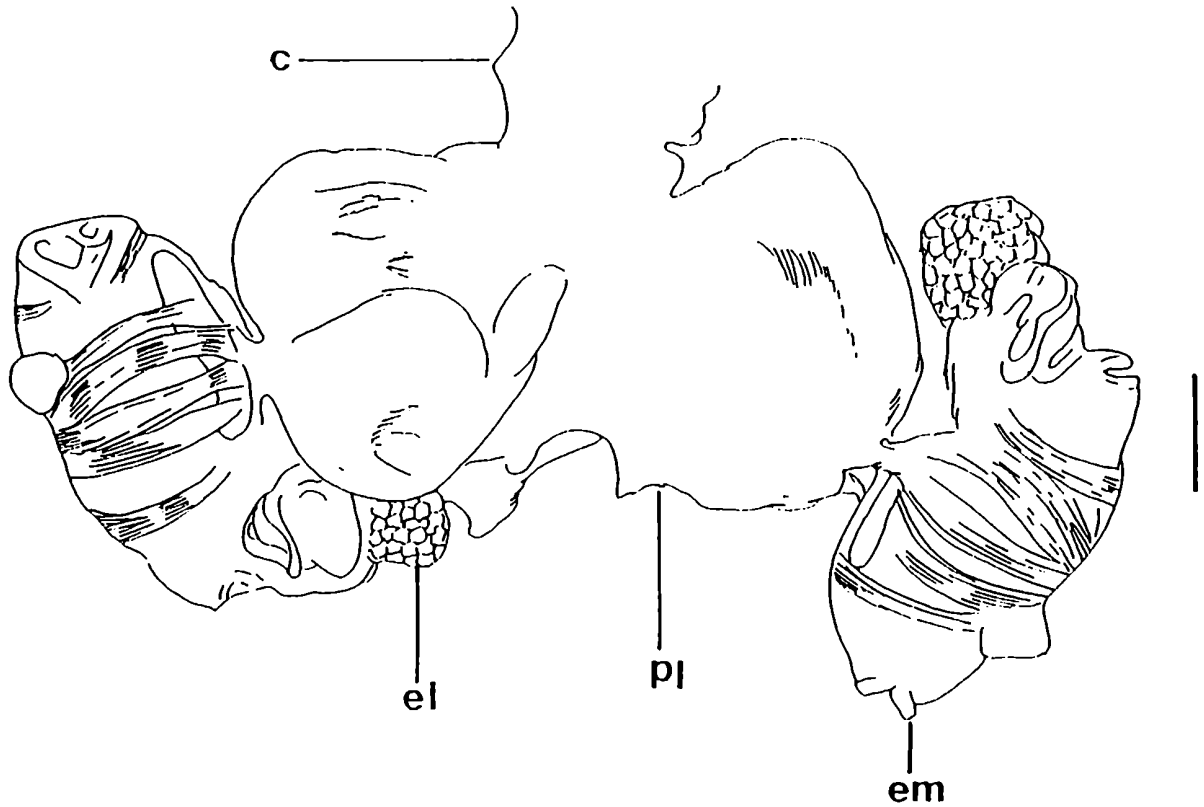


Fig. 31 Embriones de *Ihlea magalhanica* en desarrollo: **em**: embrión, **c**: conexión única de las placentas al blastozooide madre, **el**: eleoblasto pequeño, **pl**: placentas individuales. Escala: 0,5 mm

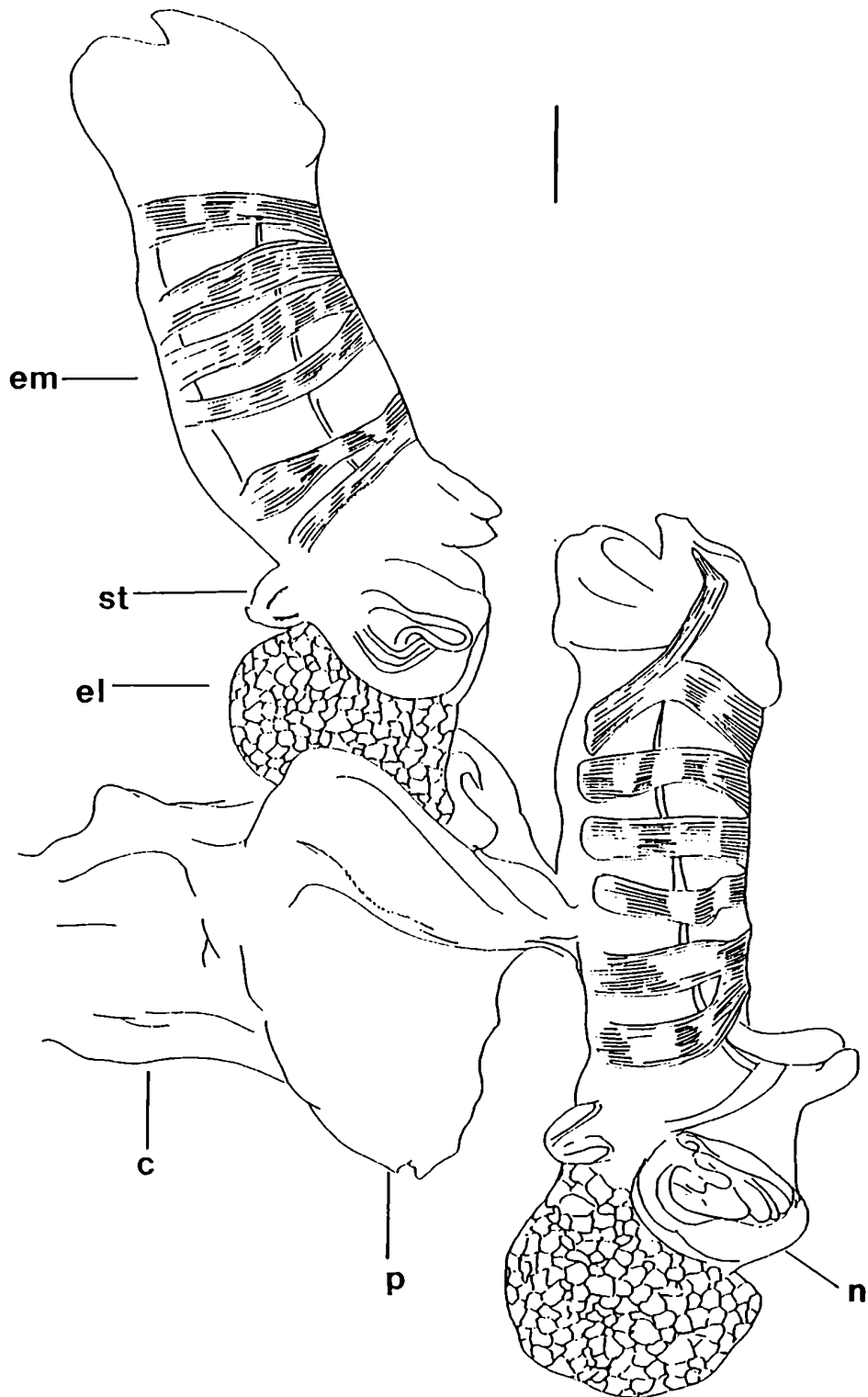


Fig. 32 A *Ihlea magalhanica*. Embriones completamente desarrollados. Nótese el gran tamaño del eleoblasto (el), el menor tamaño de las placentas individuales (pl) con respecto al embrión totalmente desarrollado (em). c: conexión única de las placentas al progenitor, n: núcleo digestivo del embrión, st: esbozo del estolón . Escala: 0,5 mm

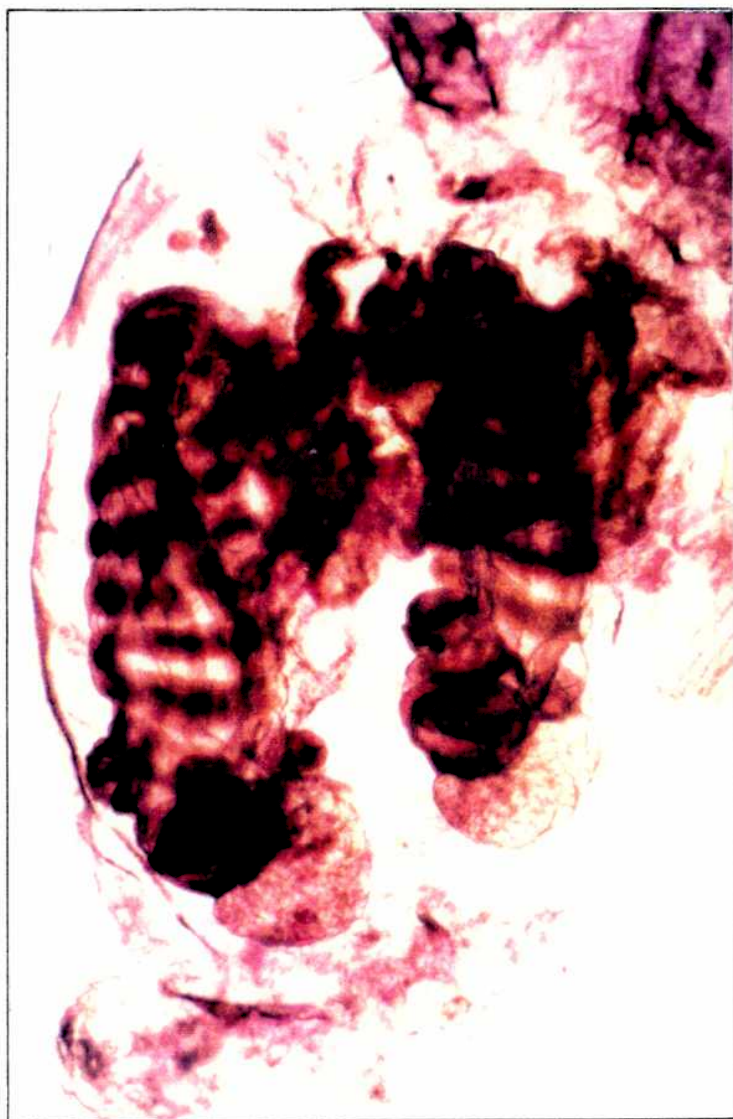


Fig. 32. B. Fotografía de dos embriones completamente desarrollados de *Ihlea magalhanica*. Coloración: carmín borácico.

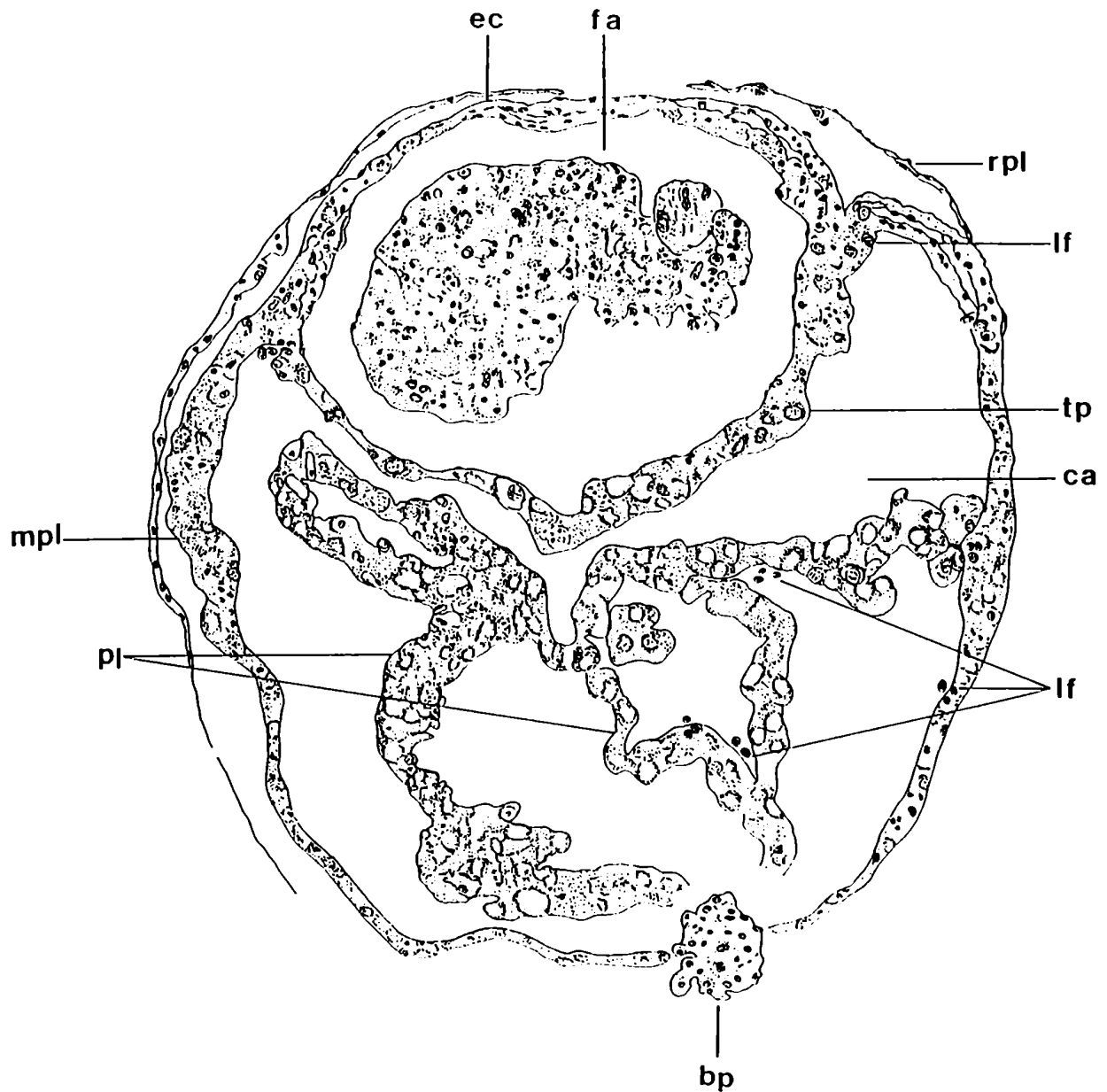


Fig. 33 *Ihlea magalhanica*. Corte transversal correspondiente al estadio de la Fig. 30. **bp**: botón placentario, **ca**: cavidad placentaria, **ec**: ectodermo, **fa**: faringe, **mpl**: murallas placentarias, **lf**: linfocitos, **pl**: placenta, **rpl**: repliegue incubatriz, **tp**: techo placentario.

***IHLEA RACOVITZAI* van Beneden 1913**

Su distribución está restringida a aguas al sur de la Convergencia Antártica, entre ésta y el hielo continental (Foxton, 1966).

Las estaciones de las que se obtuvieron los ejemplares para este estudio se indican en la Fig.9.

ASPECTOS MORFOLOGICOS

Oozoides

El estolón se localiza entre el extremo posterior del endostilo y la región anterior del "núcleo", crece siempre ventralmente y está cubierto por la túnica.

Durante su desarrollo se tuerce hacia la derecha y luego gira hacia la izquierda y hacia adelante. En este estadio las yemas se reordenan de una hilera simple a una doble. Luego del punto de reordenamiento, el estolón gira y dirige su trayectoria hacia el extremo posterior del cuerpo, (siempre dentro de la túnica) y sale al exterior por una abertura que se localiza a la izquierda y detrás del "núcleo" (Fig. 34).

El tamaño y el grado de madurez de los blastozoides aumenta continuamente desde el extremo proximal al distal del estolón, sin formación de bloques. El extremo distal, de aspecto redondeado, a partir del cual presumiblemente se han liberado blastozoides, no presenta signos de yemas abortivas que podrían indicar la existencia de pieza intermedia.

Se han encontrado oozoides jóvenes que presentaban eleoblasto en los que el estolón muestra sólo algunos signos de segmentación, encontrándose a lo sumo una hilera de yemas que se extienden hacia la región medio ventral anterior al "núcleo". Esto indicaría que la segmentación comienza más tardíamente que en *I. magalhanica*.

Al igual que en la especie antes mencionada es imposible hacer una estimación sobre el número de brotes producido.

Blastozoides

El ovario se ubica en la misma región que en *Ihlea magalhanica* extendiéndose desde la región posterior del MIV, pero sin alcanzar la zona posterior del "núcleo".

En este caso sólo se observan 2 folículos desde el comienzo del desarrollo unidos a un receptáculo seminal y un oviducto. (Fig. 35).

En un estadio posterior se produce un plegamiento del oviducto al igual que en *Ihlea magalhanica*, quedando los dos sacos uterinos dorsales (Fig. 36).

Los últimos estadios observados son similares a los de *Ihlea magalhanica*.

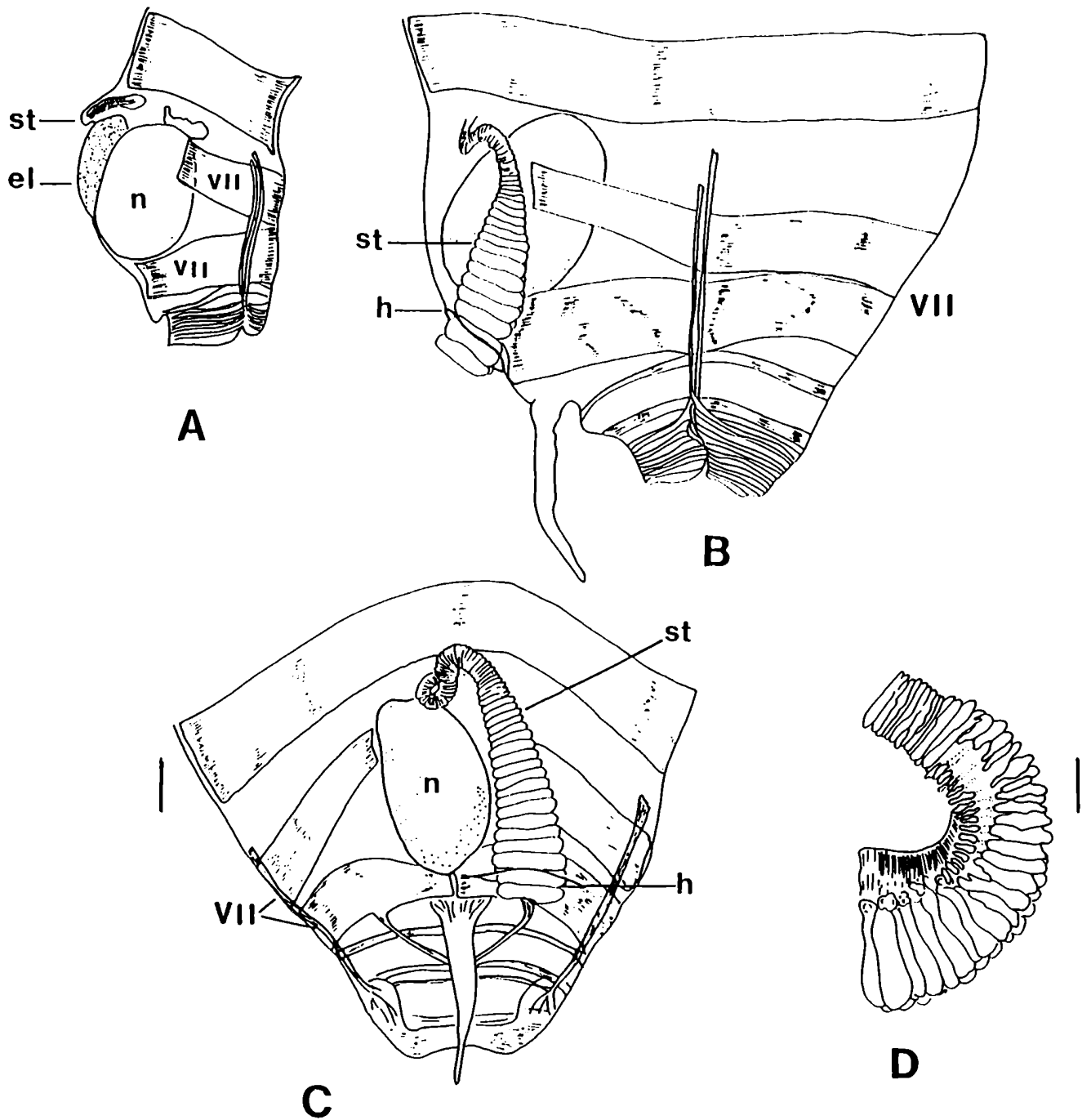


Fig. 34. *Ihlea racovitzai*. Detalle de la región posterior del cuerpo del oozooide. **A:** embrión. **B:** Adulto en vista lateral izquierda y **C:** vista ventral. **el:** cleblasto, **h:** orificio de salida del estolón, **n:** "núcleo", **st:** estolón, **VII:** músculo siete, **z:** zona de despliegue. Escala 2 mm
D: Detalle de la zona de despliegue. Escala: 1mm

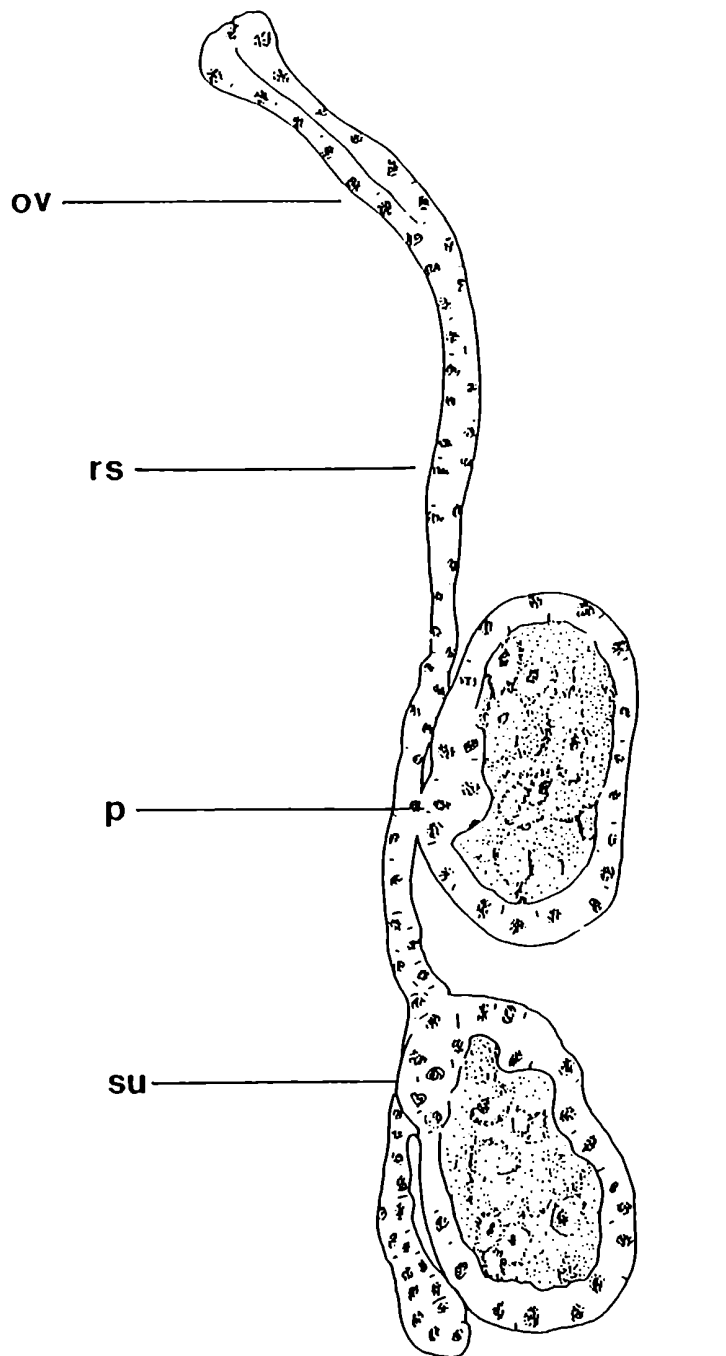


Fig. 35 Ovario de *Ihlea racovitzai* **ov**: oviducto, **p**: pedicelo de unión, **su**: saco uterino, **rs** receptáculo seminal. Escala: 0.5 mm

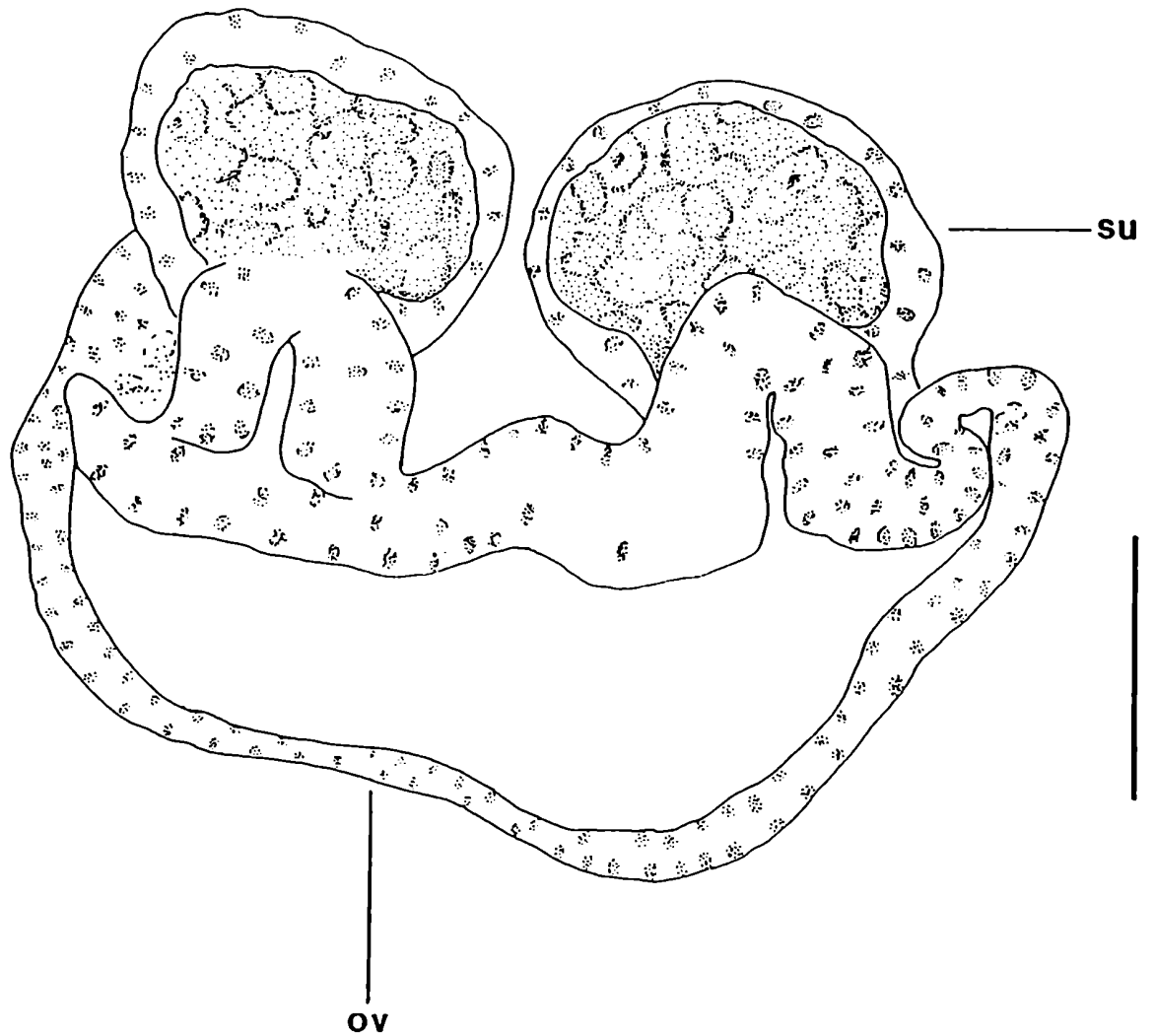


Fig. 36 *Ihlea racovitzai*. o: oviducto plegado, su: sacos uterinos dorsales al oviducto. Escala: 0.5 mm

***IHLEA PUNCTATA* (Forskål, 1775)**

Es una especie poco frecuente pero con amplia distribución en aguas templadas y tropicales de los océanos Atlántico, Indico y Pacífico (Soest, 1975). Es fácilmente diferenciable de las anteriores por la disposición de los músculos del cuerpo.

Se dispuso sólo de 1 oozooide y 2 blastozoides en buenas condiciones provenientes del Océano Pacífico ecuatorial.

ASPECTOS MORFOLOGICOS

Oozooides

Apstein (1894) indica que "... el estolón enrollado en espiral comienza por delante del canal intestinal y hacia la izquierda de la faringe, se curva hacia la izquierda rodeando al núcleo y por detrás y hacia adelante del lado derecho del núcleo y así continúa...".

En nuestras observaciones, sin embargo, hemos hallado que el estolón crece sin enrollarse alrededor del núcleo. Está cubierto por la túnica sólo en la región más proximal, ya que puede observarse que la zona de reordenamiento se encuentra fuera del cuerpo del oozooide a semejanza de lo que ocurre en *I. magalhanica* (Fig. 37).

Quizá lo expresado por Apstein sea producto de una generalización de lo observado en otras especies de sálpidos y no el resultado de una observación particular en *I.punctata*.

La salida del estolón se localiza en la región ventral, anterior al núcleo.

Blastozooides

En los dos ejemplares estudiados se observó la presencia de un solo embrión en estado de desarrollo avanzado. Esto coincide con Apstein (loc.cit) que menciona sólo un embrión (Fig. 38).

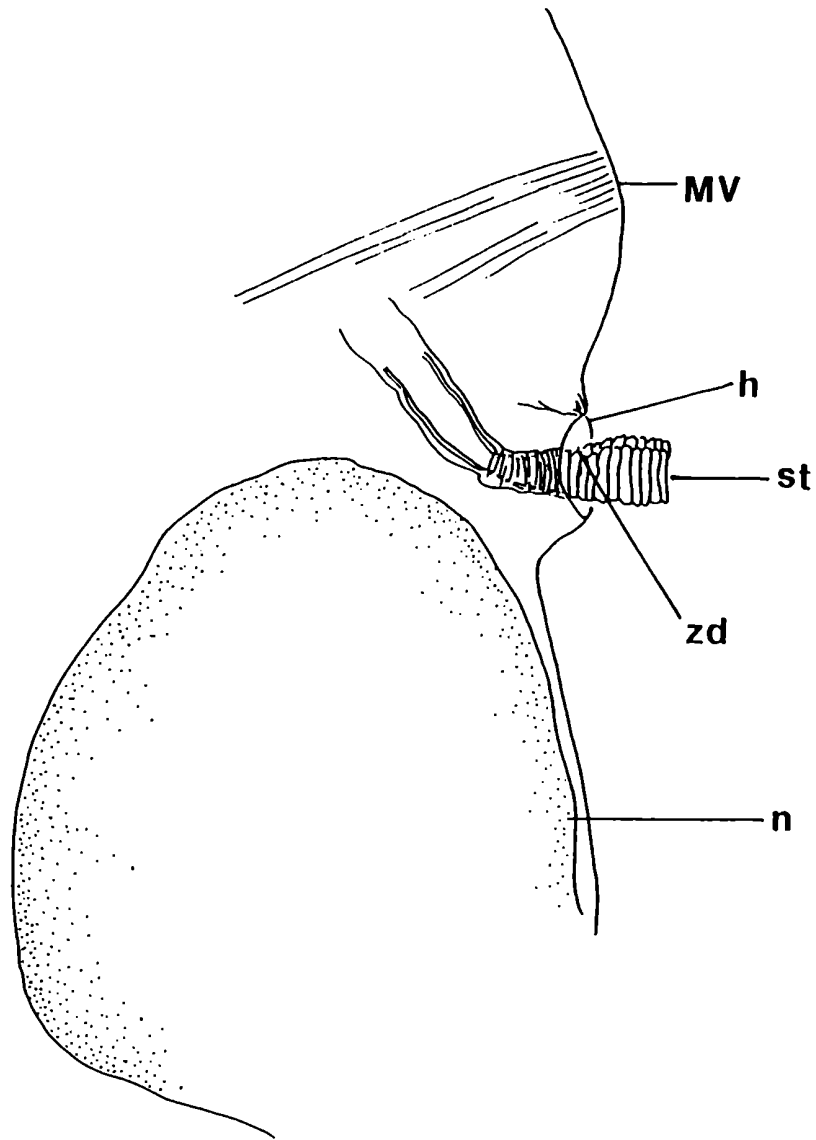


Fig. 37 Extremo posterior del oozoide de *Iulea punctata*. **MV**: músculo cinco, **n**: núcleo, **st**: estolón en crecimiento, **h**: abertura del túnel en la túnica. Escala: 2 mm.

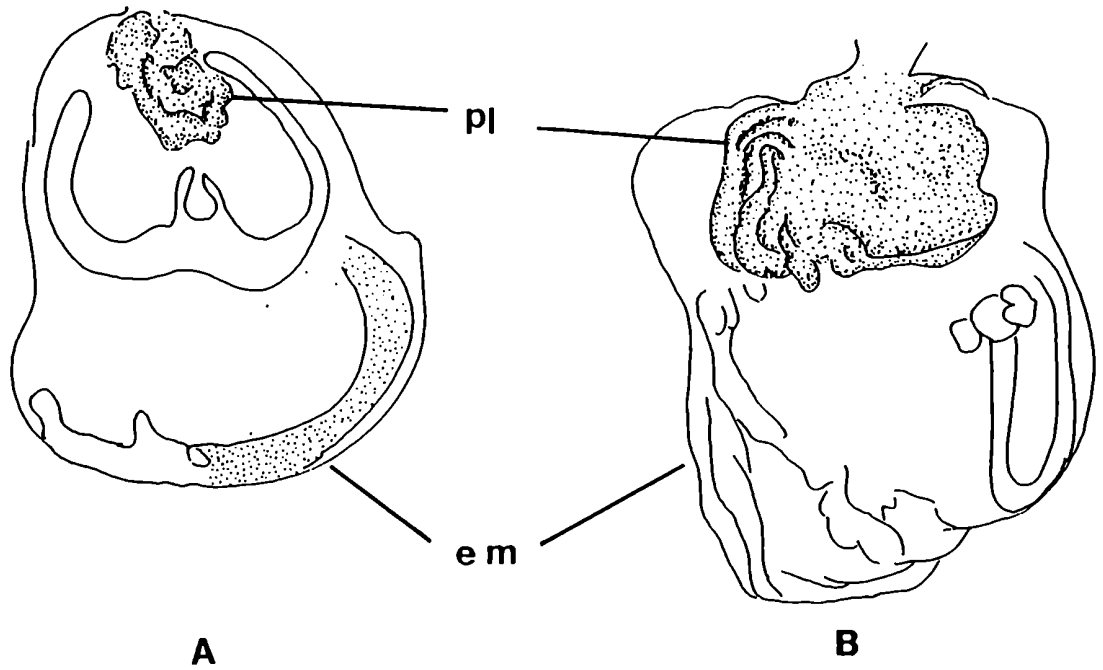


Fig. 38 A y B Estadíos sucesivos de desarrollo del embrión de *Ihlea punctata*.

COMPARACION ENTRE LAS ESPECIES DE *IHLEA*.

Se presenta a continuación un cuadro resumen en el que se muestra que las características consideradas permiten separar a las especies de diferenciación problemática (*I. magalhanica* e *I. racovitzai*).

Oozoides

	<i>I. magalhanica</i>	<i>I. racovitzai</i>	<i>I. punctata</i>
Zona de despliegue	fuera del cuerpo	dentro del cuerpo	fuera del cuerpo
Salida del estolón	ventral y central, delante del núcleo	ventral e izquierda, detrás del núcleo	ventral y central, delante del núcleo
Inicio de la segmentación	muy marcada en embriones. jóvenes	apenas visible en embriones. jóvenes	sin datos
Modo de crecimiento	continuo	continuo	continuo

Blastozoides

	<i>I. magalhanica</i>	<i>I. racovitzai</i>	<i>I. punctata</i>
Nº de folículos	8 - 12	2	sin datos
Nº embriones desarrollados	2	2	1

ESPECIES DEL GENERO *THALIA*

Hasta el año 1973 en que Soest hace una revisión del género *Thalia* éste comprendía, para la mayoría de los autores, sólo dos especies fácilmente identificables por la disposición de la musculatura del cuerpo: *T. longicauda* (Quoy y Gaimard, 1824) y *T. democratica* (Forskål, 1775) y una variedad, *T. democratica var. orientalis* Tokioka, 1937. En la literatura aparecían citadas también distintas subespecies: *T. democratica democratica*, *T. democratica intermedia*, *T. democratica orientalis*, *T. democratica orientalis var. echinata*, etc.

Soest (loc.cit.), basándose sobre el número de fibras musculares, el aspecto liso o espinoso de la túnica, la disposición de las espinas, el tipo de palpos, etc. concluye que son tres taxones diferentes los que están involucrados en dichas subespecies: *T. democratica* (Forskål, 1775), *T. orientalis* (Tokioka, 1937) y *T. rhomboides* (Quoy y Gaimard, 1824) y describe además dos nuevas especies: *T. cicar* Soest 1973 y *T. sibogae* Soest 1973.

Braconnot (1973) desconoció esta revisión considerando que las diferencias observadas serían de orden intraespecífico.

Dauby y Godeaux (1987) calcularon distancias taxonómicas como distancias euclidianas en el plano multidimensional de las variables utilizando las mismas características consideradas por Soest y ratificó las especies de este autor.

El presente estudio de los aspectos reproductivos nos permite contribuir a la dilucidación de este problema incorporando otras variables: se utilizaron características del estolón tales como su longitud y el número de brotes presentes en cada bloque.

Se consideraron las especies (según Soest, 1973): *T. cicar*, *T. democratica*, *T. orientalis*, *T. rhomboides* y *T. sibogae*.

Las estaciones de las que se obtuvieron los ejemplares para este estudio se indican en las Figs. 10, 11 y 12.

ASPECTOS MORFOLOGICOS

Oozoides

La disposición del estolón es semejante en sus aspectos fundamentales en todas las especies de *Thalia*. La presente descripción corresponde a *T. sibogae*, una de las especies menos conocida del grupo. Esta es, sin duda, la de distribución más restringida: Indo-Pacífico. Fue descrita por Soest (1973) a partir de una muestra muy rica de la localidad tipo (05°N-120°E) y un ejemplar capturado en el archipiélago de Filipinas por la Expedición Albatross (1908). Aparte de este material, la única cita posterior es nuestra (Esnal et al, 1993).

En los ejemplares más jóvenes se observa una acumulación de células en la línea media ventral en la región situada entre la parte posterior del endostilo y la anterior al "núcleo" (Fig. 39). Estas células proliferan originando un tubo, el estolón, que se extiende hacia la derecha y enrosca alrededor del "núcleo" estrobilándose (Fig. 40 A, B y C).

El estolón totalmente desarrollado presenta dos bloques a partir de la zona de reordenamiento, al igual que las especies del género *Salpa* (Foxton, 1966).

Entre el bloque proximal y el distal no se observa la región denominada "pieza intermedia".

Cuando el bloque distal está listo para ser liberado se desprende y sale por el túnel en la región medio ventral. El túnel parece formarse con bastante antelación a la salida del bloque. En las figuras 40 A y B puede observarse que la zona punteada (degradada, que originará el túnel) se encuentra por delante del estolón en desarrollo.

No se encontraron ejemplares con clara evidencia de cicatriz. En la mayoría de los que poseían dos bloques en desarrollo el último bloque estaba saliendo al exterior o

muy próximo a salir. Por tal motivo sólo es posible asegurar que se forman al menos dos bloques de blastozoides.

Dado que no son evidentes diferencias morfológicas gruesas en la disposición del estolón entre los componentes de este grupo de especies, se estudió si había diferencias en cuanto al número de brotes y en la longitud del estolón.

En la Tabla VII se muestran los resultados del estudio de correlaciones entre las variables consideradas. Se indican los coeficientes de correlación, tamaño de la muestra (entre paréntesis) y nivel de significación de cada coeficiente.

Se observan tres correlaciones esperables dadas la relación entre las variables: F.tot (Número total de fibras musculares) y MIII (número de fibras del músculo III) y longitud del estolón (LST) con el número de brotes en BI (Bloque uno) y BII (Bloque dos).

Además se encuentra correlacionada la longitud total (LT) con la longitud del estolón (LST). Como consecuencia de la correlación de BI y BII con LST y de LST con LT también se encuentra correlacionado el número de brotes en BI y BII con la LT. Por lo tanto, al igual que lo encontrado en *Iasis zonaria* el número de brotes por bloque parece ser un buen indicador de la velocidad de crecimiento del oozooide.

Aparece una correlación más ligera y negativa entre BII y número de fibras.

Tanto la LST como la LT están correlacionadas con las especies consideradas, por lo cual se procedió a estudiar esta relación mediante otra técnica.

Se estudió el nivel de significación de las diferencias entre las medias de las distintas variables mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. La elección de una prueba no paramétrica se debió a que los datos no tenían distribución normal.

Los resultados presentados en la Tabla VIII muestran que todas las variables, salvo el número de brotes en BI (en que la significación es mucho menor), separan adecuadamente las cinco especies consideradas.

Blastozooides

En todas las especies se forma un sólo embrión por blastozooides cuyo desarrollo se ajusta al descrito por Brooks (1893), Brien (1928) y Berrill (1950) para *T. democratica*.

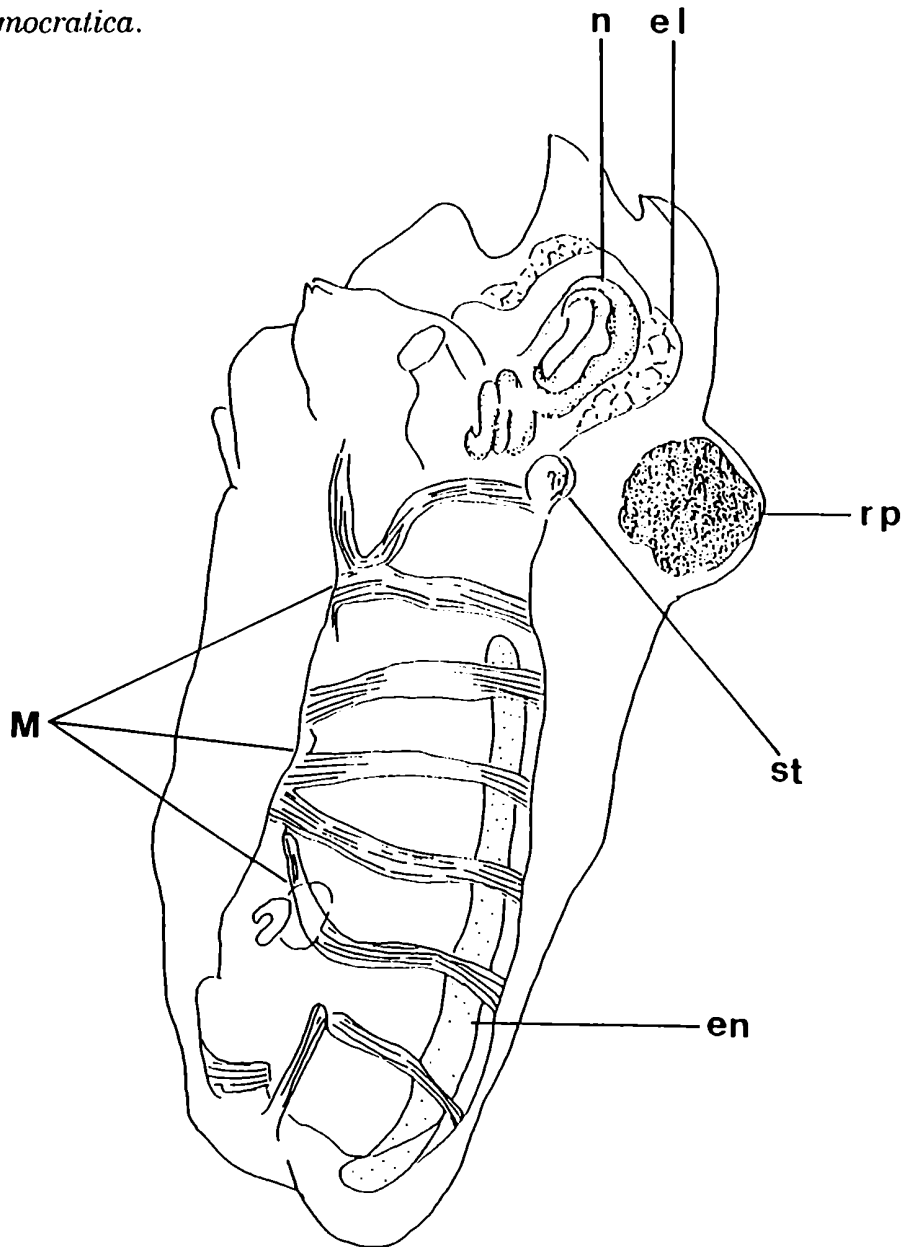


Fig. 39 Vista ventral derecha de un embrión de *Thalia sibogae*. **el**: eleoblasto, **en**: endostilo, **M**: músculos, **n**: núcleo, **rp**: restos de placenta, **st**: esbozo del estolón.

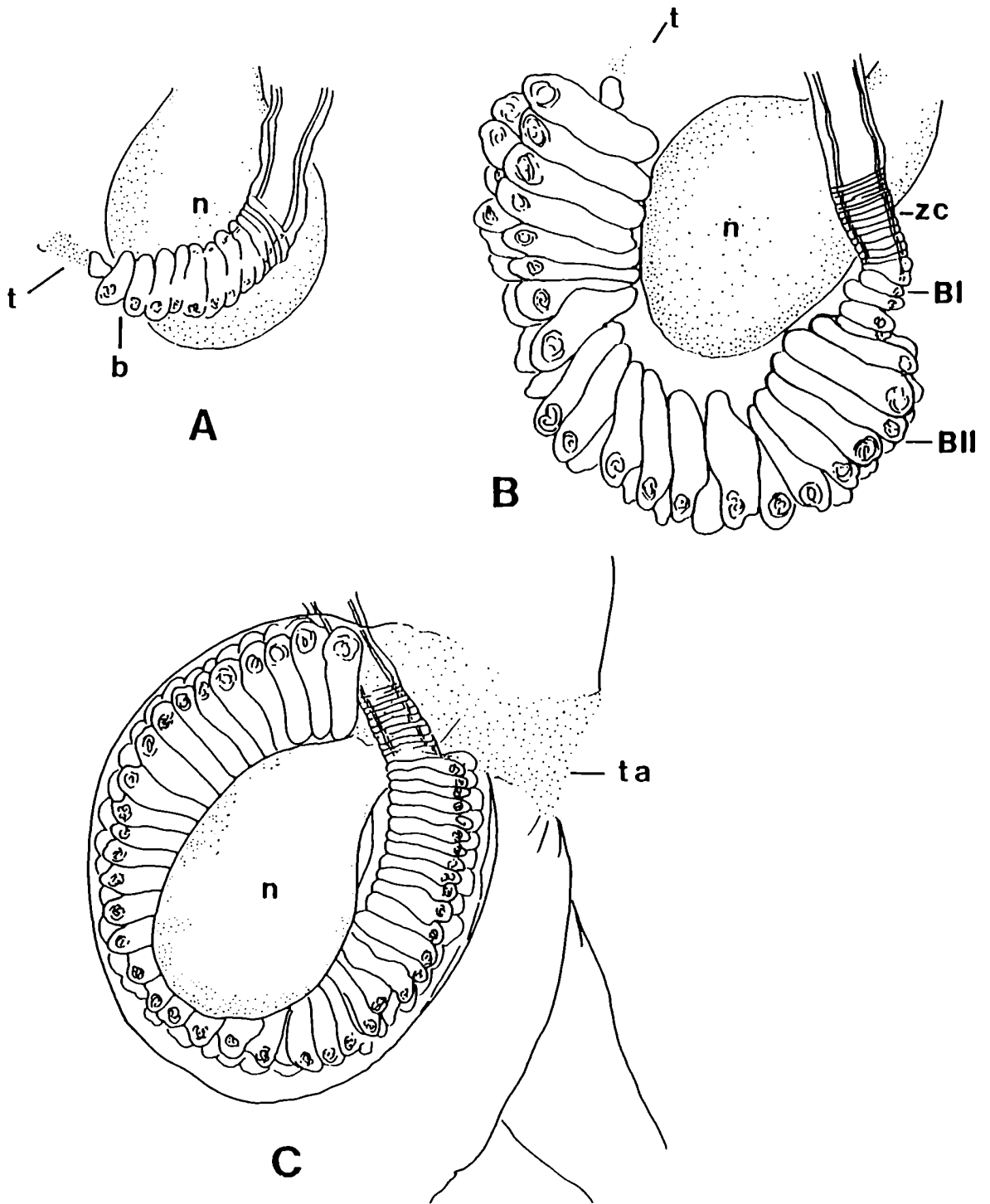


Fig. 40 Etapas de desarrollo del estolón de *Thalia sibogae*. **A.** Inicio de la segmentación y formación del túnel de salida. **B.** Estolón creciendo alrededor del núcleo. **C.** Estolón completamente desarrollado. **b:** brotes o yemas ubicadas en una sola hilera, **BI:** bloque uno en formación, **BII:** bloque dos formado **t:** túnel en formación, **ta:** túnel formado, abierto al exterior, **zc:** zona de crecimiento.

ESTIMACION DE LA CAPACIDAD REPRODUCTIVA

Número promedio de brotes/bloque

	BI	BII	BROTOS TOTALES
<i>T.democratica</i>	50 (n= 65)	38 (n= 153)	88
<i>T.cicar</i>	56 (n= 23)	50 (n= 54)	106
<i>T.orientalis</i>	58 (n= 27)	40 (n= 97)	98
<i>T.rhomboides</i>	54 (n= 37)	40 (n= 52)	94
<i>T.sibogae</i>	56 (n= 12)	32 (n= 26)	88

De los datos obtenidos puede deducirse que cuando hay dos bloques completamente formados, el número de yemas producidas por el bloque proximal (BI) es mayor al número de brotes presentes en el bloque distal (BII).

Tabla VII. Estudio de correlación entre las variables consideradas. **BI:** n° de yemas del bloque I; **BII:** n° de yemas del bloque distal, **FTOT:** n° de fibras totales, **M III:** n° de fibras del músculo tres, **LT:** longitud total del ejemplar, **SP:** especie, **LST:** longitud del estolón. Se muestran los coeficientes de correlación total entre variables, el tamaño de la muestra (entre paréntesis) y el nivel de significación de cada coeficiente.

	BI	B II	FTOT	M III	LT	SP	LST
BI	1.0000 (202) .0000	.0395 (202) .5772	-.1739 (202) .0133	-.1690 (202) .0162	.5183 (202) .0000	.1079 (202) .1263	.5906 (202) .0000
B II	.0395 (202) .5772	1.0000 (202) .0000	-.2372 (202) .0007	-.2368 (202) .0007	.2833 (202) .0000	.1760 (202) .0122	.5902 (202) .0000
FTOT	-.1739 (202) .0133	-.2372 (202) .0007	1.0000 (202) .0000	.9867 (202) .0000	.1280 (202) .0696	.0906 (202) .1996	-.0719 (202) .3095
M III	-.1690 (202) .0162	-.2368 (202) .0007	.9867 (202) .0000	1.000 (202) .0000	.1247 (202) .0770	.0744 (202) .2929	-.0699 (202) .3231
LT	.5183 (202) .0000	.2833 (202) .0000	.1280 (202) .0696	.1247 (202) .0770	1.0000 (202) .0000	.4981 (202) .0000	.7288 (202) .0000
SP	.1079 (202) .1263	.1760 (202) .0122	.0906 (202) .1996	.0744 (202) .2929	.4981 (202) .0000	1.0000 (202) .0000	.2637 (202) .0001
LST	.5906 (202) .0000	.5902 (202) .0000	-.0719 (202) .3095	-.0699 (202) .3231	.7288 (202) .0000	.2637 (202) .0001	1.000 (202) .0000

Tabla VIII. Comparaciones entre las cinco especies por cada variable. Tamaño muestral: n° de ejemplares utilizados en cada comparación, promedio: valor medio de la variable en cada caso, test estadístico: valor de la H de Kruskal y Wallis.

Thalia BI x *Thalia* sp

ESPECIE	TAMAÑO MUESTRAL	PROMEDIO
<i>T. democratica</i>	61	90,0246
<i>T. rhomboides</i>	28	94,6429
<i>T. orientalis</i>	54	110,407
<i>T. cicar</i>	10	127,900
<i>T. sibogae</i>	49	104,500

Test estadístico= 6,53841 Nivel de significación= 0,162386

Análisis de *Thalia* BII x *Thalia* sp

ESPECIE	TAMAÑO MUESTRAL	PROMEDIO
<i>T. democratica</i>	61	85,1557
<i>T. rhomboides</i>	28	96,4464
<i>T. orientalis</i>	54	118,861
<i>T. cicar</i>	10	116,00
<i>T. sibogae</i>	49	112,643

Test estadístico= 20,2538 nivel de significación= 4,44946 E-4

Análisis de *Thalia* FTOT x *Thalia* sp.

ESPECIE	TAMAÑO MUESTRAL	PROMEDIO
<i>T. democratica</i>	61	98,7295
<i>T. rhomboides</i>	28	171,268
<i>T. orientalis</i>	54	46,7870
<i>T. cicar</i>	10	54,7000
<i>T. sibogae</i>	49	134,929

Test estadístico= 110,625 nivel de significación= 0

Análisis de *Thalia* MIII x *Thalia* sp.

ESPECIE	TAMAÑO MUESTRAL	PROMEDIO
<i>T. democratica</i>	61	97,9344
<i>T. rhomboides</i>	28	174,286
<i>T. orientalis</i>	54	47,2500
<i>T. cicar</i>	10	57,0500
<i>T. sibogae</i>	49	133,204

Test estadístico= 112,095 nivel de significación= 0

Análisis de *Thalia* .LT x *Thalia* sp.

ESPECIE	TAMAÑO MUESTRAL	PROMEDIO
<i>T. democratica</i>	61	72,5246
<i>T. rhomboides</i>	28	101,732
<i>T. orientalis</i>	54	94,0185
<i>T. cicar</i>	10	83,9500
<i>T. sibogae</i>	49	149,265

Test estadístico= 49,5427 Nivel de significación= 4,49858 E-10

Análisis de *Thalia* .LST x *Thalia* sp

ESPECIE	TAMAÑO MUESTRAL	PROMEDIO
<i>T. democratica</i>	61	81,6148
<i>T. rhomboides</i>	28	91,1429
<i>T. orientalis</i>	54	106,713
<i>T. cicar</i>	10	117,750
<i>T. sibogae</i>	49	123,112

Test estadístico= 15,8418 Nivel de significación= 3,23891 E-3

ESTUDIO ECOLOGICO
EN *IASIS ZONARIA*

Iasis zonaria es una especie de aparición frecuente en las pescas planctónicas en el Mar Epicontinental Argentino. Esnal et al. (1983) hicieron hincapié en la diferencia significativa en el número de fibras musculares entre los ejemplares de áreas tropicales del Hemisferio Norte y los de aguas subantárticas de las costas argentinas, pero la ausencia de datos provenientes de áreas intermedias impidió tomar decisiones sobre el status taxonómico de estas formas.

A pesar de esta, supuestamente, tan amplia distribución geográfica es poco lo que se conocía sobre su biología.

La disponibilidad de abundante material nos ha permitido realizar también un estudio de la distribución de esta especie en las costas argentinas, en el cual se utilizan los estadios de desarrollo definidos en este trabajo.

MATERIAL Y METODOS

Se utilizaron muestras de plancton colectadas por los buques "Walter Herwig" y "Shin kai Maru" en la plataforma argentina y talud continental entre los meses de mayo de 1978 y enero de 1979. Con el fin de realizar comparaciones estacionales se seleccionó un área en que la cobertura mensual de las estaciones positivas fuera mayor. Dicha área se muestra en la Fig. 41, en la que se representan las 50 estaciones en que apareció la especie, indicándose el mes a que corresponden. En agosto, diciembre y enero no se colectó *Iasis zonaria*.

Las muestras fueron tomadas con una red Bongo de 60 cm de diámetro de boca y 330 um de abertura de malla. Los lances fueron oblicuos, desde 125 m como máximo en aguas profundas.

Lamentablemente el tipo de muestreo realizado no asegura el seguimiento continuado de la misma población por lo que no se pudo realizar una estimación de la tasa de crecimiento individual ni de la duración del ciclo de vida.

Debido a que la distribución se da claramente en manchones, habiendo muchas estaciones negativas, el muestreo sólo permite obtener una idea muy general del patrón temporal de distribución, principalmente de las diferencias entre otoño-invierno y primavera, más que diferencias mensuales. Por tal razón se consideraron en conjunto los datos de mayo, junio y julio (M-J-J) por un lado y de setiembre, octubre y noviembre (S-O-N) por el otro.

Todos los oozoides fueron medidos (160 ejemplares). En el caso de los blastozoides cuando el número fue muy grande, sólo se midió una submuestra. Se midieron 807 ejemplares en total. En ambos casos se tuvo en cuenta la longitud total y la longitud desde el sifón oral al atrial.

PATRON DE DISTRIBUCION

Ozoides

Con los datos de tallas de oozoides se hicieron dos agrupaciones correspondientes a los meses de M-J-J y S-O-N.

Se consideraron intervalos de talla de 10 mm y se calculó la frecuencia de aparición de cada uno de ellos. Los resultados obtenidos se muestran en la Figura 42 B y D dónde, además, se grafica la frecuencia de los diferentes estadios definidos (los estadios 5 y 6 se consideraron conjuntamente).

En M-J-J- se observa una mejor representación de los animales más pequeños (menores de 40 mm, con un pico en el intervalo de 10 a 20 mm).

En S-O-N, las tallas más pequeñas están pobremente representadas, apareciendo una alta proporción de tallas mayores (superiores a 40 mm) incluyendo a los ejemplares de mayor tamaño encontrados (entre 100 y 110 mm). En consecuencia se observa que en M-J-J predominan los individuos del estadio 1 (joven oozooide en el que el estolón comienza a desarrollar, la segmentación puede haberse

iniciado, pero no sufrió reordenamiento) sobre los que ya han liberado blastozooides, dándose la situación inversa en S-O-N.

Blastozooides

Al igual que con los oozoides, se trabajó con los datos de tallas agrupados de M-J-J y S-O-N; se consideraron intervalos de talla de 10 mm y se calculó la frecuencia de cada uno. Obviamente estos resultados son los que deben estar más afectados por el fenómeno de la distribución en manchones, pero se consideró que agregando a estos datos observaciones sobre el estado de desarrollo de los blastozooides se podría obtener información adicional. Por lo tanto se dividió a los ejemplares en 5 clases de acuerdo al número de embriones en desarrollo que transportaran:

- 1.-jóvenes blastozooides sin ningún embrión en desarrollo.
- 2.- con 1 ó 2 embriones en desarrollo.
- 3.- con 3 ó 4 embriones en desarrollo.
- 4.- con 5 ó más embriones en desarrollo
- 5.- Blastozooides que han liberado por lo menos un embrión, lo que puede evidenciarse por la marca que indica el lugar en que la placenta se unía al blastozooide. El testículo está muy desarrollado.

La frecuencia de aparición de estos estadios se sumó al gráfico de dispersión de tallas (Fig. 42 A y C), observándose que el número de embriones en desarrollo no está correlacionado con el tamaño del blastozooide, ya que en S-O-N aparecen individuos muy pequeños (< 10 mm) que tienen 5 o más embriones en desarrollo. Aparentemente la liberación de oozoides sólo se produce alcanzada la talla de 20-30 mm (el blastozooide más pequeño encontrado que ya había liberado un embrión medía 26 mm).

En M-J-J se dan mayores frecuencias de individuos que han liberado oozoides, apareciendo también los ejemplares de mayor tamaño encontrados (50-60 mm). En S-O-N en cambio, predominan los blastozoides que aún no han liberado descendientes, lo que coincide con la pobre representación de oozoides de talla pequeña en estos mismos meses.

Debido a que no consideramos confiable el dato "cantidad de blastozoides capturados" a causa del problema de muestreo en manchones, no se calculó la clásica relación oozoides/blastozoides (Braconnot, 1963) pero, como es esperable, en todos los meses los blastozoides aparecieron en mayor número que los oozoides. Las mayores capturas de blastozoides se hicieron en S-O-N, lo que es coincidente con las observaciones de Foxton (1966) para *Salpa thompsoni*.

Todas las pescas se hicieron en aguas de origen subantártico (Legeckis y Gordon, 1982), y la mayor parte de ellas en aguas de plataforma o aguas costeras. Los rangos de temperatura y salinidad superficiales correspondientes fueron de 7,1°C a 16,1°C y de 27,284 ‰ a 33,806 ‰ respectivamente.

CONCLUSIONES

Del estudio de la distribución estacional surge que en S-O-N predominan los oozoides de mayor tamaño que ya han liberado blastozoides (las mayores tallas observadas se encuentran en el intervalo 90-100mm). En concordancia con ello aparece en estos meses una alta proporción de blastozoides juveniles, siendo mínimo el porcentaje de blastozoides presentes que ha liberado embriones. Las mayores capturas de blastozoides se hicieron en estos meses, lo que coincide con las observaciones de Foxton (1966) para *Salpa thompsoni*.

En M-J-J ocurre la situación inversa, hay una menor representación de oozoides juveniles coincidiendo con una mayor frecuencia de aparición de blastozoides de

mayor talla, que ya han liberado oozoides. Los blastozooides de mayor tamaño observados se encuentran en el intervalo de 50-60 mm (Fig. 42).

Aparentemente el desarrollo es más lento en los meses de M-J-J puesto que se ve un corrimiento hacia la derecha en los histogramas de intervalos de tallas. En los blastozooides sólo parecen embriones a partir del intervalo de talla 10-20 mm, mientras que en S-O-N ya hay embriones en desarrollo en el intervalo 0-10 mm. Con respecto a los oozoides, la formación de bloques comienza a observarse a partir de la talla de 30-40 mm en S-O-N y a los 40-50 mm en M-J-J. La liberación se produciría a partir del intervalo 50-60 mm en el primer grupo y de 60-70 mm en el segundo grupo.

Estas diferencias probablemente sean debidas al incremento de la temperatura en los meses de S-O-N, que produciría una aceleración en la maduración reproductiva, que ocurre en individuos con tallas relativamente menores.

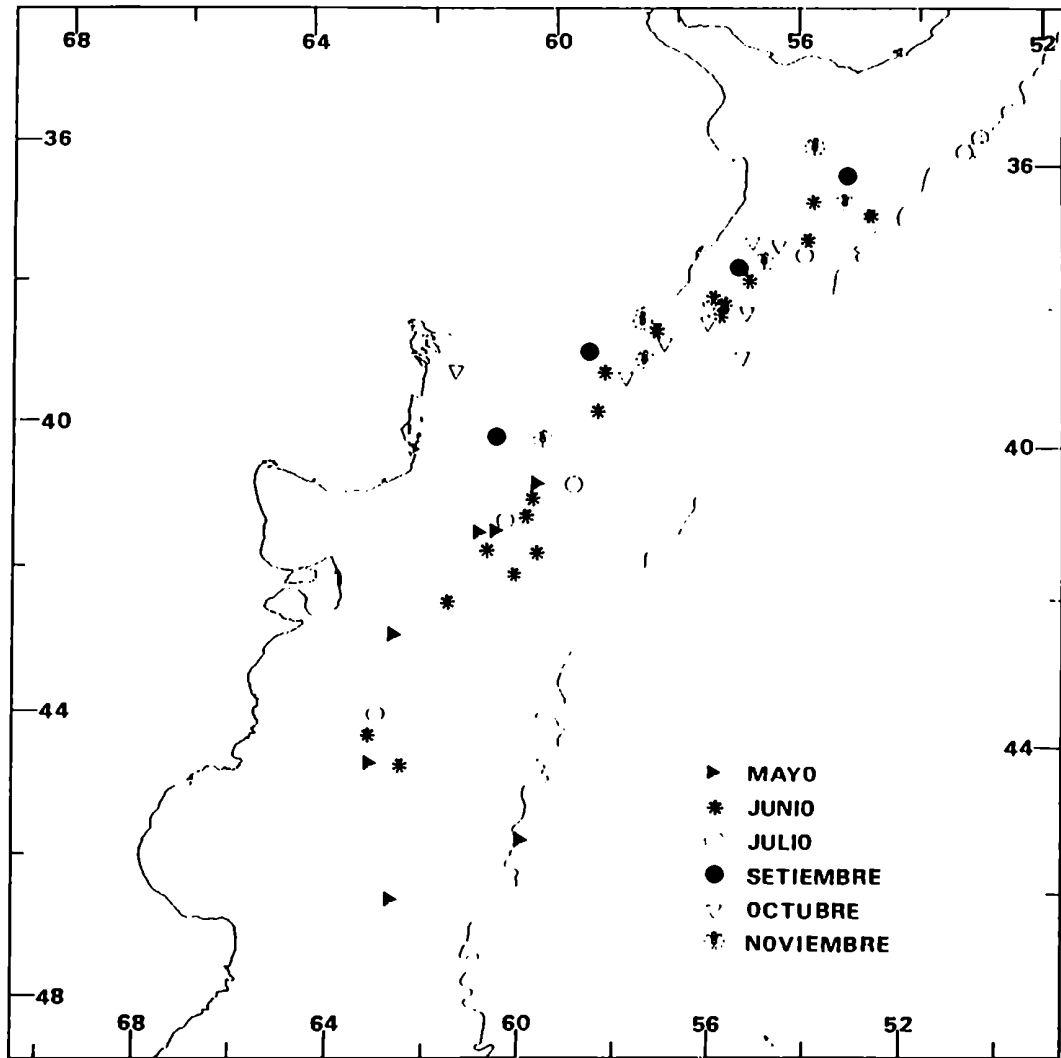


Fig. 41. *Iasis zonaria*. Ubicación de las estaciones estudiadas.

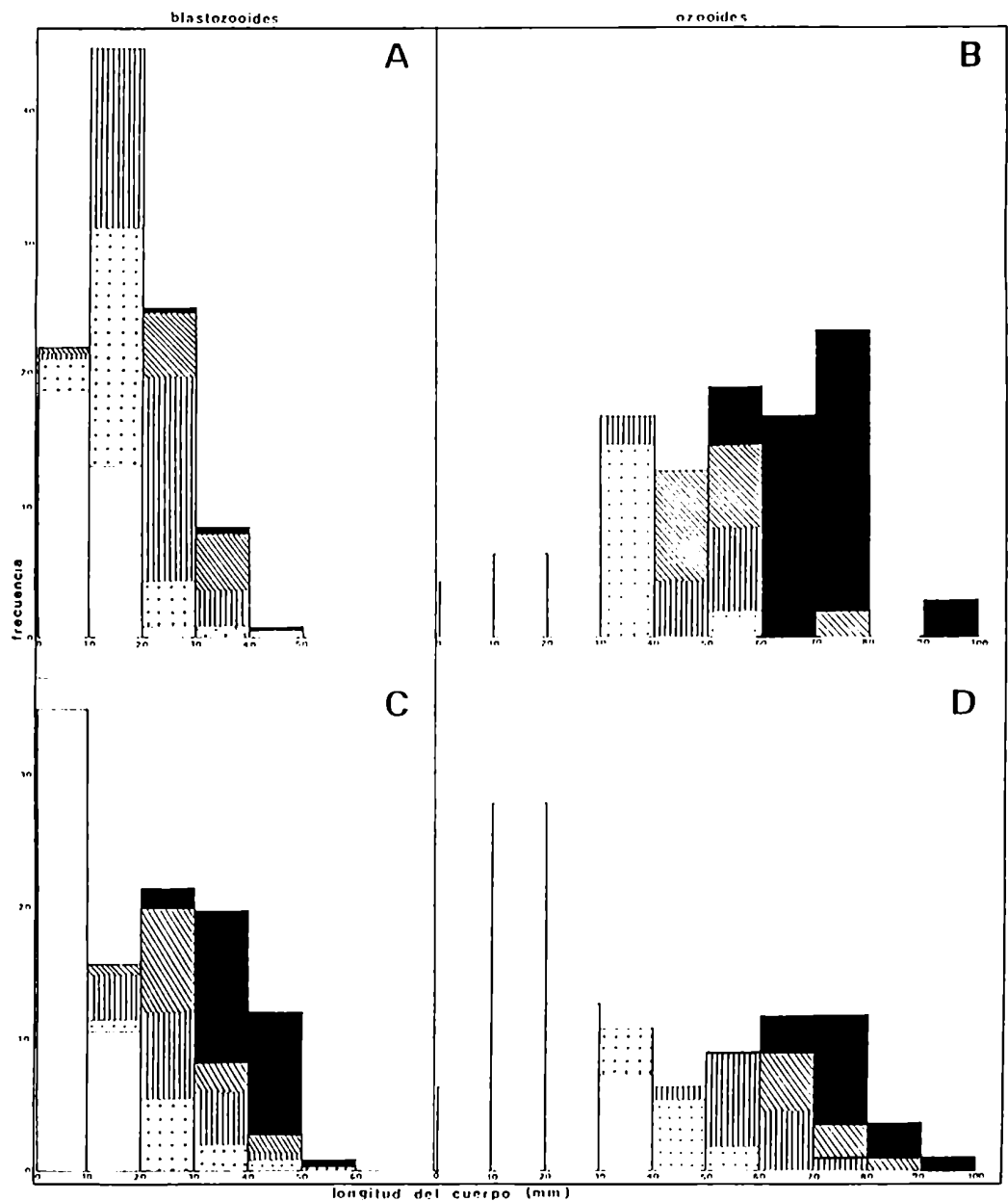


Fig. 42 Frecuencia de aparición de intervalos de talla y estadios de desarrollo. **A** y **C**: blastozooides en S-O-N y M-J-J- respectivamente; las barras blancas indican blastozooides que no transportan embriones en desarrollo; las punteadas individuos con 1-2 embriones en desarrollo; las rayadas oblicuamente, 5 o más; y las negras representan blastozooides que ya han liberado embriones; **B** y **D**: oozooides en S-O-N y M-J-J respectivamente, las barras blancas indican juveniles en los que no se ha producido el reordenamiento de los brotes; las punteadas individuos con un bloque desarrollado; las rayadas verticalmente con 2 bloques, las oblicuamente con 3 bloques; las negras representan oozooides que ya han liberado blastozooides. **A**: N= 456; **B**: N= 48; **C**: N= 351; **D**: N= 112

CONCLUSIONES GENERALES

Con respecto al primero de los objetivos planteados: "**mejorar el conocimiento del ciclo de vida en algunas especies comunes del mar argentino y océano austral**", se ha ampliado el conocimiento del ciclo de vida de varias especies, algunas de ellas muy comunes y con una amplia distribución global.

En el caso de *Iasis zonaria* se observó que la formación de embriones difiere de la mayoría de las especies de Salpidae en las cuales sólo aparece un oocito por ovario y se forma, por lo tanto, un sólo embrión caso, entre otros, de los géneros *Pegea*, *Salpa* y *Thalia* (Brien, 1948; Thompson, 1948; Berrill, 1950; Yount, 1954; Tregouboff y Rose, 1957; Braconnot, 1963, 1973; Heron, 1972a; Godeaux, 1990).

En *Iasis zonaria*, se verificó en cambio:

1.- existencia de 1 a 7 embriones en desarrollo simultáneamente en cada blastozooide (el número de oocitos presentes en el ovario puede llegar a 11).

2.- El tamaño del ovario está correlacionado con el del individuo, pero el número de oocitos por ovario no lo está, así como tampoco el número de embriones en desarrollo.

3.- Del estudio de distribución de tallas, sumado a la caracterización de estados de desarrollo en el blastozooide surgió que la liberación de un oozooide por el blastozooide madre se produciría cuando éste alcanza una talla superior a 25 mm.

4.- En los oozooides el número mínimo de bloques producido por cada individuo es de 4, siendo el número de blastozooides originado, aproximadamente, 400.

Una estimación aproximada de la capacidad de formación de brotes también pudo hacerse en las especies de *Thalia*, pero no así en las de *Ihleia* por la modalidad continuada de crecimiento del estolón, sin formación de bloques en estas últimas.

El estudio de las especies de *Ihleia* y de *Thalia* permitió cumplir, además, con el segundo objetivo de este trabajo, "**el uso de las características reproductivas en la diferenciación de taxones**".

En el caso de *I. magalhanica* e *I. racovitzai* se encontraron diferencias importantes entre ambas en las primeras etapas del desarrollo del embrión.

En la primera especie se observan de 8 a 12 folículos en el ovario, mientras que en la segunda desde el comienzo sólo se encuentran los dos se que van a desarrollar, o sea que a pesar del elevado número inicial de folículos en *I. magalhanica* el resultado final es de dos en ambos. Probablemente los folículos extra que comienzan su desarrollo y sufren posteriormente degradación progresiva sirvan de nutrición a los embriones en crecimiento hasta que la placenta esté totalmente desarrollada. Este tipo de fenómeno es común en los procesos embriológicos y no es raro en salpas. Por ejemplo, Brien (1948) al referirse a la estrobilación del estolón, menciona que en la base del mismo, en la región central, hay grandes oogonias rodeadas por células periféricas más pequeñas que forman un epitelio regular. Gran parte de estas oogonias involucionan, sirviendo de nutrición a las células que persisten, las cuales se disponen en hilera y evolucionan en oocitos.

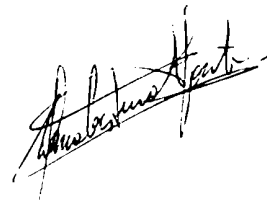
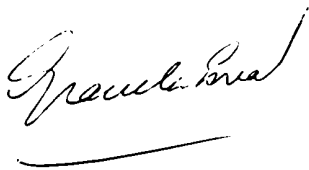
Según Brien (loc.cit.) la estrobilación del estolón tiene como efecto repartir en cada brote un sólo oocito envuelto en una masa de células no diferenciadas, vimos que no es siempre así, siendo el número de oocitos por brote, diferente según la especie.

Las características del estolón también permiten diferenciar especies. En el género *Thalia* la diferenciación es sólo biométrica pero en *I. magalhanica* e *I. racovitzai* se observaron diferencias morfológicas más gruesas. En la primera el desprendimiento de los brotes parece producirse muy tempranamente debido a que la salida del estolón al exterior ocurre en oozoides muy jóvenes que aún presentan tejidos embrionarios muy desarrollados (eleoblasto). En *I. racovitzai* el estolón sale mucho más tarde cuando los brotes están mucho más desarrollados y el crecimiento del oozooide más avanzado, no presentando ya restos de tejidos embrionarios.

Esto podría indicar una liberación más temprana de brotes en *I. magalhanica* extendiéndose por un período de tiempo mayor como adaptación a la vida en aguas templadas, dónde los períodos reproductivos son más largos que en aguas antárticas.

Lo que antecede nos lleva a considerar la probable existencia de distintas estrategias reproductivas como adaptación a diferentes condiciones ambientales. Casareto y Esnal (1988) compararon la capacidad de formación de brotes entre *Iasis zonaria* (de aguas tropicales y templadas) y *Salpa thompsoni* (de aguas antárticas y subantárticas). Como hemos visto en la primera se forman aproximadamente 400 brotes por oozooide, mientras que en la segunda el número es de alrededor de 800. En latitudes bajas y medias la estación reproductiva se extiende varios meses en contraste con la corta estación reproductiva en aguas antárticas, dónde se requeriría una alta producción y una rápida liberación de brotes para aprovechar el abrupto incremento del microplancton, característico de los ecosistemas de altas latitudes.

El tercer objetivo de este trabajo "**aplicar el conocimiento sobre los distintos estadios del ciclo de vida en estudios poblacionales**" hace, justamente, a estas consideraciones ecológicas, y es el que se ha cumplido en menor medida debido a las limitaciones provenientes del material disponible, ya que, como se indica en el capítulo referido a la distribución estacional de *Iasis zonaria* (y es cierto también para las otras campañas utilizadas), los muestreos no fueron adecuados para estos fines. Este es, por lo tanto, un tema de gran interés a desarrollar en futuros estudios.



BIBLIOGRAFIA

- APSTEIN, C. (1894) Die Thaliacean der Plankton-Expedition. B. Verteilung der Salpen. *Ergebn.Plankt.Exp.* 2 (E, a, B): 1-68.
- BATHMANN, U. V. (1988) Mass occurrence of *Salpa fusiformis* in the spring of 1984 off Ireland: implications for sedimentation processes. *Mar. Biol.* 97: 127-135.
- BENNETT, F. D. (1840) Narrative of a Whaling Voyage round the Globe from the year 1833-1836. London,
- BERNER, L. (1957) Studies on the Thaliacea of the temperate northeast Pacific Ocean. PhD Thesis. Univ. Calif., San Diego. 144 pp.
- BERRIL, N. J. (1950) Budding and Development in *Salpa*. *J. Morphol.* 87: 553-606
- BONE, Q., J. C. BRACONNOT, y K. P RYAN (1991) On the pharyngeal feeding filter of the salp *Pegea confederata* (Tunicata, Thaliacea). *Acta Zool.* 72.
- BRACONNOT, J. C. (1963) Étude du cycle annuel des Salpes et Doliolés en Rade de Villefranche - sur - Mer. *J. du Consul.* XXVIII N° I. : 22-36.
- BRACONNOT, J. C. (1973). Contribution a l'etude des stades successifs dans le cycle des Tuniciers pelagiques Salpides en Mediterranee. *Bull. Ins.Oceanogr.Monaco.* 71. N° 1424. pp 27.
- BRATTSTRÖM, H. (1972) On *Salpa fusiformis* Cuvier (Tunicata, Thaliacea). in Norwegian coastal and offshore waters. *Sarsia* 48: 71-90
- BRIEN, P. (1948) Embranchement des Tuniciers. Morphologie et reproduction. IV Les Thaliaces. In: *Traite de Zoologie. Anatomie Sytematique. Biologie.* Tome XI. PP.553-866. Ed.Masson. Paris.
- BROOKS, W. K. (1893) Memoir on the genus *Salpa*. I. *Mem. Biol. Lab. John Hopkins Univ.* 2: 1-303.
- CARON, D. A., L. P. MADIN y J. J. COLE. (1989) Composition and degradation of salp fecal pellets: implications for vertical flux in oceanic environments. *J. Mar. Res.* 47: 829-850.
- CASARETO, B. E. y G. B. ESNAL (1988) Lyfe cycle strategies of salps. Abstracts of Joint Oceanographyc Assembly, Mexico 88. 393 IABO (P2)
- CASARETO, B. E. y T. NEMOTO. (1986) Salps of the Southern Ocean (Australian Sector) During the 1983-84 summer, whith special reference to the species *Salpa thompsoni*, Foxton. *Mem. Nath.Inst.Polar Res. (Spec.Issue, 40):* 221-239.
- DANIEL, W. W. (1978) Nonparametric statistics. Houghtn Mifflin Co. Boston
- DAUBY, P. y J. GODEAUX. (1987) Application de l'analyse multidimensionnelle aux especes du genre *Thalia* (Tunicata: Thaliacea). *Annls Soc. r.zool. Belg.* 117 (2): 175-180.

- EMERY, C. (1882) Contribuzioni all'ittologia. IV. Sulle condizioni di vita di giovani individui del *Tetragonurus cuvieri*. 3: 281-282.
- ESNAL, G. B.; B. E. CASARETO Y M. C. DAPONTE (1983) Estudio sobre variación latitudinal en *Iasis zonaria* (Pallas, 1774) (Tunicata, Thaliacea). Physis Secc A, 41 (101): 129-133.
- ESNAL, G.B., M. C. DAPONTE y L. C. SIMONE (1993) Pelagic Tunicates (Appendicularia and Thaliacea) from the Tropical Western Pacific Ocean. Physis Secc A:41-48.
- FAGETTI, E. (1959) Salpas colectadas frente a las costas Central y Norte de Chile. Rev. Biol. Mar. IX.nº 13. 201-229.
- FIALA-MÉDIONI, A. (1973) Ethologie alimentaire d'invertébrés benthiques filtreurs (ascidies). 1. Dispositif expérimental. Taux de filtration et de digestion chez *Phallusia mamillata*. Mar. Biol. 23: 137-145
- FOXTON, P. (1966) The distribution and life-story of *Salpa thompsoni* Foxton with observations on a related species, *Salpa gerlachei* Foxton. 34: 1-116.
- FOXTON, P. (1971) on *Ihlea magalhanica* (Apstein)(Tunicata:Salpidae) and *Ihlea racovitzai* (van Beneden). Disc. Rep. 35:179-198
- FRANQUEVILLE, C. (1971) Macroplankton profond (Invertebrates) de la Méditerranée nord-occidentales. Téthys 3: 11-55.
- FRASER, J. A. (1962) The role of ctenophores and salps in zooplankton production and standing crop. Repp. Cons. Explor. Mer. (153): 121-123.
- FROST, B. W. (1972) Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. Limnol. Oceanogr. 17:805-815.
- GODEAUX, J. E. A. (1990) Urochordata-Thaliacea. Reproductive Biology of invertebrates. New Delhi, Oxford & IBH Publ. Co.
- HALL, D. N. F. (1955) Recent developments in the Barbadian flying-fish and contributions to the biology of the flying-fish *Hirunaichthys affinis* (Günther, 1866). Colonial Office Fisheries Publication, nº 7. pp 1-41.
- HARBISON, G. R., D. C. BIGGS y L. P. MADIN (1977) The association of Amphipoda Hyperiidea with gelatinous zooplankton- I. Associations with Salpidae. Deep-Sea Res., 24:449-463.
- HARBISON, G. R. y R. W. GILMER. (1976) The feeding rates of the pelagic tunicate *Pegea confoederata* and two other salps. Limnol. Oceanogr. 21(4): 517-528.

- HARBISON, G. R. y V. L. MC ALISTER. (1979) The filter-feeding rates and particle retention efficiencies of three species of *Cyclosalpa* (Tunicata, Thaliacea). *Limnol.Oceanogr.* 24:875-892.
- HERON, A. C. (1972a) Population ecology of a colonizing species, the pelagic Tunicate *Thalia democratica* . I Individual growth rate and generation time. *Oceanologia.* 10: 269-293.
- HERON, A. C. (1972b) Population ecology of a colonizing species, the pelagic Tunicate *Thalia democratica* . 2 Population grow rate . *Oecologia (Berl.)* 10: 294-312.
- HERON, C. A. and E. E. BENHAM (1985). Life story parameters as indicators of growth rate in three salp populations. *J. Plankton Res.* 7(5): 365-379.
- HOLLAND, L. Z. (1988) Spermatogenesis in the Salps *Thalia democratica* and *Ciclosalpa affinis* (Tunicata: Thaliacea). *J. Morphol.* 198: 189-204.
- HOLMES, N. (1973) Water transport in the ascidians *Styela clava* Herdman and *Asciodiella aspersa* (Müller). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol/* 11:1-13.
- IHLE, J. E. W. (1935) Letzte Ordnung der Thaliaceae: Desmomyaria. *Handbuch der Zoologie*, (W. Kükenthal y T. Krumbach, eds), 5(2), Berlin y Leipzig, pp.401-532.
- IHLE, J. E. W. Y M. E. IHLE-LANDERBERG (1933) Anatomische Untersuchungen über Salpen. III. Der Nucleus. *Zool.Anzeiger*, 104(1-2): 41-56
- ISEKI, K (1981) Particulate organic matter transport to de deep sea by salp faecal pellets.*Mar.Ecol.Progr.Ser.*5:55-60.
- JANSSEN, J. y G. R. HARBISON. (1981) Fish in Salps. The Association of Squartails (*Tetragonurus* spp.) with pelagic Tunicates. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 61(4): 917-927.
- JOHNSON, M. E. (1910) A quantitative study of the development of the Salpa chain in *Salpa fusiformis-runcinata*. *Univ.Calif. Publ. Zool.*, 6(7): 145-176.
- KASHKINA, A. A. (1978) Area of concentration and abundances of salps in the Atlantic Ocean. *Soviet J. Mar. Biol.*,4: 643-648.
- KASHKINA, A. A. (1986) Feeding of fishes on salps (Tunicata, Thaliacea). *J. Ichthyol.* 26(4): 57-64.
- KASHKINA, A. A. (1993) Fragments of Ecological Niche of Salps (Tunicata, Thaliacea) - Parasites, Parasitoids and Predators (Besides the Fishes). *Okeanologiya.* 32(4): 718-723.
- KOROTNEFF, A. (1894) Tunicatenstudien. in *Mitth. Zoo. Stat. Neapel* 11. Bd.

- KOROTNEFF, A. (1896) Zur Embryologie von *Salpa cordiformes-zonaria* und *musculosa-punctata*. Mitt.Zool.Stat.Neapl. 12(2): 331-352.
- KREMER, P. y L. P. MADIN. (1992) Particle retention efficiency of salps. 14(7): 1009-1015.
- LAVAL, P. (1963) Histoire naturelle, générale et les larves de *Vibilia armata* Bov. et de *V. propinqua* Stebb, Amphipodes Hyperides. Comptes rendues hebdomadaires de séances de l'Académie des Sciences, Paris. 257: 1389-1392.
- LAVAL, P. (1974) Un modèle mathématique de l'évitement d'un filet à plancton, son application pratique, et sa vérification indirecte en recourant au parasitisme de l'amphipode hypéride *Vibilia armata* Bovallius. 14: 57-87.
- LE BORGNE, R. (1983) Note sur les proliférations de Thaliacés dans le Golfe de Guinée. Oceanogr. Trop. 18: 49-54.
- LEGEKIS, R. Y A. L. GORDON (1982) Satellite observations of the Brazil and Falkland currents 1975 to 1976 y 1978. Deep-Sea Res., A, 29 (3): 375-401.
- LELOUP, E. (1929) La maturation et la fécondation de l'oeuf de *Salpa fusiformis*. Bull. de l'Académie Royale de Belgique, Classe des Sciences, 4 (15).
- LO BIANCO, S. (1909) Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del Golfo di Napoli. 19: 513-761.
- MADIN, L. P. (1974) Field observations on the feeding behavior of salps (Tunicata; Thaliacea). Mar. Biol. 25:143-147.
- MADIN, L. P. and G. R. HARBISON (1977). The associations of Amphipoda Hyperiidea with gelatinous zooplankton - I. Associations with Salpidae. Deep-Sea Research. 24: 449-463.
- MADIN, L. P. (1982) Production, Composition and Sedimentation of Salp Fecal Pellets in Oceanic Waters. Mar. Biol. 67: 39-45.
- MADIN, L. P. y C. M. CETTA (1984). The use of gut fluorescence to estimate grazing by oceanic salps. Journ. of Plankton Research. 6(3): 475-492.
- MADIN, L. P. (1990) Aspects of jet propulsion in salps. Cann. J. Zool. 68: 765-777.
- MATSUEDA, H., N. HANDA, I. INOUE, H. TAKAMO (1986) Ecological significance of salp faecal pellets in Oceanic Water. Mar. Biol. 91:421-431.
- MC EWEN, G. F., M. W. JOHNSON and T. R. FOLSOM (1954) A statistical analysis of the performance of the plankton sampler splitter, based upon test observations. Arch. Met. Geophys. Klimatol., 7: 502-527.
- METCALF (1918) The Salpidae: a taxonomic study. Bull. U. S. Nat. Mus. C (II): 5-193.

- MORRIS, R. J., Q. BONE, R. HEAD, J. C. BRACONNOT y P. NIVAL. (1988) Role of salps in the flux of organic matter to the bottom of the Ligurian sea. *Mar. Biol.* 97(2): 237-241.
- MURRAY, J. y J. H. HJORT. (1912) *The Depths of the Ocean*. Macmillan & Co. London.
- NISHIMURA, S. (1958) Quelques remarques sur l'ingestion du salpe, *Salpa fusiformis* Cuvier, chez les maquereaux peches dans la Mer du Japan orientale. 1(4): 105-112.
- POMEROY, L. R. y D. DEIBEL (1980) Aggregation of organic matter by Pelagic Tunicates. *Limnol. Ocenogr.*, 25: 643-652.
- POMEROY, L. R., R. B. HANSON, P. A. M. GILLIVARY, B. F. SHERR, D. KIRCHMAN y D. DEIBEL. (1984) Microbiology and Chemistry of Fecal Products of Pelagic Tunicates: Rates and Fates. 35(3): 426-439.
- RITTER, W. E. (1905) The pelagic Tunicata. *Mem. Mus. Comp. Zool.*, 26(5): 195-214.
- ROMEO, M., GNASSIABARELLI, M. y C. CARRE. (1992) Importance of Gelatinous Plankton Organisms in the Storage and Transfer of Trace Metals in the Northwestern Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 82(3): 267-274.
- SAWIKI, R. M. (1966) Development of the stolon in *Salpa fusiformis* Cuvier and *Salpa aspera* Chamisso. *Disc. Rep.*, 33: 335-384.
- SILVER, M. W. (1971) The habitat of *Salpa fusiformis* in the California Current as described by stomach content studies and the effect of salp swarms on the food supply of the plankton community. PhD Thesis, University of California, San Diego, 135 pp.
- SILVER, M. W. y K. W. BRULAND. (1981) Differential feeding and fecal pellet composition of salps and pteropods, and the possible origin of the deep-water flora and olive-green "cells". *Mar. Biol.* 62: 262-273.
- SOEST, R. W. M. van (1973a) The genus *Thalia* Blumenbach, 1798 (Tunicata, Thaliacea), with descriptions of two new species. 20(271): 193-212.
- SOEST, R. W. M. van (1975) Zoogeography and speciation in the Salpidae Tunicata, Thaliacea). 23(307): 181-215.
- STIER, A. (1938) Beitrage zur Embryonalentwicklung der *Salpa pinnata*. *E. Morphol. Okol.* 33:558-632
- SUTTON, M. F. (1960) The sexual development of *Salpa fusiformis* (Cuvier). Part I. *J. Embryol. Exp. Morphol.* 8: 268-290.
- THOMPSON, H. (1948) Pelagic tunicates. Identification and relevant notes - B.A.N.Z. Antarctic Reasearch Expedition: 183-185.

TREGOUBOFF, G. and M. ROSE (1954). Manuel de planctologie mediterraneenne. Paris, Centre Nacional de la Recherche Scientifique.

VISSER, J. de y R.W. M. van SOEST. (1987) *Salpa fusiformis* populations of the North Atlantic. Biol. Oceanogr. 2(4): 193-209.

WIEBE, P. H., L. P. MADIN, L. R. HAURY, G. R. HARBISON and L. M. PHILBIN. (1979) Diel Vertical Migration by *Salpa aspera* and its potential for large scale particulate organiz matter transport to the deep-sea. Mar. Biol. 53: 249-255.

YOUNT, J. L. (1954) The taxonomy of the Salpidae (Tunicata) of the Central Pacific Ocean. Pac. Sci. 8(3): 276-330.

YOUNT, J. L. (1958) Distribution and ecologic aspects of the central Pacific Salpidae (Tunicata). XII(2): 111-130, F.1-16.

