



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

“EFECTO DE TEMPERATURAS OSCILANTES EN LA
FISIOLOGÍA DE PÓLIPOS DE MEDUSA *Stomolophus*
meleagris (RHIZOSTOMEAE: STOMOLOPHIDAE)”

TESIS

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales

Orientación Biología Marina

Presenta

C a r o l i n a O l g u í n J a c o b s o n

La Paz, Baja California Sur, Septiembre, 2016

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 14:30 horas del día 14 del Mes de Septiembre del 2016, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"Efecto de temperaturas oscilantes en la fisiología de pólipos de medusa *Stomolophus meleagris* (Rhizostomeae: Stomolophidae)"

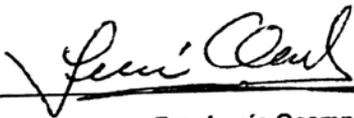
Presentada por el alumno:

Carolina Olguín Jacobson

Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **Biología Marina**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISIÓN REVISORA



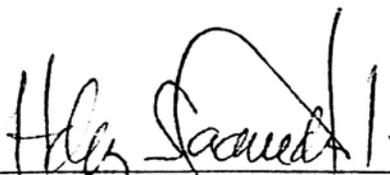
Dra. Lucía Ocampo
Director de Tesis



Dra. Liliana Carvalho
Co-Tutor



Dr. Agustín Schlarth
Co-Tutor



Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra,
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos

COMITÉ TUTORAL

Dra. Lucía Ocampo

Director de Tesis

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., La Paz, B. C. S.

Dra. Liliana Carvalho Saucedo

Co-Tutor

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., La Paz, B. C. S.

Dr. Agustín Schiariti

Co-Tutor

Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata,
Argentina.

COMITÉ REVISOR DE TESIS

Dra. Lucía Ocampo

Dra. Liliana Carvalho Saucedo

Dr. Agustín Schiariti

JURADO EN EXAMEN DE GRADO

Dra. Lucía Ocampo

Dra. Liliana Carvalho Saucedo

Dr. Agustín Schiariti

SUPLENTE

Dra. Elisa Serviere Zaragoza

RESUMEN

Los pólipos de la clase Scyphozoa generan medusas que son liberadas a la columna de agua y pueden llegar a generar blooms, como es el caso de *Stomolophus meleagris*. Estos blooms pueden tener variaciones estacionales y/o anuales y son aprovechados como un recurso pesquero en México desde hace más de 10 años incrementando la economía nacional. La producción de medusas está supeditada a la estrobilación de los pólipos y a los factores ambientales que la regulan como la temperatura. Se simuló en el laboratorio una oscilación térmica con un pico máximo (cresta) de 30°C y un mínimo (valle) de 20°C que representa la variación de la temperatura del mar durante una estación cálida (verano-otoño). Se sometieron pólipos de *S. meleagris* a tres tratamientos en los que la oscilación térmica se repitió cada 7, 14 y 28 días para producir una alta, media y baja frecuencia respectivamente y evaluar el desempeño reproductivo por efecto de la frecuencia térmica. Se registró la reproducción asexual (número de éfiras, podocistos y pólipos nuevos) de cada frecuencia en el pico máximo y mínimo durante tres meses. Los resultados indican que hubo un efecto significativo provocado por la frecuencia térmica en todas las variables reproductivas, sin embargo no hubo un efecto significativo entre las variables entre la cresta y el valle. La producción de podocistos fue mayor (aproximadamente 40%) durante la baja frecuencia en la cresta. La mayor producción de éfiras (aproximadamente el doble) se produjo en la media frecuencia en el valle y en la baja frecuencia en la cresta. La alta frecuencia presentó una situación de estrés reproductivo para la producción de éfiras, podocistos y de pólipos nuevos. Con estos resultados se aporta información acerca del comportamiento de los pólipos bajo condiciones oscilantes de temperatura y sus efectos en la reproducción que pueden ser considerados para futuras investigaciones de formadores de blooms.

Palabras clave: *bloom, estrobilación, podocistos, oscilación térmica.*

ABSTRACT

Polyps from Scyphozoa class produce jellyfish that are released to the water column and may generate *blooms*, such as *Stomolophus meleagris*. These blooms have seasonal and/or annual variations and are exploited as a fishery resource in Mexico for over 10 years, increasing the national economy. The jellyfish production is bound to polyps strobilation and the environmental factors that regulate it as the temperature. We created a continuous thermal wave in the laboratory, with a peak at 30° C and a minimum at 20° C, simulating the summer-autumn seasonal temperature change. We exposed mother-polyps of *S. meleagris* to three treatments in which the thermal wave repeated after 7, 14, and 28 days to produce a high, medium, and low frequency wave, respectively. Asexual reproduction (number of ephyrae, podocysts, and new polyps) was registered at the crest and trough of each thermal wave for three months. We found that the frequency wave had a significant effect on all reproductive variables, but no effect was detected when compared between the crest and trough of the thermal wave. More podocysts (approximately 40%) were produced in the low frequency at the crest. More ephyrae (almost double) were produced at both medium frequency at the trough and low frequency at the crest. These results indicated that a high frequency wave was a stressful condition for ephyrae recruitment, podocyst and polyp production. With these results, we provided information about the behavior of the polyps under a thermal oscillating and its effects on reproduction that could be considered for future research in blooms jellyfish.

Keywords: frequency rate, temperature wave oscillation, polyp reproduction.

Dedicatoria

A todos los que me hacen sonreír.

“Trust your vibes, energy doesn't lie”

Agradecimientos

Al CIBNOR por brindarme la oportunidad de realizar mis estudios de Posgrado proporcionándome todo el apoyo necesario en todo momento.

Al CONACyT por la beca otorgada a lo largo de mis estudios de Posgrado, con número de registro 632761, además de la beca mixta para estancias al extranjero.

A mi comité tutorial conformado por la Dra. Lucía Ocampo por la propuesta de tesis, el apoyo, las horas de discusión, además de las oportunidades que me ofreció, a la Dra. Liliana Carvalho por todos los artículos prestados y pláticas de pesca y al Dr. Agustín Schiariti que abrió mi mente hacia el mundo de las medusas, los momentos de plática y análisis y su gran hospitalidad además de ayuda en mi estancia en Argentina. Y a los tres por toda la enseñanza que me dieron, la paciencia que me tuvieron en todo momento y las risas.

Al M. en C. Gilberto González por todo el apoyo y ayuda incondicional con el equipo de simulación de temperatura.

A la M. en C. Mónica Reza por aquellos días de preparación del experimento y la tranquilidad que brindas.

Al Sr. Jorge Angulo y Enrique Calvillo por su ayuda en la recolecta de organismos, además por ser una estrella en mi camino a recuperar mis pertenencias.

A los Laboratorios de Respiración y Ecofisiología del CIBNOR y al Laboratorio de Ecología Experimental del INIDEP.

A mamá que aún lejos de ella estuvo presente en mi vida todos los días, preocupada que no me faltara nada, que siempre me da su apoyo incondicional y que sin ella no sería la persona que soy.

A mi hermano por sus consejos y apoyo aún a distancia.

A papá que en los momentos de crisis me apoyó a salir adelante.

A mis compañeros de maestría, en especial a Marlene, Moni, Iván, Juan Pablo, Rigel, Daniela, Eva y Adriana que iniciamos este viaje juntos. A Crystal y Ricardo que llegaron en el momento indicado.

A mis bellos amigos, que la distancia no nos separó y seguimos día a día juntos Pau, Yared, Fernanda, Lu, Mish, Jime, Ali, Almond, Eri, Ferny, Danny "Antonieta", Geo, Andie, Itzel, Katia, Pequis, Banderitas y David. Y mega especial a la Coss, que estuvo día a día al tanto de este mamífero pequeño.

A los pibes argentinos, Dai, Diame y Nacho por todo el cariño, risas, enseñanzas y aguante en esos maravillosos meses; ah y por cebarme el mate. Y por supuesto a

Ale quien me permitió invadir su vida, por soportarme, cuidarme y que sin él no habría sobrevivido en Mar del Plata.

A Fer Gaverd por volverme una persona aún más feliz, me mostró que la vida va más allá, que estuvo conmigo en las buenas, en las malas y en las pésimas y que compartió su universo, siempre *getting the best out of every situation*. Doto enbi.

Contenido

Acta de liberación de tesis	i
COMITÉ TUTORAL	ii
RESUMEN	iii
ABSTRACT	iv
Dedicatoria.....	v
Agradecimientos.....	vi
Lista de figuras	x
Lista de tablas	xi
1. INTRODUCCIÓN	12
2. ANTECEDENTES.....	15
2.1. Especie Objetivo.....	15
2.2. Factores que afectan a los escifozoarios	19
3. JUSTIFICACIÓN	23
4. PREGUNTA CIENTÍFICA	24
5. HIPÓTESIS.....	24
6. OBJETIVOS.....	24
6.1. Objetivo general.....	24
6.2. Objetivos particulares.....	25
7. MATERIALES Y MÉTODOS.....	25
7.1. Obtención de Organismos	25
7.2. Diseño Experimental	27
7.3. Simulación de la Onda Térmica.....	28
7.4. Acondicionamiento al SITMA y Determinación de Variables Biológicas	30
7.5. Mortalidad	31
7.6. Análisis Estadístico	31
8. RESULTADOS	32
8.1. Condiciones Experimentales.....	32
8.2. Efecto del periodo de oscilación térmico en la reproducción de pólipos de <i>S. meleagris</i>	34
8.3. Efecto del periodo de oscilación térmico en el número de estrobilaciones en pólipos de <i>S. meleagris</i>	34

8.4. Efecto del periodo de oscilación térmico en la producción de éfiras en pólipos de <i>S. meleagris</i>	35
8.5. Malformaciones en las éfiras liberadas de pólipos de <i>S. meleagris</i>	39
8.6. Efecto del periodo de oscilación térmico en la producción de podocistos en pólipos de <i>S. meleagris</i>	40
8.7. Efecto del periodo de oscilación térmico en la producción de pólipos nuevos en pólipos de <i>S. meleagris</i>	43
8.8. Mortalidad de los pólipos de <i>S. meleagris</i>	47
9. DISCUSIÓN.....	49
10. CONCLUSIONES.....	55
11. RECOMENDACIONES.....	56
12. LITERATURA CITADA.....	57

Lista de figuras

Figura 1. Ciclo de vida metagenético típico de la clase Scyphozoa.....	13
Figura 2. Morfología general del pólipo de <i>S. meleagris</i>	16
Figura 3. A. Estróbilo temprano de <i>S. meleagris</i>	17
Figura 4. Éfira de <i>S. meleagris</i>	18
Figura 5. Ciclo de vida de <i>S. meleagris</i>	18
Figura 6. Mapas con la localidad de recolecta de medusa <i>S. meleagris</i>	26
Figura 7. Modelo de la oscilación térmica esperada del bioensayo	28
Figura 8. Esquema del Simulador Térmico Marino	29
Figura 9. Gráfico de la oscilación térmica	33
Figura 10. Número total de pólipos que estrobilaron en cada tratamiento	35
Figura 11. Frecuencia relativa de éfiras producidas por cada tratamiento	36
Figura 12. Frecuencia relativa de éfiras producidas durante la cresta y el valle de cada tratamiento.....	37
Figura 13. Efecto de los periodos de oscilación térmica en la producción de éfiras durante la máxima temperatura (cresta) y la mínima temperatura (valle)	38
Figura 14. Éfiras de <i>S. meleagris</i>	39
Figura 15. Pólipo de <i>S. meleagris</i>	40
Figura 16. Frecuencias de la producción de podocistos producidos por cada tratamiento.....	41
Figura 17. Frecuencia relativa de los podocistos producidos durante la cresta y el valle de cada tratamiento.....	41
Figura 18. Efecto de los periodos de oscilación térmica en la frecuencia de producción de podocistos durante el valle y cresta	43
Figura 19. Pólipo “hijo” emergiendo.....	44
Figura 20. Pólipos nuevos que emergieron en cada tratamiento	44
Figura 21. Frecuencia de pólipos nuevos producidos por cada tratamiento	45
Figura 22. Frecuencia relativa de los pólipos nuevos producidos durante la cresta y el valle de cada tratamiento.	45
Figura 23. Efecto de los periodos de oscilación térmica en la frecuencia de producción de pólipos nuevos durante el valle y la cresta	47
Figura 24. Efecto del periodo de oscilación térmica en la mortalidad	48

Lista de tablas

Tabla I. Resultados de ANOVA multivariable de la interacción (frecuencia/Cresta-Valle)	34
Tabla II. Comparación entre las frecuencias (alta, media, baja) y las ondas (cresta y valle) para la producción de éfiras.....	38
Tabla III. Comparación entre las frecuencias (alta, media, baja) y las ondas (cresta y valle) para la producción de podocistos.....	42
Tabla IV. Comparación entre las frecuencias (alta, media, baja) y las ondas (cresta y valle) para la producción de pólipos nuevos.....	46
Tabla V. Tasa de mortalidad de los pólipos de <i>S. meleagris</i> en los tratamientos	48

1. INTRODUCCIÓN

Las medusas pertenecen al Phylum Cnidaria (del griego *cnidae* que significa ortiga), son organismos cosmopolitas principalmente de ambientes marinos aunque hay especies que habitan en agua continentales (Hickman *et al.*, 2002); poseen tentáculos en los cuales se encuentran organelos intracelulares llamados cnidocistos los cuales son estructuras de defensa, con efectos urticantes, que pueden descargarse de su cápsula por estímulos físicos o químicos, también presentan un sistema nervioso el cual consta de una red de nervios y células sensoriales (Rupert y Barnes, 1996; Brusca y Brusca, 2004). Actualmente existen más de 10,000 especies de cnidarios divididas en 2 grupos: Anthozoa y Medusozoa y dentro de éste último 4 clases: Hydrozoa, Cubozoa, Staurozoa y Scyphozoa (Zapata *et al.*, 2015).

La clase Scyphozoa presenta un ciclo de vida con alternancia de generaciones (metagenético) en donde las medusas liberan gametos femeninos y masculinos a la columna de agua para fertilizar un huevo que se desarrolla a una larva plánula nadadora, esta se fija al sustrato dando lugar a un pequeño pólipo. El pólipo crece y se reproduce asexualmente dando lugar a nuevos pólipos mediante diversas formas (v.gr.: podocistos, plánulas libres nadadoras, brotes laterales, brote lateral por estolón) (Schiariti *et al.*, 2014). Bajo determinadas condiciones ambientales los pólipos producen medusas a través de un proceso denominado estrobilación. Las medusas crecen y alcanzan la madurez sexual cerrando el ciclo (Arai, 1997) (Fig. 1).

Algo muy característico de los escifozoos es que pueden realizar aglomeraciones masivas o *blooms* (Purcell *et al.*, 2007; Richardson *et al.*, 2009). La intensidad de los blooms varía de un año a otro, generándose en diferentes escalas temporales y espaciales. Los blooms ocurren principalmente, en épocas cálidas pero pueden tener fluctuaciones a lo largo del año así como en el tamaño e intensidad con que

se presentan (Prieto *et al.*, 2010). Actualmente existen diferentes propuestas para explicar la presencia de estos *blooms* como: los cambios en la temperatura oceánica, la sobrepesca, el incremento de las actividades antropogénicas y/o debido a posibles fenómenos fenológicos (Purcell *et al.*, 2007; Richardson *et al.*, 2009; Condon *et al.*, 2012; Duarte *et al.*, 2012). Sin embargo la distribución espacial y temporal de las medusas depende de la abundancia y la localización de los pólipos, así como el éxito del reclutamiento de las éfiras a medusas adultas por lo que los estudios que involucren aspectos biológicos y reproductivos son esenciales para entender las posibles causas de los *blooms*.

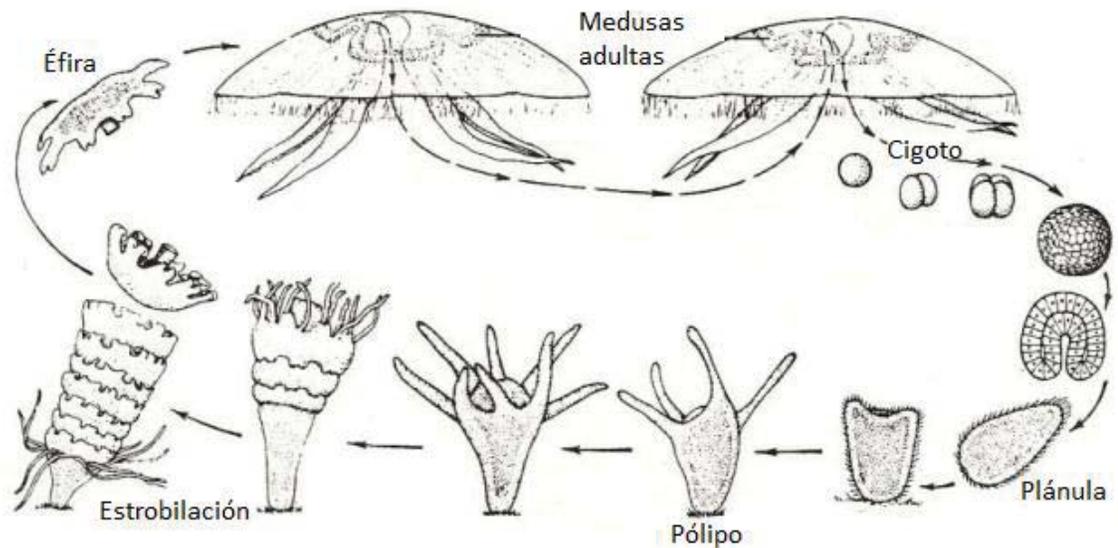


Figura 1. Ciclo de vida metagenético típico de la clase Scyphozoa (Tomado de Agassiz y Wolcott, 1993).

Existen grandes problemas con la incidencia de los blooms, uno de ellos es el daño que ocasionan a las pesquerías, disminuyendo y deteriorando algunas poblaciones de peces de importancia económica. Además las medusas son voraces competidores por alimento consumiendo larvas y peces pequeños, lo que en ocasiones provoca la desestabilización de los ecosistemas y comunidades

marinas; también pueden llegar a ocasionar daños a la industria pesquera, rompiendo las redes de las embarcaciones, por su gran abundancia en las zonas de pesca (Mianzan y Cornelius, 1999; Purcell *et al.*, 2007).

Otro inconveniente es el impacto negativo que generan a nivel socioeconómico, por ejemplo: al turismo, ya que la mayoría de las especies tienen toxinas urticantes y en algunos casos letales para los humanos, lo cual puede ocasionar el cierre de playas y zonas costeras (Purcell *et al.*, 2007). En centrales hidroeléctricas o plantas nucleares ocasionan daños económicos como en Filipinas (1999), Israel, Estados Unidos (2011) y Suecia (2005 y 2013), que durante la toma de agua marina para refrigerar sus generadores, han sido obstruidos por una gran cantidad de medusas, ocasionando apagones y cortes de energía (Mackie, 2002; Anónimo, 2010, 2013).

Por otra parte, dentro del área molecular hay medusas de gran importancia, de las que se extraen proteínas fluorescentes, como la GFP (green fluorescent protein) presente en la especie *Aequorea victoria* y que es utilizada como un marcador genético (Zimmer, 2009); en la industria de la agricultura se utiliza como fertilizante (Hossain *et al.*, 2013) y como control ambiental (Watanabe *et al.*, 2015) y desde hace algunos años se ha implementado la pesca, el procesamiento y la exportación a países asiáticos de diferentes especies de medusas del orden Rhizostomeae para su consumo (Omori y Nakano, 2001).

En México, se pesca medusa desde hace más de 10 años. La especie *Stomolophus meleagris* Agassiz, 1862, comenzó a ser extraída a partir de los años 80's en el Golfo de México y el estado de Oaxaca; en el año 2000 se iniciaron actividades de investigación, aprovechamiento y permisos para pesca de fomento en el estado de Tabasco (Mungaray, 2007). Durante el año 2002, se solicitó permiso para explotación de *S. meleagris* a la Comisión Nacional de Pesca y se incluyó dentro de la Carta Nacional Pesquera (CONAPESCA, 2010). Para el año 2010, se abrió la pesca comercial de medusa *S. meleagris* en el estado de Sonora donde comenzó a ser explotada y aprovechada, permitiendo la exportación al

mercado asiático logrando ingresos monetarios al país (Álvarez-Tello, 2007) y durante el año 2012 se generó una ganancia de más de 1.5 millones de dólares con una captura de 10, 000 toneladas (de peso vivo) de medusa (López-Martínez y Álvarez-Tello, 2013).

2. ANTECEDENTES

2.1. Especie Objetivo

En la clase Scyphozoa se encuentran las consideradas verdaderas medusas, cuenta con 200 especies aproximadamente (Mianzan y Cornelius, 1999) de las cuales 16 están reportadas para las aguas mexicanas (Segura-Puertas *et al.*, 2003), entre ellas la medusa *Stomolophus meleagris* o bola de cañón. Esta especie presenta una distribución en climas tropicales, subtropicales y templados, se encuentra en el Golfo de California, en el Océano Pacífico hasta Ecuador y en el Océano Atlántico occidental desde el sureste de Estados Unidos, en el Golfo de México hasta las costas de Brasil e incluso Argentina (Ocaña-Luna y Gómez Aguirre, 1991; 1999; Mianzan y Cornelius, 1999). Es una especie consumidora de zooplancton (larvas, juveniles y adultos de diversas especies), tiene asociación de comensalismo con el cangrejo araña (Gutsell, 1928), depredación por tortugas laúd (Leary, 1957) y simbiosis con juveniles de jurelillo negro (López y Rodríguez, 2008).

La medusa *S. meleagris* tiene una campana en forma de semiesfera que puede medir hasta 18 cm de diámetro en estado adulto, debajo de la campana posee pliegues ondulados, un manubrio con brazos orales en pares y carece de tentáculos en el borde umbrelar (Kramp, 1961; Brusca y Brusca, 2004). Por su parte los pólipos pueden llegar a medir 2 mm de altura aunque su tamaño y forma varían dependiendo de las condiciones ambientales. En general, su cuerpo tiene forma de cono con un disco oral rodeado de 16 tentáculos con una probóscide que

termina en una boca redondeada y se fijan al sustrato por medio de un disco basal (Calder, 1982) (Fig. 2).

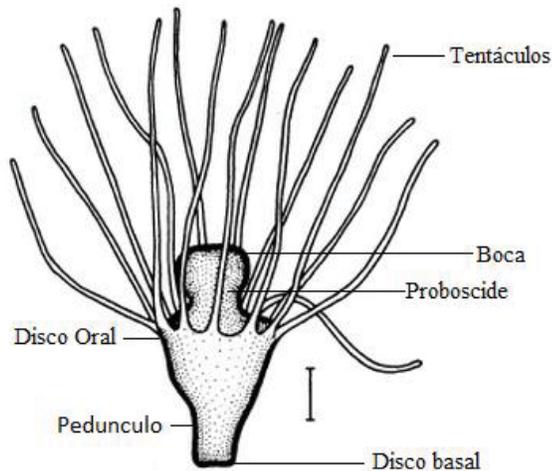


Figura 2. Morfología general del pólipo de *S. meleagris* completamente desarrollado. Escala 500 μm (modificado de Calder, 1982).

Las medusas presentan sexos separados con una relación de 1:1, al llegar a un estado adulto y maduro se reproducen sexualmente liberando los gametos a la columna de agua donde se fertilizan (Carvalho-Saucedo *et al.*, 2011). Después del desarrollo embrionario se origina una larva plánula ciliada que nadará libremente hasta encontrar un sustrato donde fijarse, e iniciar la metamorfosis al estado pólipo o escifistoma. En éste estadio la reproducción es asexual y puede ser de dos formas para *S. meleagris*: una está relacionada con formación de más pólipos mediante podocistos, que son una porción de tejido recubierto por una cutícula de quitina que permanecen en estado de latencia, de tal manera que el pólipo madre prolonga un estolón cerca del disco basal, esta estructura al hacer contacto con el sustrato el pólipo se mueve a ese nuevo punto (o puede regresar al inicial) dejando un podocisto que eclosionará cuando los factores sean los adecuados emergiendo un nuevo pólipo (Arai, 2009); los podocistos son importantes ya que son la única forma de reproducción pólipo-pólipo en esta especie y ayudan a

aumentar la densidad de los pólipos. La segunda forma está relacionada con la formación de medusas por estrobilación en donde el cuerpo del pólipo se va alargando para después segmentarse transversalmente (estróbilo) formando un número variable de discos, los tentáculos se reabsorben y las divisiones de los segmentos se hacen más profundas (Fig. 3) generando las éfiras (Fig. 4) las cuales tienen ocho brazos, ocho ropalios y un manubrio pequeño, que comenzarán a contraerse hasta que se liberen del pólipo a la columna de agua, empezando la fase planctónica, las éfiras crecerán y se convertirán en medusas adultas para cerrar el ciclo de vida de nuevo (Arai, 1997) (Fig. 5).

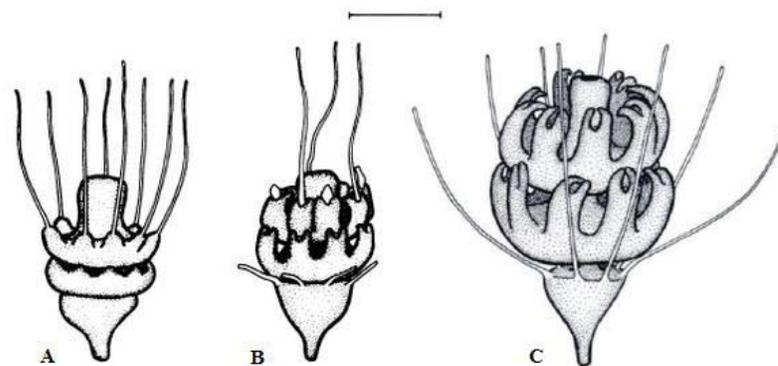


Figura 3. A. Estróbilo temprano de *S. meleagris* con incisiones en desarrollo. B. Estróbilo con tentáculos reabsorbidos y éfiras en desarrollo. C. Estróbilo tardío con éfiras bien desarrolladas. Escala 500 μm (Tomado de Calder, 1982).

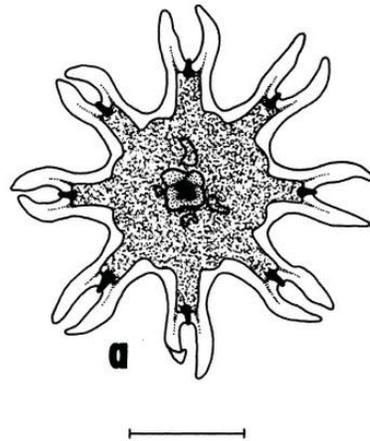


Figura 4. Éfira de *S. meleagris*. Escala 500 μ m (Tomado de Calder, 1982).

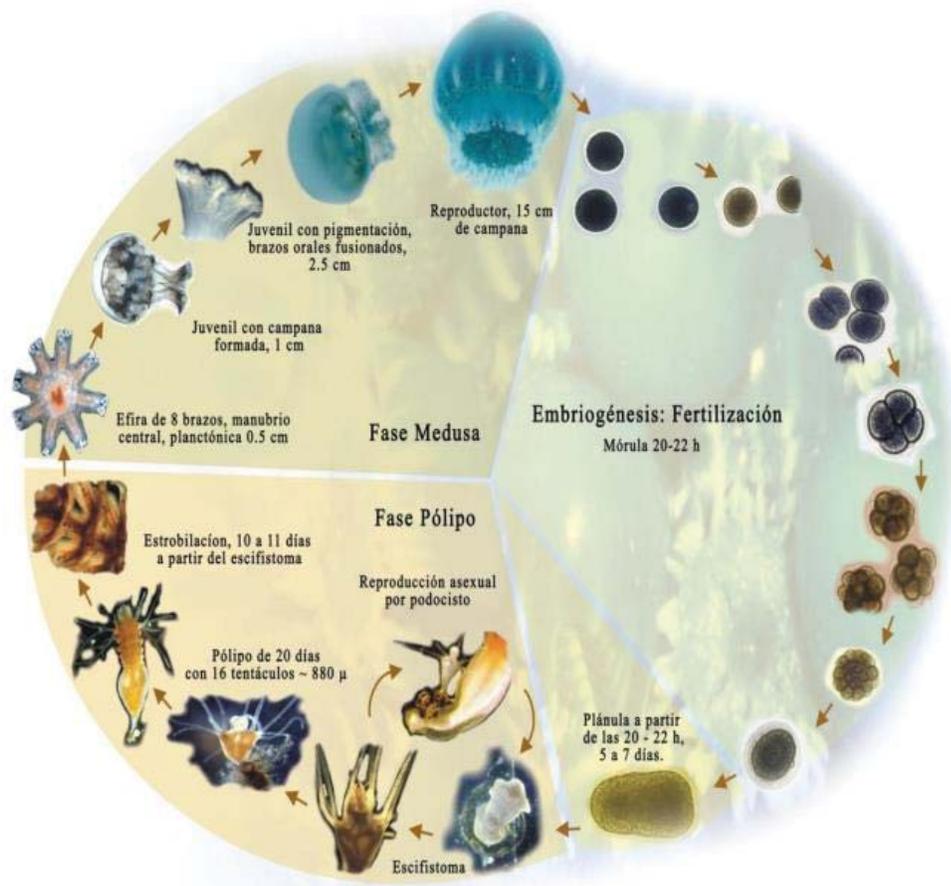


Figura 5. Ciclo de vida de *Stomolophus meleagris* mostrando la fase sexual y asexual (Tomado de Ocampo *et al.*, 2008).

2.2. Factores que afectan a los escifozoarios

Se ha observado que el ciclo de vida de muchas especies está influenciado por las variables ambientales, además es probable que el desarrollo y la urbanización de las zonas costeras, la sobrepesca, la eutrofización así como los ciclos climáticos estén relacionados con la abundancia de las medusas (Purcell *et al.*, 2007; Richardson *et al.*, 2009; Duarte *et al.*, 2012). Se ha considerado que la abundancia de medusas depende también de factores bióticos y abióticos así como del reclutamiento de los pólipos (Jarms, 2010). En comparación con la fase medusa el estudio de los pólipos ha sido muy limitado ya que muy pocas especies han sido encontrados en la naturaleza, sin embargo en los últimos años se ha incrementado el esfuerzo para el estudio de esta fase utilizando diferentes factores como la disponibilidad de alimento (Arai, 1997; Wang, *et al.*, 2015), los cambios en la salinidad (Purcell *et al.*, 1999; Holst y Jarms, 2010), la concentración de oxígeno disuelto (Condon *et al.*, 2001; Ishii *et al.*, 2008), la cantidad de luz percibida (Chen *et al.*, 1984; Liu *et al.*, 2009), los niveles de pH (Winans y Purcell, 2010), la posible simbiosis con zooxantelas (Sugiura, 1963; Fitt y Costley, 1998) y las variaciones en la temperatura (Sugiura, 1965; Arai, 1997; Hernández-Tlapale, 2010; Prieto *et al.*, 2010; Holst, 2012; Purcell *et al.*, 2012; Schiariti *et al.*, 2014) siendo algunos de estos factores la posible causa de la formación de blooms.

Se han realizado diversos estudios relacionando la temperatura como un factor vital en la reproducción de pólipos *v.gr.* *Aurelia* sp. (Lucas y Lawes, 1998; Kroiher *et al.*, 2000; Liu *et al.*, 2009; Han y Uye, 2010; Holst, 2012; Schiariti *et al.*, 2014), *Cassiopea xamachana* (Fitt y Costley, 1998), *Chrysaora quinquecirrha* (Cargo y Schultz, 1967; Loeb, 1972; Purcell *et al.*, 1999; Pitt y Lucas, 2014), *Lychnorhiza lucerna* (Schiariti *et al.*, 2014), *Mastigias papua* (Sugiura, 1965), *Nemopilema nomurai* (Kawahara *et al.*, 2006), *Rhizostoma octopus* (Holst *et al.*, 2007; Schiariti *et al.*, 2014) *Sanderia malayensis* (Adler y Jarms, 2009; Schiariti *et al.*, 2014) y *S. meleagris* (Hernández-Tlapale, 2010). En casos particulares como la especie

Aurelia aurita, Liu *et al.* (2009) observaron que con una temperatura de 30°C y luz de 372 lux se aceleraba la estrobilación mientras que a 20°C y ausencia de luz se inhibía. También Fitt y Costley (1998) observaron que los pólipos de *Cassiopea xamachana* requieren una temperatura del agua mayor a los 20°C y una obligada presencia de zooxantelas para poder estrobilar. Y Hernández-Tlapale (2010) observó que la temperatura puede afectar el número de éfiras producidas así como su tamaño o el número de estrobilaciones y cuando la temperatura es “cálida” (27°C) existe una mayor producción de éfiras en pólipos de *S. meleagris*. Pero la mayoría de estos estudios se realizaron utilizando intervalos de temperatura constante para ver su efecto en la reproducción, sin embargo en el medio marino siempre hay cambios en la temperatura.

Brewer y Feingold (1991) estudiaron los cambios repentinos en la temperatura, o shocks, en pólipos de *Cyanea* sp. utilizaron seis diferentes tratamientos, donde aumentaron la temperatura, de 10°C a 23°C; de 10°C a 19°C, y la disminuyeron de 19°C a 10°C; de 19°C a 5°C; de 23°C a 19°C y de 23°C a 10°C, y encontraron que la estrobilación ocurrió en aquellos tratamientos donde disminuyó la temperatura. También para la especie *L. lucerna*, Schiariti (2008) utilizó un tratamiento con temperatura constante (22°C) y uno con cambio en la temperatura (de 22°C-16°C-22°C) y observó que la estrobilación sólo ocurrió en el tratamiento que se disminuyó la temperatura y después regresó a la inicial; de igual forma, con esta misma especie Pereyra (2015) realizó cinco tratamientos de cambios de temperatura tanto disminución como aumento a partir de una temperatura inicial (15°C-20°C; 15°C-20°C-15°C; 15°C-10°C-15°C; 15°C-10°C y uno constante a 15°C) y observó que la estrobilación de los pólipos se presentó en los tratamientos que tuvieron un aumento en la temperatura y en los que se disminuía la temperatura pero regresaba a la original. Holst (2012) utilizó cuatro especies: *A. aurita*, *Cyanea capillata*, *C. lamarckii* y *Chrysaora hysoscella*, las sometió a tres tratamientos (uno constante a 15°C, y dos con cambios de 15°C-10°C-15°C y de 15°C-05°C-15°C) y observó que con una temperatura constante disminuyó la

estrobilación en *A. aurita* pero aumentó en *C. lamarckii* y se inhibió en *C. capillata*; el cambio de 15°C-10°C-15°C aumentó la estrobilación en *C. capillata* y en *C. hysoscella* y el cambio de 15°C-05°C-15°C disminuyó la estrobilación en *C. lamarckii* concluyendo que los incrementos-decrementos de la temperatura afectan de diferente manera a cada especie.

Todos estos estudios han aportado información acerca de diferentes especies de medusas y su comportamiento bajo diferentes temperaturas, sin embargo es importante tratar de realizar experimentos con condiciones parecidas al medio donde están los pólipos, algo que se torna difícil ya que únicamente se conocen alrededor de 10 especies de pólipo en campo (Duarte *et al.*, 2012), y al no saber las condiciones donde se encuentran sólo se pueden hacer aproximaciones y parámetros comparativos.

En el medio marino ocurren cambios temporales a los cuales están sometidos los organismos. Sin embargo, la gran mayoría de los trabajos experimentales donde se evalúa la temperatura sobre los organismos se realizan con intervalos constantes y estables; por ello es posible que el efecto no refleje lo ocurrido en el medio natural, ya que en la naturaleza hay una oscilación de temperatura y no una temperatura constante que se presenta tanto a escalas cortas (diarias) como largas (estacionales) e incluso decadales (Lluch-Belda *et al.*, 2003). Son pocos los estudios que han realizado experimentos utilizando oscilaciones térmicas, las cuales tienen picos máximos y mínimos de temperatura que suceden en un periodo de tiempo definido (frecuencia). En especies de invertebrados como la almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*) y el camarón (*Penaeus vannamei*) se observó que ambas especies fueron capaces de adaptarse a las oscilaciones térmicas y no mostraron un efecto negativo en su metabolismo, siendo factible que suceda de igual manera en el medio ambiente (Sicard-González, 2006; Puente-Carreón, 2009; Guzmán-Guadalupe, 2013).

En especial en las costas, existen fluctuaciones diurno-nocturnas de la temperatura, acentuadas por las variaciones mensuales y por las mareas. En la bahía de La Paz, B.C.S., al subir la marea entra un gran volumen de agua proveniente de la Corriente de California, ésta agua se calienta por radiación solar y al bajar la marea el agua caliente sale a mar abierto, así los organismos están en constante cambio de temperatura (Lluch-Belda *et al.*, 2003). En particular en las costas del Golfo de California donde se observan los blooms de *S. meleagris* ocurren variaciones climáticas en escalas de día/noche, estacionales e interanuales al igual que en otras bahías, que se acentúan durante la temporada de huracanes. A la fecha no existe información sobre el efecto de las oscilaciones térmicas en la reproducción de pólipos de *S. meleagris*.

En el presente estudio se simuló una oscilación térmica que emula la estación cálida del año dentro de la Bahía de La Paz, BCS, México (verano-otoño), a la que se expusieron por tres meses pólipos de *S. meleagris* a tres diferentes frecuencias de oscilación con el objetivo de determinar el efecto en el desempeño reproductivo de los pólipos.

3. JUSTIFICACIÓN

Las pesquerías de medusa que existen en el mundo explotan especies pertenecientes al orden Rhizostomeae como *S. meleagris*, la cual es aprovechada en México desde el año de 1999 (López-Martínez y Álvarez-Tello, 2013); además cuenta con un proyecto de investigación, orientado al desarrollo de un plan de manejo y aprovechamiento sustentable, por parte de centros de investigación como el CIBNOR y el INAPESCA (López-Martínez y Álvarez-Tello, 2008).

Es importante el estudio de los pólipos ya que son los responsables del reclutamiento de la fase medusa y por lo tanto de los blooms que pueden llegar a producirse, pero su investigación es complicada ya que el tamaño del pólipo es muy reducido (Arai, 1997). De igual forma ha sido difícil la investigación de los factores ambientales y la relación que tienen con la fisiología de los pólipos.

Aunque el efecto de la temperatura en la reproducción asexual ha sido estudiado, la información obtenida es diversa y varía dependiendo de la especie. En particular la temperatura en el mar oscila diariamente y la amplitud de los cambios oscila estacionalmente, por lo que estos cambios podrían influir en la reproducción de los pólipos. Estos conocimientos lograrían, en un futuro, ayudar a la comprensión e identificación de un patrón de ocurrencia o abundancia para ésta especie y su probable impacto en la formación de blooms. De aquí que, para entender la reproducción asexual de los pólipos de *S. meleagris* es fundamental su estudio bajo oscilaciones térmicas.

4. PREGUNTA CIENTÍFICA

Con un cambio continuo en la temperatura, como sucede en una oscilación térmica, ¿provocará un efecto en la reproducción de los pólipos de *S. meleagris*? Y durante esta oscilación térmica ¿habrá una diferencia en la reproducción de los pólipos durante la temperatura máxima (cresta) y la temperatura mínima (valle) de la oscilación térmica?

5. HIPÓTESIS

Se ha observado que la reproducción asexual en pólipos se ve afectada por la temperatura, por lo que se espera que:

- A una baja frecuencia de oscilación térmica, la producción de éfiras, podocistos y pólipos nuevos es mayor y a una alta frecuencia es menor.
- La producción de éfiras, podocistos y pólipos nuevos es mayor en la temperatura máxima (cresta).

6. OBJETIVOS

6.1. Objetivo general

Evaluar el efecto de la oscilación térmica en la supervivencia y la producción de éfiras, podocistos y pólipos nuevos en pólipos madre de *Stomolophus meleagris*.

6.2. Objetivos particulares

1. Determinar el efecto de tres frecuencias de oscilación térmica (alta, media y baja) en la producción de éfiras, podocistos y nuevos pólipos.
2. Determinar el efecto combinado de la frecuencia de oscilación térmica (alta, media y baja) y la condición de la onda (temperatura máxima, cresta y temperatura mínima, valle) en la producción de éfiras, podocistos y nuevos pólipos.
3. Determinar la mortalidad del pólipo madre para cada tratamiento experimental.

7. MATERIALES Y MÉTODOS

7.1. Obtención de organismos

Se realizó una salida a campo en mayo del 2015 a la localidad “El Quelele” en La Paz, B.C.S., México ($24^{\circ}11'05.05''N$, $110^{\circ}25'12.16'' W$), donde se recolectaron medusas maduras, tanto hembras como machos, utilizando redes de cuchara y de forma manual (Fig. 6). Las medusas fueron trasladadas al Laboratorio de Ecofisiología de Organismos Acuáticos (LEOA) del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), donde se colocaron en una tina de 1,500 litros previamente llenas con agua de mar (35 ups), manteniéndose ahí hasta su desove. Dentro de la tina se colocaron recipientes de plástico y vidrio para que las plánulas se adhirieran y al momento de emerger el pólipo se pudiera extraer sin dañarlo.

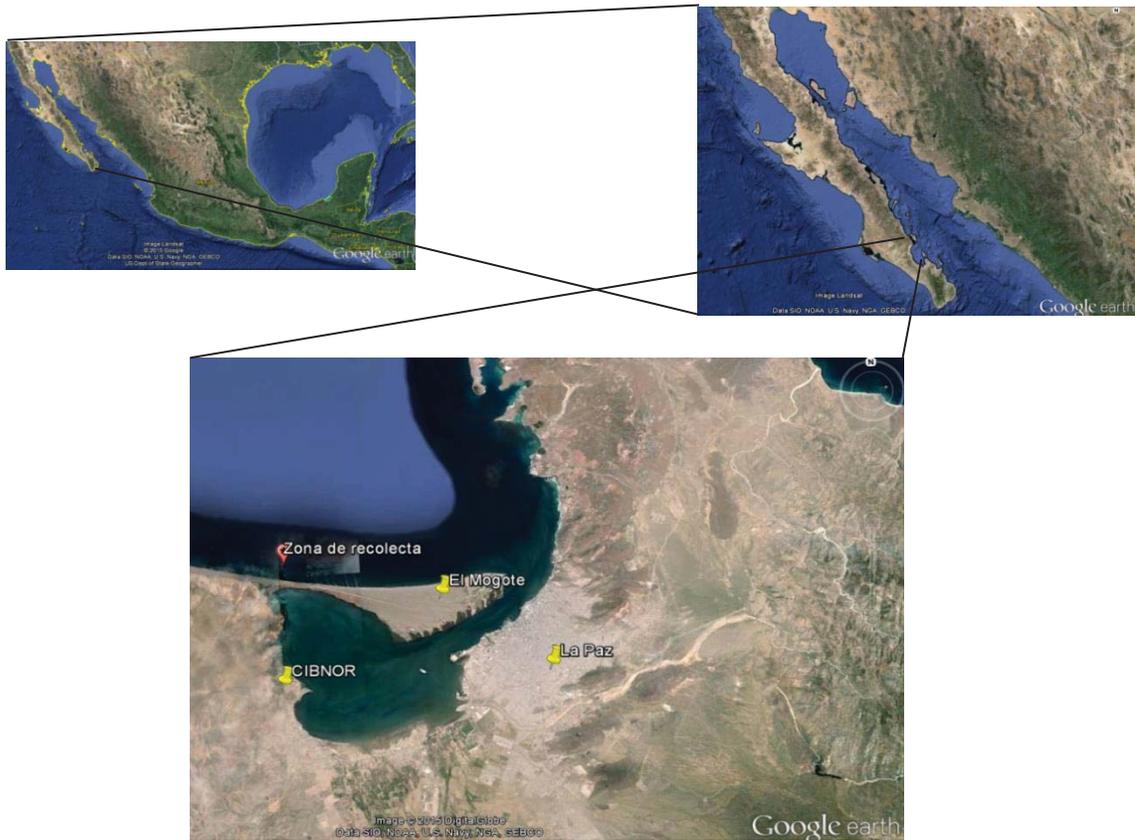


Figura 6. Mapas con la localidad de recolecta de medusa *S. meleagris* en “El Quelele”, La Paz, Baja California Sur, México 24°N, 110°W.

Posteriormente se seleccionaron al azar pólipos madre que tuvieran 8 tentáculos y se colocaron individualmente en recipientes de plástico de 25 mL que fueron llenados con agua marina filtrada a 5 micras, ajustada a 35 ups y se cerraron con una malla de 500 micras. Los recipientes se colocaron en grupos de 10 en una base de acrílico, la cual se sumergió en acuarios de acrílico de 3 litros, donde permanecieron sin moverse hasta que los pólipos se fijaran y desarrollaran 16 tentáculos. Los pólipos fueron alimentados *ad libitum* una vez por semana con naupli de *Artemia franciscana* producidos en el Laboratorio de Respiración del CIBNOR.

Los experimentos se realizaron por triplicado (tres réplicas de 10 pólipos cada una), teniendo una $N = 30$ (pseudo-réplicas) x 3 (oscilaciones de temperatura), además de un control, el cual estuvo a una temperatura constante durante todo el bioensayo, dando un total de 120 pólipos. Los organismos fueron aclimatados durante una semana a 25°C antes de iniciar el experimento.

7.2. Diseño Experimental

La fase experimental tuvo una duración de 14 semanas y para evaluar el efecto de la oscilación térmica en el desempeño reproductivo del pólipo se seleccionó una onda térmica con un pico máximo (cresta) de 30°C y un pico mínimo (valle) de 20°C. La onda térmica se definió con base en el promedio de la temperatura superficial (2 m) registrada en 6 estaciones en la Bahía de La Paz, B.C.S. mediante sensores electrónicos de alta frecuencia (HOBOS) y corresponden a la variación mensual de la temperatura durante julio-diciembre del 2008 (estación cálida verano-otoño) (Cáceres, 2010). Se seleccionaron tres tratamientos experimentales que corresponden a tres frecuencias (alta, media y baja) de la onda térmica con periodos de repetición cada 7, 14 y 28 días respectivamente (Fig. 7).

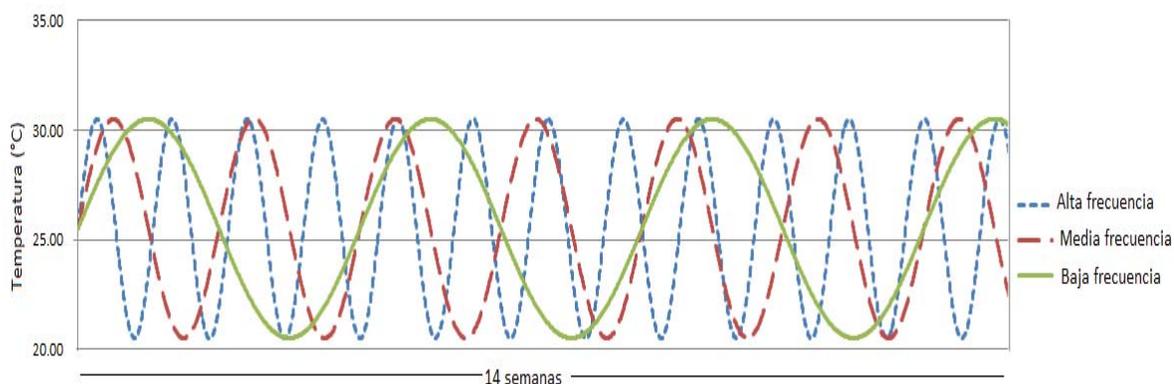


Figura 7. Modelo de la oscilación térmica esperada del bioensayo para los tres tratamientos: alta frecuencia (7 días); media frecuencia (14 días) y baja frecuencia (28 días). Con temperatura máxima de 30°C y mínima de 20°C y una duración de 14 semanas.

7.3. Simulación de la Onda Térmica

La onda térmica se simuló mediante una función senoidal en un Simulador Térmico Marino (SITMA3) diseñado en el LEOA. El SITMA3 consiste en una serie de bombas de recirculación de agua, conectadas a seis contenedores de plástico de 350 litros, donde se reguló la temperatura del agua de manera automática, simultánea e independiente, mediante un sistema de enfriamiento/calentamiento controlado por bombas de calor. El control térmico se realizó mediante un sensor térmico que envió la lectura de la temperatura al programa de simulación, ese dato se convirtió y comparó con la función programada de tal manera que el sistema de enfriamiento o calentamiento se prendiera o apagara. De esta forma el equipo fue capaz de emular cualquier patrón de temperatura de acuerdo a la condición que se programó (Fig. 8).

En cada uno de los tres contenedores controlados por el SITMA3, se colocaron tres acuarios de tres litros con agua de mar filtrada a 5 micras dentro de estos se ubicaron los 10 pólipos, los acuarios se ubicaron sobre una charola plástica perforada (a modo de baño María). Para cada contenedor se simuló la onda térmica con periodos de repetición de siete días (alta frecuencia), 14 días (media

frecuencia) y 28 días (baja frecuencia) a partir de 25°C, que fue la temperatura a la cual se produjeron los pólipos madre y a la cual se aclimataron.

La temperatura fue homogénea en todo el contenedor gracias a las bombas de recirculación, sin embargo hubo una pérdida de 0.5°C entre éste y los acuarios, que se consideró para la simulación. La exactitud del SITMA3 para controlar las temperaturas es de 0.001 y el sistema completo se encontraba conectado a la planta de emergencia del CIBNOR, de tal manera que podía ser utilizado de manera continua evitando el riesgo de variación debido a alguna falla en el suministro eléctrico.

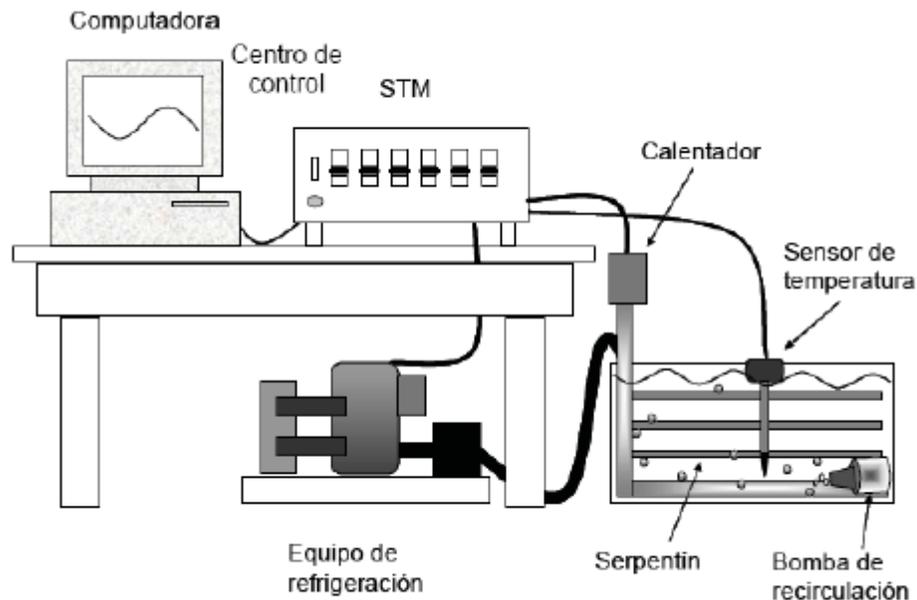


Figura 8. Esquema del Simulador Térmico Marino, se muestran los componentes diseñados para simular las oscilaciones térmicas en las tinas de forma simultánea e independiente (Sicard, 2006).

7.4. Acondicionamiento al SITMA y Determinación de Variables Biológicas

Con los pólipos adheridos al fondo de cada recipiente, cerrados con una tapa perforada para evitar la salida de éfiras y permitir el intercambio de agua, se inició un periodo de aclimatación de una semana a 25°C al sistema experimental. Concluido el periodo de acondicionamiento, comenzó el bioensayo con cada oscilación térmica específica para cada tratamiento durante 14 semanas. Los bioensayos se realizaron en el LEOA del CIBNOR.

A lo largo del bioensayo se realizaron observaciones con un microscopio estereoscópico Leider (Modelo MZ-720X) en cada pico máximo y mínimo de temperatura para cada tratamiento experimental. Los pólipos se alimentaron con naupliil de *Artemia* sp. *ad libitum* y se realizó un recambio de agua previamente aclimatada a la temperatura correspondiente una vez por semana. Independiente del SITMA3 se registró la temperatura, tanto de la tina como de los acuarios utilizando un Datalogger HOBO para registrar la temperatura observada. Se mantuvieron en un periodo de 12 horas luz y 12 horas oscuridad regulado por un temporizador incorporado a la cámara donde se encontraba el bioensayo.

Las variables evaluadas fueron: I) número de éfiras producidas, II) número de podocistos producidos, III) número de pólipos nuevos producidos y IV) mortalidad de los pólipos.

Un lote de 30 pólipos fueron mantenidos en un baño termorregulador a 25°C en el Laboratorio de Respiración durante todo el bioensayo y sirvieron como control para el monitoreo de pólipos en condiciones en cautiverio.

7.5. Mortalidad

Durante las observaciones en cada punto máximo (cresta) y mínimo (valle), así como los días de suministro de alimento se realizó una observación a cada tratamiento para determinar si algún pólipo había muerto. Al final del bioensayo se calculó la tasa de mortalidad de cada tratamiento con una regresión lineal, para calcular la pendiente y el punto de intersección. Se realizó utilizando el programa de Office Excel 2007.

7.6. Análisis Estadístico

Se analizó la normalidad y homocedasticidad de los tratamientos con pruebas de Shapiro-Wilks y de Levene respectivamente. Se calculó la frecuencia relativa de cada variable para obtener sus porcentajes, la tasa de mortalidad y se obtuvieron las frecuencias relativas de cada variable.

El efecto de la frecuencia de la oscilación térmica en la producción de éfiras, podocistos y pólipos nuevos se analizó mediante una ANOVA multivariada (frecuencia/Cresta-Valle). Cuando se detectó efecto significativo se realizó una prueba a posteriori de Duncan utilizando el software Statistica 7.0 y el software R 3.2.0. Todas las pruebas se realizaron con un nivel de significancia de $P < 0.05$.

8. RESULTADOS

8.1. Condiciones Experimentales

La oscilación térmica de cada tratamiento realizado por el SITMA3 tuvieron los siguientes promedios de temperatura: en la alta frecuencia: $\bar{X}= 25.75^{\circ}\text{C}$ con 13 repeticiones de periodo (Fig. 9a), en la media frecuencia: $\bar{X}= 26.49^{\circ}\text{C}$ con 7 repeticiones de periodo (Fig. 9b) y en la baja frecuencia: $\bar{X}= 26.04^{\circ}\text{C}$ con 3 repeticiones de periodo (Fig. 9c). Se puede observar que a partir del modelo de oscilación térmica esperada (mostrado en la Fig. 7), las oscilaciones térmicas de cada tratamiento son casi idénticas, con excepción de los cambios bruscos que ocurrieron en la cuarta semana ocasionados por una falla eléctrica entera en el CIBNOR.

Cabe señalar que una de las réplicas se perdió durante las primeras semanas del experimento en todos los tratamientos, por lo que los resultados consideran una $N=20$ pólipos por tratamiento.

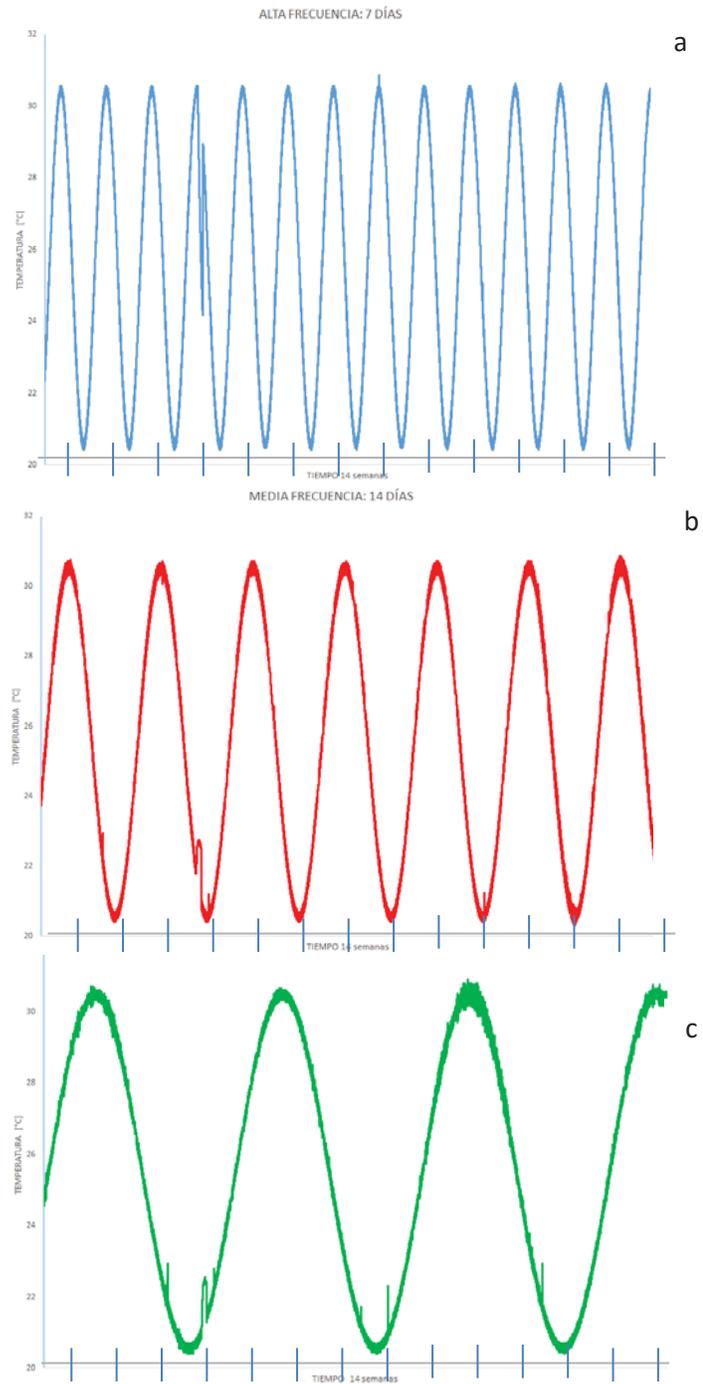


Figura 9. Gráfico de la oscilación térmica para la alta frecuencia (9a); la media frecuencia (9b) y la baja frecuencia (9c).

8.2. Efecto del periodo de oscilación térmico en la reproducción de pólipos de *S. meleagris*

Dentro de las variables analizadas se encontraron diferencias significativas en el número de éfiras y en los pólipos nuevos por efecto del periodo de la oscilación térmica (Tabla I).

Tabla I. Resultados de ANOVA multivariable de la interacción (frecuencia/Cresta-Valle) sobre cada variable entre los tratamientos sometidos a la oscilación térmica. Analizada con 95% confianza.

Variable	F (2,803)	P
Éfiras	4.7078	0.00928*
Podocistos	0.26235	0.76931
Pólipos nuevos	2.3196	0.09897*

8.3. Efecto del periodo de oscilación térmico en el número de estrobilaciones en pólipos de *S. meleagris*.

Los eventos reproductivos de estrobilación ocurrieron en todos los tratamientos al menos una vez aunque no en todos los pólipos. El tratamiento control tuvo la mayor cantidad de estrobilaciones (12 en total), seguido de la media frecuencia (nueve), la baja frecuencia (cinco) y la alta frecuencia (cuatro).

El primer evento reproductivo sucedió en la alta frecuencia durante la primera semana del bioensayo y presentó tres estrobilaciones más a lo largo del bioensayo; por otro lado la media y baja frecuencia tuvieron la primera estrobilación durante la segunda semana del bioensayo, mientras que la media frecuencia volvió a estrobilar tres veces más a lo largo del bioensayo. La baja

frecuencia no volvió a tener un evento reproductivo de estrobilación hasta la última semana.

El tratamiento control tuvo su primera estrobilación hasta la tercera semana, sin embargo sus estrobilaciones fueron más continuas y seguidas produciendo más a lo largo de todo el bioensayo (Fig. 10). La cantidad de pólipos que estrobilaron en cada evento reproductivo fue menor al 30% en todos los tratamientos; y se observaron cuatro pólipos, dos en la media frecuencia y dos en el tratamiento control, que estrobilaron dos veces durante el bioensayo aumentando el número de éfiras producidas en cada estrobilación.

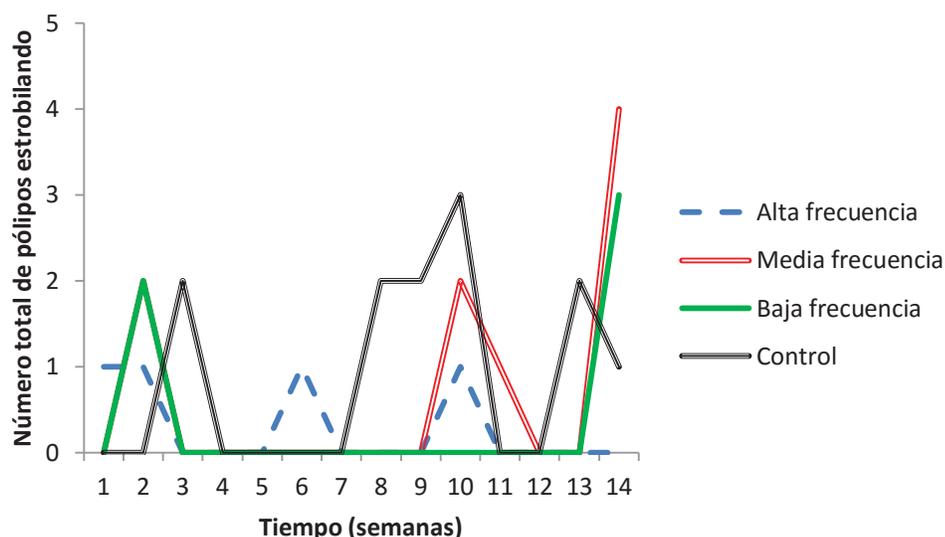


Figura 10. Número total de pólipos que estrobilaron en cada tratamiento sometido a los diferentes periodos de oscilación térmica en pólipos *S. meleagris* durante todo el bioensayo.

8.4. Efecto del periodo de oscilación térmico en la producción de éfiras en pólipos de *S. meleagris*.

A lo largo de todo el bioensayo los 80 pólipos produjeron 117 éfiras. De estas, el 37.60% se produjo en la media frecuencia con 44 éfiras, el 28.30% se produjo en

el tratamiento control con 33 éfiras, el 25.60% en la baja frecuencia con 30 éfiras y el 8.50% restante en la alta frecuencia con 10 éfiras (Fig.11), éstas éfiras totales se produjeron tanto en la temperatura máxima (cresta) como en la mínima (valle) (excepto en la baja frecuencia que sólo produjo durante la cresta) (Fig. 12). Hubo tres pólipos (3.75%) que presentaron una estrobilación monodisco (en alta y media frecuencia y en el control), el resto de las estrobilaciones fueron polidisco.

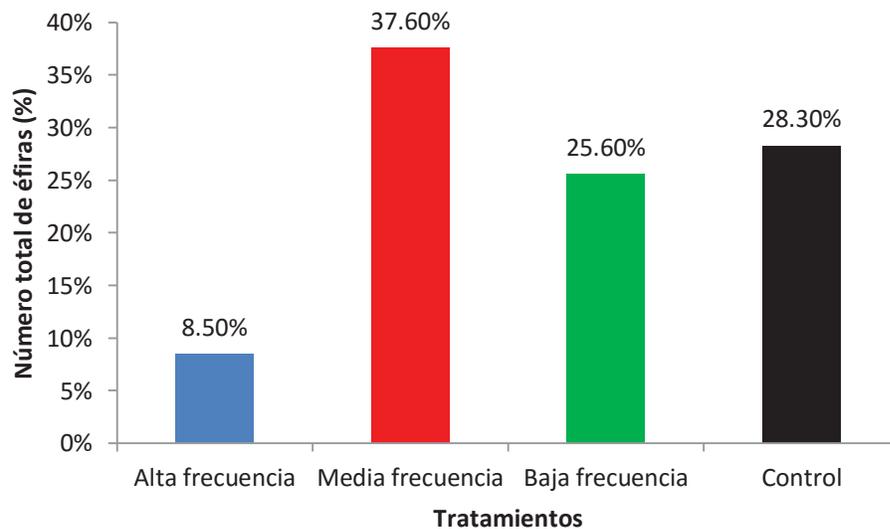


Figura 11. Frecuencia relativa de éfiras producidas por cada tratamiento durante todo el bioensayo.

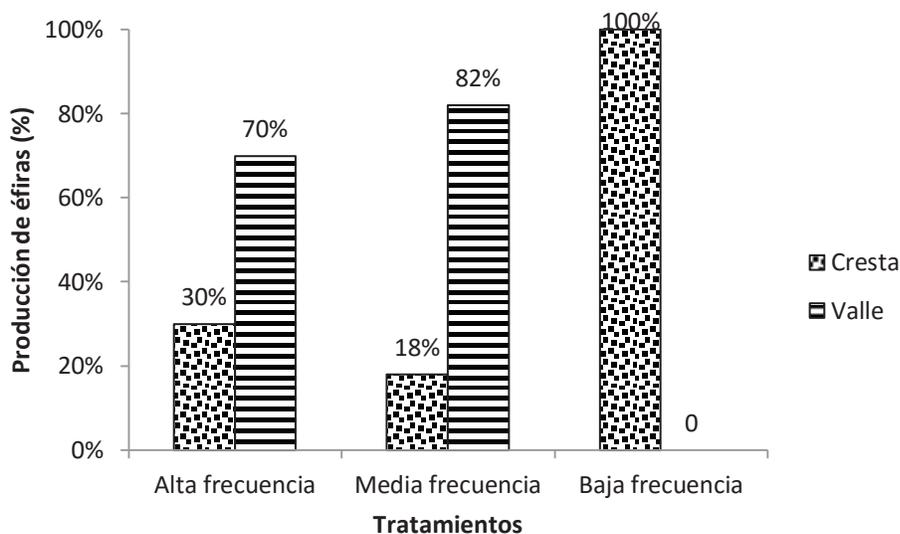


Figura 12. Frecuencia relativa de éfiras producidas durante la cresta y el valle de cada tratamiento.

La producción de éfiras en la temperatura máxima (41 en total) y en la mínima (43 en total) fue casi la misma, por lo que no se encontraron diferencias significativas en la generación de éfiras entre la cresta o el valle. Sin embargo sí se observaron diferencias significativas entre el número de éfiras producidas durante los diferentes tratamientos de periodo de oscilación térmica: en la alta y la baja frecuencia en la cresta (0.012 ± 0.05 y 0.313 ± 0.08 , respectivamente) y en la alta y la media frecuencia en el valle (0.031 ± 0.05 y 0.318 ± 0.07 , respectivamente) (ANOVA multivariable y Duncan, $P < 0.05$) (Tabla II) (Fig.13).

Tabla II. Comparación entre las frecuencias (alta, media, baja) y las ondas (cresta y valle) para la producción de éfiras.

Fuente de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado medio	F calculada	P > F
Frecuencia	5.061	2	2.530	4.249	0.015*
Condición	0.034	1	0.340	0.057	0.81
Interacción	5.607	2	2.804	4.708	0.009*

Los asteriscos representan diferencias significativas (Prueba de Duncan $P < 0.05$).

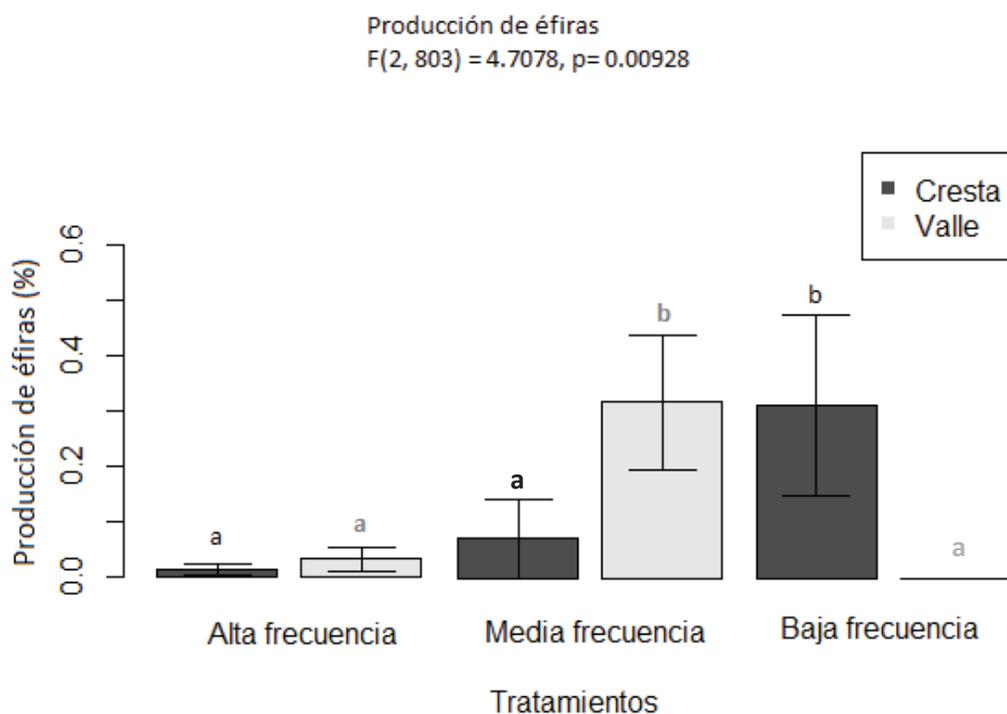


Figura 13. Efecto de los periodos de oscilación térmica en la producción de éfiras durante la máxima temperatura (cresta) y la mínima temperatura (valle) de las tres frecuencias utilizadas. Las letras diferentes representan diferencias significativas entre las frecuencias (Prueba de Duncan $\alpha = 0.05$).

8.5. Malformaciones en las éfiras liberadas de pólipos de *S. meleagris*.

Las éfiras normalmente presentan ocho pares de brazos; durante el bioensayo se observaron un total de nueve éfiras (27%) con malformaciones en el número de brazos y en el manubrio, ocurrieron sólo en el tratamiento control y durante los dos últimos eventos reproductivos. Algunas mostraron 6-10 pares de brazos y una éfira presentó el manubrio roto (Fig. 14).

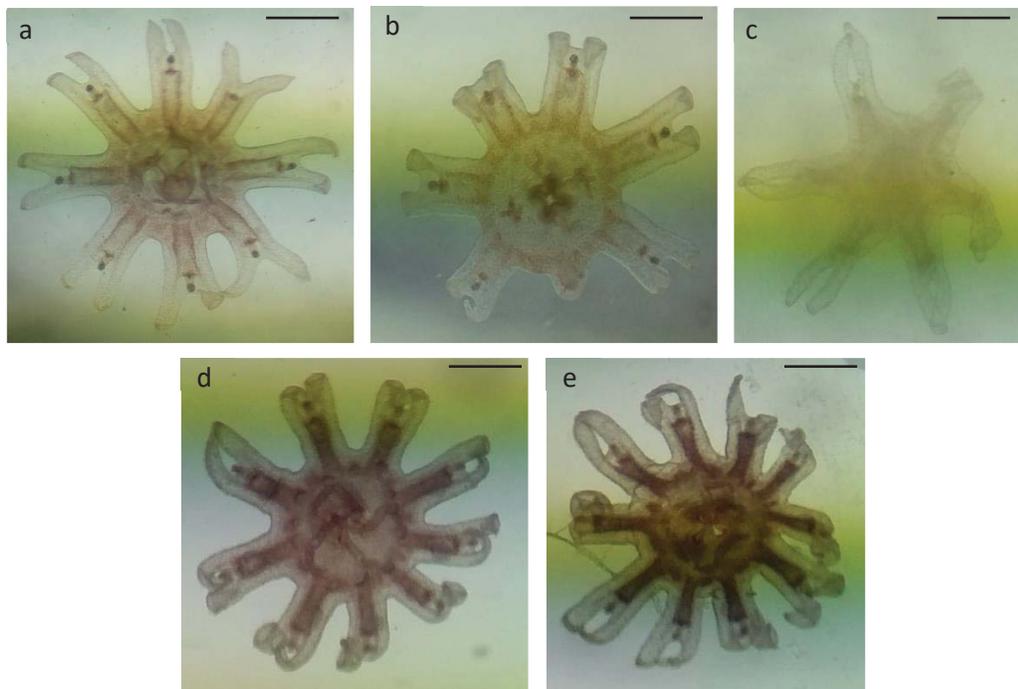


Figura 14. Éfiras de *S. meleagris* a) Éfira normal con ocho pares de brazos; b) Éfira anormal con seis pares de brazos; c) Éfira anormal con seis pares de brazos y manubrio roto; d) Éfira anormal con nueve pares de brazos; e) Éfira anormal con 10 pares de brazos. Escala 400 μ m.

8.6. Efecto del periodo de oscilación térmico en la producción de podocistos en pólipos de *S. meleagris*.

Los podocistos que produce *S. meleagris* se forman a partir de un estolón del pólipo que se fija al sustrato cerca de la base del pedúnculo, luego el pólipo se mueve a ese lugar dejando al podocisto en la posición original del pólipo (Fig.15).



Figura 15. Pólipo de *S. meleagris* desarrollando un podocisto. Escala 1cm.

La formación de podocistos se presentó en todos los tratamientos, con un total de 247 a lo largo de todo el bioensayo, de los cuales 33.60% se produjeron en la media frecuencia con 83 podocistos, el 31.17% en la baja frecuencia con 77 podocistos, el 21.05% en la alta frecuencia con 52 podocistos y el 14.17% restante en el tratamiento control con 35 podocistos (Fig.16), los podocistos de cada frecuencia se produjeron tanto en la temperatura máxima como en la mínima (Fig. 17). Los podocistos se produjeron desde la primera semana en la alta y media frecuencia manteniéndose por el resto del bioensayo; mientras que en la baja frecuencia y en el tratamiento control se produjeron a partir de la segunda semana y hasta el final del bioensayo.

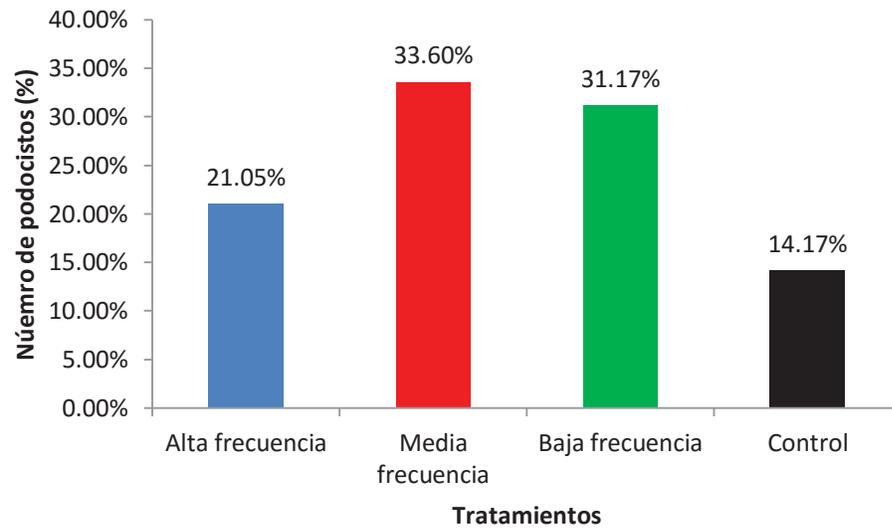


Figura 16. Frecuencias de la producción de podocistos producidos por cada tratamiento durante todo el bioensayo.

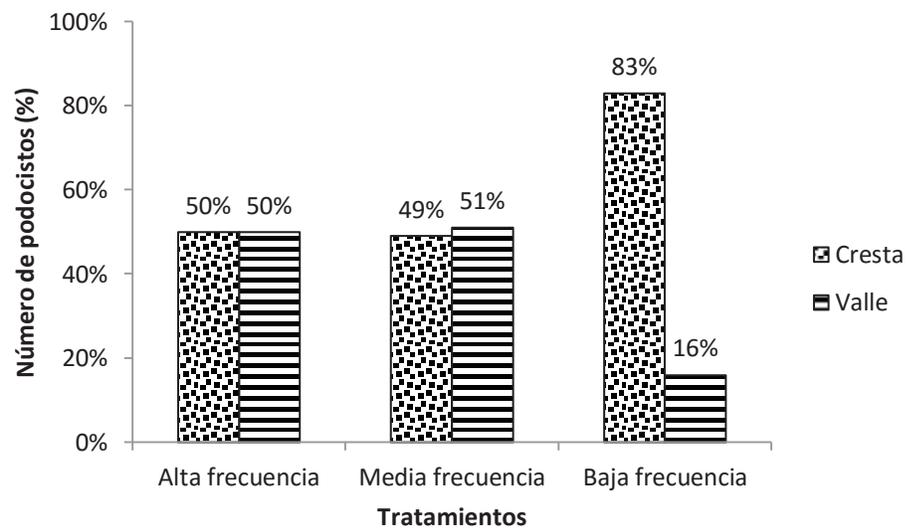


Figura 17. Frecuencia relativa de los podocistos producidos durante la cresta y el valle de cada tratamiento.

La producción de podocistos en la temperatura máxima (cresta) fue mayor que en la mínima (valle) con 131 y 81 respectivamente aunque las diferencias no fueron significativas. Las diferencias significativas observadas entre el número de podocistos producidos ocurrieron entre los periodos de oscilación térmica, alta y baja frecuencia en la cresta (0.254 ± 0.05 y 0.793 ± 0.08 , respectivamente) (ANOVA multivariable y Duncan, $p < 0.05$) (Tabla III) (Fig. 18).

Tabla III. Comparación entre las frecuencias (alta, media, baja) y las ondas (cresta y valle) para la producción de podocistos.

Fuente de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado medio	F calculada	P > F
Frecuencia	24.79	2	12.39	18.11	0.000*
Condición	0.00	1	0.00	0.01	0.938
Interacción	0.36	2	0.18	0.26	0.769

Los asteriscos representan diferencias significativas (Prueba de Duncan $P < 0.05$).

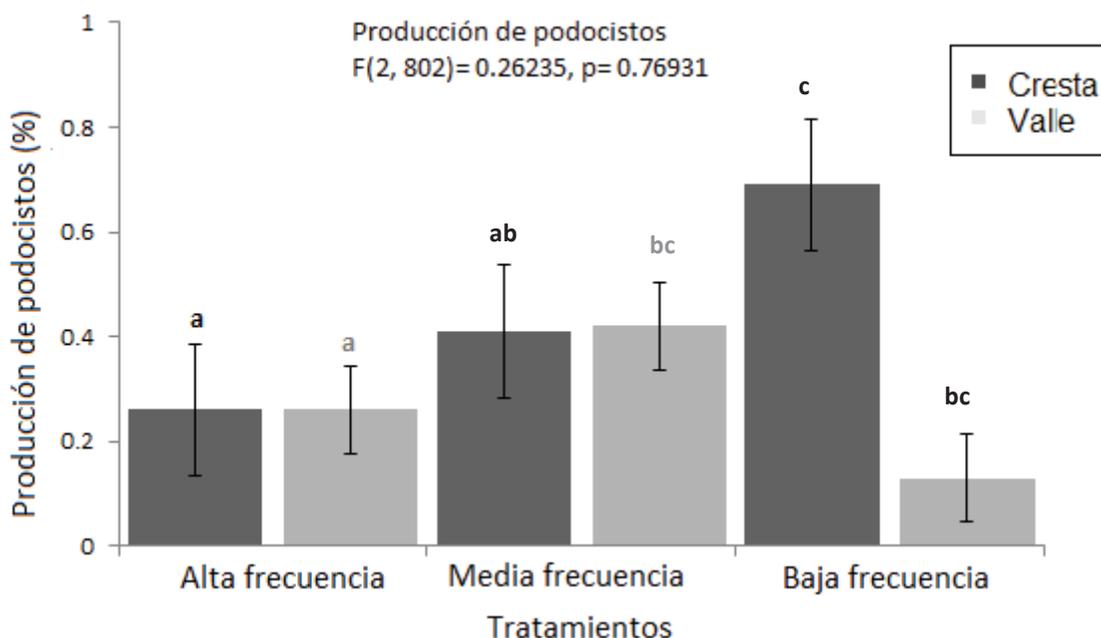


Figura 18. Efecto de los periodos de oscilación térmico en la frecuencia de producción de podocistos durante el valle y cresta de las tres frecuencias utilizadas. Las letras diferentes representan diferencias significativas entre las frecuencias (Prueba de Duncan $\alpha = 0.05$).

8.7. Efecto del periodo de oscilación térmico en la producción de pólipos nuevos en pólipos de *S. meleagris*.

Todos los pólipos nuevos emergieron a partir de los podocistos, con cuatro tentáculos y fueron desarrollándose hasta tener 16 tentáculos (Fig.19).

Se formaron pólipos nuevos en todos los tratamientos a partir de la segunda semana en la alta y baja frecuencia, a partir de la quinta semana en la media frecuencia y hasta la octava semana en el tratamiento control (Fig. 20) dando un total de 56 pólipos nuevos durante todo el bioensayo, de los cuales el 57.0% fueron en la media frecuencia con 32 pólipos nuevos, el 21.40% en la baja frecuencia con 12 pólipos nuevos y 10.80% en la alta frecuencia y el control, con 6 pólipos nuevos cada uno (Fig. 21), los pólipos nuevos se produjeron tanto en la

temperatura máxima como en la mínima (excepto la baja frecuencia que produjo sólo durante la temperatura máxima) (Fig. 22).

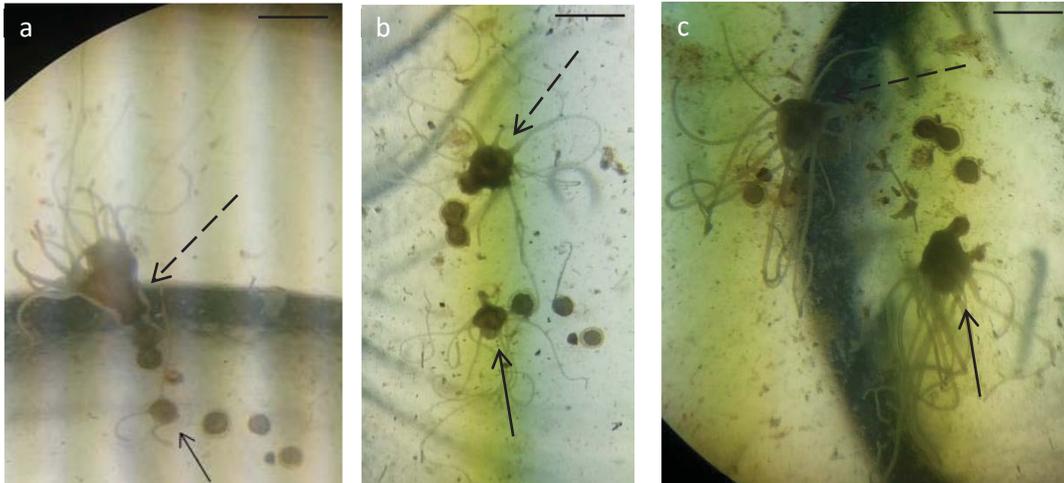


Figura 19. Pólipo “hijo” emergiendo. En a) se observa el pólipo “madre” señalada por la flecha punteada con podocistos y un pólipo “hijo” de cuatro tentáculos señalado por la flecha; en b) el pólipo “madre” y el pólipo “hijo” con 12 tentáculos y en c) el pólipo “madre” y pólipo “hijo” con más de 16 tentáculos cada uno. Escala 500µm (a) y 400µm (b y c).

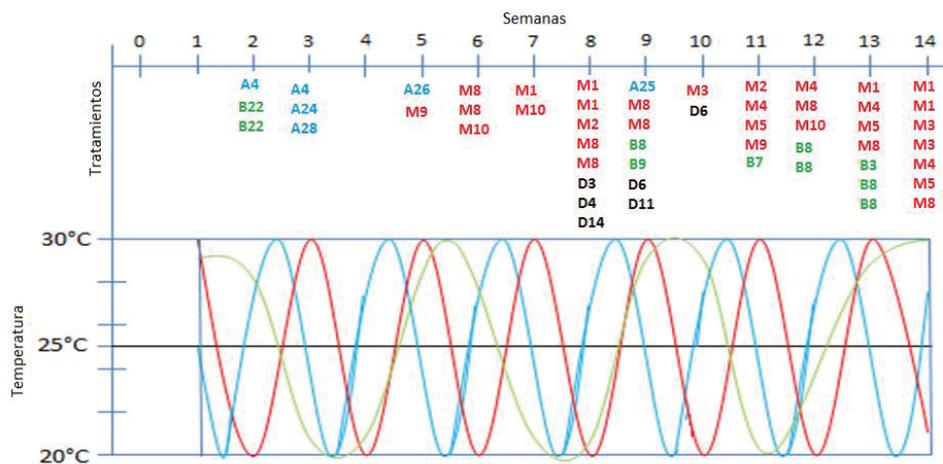


Figura 20. Pólipos nuevos que emergieron en cada tratamiento sometido a los diferentes periodos de oscilación térmica en pólipos *S. meleagris* durante todo el bioensayo. Las letras (A: alta frecuencia, M: media frecuencia, B: baja frecuencia y D: control) corresponden a los tratamientos.

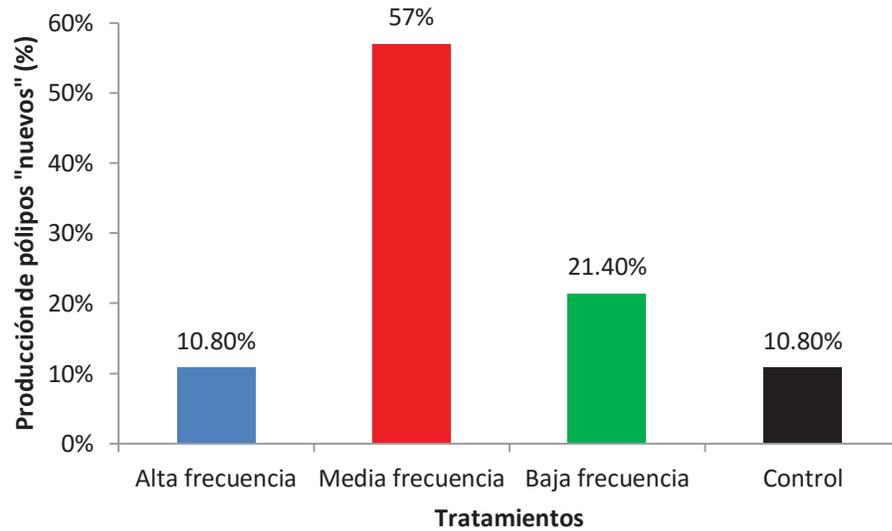


Figura 21. Frecuencia de pólipos nuevos producidos por cada tratamiento durante todo el experimento.

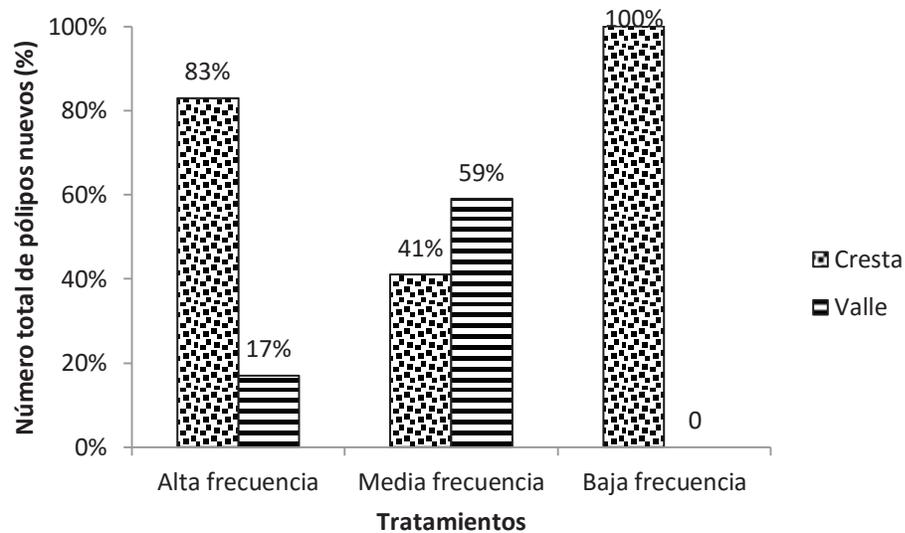


Figura 22. Frecuencia relativa de los pólipos nuevos producidos durante la cresta y el valle de cada tratamiento.

La producción de pólipos nuevos fue mayor en la cresta (26) que en el valle (18) pólipos nuevos, aunque no fueron diferentes significativamente. Se observaron diferencias significativas entre la producción de pólipos nuevos entre los periodos de oscilación térmica: alta y baja frecuencia en la cresta (0.004 ± 0.02 y 0.139 ± 0.03 , respectivamente); alta y media frecuencia en el valle (0.004 ± 0.02 y 0.150 ± 0.03 , respectivamente) (ANOVA multivariable y Duncan, $P < 0.05$) (Tabla IV), $p < 0.05$) (Fig. 23).

Tabla IV. Comparación entre las frecuencias (alta, media, baja) y las ondas (cresta y valle) para la producción de pólipos nuevos.

Fuente de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado medio	F calculada	P > F
Frecuencia	2.549	2	1.274	10.86	$8.27e^{-6*}$
Condición	0.162	1	0.162	1.38	0.764
Interacción	0.545	2	0.272	2.32	0.099*

Los asteriscos representan diferencias significativas (Prueba de Duncan $P < 0.05$).

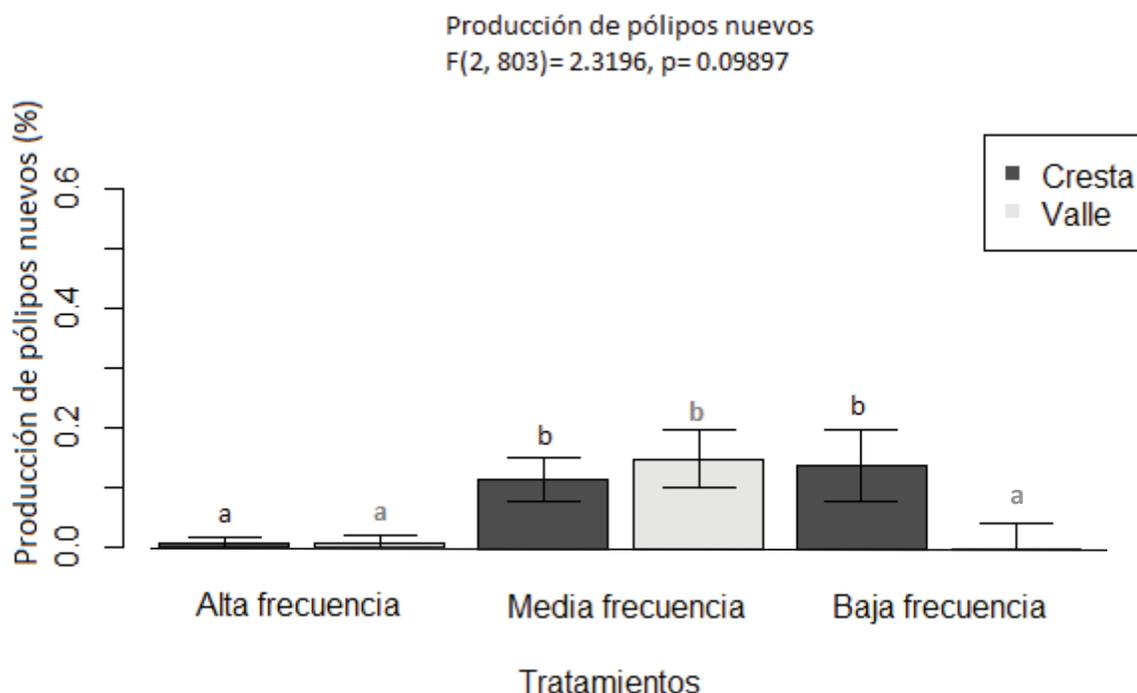


Figura 23. Efecto de los periodos de oscilación térmica en la frecuencia de producción de pólipos nuevos durante el valle y la cresta de las tres frecuencias utilizadas. Las letras diferentes representan diferencias significativas entre las frecuencias (Prueba de Duncan $\alpha = 0.05$).

8.8. Mortalidad de los pólipos de *S. meleagris*.

Hubo pérdida de individuos en todos los tratamientos a lo largo del bioensayo, 21 en total. Los pólipos que murieron comenzaron a retraer sus tentáculos, disminuir su tamaño hasta quedar como un pequeño círculo de células y finalmente desaparecieron (Fig. 24). El tratamiento control tuvo mayor mortalidad, perdió siete pólipos, seis decesos en la alta frecuencia, cinco en la media frecuencia y sólo tres decesos en la baja frecuencia a lo largo del bioensayo (Tabla V).

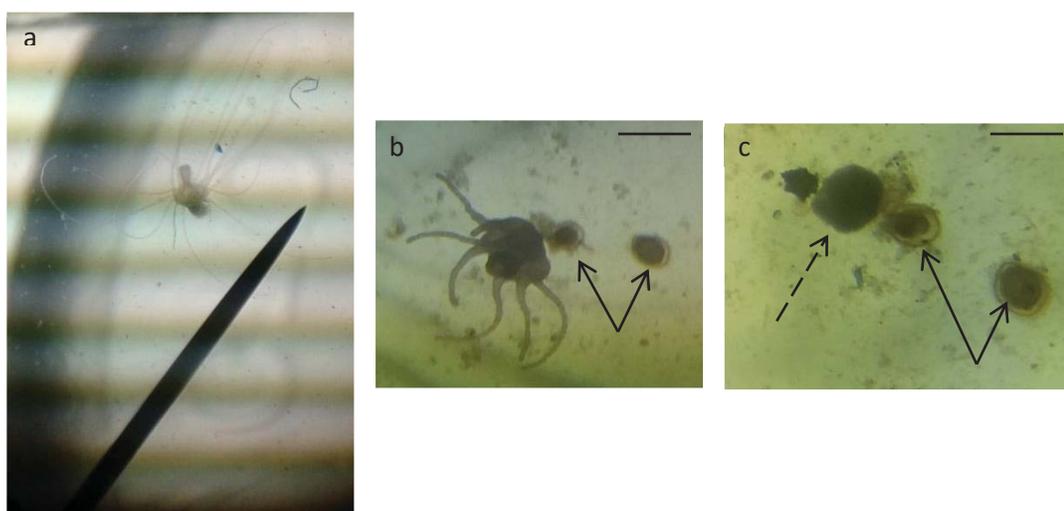


Figura 24. Efecto del periodo de oscilación térmica en la mortalidad de los pólipos de *S. meleagris*, a) muestra un pólipo saludable y en estado de “relajación”; b) pólipo con tentáculos retraídos y cuerpo contraído más dos podocistos señalados por las flechas; c) tejido remanente de un pólipo probablemente sometido a condiciones estresantes señalado por la flecha punteada y dos podocistos señalados por las flechas. Escala 1cm (a) y 400 μ m (b, c).

Tabla V. Tasa de mortalidad de los pólipos de *S. meleagris* en los tratamientos.

Tratamientos (Frecuencias)	F	r^2	Pendiente	Error típico de regresión	Tasa de mortalidad	Mortalidad (%)
Alta	113.62	0.90	-0.39	0.55	0.063	29%
Media	105.51	0.89	-0.39	0.57	0.052	24%
Baja	15.68	0.56	-0.16	0.64	0.031	14%
Control	104.95	0.89	-0.53	0.78	0.073	33%

9. DISCUSIÓN

Con los resultados de esta investigación se observó el efecto que tiene la temperatura del agua, en específico el periodo con que cambia la temperatura del agua, en la cantidad y tipo de reproducción asexual de los pólipos de *S. meleagris*. Considerando la cantidad de investigaciones que se han realizado dentro de los cnidarios, el conocimiento sigue siendo escaso, de las aproximadas 200 especies de scyphomedusas que existen se conocen 49 pólipos y sólo se ha descrito el 30% de los ciclos de vida de la clase Scyphozoa (Jarms, 2010).

Las oscilaciones térmicas que se utilizaron asumen la temporada de verano (con las altas temperaturas) momento en el cual se puede encontrar la fase medusa de *S. meleagris*, en la bahía de La Paz, y de otoño (las bajas temperaturas) cuando comienza a desaparecer. Así, se considera la temperatura como un factor clave para la inducción de la estrobilación sin olvidar que existen otros factores que influyen en su reproducción. Los periodos de oscilación térmica observados fueron casi iguales a los esperados, con excepción de una variación en el voltaje que ocurrió en todo el CIBNOR, por lo que el uso del equipo SITMA3 para igualar las condiciones de cambio de temperatura es adecuado. La pérdida de uno de los lotes de pólipos pudo haber estado influenciada por la manipulación de los organismos, descartando el periodo de oscilación térmico ya que la pérdida ocurrió en todos los tratamientos.

Número de estrobilaciones y producción de éfiras

La estrobilación es un modo de reproducción asexual exclusivo de la clase Scyphozoa, responsable de la formación y liberación de éfiras hacia la columna de agua. Diversos estudios han combinado varios factores para observar los efectos que tienen sobre la estrobilación. En investigaciones con pólipos de *Aurelia* sp. y

C. quinquecirrha se observó que con altas temperaturas y disponibilidad de alimento o luz ocurre una inducción en la estrobilación (Loeb, 1972; Purcell *et al.*, 1999; Liu *et al.*, 2009; Holst, 2012; Lucas *et al.*, 2012). Se ha indicado que la temperatura, así como la disponibilidad de alimento son factores clave en la reproducción de los pólipos (Schiariti *et al.*, 2014). También en estudios con *S. meleagris*, Hernández-Tlapale (2010) observó que la estrobilación de los pólipos aumentó cuando la temperatura del agua fue alta, lo cual coincide con los resultados obtenidos en nuestro bioensayo. Sin embargo, aún con los experimentos realizados utilizando diferentes factores, no se ha podido establecer una condición definitiva que englobe las características específicas de los scyphozoos para su reproducción, ya que cada especie se comporta de forma distinta con variaciones incluso entre diferentes poblaciones de la misma especie (Lucas *et al.*, 2012).

Los resultados obtenidos muestran que los pólipos de *S. meleagris* pueden estrobilar bajo diferentes periodos de oscilación térmica. Especies como *A. aurita*, *Cyanea* sp., *Lychnorhiza lucerna*, *Matigias papua*, *Nemopilema nomurai* y *Rhizostoma octopus* requieren un cambio en la temperatura, donde a partir de una temperatura inicial, se aumenta o se disminuye por un tiempo definido para luego regresar a la temperatura inicial, provocando una inducción de la estrobilación (Sugiura, 1965; Brewer y Feingold, 1991; Kroiher *et al.*, 2000; Kawahara *et al.*, 2006; Holst *et al.*, 2007; Schiariti, 2008; Pereyra, 2015). De acuerdo a Pereyra (2015) la inducción de la estrobilación en *L. lucerna* está ligada a una variación en la temperatura con un periodo “frío” seguido de uno “cálido”. Las oscilaciones térmicas utilizadas en nuestro bioensayo siguen ese tipo de cambios pero de manera repetitiva. En la alta frecuencia, el periodo de oscilación era muy rápido, provocando una situación de estrés reproductivo en los pólipos, de tal forma que al aumentar la temperatura se inducía la estrobilación, pero se inhibía cuando la temperatura comenzaba a descender. Aun cuando en nuestro bioensayo se tuvieron periodos cortos (de horas) entre los cambios de temperatura, los pólipos de la alta frecuencia sí estrobilaron, contrastando con lo observado por Loeb

(1972), quien explica que se necesitan hasta siete semanas de pre-acondicionamiento (manteniendo los pólipos a temperaturas bajas) para inducir la estrobilación. Por otro lado, en varias especies ese cambio en la temperatura no es necesario para iniciar la estrobilación, existen investigaciones donde se registran estrobilaciones en condiciones donde la temperatura es constante como en *A. aurita*, *C. hysoscella*, *C. lactea*, *L. lucerna*, *R. nomadica* *R. Pulmo* (Lotan *et al.*, 1994; Morandini *et al.*, 2005; Schiariti, 2008; Liu *et al.* 2009; Holst 2012; Purcell *et al.*, 2012) e incluso en *S. meleagris* (Calder, 1982; Hernández-Tlapale, 2010), tal como pudimos observar en nuestro bioensayo, donde el tratamiento control tuvo más estrobilaciones que los tratamientos con periodos de oscilación térmica, sin embargo, aun teniendo un mayor número de estrobilaciones, la cantidad de éfiras que produjo el tratamiento control no fue la mayor, lo que reafirma que la forma en que la temperatura controla las tasas de estrobilación varía con cada especie.

En el presente estudio sólo el 5% de los pólipos estrobilaron más de una vez (en la media frecuencia y en el control) a lo largo de todo el bioensayo. Tomado en cuenta las observaciones de Sugiura (1966) en *C. cephea* y de Lucas (2001) en *A. aurita* quienes realizaron experimentos de más de seis meses, comprobaron que los pólipos pueden estrobilar varias veces, por lo que es razonable considerar que de haber tenido más tiempo en nuestro bioensayo, hubiéramos encontrado más estrobilaciones por pólipo.

La primera incisión que apareció en los estróbilos ocurrió en la temperatura máxima aunque las éfiras terminaron de liberarse cuando la oscilación térmica llegó a la temperatura mínima, que concordó con Purcell *et al.* (1999), Liu *et al.* (2009) y Hernández-Tlapale (2010) que observaron una mayor producción de éfiras en temperaturas cálidas.

A pesar de que se produjeron éfiras en todos los tratamientos, en la media frecuencia se produjo la mayor cantidad de éfiras, esto puede atribuirse al periodo de oscilación térmico, ya que al tener más tiempo para completar todo el periodo

(es decir, el tiempo que tarda en recorrer la oscilación térmica de un punto máximo al siguiente punto máximo) permitió a los pólipos asimilar la señal de inducción de la estrobilación a diferencia de la alta frecuencia, donde el cambio de la oscilación térmica fue más rápido, provocando que los pólipos tuvieran una señal de inducción y casi inmediatamente después una señal de inhibición por el cambio en la temperatura del agua. Por otro lado, aunque no se observaron diferencias significativas entre los puntos máximos ni mínimos, se observa una tendencia del incremento de las éfiras en los puntos máximos de temperatura, por ello es posible que la falta de producción de éfiras en el valle en la baja frecuencia provocó que las desviaciones estándar de cada media interfirieran con un resultado significativo. En las observaciones de Calder (1982), menciona que *S. meleagris* produce en su mayoría dos éfiras por estrobilación; durante nuestro bioensayo, en el tratamiento control el promedio de éfiras producidas fue de 2, sin embargo en los tratamientos sometidos a los periodos de oscilación térmica el número de éfiras producidas fue de cuatro (incluso hasta diez), por lo que se puede considerar que el cambio en la temperatura del agua aumenta la producción de éfiras.

Por último, las éfiras con malformaciones sólo se presentaron en el tratamiento control (temperatura constante), al igual que los experimentos de Hernández-Tlapale (2010), quien observó malformaciones en todos sus tratamientos, sobre todo a 27°C. Ésta tendencia puede sugerir que las oscilaciones térmicas son el mejor tratamiento para la producción de éfiras y no una temperatura constante ya que aunque sí se producen éfiras, su cantidad es menor y con malformaciones.

Producción de podocistos y eclosión de pólipos nuevos

Además de estrobilar, las especies de escifozoos pueden producir podocistos como una estrategia reproductiva a partir de los cuales eclosionan nuevos pólipos. Los eventos de estrobilación que observamos en nuestro bioensayo no interfirieron con la formación de podocistos al igual que lo reportado para *Rhopilema nomadica* (Lotan *et al.*, 1992), *Cyanea nozakii* (Dong *et al.*, 2008), *S.*

meleagris (Calder, 1982; Hernández-Tlapale, 2010), *Nemopilema nomurai* (Kawahara *et al.*, 2012), *Aurelia* sp., *L. lucerna*, *Rhizostoma pulmo* y *Rhopilema esculentum* (Schariti *et al.*, 2008, 2014).

Las diferencias significativas en la producción de podocistos entre la alta y baja frecuencia indican que el periodo de oscilación térmica sí está relacionado con el tipo de reproducción que realizan los pólipos. Sin embargo, no hubo diferencias significativas en la producción de podocistos durante la temperatura máxima y mínima, pero si consideramos que los pólipos de *S. meleagris* se reproducen de dos formas: una para aumentar la variabilidad genética y la distribución (la estrobilación) y otra para aumentar la densidad (la formación de podocistos), podemos decir que aún con las variaciones de la temperatura (sea “cálida” o “fría”) no afecta la producción de podocistos, al igual que *C. quinquecirrha*, *R. pulmo*, *Rhopilema esculentum*, *N. nomurai* y *L. lucerna* (Cargo y Rabenold, 1980; Kawahara *et al.*, 2006, 2012; Schariti *et al.*, 2014).

El porcentaje de pólipos nuevos que emergieron a partir de los podocistos producidos fue la quinta parte (20%), tomando en cuenta la cantidad de podocistos formados en cada frecuencia y de pólipos nuevos que eclosionaron a partir de ellos es claro que las condiciones que se requieren para la eclosión depende de las características de cada especie. Como *C. andromeda* (Hoffman *et al.*, 1978), *C. quinquecirrha* (Cargo y Rabenold, 1980) y *R. esculenta* (Jiang *et al.*, 1993) que requieren un aumento en la temperatura del agua para que los podocistos eclosionen. De igual forma observamos que *S. meleagris* además de relacionarse con el tiempo de oscilación requiere temperaturas cálidas para eclosionar, coincidiendo con Hernández-Tlapale (2010), puesto que la mayor cantidad de pólipos nuevos ocurrió en la temperatura máxima (cresta), esto podría coincidir con el aumento en la temperatura del agua en la bahía de La Paz, B.C.S. y el momento donde comienzan a aparecer las medusas junto con los periodos de mayor concentración de zooplancton en el Golfo de California, brindando así alimento suficiente a los pólipos para reproducirse (Purcell *et al.*, 1999).

Mortalidad

Durante las 14 semanas que duró el bioensayo se observó mortalidad de pólipos en todos los tratamientos, el tratamiento control tuvo la mayor mortalidad, con esto se podría suponer que las oscilaciones térmicas disminuyen la mortalidad. Sin embargo las temperaturas a las cuales se mantuvieron los pólipos son temperaturas que también suceden en el medio natural por lo que las tasas de mortalidad podrían deberse a otros factores externos, como el tipo y la concentración de alimento. Además la intensidad de luz que recibieron los pólipos del tratamiento control fue mayor que el resto, lo que podría afectar el estrés y su supervivencia, al igual que en *Aurelia labiata* en la cual la intensidad de la luz afecta la producción de pólipos (Purcell, 2007). Se pudo observar que en el tratamiento control y en la alta frecuencia los pólipos disminuyeron su tamaño y el número de sus tentáculos, lo que provocó que no pudieran alimentarse y murieran como reportó Coyne (1973) para pólipos de *A. aurita*. El resto de los pólipos sobrevivientes se encontraban en buen aspecto de tamaño y número de tentáculos, lo que podría indicar que la supervivencia de los pólipos se beneficia por las oscilaciones térmicas.

10. CONCLUSIONES

Con los resultados de esta tesis se puede observar que las distintas variables analizadas están regidas a la temperatura. El hecho de que no existan trabajos con oscilaciones térmicas es importante ya que a partir de éste se puede considerar para intentar entender lo que ocurre en el medio.

- El periodo de oscilación térmica de la media frecuencia fue el mejor tratamiento en términos del desempeño reproductivo para la especie *S. meleagris* ya que provoca una mayor producción de éfiras, podocistos y pólipos nuevos.
- La alta frecuencia fue presumiblemente una condición de estrés reproductivo que redujo el número de estrobilaciones, la producción de éfiras y de pólipos nuevos.
- La temperatura mínima en la baja frecuencia no provoca una producción de éfiras ni de pólipos nuevos.
- No hay diferencias significativas de la producción de éfiras, podocistos ni pólipos nuevos entre la temperatura máxima (cresta) ni mínima (valle).

11. RECOMENDACIONES

Seguir con el estudio de pólipos para conocer qué condiciones controlan sus diferentes estrategias reproductivas y sus consecuentes blooms.

Extender el intervalo de tiempo de la oscilación térmica a 6 meses.

Realizar otro bioensayo donde se utilicen las temperaturas de la estación invierno-primavera y así para poder tener datos del año completo.

Medir el tamaño de las éfiras para comparar posibles diferencias entre tratamientos.

12. LITERATURA CITADA

Adler L., G. Jarms. 2009. New insights into reproductive traits of scyphozoans: special methods of propagation in *Sanderia malayensis* Goette, 1886 (Pelagiidae, Semaestomeae) enable establishing a new classification of asexual reproduction in the class Scyphozoa. *Mar. Biol.* 156(7): 1411–1420.

Agassiz y Wolcott. 1993. *Animal Biology*, McGraw Hill Book Co. U.S.A. 510.

Álvarez-Tello, J. 2007. La pesquería de la medusa bala de cañón (*Stomolophus meleagris*) en la región de Bahía de Kino-El Choyudo, Sonora, durante 2006. Tesis de maestría Instituto Tecnológico de Guaymas, Sonora, México.

Arai M. N. 1997. *A functional biology of Scyphozoa*. Chapman and Hall, New York. 316.

Arai M. N. 2001. Pelagic coelenterates and eutrophication: a review. *Hydrobiologia* 451: 69–87.

Arai, M. N. 2009. The potencial importance of podocysts to the formation of scyphozoan blooms: a review. *Hydrobiologia*. 616:241-246.

Barz, K., H. J. Hirche. 2007. Abundance, distribution and prey composition of scyphomedusae in the southern North Sea. *Mar. Biol.* 151: 1021–1033.

Berrill N. J. 1949. Form and growth in the development of a scyphomedusa. *Biol. Bull.* 96(3): 283-292.

Brewer R. H, J. S. Feingold. 1991. The effect of temperature on the benthic stages of *Cyanea* (Cnidaria: Scyphozoa), and their seasonal distribution in the Niantic River estuary, Connecticut. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 152: 49–60.

Brotz L., D. Pauly. 2013. Jellyfish Fisheries: FAO catch statistics and known unknowns. In: Uye S. I. Fourth International Jellyfish Blooms Symposium, Hiroshima, 57.

Brusca, R. C., G. J. Brusca. Brusca. 2004. Invertebrados. 2da Ed. Mc Graw-Hill. Interamericana. España. 1005.

Cáceres-Puig, J. I. 2010 Dinámica del reclutamiento de juveniles de concha nácar *Pteria sterna* en la bahí de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Doctorado. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. México. 145.

Calder, D. R. 1982. Life history of cannoball jellyfish, *Stomolophus meleagris* L. Agassiz, 1980 (Shiphozoa, Rhizostomida). Biol. Bull. 162: 149- 162.

Cargo D. G., L. P. Schultz. 1967. Futher observations on the biology of the sea nettle and jellyfishes in Chesapeake Bay. Chesapeake sci. 8(4): 209-220.

Cargo, D. G., G. E. Rabenold. 1980. Observations on the asexual reproductive activities of the sessile stages of the sea nettle *Chrysaora quinquecirrha* (Scyphozoa). *Estuaries*, 3(1), 20-27

Carvalho-Saucedo, L., J. López-Martínez, F. García-Domínguez, C. Rodríguez-Jaramillo, J. Padilla-Serrato. 2011. Biología reproductiva de la medusa bola de cañón *Stomolophus meleagris* en la laguna Las Guásimas, Sonora, México. *Hidrobiológica*, 21(1), 77-88.

Chen, J., C., D. Gengwu, L. Chunyang. 1984. Effect of light on the strobilation of edible medusa, *Rhopilema esculenta kishinouye* (cnidaria, scyphozoa). *J. Oceanologia Et Limnologia Sinica*, 4, 003.

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

Condon R. H., W. M. Graham, C. M. Duarte, K. A. Pitt, C. H. Lucas, S. H.D. Haddock, K. R. Sutherland, K. L. Robinson, M. N. Dawson, M. B. Decker, C. E. Mills, J. E. Purcell, A. Malej, H. Mianzan, S-I. Uye, S. Gelcich, L. P. Madin. 2012. Questioning the rise of gelatinous zooplankton in the world's oceans. *BioScience* 62: 160-169.

Coyne, J. A. 1973. An investigation of dynamics of population growth and control in scyphistomae of the Scyphozoan *Aurelia aurita*. *Chesapeake Science*. 14(1): 55-58.

Dong, J., M. Sun, B. Wang, H. Liu. 2008. Comparison of life cycles and morphology of *Cyanea nozakii* and other scyphozoans. *Plank. Benth. Res.* 3 (Supplement), 118-124.

Duarte C. M., K. A. Pitt, C. H. Lucas, J. E. Purcell, S. Uye, K. Robinson, L. Brotz, M. B. Decker, K. R. Sutherland, A. Malej, L. Madin, H. Mianzan, J. M. Gili, V. Fuentes, D. Atienza, F. Pagés, D. Breitburg, J. Malek, W. M. Graham, R. H. Condon. 2012. Is global ocean sprawl a cause of jellyfish blooms? *Front Ecol. Environ.* 11(2): 91–97.

Fitt W. K., K. Costley. 1998. The role of temperature in survival of the polyp stage of the tropical rhizostome jellyfish *Cassiopea xamachana*. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 222: 79–91.

Gómez-Aguirre S. 1991 Contribución al estudio faunístico de Celenterados y Ctenoforos del plancton estuarino del noroeste de México. *Anales del Instituto de Biología S. Zool.*, 62, 1–10.

Gutsell, J. S. 1928. The Spider Crab, *Libinia dubia*, and the Jelly-fish, *Stomolophus meleagris*, found Associated at Beauford, North Carolina. *Ecol.* 9(3):358- 359.

Guzmán Guadalupe, E. 2013. *Efecto de las fluctuaciones térmicas sobre la eficiencia de absorción de alimento en juveniles de almeja mano de león *Nodipecten subnodosus* Sowerby, 1835* (Doctoral dissertation, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas).

Han C. H., S. Uye S. 2010. Combined effects of food supply and temperature on asexual reproduction and somatic growth of polyps of the common jellyfish *Aurelia aurita* s. l. *Plank. Benth. Res.* 5(3): 98–105.

Hernández Tlapale C. H. 2010. Efecto de la temperatura en la reproducción asexual de la fase pólipo en la medusa bola de cañón *Stomolophus meleagris* Agassiz, 1862 (Scyphozoa, Rhizostomeae) en condiciones controladas. Tesis de Licenciatura, Universidad del Mar, México. 45.

Hickey, D. A., G.A. Singer. 2004. Genomic and proteomic adaptations to growth at high temperature. *Genome Biol.*, 5, 117.

Hickman, C. P., L. S. Larris, A. Larson. 2002. Principios integrales de zoología. McGraw- Hill. Interamericana. 11va edición. España. 895.

Hoffmann D. K., R. Neumann, K. Henne. 1978. Strobilation, budding and initiation of scyphistoma morphogenesis in the rhizostome *Cassiopea andromeda*. *Mar. Biol.* 47: 161–179.

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

Holst S., I. Sötje, H. Tiemann, G. Jarms. (2007). Life cycle of the rhizostome jellyfish *Rhizostoma octopus* (L.) (Scyphozoa, Rhizostomeae), with studies on cnidocysts and statoliths. *Mar. Biol.* 151(5): 1695–1710.

Holst, S., G. Jarms. 2010. Effects of low salinity on settlement and strobilation of scyphozoa (Cnidaria): Is the lion's mane *Cyanea capillata* (L.) able to reproduce in the brackish Baltic Sea?. *Hydrobiologia*, 645(1), 53-68

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

Hossain, S. T., H. Sugimoto, N. Asagi, T. Araki, H. Ueno, M. Morokuma, H. Kato. 2013. The use of desalinated-dried jellyfish and rice bran for controlling weeds and rice yield. *J. Organic Syst.* 8(1), 28-37.

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

Jarms G. 2010. The early life history of Scyphozoa with emphasis on Coronatae: a review with a list of described Life cycles. *Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg*, 45: 17– 31.

Jiang, S., N., J. Chen, 1993. Effect of temperature, salinity and light on the germination of the podocyst of *Rhopilema esculenta*. *Fish. Sci. (Tokyo)* 12: 1–4.

Kawahara M., S. Uye, K. Ohtsu, H. Iizumi. 2006. Unusual population explosion of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae) in East Asian waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 307: 161–173.

Kinne, O. 1970. Temperature invertebrates. En: *Mar. Ecol.* 1(1), Wiley-Interscience. London. 407-514.

Kramp, P. L. 1961. Synopsis of the medusae of the world. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 40: 1–469.

Kroiher M., B. Siefker, S. Berking. 2000. Induction of segmentation in polyps of *Aurelia aurita* (Scyphozoa, Cnidaria) into medusae and formation of mirror-image medusa anlagen. *J. Dev. Biol.* 44: 485–490.

Leary, T. R. 1957. A schooling of leatherback turtles, *Dermochelys coriacea coriacea*, on the Texas coast. *Copeia* 3(3):232.

Liu W. C., W. T. Lo, J. E. Purcell, H. H. Cang. 2009. Effects of temperature and light intensity on asexual reproduction of the scyphozoan, *Aurelia aurita* in Taiwan. *Hydrobiologia*, 616: 247–258.

Lluch-Belda, D., D. B. Lluch-Cota, S. E. Lluch-Cota. 2003. The temperate-tropical eastern Pacific ecotone: Baja California's biological transition zones. *J. Oceanogr.* 59: 503-513.

Loeb M. J. 1972. Strobilation in the Chesapeake Bay sea nettle *Chrysaora quinquecirrha*. The effects of environmental temperature changes on strobilation and growth. *J. Exp. Zool.* 180: 279–289.

López-Martínez, J. 2013. The jellyfish fishery in Mexico. *Agri. Sci.* 4, 57-61.

López-Martínez, J., J. Álvarez-Tello. 2008. Medusa bola de cañón: recurso de exportación. *Ciencia y Desarrollo* 34: 8-15.

López-Martínez, J., J. Rodríguez-Romero. 2008. Primer registro de la asociación del jurelillo negro *Hemicaranx zelotes* Gilbert (Pisces: Carangidae) con la medusa bala de cañón *Stomolophus meleagris* Agassiz (Scyphozoa: Rhizostomatidae) en la Bahía de Kino, Golfo de California. *Hidrobiológica* 18: 161-164.

Lotan, A., M. Fine, R. Ben-Hillel. 1994. Synchronization of the life cycle and dispersal pattern of the tropical invader scyphomedusan *Rhopilema nomadica* is temperature dependent. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 109, 59-59.

Lucas, C. H., S. Lawes. 1998. Sexual reproduction of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in relation to temperature and variable food supply. *Mar. Biol.* 131(4): 629–638.

- Lucas, C. H., W. M. Graham, C. Widmer. 2012. Jellyfish life histories: role of polyps in forming and maintaining scyphomedusa populations. *Adv. Mar. Biol.* 63: 133–96.
- Mackie, G. O. 2002. What's new in cnidarian biology? *Can. J. Zool.* 80: 1649–1653.
- Mianzan, H. W., P. F. S. Cornelius. 1999 Cubomedusae and Scyphomedusae. En: Boltovskoy D (ed) *South Atlantic Zooplankton*. Blackuys Publishers, 46.
- Mills, C. E. 2001. Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions. *Hydrobiologia* 451:55-68.
- Morandini, A. C, D. Ascher, S. N. Stampar, J. F. V. Ferreira. 2005. Cubozoa e Scyphozoa (Cnidaria: Medusozoa) de águas costeiras do Brasil. *Iheringia, S. Zool.* 95 (3): 281-294
- Mungaray, J. V. 2007. La medusa Bola de Cañón: Un producto marino muy apreciado en Oriente es abundante en las costas de Sonora. *Revista SonoraEs* 41:14-15.
- Luna, A. O., S. G. Aguirre. 1999. *Stomolophus meleagris* (Scyphozoa: Rhizostomeae) en dos lagunas costeras de Oxaca, México. *Anales del Instituto de Biología. S. Zool*, 70(2), 71-77.
- Omori, M., E. Nakano. 2001. Jellyfish fisheries in southeast Asia. *Hydrobiologia*, 451: 19-26.
- Parsons, T. R., C. M. Lalli. 2002. Jellyfish population explosions: Revisiting a hypothesis of possible causes. *La Mer* 40: 111–121.
- Pauly D, V. Christensen, S. Guenette, T. J. Pitcher, U. R. Sumaila, 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418: 686–695.

- Pereyra, D. Y. 2015. Efecto de las variaciones de temperatura y de la disponibilidad de alimento sobre las tasas de estrobilación de *Lychnorhiza lucerna* (Cnidaria: Scyphozoa). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Argentina. 60.
- Pitt, K. A. 2000. Life history and settlement preferences of the edible jellyfish *Catostylus mosaicus* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Mar. Biol.* 136: 269–279.
- Pitt, K. A., C. H. Lucas. 2014 *Jellyfish Blooms*. Springer, London. 302.
- Purcell, J. E., Jacques R. W., Nemaziel D. A. y Wright D. A. 1999. Temperature, salinity and food effects on asexual reproduction and abundance of the scyphozoan *Chrysaora quinquecirrha*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 180: 187–196.
- Prieto, L.,D. Astoga, G. Navarro, J. Ruiz. 2010. Environmental control of phase transition and polyp survival of massive- outbreaker jellyfish. *PLoS ONE*. 5(11).
- Puente Carreón, E. 2009. *Respuestas fisiológicas de juveniles de camarón blanco *litopenaeus vannamei*, a condiciones oscilantes de oxígeno disuelto y temperatura* (Doctoral dissertation, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.
- Purcell, J. E., J. R. White, D. V. Nemazie, D.A. Whith. 1999. Temperature, salinity and food effects on asexual reproduction and abundance of scyphozoan *Chrysaora quinquecirrha*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 180:187- 196.
- Purcell, J. E. 2005. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms. *J. Mar. Biol. Assoc. U K* 85: 461–476.
- Purcell J. E. 2007. Environmental effects on asexual reproduction rates of the scyphozoan *Aurelia labiata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 348: 183–196.

Purcell J. E., S. Uye, W. Lo. 2007. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 350: 153–174.

Purcell, J. E., D. Atienza, V. Fuentes, A. Olariaga, U. Tilves, C. Colahan, J. Gili. 2012. Temperature effects on asexual reproduction rates of scyphozoan species from the northwest Mediterranean Sea. *Hydrobiologia*, 690(1), 169-180.

Richardson A. J., A. Bakun, G. Hays, M. Gibbons. 2009. The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends Ecol. Evol.* 24(6): 312–322.

Rupert, E. E., R. D. Barnes. 1996. Zoología de invertebrados. Sexta Edición. MacGraw- Hill interamericana editores S.A. México. 1114.

Schiariti A. 2008. Historia de vida y dinámica de poblaciones de *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa) ¿Un recurso pesquero alternativo? Tesis de Doctorado, Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Argentina. 209.

Schiariti A., A. C. Morandini, G. Jarms, R. G. Paes, S. Franke S, H. Mianzan. 2014. Asexual reproduction strategies and blooming potential in Scyphozoa. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 510: 241-253.

Segura-Puertas, L., E. Suárez-Morales, L. Celis. 2003. A checklist of the medusae (Hydrozoa, Scyphozoa and Cubozoa) of Mexico. *Zootaxa* 194: 1-15.

Sicard-González, M. T. 2006. Efecto de la oscilación térmica en la fisiología de la almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus* Sowerby, 1835). Tesis de Doctorado. U.A.N.L. 198.

Sugiura Y. 1963. On the life-history of rhizostome medusae. I. *Mastigias papua* L. Agassiz. *Annotnes zool jap* 36: 194-202

Sugiura, Y. 1965. On the life-history of rhizostome medusae. III. On the effect of temperature on the strobilation of *Mastigias papua*. Biol. Bul.I 128: 493–496.

Wang, Y., Zheng, S., Sun, S. et al. 2015. Hydrobiologia 754: 169

Watanabe, Y., Y. Ochi, H. Sugimoto, H. Kato-Noguchi. 2015. Weed Inhibitory Activity of Nomura's Jellyfish. Environ. Contr. Biol. 53(3), 165-167.

Winans, A. K., J. E. Purcell. 2010. Effects of pH on asexual reproduction and statolith formation of the scyphozoan, *Aurelia labiata*. Hydrobiologia, 645(1), 39-52.

Zapata, F., F. E. Goetz, S.A. Smith, M. Howison, S. Siebert, S. H. Church, M. Daly, P. Cartwright. 2015. Phylogenomic analyses support traditional relationships within Cnidaria. PloS One. 10(10), e0139068.

Zimmer, M. 2009. GFP: from jellyfish to the Nobel prize and beyond. Chem. Soc. Rev. 38(10), 2823-2832.

Anon. 2010 Update <http://www.smithsonianmag.com/40th-anniversary/jellyfish-the-next-king-of-the-sea-679915/?page=2>

Anon. 2013 Update:
http://www.bbc.com/mundo/noticias/2013/10/131024_ciencia_medusas_atascamiento_amv

http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx/wb/cona/actualizacion_de_la_carta_nacional_pesquera_2010