

Programa de Estudios de Posgrado

ANÁLISIS METABÓLICO Y REPRODUCTIVO DE LOS PÓLIPOS DE LA MEDUSA BOLA DE CAÑÓN *Stomolophus meleagris* (AGASSIZ, 1860) EXPUESTOS A DIVERSAS TEMPERATURAS.

ΤΕSΙS

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales (Orientación en Biología Marina)

Presenta

Karen Viviana Urias Padilla

Guaymas, Sonora, enero de 2021.

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Guaymas, Sonora, siendo las 07:00 horas del día 05 del Mes de enero del 2021, 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:

"ANÁLISIS METABÓLICO Y REPRODUCTIVO DE LOS PÓLIPOS DE LA MEDUSA BOLA DE CAÑÓN *Stomolophus meleagris* (AGASSIZ, 1860) EXPUESTOS A DIVERSAS TEMPERATURAS"

Presentada por el alumno:

KAREN VIVIANA URIAS PADILLA

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

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. Juana López Martínez

Co-Directora de tesis

in and the best for

Dra. Adriana Teresita Muhlia Almazán / Co-Directora de Tesis

Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra

Dra. Gracia Ancia Gómez Anduro, Directora de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos.

Conformación de Comités

Comité Tutorial

Dra. Juana López Martínez Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. Unidad Guaymas. Co-Directora de Tesis

Dra. Adriana Teresita Muhlia Almazán Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C. Unidad Hermosillo. Co-Directora de Tesis

Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. Unidad La Paz. Co-Tutora de Tesis

Comité Revisor de Tesis

Dra. Juana López Martínez Dra. Adriana Teresita Muhlia Almazán Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra

Jurado de Examen

Dra. Juana López Martínez Dra. Adriana Teresita Muhlia Almazán Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra

Suplente

Dra. Elisa Serviere Zaragoza

Resumen

En el presente estudio fueron investigadas las respuestas a la temperatura de la fase pólipo de la medusa Stomolophus meleagris mediante la evaluación de la tasa respiratoria, cuantificación de metabolitos secundarios y parámetros poblacionales tales como mortalidad, crecimiento, desarrollo y reproducción asexual. Se realizó un bioensayo en donde se expusieron a los pólipos de S. meleagris a diversas temperaturas (23, 27, 31 y 35 °C) durante 45 días, tomando registro cada 15 días. Entre los resultados obtenidos, se encontraron diferencias significativas en la tasa respiratoria por efecto de las variables tiempo y temperatura (ANOVA p<0.05). Las tasas respiratorias de los pólipos no presentaron variación por el efecto de la temperatura, pero si una variación directa en función del tiempo de exposición. Se cuantificaron metabolitos secundarios (glucosa, glucógeno y lactato), ATP y proteínas totales en el tejido del pólipo en donde se observaron cambios asociados a la temperatura. Se presentó una mortalidad de 33% para el tratamiento de 23 °C; 30% para 27 °C; 23% para 31 °C y 93% para 35 °C. Para determinar las respuestas reproductivas, se realizó un bioensayo durante 9 semanas de exposición (56 días) a las diferentes temperaturas antes mencionadas, adicionando un tratamiento a temperatura ambiente (20 °C ± 1 °C), encontrándose una mortalidad de: 33% para organismos sometidos a 23 °C, 36% para 27 °C, 50% para 31 °C, 100% para 35 °C y 66% en los organismos mantenidos a temperatura ambiente. El incremento en la temperatura indujo una mayor reproducción asexual; la mayor producción de pólipos hijos, podocitos y éfiras se observó a 27 °C. Se encontró que 27 °C es la temperatura óptima para el crecimiento, desarrollo y reproducción del pólipo debido a la producción exponencial de ATP, mientras que 35 °C fue una temperatura letal, estando fuera de la ventana de tolerancia térmica de la fase pólipo de S. meleagris.

Palabras clave: metabolitos, reproducción asexual, *S. meleagris*, tasa respiratoria.

ORCID ID: https://orcid.org/0000-0002-5290-7160

Vo.Bo.

Adinana totutula

Dra. Juana López Martínez Co-Directora de Tesis

Dra. Adriana Muhlia Almazán Co-Directora de Tesis

Summary

In the present study the responses to temperature in the evaluation of respiratory rates, quantification of secondary metabolites, and population parameters such as mortality, growth, development, and asexual reproduction at the polyp stage from the jellyfish Stomolophus meleagris were evaluated. A bioassay was made where polyps were exposed to different seawater temperatures (23, 27, 31, and 35 °C) for 45 days, taking record every 15 days. Among the results obtained, significative differences were found in respiratory rate due to the effect of time and temperature (ANOVA *p*<0.05). Respiratory rate on the polyps did not show variation due to the effect of temperature, but a direct variation as a function of exposure time. Secondary metabolites (glucose, lactate, glycogen), ATP and total protein were quantified in the polyp's tissue, which showed changing concentrations relative to seawater temperature. A mortality of 33% for polyps at 23 °C, 30% for the treatment at 27 °C, 23% at 31 °C, and 93% at 35 °C was presented. To know the reproductive responses, a bioassay was accomplished during 9 weeks of exposition (56 days) to different temperatures previously mentioned and an extra treatment at environmental temperature (20 °C ± 1 °C) was added, finding a mortality rate of 33% was determined for 23 °C, 36% for 27 °C, 50% for 31 °C, 100% for 35 °C and 66% for the environmental- temperature treatment. The rise in temperature induced to a greater production of asexual reproduction; highest production of daughter polyps and podocytes was due to the 27 °C treatment. 27 °C is presented as the optimal temperature for the growth, development and reproduction of this species due to the ATP's exponential production of ATP in this treatment, while at 35 °C polyp's responses showed this high temperature is outside of their thermal tolerance window of the polyps as it represents a lethal temperature for the polyps of S. meleagris.

Keywords: asexual reproduction, metabolites, respiratory rate, S. meleagris.

ORCID ID: https://orcid.org/0000-0002-5290-7160

Dra. Juana López Martínez Co-Directora de Tesis

Vo.Bo.

1 Idinana tetutula

Dra. Adriana Muhlia Almazán Co-Directora de Tesis

Dedicatoria

A todas las personas que de alguna u otra forma formaron parte de este trabajo, en cada palabra, cada experiencia, cada momento.

Non ridere, non lugere, neque detestari,

sed intelligere.

(No reír, no lamentarse, no maldecir, sino comprender)

Spinoza.

Agradecimientos

Quiero agradecer al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR), por la formación y el apoyo brindado, al CONACyT por la beca otorgada (número 937366) y a los proyectos "Respuestas Poblacionales de Algunas Especies Marinas del Golfo de California al Cambio Climático Global (CB-2015-256477) y Cambios históricos y recientes en la distribución de especies bentónicas y demersales marinas del Golfo de California como efecto del Calentamiento Global. Detección de especies con potencial invasivo" (SEMARNAT-CONACYT-2018-1-A3-S-77965).

A mi Comité, mis Co-Directoras la Dra. Juana López Martínez muchísimas gracias por todo el apoyo brindado, por guiarme y enseñarme, por la paciencia; a la Dra. Adriana Teresita Muhlia Almazán por la formación dada, el apoyo durante mi estancia y estar siempre abierta a ayudarme; y a mi Co-Tutora la Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra gracias por su apoyo en cada reunión, sus comentarios y ayuda.

Al Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C. en especial al Laboratorio de Bioenergética y Genética Molecular y a todo el equipo que lo conforma: Cintya Nevárez, muchísimas gracias por toda la ayuda que me brindaste; a Daniel Sastré infinitas gracias por ayudarme y quedarte conmigo en los experimentales, a Ofelia, Mary y Sandra gracias por ayudarme en el laboratorio, los aprecio mucho.

Al Dr. Arturo Sánchez Paz por las facilidades en el Laboratorio de Referencia, Análisis y Diagnóstico en Sanidad Acuícola del CIBNOR Unidad Hermosillo y al Dr. Enrique de la Re Vega por las facilidades en el Laboratorio de Ecología Molecular en la Universidad de Sonora. Al M. en C. Marco A. Porchas Cornejo por las facilidades prestadas en el Laboratorio de Acuicultura del CIBNOR Unidad Guaymas, por resolver mis dudas, ayudarme y por la confianza dada en el laboratorio. A todo el equipo: el Ing. Andrés Ibarra Hernández, la Biól. Irlanda y a la Ing. Brianda, gracias por su apoyo en el laboratorio. Al Laboratorio de Pesquerías de la Unidad Guaymas, a los doctores Eloísa Herrera Valdivia y Rufino Morales Azpeitia por la formación, las enseñanzas en los muestreos y en el laboratorio. A los M. en C. Edgar Arzola y Francisco Álvarez Tello, por enseñarme tanto. Al Dr. José Alfredo Arreola Lizárraga, los M. en C. Edgar Alcántara Razo, María Sara Burrola Sánchez y el Ing. Francisco Javier Coira García por toda su ayuda y por hacer del salón de clases un lugar muy ameno. Al Ing. Xicotencatl Galicia por su apoyo logístico en cómputo y biblioteca, al personal de CIBNOR, Jorge, Felipe y Pancho.

A mis compañeros de maestría, a quienes conocí en La Paz: a Gerardo, gracias por todo tu apoyo; Adriana, me has enseñado tanto, creías en mí cuando ni yo lo hacía; Ale, muchas gracias por todo el apoyo que siempre me has dado, me motivas muchísimo, me ayudas a crecer y me enseñas. Y a todos mis compañeros de generación.

A mis compañeros y amigos de CIBNOR Guaymas: Jy'asu, Mayra, Claudia María, Claudia Esmeralda, Naty y Basilio, ustedes hicieron esta experiencia más grata, fue una suerte encontrar un equipo como ustedes.

A Leobardo, mi mejor amigo y compañero de esta aventura que fue una montaña rusa de emociones, desde convencerme de entrar, ayudarme a estudiar para los exámenes, las tareas, hasta ser mi apoyo emocional en momentos de quiebre y de querer dejar todo, gracias por estar ahí siempre y por no dejarme rendir.

A mis amigas de toda la vida: Cindy, Diana, Krystell y Ceci, por echarme porras siempre, creer en mí, motivarme y ser mis compañeras de vida, las amo.

A mi familia, sin ustedes nada de esto habría sido posible. A mis padres Rosy y Antonio que siempre me han apoyado en todas mis decisiones. A mi hermano y mi cuñada, David y Ale, ¡gracias por su apoyo siempre! a mi abuelita Rosa, Lupita, tata Cosme y a mi abuelito Gustavo (un abrazo a la eternidad) y a mí Luna, los quiero a todos, ¡GRACIAS!

Contenido

Summary. i Dedicatoria ii Agradecimientos iv Contenido vi Lista de figuras vii Lista de figuras vii Lista de figuras x 1. INTRODUCCIÓN 1 2. ANTECEDENTES 3 2.1 Generalidades de las Medusas 3 2.2 Pesquería de las Medusas 4 2.3 La medusa Bola de cañón Stomolophus meleagris 6 2.4 El Ciclo de Vida de S. meleagris 6 2.5 Características de los Pólipos de Escifozoos 12 2.6 Metabolismo en Cnidarios 14 3. JUSTIFICACIÓN 17 4. HIPÓTESIS 18 5. OBJETIVOS 19 5.1 Objetivo general 19 5.2 Objetivos particulares 19 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 20 6.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura 20 6.3.1 Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 21 6.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2.1 Cuantificación de Glucósea 25 6.3.2.2 Cuantificación de ATP.<	Resumen	i
Dedicatoria ii Agradecimientos iv Contenido vii Lista de figuras vii Lista de tablas vii 1. INTRODUCCIÓN 1 2. ANTECEDENTES 3 2.1 Generalidades de las Medusas 3 2.2 Pesquería de las Medusas 3 2.3 La medusa Bola de cañón Stomolophus meleagris 6 2.4 El Ciclo de Vida de S. meleagris 6 2.5 Características de los Pólipos de Escifozoos 12 2.6 Metabolismo en Cnidarios 14 3. JUSTIFICACIÓN 17 4. HIPÓTESIS 18 5. OBJETIVOS 19 5.1 Objetivo general 19 5.2 Objetivos particulares 19 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 20 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 21 6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 21 6.3.1 Evaluación de la Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris 23 6.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios / 24 23.2 Cuantificación de Atato 6.3.2.3 Cuantificación de ATes <	Summary	ii
Agradecimientos iv Contenido vii Lista de figuras vii Lista de tablas x 1. INTRODUCCIÓN 1 2. ANTECEDENTES 3 2.1 Generalidades de las Medusas 3 2.2 Pesquería de las Medusas 4 2.3 La medusa Bola de cañón Stomolophus meleagris 6 2.4 El Ciclo de Vida de S. meleagris 6 2.5 Características de los Pólipos de Escifozoos 12 2.6 Metabolismo en Cnidarios 14 3. JUSTIFICACIÓN 17 4. HIPÓTESIS 16 5. OBJETIVOS 19 5.1 Objetivo general 19 5.2 Objetivos particulares 19 6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 22 Respiratoria de los Pólipos Expuestos a Diferentes Temperaturas 21 6.3.1 Evaluación de Atasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris 23 6.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2.1 Cuantificación de Glucosa 25 6.3.2.2 Cuantificación de Atato 26 6.3.2.4 Cuantificación de Atato 26 6.3.2.5 Cuanti	Dedicatoria	iii
Contenido vi Lista de figuras vii Lista de tablas vii 1. INTRODUCCIÓN 1 2. ANTECEDENTES 3 2.1 Generalidades de las Medusas 3 2.2 Pesquería de las Medusas 3 2.3 La medusa Bola de cañón Stomolophus meleagris 6 2.4 El Ciclo de Vida de S. meleagris 6 2.5 Características de los Pólipos de Escifozoos 12 2.6 Metabolismo en Cnidarios 14 3. JUSTIFICACIÓN 17 4. HIPÓTESIS 18 5. OBJETIVOS 19 5. OBJETIVOS 19 5. Objetivo general 19 5. Objetivo general 19 5. Objetivo general 19 5. Objetivo general 19 6. MATERIAL Y MÉTODOS 20 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 20 6.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura 20 6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 21 6.3.1 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2.2 Cuantificación de Clucosa 25 <td< td=""><td>Agradecimientos</td><td>iv</td></td<>	Agradecimientos	iv
Lista de figuras vii Lista de tablas x 1. INTRODUCCIÓN 1 2. ANTECEDENTES 3 2.1 Generalidades de las Medusas 3 2.2 Pesquería de las Medusas 4 2.3 La medusa Bola de cañón Stomolophus meleagris 6 2.4 El Ciclo de Vida de S. meleagris 9 2.5 Características de los Pólipos de Escifozoos 12 2.6 Metabolismo en Cnidarios 14 3. JUSTIFICACIÓN 17 4. HIPÓTESIS 18 5.0 DBJETIVOS 19 5.1 Objetivo general 19 5.2 Objetivos particulares 19 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 20 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 21 6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 23 Respiratoria de los Pólipos Expuestos a Diferentes Temperaturas 21 6.3.1 Evaluación de Ia Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris 23 6.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2.1 Cuantificación de Glucógeno 26 6.3.2.2 Cuantificación de ATP 27	Contenido	vii
Lista de tablas x 1. INTRODUCCIÓN 1 2. ANTECEDENTES 3 2.1 Generalidades de las Medusas 3 2.2 Pesquería de las Medusas 4 2.3 La medusa Bola de cañón Stomolophus meleagris 6 2.4 El Ciclo de Vida de S. meleagris 6 2.5 Características de los Pólipos de Escifozoos 12 2.6 Metabolismo en Cnidarios 14 3. JUSTIFICACIÓN 17 4. HIPÓTESIS 18 5. OBJETIVOS 19 5.1 Objetivo general 19 5.2 Objetivos particulares 19 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 20 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 21 6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 22 Respiratoria de los Pólipos Expuestos a Diferentes Temperaturas 24 6.3.1 Evaluación de Ia Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris 23 6.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2.1 Cuantificación de Glucosa 26 6.3.2.2 Cuantificación de ATP 27 6.4 Diseño experimental para la determinación de las resp	Lista de figuras	viii
1. INTRODUCCIÓN 1 2. ANTECEDENTES 3 2.1 Generalidades de las Medusas 3 2.2 Pesquería de las Medusas 3 2.3 La medusa Bola de cañón Stomolophus meleagris 6 2.4 El Ciclo de Vida de S. meleagris 9 2.5 Características de los Pólipos de Escifozoos 12 2.6 Metabolismo en Cnidarios 14 3. JUSTIFICACIÓN 17 4. HIPÓTESIS 18 5. OBJETIVOS 19 5.1 Objetivo general 19 5.2 Objetivos particulares 19 6. MATERIAL Y MÉTODOS 20 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 20 6.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura 20 6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 21 6.3.1 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2 Evaluación de Hasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris 23 6.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2.1 Cuantificación de Glucosa 25 6.3.2.2 Cuantificación de ATP. 27 6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 26	Lista de tablas	xi
2. ANTECEDENTES 3 2.1 Generalidades de las Medusas 3 2.2 Pesquería de las Medusas 4 2.3 La medusa Bola de cañón Stomolophus meleagris 6 2.4 El Ciclo de Vida de S. meleagris 9 2.5 Características de los Pólipos de Escifozoos 12 2.6 Metabolismo en Cnidarios 14 3. JUSTIFICACIÓN 17 4. HIPÓTESIS 18 5. OBJETIVOS 19 5. Objetivo general 19 5. Objetivo s particulares 19 6. MATERIAL Y MÉTODOS 20 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 20 6.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura 20 6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 24 Respiratoria de los Pólipos Expuestos a Diferentes Temperaturas 21 6.3.1 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2 Cuantificación de Glucosa 25 6.3.2.1 Cuantificación de Glucosa 25 6.3.2.2 Cuantificación de ATP 27 6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 26 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas	1. INTRODUCCIÓN	1
2.1 Generalidades de las Medusas 3 2.2 Pesquería de las Medusas 4 2.3 La medusa Bola de cañón Stomolophus meleagris 6 2.4 El Ciclo de Vida de S. meleagris 9 2.5 Características de los Pólipos de Escifozoos 12 2.6 Metabolismo en Cnidarios 14 3. JUSTIFICACIÓN 17 4. HIPÓTESIS 18 5. OBJETIVOS 19 5.1 Objetivo general 19 5.2 Objetivos particulares 19 6. MATERIAL Y MÉTODOS 20 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 20 6.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura 20 6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 21 6.3.1 Evaluación de Ia Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris 23 6.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2.1 Cuantificación de Glucosa 25 6.3.2.2 Cuantificación de ATP. 27 6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 26 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 26 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 26	2. ANTECEDENTES	3
2.2 Pesquería de las Medusas 4 2.3 La medusa Bola de cañón Stomolophus meleagris 6 2.4 El Ciclo de Vida de S. meleagris 9 2.5 Características de los Pólipos de Escifozoos 12 2.6 Metabolismo en Cnidarios 14 3. JUSTIFICACIÓN 17 4. HIPÓTESIS 18 5. OBJETIVOS 19 5.1 Objetivo general 19 5.2 Objetivos particulares 19 6. MATERIAL Y MÉTODOS 20 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 20 6.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura 20 6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 21 6.3.1 Evaluación de Ia Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris 23 6.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2.1 Cuantificación de Glucosa 25 6.3.2.2 Cuantificación de Atextato 26 6.3.2.3 Cuantificación de ATP 27 6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 26 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 26 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 26 <td>2.1 Generalidades de las Medusas</td> <td>3</td>	2.1 Generalidades de las Medusas	3
2.3 La medusa Bola de cañón Stomolophus meleagris 6 2.4 El Ciclo de Vida de S. meleagris 9 2.5 Características de los Pólipos de Escifozoos 12 2.6 Metabolismo en Cnidarios 14 3. JUSTIFICACIÓN 17 4. HIPÓTESIS 18 5. OBJETIVOS 19 5.1 Objetivo general 19 5.2 Objetivos particulares 19 6. MATERIAL Y MÉTODOS 20 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 20 6.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura 20 6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 23 Respiratoria de los Pólipos Expuestos a Diferentes Temperaturas 21 6.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2.1 Cuantificación de Glucosa 25 6.3.2.2 Cuantificación de Clucosa 26 6.3.2.4 Cuantificación de ATP 27 6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 26 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 26 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 26 6.5 Diseño experimental para la determinación de desarrollo y estru	2.2 Pesquería de las Medusas	4
2.4 El Ciclo de Vida de S. meleagris 9 2.5 Características de los Pólipos de Escifozoos 12 2.6 Metabolismo en Cnidarios 14 3. JUSTIFICACIÓN 17 4. HIPÓTESIS 18 5. OBJETIVOS 19 5.1 Objetivo general 19 5.2 Objetivos particulares 19 6. MATERIAL Y MÉTODOS 20 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 20 6.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura 20 6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 24 Respiratoria de los Pólipos Expuestos a Diferentes Temperaturas 21 6.3.1 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2.1 Cuantificación de Glucosa 25 6.3.2.2 Cuantificación de Glucosa 26 6.3.2.3 Cuantificación de Glucógeno 26 6.3.2.4 Cuantificación de ATP 27 6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos de S. meleagris 26 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos de S. meleagris 26 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos de S.	2.3 La medusa Bola de cañón Stomolophus meleagris	6
2.5 Características de los Pólipos de Escifozoos 12 2.6 Metabolismo en Cnidarios 14 3. JUSTIFICACIÓN 17 4. HIPÓTESIS 18 5. OBJETIVOS 19 5.1 Objetivo general 19 5.2 Objetivos particulares 19 6. MATERIAL Y MÉTODOS 20 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 20 6.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura 20 6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 21 Respiratoria de los Pólipos Expuestos a Diferentes Temperaturas 21 6.3.1 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2.1 Cuantificación de Glucosa 25 6.3.2.2 Cuantificación de Glucosa 26 6.3.2.3 Cuantificación de ATP 27 6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos de S. meleagris 26 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos de S. meleagris 26 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos de S. meleagris 26 6.5 Diseño experimental p	2.4 El Ciclo de Vida de S. meleagris	9
2.6 Metabolismo en Cnidarios 14 3. JUSTIFICACIÓN 17 4. HIPÓTESIS 18 5. OBJETIVOS 19 5.1 Objetivo general. 19 5.2 Objetivos particulares. 19 6. MATERIAL Y MÉTODOS. 20 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 20 6.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura 20 6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 21 Respiratoria de los Pólipos Expuestos a Diferentes Temperaturas 21 6.3.1 Evaluación de Ia Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris 23 6.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2.1 Cuantificación de Glucosa 25 6.3.2.2 Cuantificación de Hactato 26 6.3.2.4 Cuantificación de Proteínas Totales 26 6.3.2.5 Cuantificación de ATP 27 6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 28 reproductivas de los pólipos de S. meleagris 28 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 28 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 28 6.5 Diseño experimental para la deter	2.5 Características de los Pólipos de Escifozoos	12
3. JUSTIFICACIÓN 17 4. HIPÓTESIS 18 5. OBJETIVOS 19 5.1 Objetivo general 19 5.2 Objetivos particulares 19 6. MATERIAL Y MÉTODOS 20 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 20 6.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura 20 6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 21 6.3.1 Evaluación de la Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris 23 6.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2.1 Cuantificación de Glucosa 25 6.3.2.2 Cuantificación de Proteínas Totales 26 6.3.2.4 Cuantificación de ATP 27 6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 26 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 26 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 26 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 26 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 26 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 26 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas	2.6 Metabolismo en Cnidarios	14
4. HIPÓTESIS 18 5. OBJETIVOS 19 5.1 Objetivo general. 19 5.2 Objetivos particulares. 19 6. MATERIAL Y MÉTODOS 20 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 20 6.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura 20 6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 21 6.3.1 Evaluación de la Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris 23 6.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2.1 Cuantificación de Glucosa 25 6.3.2.2 Cuantificación de Proteínas Totales 26 6.3.2.4 Cuantificación de Glucógeno 26 6.3.2.5 Cuantificación de ATP 27 6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 28 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 28 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 28 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 28 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 28 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 28 6.5 Diseño experimental para la determinación de la	3. JUSTIFICACIÓN	17
5. OBJETIVOS 19 5.1 Objetivo general. 19 5.2 Objetivos particulares. 19 6. MATERIAL Y MÉTODOS 20 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 20 6.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura 20 6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 21 6.3.1 Evaluación de la Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris 23 6.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2.1 Cuantificación de Glucosa 25 6.3.2.2 Cuantificación de Lactato 26 6.3.2.3 Cuantificación de Glucógeno 26 6.3.2.4 Cuantificación de Glucógeno 26 6.3.2.5 Cuantificación de ATP 27 6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos de S. meleagris 28 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos de S. meleagris 28 6.5 Diseño experimental para la determinación del desarrollo y estructura de tallas de éfiras y juveniles de S. meleagris producidas en los tratamientos 30 6.6 Análisis Estadísticos 31	4. HIPÓTESIS	18
5.1 Objetivo general. 19 5.2 Objetivos particulares. 19 6. MATERIAL Y MÉTODOS. 20 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 20 6.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura 20 6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 21 6.3.1 Evaluación de la Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris 23 6.3.2 Evaluación de la Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris 23 6.3.2.1 Cuantificación de Glucosa 24 6.3.2.2 Cuantificación de Lactato 26 6.3.2.3 Cuantificación de Proteínas Totales 26 6.3.2.4 Cuantificación de ATP. 27 6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 28 reproductivas de los pólipos de S. meleagris 28 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 28 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 28 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 28 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 28 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 28 6.5 Diseño experimental para la determinación del desarr	5. OBJETIVOS	19
5.2 Objetivos particulares. 19 6. MATERIAL Y MÉTODOS 20 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 20 6.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura 20 6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 20 Respiratoria de los Pólipos Expuestos a Diferentes Temperaturas 21 6.3.1 Evaluación de la Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris 23 6.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2.1 Cuantificación de Glucosa 25 6.3.2.2 Cuantificación de Lactato 26 6.3.2.3 Cuantificación de Proteínas Totales 26 6.3.2.4 Cuantificación de ATP 27 6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos de S. meleagris 28 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos de S. meleagris 28 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos de S. meleagris 28 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos de S. meleagris 28 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos de S. meleagris producidas en los tratamientos 30 6	5.1 Objetivo general	19
6. MATERIAL Y MÉTODOS. 20 6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris 20 6.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura 20 6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 20 Respiratoria de los Pólipos Expuestos a Diferentes Temperaturas 21 6.3.1 Evaluación de la Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris 23 6.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2.1 Cuantificación de Glucosa 25 6.3.2.2 Cuantificación de Lactato 26 6.3.2.3 Cuantificación de Glucógeno 26 6.3.2.4 Cuantificación de Glucógeno 26 6.3.2.5 Cuantificación de ATP. 27 6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 28 6.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas 28 6.5 Diseño experimental para la determinación del desarrollo y estructura de 28 6.5 Diseño experimental para la determinación del desarrollo y estructura de 30 6.6 Análisis Estadísticos 31	5.2 Objetivos particulares	19
6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris206.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura206.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa21Respiratoria de los Pólipos Expuestos a Diferentes Temperaturas216.3.1 Evaluación de la Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris236.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios246.3.2.1 Cuantificación de Glucosa256.3.2.2 Cuantificación de Lactato266.3.2.3 Cuantificación de Proteínas Totales266.3.2.5 Cuantificación de ATP276.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas266.5 Diseño experimental para la determinación del desarrollo y estructura de tallas de éfiras y juveniles de S. meleagris producidas en los tratamientos266.6 Análisis Estadísticos31	6. MATERIAL Y MÉTODOS	20
6.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura206.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa21Respiratoria de los Pólipos Expuestos a Diferentes Temperaturas216.3.1 Evaluación de la Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris236.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios246.3.2.1 Cuantificación de Glucosa256.3.2.2 Cuantificación de Lactato266.3.2.3 Cuantificación de Proteínas Totales266.3.2.4 Cuantificación de Glucógeno266.3.2.5 Cuantificación de ATP276.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas286.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas286.5 Diseño experimental para la determinación del desarrollo y estructura de286.5 Análisis Estadísticos31	6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris	20
6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa 21 6.3.1 Evaluación de la Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris 23 6.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios 24 6.3.2.1 Cuantificación de Glucosa 25 6.3.2.2 Cuantificación de Lactato 26 6.3.2.3 Cuantificación de Proteínas Totales 26 6.3.2.4 Cuantificación de Glucógeno 26 6.3.2.5 Cuantificación de ATP 27 6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos de S. meleagris 28 6.5 Diseño experimental para la determinación del desarrollo y estructura de tallas de éfiras y juveniles de S. meleagris producidas en los tratamientos 30 6.6 Análisis Estadísticos 31	6.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura	20
Respiratoria de los Pólipos Expuestos a Diferentes Temperaturas.216.3.1 Evaluación de la Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris236.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios246.3.2.1 Cuantificación de Glucosa256.3.2.2 Cuantificación de Lactato266.3.2.3 Cuantificación de Proteínas Totales266.3.2.4 Cuantificación de Glucógeno266.3.2.5 Cuantificación de ATP276.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas286.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas286.5 Diseño experimental para la determinación del desarrollo y estructura de286.6 Análisis Estadísticos31	6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y la Tasa	
6.3.1 Evaluación de la Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris236.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios246.3.2.1 Cuantificación de Glucosa256.3.2.2 Cuantificación de Lactato266.3.2.3 Cuantificación de Proteínas Totales266.3.2.4 Cuantificación de Glucógeno266.3.2.5 Cuantificación de ATP276.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas286.5 Diseño experimental para la determinación de las respuestas286.5 Diseño experimental para la determinación del desarrollo y estructura de306.6 Análisis Estadísticos31	Respiratoria de los Pólipos Expuestos a Diferentes Temperaturas	21
6.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios246.3.2.1 Cuantificación de Glucosa256.3.2.2 Cuantificación de Lactato266.3.2.3 Cuantificación de Proteínas Totales266.3.2.4 Cuantificación de Glucógeno266.3.2.5 Cuantificación de ATP276.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas286.5 Diseño experimental para la determinación del desarrollo y estructura de286.6 Análisis Estadísticos31	6.3.1 Evaluación de la Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris	23
6.3.2.1 Cuantificación de Glucosa 25 6.3.2.2 Cuantificación de Lactato 26 6.3.2.3 Cuantificación de Proteínas Totales 26 6.3.2.4 Cuantificación de Glucógeno 26 6.3.2.5 Cuantificación de ATP 26 6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos de <i>S. meleagris</i> 28 6.5 Diseño experimental para la determinación del desarrollo y estructura de tallas de éfiras y juveniles de <i>S. meleagris</i> producidas en los tratamientos 30 6.6 Análisis Estadísticos 31	6.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios	24
6.3.2.2 Cuantificación de Lactato 26 6.3.2.3 Cuantificación de Proteínas Totales 26 6.3.2.4 Cuantificación de Glucógeno 26 6.3.2.5 Cuantificación de ATP 27 6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos de S. meleagris 28 6.5 Diseño experimental para la determinación del desarrollo y estructura de tallas de éfiras y juveniles de S. meleagris producidas en los tratamientos 30 6.6 Análisis Estadísticos 31	6.3.2.1 Cuantificación de Glucosa	25
6.3.2.3 Cuantificación de Proteínas Totales 26 6.3.2.4 Cuantificación de Glucógeno 26 6.3.2.5 Cuantificación de ATP 27 6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos de <i>S. meleagris</i> 28 6.5 Diseño experimental para la determinación del desarrollo y estructura de tallas de éfiras y juveniles de <i>S. meleagris</i> producidas en los tratamientos 30 6.6 Análisis Estadísticos 31	6.3.2.2 Cuantificación de Lactato	26
6.3.2.4 Cuantificación de Glucógeno 26 6.3.2.5 Cuantificación de ATP 27 6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos de S. meleagris 28 6.5 Diseño experimental para la determinación del desarrollo y estructura de tallas de éfiras y juveniles de S. meleagris producidas en los tratamientos 30 6.6 Análisis Estadísticos 31	6.3.2.3 Cuantificación de Proteínas Totales	26
6.3.2.5 Cuantificación de ATP	6.3.2.4 Cuantificación de Glucógeno	26
6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos de S. meleagris	6.3.2.5 Cuantificación de ATP	27
6.5 Diseño experimental para la determinación del desarrollo y estructura de tallas de éfiras y juveniles de <i>S. meleagris</i> producidas en los tratamientos 30 6.6 Análisis Estadísticos	6.4 Diseño experimental para la determinación de las respuestas	20
tallas de éfiras y juveniles de S. meleagris producidas en los tratamientos 30 6.6 Análisis Estadísticos	6 5 Diseño experimental para la determinación del desarrollo y estructura de	20
6.6 Análisis Estadísticos	tallas de éfiras y juveniles de <i>S. meleagris</i> producidas en los tratamientos	30
	6.6 Análisis Estadísticos	31
7. RESULTADOS	7. RESULTADOS	33

7.1 Ensayo del Efecto de la Temperatura en la Tasa Respiratoria y	
Metabolitos Secundarios de los Pólipos de S. meleagris: Mortalidad y	22
Observaciones	33
7.1.1 Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris	38
7.1.2 Concentración de Glucosa de los Pólipos de S. meleagris	41
7.1.3 Concentración de Lactato de los Pólipos de S. meleagris	42
7.1.4 Concentración de Proteínas Totales de los Pólipos de S. meleagris	46
7.1.5 Concentración de Glucógeno de los Pólipos de S. meleagris	49
7.1.6 Concentración de ATP de los Pólipos de S. meleagris	52
7.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura en las Respuestas Reproductivas de	
los Pólipos de S. meleagris: Mortalidad	57
7.2.1 Producción de Pólipos Hijos de S. meleagris	58
7.2.2 Producción de Podocitos de S. meleagris	61
7.2.3 Producción de Brotes Laterales de S. meleagris	64
7.2.4 Producción de Éfiras de S. meleagris	
7.3 Estructura de Tallas de las Éfiras Producidas por los Pólipos de S.	
meleagris Sometidos a Diversas Temperaturas	68
7.3.1 Éfiras Producidas por el Grupo de Pólipos Sometidos a Variaciones	
Naturales de la Temperatura Ambiente	68
7.3.2 Éfiras Producidas por el Grupo de Pólipos Sometidos a 23 °C	72
7.3.3 Éfiras Producidas por el Grupo de Pólipos Sometidos a 27 °C	73
7.3.4 Éfiras Producidas por el Grupo de Pólipos Sometidos a 31 °C	74
7.3.5 Éfiras Producidas por el Grupo de Pólipos Sometidos a 35 °C	75
8. DISCUSIÓN	77
9. CONCLUSIONES	88
10. LITERATURA CITADA	90
11. ANEXO	100

Lista de figuras

Figura 1.	Capturas mundiales de medusa	5
Figura 2.	Distribución de <i>S. meleagris</i> en la costa oriental del Golfo de California durante 2003-2004 y 2015-2016	7
Figura 3.	Ciclo de vida de la medusa S. meleagris	9
Figura 4.	Morfología de S. meleagris	10
Figura 5.	Modos de reproducción asexual en pólipos de escifozoos	11
Figura 6.	Sistema experimental utilizado para uno de los 4 tratamientos de temperatura	22
Figura 7.	Cámara respirométrica	23
Figura 8.	Temperaturas promedio por semana reportadas para el tratamiento de temperatura ambiente	28
Figura 9.	Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos	29
Figura 10.	Diseño experimental para el desarrollo de éfiras de S. meleagris	30
Figura 11.	Medidas registradas de las éfiras y juveniles de medusa bola de cañón <i>S. meleagris</i> para el registro de crecimiento	31
Figura 12.	Mortalidad reportada quincenalmente para cada <i>tratamiento</i> de temperatura en los pólipos de <i>S. meleagris</i>	33
Figura 13.	Pólipos de S. meleagris desarrollados a 27 °C	35
Figura 14.	Estróbilo desprendido de un pólipo de <i>S. meleagris</i> sometido a una temperatura de 31 °C	36
Figura 15.	Pólipos y podocitos de <i>S. meleagris</i> producidos por organismos sometidos a una temperatura de 35 °C	36
Figura 16.	Pólipos de S. meleagris sometidos a diferentes temperaturas	37

Figura 17.	Tamaño promedio de pólipos de <i>S. meleagris</i> , sometidos a diversas temperaturas del agua	37
Figura 18.	Tasa respiratoria de los pólipos de S. meleagris	38
Figura 19.	Relación de la tasa respiratoria de los pólipos de <i>S. meleagris</i> con las temperaturas experimentales	40
Figura 20.	Concentración de glucosa el tejido del pólipo de S. meleagris	41
Figura 21.	Relación de la concentración de glucosa en los pólipos de <i>S. meleagris</i> con las temperaturas experimentales en los distintos días de toma de muestra.	43
Figura 22.	Concentración de Lactato en el tejido del pólipo de S. meleagris	44
Figura 23.	Relación de la concentración de lactato en los pólipos de <i>S. meleagris</i> con las temperaturas experimentales en los distintos días de toma de muestra	46
Figura 24.	Concentración de proteínas totales en el tejido del pólipo de S. meleagris	47
Figura 25.	Relación de la concentración de proteínas totales en los pólipos de <i>S. meleagris</i> con las temperaturas experimentales en los distintos días de toma de muestra	49
Figura 26.	Concentración de glucógeno en el tejido del pólipo de S. meleagris	51
Figura 27.	Relación de la concentración de glucógeno en los pólipos de <i>S. meleagris</i> con las temperaturas experimentales en los distintos días de toma de muestra	52
Figura 28.	Concentración de ATP en el tejido del pólipo de S. meleagris.	54
Figura 29.	Relación de la concentración de ATP en los pólipos de <i>S. meleagris</i> con las temperaturas experimentales en los distintos días de toma de muestra	55
Figura 30.	Porcentaje de mortalidad semanal de los pólipos de <i>S. meleagris</i> durante 9 semanas en diferentes temperaturas.	57

Figura 31.	Agregado de células color rosado que representan a un pólipo de <i>S. meleagris</i> en proceso de segmentación para posteriormente estrobilar	57
Figura 32.	Relación de la concentración de la producción de pólipos hijos por pólipos de <i>S. meleagris</i> con las temperaturas experimentales en las diferentes semanas de toma de muestra	58
Figura 33.	Pólipo padre y pólipos hijos de <i>S. meleagris</i>	59
Figura 34.	Producción semanal de pólipos hijos por pólipos de <i>S. meleagris</i> sometidos a diversas temperaturas	61
Figura 35.	Relación de la producción de podocitos por pólipos de <i>S. meleagris</i> con las temperaturas experimentales en las diferentes semanas de toma de muestra	62
Figura 36.	Camino de podocitos producidos por un pólipo de <i>S. meleagris</i> sometido a una temperatura de 27 °C	63
Figura 37.	Producción semanal de podocitos por pólipos de <i>S. meleagris</i> sometidos a diversas temperaturas	64
Figura 38.	Crecimiento de dos brotes laterales en un pólipo de S. meleagris	65
Figura 39.	Relación de la producción de brotes laterales por pólipos de <i>S. meleagris</i> con las temperaturas experimentales en las diferentes semanas de toma de muestra	66
Figura 40.	Brotes laterales producidos durante nueve semanas por los pólipos de <i>S. meleagris</i> ante diversos tratamientos de temperatura	67
Figura 41.	Producción de éfiras a partir de pólipos de <i>S. meleagris</i> sometidos a diferentes temperaturas	69
Figura 42.	Promedio de temperaturas presentadas en las nueve semanas del experimental en el tratamiento de temperatura ambiente	70
Figura 43.	Juveniles de <i>S. meleagris</i> que se desarrollaron a temperatura ambiente	70

Figura 44.	Estructura de tallas semanal de éfiras liberadas por pólipos de <i>S. meleagris</i> ante temperatura ambiente	71
Figura 45.	Estructura de tallas semanal de éfiras liberadas por pólipos de <i>S. meleagris</i> a 23 °C	72
Figura 46.	Malformaciones en juveniles de S. meleagris	73
Figura 47.	Estructura de tallas semanal de éfiras liberadas por pólipos de <i>S. meleagris</i> a 27 °C	74
Figura 48.	Estructura de tallas semanal de éfiras liberadas por pólipos de <i>S. meleagris</i> a 31 °C	75
Figura 49.	Comparación de éfiras en <i>S. meleagris</i> a diferentes temperaturas	76
Figura 50.	Éfiras producidas por pólipos de <i>S. meleagris</i> sometidos al tratamiento de 35 °C	76

Lista de tablas

Tabla I.	Número de pólipos de S. meleagris evaluados por tratamiento	24
Tabla II.	Observaciones reportadas en los pólipos de <i>S. meleagris</i> sometidos a diversos tratamientos de temperatura	34

1. INTRODUCCIÓN

Las medusas han existido en el planeta por aproximadamente 600 millones de años (Daly *et al.*, 2007), sin embargo, en los últimos años ha sido evidente un incremento en su abundancia (López-Martínez *et al.*, 2017; Purcell *et al.*, 2007); estos afloramientos masivos se han atribuido a diversas causas, entre ellas el calentamiento global, estresores antropogénicos, eutrofización y sobrepesca (Jackson *et al.*, 2001; López-Martínez *et al.*,2017; Purcell *et al.*, 2007; Richardson *et al.*, 2009).

Si bien el incremento en la abundancia de medusas genera afectaciones en los ecosistemas, la pesca y el turismo (Doyle *et al.*, 2014; López-Martínez *et al.*, 2017; Mills, 1995; Padilla-Serrato, 2011; Purcell *et al.*, 2007), algunas especies de medusas son aprovechadas como recurso pesquero. Tal es el caso de la medusa bola de cañón *Stomolophus meleagris,* un recurso de importancia comercial en México caracterizado por una alta variabilidad interanual en sus abundancias (López-Martínez y Álvarez-Tello, 2013), hecho que comparte con todas las pesquerías de medusas a nivel mundial (Omori y Nakano, 2001).

Se ha sugerido que la alta variabilidad interanual puede explicarse por su ciclo de vida metagénico (Brotz *et al.*, 2017). De manera natural, los cnidarios tienen la facilidad de formar grandes agregaciones debido a la alternancia en generaciones entre la reproducción sexual y asexual que ocurre en algunas medusas de la clase Scyphozoa (Brotz, 2016; Purcell *et al.*, 2007). Las especies de esta clase presentan dos fases en su ciclo de vida, planctónica y bentónica; en la primera son organismos de vida libre que se conocen como medusas y en la segunda fase son pólipos, organismos sésiles que se encuentran sujetos a un sustrato en el fondo marino (Calder, 1982).

El pólipo tiene diversas formas de reproducirse asexualmente generando nuevos reclutas y se ha sugerido que durante esta etapa se determina el tamaño de la población de medusas adultas (Condon *et al.*, 2012; Thein *et al.*, 2012). A pesar

de lo anterior, aún se desconoce con exactitud el cuánto, cuándo y porqué suceden estas agregaciones, y en qué condiciones ocurren (Brotz *et al.*, 2017; Garrido *et al.*, 2007; Hsieh *et al.*, 2001). Se sabe que el calentamiento del océano puede ser uno de los factores causales del incremento de zooplancton gelatinoso (Arai, 2001; Graham *et al.*, 2001; López-Martínez *et al.*, 2017; Mills, 2001).

El aumento en temperatura del mar induce a un mayor número de eventos reproductivos en pólipos (Castelo-Bautista, 2012; Hernández-Tlapale, 2010; Klein *et al.*, 2017). Asimismo, se ha determinado que el incremento de la temperatura está relacionado con un aumento en la tasa metabólica de pólipos de diversas especies (Aljbour *et al.*, 2017; Gambill y Peck, 2014; Hernández-Tlapale, 2010; Thuesen y Childress, 1994), siendo la temperatura el factor directriz y uno de los parámetros más críticos que regula el proceso de reproducción, crecimiento, distribución, abundancia y metabolismo, en conjunto con otras variables fisicoquímicas (Boero *et al.*, 2016; Cury y Roy, 1989; Hoar, 1988; Pörtner, 2008; Wang *et al.*, 2014; Zieggler y Gibbons, 2018).

Si bien, se han realizado estudios sobre el efecto de la temperatura en el metabolismo de pólipos y medusas de varias especies (Aljbour *et al.*, 2017; 2018; Klein *et al.*, 2017; Nevárez-López *et al.*, 2020), así como en las vías metabólicas de la fase medusoide de *S. meleagris* (Nevárez-López *et al.*, 2020), en la fase pólipo estas respuestas aún no han sido evaluadas en conjunto.

Por lo anterior, este estudio se centra en el análisis de la tasa respiratoria y en la cuantificación de algunos metabolitos secundarios puedan indicar que vías metabólicas utiliza la fase pólipo de la medusa bola de cañón *S. meleagris* para mantener sus necesidades energéticas ante diversos escenarios de temperatura. Así mismo, se analizó cómo estas respuestas fisiológicas afectan la reproducción asexual de la fase pólipo a nivel poblacional.

2. ANTECEDENTES

2.1 Generalidades de las Medusas

Las medusas pertenecen al filo de los cnidarios, al igual que las anemonas y corales y en conjunto explican cerca de 10,000 especies existentes (Brusca y Brusca, 2003). Se sabe que gracias a la característica de presentarse en grandes agregaciones (Purcell *et al.*, 2007), las medusas generan un rápido incremento en número (Condon *et al.*, 2012), por lo que son los animales macroscópicos más abundantes en mares tropicales y subtropicales (López-Martínez *et al.*, 2006).

La capacidad de presentarse en "blooms" o proliferaciones masivas ocurre gracias a que tienen un ciclo de vida metagénico, es decir, con alternancia de generaciones reproduciéndose vía sexual y asexual (Brotz, 2016; Purcell *et al.*, 2007). A la fecha se tiene la percepción de que estas proliferaciones han incrementado en número a escala global (Purcell *et al.*, 2007), tomando ventaja de los cambios ecológicos (Mills, 1995).

Las medusas a menudo son consideradas estresores en los ecosistemas marinos, debido a que influyen en su estructura y funcionamiento (López-Martínez *et al.*, 2017) e incluso, se consideran indicadores de sistemas altamente perturbados (Doyle *et al.*, 2014). Los incrementos poblacionales de las medusas generalmente son perjudiciales para el trabajo humano (Purcell, 2005), pues afectan por medio de sus picaduras, interfieren con la pesca y acuacultura y, en ocasiones, con la operación de plantas de energía (Purcell *et al.*, 2007). Además, no hay que olvidar que pueden dominar ecosistemas antes dominados por peces, dada su habilidad de suceder en grandes agregaciones (Mills, 1995; Padilla-Serrato, 2011). Actualmente, en varios países hay investigaciones en curso, en las que se trata de evaluar los posibles cambios en ecosistemas marinos debido al aumento en la abundancia de las medusas (Brotz *et al.*, 2012; Doyle *et al.*, 2014; López-Martínez y Álvarez-Tello, 2013; López-Martínez *et al.*, 2018a; Opdal *et al.*, 2019; Pauly *et al.*, 2008; Richardson *et al.*, 2009).

A pesar de los efectos negativos ya mencionados, las medusas también proveen un sinnúmero de servicios ecosistémicos como: transportadoras de carbono y liberadoras de nutrientes (Doyle *et al.*, 2014), reguladoras del ecosistema debido al rápido hundimiento de partículas ricas en materia orgánica y como soporte a otros organismos actuando como sustrato flotante y refugio (Graham *et al.*, 2014).

Desde el punto de vista antropogénico, las medusas son utilizadas como alimento dadas sus propiedades nutricionales (Hsieh *et al.*, 2001; Omori y Nakano, 2001; Purcell, 2005) y como componente de alto valor en las industrias farmacéuticas y cosméticas por su alto contenido de colágeno tipo I y II (Leone *et al.*, 2015; Silva *et al.*, 2014), generando empleos tanto en la fase extractiva (pesquería) como en la industria de transformación y comercio (Álvarez-Tello, 2007). Actualmente, el colágeno de las medusas es objeto de estudio en medicina humana en torno a sus propiedades regenerativas de tejidos y antienvejecimiento (Arslan *et al.*, 2017; Derkus *et al.*, 2016; Hoyer *et al.*, 2014; Leone *et al.*, 2015).

2.2 Pesquería de las Medusas

Por más de 1,700 años en China se han consumido diversas especies de escifomedusas que son consideradas una delicia en la cocina asiática. Está práctica también es popular en Japón, Malasia, Corea, Taiwán y Singapur, por lo que en estos países las medusas son también objeto de pesca comercial (Hsieh *et al.*, 2001; Omori y Nakano, 2001). Dadas las fluctuaciones espaciales y temporales del recurso (abundancia y capturas) la temporada de pesca se restringe a pocos meses (Omori y Nakano, 2001), no obstante, el mercado se encuentra en crecimiento (Brotz *et al.*, 2017; Garrido *et al.*, 2007; Hsieh *et al.*, 2001).

Desde los años 70's las capturas de medusas a nivel mundial se han incrementado exponencialmente, alcanzando hasta 500,000 toneladas (t) por año a mediados de los noventas (Fig. 1; López-Martínez y Álvarez-Tello, 2013).



Figura 1. Capturas mundiales de medusa. (T.M.= toneladas métricas). Tomada de López-Martínez y Álvarez-Tello (2013).

En México, *Stomolophus meleagris* (medusa bola de cañón) es la única especie comercializada y a su vez es la especie más explotada a nivel mundial (Brotz *et al.*, 2016; Girón-Nava *et al.*, 2015; López-Martínez y Álvarez-Tello, 2013; López-Martínez *et al.*, 2018a). En México, el desarrollo de esta pesquería comenzó en el 2000 en las costas de Tabasco (Golfo de México) con permisos de pesca, sin embargo, los permisos de pesca comercial se otorgaron hasta el 2010 (Garrido *et al.*, 2007; López-Martínez y Álvarez-Tello, 2008). Actualmente, la mayoría de las capturas nacionales de medusa bola de cañón se obtienen dentro del Golfo de California (GC), en el estado de Sonora, se han extraído más de 80,000 t por año (López-Martínez y Álvarez-Tello, 2013), generando millones de dólares en ingresos.

Basado en la derrama económica que presenta esta pesquería y teniendo en cuenta su amplia demanda comercial, se considera una opción rentable para el sector pesquero, ante la dependencia de la pesca de solo unas cuantas especies comerciales en el GC (Álvarez-Tello, 2007; Garrido *et al.*, 2007).

2.3 La Medusa Bola de cañón Stomolophus meleagris

La medusa *S. meleagris* conocida como bola de cañón, pertenece a la clase Scyphozoa, al orden Rhizostomae y a la familia Stomolophidae (Brusca y Brusca 2003; Daly *et al.*, 2007). Se puede localizar en aguas tropicales de bajas latitudes y su distribución se extiende desde el océano Atlántico (en la costa Sureste de los Estados Unidos de América) hasta el Ecuador y Sudamérica en el océano Pacífico. En México, se encuentra en el Golfo de México y el Pacífico mexicano, este último incluyendo el Golfo de California en regiones como Las Guásimas (Sonora) y La Paz (B.C.S) (Calder, 1982; Farach-Espinoza, 2018; Girón-Nava *et al.*, 2015; Gómez-Salinas, 2017; López-Martínez,2008; Luna-Vázquez, 2011; Pérez-Burgos, 2017).

S. meleagris es una especie recurrente en las costas de Sonora (Girón-Nava *et al.*, 2015), su presencia se puede ver influenciada por un ambiente favorable y disponibilidad de alimento (abundante y constante) dentro de la región (Padilla-Serrato, 2011). Se presume que esta especie se ha adaptado exitosamente a los cambios de temperatura en el mar debido a que en los ultimos 10 años se han observado cambios en su distribución dentro del GC (Fig. 2; López Martínez *et al.*, 2017).



Figura 2. Distribución de *S. meleagris* en la costa oriental del Golfo de California durante 2003-2004 y 2015-2016. Tomado de López-Martínez *et al.* (2017).

Estudios previos de modelación del clima en el GC pronostican una tendencia creciente en la temperatura superficial del mar (>2.5 °C) durante periodos futuros (2075 - 2099); así mismo se predicen ampliaciones de la temporada cálida del año, lo cual puede favorecer el incremento en la abundancia de esta especie (López Martínez y Herrera-Cervantes, 2017).

En cuanto a su presencia en la laguna costera Las Guásimas, ubicada en la costa oriental del GC, se sabe que la fase medusa de *S. meleagris* se presenta de febrero-marzo hasta junio-julio, con fluctuaciones entre temporadas (López-Martínez *et al.*, 2006). En algunos años, la bola de cañón se observa en pequeñas cantidades únicamente durante dos o tres meses. Su periodo reproductivo se presenta de febrero a mayo cuando la temperatura del agua fluctúa entre los 19 y 22.5 °C, la salinidad entre 35.5 y 36.5 ups, el oxígeno disuelto entre 4.9 y 8.6 mg/L y el pH entre 8.3 y 8.4 (Carvalho-Saucedo *et al.*, 2011).

Se ha reportado que incrementos en la temperatura superiores a los 25 °C no son favorables para la supervivencia de esta medusa, y en los meses de junio a septiembre en donde las temperaturas incrementan de 30 a 33 °C (Hernández y Arreola-Lizárraga, 2007) su abundancia es menor (Carvalho-Saucedo, 2009; López-Martínez *et al.* 2006).

En relación con su papel ecológico, *S. meleagris* se caracteriza por ser un depredador, altamente voraz, con alimentación selectiva basada principalmente de copépodos, gasterópodos, bivalvos, cirrípedos y huevos de peces (principalmente huevos de anchoas) (Álvarez-Tello *et al.*, 2016; Larson, 1991; Padilla-Serrato, 2011). El hecho de que esta especie se considere un depredador especialista es relevante, pues al igual que otros sistemas costeros, Las Guásimas es un área importante para reproducción y crianza de muchos organismos, en donde la medusa encuentra alimento en suficiente cantidad (Padilla-Serrato, 2011).

Se ha reportado que *S. meleagris* presenta una alta habilidad de desplazamiento, debido a que Girón-Nava *et al.* (2015) observaron que a esta especie le toma alrededor de 30 días de Guaymas (zona centro del GC) hasta el Alto Golfo de California (zona norte del GC) dada su gran habilidad natatoria horizontal orientada con o en contra del viento, por lo que se clasifica como activa (Larson, 1991; Purcell, 2004). Debido a su morfología (campana globular con brazos orales cilíndricos), la especie puede filtrar el zooplancton a la par que el nado activo mediante pulsaciones de la campana (Costelo y Colín, 1995; Larson, 1987).

Se ha confirmado que *S. meleagris* tiene interacciones simbióticas con otras especies como: 1) el cirrípedo *Conchoderma cf virgatum* (Álvarez-Tello *et al.* 2013), 2) el cangrejo *Libina dubia* (Rountree, 1983), 3) el jurelillo negro *Hemicaranx zelotes* (López-Martínez y Rodríguez-Romero, 2008), 4) con juveniles de *Chloroscombrus orqueta, Hemicaranx leucurus, Caranx caballus* (Reza *et al.*, 2018). Asimismo, mantiene una competencia interespecífica con el tiburón ballena *Rhincodon typus* (López-Martínez *et al.*, 2018b).

2.4 El ciclo de vida de S. meleagris

El ciclo de vida de la medusa bola de cañón presenta alternancia entre dos formas llamadas medusa (fase sexual) y pólipo (fase asexual) (Brotz, 2016). Su reproducción sexual comienza con la liberación de gametos de los organismos adultos a la columna de agua, mismos que después de la fecundación en el medio se transforman en larvas plánulas, ciliadas, que emergen del ovocito y buscan un sustrato para fijarse y desarrollarse como escifistoma (también llamado pólipo) con diferentes cambios metamórficos (Fig. 3).



Figura 3. Ciclo de vida de la medusa *S. meleagris*, según Calder (1983). Tomado de Brotz *et al.* (2016).

El pólipo desarrolla los tentáculos hasta tener 16 apéndices contráctiles, con una probóscide grande, flexible y en forma de perilla (Fig. 4a). Posteriormente, se desarrolla el estróbilo, que consiste en una elongación del cáliz del pólipo, en donde se desarrollan lóbulos marginales en la base de los tentáculos y comienza una segmentación del estróbilo que se hace progresivamente más pronunciada en su extremo apical (Fig. 4b). Subsecuentemente, surge la primera estrobilación polidisco, formando éfiras que se liberan desde la punta del estróbilo hacia la columna de agua. Al finalizar el proceso de estrobilación, los tentáculos comienzan a reabsorberse, contractarse y expandirse periódicamente, las éfiras crecen hasta llegar a la forma medusoide en su fase adulta (Calder, 1983).



Figura 4. Morfología de *S. meleagris.* a) Pólipo; b) Pólipo desarrollado en estróbilo. Tomado de Straehler-Pohl *et al.* (2011).

Se sabe que, bajo condiciones específicas, el pólipo es capaz de reproducirse de forma asexual mediante diferentes mecanismos (Fig. 5), el resultado de esto es la formación de nuevos pólipos idénticos (Sukhoputova *et al.*, 2019).

Entre las diversas formas de reproducción asexual mencionadas en la figura 5, se considera que *S. meleagris* se reproduce para aumentar la densidad principalmente por medio de la producción de podocitos (Olguín-Jacobson, 2016).

Los podocitos destacan por el papel que representan en el mantenimiento y formación de las poblaciones de medusa (Lucas *et al., 2012*).

Los podocitos son estructuras cuticulares plano-convexas de resistencia que se encuentran en estado encapsulado, las cuales contienen en su interior una masa de tejido blanquecino (Chapman, 1968; Russell, 1970). Estas formas de presentación de la medusa han sido pobremente estudiadas y se ha sugerido que su formación es inducida por factores ambientales desfavorables para permitir la supervivencia del pólipo en periodos inclementes (Arai, 2008). En situaciones como la exposición a temperaturas elevadas se induce la formación de podocitos, en general a mayor temperatura, mayor producción de podocitos (Thein *et al.*, 2012).



Figura 5. Modos de reproducción asexual de los pólipos de los escifozoos. a) Brote lateral; b) Brote lateral en *Sanderia*; c) Formación de plánulas por brote; d) Formación de propágulos; e) Formación de planuloides en el tubo peridermal en Coronatae; f) Estrobilación; g) Brote por estolón; h) Formación de podocitos; i)

Desprendimiento de las puntas de los tentáculos; j) Fisión longitudinal. O: polo oral; A: polo aboral. Tomado de Sukhoputova *et al.* (2019).

2.5 Características de los Pólipos de Escifozoos

Los pólipos juegan un papel crucial en el ciclo de vida de las medusas, ya que aseguran la sobrevivencia a largo plazo (Genzano *et al.*, 2014; Zamponi y Deserti, 2009), pues presentan mayor longevidad que las medusas adultas (4-8 meses) (Colin y Kremer, 2002). Lo anterior se ha determinado a través de estudios de laboratorio, mostrando que estos organismos (fase pólipo) logran sobrevivir varios años (Calder, 1983; Spangenber, 1965; Thein *et al.*,2012); aun así, existen lagunas importantes en el estudio de los pólipos, pues en la gran mayoría de especies de medusas, sus pólipos no han sido identificados en el medio natural (Lucas *et al.*, 2012).

En el caso de *S. meleagris*, a la fecha no se ha confirmado si la fase pólipo presenta su fijación en el sustrato bentónico en el interior de los cuerpos lagunares costeros dentro del GC o si son acarreados por corrientes desde aguas profundas (Burrola- Sánchez *et al.*, 2008). Sin embargo, en la laguna costera Las Guásimas se reporta la presencia de éfiras tanto dentro como fuera de la laguna (Gómez-Salinas, 2017; Urias-Padilla, 2018), indicando que la estrobilación y, por ende, la liberación de nuevos reclutas sucede en esa zona durante los meses de octubre-diciembre (Gómez-Salinas, 2017; López-Martínez, 2008).

De acuerdo con estudios previos, la distribución y magnitud del reclutamiento de los pólipos en el hábitat depende del suministro y asentamiento exitoso de la larva plánula (Colin y Kremer, 2002; Lucas, 2001). Una vez asentada, la larva se transforma en un pólipo que queda expuesto a las fluctuaciones de diversos factores (bióticos y abióticos) que afectan su sobrevivencia y longevidad (Lucas *et al.*, 2012).

La temperatura es el factor que parece tener el mayor efecto en la sobrevivencia de la fase pólipo, particularmente en aquellas especies que viven en los bordes de sus rangos geográficos de distribución (Fitt y Costley, 1998; Liu *et al.*, 2008).

Asimismo, en la fase pólipo, la temperatura es el factor controlador de la reproducción asexual (Han y Uye, 2010), que ocurre mediante diversas formas (Fig. 5) para incrementar la abundancia en la población (Arai, 2008; Sukhoputova *et al.*, 2019; Thein *et al.*, 2012).

Se ha reportado que la formación de podocitos está estrechamente asociada a la temperatura del agua, generalmente a mayor temperatura mayor cantidad de podocitos (Thein *et al.*, 2012). Sin embargo, también se ha encontrado que su tasa de producción está correlacionada positivamente con la disponibilidad de alimento y condiciones ambientales favorables (Hernández-Tlapale, 2010). Se piensa que los podocitos sirven para tres propósitos: 1) incrementar el número de pólipos; 2) mantener la sobrevivencia durante periodos cortos de baja disponibilidad alimenticia y 3) protegerlos contra sus depredadores, los nudibranquios (Lucas *et al.*, 2012).

En el caso de algunas especies de medusa como *Aurelia aurita*, la estrobilación es inducida por la disminución de la temperatura (Fuchs *et al.*, 2014), mientras que en *S. meleagris* el intervalo entre 23 y 27 °C favorece una mayor producción de éfiras y nuevos pólipos (Hernández-Tlapale, 2010). De acuerdo con el estudio de Liu *et al.* (2008), las temperaturas más cálidas inducen a los pólipos a realizar una estrobilación más rápida y una alta producción de éfiras, sin embrago, si permanecen en continuo calentamiento la mortalidad incrementa si no se aclimatan al entorno (Arai, 1996).

En estudios realizados sobre la relación entre la temperatura y su efecto en los pólipos de *S. meleagris,* han reportado que en altas temperaturas se presenta un elevado gasto de energía, lo que se traduce en el decremento del tamaño de éfiras (Hernández-Tlapale, 2010). Se ha sugerido que con un incremento de 2 °C en el medio se induce la liberación de éfiras de *S. meleagris* a la columna de agua (López-Martínez *et al.*, 2005). También, se observó que a 27 °C su tasa metabólica se incrementa significativamente y que los pólipos no pueden sobrevivir en zonas en los que se sobrepasan los 29 °C (Castelo-Bautista, 2012).

Aunado a lo anterior, se ha determinado que existen otras variables como el efecto de los ciclos luz-oscuridad también tienen repercusiones en la reproducción asexual de los pólipos de medusa (Mendoza-Islas, 2015). Bajo condiciones de hipoxia, se ha observado que los pólipos presentan una resistencia de dos a diez veces mayor a la observada en otros invertebrados del bentos, lo que sugiere un alto potencial del pólipo para habitar en zonas eutrofizadas (Luna-Vázquez, 2011). Finalmente, la combinación de factores ambientales no sólo influencia la periodicidad de la producción de éfiras, sino también su tasa de desarrollo, durante el ciclo de estrobilación (Lucas *et al.*, 2012).

2.6 Metabolismos de los Cnidarios

El término "metabolismo" se define como la suma de todas las transformaciones químicas que se producen en una célula u organismo, en donde tienen lugar una serie de reacciones catalizadas enzimáticamente que constituyen las rutas metabólicas (Nelson y Cox, 2009). Este proceso intracelular consume sustratos y genera subproductos en una cadena que permite la generación de energía química en la forma de adenosín trifosfato (ATP) (Arai, 1996). El aumento o disminución de las actividades catalíticas alternan el metabolismo energético y la respiración celular (Tello *et al.*, 2011).

La presencia/ausencia de oxígeno alteran las vías metabólicas (Hochachka y Somero, 2002) desde la glucólisis (aerobia o anaerobia), hasta el ciclo de Krebs y la fosforilación oxidativa (Gagnon y Holdway, 1998; Hochachka y Somero, 2002), lo cual afecta a su vez la producción de ATP y la capacidad del organismo de almacenar energía (Herreid, 1980).

La temperatura es un factor esencial en los procesos metabólicos, ya que de él depende la velocidad a la que se produce una reacción química; por esto la actividad metabólica de un organismo se relaciona estrechamente con la temperatura corporal (Randall *et al.*, 1998). En el caso de organismos

poiquilotermos, los cuales no regulan su temperatura corporal, existe una marcada similitud entre las temperaturas ambientales y las corporales, por lo que son capaces de sobrevivir y funcionar en temperaturas variables del hábitat; estas estrategias de adaptación metabólica al ambiente dependen de los aspectos fisiológicos de cada especie (Gracey *et al.*, 2008; Hazel y Prosser, 1974).

Generalmente, los organismos responden a cambios de temperatura a través del incremento o disminución de sus tasas metabólicas (Aljbour *et al.*, 2017). Cuando se alcanzan límites térmicos críticos, normalmente se presentan decrementos en el metabolismo aeróbico e incrementos en el metabolismo anaeróbico (Cambill y Peck, 2014). En el caso de los pólipos de *S. meleagris,* se ha sugerido que sobreviven a tiempos cortos de hipoxia, aumentando el punto crítico de oxígeno conforme la temperatura disminuye (Luna-Vázquez, 2011).

En pólipos de *S. meleagris* expuestos durante 12 horas a 19, 23 y 27 °C se observó el menor consumo de oxígeno (1.27 mg L⁻¹ h⁻¹) en la temperatura más baja (19 °C), con un porcentaje de saturación inferior al considerado como hipoxia (30% de saturación) (Luna-Vázquez, 2011). Lo anterior indica la posibilidad de que los pólipos de *S. meleagris* sobrevivan cortos tiempos de hipoxia utilizando vías anaeróbicas (glucolisis), sin embargo, existe la duda de que puedan sobrevivir durante eventos de hipoxia a largo plazo (Castelo-Bautista, 2012).

Es de esperarse que el metabolismo anaeróbico se use como un complemento del metabolismo aeróbico y no como la única forma de metabolismo oxidativo (Childress y Seibel, 1998), sin embargo, en medusas se ha observado que hay una dependencia del metabolismo anaerobio para la producción de energía cuando su demanda es elevada (Aljbour *et al.*, 2018). No obstante, entre las fases medusa y pólipo existen un sin número de factores que pueden influir en cambios y adaptaciones en la tasa metabólica, incluyendo la masa corporal, la alimentación y las pulsaciones de campana (en el caso de las medusas) o el ser organismos sésiles (en el caso de los pólipos) (Aljbour *et al.*, 2017; Boero *et al.*, 2016; Henrry y Torres, 2013; Luna-Vázquez, 2011; Zieggler y Gibbons, 2018).

En pólipos y medusas se han realizado diversos estudios relacionados con los cambios en la tasa respiratoria en función de la temperatura (Aljbour *et al.*, 2017; 2018; Castelo-Bautista, 2012; Gambill y Peck, 2014; Hernández-Tlapale, 2010; Klein *et al.*, 2017; Luna-Vázquez, 2011; Möller y Risgard, 2007; Purcell *et al.*, 2010; Thuesen, 2005; Thuesen y Childress, 1994), sin embargo, hay que resaltar que las tasas metabólicas pueden afectarse seriamente por la disponibilidad alimenticia (Arai, 1996; Olguín-Jacobson, 2016). Cuando el alimento disponible no es suficiente se afecta la asignación de energía a diferentes estrategias reproductivas (González-Valdovinos *et al.*, 2019; Lucas *et al.*, 2012) y el pólipo cambia (en su proceso reproductivo) la asignación de energía para la producción de nuevos brotes, estolones y éfiras (Gong, 2001).

Por otro lado, en los celenterados, las rutas metabólicas para producir ATP son similares a las de animales superiores (Arai, 1996). En medusas como *A. aurita, Chrysaora quinquecirrha* y *Cyanea capillata* se han identificado enzimas clave en el metabolismo aeróbico, incluyendo las de la vía glucolítica y del ciclo de Krebs (Lin y Zubkoff, 1973; Raymon, 1967; Thuesen y Childress, 1994).

En cuanto a las reservas energéticas, en muchas especies de invertebrados aún se desconoce cómo almacenan la energía y las vías metabólicas que utilizan para su generación; en algunas especies se ha reportado que el almacenamiento no ocurre en tejidos especializados, sino en las células mismas y en cantidades relacionadas a los requerimientos energéticos (Kooijman, 2000).

En cnidarios, como las anemonas, se han identificado células móviles llamadas glucocitos presentes en la mesoglea, ricas en glucógeno y lípidos, las cuales migran a sitios de demanda energética durante la gametogénesis, regeneración y reproducción asexual (Shick, 1991). Recientemente Nevárez-López *et al.* (2020) evaluaron la concentración de glucógeno y otros metabolitos como glucosa y lactato en la fase medusa de *S. meleagris,* donde revelan que esta especie posee mecanismos que le permiten afrontar las condiciones cálidas de temperaturas.

3. JUSTIFICACIÓN

Debido a la falta de conocimiento acerca de las respuestas metabólicas de la fase pólipo de la medusa bola de cañón *S. meleagris* ante incrementos en la temperatura y su efecto en la reproducción asexual, y con base en la importancia biológica, ecológica y económica de esta especie en México, es necesario estudiar a nivel fisiológico las respuestas de aclimatación de los pólipos y su efecto a nivel reproductivo, con el fin entender el comportamiento fisiológico de estos organismos (adaptaciones metabólicas) ante diversas temperaturas, y contribuir a la comprensión de las estrategias reproductivas que determinan el tamaño de la población y la sobrevivencia de los pólipos.

4. HIPÓTESIS

Si los pólipos de *S. meleagris* sobreviven ante condiciones de elevación de la temperatura óptima del agua para su desarrollo, entonces, se observará un aumento de la tasa respiratoria y el uso de vías aeróbicas será sustituida por vías anaeróbicas para mantener su alta demanda energética, lo que se reflejará en un incremento en la población de pólipos, mediante reproducción asexual.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Determinar las respuestas metabólicas y de reproducción de la fase pólipo de la medusa *Stomolophus meleagris* ante diversas temperaturas en el agua.

5.2 Objetivos específicos

- Cuantificar metabolitos secundarios, productos del metabolismo aerobio y anaerobio y la tasa respiratoria de los pólipos expuestos a diferentes temperaturas.
- Determinar las respuestas de reproducción asexual de los pólipos ante diferentes temperaturas evaluando la producción de éfiras, pólipos hijos, podocitos y brotes laterales.
- Determinar el desarrollo y la estructura de tallas de las éfiras producidas en los tratamientos.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

La presente investigación forma parte de los proyectos "Respuestas poblacionales de algunas especies marinas del Golfo de California al Cambio Climático Global" (CB-2015-256477) y "Cambios históricos y recientes en la distribución de especies bentónicas y demersales marinas del Golfo de California como efecto del Calentamiento Global. Detección de especies con potencial invasivo" (SEMARNAT-CONACYT-2018-1-A3-S-77965).

6.1 Obtención de Organismos Vivos: Adultos y Pólipos de S. meleagris

Los pólipos de S. *meleagris* utilizados en la presente investigación fueron previamente obtenidos por López-Martínez *et al.* (2020), en donde, a partir de un muestreo en marzo del 2018 se capturaron ejemplares de S. *meleagris* en estado adulto en la laguna de Las Guásimas (27° 49'-55' N, 110° 29'-45' W). La recolecta se llevó a cabo en una embarcación menor con motor fuera de borda, con una red tipo cuchara de 30 cm. Los organismos se transportaron al Laboratorio de Acuicultura del CIBNOR Unidad Guaymas, en donde inmediatamente se indujo a la reproducción por medio de la liberación de gametos en tanques de plástico a partir de donde se obtuvieron larvas plánulas que dieron origen a los pólipos. Los pólipos obtenidos se mantuvieron durante un año en condiciones de laboratorio en tinas plásticas de 200 L con agua salada (35 ups) a 21 °C con niveles de oxígeno disuelto de 6.5 mg O₂ L⁻¹ y suministrando como alimento nauplios recién eclosionados de *Artemia franciscana* Kellog (5 g de quistes de *A. franciscana*) una vez al día.

6.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura

Los pólipos experimentales previamente aclimatados a las condiciones de laboratorio antes descritas, fueron sometidos a cuatro tratamientos de temperatura: 23, 27, 31 y 35 °C. Las temperaturas de los tratamientos se eligieron con base en la temperatura "óptima" reportada para *S. meleagris* en experimentos realizados con pólipos, 23 °C (Hernández-Tlapale, 2010; Mendoza-Islas, 2015; Olguín-Jacobson, 2016), y el intervalo anual de temperaturas que se presenta en el GC, el cual es de 24-33 °C en verano (Hernández y Arreola-Lizárraga, 2007). Se agregaron dos grados al promedio de temperatura máxima, esto basado en las proyecciones sobre escenarios de calentamiento global (López-Martínez y Herrera-Cervantes, 2017; López-Martínez *et al.,* 2017) dando como resultado una temperatura máxima de 35 °C. Los tratamientos intermedios se realizaron a intervalos de 4 °C entre la temperatura reportada como óptima y la temperatura máxima.

6.3 Diseño Experimental: Evaluación de Metabolitos Secundarios y Tasa Respiratoria de Pólipos Expuestos a Diferentes Temperaturas

El bioensayo se llevó a cabo en el Laboratorio de Bioenergética y Genética Molecular del Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo A. C., Unidad Hermosillo. Los pólipos experimentales se distribuyeron al azar en cuatro tinas de plástico con capacidad de 60 L, llenas con 20 L de agua de mar filtrada (35 ups). Cada tina contenía 4 recipientes de plástico de 3.8 L perforados, los que a su vez contenían 3 recipientes de plástico de 100 mL con 10 pólipos cada uno (pólipos completamente desarrollados con 16 tentáculos cada uno, Fig. 6). Los recipientes de 100 mL se cubrieron con una tapadera con malla de 100 µm (4 tratamientos x 4 réplicas x 3 recipientes con 10 pólipos cada una = 480 pólipos).


Figura 6. Sistema experimental utilizado para uno de los 4 tratamientos de temperatura (tina de 60 L con 20 L de agua de mar, dentro 4 galones con 3 recipientes de plástico con 10 pólipos c/u = 120 pólipos por tratamiento de temperatura).

La temperatura de las tinas se mantuvo constante usando calentadores sumergibles; asimismo, se utilizaron bombas con manguera y piedras aireadoras, para mantener los niveles de oxígeno disuelto controlado y el movimiento del agua para mantener la temperatura homogénea. Para mantener la calidad de agua, se monitoreo diariamente la temperatura, oxígeno disuelto y salinidad; cuando fue necesario, la salinidad de ajustó con agua dulce. Los parámetros se midieron con una sonda multiparamétrica marca YSI modelo 550A y la salinidad con un refractómetro óptico manual.

Los pólipos fueron alimentados cada tercer día con nauplios de *A. franciscana* recién eclosionados de la marca Biogrow, proporcionando \pm 50 nauplios por organismo. El experimento tuvo una duración de 45 días en los que se tomaron muestras durante los días 0, 15, 30 y 45 y se realizaron evaluaciones de la tasa respiratoria y metabolitos secundarios.

Se realizaron observaciones periódicas a los pólipos para registrar su comportamiento en el desarrollo (eventos reproductivos y cambios en la morfología); se registró la mortalidad de los pólipos en cada tratamiento.

6.3.1 Evaluación de la Tasa Respiratoria de Pólipos de S. meleagris

En los pólipos, la tasa respiratoria se evaluó individualmente midiendo el consumo de oxígeno en la cámara respirométrica de un oxímetro modelo 782 acoplado a un electrodo tipo Clark (Strathkelvin instruments, Escocia) (Fig. 7a), utilizando el software Strathkelvin 782 System versión 4.4.

Como se muestra en la Tabla I, las mediciones se realizaron los días 0, 15, 30 y 45, aproximadamente a la misma hora del día. Brevemente: con ayuda de una micropipeta (punta de 200 µL) se introdujo cada pólipo individual en la cámara, manteniéndose ahí durante 30 min (Fig. 7b).



Figura 7. Cámara respirométrica. a) Cámara respirométrica de un oxímetro modelo 782 acoplado a un electrodo tipo Clark (Strathkelvin instruments, Escocia); b) Acercamiento a la cámara de cristal que dentro contiene un pólipo completamente desarrollado (círculo rojo).

Al terminar el periodo de medición, el organismo se regresó a su condición experimental original. Entre cada nueva medición se realizaron recambios de agua

con fines de mantener la calidad y la temperatura correspondiente en el agua, en cada tratamiento.

Tratamiento	Medición de Tasa respiratoria (días)					
(°C)	0	15	30	45		
23	3 pólipos ¹	3 pólipos ¹	3 pólipos ¹	3 pólipos ¹		
27	3 pólipos ¹	3 pólipos ¹	3 pólipos ¹	3 pólipos ¹		
31	3 pólipos ¹	3 pólipos ¹	3 pólipos ¹	3 pólipos ¹		
35	3 pólipos ¹	3 pólipos ¹	3 pólipos ¹	1 pólipo ^{1,2}		

Tabla I. Número de pólipos de *S. meleagris* evaluados por tratamiento de temperatura.

¹Cada pólipo se evaluó por triplicado, ²Se evaluó un solo organismo debido a la mortalidad de este tratamiento.

6.3.2 Evaluación de Metabolitos Secundarios

Con el objetivo de establecer el número mínimo de pólipos necesario para la cuantificación de todos los análisis de metabolitos, ATP y proteínas totales, se realizó un experimento preliminar, en el que se colocaron 5 y 10 pólipos, respectivamente, en tubos Eppendorf de 1.7 mL y se congelaron a -80 °C. Posteriormente, se añadieron 200 µL de agua miliQ estéril a temperatura ambiente (23 °C) y 5 perlas de granate a cada microtubo (para facilitar la homogeneización del tejido). Las muestras se homogeneizaron en un agitador (Genie 2) durante 1-2 minutos, con intervalos de 20 minutos de reposo en un congelador a -80 °C, repitiendo hasta obtener una muestra homogénea. Posteriormente, las muestras se centrifugaron a 16 128 *x g* por 10 minutos a 4 °C (centrifuga Eppendorf 5417 R). Se recuperó el sobrenadante de cada muestra el cual se dividió en alícuotas para realizar mediciones en donde los resultados mostraron un mínimo de pólipos de N= 5 y un máximo de N = 10, organismos suficientes para realizar las mediciones correspondientes.

Una vez establecido el protocolo para las determinaciones de metabolitos, se muestrearon los pólipos en las diferentes temperaturas cada 15 días, durante un periodo de 45 días. Se tomaron muestras de 10 pólipos por tratamiento por triplicado. Cabe mencionar que durante el transcurso del experimento hubo variaciones en el número de pólipos en los tratamientos, debido a la mortalidad presentada en las diferentes temperaturas.

A cada muestra de 10 pólipos se le realizó el procedimiento anteriormente mencionado, en cada muestra se recuperaron 200 μ L de sobrenadante, el cual se dividió alícuotas de 20 μ L para la cuantificación de glucosa, lactato, proteínas totales, 100 μ L para la cuantificación de glucógeno y 10 μ L para la cuantificación de ATP.

6.3.2.1 Cuantificación de Glucosa

Para determinar la concentración de glucosa presente en los homogenizados, se utilizó el kit de Glucosa-PAP (Randox, número de catálogo GL8038), que se basa en la oxidación enzimática de la glucosa en presencia de glucosa oxidasa, que en presencia de agua y O₂ degrada la glucosa en peróxido de hidrógeno. El peróxido de hidrógeno formado reacciona catalizado por la peroxidasa con fenol y 4-aminofenazona para formar un indicador de quinoneimina rojo-violeta que se absorbe a 490 nm.

Siguiendo el protocolo del fabricante, en cada pozo de una microplaca de 96 pozos (transparente) se colocó una alícuota de 10 μ L de las muestras homogenizadas y 200 μ L de reactivo de glucosa oxidasa. Se colocó una alícuota de 10 μ L de glucosa estándar proveniente del kit y una alícuota de 10 μ L de blanco (agua milliQ). Las placas se incubaron por 10 minutos a 37 °C y, posteriormente, se midió la absorbancia a 490 nm (lector de microplacas iMark); cada muestra se evaluó por triplicado.

6.3.2.2 Cuantificación de Lactato

El lactato se cuantifico con el Kit de Lactato-PAP (Randox, número de catálogo LC2389). En cada pozo de una microplaca de 96 pozos (transparente) se colocó una alícuota de 10 µL de las muestras homogeneizadas o 10 µL de blanco (agua milliQ), 2 µL de buffer del kit y 200 µL de reactivo enzimático. Las placas se incubaron por 10 minutos a 37 °C y, posteriormente, se midió la absorbancia a 550 nm (lector de microplacas iMark); cada muestra se evaluó por triplicado.

6.3.2.3 Cuantificación de Proteínas Totales

Para determinar la concentración de proteínas totales en las muestras homogeneizadas se utilizó el método de Bradford (1976). Previo a la cuantificación se realizó una curva de calibración con albumina sérica de bovino (BSA) como estándar en una dilución serial 1:2 (v/v) a partir de 2 mg/mL de BSA. Una vez realizada la curva se determinó la concentración de proteínas totales en cada muestra experimental. En cada pozo de una microplaca de 96 pozos (transparente) se colocaron 10 μ L de agua milliQ (blanco) o 10 μ L homogeneizado y 250 μ L de reactivo Bradford (Bio-Rad, número de catálogo 5000205). La placa se incubó 5 minutos a temperatura ambiente y la absorbancia se midió a 595 nm (lector de microplacas iMark); cada muestra se evaluó por triplicado.

6.3.2.4 Cuantificación de Glucógeno

La cuantificación de glucógeno se realizó en el Laboratorio de Referencia, Análisis y Diagnóstico en Sanidad Acuícola del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR), Unidad Hermosillo, utilizando el método de Van Handel (1965), que tiene por principio la degradación de glucógeno en moléculas de glucosa libre por acción del calor y del pH ácido que genera el ácido sulfúrico de condensación con el reactivo antrona, generando un cromógeno verde-azul. Para la cuantificación se realizó una curva estándar con un stock de glucosa de 2 mg/mL y una dilución serial (1:10) de 5 puntos, el método fue ajustado para su determinación en una microplaca. Para el procedimiento se tomaron 100 μ L de la muestra y se les agregaron 200 μ L de ácido tricloroacético (TCA) al 20%, se centrifugó a 16 128 *x g* por 10 minutos a 4 °C (centrífuga Eppendorf 5417 R), se recuperó el sobrenadante en un microtubo y se agregaron 200 μ L de etanol absoluto frío; después se centrifugó nuevamente a 16 128 *x g* por 10 minutos a 4 °C, se recuperó el pellet y se adicionaron 100 μ L de agua milliQ. A cada tubo de muestra se le agregó 1 mL de antrona y se incubaron 5 minutos a 90 °C en una incubadora digital (marca VWR). Terminado el tiempo de incubación cada muestra se colocó en una placa de 96 y se leyó en un espectrofotómetro (Synergy HT-1 de Bio-Tek) a una longitud de onda de 620 nm; las determinaciones se realizaron por triplicado.

6.3.2.5 Cuantificación de ATP

La cuantificación de ATP se realizó en el Laboratorio de Ecología Molecular de la Universidad de Sonora. Se realizó una curva estándar con una muestra con concentración conocida de proteína (0.33 mg/mL). En un microtubo, se colocó 1 μ L de muestra y 10 μ L de agua milliQ, a partir de esta muestra se realizaron 5 diluciones en serie (1:10) con agua milliQ. Las diluciones se colocaron en una placa de 96 pozos con fondo blanco. Posteriormente, se agregaron 50 μ L de un buffer de fosfatos a todos los pocillos y se dejó agitando en oscuridad por 5 minutos, finalmente se agregó 1 μ L de luciferasa (Calbiochem), se incubó en oscuridad por 10 minutos en el lector de placas (Thermo Scientific Varioskan LUX), y posteriormente se leyó la luminiscencia usando el programa Skanlt Software 4.1 para lectores de microplacas. Todas las mediciones se realizaron por triplicado.

Una vez realizada la curva se determinó la concentración ATP de cada grupo experimental. En cada pozo de la microplaca de 96 pozos (fondo blanco) se colocaron 3 μ L de cada muestra homogeneizada, 50 μ L de buffer de fosfatos y se siguió el procedimiento previamente descrito.

6.4 Diseño Experimental para la Determinación de las Respuestas Reproductivas de los Pólipos de *S. meleagris*

El bioensayo tuvo una duración de nueve semanas y se llevó a cabo en el Laboratorio de Acuicultura del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. Unidad Guaymas.

Se aplicaron los cuatro tratamientos de temperatura descritos anteriormente (Tabla I), más un quinto tratamiento que consistió de mantener pólipos a temperatura ambiente con las fluctuaciones propias del medio (Fig. 8).



Figura 8. Temperaturas promedio por semana reportadas para el tratamiento de temperatura ambiente (enero a marzo, 2020). Medias indican \pm desviación estándar.

Cada tratamiento se llevó a cabo en una tina de plástico transparente de 60 L, conteniendo 40 L de agua de mar filtrada (35 ups). Cada tina contenía 4

recipientes de plástico de 3.8 L perforados y en cada recipiente a su vez 7 a 8 vasos de 20 mL (total, 30 recipientes de 20 mL), en cada uno se colocó un pólipo y se cubrieron con tapaderas de malla de 100 µm (5 tratamientos x 30 pólipos en cada uno = 150 pólipos; Fig. 9). En cada tina de 60 L se utilizó un calentador para mantener la temperatura deseada y bombas de aire para mantener el nivel de oxígeno disuelto controlado y distribuir el calor uniformemente.



Figura 9. Diseño experimental para la determinación de las respuestas reproductivas de los pólipos. a) Tinas de 60 L con cuatro recipientes de 3.8 L cada una; b) Vasos de 20 mL con pólipos individuales.

Para asegurar la calidad del agua, diariamente se monitorearon parámetros de temperatura, oxígeno disuelto, salinidad y pH del agua marina con una sonda multiparamétrica marca YSI modelo 556. Los pólipos se alimentaron cada tercer día con nauplios vivos de *A. franciscana* (marca Biogrow) recién eclosionados, proporcionando aproximadamente 50 nauplios por pólipo.

Se registró semanalmente la mortalidad de los pólipos y, para evaluar el desarrollo de cada pólipo, se realizaron observaciones con un microscopio estereoscópico

binocular (Stemi DV4 ZEISS), se tomó registro fotográfico y se realizaron conteos y mediciones individuales de los pólipos, determinando su:

- a) Producción de pólipos hijos.
- b) Producción de podocitos.
- c) Producción de brotes laterales.
- d) Producción de éfiras.

6.5 Diseño Experimental para la Determinación del Desarrollo y Estructura de Tallas de Éfiras y Juveniles de *S. meleagris* Producidas en los Tratamientos

Conforme los pólipos de cada tratamiento liberaron éfiras, estas se separaron, midieron y colocaron en tinas con las mismas condiciones ambientales en las que se generaron. Las tinas de plástico transparente se llenaron a toda su capacidad (60 L) con agua de mar filtrada (35 ups), y se colocaron aireadores para mantener un flujo de aire abundante en el agua (Fig. 10). Considerando la alta demanda de alimento de esta especie (Álvarez-Tello *et al.*, 2016), las éfiras se alimentaron diariamente *ad libitum* con nauplios de *A. franciscana* recién eclosionada y se realizaron recambios parciales de agua cada tercer día.



Figura 10. Diseño experimental para el desarrollo de éfiras de S. meleagris.

Para obtener la estructura de tallas de las éfiras y juveniles de medusa, se midió la longitud total (lt), de lappet a lappet en el caso de éfiras (Fig. 11a) y en medusas juveniles la longitud total de la base de los brazos orales a la campana (Fig. 11b). Se realizaron observaciones de los cambios morfológicos en los juveniles en el bioensayo y el comportamiento de nado.



Figura 11. Esquema en el que se detallan las medidas registradas en las fases de éfira y juvenil en la medusa bola de cañón *S. meleagris* para el registro del crecimiento. a) Éfira; b) Medusa juvenil (Tomado de Brotz *et al.*, 2017).

6.6 Análisis Estadísticos

El consumo de oxígeno de los pólipos se transformó a tasa metabólica utilizando el valor de mg/L/hr que reporta el programa Strathkelvin 782 System versión 4.4. Se promediaron los valores de los triplicados y se dividieron en 5,000 para ajustar la capacidad de la cámara respirométrica, valor que a su vez se dividió en 1,000 para obtener unidades de μ gO₂/hr por organismo.

La tasa metabólica y la cuantificación de metabolitos secundarios provenientes de los bioensayos se analizaron con pruebas de normalidad y homogeneidad de varianzas con un valor de significancia del $P \le 0.05$. Una vez comprobados los supuestos de normalidad y homocedasticidad, se realizó un análisis de varianza de dos vías para determinar las diferencias significativas de la interacción entre los tratamientos de temperatura y el tiempo de exposición ($P \le 0.05$). Se utilizó la prueba *a posteriori* de Fisher LSD para determinar las diferencias significativas entre las medias de los tratamientos usando el paquete estadístico NCSS 2007 y el programa Microsoft Office Excel 2016.

Así mismo, con el fin de conocer las relaciones entre la temperatura y cada variable analizada (tasa metabólica, metabolitos, respuestas reproductivas) se realizaron diagramas de dispersión en donde se identificó la línea de tendencia de los datos con modelos de regresión en donde se determinó el ajuste de los datos usando el coeficiente de determinación (\mathbb{R}^2).

7. RESULTADOS

7.1 Ensayo del Efecto de la Temperatura en la Tasa Respiratoria y Metabolitos Secundarios de los Pólipos de *S. meleagris*: Mortalidad y Observaciones

El bioensayo inició con organismos (pólipos) con el mismo grado de desarrollo (16 tentáculos) y tamaño, a todos los tratamientos se les proporcionó el mismo régimen alimenticio y estuvieron bajo las mismas condiciones de salinidad y similares condiciones de oxígeno disuelto, siendo la temperatura (23, 27, 31 y 35 °C) y el tiempo de exposición (0, 15, 30 y 45 días) las variables que se modificaron.

Con base a las observaciones obtenidas durante el bioensayo, se registró la mortalidad de los pólipos conforme las réplicas fueron utilizadas, es decir, una réplica distinta cada 15 días para cada tratamiento de temperatura (Fig. 12). Asimismo, se mantuvo un registro de eventos reproductivos y el comportamiento que presentaron los pólipos ante los diversos tratamientos de temperatura.



Figura 12. Mortalidad quincenal reportada para cada tratamiento de temperatura en los pólipos de *S. meleagris*. Cada barra representa una réplica distinta de cada tratamiento. Medias indican \pm desviación estándar.

En el día 0 ningún tratamiento presentó mortalidad. En el tratamiento de 23 °C, en el día 15 se observó la presencia de éfiras normales (84%) y deformes (16%), pólipos en proceso de segmentación, además de una mortalidad del 10%. Después de 30 días los pólipos continuaron estrobilando, liberando éfiras y la mortalidad se incrementó hasta un 20%. En el día 45, disminuyó el tamaño del cuerpo de los pólipos y la mortalidad se incrementó al 33%. En el tratamiento de 27 °C el día 15 se liberaron éfiras, bien formadas (97.4%) y con malformaciones en menor proporción (2.5%), con una mortalidad del 20%. El día 30 se observaron éfiras en su mayoría normales (90.4%) y solo algunas con malformaciones (9.5%) (Tabla II) y se observó un notable incremento en la longitud del pólipo en el día 39, acompañado del desarrollo de brotes laterales (estolones) y de nuevos pólipos. El día 45 se detectó un incremento del tamaño corporal notable comparado con el resto de los tratamientos y se presentó una gran cantidad de podocitos, brotes laterales y pólipos hijos, la mortalidad registrada fue de 30 %. Se observaron pólipos hijos y podocitos fijos a las paredes del recipiente de 100 mL en donde se colocaron inicialmente los pólipos y fuera del recipiente en el contenedor más grande (3.8 L). La figura 13 muestra ambos fenómenos, dentro del primer contenedor (Fig. 13 a y b), como en el recipiente de 3.8 L (Fig. 13 c).

Tiempo	T^1	Éfiras			PL^2	PD^{3}
Días	°C	No.	Normales (%)	Deformes (%)	Hijos (No.)	No.
	23	50	84	16	0	0
a 15	27	118	97.46	2.54	0	0
0	31	28	75	25	0	0
	35	6	0	100	0	0
0	23	192	96.87	3.13	0	0
a	27	84	90.47	9.52	45	10
15	31	5	100	0	36	7
	35	0	0	0	0	3
n	23	0	0	0	4	4
30 ; 45	27	0	0	0	4	4
	31	0	0	0	4	4

Tabla II. Observaciones reportadas en los pólipos de *S. meleagris* sometidos a diversos tratamientos de temperatura.

	35	0	0	0	0	3
¹ T. Tomporatu	$rac{2}{2}$ DI	Pólipos: ³ PD	Podocitoc: "	¹ organismos no contabilizados	dobido o su dist	ribución

'T, Temperatura; 'PL, Pólipos; 'PD, Podocitos; ' organismos no contabilizados debido a su distribución dentro y fuera de los recipientes.



Figura 13. Pólipos de *S. meleagris* desarrollados a 27 °C (círculos rojos). a) Pólipos fijos a la pared del recipiente de 100 mL (vista exterior); b) (vista interna); c) pólipos fijos dentro de un recipiente de 3.8 L.

En el tratamiento de 31 °C, el día 15 se observaron éfiras vivas, muertas y estróbilos desprendidos completamente del pólipo (Fig. 14), la longitud total del pólipo mostró un decremento y una mortalidad inicialmente alta (53%). Sin embargo, conforme el ensayo transcurrió, los organismos aparentemente mostraron la capacidad de adaptación, disminuyendo la mortalidad (23%).

En el tratamiento de 31 °C al día 30 se observó que algunos pólipos estrobilaron y hubo formación de brotes laterales y pólipos hijos. Al día 45 la mortalidad disminuyó y se observó una mayor cantidad de podocitos, brotes laterales y pólipos hijos, presentando un tamaño promedio entre los tratamientos.

Por su parte, en el tratamiento de 35 °C el día 15 se observó una disminución en el tamaño de los pólipos y la mortalidad más alta reportada de todos los tratamientos (66%); después de 30 días, además del continuo decremento de

tamaño, los pólipos comenzaron a reabsorber sus tentáculos, disminuyendo el número de estos.



Figura 14. Estróbilo desprendido de un pólipo de *S. meleagris* en el tratamiento a 31 °C.

En el tratamiento de 35 °C, al final del bioensayo, se presentaron altas mortalidades (93 %). Es importante destacar que, al inicio del experimental, uno de los pólipos logró formar 3 podocitos (Fig. 15), los cuales se mantuvieron en ese estado encapsulado durante los 45 días que duró el bioensayo.



Figura 15. Pólipos y podocitos de *S. meleagris* producidos a 35 °C. Pól. Pólipo; Pd. podocito.

Las diferencias en el tamaño y la morfología del pólipo (Figs. 16 y 17), se observaron el día 39 con longitudes promedio de 1.50 mm en el tratamiento a 23 °C, 2.76 mm en el tratamiento a 27 °C, 1.68 mm en el tratamiento a 31 °C y 0.06 mm en el tratamiento a 35 °C, siendo los organismos de mayor tamaño los observados a 27°C.



Figura 16. Pólipos de *S. meleagris* sometidos a diferentes temperaturas. Imagen tomada el día 39 durante el bioensayo. a) 23 °C; b) 27 °C; c) 31 °C; d) 35 °C.

La relación entre la temperatura y el tamaño del pólipo fue de tipo no lineal, en forma de domo ($R^2 = 0.88$), mostrando que las temperaturas óptimas para el crecimiento de los pólipos son entre 26 y 30 °C (Fig. 17).



Figura 17. Tamaño promedio de pólipos de *S. meleagris*, sometidos a diversas temperaturas del agua. Datos correspondientes al día 39 del bioensayo.

7.1.1 Tasa Respiratoria de los Pólipos de S. meleagris

No se encontraron diferencias significativas en la tasa respiratoria de los pólipos respecto a la variable temperatura ($F_{2.12} = 3$, p > 0.05); sin embargo, si se presentaron diferencias significativas por efecto del tiempo de exposición ($F_{187} = 3$, p < 0.05); también se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos por la interacción del tiempo y la temperatura ($F_{8.06} = 9$, p < 0.05) (Fig. 18).



Figura 18. Tasa respiratoria de los pólipos de *S. meleagris*. Literales distintas representan diferencias significativas por el efecto de la interacción tiempo y temperatura (p<0.05). Medias indican ± desviación estándar.

En el día 0, los pólipos sometidos a 23 °C presentaron una tasa respiratoria más elevada que a temperaturas superiores (27 y 31 °C), misma que incrementó significativamente en el día 15 (p<0.05); este suceso fue relacionado con el proceso de estrobilación y liberación de éfiras que ocurrió entre las diferentes mediciones, es decir entre el día 0 y 15. En el día 30 disminuyó drásticamente siendo la tasa más baja en esta temperatura, en esa fecha los pólipos continuaron estrobilando y liberando éfiras, después de estos procesos, el tamaño del pólipo

disminuyó. En el día 45 la tasa respiratoria también se incrementó significativamente (p<0.05), pero sin llegar a los niveles iniciales.

En las temperaturas de 27 y 31 °C, los pólipos presentaron comportamientos similares. Al inicio del bioensayo (día 0) ambas temperaturas se presentaron como los tratamientos con la menor tasa metabólica y sin diferencias significativas entre ambos. El día 15 la tasa respiratoria se incrementó aproximadamente el doble en ambos tratamientos y los pólipos ya habían estrobilado y liberado éfiras (*p*<0.05). En el día 30, en las dos temperaturas se observaron varios tipos de reproducción asexual: producción de podocitos, brotes laterales y pólipos hijos, así mismo, se observó un decremento en las tasas respiratorias en ambas temperaturas, presentando diferencias significativas con las mediciones de los días anteriores. En el día 45, en la temperatura de 31 °C, hubo un ligero incremento en las tasas respiratorias, que no se observó en los pólipos sometidos a 27 °C. En esta fecha se observó un incremento en la abundancia de pólipos en ambas temperaturas, sin embargo, a 27 °C el incremento fue mayor, tanto en la longitud de los pólipos como en la abundancia.

El tratamiento en el que se observó una mayor tasa respiratoria y un efecto inmediato de la temperatura fue a 35 °C. Los pólipos tuvieron una mayor tasa respiratoria, con incremento constante hasta el día 30, cuando decreció significativamente (p<0.05) siendo la tasa más baja que se registró de todas las temperaturas manteniendo ese nivel el resto del experimental. Es importante destacar que a partir del día 15 los pólipos que fueron ingresados a la cámara respirométrica presentaban un cuerpo más pequeño y con menor grado de desarrollo (4 tentáculos), y en el día 45 únicamente se midió un organismo (por triplicado).

Si bien, 35 °C inició con una tasa metabólica más elevada que el resto de los tratamientos, en el día 45 (Fig. 19) se observó una relación lineal negativa (R²= 0.89) que muestra como disminuyó el consumo de oxígeno con el incremento en la temperatura.



Figura 19. Relación de la tasa respiratoria de los pólipos de *S. meleagris* con la temperatura experimental en los distintos días de toma de muestra.

7.1.2 Concentración de Glucosa de los Pólipos de S. meleagris

El análisis de varianza de dos vías mostró diferencias significativas en la concentración de glucosa (mg/mL/organismo) en relación con la temperatura ($F_{0.23}$ = 3, *p*<0.05). La relación con el tiempo de exposición no presentó diferencias significativas en la concentración de glucosa ($F_{8.29}$ = 3, *p*>0.05), lo mismo se observó entre el tiempo de exposición y la temperatura ($F_{1.80}$ = 9, *p*>0.05) (Fig. 20).

Los pólipos sometidos a 23 °C no presentaron cambios en la concentración de glucosa en el organismo durante todo el experimental, los niveles se mantuvieron estables sin diferencias significativas (p>0.05).

El tratamiento de 27 °C presentó un comportamiento similar al de 23 °C, sin cambios significativos en los 45 días, ni diferencias con otros tratamientos (p>0.05), excepto con el de 35 °C a los 15 días, el cual presentó diferencias respecto al resto de los tratamientos.



Figura 20. Concentración de glucosa en el tejido del pólipo de *S. meleagris*. Valores obtenidos de los cuatro tratamientos a través del tiempo. Las literales muestran en donde se encuentran diferencias significativas por el efecto de la interacción tiempo y temperatura (p<0.05). Medias indican ± desviación estándar.

En los pólipos sometidos a 31 °C se observaron diferencias significativas entre los días 0 y 15 (p<0.05), en donde hubo un incremento en la concentración de glucosa; sin embargo, los niveles plasmáticos de glucosa se mantuvieron estables en las mediciones de los días posteriores.

Debido a la alta mortalidad presentada en el tratamiento de 35 °C, no hubo suficientes datos para el análisis durante el día 30 y 45; sin embargo, en las primeras dos semanas (del día 0 al 15) se presentaron los valores más bajos en la concentración de glucosa de todo el experimental (Fig. 21). Es importante destacar que los pólipos muestreados en esa fecha mostraban una longitud total más pequeña que el resto de los tratamientos y un menor grado de desarrollo, así mismo, habían sucedido eventos de liberación de éfiras previamente.

La relación entre la temperatura y la concentración de glucosa en los pólipos fue de tipo no lineal durante los primeros quince días del experimental, a partir del día 30 se muestran disminuciones en la glucosa con relación al incremento de la temperatura (R^2 =0.9 para el día 30 y R^2 =0.7 para el día 45) (Fig.21).

7.1.3 Concentración de Lactato de los Pólipos de S. meleagris

El análisis de varianza de dos vías mostró diferencias significativas en la concentración de lactato (mg/mL/organismo) por efecto de la temperatura ($F_{10.09} = 3$, *p*<0.05), por el tiempo ($F_{10.87} = 3$, *p*<0.05), así como por la interacción de ambas variables ($F_{5.67} = 9$, *p*<0.05) (Fig. 22).



Figura 21. Relación de la concentración de glucosa en los pólipos de *S. meleagris* con las temperaturas experimentales en los distintos días de toma de muestra.



Figura 22. Concentración de Lactato en el tejido del pólipo de *S. meleagris*. Las literales representan las diferencias significativas por el efecto de la interacción tiempo y temperatura (p < 0.05). Medias indican \pm desviación estándar.

Los pólipos sometidos a 23 °C del día 0 al día 15 incrementaron significativamente la concentración de lactato (p<0.05); inicialmente los pólipos no estrobilaron y en el día 15 se observaron episodios reproductivos liberando éfiras. En el día 30 los pólipos continuaron estrobilando y liberando éfiras y la concentración de lactato sufrió un decremento mostrando diferencias significativas con el día 15 pero no con el día 0. En el día 45 incrementó la concentración de lactato mostrando diferencias significativas con el día 0; en el día 45 los pólipos de 23 °C presentaron un decremento de tamaño debido al proceso de estrobilación y liberación de éfiras.

En el día 0 se presentaron diferencias significativas del tratamiento de 27° respecto al de 31 y 35 °C (p<0.05), pero no con 23 °C. Al día 15 la concentración de lactato incrementó significativamente, sin embargo, no presentó diferencias entre 23 y 35 °C; en esta fecha los pólipos liberaron éfiras (normales y deformes). En el día 30 la concentración de lactato disminuyó significativamente con relación

al día 15 pero no con el día 0, en esta etapa los pólipos seguían presentando el mismo comportamiento que el día 15. En el día 45 la concentración de lactato incremento significativamente presentando los valores más altos en todos los tratamientos, en esta fecha los pólipos habían incrementado su tamaño corporal y se reprodujeron asexualmente produciendo podocitos, brotes laterales y pólipos hijos, incrementando la población.

En el tratamiento de 31 °C, en el día 0 los pólipos presentaron la concentración de lactato más alta entre las diferentes temperaturas, siendo significativamente diferentes con 23 y 27 °C (p<0.05), pero no con 35 °C. En el día 15 se observó una disminución en la concentración de lactato, sin embargo, se mantuvo en el día 30 y 45, a pesar de tener comportamientos distintos en la línea de tiempo. En el día 15 los pólipos de este tratamiento (31 °C) estrobilaron y liberaron éfiras (normales y deformes), en el día 30 se observó una estrobilación mínima y desarrollo de brotes laterales, podocitos y pólipos hijos. En el día 45 esta acción incrementó, produciendo un mayor número de pólipos hijos, podocitos y brotes laterales.

En la temperatura de 35 °C al día 0, no se presentaron diferencias significativas con el resto de los tratamientos de temperatura; sin embargo, en el día 15 la concentración de lactato incrementó ligeramente, siendo significativamente diferente al día 0, y a 31 °C en el día 15, en este último tratamiento no se obtuvieron más mediciones debido a la alta mortalidad del tratamiento.

Con base en las regresiones lineales entre la concentración de lactato en plasma y la temperatura, se observaron relaciones lineales los primeros 15 días, positiva en el día 0, (R^2 = 54) y negativa en el día 15 (R^2 = 68), es importante destacar, que en estos días sí hubo concentraciones de lactato para la temperatura de 35 °C. Por otro lado, con el paso del tiempo se observaron relaciones no lineales, la distribución de los datos fue en forma de domo entre las temperaturas de 23 a 31 °C (Fig. 23).



Figura 23. Relación de la concentración de lactato en los pólipos de *S. meleagris* con las temperaturas experimentales en los distintos días de toma de muestra.

7.1.4 Concentración de Proteínas Totales de los Pólipos de S. meleagris

El análisis de varianza de dos vías mostró diferencias significativas en la concentración de proteínas totales (mg/mL/organismo) con relación a la temperatura ($F_{35.30}$ = 3, *p*<0.05); al igual que con el tiempo ($F_{7.16}$ =3, *p*<0.05);

asimismo, *s*e encontraron diferencias significativas entre los tratamientos por la interacción ambas variables ($F_{8.30} = 9$, *p*<0.05) (Fig. 24).

Los pólipos sometidos a 23 °C en el día 0 presentaron los valores de proteínas totales más bajos observados en el experimental, los pólipos de este tratamiento no se encontraban bajo ningún proceso reproductivo en esa fecha. En el día 15, incrementó significativamente la cantidad de proteínas de los organismos (p<0.05), misma que se mantuvo entre los días 30 y 45. Los pólipos sometidos a este tratamiento (23 °C) liberaron éfiras durante el transcurso del experimental.



Figura 24. Concentración de proteínas totales en el tejido del pólipo de *S. meleagris.* Las literales representan las diferencias significativas por el efecto de la interacción tiempo y temperatura (p<0.05). Medias indican ± desviación estándar.

Los resultados del tratamiento a 27 °C mostraron que en el día 0 la concentración de proteína de los pólipos fue significativamente mayor que a 23 y 35 °C, pero igual que a 31 °C. En el día 15, se observaron pólipos en proceso de estrobilación y liberando éfiras, sin embargo, no se observaron cambios significativos con el día 0. En el día 45 los pólipos comenzaron a reproducirse asexualmente y la concentración de proteínas totales en los organismos no presentó diferencias

significativas con el resto de los días; sin embargo, hubo un incremento significativo en la concentración de proteínas totales para este tratamiento (27 °C) respecto a los días 0 y 15, e igual al día 30. En esta etapa (día 45) los pólipos sometidos a 27 °C tuvieron un incremento abundante en la producción de pólipos hijos, podocitos y brotes laterales.

Los pólipos sometidos a 31 °C en el día 0 presentaron valores de proteína similares al tratamiento de 27 °C y significativamente distintos a 23 y 35 °C. En el día 15 se observó un incremento significativo en la concentración de proteínas en este tratamiento (31 °C), respecto al día 0 y a los diversos tratamientos de 23 y 27°C; sin embargo, en el día 15 no se observaron diferencias significativas con el tratamiento de 35 °C; en ambos tratamientos en esta fecha se observaron decrementos en el tamaño corporal de los pólipos. En el día 30 la concentración de proteínas decreció significativamente y los pólipos de este tratamiento comenzaron a desarrollar nuevos organismos, brotes laterales, podocitos y pólipos hijos. En el día 45 la concentración de proteínas se mantuvo similar a la del día 30, con comportamientos similares en los organismos, los pólipos continuaron reproduciéndose asexualmente.

Los pólipos sometidos al tratamiento de 35 °C en el día 0 mostraron valores de proteína similares al tratamiento de 23 °C, pero menor a 27 y 31 °C. Después de 15 días los valores de proteínas incrementaron por más del doble, en esta fecha los pólipos habían disminuido en tamaño y en desarrollo, incluso presentaron una alta mortalidad por lo que ya no se realizaron más mediciones en este tratamiento.

La relación que se observó entre la concentración de proteínas respecto a la temperatura fue de tipo no lineal y con forma de domo en los días 0 y 45, y los días 15 y 30 presentaron una relación lineal (R^2 = 0.53; R^2 = 0.67 respectivamente (Fig. 25)



Figura 25. Relación de la concentración de proteínas totales en los pólipos de *S. meleagris* con las temperaturas experimentales en los distintos días de toma de muestra.

7.1.5 Concentración de Glucógeno de los Pólipos de S. meleagris

El análisis de varianza de dos vías presentó diferencias significativas en la concentración de glucógeno (mg/mL/organismo) por efecto de la temperatura

(F_{34.7}= 3, p<0.05) y por efecto del tiempo (F_{6.92}= 3, p<0.05); asimismo, se encontraron diferencias significativas entre la interacción de la variable tiempo y temperatura (F_{7.64}= 9, p<0.05) (Fig. 26).

La concentración de glucógeno en los pólipos sometidos a 23 °C en el día 0 no presentó diferencias significativas con la temperatura de 35 °C, pero sí con 27 y 31 °C. En los días 15, 30 y 45 los niveles de glucógeno mostraron poca variación en este tratamiento (23 °C). Respecto al comportamiento de los pólipos a 23 °C entre el día 0 y el resto de los muestreos se observó sin cambios hasta el día 15, en donde se observó a los pólipos de este tratamiento estrobilar y liberar éfiras.

En los pólipos de 27 °C de inicio se observó una concentración de glucógeno más elevada que en el resto de los tratamientos de temperatura, pues en los días 15, 30 y 45 la concentración de glucógeno se mantuvo sin diferencias en la misma temperatura; sin embargo, se observó un ligero incremento en el día 45, que coincide con la mayor producción de pólipos hijos, podocitos y brotes laterales de todos los tratamientos de temperatura.

En los pólipos sometidos a 31 °C inicialmente se detectaron valores similares a 27 °C que incrementaron significativamente al día 15; los pólipos de este tratamiento realizaron liberación de éfiras y en el día 30 se presentó un decremento significativo del glucógeno y ya se observaban diversas formas de reproducción asexual de los pólipos; asimismo, en el día 45 hubo un segundo decremento no significativo, en este tiempo la población de pólipos seguía en aumento.

Los niveles de glucógeno en los pólipos a una temperatura de 35 °C, al igual que en el resto de las cuantificaciones, solo se registraron el día 0 y 15 debido a la alta mortalidad de este tratamiento. En el día 0 se presentaron valores muy similares a los del tratamiento a 23 °C en esta fecha, en el día 15 se presentó un incremento significativo de casi tres veces la cantidad de glucógeno en el organismo. Es importante destacar que en el día 15 los pólipos de 35 °C presentaban una longitud total menor al resto de los pólipos de los tratamientos, sin embargo, se observaron los valores más altos de totas las temperaturas (23, 27 y 31 °C) y de los días de muestreo (0, 15, 30 y 45 días).



Figura 26. Concentración de Glucógeno en el tejido del pólipo de *S. meleagris*. Las literales representan las diferencias significativas por el efecto de la interacción tiempo y temperatura (p < 0.05). Medias indican \pm desviación estándar.

La relación entre la temperatura y la concentración de glucógeno de los pólipos fue de tipo no lineal, en forma de domo para los días 0 ($R^2 0.93$), 30 ($R^2 0.99$) y 45 ($R^2 0.91$) mostrando que las temperaturas optimas pare el crecimiento de los pólipos son entre 26 y 30 °C (Fig. 27). En el día 15, se presentó una relación lineal ($R^2 0.84$) entre la temperatura y la concentración de glucógeno, al igual que sucedió en el día 15 del resto de metabolitos.



Figura 27. Relación de la concentración de glucógeno en los pólipos de *Stomolophus meleagris* con las temperaturas experimentales en los distintos días de toma de muestra.

7.1.6 Concentración de ATP de los Pólipos de S. meleagris

El análisis de varianza de dos vías mostró diferencias significativas en la concentración de ATP (mg/mL/organismo) por efecto de la temperatura ($F_{30.68} = 3$, p<0.05), por efecto del tiempo ($F_{23.84} = 3$, p<0.05) y también *s*e encontraron diferencias significativas en la cantidad de ATP por el efecto que causó la interacción de ambas variables ($F_{6.92}= 9$, p<0.05) (Fig. 28).

Inicialmente en todos los tratamientos de temperatura se presentaron valores de ATP muy bajos, menores a 0.5 mg/mL/organismo. Los pólipos sometidos a 23 °C no mostraron diferencias significativas los días 0, 15, y 30, hasta el día 45 en donde se observó un incremento elevado que coincidió con el resto de los tratamientos de temperatura en el día 45.

Los pólipos sometidos a 27 °C fueron los únicos que presentaron un crecimiento exponencial, en todos los días de medición se presentaron diferencias significativas y una concentración de ATP en aumento que coincidió con el incremento en tamaño corporal que sufrieron los pólipos y con el incremento en la población mediante la producción de brotes laterales, podocitos y pólipos hijos.

Los pólipos sometidos a 31 °C no presentaron diferencias significativas entre el día 0 y 15, en el día 30 cuando en los pólipos se observó el desarrollo de brotes laterales, podocitos y pólipos hijos se presentó un ligero incremento en la concentración de ATP, sin embargo, no es estadísticamente significativo. En el día 45 al igual que en los tratamientos de 23 y 27 °C, se observó un incremento significativo en el ATP. En esta etapa se observó el mismo comportamiento en los pólipos que en el día 30, un incremento en la población.

En la temperatura de 35 °C, se detectaron bajas concentraciones de ATP en todo el experimental. En el día 15 se percibió un incremento significativo respecto al anterior, pero bajo respecto a los demás tratamientos. En esta etapa los pólipos se encontraban en decrecimiento, después de esta medición debido a la mortalidad del tratamiento ya no se obtuvieron más datos.



Figura 28. Concentración de ATP en el tejido del pólipo de *S. meleagris*. Las literales representan diferencias significativas por el efecto de la interacción tiempo y temperatura (p<0.05). Medias indican ± desviación estándar.

Por otro lado, en la figura 29 se observa la relación la relación entre la temperatura y la concentración de ATP en los pólipos, en donde en el día 0 se presenta de forma lineal (R²= 0.94) y en el día 15 de forma no lineal, en los días 30 y 45 se observan máximos en la temperatura de 27 °C, presentando una forma de domo que se vuelve menos pronunciada en el día 45.



Figura 29. Relación de la concentración de ATP en los pólipos de *S. meleagris* con las temperaturas experimentales en los distintos días de toma de muestra.

7.2 Ensayo del Efecto de la Temperatura en las Respuestas Reproductivas de los Pólipos de *S. meleagris*: Mortalidad.

A lo largo de las nueve semanas del experimental se registró la mortalidad acumulada para cada temperatura (Fig. 30). Los resultados mostraron una relación directa entre la mortalidad de cada tratamiento con altas temperaturas.



Figura 30. Porcentaje de mortalidad acumulada semanal de los pólipos de *S. meleagris* durante 9 semanas en diferentes temperaturas. Medias indican \pm desviación estándar.

En el tratamiento de 35 °C, la mortalidad sobrepaso el 40% desde la semana 2 y alcanzó el 100% en la semana 8. En las primeras semanas del experimento, en la temperatura de 35 °C algunos pólipos se observaron como un agregado de células con una coloración rosácea indicando un intento de estrobilar, pero murieron en el proceso (Fig. 31).



Figura 31. Agregado de células color rosado que muestran un pólipo de *S. meleagris* en proceso de segmentación para, posteriormente, estrobilar.
La temperatura ambiente que presentó los valores de temperatura más "fríos" con fluctuaciones de 19 a 21 °C, se presentó como el segundo tratamiento con la mortalidad más alta, la cual fue incrementando el 66 % en la semana nueve.

7.2.1 Producción de Pólipos Hijos de S. meleagris

Los resultados observados de producción de "pólipos hijos" con relación a la temperatura se mostraron distribuciones de tipo no lineales, en forma de domo para todas las semanas, presentando el intervalo de 23 a 31 °C como la ventana en la que se produce un mayor número de eventos reproductivos, en este caso de pólipos hijos (Fig. 32).



Figura 32. Relación de la concentración de la producción de pólipos hijos por pólipos de *S. meleagris* con las temperaturas experimentales en las diferentes semanas de toma de muestra.

La temperatura que mostró un mayor número en la producción de pólipos hijos fue 27 °C con un total de 109 pólipos en la octava semana del experimental, seguido por 23 °C con un total de 41 pólipos hijos, siendo ambas las más cercanas a la temperatura óptima de la especie. Después, 31 °C con un total de 25 pólipos hijos, temperatura ambiente con 3 pólipos hijos y a 35 °C no se produjeron pólipos hijos.

En la temperatura de 27 °C se observó que de un pólipo "padre" se desarrollaron hasta 12 pólipos hijos en un lapso de 9 semanas. En la figura 33 se observa como el pólipo padre se encuentra fijo a la pared del recipiente (flecha amarilla punteada) y en la base del recipiente se observan 3 pólipos hijos (flechas rojas) y 6 podocitos (esferas amarillas) que potencialmente se pueden desarrollar en pólipos si las condiciones son adecuadas.



Figura 33. Desarrollo de pólipos hijos y podocitos a partir de un "Pólipo padre" de *S. meleagris.* Pólipo padre, flecha amarilla; pólipos hijos, flechas rojas; podocitos, esférulas amarillas. Imagen tomada de pólipos sometidos a 27 °C.

Los pólipos hijos se observaron a partir de la semana 2 con 4, 3 y 2 pólipos hijos en las temperaturas de 23, 27 y 31 °C, respectivamente. A partir de la tercera

semana los pólipos hijos de las temperaturas de 23 y 27 °C permanecieron igual y los de la temperatura de 27 °C incrementaron a 10 organismos. En la temperatura ambiente con un promedio de 20 °C se observó un organismo.

En la cuarta semana se observó como incrementaba el número de pólipos hijos en las temperaturas de 23, 27 y 31 °C, lo cual continuo en la quinta semana en donde la temperatura de 23 °C y 31 °C aumentaron el número de pólipos hijos casi el doble y la temperatura de 27 °C incrementó de 35 organismos a 59.

En las siguientes semanas los incrementos sucedieron en las temperaturas de 23 °C, de la sexta semana con 19 organismos a la novena con 32 y la temperatura de 27 °C, de 63 pólipos hijos en la semana 6 incrementó a 109 en la semana 8, sin embargo, en la semana nueve sucedió un decremento a 84 pólipos hijos en esta temperatura (Fig. 34).

A 35 °C no se observó producción de pólipos hijos durante las nueve semanas de duración del bioensayo, y a temperatura ambiente, los pólipos únicamente produjeron 5 organismos.



Figura 34. Producción semanal de pólipos hijos por pólipos de *S. meleagris* sometidos a diversas temperaturas.

7.2.2 Producción de Podocitos en S. meleagris

Respecto a la producción de podocitos se observó una respuesta similar a la de los pólipos hijos, con un mayor número de podocitos cuantificados en el tratamiento de 27 °C con 188 podocitos en total, seguido por 31 °C con un total de 86 podocitos, 23 °C con 70 podocitos, 4 podocitos en temperatura ambiente (19-21 °C) y en la temperatura de 35 °C no se detectó ninguno. La relación de la producción de podocitos con las temperaturas fue no lineal, en forma de domo presentando las mayores abundancias en el centro (27 °C) entre las temperaturas de 23 y 31 °C (Fig. 35).



Figura 35. Relación de la producción de podocitos por pólipos de *S. meleagris* a diferentes temperaturas experimentales y tiempo de muestreo.

En la temperatura de 27 °C se observó que un solo pólipo padre produjo un máximo de 21 podocitos en 9 semanas, temperatura que se presenta como la más productiva en el desarrollo de podocitos. En la figura 36 se presenta un ejemplo con un "camino" de 8 podocitos producidos por un pólipo de *S. meleagris*.



Figura 36. Camino de podocitos producidos por un pólipo de *S. meleagris* sometido a 27 °C.

En la figura 37 se observa como ocurrió el incremento en número de podocitos semana tras semana en cada tratamiento de temperatura. Iniciando en la semana dos con presencia de podocitos en las temperaturas de 27, 31 °C y temperatura ambiente (19-21 °C).

El tratamiento de temperatura ambiente presentó incrementos hasta la semana seis con 10 organismos y posterior a eso, en la semana 7 se observó un decremento a 3 podocitos, que se mantuvieron así hasta la semana 9 en donde se cuantificaron 4. El decremento de podocitos en estas temperaturas que fluctuaban con el ambiente puede ser debido a la mortalidad que se presentó o en el tratamiento o a que los podocitos tuvieron las condiciones necesarias y se desarrollaron en pólipos hijos.

En las semanas 3, 4, 5 y 6 la producción de podocitos por los polipos de las temperaturas de 27 y 31 °C incrementaron casi a la par, mientras que en la semana 7 incrementaron los podocitos de la temperatura de 27 °C de 52 a 98 organismos, y en los pólipos de la temperatura de 31 °C unicamente incrementaron de 54 a 65 podocitos. En las semanas 7, 8 y 9 continuó el incremento en ambos tratamientos hasta quedar en 188 y 86 podocitos, respectivamente.

En la temperatura de 23 °C los podocitos se presentaron hasta la semana 4 con 4 organismos que incrementaron a 8 y siguieron aumentando semana tras semana hasta llegar a la novena y ultima con 70 podocitos.



Figura 37. Producción semanal de podocitos por pólipos de *S. meleagris* sometidos a diversas temperaturas.

7.2.3 Producción de Brotes Laterales en S. meleagris

El desarrollo de brotes laterales en los pólipos ocurre con el fin de desarrollar un nuevo organismo mediante el crecimiento directo de un nuevo pólipo hijo o el asentamiento de un podocito, un solo pólipo puede tener más de un brote lateral a la vez como se observa en la figura 38, y es la forma en la que se desplaza el pólipo.



Figura 38. Crecimiento de dos brotes laterales en un pólipo de *S. meleagris* (flechas rojas).

La respuesta de desarrollar brotes laterales con relación a la temperatura dio lugar a distribuciones semanales de tipo no lineales (Fig. 39), en forma de domo, sin embargo, presentó variaciones en los picos máximos de brotes laterales entre los diversos tratamientos de temperatura.

El mayor número de brotes laterales ocurrió en el tratamiento de temperatura de 27 °C, las variaciones que sucedieron semanalmente en el número de brotes ante esta temperatura ocurrieron desde la semana 2 en donde se observaron 3 brotes, en la tercera semana 7, en la cuarta semana 5, en la quinta semana 9, en la sexta 7, en la octava 17 y en la novena 4 (Fig. 40). Los altos y bajos en el número de brotes ocurrieron debido a que el pólipo se encontraba en contante reproducción, desarrollando pólipos hijos y podocitos mediante los brotes laterales.



Figura 39. Relación de la producción de brotes laterales por pólipos de *S. meleagris* con las temperaturas experimentales en las diferentes semanas de toma de muestra.

En la temperatura ambiente se observan valores máximos 6 brotes laterales en diversas semanas (quinta, octava y novena), que si bien la cantidad de pólipos hijos y podocitos que se produjeron en este tratamiento fue baja, los brotes laterales no necesariamente se desarrollaron en nuevos organismos.

La temperatura de 23 °C presento un incremento en el número de brotes hasta llegar a 15 en la semana 9 y en la temperatura de 35 °C no se observó ningún brote lateral.



Figura 40. Brotes laterales producidos durante nueve semanas por los pólipos de *S. meleagris* ante diversos tratamientos de temperatura.

7.2.4 Producción de Éfiras de S. meleagris

Los pólipos de todos los tratamientos de temperatura produjeron éfiras por estrobilación; el mayor número se observó en la temperatura de 27 °C con un total de 130 éfiras, seguido por la temperatura de 23 °C con un total de 129 éfiras, la temperatura de 31 °C con 99 éfiras, temperatura ambiente (19-21 °C) con 92 éfiras y temperatura de 35 °C con 92 éfiras, el total de éfiras es la sumatoria de las liberaciones en cada tratamiento durante el experimental (9 semanas).

La producción de éfiras no fue contante en todos los tratamientos, en la temperatura de 35 °C ocurrió únicamente durante la semana dos y tres con 8 y 15 éfiras respectivamente, mientras que, en la temperatura de 23, 27 y 31 °C presentó valore similares en el número de éfiras liberadas durante la semana dos. En la semana tres la cantidad de éfiras producidas tuvo mucha variación entre

tratamiento, mientras que las temperaturas más bajas (20 y 23 °C) produjeron 13 y 15 éfiras respectivamente, las temperaturas medias (27 y 31 °C) produjeron 59 y 75 éfiras respectivamente. En la semana cuatro mientras el número de éfiras incremento para los tratamientos más fríos (23 y 27 °C), disminuyo para los tratamientos medios (27 y 31 °C), suceso que se repitió en la semana 5. En la semana 6 únicamente hubo liberación de éfiras por parte de las temperaturas de 20 y 23 °C.

En la semana 7, los tratamientos medio-cálidos liberaron una gran cantidad de éfiras, la temperatura de 27 °C libero 139 éfiras y el de 31 °C liberó 86, presentando los valores más altos en el número de éfiras hasta esta fecha. No obstante, la temperatura de 23 °C continuo estrobilando, liberando 35 éfiras y la temperatura ambiente únicamente 3.

En la semana 8 se observó la liberación continua de éfiras en los tratamientos de 23, 27 y 31 °C con 58, 153 y 84 éfiras respectivamente, mientras que a temperatura ambiente únicamente se observaron 3. En la novena semana, la estrobilación continuo en los mismos tratamientos, presentando en la temperatura de 27 °C la mayor liberación de éfiras en el experimental con 188 éfiras (Fig. 41).

7.3 Estructura de Tallas de las Éfiras Producidas por los Pólipos de *S. meleagris* Sometidos a Diversas Temperaturas

Las éfiras liberadas por los pólipos durante el bioensayo, fueron separadas, medidas y colocadas en tinas con condiciones de temperatura iguales a en donde fueron liberadas.

7.3.1 Éfiras Producidas por el Grupo de Pólipos Sometidos a Variaciones Naturales de la Temperatura Ambiente

La liberación de éfiras por los pólipos sometidos a las variaciones de temperatura del medio (Fig. 33) se detectó en un periodo de cuatro semanas. En la primera y segunda semana se presentaron promedios de temperatura de 19 – 19.2 °C, no fue hasta la tercera semana que la temperatura aumentó un grado llegando a 20 °C y se mantuvo, lo que provocó la estrobilación de los pólipos liberando nuevas éfiras en la semana 4.



Figura 41. Producción de éfiras a partir de pólipos de *Stomolophus meleagris* sometidos a diferentes temperaturas.

En la semana 6 hubo una mortalidad del 100 % en las éfiras debido a fallas en el equipo de aireación. Posterior a esto se liberó una nueva cohorte de éfiras en la

semana 7 y se logró detectar el mismo comportamiento de un aumento en la temperatura de un grado de 19 a 20 °C (Fig. 42)



Figura 42. Promedio de temperaturas presentadas en las nueve semanas del experimental en el tratamiento de temperatura ambiente. Medias indican \pm desviación estándar

Del total de éfiras producidas por los pólipos de este tratamiento, se presentó una talla mínima de éfiras de 1.5 mm y una máxima para juveniles de 22 mm. En este tratamiento se observaron diversos tipos de malformaciones en las éfiras incluyendo el desprendimiento y encogimiento de la campana (Fig. 43). En los juveniles de este tratamiento se observó un nado muy lento o prácticamente nulo, siendo completamente dependientes de las bombas aireadoras para su supervivencia.



Figura 43. Juveniles de *S. meleagris* desarrollados a temperatura ambiente. a) ligero decrecimiento en la campana; b) campana muy pequeña con relación al tamaño del piñón, comenzando a desprenderse; c) juvenil con campana dañada con una burbuja dentro.

Se realizó la estructura de tallas de éfiras sometidas a temperatura ambiente (Fig. 44), se presenta desde la semana 4 con 10 éfiras con tres tallas distintas que fluctuaron entre 2 y 3 mm. Se observó que un solo pólipo puede liberar éfiras de distintos tamaños y distintas formas.

En la semana 5 volvió a ocurrir un proceso de liberación de éfiras con tallas similares, y se visualiza el crecimiento de la cohorte de éfiras anterior con meta éfiras de 4 mm. En la semana 6 ocurrió el suceso de mortalidad anteriormente mencionado en éfiras. En la semana 7 se observan tallas mayores de éfiras llegando a 8 mm de longitud total (LT). En la semana 8 se ve el crecimiento de las éfiras y el nacimiento de nuevos organismos y en la semana nueve se observaron 2 éfiras que llegaron a ser juveniles de 22 mm de LT que presentaron malformaciones en su cuerpo.



Figura 44. Estructura de tallas semanal de éfiras liberadas por pólipos de *S. meleagris* a temperatura ambiente.

7.3.2 Éfiras Producidas por el Grupo de Pólipos Sometidos 23 °C

Los pólipos del tratamiento de 23 °C produjeron éfiras con una talla mínima de 1.5 mm y máxima de 21.5 mm y se presentaron nuevas cohortes de éfiras en 6 de las 9 semanas observadas. A pesar de tener una talla mínima de 1.5, las éfiras en su mayoría fueron liberadas midiendo 3 mm. En su desarrollo a juveniles se observó encogimiento o desprendimiento de campana al igual que en otros tratamientos; al suceder este fenómeno, la campana de la medusa seguía "viva", podía moverse y alimentarse, esto durante pocos días hasta que posteriormente moría. Los organismos que llegaron a juveniles sin ningún tipo de malformación se observaron con más movilidad que en otros tratamientos.



Figura 45. Estructura de tallas semanal de éfiras liberadas por pólipos de *S. meleagris* a 23 °C.

23 °C fue la temperatura que tuvo mejor respuesta por parte de las éfiras y juveniles sin embargo no crecieron a más de 21 mm como se observa en la estructura de tallas en la figura 45. Los requerimientos alimenticios en juveniles incrementaron rápidamente y las bombas de aireación provocaron burbujas que se introdujeron en el cuerpo de la medusa provocando la muerte. Si bien presentaron un crecimiento más lento que en el tratamiento de 27 °C, este fue más constante.

7.3.3 Éfiras Producidas por el Grupo de Pólipos Sometidos 27 °C

Las éfiras presentaron tallas mínimas de 1 mm y máximas de 21 mm. Se obtuvieron cohortes nuevas durante 6 de las 9 semanas. Se observó movilidad desde éfiras hasta juveniles y al igual que en los otros tratamientos hubo desprendimiento y decrecimiento de campana y malformaciones en piñón (Fig. 46).



Figura 46. Malformaciones del piñón en juveniles de *S. meleagris*. a) piñón de juvenil sin campana; b) juvenil con dos piñones; c) juvenil con tres piñones.

En la semana dos se registraron las primera éfiras liberadas, y en la semana 3 se observa el crecimiento de estas, y el nacimiento de una nueva cohorte. En la semana 5 nuevamente se presentan nacimientos y juveniles que ya median 13 mm, en la semana 6 no hubo nuevos reclutas y los juveniles continuaron en crecimiento llegando a medir 20 mm, presentando la forma típica de medusa bola de cañón. Ciertos organismos al llegar a ese tamaño morían por el desprendimiento o disminución en el tamaño de la campana.

En la semana 7 tampoco hubo presencia de nuevas éfiras y se observa que murieron los organismos más grandes, en las semanas 8 y 9 y únicamente dos juveniles llegaron a la novena semana midiendo 21 mm (fig. 47), estos organismos se encontraban en estado normal con un cuerpo proporcionado.



Figura 47. Estructura de tallas semanal de éfiras liberadas por pólipos de *S. meleagris* a 27°C.

7.3.4 Éfiras Producidas por el Grupo de Pólipos Sometidos 31 °C

Para el tratamiento de 31 °C solo hubo presencia de éfiras y/o juveniles de medusa durante 4 semanas consecutivas. Se produjeron las éfiras de menor tamaño y al igual que en otros tratamientos se observaron malformaciones.

Los juveniles no crecieron más de 11 mm y a pesar de que en la semana 3 hubo más de 30 organismos con tallas entre 1 y 3 mm, en la semana 4 se desarrollaron en distintas longitudes, creciendo distinto (Fig. 48).



Figura 48. Estructura de tallas semanal de éfiras liberadas por pólipos de *S. meleagris* a 31 °C.

7.3.5 Éfiras Producidas por el Grupo de Pólipos Sometidos de 35 °C

En el tratamiento de 35 °C únicamente se presentó liberación de éfiras durante dos semanas, con 8 organismos en la primera semana y 15 en la segunda. Ambas cohortes sobrevivieron menos de una semana.

Todas las éfiras presentaron lappets más delgados en la zona ropalial, con una forma plana y angosta en comparación a su forma curveada usual (Fig. 49), la mayoría con de las éfiras presentaron únicamente 4 o 5 lappets (Fig. 50) y un nado muy lento, casi imperceptible.



Figura 49. Comparación de éfiras en *S. meleagris* desarrolladas a diferentes temperaturas. a) Anatomía de lappet de una éfira (Straehler-Pohl *et al.* 2011); b) éfira producida a 23 °C; c) éfira producida a 35 °C.



Figura 50. Éfiras producidas por pólipos de *S. meleagris* sometidos al tratamiento de 35 °C.

8. DISCUSIÓN

A pesar de que el proceso reproductivo asexual de las medusas en su fase pólipo ha sido más estudiado que su bioenergética (Aljbour *et al.*, 2017; 2018; Courtney y Seymour, 2013; Nevárez-López *et al.*, 2020; Sastré-Velásquez, 2020; Thuesen y Childres, 1994), a la fecha no se ha logrado un acercamiento integrado de estos dos temas, por lo que en el presente estudio se abordaron ambos aspectos relacionados con el efecto de la temperatura en el comportamiento de los pólipos: las respuestas metabólicas de los pólipos como individuos y las respuestas reproductivas de los mismos a nivel población.

En el presente estudio, los resultados mostraron una asociación entre las temperaturas elevadas con altos porcentajes de mortalidad, en ambos bioensayos. Después de 30 días de exposición, los niveles de mortalidad disminuyeron en las temperaturas medias (27 y 31 °C); sin embargo, en la temperatura más alta (35 °C) la mortalidad continúo incrementando, lo que permitió inferir que 35 °C es una temperatura letal para los pólipos de *S. meleagris* y se encuentra fuera de la ventana de tolerancia térmica, debido a que no se observó un proceso de aclimatación al entorno (Arai, 1996; Liu *et al.*, 2008).

Respecto a la evaluación de la tasa metabólica de los pólipos, ésta presentó inicialmente un incremento en la temperatura más elevada, tal como ya se ha reportado por diversos autores en otras especies de pólipos como *A. aurita* (Hohn *et al.*, 2017; Möller y Risgard, 2007), *Cassiopea xamachana* (Fitt y Costley, 1998) y *Alatina alata* (Klein *et al.*, 2017). Sin embargo, conforme transcurrió el tiempo del experimento, después de 30 y 45 días, la tasa respiratoria tendió a bajar en todas temperaturas evaluadas. Dichas disminuciones en la tasa respiratoria de los pólipos sometidos 35 °C concuerdan con un estudio realizado por Klein *et al.* (2017) en pólipos de Irukanjdi, que durante el día 1 presentaron tasas respiratorias elevadas que disminuyeron con el paso del tiempo, esto para pólipos sometido a condiciones de temperatura elevada y pH reducido. Cabe resaltar que a pesar de

que la tasa respiratoria disminuyó con el tiempo, continúo siendo mayor que las tasas respiratorias de los pólipos sometidos a condiciones con temperaturas menores.

Además de la disminución de la tasa metabólica en el tratamiento a 35 °C y una baja sobrevivencia, se observó un decrecimiento en la estructura general del cuerpo del pólipo; dicha respuesta es característica de los ciclos de vida largos de la especie e indica que el pólipo intentó realizar cambios morfológicos y metabólicos para poder cubrir sus necesidades energéticas e intentar sobrevivir a periodos de adversidad (Arai, 1996; Fitt y Costley, 1988; Lucas *et al.*, 2012; Olguín-Jacobson, 2016). Sin embargo, las respuestas observadas no fueron suficientes para mantener la sobrevivencia de esta especie.

Por otro lado, los resultados mostraron que en las temperaturas intermedias 27 y 31 °C, las tasas respiratorias incrementaron de manera inicial ante el estrés del cambio, pero posterior a los 15 días disminuyeron lo cual sugiere un periodo de aclimatación. Contrario a lo anterior, en los pólipos de *S. meleagris* se ha reportado que después de 29 °C hay un incremento significativo en las tasas respiratorias (Castelo-Bautista, 2012), lo cual también se encontró en la fase de medusa adulta de esta especie, con incrementos significativos en la tasa respiratoria de medusas sometidas a 28 y 33 °C (Nevárez-López *et al.*, 2020).

El comportamiento observado de los pólipos en temperaturas de 27 y 31 °C sugiere que éstos cuentan con mayor capacidad de aclimatización dentro de este rango de temperaturas que la fase medusa, resultados similares a los reportados para otras especies de pólipos como *A. aurita*, *A. labiata*, *A. limbata* y *Cyanea capillata* (Gambill y Peck, 2014) y para los pólipos de la misma especie, quienes después de 15 días son capaces de aclimatarse a temperaturas de 31 °C (Castelo-Bautista, 2012).

De acuerdo con estudios previos, la temperatura reportada como "óptima" tanto para los pólipos (Hernández-Tápale, 2010; Mendoza-Islas, 2015; Olguín-

Jacobson, 2016) como para las medusas (Carvalho-Saucedo, 2009; Nevárez-López *et al.*, 2020; Sastré-Velázquez *et al.*, 2020) de *S. meleagris* es 23 °C. En 2012, Castelo-Bautista reportó que la tasa respiratoria de los pólipos de *S. meleagris* no se vio afectada en un intervalo de temperatura entre 19-27 °C, sin embargo, en ese estudio no se tomó en cuenta la variable tiempo, que mostró ser determinante en las respuestas observadas.

A pesar de que se ha sugerido que los resultados obtenidos usando cámaras respirométricas a menudo pueden sufrir modificaciones debido a aspectos como el manejo, agitación y el flujo de agua, así como por el hecho de mantener a los organismos confinados en pequeñas cámaras (Larson, 1987); en este estudio, el tamaño pequeño de los pólipos y su movilidad no se vio obstruida por el volumen de la cámara (200 microlitros) sino por el contrario, durante los bioensayos se observó un despliegue de los tentáculos del escifistoma, lo cual se conoce como un estado de relajación del pólipo (Olguín-Jacobson, 2016).

Respecto a las respuestas en la composición bioquímica de los pólipos y la producción de metabolitos secundarios, los resultados mostraron que a pesar de que 23 °C es la temperatura óptima reportada tanto en pólipos (Hernández-Tápale, 2010; Mendoza-Islas, 2015; Olguín-Jacobson, 2016), como en medusas (Carvalho-Saucedo, 2009; Nevárez-López *et al.*, 2020; Sastré-Velázquez *et al.*, 2020) de *S. meleagris*, el desempeño metabólico de los pólipos si se ve afectado durante el tiempo de exposición mostrando diferencias (González-Valdovinos *et al.*, 2019).

A pesar de que a 23 °C el tamaño y desarrollo de los pólipos fue menor que a 27 °C, se presentaron tasas respiratorias iniciales elevadas respecto a los demás tratamientos, aunadas a una constante producción de glucosa que incrementó junto con el glucógeno a lo largo del experimento para proveer piruvato como el sustrato de las vías anaeróbica y aeróbica (Nelson y Cox, 2009). Asimismo, se detectó que a 23 °C la síntesis de proteína incremento y se mantuvo constante, mientras que la producción de lactato como indicador de la vía anaeróbica y de

estrés incrementó de manera importante durante los primeros 15 días, posteriormente descendió al final del experimental sugiriendo que los pólipos se han aclimatado con una mortalidad relativamente baja (30 %). A su vez, la producción de ATP y la acumulación de este producto de alta energía química al final del experimento sugieren que los organismos no sólo sobrevivieron a 23 °C, sino que además almacenaron energía que les permitió reproducirse asexualmente de manera exitosa.

Respecto a la temperatura de 27 °C, en este estudio se observó que, si bien la glucosa y el glucógeno permanecieron constantes durante todo el experimental, un incremento en la producción de lactato aunado al incremento en la tasa respiratoria durante el día 15 indican un estado de estrés en el pólipo ante la exposición constante a dicha temperatura. El incremento en los niveles de lactato confirma la activación del metabolismo anaerobio para la producción de energía, debido a que la demanda energética también es elevada (Aljbour et al., 2018). Estos resultados coinciden con los de Sastre-Velásquez (2020) quién reportó que en su fase medusa cuando S. meleagris se expone a temperaturas altas entra en un estado de estrés fisiológico para producir ácido láctico. Sin embargo, a partir del día 30 se observó una disminución en los niveles de lactato y en la tasa respiratoria y un incremento en la concentración de ATP y proteínas totales en el organismo con valores que continuaron incrementando hasta el día 45; estos cambios sugieren una aclimatización efectiva por parte de los pólipos indicando una mayor adaptación para desarrollarse en temperaturas cálidas (27 – 31 °C) como se ha reportado para la fase medusa de S. meleagris y Cassiopea spp. que al decremento de esta (Aljbour et al., 2018; Nevárez-López et al., 2020).

Por otro lado, el incremento en la concentración de proteínas totales a 27 °C se puede explicar con el aumento en el tamaño del pólipo. Se sabe que en la fase medusa de *S. meleagris* las proteínas tienen un gran peso en la reproducción, ya que son utilizadas para la producción de huevos (Carvalho-Saucedo, 2011) y en

ambas fases, pólipo y medusa se muestra como la molécula más abundante en el organismo (Nevárez-López *et al.*, 2020).

Respecto a las respuestas observadas en la temperatura de 31 °C, la cual se ha reportado como letal para los pólipos de *S. meleagris* (Castelo-Bautista, 2012) no se observaron cambios metabólicos significativos al inicio, sin embargo, a los 15 días de exposición se observó una mortalidad de hasta el 50 % con un incremento en las concentraciones de glucosa, glucógeno y lactato, indicando un estado de estrés elevado en el organismo y la utilización de vías tanto aeróbicas como anaeróbicas como complemento para producir energía y mantener los costos de una tasa respiratoria elevada (Childress y Seibel, 1998).

La disminución del porcentaje de mortalidad y de la tasa respiratoria en los días 30 y 45 aunada al incremento del ATP y lactato sugieren que el pólipo continúo utilizando ambas vías para producir energía y con esto enfrentar la temperatura elevada (Aljbour *et al.*, 2017; Luna-Vázquez, 2011) e incluso lograr reproducirse asexualmente. De acuerdo con los resultados, la síntesis de ATP fue alta y suficiente para cubrir los costos energéticos de mantenimiento como actividad, crecimiento, reproducción/desarrollo (Sokolova *et al.*, 2012).

El análisis de las respuestas reproductivas de los pólipos de *S. meleagris* mostró que, bajo condiciones específicas, el organismo es capaz de reproducirse de forma asexual por medio de diferentes mecanismos y el resultado de esto es la formación de nuevos pólipos idénticos (Sukhoputova *et al.*, 2019). Se considera que la especie es capaz de producir podocitos para aumentar la densidad de su población (Olguín-Jacobson, 2016) y esta fase se destaca por el papel que representa en el mantenimiento y formación de la mayor parte de las poblaciones de medusa (Lucas *et al.*, 2012).

Las respuestas reproductivas de los pólipos se evaluaron utilizando el mismo intervalo de temperaturas más un tratamiento nuevo denominado "temperatura ambiente" en el cual la temperatura del agua de mar fue fluctuando acorde a la temperatura del ambiente; dadas las fechas en las que se realizó este experimental se pudieron registrar temperaturas bajas, desde 19 °C a 21 °C lo que fue un aporte a esta investigación ya que no se contaba con temperaturas consideradas "frías".

En los pólipos del tratamiento de temperatura ambiental se observó el proceso de estrobilación una vez que la temperatura subió de 19 a 20 °C, esto ocurrió en repetidas ocasiones; dichas observaciones coinciden con el reporte de López-Martínez *et al.* (2005) en donde se indica que incrementos de 2 °C inducen la liberación de las larvas éfiras a la columna de agua en el medio, y con el de Hernández-Tlapale (2010), quien reiteró que en temperaturas superiores a 20 °C los pólipos inician el proceso de estrobilación.

En el tratamiento de temperatura ambiente (fluctuaciones de 19 a 21 °C), también fue en donde se presentó un mayor porcentaje de mortalidad (exceptuando el tratamiento a 35 °C); este resultado coincide con lo observado en medusas de la misma especie a 18 °C, un mayor porcentaje de mortalidad con relación a temperaturas frías (Nevárez-López *et al.*, 2020). En el mismo tratamiento también se presentó el menor número de producción de brotes laterales, podocitos y éfiras, suceso que también ocurrió en temperaturas bajas en pólipos de *Chrysaora quinquecirrha, Chrysaora fucescens, Chrysaora fulgida* y *A. aurita;* a menor temperatura, menor tasa de reproducción asexual (Treible y Condon 2019; Zieggler y Gibbons, 2018).

En este estudio, las observaciones de los pólipos en este tratamiento mostraron que no hubo contracciones en lo tentáculos. Sin embargo, en los pólipos de *C. xamachana* si se ha reportado este suceso en temperaturas debajo de 20 °C (Lucas *et al.*, 2012) y esto podría ser atribuido únicamente a especies de aguas templadas, que se ven afectadas por decrementos en la temperatura (Purcell, 2005).

La forma de reproducción asexual más abundante en los pólipos de *S. meleagris* fue la producción de podocitos en todos los tratamientos y este resultado difiere con lo que se ha reportado en los pólipos de *A. aurita* especie que muestra como su principal forma de reproducción asexual la formación de brotes laterales (Han y Uye, 2010).

Este resultado también es contrario a lo que se reporta en relación con los podocitos como estructuras de resistencia que suceden bajo condiciones inclementes con poca disponibilidad de alimento y disminución en la temperatura (Lucas, 2001), Zieggler y Gibbons (2018), pues para *S. meleagris* es necesaria abundante disponibilidad alimenticia y altas temperaturas para el desarrollo de podocitos (Hernández-Tlapale, 2010; Ikeda *et al.*, 2011; Schiariti *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2014).

Por otro lado, también se observó que la respuesta inicial de los pólipos de todos los tratamientos al cambio de temperatura fue la estrobilación y por consiguiente la liberación de éfiras a la columna de agua. En ambos experimentales de este estudio se observó esta respuesta en todas las temperaturas, lo cual sugiere que el organismo es capaz de invertir energía en la reproducción mediante liberación de éfiras. En pólipos de *A. latina nr mordens* se ha reportado este comportamiento, sin embargo, no pasan por el proceso de liberación de éfiras y realizan metamorfosis a medusa cuando las condiciones no son ideales, al tener más movilidad en su fase medusa pueden buscar condiciones idóneas para su sobrevivencia (Courtney y Seymour, 2013).

Las relaciones que se establecieron entre los eventos reproductivos y la temperatura fueron en forma de domo, lo cual refleja que la respuesta de la especie a la temperatura es como las ventanas ambientales propuestas para diferentes especies marinas (Cury y Roy, 1989). La teoría de la ventana ambiental óptima planteada por Cury y Roy (1989), establece que existen relaciones en forma de cúpula entre un proceso biológico poblacional (en el caso de la sardina del reclutamiento) y algunas variables ambientales, determinando que el proceso

biológico sea maximizado cuando los factores limitantes (variables ambientales) son intermedios; este lugar de la curva es denominado ventana ambiental óptima.

Los pólipos sometidos a 23 °C se aclimataron fácilmente a la temperatura y se reprodujeron asexualmente principalmente mediante la producción de éfiras (más constante), sin embargo, esto no interfirió con la formación de podocitos, tal como reporta Olguín-Jacobson (2016) los pólipos pueden producir un mayor número de eventos reproductivos y un mayor número de productos sexuales como éfiras y podocitos debido que el pólipo posee la energía necesaria para formar nuevas estructuras (Hernández-Tlapale, 2010).

Es importante mencionar que 23 °C fue el tratamiento en el que se desarrollaron en mayor medida los juveniles, sin embargo, el hecho de que no se exista un manual de manejo relacionado al cultivo y crecimiento de medusas de *S. meleagris* dificultó la capacidad de mantenerlas vivas por más tiempo y que se desarrollen. Si bien se les proporcionó alimento *ad libitum*, no fue suficiente para sus requerimientos energéticos. Esto muestra que en el proceso de crecimiento intervienen otras variables aparte de la temperatura y el alimento, mismas que no fueron controladas en el presente ensayo. Esto coincide con lo planteado por López-Martínez *et al.* (2020), quienes sugirieron que en el crecimiento individual de *S. meleagris* en el medio marino intervienen múltiples variables.

De acuerdo con los resultados de este estudio, el tratamiento de 27 °C se presenta como el óptimo para el desarrollo de los pólipos de *S. meleagris*. En esta temperatura se registraron todos los tipos de reproducción asexual reportados, simultáneamente, concordando con reportes de Hernández-Tlapale (2010) en la misma especie. Durante el segundo bioensayo no se encontraron tallas extraordinarias en los pólipos, sin embargo, en el primer experimental si se observó un incrementen la talla del pólipo después del día 30, lo cual concuerda con los hallazgos de Han y Uye (2010) quienes afirman que el crecimiento somático de los pólipos padres aumenta con el incremento en alimento y de

temperatura, mostrando una relación reciproca tanto en el crecimiento somático como en la producción de descendencia.

En el desarrollo de los juveniles se observó una alta mortalidad desde las éfiras y los resultados obtenidos no fueron concluyentes para estimar tasas de crecimiento más precisas en todos los tratamientos, así mismo, sufrieron malformaciones corporales tanto en campana como en el resto del cuerpo, presentando un nado acelerado. Esto ha sido ha sido ampliamente reportado cuando las condiciones alimenticias no son las propicias (Arai, 1996; Low, 1921).

En el tratamiento de 31 °C, aunque estudios previos han manejado esta temperatura como estresante para los pólipos y se ha sugerido que estos no sobrevivirían (Castelo-Bautista, 2012), en este estudio se observaron respuestas muy parecidas que las de los organismos expuestos a 27 °C, pero en menor medida; su aclimatización resulta más lenta, sin embargo, ocurre. Se presentó un alto número de podocitos y al mismo tiempo se produjeron éfiras, sin embargo, a partir de los podocitos se obtuvo una baja cantidad de pólipos hijos, lo que podría indicar que no es una temperatura óptima para desarrollarse y sobrevivir a largo plazo. En esta temperatura las reservas energéticas se utilizaron para poder sobrevivir durante el periodo de calentamiento, por medio de la elaboración de podocitos y de liberación de éfiras (Condon et al., 2001; Magnum et al., 1972). Cabe mencionar que las éfiras y juveniles que se desarrollaron en este tratamiento no sobrevivieron más de 4 semanas, con un comportamiento aletargado, lo cual coincide con los reportes de Carvalho-Saucedo (2009) quien menciona que las medusas en el medio natural comienzan a desaparecer cuando te temperatura asciende a 25 °C

Las éfiras desarrolladas en el tratamiento de 35 °C, además de sobrevivir menos de una semana, presentaron malformaciones en los lappets y un tamaño más pequeño. De acuerdo con el reporte de Wang *et al.* (2014) la temperatura regula la asignación de energía que incrementa la liberación de éfiras, las malformaciones presentadas en este tratamiento coinciden con lo reportado por Gómez-Salinas

(2017) que reporta un incremento en éfiras deformes de *S. meleagris* en un año con condiciones anómalamente calientes debido a la presencia de un evento El Niño muy fuerte. Estas malformaciones se presentan por el cambio en la asignación de energía hacía la reproducción y como resultado, da una longitud total menor para las éfiras (Ishii y Båmsted, 1988).

Desde 1996, Arai reportó que el desarrollo en éfiras es a menudo imperfecto y es común observar estructuras anormales, presumiblemente estas éfiras no sobrevivirán. De igual forma, se conoce que un solo estróbilo puede producir ambas, éfiras normales y anormales (Low, 1921), situación que se observó en los pólipos de *S. meleagris*.

Durante el experimental se observaron malformaciones en éfiras en todos los tratamientos de temperatura, Hernández-Tlaplale (2010) reporta una situación similar con pólipos de la misma especie, en donde menciona que las malformaciones son independientes de la temperatura, indicando que se asocian probablemente a otros factores del control interno del pólipo, en cambio Olguín-Jacobson (2016) reporta que, bajo oscilaciones térmicas existe una menor proporción de malformaciones, indicando que lo que podría causarlas es la exposición a una temperatura constante.

Estudios previos han confirmado que una de las primeras respuestas fisiológicas de los invertebrados marinos a los cambios de temperatura es de tipo conductual, lo que sugiere en el caso de la fase medusa, un desplazamiento de los organismos a lo largo y ancho de la columna de agua en búsqueda de la temperatura optima y en el caso de los pólipos al ser organismos sésiles que están limitados en su movimiento, la respuesta inmediata fue la estrobilación, produciendo organismos con movilidad, sin embargo, al mantenerse a la misma temperatura elevadas los organismos murieron.

En este estudio los pólipos de *S. meleagris* fueron capaces de aclimatarse a la mayoría de las temperaturas experimentales. A la fecha se reconoce que esta

especie en el Golfo de California se ha venido adaptando exitosamente a los cambios de temperatura en el mar que han sucedido en los últimos 10 años, presentando cambios en su abundancia (López Martínez *et al.*, 2017) y muestran la potencial capacidad de adaptarse al incremento en la temperatura del mar pronosticada para el Golfo de California por el modelo general de circulación atmosférica (MRI-AGCM) del IPCC (Mizuta *et al.* 2008) adaptado al Golfo de California, que pronostica elevaciones mayores a 2.5 °C en el agua para el 2099 (López Martínez y Herrera-Cervantes, 2017).

Cabe enfatizar que estos resultados son de experimentos de laboratorio, en los cuales los pólipos se exponen a cambios extremos, abruptos y crónicos, mientras que los cambios *in situ* (en el mar) generalmente son menos severos y por lo tanto más fáciles de tolerar (Lucas *et al.*, 2012). Por otra parte, es importante enfatizar que, en el medio marino, las variables que inducen el desarrollo de las especies son muchas (tipo y calidad de los alimentos, variables directrices y controladoras del metabolismo, entre otras) (Wang y Li, 2015), induciendo respuestas multifactoriales, además de que interactúan entre ellas generando condiciones difíciles de replicar en su totalidad en ambientes controlados (Klein *et al.*, 2017; López-Martínez *et al.* 2020; Quiñones *et al.*, 2015).

Finalmente, el acercamiento a estas respuestas metabólicas y reproductivas de los pólipos nos lleva a un mejor entendimiento de cómo reaccionan estos organismos a diferentes condiciones y cuáles son las respuestas que podemos esperar, extrapolando a condiciones ambientales. Es necesario ampliar esta investigación, incluyendo otras variables tales como el oxígeno, el pH, entre otros. De igual manera, es necesario hacer experimentales por un periodo más prolongado y sometiendo los pólipos a las temperaturas que se presentan en el medio ambiente, siguiendo la estacionalidad propia del Golfo de California para incrementar el conocimiento de la potencial respuesta de esta especie a factores ambientales estresantes.

9. CONCLUSIONES

En este estudio las respuestas de los pólipos sometidos a una temperatura de 23 °C señalan a esta temperatura como la óptima para la producción constante de éfiras con un menor costo energético y mayor sobrevivencia. En cuanto a las diversas formas de reproducción asexual, esta temperatura no mostró una reproducción asexual más abundante, pero si se generó un crecimiento semanal en podocitos, brotes laterales y pólipos hijos, lo cual coincide con el incremento en la producción de ATP en sus tejidos.

Así mismo, 23 °C se mostró como la temperatura óptima para el desarrollo de éfiras y el crecimiento a juveniles, presentando el mayor tamaño promedio de éfiras y un menor número de malformaciones, aunado a un crecimiento constante con una mejor respuesta de parte de los juveniles.

El tratamiento de 27 °C se mostró como la temperatura ideal para el crecimiento, desarrollo y reproducción asexual (producción de podocitos, pólipos hijos, brotes laterales y éfiras) de los pólipos de *S. meleagris*. Sin sufrir cambios significativos a nivel metabólico, los pólipos de este tratamiento incrementaron su tamaño corporal y poblacional debido a su capacidad de producir y acumular ATP para cubrir sus requerimientos energéticos y sintetizar proteínas. En esta condición los pólipos tienen la capacidad de adaptarse a esta temperatura después de 15 días de exposición constante, no obstante, la fase planctónica no muestra el mismo comportamiento. Si bien, presentan un nado acelerado con un rápido crecimiento, los requerimientos alimenticios y de oxígeno son muy elevados y al no cumplirlos llevan a la muerte a los juveniles, siendo una temperatura no óptima para el desarrollo de juveniles y adultos de medusa bola de cañón.

En el caso de temperaturas elevadas para las medusas como los 31 °C, los pólipos si logran aclimatarse después de 15 días de exposición constante, pues las tasas respiratorias bajan y durante ese proceso el pólipo es capaz de utilizar vías anaerobias. La respuesta reproductiva de estos pólipos es la liberación de

éfiras con el fin de mantener la sobrevivencia de la especie, sin embargo, si se mantiene constante a esa temperatura, cambia su estrategia reproductiva por la producción de pólipos hijos y en mayor medida de podocitos.

La temperatura de 35 °C se presenta como letal para los pólipos de *S. meleagris* con una respuesta inicial de un incremento en la tasa metabólica que disminuye debido a la disminución de tamaño por parte del y un aumento en la producción de ATP relacionado con un incremento en la concentración de lactato. La estrategia de sobrevivencia que utilizan es la liberación de éfiras generando un elevado gasto energético con el que posteriormente mueren.

Temperaturas "frías" (19 – 21 °C) no son óptimas para el desarrollo de pólipos, sin embargo, el crecimiento de juveniles de medusa se ve favorecido. Un incremento de un grado de 19 a 20 °C provoca el inicio del proceso de estrobilación en los pólipos de *S. meleagris.*

Basado en los resultados obtenidos en la presente investigación, la hipótesis planteada se acepta puesto que los pólipos de *S. meleagris* sobrevivieron ante las condiciones de elevación en la temperatura (exceptuando la temperatura letal), así mismo se observó un aumento en la tasa respiratoria como respuesta inmediata, y mediante el análisis a los metabolitos se observó la utilización de vías anaerobias para su sobrevivencia a corto plazo; finalmente se mostró una aclimatización a las temperaturas en las que se presentaron incrementos en la población mediante la reproducción asexual asegurando la sobrevivencia de la especie.

10. LITERATURA CITADA

Aljbour, S. M., F. A. Al-Horani, A. Kunzmann. 2018. Metabolic and oxidative stress responses of the jellyfish *Cassiopea* to pollution in the Gulf of Aqaba, Jordan. Mar. Pollut. Bull. 130:271-278.

Aljbour, S. M., M. Zimmer, A. Kunzmann. 2017. Cellular respiration, oxygen consumption, and trade-offs of the jellyfish *Cassiopea sp.* in response to temperature change. J. Sea Res. 128:92-97.

Álvarez-Tello, F. J., J. López-Martínez, D. Lluch-Cota. 2016. Trophic spectrum and feeding pattern of cannonball jellyfish *Stomolophus meleagris* (Agassiz, 1862) from central Gulf of California. J. Mar. Biol. Assoc. 96(6):1217-1227.

Álvarez-Tello, F. J., J. López-Martínez, J. Rodríguez-Romero. 2013. Primer registro de la asociación entre *Stomolophus meleagris* (Cnidaria: Scyphozoa: Rhizostomeae) y *Conchoderma cf virgatum* (Crustacea: Cirripedia: Thoracica) en el Golfo de California. Hidrobiológica. *23*(1):138-142.

Álvarez-Tello, J. 2007. La pesquería de la medusa bola de cañón (*Stomolophus meleagris*) en la región de Bahía de Kino-El Choyudo, Sonora, durante 2006. 2007. Tesis (Maestría en ciencias). Guaymas, Sonora. Instituto Tecnológico de Guaymas. 74 p.

Arai M.N. 2008. The potential importance of podocysts to the formation of scyphozoan blooms: a review. En: Pitt K.A., J.E. Purcell (ed.) Jellyfish Blooms: Causes, Consequences, and Recent Advances. Developments in Hydrobiology.Springer. Dordrecht. pp 241-246.

Arai, M. N. 1996. A functional biology of Scyphozoa. Springer Science & Business Media.

Arai, M. N. 2001. Pelagic coelenterates and eutrophication: a review. Hydrobiologia. 451(1-3):69-87.

Arslan, Y. E., T. S. Arslan, B. Derkus, E. Emregul, K. C. Emregul. 2017. Fabrication of human hair keratin/jellyfish collagen/eggshell-derived hydroxyapatite osteoinductive biocomposite scaffolds for bone tissue engineering: From waste to regenerative medicine products. Colloids Surf. B. 154:160-170.

Boero, F., L. Brotz, M. J. Gibbons, S. Piraino, S. Zampardi. 2016. Impacts and effects of ocean warming on jellyfish. Explaining Ocean Warming: Causes, scale, effects and consequences. IUCN. 213-237.

Bradford, M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Anal. Biochem. 72:248–254.

Brotz, L. 2016. Jellyfish fisheries of the world. (Postdoctorado) Vancouver. The university of British Columbia. 170p.

Brotz, L., A. Schiariti, J. López-Martínez, J. Álvarez-Tello, Y. H. P. Hsieh, R. P. Jones, E. Laaz. 2017. Jellyfish fisheries in the Americas: origin, state of the art, and perspectives on new fishing grounds. Rev. Fish. Biol. Fisher. 27(1):1-29.

Brotz, L., W. W. Cheung, K. Kleisner, E. Pakhomov, D. Pauly. 2012. Increasing jellyfish populations: trends in large marine ecosystems. Hydrobiologia. 690:3–20.

Brusca R.C., G.J. Brusca. 2003. Invertebrates. Sinauer Associates. 2. Massachusets. 936p.

Burrola-Sánchez M. S., J. López-Martínez, G. Padilla-Arredondo, D. Urias-Laborín, J. Padilla-Serrato. 2008. Influencia de los procesos costeros sobre la distribución de la medusa bola de cañón *Stomolophus meleagris* (Agassiz, 1860) en el Golfo de California. En: Lopez-Martinez, J. (ed.). VARIABILIDAD AMBIENTAL Y PESQUERÍAS DE MÉXICO. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca. México. pp 161-182.

Calder, D. R. 1982. Life history of the cannonball jellyfish, *Stomolophus meleagris* L. Agassiz, 1860 (Scyphozoa, Rhizostomida). Biol. Bull-US. 162(2):149-162.

Calder, D. R. 1983. Nematocysts of stages in the life cycle of *Stomolophus meleagris*, with keys to scyphistomae and ephyrae of some western Atlantic Scyphozoa. Can. J. Zool. 61(6):1185-1192.

Carvalho-Saucedo L. 2009. Biología reproductiva de la fase medusa de *Stomolophus meleagris* L. Agassiz 1862, en la Laguna Las Guásimas, Sonora México. Tesis (Doctorado en ciencias). La Paz, B.C.S. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 143 p.

Carvalho-Saucedo, L., J. López-Martínez, F. Garcia-Dominguez, C. Rodríguez-Jaramillo, J. Padilla-Serrato. 2011. Reproductive biology of the cannonball jellyfish *Stomolophus meleagris* in Las Guasimas Lagoon, Sonora, México. Hidrobiológica. 77-88.

Castelo-Bautista B.B. 2012. Efecto de la temperatura en el metabolismo respiratorio en la fase pólipo de la medusa bola de cañón *Stomolophus meleagris* L. Agassiz, 1890 (Scyphozoa, Rhizostomida). Tesis (Licenciatura). La Paz, B.C.S. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 49 p.

Chapman D. M. 1968. Structure, histochemistry and formation of the podocyst and cuticle of *Aurelia aurita*. J. Mar. Biolog. Assoc. U.K. 48(01):187-208.

Childress, J. J., B. A. Seibel. 1998. Life at stable low oxygen levels: adaptations of animals to oceanic oxygen minimum layers. J. exp. Biol. 201(8): 1223-1232.

Colin, S. P., P. Kremer. 2002. Population maintenance of the scyphozoan *Cyanea sp*. Settled planulae and the distribution of medusae in the Niantic River, Connecticut, USA. Estuaries. 25(1):70-75.

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*). Hydrobiologia. 451:89-95.

Condon, R. H., W. M. Graham, C. M. Duarte, K. A. Pit, C. H. Lucas, S. H. Haddock, C. E. Mills. 2012. Questioning the rise of gelatinous zooplankton in the world's oceans. BioScience. 62(2):160-169.

Courtney, R., J. Seymour. 2013. Seasonality in Polyps of a Tropical Cubozoan: *A latina nr mordens*. PLoS One. 8(7)e69369.

Cury, P., C. Roy. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46(4):670-680.

Daly, M., M. R. Brugler, P. Cartwright, A. G. Collins, M. N. Dawson, D. G. Fautin, S. L. Romano. 2007. The phylum Cnidaria: a review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus. Ecol. Evol. 1668:127–182.

Derkus, B., Y. E. Arslan, A. T. Bayrac, I. Kantarcioglu, K. C. Emregul, E. Emregul. 2016. Development of a novel aptasensor using jellyfish collagen as matrix and thrombin detection in blood samples obtained from patients with various neurodisease. Sensor Actuat B-Chem. 228:725-736.

Doyle, T. K., G. C. Hays, C. Harrod, J. D. Houghton. 2014. Ecological and societal benefits of jellyfish. En Pitt K., C. Lucas (eds.) Jellyfish blooms. Springer. Dordrecht. pp 105-127.

Farach-Espinoza E. B. 2018. Dinámica poblacional de la medusa *Stomolophus meleagris* (L. Agassiz 1862) en el sur del litoral del estado de Sonora, México. Tesis (Maestría en ciencias). Ciudad de México. Universidad Nacional Autónoma de México. 101 pp.

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. Bio. Ecol. 222(1-2):79-91.

Fuchs, B., W. Wang, S. Graspeuntner, Y. Li, S. Insua, E. M. Herbst, P. Dirksen, A. M. Böhm, G. Hemmrich, F. Sommer, T. Domazet-Lošo, U. C. Klostermeier, F. Anton-Erxleben, P. Rosenstiel, T. Bosch, K. Khalturin. 2014. Regulation of Polypto-Jellyfish Transition in *Aurelia aurita*. Curr. Biol. 24(3):263-273.

Gagnon, M. M., D. Holdway. 1998. MFO induction in Atlantic salmon (*Salmo salar*) during and after exposure to Bass Strait crude oil. Australas. J. Environ. Manag. 4:29-35.
Gambill, M., M. A. Peck. 2014. Respiration rates of the polyps of four jellyfish species: Potential thermal triggers and limits. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 459:17-22.

Garrido A., A. Sánchez, F. Félix. 2007. Importancia de la Scyphomedusa bola de cañón *Stomolophus meleagris*, en el estado de Tabasco. Kuxulkab. 13:27–30.

Girón-Nava, A., C. López-Sagástegui, O. Aburto-Oropeza. 2015. On the conditions of the 2012 cannonball jellyfish (*Stomolophus meleagris*) bloom in Golfo de Santa Clara: a fishery opportunity? Fish. Manag. Ecol. 22(3):261-264.

Gómez-Salinas L. C. 2017. Dinámica poblacional de la medusa *S. meleagris* (L. Agassiz, 1862) durante el evento el niño 2015-2016 en la Laguna Las Guásimas, Sonora, México. Tesis (Maestría en ciencias). Ciudad de México. Universidad Nacional Autónoma de México. 63 p.

Gong, A. 2001. Allocation to clonal replication in a Scyphozoan (*Aurelia*). PhD thesis. University of California. California.

González-Valdovinos, M., L. Ocampo, D. Tovar-Ramírez. 2019. Evaluation of digestive capacity in the polyp, ephyrae, and medusae stages of the cannonball jellyfish *Stomolophus meleagris*. Hydrobiologia. 828(1):259-269.

Gracey, A. Y., M. L. Chaney, J. P. Boomhower, W. R. Tyburczy, K. Connor, G. N. Somero. 2008. Rhythms of gene expression in a fluctuating intertidal environment. Curr Biol. (18):1501-1507.

Graham, W. M., F. Pagès, W. M. Hamner. 2001. A physical context for gelatinous zooplankton aggregations: a review. Hydrobiologia. 451:199–212.

Graham, W. M., S. Gelcich, K. L. Robinson, C. M. Duarte, L. Brotz, J. E. Purcell, K. A. Pitt. 2014. Linking human well-being and jellyfish: ecosystem services, impacts, and societal responses. Front. Ecol. Environ. 12(9):515-523.

Han, C. H., S. I. Uye. 2010. Combined effects of food supply and temperature on asexual reproduction and somatic growth of polyps of the common jellyfish *Aurelia aurita* sl. J. Plankton Res. 5(3):98-105.

Hazel, J. R., C. L. Prosser. 1974. Molecular mechanisms of temperature compensation in poikilotherms. Physiol. Rev. 54(3):620-677.

Henrry, L. V., J. J. Torres. 2013. Metabolism of an Antarctic solitary coral, *Flabellum impensum*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 449:17-21.

Hernández L., L. A. Arreola. 2007. Estructura de tallas y crecimiento de los cangrejos *Callinectes arcuatus* y *C. bellicosus* (Decapoda: Portunidae) en la Laguna Costera Las Guásimas, México. Rev. Biol. Trop. 55(1): 225-233.

Hernández-Tlapale C. 2010. Efecto de la temperatura en la reproducción asexual de la fase pólipo en la medusa bola de cañón *Stomolophus meleagris* Agassiz,

1862 (Schyphozoa, Rhizostomeae) en condiciones controladas. Tesis (Licenciatura). Universidad del mar. Puerto Ángel, Oaxaca, México. 55 p.

Herreid, C. F. 1980. Hypoxia in invertebrates. Comp. Biochem. Phys. A. 67(3):311-320.

Hoar, W. S. 1988. 4 The physiology of smolting Salmonids. En: W. S. Hoar, D. J. Randall (ed.). Fish physiology. Academic. Press. pp 275-343.

Hochachka, P. W., G. N. Somero. 2002. *Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution*. Oxford University Press. USA. 480p.

Höhn, D. P., C. H. Lucas, S. Thatje. 2017. Respiratory response to temperature of three populations of *Aurelia aurita* polyps in northern Europe. PLoS ONE. 12(5): e0177913.

Hoyer, B., A. Bernhardt, A. Lode, S. Heinemann, J. Sewing, M. Klinger, M. Gelinsky. 2014. Jellyfish collagen scaffolds for cartilage tissue engineering. Acta Biomater. 10(2):883-892.

Hsieh, Y. P., F. M. Leong, J. Rudloe. 2001. Jellyfish as food. Springe. 11-17.

Ikeda, H., K. Ohtsu, S. I. Uye. 2011. Fine structure, histochemistry, and morphogenesis during excystment of the podocysts of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa, Rhizostomeae). Biol. Bull. 221(3):248-260.

Ishii, H., U. Båmstedt. 1998. Food regulation of growth and maturation in a natural population of *Aurelia aurita* (L.). J. Plankton. Res. 20(5):805-816.

Jackson, J. B. M. X. Kirby, W. H. Berger, K. A. Bjorndal, L. W. Botsford, B. J. Bourque, T. P. Hughes. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. Science. 293(5530):629–638.

Klein G. S., K. A. Pitt, A. R. Carroll. 2017. Pre-exposure to simoltaneous, but not individual, climate change stressors limits acclimation capacity of *Irukandji* jellyfish polyps to predicted climate scenarios. Springer. 36:987-1000.

Kooijman, B. 2000. Dynamic energy budget theory for metabolic organisation. Cambridge University Press. New York. 426p.

Larson, R. J. 1987. Trophic ecology of planktonic gelatinous predators in Saanich Inlet, British Columbia: diets and prey selection. J. Plankton Res. 9(1):811-820.

Larson, R. J. 1991. Diet, prey selection and daily ration of Stomolophus meleagris, a filter feeding Scyphomedusa from the NE Gulf of Mexico. Estuar. Coast. Mar. Sci. 32:511-525.

Leone, A., R. M. Lecci, M. Durante, F. Meli, S. Piraino. 2015. The bright side of gelatinous blooms: Nutraceutical value and antioxidant properties of three Mediterranean jellyfish (Scyphozoa). Mar. Drugs. 13(8):4654-4681.

Lin, A. L., P. L. Zubkoff. 1973. Malate dehydrogenase and tetrazolium oxidase of scyphistomae of *Aurelia aurita, Chrysaora quinquecirrha,* and *Cyanea capillata* (Scyphozoa: Semaeostomeae). Helgol. Meeresunters. 25(2-3):206-213.

Liu, W. C., W. T. Lo, J. E. Purcell, H. H. Chang. 2008. Effects of temperature and light intensity on asexual reproduction of the scyphozoan, *Aurelia aurita* (L.) in Taiwan. In Jellyfish Blooms: Causes, Consequences, and Recent Advances. Springer, Dordrecht. 247-258 pp.

López-Martínez J., J. Álvarez-Tello, M. Navarro-Fernández, M. A. Cisneros-Mata, M. Ross-Guerrero, C. Soto-Murillo, E. A. Arzola-Sotelo. 2018a. La medusa en México: importancia socioeconómica y su futuro en la acuicultura. Panorama acuícola. (23):56-61.

López-Martínez J., J. Rodríguez-Romero. 2008. Primer registro de la asociación del jurelillo negro *Hemicaranx zelites Gilbert (Pisces*: Carangidae) con la medusa bala de cañón *Somolophus meleagris* Agassiz (Scyphozoa: Rhizostomatidae) en Bahía de Kino, Golfo de California. Hidrobiológica. 18(2):161-164.

López-Martínez, J. 2008. La Variabilidad Ambiental y las Pesquerías de México. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca.

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

López-Martínez, J. J. Álvarez-Tello. 2013. The jellyfish fishery in Mexico. Agric. Sci. 6A(4):56-61.

López-Martínez, J. y Herrera-Cervantes, H. 2017. Cambio climático y la población de la medusa *Stomolophus meleagris*. Impacto en la estructura y funcionamiento del ecosistema marino y en las pesquerías del Golfo de California. SEMARNAT-2014-1-249458. Reporte de resultados. Mesa 2: Cambio Climático. 1er. Encuentro Técnico Científico del Fondo Sectorial de Investigación Ambiental. CONACYT

López-Martínez, J., E. A. Arzola-Sotelo, M. O. Nevárez-Martínez, F. J. Álvarez-Tello, E. Morales-Bojórquez. 2020. Modeling growth on the cannonball jellyfish *Stomolophus meleagris* based on a multi-model inference approach. Hydrobiologia. 1-24.

López-Martínez, J., J. Álvarez-Tello, E. Arzola-Sotelo, E. Herrera-Valdivia, E. Morales-Azpeitia, H. Herrera-Cervantes, M. Nevárez-Martínez, J. Padilla-Serrato, R. García-Morales, J. Valdez-Holguín. 2017. El cambio climático y la población de medusa *Stomolophus meleagris* en el Golfo de California. *Fondo Sectorial de Investigación Ambiental Semarnat-Conacyt*, 105.

López-Martínez, J., M. Porchas-Quijada, F. Álvarez-Tello, M. A. Porchas-Cornejo. 2018b. Association of the whale shark *Rhincodon typus* with the cannonball jellyfish *Stomolophus meleagris*. J. Fish Biol. 93(2):401-404.

López-Martínez, J., R. Morales-Azpeitia, G. Padilla-Arredondo, E. Herrera-Valdivia, C. Rodríguez, E. Alcántara-Razo. 2006. Estimaciones de abundancia de la medusa "bola de cañón" (*Stomolophus meleagris*) al sur de Sonora para el establecimiento de una pesquería sustentable. Informe final de actividades. Guaymas, Sonora, México. 63-66 pp.

López-Martínez, J., R. Morales-Azpeitia, J. Padilla-Serrato, E. Alcantara-Razo, E. Herrera-Valdivia, C. Rodríguez, R. Torres-Jimenez. 2005. Estimaciones de abundancia de la medusa «bola de cañón» (*Stomolophus meleagris*) al sur de Sonora para el establecimiento de una pesquería sustentable. Guaymas, Sonora, México.

Low, J.W. 1921. Variation in ephyra of *Aurelia aurita*. P. ROY. SOC. EDINB. 20-235.

Lucas, C. H. 2001. Reproduction and life history strategies of the common jellyfish, *Aurelia aurita*, in relation to its ambient environment. In Jellyfish Blooms: Ecological and Societal Importance. Springer, Dordrecht. 229-246 pp.

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)133-196.

Luna-Vázquez L. I. 2011. Tolerancia de los pólipos de la medusa bola de cañón (*Stomolophus meleagris*) a condiciones de hipoxia, amonio, y cadmio. Tesis (Licenciatura). Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz B.C.S. 54 p.

Magnum C. P., M. J. Oakes, J. M. Shick. 1972. Rate temperature responses in scyphozoan medusae and polyps. Mar. Biol. 15:298-303.

Mendoza-Islas H. M. 2015. Efecto de la luz en la reproducción de la fase pólipo de la medusa bola de cañón (*Stomolophus meleagris*). Tesis (Licenciatura). La Paz, B.C.S. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 37 p.

Mills, C. E. 1995. Medusae, siphonophores, and ctenophores as planktivorous predators in changing global ecosystems. Ices. J. Mar. Sci. 52(3-4):575-581.

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

Mizuta, R. 2008. Estimation of the future distribution of sea surface temperature and sea ice using the CMIP3 multi-model ensemble mean. Meteorological Research Institute. Japan. 28p.

Möller, L. F., H. U. Risgard. 2007. Respiration in the scyphozoan jellyfish *Aurelia aurita* and two hydromedusae (*Sarsia tubulosa* and *Aequorea vitrina*): effect of size, temperature and growth. Mar. Ecol. Prog. Ser. 330:149-154.

Nelson, D., M. Cox. 2009. Fosforilación oxidativa y fotofosforilación. En: Nelson, D. M. Cox (ed.). Lehninger Principios de Bioquímica. Omega.5. Barcelona. pp707-772.

Nevárez-López, C. A., A. Sánchez-Paz, J. López-Martínez, R. Llera-Herrera, A. Muhlia-Almazán. 2020. Metabolic response of the cannonball jellyfish *Stomolophus meleagris* upon short-term exposure to thermal stress. J of Sea Res. 166:101959.

Olguín Jacobson C. 2016. Efecto de temperaturas oscilantes en la fisiología de pólipos de medusa *Stomolophus meleagris* (Rhizostomeae: Stomolophidae). Tesis (Maestría en Ciencias). La Paz, B.C.S. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 66 p.

Omori, M, E. Nakano. 2001. Jellyfish fisheries in southeast Asia. Hydrobiologia. 45(1-3):19-26.

Opdal, A. F., R. D. Brodeur, K. Cieciel, G. M. Daskalov, V. Mihneva, J. J. Ruzicka, D. L. Aksnes. 2019. Unclear associations between small pelagic fish and jellyfish in several major marine ecosystems. Sci. Rep. 9(1):1-12.

Padilla-Serrato J. 2011. Papel ecológico de la medusa bola de cañón (*Stomolophus meleagris*, Agassiz, 1862) en la Laguna Costera de Las Guásimas Sonora, México. Tesis (Maestría en ciencias). Guaymas, Sonora. Instituto Tecnológico de Guaymas. 85 p.

Pauly, D., W. Graham, S. Libralato, L. Morissette, M. D. Palomares. 2008. Jellyfish in ecosystems, online databases, and ecosystem models. Hydrobiologia. 616:67–85.

Pérez-Burgos J. L. 2017. Aspectos Poblacionales de la medusa bola de cañón (*Stomolophus meleagris*) fase medusa en el centro-norte del litoral de Sonora. Tesis (Licenciatura). Hermosillo, Sonora. Universidad de Sonora. 64 p.

Pörtner, H. 2008. Ecosystem effects of ocean acidification in times of ocean warming: a physiologist's view. Mar Ecol Prog Ser. 373:203–217.

Purcell, J. 2004. Class Scyphozoa. En: Hutchins M., D.A. Thoney, N. Schalager (eds.). Grzimek's Animal Life Encyclopedia. Gale Group. 2. 153-168pp.

Purcell, J. E. 2005. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. J. Mar. Biolog. Assoc. 85(3):461.

Purcell, J. E., R. R. Hopcroft, K. N. Kosobokova, T. E. Whitledge. 2010. Distribution, abundance, and predation effects of epipelagic ctenophores and jellyfish in the western Arctic Ocean. Deep Sea Res. Part II. 57(1-2):127-135.

Purcell, J. E., U. Shin-ichi; L. Wen-Tseng. 2007. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. Mar. Ecol. Prog. Ser. (350):153-174.

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

Randall, D. J., W. W. Burggren, K. French, R. Eckert. 1998. Eckert fisiología animal: mecanismos y adaptaciones. McGraw Hill/Interamericana de España. Cuarta edición. Madrid. 790p.

Reza, M., L. Ocampo, L. Campos-Dávila. 2018. Association of three Carangidae juvenile fishes with cannonball jellyfish *Stomolophus meleagris* in Bahía de La Paz, Gulf of California. Rev. Biol. Mar. Oceanogr. 53(3):387-39.

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

Rountree, R. A. 1983. The ecology of *Stomolophus meleagris*, the cannon ball jellyfish, and its symbionts, with special emphasis on behavior. *Unpublished manuscript. Wilmington, NC, University of North Carolina*.

Russell, F. S. 1970. The medusae of the British Isles II. Pelagic Scyphozoa with a supplement to the first volumen on Hydromedusae. Cambridge University Press. London. 283p.

Sastre-Velázquez, D. 2020. Respuesta del metabolismo energético de la medusa bola de cañón *Stomolophus meleagris* frente a variaciones en la temperatura. Tesis (Maestría). Hermosillo, Sonora. Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C. 79 p.

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

Shick, J. M. 1991. A functional biology of sea anemones. Springer Science & Business Media.Orono USA. 395p.

Silva, T. H., J. Moreira-Silva, A. L. Marqués, A. Domingues, Y. Bayon, R. L. Reis. 2014. Marine origin collagens and its potential applications. Mar. Drugs. 12(12):5881-5901.

Sokolova, I. M., M. Frederich, R. Bagwe, G. Lannig, A. A. Sukhotin. 2012. Energy homeostasis as an integrative tool for assessing limits of environmental stress tolerance in aquatic invertebrates. Mar. Environ. Res. 79:1-15.

Straehler-Pohl, I., C. L. Widmer, A. C. Morandini. 2011. Characterizations of juvenile stages of some semaeostome Scyphozoa (Cnidaria), with recognition of a new family (Phacellophoridae). Zootaxa. 2741(1):1-37.

Sukhoputova, A. V., Y. A. Kraus, A. O. Kirillova, A. V. Markov. 2019. Differentiation of the Oral–Aboral Axis and Body Parts during Life Cycle Transitions in Scyphozoa. Biol. Bull. Rev. 9(5):412-431.

Tello, D., E. Balsa, B. Acosta-Iborra, E. Fuertes-Yebra, A. Elorza, Á. Ordóñez, A. Martínez-Ruiz. 2011. Induction of the mitochondrial NDUFA4L2 protein by HIF-1α decreases oxygen consumption by inhibiting Complex I activity. Cell metab. 14(6):768-779.

Thein, H., H. Ikeda, S. I. Uye. 2012. The potential role of podocysts in perpetuation of the common jellyfish *Aurelia aurita* sl (Cnidaria: Scyphozoa) in anthropogenically perturbed coastal waters. Purcell J., H. Mianzan, J.R. Frost (ed.). Jellyfish Blooms IV. Developments in Hydrobiology.Springer. Dordrecht. pp 157-167.

Thuesen, E. V., J. J. Childress. 1994. Oxygen consumption rates and metabolic enzyme activities of oceanic California medusae in relation to body size and habitat depth. Biol Bull. US. 187(1):84-98.

Thuesen, E. V., K. D. McCullough, J. J. Childress. 2005. Metabolic enzyme activities in swimming muscle of medusae: is the scaling of glycolytic activity related to oxygen availability? J. Mar. Biolog. Assoc. U.K. 85(3):603-611.

Treible, L. M., R. H. Condon. 2019. Temperature-driven asexual reproduction and strobilation in three scyphozoan jellyfish polyps. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 520:151204.

Urias-Padilla K.V. 2018. Análisis de la fase éfira de la medusa bola de cañón *Stomolophus meleagris* (Agassiz, 1862) en la laguna costera Las Guásimas, durante 2016-2017. Tesis (Licenciatura). Guaymas, Sonora. Tecnológico Nacional de México. 38 p.

Van Handel, E., 1965. Estimation of glycogen in small amounts of tissue. Anal. Biochem. 11, 256–265.

Wang, N., C. Li, Y. Liang, Y. Shi, J. Lu. 2015. Prey concentration and temperature effect on budding and strobilation of *Aurelia sp.* 1 polyps. Hydrobiologia, 754(1):125-134.

Wang, N., C. Li. 2014. The effect of temperature and food supply on the growth and ontogeny of Aurelia sp. 1 ephyrae. Hydrobiologia. 754:157–167.

Zieggler, L., M. J. Gibbons. 2018. Environmental responses of jellyfish polyps as drivers of medusa populations off the coast of Namibia. Afr. J. Mar. Sci. 40(3):323-329.

11. ANEXO

Recomendaciones

- Repetir el bioensayo para cuantificar metabolitos secundarios con un mayor número de pólipos y así obtener una muestra homogeneizada más concentrada.
- Experimentar con un rango de temperatura más amplio que incluyan temperaturas frías (11, 15 y 19 °C) para ampliar el conocimiento en las ventanas de tolerancia térmica en pólipos de S. meleagris.
- Ampliar el periodo en el desarrollo de juveniles con una optimización en las tinas, agregar mayores volúmenes de agua, recambios de aguay una mayor disponibilidad alimenticia para evitar el sesgo en el estudio de juveniles de medusa.
- Incluir variables como la evaluación de pH, oxígeno disuelto, salinidad, disponibilidad alimenticia para conocer una respuesta que se asemeje al medio natural.