



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

**EFFECTO DE LA TEMPERATURA SOBRE PROCESOS
FISIOLÓGICOS EN PÓLIPOS DE LA MEDUSA LUNA *Aurelia*
sp.**

T E S I S

Que para obtener el grado de

Maestra en Ciencias

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

P r e s e n t a

Estefani Itzel Nevarez Galván

La Paz, Baja California Sur, septiembre de 2023.

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 10:30 horas del día 29 del Mes de agosto del 2023, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

“EFECTO DE LA TEMPERATURA SOBRE PROCESOS FISIOLÓGICOS EN PÓLIPOS DE LA MEDUSA LUNA *Aurelia* sp.”

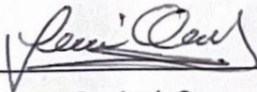
Presentada por el alumno:

Estefani Itzel Nevarez Galván

Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN BIOLOGÍA MARINA

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

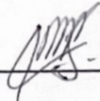
LA COMISIÓN REVISORA



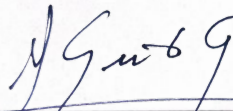
Dra. Lucía Ocampo Victoria
Director de Tesis



Dra. Liliana Carvalho Saucedo
Co-Tutor



M.C. Mónica Aurora Reza Sánchez
Co-Tutor



Dra. Alejandra Nieto Garibay,
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos.

La Paz, Baja California Sur, a 29 de agosto de 2023.

Los miembros del comité de tesis del (la) estudiante Estefani Itzel Nevarez Galván del Programa de Maestría en Ciencias del Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales, revisamos el contenido de la tesis y otorgamos el Vo. Bo. dado que la tesis no representa un plagio de otro documento como lo muestra el reporte de similitud realizado:

- Herramienta antiplagio:
-iThenticate
- Filtros utilizados:
-Citas y bibliografía excluidas
- Porcentaje de similitud:
-10% (captura de pantalla)




Dra. Lucía Ocampo Victoria
Director de Tesis



Dra. Liliانا Carvalho Saucedo
Co-Tutor



M.C. Mónica Aurora Reza Sanchez
Co-Tutor

Conformación de Comités

Comité Tutorial

Dra. Lucía Ocampo Victoria
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Directora de Tesis

Dra. Liliana Carvalho Saucedo
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Co-Tutora de Tesis

M.C. Mónica Aurora Reza Sánchez
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Co-Tutora de Tesis

Comité Revisor de Tesis

Dra. Lucía Ocampo Victoria
Dra. Liliana Carvalho Saucedo
M.C. Mónica Aurora Reza Sánchez

Jurado de Examen

Dra. Lucía Ocampo Victoria
Dra. Liliana Carvalho Saucedo
M.C. Mónica Aurora Reza Sánchez

Suplente

Dra. Laurence Stephanie Mercier

Resumen

La temperatura es un factor determinante en los procesos fisiológicos de los organismos acuáticos. En el caso de la medusa Luna que se encuentra en una amplia variedad de hábitats con condiciones ambientales distintas poco se sabe cómo afecta la temperatura en la reproducción y los procesos fisiológicos de la fase pólipo, encargado de producir las medusas. El objetivo del trabajo fue establecer el efecto de tres temperaturas, de templadas a cálidas, en la reproducción y los procesos fisiológicos de los pólipos de la medusa Luna, *Aurelia* sp. que se encuentra en Bahía de La Paz, B.C.S. Se realizó un primer experimento que evaluó el efecto combinado de tres temperaturas (20, 25 y 30 °C) y tres concentraciones de alimento (10, 20 y 30 nauplios de *Artemia franciscana*) en la tasa de ingestión de alimento. En un segundo experimento se colocaron pólipos a las tres temperaturas durante 29 días y fueron alimentados con 30 nauplios dos veces a la semana. Se registró la supervivencia, el desempeño reproductivo (número de pólipos hijos y éfiras liberadas) y el consumo de alimento. En un tercer experimento se midió la tasa respiratoria rutinaria y postalimentaria a las tres temperaturas. La supervivencia fue del 100 % a 20 y 30 °C mientras que a 25 °C bajó al 80 %. Se encontraron diferencias significativas entre la cantidad de pólipos hijo y éfiras liberadas con respecto a la temperatura con una mayor producción a 25 °C, temperatura donde se obtuvo el mejor desempeño reproductivo considerando la cantidad de éfiras viables. No hubo producción de éfiras a la temperatura más baja y la mayoría de las éfiras obtenidas a 30 °C (77 %) presentaron algún tipo de deformación. La ingesta de alimento más alta se dio a 25 °C y la menor a 30 °C. Se encontró un efecto significativo de la temperatura en el metabolismo rutinario y postalimentario que se ajustaron a un modelo exponencial. El metabolismo postalimentario fue significativamente mayor a 30 °C en comparación al metabolismo rutinario, pero no se encontraron diferencias significativas en el metabolismo a 20 y 25 °C. Estos resultados muestran un efecto de la temperatura sobre los procesos fisiológicos de los pólipos de *Aurelia* sp. de la Bahía de La Paz y se concluyó que a 25 °C se presentan los mejores resultados en términos del desempeño reproductivo y fisiológico de los pólipos de *Aurelia* sp.

Palabras clave: metabolismo respiratorio, desempeño reproductivo del pólipo, estrobilación, brote, concentración de alimento.

ORCID: <https://orcid.org/0009-0006-7221-7745>

Vo.Bo.



Dra. Lucía Ocampo Victoria
Director de Tesis

Summary

Temperature is the major factor influencing the physiology of aquatic organisms. Moon jellyfish is found worldwide in variable environments though there is little information on how temperature influences the physiology and the reproduction of the polyp stage, from which medusae are recruited. The objective of this work was to study how temperature affects the reproduction and the physiological processes of *Aurelia* sp polyps from Bahía de La Paz, B.C.S. Mexico. Three temperatures considering from template to warmer conditions were selected (20, 25 y 30 °C). A first experiment measured a combination of three food concentrations (10, 20 y 30 nauplius of *Artemia franciscana*) at the three temperature levels to identify the effect on feeding rate. In a second experiment polyps were individually exposed during 29 days at the three temperatures, they were fed twice/week with 30 nauplius for 2 h and then water was exchanged. Observations were recorded with a digital camera and survival, reproductive performance (#buds and #ephyrae), and food ingestion was registered. A third experiment evaluate routine and postprandial respiratory metabolism at the three temperatures. Results showed survival was 100 % at 20 and 30 °C and decrease to 80 % at 25 °C. Temperature has a significant effect on buds and ephyra produced with the highest value found at 25 °C, temperature at which the reproductive performance was maximized when considering viable ephyra. At the lowest temperature polyps did not strobilae and at the highest temperature 77 % of the ephyra had malformations. Food consumption was highest at 25 °C and significantly lower at 30 °C. Respiratory metabolism was adjusted to an exponential model and was significantly affected by temperature. Postprandial metabolism was significantly higher at 30 °C and doubled routine metabolism, in contrast to no differences found at 20 and 25 °C between routine and postprandial metabolism. These results showed a significant effect of temperature in the physiological processes and the reproduction of *Aurelia* sp. polyps from Bahía de La Paz concluding that the best performance was obtained at 25 °C.

Keywords: respiration metabolism, polyp reproductive performance, strobilation, bud, feed concentration.

ORCID: <https://orcid.org/0009-0006-7221-7745>

Vo.Bo.



Dra. Lucía Ocampo Victoria
Director de Tesis

Dedicatoria

A aquellos que desde mis primeros pasos han estado conmigo en cada momento y que su confianza en mí no ha flaqueado: mi familia; para aquellos que he encontrado en el transcurso que llevo de vida y han decidido permanecer conmigo: mis amigos; y para esa niña que nunca ha dejado de soñar, que sabe que lo que verdaderamente vale la pena cuesta y que aun así siempre decide arriesgarse: yo.

Agradecimientos

Quiero agradecer al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. y a la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos, por acogerme en sus instalaciones y brindarme la oportunidad de seguir mi formación como profesionista en el programa de Maestría en Ciencias del Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales, y al CONAHCYT por la beca otorgada número 1143051.

A mi Comité, mi Directora la Dra. Lucía Ocampo Victoria gracias por ser mi guía, por apoyarme, por ser tan paciente conmigo y sobre todo por hacerme sentir que puedo lograr lo que me proponga, aún si tropiezo en el camino. A mis Co-Tutoras, la Dra. Liliana Carvalho Saucedo gracias por todo el apoyo brindado en las reuniones y el tiempo que le dedicó a las correcciones de este trabajo, no sabe lo mucho que me ha enseñado en el camino y espero poder aprender mucho más de usted; a la M.C. Mónica Aurora Reza Sánchez gracias por siempre estar, por tus consejos, tu guía, por escucharme en mis momentos de frustración y por seguir soportándome.

A Jorge Angulo Calvillo, del área de Buceo y Embarcaciones, quien fue el que trajo de campo a las medusas que dieron paso a la obtención de los pólipos para la realización de este trabajo. A Guillermo García Cortés, Jorge Cobos Anaya y Alfonso Casillas Álvarez del Taller de Maquinados, por su apoyo en la elaboración de los minirespirómetros. A Rene Octavio Gaxiola Márquez y Efraín Castillejos Pastrana, del Taller de Ingeniería Electromecánica, por la revisión inmediata de los equipos utilizados.

A mis profesores de la Maestría por darme herramientas para convertirme en una mejor bióloga marina.

A mis amigos por ser mi segundo gran pilar; por sus consejos y apoyo; y por las risas y lágrimas compartidas, son los mejores.

A mi familia, por nunca dejarme sola, porque cuando estoy a punto de rendirme siempre logran levantarme el ánimo y demostrarme día a día todo su amor. Y como mención especial, gracias a mi primo Gerardo Galván Martínez el responsable de que mi sueño de ser bióloga marina no se frustrara.

Contenido

Resumen	i
Summary	ii
Dedicatoria.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Contenido.....	v
Lista de figuras	vii
Glosario	ix
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Características de las escifomedusas.....	1
1.2 Efecto de la temperatura en las medusas	2
2. ANTECEDENTES	6
2.1 Biología, morfología y ciclo de vida de <i>Aurelia</i> sp.	6
2.2 Factores abióticos que afectan la fisiología de <i>Aurelia</i> sp.....	8
3. JUSTIFICACIÓN	12
4. HIPÓTESIS.....	13
4.1 Científica	13
4.2 Estadística	13
5. OBJETIVOS.....	14
5.1 Objetivo general.....	14
5.2 Objetivos particulares	14
6. MATERIAL Y MÉTODOS	15
6.1 Obtención de los reproductores.....	15
6.2 Diseño experimental.....	16
6.3 Concentración de alimento.....	16
6.4 Supervivencia y estrategias reproductivas	17
6.4.1 Tasa de ingesta de alimento.....	19
6.5 Tasa metabólica	19
6.6 Pruebas estadísticas.....	22
7. RESULTADOS	23
7.1 Concentración de alimento.....	23
7.2 Supervivencia y estrategias reproductivas	23
7.2.1 Supervivencia.....	23
7.2.2 Dinámica de producción de pólipos hijos y éfiras; producción de estróbilas y desempeño reproductivo	26
7.2.3 Tasa de ingesta de alimento.....	31
7.3 Tasa metabólica	33
8. DISCUSIÓN	36
8.1 Concentración de alimento.....	36
8.2 Supervivencia y estrategias reproductivas	37
8.2.1 Supervivencia.....	37
8.2.2 Dinámica de producción de pólipos hijos y éfiras; producción de estróbilas y desempeño reproductivo	38
8.2.3 Tasa de ingesta de alimento.....	41

8.3 Tasa metabólica	41
9. CONCLUSIONES	43
9.1 Recomendaciones	43
10. LITERATURA CITADA	44

Lista de figuras

Figura 1. Ciclo de vida <i>Aurelia</i> sp. I) Fase sexual y asexual: a) medusa pelágica dioica; b) larva plánula; c) metamorfosis a pólipo; d) gemación; e) estróbila; f) liberación de éfiras; g) éfira; h) medusa juvenil (Imagen tomada y editada de Gröndahl, 1988). II) Fisión longitudinal (flecha roja); III) podocistos (flechas azules- imagen 1 tomada por Mónica Reza, 2019).	7
Figura 2. Mapa del sitio de recolecta de los reproductores de la medusa Luna <i>Aurelia</i> sp. Zona San Juan de La Costa, B.C.S., México (óvalo amarillo).	15
Figura 3. Esquema de la metodología empleada para la obtención de la concentración de alimento suministrado en los experimentos de supervivencia y estrategias reproductivas. Nauplio de <i>Artemia franciscana</i> ; T° = temperatura.	17
Figura 4. Sistema del diseño experimental. a) Esquema del baño maría; b) viales de 25 mL sin tapa donde fueron colocados los pólipos individualmente.	18
Figura 5. Esquema de la metodología para el experimento de reproducción y supervivencia en pólipos de <i>Aurelia</i> sp. a 3 diferentes temperaturas.	19
Figura 6. Sistema de medición del consumo de oxígeno. a) eppendorf de 2 mL utilizado como minirespirómetro; b) electrodo (flecha amarilla) colocado dentro del eppendorf; c) baño maría con las temperaturas de exposición; flecha roja: micro-oxímetro óptico (display).	20
Figura 7. Esquema de la metodología utilizada para la realización del experimento del consumo de oxígeno rutinario y postalimentario en pólipos de <i>Aurelia</i> sp.	21
Figura 8. Cantidad de alimento consumido con respecto a tres concentraciones (10, 20 y 30 <i>Artemia franciscana</i> por pólipo) y temperatura de exposición (20, 25 y 30 °C).	23
Figura 9. Porcentaje (%) de supervivencia de pólipos de <i>Aurelia</i> sp. por temperatura de exposición (20°C, 25°C y 30 °C).	24
Figura 10. Secuencia de los cambios anatómicos observados en pólipos (días 1, 8, 19 y 29 de izquierda a derecha). a) pólipo expuesto a 20 °C (flecha verde. Tentáculos contraídos; flecha amarilla: cuerpo deforme; flecha azul punteada: pie reducido); b) pólipo expuesto a 25 °C; c) pólipo expuesto a 30 °C (todas las fotografías fueron tomadas a 2x).	25
Figura 11. Dinámica de reproducción asexual por temperatura de exposición (20, 25 y 30 °C) durante 29 días. a) producción de pólipos hijos; b) producción de éfiras.	26
Figura 12. Acumulado de eventos de estrobilación (a), y de producción de éfiras (b) por día, con respecto a las temperaturas de exposición (20 °C- línea azul; 25 °C- línea amarilla; 30 °C- línea roja).	27
Figura 13. Secuencia de imágenes de un pólipo a 30 °C antes, durante y después del proceso de estrobilación. Del día 1 al 29 de izquierda a derecha: día-1) pólipo relajado y sin anomalías anatómicas; día-5) estrobilación a punto de expulsión de éfiras; día-8) pólipo después del término de la expulsión de éfiras; día-12) comienzo del desarrollo de tentáculos (flecha roja); día-15) desarrollo del pie (flecha azul); día-19: día-26) pólipo con tentáculos y pie desarrollados; día-29) pólipo recuperado con tentáculos desarrollados e inicio de gemación (flecha morada) (fotografías tomadas a 2x).	29
Figura 14. Imagen de deformidades en éfiras liberadas por pólipos expuestos a 30 °C. a) éfira regular sin deformaciones; b) éfira con ropalios malformados (flecha azul); c) éfira con el cuerpo invertido (flecha amarilla: manubrio); d, e y f) éfiras que muestran ropalios sin desarrollar o con deficiente desarrollo (flechas rojas) (fotografías tomadas a 4x).	30

Figura 15. Desempeño reproductivo de pólipos de <i>Aurelia</i> sp. Gráfica a) Desempeño reproductivo asexual del total de brotes y éfiras obtenidas por temperatura; b) Desempeño reproductivo asexual viable, se restaron las éfiras con deformaciones obtenidas por temperatura.	31
Figura 16. Promedio de <i>Artemia franciscana</i> ingerida por pólipo por día en cada una de las temperaturas de exposición (20 °C, 25 °C y 30 °C). Grupos homogéneos por temperatura: grupo a y grupo b (prueba post-hoc Tukey).	32
Figura 17. Dinámica de alimentación de pólipos por día a las temperaturas de exposición (20, 25 y 30 °C).	33
Figura 18. Tasa metabólica ($\mu\text{mol}/\text{mg}/\text{min}$) de pólipos de <i>Aurelia</i> sp. sometidos a tres diferentes temperaturas (20, 25 y 30 °C). Las barras de color naranja muestran la tasa respiratoria de pólipos alimentados previamente (metabolismo postalimentario) y las de color azul de pólipos en inanición (metabolismo rutinario). Grupos homogéneos por temperatura y dieta: a, ab, abc, bc, c y d (Prueba post-hoc Duncan).	34
Figura 19. Tasa metabólica ($12 \mu\text{mol}/\text{mg}/\text{min}$) de los pólipos de <i>Aurelia</i> sp. a) Metabolismo rutinario; b) Metabolismo postalimentario.	35

Glosario

Brote	Formación de un nódulo o protuberancia en el cuerpo del pólipo, del cual se desarrollará un pólipo clon.
Éfira	Primera etapa de la medusa, es nadadora y surge por la fisión transversal del pólipo (estrobilación). Su forma se asemeja a una estrella de ocho brazos.
Estrés fisiológico	Respuesta ante un estímulo o cambio ambiental que provoca una alteración en la fisiología del organismo para enfrentar el problema.
Estrobilación	Reproducción asexual donde el cuerpo del pólipo se alarga y segmenta transversalmente formando polidiscos.
Gemación	Proceso de formación de brotes laterales en el cuerpo del pólipo que se desarrollarán en nuevos pólipos.
Metabolismo rutinario	Requerimientos energéticos necesarios para mantener el metabolismo basal y la actividad espontánea de un organismo en ayuno.
Metabolismo postalimentario	Ocurre posterior a la ingesta de alimento, cuando los nutrientes son absorbidos y degradados para la generación de energía.
Podocisto	Pequeñas estructuras latentes circulares plano-convexas de quitina que en condiciones favorables se desarrollan en un nuevo pólipo.
Pólipo	Fase asexual bentónica sésil de las medusas, con forma cónica y con tentáculos. Son de tamaño pequeño.
Tasa metabólica	Es la tasa de absorción, transformación y reparto de energía para un organismo individual.
Tasa respiratoria	Medición del consumo de oxígeno por unidad de tiempo.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Características de las escifomedusas

Las medusas son cnidarios pertenecientes al subfilo Medusozoa, el cual se divide en 4 clases: Hydrozoa, Staurozoa, Cubozoa y Scyphozoa. La clase Scyphozoa (medusas verdaderas) incluye a la mayoría de las medusas de gran tamaño y está conformada por 4 órdenes: Stauromedusae; Coronatae; Rhizostomae y Semaestomeae (Mianzan y Cornelius, 1999). Se distribuyen en todos los océanos, en todas las latitudes y se encuentran con más frecuencia en aguas superficiales, aunque se han encontrado algunos ejemplares a grandes profundidades (> 100 m) (Fosså, 1992; Jarms y Morandini, 2002b; Seguras-Puertas *et al.*, 2010; Bravo *et al.*, 2011). Son carnívoros estacionales y forman un papel importante en la estructura de los ecosistemas pelágicos. Existen especies con simbiontes (zooxantelas) (Seguras-Puertas *et al.*, 2009). Son metazoarios diploblásticos con ectodermo y endodermo separados por una capa de tejido conectivo gelatinoso llamado mesoglea; poseen simetría radial primaria (González, 2010; Castelo, 2012).

Los escifozoos presentan un ciclo de vida metagenético, esto quiere decir que tienen una fase sexual pelágica en forma de medusa y una fase asexual bentónica en forma de pólipo. La forma más sobresaliente de los escifozoos es la fase pelágica debido a su tamaño, sin embargo, su periodo de vida es corto, la mayoría viven pocas semanas o meses, mientras que los pólipos pueden sobrevivir por años (Gasca y Loman-Ramos, 2014). La alimentación tanto de la fase pólipo como la medusa se compone, principalmente, de huevos de peces, larvas de moluscos (bivalvos y gasterópodos) y pequeños crustáceos (nauplios de copépodos, larvas de cirrípedos) (Padilla-Serrato *et al.*, 2013; Álvarez-Tello *et al.*, 2015), los cuales capturan con ayuda de sus tentáculos que están cubiertos de células urticantes llamadas nematocistos. Estas estructuras inyectan veneno en sus presas, inmovilizándolas para después ingerirlas. Se considera que muchas especies de medusas presentan filamentos gástricos, también conocidos como cirros gástricos, que realizan la digestión extracelular en la cavidad gástrica, y otras especies, principalmente del orden Rhizostomae, digieren sus presas en los brazos orales (Arai, 1997; Brusca y Brusca, 2005). Los pólipos atrapan su alimento con los tentáculos y se lo llevan a la boca, y debido a que no poseen cirros gástricos, liberan enzimas que se encuentran

concentradas en los tabiques longitudinales que utilizan para la digestión (Calder, 1982; Genzano *et al.*, 2014).

Desde hace algunos años las medusas se aprecian desde varios puntos de vista muy diferentes: por un lado, está la preocupación por el aumento de su población, que traen problemas en actividades como la pesca, por interferir en la captura comercial de peces y camarones; en la acuicultura, por las lesiones que han causado en los peces o por provocar una deficiencia de oxígeno en aguas adyacentes; en la operación de las centrales eléctricas, debido a la obstrucción de los sistemas de enfriamiento; y en el sector turístico, por las picaduras provocadas a los bañistas (Gibbons y Richardson, 2009; Duarte *et al.*, 2013; Félix-Torres *et al.*, 2017). Por otro lado, destaca su importancia en el comercio ya que algunas especies, en su mayoría del orden Rhizostomae, son explotadas como recurso pesquero por su gran aceptación en el mercado asiático para consumo humano (Puente-Tapia y Medina-Sánchez, 2010); también se utilizan en la cosmetología, debido a su alto contenido de colágeno, el cual se ha observado que ayuda en la reparación de la piel dañada por la exposición a rayos UV (Becerra-Amezcuca *et al.*, 2016), y en la rama farmacéutica su colágeno se utiliza en tratamientos médicos para enfermedades digestivas, artritis reumatoide, osteoartritis e hipertensión (Addad *et al.*, 2011; Becerra-Amezcuca *et al.*, 2016).

Dentro de las aportaciones ecológicas de las medusas, encontramos que son consideradas biorreguladoras de zooplancton, ya que influyen en su abundancia y distribución de manera directa o por competencia; son indicadores de masas y corrientes de agua, aportan desechos con compuestos nitrogenados al ecosistema marino (Pitt *et al.*, 2005; Félix-Torres *et al.*, 2017), y son presa de animales como peces, aves marinas y tortugas, en especial de la tortuga laúd (Ates, 1991; Brusca y Brusca, 2005).

1.2 Efecto de la temperatura en las medusas

Debido a las altas emisiones de contaminantes provocadas, en su mayoría, por las actividades antropogénicas, existen muchos modelos climáticos que pronostican cambios continuos en la temperatura media del planeta causados por el calentamiento global (Purcell, 2007). Dicho

calentamiento, ha provocado variaciones ambientales (cambio climático) que tienen efectos significativos en la flora y fauna marina, lo que lleva, en casos extremos, a extinciones locales de ciertos organismos o a una alteración en su fenología (Reusch y Wood, 2007). Los cambios en la temperatura media del mar en conjunto con otros factores ambientales como la salinidad y la presión parcial de oxígeno afectan significativamente la fisiología de los organismos en los sistemas marinos y, en consecuencia, limitan su distribución y abundancia (Osovitz y Hofmann, 2005; Harley *et al.*, 2006). Cambios constantes en la temperatura puede alterar la homeostasis de los animales marinos, así como sus procesos reproductivos. Un cambio de temperatura frecuente produce una alteración rápida, directa y proporcional en la velocidad de sus procesos fisiológicos (metabolismo, respiración, crecimiento, reproducción, entre otros) (Ladd y Heath, 1991), lo que afecta de manera dramática en la estructura de prácticamente todas las macromoléculas y acelera la velocidad de las reacciones bioquímicas en la medida que la temperatura aumenta, o las retarda si la temperatura disminuye (Hickey y Singer, 2004; Tarifeño, 2004). Esto puede traer problemas a largo plazo a los organismos, ya que un calentamiento o enfriamiento severo podrían provocar el declive de sus poblaciones al no poder lidiar de manera eficiente con el estrés provocado por dichos cambios (Kellogg y Gift, 1983; Dowd *et al.*, 2006).

En organismos marinos, el efecto que la temperatura tiene sobre su metabolismo se puede ver reflejado en su capacidad de captación de oxígeno. En general, los organismos responden a los cambios de temperatura con un aumento o disminución en su tasa metabólica. Los poiquiloterms presentan rangos de temperatura en donde funcionan de manera óptima, subóptima, y cuando exceden los límites térmicos críticos normalmente incrementan su metabolismo anaerobio (Pörtner y Farrell, 2008). Una de las respuestas fisiológicas que se correlacionan con los cambios en el medio ambiente y es empleada para explicar los efectos de factores como la temperatura y la salinidad en especies marinas, es la tasa respiratoria, ya que se relaciona en gran medida con las respuestas metabólicas a nivel energético (Wesley *et al.*, 2006; Díaz *et al.*, 2007). Aparte de cuantificar el efecto que pueden tener variables como la temperatura sobre el metabolismo de un organismo: por medio de la medición de la tasa respiratoria, también se puede conocer el costo energético de los procesos de digestión, con la medición de la tasa de consumo de oxígeno postalimentario (Rosas *et al.*, 2007). Por otra parte,

la disponibilidad de alimento puede afectar seriamente las tasas metabólicas de los pólipos, ya que, al no haber el alimento necesario para los requerimientos energéticos esenciales la fase sésil debe cambiar la asignación de energía para los procesos reproductivos asexuales (brotes, estrobilación, estolones, etc.) (Gong, 2001; Olguin-Jacobson, 2016). La temperatura también afecta en la alimentación, en condiciones estables hay una absorción adecuada de los nutrientes de la dieta, pero en condiciones estresantes la captura de alimento disminuye o en casos extremos no logran alimentarse (Avilés y Castelló, 2004).

El aumento de la temperatura puede beneficiar de manera significativa el crecimiento y rendimiento de los organismos marinos, sin embargo, también pueden causarles algún tipo de estrés fisiológico (Widmer *et al.*, 2006), por lo que generalizar las respuestas por cambios en las condiciones ambientales sería erróneo.

En el caso de las medusas, el incremento excesivo y constante de sus poblaciones ("*blooms*"), se ha relacionado, principalmente, con el aumento de la temperatura del mar; sin embargo, la eutrofización de los ecosistemas marinos, el aumento en los sustratos duros para la adhesión de los pólipos y el alza de las actividades antropogénicas, también se incluyen como factores que estimulan los florecimientos masivos de los organismos gelatinosos (Purcell *et al.*, 2007; Gibbons y Richardson, 2009). La intensidad de estos florecimientos masivos puede variar entre años, se generan durante diferentes escalas temporales y espaciales; su ocurrencia es con mayor frecuencia en épocas cálidas y en presencia de zooplancton (Garrido *et al.*, 2010; Prieto *et al.*, 2010). El plancton gelatinoso rara vez es alimento preferido de otras especies, sin embargo, las medusas son depredadores clave en muchos sistemas pelágicos del mundo y, al incrementar su densidad poblacional, pueden afectar la abundancia de zooplancton que incluyen huevos y larvas de peces (Attrill *et al.*, 2007). A pesar de que se ha relacionado a la temperatura con el incremento poblacional de las medusas, la información existente sobre los efectos de dicho factor en el desarrollo y crecimiento de las escifomedusas aún es muy pobre. Además, los trabajos existentes se enfocan más en organismos de regiones templadas, con clima más frío-húmedo, que aquellos de zonas tropicales y subtropicales, con clima más cálido-seco, donde la etapa más estudiada es la pelágica.

En pólipos de *Aurelia aurita* se ha relacionado a la temperatura como el factor que afecta la estrobilación. Sin embargo, la respuesta es confusa, ya que autores como Liu *et al.* (2009) demostraron que un aumento de la temperatura favorece la estrobilación, mientras que Ishii y Watanabe (2003) y Purcell *et al.* (2012) asociaron la inducción a la estrobilación con la disminución en la temperatura. Lo que sugiere que la reproducción de los pólipos de *Aurelia aurita* podría depender de su ubicación geográfica. En el presente trabajo se determinó cómo la temperatura afecta los procesos fisiológicos, tanto reproductivos como metabólicos respiratorios, de la fase pólipo de la medusa Luna distribuida en Bahía de La Paz.

2. ANTECEDENTES

2.1 Biología, morfología y ciclo de vida de *Aurelia* sp.

Aurelia sp. conocida como medusa Luna, es una escifomedusa del orden Semaestomeae, es un organismo cosmopolita que se distribuye en zonas de climas principalmente tropicales y templados (70° N a 40° S), y es la especie más común y abundante de los escifozoos (Mayer, 1910; Russell, 1970; Mills, 2001).

Posee 4 brazos orales que rodean su única boca, su campana mide un máximo aproximado de 40 cm y en su borde se encuentran unas estructuras sensoriales conocidas como ropalios. Sus tentáculos se caracterizan por ser huecos, no superan los 20 cm de largo y son utilizados para atrapar a sus presas, ya que en éstos se encuentran unas células especializadas llamadas nematocistos, que están encargadas de producir, almacenar y disparar el veneno para la captura de su alimento (Brusca y Brusca, 2005). Otra estrategia que utiliza la medusa Luna para capturar su alimento es la generación de un *mucus* con nematocistos, en el que se adhiere el alimento para ser transportado por las corrientes ciliares externas e internas de la campana a través de los canales vasculares de agua hasta llegar a los brazos orales y de ahí a las bolsas gástricas para su digestión (Southward, 1955; Genzano *et al.*, 2014). El sistema de canales vasculares de agua que exhibe *Aurelia aurita* se extiende alrededor de la cavidad gástrica hacia la periferia; se ha reportado que su número no tiene relación con el tamaño del organismo o con los factores ambientales a los que está expuesto, sin embargo, sí hay un incremento del número de canales con el paso del tiempo, de tal forma que se considera para estimar el índice de edad (Miyake *et al.*, 1997).

El ciclo de vida de *Aurelia* sp. consta de dos fases; la sexual, en la cual se ha descrito la fertilización de los gametos dentro de la cavidad gastrovascular de la medusa hembra, quien recoge los espermios expulsados por los machos en masas mucosas y los dirige a las bolsas gástricas por medio de los canales vasculares (Southward, 1955). Después, los huevos ya fertilizados se desarrollan hasta larva plánula en los brazos orales del organismo (Goodey, 1908; Helm, 2018). Posteriormente, la larva plánula se libera al medio para encontrar un sustrato al cual fijarse y dar paso a la fase asexual, en forma de pólipo bentónico, el cual producirá hijos, ya

sea por gemación, fisión longitudinal, formación de estolones o en algunos casos por medio de podocistos. Los pólipos, a través de la estrobilación (segmentación del pólipo), liberan éfiras que finalmente se convierten en medusas adultas, aunque en determinadas ocasiones la larva plánula puede dar paso directamente a una éfira después de fijarse, sin antes formar un pólipo (Fig. 1) (Genzano *et al.*, 2014).

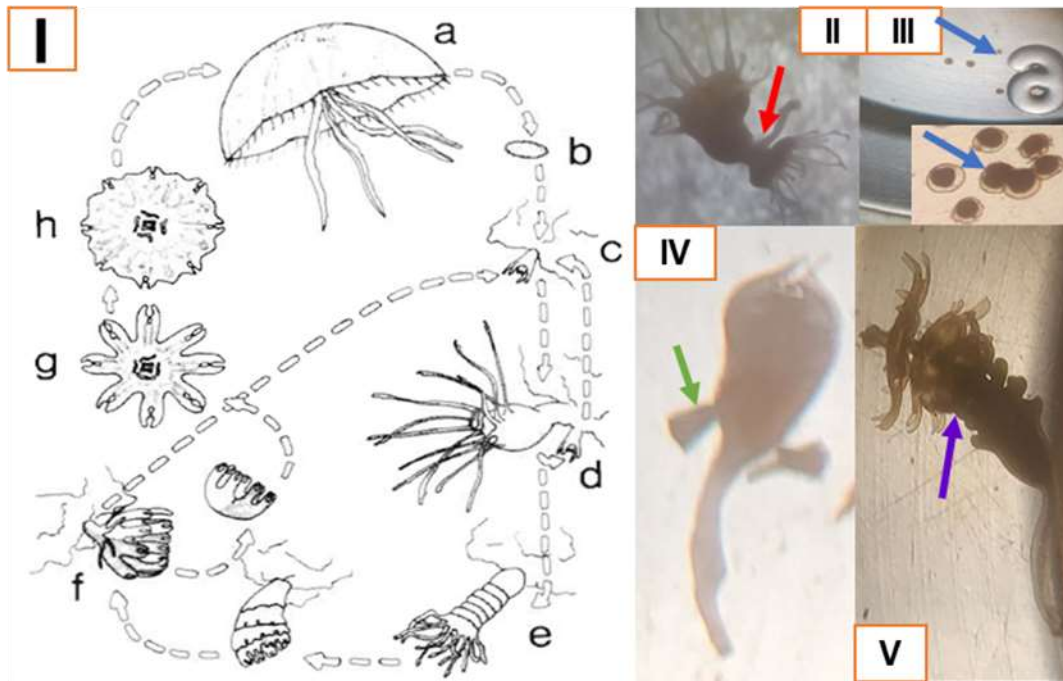


Figura 1. Ciclo de vida *Aurelia sp.* I) Fase sexual y asexual: a) medusa pelágica dioica; b) larva plánula; c) metamorfosis a pólipo; d) gemación; e) estróbila; f) liberación de éfiras; g) éfira; h) medusa juvenil (Imagen tomada y editada de Gröndahl, 1988). II) Fisión longitudinal (flecha roja); III) podocistos (flechas azules- imagen 1 tomada por Mónica Reza, 2019).

Generalmente, la fase pólipo de los escifozoos, también conocida como escifistoma, llega a medir 2 mm de largo. En la parte superior desarrollan un cáliz oral que está rodeado de 16 tentáculos, su cuerpo es alargado y se estrecha más hacia el disco del pie, que se encuentra fijo en el sustrato (Berrill, 1949; Arai, 1997; Brusca y Brusca, 2005). Los pólipos de *A. aurita* se han encontrado en una gran variedad de sustratos (rocas, algas, ascidias, conchas, vidrio, cerámica, plástico, etc.), por lo que algunos autores los describen como “oportunistas” (Gröndahl, 1988).

2.2 Factores abióticos que afectan la fisiología de *Aurelia* sp.

Estudios dirigidos hacia diversas especies de medusas han observado que factores como la temperatura, la salinidad y la disponibilidad de oxígeno disuelto en el agua tienen un gran efecto en el ciclo de vida, abundancia y distribución vertical de estos invertebrados (Shimomura, 1959; Condon *et al.*, 2001; Mills, 2001; Nevarez-López *et al.*, 2020; Ottmann *et al.*, 2021). Uno de los primeros investigadores que puntualizó la importancia de la temperatura en organismos gelatinosos fue Mayer (1910), detalló su efecto en las pulsaciones de la campana de *Cotylorhiza tuberculata*. Ésto último coincide con lo descrito por Arai (1997), quien menciona que las medusas que fueron sometidas a un aumento en la temperatura incrementaron las pulsaciones de su campana, así como sus tasas de respiración.

Se ha relacionado a la alta temperatura como un estimulador que favorece la reproducción asexual en pólipos de *A. aurita*, *Nemopilema nomurai*, *Cyanea nozakii* y *Cotylorhiza tuberculata* (Willcox *et al.*, 2008; Prieto *et al.*, 2010; Feng *et al.*, 2015). Purcell (2007) menciona que un aumento en la temperatura del agua beneficia la producción de éfiras de *Aurelia labiata* y que la frecuencia de la estrobilación en los pólipos se incrementa con una mayor disponibilidad de luz. Otros autores, como Dawson *et al.* (2001), encontraron que la temperatura cálida (31 °C) beneficia la frecuencia en la estrobilación de pólipos de la medusa *Mastigias sp.* en comparación a 28.7 °C. Sin embargo, una exposición prolongada de estos pólipos a mayores temperaturas, entre 33 y 35 °C, provoca una inhibición en el proceso de estrobilación, así como la muerte de los pólipos. Por su parte, Chen (2002) encontró que a 20 °C se estimula la estrobilación en los pólipos de *A. aurita*. Todas estas investigaciones demuestran que un cambio, ya sea una disminución o un aumento, en la temperatura es una señal suficiente para afectar la estrobilación. Aunque se ha observado que muchas escifomedusas muestran una gran tolerancia a una amplia gama de condiciones ambientales, la temperatura parece tener el mayor efecto en la supervivencia o declive de los pólipos (Lucas *et al.*, 2012).

Debido a que la medusa Luna es una especie cosmopolita, existe un gran interés sobre sus afloraciones o “blooms” por lo que los estudios dirigidos a esta especie se han ampliado. Entre los trabajos enfocados en la fase pelágica de esta especie se encuentra el de Suzuki *et al.* (2016),

quienes describen cómo existen ciertos factores ambientales que influyen más en la presencia o aparición de medusas en la capa superficial del mar como son la salinidad, la temperatura y el oxígeno disuelto. Otros trabajos mencionan que el tamaño de la fase medusa de *Aurelia aurita* puede verse afectada por las variaciones de la temperatura y el pH (Miyake *et al.*, 1997). La alimentación es otro factor que tiene un efecto en el tamaño de la campana de *A. aurita* (Papathanassiou *et al.*, 1987), sin embargo, una medusa de mayor tamaño no necesariamente tiene mayor edad que una de una talla menor, esto se puede verificar con la cantidad de ramificaciones de los canales vasculares de agua, entre más ramificaciones presenten más longevas son las medusas (Miyake *et al.*, 1997). Además, se ha observado que una mala alimentación en los pólipos de las escifomedusas expuestos a una prolongada exposición a altas temperaturas son perjudiciales para estos organismos (Liu *et al.*, 2009). Autores como Thiel (1962) y Russell (1970) mencionan que, aparte de la temperatura, otro factor clave para que los pólipos puedan tener eventos de estrobilación exitosos es la disponibilidad de alimento. Lucas (2001) y Suzuki *et al.* (2018) señalan que *Aurelia aurita* es una especie que puede adaptarse a cambios en la salinidad y la temperatura, y se refieren a la medusa Luna como una especie muy flexible y adaptable a cambios en las condiciones ambientales, por lo que *A. aurita* puede considerarse un organismo tanto euritermo como eurihalino.

Para la fase pólipo de *A. aurita* varios estudios han demostrado que los procesos de estrobilación se encuentran ligados a cambios en la temperatura (Gröndahl, 1988; Lucas y Williams, 1994; Liu *et al.*, 2009; Hamed y Khaled, 2011). Berrill (1949) indicó que las temperaturas frías de invierno son las responsables de la inducción a la estrobilación en los pólipos de la medusa Luna. De igual manera, Ishii y Watanabe (2003) observaron que al bajar la temperatura del agua a 15 °C hubo mayores eventos de estrobilación en pólipos de *A. aurita* pero afectó de manera negativa la tasa de crecimiento de los pólipos, mientras que el cambio abrupto de una temperatura cálida (22 °C) a una fría (15 °C) benefició el crecimiento, lo que provocó una mayor producción de discos durante la estrobilación en los pólipos. Por otro lado, autores como Lucas (2001) y Miyake *et al.* (2002) mencionan que los pólipos de *A. aurita* en zonas templadas son más propensos a estrobilar al exponerse en temperaturas más cálidas, que aquellos que provienen de regiones tropicales. Por su parte, Liu *et al.* (2009) indicaron que la temperatura, en combinación con la intensidad de luz, son factores importantes para la

estrobilación *in situ* de los pólipos de la medusa Luna; la temperatura más baja (20 °C) aumentó la producción de brotes (gemación), mientras que a 30 °C se estimula a la estrobilación y producción de éfiras, pero se afectó negativamente la supervivencia de los pólipos.

Dawson y Martin (2001) realizaron comparaciones en la respiración, digestión, tasa de crecimiento y pulsaciones de *Aurelia* sp. de zonas templadas y tropicales, y concluyeron que no existe una diferencia de estos indicadores fisiológicos entre estas medusas a pesar del gradiente latitudinal.

Con respecto a trabajos enfocados al metabolismo respiratorio en pólipos, Condon *et al.* (2001) mencionan que pólipos de *Chrysaora quinquecirrha*, sometidos a ambientes hipóxicos severos (0.05 mg O₂/L) pueden sobrevivir si el tiempo de exposición es corto (5 días), mientras que si la baja en el OD (oxígeno disuelto) es moderada (1.5 mg O₂/L) el tiempo de supervivencia de los pólipos es mayor (24 días). Sin embargo, exposiciones prolongadas en ambientes hipóxicos provocan una reducción en los eventos reproductivos de estrobilación, lo que podría llevar a una baja considerable en la población de esta especie de medusa. También se ha demostrado que escifomedusas como *Aurelia labiata* y *Phacellophora camtschatica*, presentan una alta tolerancia a bajos niveles de OD en el agua (< 30 % O₂ ~ 1.5 mg O₂/L) (Rutherford y Thuesen, 2005). Purcell (2009) encontró que la tasa de respiración en *C. quinquecirrha* aumentó al incrementar la temperatura (de 10 °C a 30 °C), sin embargo, esto no lo observó en ejemplares de *A. aurita* sometidos a las mismas temperaturas. Por otra parte, Purcell *et al.* (2010) observaron que la masa corporal de las medusas está más relacionada con el metabolismo respiratorio que la temperatura, ya que a mayor masa corporal se incrementó la tasa respiratoria.

Mangum *et al.* (1972) observaron que el consumo de oxígeno está relacionado con los cambios en la temperatura: aquellos pólipos de *A. aurita* aclimatados a una temperatura templada (12 °C) presentaron un mayor consumo de oxígeno al incrementar la temperatura del agua (de 12 °C a 32 °C), a diferencia de aquellos aclimatados a una temperatura más cálida (22 °C) que tuvieron un menor consumo. Además, encontraron que el 75% de los pólipos de *A. aurita* aclimatados a 12 °C murieron al estar expuestos por unos días a una temperatura de 32 °C;

mientras que aquellos que se mantuvieron previamente aclimatados a 22 °C y posteriormente se expusieron a 32 °C, sólo el 50 % de los organismos murieron.

Por su parte, Ishii *et al.* (2008) mencionan que los pólipos de *A. aurita* pueden prosperar en ambientes hipóxicos, ya que el asentamiento de las plánulas, así como la supervivencia, el crecimiento y la reproducción asexual de los pólipos se vieron favorecidos por una baja en el oxígeno disuelto.

Se le ha relacionado al alimento como otro de los factores que afectan el crecimiento, reproducción y distribución de los pólipos de medusas (Thiel, 1962; Gröndahl, 1988; Keen y Gong, 1989; Lucas, 2001; Wang *et al.*, 2015b). Wang *et al.* (2015a) mencionan que el tipo de alimento administrado en pólipos de *Aurelia* sp. es determinante en su supervivencia y reproducción; observaron que una dieta compuesta por *Artemia* sp. aumenta la cantidad de eventos de estrobilación, reclutamiento de éfiras y producción de brotes, en comparación con aquella compuesta de fitoplancton (*Prorocentrum donghaiense* y *Skeletonema costatum*). Además, la supervivencia fue menor en aquellos grupos que sólo consumieron microalgas o que estuvieron exentos de alimento. Purcell *et al.* (1999) destacaron que una dieta conformada por una mezcla de distinto zooplancton, a diferencia de una dieta formada sólo por nauplios de copépodos, aumentarían la producción de éfiras lo que beneficiaría a las poblaciones de medusas. Por su parte, Ishii y Watanabe (2003) sugieren que el aumento en la disponibilidad de alimento favorece las diferentes estrategias de reproducción asexual de los pólipos, aunque la inducción a la estrobilación también se beneficia al disminuir la alimentación.

3. JUSTIFICACIÓN

Aurelia sp. es una de las medusas más estudiadas debido a su amplia distribución, gran abundancia y adaptación a las condiciones ambientales. Sus afloraciones masivas, que presentan de manera común, afectan actividades como la pesca y el turismo, así como el buen funcionamiento de centrales eléctricas. Estos “blooms” también representan un problema para otros organismos marinos, ya que disminuyen de manera significativa la disponibilidad de zooplancton, lo que provoca una competencia por alimento y disminución de la fase planctónica de especies de importancia comercial. La temperatura es uno de los factores que se ha relacionado con el aumento en la densidad poblacional de las medusas, puesto que se identifica como estimulador de algunos procesos reproductivos de la fase bentónica (pólipo) de las medusas.

La mayoría de los trabajos orientados al estudio de *Aurelia* sp. se han realizado en regiones templadas, como son los litorales de Japón y en el mar Mediterráneo, por lo que la información de *Aurelia* sp. en zonas tropicales y subtropicales son limitados. En un trabajo previo se encontró, por medio de biología molecular, que la *Aurelia* distribuida en Bahía de La Paz corresponde a una nueva especie, que aún no ha sido descrita, pero de momento se nombró como *Aurelia* sp. 12 (Gómez-Daglio y Dawson, 2017).

En vista de la amplia variedad de hábitats donde se puede encontrar a este género, y el impacto que se ha reportado que tiene la temperatura en los procesos fisiológicos de la fase pólipo y en la abundancia de la medusa Luna, se esperaría que las respuestas a los cambios en las condiciones ambientales difieran entre sus poblaciones. Por lo anterior, y debido a la nula investigación sobre la medusa Luna en Bahía de La Paz, generar información sobre su reproducción, crecimiento y supervivencia con respecto a variaciones en la temperatura nos aportará mayor conocimiento sobre el comportamiento y ubicación de sus pólipos en esta zona. Además, ayudará a tener una mayor comprensión de sus afloramientos que en posteriores investigaciones podrían contribuir a predecirlos, así como prevenir las posibles consecuencias que podrían traer en un futuro.

4. HIPÓTESIS

4.1 Científica

Las variaciones térmicas hacia altas y bajas temperaturas provocan alteraciones en el crecimiento y desempeño reproductivo de los pólipos de *Aurelia* sp. que afectan su tasa respiratoria, tasa de ingestión, supervivencia, producción de éfiras, podocistos y brotes. El desempeño reproductivo será mejor cuando se encuentre alrededor de su temperatura óptima.

4.2 Estadística

Ho: No se encontrarán diferencias significativas en los procesos biológicos de los pólipos de *Aurelia* sp. con respecto a las temperaturas de exposición.

Ha: Existirán diferencias significativas en los procesos biológicos de los pólipos de *Aurelia* sp. respecto a las temperaturas de exposición.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Analizar los efectos provocados por los cambios en la temperatura en los procesos biológicos de los pólipos de *Aurelia* sp., así como identificar las estrategias reproductivas empleadas por estos organismos.

5.2 Objetivos particulares

Determinar el efecto de la concentración de alimento a tres diferentes temperaturas (20, 25 y 30 °C \pm 0.5 °C) en pólipos de *Aurelia* sp.

- Comparar la cantidad de eventos reproductivos (formación de podocistos, brotes y liberación de éfiras) observados, por temperatura de exposición (20, 25 y 30 °C \pm 0.5 °C).
- Comparar la supervivencia de los pólipos con relación a las temperaturas de exposición.
- Evaluar la tasa de ingesta de alimento de los pólipos de *Aurelia* sp. con respecto a las temperaturas de exposición.
- Establecer los cambios anatómicos de los pólipos, así como la proporción de éfiras con malformaciones en cada temperatura experimental.
- Evaluar la tasa metabólica de los pólipos alimentados y sin alimentar con respecto a las temperaturas de exposición.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Obtención de los reproductores

La recolección de reproductores para la obtención de los pólipos se realizó en la zona denominada San Juan de la Costa ($24^{\circ} 37'N$, $110^{\circ} 67'W$) en Bahía de La Paz, Baja California Sur, México (Fig. 2) durante mayo de 2019. Se utilizaron redes con luz de malla de 0.5 mm. Las medusas capturadas se llevaron al laboratorio de Fisiología Marina en el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), donde se prosiguió a la liberación de las larvas plánulas que dieron paso a los pólipos. Una vez observados pólipos con ocho tentáculos, estos fueron colocados en tinas más pequeñas, para una mejor observación y manejo de los organismos, hasta su completo desarrollo (con 16 tentáculos), para su posterior uso en los experimentos.

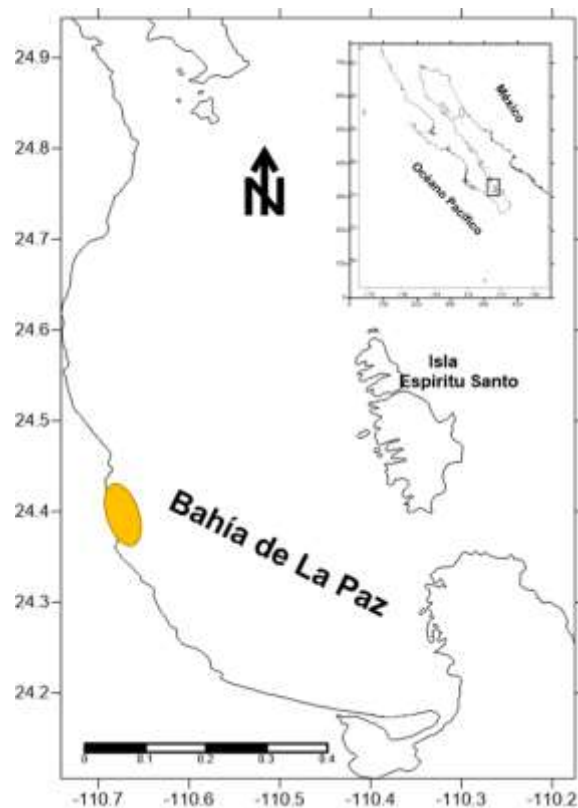


Figura 2. Mapa del sitio de recolección de los reproductores de la medusa *Luna Aurelia* sp. Zona San Juan de La Costa, B.C.S., México (óvalo amarillo).

6.2 Diseño experimental

Los pólipos de la medusa *Aurelia* sp. utilizados en los experimentos fueron aclimatados previamente, en agua marina filtrada a 1 μm , saturada de oxígeno, a una temperatura inicial de 25 ± 1 °C y una concentración de salinidad de 35 UPS. Se mantuvieron bajo un fotoperiodo de 12 h luz y 12 h oscuridad.

Fueron seleccionadas tres temperaturas de exposición (20, 25 y 30 °C \pm 0.5 °C) a las que fueron sometidos los pólipos en todos los experimentos realizados. El alimento suministrado, durante la realización de los experimentos a los pólipos, fueron nauplios de *Artemia franciscana*.

6.3 Concentración de alimento

Para conocer la cantidad de nauplios de *A. franciscana* que se les daría a los pólipos en el experimento de supervivencia y estrategias reproductivas, se colocaron un total de 30 pólipos en viales de plástico destapados de 25 mL de forma individual, sin compartir agua entre sí. Fueron empleados 10 pólipos por cada temperatura (20, 25 y 30 °C \pm 0.5 °C), el experimento tuvo una duración de 3 días. El día uno se les dio una concentración de 10 nauplios durante 2 horas, pasado ese tiempo se les quitó el alimento y se contó el excedente. Para el día dos se realizó el mismo procedimiento que el día uno, pero con una concentración de 20 nauplios. Finalmente, para el día tres se hizo la misma metodología, pero se administró 30 nauplios de artemia (Fig. 3). Según el resultado se estableció la cantidad de nauplio por suministrar a cada pólipo en los experimentos de supervivencia y estrategia reproductivas para no limitar su disponibilidad de alimento.

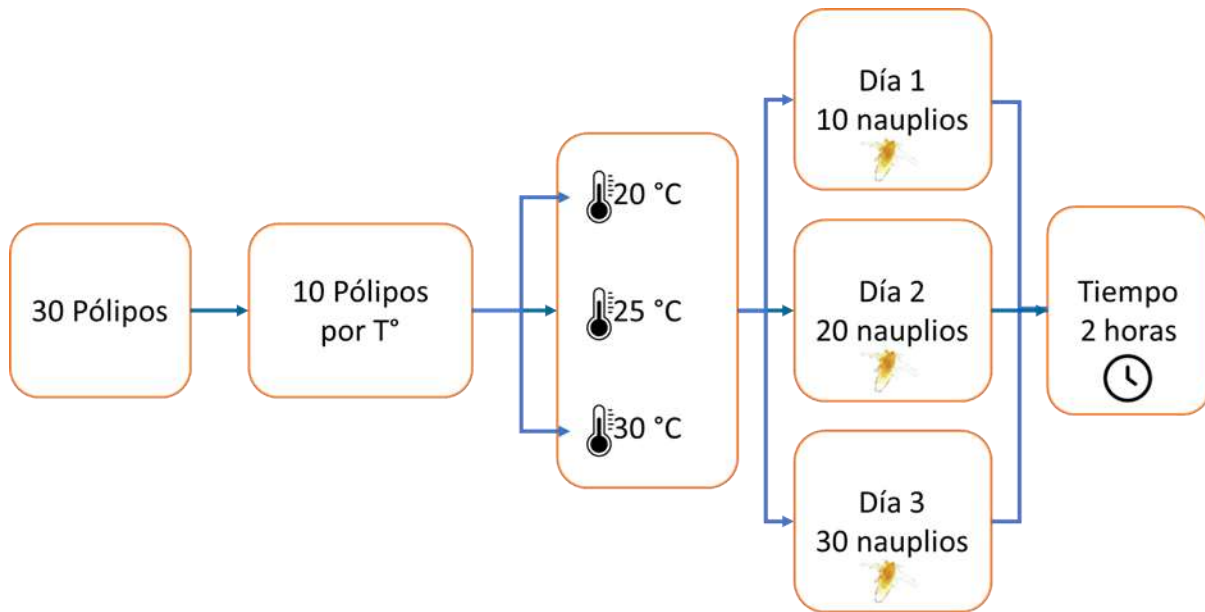


Figura 3. Esquema de la metodología empleada para la obtención de la concentración de alimento suministrado en los experimentos de supervivencia y estrategias reproductivas. Nauplio de *Artemia franciscana*; T° = temperatura.

6.4 Supervivencia y estrategias reproductivas

Se seleccionaron tres lotes de 15 pólipos de *Aurelia* sp., para someterlos a las tres temperaturas de exposición. Cada organismo se colocó individualmente en viales de plástico de 25 mL, se les agregó agua marina filtrada hasta 2/3 partes de su capacidad y se rotularon con número y temperatura de exposición (Fig. 4b). Los viales se mantuvieron destapados y sin compartir agua. Se colocaron en estructuras de acrílico, las cuales se pusieron en charolas que se llenaron con agua marina para sumergirlas en baño maría, donde la temperatura se mantuvo constante por cada tratamiento durante 29 días por medio de calentadores térmicos automatizados. El baño utilizado para la temperatura de 20 °C fue el Lauda modelo ecoline RE-104, mientras que para 25 y 30 °C se empleó el VWR modelo 1255. (Fig. 4a). Se realizaron recambios de agua periódicos (dos veces a la semana) para evitar aumentos en la salinidad por la evaporación. La salinidad se registró diario con ayuda de un refractómetro.

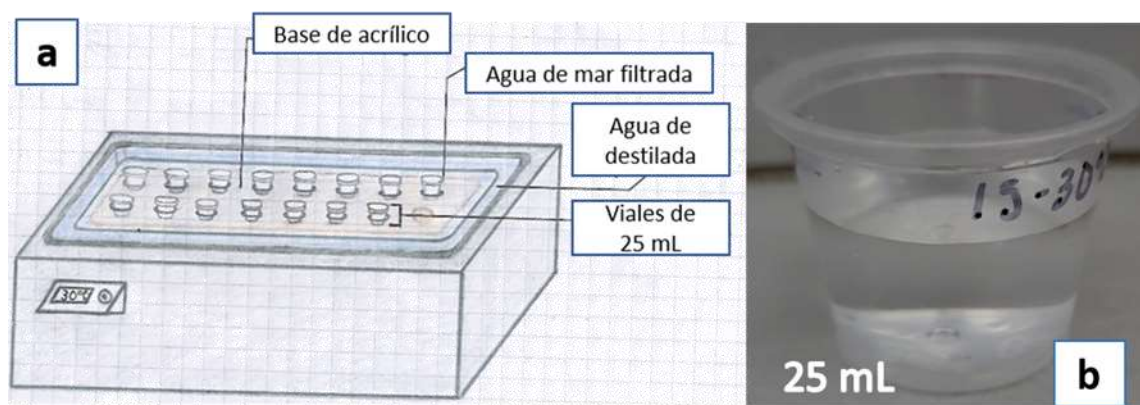


Figura 4. Sistema del diseño experimental. a) Esquema del baño maría; b) viales de 25 mL sin tapa donde fueron colocados los pólipos individualmente.

A partir de la temperatura de inicio, de 25 °C, se logró la aclimatación a las temperaturas de 20 °C con la disminución gradual de 1 °C cada 20 minutos; para alcanzar los 30 °C se incrementó progresivamente 1 °C cada 20 minutos. Para tener un mayor control de las temperaturas de exposición se colocaron registradores electrónicos de temperatura de alta frecuencia (onset HOBO®) dentro de los baños maría y de cada acuario de acrílico.

Se realizaron observaciones dos veces a la semana, martes y viernes, registrando en una bitácora la supervivencia, número de brotes, número de podocistos, eventos de estrobilación y número de éfiras liberadas por pólipo, y consumo de alimento (Fig. 5).

En el caso de la supervivencia, se describió el estado del pólipo, si se veía con los tentáculos contraídos o el cuerpo deforme, sólo se consideraron como muertos aquellos pólipos que estaban en proceso de degradación. Para un registro más eficiente, se tomó evidencia fotográfica de cada pólipo por día. Todas las observaciones se realizaron con ayuda de un microscopio estereoscopio (Motic modelo DM-143-FBGG).

Se registró si las éfiras presentaban algún tipo de malformación y de qué tipo (deformación de ropalios, inversión del cuerpo o ropalios sin desarrollar). El total de éfiras producidas comprendió el número absoluto de éfiras liberadas por tratamiento, mientras que, para la obtención del desempeño reproductivo viable por temperatura, se cuantificaron los pólipos hijos (brotes) producidos más las éfiras liberadas y se eliminó del conteo aquellas éfiras que

presentaron algún tipo de malformación, ya que no llegarían a ser viables para su desarrollo a organismos reproductores sexuales (medusa adulta).

6.4.1 Tasa de ingesta de alimento

Para evaluar la tasa de alimento ingerido, a cada pólipo se le suministró alimento durante 2 horas, pasado ese tiempo se contó la cantidad de *A. franciscana* que no se consumió. El número de nauplios que se suministró por pólipo fue con base a los resultados del experimento de concentración de alimento, mencionado anteriormente. El alimento se proporcionó dos veces a la semana (martes y viernes) (Fig. 5)

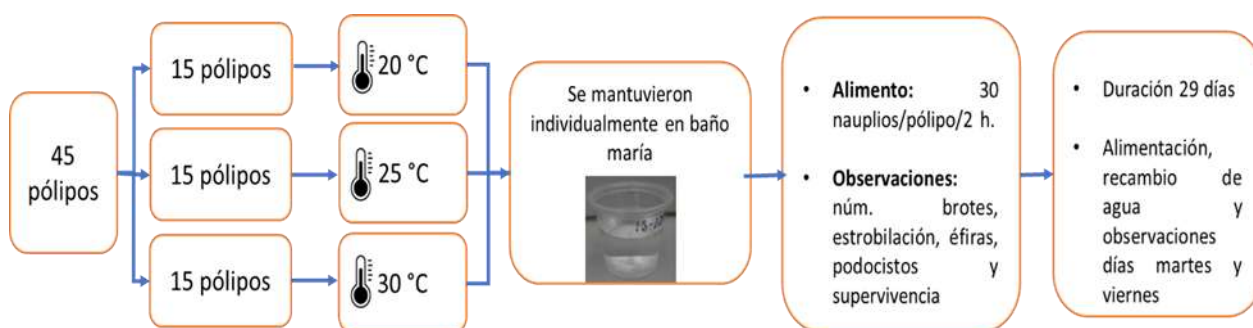


Figura 5. Esquema de la metodología para el experimento de reproducción y supervivencia en pólipos de *Aurelia* sp. a 3 diferentes temperaturas.

6.5 Tasa metabólica

Se realizaron mediciones del consumo de oxígeno para evaluar la tasa respiratoria como indicador indirecto de la tasa metabólica de los pólipos. Se seleccionaron tres temperaturas de exposición (20, 25 y 30 °C \pm 0.5 °C). Debido al diminuto tamaño del pólipo se realizaron pruebas preliminares para establecer la cantidad de pólipos necesarios para detectar el consumo de oxígeno. A 20 °C se utilizaron 15 pólipos de *Aurelia* sp. por réplica, mientras que a 25 y 30 °C se utilizaron 10 pólipos por réplica, de aproximadamente la misma talla, en un tubo de 2 mL, que fue llenado con agua marina previamente filtrada, clorada (0.1 ml/L) por 24 h y posteriormente neutralizada con tiosulfato de sodio ($\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$) (0.05 g/L) y aireación. Antes de colocar el agua en los tubos eppendorf se mantuvo con aireación para mantener al 100 % la saturación de oxígeno y se aclimató previamente a las temperaturas de exposición. Se realizaron un total de 28

réplicas por temperatura, más un control, 14 con alimento para medir el metabolismo postalimentario y 14 con 24 horas de inanición para medir el metabolismo de rutina. Para el caso de los pólipos alimentados, se les proporcionó *A. franciscana ad libitum* durante dos horas, pasado ese tiempo se retiró el alimento no consumido y se dejaron en reposo durante 30 minutos antes de proceder con las lecturas de consumo de oxígeno (Fig. 6).

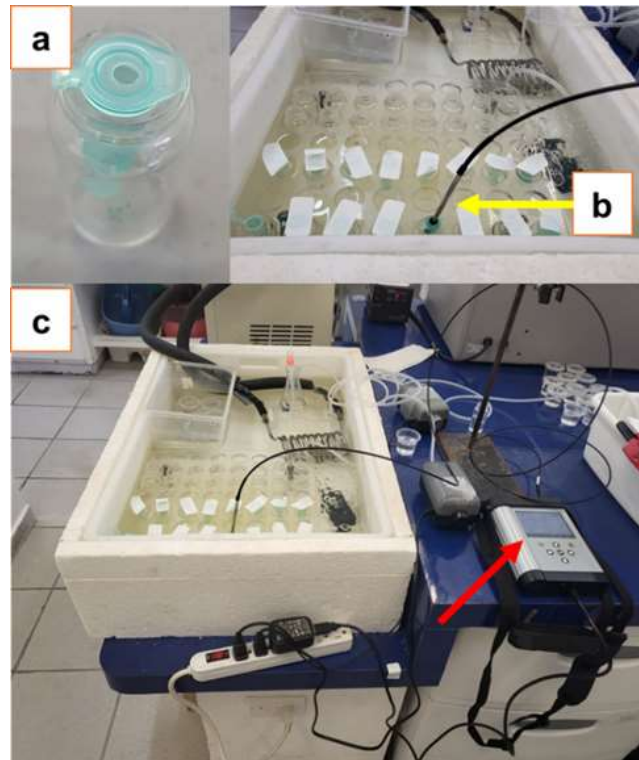


Figura 6. Sistema de medición del consumo de oxígeno. a) eppendorf de 2 mL utilizado como minirespirómetro; b) electrodo (flecha amarilla) colocado dentro del eppendorf; c) baño maría con las temperaturas de exposición; flecha roja: micro-oxímetro óptico (display).

Las mediciones de consumo de oxígeno se llevaron a cabo con la ayuda de un micro-oxímetro óptico (PreSense modelo Fibox 4), el electrodo se colocó dentro de cada uno de los tubos eppendorf a los cuales previamente se les realizó un orificio en la tapa con el diámetro exacto del electrodo, y se sellaron con O-ring para evitar intercambio gaseoso. Para el tratamiento de 20 °C las lecturas del consumo de oxígeno fueron tomadas cada 15 minutos durante 45 minutos (un total de tres lecturas por réplica). Para la temperatura de 25 °C, se tomaron lecturas cada 5 minutos durante media hora. Por último, a 30 °C las lecturas fueron tomadas cada 5 minutos durante 15 minutos (Fig. 7).

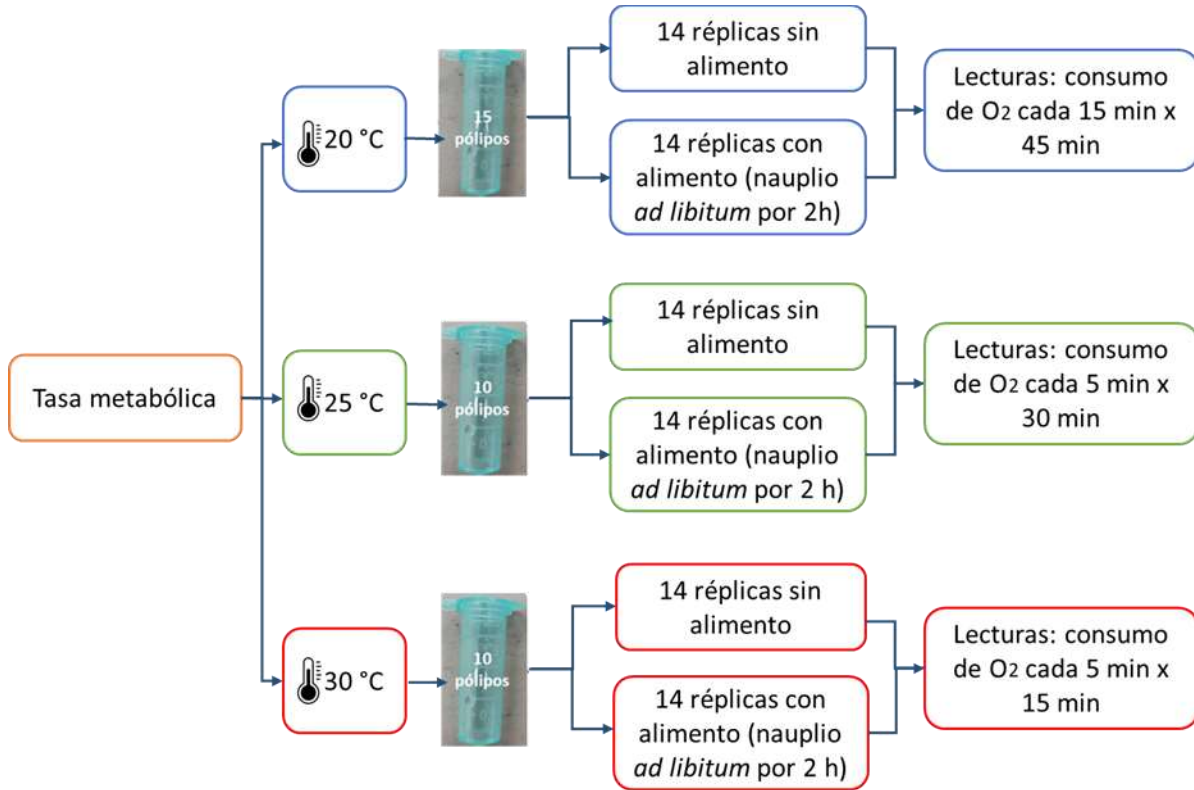


Figura 7. Esquema de la metodología utilizada para la realización del experimento del consumo de oxígeno rutinario y postalimentario en pólipos de *Aurelia* sp.

La tasa respiratoria se estableció después de haber ajustado la curva de consumo de oxígeno a una regresión lineal entre la disminución del oxígeno disuelto ($\mu\text{mol/L}$) y el tiempo (minutos) de registro. Para establecer la tasa respiratoria masa-específica se obtuvo el peso seco constante en un grupo de 30 pólipos mayores a 1 mm.

La tasa respiratoria masa-específica de cada réplica se estableció por la siguiente operación:

$$VO_2 = \left(\frac{\frac{\text{Pendiente} * \text{Vol}}{t}}{\# \text{pólipos}} \right) * (W) \quad (1)$$

Dónde:

Pendiente: lectura de consumo de oxígeno ($\mu\text{mol L}^{-1}$)

Vol.: Volumen de agua utilizado en los tubos eppendorf

t: tiempo de la regresión en minutos

pólipos: cantidad de pólipos colocados por tubo

W: peso seco de un pólipo en miligramos

6.6 Pruebas estadísticas

Los análisis estadísticos se procesaron con ayuda de Excell y el programa Statistica StatSoft. Se realizaron pruebas de normalidad y homocedasticidad (igualdad de varianza) con un nivel de significancia de $p < 0.05$. Una vez cumplidos los supuestos de normalidad y homocedasticidad se realizaron análisis de varianza de una o dos vías (ANDEVA) con un nivel de confianza del 95 %. De encontrar diferencias significativas se prosiguió a utilizar las pruebas post-hoc, Tukey para análisis de varianza de una vía y Duncan para las de dos vías. Para la producción de pólipos hijos y éfiras producidas durante 29 días de exposición a distintas temperaturas se utilizó un ANDEVA de medias repetidas. Aquellos datos que no cumplieron las pruebas de normalidad fueron analizados con la prueba de Kruskal Wallis. Se realizaron diferentes modelos de ajuste para describir la dinámica de alimentación de los pólipos durante los 29 días de exposición a las diferentes temperaturas. Para establecer el desempeño reproductivo de los pólipos se utilizó la metodología sugerida en Liu *et al.* (2009) y se restaron los organismos no viables.

7. RESULTADOS

7.1 Concentración de alimento

Se encontró un efecto significativo del factor de concentración de *Artemia franciscana* con respecto a su consumo ($F_{2,75} = 7.5044$; $p = 0.0010$). No se observaron diferencias significativas con respecto a la temperatura ($F_{2,75} = 0.2971$; $p = 0.7438$), ni en la interacción de la concentración de alimento y temperatura ($F_{4,75} = 0.6112$; $p = 0.6558$). La mayor ingesta se dio en los viales a 25 °C donde se agregó una concentración de 30 *A. franciscana* por pólipo, con un promedio de 9.8 *Artemia*/pólipo; y el menor consumo 4.25 *Artemia*/pólipo a 30 °C - 20 nauplios y 25 °C - 10 nauplios (Fig. 8).

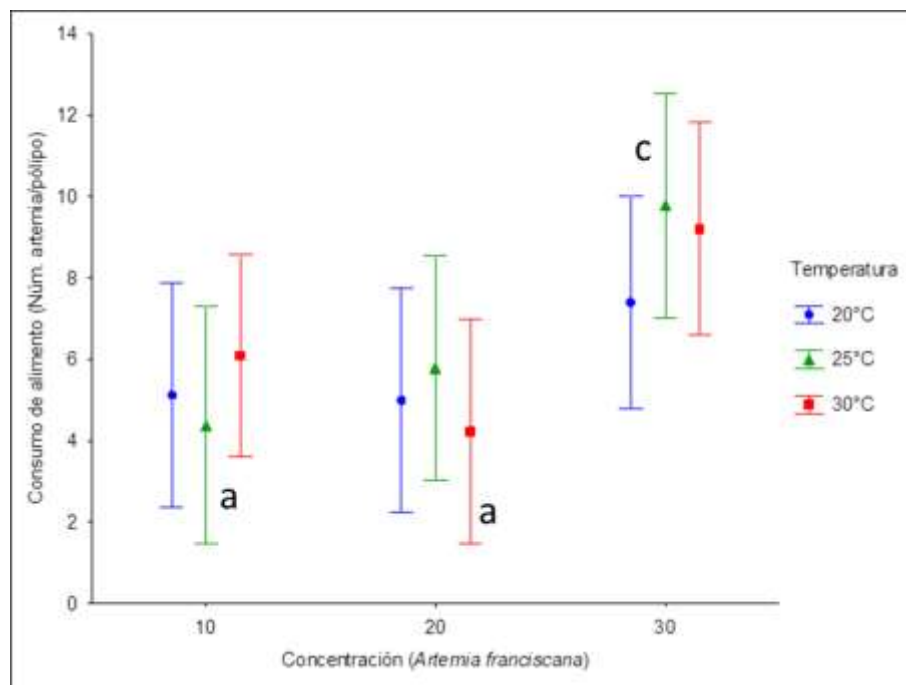


Figura 8. Cantidad de alimento consumido con respecto a tres concentraciones (10, 20 y 30 *Artemia franciscana* por pólipo) y temperatura de exposición (20, 25 y 30 °C).

7.2 Supervivencia y estrategias reproductivas

7.2.1 Supervivencia

La temperatura de 25 °C fue la única donde no hubo 100% de supervivencia, con una mortalidad del 20 % (Fig. 9). Hay que destacar que de los pólipos que murieron, uno lo hizo sin estroblar a

lo largo de la duración del experimento; otro murió durante la estrobilación y no logró liberar las éfiras; y el último, probablemente, no pudo recuperarse después de terminar de estrobilar, ya que tres días antes había finalizado la expulsión total de éfiras.

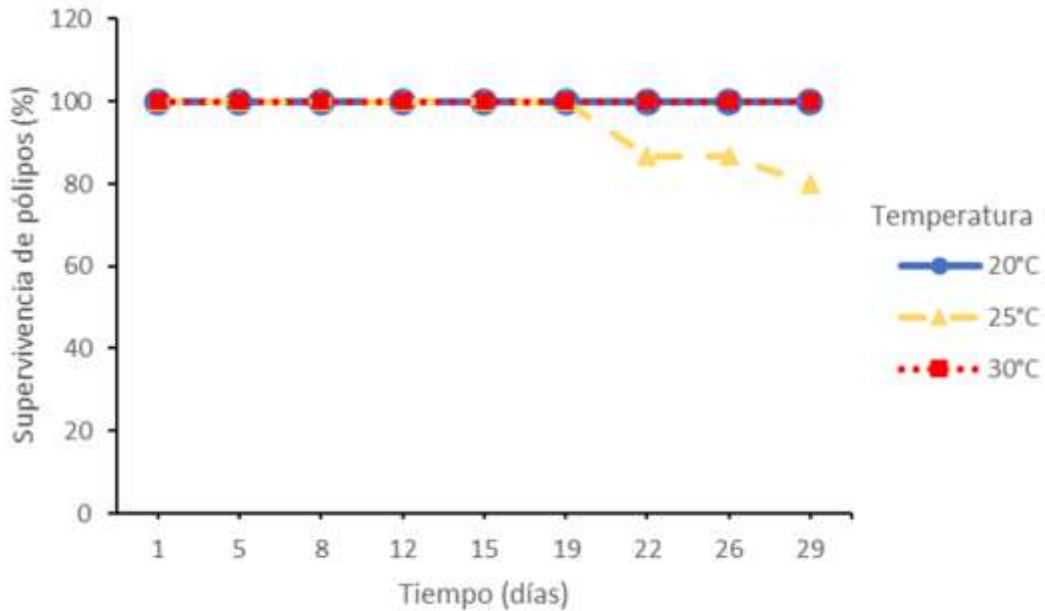


Figura 9. Porcentaje (%) de supervivencia de pólipos de *Aurelia* sp. por temperatura de exposición (20°C, 25°C y 30 °C).

A la temperatura más baja (20 °C) se observaron cambios anatómicos en los organismos (Fig. 10a). En el día 8 se comenzó a observar una contracción en sus tentáculos, se veían pequeños y anchos (flecha verde), estos cambios anatómicos fueron visible en el 27 % de los pólipos en el mismo día. Entre los días 12, 19 y 22 los tentáculos del 40 % de los pólipos eran mucho más pequeños y poco visibles. Al final del experimento, día 29, los tentáculos del pólipo ya no eran notorios, el pie se encontraba completamente reducido (flecha azul punteada) y el cuerpo se apreciaba deforme (Fig. 10a). En general, el cuerpo del pólipo es cónico/tubular, con los tentáculos alargados y delgados rodeando la boca y un pie en el extremo aboral del cuerpo, con el que se adhiere al sustrato. En el último día de observación, el 67 % de los organismos expuestos a 20 °C se veían con los tentáculos completamente contraídos y el cuerpo deforme. Los pólipos expuestos a 25 °C no presentaron ningún tipo de cambio anatómico anormal durante los 29 días del experimento (Fig. 10b) y aquellos expuestos a 30 °C, sólo en un 20 % se

observaron cambios anatómicos anormales como tentáculos pequeños y anchos, pero no al grado de lo visto a 20 °C (Fig. 10c).



Figura 10. Secuencia de los cambios anatómicos observados en pólipos (días 1, 8, 19 y 29 de izquierda a derecha). a) pólipo expuesto a 20 °C (flecha verde. Tentáculos contraídos; flecha amarilla: cuerpo deforme; flecha azul punteada: pie reducido); b) pólipo expuesto a 25 °C; c) pólipo expuesto a 30 °C (todas las fotografías fueron tomadas a 2x).

7.2.2 Dinámica de producción de pólipos hijos y éfiras; producción de estróbilas y desempeño reproductivo

Se encontró un efecto significativo respecto a la temperatura ($F_{4,754} = 5.2131$; $p = 0.00038$) y respecto al tiempo ($F_{16,75a} = 3.7580$; $p = 0.0000$) en la producción de pólipos (Fig. 11a) y éfiras (Fig. 11b). La mayor producción de pólipos hijos fue en la temperatura de 25 °C (124 pólipos totales), que es aproximadamente un 30 % más que los obtenidos a 20 °C (85 pólipos totales) y un 20 % más que los producidos a 30 °C (99 pólipos totales). La mayor producción de éfiras fue en la temperatura de 30 °C (7 éfiras), mientras que a 20 °C no hubo producción de éfiras.

La temperatura de 25 °C fue en la única donde se presentó desarrolló de podocistos, en un pólipo.

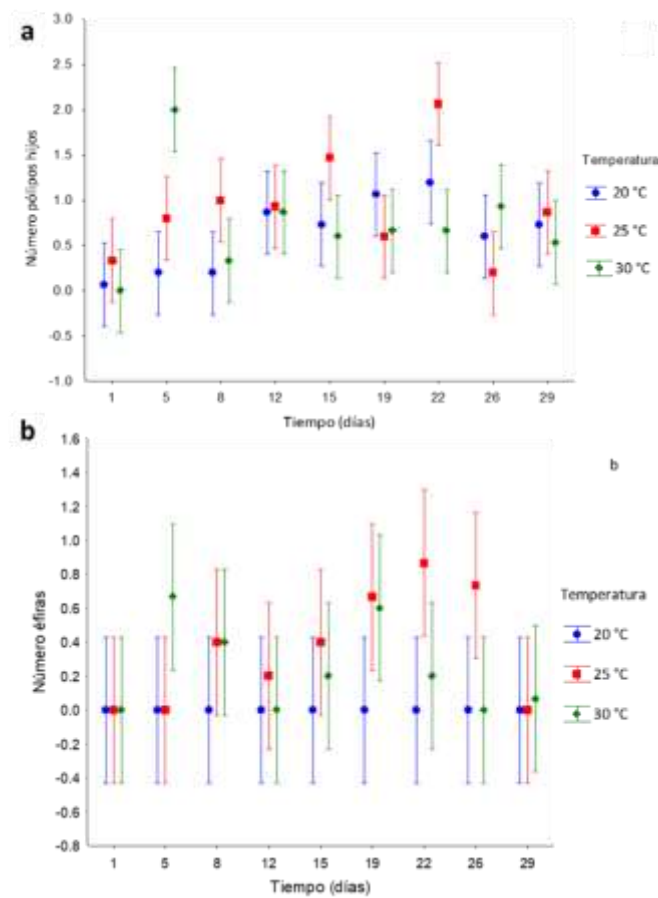


Figura 11. Dinámica de reproducción asexual por temperatura de exposición (20, 25 y 30 °C) durante 29 días. a) producción de pólipos hijos; b) producción de éfiras.

La mayor cantidad de estróbilos obtenidos fue de 8 a 30 °C, temperatura donde un pólipo de los 15 empleados presentó más de un evento de estrobilación. A 25 °C se produjeron un total de 6 estrobilaciones (Fig. 12a). La temperatura que presentó mayor cantidad de éfiras liberadas totales fue la de 25 °C con 28 éfiras, mientras que en 30 °C se liberaron 26 éfiras. Sin embargo, la cantidad de éfiras que se liberaron por día fue mayor a 30 °C, excepto en el día 29, donde la temperatura de 25 °C tuvo la mayor liberación de éfiras acumuladas (Fig. 12b).

En el caso de la temperatura de 20 °C no se observó ningún evento de estrobilación y por lo consiguiente no hubo liberación de éfiras.

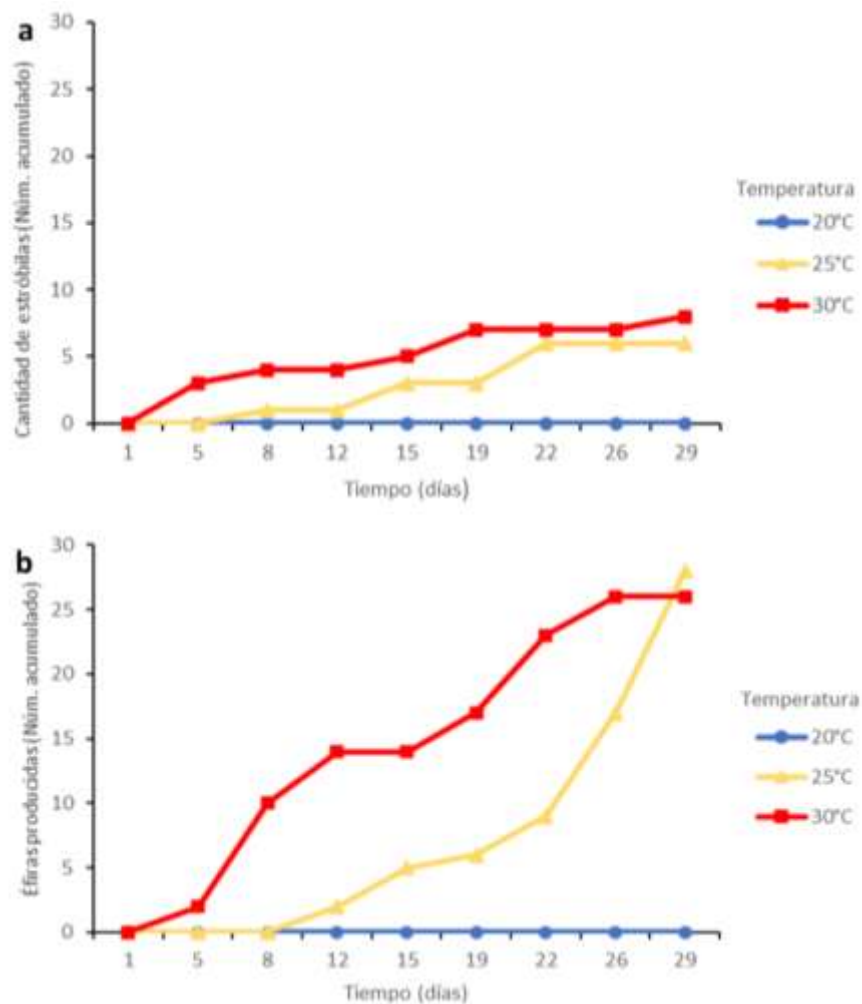


Figura 12. Acumulado de eventos de estrobilación (a), y de producción de éfiras (b) por día, con respecto a las temperaturas de exposición (20 °C- línea azul; 25 °C- línea amarilla; 30 °C- línea roja).

Los pólipos expuestos a 30 °C que presentaron estrobilación lograron recuperarse de forma exitosa. En el día 1 se observó un pólipo relajado, con sus tentáculos extendidos y un pie alargado. Para el día 5 las éfiras comenzaron a desprender del estróbilo, después de la finalización de la liberación, en el día 8, se muestra un pólipo con apenas unos pequeños tentáculos visibles, sin un pie formado y de un tamaño muy reducido. En el día 12 se comenzó a dar un mayor desarrollo de los tentáculos. El día 15 ya era visible el pie del pólipo y se encontraba fijó al vial de plástico. Del día 19 al 26 el cuerpo empezó a tomar la forma típica de cono, los tentáculos y el pie se alargaron. En la última observación (día 29) se ve una recuperación exitosa de la forma del pólipo después el proceso de estrobilación, los tentáculos estaban visibles y relajados, su cuerpo definido y pie desarrollado. Además, se observó la formación de pólipos hijos (brotes por gemación) (Fig. 13).

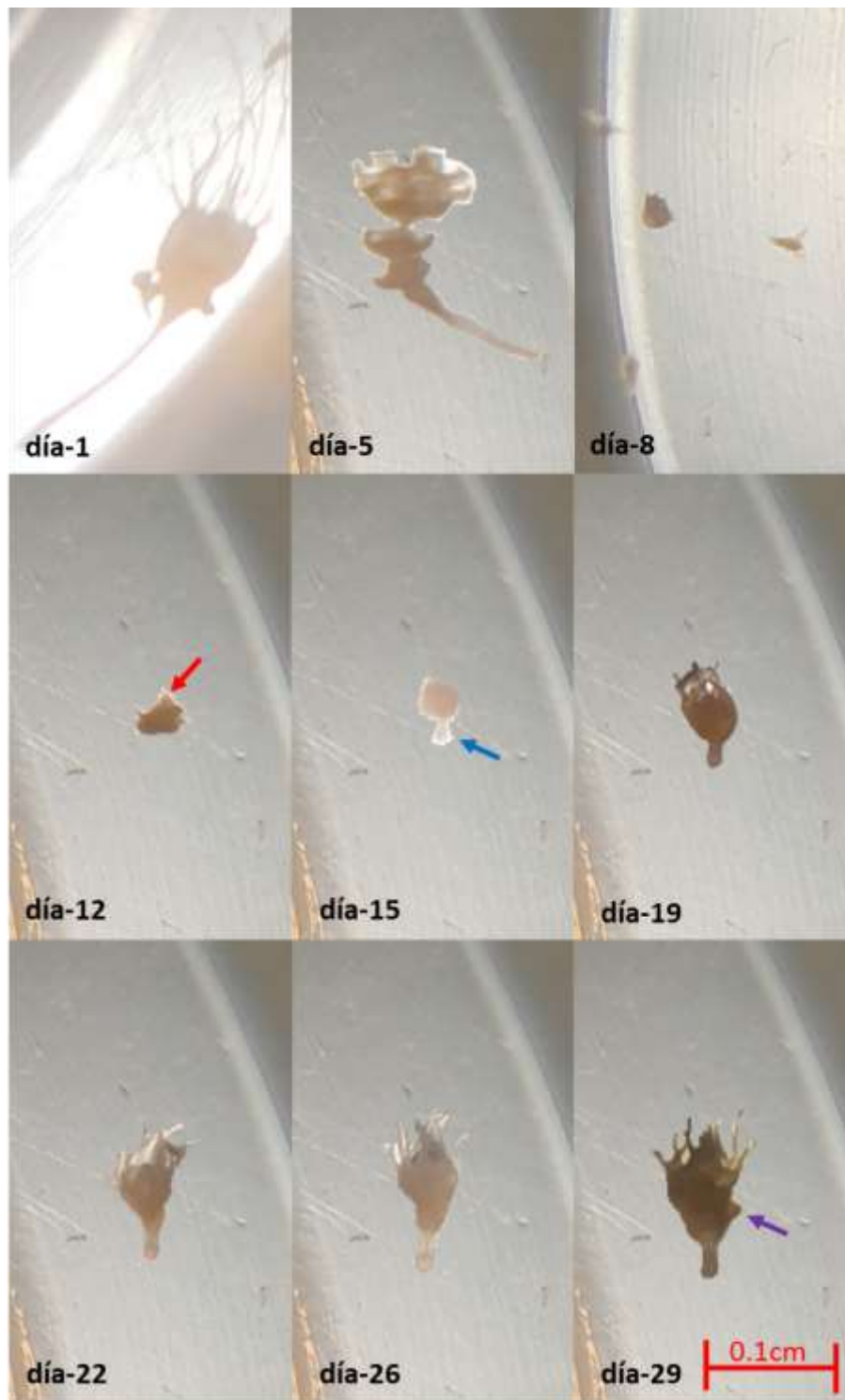


Figura 13. Secuencia de imágenes de un pólipo a 30 °C antes, durante y después del proceso de estrobilación. Del día 1 al 29 de izquierda a derecha: día-1) pólipo relajado y sin anomalías anatómicas; día-5) estrobilación a punto de expulsión de éfiras; día-8) pólipo después del término de la expulsión de éfiras; día-12) comienzo del desarrollo de tentáculos (flecha roja); día-15) desarrollo del pie (flecha azul); día-19: día-26) pólipo con tentáculos y pie desarrollados; día-29) pólipo recuperado con tentáculos desarrollados e inicio de gemación (flecha morada) (fotografías tomadas a 2x).

De las éfiras obtenidas en 30 °C el 77 % (20 éfiras) presentaron algún tipo de deformidad: 1) malformaciones en los ropalios; 2) inversión del cuerpo; 3) ropalios sin desarrollar (Fig. 14 b-d). Mientras que en 25 °C sólo el 12 % (3 éfiras) tuvieron algún tipo de malformación, todas las demás se observaron de un tamaño y constitución normal (Fig. 14a).

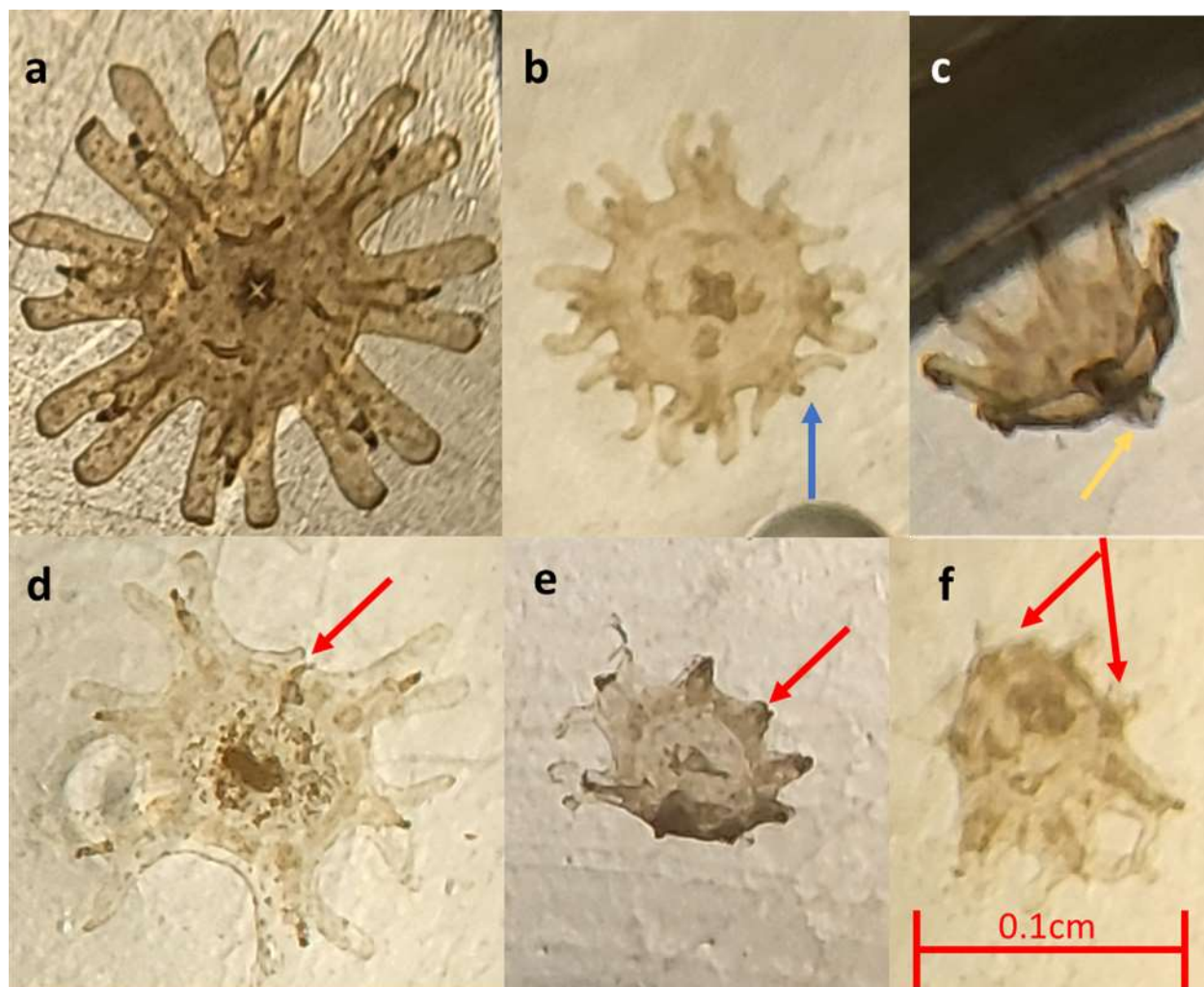


Figura 14. Imagen de deformidades en éfiras liberadas por pólipos expuestos a 30 °C. a) éfira regular sin deformaciones; b) éfira con ropalios malformados (flecha azul); c) éfira con el cuerpo invertido (flecha amarilla: manubrio); d, e y f) éfiras que muestran ropalios sin desarrollar o con deficiente desarrollo (flechas rojas) (fotografías tomadas a 4x).

En la figura 15a se presenta el desempeño reproductivo total de brotes y éfiras producidas por temperatura. A 30 °C se obtuvieron un total de 99 brotes y 26 éfiras, mientras que a 25 °C el número de brotes fue de 124 y 28 éfiras. A 25 °C se obtuvo el mayor desempeño reproductivo

viable (124 brotes; 22 éfiras), seguido por la de 30 °C (99 brotes; 6 éfiras) y por último la de 20 °C (85 brotes) (Fig. 15b).

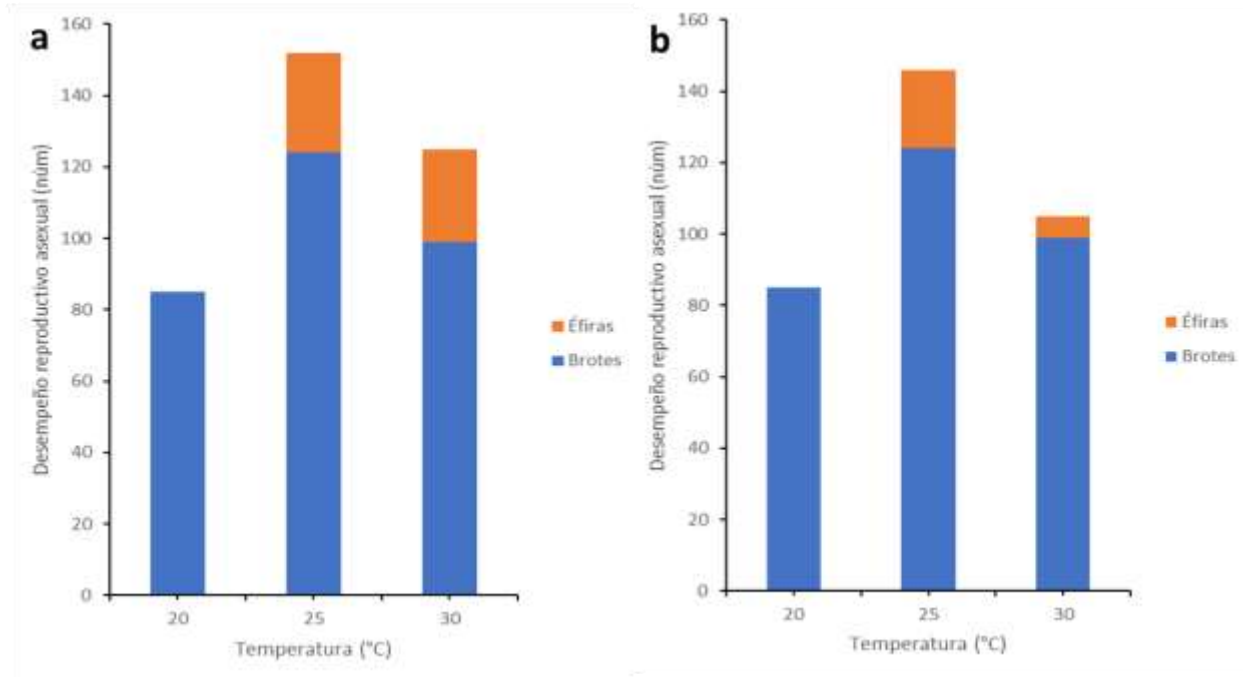


Figura 15. Desempeño reproductivo de pólipos de *Aurelia* sp. Gráfica a) Desempeño reproductivo asexual del total de brotes y éfiras obtenidas por temperatura; b) Desempeño reproductivo asexual viable, se restaron las éfiras con deformaciones obtenidas por temperatura.

7.2.3 Tasa de ingesta de alimento

La ingesta de nauplios de *A. franciscana* observada a 30 °C fue significativamente menor que a las otras dos temperaturas ($F_{2, 392} = 9.7573$; $p = 0.00007$), con un promedio de 8.3 nauplios ingeridos por pólipo por día (Fig. 16).

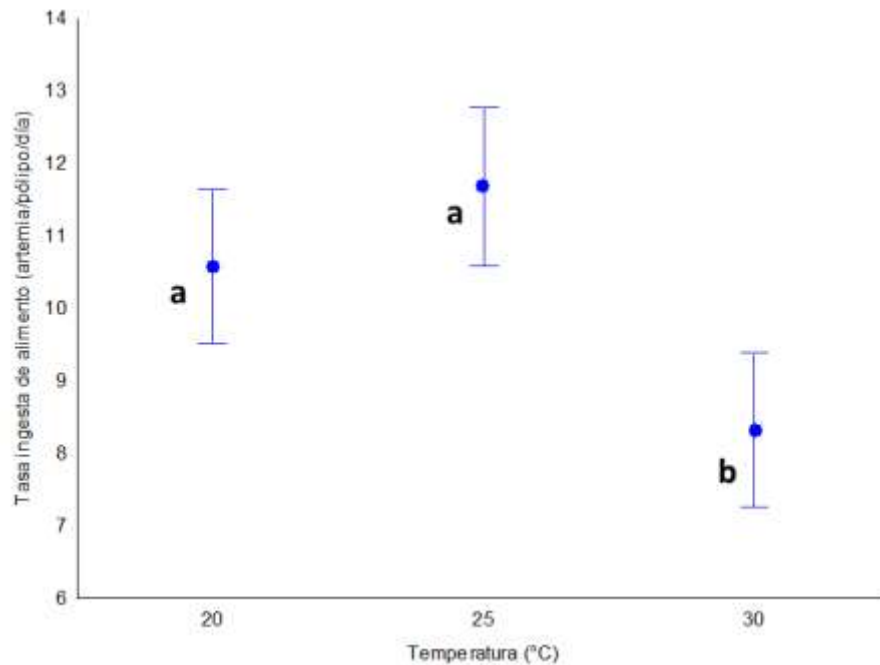


Figura 16. Promedio de *Artemia franciscana* ingerida por pólipo por día en cada una de las temperaturas de exposición (20 °C, 25 °C y 30 °C). Grupos homogéneos por temperatura: grupo a y grupo b (prueba post-hoc Tukey).

A 25 °C se observó en la ingesta una tendencia a un decremento continuo hasta el final del experimento ($y = -0.6133x + 14.639$; $R^2 = 0.8985$), sin embargo, la ingesta por día aún fue mayor que a 30 °C, excepto por la última observación (día 29). La cantidad de consumo a 20 °C fue fluctuante, ajustando su consumo a una ecuación polinómica, ($y = -0.2519x^2 + 1.9957x + 8.7492$; $R^2 = 0.8044$), con un incremento considerable del día 1 al 8, su menor ingesta se alcanzó los días 26 y 29. Por su parte, a 30 °C el consumo de alimento fue más alta en el día 1, de ahí la cantidad de ingesta bajó considerablemente, con un aumento a la mitad del experimento y otra al término. Sin embargo, a pesar de dichos picos, la cantidad de alimento ingerido sigue por debajo de las otras dos temperaturas (25 y 20 °C) (Fig. 17). Los consumos más bajos observados a 30 °C, coinciden con los días donde se presentó más de una estrobilación.

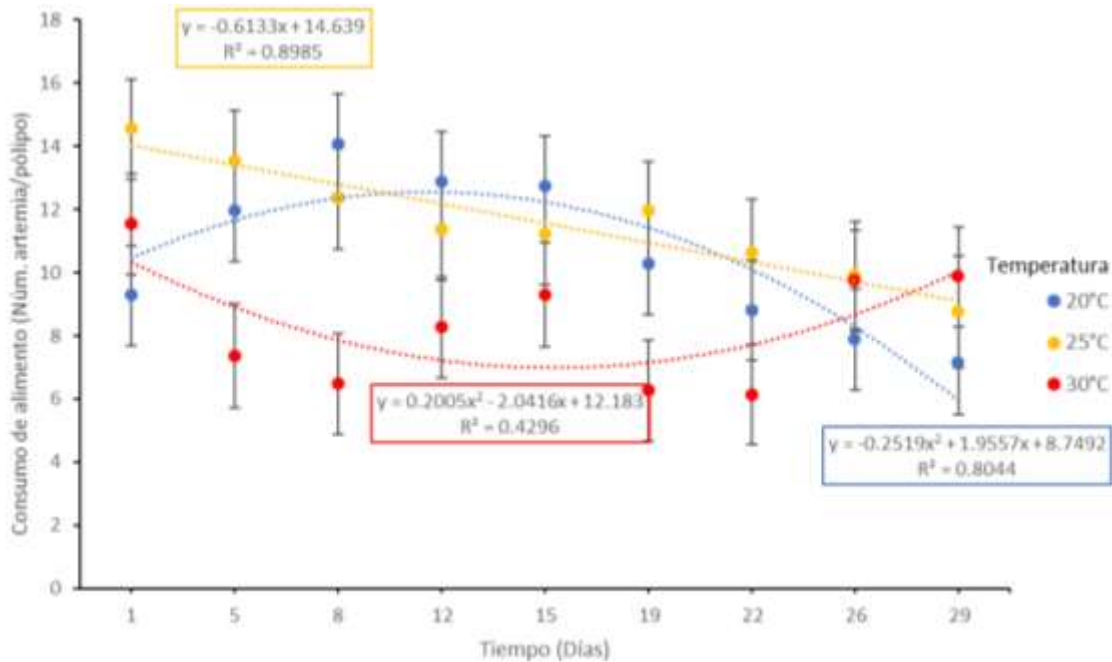


Figura 17. Dinámica de alimentación de pólipos por día a las temperaturas de exposición (20, 25 y 30 °C).

7.3 Tasa metabólica

Se observó un efecto significativo en la tasa metabólica de los pólipos con respecto a la temperatura y entre pólipos alimentados y sin alimentar ($F_{2,72} = 6.2232$; $p = 0.003214$). La mayor tasa respiratoria postalimentaria se dio a 30 °C (0.000390 $\mu\text{mol}/\text{mg}/\text{min}$), seguida por la de 25 °C (0.000123 $\mu\text{mol}/\text{mg}/\text{min}$) y finalmente la de 20 °C (0.000039 $\mu\text{mol}/\text{mg}/\text{min}$). El metabolismo rutinario fue menor que el postalimentario en todas las temperaturas (Fig. 18).

Hubo diferencia significativa del metabolismo postalimentario a 30 °C, con respecto a los demás tratamientos, y con el metabolismo rutinario a la misma temperatura (0.000166 $\mu\text{mol}/\text{mg}/\text{min}$). Las tasas metabólicas rutinaria (0.000018 $\mu\text{mol}/\text{mg}/\text{min}$) y postalimentaria a 20 °C fueron diferentes a las obtenidas a 30 °C. Ambas tasas muestran un incremento exponencial positivo con respecto a la temperatura (Fig. 19).

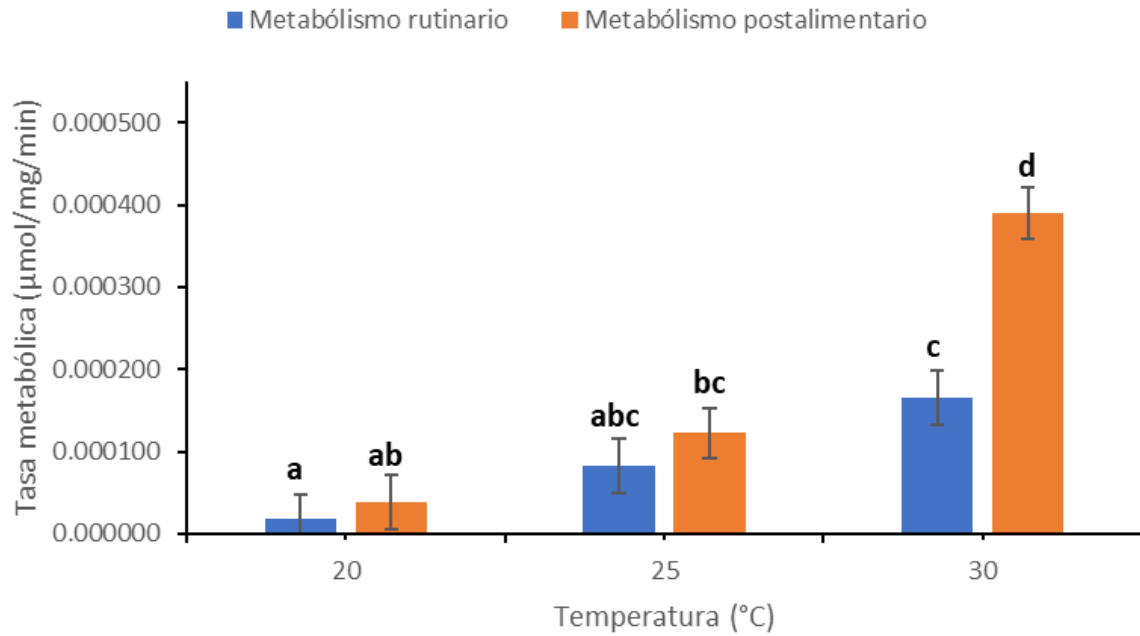


Figura 18. Tasa metabólica ($\mu\text{mol/mg/min}$) de pólipos de *Aurelia* sp. sometidos a tres diferentes temperaturas (20, 25 y 30 °C). Las barras de color naranja muestran la tasa respiratoria de pólipos alimentados previamente (metabolismo postalimentario) y las de color azul de pólipos en inanición (metabolismo rutinario). Grupos homogéneos por temperatura y dieta: a, ab, abc, bc, c y d (Prueba post-hoc Duncan).

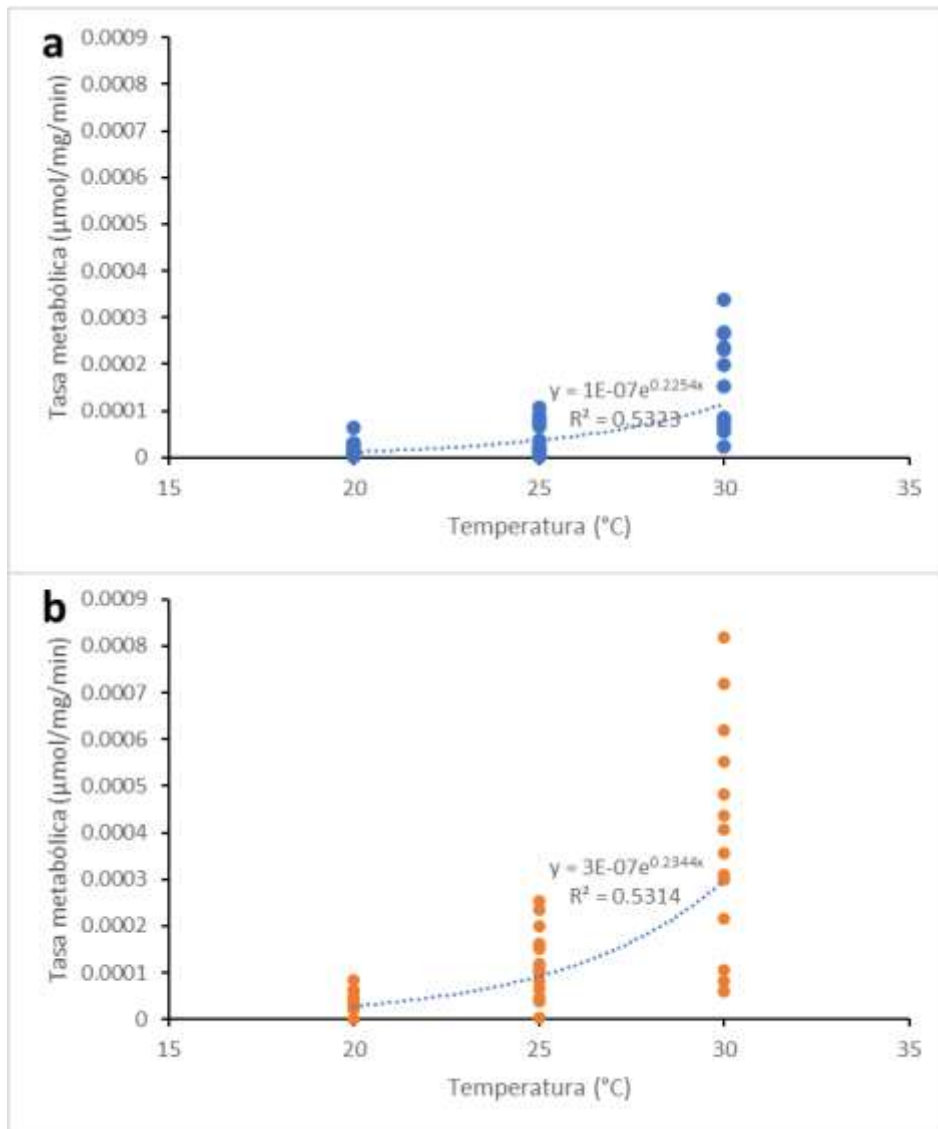


Figura 19. Tasa metabólica (12 $\mu\text{mol/mg/min}$) de los pólipos de *Aurelia* sp. a) Metabolismo rutinario; b) Metabolismo postalimentario.

8. DISCUSIÓN

Las variaciones en la temperatura pueden generar cambios significativos en la fisiología de los invertebrados marinos. Los organismos acuáticos poiquiloterms no pueden regular su temperatura interna, si no que dependen de la temperatura ambiental, por lo que un aumento o disminución de este factor de forma considerable puede generar efectos negativos sobre su metabolismo al no encontrarse dentro de su óptimo fisiológico (Tarifeño, 2004; Martínez-Porchas, 2009). Se ha evidenciado que la temperatura tiene un fuerte impacto en la reproducción de las escifomedusas, así como en otros procesos fisiológicos (Willcox *et al.*, 2008; Feng *et al.*, 2015). Nuestros resultados apoyan la afirmación de que la temperatura tiene un efecto sobre la supervivencia, metabolismo y reproducción en los pólipos de la medusa *Aurelia* sp. que habita en la Bahía de La Paz, B.C.S.

8.1 Concentración de alimento

Además de factores como la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto, otro factor importante para la reproducción asexual en pólipos de medusas es la disponibilidad de alimento (Arai, 1997). Se ha relacionado un adecuado crecimiento en las medusas con concentraciones altas de alimento, mientras que escasa disponibilidad de comida limita su crecimiento (Olsen *et al.*, 1994). Varios autores mencionan que una buena alimentación en la fase bentónica de las medusas ayuda en el desarrollo de brotes, podocistos y éfiras (Cargo y Rabenold, 1980; Purcell *et al.*, 1999; Ishii y Watanabe, 2003). En pólipos de medusas se ha observado que tanto el tipo como la cantidad de alimento que se les suministra afectan en su reproducción y supervivencia. Las dietas que sólo se componen de microalgas, a pesar de que proporcionan nutrientes para los pólipos, no les suministra la cantidad de energía necesaria para realizar eficientemente sus procesos reproductivos, lo que a su vez puede llevarlos a un desgaste fisiológico que puede ser letal para los organismos (Wang *et al.*, 2015a). Por otro lado, una dieta conformada por zooplancton les proporciona la energía necesaria para la generación exitosa de nuevos clones, así como el reclutamiento de nuevas medusas por medio de la estrobilación, sin que su integridad física se vea perjudicada (Purcell *et al.*, 1999). En el presente trabajo la mayor ingesta de alimento se obtuvo en la concentración de 30 nauplios de *A. franciscana*, cantidad que se

encuentra cercana a la reportada por Hay y Uye (2010) de 24 organismos ingeridos por un pólipo de *A. aurita* en vida silvestre. Estos resultados muestran que pólipos de *Aurelia* sp. expuestos a una temperatura constante, en periodos cortos, mientras más concentración de alimento se les suministre más consumen. Kamiyama (2001) observó un aumento en la tasa de alimentación en pólipos de *Aurelia aurita* conforme aumentaba la concentración de ciliados (50 células/mL), además, menciona que debido a la vida sésil que presentan los pólipos es necesaria una alta concentración de zooplancton para una captura eficiente de sus presas, por lo que, en vida silvestre, al estar en un espacio abierto donde la distribución del alimento es más amplia, una mayor concentración permitiría que sea más fácil que la comida se acerque a donde el pólipo se encuentra fijo.

Autores como Wang *et al.* (2018) han relacionado una mayor concentración de nauplios de *Artemia* con un mejor rendimiento reproductivo en pólipos de *Aurelia coerulea*, aquellos organismos a los que se les suministró 30 nauplios tuvieron una mayor producción tanto de éfiras como de brotes (pólipos hijos), a comparación de los que se les proporcionó menor cantidad de nauplios (0, 6, 12 y 20). Se ha observado que los pólipos de esta especie de medusa son animales voraces, si la disponibilidad de alimento aumenta mayor será el beneficio en la reproducción y crecimiento de los pólipos, mientras más comen más energía tienen para poder generar éfiras o brotes. Schiariti *et al.* (2014) observaron que pólipos de *Aurelia* sp. produjeron mayor cantidad de brotes a 25 °C y que su desarrollo también dependió de la presencia o ausencia de alimento, hubo más pólipos hijos con alimento disponible. Esto sugiere que este factor puede ser uno de los responsables del aumento de las poblaciones de medusozoos. Sin embargo, la cantidad de presas que pueden ingerir en vida natural sería menor que en cautiverio, debido a la competencia con otros organismos marinos (Han y Uye, 2010).

8.2 Supervivencia y estrategias reproductivas

8.2.1 Supervivencia

El conocimiento de la supervivencia en etapas bentónicas permite establecer un panorama más amplio sobre la abundancia y reclutamiento de las medusas, ya que los pólipos son los responsables de la generación de las éfiras que darán paso a la fase pelágica. Autores como

Gröndahl (1988) consideran que la mortalidad en plánulas y pólipos es más importante que la de éfiras y medusas para la abundancia de la población de estos organismos; mientras la fase sésil se encuentre estable esta podrá seguir reproduciéndose para generar una mayor cantidad de éfiras. Sin embargo, si los pólipos no se encuentran en un ambiente óptimo, las éfiras que lograrían producir podrían no ser viables para un buen desarrollo de la etapa medusa.

No se observaron decesos de pólipos a 20 °C, pero sí presentaron cambios anatómicos anormales. Por su parte, los pólipos que se encontraban a 25 °C sí presentaron mortalidad de un 20 %. Cabe resaltar que de los tres pólipos que murieron, uno de ellos lo hizo justo después de finalizar la estrobilación y otro durante dicho proceso por lo que esto podría estar ligado a los decesos. El deterioro del aspecto general del pólipo observado a 20 °C, podría representar dificultades para aquellos pólipos que se encuentran en la naturaleza sometidos a temperaturas que rondan los 20 °C de forma prolongada, ya que los tentáculos encogidos, la reducción del cuerpo y la contracción de la boca le imposibilitarían la captura e ingesta de alimento, lo que disminuye su facultad de supervivencia.

8.2.2 Dinámica de producción de pólipos hijos y éfiras; producción de estróbilas y desempeño reproductivo

Los pólipos bentónicos tienen diferentes estrategias reproductivas asexuales (Arai, 1997; Lucas, 2001). La producción de brotes y la estrobilación son dos de las diferentes formas de reproducción asexual que muestran los pólipos de *Aurelia* sp (Vagelli, 2007; Xing *et al.*, 2019). La temperatura es uno de los principales factores que se ha descrito que tiene un efecto significativo sobre estos procesos (Purcell *et al.*, 2007; Hernández-Tlapale, 2010; Olguín-Jacobson, 2016). Algunos autores mencionan que su producción se ve beneficiada por la exposición a temperaturas cálidas (Ma y Purcell, 2005; Purcell, 2009). En este trabajo la mayor producción de pólipos hijos se dio a en el tratamiento de 25 °C. La alta producción de brotes a 25 °C podría estar ligada al alto consumo de alimento que se presentó en este tratamiento a lo largo del experimento, en comparación a la baja ingesta que se dio a 30 °C.

Fue notable que a 20 °C, la producción de pólipos hijos fue la única estrategia reproductiva que se presentó en este tratamiento. Además, fue la temperatura donde se presentó la menor producción de brotes durante el periodo experimental. La poca generación de brotes a 20 °C pudo deberse a las deformaciones observadas en los pólipos en este tratamiento, lo que pudo limitar la ingesta de alimento. Schiariti *et al.* (2014) mencionan que, pólipos expuestos a bajas temperaturas (5 - 20 °C), presentan un deterioro en sus tentáculos lo que limita la captura de sus presas, y a su vez provoca una disminución en la disponibilidad de energía para la formación de una alta cantidad de pólipos hijos, tal como sucedió en el presente trabajo.

En el caso de los eventos de estrobilación, trabajos como los realizados por Arai (1997) y Lucas (2001) mencionan que un incremento en la temperatura junto con una buena disponibilidad de alimento aumenta los eventos de estrobilación y la cantidad de éfiras producidas. Esto coincide con lo obtenido en este estudio, donde se observó estrobilación y reclutamiento de éfiras en las temperaturas más cálidas (25 °C y 30 °C). Purcell *et al.* (1999) obtuvieron una mayor liberación de éfiras de *Chrysaora quinquecirrha* a una temperatura de 25 °C y con alta disponibilidad de alimento. De igual manera en este trabajo la mayor cantidad de éfiras liberadas se dio a 25 °C, temperatura en la que también se observó un alto consumo de alimento. La producción y liberación de éfiras requieren una alta demanda energética, por lo que una buena alimentación es necesaria para un mayor reclutamiento de éfiras

Con respecto a los eventos de estrobilación, hubo un mayor número de pólipos que estrobilaron en la temperatura de 30 °C. Esto concuerda con lo obtenido por Dawson *et al.* (2001) quienes observaron más eventos de estrobilación de pólipos de *Mastigias sp.* a 31.5 °C, pero al aumentar más la temperatura (33.8 y 35.2° C) este proceso fue inhibido. Como ya se mencionó anteriormente, un aumento en la temperatura beneficia la estrobilación, sin embargo, se ha observado que una prolongada exposición a altas temperaturas puede provocar un decremento en los eventos de estrobilación, esto a causa de un incremento en la tasa metabólica que pondría al organismo en dificultades para poder llevar a cabo todos sus procesos fisiológicos de manera adecuada, lo que provoca que tome rutas que necesiten una menor demanda energética para no sufrir daños irreversibles.

En este trabajo, además de obtenerse la mayor cantidad de estróbilas a la temperatura más cálida (30 °C), también fue el único tratamiento donde un pólipo estrobiló dos veces durante el experimento. Se ha mencionado que el tiempo entre eventos de estrobilación disminuye al aumentar la temperatura (Shi *et al.*, 2017; Nevarez-Galván, 2019).

A pesar de que a la temperatura de 30 °C se lograron expulsar casi la misma cantidad de éfiras que la temperatura de 25 °C (26 y 28 éfiras, respectivamente) la mayoría presentó algún tipo de malformación en la temperatura más alta, debido a esto, estas éfiras no serían viables para llegar a convertirse en medusas. Nevarez-Galván (2019) describe algo similar en las éfiras de *Stomolophus meleagris* producidas por pólipos expuestos a temperaturas de 36 °C y 37 °C, las cuales también exhibieron deformaciones. Widmer (2005) observó que éfiras de *A. labiata* cultivadas a temperaturas entre 22.5 °C y 28 °C, después de permanecer expuestas a dicho calentamiento durante más de 7 días, comenzaron a presentar cambios morfológicos desfavorables como reducción o inversión del cuerpo aun después de regresarlas a temperaturas inferiores (15 °C), lo que sugiere que el mantenimiento prolongado a altas temperaturas sería dañino o mortal para las éfiras. Por su parte, Hernández-Tlapale (2010) no atribuye las malformaciones de éfiras de *S. meleagris* a cambios en la temperatura, sino a otros factores que pueden alterar internamente a los pólipos durante su formación. La baja ingesta de alimento, provocada por el aumento en la temperatura, llevaría a una deficiencia de nutrientes y energía necesaria para el óptimo desarrollo de las éfiras lo que daría como resultado las deformaciones antes mencionadas. Wang *et al.* (2018) mencionan que un mayor consumo de alimento en éfiras les aporta una mejor base nutricional y ayudaría a que tengan una mayor resistencia al hambre.

Los resultados obtenidos indican que una exposición prolongada a altas temperaturas podría tener efectos negativos en los pólipos de *Aurelia* sp., lo que podría llevar a un declive en sus poblaciones debido a las deformaciones que presentaron la mayoría de las éfiras a 30 °C. Finalmente, el desempeño reproductivo se vio más favorecido a 25 °C, tanto con la producción de pólipos hijos como de éfiras, por lo que esta temperatura sería adecuada para la reproducción y reclutamiento de nuevas medusas en Bahía de La Paz.

El tratamiento en el que no se obtuvo ningún evento de estrobilación fue a 20 °C, estos resultados coinciden con Purcell *et al.* (2019) y Wang *et al.* (2015a) quienes tampoco obtuvieron eventos de estrobilación a una temperatura de 20 °C.

8.2.3 Tasa de ingesta de alimento

En este trabajo se observó una diferencia significativa en la ingesta de alimento con respecto a la temperatura ($p < 0.05$). El menor consumo se dio a 30 °C, lo cual coincide con el trabajo de Sun *et al.* (2023) donde la menor tasa de alimentación se dio en las temperaturas más cálidas (> 22 °C). Si bien, el aumento de la temperatura genera una mayor demanda energética, y con ello, una necesidad de incrementar la ingesta de alimento, la exposición prolongada a temperaturas altas puede tener efectos negativos sobre el metabolismo por el estrés causado por el calentamiento constante, lo que llevaría a que no puedan degradar los nutrientes de forma eficiente y por consiguiente generar mayor cantidad de energía, lo que podría ser fatal para los organismos (Hazel y Prosser, 1974; Leung *et al.*, 2018).

El mayor consumo de alimento total observado fue a 25 °C, temperatura donde se obtuvo el mayor desempeño reproductivo. Ishii y Watanabe (2003) correlacionan el suministro de alimento con la reproducción de *A. aurita*, ya que al consumir una mayor cantidad de alimento podrán utilizar la energía obtenida para el crecimiento, desarrollo y producción de pólipos hijos. Han y Uye (2010) demostraron en pólipos de *A. aurita* que la mayor cantidad de pólipos hijos se obtuvieron a la mayor concentración de alimento, independientemente de la temperatura (18, 22, 26 y 28 °C), lo que coincide con los resultados del primer experimento realizado. Purcell *et al.* (1999) por otro lado, mencionan que para pólipos de *Chrysaora quinquecirrha* una buena disponibilidad de alimento beneficia la cantidad de éfiras producidas, pero no la formación de nuevos pólipos.

8.3 Tasa metabólica

Uno de los métodos indirectos empleados para conocer el efecto que tiene la temperatura sobre el metabolismo, es la tasa de consumo de oxígeno o tasa respiratoria (Jhonston y Dunn

1987; Re *et al.*, 2004) y para tener una idea del costo energético utilizado en los procesos digestivos, es utilizada la tasa respiratoria postalimentaria (Rosas *et al.*, 2007).

Los resultados obtenidos presentaron diferencias significativas con relación al efecto de la interacción del alimento y la temperatura sobre la tasa respiratoria ($p < 0.05$). De tal forma que hubo un incremento en la tasa metabólica conforme aumentaba la temperatura, donde la mayor tasa fue a los 30 °C, con y sin alimento, en comparación de las demás temperaturas. En trabajos realizados por Mangum *et al.* (1972), Fitt y Costley (1998) y Purcell (2009) también se reportó un aumento en la tasa respiratoria con respecto al incremento de la temperatura. Gambill y Peck (2014) encontraron que la tasa metabólica de pólipos de *A. aurita* permaneció en un mínimo constante a bajas temperaturas (5 a 10 °C), pero aumentó súbitamente al incrementar la temperatura (15 °C). Además, mencionan que las diferencias en las respuestas respiratorias de los pólipos a la temperatura se pueden atribuir a las distintas ventanas térmicas de los sitios de origen geográfico.

Castelo (2012) reporta una mayor tasa metabólica a una temperatura de 29 °C (0.3028 mg/g/h) en pólipos de *Stomolophus meleagris*, mientras que Nevarez-Galván (2019) obtuvo un mayor consumo a la temperatura de 36 °C ($2.0795e^{-07}$ $\mu\text{mol/mg/min}$) para la misma especie. Höhn *et al.* (2017) sugieren que los pólipos de *A. aurita* que presentan mayores tasas respiratorias tienen una mayor capacidad fisiológica para responder a la variación de la temperatura que aquellos con tasas más bajas.

La alimentación también causó que el metabolismo respiratorio se acelerara, en comparación de los tratamientos sin alimento. Se sabe que la ingesta de alimento provoca mayor consumo de oxígeno postalimentario debido al procesamiento de las macromoléculas para la obtención de energía (Ross *et al.*, 1992). Con respecto al metabolismo rutinario, no se observaron diferencias entre las temperaturas de 25 y 30 °C. La falta de alimento y el incremento de la temperatura (30 °C) podrían ocasionar que las actividades biológicas de los pólipos cesen, debido a que no hay energía disponible suficiente, lo que llevaría a utilizar la energía de reserva para sobrellevar el estrés causado por las altas temperaturas y poder sobrevivir. A 20 y 25 °C la tasa respiratoria no difirió significativamente entre el metabolismo rutinario y postalimentario.

9. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en este trabajo demostraron que la temperatura tiene un efecto sobre los procesos fisiológicos de los pólipos de *Aurelia* sp. de Bahía de la Paz.

- Una mayor concentración de *A. franciscana* aumenta la ingesta de alimento en pólipos de *Aurelia* sp.
- La temperatura de 25 °C entra en el rango adecuado para un desempeño reproductivo y metabolismo eficientes en los pólipos de *Aurelia* sp.
- Un aumento en la temperatura influye en los procesos de estrobilación, pero una baja ingesta de alimento y temperaturas cálidas (30°C) provocan una mayor cantidad de malformaciones en éfiras.
- Los pólipos de *Aurelia* sp. necesitan alimento suficiente para poder llevar a cabo de manera satisfactoria sus procesos reproductivos, sin embargo, en una continua exposición a altas temperaturas (30 °C) con bajo alimento disponible provoca un deterioro en su metabolismo.
- La tasa metabólica de los pólipos *Aurelia* sp. se incrementa con el aumento de la temperatura y una alimentación previa.
- La temperatura de 20 °C es poco favorable para los procesos reproductivos de los pólipos de la medusa Luna en Bahía de La Paz.

9.1 Recomendaciones

- Extender los rangos de temperatura tanto frías como más cálidas, tomando en cuenta la salinidad como otro factor determinante.
- Prolongar el tiempo de exposición de los organismos, más de un mes, a las temperaturas planteadas en este trabajo, así como a mayores y menores temperaturas, con especial interés en la temperatura de 25 °C para tener una idea más clara de los decesos observados en este estudio.
- Ampliar el estudio de la alimentación, en términos más específicos como la digestión y absorción de nutrientes en pólipos de *Aurelia* sp.

10. LITERATURA CITADA

- Addad, S., Exposito, J.Y., Faye, C., Ricard-Blum, S. y Lethias, C. (2011). Isolation, characterization and biological evaluation of jellyfish collagen for use in biomedical applications. *Marine Drugs*, 9: 967-983. doi:10.3390/md9060967
- Aljbour, S.M., Zimmer, M. y Kunzmann, A. (2017). Cellular respiration, oxygen consumption and trade-offs of the jellyfish *Cassiopea* sp. in response to temperature change. *Journal of Sea Research*, 128: 92-97.
- Álvarez-Tello, F. (2007). *La pesquería de la medusa bola de cañón (Stomolophus meleagris) en la región de Bahía de Kino-El Choyudo, Sonora, durante 2006. Tesis de Maestría*. Instituto Tecnológico de Guaymas, México. 74 pp.
- Álvarez-Tello, F.J., López-Martínez, J. y Lluch-Cota, D.B. (2015). Trophic spectrum and feeding pattern of cannonball jellyfish *Stomolophus meleagris* (Agassiz, 1862) from central Gulf of California. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 96(6): 1217-1227. doi:10.1017/S0025315415001605
- Arai, M.N. (1988). Interactions of fish and pelagic coelenterates. *Canadian Journal of Zoology*, 66: 1913-1927.
- Arai, M.N. (1997). *A functional biology of Scyphozoa*. Ed. Chapman and Hall, London. Inglaterra. 316 pp.
- Ates, R.M.L. (1991). Predation on Cnidaria by vertebrates other than fishes. *Hydrobiologia*, 216/217: 305-307.
- Attrill, M.J., Wright, J. y Edwards, M. (2007). Climate-related increases in jellyfish frequency suggest a more gelatinous future for the North Sea. *Limnology and Oceanography*, 52(1): 480-485.
- Avilés, A.Q. y Castelló, O.F. (2004). *Manual para el cultivo de Jurel*. INAPESCA. Distrito Federal, México. 47 pp.
- Bravo, V., Palma, S. y Silva, N. (2011). Seasonal and vertical distribution of medusae in Aysén region, southern Chile. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 39(2): 359-377.
- Becerra-Amezcuca, M.P., González-Márquez, H., Guzmán-García, X. y Guerrero-Legarreta, I. (2016). Medusas como fuente de productos naturales y sustancias bioactivas. *Revista Mexicana de Ciencias Farmacéuticas*, 47(2): 7-21.
- Berrill, N.J. (1949). Developmental analysis of scyphomedusae. *Biological Reviews*, 24(4): 393-409.
- Brusca, R.C. y Brusca, G.J. (2005). *Invertebrados: Segunda Edición*. Mc-Graw-Hill. Madrid, España. 1032 pp.
- Calder, D. R. (1982). Life history of the cannonball jellyfish, *Stomolophus meleagris* L. Agassiz, 1860 (Scyphozoa, Rhizostomida). *Biological Bulletin*, 162: 149-162.
- Cargo, D. (1975). Comments on the laboratory culture of Scyphozoa. En *Culture of marine invertebrate animals*. Plenum, New York, E.U.A. 145-154.
- Castelo, 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 de licenciatura*. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México.
- Chen, E.L. (2002). *Population dynamics and feeding of the moon jellyfish (Aurelia aurita) in Tapong Bay, southwestern Taiwán. Tesis de Maestría*. Universidad nacional Sun Yat-sen, Taiwán. 74 pp.

- Condon, R.H., Decker, M.B. y Purcell, J.E. (2001). Effects of low dissolved oxygen on survival and asexual reproduction of scyphozoan polyps (*Chrysaora quinquecirrha*). *Hydrobiologia*, 451: 89-95.
- Costello, J.H. y S.P. Colin. (1995). Flow and feeding by swimming scyphomedusae. *Marine Biology*, 124: 399-406.
- Dawson, M.N., Martin, L.E. y Penland, L.K. (2001). Jellyfish swarms, tourists, and the Christ-child. *Hydrobiologia*, 451: 131-144.
- Dawson, M.N. y Martin, L.E. (2001). Geographic variation and ecological adaptation in *Aurelia* (Scyphozoa, Semaestomeae): some implications from molecular phylogenetics. *Hydrobiologia*, 451: 259-273.
- Dowd, W., Brill, R., Bushnell, P. y Musick, J. (2006). Standard and routine metabolic rates of juvenile sandbar sharks (*Carcharhinus plumbeus*), including the effects of body mass and acute temperature change. *Fishery Bulletin*, 104(3): 323-331.
- Díaz, F., Re, A. D., González, R. A., Sánchez, L. N., Leyva, G., y Valenzuela, F. (2007). Temperature preference and oxygen consumption of the largemouth bass *Micropterus salmoides* (Lacépède) acclimated to different temperatures. *Aquaculture Research*, 38(13): 1387-1394.
- DOF. (11 de junio de 2018). Carta Nacional Pesquera. SAGARPA. 69 pp.
- Dowd, W., Brill, R., Bushnell, P. y Musick, J. (2006). Standard and routine metabolic rates of juvenile sandbar sharks (*Carcharhinus plumbeus*), including the effects of body mass and acute temperature change. *Fishery Bulletin*, 104(3): 323-331.
- Duarte, C., Pitt, K., Lucas, C., Purcell, J., Uye, S., Robinson, K., Brotz, L., Decker, M., Sutherland, K., Malej, A., Madin, L., Mianzan, H., Gili, J., Fuentes, V., Atienza, D., Pagés, F., Breitbart, D., Malek, J., Graham, W. y Condon, R. (2013). Is global ocean sprawl a cause of jellyfish blooms? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(2): 91-97.
- Fosså, J.H. (1992). Mass occurrence of *Periphylla periphylla* (Scyphozoa, Coronatae) in a Norwegian fjord. *Sarsia*, 77(3-4): 237-251.
- Félix-Torres, F.J., Garrido-Mora, A., Sánchez-Alcudia, Y., Sánchez-Martínez, A.J., Granados-Berber, A.A. y Ramos-Palma, J.L. (2017). Distribución y abundancia espacial y temporal de *Stomolophus meleagris* (Rhizostomae: Stomolophidae) en un sistema lagunar del sur del Golfo de México. *Revista de Biología Tropical*, 65(1): 167-179.
- Feng, S., G.T. Zhang, S. Sun, F. Zhang, S.W. Wang y M.T. Liu. (2015). Effects of temperature regime and food supply on asexual reproduction in *Cyanea nozakii* and *Nemopilema nomurai*. *Hydrobiologia*, 754 (1): 201-214.
- Fitt, W. y K. Costley. 1998. The role of temperature in survival of the polyp stage of the tropical rhizostome jellyfish *Cassiopea xamachana*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 222: 79-91.
- Fuchs, B., Wang, W., Graspeintner, S., Li, Y., Insua, S., Herbst, E., Dirksen, P., Böhm, A., Hemmrich, G., Sommer, F., Domazet-Lošo, T., Klostermeier, U., Anton-Erxleben, F., Rosenstiel, P., Bosch, T. y Khalturin, K. (2014). Regulation of polyp-to jellyfish transition in *Aurelia aurita*. *Current Biology*, 24(3): 263-273.
- Garrido, A., Castillo, P. y Félix, F. (2010). Las escifomedusas bola de cañón *Stomolophus meleagris* especie de gran interés en el mercado internacional. *Kuxulkab'*, 17(31): 69-73.
- Gasca, R. y Loman-Ramos, L. (2014). Biodiversidad De Medusozoa (Cubozoa, Scyphozoa e Hydrozoa) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 154-163.

- Genzano, G.N., Mianzan, H.W., Acha, E.M. y Gaitán, E. (2006). First record of the invasive medusa *Blackfordia virginica* (Hydrozoa: Leptomedusae) in the Río de la Plata estuary, Argentina-Uruguay. *Revista Chilena de Historia Natural*, 79: 257-261.
- Genzano, G.N., Schiariti, A. y Mianzan, H.W. (2014). Cnidaria, pp. 67-85. En: *Los invertebrados marinos*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Buenos Aires, Argentina. 355 pp.
- Gibbons, M.J. y Richardson, A.J. (2009). Patterns of jellyfish abundance in the North Atlantic. *Hydrobiologia*, 616: 51-65.
- Gómez-Daglio, L. y Dawson, M.N. (2017). Species richness of jellyfishes (Scyphozoa: Discomedusae) in the Tropical Eastern Pacific: missed taxa, molecules, and morphology match in a biodiversity hotspot. *Invertebrate Systematics*, 31: 635–663.
- Gong, A. (2001). *Allocation to clonal replication in a Scyphozoan (Aurelia)*. Doctoral Thesis. University of California. United States of America. 116 pp.
- González, M. (2010). *Alimentación y desarrollo en la fase pólipo de la medusa bola de cañón Stomolophus meleagris L. Agassiz, 1860 (Scyphozoa, rhizostomida)*. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México.
- Goodey, T. (1908). On the presence of gonadal grooves of a medusa *Aurelia aurita*. *Proceedings of The Zoological Society of London*: 55-59. Doi: [10.1111/j.1096-3642.1908.tb01834.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1908.tb01834.x)
- Gröndahl, F. (1988). Interactions between polyps of *Aurelia aurita* and planktonic larvae of scyphozoans: an experimental study. *Marine Ecology Progress Series*, 45: 87-93.
- Hamed, A.E. y Khaled, A.A. (2011). Reproductive strategy of the jellyfish *Aurelia aurita* (Cnidaria Scyphomedusae) in the Suez Canal and its migration between the Red Sea and Mediterranean. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 14(3): 269-275.
- Harley, C., Randall, A., Hultgren, K., Miner, B., Sorte, C., Thornber, C., Rodríguez, L., Tomanek L. y Williams, S. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, 9: 228-241.
- Hazel, J.R. y C.L. Prosser. (1974). Molecular mechanisms of temperature compensation in poikilotherms. *Physiological reviews*, 54(3): 620-677.
- Helm, 2018. Evolution and development of scyphozoan jellyfish. *Biological Reviews*, 93: 1228-1250.
- 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 de licenciatura. Universidad del Mar, Puerto Ángel. México. 45 pp.
- Hickey, D. y Singer, G. (2004). Genomic and proteomic adaptations to growth at high temperature. *Genome Biology*, 5:117.
- Höhn, D., Lucas, C.H. y Thatje, S. (2017). Respiratory response to temperature of three populations of *Aurelia aurita* polyps in northern Europe. *PLoS ONE*, 12(5)-13 pp.
- Ishii H., Ohba, T., y Kobayashi, T. (2008). Effects of low dissolved oxygen on planula settlement, polyp growth and asexual reproduction of *Aurelia aurita*. *Plankton and Benthos Research*, 3: 107–113.
- Ishii, H. y Watanabe, T. (2003). Experimental study growth and asexual reproduction in *Aurelia aurita* polyps. *Sessile Organisms*, 20(2): 69-73.
- ITIS (Integrated Taxonomic Information System). (2017). Enlace: <https://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt>
- Jarms, G. y Morandini, A.C. (2002). Polyps of the families Antorellidae and Nausithoidae (Scyphozoa: Coronatae) new to the Brazilian fauna. *Biota Neotropica*, 2(1): 1-11.

- Johnston, I.A. y Dunn, J.F. (1987). Temperature acclimation and metabolism in ectotherms with particular reference to teleost fish. En: *Temperature and Animal Cell*. Cambridge: *Symposia of the Society for Experimental Biology XXXXI*.
- Kamiyama, T. (2011). Planktonic ciliates as a food source for the scyphozoan *Aurelia aurita* (s.l.): Feeding activity and assimilation of the polyp stage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 407: 207-215.
- Kellogg, R. y J. Gift. (1983). Relationship between optimum temperatures for growth and preferred temperatures for the Young of four fish species. *Transactions of the American Fisheries Society*, 112: 424-430.
- Keen, S.L. y Gong, A.J. (1989). Genotype and feeding frequency affect clone formation in a marine cnidarian (*Aurelia aurita* Lamarck 1816). *Functional Ecology*, 3: 735-745.
- Köppen, W.P. (1931). *Grundriss der Klimakunde*. W. de Gruyter. Berlin, Alemania.
- Ladd, C. y Heath, J. (1991). Chapter 3. Temperature. En: *Environmental and metabolic animal physiology*. Wiley-Liss. New York, United States of America. 109-165 pp.
- Larson, R.J. (1976). *Marine flora and fauna of the Northeastern United States. Cnidaria: Scyphozoa*. NOAA Technical Reports NMFS Circular 397, United States of America. 18 pp.
- Leung, J.Y.S., Nagelkerken, I., Russell, B.D., Ferreira, C. y Connell, S.D. (2018). Boosted nutritional quality of food by CO₂ enrichment fails to offset energy demand of herbivores under ocean warming, causing energy depletion and mortality. *Science of the Total Environment*, 639: 360-366.
- Liu, W.C., Lo, W.T., Purcell, J.E. y Chang, H.H. (2009). Effects of temperature and light intensity on asexual reproduction of the scyphozoan, *Aurelia aurita* (L.) in Taiwan. *Hydrobiologia*, 616: 247-258.
- Lucas, C.H. (2001). Reproduction and life history strategies of the common jellyfish, *Aurelia aurita*, in relation to its ambient environment. *Hydrobiologia*, 451: 229-246.
- Lucas, C.H., Graham, W.M. y Widmer, C. (2012). Jellyfish life histories: role of polyps in forming and maintaining scyphomedusa populations. *Advances in Marine Biology*, 63: 133-196.
- Lucas, C.H. y Williams, J.A. (1994). Population dynamics of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in Southampton water. *Journal of Plankton Research*, 16: 879-895.
- Ma X.P. y Purcell, J. (2005). Temperature, salinity, and prey effects on polyp versus medusa bud production by the invasive hydrozoan *Moerisia lyonsi*. *Marine Biology*, 147 (1): 225-234.
- Mangum, C.P., Oakes, M.J. y Shick, M. (1972). Rate-temperature responses in scyphozoan medusae and polyps. *Marine biology*, 15: 298-303.
- Martínez-Porchas, M. (2009). *Comportamiento termorregulador y respuesta de los parámetros sanguíneos de Sardinops sagax caeruleus a diferentes fluctuaciones térmicas*. Tesis de doctorado. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, México. 123 pp.
- Mayer, A. (1910). *Medusae of the world: volume III, the Scyphomedusae*. Carnegie institution, Washington, United States of America. 728 pp.
- Mianzan, H.W. y Cornelius, P.F.S. (1999). Cubomedusae y Scyphomedusae. En: *South Atlantic Zooplankton*. Blackuys Publishers, Leiden. Netherlands. 513-559 pp.
- Mills, C. (2001). Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions. *Hydrobiologia*, 451: 55-68.
- Miyake, H., Iwao, K. y Kakinuma, Y. (1997). Life history and environment of *Aurelia aurita*. *South Pacific Study*, 17(2): 273-285.

- Miyake, H., Terazaki, M. y Kakinuma, Y. (2002). On the polyps of the common jellyfish *Aurelia aurita* in Kagoshima Bay. *Journal of Oceanography*, 58: 451-459.
- Nevarez-Galván, E.I. (2019). *Evaluación de la temperatura en cepas de pólipos producidos de la medusa Stomolophus meleagris*. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México. 55 pp.
- Nevarez-López, C.A., Sánchez-Paz, A., López-Martínez, J., Llera-Herrera, R. y Muhlia-Almazan, A. (2020). Metabolic response of the cannonball jellyfish *Stomolophus meleagris* upon short-term exposure to thermal stress. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2020.101959>
- Olesen, N.J., Frandsen, K. y Riisgard, H.U. (1994). Population dynamics, growth and energetics of jellyfish *Aurelia aurita* in a shallow fjord. *Marine Ecology Progress Series*, 105: 9-18.
- Olguin-Jacobson, C. (2016). *Efecto de temperaturas oscilantes en la fisiología de pólipos de medusa Stomolophus meleagris (Rhizostomeae: Stomolophidae)*. Tesis de Maestría. CIBNOR, México. 66 pp.
- Osovitz, C. y Hofmann, G. (2005). Thermal history-dependent expression of the *hsp70* gene in purple sea urchins: Biogeographic patterns and the effect of temperature acclimation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 327: 134-143.
- Ottmann, D., Álvarez-Berastegui, D., Prieto, L., Balbín, R., Alemany, F., Fiksen, Ø., Gordo, A. y Reglero, P. (2021). Abundance of *Pelagia noctiluca* early life stages in the western Mediterranean Sea scales with Surface chlorophyll. *Marine Ecology Progress Series*, 658: 75-88.
- Padilla-Serrato, J.G., López-Martínez, J., Acevedo-Cervantes, A., Alcántara-Razo, E. y Rábago-Quiroz, C.H. (2013). Feeding of the scyphomedusa *Stomolophus meleagris* in the coastal lagoon Las Guásimas, northwest Mexico. *Hidrobiológica*, 23(2): 218-226.
- Papathanassiou, E., Panayotidis, P. y Anagnostaki, K. (1987). Notes on the biology and ecology of the jellyfish *Aurelia aurita* Lam. in Elefsis Bay (Saronikos Gulf, Greece). *Marine ecology*, 8(1): 49-58.
- Pereyra, D. (2015). *Efecto de las variaciones de temperatura y de la disponibilidad de alimento sobre las tasas de estrobilación de Lychnorhiza lucerna (Cnidaria: Scyphozoa)*. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional de Mar de Plata, Argentina. 60 pp.
- Pitt, K.A., Koop, K. y Rissik, D. (2005). Contrasting contributions to inorganic nutrient recycling by the co-occurring jellyfishes, *Catostylus mosaicus* and *Phyllorhiza punctata* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 315: 71-86.
- Ponce-García, D.P. y López-Vera, E. (2013). Medusas: las bailarinas del mar. *Biodiversitas*, 109: 1-6.
- Pörtner, H.O. y Farrell, A.P. (2008). Physiology and climate change. *Science*, 322: 690-692.
- Prieto, L., Astoga, D., Navarro, G. y Ruiz, J. (2010). Environmental control of phase transition and polyp survival of massive-outbreaker jellyfish. *PLoS ONE*, 5(11): 1-10.
- Puente-Tapia, A. y Medina-Sánchez, A. (2010). Medusas, del miedo al deleite gastronómico. *Ciencias*, (98): 70-73.
- Purcell, J.E. (2005). Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85: 461-476.
- Purcell, J.E. (2007). Environmental effects on asexual reproduction rates of the scyphozoan *Aurelia labiata*. *Marine Ecology Progress Series*, 348: 183-196.
- Purcell, J.E. (2009). Extension of methods for jellyfish and ctenophore trophic ecology to large-scale research. *Hydrobiologia*, 616: 23-50.

- Purcell, J.E., Bondyale-Juez, D.R., Romero-Kutzner, V., Martínez, I., Caprioli, R., Tames-Espinosa, M., Almunia, J., Alonso, E., Packard, T.T. y Gómez, M. (2019). Food supply effects on the asexual reproduction and respiratory metabolism of *Aurelia aurita* polyps. *Hydrobiologia*. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-04057-4>
- Purcell, J.E., Fuentes, V., Atienza, D., Tilves, U., Astorga, D., Kawahara, M. y Hays, C. (2010). Use of respiration rates of scyphozoan jellyfish to estimate their effects on the food web. *Hydrobiologia*, 645: 135-152.
- Purcell, J.E., Graham, W.M. y H. Dumont. (2001). Jellyfish blooms: ecosystem and societal importance. Springer Science+Business Media, B.V. Berlín, Alemania. 333 pp.
- Purcell, J.E., Uye, S. y Lo, W. (2007). Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Marine Ecology Progress Series*, 350: 153-174.
- Purcell, J.E., White, J.R., Nemazie, D.A. y Wright, D.A. (1999). Temperature, salinity and food effects on asexual reproduction and abundance of the scyphozoan *Chrysaora quinquecirrha*. *Marine Ecology Progress Series*, 180: 187-196.
- Re, A.D., Días, F., Sierra, E., Gómez-Jiménez, S. (2004). Consumo de oxígeno, excreción de amonio y capacidad osmorreguladora de *Litopenaeus stylirostris* (Stimpson) expuesto a diferentes combinaciones de temperatura y salinidad. *Ciencias Marinas*, 30(3): 443-453.
- Reusch, T. y Wood, T. (2007). Molecular ecology of global change. *Molecular Ecology*, 16: 3973-3992.
- Rosas, C., Cuzon, G., Pascual, C., Gaxiola, G., Chay, D., López, N., Maldonado, T. y Domingues, P.M. (2007). Energy balance of *Octopus maya* fed crab and artificial diet. *Marine Biology*, 152: 371-381.
- Ross, L.G., McKinney, R.W., Cardwell, J.G., Roberts, S.E. y Ross, B. (1992). The effects of dietary protein content, lipid content and ration level on oxygen consumption and specific Dynamic action in *Oreochromis niloticus* L. *Journal Comparative Biochemistry and Physiology*, 103(3): 573-578.
- 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: 284pp.
- Rutherford, L.D. y Thuesen, E.V. (2005). Metabolic performance and survival of medusae in estuarine hypoxia. *Marine Ecology progress Series*, 294: 189-200.
- Schiariti, A., Morandini, A.C., Jarms, G., Glehn-Paes, R., Franke, S. y Mianzan, H. (2014). Asexual reproduction strategies and blooming potential in Scyphozoa. *Marine Ecology Progress Series*, 510: 241-253.
- Schulte, P. M., (2015). The effects of temperature on aerobic metabolism: towards a mechanistic understanding of the responses of ectotherms to a changing environment. *Journal of Experimental Biology*, 218(12), 1856–1866.
- Seguras-Puertas, L., Celis, L. y Chiaverano, L. (2009). Medusozoans (Cnidaria: Cubozoa, Scyphozoa, and Hydrozoa) of the Gulf of Mexico. En: Gulf of Mexico Origins, Waters, and Biota: biodiversity. Texas A&M University Press, College Station, Texas. United States of America. 369-379 pp.
- Seguras-Puertas, L., Franco-Gordo, C., Suárez-Morales, E., Gasca, R. y Gódínez-Domínguez, E. (2010). Summer composition and distribution of the jellyfish (Cnidaria: the shelf area off the central Mexican Pacific. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81: 103-112.
- Shi, Y., Yu, Z., Zhen, Y., Wang, G., Wang, X. y Mi, T. (2017). Effect of decreasing temperature on the strobilation of *Aurelia* sp.1. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*. <http://dx.doi.org/10.1007/s00343-017-6210-6>

- Shimomura, T. (1959). On the unprecedented flourishing of 'Echizenkurae' *Stomolophus nomurai* (Kishinouye), in the Tsushima Warm Current regions in autumn, 1958. *Bulletin of Japan Sea Regional Fisheries Research Laboratory*, 7: 85–107.
- Southward, A.J. (1955). Observations on the ciliary currents of the jelly-fish *Aurelia aurita* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom.*, 34: 201-216.
- Sun, T., Luo, Z., Peng, S., Schiariti, A., Du, C., Zhao, J. y Dong, Z. (2023). Physiological response of *Aurelia coerulea* polyps to elevated seasonal temperatures. *Hydrobiologia*, 850: 2005-2014.
- Suzuki, K.S., Niida, Y., Tsubono, T., Takimoto, H., Kumakura, E., Ishii, H. y Nogata, Y. (2018). Mechanisms underlying heterogeneous distribution of moon jellyfish *Aurelia aurita* s.l. across a Sharp pycnocline. *Marine Ecology Progress Series*, 591: 229-239.
- Tarifeño, E. (2004). Capítulo 17: Adaptaciones fisiológicas de animales marinos. En: *Biología marina y oceanografía: conceptos y procesos: Tomo I*. Concepción. Chile. 365-390 pp.
- Thiel, H. (1962) Untersuchungen über die Strobilation von *Aurelia aurita* Lam. an einer Population der Kieler Forde. *Kieler Meeresforsch.*, 18: 198-230.
- Vagelli, A.A. (2007) New observations on the asexual reproduction of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa) with comments on its life cycle and adaptive significance. *Invertebrate Zoology* 4(2): 111–127.
- Velasco-García, J.A. (2009). *Ambientes geológicos costeros del litoral de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría*. CICIMAR, México. 83 pp.
- Wang, N., Li, C., Shi, Y. y Lu, J. (2015b). Prey concentration and temperature effect on budding and strobilation of *Aurelia* sp. 1 polyps. *Hydrobiologia*, 754(1); 125-134.
- Wang, N., Li, C., Wang, Y. y Feng, S. (2018). Carbon distribution strategy of *Aurelia coerulea* polyps in the strobilation process in relation to temperature and food supply. *Journal of Oceanology and Limnology*, 36(6): 2216-2230.
- Wang, Y.T., Zheng, S., Sun, S. y Zhang, F. (2015a). Effect of temperature and food type on asexual reproduction in *Aurelia* sp. 1 polyps. *Hydrobiologia*, 754(1): 169-178.
- Wesley W. D., Brill R. W., Bushnell P. G., Musick J. A., (2006). Standard and routine metabolic rates of juvenile sandbar sharks (*Carcharhinus plumbeus*), including the effects of body mass and acute temperature change. *Fishery Bulletin*, 104: 323–331.
- Widmer, A.M., Carveth, C.J., Keffler, J.W., Bonar, S.A. (2006). Desing of a computerized, temperature-controlled, recirculating aquaria system. *Aquacultural Engineering*, 35: 152-160.
- Willcox, S., N.A. Moltschanivskyj y C.M. Crawford. (2008). Population dynamics of natural colonies of *Aurelia* sp. scyphistomae in Tasmania, Australia. *Marine Biology*, 154: 661-670.
- Xing, Y., Liu, Q., Zhang, M., Zhen, Y., Mi, T. y Yu, Z. (2019). Effects of temperature and salinity on the asexual reproduction of *Aurelia coerulea* polyps. *Journal of Oceanology and Limnology*, 38: 133-142.
- Zapata, F., Goetz, F.E., Smith, S.A., Howison, M., Siebert, S., Church, S.H., Sanders, S.M., Ames, C.L., McFadden, S.C., France, S.C., Daly, M., Collins, A.G., Haddock, S.H.D., Dunn, C.W. y Cartwright, P. (2015). Phylogenomic analyses support traditional relationships within Cnidaria. *PLoS ONE*, 10(10): 1-13.
- Ziegler, L., y Gibbons, J. (2018). Environmental responses of jellyfish polyps as drivers of medusa populations of the coast of Namibia. *African Journal of Marine Science*, 40(3): 323-329.