



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

VARIABILIDAD EN LA REPRODUCCION SEXUAL
DE LA MEDUSA *Stomolophus meleagris* (L. AGASSIZ
1862) EN LAS GUÁSIMAS SONORA, MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

LAURA CRISTINA GÓMEZ SALINAS



DIRECTOR: DRA. JUANA LÓPEZ MARTÍNEZ
2014

México, D.F.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

DATOS DEL JURADO

1.- Datos del alumno

Gómez

Salinas

Laura

Cristina

55 32 36 25 62

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Facultad de Ciencias

Biología

3 0616888 8

2.- Datos del Tutor

Dra.

Juana

López

Martínez

3.- Sinodal 1

Flores

Coto

Cesar

4. -Sinodal 2

Cruz

Martínez

Alicia

5. -Sinodal 3

Fuentes

Mata

Patricia

6. -Sinodal 4

Puente

Tapia

Francisco

Alejandro

7. – Datos del trabajo escrito.

Variabilidad interanual del periodo reproductivo de la medusa bola de cañón *Stomolophus meleagris* (L. Agazzis 1862) en las Guásimas, Sonora, México

58 paginas

2014

AGRADECIMIENTOS

A mi máxima casa de estudios: la Universidad Nacional Autónoma de México, por dejarme crecer y estudiar en sus aulas, por darme la oportunidad de formarme como profesionista y como persona.

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C, Unidad Guaymas, Sonora, por las facilidades prestadas y por darme la oportunidad de una estancia en ese lugar, específicamente al Proyecto Ciencia Básica CONACYT 106787, que junto con la Dra. Juana López Martínez me aceptaron, apoyándome a comenzar este proyecto que me abre la puerta a nuevas oportunidades.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACYT, por otorgarme la beca No. 19321 con la que pude mantener mis estudios y mi estancia en Guaymas, Sonora.

A la Dra. Juana López Martínez y a su familia, por ofrecerme su casa y su compañía en Sonora, por dejarme acercar un poco más a mis sueños, sobre todo por darme la oportunidad de intentarlo, porque sin querer me dio esperanza. A Manuelito, que me hizo sentir una grata compañía.

A la Dra. Alicia Cruz Martínez y a la M. en C Patricia Fuentes Mata, quienes forman parte de mi comité tutorial, así como al M. en C José Ignacio Fernández Méndez, quienes me ofrecieron su apoyo, sus consejos y comprensión durante mi estancia en Sonora.

A la M. en C. Eloísa Herrera Valdivia y al Dr. Rufino Morales del Laboratorio de Pesquerías de la Unidad Guaymas del CIBNOR, S.C., quienes me permitieron aprender más allá del laboratorio y el campo, por su paciencia y sobre todo por su abrigo en Guaymas.

Al M. en C. Alejandro Puente Tapia, por su gran apoyo y comprensión, por ofrecerme su ayuda, sin él pocas de las cosas que son, no serían.

A la Bióloga Violeta González Mainez y a la Dra. Dana Isela Arizmendi Rodríguez, por abrirme las puertas de su casa, ofrecerme su cariño y compañía, por enseñarme más allá de lo académico y lo personal. Agradezco de todo corazón su compañía y sobretodo su amistad.

A mis papás, por el valor a enfrentar la vida, mi vida. Por su paciencia y su apoyo infinito. Papá porque sin ti no sé qué sería de mi vida, mamá por tu apoyo, amor y valor

infinitos. A mis hermanos: Chucho por tu apoyo, tú cariño, por ser mí mejor hermano (aunque solo seas tú). Lulú y Vale, gracias por darme fuerzas, las adoro son lo máximo, les quiero muchísimo.

A mis amigos CCH-acheros por no dejarme sola, por apoyarme, por sus abrazos, su compañía y porque me encantan: Ollie gracias por buscarme, te quiero por ser tan lindo conmigo. Norma, Deb y Mary las quiero muchísimo, gracias por estar conmigo son lo máximo. Vero te quiero y adoro la sinceridad de tu persona, gracias. Luis jajaja no hubiera acabado la carrera si no es por ti (gracias por ayudarme a pasar todas esas materias), eres parte fundamental de esto. Alex gracias por la fortaleza que me das. Ale y Carlos los amo, sacan lo mejor y más perverso de mí.

A mis amigos universitarios, por su compañía, su comprensión, apoyo, confianza y la forma tan peculiar de demostrar nuestro cariño. Jaz no hay palabras para agradecerte, eres la mejor persona que conozco, me encanta estar y reír contigo, gracias por las “pijamadas” en mi casa en las que no duraba ni 5 minutos despierta. Carlos gracias, me encanta tener un amigo como tú y como Fer... en verdad me alegro de encontrarlos, significan mucho para mí. Pene gracias por tus consejos, tu junto con los otros dos sacan lo mejor y lo peor de mí (aunque no lo parezca). Marysol y Luz, las adoro gracias por su amistad, por escucharme las quiero muchísimo. Xcitla, eres como una hermana mayor para mí, gracias por cuidarme siempre.

Eric gracias por preocuparte, esperarme, apoyarme, por aguardar tanta paciencia en ti, por tu cariño, yo no sé cómo lo logras: te quiero.

Ro gracias por tu inmenso apoyo, comprensión, paciencia, amor y compañía infinita, por no dejarme sola y continuar con fuerza y decisión a pesar de todo. Por no doblegarte, darme confianza y hacerme feliz.

Y de manera general a cada uno de los que creyeron en mí, sin importar que este su nombre aquí, a los que me ofrecieron apoyo en algún momento y a quienes están detrás de las personas que me dieron la vida, por buscar un mejor futuro, sin ustedes jamás estaría aquí.

“...pues en verdad la ciencia no es más que la investigación de un milagro inexplicable y el arte, la interpretación de ese milagro”

Ray Bradbury

CONTENIDO

RESUMEN	2
INTRODUCCION	3
ANTECEDENTES	6
Reproducción y ciclo de vida de <i>S. meleagris</i>	8
Desarrollo gonadal.....	10
Variaciones ambientales y estacionales.....	14
Área de estudio	16
OBJETIVOS	19
Objetivo general	19
Objetivos específicos.....	19
METODOLOGÍA.....	20
Trabajo de campo	20
Trabajo de laboratorio	21
Trabajo de gabinete	22
Proporción sexual	22
Evaluación de la reproducción sexual	23
Diferencias interanuales en el periodo reproductivo	23
Patrón de temperatura superficial del mar	24
Anomalías estandarizadas de la temperatura y porcentaje de organismos maduros.	25
RESULTADOS	27
Proporción de sexual	28
Periodo reproductivo sexual	29
Madurez sexual.....	29
Madurez promedio.....	31
Diferencias interanuales en el periodo reproductivo	32
Diagramas de superficie de respuesta.....	32
Patrón de temperatura superficial del mar	34
Anomalías estandarizadas de la temperatura y porcentaje de organismos maduros.	36
DISCUSIÓN	38
CONCLUSIONES.....	44
Literatura citada.....	45

RESUMEN

El Phylum Cnidaria es un grupo de animales de cuerpo simple que se caracterizan por la presencia de células urticantes una larva plánula en su desarrollo larval y simetría radial, el Phylum está representado por dos formas: el pólipo y la medusa. Las denominadas “medusas verdaderas” pertenecen a la clase Scyphozoa. *Stomolophus meleagris* comúnmente denominada bala o bola de cañón, forma parte de la clase Scyphozoa y sostiene en Sonora una de las pesquerías más importantes en el estado, ocupando el tercer lugar después del camarón y el calamar. Sin embargo la presencia en la laguna de Las Guásimas de esta especie es variable y fluctúa año con año. Este trabajo se realizó con el objetivo de evaluar la variabilidad interanual en el periodo reproductivo de la especie y su relación con la temperatura.

Se recolectó un total de 1530 organismos de la medusa bola de cañón en la laguna costera Las Guásimas, Sonora, durante los años 2005, 2006, 2008, 2009, 2010 y 2011, durante los meses de enero a junio y mientras las condiciones ambientales y el ciclo de vida de la especie lo permitía. Con los individuos muestreados, se realizaron análisis histológicos en el laboratorio de Histología e Histoquímica del CIBNOR C. S, Baja California, con las que se obtuvo el desarrollo gonadal y la proporción de sexos. Con estos datos se construyó una tabla de proporción sexual hembra:macho e histogramas por año. Por otra parte se realizó una tabla de contingencia de χ^2 para determinar si existen diferencias significativas entre los años. Además se realizaron gráficas de superficie de respuesta para observar diferencias interanuales en el periodo reproductivo. Por último se evaluó la relación que existe entre la temperatura y el porcentaje de hembras maduras mediante diagramas de dispersión, regresión y la comparación de sus anomalías estandarizadas.

Se observó proporciones sexuales que fluctúan de 1:1, sin encontrar diferencias significativas entre el promedio de cada mes, y fue evidente la presencia de un periodo reproductivo durante los meses de febrero a mayo, sin embargo, se observan variaciones en cuanto al inicio, término e intensidad de este periodo. No se encontró relación estadísticamente significativa entre la temperatura y la madurez sexual ($R^2_{\text{machos}} = 0.049$ y $R^2_{\text{hembras}} = 0.045$), indicando que la variación de la reproducción sexual aparentemente no se debe a la temperatura.

Se puede concluir que el periodo reproductivo de la medusa *S. meleagris* fluctúa entre los meses de enero a mayo, en los que se observa el progreso de estadios gonadales a través del tiempo, es en abril cuando se puede observar la mayor proporción de individuos maduros. Interanualmente existe una variación entre años, tanto en inicio, fin e intensidad del periodo reproductivo, cuyo agente causal deberá ser estudiado en un futuro.

INTRODUCCION

El Phylum Cnidaria es un grupo de animales que se caracterizan particularmente por la presencia de células urticantes o “cnida”, su simetría radial y la presencia de una larva plánula. Actualmente el Phylum se encuentra representado por cinco clases: Anthozoa, Staurozoa, Cubozoa, Scyphozoa e Hydrozoa y pueden presentarse en formas sésiles, pelágicas o bentónicas. En común este grupo de organismos carece de cefalización y estructuras de intercambio gaseoso, excreción y sistema circulatorio, sin sistema nervioso central, pero si con nervios simples compuestos de neuronas polares desnudas. Presentan endodermo y ectodermo entre los cuales se ubica la mesoglea; el epitelio incluye células epiteliales musculares y células sensoriales, células glandulares y células intersticiales (Calder 1982, Brusca y Brusca 2003, Daly *et al.* 2007, Slobodkin y Bossert 2010).

A excepción de la clase Anthozoa la fase “medusa” se presenta en todas las clases del Phylum Cnidaria sin embargo, toman el nombre de “medusas verdaderas” solo aquellos individuos que pertenecen a la clase Scyphozoa. Este tipo de especies demandan un alto interés público y científico, debido al ciclo de vida metagenico que presentan, el impacto sobre el turismo, la pesca y su creciente interés como alimento (Ruppert y Barnes 1996, Mianzan y Cornelius 1999, Brotz y Pauly 2012, Purcell 2012). En los últimos años, estas especies han aumentado en abundancia y se plantean como posibles causas el calentamiento global, la eutrofización, la sobrepesca, la acuicultura y el incremento del desarrollo de la costa, además de factores ambientales que, en conjunto, permiten que la aparición y abundancias de estos organismos sean impredecibles (Ruppert y Barnes 1996, Purcell *et al.* 2007, Uye 2008, Richardson *et al.* 2009, Purcell 2011, Brotz y Pauly 2012, Purcell 2012, Rosa *et al.* 2013). En este sentido la temperatura, el alimento y la salinidad son variables que juegan una gran

importancia en la sincronización de los ciclos anuales, la reproducción, la maduración gonadal y el rendimiento reproductivo de las medusas (Oliva 1985, Brewer 1989, Arai 1997, Ishii, 1998, Lucas y Lawes 1998, Lucas 2001, Oliva 2001, Purcell 2005, Purcell et al. 2007).

En particular la temperatura es una variable con la que se ha relacionado el ciclo de vida, la reproducción, el crecimiento, la mortalidad y los ciclos interanuales de las medusas (Brewer 1989, Lucas y Lawes 1998, Purcell 2005, Purcell et al. 2007, Brodeur 2008, Schiariti 2008, Uye 2008, Richardson et al. 2009, Brotz 2011, Primo 2011, Purcel 2012, Riascos 2013, Rosa et al 2013). De acuerdo con Purcell et al (2007) se observa por lo menos 18 especies gelatinosas (entre las que destacan scyfomedusas, hidromedusas, sifonóforos y ctenóforos) que presentan un incremento en abundancia con el aumento de la temperatura y que ésta es una variable importante durante la fase reproductiva. Varios autores como Purcell (2005), Brotz (2011), Primo (2011), Riascos (2013) y Rosa et al. (2013) sugieren que la temperatura puede influir en la sobrevivencia, el rendimiento reproductivo y la distribución tanto espacial como temporal, ya que puede acelerar o disminuir la tasa metabólica y controlar las fluctuaciones interanuales en estas especies.

Se conoce muy poco de la relación que la medusa *Stomolophus meleagris* (L. Agassiz 1862) presenta con la temperatura y como esta afecta la distribución de la especie y la estrobilación de sus pólipos (Ocaña-Luna y Gómez-Aguirre 1999, Puente-Tapia 2009, Hernández-Tlapale 2010).

Por otro lado, la reproducción es uno de los procesos biológicos más importantes en la definición del tamaño de las poblaciones y en su permanencia como especie. La especie *S. meleagris*, presenta un ciclo de vida metagenético, en donde la reproducción se lleva a cabo en forma sexual y asexual. La reproducción sexual es determinante para el intercambio genético y la liberación de las gametas, del cual se derivaran las formas bentónicas y planctónicas de la especie. A la fecha, son escasos los trabajos sobre reproducción sexual de la

especie y prácticamente inexistentes los que analizan sus variabilidades interanuales.

El presente trabajo muestra la variabilidad en el periodo reproductivo de la medusa *S. meleagris* y su potencial asociación con la temperatura en la laguna costera Las Guásimas, Sonora, con la finalidad de coadyuvar a su conocimiento científico.

ANTECEDENTES

La clase Scyphozoa cuenta con aproximadamente 200 especies a nivel mundial, las cuales son exclusivamente marinas y de cuerpo gelatinoso. La fase medusa es la forma predominante, se caracterizan por su gran tamaño, los cuales pueden alcanzar tallas hasta de 2 metros (Brusca y Brusca 2003, Gasca y Loman-Ramos 2014), la presencia de lóbulos bucales y un patrón de canales radiales, usualmente no tienen canal anular pero sí un complejo de fibras sensoriales, las gónadas se originan en el gastrodermo con cuatro septos gástricos, su estómago se comunica al exterior por medio de la boca, que se localiza en el centro del manubrio, el cual puede presentar cuatro labios radiales o constituirse por un tubo oral, que da origen a los brazos orales y estos a su vez los labios bucales (Mayer 1910, Gómez- Aguirre 1991, Mianzan y Cornelius 1999, Collins 2002, Brusca y Brusca 2003, Segura-Puertas y Rodríguez-Martínez 2007, Daly et al. 2007).

La medusa *S. meleagris*, comúnmente llamada bala o bola de cañón, pertenece a la clase Scyphozoa dentro del orden Rhizostomae (Brusca y Brusca 2003). Esta especie tiene una campana gruesa, rígida, ligeramente un poco pronunciada a uno de los hemisferios, tendiendo a sobrepasar los 15 cm, presenta colores azul, blanco, amarillo y morado, con puntos en la zona marginal del velo y musculatura radial. Esta especie carece de tentáculos germinales, el manubrio se encuentra extendido bajo del nivel del velo germinal, el tubo de éste, está formado por la fusión de 8 brazos orales cortos con los extremos libres bifurcados al exterior, los bordes de las ramificaciones obtienen el alimento por medio del movimiento constante contrayendo la campana, de manera que las partículas del alimento se conducen dentro de su boca central provista de hendiduras laterales situadas en los scapulets (un pliegue o boca secundaria desarrollado en la base de cada uno de los lóbulos del manubrio) ocupando casi todo el manubrio (Mayer 1910, Mianzan y Cornelius 1999, López-Martínez *et al.* 2004, Nevárez-López 2009, Carvalho-Saucedo 2009).

Su alimentación se conforma tanto de fitoplancton como de zooplancton, entre ellos se pueden encontrar huevos y larvas de peces, larvas veliger, foraminíferos, tintinidos, anfípodos, cladóceros, ostrácodos y quetognatos (Larson 1991, Puente-Tapia 2009, Uye 2011, Padilla-Serrato 2011, López-Martínez Y Álvarez-Tello 2013, Padilla- Serrato *et al.* 2013).

La medusa presenta un papel de competencia por el alimento con peces zooplanctívoros, de forma que repercute en el tamaño de las poblaciones de importancia comercial y económicamente en actividades humanas (Purcell y Arai 2001, Uye 2008, Richardson *et al.* 2009, Purcell 2012). Se han registrado asociaciones de la medusa bola de cañón con peces como *Hemicaranx zelotes*, *Peprilus alepidotus* (actualmente *Peprilus paru*) y *Chloroscombrus chrysurus*, con los que se conoce una relación comensal, en la cual la medusa aporta tanto protección como alimento. Se conocen también las asociaciones comensales que la medusa presenta con el cangrejo araña *Libinia dubia* y con la jaiba *Callinectes arcuatus*, a la cual estas especies utilizan para obtener su alimento (Segura-Puertas 1984, López-Martínez y Rodríguez-Romero 2008, Padilla-Serrato 2011, Padilla-Serrato *et al.* 2013).

En América esta especie es muy abundante a lo largo de las costas de Nueva Inglaterra (Gutsell, 1928), norte y sur de Georgia y Florida, E.U.A; se encuentra en varias localidades del Golfo de México, Panamá, a lo largo de las costas del norte de Sudamérica (Mayer, 1910), en el noreste, sureste y sur de Brasil (Migotto *et al.* 2002) hasta las costas del Mar del Plata, Argentina (Mianzan y Cornelius 1999 y Schiariti 2008). En el Océano Pacífico Kramp (1961) la registra desde E.U.A. hasta Ecuador. Debido a esto a *S. meleagris* se considera como un organismo anfiamericano de amplia distribución, ya que se le encuentra en ambas costas del continente americano en áreas tropicales, subtropicales e incluso templadas.

En México, *S. meleagris*, se ha registrado en los estados de Veracruz (Puente-Tapia 2009), Tamaulipas, Campeche y Tabasco (Gómez-Aguirre 1980, Puente-Tapia 2009) por parte del Golfo y en los estados de Sonora (Gómez-

Aguirre 1991a), Sinaloa (Gómez-Aguirre 1991a), Nayarit (Puentes-Tapia 2009), Guerrero, Oaxaca (Ocaña-Luna y Gómez Aguirre 1999) y Chiapas en el Pacífico

Reproducción y ciclo de vida de *S. meleagris*

En su forma medusa *S. meleagris* es un organismo dioico, sin embargo, de acuerdo a López-Martínez *et al.* (2006) y Rodríguez-Jaramillo (2008), se han reportado individuos hermafroditas y se le considera una especie que desova de manera parcial. No se conoce si su fertilización es externa o interna (Schiariti 2008), no obstante, Calder (1982) observó la liberación de gametos en la columna de agua durante la reproducción. Si la fertilización se efectúa, se forma una larva plánula libre nadadora que se posiciona en el sustrato, lugar en donde comienza la formación del pólipo o scyphistoma (Fig.1). El pólipo puede reproducirse varias veces mediante la formación de podocistos y bajo condiciones favorables estrobrilar liberando éfiras (Fig.2) (Calder 1982, López-Martínez *et al.* 2004, Hernández-Tlapale 2010).

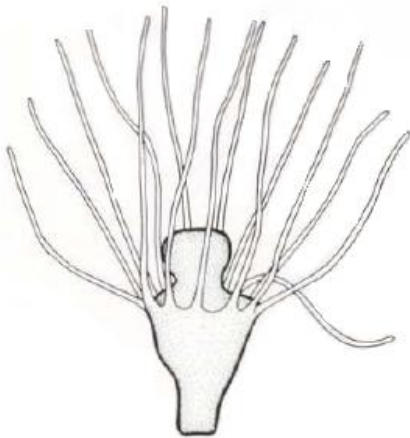


Figura 1. Morfología del Scyphistoma de la medusa *S. meleagris* (Tomado de Calder 1982).

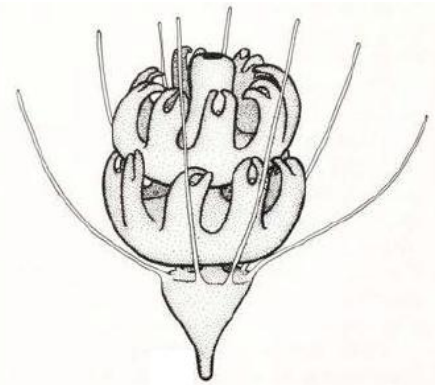


Figura 2. Estrobrilación del Scyphistoma de la medusa bola de cañón (Tomado o modificado de Calder 1982)

La éfira se encuentra conformada por ocho lóbulos marginales, ocho ropalios y ocho pares de lappets, es translúcida y miden de 1.5 a 2 mm (Fig.3). Trascurren aproximadamente tres o cuatro meses para que la éfira se desarrolle en una medusa, que al madurar podrá reproducirse sexualmente (Fig. 4) (Calder 1982, López-Martínez et al 2005).

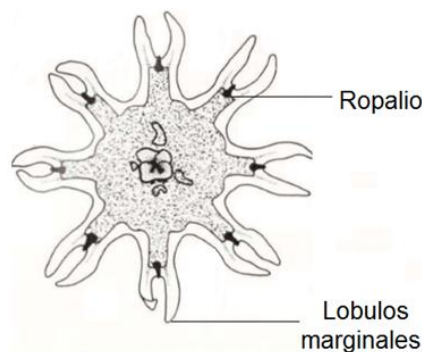


Figura 3. Representación de la éfira desarrollada de la estrobilación (tomado de Calder 1982)

La fase planctónica de *S. meleagris* tiene una duración corta, por lo regular de tres a seis meses o hasta un año (López-Martínez et al 2005). En la laguna de Las Guásimas, Sonora, se registra para esta fase un periodo de aparición entre los meses de enero a julio. En los pólipos la reproducción es estacional y ocurre durante los meses de noviembre a diciembre, mientras que la fase medusa presenta una actividad reproductiva entre los meses de marzo, abril y mayo (López-Martínez et al 2005, López-Martínez et al 2006).

Gracias a las diferentes facetas reproductivas que *S. meleagris* presenta, es como la especie puede colonizar nuevas zonas (Gómez-Aguirre 1991, Álvarez-Tello 2007, Padilla- Serrato 2011).

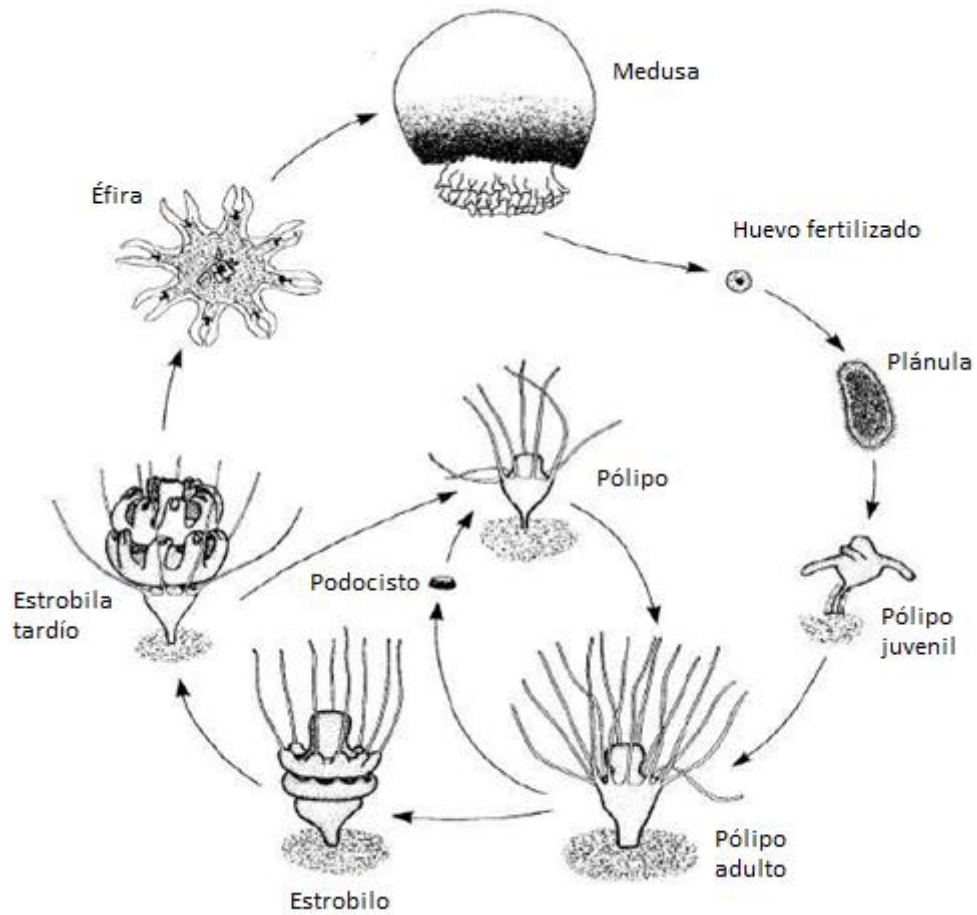


Figura 4. Ciclo de vida de *S. meleagris* (modificado de Calder, 1982)

Desarrollo gonadal

Para el caso de los Rhizostomae los ovocitos se originan a partir de divisiones mitóticas de las ovogonias o espermatogonias y se encuentran dentro de la gastrodermis distribuidos en el mesénquima de la campana. Cuando se inicia la síntesis de vitelo, las células germinales comienzan a incrementar su tamaño y a proyectarse hacia la mesoglea, en donde a través de los trofocitos (células que participan en la transferencia de nutrientes) mantienen contacto con la gastrodermis (Eckelbarger y Larson 1992, López-Martínez et al. 2006, Schiariti 2008).

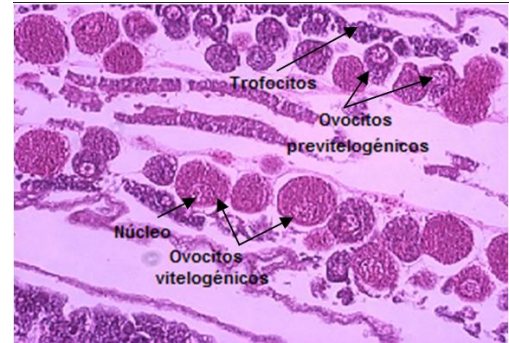
En la previtelogénesis, la invaginación del oolema forma canales estrechos que inicialmente se extienden en la superficie de las células dentro del ooplasma cortical. Posteriormente en la vitelogénesis, el núcleo va perdiendo su forma esférica, deja de crecer y se desplaza hacia la periferia del ovocito, cerca de la membrana celular y el citoplasma continúa creciendo, las células crecen y los canales profundizan hasta penetrar a la región perinuclear. Inicialmente los canales son obstruidos, pero los ovocitos crecen formando complejos espacios intracelulares. Cuando la vitelogénesis finaliza, los canales ooplásmicos desaparecen y el ooplasma es dominado por cuerpos de vitelo de varios tamaños. Los ovocitos maduros contienen numerosos gránulos de vitelo que varían en morfología, generalmente son delgados, relativamente homogéneos y con núcleos altamente vesiculares (Eckelbarger y Larson 1992, Carvalho-Saucedo 2009). Se ha comprobado que las condiciones fisiológicas y las reservas energéticas contribuyen a la producción de ovocitos, la fecundidad y el crecimiento (Carvalho-Saucedo 2009).

Se conoce que *S. meleagris* presenta un desfase gonadal, en el que los machos maduran poco tiempo después que las hembras ya que requieren un periodo de tiempo mayor para lograrlo, lo que ocasiona que ambos sexos presenten una alta frecuencia de madurez sexual en un mismo período (Carvalho-Saucedo 2009). López-Martínez et al (2004) plantea la posibilidad de desoves múltiples y parciales debido a la presencia de diversos estadios gonadales (López-Martínez 2005, 2006).

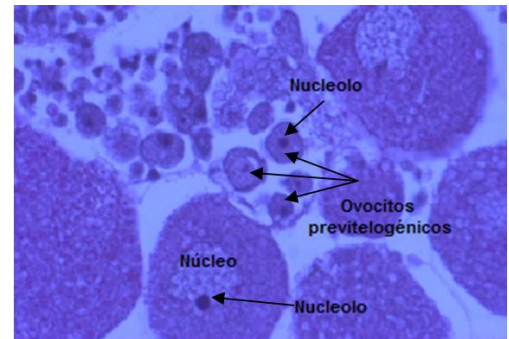
Rodríguez-Jaramillo (2008) reportó los estadios de maduración en hembras y machos de la medusa bola de cañón en 4 estadios gonadales presentados a continuación:

Hembras

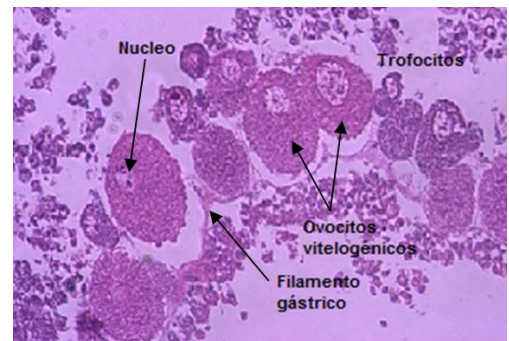
Estadio I (Previtelogénesis). Células germinales u ovogonias unidas a la lámina basal. Se observan ovocitos previtelogénicos (inmaduros): células basófilas en cuyo núcleo se distingue un nucléolo, con nucleoplasma grande y ovoplasma escaso, su forma es entre ovalada y periforme. Trofocitos abundantes.



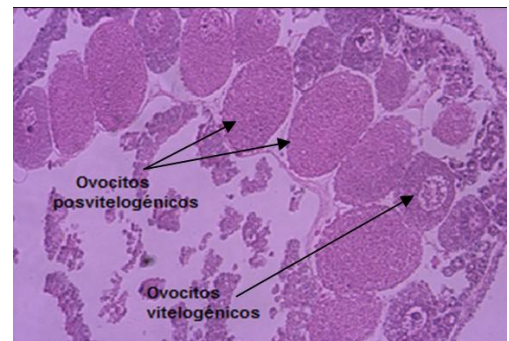
Estadio II (Vitelogénesis). Se observan ovogonias y ovocitos previtelogénicos aun y la presencia de ovocitos vitelogénicos. El tamaño de los ovocitos es variable y se incrementa por la acumulación de ovoplasma, y se encuentran rodeados de trofocitos.



Estadio III (Posvitelogénesis o madurez) Ovocitos vitelogénicos y posvitelogénicos. Los ovocitos se desprenden de la gastrodermis. Ovocitos posvitelogénicos se encuentran en metafase, con la vesícula germinal rota y se encuentran libres en el lumen de los filamentos gástricos.

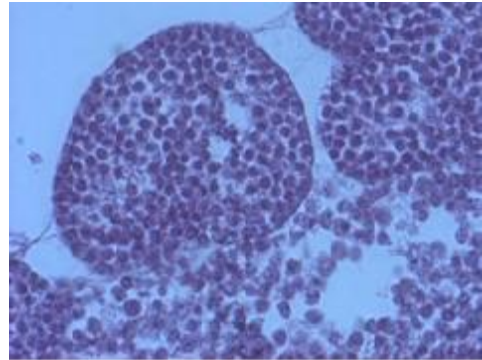


Estadios IV (Reabsorción). Se observan gametos inmaduros y maduros libres en el lumen de la gastrodermis, rodeados por abundantes trofocitos, a varios ovocitos no se les observa el núcleo, y las membranas celulares se observan rotas. La abundancia de trofocitos es mayor a otros estadios y se observan dentro del ovoplasma.

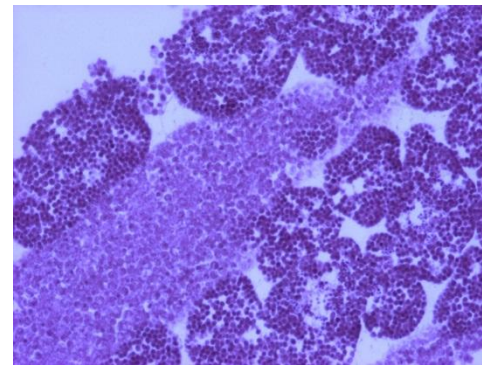


Machos

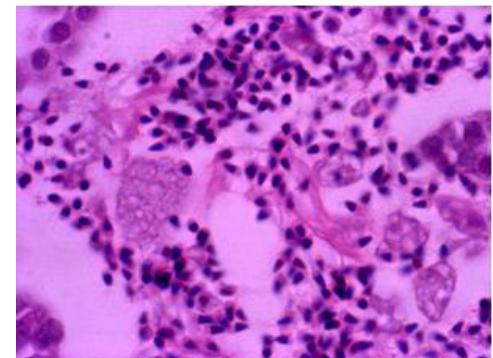
Estadio I (Proliferación). Se observan folículos espermáticos formados por espermatogonias de forma alargada, formando varias capas de células. El desarrollo de los espermatoцитos es sincrónico. Espermatozoides en el lumen de los túbulos.



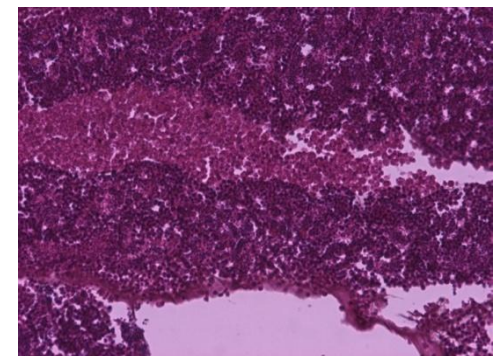
Estadio II (Desarrollo). Los folículos espermáticos están formados por espermatogonias y espermatoцитos y el lumen se llena de abundantes espermátidas y espermatozoos.



Estadio III (Madurez). Los folículos espermáticos se llenan de espermatozoides con flagelos, los espermatoцитos y espermátidas aún están presentes.



Estadio IV (Reabsorción). Abundantes trofocitos en el lumen de la gastrodermis.



Variaciones ambientales y estacionales

Son bien conocidas las variaciones interanuales con la que cuentan las proliferaciones de medusas año tras año. Se ha propuesto que estas fluctuaciones y el incremento de las poblaciones pueda deberse al desarrollo de las costas marinas, la eutrofización, la sobrepesca, la maricultura y el decremento del oxígeno disuelto (Gómez-Aguirre 1991, Brotz y Pauly 2012).

Diversos autores argumentan que condiciones ambientales como la temperatura, la salinidad y las corrientes son variables importantes en la sincronización de los ciclos anuales de la reproducción y que estas tienen una importante influencia en el rendimiento reproductivo de los invertebrados marinos (Oliva 1985, Ishii 1998, Lucas 2001). Hasta hace poco tiempo se especuló la relación con la que cuentan las medusas y la temperatura al intervenir está en su reproducción, estrobilación, sobrevivencia larval y crecimiento. Por otro lado, se ha asociado la disponibilidad del alimento en la formación de gónadas, el crecimiento y aumento en la talla en la población de medusas (Ishii 1998, Schiariti 2008, Rosa et al. 2013).

Para *S. meleagris* López-Martínez et al. (2005, 2006) ha descrito una estacionalidad marcada en la actividad reproductiva y una alta variabilidad interanual en la abundancia, aparición y captura de sus poblaciones asociadas con las altas temperaturas del mar. Carvalho-Saucedo (2009) reporta en la laguna de Las Guásimas valores altos en el índice lipídico y la fecundidad de la especie a consecuencia de una mejor condición fisiológica. El estudio sugiere que estos valores se debieron al incremento de la temperatura en el agua. Otro evento que se presenta al aumentar la temperatura es la disminución en la talla del inicio del desarrollo gonadal, a su vez reporta el incremento de lípidos y proteínas en el cuerpo de la medusa en los meses de marzo y abril, que se relacionan con la disponibilidad de alimento y el desarrollo gonadal.

Hernández-Tlapale (2010) observó una mayor cantidad de estrobilas y liberación de éfiras a altas temperaturas (27° y 23°C). Por su parte, Gómez-Aguirre

(1991) reporta que la existencia de éfiras, coincide a su vez con el gradiente de temperatura y salinidad en la laguna de Machona en verano-otoño.

En México se han desarrollado ya varios estudios sobre la biología de la especie en cuanto al desarrollo y biología reproductiva (Carvalho *et al.* 2009, 2010, Hernández-Tlapale 2010), presencia (Gómez-Aguirre 1978,1980, 1991, Ocaña-Luna y Gómez Aguirre 1999), alimentación (Larson 1991, Padilla-Serrato 2011), así como la pesca (López-Martínez *et al.* 2004, 2005, 2006, Álvarez-Tello 2007, López-Martínez y Rodríguez-Romero 2008, López-Martínez y Álvarez-Tello 2013, Álvarez-Tello 2007), en los que la biología de la especie ha quedado descrita, enfatizando en la mayoría de ellos la alta variabilidad en la abundancia y la fuerte influencia del medio ambiente sobre la especie. Sin embargo no se ha evaluado la variabilidad interanual de su ciclo y periodo reproductivo, por lo que es conveniente ahondar en cuestiones sobre temporalidad para comprender mejor la dinámica de su biología.

El trabajo que se presenta a continuación evalúa la variabilidad interanual en el periodo reproductivo sexual de la medusa *S. meleagris*, y la relación con la temperatura del agua de mar en Las Guásimas, Sonora. Como anteriormente se menciono López Martínez *et al.* (2006) ya ha descrito la estacionalidad de la medusa bola de cañón en la laguna de las Guásimas, sin embargo es necesario conocer desde el desarrollo de su histología para determinar su desarrollo.

Área de estudio

La laguna costera de Las Guásimas (Fig. 5) se encuentra ubicada en las coordenadas $27^{\circ} 49' - 55' N$, y $110^{\circ} 29' - 45' O$, en la planicie costera del estado de Sonora, al este del Golfo de California. Presenta dos esteros a sus extremos, al sur el Estero Mapoli y al norte el Estero Bachoco. Su área es de 51 km² y se encuentra limitada por dos barreras arenosas al norte y al sur que se extienden en dirección sureste (Villalba et al. 1989, López- Martínez et al. 2004, Chávez-López y Álvarez-Arellano 2006) formando una boca de 3.25 km de largo que la mantiene abierta al Golfo de California permanentemente (Chávez-López y Álvarez-Arellano 2006), mediante dos canales de marea localizados hacia ambos flancos de la boca que se localizan al norte (paralela a la barrera arenosa hasta llegar al estero Bachoco) y sur (que se divide en dos y sigue una dirección paralela al Estero Mapoli) de la boca (Chávez-López y Álvarez-Arellano 2006). Dicha boca la convierte en una laguna de tipo restringida (Kjefve 1989). La laguna tiene un promedio de profundidad de 0.7 m (Arreola-Lizárraga 2003), mientras que la parte central de la laguna oscila en profundidades de 0.5 a 10 m, la porción norte (estero del Bachoco) de 0.5 a 3 m y finalmente, la porción sur (Estero Mapoli) de 0.5 a 1 m de profundidad.

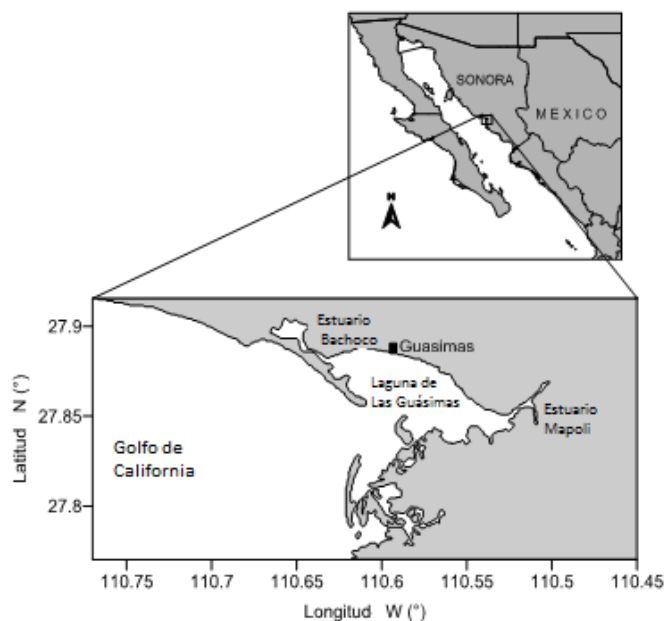


Figura 5. Ubicación del área de muestreo. Laguna Las Guásimas, Sonora.

Tiene influencia de un clima desértico con temperaturas que oscilan desde los 17-20° C en invierno y de 30-34°C en verano (Hernández 2007), con una evaporación y precipitación anual de 2990 mm y 290 mm respectivamente. Su aporte de agua dulce es la escorrentía estacional, la cual se localiza al sur de la laguna y al sur del Estero Mapoli (López- Martínez et al 2004). La salinidad presenta variaciones desde los 31.2 a 40.6% (Arreola-Lizárraga, 2003). La temperatura superficial del mar oscila entre 17.4 en invierno y 34°C en verano (Hernández y Arreola Lizárraga 2007, Carvalho-Saucedo 2009).

La vegetación propia de la laguna son manglares negro, rojo y blanco: *Avicennia germinans*, *Rhizophora mangle* y *Laguncularia recemosa*, así como las halófitas y vegetación de dunas costeras (Arreola-Lizárraga et al 2004).

En general el Complejo Lagunar Bahía Guásimas – Estero Lobos fue registrado como un sitio Ramsar en el año del 2007, cumpliendo con los criterios 2 a 6 y el 8:

2. Sustentar especies vulnerables, en peligro crítico, o comunidades ecológicas amenazadas.
3. Sustentar poblaciones de especies vegetales y/o animales importantes para mantener la diversidad biológica de una región biogeográfica determinada.
4. Sustenta especies vegetales y/o animales cuando se encuentra en una etapa crítica de su ciclo biológico, o les ofrece refugio cuando prevalecen condiciones adversas.
5. Sustenta de manera regular una población de 20,000 o más aves acuáticas.
6. Sustenta de manera regular el 1% de los individuos de una población de una especie o subespecie de aves acuáticas.
8. Es una fuente de alimentación importante para peces, es una zona de desove, un área de desarrollo y crecimiento y / o una ruta migratoria de la que dependen las existencias de peces dentro o fuera del humedal.

En Las Guásimas se encuentra asentada una comunidad Yaqui que basa sus actividades económicas en el uso y explotación de los recursos pesqueros del

ambiente lagunar, ya que la capacidad del uso del suelo en la agricultura y ganadería de esa región es reducida (Padilla-Serrato, 2011), por otro lado la laguna es el área principal de arribazones de agua mala en Sonora (López-Martínez et al 2006),

OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar la variabilidad interanual en la reproducción de la medusa *S. meleagris* en la laguna costera de Las Guásimas, Sonora los años: 2005, 2006, 2008, 2009, 2010, 2011.

Objetivos específicos

- Obtener la proporción hembra:macho de la medusa *S. meleagris* en la Laguna de Las Guásimas, Sonora.
- Determinar el periodo reproductivo en la medusa bola de cañón de los años 2005, 2006, 2008, 2009, 2010 y 2011.
- Indicar si existen diferencias interanuales significativas en el periodo reproductivo de la medusa bala de cañón *S.meleagris*.
- Determinar si la variación del periodo reproductivo de la medusa está relacionada con la temperatura del agua de la laguna Las Guásimas.

METODOLOGÍA

Trabajo de campo

Con la finalidad de evaluar la biología reproductiva de la especie y cómo parte de las actividades desarrolladas por personal del CIBNOR (Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C.) bajo el marco de los proyectos “Estimaciones de abundancia de la medusa “bola de cañón” (*Stomolophus meleagris*) al sur de Sonora para el establecimiento de una pesquería sustentable”, que se llevó a cabo durante los años 2004-2006, “Desarrollo de un plan de manejo de la medusa bola de cañón (*Stomolophus meleagris*) en el centro-sur de Sonora” efectuado durante los años 2008-2010 y del proyecto Ciencia Básica CONACyT 106797 “Ecología poblacional y Papel funcional de la medusa *Stomolophus meleagris* en el ecosistema marino del Golfo de California”, se realizaron muestreos quincenales y mensuales durante presencia de medusas (enero-julio) durante los años 2005, 2006, 2008-2011 dentro y fuera de la laguna de Las Guásimas, Sonora (Fig. 5).

Dichos muestreos consistieron en la captura de medusas con red tipo cuchara (red utilizada para la captura comercial de la medusa), con una luz de malla de 5 pulgadas y debido a que esta red es altamente selectiva de tallas grandes, con el fin de ampliar la selección de tallas de medusas capturadas se utilizó adicionalmente una red tipo neuston de 2 ¼ de pulgadas de luz de malla (Fig.6)

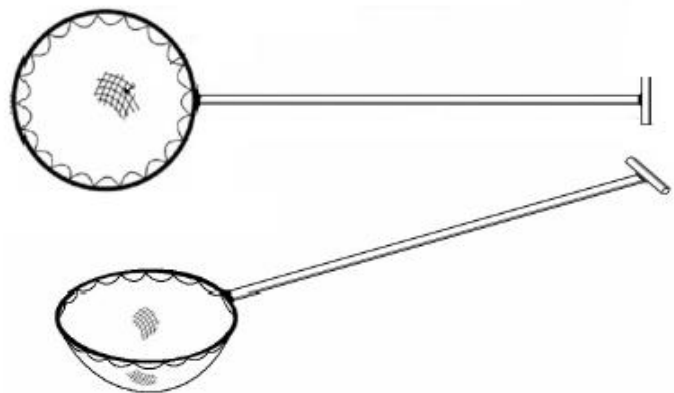
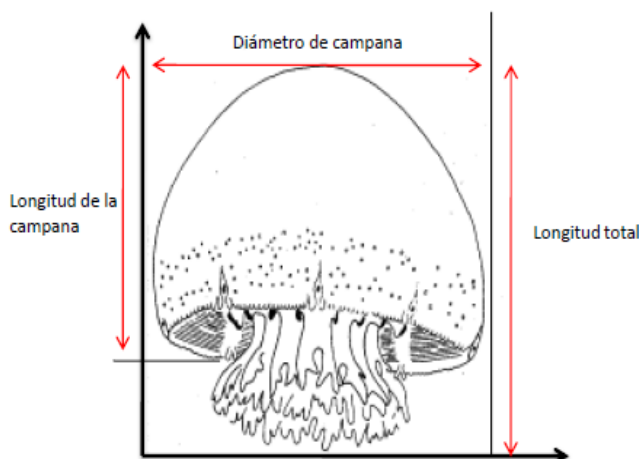


Figura 6. Arte de pesca utilizado para capturar a la medusa (Tomado de Álvarez-Tello 2007)

Para la posterior determinación del estadio sexual de los individuos, estos se preservaron en formol al 10% con agua marina, hasta la extracción gonadal en el laboratorio de Pesquerías de la unidad Guaymas del CIBNOR S.C.

Trabajo de laboratorio

Los individuos fijados en formol se lavaron con agua y con un ictiómetro, se obtuvo la longitud total, la longitud de campana y el diámetro de la campana en milímetros (Fig.7). Posteriormente se procedió a la extracción gonadal, cortando la mesoglea de la parte superior de la campana, para llegar a la cavidad gastrovascular, donde se localizan las gónadas (Fig. 8), estas fueron separadas de las bolsas gástricas que las rodean, cortadas y puestas en contenedores histológicos para su posterior análisis. Las muestras fueron etiquetadas con la fecha de recolecta, las iniciales de la especie y el número del ejemplar. Finalmente, se colocaron en una solución de alcohol al 50 % para su procesamiento en el laboratorio de Histología del CIBNOR en La Paz, Baja California Sur con la finalidad de evaluar el desarrollo gonadal utilizando la técnica Hematoxilina–Eosina, en donde el primer paso consiste en deshidratar las gónadas en una serie de alcoholes de menor a mayor concentración (70, 80, 90, 96 y 100%). Posteriormente, se aclararon con xileno y se incluyeron en Paraplast X-Tra con un punto de fusión de 54-56° C para la realización de los cortes histológicos en un plano transversal y de 5 a 7 μm de grosor mediante un micrótopo de rotación Leica RM 2155. La parafina se eliminó en un solvente



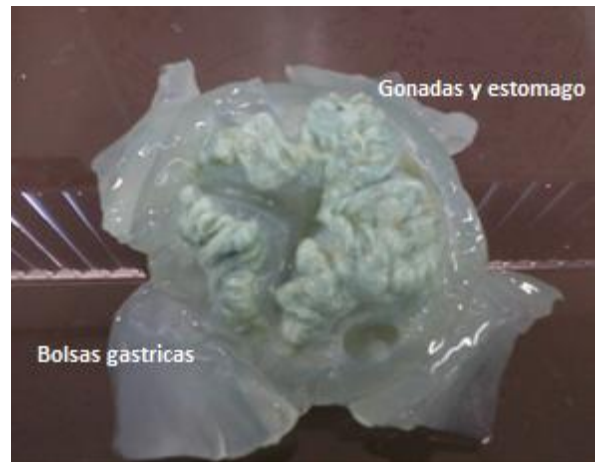
orgánico y la muestra se rehidrató haciéndola pasar por una serie de graduaciones decrecientes de alcohol etílico, llegando a una solución al 100% de agua.

Figura 7. Longitud total, la longitud de campana y el diámetro de la campana. (Modificado de Gómez-Aguirre 1991)

Los cortes de los tejidos fueron analizados en un sistema de análisis de imágenes Imagen Pro Plus (versión 4.5.19), integrado con un microscopio compuesto marca Olympus BX41. Las imágenes fueron captadas con una cámara digital CoolSNAP- Pro y fueron digitalizadas con objetivos 4x, 10x, 20x, 40x. Con ellas se determinó el sexo y el estadio del desarrollo gonadal en el que se encontraba el organismo.

La caracterización de las fases de desarrollo se basó en las observaciones y clasificación de Rodríguez-Jaramillo (2008) que anteriormente fueron mencionadas (Tablas 1 y 2).

Figura 8. Muestra de corte de medusa para la extracción de sus gónadas. En esta imagen se puede ver las bolsas gástricas, el estomago y las gónadas.



Trabajo de gabinete

Proporción sexual

Se calculó la proporción de sexos para cada mes de muestreo (hembra:macho), posteriormente y con el fin de conocer si existen diferencias significativas entre la cantidad de hembras y machos por mes, se utilizó una prueba binomial (Álvarez Cáceres 1994):

$$P(k) = \binom{n}{k} p^k q^{(n-k)}$$

Donde:

$P(K)$ = Probabilidad de que n casos k tengan un valor A
 $k \leq n$

p = es la proporción de casos en la población con un valor A

q = es la proporción de casos con valor B

Evaluación de la reproducción sexual

Con la finalidad de observar el patrón general del periodo reproductivo en la especie, se obtuvo una gráfica de madurez sexual promedio de todos los años.

Diferencias interanuales en el periodo reproductivo

Para la observación de las variaciones interanuales en el periodo reproductivo, se realizaron histogramas de frecuencia de los estadios de maduración I-IV de machos y hembras, cada mes por cada año con base a las tablas 1 y 2 que muestran los estadios de maduración propuestos por Rodríguez- Jaramillo (2008)

Con el fin de evaluar si las distribuciones de frecuencias anuales de hembras y machos maduros (considerando organismos maduros los de estadios III y IV) son diferentes, se realizó una prueba de Tabla de contingencia a través de una χ^2 (Ávila-Baray 2006) con ayuda del programa PAST (<http://folk.uio.no/ohammer/past>). Las hipótesis con las que trabaja χ^2 son:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^K (f_o - f_e)^2$$

Dónde:

K = número de categorías o clase

f_o = Frecuencia observada

f_e = frecuencia esperada

La frecuencia de organismos maduros se transformó en una frecuencia relativa para hacer los datos comparativos, ya que el número de hembras y machos maduros en cada año fue variable.

Posteriormente, con el fin de observar potenciales patrones en la variabilidad interanual en el periodo reproductivo, se obtuvieron diagramas de

superficie de respuesta (Kuehl, 2000), tanto en hembras como en machos maduros.

El método de superficie de respuesta se basa en evaluar la sensibilidad a los factores de un “tratamiento”, de manera que estos se puedan inspeccionar. Para calcular la gráfica de superficie de respuesta se utilizan modelos polinomiales de primer orden (o lineales) y de segundo orden (o cuadráticos). Los modelos polinomiales de segundo orden son los que se utilizan para la realización de la gráfica en Excel bajo la siguiente ecuación (Kuehl, 2000):

$$\mu_x = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \beta_{1_1} X_1^2 + \beta_{2_2} X_2^2 + \beta_{1_1} X_1 X_2$$

Dónde:

μ_y = variable de respuesta

β_x = Parámetros desconocidos

En este caso se utilizó una gráfica de superficie de respuesta de contorno o nivel, en la cual se trazan “líneas de contorno” que son curvas que corresponden a los valores constantes de la respuesta sobre el plano (o X_1 y X_2), donde cada línea de contorno es una proyección sobre este plano (Fernández- Melcón, 2007).

Patrón de temperatura superficial del mar

Con la finalidad de evaluar la relación potencial entre temperatura superficial del mar superficial (TMS) y la frecuencia de organismos maduros, se obtuvieron los valores de TMS de la serie de Reynolds, dado a que no se cuenta con todos los datos de la temperatura de cada colecta.

La serie de datos de temperatura de Reynolds es una base de datos disponibles en el sitio (<http://www.nhc.noaa.gov/aboutsst.shtml>) y cuyos autores son el Climate Prediction Center (CPC/NOAA). Estos valores se obtienen utilizando los datos de SST (temperatura superficial del mar en tiempo real), obtenidos a bordo de buques y boyas, de satélites (Satellite Services Division (SSD) de la “National

Enviromental Stellite” y del Data and Information Service (NESDIS)) y de la cobertura del hielo marino.

De estos datos se realiza una “Interpolación Óptima” de SST, con un periodo base de 1971 al 2000 que calcula las anomalías de SST utilizando la climatología media mensual ponderada y los datos observados de satélite, ajustados mediante el método de Reynolds (1988) y Reynolds y Marisco (1993).

Con la intención de evaluar si los datos de TSM obtenidos de Reynolds son similares a los de TSM obtenidos en el campo, se efectuó una prueba de χ^2 de bondad de ajuste, los datos utilizados fueron para un año de muestreo (2006) acompañada de una gráfica entre los TSM. Es importante mencionar que también se tomaron datos de la temperatura en campo con los que se comparó los datos Reynolds. Además se obtuvo el patrón estacional de la temperatura superficial del mar promedio para la región de Las Guásimas.

Anomalías estandarizadas de la temperatura y porcentaje de organismos maduros.

Se obtuvieron las anomalías estandarizadas de la TSM y de la frecuencia de machos y hembras maduros con el fin de observar su potencial relación. Las anomalías fueron estimadas con la siguiente ecuación:

$$Z_m = \frac{x_{i,j} - \bar{x}_I}{S_I}$$

Donde:

Z= Anomalía estandarizada de la variable m

X= Frecuencia del mes i del año j

\bar{x} = Promedio del mes i

S= Desviación estándar del mes i

Una vez que se obtuvieron las anomalías, se graficaron ambas variables en diagramas de dispersión para evaluar si existe algún tipo de relación. Para ello,

se aplicó una regresión no lineal usando como criterio de ajuste los mínimos cuadrados, obteniéndose el coeficiente de determinación R^2 . Por otro lado, se obtuvieron los datos de Índice de Oscilación del Sur o SOI (Southern Oscillation Index) para ser comparados con las anomalías de hembras y machos maduros que al igual que las anomalías estandarizadas de la TSM se compararon para identificar una posible relación. El SOI es una medida de fluctuación de la presión atmosférica a nivel del mar o SLP (Presión a nivel del mar o Sea Level Pressure) que ocurre entre el este y oeste del Pacífico tropical, en particular, las diferencias entre la región de Tahití y Darwin en Australia durante los fenómenos meteorológicos del Niño y La Niña. Las anomalías calculadas del SOI se encuentran en la página: <http://www.bom.gov.au/climate/current/soihtm1.shtml>

Para calcular las anomalías del SOI, existen se necesita calcular antes las estandarizaciones de la SLP de Tahití y de la región de Darwin. Estas se obtienen mediante las ecuaciones:

$$\text{Estandarizaciones de Tahiti} = \frac{(\text{SLP Actuales de Tahiti} - \text{SLP medio de Tahiti})}{s^2 \text{ SLP de Tahiti}}$$

$$\begin{aligned} &\text{Estandarizaciones de Darwin} \\ &= \frac{(\text{SLP Actuales de Darwin} - \text{SLP medio de Darwin})}{s^2 \text{ SLP de Darwin}} \end{aligned}$$

A la vez es necesario calcular la desviación estándar mensual:

$$\sum \left(\frac{(\text{Estandarización de Tahiti} - \text{Estandarizaciones de Darwin})}{N} \right)$$

Por último se utiliza la siguiente ecuación para obtener las anomalías del SOI:

$$\text{SOI} = 10 \frac{\text{Estandarización de Tahiti} - \text{Estandarizaciones de Darwin}}{\text{Desviación estándar total}}$$

RESULTADOS

Si bien, se efectuaron muestreos todos los meses, *S. meleagris* solo se encontró presente de enero a junio (Tabla 3). Sin embargo, durante los meses de enero a marzo, la mayor parte de los organismos se clasificaron como indiferenciados sexualmente. Por lo anterior, no fue posible asignar estadios de madurez sexual en los primeros meses del año. La mayor parte de los resultados que se presentan corresponden a los meses de marzo en adelante.

Tabla 3. Abundancia de individuos de la especie *S. meleagris* recolectados para análisis de reproducción por mes en cada año de muestreo en la laguna de Las Guásimas, Sonora.

	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio
2005	30	36	30	30	29	30
2006	30	60	30	30	26	30
2008	30	30	9	36	18	30
2009	30	19	14	40	54	30
2010	8	25	49	9	16	16
2011	30	30	30	18	22	30

Se analizó un total de 1014 organismos en los seis años de muestreo. Por medio de la extracción gonadal y por medio de los cortes histológicos se observaron diferentes tipos de organismos en base a su madurez sexual: indiferenciados y diferenciados. Del total de especímenes analizados, 493 correspondieron a individuos indiferenciados y el resto (521) a diferenciados. De estos últimos, se determinó su sexo y su estadio gonadal reproductivo (I - IV).

Proporción de sexual

De los 521 organismos diferenciados, se obtuvo una relación hembra-macho promedio de 1:1. Se observaron fluctuaciones entre las proporciones de machos y hembras en algunos meses, sin embargo, al obtener la proporción de hembras y machos promedio no se presentaron diferencias significativas (Fig. 9) Enero (P=0.33, $\alpha=0.05$), Febrero (P=0.37, $\alpha=0.05$), Marzo (P=1.81, $\alpha=0.05$), Abril (P=0.5, $\alpha=0.05$), Mayo (P=1.23, $\alpha=0.05$), Junio (P= 0.00 $\alpha=0.05$) (Tabla 4).

Tabla 4. Proporción hembra :macho para todos los meses de enero a julio en los años 2005, 2006, 2008, 2009, 2010 y 2011. Los ceros indican que en determinado mes y año no se encontraron individuos con desarrollo gonadal.

Mes	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
2005	0 : 0	4: 1	0 : 0	1:1	1.4:1	0 : 0
2006	1 : 1	1.6: 1	1.4: 1	0.9: 1	0.3: 1	0 : 0
2008	0: 0	0 : 0	1: 0	1: 0	1: 0	0 : 0
2009	0 : 0	1: 1	4: 1	0.8: 1	1.3. 1	0 : 0
2010	1.5: 0	1.3: 1	1: 1	0.6: 1	3: 1	1: 1
2011	0 : 0	0 : 0	0 : 0	0.8: 1	1.1: 1	0 : 0
Promedio	1.2: 1	0.9: 1	1.5:1	1.1: 1	1.2: 1	1: 1

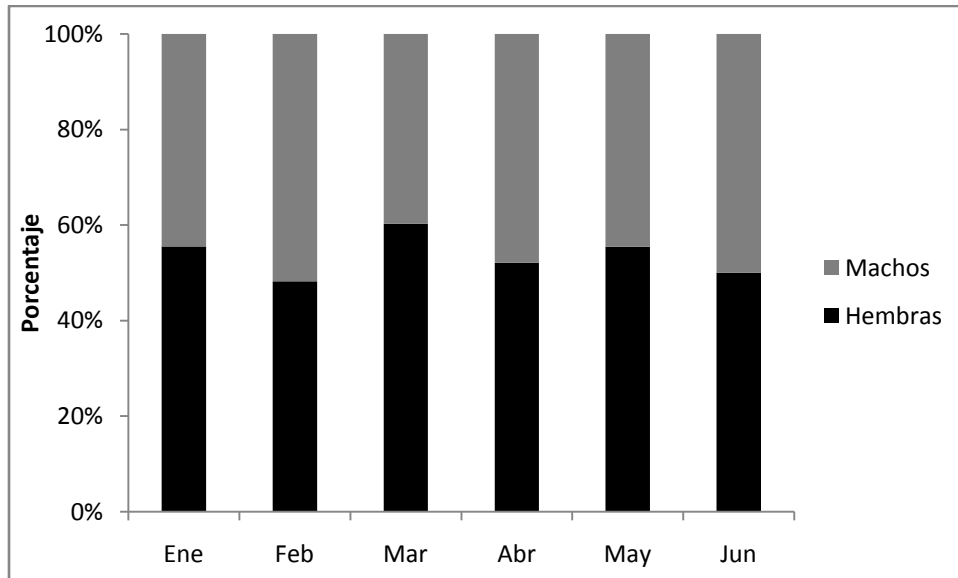


Figura 9. Proporción promedio de hembra - macho para los años 2005, 2006, 2008, 2009, 2010, 2011 de la medusa *S. meleagris* en la laguna de las Guásimas, Sonora, México.

Periodo reproductivo sexual

Madurez sexual

El periodo de reproducción sexual se presentó los meses de febrero a mayo en ambos sexos, sin embargo, en el 2006 el periodo se inicia antes (enero-mayo) y 2010 tiene una mayor duración (enero-junio).

Tanto en hembras (Fig. 10) como machos (Fig. 11) los meses de febrero-abril se caracterizan por presentar una alta proporción de individuos inmaduros sexualmente. En general, el mes de mayo presenta una alta proporción de individuos maduros.

Por otro lado el 2008 fue un año en el que no se encontró machos en ningún estadio gonadal y 2011 un año en el que solo se encontraron individuos tanto machos como hembras en los meses de abril y mayo.

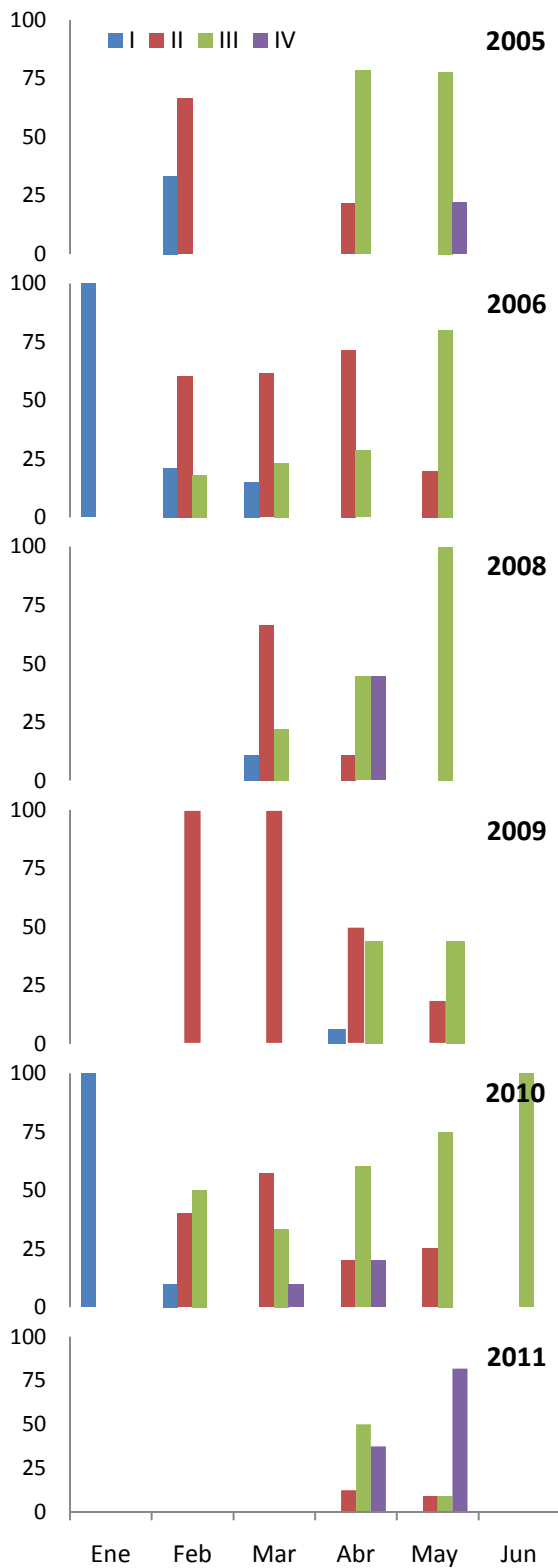


Figura 10. Frecuencia porcentual de los estadios I-IV en hembras cada año durante los meses de enero a julio. Escala tomada y observada por Rodríguez-Jaramillo (2004).

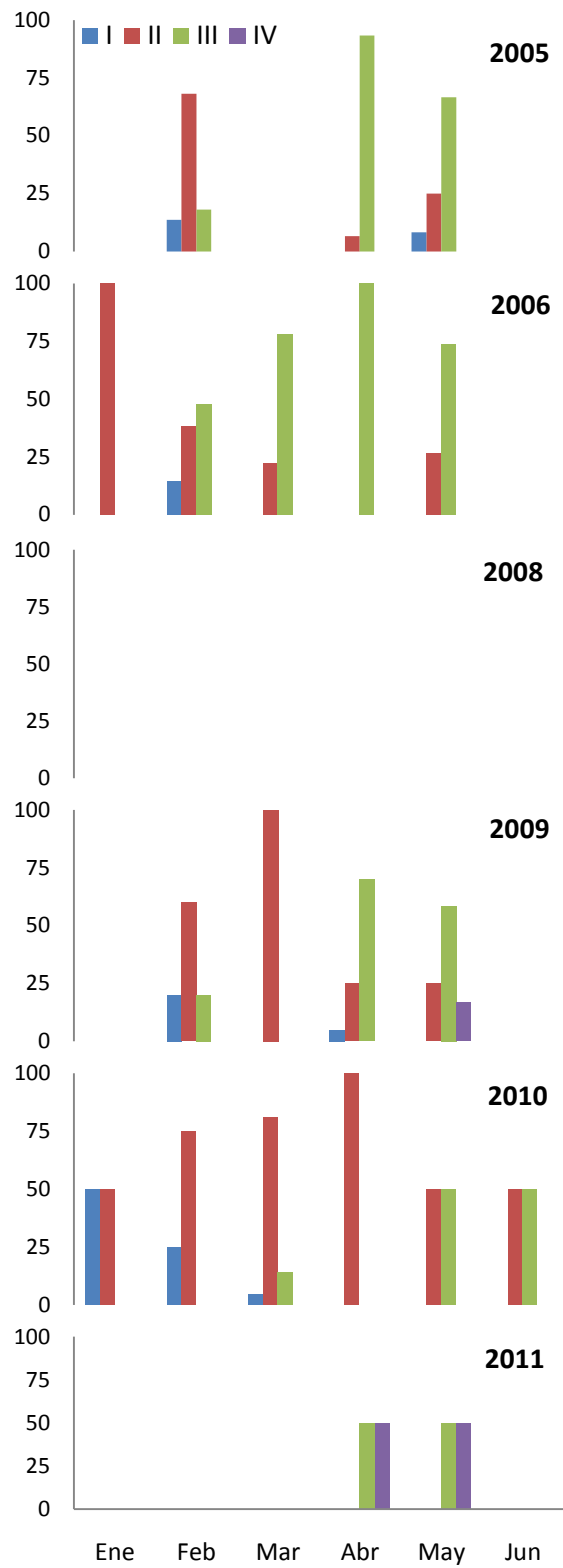


Figura 11. Frecuencia porcentual de machos I-IV, en los meses de enero a junio, en los años 2005 a 2011 en la laguna costera Las Guásimas, Sonora. El año 2008 no se presentan machos durante el periodo de muestreo.

En ambos se observan estadios maduros desde el mes de febrero hasta mayo e incluso, en el 2010 hasta junio.

Los individuos con el estadio gonadal IV se presentaron principalmente en los meses de abril y mayo.

Se obtuvo diferencias significativas en la cantidad de hembras maduras entre los meses de cada año: 2005($\chi^2= 49.2, P= 84 \times 10^{-7}$, g.l. 5), 2008 ($\chi^2= 61.3, P= 52 \times 10^{-9}$ g.l. 5), 2009($\chi^2= 26.23, P=0.005$ g.l. 5), 2011 ($\chi^2=35.58, P= 0.0001$) y los machos maduros durante los años: 2005($\chi^2= 37.69, P= 8 \times 10^{-5}$), 2006 ($\chi^2= 29.72, P=0.0017$), 2009 ($\chi^2=59, P= 14 \times 10^{-8}$), 2011 ($\chi^2=40, P= 0.00003$).

Madurez promedio

Se observa (Fig. 12) que la maduración se incrementa conforme transcurre el año, encontrando la mayor proporción de organismos inmaduros (I y II) en febrero y marzo y la máxima proporción de individuos maduros (estadios III y IV) en abril y mayo. Lo que podría indicar que en los primeros meses del año, se estén liberando las larvas éfiras de los pólipos, los cuales entran en una fase de “enquistamiento”, mientras que las condiciones ambientales no son favorables. Cuando dichas condiciones cambian y se presentan parámetros ideales para la reproducción asexual de estas estructuras, salen de mencionada fase para comenzar la producción de pólipos y éfiras, las que posteriormente se transformarán en éfiras. Es por esta razón que durante los primeros meses de año se encuentran estadios juveniles e inmaduros, y conforme avanza el año se presentan los individuos sexualmente maduros. Finalmente, la temporada en la que no es encontrada la fase medusa (junio a diciembre) las condiciones no son favorables para la especie, puede deberse a que, como se mencionó anteriormente.

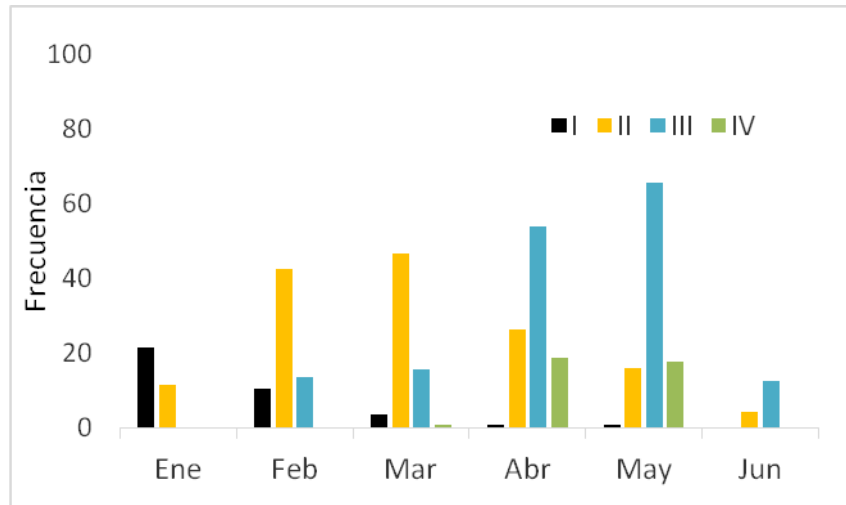


Figura 12. Madurez sexual promedio calculada durante los años 2005, 2006, 2008, 2009, 2010, 2011.

Diferencias interanuales en el periodo reproductivo

Se observó diferencias significativas entre años de muestreo durante el periodo reproductivo en ambos sexos ($\chi^2 = 624$, $\alpha = .05$ g.l. = 16 para machos y $\chi^2 = 481$, $\alpha = .05$ g.l. = 20 para hembras), sugiriendo este dato que la intensidad e inicio del periodo reproductivo varía entre años.

Diagramas de superficie de respuesta

Se obtuvieron dos gráficas de superficie de respuesta para observar las diferencias entre la proporción de hembras maduras (Fig.13) y machos maduros (Fig. 14).

En la figura 13 se observan a las hembras maduras durante los meses de marzo a mayo para los años 2005, 2006 y 2008 hembras maduras en los meses de marzo a mayo. Las mayores frecuencias de hembras maduras se presentan en los meses de abril y mayo para todos los años. En 2009 se observó un acortamiento en la duración del periodo reproductivo, igualmente en 2010 se observó la presencia de hembras maduras desde mediados de enero hasta junio, sugiriendo la ampliación en el periodo reproductivo para este año.

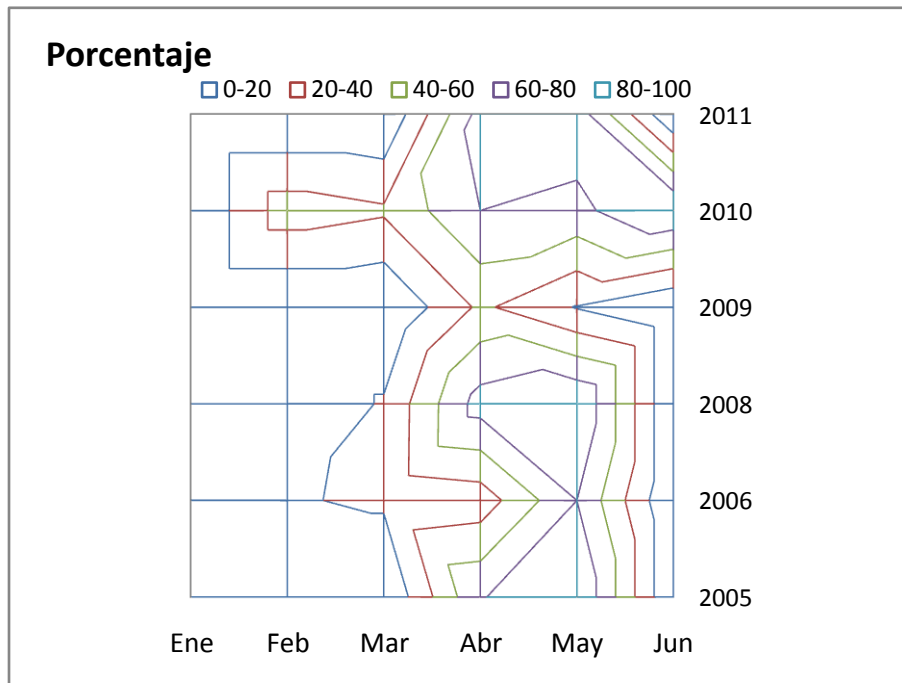


Figura 13. Superficie de respuesta, en la que se observa el porcentaje de hembras maduras por mes y año. El periodo reproductivo en hembras comienza durante los meses de febrero y finaliza en junio, donde los meses de abril y mayo sugieren una mayor cantidad de organismos para los años 2005, 2008, 2010, 2011.

En cuanto a los machos (Fig. 14), se observa un evento reproductivo amplio dentro de los años 2005 y 2006 que se extendió de febrero a mayo. En el año 2008 no se presentaron machos durante el periodo de muestreo. Para los años 2009, 2010, 2011, se observó la presencia de machos maduros desde el mes de abril a junio, en donde la mayor presencia de estos se concentra en los meses de abril y mayo.

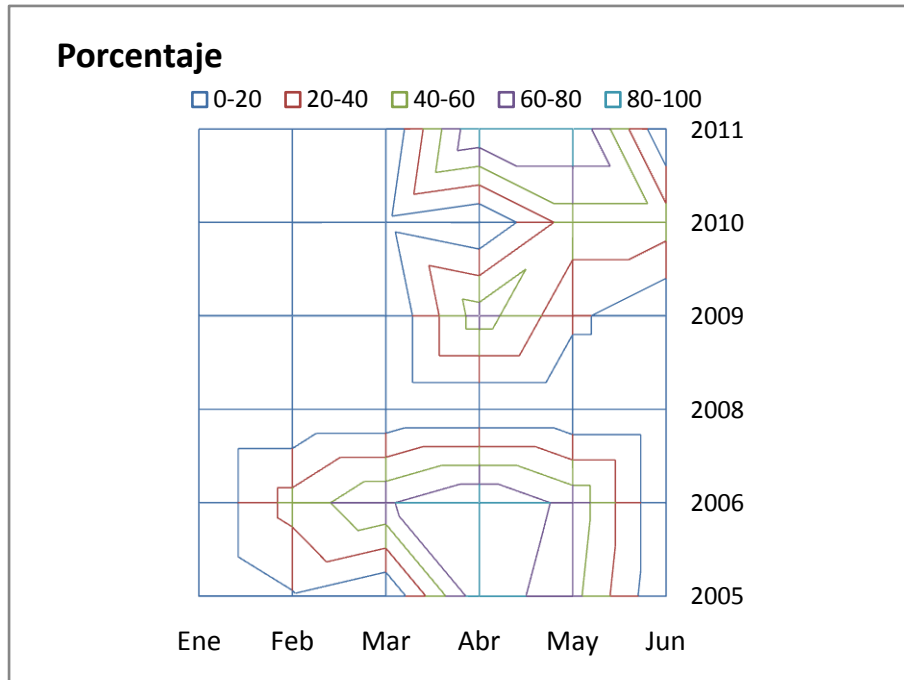


Figura 14. Superficie de respuesta, en la que se observa la frecuencia de machos maduros por mes y año, donde el mes de abril y mayo sugieren una mayor cantidad de organismos maduros para los años 2006 y 2011. Se observa un decremento en el periodo de desarrollo gonadal para los años 2009-2011 con respecto a los años 2005-2006.

Patrón de temperatura superficial del mar

La temperatura en la región de Las Guásimas mostró una marcada estacionalidad (Fig.16). Con una temperaturas superiores a los 25°C en los meses de mayo a octubre y una temperaturas menores a 25°C de noviembre a marzo.

De acuerdo a la prueba de χ^2 de bondad de ajuste, no existen diferencias significativas entre las temperaturas que fueron tomadas directamente de la laguna de Las Guásimas, y las temperaturas que se obtuvieron de la serie de Reynolds ($\chi^2 = 0.79$, $\alpha = .05$ g.l. = 11). (Fig. 15). Esta estacionalidad es evidente a lo largo de todos los años analizados (Fig. 16).

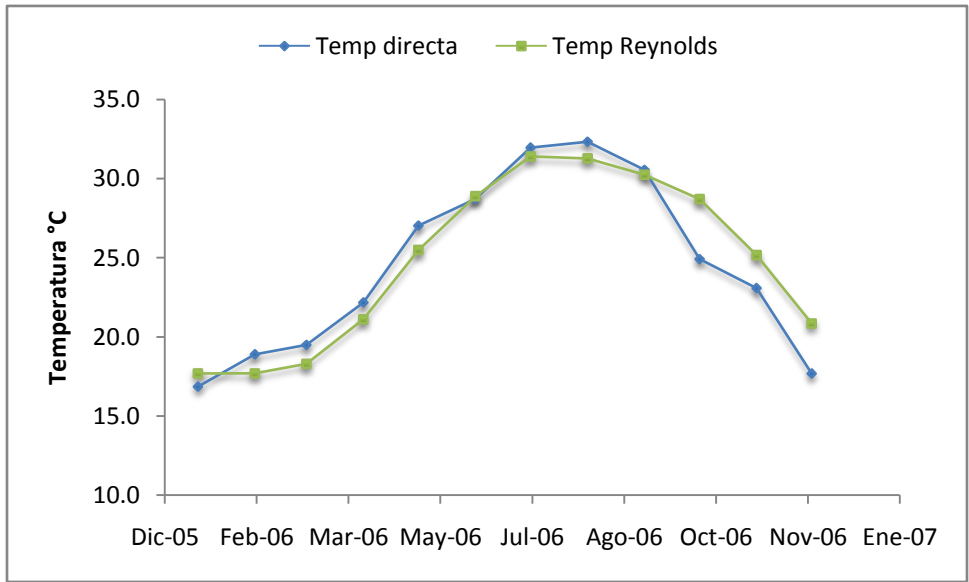


Figura 15. Temperaturas a lo largo de un año de muestreo en la laguna de Las Guásimas (azul) graficadas junto con las temperaturas que se obtuvieron de la serie de Reynolds (verde).

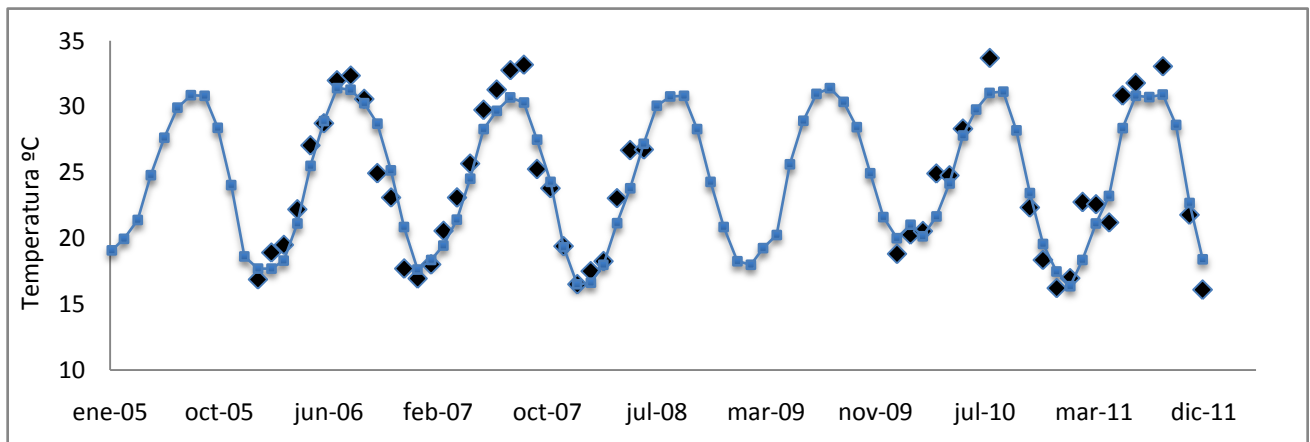
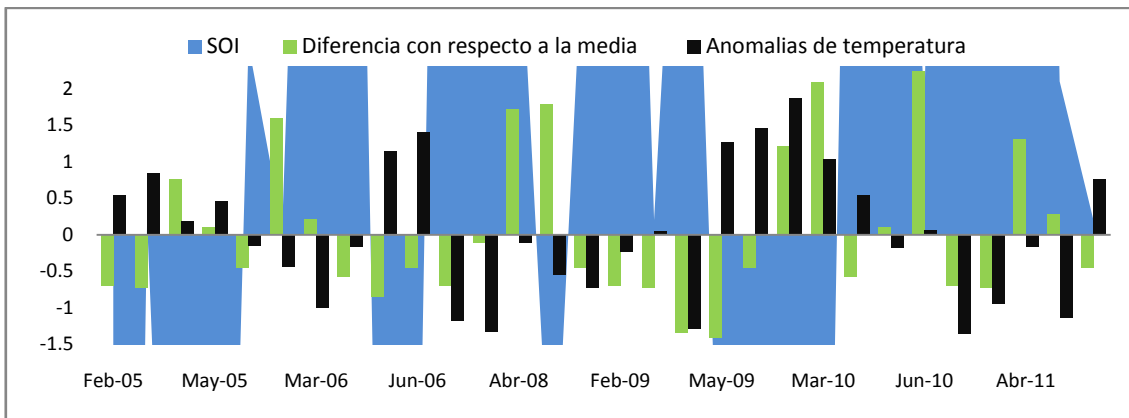


Figura 16. Comparación de la TSM del área de estudio durante la época de muestreo y los datos de la serie de Reynolds muestreada en campo a lo largo de todo el periodo (azul) y las TSM obtenida de la serie de Reynolds (azul).

Anomalías estandarizadas de la temperatura y porcentaje de organismos maduros.

La figura 17 muestra las anomalías de la temperatura superficial del mar, el índice de Oscilación del Sur y el porcentaje de organismos maduros por sexo. Al obtener el diagrama de dispersión y evaluar la relación entre las anomalías de la temperatura y el porcentaje de machos y hembras maduros, se observó que no existe relación estadísticamente significativa entre ambas ($R^2_{\text{machos}}=0.049$, $R^2_{\text{hembras}}=0.045$), de manera que la variación del periodo reproductivo sexual de la medusa bola de cañón no puede ser explicada con la temperatura de la laguna de las Guásimas (Figs. 18 y 19). Tampoco se encontró relación con el las anomalías encontradas en el SOI ($R^2_{\text{machos}}=0.049$, $R^2_{\text{hembras}}=0.045$).

a)



b)

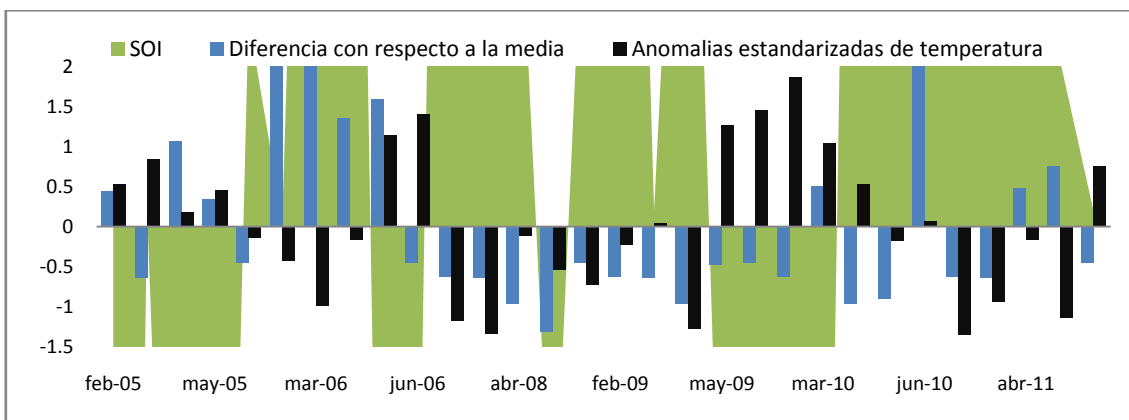


Figura 17. Anomalías estandarizadas presentadas para hembras (a), machos (b) y temperatura. En estas se observa la alta variabilidad en la maduración gonadal respecto a la temperatura de la laguna de Las Guásimas, Sonora

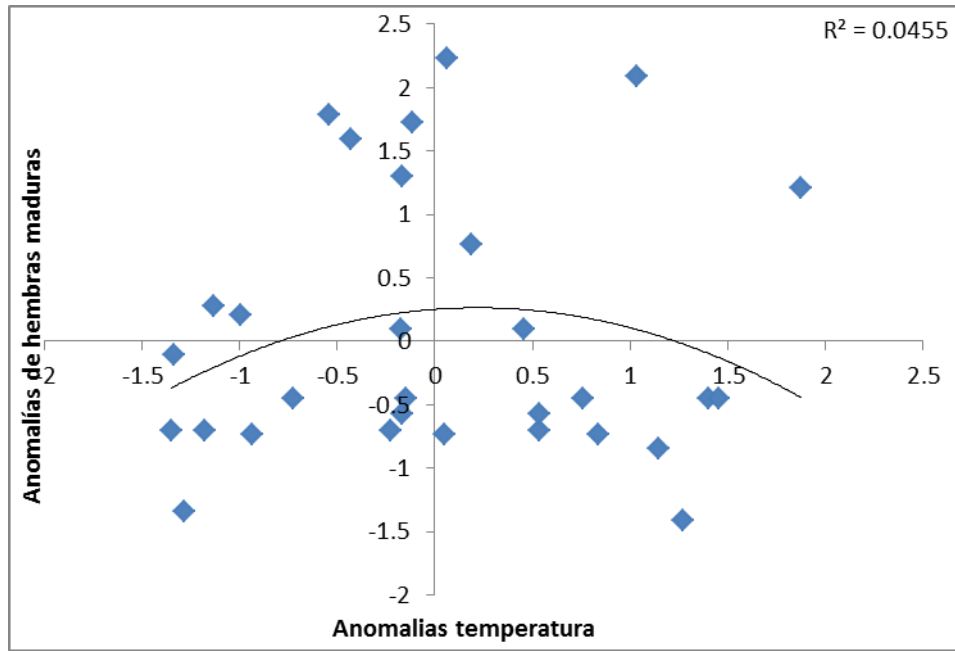


Figura 18. Relación entre las anomalías de la temperatura y las anomalías de hembras maduras. La $R^2 = 0.0455$ nos indica que la variación de hembras no es explicada por la temperatura.

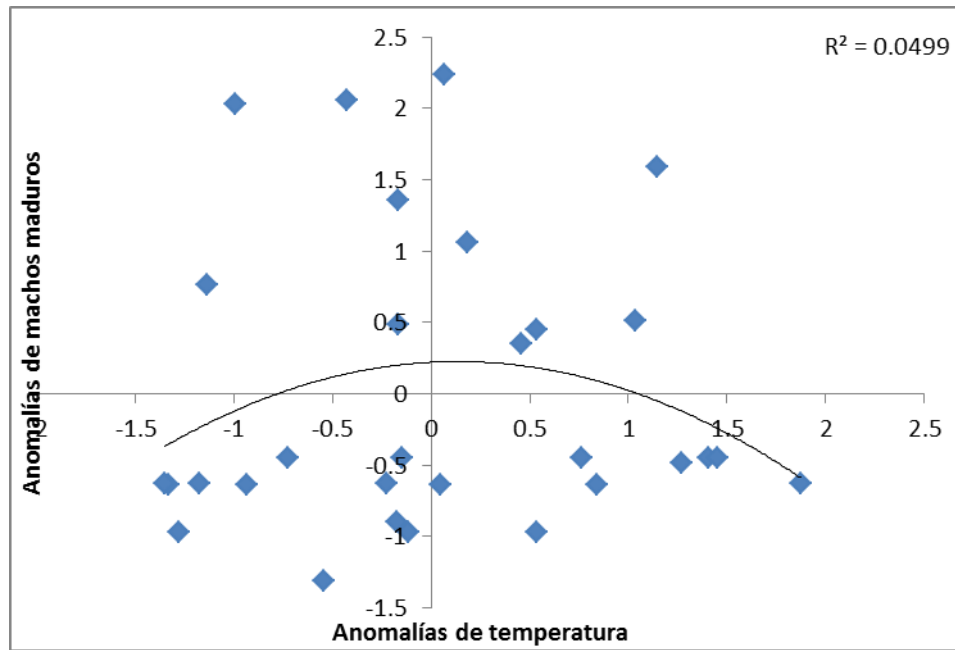


Figura 19. Relación entre las anomalías de la temperatura y las anomalías de machos maduros. $R^2 = 0.0499$, nos indica que la variación de machos no es explicada por la temperatura.

DISCUSIÓN

La proporción de sexos promedio calculada fluctuó, sin embargo, no mostró diferencias significativas entre una proporción 1:1. Puente-Tapia (2009) reportó en el sistema Lagunar Carmen-Pajonal-Machona en Tabasco una relación de 1.44:1, por otro lado Pérez-Alvarado (2012) registra una relación de 1:1.33 en el sistema lagunar de Mandinga, Veracruz valores que difieren con los encontrados en este estudio. En estudios de *Pelagia noctiluca* (Rosa et al 2012), *Cyaena* (Brewer 1989) y *Catostylus mosaicus* (Pitt y Kingsford 2000) se observa que la proporción de sexos no muestra diferencias significativas a la proporción 1:1.

De acuerdo a Carvalho-Saucedo (2009), se presenta una disminución de las hembras en abril y mayo en la laguna de Las Guásimas, dicho resultados se asemejan a los reportados en el presente estudio, en donde a partir de marzo, el mes con mayor número de hembras (5:1), disminuye su cantidad hasta junio (1:1). Estas diferencias pueden ser debidas a diferencias en la época y talla de las medusas al iniciar la maduración sexual, aunada con las variables ambientales a las que se somete (Carvalho- Saucedo 2009 y Pitt y Kingsford 2000).

En este trabajo se determino que el periodo reproductivo de la especie va de enero a junio, con máximos de organismos maduros en los meses de abril y mayo (Fig. 11). Lo que nos indica, que el periodo reproductivo de la especie se presenta en invierno-primavera, ocurriendo los organismos maduros solamente durante la primavera. Cuando el periodo reproductivo se comparó entre años (Fig. 9 y 10) se observaron fluctuaciones entre el inicio y termino de dicho periodo, es así como los estadios I-II de ambos sexos estuvieron bien representados dentro de los meses de enero-marzo y los estadios III-IV (que representan los estadios de madurez) se concentraron en los meses de abril-mayo. Ishii y Bamstedt (1998) demostraron que la maduración sexual se regula a través de la disponibilidad de alimento, ya que la escasez del mismo, reduce la tasa de crecimiento asignando la energía a la reproducción. En este sentido, Lucas (2001) y Schiariti (2008)

sugieren que la alimentación responderá a demandas metabólicas así como al crecimiento de la especie, lo cual es sumamente importante considerando que la presencia de individuos maduros únicamente se presenta cuando la talla media ha sido alcanzada. De esta manera, si el alimento escasea, es probable que la energía consumida sea asignada a la reproducción, pero si el alimento es abundante, es probable que se asigne una buena cantidad de energía al crecimiento gonadal dando lugar a una buena eficiencia reproductiva.

Aunque en este trabajo no se realizó ninguna prospección acerca de la alimentación de esta especie, Padilla-Serrato (2011) sugiere que *S. meleagris* se alimenta de presas zooplanctónicas disponibles en la columna de agua. En total 13 especies de presas constituyen la dieta de esta especie en la laguna de Las Guásimas, encontrando para cada mes diferencias significativas: estómagos vacíos en el mes de febrero (2009) y alrededor de 10 especies de presas para los meses de marzo (2008) y abril (2009). Es probable que la disponibilidad del alimento se vea reflejada en la maduración sexual de las medusas, explicando la baja proporción de individuos y la presencia de estadios de maduración I-II durante los meses de enero-febrero, que como se mencionó anteriormente son meses con poca disponibilidad de alimento. En contraste al periodo de marzo-mayo (meses en donde se observó una cantidad considerable de especies dentro del estómago de la medusa), se observa que los organismos alcanzan el máximo estadio del desarrollo gonadal (III-IV) (Padilla-Serrato 2011), en este sentido, Carvalho-Saucedo (2009) señala que en los meses de abril y mayo se presentan altas fecundidades, relacionándolo a su vez con la alta disponibilidad de alimento al registrar bajas concentraciones de clorofila *a* durante el mes de enero, sin embargo la concentración de la clorofila *a* aumenta con respecto al tiempo, en donde el pico máximo de su concentración se encuentra en abril para decaer de nueva cuenta en Mayo, estos datos son consistentes con el trabajo de Castillo-Duran et al. (2010) que también registro aumento de clorofila *a* a finales del mes de mayo.

Lucas y Lawes (1998) reportan que una escasa alimentación puede llevar a asignar la energía hacia la maduración sexual y como mencionan Costello (1991) e Ishii y Bamstedt (1998) dejan de lado el crecimiento somático, es decir, que cuando la disponibilidad de alimento es baja, las especies con este tipo de reproducción, disminuyen su crecimiento corporal, asignando la energía a la madurez sexual, por lo cual es posible encontrar individuos con tallas chicas pero maduros sexualmente. Por lo que, de acuerdo a Lucas (2001), la maduración sexual depende de la tasa de crecimiento corporal, la cual está condicionada a la disponibilidad de alimento presente en el ambiente.

Por otra parte, Brotz (2011), atribuye el desarrollo sexual de las medusas al aumento de la temperatura del agua, ya que dicho parámetro parece estar relacionado con el incremento reproductivo para varias especies de medusas, ya que la temperatura propicia el incremento del posible alimento de estos cnidarios, así como la aceleración que provoca sobre sus tasas metabólicas, tal y como se mencionó anteriormente. Lucas (2001) y Purcell explican que los aumentos de temperatura pueden afectar indirectamente el rendimiento reproductivo a través de la productividad primaria y secundaria y afectar directamente procesos fisiológicos.

La distribución temporal de los organismos de *S. meleagris* puede deberse a que la especie sincronice la liberación de larvas plánula cuando la disponibilidad alimenticia es suficiente, asegurando de esta manera la disponibilidad de alimento en el agua para las larvas y juveniles y por lo tanto el éxito en la sobrevivencia en los estadios tempranos. Prueba de esto radica en los monitoreos realizados por Arreola- Lizarraga (2004), López-Martínez et al. (2006) y Castillo-Duran et al. (2010) en la laguna de las Guásimas, en donde se registran picos elevados de clorofila *a* y de productividad primaria en el mes de diciembre, mes en el cual los pólipos se reproducen asexualmente y liberan éfiras. Además es en invierno donde se presenta con mayor influencia fenómenos de surgencia costera, arrastrando consigo nutrientes (NO_2 , NO_3 , PO_4) del Golfo de California.

De acuerdo a la literatura, las poblaciones de medusas presentan fluctuaciones interanuales (Mills 2001, Brotz y Pauly 2012, Primo 2012, Rosa et al 2013), que pueden llegar a ser impredecibles y se sugieren variables forzantes tanto abióticas (el viento, la luz, temperatura, salinidad), como bióticas (depredadores, competidores y la presencia de presas determinantes que se conjuntan para formar nuevos brotes de medusas) (Ruppert y Barnes 1996, Rosa et al. 2013). Sin embargo, no es posible identificar que factor o factores se relacionan con el cambio en el periodo de reproducción, pero si podemos inferir cuales son estos.

Carvalho-Saucedo (2009) sugiere que el inicio de la madurez gonadal anticipada por parte de las hembras puede presentar un éxito reproductivo alto, de manera que al haber un desfase en el desarrollo gonadal de machos y hembras de *S. meleagris* pueda incrementar el éxito reproductivo y además explicar por qué todo el periodo de muestreo se encontraron individuos machos inmaduros. Es así como la medusa puede verse beneficiada al presentar cambios en su periodo de madurez sexual. A futuro es importante ahondar en el periodo reproductivo en la laguna de Las Guásimas, pues la medusa *S. meleagris* forma parte de una de las pesquerías más importantes en este lugar y es en los meses de reproducción donde la medusa bola de cañón se pesca.

La temperatura puede ser un factor importante a favor del crecimiento y la reproducción de las medusas (Purcell et al. 2007, Rosa et al. 2013, Brotz y Pauly 2012, Purcell 2012). Sin embargo en este trabajo no se encontró una relación estadísticamente significativa entre las anomalías de la temperatura y la cantidad de organismos maduros, mucho menos entre estos últimos y las anomalías del SOI.

Autores como Brotz (2011) y Riascos (2013) plantean que el aumento de la temperatura se encuentra relacionada con el rendimiento reproductivo, el brote de fases reproductivas tempranas, la supervivencia, la biomasa y la distribución.

Ejemplos de lo anterior, se tienen en *Chrysaora quinquecirrha* al producir mayor cantidad de huevos a temperaturas elevadas (Purcell y Decker 2005) o *Cyaena* sp. en la cual, tanto el desarrollo sexual como el inicio de su reproducción se encuentran correlacionados por el aumento de la temperatura (Brewer 1989) y *Aurelia aurita* que disminuye su tamaño de madurez sexual cuando se somete a altas temperaturas (Ishii 1998, Lucas y Lawes 1998).

En general se ha sugerido que el aumento de la temperatura en los océanos podría aumentar la estacionalidad, el tamaño poblacional, la sobrevivencia y la distribución espacial como temporal de las poblaciones de muchas especies pertenecientes al plancton gelatinoso (Purcell 2005, Richardson et al. 2009, Brotz 2011, Purcell 2011, Riascos 2013). Sin embargo, es conocido que las medusas actúan de manera diversa bajo estímulos similares, es decir, las altas temperaturas no necesariamente tienen que estar ligadas a la maduración. En ese sentido, Rosa et al. (2013) señala que la relación entre la cantidad de hembras maduras con respecto a la temperatura fue negativa, es decir, cuando los valores de dicho parámetro aumentaron, el desarrollo de las medusas se registró como bajo. En general las temperaturas más altas pueden ser perjudiciales para ciertas especies de medusas que viven cerca de sus máximos térmico (Brotz 2011).

En contraparte, algunos autores como (Brewer 1989, Purcell 2005, et al. 2007, Rosa et al. 2013) que señalan que el aumento de la temperatura puede relacionarse con la maduración sexual y el inicio de la reproducción acelerando el metabolismo y que la mayoría de las especies que se mantienen bajo temperaturas moderadas reportan un incremento a altas temperaturas.

El incremento de la temperatura influye directamente en los procesos metabólicos de la medusa mediante el incremento de triglicéridos que son la principal fuente de almacenamiento de energía en la reserva de los ovocitos y que son transferidos a la progenie para ser empleados en el desarrollo embrionario,

así como indirectamente a través de la modificación que genera la temperatura (Carvalho- Saucedo 2009) en la producción primaria y secundaria (disponibilidad de alimento), por lo que la cantidad de energía destinada al esfuerzo reproductivo y el crecimiento quedan a expensas de la temperatura (Brewer 1989, Lucas 2001, Schiariti 2008, Primo 2012).

De acuerdo a Lucas y Lawes (1998) suponen que la maduración de las medusas *A. auritga* en Southampton es resultado del aumento de la temperatura, ya que al incrementar sus intervalos, actúa directamente sobre la tasa metabólica de la especie e indirectamente a través del aumento de la producción primaria y secundaria en la columna del agua.

Por otro lado Henson *et al.* (2010) sugiere que para analizar variaciones interanuales en los procesos de las especies se deben usar series de tiempo de aproximadamente 40 años para distinguir tendencias, debido al calentamiento global y a la variabilidad interanual natural. De esta manera, en este estudio no fue posible determinar una relación entre la maduración sexual con la temperatura del agua, así como con fenómenos de calentamiento y enfriamiento como “El Niño y La Niña”, considerando que se analiza una serie de tiempo corta en comparación a la que propone Henson *et a.* (2010).

CONCLUSIONES

La medusa *S. meleagris* es una especie que suele presentarse de febrero a mayo con un desarrollo gonadal constante.

La maduración se incrementa conforme transcurre el año, encontrando la mayor proporción de organismos inmaduros (I y II) en febrero y marzo y la máxima proporción de individuos maduros (estadios III y IV) en abril y mayo y esta puede estar determinada por el alimento y la asignación de energía que la medusa le proporcione a la maduración sexual.

Existen fluctuaciones en cuanto al inicio y termino del periodo reproductivo, iniciando en enero o marzo y finalizando en mayo o junio. Factores como el alimento, la temperatura y la salinidad pueden influir en la maduración, el crecimiento y la reproducción de manera que si hubo fluctuaciones a lo largo del año, bien pueden deberse al alguno de estos factores.

Por otro lado no se encontró relación entre la temperatura y la maduración de hembras y machos maduros, tampoco con los datos del SOI que representan eventos de niño y niña a lo largo del muestreo.

Literatura citada

- Álvarez-Caceres, R. 1994. Estadística multivariada y no paramétrica con SSPS. *Aplicación a las ciencias de la salud*. Ediciones Días de Santos, Barcelona, España. 408p.
- Álvarez-Tello, J. 2007. La pesquería de la medusa bola de cañón (*Stomolophus meleagris*) en la región de Bahía de Kino-El Choyudo, Sonora durante 2006. Tesis de Maestría, Instituto Tecnológico de Guaymas.74p.
- Arai, M. N.1997. *A Functional Biology of Scyphozoa*. Chapman & Hall. London. 316p.
- Arai, M. N. 2001. Pelagic coelenterates and eutrophication: a review. *Hydrobiologia* 451: 69–87.
- Arreola-Lizárraga, A., F.J. Flores-Verdugo y A. Ortega-Rubio. 2004. Structure and litterfall of an arid mangrove stand on the Gulf of California, Mexico. *Aquatic botany*, 79: 137–143.
- Ávila- Baray, H.L. 2006. Introducción a la metodología de la investigación. Universidad de Guadalajara, Sistema de Universidad virtual.Chihuahua, México.
- Brewer, R. H. 1989. The Annual Pattern of Feeding, Growth, and Sexual Reproduction in *Cyanea* (Cnidaria: Scyphozoa) in the NianticRiver Estuary, Connecticut. *Biological Bulletin*, 176: 272–281.
- Brotz,L. y D. Pauly. 2012. Jellyfish populations in the Mediterranean Sea. *Acta Adriatica*, 53 (2): 213–232.
- Brotz, L. 2011. Changing Jellyfish Populations: Trends in Large Marine Ecosystems. *Tesis de Maestría*. The University of British Columbia, Vancouver. 206 p.
- Brusca,R. C. y G. J. Brusca. 2003. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Inc., Publishers Sunderland, Massachusetts. 936p
- Calder, R. 1982. Life history of the cannonball jellyfish, *Stomolophus meleagris* L. Agassiz, 1860 (Scyphozoa, Rhizostomida).*Biological Bulletin*, Marine Biological Laboratory, 162: 149–162.
- Carvalho-Saucedo L. 2009. Biología reproductiva de La fase medusa de *Stomolophus meleagris* L. Agassiz 1860, en la laguna Las Guásimas, Sonora,

México. *Tesis de Doctorado*. Centro de Investigaciones Biológicas Del Noroeste, S.C. 143p.

- Carvalho-Saucedo, L., F. García-Domínguez, C. Rodríguez-Jaramillo, y J. López-Martínez. 2010. Variación lipídica en los ovocitos de la medusa *Stomolophus meleagris* (Scyphozoa: Rhizostomeae), durante el desarrollo gonádico, en la laguna de Las Guásimas, Sonora, México. *Revista de biología Tropical*, 58 (1): 119–130.
- Castillo-Durán, A., J. Chávez-Villalba, A. Arreola-Lizárraga, y R. Barraza-Guardado. 2010. Comparative growth, condition, and survival of juvenile *Crassostrea gigas* and *C. corteziensis* oysters cultivated in summer and winter. *Ciencias Marinas*, 36 (1): 29–39.
- Chávez-López, S y A. D. Álvarez-Arellano. 2006. Batimetría, sedimentos y ambientes de depósito en la laguna costera de Guásimas Sonora, México. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*, 60: 7–21.
- Collins, A. G. 2002. Phylogeny of Medusozoa and the evolution of cnidarian life cycles. *Journal of Evolutionary Biology*, 15: 418–432.
- Daly, M., M. R. Brugler, P. Cartwright, A. G. Collins, M. N. Dawson, D. G. Fautin, S. C. France, C. S. McFadden, D.M. Opresko, E. Rodriguez, S. L. Romano y J. L. Stake. 2007. The phylum Cnidaria: A review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus, *Zootaxa*, 1668: 127–182.
- Eckelbarger, K.J. y R Larson. 1992. Ultrastructure of the ovary and oogenesis in the jellyfish *Linuche unguiculata* and *Stomolophus meleagris*, with a review of ovarian structure in the Scyphozoa. *Marine Biology*, 114: 633–643.
- Fernández-Melcón, C.D. y M. Piñeiro Barcia, Superficies de respuesta. Métodos y diseño.
- Gómez-Aguirre, S. 1980. Variación estacional de grandes medusas (Scyphozoa) en un sistema de lagunas costeras del sur del Golfo de México (1977/1978). *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 29 (2): 183–185.
- Gómez-Aguirre, S. 1991a. Contribución al estudio faunístico de celenterados y ctenóforos del plancton estuarino del noroeste de México. *Anales del Instituto de Biología*, Universidad Nacional Autónoma de México, 62: 1, 1:10
- Gómez-Aguirre, S. 1991b. Larva éfira y diferenciación de *Stomolophus meleagris* (Scyphozoa Rhizostomae) en plancton de lagunas costeras de Tabasco, México. *Anales del Instituto de Biología*, Universidad Nacional Autónoma de México, 62: 383–389.

- Gutsell, J.S. 1928. The spider crab, *Libinia dubia*, and the jellyfish, *Stomolophus meleagris*, found associated at Beaufort, North Carolina. *Ecology* 9(3): 358-359.
- Hernández, L. y A. Arreola-Lizárraga. 2007. Estructura de tallas y crecimiento de los cangrejos *Callinectes arcuatus* y *C. bellicosus* (Decapoda: Portunidae) en la laguna costera Las Guásimas. México, *Revista de Biología Tropical*, 55(1): 225–233.
- Hernández-Tlapale, C. 2010. Efecto de la temperatura en la reproducción asexual de la fase pólipo en la medusa bola de cañón *Stomolophus meleagris* Agassiz, 1862 (Schyphozoa, Rhizostomeae) en condiciones controladas. *Tesis de Licenciatura*, Universidad del Mar, Oaxaca, México 45p.
- Henson S.A., J.L. Sarmiento, J.P. Dunne, L. Bopp, I. Lima. 2010. Detection of anthropogenic climate change in satellite records of ocean chlorophyll and productivity. *Biogeosciences* 7:621–40
- Hsieh-Peggy, Y-H, L. Fui-Ming, y J. Rudloe. 2001. Jellyfish as food. *Hydrobiologia*. 451: 11–17.
- Ishii, H. y U. Bamstedt. 1998. Food regulation of growth and maturation in a natural population of *Aurelia aurita* (L.), *Journal of Plankton Research*, 20 (5): 805–81.
- Kramp, L. 1961. Synopsis of the Medusae of the world. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 40: 1-469.
- Kjerfve, B., Magill K.E, 1989, Geographic and hydrodynamic characteristics of shallow coastal lagoons, *Marine Geology*, 88: 187–199.
- Kuehl R.O. 2000. *Diseño de experimentos*. Thomson Learning. México. D.F. 666p
- Larson, R.J. 1991. Diet, prey selection and daily ration of *Stomolophus meleagris* a filter-feeding scyphomedusa from the NE Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 32: 511-525.
- López-Martínez, J., R. Morales-Azpeitia, J. Padilla-Serrato, E. Alcántara-Razo, E. Herrera-Valdivia, C. Rodríguez, E. Meza-Chavez, M. del R. López-Tapia, G. Padilla-Arredondo, D. Urias-Laborin. 2004. Estimaciones de abundancia de la medusa “bola de cañón” (*Stomolophus meleagris*) al sur de Sonora para el establecimiento de una pesquería sustentable, 90p.
- López-Martínez J., E. Serviere, R. Morales-Azpeitia, G. Padilla-Arredondo, E. Herrera-Valdivia, M. del R. López-Tapia, C. Rodríguez, E. Meza-Chavez, E. Alcántara-Razo y R. Rivera-Camacho. 2005. Estimaciones de abundancia de

la medusa “Bola de Cañón” (*Stomolophus meleagris*) al sur de Sonora, para el establecimiento de una pesquería sustentable.110.

López-Martínez J., E. Serviere, J. Rodríguez, N. Hernández, L. Ocampo, R. Morales-Azpeitia, J. Padilla-Serrato, E. Herrera- Valdivia , C. Rodríguez, E. Meza-Chavez, E. Alcántara-Razo, C. Rabago-Quiroz, M.S. Burrola, M. del R. López-Tapia, G. Padilla-Arredondo y D. Urias-Laborin . 2006. Pesquera México, S.A. de C.V. Estimaciones de abundancia de la medusa “bola de cañón” (*Stomolophus meleagris*) al sur de Sonora para el establecimiento de una pesquería sustentable. Financiado por la Pesquera México. 141p.

López-Martínez, J., J. Álvarez-Tello. 2013. The jellyfish fishery in Mexico. *Agricultural Sciences*, 4 (6): 57-61

López-Martínez,J. y J. Rodríguez-Romero. 2008. Primer registro de la asociación del jurelillo negro *Hemicaranx zelotes* Gilbert (Pisces: Carangidae) con la medusa bala de cañón *Stomolophus meleagris* Agassiz 1862 (Scyphozoa: Rhizostomatidae) en Bahía de Kino, Golfo de California. *Hidrobiológica*, 18(2): 161–164.

Lucas C. H. y S. Lawes. 1998. Sexual reproduction of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in relation to temperature and variable food supply. *Marine Biology*, 131: 629-638.

Lucas,C. H. 2001. Reproduction and life history strategies of the common jellyfish, *Aurelia aurita* in relation to its ambient environment. *Hydrobiología*, 451: 229–246.

Marques,A. C. y A. G. Collins. 2004. Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution. *Invertebrate Biology*, 123: 23–42.

Mayer,G. A. 1910. The Scyphomedusae, In: *Medusa of the world*.Vol I,II,III. Carnegie Institute of Washington D.C. publication, 19:735p

Mianzan,H. W.y P. F.S Cornelius. 1999. Cubomedusae and Scyphomedusae. *Zooplankton of the South Atlantic Ocean*, 513–559p

Migotto, A.E., A.C. Marques, A.C. Morandini y F. L. Da Silveira. 2002. Checklist of the Cnidaria Medusozoa of Brazil. *Biota Neotropical*, 2(1):1-31

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

Nevárez-López,C. A., E. Váldez-Holguín, y N. Hernández-Saavedra, Caracterización Genética de los fenotipos de la medusa “Bola de cañón”

(*Stomolophus meleagris*, L. AGASSIZ 1862) en las Guásimas, Sonora, Congreso Nacional de Biotecnología y Bioingeniería.

- Ocaña-Luna A., S. Gómez-Aguirre. 1999. *Stomolophus meleagris* (Scyphozoa: Rhizostomeae) en dos lagunas costeras de Oaxaca. México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*, 70(2): 71-77
- Oliva, P. J. W. 1985. Physiological adaptation and the concepts of optimal reproductive strategy and physiological constraint in marine invertebrates. *Physiological Adaptations of Marine Animals. Symposia of the Society for Experimental Biology. The company of Biologists. Cambridge* : 267–300.
- Omori, M. y E. Nakano. 2001. Jellyfish fisheries in Southeast Asia. *Hydrobiologia*, 451: 19–26.
- Padilla-Serrato, J. G. 2011. Papel ecológico de la medusa bola de cañón (*Stomolophus meleagris*, Agassiz, 1862) en la laguna de Las Guásimas. Tesis de Maestría. Instituto Tecnológico de Guaymas, Sonora, México, 85p.
- Padilla-Serrato, J. G., J. López-Martínez, A. Acevedo-Cervantes, E. Alcántara-Razo y C. H. Rábago-Quiroz. 2013. Feeding of the scyphomedusa *Stomolophus meleagris* in the coastal lagoon Las Guásimas, northwest Mexico. *Hidrobiológica*, 23: 218-226.
- Palomares, D. y D. Pauly. 2009. The growth of jellyfishes. *Hydrobiologia*, 616: 11–21.
- Pitt K.A y Kingsford M.J. 2000. Reproductive biology of the edible jellyfish *Catostylus mosaicus* (Rhizostomeae). *Marine Biology* 137: 791-799
- Primo, A., S. C. Marques, J. Falcão, D. Crespo y M. A. Pardal. 2012. Environmental forcing on jellyfish communities in a small temperate estuary. *Marine Environmental Research*, 79: 152–159.
- Puente-Tapia A.F. 2009. Distribución en México de *Stomolophus meleagris* L. Agassiz, 1862 (Cnidaria: Scyphozoa: Rhizostomeae) y aspectos poblacionales en algunos sistemas Estuarino-Lagunares. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F, 95p.
- Purcell, J., E., W. Graham, y H.J. Dumont. 2011. Jellyfish Blooms: Ecological and Societal Importance. *Hydrobiologica*, 451: 55–68.

- 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., Decker M.B. 2005. Effects of climate on relative predation by scyphomedusae and ctenophores on copepods in Chesapeake Bay during 1987–2000. *Limnology and Oceanography*, 50:376-387
- Purcell, J., E., S. Uye y Wen Tseng Lo. 2007. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Marine Ecology, Progress Series*, 350: 153–174.
- Purcell, J., E. 2012. Jellyfish and Ctenophore Blooms Coincide with Human Proliferations and Environmental Perturbations. *Annual review of marine science*, 4: 209–235.
- Richardson, A. J., A. Bakun, G. C. Hays y M. J. Gibbons. 2009. The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends in Ecology & Evolution*, 24: 312–322.
- Riascos J. M. 2013. The larval and benthic stages of the scyphozoan medusa *Chrysaora plocamia* under El niño-La niña thermal regimes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 446:95-101
- Rodríguez-Jaramillo M. C., J. López-Martínez, E. Herrera- Valdivia, J. Padilla-Serrato, E. Meza. 2008. Reproducción de la medusa “BOLA DE CAÑÓN” *Stomolophus meleagris* (Scyphozoa) en las localidades Bahía Kino, El Choyudo, Guásimas, Agiabampo, Yavaros, Lobos y San José durante marzo-mayo de 2008 (Medusas azules). 9p.
- Rosa, S, M. Pansera, A. Granata, y L. Guglielmo, 2013. Interannual variability, growth, reproduction and feeding of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria: Scyphozoa) en the Straits of Messina (Central Mediterranean Sea): Linkages with temperature and diet. *Journal of Marine Systems*, 111-112: 97–107.
- Ruppert, E.E. y R. D. Barnes. 1996. *Zoología de los Invertebrados*. McGraw-Hill, 1114p.
- Schiariti, A. 2008. Historia de vida y dinámica de poblaciones de *Lychnorhiza lucerna* (SCYPHOZOA) ¿Un recurso pesquero alternativo?. *Tesis de Doctorado*, Universidad de Buenos Aires, 209p.
- Segura-Puertas, L. 1984. morfología, sistemática y zoogeografía de las medusas (Cnidaria: Hydrozoa y Scyphozoa) del pacífico tropical oriental. *Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Publicación especial*, 8: 1-320

- Segura-Puertas, L. y R. E. Rodríguez-Martínez. 2007. Phylum Cnidaria. En: Fernández-Álamo M.F., G. Rivas. *Niveles de Organización en Animales*, UNAM, Facultad de Ciencias. México, D.F. 62-82p
- Slobodkin, L. B. y P.E. Bossert. 2010. Cnidaria. En: Thorp J.H., Covich A. P. *Ecology and classification of North American Freshwater Invertebrates*, 125–129
- Uye, S. 2008. Blooms of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai*: a threat to the fisheries sustainability of the East Asian Marginal Seas. *Plankton & Benthos Research, The Plankton Society of Japan*, 3:125-131
- Uye, S. 2011, Human forcing of the copepod–fish–jellyfish triangular trophic relationship, *Hydrobiologia*, 666: 71–83.
- Villalba, A. I., P. Ortega-Romero, y M. De la O Villanueva. 1989. Evaluación Geoquímica en la fase sedimentaria de ecosistemas costeros del estado de Sonora, México, *Acta Oceanografía del Pacífico*, 5: 97–105.