



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

**ASPECTOS ECOLÓGICOS Y VARIACIÓN MORFOLÓGICA DE LAS MEDUSAS
INVERTIDAS (*Cassiopea Péron & Lesueur, 1810*) EN DISTINTOS AMBIENTES
COSTEROS DEL CARIBE MEXICANO**

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:
EDGAR GAMERO MORA

TUTOR:
DRA. REBECA ADRIANA GASCA SERRANO
El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal

ASESOR EXTERNO:
M. EN C. LAURA CELIS GUTIÉRREZ
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Académica Puerto Morelos

COMITÉ TUTOR:
DR. JUAN PABLO CARRICART GANIVET
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Académica Puerto Morelos

DRA. JUANA LÓPEZ MARTÍNEZ
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Unidad Sonora

DRA. LAURA ELENA SANVICENTE AÑORVE
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
DR. EDUARDO SÚAREZ MORALES
El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal

MÉXICO, D.F. SEPTIEMBRE 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

Cuando alguien necesita algo con mucha urgencia y lo encuentra, no es la casualidad la que se lo proporciona, sino él mismo. El propio deseo y la propia necesidad conducen a ello.

Hermann Hesse

AGRADECIMIENTOS

INSTITUCIONALES

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme una beca para estudios de posgrado (CVU/Becario: 491802/281660).

Al Colegio de la Frontera Sur (Unidad Chetumal) por haberme provisto de un lugar para trabajar durante los últimos 18 meses.

A la Red Mexicana de Códigos de Barras de la Vida por el financiamiento de los análisis genéticos a través de los proyectos 194045 y 194025.

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología y a la Universidad Nacional Autónoma de México por darme la oportunidad de cursar una maestría. Por brindar a sus estudiantes la infraestructura y los recursos humanos necesarios para su desarrollo académico... **POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU.**

ACADÉMICOS

A la Dra. Rebeca Gasca, por el apoyo que me dio durante mis estudios de maestría. Por dedicar el tiempo y el material necesario para la realización de esta tesis. Por contactarme con las personas adecuadas, por hablarme del trabajo de otros especialistas.

A los miembros de mi sínodo: a las doctoras Laura Sanvicente y Juana López, a la maestra Laura Celis y a los doctores Juan Pablo Carricart y Eduardo Suárez. A todos ellos por las observaciones, los comentarios y las sugerencias hacia esta tesis. Especialmente al Dr. Eduardo, por el apoyo económico otorgado para asistir al XV Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar, llevado a cabo en Punta del Este, Uruguay; por estar al pendiente de mi trabajo de tesis y en general de mi formación científica.

A Iván Castellanos y a Cuauhtémoc Ruíz por su ayuda en los cuatro muestreos realizados. Igualmente a Rebeca Gasca, Rosa María Hernández, Anahí Domínguez, Nancy Mercado, Sofía Madero y Yareli Cota por su ayuda en alguno de los muestreos.

Nuevamente agradezco a Rosa María Hernández e Iván Castellanos, pero esta vez por la apoyo que recibí en el laboratorio de zooplancton.

Agradezco enormemente al Dr. Steven Haddock por invitarme a Monterey Bay a observar animales de aguas profundas a bordo del B/O Western Flyer, definitivamente fue algo fascinante, inolvidable y único.

Al Dr. Manuel Elías Gutiérrez y a la M. en C. Arely Martínez Arce por su ayuda con los análisis genéticos preliminares. A los investigadores y estudiantes del laboratorio de zooplancton y oceanografía de ECOSUR, Chetumal, por el trato cordial que siempre me dieron.

A los profesores con quienes cursé las materias obligatorias y las complementarias, tanto en la Universidad Nacional Autónoma de México como en El Colegio de la Frontera Sur. Ya que, de una u otra manera me ratificaron lo importante que es la transmisión de conocimientos.

A la Dra. Gloria Vilaclara por estar al pendiente de todos y cada uno de los estudiantes, por procurar que acabemos a tiempo y en la mejor forma nuestros proyectos, por promover la asistencia a eventos que complementan nuestra formación académica. A Guadalupe Godoy, Diana Juárez, Chantal Ruíz y Gabriela Almaraz por estar al pendiente de las necesidades de los alumnos, incluso cuando nos encontramos lejos de la coordinación.

PERSONALES

Un agradecimiento especial para mi mamá, Araceli Mora por confiar en mí, por apoyarme e impulsarme a alcanzar mis ideales. Por convertir mi sueño en el suyo aunque eso signifique estar lejos de casa.

A mi papá, Bartolomé Gamero, por estar al pendiente y por hacerme saber que siempre está ahí. Por mostrarme que es posible conseguir lo que uno se propone, que todo está en el empeño y en la dedicación.

A mi hermana Wendy y a mi sobrino Christopher. Por hacerme pasar momentos agradables, por preocuparse por mí y por estar conmigo siempre que vuelvo a casa.

A todos esos amigos que dejé en Michoacán. A quienes siguen ahí a pesar de mi continua falta de comunicación, entre ellos, Anallely, Mateo, Miguel y Reyna.

Aunque los he visto muy poco en estos dos últimos años, he de decirles que las pocas horas que compartimos me llenaron de buena vibra.

A Yacciry Ahuja y Erick Ponce, por acompañarme a dar los primeros pasos fuera de casa, gracias a ustedes el primer semestre de maestría en el D.F. fue más ameno.

A todas esas personas que conocí en Chetumal, a quienes alegraron mis días e hicieron de esto una experiencia fascinante. A Eli Labastida, Mallo, Tláloc, Julio, Ashanti, Isabel, Nicolás, Luz y Alex; por su amistad, por todas las horas convividas, las visitas, las charlas, las comidas, las tazas de café, los postres, las risas, las películas, las desveladas, los paseos en bici, las horas nadadas y las trabajadas. A toda la generación 2013-2014 de la Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural de ECOSUR, Chetumal, por recibirme como uno de los suyos.

A quienes estuvieron de paso por Chetumal y tuve la oportunidad de conocer. Entre ellos, Laila y Eli Campos.

A todas esas personas que siempre han confiado en mí y que me han dado ánimo a pesar de las circunstancias.

¡Gracias!

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	1
EL GÉNERO <i>Cassiopea</i>	3
Clasificación taxonómica.....	3
Distribución y hábitat.....	4
Descripción morfológica.....	6
Alimentación.....	6
Reproducción.....	7
ANTECEDENTES.....	8
DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	11
Ubicación geográfica.....	11
Características fisiográficas.....	12
Hidrología.....	13
Geología y sedimentología.....	13
Variables físicas y químicas.....	14
MATERIALES Y MÉTODOS.....	14
Diseño de muestreo.....	14
Trabajo de campo.....	15
Registro de variables ambientales.....	15
Abundancia de medusas invertidas.....	16
Recolección de medusas.....	16
Ejemplares adultos.....	16
Pólipos.....	16
Éfiras.....	16
Capítulo I: Variación espacio-temporal de la abundancia de las medusas del género <i>Cassiopea</i>	18
OBJETIVOS.....	19
Objetivo general.....	19
Objetivos particulares.....	19
HIPÓTESIS.....	19
MATERIALES Y MÉTODOS.....	20
Trabajo de laboratorio.....	20
Revisión de hojarasca y muestras de plancton.....	20

Determinación de sexo	20
Determinación de la talla, peso húmedo, peso seco y peso seco libre de cenizas.....	20
Trabajo de gabinete	21
Estimación de la biomasa	21
Análisis estadísticos	21
PERMANOVA	21
Condiciones ambientales y abundancia de organismos	22
RESULTADOS	22
Variables hidrológicas	22
Temperatura	22
Oxígeno disuelto.....	23
Salinidad.....	24
Censos de abundancia.....	24
Localidades	25
Nortes	25
Secas.....	25
Lluvias.....	26
Variación entre muestreos.....	27
Sitios.....	27
Nortes	27
Secas.....	28
Lluvias.....	29
Variación entre muestreos.....	29
Transectos.....	30
Nortes	30
Secas.....	32
Lluvias.....	32
Variación entre muestreos.....	33
Otros sitios.....	34
Trabajo de laboratorio	35
Revisión de hojarasca y muestras de plancton	35
Pólipos	35
Éfiras.....	35
Determinación del sexo	37

Determinación de la talla, peso húmedo, peso seco y peso seco libre de cenizas.....	39
Talla.....	39
Peso húmedo, peso seco y peso seco libre de cenizas.....	39
Trabajo de gabinete	42
Estimación de la biomasa.....	42
Análisis estadísticos	42
PERMANOVA	42
Condiciones ambientales y abundancia de organismos	43
DISCUSIÓN.....	44
Variables hidrológicas	44
Temperatura	44
Oxígeno disuelto.....	45
Salinidad.....	45
Censos de abundancia.....	46
Localidades	46
Sitios.....	47
Transectos.....	49
Otros sitios.....	51
Trabajo de laboratorio	52
Revisión de hojarasca y muestras de plancton	52
Pólipos	52
Éfiras.....	53
Determinación del sexo	54
Determinación de la talla, peso húmedo, peso seco y peso seco libre de cenizas.....	55
Trabajo de gabinete	59
Estimación de la biomasa.....	59
Análisis estadísticos	61
PERMANOVA	61
Condiciones ambientales y abundancia de organismos	63
CONCLUSIONES	63
Capítulo II: Anomalías y variaciones morfológicas en <i>C. xamachana</i> Bigelow, 1892	66
OBJETIVOS.....	67
Objetivo general.....	67

Objetivos particulares.....	67
MATERIALES Y MÉTODOS.....	67
Trabajo de laboratorio	67
Identificación taxonómica y observación de caracteres.....	67
RESULTADOS	68
Identificación taxonómica	68
Observación de caracteres en <i>C. xamachana</i>	69
Brazos orales.....	69
Número	69
Longitud.....	71
Número de ramificaciones.....	71
Otras variaciones	72
Ostios genitales	73
Gónadas.....	73
Umbrella.....	74
Ropalia	77
Apéndices vesiculares	78
Canales radiales.....	82
Observación de caracteres en <i>C. frondosa</i>	83
DISCUSIÓN.....	84
Identificación taxonómica	84
Observación de caracteres en <i>C. xamachana</i>	88
Brazos orales.....	88
Ostios genitales	89
Gónadas.....	90
Umbrella.....	90
Ropalia	92
Apéndices vesiculares	93
CONCLUSIONES	95
LITERATURA CITADA	97
ANEXOS.....	106
ANEXO I	106
ANEXO II	108

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución de las medusas del género <i>Cassiopea</i> en el Gran Caribe.	5
Figura 2. Morfología de <i>Cassiopea xamachana</i> (Modificado de Fox, 2006).	6
Figura 3. Ubicación de la bahía de Chetumal.	11
Figura 4. Localización de los sitios de muestreo.	15
Figura 5. Variación espacial y temporal de la temperatura en los sitios de muestreo.	23
Figura 6. Variación espacial y temporal de la concentración de oxígeno disuelto en los sitios de muestreo.	23
Figura 7. Variación espacial y temporal de la salinidad en los sitios de muestreo.	24
Figura 8. Variación de la abundancia entre localidades en la época de nortes.	25
Figura 9. Variación de la abundancia entre localidades en la época de secas.	26
Figura 10. Variación de la abundancia entre localidades en la época de lluvias.	26
Figura 11. Variación mensual de la abundancia entre localidades.	27
Figura 12. Variación de la abundancia en la época de nortes por sitio.	28
Figura 13. Variación de la abundancia en la época de secas por sitio.	28
Figura 14. Variación de la abundancia en la época de lluvias por sitio.	29
Figura 15. Variación mensual de la abundancia entre sitios.	30
Figura 16. Variación de la abundancia en las réplicas durante la época de nortes.	31
Figura 17. Ejemplares jóvenes de <i>Cassiopea</i>	31
Figura 18. Variación de la abundancia en las réplicas durante la época de secas.	32
Figura 19. Variación de la abundancia en las réplicas durante la época de lluvias.	33
Figura 20. Variación mensual de la abundancia entre transectos.	34
Figura 21. <i>Cassiopea</i> sobre algas marinas.	35
Figura 22. Éfira <i>C. aff. xamachana</i>	36
Figura 23. A) Estadio pelágico de <i>Cassiopea</i> ; B) Éfira antes de ser liberada del escifistoma.	37
Figura 24. Porcentajes de machos y hembras en las diferentes épocas de muestreo.	38
Figura 25. Tejido gonádico observado en el microscopio compuesto. A) Diversos grados de la ovogénesis (♀); B) Folículos espermáticos (♂).	38
Figura 26. Variación del diámetro de la umbrela (transformación In) con respecto a las épocas de muestreo.	39
Figura 27. Variación del peso húmedo durante los diferentes muestreos. A) Nortes; B) Secas; C) Lluvias.	40

Figura 28. Variación del peso húmedo con respecto al diámetro de la campana en nortes, secos y lluvias.....	40
Figura 29. Variación del peso seco y seco libre de cenizas de cada uno de los individuos recolectados. A) Nortes; B) Secas; C) Lluvias (julio).	41
Figura 30. Variación de la biomasa en las diferentes épocas de muestreo por sitio.....	42
Figura 31. Variación temporal de la talla y posible período reproductivo acorde con los datos encontrados y esperados en el mes de octubre. Dm= diámetro de la campana.....	56
Figura 32. <i>C. xamachana</i> . A) Vista aboral; B) Vista oral. <i>C. frondosa</i> : C) Vista aboral; D) Vista oral.	69
Figura 33. Variación en el número de brazos orales. A) Ejemplar con 10 brazos orales; B) Espécimen con 6 brazos orales.	70
Figura 34. Variación en el número de brazos orales en las medusas recolectadas.....	70
Figura 35. Variación en la longitud de los brazos orales. A) Organismo con brazos orales de menor tamaño al radio de la campana; B) Medusa con brazos orales de mayor tamaño al radio de la umbrela.	71
Figura 36. Representación de la variación en el número de ramificaciones de los brazos orales.....	72
Figura 37. Individuo con los brazos orales dispuestos en dos grupos.	72
Figura 38. Variación en el número de ostios genitales en <i>C. xamachana</i>	73
Figura 39. Variación en la forma de las gónadas y en la forma de la cavidad gastrovascular. Formas: A) Cuadrangular; B) Circular; C) Triangular; D) Pentagonal. Disposición: A) Típica; B) En puntos; C) Tripartita; D) En todo el celenteron.	74
Figura 40. Coloración de la campana en las medusas invertidas. A) Pardusco; B) Amarillo; C) Ámbar.	75
Figura 41. Detalle de las marcas blancas presentes en los ejemplares recolectados durante la época de lluvias.	76
Figura 42. Acercamiento a los lóbulos marginales, es posible observar cinco lóbulos entre rhopalium.....	77
Figura 43. Número de ropalia contabilizadas en las medusas recolectadas.....	78
Figura 44. Localización de las ropalia. A) Ubicación normal; B) Posición anormal.....	78
Figura 45. Formas y colores de los apéndices vesiculares observados.	79
Figura 46. Forma de los apéndices vesiculares encontrados en los individuos recolectados.	80

Figura 47. Variación de la coloración de los apéndices vesiculares en los diferentes períodos de muestreo.....	80
Figura 48. Porcentaje de organismos de acuerdo con el número de apéndices vesiculares en las diferentes épocas de muestreo.	81
Figura 49. Variación en el número de apéndices orales encontrados en los organismos observados. A) Cero; B) Uno a tres; C) Más de tres.	81
Figura 50. Sistema de canales radiales en <i>Cassiopea</i> . A) <i>C. xamachana</i> ; B) <i>C. frondosa</i> (tomado de Hummelinck 1968).	82
Figura 51. Sistema de canales radiales en <i>C. xamachana</i>	83
Figura 52. Vista oral de los ejemplares de <i>C. frondosa</i> recolectados durante octubre. A-B) Medusas con un apéndice central; C) Espécimen con apéndices distales; D) Individuo con apéndices distales y centrales.	84
Figura 53. Razón del sexo y de la talla de las medusas recolectadas en octubre. A) Porcentaje de machos y hembras; B) Tamaño del diámetro de la umbrela (transformado a ln).	106
Figura 54. Peso húmedo de 23 especímenes capturados en la segunda recolecta de lluvias.	106
Figura 55. Peso seco y peso seco libre de ceniza de los individuos recolectados en octubre.	107
Figura 56. Reconstrucción filogenética del género <i>Cassiopea</i> , realizado a partir de secuencias obtenidas en el GenBank y de resultados genéticos de ejemplares recolectados en la zona de estudio (marcados con banda azul). Método: Maximum Likelihood; Modelo: Kimura's two parameter model; Bootstrap: 1000.	108

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Ubicación geográfica de los sitios de muestreo.....	12
Tabla 2. Descripción morfológica de la fase éfira de <i>C. aff. xamachana</i>	36
Tabla 3. Resultados del PERMANOVA con los porcentajes de los componentes de variación	43
Tabla 4. Resultados de la correlación de Pearson considerando la abundancia y las diferentes variables hidrológicas.....	44
Tabla 5. Proporciones corporales de <i>C. andromeda</i> (tomadas de Straehler-Pohl y Jarms, 2010) y <i>C. aff. xamachana</i>	54
Tabla 6. Datos de la composición química de las escifomedusas (Tomado de Larson, 1986)	60
Tabla 7. Caracteres morfológicos útiles para diferenciar a las especies <i>C. frondosa</i> y <i>C. xamachana</i> (Mayer, 1910; Kramp, 1961; Hummelinck, 1968).....	86
Tabla 8. Formas y variedades de <i>C. xamachana</i> (Tomado de Hummelinck, 1968).....	87

RESUMEN

Se analizó la variación espacio-temporal de la abundancia, peso y talla de las medusas del género *Cassiopea* en la zona interna y externa de la bahía de Chetumal, Quintana Roo. Para ello, se empleó un diseño de muestreo con dos niveles espaciales (localidades, sitios) y se realizaron cuatro muestreos en el año 2013, correspondientes a las épocas climáticas de nortes (enero), secas (abril) y lluvias (julio y octubre). La estimación de la abundancia se realizó mediante el conteo de individuos adultos con el uso de tres transectos por sitio (50 m² de área cada uno). En cada sitio se recolectaron ejemplares al azar para su posterior identificación a nivel específico, así como para la determinación de su peso, talla (diámetro de la campana) y biomasa (peso seco libre de cenizas). Los ejemplares fueron fijados y preservados con formol al 4% neutralizado con tetraborato de sodio. Considerando el factor temporal, la mayor abundancia de medusas se registró en el primer muestreo de la época de lluvias, seguido por el de nortes, secas y finalmente el de la segunda recolecta de lluvias. Los ejemplares de menor peso húmedo y tamaño se registraron durante julio (41.59±34.24 g; 7.52±2.88 cm), mientras que los más grandes se observaron en abril (171.69±106.04 g; 12.14±3.40 cm). Por su parte, la biomasa fue mayor en la época de lluvias (julio), seguida por la de nortes y secas. Los machos fueron más abundantes que las hembras, habiendo una proporción cercana 1:1 en la época de nortes y 1:3 en los otros dos períodos. No se encontró un coeficiente de correlación alto entre ninguna de las variables hidrológicas y la abundancia de organismos, pero sí una diferencia significativa entre la abundancia y el tipo de sustrato (Kruskal–Wallis, $p=0.02$). Los mayores componentes en la variación de la abundancia se registraron en los niveles localidad y época de muestreo x localidad. Se consideran como los factores responsables de esta variación a la dominancia de pastos marinos, el tipo de sustrato, el distinto grado de exposición de las localidades al mar Caribe, así como la cantidad de recursos y las condiciones presentes en cada época de muestreo. Se identificaron las especies *C. frondosa* (Pallas, 1774) y *C. xamachana* Bigelow, 1892. Durante la determinación a nivel específico se encontraron una serie de anomalías y variaciones morfológicas, las cuales aparecieron principalmente en los brazos orales, la campana y los apéndices orales. Algunas variaciones morfológicas ya habían sido señaladas por otros autores. No obstante, aún existen clasificaciones ambiguas en las que se proponen nuevas especies con base a dichas variaciones, lo que complica la sistemática del grupo haciendo necesaria una revisión global del género.

ABSTRACT

The seasonal and spatial variation of abundance, body size and weight of the upside-down jellyfish *Cassiopea* were analyzed in Chetumal Bay, Quintana Roo, Mexico. A sampling design with two spatial scales was used; collections were performed during nortes (January), dry (April) and rainy (July and October) seasons of 2013. Three line-transects (50 m² each one) were established in all sites to estimate the abundance. Jellyfish were hand collected and taken to the laboratory to identify species, measure the bell diameter and estimate dry weight and ash-free dry weight biomass. Medusae were fixed with borax-buffered 4% formaldehyde. The highest abundance was recorded in the rainy season followed by nortes and the dry period. The smallest specimens occurred in July (41.59 ± 34.24 g, 7.52 ± 2.88 cm) while largest ones were observed in April (171.69 ± 106.04 g, 12.14 ± 3.40 cm). The biomass recorded in the rainy season exceeded the levels recorded in nortes and the dry season. Males were more abundant than females at all sampling seasons, the sex ratio was 1:1 in nortes and 1:3 in the other two seasons. None of the hydrologic variables showed high correlations with abundance, but a statistical significance was found between the abundance and type of substrate (Kruskal–Wallis test, $p = 0.02$). The component of variation explained by each of the tested scales displayed that the highest variation corresponds to the localities followed by time x locality. Variations in the abundance of seagrass, type of substrate and level of influence of the Caribbean Sea in the localities may explain the variation in the abundance of this jellyfish. As well as the physical conditions and the availability of resources in each sampling season. We identified two species including *C. frondosa* and *C. xamachana*. These jellyfish showed a remarkable morphological variation and anomalies mainly in the bell, oral arms and vesicular appendages. Based on those morphological variations some authors have been identifying some upside down jellyfish as varieties or even new species, making necessary a global taxonomic review of the genus *Cassiopea*.

INTRODUCCIÓN

Las medusas son organismos gelatinosos que poseen una serie de adaptaciones morfológicas y reproductivas que les han permitido sobrevivir como grupo por aproximadamente 500 millones de años. Las adaptaciones incluyen el tener un cuerpo frágil compuesto principalmente por agua, un ciclo de vida metagenético, y la presencia de células urticantes como parte de un eficiente mecanismo de defensa y alimentación (Mianzan *et al.*, 2005).

La aparición relativamente temprana de las medusas entre los metazoarios, ha favorecido una diversificación de formas, tamaños y estilos de vida entre ellas. Parte de su éxito evolutivo se refleja al observarlas distribuidas desde aguas polares hasta tropicales, de las profundas fosas oceánicas hasta las aguas superficiales, así como en aguas costeras, oceánicas e incluso continentales (Jankowski, 2001). La colonización de diferentes hábitats dio origen a medusas con aspectos morfológicos diversos, que van desde individuos habitualmente pequeños (Hidromedusas), hasta organismos que pueden alcanzar un diámetro superior a los 2 m (Escifomedusas), así como especímenes reconocidos por una campana de forma cuadrangular (Cubomedusas) (Hickman, 2002).

Las medusas del género *Cassiopea* (Rhizostomeae: Cassiopeidae) poseen características únicas, ya que han cambiado los típicos hábitos pelágicos de las medusas por un estilo de vida bentónico para la colonización de nuevos ambientes (Hickman, 2002). Han sido registradas en zonas tropicales incluyendo el Caribe mexicano (Zamponi *et al.*, 1990; Collado-Vides *et al.*, 1988; Segura-Puertas y Damas-Romero, 1997). Las especies pertenecientes a este género, han despertado el interés científico en los últimos años, ya que parecen tener incrementos poblacionales atribuibles al efecto antropogénico (Stoner *et al.*, 2011). Las consecuencias de este aumento poblacional son sin duda importantes, tanto ecológica como económicamente, ya que las proliferaciones de estos depredadores implican una serie de impactos en el ecosistema y una pérdida económica para actividades como la pesca y el turismo, además de efectos en la salud humana (Niggel y Wild, 2010; Stoner *et al.*, 2011). Sin embargo, para poder entender estos

fenómenos es necesario realizar monitoreos de la variabilidad de abundancia y talla de estos organismos en distintas escalas espacio-temporales.

En el presente trabajo se estudiaron las variaciones de la abundancia, talla, biomasa y razón de sexo (aspectos ecológicos) de las medusas del género *Cassiopea* en Bacalar Chico e Xcalak, en el sur de Quintana Roo. Para ello se realizaron cuatro muestreos correspondientes a las épocas de nortes, secas y lluvias de 2013. De esta manera, se aportan datos cuantitativos de la variación en la abundancia de estas medusas conforme a los cambios espaciales y temporales en el área de estudio. También se presentan datos de la identificación taxonómica a nivel específico e información morfológica comparativa de las medusas invertidas en la zona de estudio.

EL GÉNERO *Cassiopea*

Clasificación taxonómica

Los niveles taxonómicos superiores a género corresponden a los usados por Daly *et al.* (2007), mientras que los específicos derivan de la clasificación encontrada en WoRMS (2014). A excepción de *C. andromeda*, el resto de las especies no han sido verificadas por un editor taxonómico en WoRMS (2014).

Phylum: Cnidaria

Clase: Scyphozoa

Subclase: Discomedusae

Orden: Rhizostomeae

Suborden: Kolpophorae

Familia: Cassiopeidae

Género: *Cassiopea* Péron & Lesueur, 1810

Especie: *C. andromeda* (Forskål 1775)

C. depressa Haeckel 1880

C. frondosa (Pallas, 1774)

C. medusa Light, 1914

C. mertensi Brandt, 1838

C. ndrosia Agassiz & Mayer, 1899

C. ornata Haeckel, 1880

C. picta Vanhöffen, 1888

C. vanderhorsti Stiasny, 1922

C. xamachana Bigelow, 1892

Genéticamente se ha comprobado que al menos existen seis especies del género *Cassiopea* (Holland *et al.*, 2004), cinco de ellas catalogadas como crípticas. Sin embargo, los intentos por establecer las diferencias morfológicas entre ellas continuamente son ambiguos debido a la similitud fenotípica que presentan. Un ejemplo de ellos son las especies *C. andromeda* y *C. xamachana*, las cuales según Hummelinck (1968) son medusas únicamente disímiles por su distribución geográfica. Estas problemáticas con respecto a la indefinición de los límites entre las especies se retoman nuevamente en la sección de discusión (páginas 84-85, identificación taxonómica).

Distribución y hábitat

Las especies pertenecientes a este género son marinas estuarinas. Se han registrado en ecosistemas costeros como bahías, lagunas, manglares y otras zonas poco profundas y cercanas al litoral del océano Indo-Pacífico, el mar Caribe y el Golfo de México (Holland *et al.*, 2004). En aguas mexicanas han sido registradas en la laguna Bojórquez y en la bahía de la Ascensión, Quintana Roo (Collado-Vides *et al.*, 1988; Zamponi *et al.*, 1990; Segura-Puertas y Damas-Romero, 1997). En la figura 1 es posible observar la distribución de las especies de *Cassiopea* registradas en la región del Gran Caribe (Bigelow, 1900; Hummelinck, 1968; Chang y Trench, 1982; Larson, 1982; Collado-Vides *et al.*, 1988; Zamponi *et al.*, 1990; Clifton *et al.*, 1997; Segura-Puertas y Damas-Romero, 1997; Cerrato *et al.*, 2002; de la Guardia *et al.*, 2003; Holland *et al.*, 2004; Herrera-Moreno, 2005; Radwan *et al.*, 2005; Cedeño-Posso, 2010; Stoner *et al.*, 2011).

A diferencia del resto de las medusas, los individuos del género *Cassiopea* no pasan la mayor parte de su ciclo de vida en la columna de agua, sino en el bentos, se posan sobre el sustrato marino utilizando su campana como un elemento de fijación. De esta manera, permanecen con los brazos orales hacia la superficie (Bigelow, 1900).

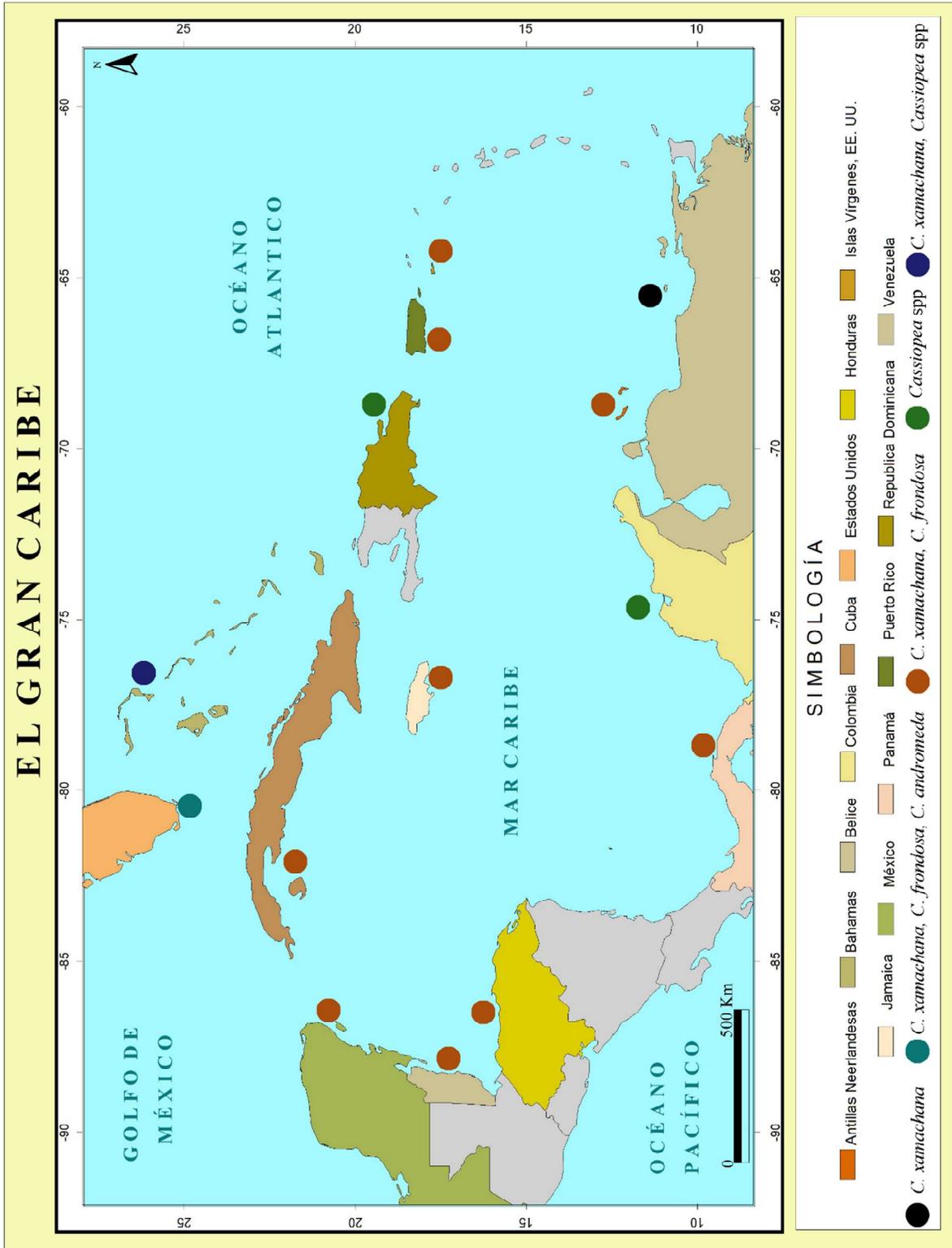


Figura 1. Distribución de las medusas del género Cassiopea en el Gran Caribe.

Descripción morfológica

Estas medusas comúnmente tienen una coloración pardusca, la cual, se atribuye a las densas cantidades de simbiontes que se encuentran en su mesoglea. La umbrela es generalmente plana; en *C. xamachana* y en algunas variedades de *C. andromeda* existe una depresión central que permite la fijación de la medusa al sustrato. Poseen ocho brazos orales altamente ramificados que emergen del manubrio. Carecen de una cavidad oral central, en su lugar tiene varias bocas secundarias dispersas a lo largo de los brazos orales. De manera adicional a las bocas secundarias estas medusas cuentan con apéndices vesiculares, que al igual que las cavidades orales secundarias contribuyen en la alimentación del organismo; el número, el tamaño y el color de estos apéndices son variables. El margen de la campana es ligeramente ondulado y contienen usualmente 16 ropalia, cada una de las cuales posee un estatocisto. Tienen cuatro gónadas, las cuales presuntamente se oxigenan por el flujo de agua conducido a través de los ostios genitales (Fig. 2) (Mayer, 1910; Fox, 2006).

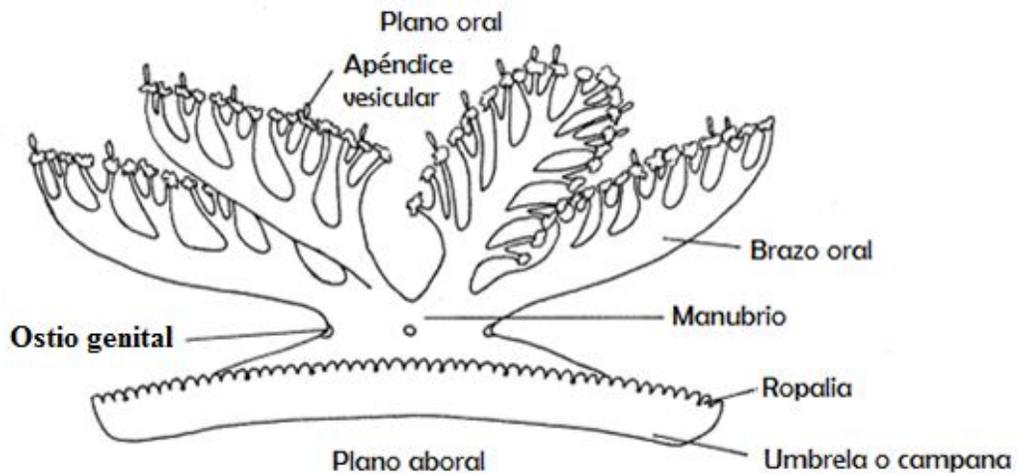


Figura 2. Morfología de *Cassiopea xamachana* (Modificado de Fox, 2006).

Alimentación

Como se mencionó anteriormente, estas medusas son epibentónicas; al reposar sobre el sustrato exponen su plano oral hacia la superficie, el cual, alberga una gran cantidad de simbiontes (*Symbiodinium*) que producen alimento para la

medusa. Al mismo tiempo, mediante movimientos del margen de la umbrela generan corrientes que recorren sus brazos orales atrayendo zoopláncteres que sirven de alimento. Posiblemente también obtiene parte de sus requerimientos nutritivos de la absorción de nutrientes disueltos en la columna de agua (Fitt y Costley, 1998). Por otro lado, estas medusas son depredadas principalmente por tortugas marinas y peces.

Reproducción

Las medusas pertenecientes a este género son dioicas. Por lo que, los huevos de las hembras son fecundados con el esperma liberado por los machos. Una vez que han sido fecundados, los huevos son depositados en la cercanía del manubrio de la hembra, en donde se desarrollarán hasta convertirse en larvas plánulas, las cuales se fijan al sustrato y se convierten en escifistomas capaces de reproducirse por gemación. Cuando los escifistomas han adquirido a los simbiontes, estos comenzarán a estrobilar (Berryman, 2005). Al contrario de la mayoría de las escifomedusas, el proceso de estrobilación se lleva a cabo a durante el verano y principios de otoño, siendo posible observar a la medusa adulta durante todo el año (Fitt y Costley, 1998). Finalmente, cada escifistoma, libera una éfira, la cual se integra a la columna de agua y posteriormente se asienta, y continúa creciendo hasta convertirse en un ejemplar adulto. Cuando se ha liberado a la éfira, el escifistoma puede estrobilar nuevamente (Hofmann *et al.*, 1996).

ANTECEDENTES

En aguas mexicanas se han realizado sólo algunos trabajos referentes al género *Cassiopea*; pocos de ellos contienen datos de su abundancia. Entre estos estudios se encuentra el realizado por Collado-Vides *et al.* (1988) quienes registraron una aparición continua de *C. frondosa* y *C. xamachana* en la laguna Bojórquez durante un período de muestreo de aproximadamente un año y medio, lapso durante el cual encontraron un mayor número de organismos en épocas con altas temperaturas. Además, encontraron que la abundancia media fue mayor en la laguna Bojórquez en comparación con zona no perturbada del mismo sistema lagunar. Atribuyeron la alta densidad poblacional a la eutrofización de esta laguna, a los hábitos alimenticios de las medusas y a la disponibilidad de sustrato libre.

Zamponi *et al.* (1990) estudiaron las hidromedusas y escifomedusas de la bahía de la Ascensión, en la parte central de las costas de Quintana Roo. En este trabajo encontraron que las especies *C. frondosa* y *C. xamachana* junto con la especie planctónica *Nausithöe punctata* fueron las únicas escifomedusas presentes durante sus muestreos.

En un análisis de la variación de la comunidad de medusas planctónicas de la laguna Bojórquez, Segura-Puertas y Damas-Romero (1997) registraron medusas del género *Cassiopea* en la columna de agua. Encontraron a *C. frondosa* en febrero y mayo con abundancias de 4.7 y 5.8 ind·100 m⁻³ respectivamente, mientras que en junio, julio, agosto, septiembre y octubre identificaron a *C. xamachana* con densidades de 3.0, 3.7, 7.5, 1.8 y 2.0 ind·100 m⁻³ respectivamente.

A nivel internacional, el interés por la investigación de estas medusas comenzó a principios del siglo XX. Inicialmente fueron objeto de estudios anatómicos y ontogénicos, destacando principalmente los de Bigelow (1900), Hummelinck (1968) y Gohar y Eisawy (1960a). Bigelow (1900) estudió el ciclo de vida de *C. xamachana* y describió sus diferentes estadios; también identificó las anomalías y variaciones morfológicas existentes, especialmente en ejemplares adultos. Por su parte, Hummelinck (1968) estableció criterios para diferenciar a las especies *C. frondosa* y *C. xamachana* en el mar Caribe; igualmente, enlistó las anomalías y variaciones morfológicas de los ejemplares estudiados. Gohar y Eisawy (1960a) realizaron

anotaciones sobre los hábitos, comportamiento, anatomía e histología de *C. andromeda* en Hurgada (Al Ghardaqa), Egipto; asimismo, discutieron los problemas taxonómicos del género.

Algunos otros enfoques de estudio incluyen aspectos bioquímicos (Torres-Ramos, 2001; Radwan *et al.*, 2005), fisiológicos (Fitt y Costley, 1998; Verde y McCloskey, 1998), filogeográficos y genéticos (Holland *et al.*, 2004) y ecológicos (Hofmann *et al.*, 1996; Thornhill *et al.*, 2006; Todd *et al.*, 2006; Niggl y Wild, 2010; Lampert *et al.*, 2012).

A pesar del desarrollo de investigaciones de diversos tipos, aún existe un reducido número de publicaciones que proporcionen datos cuantitativos de la abundancia de casiopeas. En otros países, se ha estudiado la abundancia de estos individuos en diferentes clases de sustratos y en zonas con diferente grado de efecto antropogénico. Özgür y Öztürk (2008) estudiaron una población de *C. andromeda* en la laguna de Oludeniz, Turquía. Analizaron su presencia y abundancia en diferentes sustratos. Encontraron una mayor densidad poblacional en fondos limosos poco profundos. Por el contrario, no registraron medusas en una zona de litoral rocoso y fangoso con una profundidad de 6 metros.

Otro trabajo que informa acerca de la preferencia de sustratos es el de Niggl y Wild (2010), efectuado en zonas de arrecifes de coral en el norte del Mar Rojo. Consideraron cuatro sustratos diferentes, arrecifes de coral, praderas de fanerógamas, zonas de transición arrecife-arena y arena. Encontraron que la abundancia fue irregular respecto a los diferentes ambientes, con una abundancia promedio de 1.6 ± 0.3 ind·m⁻² en toda el área de estudio. En la zona de fanerógamas registraron una abundancia promedio igual a 0.4 ± 0.8 ind·m⁻², en arenas de 1.3 ± 1.4 ind·m⁻², 1.6 ± 2.2 ind·m⁻² en arrecifes de coral y 7.9 ± 6.7 ind·m⁻² en la zona de transición. Adicionalmente midieron el diámetro de la umbrela, señalando que los menores diámetros promedio corresponden a la zona de fanerógamas marinas, seguido por la de arrecifes, la de transición y la de arenas, siendo muy similares los diámetros en estos dos últimos sustratos.

Por otro lado, Stoner *et al.* (2011) estudiaron los efectos de las perturbaciones antropogénicas en la abundancia y el tamaño de *Cassiopea* spp., en hábitats

costeros de las islas Ábaco, Bahamas. Sus resultados muestran que las mayores abundancias y tallas se registraron en las áreas colindantes a poblaciones humanas. Los autores atribuyen parte de este efecto a la alta cantidad de nutrientes aportados por el hombre a los sistemas acuáticos costeros. En zonas aledañas a asentamientos humanos encontraron en promedio de 1-7 ind·100 m² mientras que en zonas no alteradas registraron un intervalo de 0-1 ind·100 m². De manera general, las diferencias en la abundancia fueron asociadas a las concentraciones de fósforo total en agua, al porcentaje de fósforo en el tejido de *Thalassia testudinum* y a la concentración de amonio en el agua.

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

Ubicación geográfica

El proyecto de investigación se efectuó en algunos sistemas costeros de la zona sur del estado de Quintana Roo, México. Se recolectaron datos tanto en la zona interna de la bahía de Chetumal (Bacalar Chico) como en la externa (zona costera del Caribe mexicano, Xcalak).

La bahía de Chetumal se localiza en el extremo sur del estado de Quintana Roo y al sureste de la península de Yucatán. Está delimitada por los paralelos 18°21'-18°52' N y los meridianos 87°54'-88°23' W (González *et al.*, 2008). El canal de Bacalar Chico se ubica entre las coordenadas 18°11'N, 87°52'W y divide el sector norte del Cayo Ambergris, Belice y el sur de la península de Yucatán, México. La localidad de Xcalak se ubica aproximadamente 10 Km al norte de la Boca de Bacalar Chico, al oriente del mar Caribe y al occidente de la bahía de Chetumal, se ubica entre las coordenadas 18°16'N y 87°49'W (CONANP, 2004) (Fig. 3).

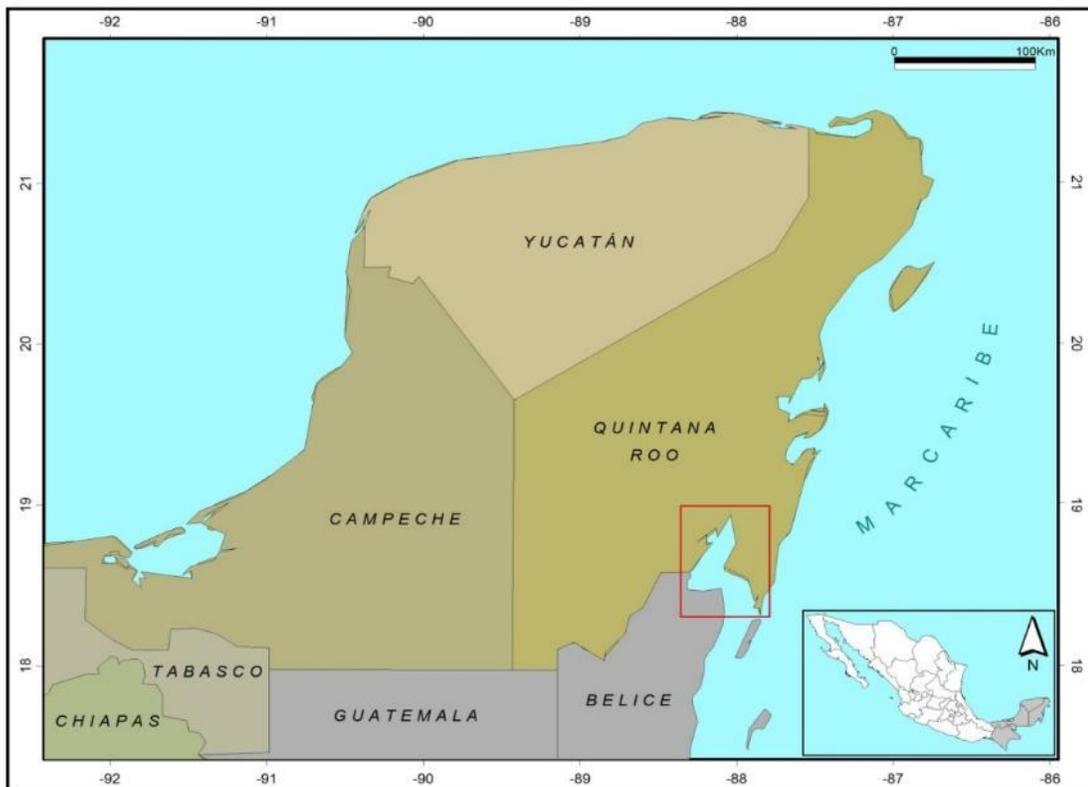


Figura 3. Ubicación de la bahía de Chetumal.

Las coordenadas de los sitios de muestreo se pueden observar en la tabla 1.

Tabla 1. Ubicación geográfica de los sitios de muestreo

Estación de muestreo	Latitud N	Longitud W
1	18 12.098	87 51.598
2	18 11 462	87 51 626
3	18 11.332	87 50.834
4	18 17.619	87 49.893
5	18 17 .858	87 49.829
6	18 18.493	87 49.673

Características fisiográficas

La bahía de Chetumal es el sistema costero más extenso de la costa oriental de la península de Yucatán, es semi-elongada con aproximadamente 110 km de largo y 20 km de ancho, con una amplitud máxima de 49 km en su parte media y una mínima de 5 km en la porción septentrional (Carrillo *et al.*, 2009). Tiene una extensión de 12 000 ha y se comunica con el mar a través del extremo sureste de Xcalak (Contreras, 2010). Es un cuerpo de agua relativamente somero, tiene una profundidad que varía de 1 a 5 m siendo los márgenes las zonas menos profundas (de Jesús-Navarrete *et al.*, 2000).

El canal de Bacalar Chico es un canal natural sinuoso y con una elevada cobertura de manglar que comunica a la bahía de Chetumal con el mar Caribe. Su profundidad varía de 0.5 a 2.5 m, posee una amplitud aproximada de 30 m y una longitud de 3 Km (de Jesús-Navarrete y Oliva-Rivera, 2002; Green Reef Environmental Institute, 2004).

La localidad de Xcalak se ubica en el litoral sur del mar Caribe. Es una zona con influencia arrecifal e incluye diferentes cuerpos de aguas como playas arenosas, algunas zonas rocosas, humedales y lagunas costeras (Méndez, 2007).

Hidrología

Las características geológicas de la región no favorecen la formación de ríos superficiales. El agua que se filtra se incorpora a la circulación subterránea almacenándose en cavernas y/o cenotes (Méndez, 2007).

En la bahía de Chetumal existen importantes aportes de agua dulce. Esta influencia de aguas continentales proviene de lagunas, ríos y manantiales, por ejemplo, los ríos Hondo y Verde, las lagunas Guerrero, del Ocho, Bacalar y Mariscal (Contreras, 2010).

Las mareas al interior de la bahía son del tipo semidiurno, con una amplitud máxima de 0.5 m, la cual puede ser suficiente para hacer oscilar el sistema. Las corrientes superficiales en la bahía se rigen por los vientos locales, los cuales son capaces de producir transporte y resuspensión de sedimentos, mezcla, oleaje local y turbulencia (Carrillo *et al.*, 2009).

Geología y sedimentología

Los sedimentos encontrados son típicos de ambientes cársticos, es decir, sustratos de arenas y limos carbonatados con un elevado contenido de materia orgánica (Hernández-Arana *et al.*, 2009). Méndez (2007) registró sedimentos compuestos por un 49% de arcillas, 9% arenas finas y 42% de restos de organismos en el canal de Bacalar Chico (incluyendo otros sistemas estuarinos). El mismo autor, en la zona litoral de Xcalak encontró sedimentos conformados por un 23% de arcilla, 40% de arena fina y 37% de restos de organismos.

La zona de estudio está compuesta por rocas sedimentarias que datan de la era Cenozoica; rocas calizas del Terciario Superior en la región oeste y rocas del Cuaternario en el sector este (UNAM, 1990 citado por CONANP, 2004). El sector en donde se ubica Xcalak está compuesto por rocas sedimentarias de carbonatos autigénicos y anhidritas originadas en el Mioceno y Plioceno (López-Ramos, 1974 citado por Jordán, 1979).

Variables físicas y químicas

En el canal de Bacalar Chico se han reportado salinidades que varían de 21 a 37 UPS, temperaturas de $27.49 \pm 4.98^{\circ}\text{C}$ y concentraciones de oxígeno disuelto de $7.3 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (de Jesús-Navarrete y Oliva-Rivera, 2002). Por otro lado, en la región de Xcalak se han registrado salinidades de 33-41 UPS, temperaturas superiores a los 26°C durante todo el año y concentraciones de oxígeno disuelto de $7.3 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en la época de lluvias (CONANP, 2004; Méndez, 2007).

El clima presente en la región es Aw2(x') clasificado como subhúmedo cálido con lluvias de verano e invierno. Presenta una temperatura media anual superior a 26°C con máximos registros de temperatura en verano y mínimos en invierno. La época de secas va de marzo a junio, la de lluvias de julio a octubre, mientras que el período de nortes (caracterizado por la presencia masas de aire frío del norte del continente) va de noviembre a febrero (de Jesús-Navarrete y Oliva-Rivera, 2002; Méndez, 2007).

MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño de muestreo

La variación espacial se observó en dos niveles. En un principio se eligieron dos localidades, separadas alrededor de 10 Km: Bacalar Chico (ubicada dentro de la bahía de Chetumal) e Xcalak situada en el mar Caribe (zona externa de la bahía de Chetumal). Posteriormente, en cada una de las localidades, se posicionaron tres sitios separados por cientos de metros. Finalmente, dentro de cada uno de los sitios se colocaron al azar tres transectos separados por lo menos por una decena de metros, los cuales constituyen las réplicas. El factor temporal estuvo representado mediante la repetición de los muestreos en los meses de enero, abril, julio y octubre de 2013, abarcando las tres épocas climáticas de la región: nortes, secas y lluvias (Fig. 4).

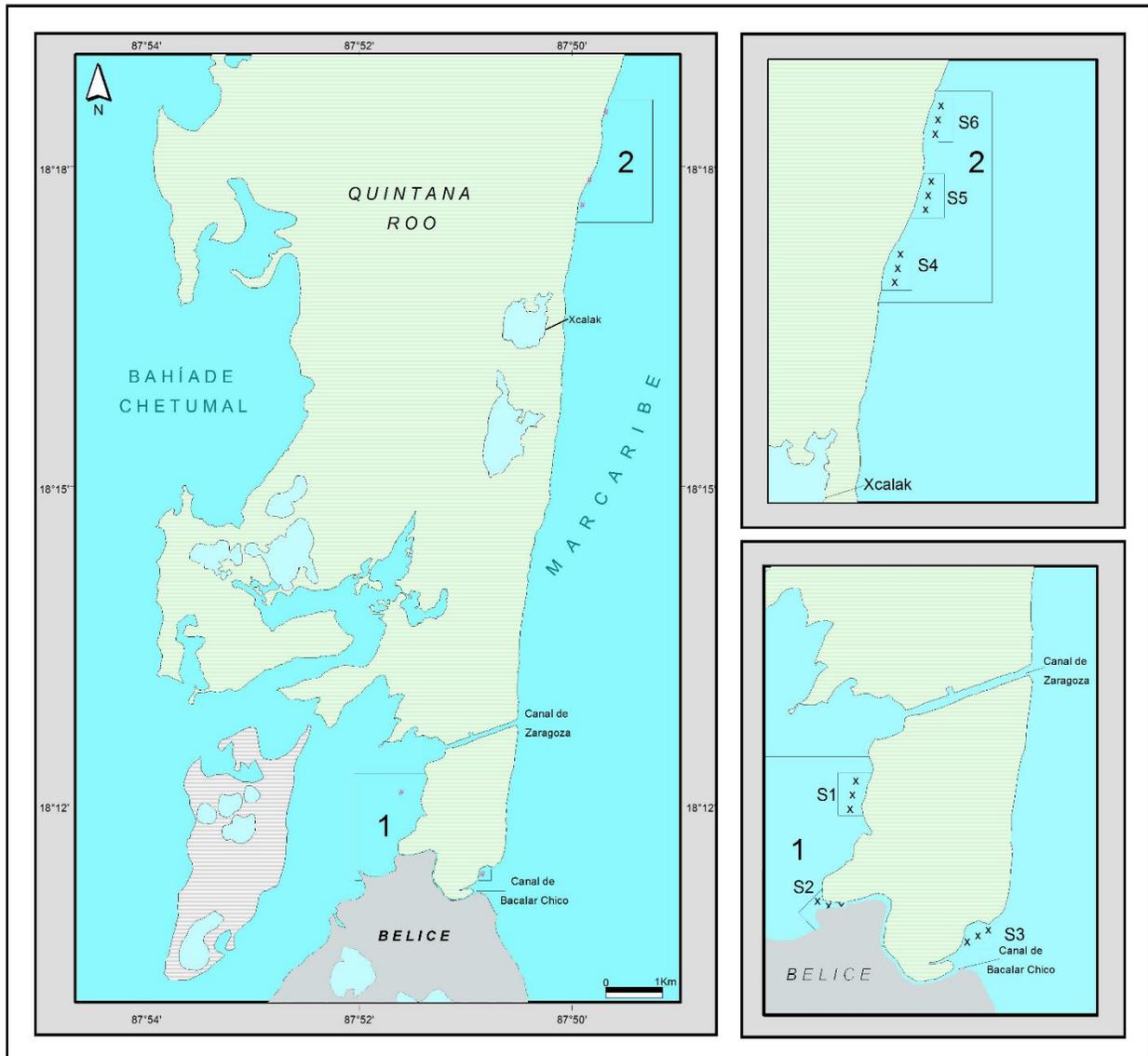


Figura 4. Localización de los sitios de muestreo.

Trabajo de campo

Registro de variables ambientales

Previo a la realización de los censos de abundancia y a la recolecta de material biológico, en cada uno de los sitios de muestreo se tomaron registros superficiales de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto con un medidor multiparámetro YSI®.

Abundancia de medusas invertidas

La variación anual de la abundancia de medusas invertidas en la zona de estudio se estimó mediante censos visuales con equipo de snorkel, para lo cual, se posicionaron al azar tres cuerdas de 25 m de longitud de manera perpendicular a la línea de costa en cada sitio de muestreo. El transecto fue recorrido por dos personas (cubriendo cada una un espacio de 1 m; área total 50 m²) que contabilizaron los ejemplares, obteniéndose así una estimación instantánea de la abundancia. Los datos se extrapolaron y estandarizaron a ind·100 m⁻². Adicionalmente se obtuvieron registros fotográficos.

Recolección de medusas

Ejemplares adultos

Se recolectaron ejemplares elegidos al azar para su posterior identificación taxonómica, medición de peso húmedo, peso seco, peso seco libre de cenizas, determinación del sexo, así como la observación y registro de caracteres macromorfológicos. Los ejemplares fueron fijados y preservados con formol a una concentración del 4% neutralizado con tetraborato de sodio. Adicionalmente se hicieron anotaciones del sustrato en que se recolectaron los ejemplares.

Pólipos

En los sitios de muestreo se recogieron pastos marinos y hojas de mangle en distintos estados de descomposición, ello con la finalidad de poder observar la presencia de pólipos de casiopeas asentados en dichos sustratos. Para la fijación y preservación de este material se utilizó formol al 4% amortiguado con tetraborato de sodio.

Éfiras

En cada uno de los sitios de muestreo se realizaron arrastres horizontales superficiales de 10 minutos de duración para la captura de éfiras, las formas juveniles libre-nadadoras de estas medusas. Para ello, se empleó una red para

zooplancton provista de un flujómetro, con 0.45 m de diámetro de boca y 333 μm de apertura de malla. El material plantónico recolectado se fijó y preservó con formaldehído al 4% neutralizado con bórax. La abundancia de los ejemplares obtenidos se expresó en $\text{ind}\cdot\text{m}^{-3}$.

Capítulo I: Variación espacio-temporal de la abundancia de las medusas del género *Cassiopea*



Fotografía: Humberto Bahena, ECOSUR.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar los cambios espaciales y temporales de la abundancia y talla de las medusas del género *Cassiopea* en las épocas de nortes, secas y lluvias en sitios costeros de Bacalar Chico e Xcalak, Quintana Roo.

Objetivos particulares

Observar los cambios estacionales en la abundancia y tamaño de las medusas invertidas considerando dos niveles espaciales.

Determinar el peso húmedo, peso seco y peso seco libre de cenizas de los ejemplares recolectados, así como la biomasa total en cada sitio de muestreo.

Obtener los componentes de la variación de la abundancia para los niveles espaciales y temporales considerados en el diseño de muestreo.

Analizar la posible correlación entre la abundancia de las medusas invertidas y las variables hidrológicas seleccionadas en la zona de estudio.

HIPÓTESIS

Las poblaciones de medusas invertidas presentarán diferencias en cuanto a su abundancia y tamaño como respuesta a la variación de las condiciones físicas y químicas asociadas a las diferentes épocas de muestreo. Se espera encontrar una mayor abundancia y tamaño de los ejemplares en períodos de muestreo con temperaturas elevadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de laboratorio

Revisión de hojarasca y muestras de plancton

Las muestras de hojarasca y plancton se observaron con ayuda de un microscopio estereoscópico y uno compuesto. Los caracteres observados y evaluados en las éfiras fueron los considerados por Straehler-Pohl y Jarms (2010).

Determinación de sexo

Para obtener el tejido reproductivo con el mínimo daño a los ejemplares, el material gonádico fue extraído con ayuda de una pinza y una jeringa a través de los ostios genitales. Las muestras fueron revisadas inmediatamente después de su extracción utilizando un microscopio compuesto con un objetivo 10x. Para este análisis se siguieron los criterios de Hofmann y Hadfield (2002).

Determinación de la talla, peso húmedo, peso seco y peso seco libre de cenizas

Las muestras recolectadas se lavaron con agua para retirar los residuos de materia orgánica y sedimento que pudieran contener. Para la obtención del peso húmedo cada organismo se agitó hasta que dejó de transferir agua a la caja de Petri que lo contenía. Posteriormente se pesó en una balanza digital OHAUS Scout Pro ®.

El peso seco se obtuvo mediante la deshidratación de los ejemplares a 70°C durante 24 horas en una estufa de secado. Cuando las muestras alcanzaron la temperatura ambiente fueron pesadas en la misma balanza digital empleada para el cálculo del peso húmedo.

El peso seco libre de cenizas se consiguió incinerando a los ejemplares deshidratados en una mufla a 550°C durante cuatro horas. Después de la cremación, la mufla se apagó y no se abrió hasta que descendió la temperatura a menos de 100°C. Posteriormente, las cápsulas de porcelana que contenían el material se colocaron en un desecador. Una vez que alcanzaron la temperatura ambiente fueron

pesadas. La resta del peso seco y el peso obtenido después de incinerar el material, es el cálculo presentado como peso seco libre de cenizas (Larson, 1986; Welsh *et al.*, 2009).

La determinación de la talla consistió en medir el tamaño del diámetro de la campana.

Trabajo de gabinete

Estimación de la biomasa

La biomasa de las medusas se calculó a partir del peso seco libre de cenizas y del número de especímenes cuantificados en cada sitio de muestreo; se estimó considerando 150 m² de área, ya que fue la superficie en la que se realizó el censo en cada una de las estaciones de muestreo. De esta manera, multiplicando el promedio de peso seco libre de cenizas de cada sitio por el número de individuos contados se obtuvo la biomasa en 150 m², posteriormente se extrapolaron y estandarizó a g·100 m⁻².

Análisis estadísticos

PERMANOVA

Con la finalidad de determinar el componente de variación de las escalas espaciales y temporales (época, localidades y sitios anidados en localidades), se utilizó un análisis de varianza multivariado con base en permutaciones (PERMANOVA). El análisis permitió descomponer la variación que resulta de cada uno de los niveles espaciales y/o temporales evaluados. Para ello, se empleó un diseño parcialmente anidado con tres factores fijos.

La base del análisis se llevó a cabo mediante una matriz de similitud de Bray-Curtis con los datos transformados a raíz cuarta. Se eligió dicha medida de similitud debido a que posee la ventaja de no emplear como elemento de semejanza la ausencia de organismos (coincidencia y complementariedad). Aunado a ello, dicha medida de distancia permite lidiar con bases de datos con múltiples ceros añadiendo una constante al denominar del índice de Bray Curtis, es decir, agregando una especie auxiliar (dummy species) a la matriz de abundancia original con valor de uno

para todas las muestras. Además, posee la propiedad de “independencia de la ausencia” (independence of joint absence), lo que permite excluir o incluir taxones que no están presentes en ninguna de las muestras sin afectar el parecido entre dos muestras (Clarke *et al.*, 2006).

La significancia estadística de cada escala se estimó usando 9999 permutaciones y se consideró significativa cuando $P < 0.05$.

El análisis estadístico se llevó a cabo mediante el programa PRIMER v6 & PERMANOVA+ (Clarke y Gorley, 2006; Anderson *et al.*, 2008).

Condiciones ambientales y abundancia de organismos

Para definir el valor de la correlación entre las variables ambientales y la abundancia de medusas en el área de estudio, se realizaron correlaciones de Pearson (Bravo *et al.*, 2011). También, se empleó la prueba de Kruskal-Wallis para comprobar la existencia de diferencias significativas entre la abundancia de organismos y el tipo de sustrato en el que fueron recolectados.

RESULTADOS

Variables hidrológicas

Temperatura

La representación gráfica de los datos de temperatura permite observar que existe un incremento de la temperatura desde el sitio uno hasta el sitio seis. Pudiéndose observar que las estaciones de muestreo ubicadas en las aguas del mar Caribe (tres, cuatro, cinco y seis) presentan mayores temperaturas que las ubicadas en la zona interna de la bahía (uno y dos).

La variación estacional promedio muestra que las temperaturas más bajas se registraron en enero (25.41 ± 0.65 °C), seguidas por las de abril (29.46 ± 0.83 °C), julio (29.60 ± 0.93 °C) y octubre (30.41 ± 0.62 °C) (Fig. 5).

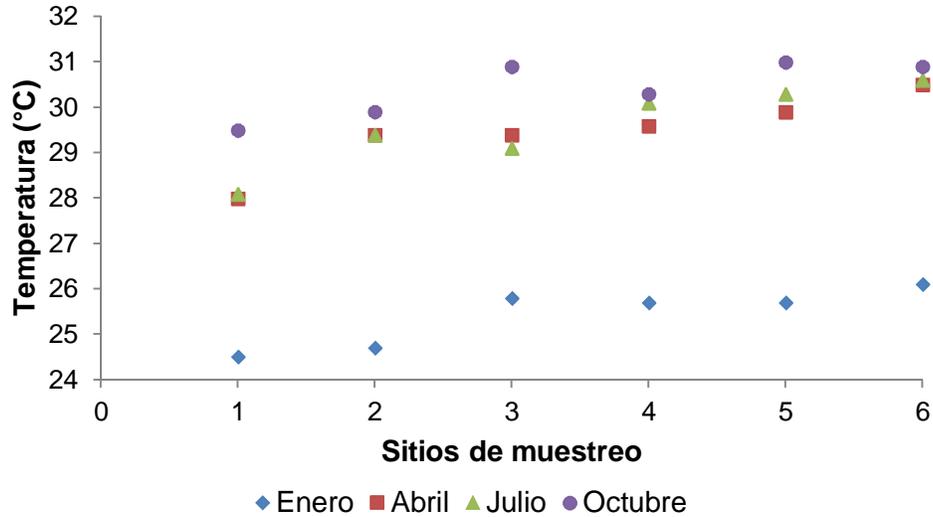


Figura 5. Variación espacial y temporal de la temperatura en los sitios de muestreo.

Oxígeno disuelto

En todos los meses de muestreo, el oxígeno disuelto superficial exhibió sus menores valores en los sitios uno y dos (Fig. 6). Los valores promedio de la variación estacional de este parámetro sugieren que las mayores concentraciones se registraron en el muestreo realizado en enero ($7.50 \pm 1.23 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$), seguido por los encontrados en julio ($7.16 \pm 1.30 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$), abril ($7.09 \pm 1.52 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$) y octubre ($6.44 \pm 2.07 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$).

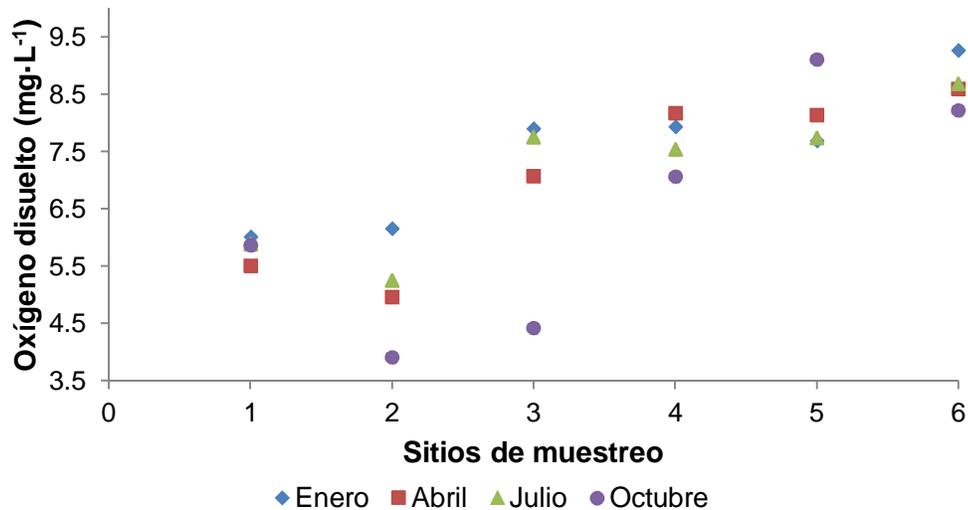


Figura 6. Variación espacial y temporal de la concentración de oxígeno disuelto en los sitios de muestreo.

Salinidad

A excepción del sitio de muestreo número dos, no se observaron grandes cambios temporales en la salinidad en los puntos de recolecta. La estación de muestreo dos mostró un valor mínimo de 32.5 UPS durante octubre y un máximo de 38.6 UPS en abril, es decir, hubo una variación de 6.1 UPS entre las concentraciones máxima y mínima. El resto de las estaciones de muestreo presentaron una variación promedio de 1.46 UPS.

Los mayores valores de salinidad se registraron en abril (36.50 ± 1.03 UPS), seguido por los de julio (35.70 ± 0.20 UPS), enero (35.27 ± 1.02 UPS) y octubre (34.27 ± 0.91 UPS) (Fig. 7).

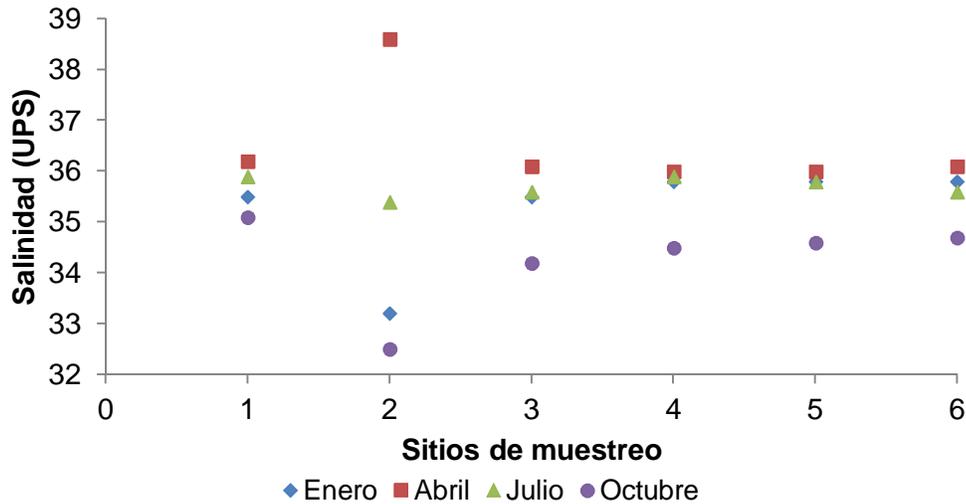


Figura 7. Variación espacial y temporal de la salinidad en los sitios de muestreo.

Censos de abundancia

Con la finalidad de determinar los cambios estacionales en la abundancia de medusas invertidas se realizaron censos en cada uno de los muestreos programados. A continuación se presentan los resultados por cada nivel espacial y por época de muestreo.

Localidades

Nortes

En el muestreo correspondiente a enero se observó que existen claras diferencias en los datos de abundancia entre una localidad y otra. Ya que en Xcalak no se encontraron ejemplares, mientras que en Bacalar Chico se contabilizaron 83 organismos en un área de 450 m², es decir, un total de 18 ind·100 m⁻² (Fig. 8).

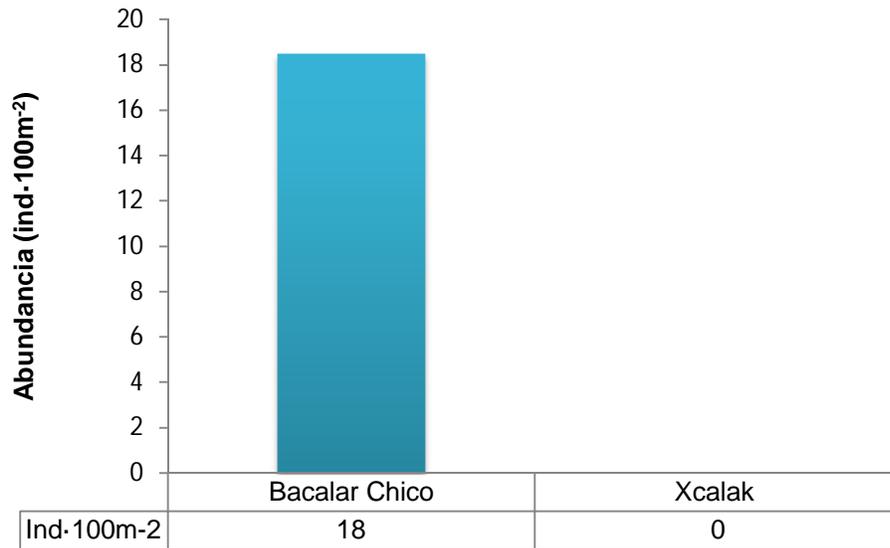


Figura 8. Variación de la abundancia entre localidades en la época de nortes.

Secas

Con respecto a la recolecta del mes de abril, el mayor nivel espacial nuevamente indica la ausencia de organismos en Xcalak. En Bacalar Chico se registraron 37 organismos en una superficie de 450 m², esto es 8 ind·100 m⁻² (Fig. 9).

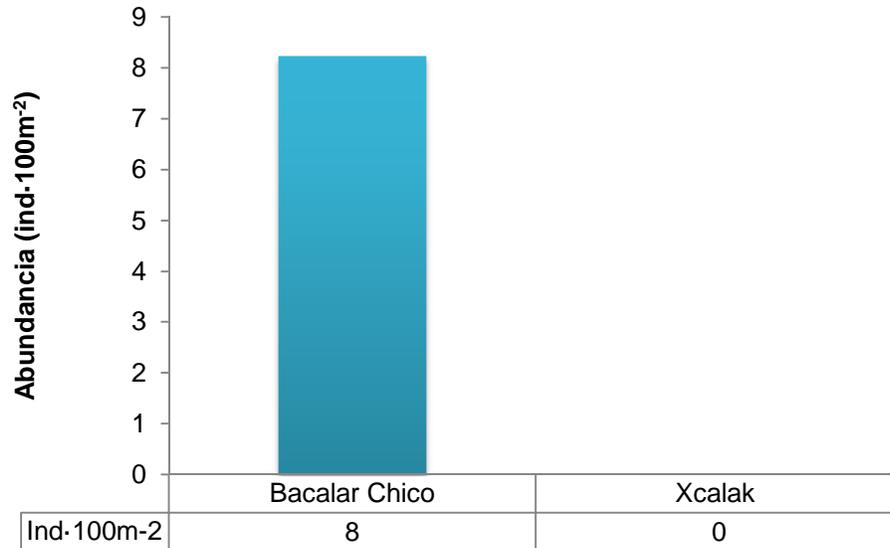


Figura 9. Variación de la abundancia entre localidades en la época de secas.

Lluvias

Los resultados de los censos de abundancia realizados de julio, muestran por tercera ocasión la ausencia de medusas invertidas en los puntos de muestreo ubicados en Xcalak. Por otro lado, en Bacalar Chico se contabilizaron 623 ejemplares en 450 m², en otras palabras 138 ind·100 m² (Fig. 10).

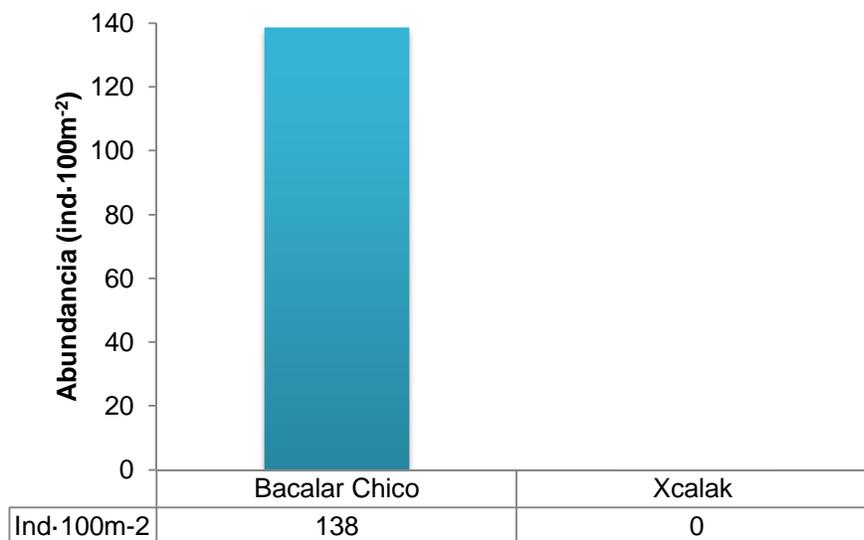


Figura 10. Variación de la abundancia entre localidades en la época de lluvias.

A diferencia del primer muestreo realizado en la época de lluvias, el segundo (octubre) se caracterizó por la carencia de medusas invertidas en ambas localidades.

Variación entre muestreos

Las mayores abundancias de organismos se encontraron en la localidad de Bacalar Chico en julio. Por otro lado, no se registraron medusas en ninguno de los muestreos en Xcalak (Fig. 11).

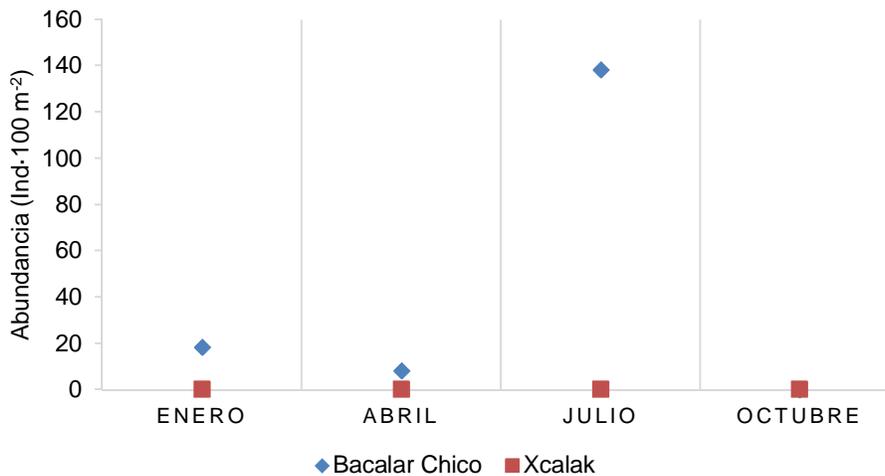


Figura 11. Variación mensual de la abundancia entre localidades.

Sitios

Nortes

En esta época se encontraron diferencias con respecto al número de organismos contados en cada uno de los sitios de muestreo de Bacalar Chico. Se contabilizaron siete ejemplares en el sitio uno, 76 en el dos y ninguno en el tres. Como se mencionó anteriormente, no se encontraron organismos en la región de Xcalak. Cada sitio de muestreo incluye un área de 150 m² (Fig. 12).

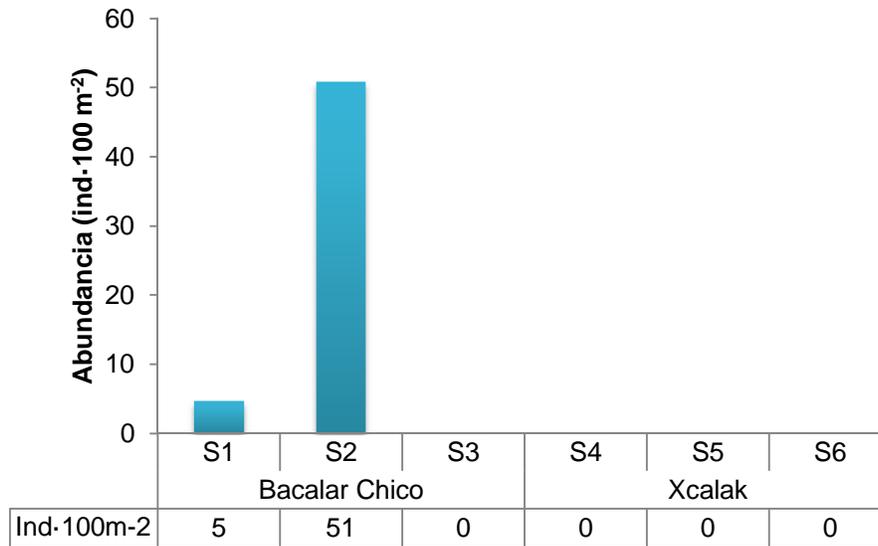


Figura 12. Variación de la abundancia en la época de nortes por sitio.

Secas

Se contabilizaron dos ejemplares en la primera estación de muestreo, 35 en la segunda y cero en la tercera (Fig. 13). Nuevamente se observó que las medusas se distribuyen únicamente en los sitios de muestreo uno y dos, siendo más abundantes en este último.

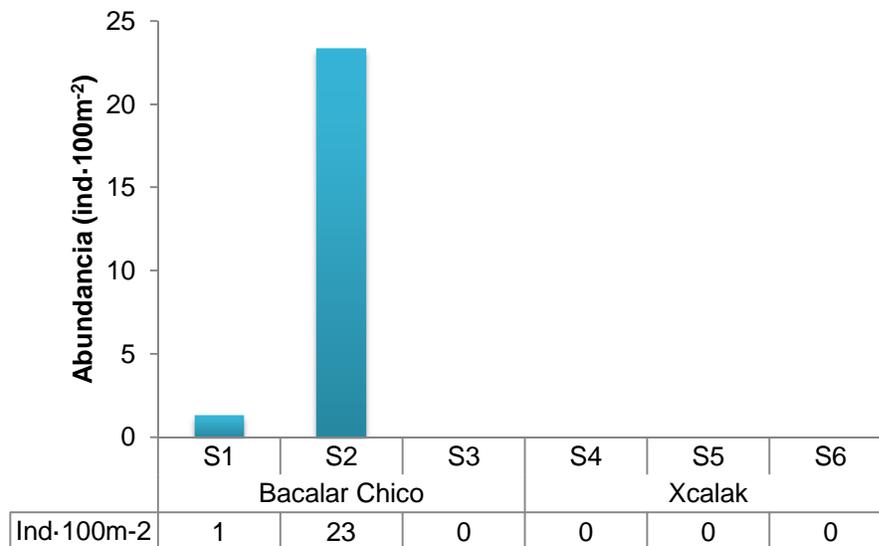


Figura 13. Variación de la abundancia en la época de secas por sitio.

Lluvias

Julio: se registraron organismos en los sitios uno, dos y por primera vez en el tres; se contabilizaron 234, 384 y cinco ejemplares en 150 m² respectivamente. Por tercera ocasión se observa un mayor número de medusas en el sitio dos (Fig. 14).

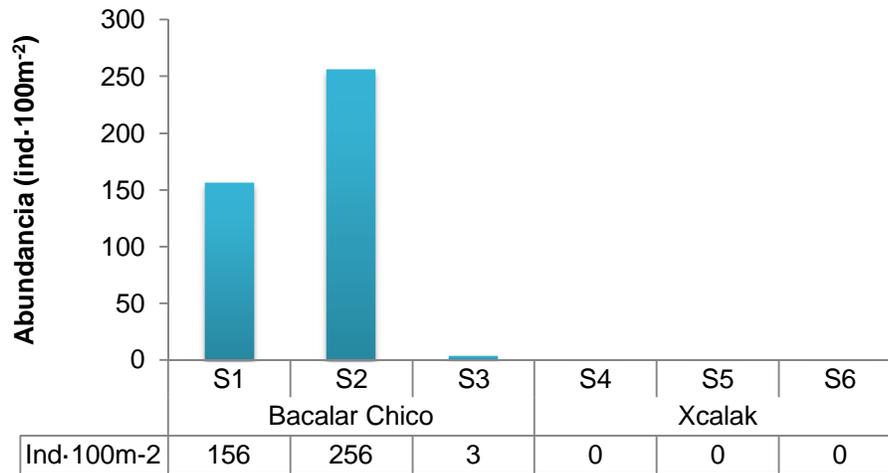


Figura 14. Variación de la abundancia en la época de lluvias por sitio.

Octubre: durante este muestreo, en los puntos de estudio ubicados en la zona interna de la bahía, se observó un mayor grado de turbidez en contraste con los muestreos realizados anteriormente, lo que pudo haber provocado la ausencia de medusas. No obstante, no se realizaron pruebas para determinar el grado de turbidez del agua.

Variación entre muestreos

Se registraron ejemplares en tres de los cuatro meses muestreados, específicamente en los sitios uno, dos y/o tres. La mayor abundancia se registró en el sitio dos en julio (Fig. 15).

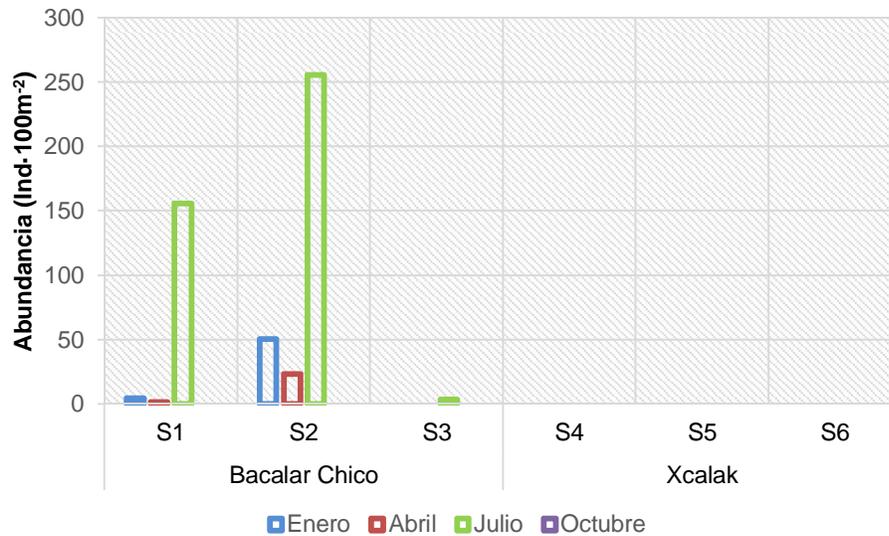


Figura 15. Variación mensual de la abundancia entre sitios.

Transectos

Nortes

Se registraron cero, cero y siete ejemplares en los transectos I, II y III (sitio 1); 22, 34 y 20 individuos adultos en los transectos IV, V y VI (sitio dos) y cero medusas para los transectos VII, VII y IX (sitio tres) (Fig. 16).

Es posible observar que en el sitio uno solamente se registraron ejemplares en el transecto III. Mientras que en el dos se observaron en los tres transectos.

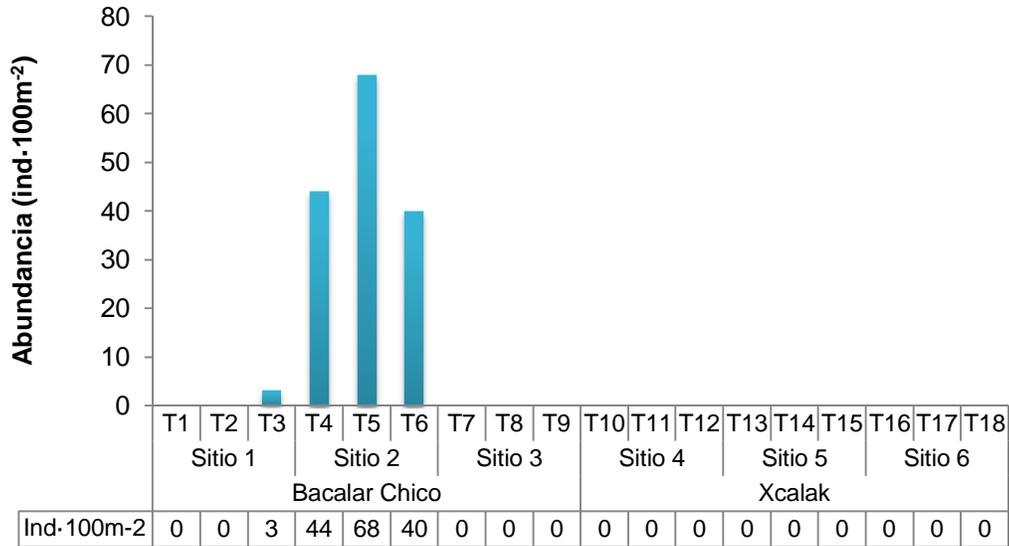


Figura 16. Variación de la abundancia en las réplicas durante la época de nortes.

Además del conteo de organismos en las unidades de muestreo (transectos), se procedió a recorrer la zona aledaña de cada uno de los sitios de estudio para observar el panorama general de la abundancia de estas medusas. A pesar de que no se contabilizaron medusas invertidas en los transectos posicionados en la región de Xcalak, sí se encontraron en una zona aledaña a la estación de muestreo seis; todos los ejemplares observados fueron de tamaño pequeño (diámetro menor a 1.5 cm) (Fig. 17).



Figura 17. Ejemplares jóvenes de *Cassiopea*.

Secas

Se registraron uno, cero y cero ejemplares para los transectos I, II y III; 12, 14 y nueve medusas para los transectos IV, V y VI y cero para los transectos VII, VIII y IX (Fig. 18). Nuevamente se observa una mayor cantidad de individuos censados en el transecto V. A diferencia del muestreo realizado en enero, en esta ocasión apareció un individuo en el transecto I, evidenciando la presencia de individuos aislados en ese punto de muestreo.

En los dos casos expuestos hasta el momento, la mayor cantidad de organismos corresponde al transecto V, seguido por el IV y finalmente por el VI.

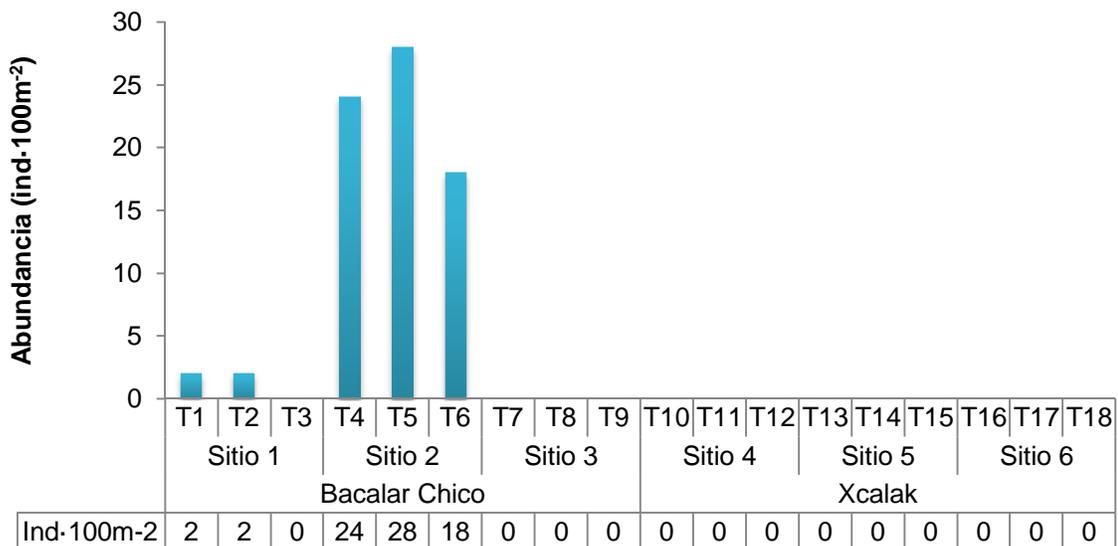


Figura 18. Variación de la abundancia en las réplicas durante la época de secas.

De nueva cuenta se recorrió la zona circundante a los sitios de muestreo, y se registró una medusa joven en las cercanías de la estación de estudio seis. El bajo número de medusas jóvenes concuerda con la poca cantidad de individuos adultos encontrados.

Lluvias

Julio: los resultados obtenidos por transectos son los siguientes: 145, 27, 62, 70, 122, 192, tres, uno y uno para los transectos I a IX respectivamente (Fig. 19). El

mayor número de organismos se encontró en el transecto VI, con una abundancia de 384 ind·100 m⁻².

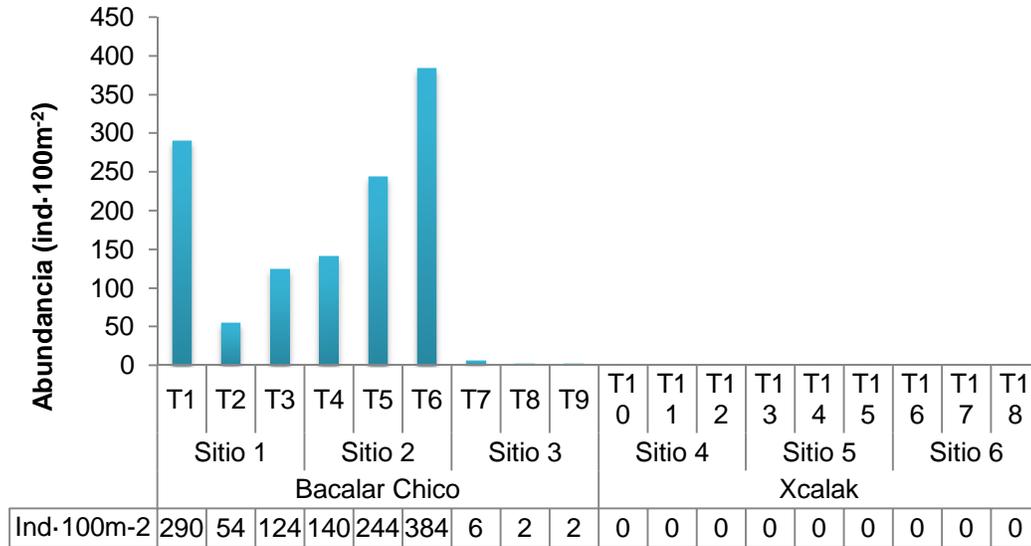


Figura 19. Variación de la abundancia en las réplicas durante la época de lluvias.

Una vez más se encontraron medusas en la zona de blanquizal cerca del sitio de muestreo número seis. Por lo que, se podría definir como un área de crecimiento de medusas recién asentadas.

Octubre: a pesar de que no se reportaron ejemplares en ninguno de los transectos revisados, se observaron seis medusas en las inmediaciones del transecto I. Y por primera vez se observó un ejemplar de *Cassiopea* en un punto cercano al sitio cuatro.

En esta ocasión, no se registraron ejemplares juveniles en el sitio cercano a la estación seis.

Variación entre muestreos

De manera general en los transectos IV a VI se encontraron medusas en tres de los meses de muestreo. Siendo especialmente abundantes en el número cinco (Fig. 20).

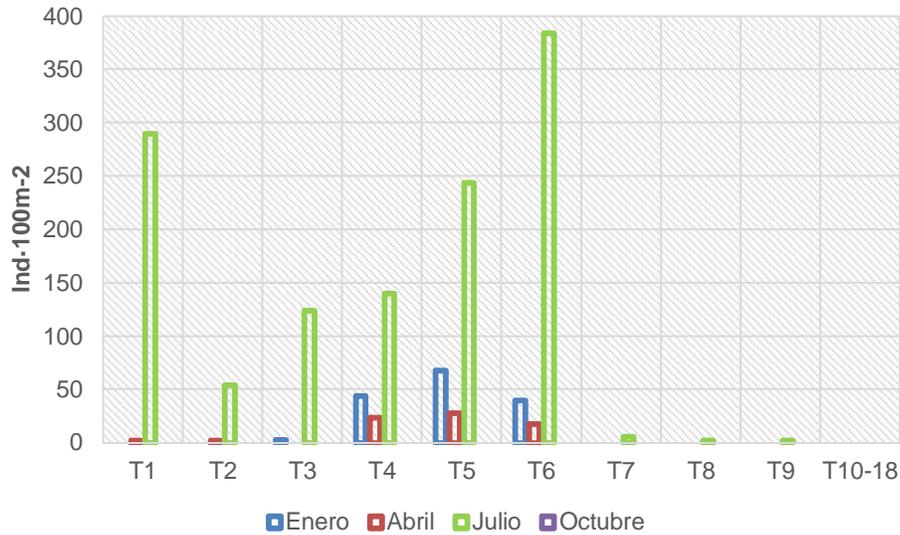


Figura 20. Variación mensual de la abundancia entre transectos.

Otros sitios

Además de los seis sitios de muestreo visitados normalmente, en los meses de julio y octubre (lluvias) se visitó una localidad adicional ($18^{\circ}16'19.68''$ N y $87^{\circ}50'3.50''$ W), debido al reporte de altas densidades de medusas invertidas. Dicho punto se caracterizó por ser más somero y cercano a la línea de costa que cualquiera de los estudiados en el presente trabajo.

Se contaron los ejemplares encontrados en un área de 50 m^2 . Reportándose $118 \text{ ind}\cdot 100 \text{ m}^{-2}$ en el mes de julio y $474 \text{ ind}\cdot 100 \text{ m}^{-2}$ en octubre. En este último mes se recolectaron 23 ejemplares (Anexo I).

Solamente se tomaron los datos de las variables hidrológicas en el mes de octubre. Se registró una temperatura de 32.7°C , una salinidad de 30.4 UPS y una concentraciones de oxígeno disuelto de $6.82 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$.

Se observaron dos medusas sobre algas marinas de las especies *Batophora oerstedii* y *Laurencia* spp. (Fig. 21).



Figura 21. *Cassiopea* sobre algas marinas.

Trabajo de laboratorio

Revisión de hojarasca y muestras de plancton

Pólipos

No se encontraron pólipos en las muestras de hojarasca recolectadas. Adicionalmente se revisaron otro tipo de sustratos como pastos marinos y pequeños trozos de madera de mangle. Normalmente en los sitios uno y dos se recolectaron hojas de mangle, mientras que en las estaciones de muestreo tres a seis principalmente pastos marinos. El acceso a la zona en la que se deposita la mayor cantidad de hojas de mangle en los puntos tres a seis no fue del todo viable. Por tierra no fue posible acceder debido a la alta cobertura de manglar y de otras especies vegetales, mientras que por agua, el sustrato era demasiado fangoso, no siendo posible caminar sobre el sedimento ni nadar debido a la baja profundidad. Por ello, la cantidad de hojas de mangle recolectas en dichos sitios fue menor.

Éfiras

Se revisaron 24 muestras de zooplancton para la búsqueda de éfiras, seis por cada muestreo. Si bien no se realizaron conteos de la abundancia de otros seres del zooplancton, observaciones cualitativas muestran que a excepción del sitio uno y dos existen bajas abundancias de zooplancteres. Especialmente en el mes de octubre,

en donde prácticamente no se observaron individuos, ni siquiera en los sitios uno y dos, en los cuales, se encontraron copépodos e isópodos en los meses de enero, abril y julio.

Con respecto a las éfiras, únicamente se observó un individuo en julio, es decir, en la época de lluvias. El ejemplar fue encontrado en el sitio de muestreo uno. La extrapolación del volumen de agua filtrado indica la presencia de 79 ind·1 000 m⁻³. Dado que no existen descripciones morfológicas para las éfiras de cada una de las especies del género *Cassiopea* no fue posible identificar el espécimen con total certeza. No obstante, debido a que los ejemplares adultos registrados en dicho sitio de muestreo presentan afinidad a *C. xamachana* (véase página 68, identificación taxonómica), es posible suponer que esta éfira es de la misma especie.

En la tabla 2, se presenta la descripción morfológica del ejemplar recolectado al igual que los datos morfométricos registrados.

Tabla 2. Descripción morfológica de la fase éfira de *C. aff. xamachana*

Éfira de *Cassiopea* Péron & Lesueur, 1810

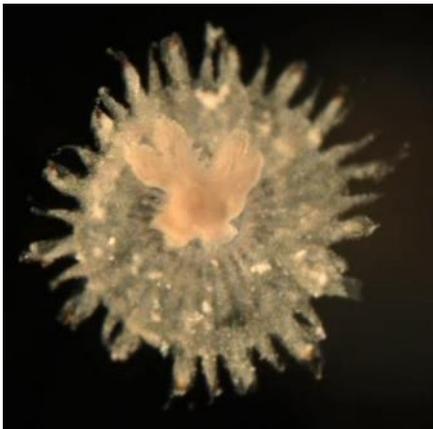


Figura 22. Éfira *C. aff. xamachana*.

Diámetro total: 1.54 mm

Diámetro central: 1.23 mm

Longitud del pedúnculo: 0.2 mm

Longitud del lóbulo ropaliar: 0.11 mm

Longitud del lóbulo ropaliar + longitud del pedúnculo lobular: 0.31 mm

Descripción:

Posee un amplio manubrio que recubre aproximadamente el 25% del diámetro del disco central. El ejemplar carece de filamentos gástricos y es posible observar que las zooxantelas se distribuyen en toda la mesoglea.

Se contabilizaron 32 lóbulos y 16 canales ropaliar. Algunos de los pedúnculos lobulares no presentaron bifurcación (lóbulo ropaliar), mientras que los que la presentaron la mostraron en distintos grados, por lo que, en algunos casos las ropalia aún estaban en proceso de formación (Fig. 22).

Además de la éfira encontrada en julio, también se observaron organismos que asemejan a un estadio previo a la éfira, estos fueron recolectados en el sitio de muestreo seis. En los ejemplares recolectados es posible observar pigmentos de las zooxantelas, un manubrio bien desarrollado y un diámetro de 2.3 mm. Estos ejemplares se encontraron en abundancias de 148 ind·1 000 m⁻³. En la figura 23A se muestra uno de los ejemplares recolectados, mientras que en la 23B aparece una fotografía de Hofmann *et al.* (1978) de un estadio semejante.

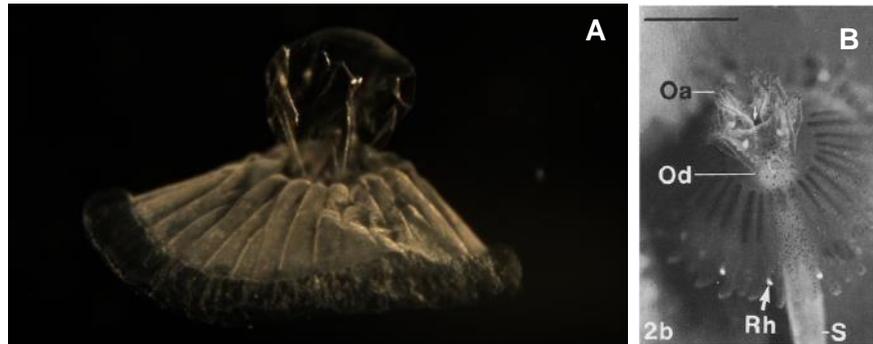


Figura 23. A) Estadio pelágico de *Cassiopea*; B) Éfira antes de ser liberada del escifistoma.

Determinación del sexo

Se determinó el sexo de 39 medusas de un total de 58 recolectadas en los meses de enero, abril y julio (Fig. 24). Adicionalmente se determinó el sexo de 15 de los 23 ejemplares recolectados en el sitio adicional en octubre (Anexo I).

Durante la época de nortes se encontró una proporción cercana a 1:1 entre machos y hembras, mientras que en las épocas de secas (abril) y lluvias (julio) se halló una mayor proporción de machos (3:1). En los muestreos realizados en los sitios ubicados en Bacalar Chico los machos fueron más abundantes. Por el contrario, en el punto de muestreo adicional, ubicado en Xcalak, se encontró una mayor proporción de hembras, tres hembras por cada dos machos (Anexo I).

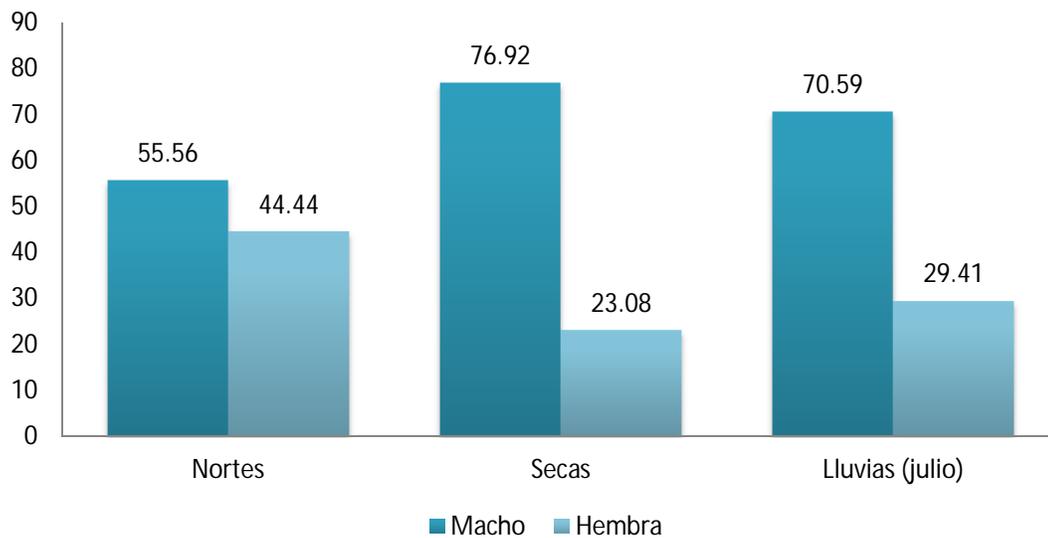


Figura 24. Porcentajes de machos y hembras en las diferentes épocas de muestreo.

No fue posible distinguir el sexo de 27 medusas, puesto que los individuos o no presentaban diferenciación del material gonádico o carecían de él. De manera general, los ejemplares con diámetro de campana mayor a 7 cm pudieron ser diferenciados, sin embargo, tres ejemplares con diámetros superiores a los 8 cm no presentaron diferenciación (Fig. 25).

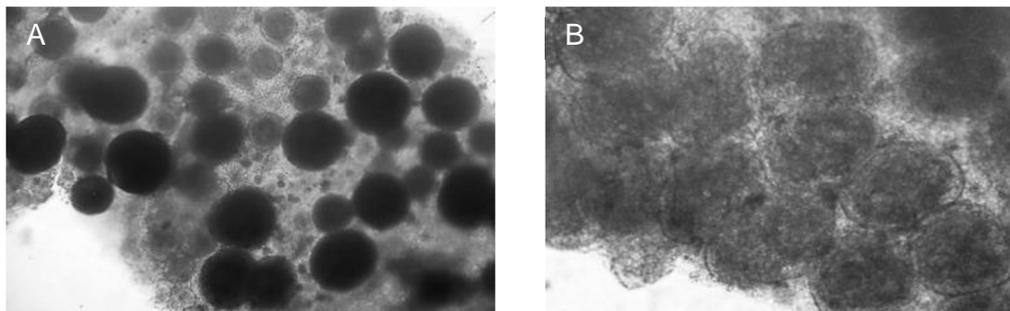


Figura 25. Tejido gonádico observado en el microscopio compuesto. A) Diversos grados de la ovogénesis (♀); B) Folículos espermáticos (♂).

Determinación de la talla, peso húmedo, peso seco y peso seco libre de cenizas libre de cenizas

Talla

Los organismos recolectados manifestaron cambios en el tamaño del diámetro de la campana en las diferentes épocas muestreo. Los mayores diámetros corresponden al período de secas (12.14 ± 3.4 cm), seguido por el de nortes (8.82 ± 3.4 cm) y finalmente por el de lluvias (julio) (7.52 ± 2.88 cm) (Fig. 26).

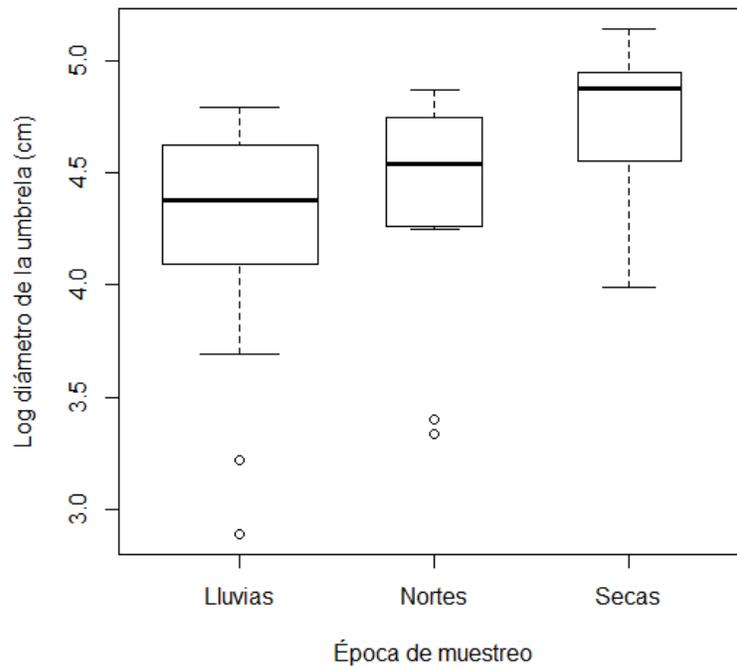


Figura 26. Variación del diámetro de la umbrela (transformación ln) con respecto a las épocas de muestreo.

Peso húmedo, peso seco y peso seco libre de cenizas

Es posible observar que los especímenes recolectados en lluvias presentaron un menor peso húmedo, seguido por los de nortes, mientras que los de secas presentaron el mayor peso (Fig. 27).

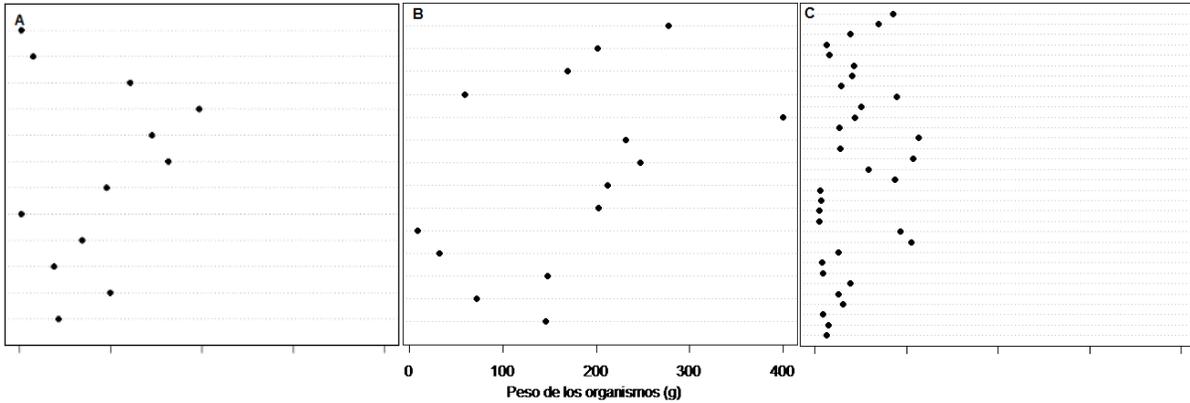


Figura 27. Variación del peso húmedo durante los diferentes muestreos. A) Nortes; B) Secas; C) Lluvias.

A continuación se presenta un gráfico de la relación entre el peso húmedo y la talla, observándose una correlación positiva entre ambas determinaciones (Fig. 28).

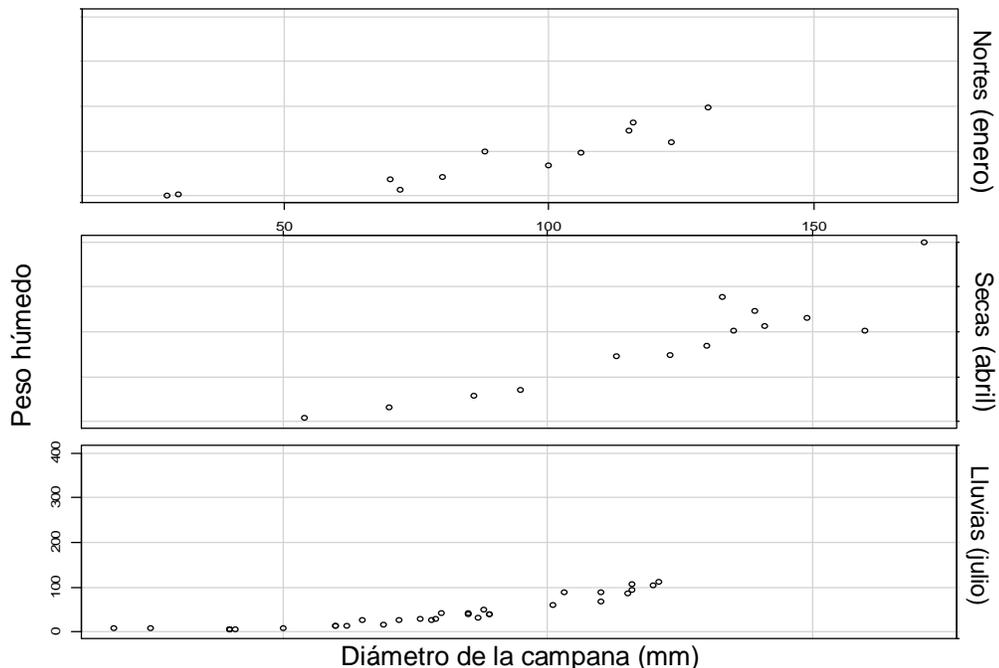


Figura 28. Variación del peso húmedo con respecto al diámetro de la campana en nortes, secos y lluvias.

El peso seco y el peso seco libre de cenizas se determinaron únicamente en algunos de los ejemplares ya que su estimación implica deshidratarlos e incinerarlos. Se calcularon ambos pesos en 14 ejemplares, los suficientes para establecer una relación con el peso húmedo. Se observó que el peso seco corresponde al

1,47±0,39% del peso húmedo mientras que el peso seco libre de cenizas representa el 1,06±0,23% del peso húmedo. A continuación se muestran los pesos secos y secos libre de ceniza de los 58 ejemplares recolectados en los meses de enero, abril y julio (los datos de octubre pueden verse en el anexo I). Dichos pesos variaron desde 0.02 hasta 5.86 g (Fig. 29).

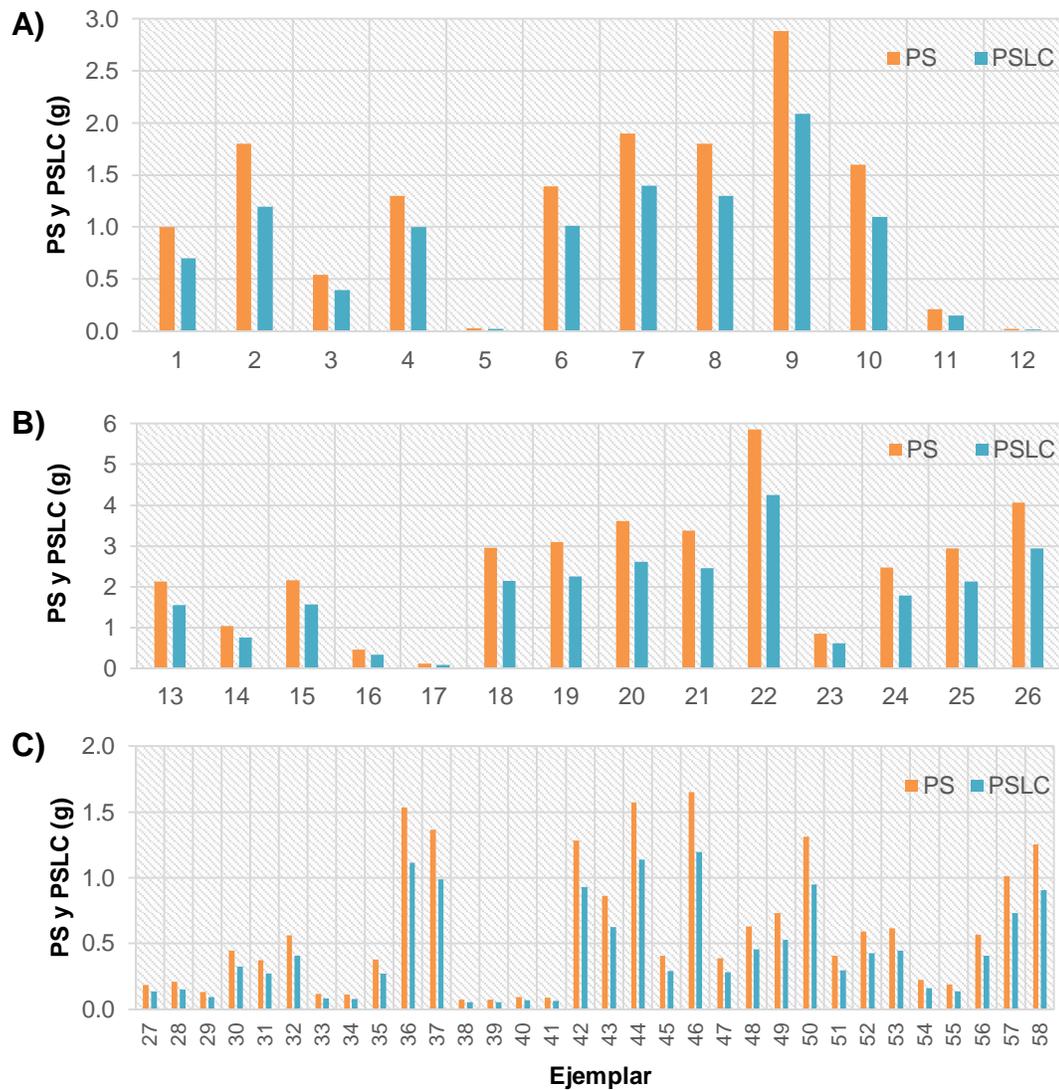


Figura 29. Variación del peso seco y seco libre de cenizas de cada uno de los individuos recolectados. A) Nortes; B) Secas; C) Lluvias (julio).

Trabajo de gabinete

Estimación de la biomasa

Las biomásas estimadas para los meses de enero y abril fueron similares, este balance se asocia al mayor número de ejemplares recolectados en enero y a las mayores tallas registradas en abril. La biomasa estimada en julio fue la más elevada, y se debe a la cantidad de medusas presentes en el área de estudio durante dicho mes (Fig. 30).

Con respecto al nivel espacial, el sitio dos presentó las mayores estimaciones de biomasa.

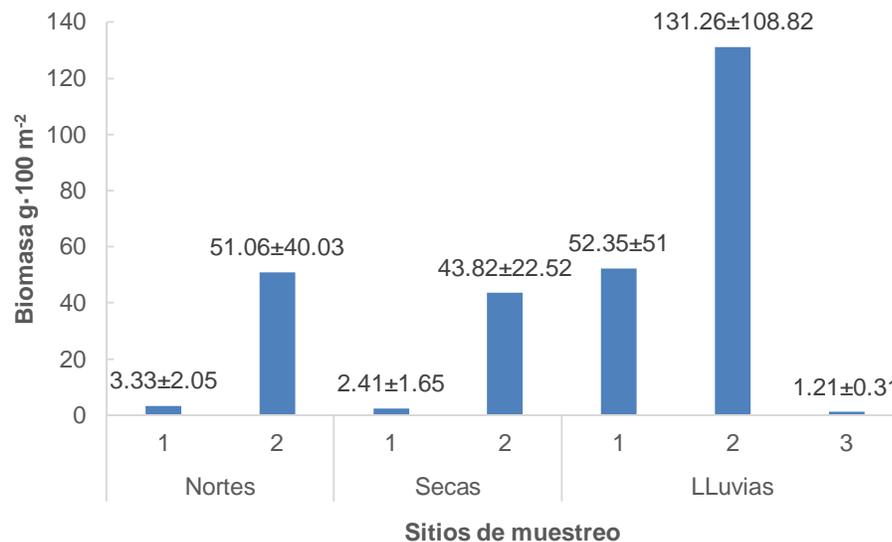


Figura 30. Variación de la biomasa en las diferentes épocas de muestreo por sitio.

Análisis estadísticos

PERMANOVA

El análisis de varianza multivariado con base en permutaciones permitió distinguir diferencias significativas en la abundancia de organismos en todas las escalas incluidas en el análisis (Tabla 3). Dichas diferencias indican que en cada una de las escalas existen por lo menos dos de componentes que muestran diferencias significativas en la abundancia de medusas invertidas.

El mayor componente de variación corresponde al nivel espacial localidad, continuando la jerarquía con el nivel localidad x época hasta llegar a los residuales, es decir, la variación en la abundancia de organismos entre transectos.

El componente de variación estimado para la mayor escala espacial fue del 28.15%. Mientras que el coeficiente para las zonas en las diferentes épocas de muestreo fue de 22.18%. Por otro lado, los componentes época, sitio, sitio x época y residuales presentaron aportes menores al 20% de la variabilidad de la abundancia.

Tabla 3. Resultados del PERMANOVA con los porcentajes de los componentes de variación

Fuente de variación	g. l.	Sumatoria cuadrática	Cuadrados medios	Pseudo-F	p	% C.V
<i>Localidad = L</i>	1	15698	15698	184.13	0.0001	28.15
<i>Época = E</i>	3	9482.4	3160.8	37.074	0.0001	11.09
<i>Sitio (Localidad) = S(L)</i>	4	12617	3154.2	36.997	0.0001	16.60
<i>Localidad*Época = L*E</i>	3	9482.4	3160.8	37.074	0.0001	22.18
<i>S (L)*E</i>	12	10147	845.59	9.9182	0.0001	16.45
<i>Residuales</i>	48	4092.3	85.256			5.53
<i>Total</i>	71	61519				

Condiciones ambientales y abundancia de organismos

Se encontraron correlaciones débiles entre las condiciones ambientales estimadas y la abundancia de las medusas invertidas en el área estudiada (Tabla 4). Incluso considerando únicamente aquellos sitios en los que se registraron ejemplares, no se observó una correlación lineal simple ni ningún patrón gráfico que pudiera sugerir un tipo de distribución no lineal.

Para determinar la significancia estadística entre el tipo de sustrato y abundancia de organismos se realizó una prueba de Kruskal-Wallis para cada una de las épocas de muestreo. No se encontraron diferencias significativas para la época de nortes ($p=0.36$) ni para la de secas ($p=0.40$) pero sí para la de lluvias ($p=0.02$).

Tabla 4. Resultados de la correlación de Pearson considerando la abundancia y las diferentes variables hidrológicas

	Temperatura	Salinidad	Oxígeno disuelto
Coefficiente de correlación de Pearson	0.34	-0.15	-0.35
Coefficiente de determinación	0.11	0.02	0.12

DISCUSIÓN

Variables hidrológicas

Temperatura

Las temperaturas más bajas se registraron en la época de nortes, específicamente en los sitios de muestreo uno y dos (24.5 y 24.7°C respectivamente). Durante este período climático las temperaturas descienden debido a la presencia de vientos fríos provenientes del norte del continente, surtiendo efectos a escala sinóptica. Dichos eventos podrían tener especial efecto en la temperatura del agua de las estaciones de muestreo ubicadas dentro de la bahía de Chetumal debido a sus características geomorfológicas. Otro aspecto importante por considerar son las oscilaciones diarias de la temperatura en la bahía. Las cuales, tienen distinto grado de influencia en el cuerpo de agua de acuerdo con las características locales de la vegetación, la orografía, la presencia de afluentes de agua dulce, la cercanía al mar y el efecto de las mareas (Carrillo *et al.*, 2009).

En todas los meses de muestreo se observó un aumento de la temperatura del agua del sitio de muestreo uno al seis, debido seguramente al grado de influencia del mar Caribe; presentando los mayores registros lo puntos más expuestos a sus aguas. Las estaciones de muestreo tres a seis presentaron una menor variabilidad entre épocas de muestreo, la característica en común que presentan dichos sitios es que están expuestos en mayor grado a las aguas del mar Caribe. Es decir, la estabilidad de esta variable es mayor debido a que depende en gran medida de la temperatura del mar. Por otro lado, los sitios uno y dos mostraron más variabilidad. Ya que, las características hidrológicas (principalmente marinas debido al suministro

de agua de mar proveniente del canal de Bacalar) se ven alternadas por otros cuerpos de agua que desembocan en la bahía.

Oxígeno disuelto

Al igual que con los registros de temperatura, las menores concentraciones de oxígeno disuelto se encontraron en los sitios de muestreo uno y dos. Una de las posibles explicaciones a dicho resultado sería que los puntos de muestreo tres a seis estaban dominados por *Thalassia testudinum*. Dado que las mediciones de los parámetros físicos y químicos fueron realizadas durante horas de luz, las concentraciones de oxígeno disuelto se vieron favorecidas por la producción de oxígeno como resultado de la fotosíntesis. Por otro lado, las estaciones de muestreo cuatro a seis presentan mayor cercanía a asentamientos humanos, por lo que, la eficiencia fotosintética de los pastos marinos pudo haberse potenciado por la incorporación de nutrientes alóctonos (Rodríguez-Juárez 2011). Otro de los factores a considerar en los puntos de muestreo tres a seis es su mayor exposición a las aguas del mar Caribe; aunque el oleaje en el área de estudio es suave, este sigue siendo un medio de intercambio continuo de oxígeno entre el océano y la atmósfera.

Estudios realizados en sitios cercanos a la zona de muestreo reportan variaciones anuales de $2.9 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ a $7.5 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (de Jesús-Navarrete y Oliva-Rivera 2002). Por lo que, en el presente trabajo se reportan concentraciones más elevadas. De manera general se observa que los valores máximos y mínimos de oxígeno disuelto coinciden con los datos de menor y mayor temperatura respectivamente, debido a la solubilidad de los gases con respecto a la temperatura del agua.

Salinidad

Como ya se ha mencionado, la comunicación de la bahía de Chetumal con el mar Caribe nos permite distinguir dos grupos de estaciones, uno de ellos integrado por los sitios uno y dos, los cuales muestran una mayor variación de los parámetros ambientales y otro por los puntos de recolecta tres a seis que muestran mayor estabilidad.

Nuevamente, las mayores variaciones corresponden a los sitios de muestreo uno y dos debido a la mezcla de agua salada y salobre. De acuerdo con Espinoza-Avalos *et al.* (2009), en el Canal de Bacalar hay aporte de aguas salobres (2 a 15 UPS) provenientes de la bahía de Chetumal y de agua salada (35 UPS) derivada del mar Caribe, por lo que, en dicha zona hay altas variaciones en la salinidad. Ello implica que las medusas invertidas son capaces de tolerar las fluctuaciones de la salinidad o bien que cambian su distribución conforme ocurren los procesos de mezcla.

El sitio de muestreo dos es el más somero de los analizados, por lo sería el más susceptible a los cambios en la salinidad por eventos de precipitación y evaporación. Dicha susceptibilidad, se vio reflejada en una elevada variación en la concentración de este parámetro en las distintas épocas de muestreo; tanto las mayores concentraciones de salinidad como las menores se registraron en dicho sitio, en los meses de abril y octubre respectivamente, es decir, en los períodos climáticos de secas y lluvias. El descenso de la salinidad en la estación de muestreo dos en octubre (lluvias), podría atribuirse en cierta parte a la incorporación de agua dulce y/o salobre al sistema por cuerpos de agua subterráneos (Carrillo *et al.*, 2009).

Las variaciones en el sitio uno fueron menores a las del dos a pesar de que ambos se ubican dentro de la bahía de Chetumal. Además de la diferencia en la profundidad, la posición dentro de la bahía contribuyó a aminorar la variación. Ya que, el sitio uno es más cercano al canal de Zaragoza, el cual, al presentar una mayor amplitud y carecer de sinuosidad permite una mayor homogeneidad de la salinidad en el área, debido al elevado volumen de agua salada que entra a la bahía por ese canal.

Censos de abundancia

Localidades

Las grandes diferencias en la abundancia entre localidades de manera general se atribuyen a la dominancia de pastos marinos en la región de Xcalak. Dado que los ejemplares adultos de *Cassiopea* son organismos semi-bentónicos, la disponibilidad de sustrato libre supone una limitante en su distribución (Collado-Vides *et al.*, 1988).

En Xcalak se observaron sustratos fangosos en la zona de transición tierra-agua, tipo de sustrato en donde Özgür y Öztürk (2008) reportaron que estos organismos están ausentes.

Se observó una disminución en el número de individuos en la época de secas con respecto a la de nortes. La disminución en el número de medusas podría atribuirse a las condiciones climáticas asociadas a la época de secas. A diferencia del período climático de nortes, la concentración de oxígeno disuelto disminuyó. En escifistomas y éfiras una menor concentración de este parámetro teóricamente no representaría una limitante puesto que poseen algas simbiotes que producen oxígeno. No obstante, sí sería una limitante para el desarrollo de los pólipos antes de estrobilar, ya que en dicha fase aún no han establecido la simbiosis con las microalgas. Por otro lado, hubo un incremento en la temperatura del agua y la salinidad.

Collado-Vides *et al.* (1988) observaron una mayor cantidad de animales adultos en épocas de muestreo con temperaturas elevadas. Atendiendo dicha suposición, se esperaba haber encontrado una mayor cantidad de individuos en el muestreo realizado en abril en contraste con el realizado en enero, lo cual no ocurrió. Probablemente la salinidad sea un factor limitante para el desarrollo de estos ejemplares, ya que en esta época de muestreo se presentaron las mayores concentraciones de salinidad en el área de estudio.

En julio se registró la mayor cantidad de organismos de todo el período de estudio. En promedio, se presentaron temperaturas cálidas (29.46 ± 0.83) y concentraciones de salinidad moderadas (35.70 ± 0.20 UPS). El elevado número de individuos podría deberse además del efecto de las condiciones ambientales a las características reproductivas de la especie. Probablemente un par de meses antes ocurrió un evento reproductivo, lo que explicaría las altas densidades de medusas en julio.

Sitios

En la época de nortes únicamente se registraron organismos en las estaciones de muestreo uno y dos. Los sitios tres a seis difieren de los primeros dos, debido a

que se encuentran ubicados en la zona externa de la bahía. Además, tienen en común la dominancia de pastos marinos y algas calcáreas. Estos organismos vegetales, además de suponer una limitante por la competencia por sustrato, también podrían provocar la ausencia de estas medusas por sombreamiento (Verde y McCloskey, 1998).

Los sitios de muestreo uno y dos se caracterizaron debido a la similitud que presentaron en cuanto sus las características hidrológicas, siendo las estaciones de muestreo con los menores registros de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto en esta época de muestreo. A diferencia del sitio uno, el número dos presentó menores registros de salinidad y una temperatura ligeramente mayor.

Por el contrario al muestreo realizado en enero, en abril el agua presentó un color amarillento, atribuido a la presencia de taninos, lo cual, pudo haber afectado la abundancia de estos organismos. Como ya se ha mencionado, la similitud entre los sitios de muestreo uno y dos radica principalmente en sus características hidrológicas, geográficas y de la vegetación. Por el contrario, una diferencia entre ambos sitios se debe a que en el sitio uno hay trozos de conchas y material calcáreo. La menor cantidad de medusas en el sitio uno con respecto al dos, podría deberse a que este material calcáreo limita el asentamiento de medusas debido al posible daño físico que podría causarles.

Los sitios de muestreo con mayores abundancias de medusas normalmente se caracterizaron por presentar un alto número de copépodos, isópodos y otros seres del plancton. Tanto en nortes, secas y lluvias se observó que las mayores densidades de zooplancteres corresponden a la estación de muestreo uno. Lo antes expuesto supondría una mayor cantidad de alimento para las medusas en dicho sitio, por lo que, se esperaría encontrar una mayor cantidad de especímenes en ese punto. Sin embargo, esto no ocurrió así en ninguno de los periodos de muestro. Se podría suponer que no existe la misma cantidad de material zooplanctónico en la estación de muestreo dos debido a las altas tasas de consumo (estación en la que se registraron más medusas). Por otro lado, los organismos podrían preferir zonas con mayor irradiación solar aunque en ellas no encuentren altas agregaciones de seres del zooplancton.

Transectos

En las épocas de nortes y secas las mayores concentraciones de medusas se encontraron en el transecto V, con menores cantidades en los transectos IV y VI. Estas medusas se caracterizan por vivir en grandes grupos (Santhanakrishnan *et al.*, 2012). Los resultados obtenidos sugieren que el transecto V es el núcleo de esta población mientras que los transectos IV y VI representarían los límites de cobertura de este conglomerado de medusas. Por otro lado, los especímenes encontradas en el transecto III podrían representar un pequeño grupo de medusas recién establecido.

Con respecto a los ejemplares de medusas juveniles observados en una zona aledaña al sitio seis, es importante mencionar que a diferencia de las particularidades de vegetación y de sedimentos dominantes en el sitio seis, este punto se caracterizó por ser una zona desprovista de pastos marinos y algas calcáreas, siendo un parche de arena. Como ya se mencionó, los organismos observados en este punto fueron medusas jóvenes y debido a que no se encontraron ejemplares adultos, se podría sugerir que se trata de un punto que provee las condiciones óptimas para el desarrollo de medusas recién asentadas. Haber encontrado únicamente organismos juveniles sugiere que hubo un evento reproductivo en meses anteriores.

En la laguna Bojórquez se han registrado densidades de menos de un ejemplar por m^2 en zonas de muestreo con poco impacto humano, mientras que en zonas eutrofizadas se han reportado hasta 40 ejemplares por m^2 (Collado-Vides *et al.*, 1988). La máxima abundancia en el presente trabajo se encontró en el transecto VI en el mes de julio, con densidades de $4 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$. Por lo que, las abundancias son bajas en contraste con las encontradas en dicho antecedente.

En el norte del Mar Rojo se han registrado abundancias de $1.3\pm 1.4 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ en sitios con sustratos arenosos y hasta $7.9\pm 6.7 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ en zonas de transición arena-arrecife coralino (Niggl y Wild, 2010). Siendo estas abundancias similares a las encontradas en este estudio a pesar de ser zonas ubicadas en distintas partes del globo.

En julio nuevamente se encontraron medusas jóvenes en el parche de arena cercano al sitio seis. Dado que por tercera ocasión no se encontraron ejemplares

adultos, es posible suponer que esta área es contigua a una zona de reproducción asexual. O bien, que existe un sistema de corrientes que trae a las éfiras a este punto pero que no es lo suficientemente veloz para transportar a ejemplares de mayor tamaño.

A diferencia del primer muestreo realizado en lluvias (julio), el realizado en octubre se caracterizó por un aumento en la precipitación y por la ausencia de medusas en cada uno de los transectos revisados.

Collado-Vides *et al.* (1988) en un estudio realizado en la laguna Bojórquez, Quintana Roo, observaron que estas medusas están presentes todo el año (desde mayo de 1985 hasta octubre de 1986). Mientras que Segura-Puertas y Damas-Romero (1997), en la misma laguna, encontraron que la abundancia disminuye en los meses de septiembre y octubre hasta llegar a cero organismos al finalizar el año. Además de las diferencias morfológicas, geológicas e hidrológicas que pudiera haber entre la laguna Bojórquez y la zona de estudio considerada en el presente trabajo, es importante considerar que la laguna Bojórquez es un sistema altamente eutrofizado.

La ausencia de ejemplares en octubre podría estar influenciada por las características físicas y químicas del área de estudio. En términos promedio la salinidad y el oxígeno disuelto tuvieron los valores más bajos de los cuatro muestreos realizados, mientras que la temperatura mostró su máximo valor registrado (valores de $30.42 \pm 0.62^\circ\text{C}$, 34.27 ± 0.91 UPS y 6.44 ± 2.07 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$). Sin embargo, estos valores no representarían una limitante si las especies del género presentaran una tolerancia fisiológica similar. Ya que, ejemplares de *C. andromeda* han sido registrados en condiciones hidrológicas semejantes (Özgür y Öztürk, 2008).

Durante la revisión de muestras de plancton se observó que en octubre las densidades de plancton fueron prácticamente nulas, inclusive en los sitios uno y dos. Por lo que, probablemente ocurrió un evento que no únicamente ahuyentó a las medusas sino también a otro tipo de organismos. La zona de la bahía de Chetumal se caracteriza por la presencia de cuerpos de agua subterránea, los cuales, en época de lluvias pueden aportar grandes cantidades de agua dulce, repercutiendo en la salinidad del área de estudio. A pesar de que solamente se tomaron datos de variables físicas y químicas superficiales, se percibieron cambios abruptos en la

temperatura de la columna de agua (estratificación térmica), lo cual, podría atribuirse a la mezcla de “masas” de agua”. También, se observó que los sedimentos habían sido puestos en suspensión recientemente, ya que se observaron zonas de pastos marinos cubiertas por sedimento. La causa de la resuspensión de los sedimentos pudo haber sido el viento, especialmente en los sitios uno y dos, ya que la bahía es poco profunda y la fuerza del viento podría ser suficiente para mezclar los sedimentos en la columna de agua. Dado que las medusas invertidas son organismos semi-bentónicos, estas pudieron haberse desplazado a otras zonas debido a dichos disturbios.

Durante octubre probablemente no hubo producción de pólipos y éfiras, quizá por el hecho de que generar descendientes en épocas desfavorables reduciría la tasa de sobrevivencia de la progenie. Una de las posibles hipótesis es que las medusas adultas se desplazaron a otro sitio y que se encontraban en espera del próximo evento reproductivo.

Otros sitios

En este sitio se reportaron los mayores registros de temperatura y oxígeno disuelto y los menores de salinidad de toda el área y período de estudio. Los altos registros de temperatura se asocian a la poca profundidad de la columna de agua (<1 m) y a la radiación solar. Mientras que las elevadas concentraciones de oxígeno disuelto se atribuyen a la presencia de algas marinas, al continuo oleaje, así como a la producción de oxígeno por parte de las microalgas simbiotes de las casiopeas. A pesar de que se esperaba encontrar altas concentraciones de sales debido a las características de este sitio, el valor registrado fue el menor de los encontrados en el período de estudio. Las causas de la baja salinidad podrían ser las altas precipitaciones, el surgimiento de agua dulce del subsuelo o ambas.

Siendo este el único sitio en el que se encontraron medusas en el mes de octubre, sería posible suponer que es un lugar en el que las medusas residen permanentemente. Sin embargo, para poder aseverarlo, sería necesario monitorear este sitio para observar si las condiciones persisten en el tiempo. Con respecto a los seis sitios de muestreo estudiados en el presente trabajo, este es el más cercano a

asentamientos humanos. Por lo que, el aporte de nutrientes exógenos podría jugar un papel importante en la presencia de estos organismos en épocas en las que los nutrientes son escasos en zonas poco perturbadas.

Trabajo de laboratorio

Revisión de hojarasca y muestras de plancton

Pólipos

Es sabido que la larva plánula de estas medusas se asienta en hojas de mangle rojo (*Rhizophora mangle*) en un alto estado de degradación. Como ya se mencionó en la sección de resultados, no se encontraron especímenes de pólipos en el área de estudio. Quizá las hojas de mangle recolectadas no presentaron el estado de degradación requerido para que se llevara a cabo el asentamiento. Resultados experimentales indican que un porcentaje menor al 5% de las larvas plánulas se asientan ya sea en hojas verdes de mangle, en pastos marinos o en conchas de bivalvos. Igualmente, prefieren asentarse sobre el lado sombreado de la hoja (91%) (Fleck y Fitt, 1999).

La ausencia de pólipos también podría deberse al movimiento de sedimentos, ya que a lo largo de los distintos meses de muestreo se observó su resuspensión, lo cual, podría afectar el asentamiento debido al recubrimiento de las hojas de mangle.

Por otro lado, el asentamiento de larvas podría llevarse a cabo en algún otro sitio cercano al área de estudio, lo suficientemente cercano para que posteriormente exista reclutamiento de individuos. Pudiéndose soportar esta idea debido a la gran cobertura de manglar que existe en el área de estudio.

Algunos autores han encontrado en la naturaleza esta fase del ciclo de vida de *C. xamachana* e incluso la han reproducido y sometido a condiciones experimentales. Fitt y Costley (1998) monitorearon la presencia de escifistomas en un par de sitios de los Cayos de la Florida durante un período de cinco años. Estas observaciones en campo permitieron registrar pólipos no solamente en hojas de mangle, sino, ocasionalmente en hojas de otros árboles y raramente en pastos marinos (*Thalassia*). También encontraron que los pólipos y las éfiras aparecen de

junio a principios de noviembre, atribuyendo su ausencia en el resto de los meses a su tolerancia fisiológica a la temperatura. Ya que, si bien encontraron huevos y larvas plánulas en medusas adultas en invierno, estos estaban en menor cantidad en contraste con los registrados en meses con temperaturas cálidas. Por otra parte, los pólipos adquieren a los simbiositos cuando comienza el proceso de estrobilación, por lo que, antes de dicho evento deben de alimentarse de zooplancton. Por lo tanto, hay pocos pólipos en invierno debido a las bajas densidades de zooplancton que se reportan en dicha época (McWilliam *et al.*, 1981 citado por Fitt y Costley, 1998), incluso aunque hubiera suficiente plancton, estos organismos disminuyen su eficiencia de ingerir alimento a bajas temperaturas (Fitt y Costley, 1998).

Éfiras

Los únicos reportes de medusas invertidas en la columna de agua en México corresponden a la laguna Bojórquez (se desconoce si son éfiras o ejemplares adultos), habiéndose registrado a *C. xamachana* de junio a octubre con fluctuaciones en su abundancia de 18-75 ind·1 000 m⁻³ (Segura-Puertas y Damas-Romero, 1997). La razón por la cual se podría haber encontrado una mayor abundancia de organismos en la laguna Bojórquez en contraste con la región de estudio, radicaría en que la laguna Bojórquez es un lugar con mayor grado de impacto humano. Estudios realizados en el Caribe mexicano y en las islas Bahamas reportan una mayor cantidad de individuos en zonas con mayor grado de eutrofización (Collado-Vides *et al.*, 1988; Stoner *et al.*, 2011).

Los caracteres observados en la éfira encontrada, fueron los mismos que emplearon Straehler-Pohl y Jarms (2010) para la descripción de *C. andromeda*, ello con la finalidad de comparar la morfología de ambas especies. Dichos autores, obtuvieron éfiras de *C. andromeda* mediante cultivos en laboratorio. En la descripción de ejemplares de alrededor de 2 mm contabilizaron de 17 a 23 canales ropaliars (\bar{x} = 19), de 34-46 lóbulos ropaliars, y una cobertura del 45% del diámetro del disco central por el manubrio (Tabla 5). También encontraron que los canales ropaliars están claramente bifurcados. Los resultados obtenidos en este trabajo, muestran que el número de canales radiales y de lóbulos ropaliars entran en el rango expuesto

por los mismos autores, mientras que el manubrio cubrió un menor porcentaje del diámetro del disco central. Dado que el ejemplar descrito en el presente estudio fue de un tamaño menor (1.54 mm), no se observó el mismo grado de bifurcación en cada pedúnculo lobular. Por lo que, las éfiras de ambas especies podrían ser morfológicamente crípticas o incluso podrían ser la misma especie, sin embargo, es evidente que no es posible realizar una aseveración de este tipo debido a que únicamente se encontró un espécimen.

Por otro lado, Gohar y Eisawy (1960b) encontraron éfiras de *C. andromeda* con entre 12-18 lóbulos ropaliar (\bar{x} = 16), con cuatro filamentos gástricos y entre 11-17 lóbulos velares.

Tabla 5. Proporciones corporales de *C. andromeda* (tomadas de Straehler-Pohl y Jarms, 2010) y *C. aff. xamachana*

	<i>C. andromeda</i>	<i>C. xamachana</i>
Porcentaje con respecto al diámetro total		
Longitud del lóbulo ropaliar	8%	7%
Longitud del pedúnculo lobular	8%	13%
Diámetro del disco central	68%	80%
Porcentaje con respecto a la longitud total del lóbulo marginal		
Longitud del lóbulo ropaliar	52%	35%
Longitud del pedúnculo lobular	48%	65%

Determinación del sexo

En tanto a la proporción de sexos de *C. xamachana*, Mayer (1910) menciona que las hembras son más abundantes que los machos. Por lo contrario, en el presente trabajo se encontró una mayor cantidad de machos. Únicamente se recolectó una mayor cantidad de hembras en el sitio adicional, visitado en octubre. En donde, la mayor cantidad de hembras podría ser uno de los factores que explica la elevada cantidad de organismos presentes en ese lugar.

Cómo se mencionó en la sección de resultados, la determinación del sexo se llevó a cabo mediante la observación de tejido gonádico. También es posible determinar el sexo de las medusas de mayor tamaño directamente en campo, ya que en las hembras los apéndices vesiculares del disco oral están modificados. Sin embargo, la revisión de las gónadas es una opción que puede brindar más información. Por ejemplo, en las Islas de Hawái se encontraron ejemplares hermafroditas. Dicha condición no habría sido detectada mediante una determinación en campo. Hofmann y Hadfield (2002) sugieren que la condición de hermafroditismo favorece el éxito reproductivo por la vía sexual de este organismo. No obstante, ninguno de los organismos sexados en este trabajo mostró dicha característica.

Es importante señalar que las hembras de mayor tamaño tanto en la época de nortes como en la de secas, contenían huevos embebidos en una mucosidad encontrada especialmente en el centro del disco. Además de la presencia de huevos fecundados también se suele reportar la presencia de larvas plánulas en dicha mucosidad (Hofmann *et al.*, 1996).

Determinación de la talla, peso húmedo, peso seco y peso seco libre de cenizas

Talla: los ejemplares sobrevivientes de la época de nortes, podrían ser los reportados en el período climático de secas. Dicha aseveración se hace debido a que los individuos recolectados en abril son de mayor tamaño a los recolectados en enero. Por otro lado, los ejemplares adultos de la época de secas podrían haberse reproducido y dado lugar a los organismos encontrados en julio, ya que estos son de un menor tamaño. Siguiendo esta lógica, se hubiese esperado que las medusas presentes en el mes de octubre fuesen de talla mediana o grande, los cuales, darían lugar a ejemplares recolectados en el mes de enero. Los especímenes recolectados en el sitio adicional durante octubre presentaron tallas medianas ($\bar{x} = 9.86$) (Fig. 31).

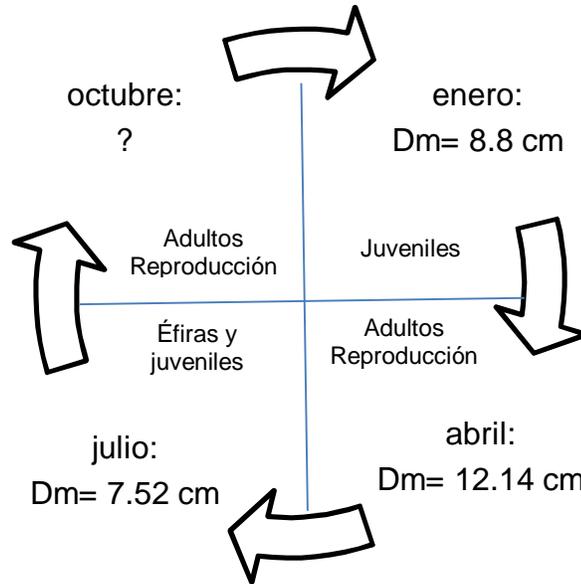


Figura 31. Variación temporal de la talla y posible período reproductivo acorde con los datos encontrados y esperados en el mes de octubre. Dm= diámetro de la campana.

A pesar de que se registraron bajas abundancias de organismos en abril, las densidades encontradas en julio fueron elevadas. Lo cual, refleja la alta capacidad reproductiva de estas medusas (favorecida por la reproducción sexual y asexual). Evidentemente, no es un hecho que los ejemplares observados en abril sean los que hayan dado origen a las cohortes encontradas en la época de lluvias, ya que pudo haber incorporación de organismos provenientes de zonas aledañas.

Bigelow (1900) reportó poblaciones con medusas de diversos tamaños. Asoció la variación en tallas a la reproducción asexual de estos organismos, ya que los escifistomas se reproducen todo el tiempo, por lo que, el nacimiento de medusas es continuo. Si bien el escifistoma libera una sola éfira (monodisco), una vez que esta es liberada, el pólipo puede volver a estrobilar (Mayer, 1910).

Normalmente se menciona que estos ejemplares estrobilan durante el verano y principios de otoño, por lo que, se esperaría encontrar éfiras y ejemplares de menores tallas en dichas estaciones (Fitt y Costley, 1998). Por otro lado, las medusas adultas se encontrarían todo el año, suponiendo que al igual que *C. andromeda* tienen una esperanza de vida promedio de entre 16 y 17 meses (Gohar y Eisawy, 1960a). En el presente trabajo únicamente se registraron éfiras en el mes de julio, por lo que, el evento reproductivo se debió haber llevado a principios de verano.

Sin embargo, en el mes de enero y abril se observaron medusas jóvenes (<15 mm), por lo que, la reproducción no estaría restringida a verano y otoño. Por su parte, Hummelinck (1968) reportó en Curazao y Bonaire pólipos y éfiras en noviembre y febrero respectivamente.

Estudios fisiológicos con estas medusas, sugieren que las mayores tasas fotosintéticas ocurren en ejemplares de menor tamaño debido a que presentan una mayor cantidad de algas, así como una actividad metabólica que favorece la fotosíntesis (Vodenichar, 1995 citado por Verde y McCloskey, 1998). Por lo que, probablemente los ejemplares recién asentados en el bentos presentan una distribución diferente a los de mayores tallas. De ser certera esa hipótesis, no sería posible apreciar naturalmente el ciclo de vida de estos organismos en un solo sitio. Esto se ve reflejado en la zona cercana al sitio seis, en donde únicamente se encontraron medusas pequeñas (<15 mm). De esta manera, se esperaría encontrar a los individuos adultos en zonas bien iluminadas para aprovechar eficientemente la luz.

Otros trabajos sugieren que existen organismos de mayor tamaño en zonas aledañas a asentamientos humanos (Stoner *et al.*, 2011). Debido a que en la zona de estudio no existe asentamientos cercanos (sitios uno-tres) y si los hay son relativamente pocos (sitios cuatro-seis) se esperaría que los ejemplares medidos representaran la variación natural de la talla de estas medusas. En el presente trabajo se registró una diámetro de campana máximo de 17.1 cm en contraste los 30 cm mencionados por otros autores (Boero *et al.*, 2010).

Collado-Vides *et al.* (1988) encontraron ejemplares de menor tamaño en los meses de mayo, julio y diciembre. En este trabajo, los ejemplares de menor tamaño fueron recolectados en julio y enero respectivamente.

Peso húmedo, peso seco y peso seco libre de cenizas: Stoner *et al.* (2011) estudiaron la abundancia, talla y peso de *Cassiopea* spp., en diversos sitios de muestreo de las Islas Ábaco, Bahamas. En una estación de muestreo ubicada en Little Harbour encontraron a los ejemplares de mayor peso, siendo 3.5 g de peso seco el valor promedio y 11 g el máximo. Como se mencionó en la sección de resultados, en el presente trabajo se encontró que el peso seco equivale al

1,47±0,39% del peso húmedo. Por lo que, si se realiza la conversión, el peso húmedo promedio encontrado por Stoner *et al.* (2011) sería de 238.09 g, mientras que el máximo de 748.30 g. Esta aproximación sugiere que el ejemplar de mayor peso recolectado por dichos autores sería aproximadamente 50% más pesado que el de mayor peso encontrado en este estudio. Con respecto a la talla, los ejemplares de mayor tamaño registrados por Stoner *et al.* (2011) alcanzaron diámetros de la campana de 22 cm en contraste con los 17.1 cm del ejemplar de mayor talla (recolectado en abril). Si bien los autores mencionan que en Little Harbour existen pocos asentamientos humanos, señalan que existen otras fuentes de eutrofización, las cuales, afectan directamente este hábitat.

En el presente trabajo se encontraron medusas que a pesar de presentar tamaños similares difirieron en su peso, especialmente las encontradas en las épocas de nortes y lluvias. Algunas de las causas de esta variación serían el contenido de agua, el espesor de la mesoglea y en menor medida el peso de los simbiontes. Experimentos realizados en ejemplares de diversos tamaños de *Cassiopea* spp., sugieren que en condiciones de hambruna los ejemplares de menor tamaño pierden más peso que los de mayor talla (Hatai, 1917).

Con respecto a la variación del peso en las diferentes épocas de muestreo, los mayores pesos húmedos se registraron en la época de secas (171.69±106.4 g), es decir, en abril. Según los resultados obtenidos por Gohar y Eisawy (1960a), estas medusas tienen una esperanza de vida aproximadamente de un año y medio. Por lo que, se hubiese esperado encontrar ejemplares de grandes tallas en todo período de estudio. No obstante, difícilmente se encontraron ejemplares de pesos húmedos superiores a los 150 g. Por lo cual, se podría pensar que los ejemplares de mayor tamaño se desplazan a otros sitios o que existen factores que reducen la esperanza de vida de estas medusas.

McGill y Pomory (2008) encontraron en condiciones experimentales que ejemplares de *C. xamachana* expuestos a temperaturas de 34°C durante seis días comienzan a sufrir blanqueamiento. El efecto de dicho fenómeno lo corroboraron al observar cambios en la coloración de la umbrela y al observar microalgas con apariencias anormales y en menores densidades. El blanqueamiento de los

ejemplares sometidos al experimento estuvo acompañado de una reducción significativa de su peso húmedo. Si bien no se registraron temperaturas superiores a los 34°C en el área de estudio, este efecto podría tener una repercusión considerable en los períodos climáticos con mayores temperaturas. Pudiéndose observar, en los ejemplares recolectados en el mes de enero y julio, ya que a pesar de presentar diámetros promedio similares, presentaron disparidad en la medida del peso húmedo.

Trabajo de gabinete

Estimación de la biomasa

En un principio se planteó utilizar la ecuación de regresión utilizada por Stoner *et al.* (2011)*. Sin embargo, debido a que se contaba con pesos secos <1 g, el utilizar el logaritmo base 10 daba como resultados estimaciones de cero o negativas.

$$PS = 2.09 * \log_{10}(\text{diámetro de la campana}) - 4.09 *$$

Posteriormente se trató establecer una ecuación de regresión diámetro-peso seco propia. No obstante, como se mencionó anteriormente tanto el peso seco como el peso seco libre de cenizas sólo fueron determinados en algunos de los ejemplares (el resto fueron calculados con proporciones). Por lo que, los datos con los que se contaba no eran suficientes para obtener un buen ajuste debido al bajo número de muestras, por lo que se obtenía un valor de R² bajo.

Existen una serie de problemáticas asociadas al cálculo de la biomasa. Siendo la principal la estimación de la abundancia de los organismos. Debido a que dicha estimación envuelve una alta variabilidad entre réplicas, la cual, incluye desvíos estándar de hasta el 90% de la media (Kingsford *et al.*, 2000 citado en Schiariti, 2008). Una de las problemáticas en el presente estudio fue la imposibilidad de medir el diámetro de todos y cada uno de los ejemplares censados, lo que implica una menor precisión en la obtención de la biomasa.

Para la estimación de la biomasa, normalmente se emplea el peso húmedo, peso seco y/o peso seco libre de cenizas. Con respecto a la relación de porcentaje

existente entre peso seco y peso húmedo, Larson (1986) encontró que el peso seco equivale entre el 3.7 y 4.2% del peso húmedo, mientras que el peso seco libre cenizas representa entre el 21 y 31% de peso seco. Dicho autor sugiere que el peso seco y el seco libre de cenizas no deben de ser considerados como una medida exacta del contenido de materia orgánica (biomasa), ya que, suelen permanecer residuos de sales inorgánicas y “agua ligada” (bound water). De esta manera, los resultados de biomasa deben ser considerados como relativos. Adicionalmente en su trabajo, dicho autor presenta como resultado de una revisión de literatura que en tres rizóstomos (*Rhizostoma pulmo*) el peso seco equivale entre el 2.2-4.6% del peso húmedo, mientras que el peso seco libre de cenizas corresponde entre el 24 y 35% del peso seco. También muestra una tabla en la que resume los equivalentes de peso para el grupo de las escifomedusas (Tabla 6).

Tabla 6. Datos de la composición química de las escifomedusas (Tomado de Larson, 1986)

Taxón	Peso seco (% peso húmedo)	Peso seco libre de cenizas (% peso seco)	Contenido de carbono (% peso seco)	Contenido de nitrógeno (% peso seco)
Scyphomedusae	4-5	20-50	4-15	1-4

Algunos autores consideran utilizar siempre y cuando sea posible el peso húmedo como estimador de la biomasa. Sin embargo, esto es impráctico en organismos gelatinosos, ya que estos suelen reducir notablemente su peso una vez fijados (Persad, 2003).

A pesar de que en algunas especies es posible utilizar ecuaciones de regresión peso-longitud de organismos morfológicamente similares o del mismo género (Nakajima *et al.*, 2014), en el presente trabajo se sugiere el empleo de ecuaciones propias, ya que existe una alta variación morfológica en los organismos, lo cual, incluye cambios tanto en peso como en talla.

Es importante conocer la abundancia, biomasa, talla y las variaciones espacio-temporales de estas medusas debido a que se pueden emplear como recurso. Ya

que, podrían ser extraídas y cultivadas para alimentar animales en cautiverio cuya fuente de alimento es el plancton gelatinoso (Pierce 2005).

Análisis estadísticos

PERMANOVA

Los resultados muestran que la escala espacial de mayor tamaño es la que presenta la mayor variabilidad; ambas localidades están separadas por al menos 10 km. En la zona de Bacalar Chico se registró una mayor cantidad de organismos. Si bien no se conocen a ciencia cierta los factores que influyen en este nivel espacial, es posible señalar algunos de los siguientes factores como los responsables de la variación. Entre ellos, la dominancia de especies vegetales; la profundidad; el tipo de sustrato encontrado en la transición tierra-agua y el grado de influencia humana y de las aguas del mar Caribe en las localidades.

En la zona de Bacalar Chico es posible observar a simple vista una mayor homogeneidad del hábitat con respecto a la vegetación, por lo que las especies podrían estar distribuidas en toda esta localidad. Otra de las características podría ser la mayor densidad de manglar, la cual, supone una mayor cantidad de sustrato para el asentamiento de pólipos. Igualmente, el tipo de sustrato encontrado en la transición tierra-agua, ya que, en esta localidad se observaron en su mayoría sustratos arenosos.

En Xcalak existe una mayor influencia del mar Caribe, lo cual, supondría una mayor homogeneidad de los parámetros hidrológicos. A pesar de ello, no se registraron ejemplares en ninguna de las épocas de muestreo. Por lo que, las variables hidrológicas no serían un factor limitante. Los sustratos encontrados en la transición tierra-agua de esta localidad fueron principalmente fangos, poco compactos, por lo que, se necesitaría un evento de menor energía para ponerlos en suspensión en contraste con el sustrato arenoso que hay en Bacalar Chico. Estas condiciones podrían ocasionar el recubrimiento de las hojas de mangle, dejando una menor área para el asentamiento de los pólipos.

Algunas de las variables de respuesta consideradas para el nivel de sitios fueron los parámetros hidrológicos. Sin embargo, a pesar de no existir mayor

disparidad entre los registros en los diferentes sitios de muestreo, si los hubo en la abundancia de organismos, por lo cual, no es un factor representativo en la variación. Otro de los factores observados fue la dominancia de ciertas especies de pastos marinos en los sitios de muestreo. Los sitios de muestreo ubicados en la zona interna de la bahía de Chetumal se caracterizaron por la baja dominancia de *T. testudinum* en contraste con los encontrados en la zona externa de la bahía. Siendo este un factor importante en la variación entre sitios, debido a la competencia interespecífica por sustrato y al efecto de sombreado generado por los pastos marinos.

Si bien es cierto que todas las estaciones de muestreo se ubican dentro del área natural protegida “Parque Nacional Arrecifes de Xcalak”, los sitios posicionados en la zona de Xcalak presentan mayor cercanía a asentamientos humanos.

Como se mencionó anteriormente, en octubre únicamente se encontraron ejemplares en un sitio no considerado originalmente en este trabajo (ubicado en la localidad de Xcalak). Quizá dicho sitio, al estar más cercano a asentamientos humanos y al recibir un mayor aporte de nutrientes de origen exógeno, congregaría a gran parte de los ejemplares de la localidad, restringiendo el verdadero rango de distribución de estas medusas a un solo sitio.

La menor variación de la abundancia se encontró en la menor escala espacial, esto se podría atribuir al hecho de que estos organismos son de hábitos gregarios por lo que, se distribuyen en parches en ciertas áreas.

Las variaciones aportadas por los niveles época*localidad, época*sitio y época se podrían atribuir a los cambios en las condiciones ambientales y a la disponibilidad de recursos que implica cada período climático. Así como seguramente al comportamiento de estas medusas y a su ciclo biológico, el cual, determina la presencia de ejemplares adultos en ciertas épocas, así como su ausencia en otras.

No se encontraron trabajos en la zona de estudio con respecto a la abundancia de estos organismos conforme a distintas escalas espaciales y temporales. Sin embargo, Hernández-Arana y Ameneiro-Angeles (2011) realizaron un estudio de la diversidad de organismos bentónicos en cuatro localidades de la bahía de Chetumal, cada uno con distinto grado de influencia del Canal de Zaragoza y del Canal de Bacalar. Su diseño de muestreo considero cuatro niveles espaciales y

tres temporales. Encontraron una mayor riqueza específica en la zona de muestreo localizada en la zona cercana a Xcalak. Dichos autores caracterizan el canal artificial como carente de vegetación en su orilla, en donde, debido a que no existen barreras biológicas (manglar), el movimiento de agua alcanza el interior de la bahía de manera plena, llevando consigo organismos que tienen una alta probabilidad de asentarse en el interior de la bahía. Siguiendo este supuesto, existe la posibilidad de que esta localidad carezca de organismos en la zona externa ya que estos se encuentran en la zona interna.

Condiciones ambientales y abundancia de organismos

Los resultados obtenidos mostraron correlaciones débiles, ya que en épocas y sitios de muestreo con parámetros hidrológicos similares hubo cambios en las abundancias de medusas, habiendo en algunos de ellos densidades relativamente elevadas, mientras que en otros nulas.

La ausencia de medusas en algunos de los sitios de muestreo, lejos de estar influenciada por estas variables ambientales, podría estar asociada en gran medida al tipo de sustrato. La falta de significancia estadística en las épocas de nortes ($0.56 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$) y secas ($0.25 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$) se asocia a la poca cantidad de individuos encontrados en contraste con el primer muestreo realizado en la época lluvias ($4.15 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$).

CONCLUSIONES

A pesar de que no hubo una variación drástica en los registros de las variables hidrológicas, no se observaron ejemplares en octubre. Por lo que, las medusas se encontraron en el área de estudio desde invierno hasta verano, presentando cambios en su abundancia en los diferentes períodos climáticos. La ausencia de las medusas puede ser atribuida a la muerte o emigración de los organismos.

La presencia de medusas en un sitio de muestreo ajeno a los estudiados en el presente trabajo, sugiere que existen zonas en donde estas medusas se concentran (fuentes), a partir de las cuales se podrían dispersar a otras áreas (sumideros).

La fase medusa está adaptada para la vida en el bentos, sin embargo, no son organismos sésiles, por lo que, en caso de disturbios pueden desplazarse. Además,

este tipo de organismos presentan altas fluctuaciones en sus poblaciones como reacción a las condiciones ambientales, por lo que, no es extraño que en algunas épocas de muestreo sean muy abundantes, en otras poco frecuentes o incluso inexistentes.

No se encontraron pólipos y el número de éfiras registrado fue bajo. Dado que la zona de estudio presenta una alta densidad de manglar, es necesario muestrear superficies de mayor extensión para encontrar la zona de asentamiento y metamorfosis de los pólipos.

La ausencia de medusas podría estar ligada a su historia de vida. Al presentar una fase de pólipo, es necesario que haya sustrato disponible para que la larva plánula se asiente y continúe con su ciclo biológico. Aunque las condiciones hidrológicas sean óptimas, la presencia de medusas sería nula al encontrarse en sitios en los cuales no hay sustratos ni profundidades adecuadas para el desarrollo de los pólipos. Por lo que, en ese tipo de hábitats la presencia de medusas se explicaría por procesos migratorios.

La variación en los mayores niveles espaciales se asocia principalmente a la dominancia de pastos marinos, al tipo de sustrato encontrado así como al grado de exposición que presentan las localidades al mar Caribe. Por el contrario, en las escalas más finas se debe principalmente a la distribución gregaria de las medusas, así como posiblemente a la selección de hábitat de estos organismos.

El estudio de la variación espacio-temporal de la abundancia de estas medusas debe de ser considerado como un primer paso para realizar otro tipo de estudios. Por ejemplo, como un estudio previo al aprovechamiento de recursos. Ya que, antes de emplear los recursos es necesario observar si estos persisten de manera natural en el tiempo.

En contraste con el antecedente de la observación de medusas invertidas en la laguna Bojórquez (Collado-Vides et al., 1988), en este trabajo se encontró una menor cantidad de organismos. Por lo que, con base a dicho criterio, esta zona puede ser considerada como poco perturbada y ser útil como una localidad previa a

un disturbio, ello, en caso de querer detectar patrones de distribución y abundancia en condiciones naturales y alteradas por el humano.

Capítulo II: Anomalías y variaciones morfológicas en *C. xamachana* Bigelow, 1892



Fotografía: Humberto Bahena, ECOSUR.

OBJETIVOS

Objetivo general

Observar y registrar las anormalidades y variaciones morfológicas existentes en las medusas invertidas a partir de los ejemplares recolectados en Bacalar Chico e Xcalak, Quintana Roo.

Objetivos particulares

- Identificar a nivel específico las medusas del género *Cassiopea* en el área de estudio.
- Reconocer las anomalías y las variaciones morfológicas y morfométricas entre los individuos recolectados.

MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de laboratorio

Identificación taxonómica y observación de caracteres

La identificación de los ejemplares adultos se realizó a nivel específico, para lo cual se utilizó un microscopio estereoscópico. Para la determinación taxonómica se emplearon principalmente los trabajos de Bigelow (1900), Mayer (1910) y Hummelinck (1968).

Se registraron las variaciones morfológicas de los 81 individuos recolectados, 58 provenientes de los seis sitios de muestreo planteados originalmente y 23 más recolectados en una estación de muestreo adicional visitada en octubre (véase página 34). Se describen variaciones en distintos caracteres que incluyen: 1) el número, la ramificación y longitud de los brazos orales con respecto al diámetro de la campana; 2) la forma y el color del tejido gonádico; 3) el número de ostios genitales; 4) el color de la campana; 5) el número de ropalia; 6) el número, el color, la distribución y la forma de los apéndices vesiculares y 7) la longitud, amplitud y anastomosis de los canales radiales. Adicionalmente se registraron las anomalías morfológicas encontradas en los especímenes revisados.

RESULTADOS

Identificación taxonómica

Algunos autores sugieren que la determinación a nivel específico de estas medusas puede llevarse a cabo fácilmente en campo por la presencia o ausencia de una depresión central en la campana, el tamaño de los brazos orales con respecto al diámetro de la umbrela, el color del individuo y la forma y el número de los apéndices vesiculares (Mayer 1910; Kramp 1961; Hummelinck 1968).

Con la finalidad de observar detenidamente y evaluar el valor taxonómico de dichos caracteres, se capturaron 81 ejemplares adultos. Doce ejemplares fueron recolectados durante la época de nortes, 14 en la de secas y 55 en la de lluvias (32 en julio y 23 en octubre).

En México se han identificado las especies *C. xamachana* y *C. frondosa*. No obstante, análisis genéticos (gen mitocondrial Citocromo oxidasa I) demuestran que individuos de *C. xamachana* de Bermudas y Florida presentan una divergencia genética baja ($\bar{x}=0.3\%$) con respecto a individuos de *C. andromeda* del Mar Rojo (Holland *et al.*, 2004). Debido a la carencia de evidencia morfológica y genética que permita diferenciar a *C. xamachana* de *C. andromeda* es probable que se trate de la misma especie (Hummelinck 1968; Holland *et al.*, 2004). En dado caso, el nombre de *C. andromeda* prevalecería sobre *C. xamachana* por la precedencia nomenclatural de dicho taxón. En el presente trabajo se empleará el nombre *C. xamachana* (véanse páginas 84-85).

A pesar de que se encontraron altas variaciones en los caracteres morfológicos analizados, es posible señalar que 77 ejemplares presentaron afinidad a *C. xamachana* y cuatro a *C. frondosa*. Normalmente los ejemplares mostraron la depresión central atribuida a *C. xamachana* y a algunas variedades de *C. andromeda* (Mayer 1910). Además, mostraron apéndices en forma alargada o espatulada, así como usualmente un número igual o mayor a 16 ropalia (Fig. 32).

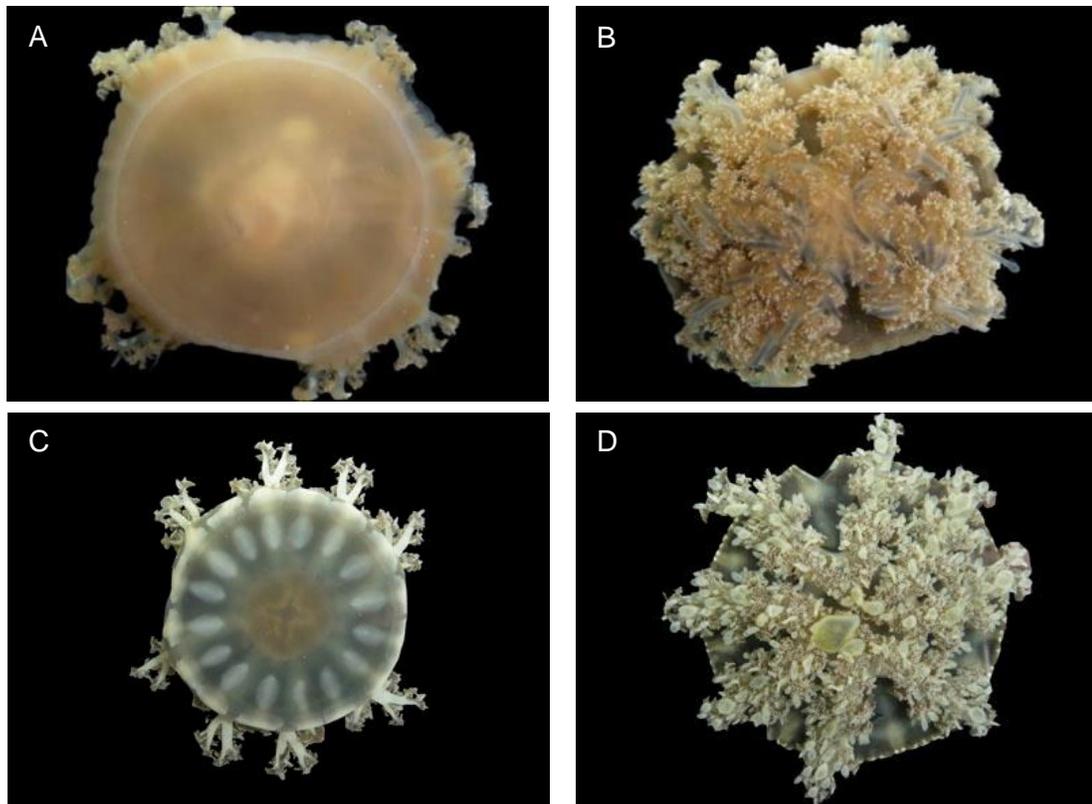


Figura 32. *C. xamachana*. A) Vista aboral; B) Vista oral. *C. frondosa*: C) Vista aboral; D) Vista oral.

Observación de caracteres en *C. xamachana*

A continuación se presentan las anomalías y las variaciones encontradas en los caracteres morfológicos revisados. Entre ellos, el número de brazos orales, el tamaño de los tentáculos con respecto al radio de la campana, la disposición de las gónadas, la coloración de la umbrela, el número de ropalia y el color y la forma de los apéndices vesiculares.

Brazos orales

Número

A pesar de que las medusas invertidas se caracterizan por poseer ocho brazos orales, se observaron ejemplares con seis, siete, nueve e incluso 10 brazos orales (Fig. 33).

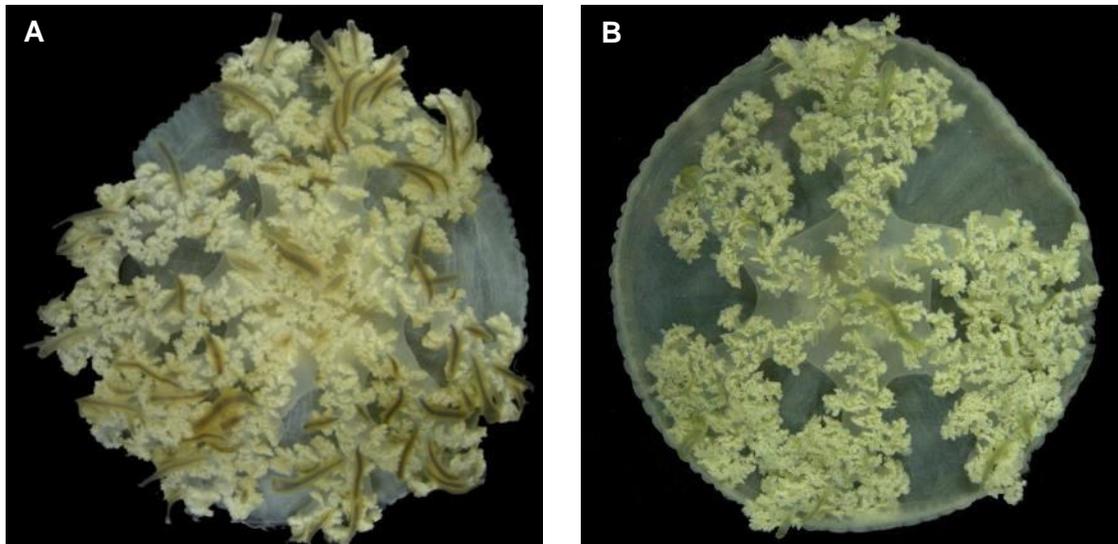


Figura 33. Variación en el número de brazos orales. A) Ejemplar con 10 brazos orales; B) Espécimen con 6 brazos orales.

El 88% de los ejemplares analizados presentaron ocho brazos orales, es decir, 68 de ellos, este grupo fue seguido en frecuencia por los individuos con siete y 10 brazos orales con un 5 y 4% respectivamente y finalmente los organismos con seis y nueve brazos orales representaron el 2% en conjunto (Fig. 34).

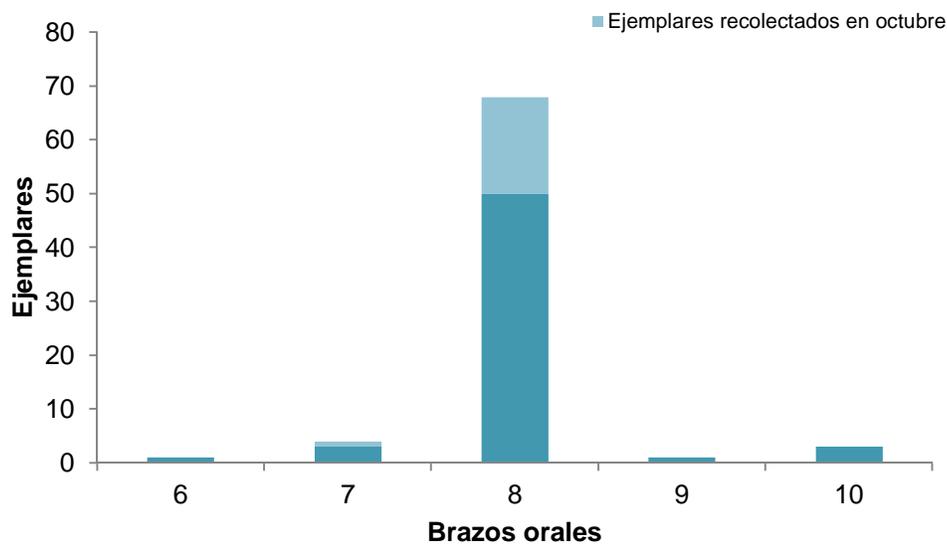


Figura 34. Variación en el número de brazos orales en las medusas recolectadas.

Longitud

Otro de los caracteres que presentó variación fue la longitud de los brazos orales. La mayoría de los ejemplares de tamaño pequeño (<5 cm) mostraron brazos orales que no excedieron el radio de la campana (Fig. 35A). Por el contrario, algunos de los individuos adultos presentaron brazos que sobresalieron de manera evidente de la umbrela mientras que otros no (Fig. 35B).

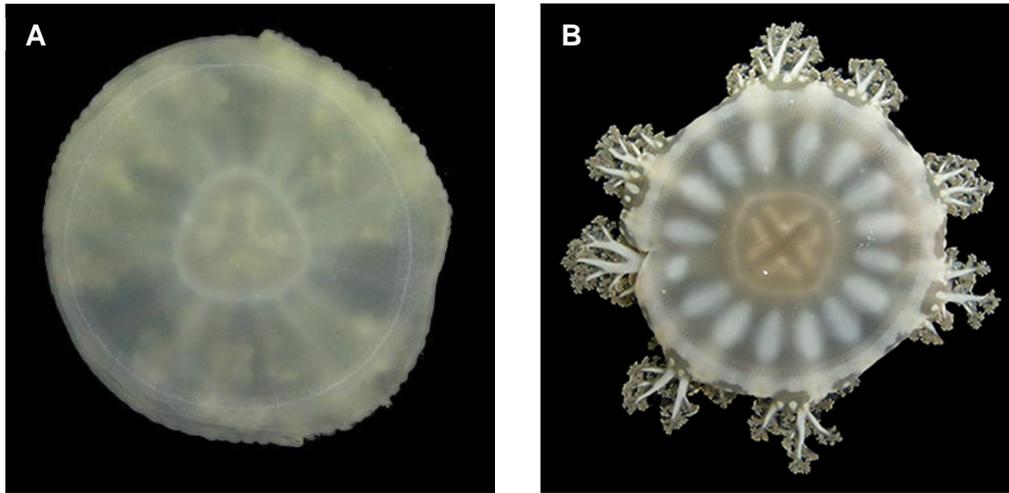


Figura 35. Variación en la longitud de los brazos orales. A) Organismo con brazos orales de menor tamaño al radio de la campana; B) Medusa con brazos orales de mayor tamaño al radio de la umbrela.

Número de ramificaciones

Los brazos orales también mostraron cambios en el número de ramificaciones primarias. De manera general los individuos presentaron seis ramificaciones, habiendo en algunos casos un par de ramificaciones de menor tamaño en la base del brazo oral; las ramificaciones fueron alternas (Fig. 36).

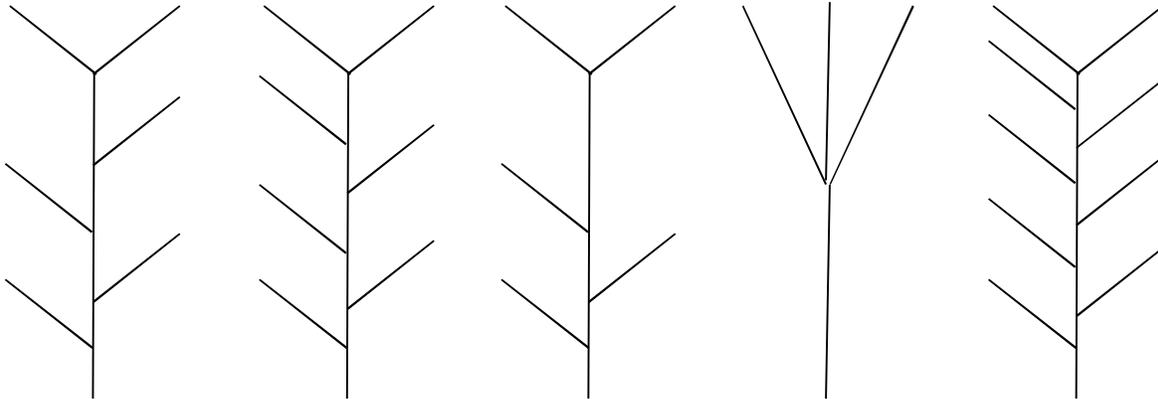


Figura 36. Representación de la variación en el número de ramificaciones de los brazos orales.

Otras variaciones

Además de las variaciones señaladas anteriormente, también se registraron otras anomalías. En una de las medusas recolectadas en abril, los brazos orales estaban divididos en dos grupos, cada uno con cuatro brazos orales, es decir, no estaban distribuidos en pares como lo están frecuentemente (Fig. 37).



Figura 37. Individuo con los brazos orales dispuestos en dos grupos.

Los brazos orales de los ejemplares recolectados en los meses de julio y octubre presentaron una tonalidad blanquecina en su superficie posterior.

Ostios genitales

El número de ostios genitales fluctuó de dos a cinco en los animales revisados (Fig. 38). Normalmente estas medusas poseen cuatro ostios. Cada uno de ellos separa un par de brazos orales, dividiendo así al organismo en cuatro cuadrantes.

La variación en el número de ostios genitales se encontró asociada al número de brazos orales. Dos de los organismos con 10 brazos orales presentaron cinco ostios genitales, un ejemplar con seis brazos orales presentó tres. Por otro lado, un individuo con diez brazos orales presentó únicamente dos ostios. Todas las medusas con 8 brazos presentaron cuatro ostios genitales.

En algunos de los organismos no se pudieron observar estas cavidades, debido a la pérdida del disco oral.

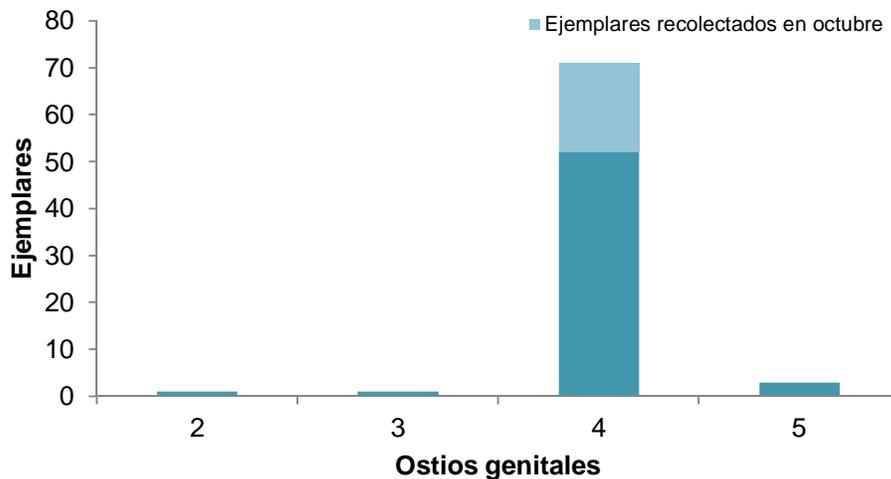


Figura 38. Variación en el número de ostios genitales en *C. xamachana*.

Gónadas

Las variaciones en el material gonádico ocurrieron en el color, la disposición del tejido, así como en la forma de la cavidad gastrovascular.

Constantemente se encontraron variaciones en la manera en que se disponen las gónadas, en algunos de los casos no siendo posible distinguir las cuatro gónadas características de este género. Se observaron gónadas con patrones normales de distribución, es decir, las cuatro gónadas bien diferenciadas (Fig. 39A), tejido

gonádico dispuesto en puntos (Fig. 39B), distribuido en tres secciones (Fig. 39C) y destruido uniformemente en la cavidad que lo contiene (Fig. 39D).

La cavidad gastrovascular típicamente presentó forma circular o cuadrangular (Fig. 39A-B). No obstante, seis ejemplares mostraron variaciones, presentado formas triangulares y pentagonales (Fig. 39C-D).

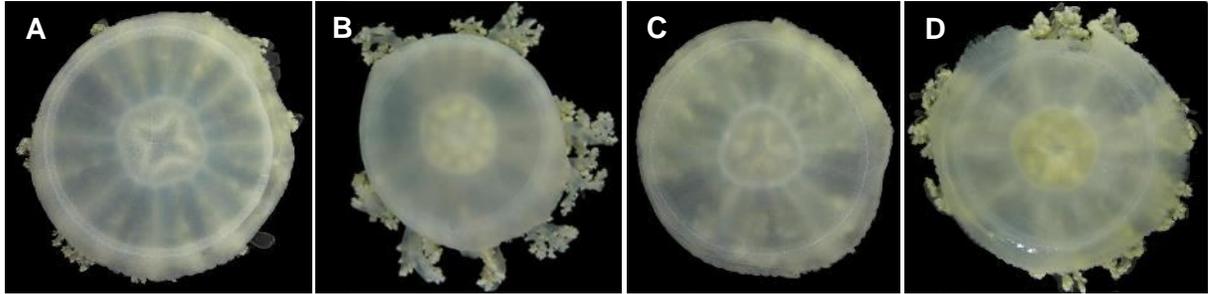


Figura 39. Variación en la forma de las gónadas y en la forma de la cavidad gastrovascular. Formas: A) Cuadrangular; B) Circular; C) Triangular; D) Pentagonal.

Disposición: A) Típica; B) En puntos; C) Tripartita; D) En todo el celenteron.

El tejido gonádico normalmente fue de coloración blanquecina/beige. Sin embargo, también se observaron tonalidades rojizas.

Umbrela

Otro carácter que mostró variación en los individuos observados fue la coloración de la campana. Frecuentemente se encontraron medusas con la umbrela de color pardusco. Sin embargo, también se encontraron organismos con tonalidades amarillas y ámbar (Fig. 40A-C).

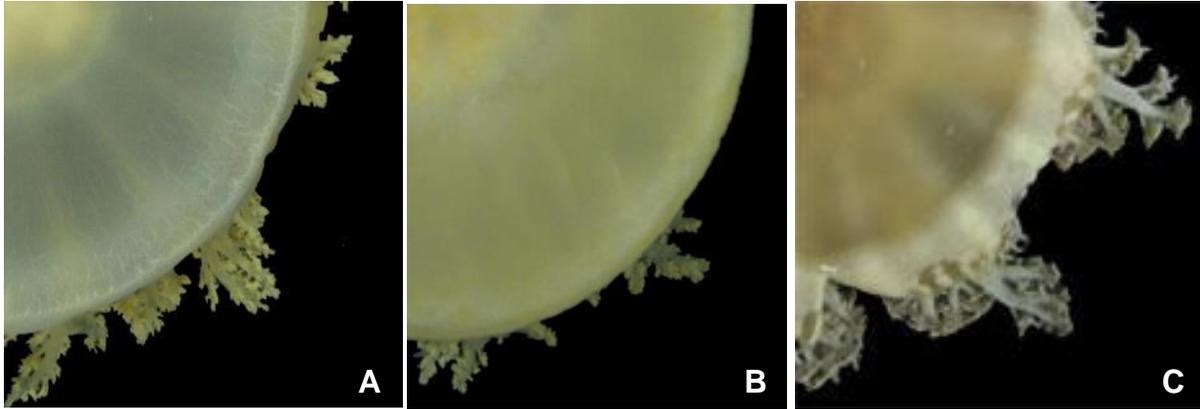


Figura 40. Coloración de la campana en las medusas invertidas. A) Pardusco; B) Amarillo; C) Ámbar.

En enero, el 58% de los ejemplares presentó la coloración pardusca típica de *C. xamachana*, mientras que el 42% presentó tonalidades amarillas. En la época de secas, el 64% presentó color pardusco y el 36% tonalidades amarillas. Mientras que en julio el 53% tuvo un color pardusco, el 28% de tonos amarillos y el 19% color ámbar. Con respecto a las medusas capturadas en octubre, el 26% fue de color pardusco, el 32% amarillo y el 42% ámbar.

En los muestreos correspondientes a la época de lluvias se observaron ejemplares con marcas blancas en la exumbrela. A pesar de que en las descripciones morfológicas de *C. xamachana* comúnmente se mencionan estas marcas (Bigelow, 1900; Mayer, 1910; Kramp, 1961; Hummelinck 1968), en el presente trabajo únicamente aparecieron en los organismos recolectados en los meses de julio y octubre. Las marcas blancas variaron entre ejemplares, mostrándose de manera general en tres formas:

- a) Medusas invertidas con vestigios de marcas blancas en la umbrela (Fig. 41A).
- b) Se encontró un espécimen con 15 marcas blancas en forma de trapecio en el margen umbrelar, no fusionadas. Con tres marcas blancas entre los canales ropaliare, dos de ellas ubicadas en los lóbulos próximos a las ropalia y una en el lóbulo marginal central (Fig. 41B)

- c) Individuos con generalmente 16 bandas, cada una sobre un canal ropaliar. Las marcas blancas corren desde el perímetro de la cavidad gastrovascular hasta la periferia del disco umbrelar, en donde pueden fusionarse formando un anillo (Fig. 41C) o no (Fig. 41D). Cuando lo hacen, forman un anillo que rodea el borde de la campana. Cada nicho ropaliar presenta una marca blanca de mayor tamaño, y hay tres pequeñas marcas blancas entre cada nicho, una por cada, lóbulo marginal.

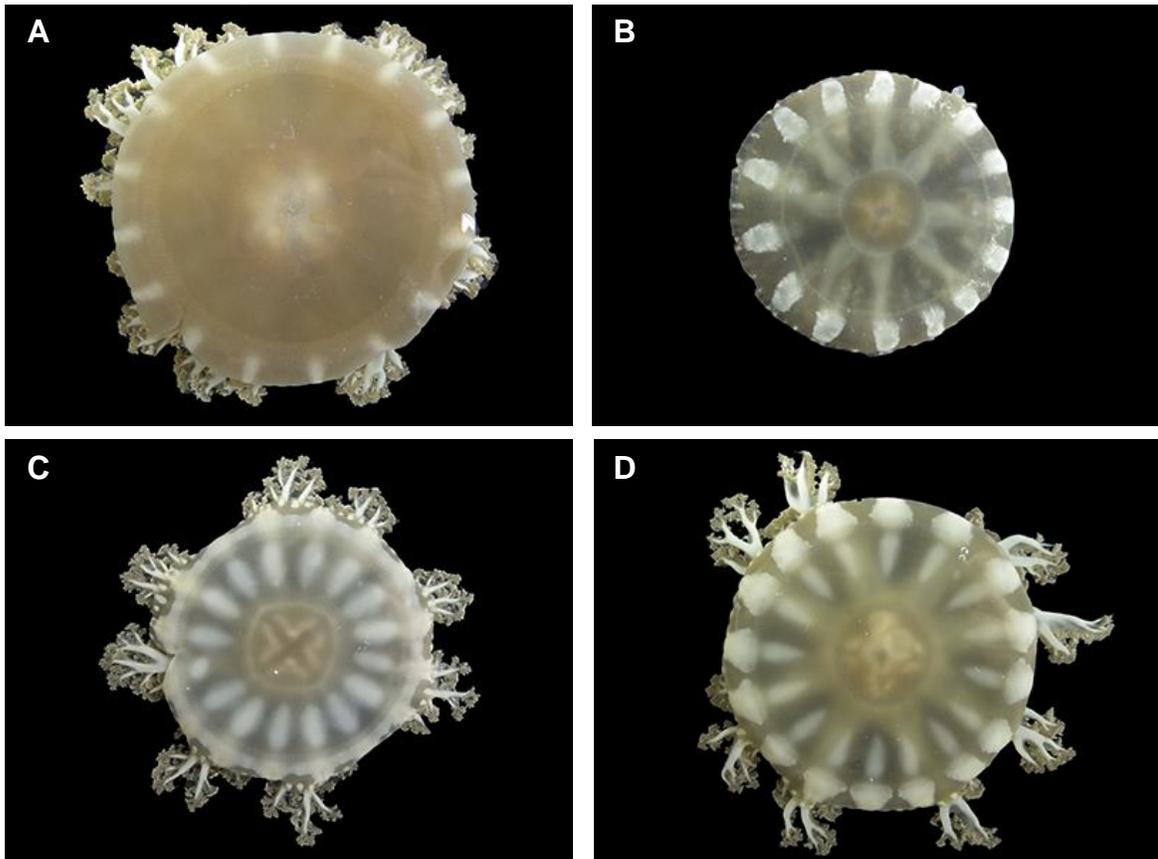


Figura 41. Detalle de las marcas blancas presentes en los ejemplares recolectados durante la época de lluvias.

Estas marcas blancas aparecieron en el 75% de los ejemplares recolectados en julio y en el 89% de los individuos recolectados en octubre.

Diecinueve de las medusas recolectadas en julio presentaron el patrón de marcas blancas típico, cinco presentaron marcas tenues y ocho no presentaron.

De los organismos recolectados en octubre, 12 presentaron el patrón de distribución típico, cuatro mostraron restos de marcas blancas en mayor o menor

grado y uno presentó un patrón distinto, siendo el de menor tamaño de los capturados. Los especímenes que no presentaron marcas o que presentaron restos, fueron los de mayor tamaño.

En algunos de los animales color pardusco, se observó la presencia de bandas de color oscuro, generalmente una por cada canal ropaliar. Se contabilizaron desde 14 hasta 24 bandas de color obscuro, siendo 16 el número predominante. Por el contrario, en ejemplares de tonalidades ámbar y amarillo no se observaron bandas. El 70% de las medusas presentaron por lo menos alguna marca en la umbrela, ya sea blanca u oscura, evidente o parcialmente expuesta.

De manera general todos los organismos presentaron cinco lóbulos marginales entre cada rhopalium, siendo de menor tamaño los ubicados al costado del nicho ropaliar (Fig. 42).

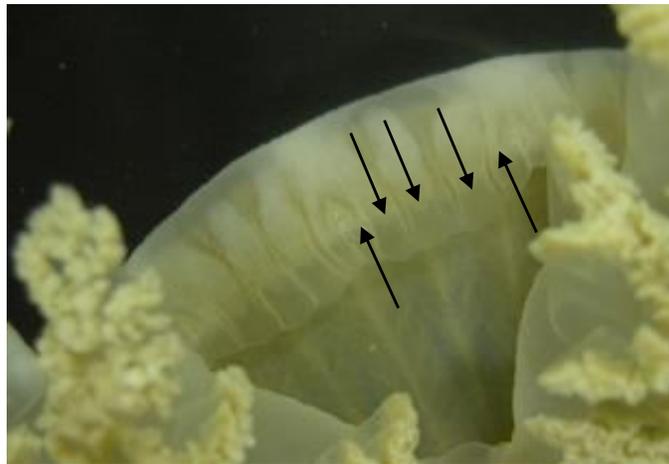


Figura 42. Acercamiento a los lóbulos marginales, es posible observar cinco lóbulos entre rhopalium.

Ropalia

Los individuos también mostraron diferencias en cuanto al número de ropalia, normalmente presentaron 16. Sin embargo, se observaron variaciones desde 14 hasta 24. Únicamente se encontraron ocho ejemplares con menos de 16 ropalia, siendo más abundantes aquellos con un mayor número (Fig. 43).

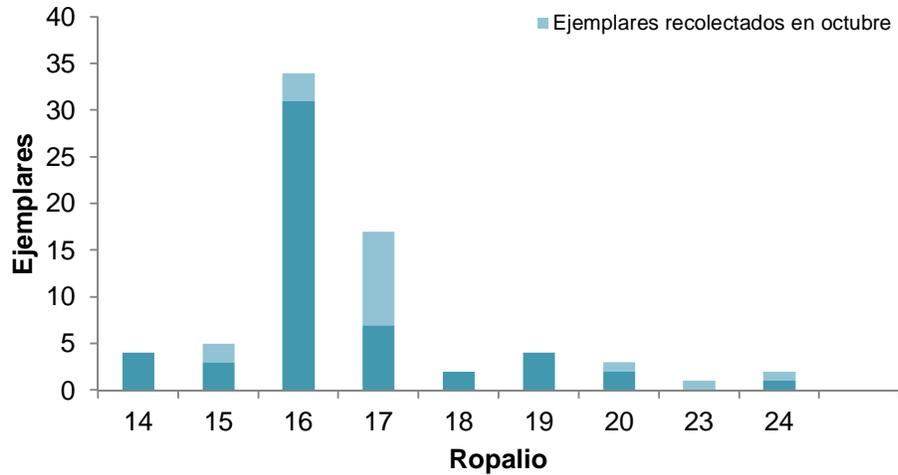


Figura 43. Número de ropalia contabilizadas en las medusas recolectadas.

Se encontró un ejemplar con anomalía en la ubicación de las ropalia, puesto que se localizaban en el borde interno del margen umbrelar (Fig. 44).

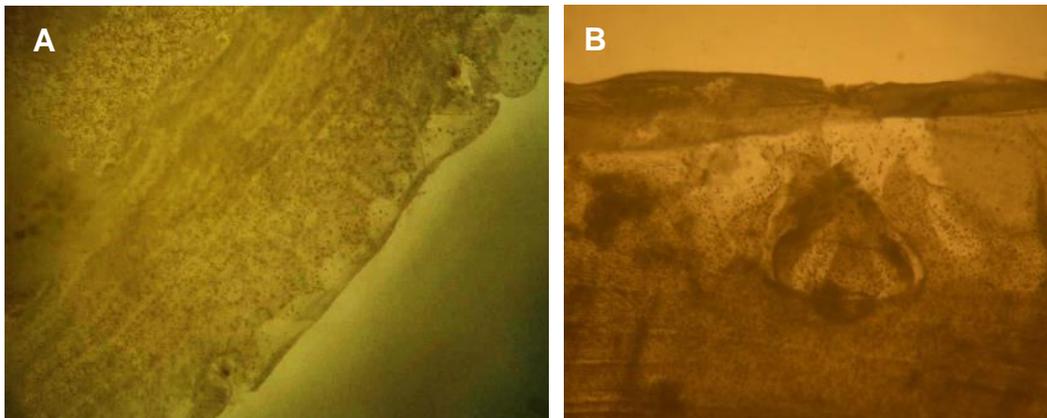


Figura 44. Localización de las ropalia. A) Ubicación normal; B) Posición anormal.

Apéndices vesiculares

Se observaron seis formas de apéndices, algunos especímenes mostraron dos o más formas.

Se registraron cuatro coloraciones diferentes: verdes, azules, translúcidas y amarillentas. Dichas coloraciones se manifestaron en diferentes intensidades (Fig. 45).

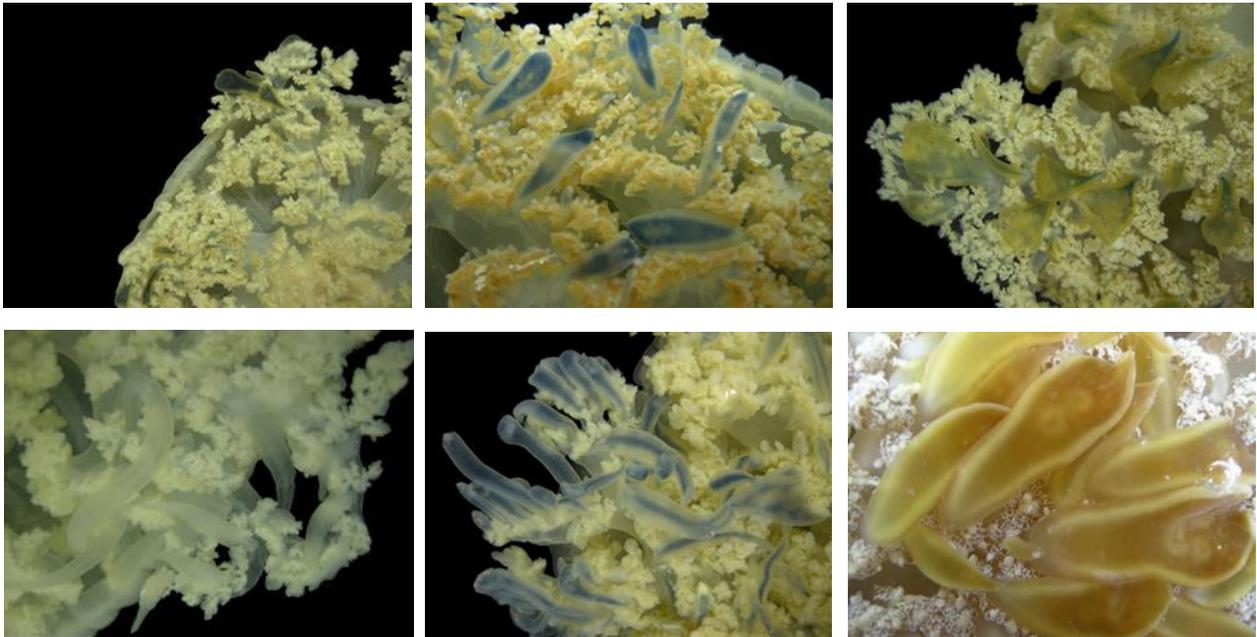


Figura 45. Formas y colores de los apéndices vesiculares observados.

Las formas de los apéndices se generalizaron a dos grupos. En la forma de cinta se clasificaron a los apéndices más largos que anchos (alargados) y en la espatulada (ovalada) a aquellos con apéndices estrechos en su base y ensanchados en su parte distal. También se observaron medusas con ambos tipos de apéndices (Fig. 46).

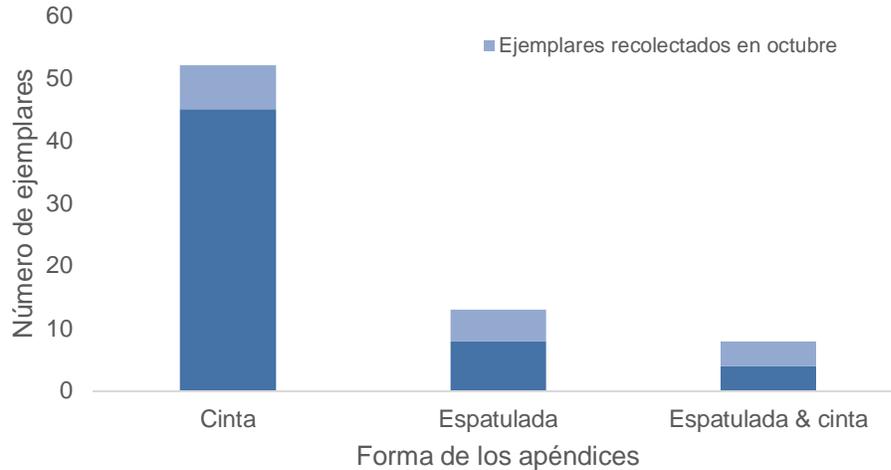


Figura 46. Forma de los apéndices vesiculares encontrados en los individuos recolectados.

Los colores de los apéndices vesiculares encontrados en los diferentes muestreos variaron. Se encontraron dos coloraciones en el mes de enero, cinco en abril, cuatro en julio y cinco en octubre (Fig. 47). Es importante recalcar que aparentemente el tono base de los apéndices orales es azul, a partir, del cual se genera el resto de las coloraciones.

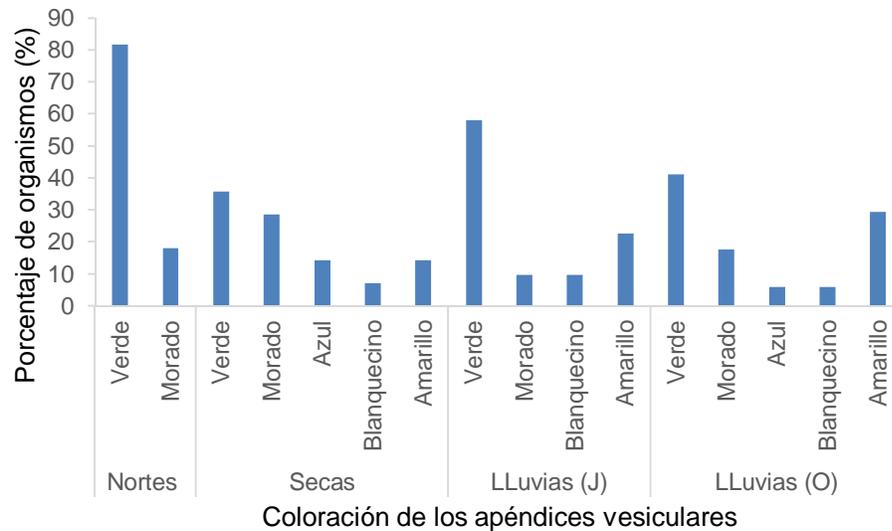


Figura 47. Variación de la coloración de los apéndices vesiculares en los diferentes períodos de muestreo.

También se observó variación en el número de apéndices vesiculares (Fig. 48). Encontrándose ejemplares con menos de tres apéndices vesiculares evidentes por brazo oral, medusas con entre cuatro y ocho, aquellas con entre nueve y 12 e individuos con más de 13.

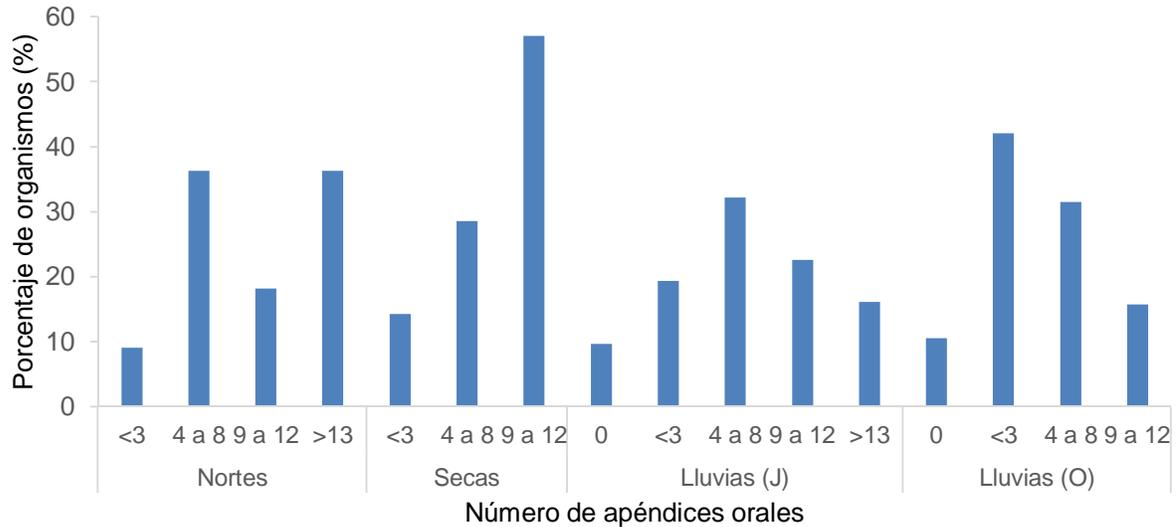


Figura 48. Porcentaje de organismos de acuerdo con el número de apéndices vesiculares en las diferentes épocas de muestreo.

Con respecto a la distribución, estos se encuentran en mayor cantidad en la parte distal de los brazos orales. No obstante, en algunos especímenes se encontraron distribuidos por toda la cavidad oral o únicamente en el manubrio.

Otra variación encontrada fue la cantidad de apéndices centrales. Se encontraron medusas carentes de ellos, organismos con menos de tres y aquellos con más de tres (Figura 49).

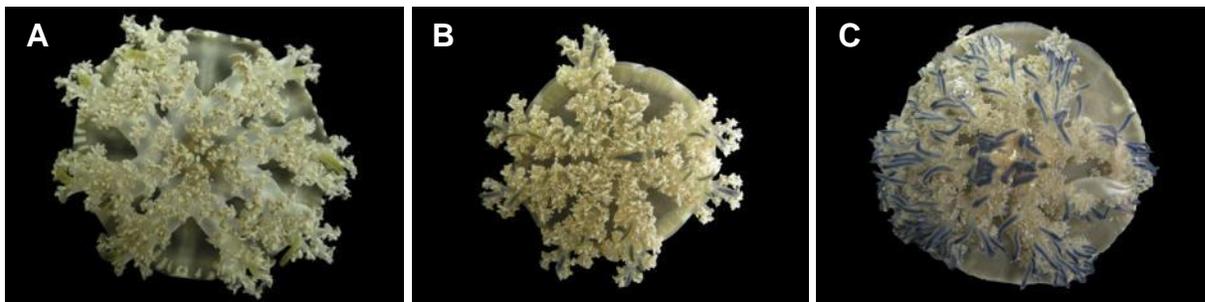


Figura 49. Variación en el número de apéndices orales encontrados en los organismos observados. A) Cero; B) Uno a tres; C) Más de tres.

Canales radiales

Tomando en cuenta las consideraciones propuestas por Hummelinck (1968), se presentan los resultados con respecto a la anastomosis de los canales radiales, la longitud de los canales interradales y la amplitud de los canales ropaliares (Fig. 50).

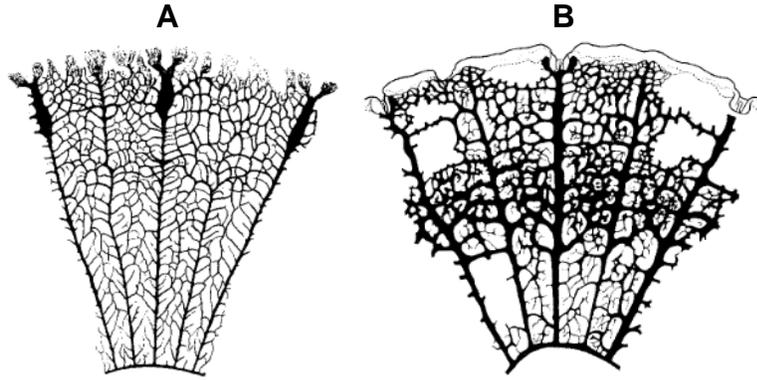


Figura 50. Sistema de canales radiales en *Cassiopea*. A) *C. xamachana*; B) *C. frondosa* (tomado de Hummelinck 1968).

Los canales radiales de estos organismos se comunican por medio de anastomosis, en la mayoría de los ejemplares las ramificaciones que divergen de los canales radiales presentaron forma angular. Sin embargo, en algunos individuos se observó la presencia de ramificaciones rectangulares. Con respecto a la longitud de los canales radiales e interradales, resulta difícil delimitar la extensión de cada uno de ellos debido al espesor de la campana. No obstante, en aquellos en los que es posible distinguir su longitud, los canales radiales alcanzan el margen umbrelar mientras que los inter-ropaliares se ramifican antes de llegar al margen. Igualmente resultó complicado observar la amplitud de los canales ropaliares, sin embargo, en algunos ejemplares fue posible observar que tienen forma de huso antes de llegar al margen umbrelar (Fig. 51). Las características antes mencionadas fueron indicadas como propias de *C. xamachana*.



Figura 51. Sistema de canales radiales en *C. xamachana*.

Observación de caracteres en *C. frondosa*

Los cuatro ejemplares de *C. frondosa* presentaron ocho brazos orales de mayor tamaño al radio de la campana. Cuatro ostios genitales y cuatro gónadas bien diferenciadas de tonalidad beige; con la cavidad gastrovascular de forma circular a cuadrangular. La umbrela fue de color pardusco en tres de las medusas y amarillento en una. Tres de ellas presentaron el patrón de marcas blancas dominante en *C. xamachana* mientras que una presentó únicamente vestigios. Con cinco lóbulos entre ropalio; tres organismos con 16 ropalia y uno con 15. En el plano oral de dos de los especímenes se encontró solamente un apéndice espatulado de color amarillento, ubicado en el centro del disco oral (Fig. 52A-B); en otro se encontraron en promedio dos apéndices vesiculares por brazo, de color morado, ubicados en la zona distal de los brazos orales (Fig. 52C). Mientras que en el cuarto se encontraron de uno a dos apéndices de color verde en la parte distal de cada brazo oral, así como uno en el centro del disco (Fig. 52D). En los cuatro individuos estas vesículas fueron poco visibles debido a su tamaño. También se observaron vesículas de color amarillo crema de menor tamaño distribuidas por toda la superficie ventral del animal.

De manera general las anomalías y las variaciones morfológicas encontradas en esta especie fueron pocas debido al bajo número de animales analizados. Por ello, el capítulo se centra en los resultados y discusión de las variaciones encontradas en *C. xamachana*.



Figura 52. Vista oral de los ejemplares de *C. frondosa* recolectados durante octubre. A-B) Medusas con un apéndice central; C) Espécimen con apéndices distales; D) Individuo con apéndices distales y centrales.

DISCUSIÓN

Identificación taxonómica

A excepción de *C. frondosa*, actualmente no se han diferenciado con claridad las especies del género *Cassiopea* debido a la similitud morfológica que presentan (Holland *et al.*, 2004). En 1968, Hummelinck menciona la dificultad existente para diferenciar a *C. xamachana* de *C. andromeda*, pidiendo sean consideradas como especies distintas por su distribución geográfica.

Por su parte, Holland *et al.* (2004) encontraron que los haplotipos de *C. xamachana* de Hawái, Bermudas y Florida (n=5) son muy similares a los de *C. andromeda* del mar Rojo (divergencia = 0.3%), clasificándolos como *C. andromeda* (Forskål, 1775). Los resultados de los análisis genéticos que realizaron distinguen seis especies: *C. frondosa*, *C. andromeda*, *C. ornata* y tres especies más sin nombre específico.

A pesar de los resultados provistos por Holland *et al.* (2004), así como los resultados de los análisis genéticos preliminares realizados a partir de algunos ejemplares recolectados en el área de estudio (Anexo II), se optó por emplear el nombre *C. xamachana*. Ya que, es necesario emplear otros marcadores moleculares así como observar detalladamente la morfología y anatomía de estos organismos para corroborar la sistemática del grupo. Al igual que secuenciar un mayor número de ejemplares de distintas regiones.

Las medusas encontradas presentaron variaciones fenotípicas, evidenciando el porqué de la problemática en la identificación específica de este taxón. Pretendiendo registrar la mayor cantidad de esas variaciones, el número de ejemplares recolectados en cada época de muestreo fue creciente.

Una de las complicaciones que surgió al momento de identificar a los especímenes fue que algunos presentaron caracteres asociados tanto a *C. xamachana* como a *C. frondosa*. Anteriormente ya habían sido reportadas en aguas del mar Caribe (isla de San Martín) dos poblaciones de medusas invertidas que presentaban características de ambas especies; siendo consideradas como híbridas (Hummelinck 1968).

Algunos autores sugieren que *C. frondosa* se puede identificar de manera fiable con base a caracteres morfológicos, siendo especialmente importante la longitud los brazos orales (Mayer 1910; Kramp 1961; Hummelinck 1968; Holland *et al.*, 2004). En este trabajo, frecuentemente se observaron individuos que pudieron haber sido identificados como *C. frondosa* puesto que presentaron brazos orales de menor tamaño al radio de la campana. Sin embargo, la observación de otros caracteres, como lo es la presencia de la depresión central y de apéndices vesiculares numerosos permitieron confirmar una mayor afinidad a *C. xamachana*. Por lo anterior, se deduce que observar únicamente la longitud de los brazos orales podría llevar a un reconocimiento erróneo, especialmente en determinaciones realizadas en campo.

C. frondosa se diferencia principalmente por el tamaño y forma de los apéndices vesiculares. De acuerdo con los resultados encontrados en el presente trabajo, los brazos orales pueden ser de mayor tamaño al radio de la umbrela. En la

tabla 7 se presenta algunas de las diferencias morfológicas entre *C. frondosa* y *C. xamachana*.

Tabla 7. Caracteres morfológicos útiles para diferenciar a las especies *C. frondosa* y *C. xamachana* (Mayer, 1910; Kramp, 1961; Hummelinck, 1968)

Carácter/Especie	<i>C. frondosa</i>	<i>C. xamachana</i>
Número de ropalia	12	16
Número de canales ropaliares	12	16
Número de canales radiales	24	32
Longitud de los brazos orales con respecto al radio de la umbrela	≤ r	1-1.5 r
Tamaño y forma de los apéndices vesiculares	Aplanados, en forma de hoja	Grandes y pequeños en forma de cinta
Tamaño de la campana (mm)	120-260	150-240
Depresión central en la exumbrela	No	Sí
Forma de los lóbulos marginales	Rectangulares	Redondeados
Ramificación de los brazos orales	Ramificaciones cortas	De 10 a 15 ramas primarias alternas
Número de lóbulos marginales entre ropalia	4-5	5
Presencia de ocelo	No	Sí
Coloración	Ámbar	Pardusco
Sección transversal de los brazos orales	----	Triangular
Ramificación de los canales radiales anastomosados	Perpendicular a los canales ropaliares. Adquieren forma rectangular	Reticular a partir de los canales ropaliares. Adquieren forma angular
Canales interradales	Alcanzan los lóbulos marginales	No alcanzan los lóbulos marginales
Canales ropaliares	Misma amplitud a lo largo de la umbrela	Presentan aspecto fusiforme al llegar al margen umbrelar
Marcas blancas en la campana	Color crema, notables	Unidos en una banda periférica blanquecina

Hummelinck (1968) propuso la formación de dos grandes complejos para clasificar las medusas invertidas del mar Caribe, el grupo frondosae y el andromedae. Clasificando a *C. frondosa* en el primero de ellos y a *C. xamachana* en el segundo. Dicho autor, menciona que no existen complicaciones para la identificación del grupo frondosae, mientras que para el grupo andromedae surgen dificultades debido a una serie de variaciones principalmente en los apéndices vesiculares. Definiendo así, cinco formas y/o variedades de *C. xamachana* (Tabla 8).

Tabla 8. Formas y variedades de *C. xamachana* (Tomado de Hummelinck, 1968)

Forma y/o variedad	Características
<i>C. xamachana</i> var. <i>bonairensis</i>	Vesículas centrales grandes, de lanceoladas a ovadas, con forma de saco o espatuladas, poco numerosas. Las vesículas de los brazos orales son grandes con forma de espátula u ovadas, poco numerosas. La proporción de los brazos con respecto al radio de la campana es 1 r.
<i>C. xamachana</i> var. <i>biscayensis</i>	Vesículas centrales grandes, ovaladas y/ oblongas, poco numerosas. Las vesículas de los brazos orales son grandes, lanceoladas o de ovadas a lineares, poco numerosas. La proporción de los brazos con respecto al radio de la campana es 1.4-1.8 r.
<i>C. xamachana</i> var. <i>tortugensis</i>	Vesículas centrales lineares y/o ligeramente lanceoladas. Las vesículas de los brazos orales presentan forma de cinta, son numerosas. La proporción de los brazos con respecto al radio de la campana es 1.3-1.4 r.
<i>C. xamachana</i> forma <i>typica</i>	Vesículas centrales grandes, de lanceoladas a ovadas, poco numerosas. Las vesículas de los brazos orales son grandes, lanceoladas, ligeramente espatuladas u ovadas, poco numerosas. La proporción de los brazos con respecto al radio de la campana es 1.4-1.9 r.
<i>C. xamachana</i> var. <i>vanderhorsti</i>	Vesículas centrales grandes, lanceoladas, ligeramente ovadas o en forma de cinta, son numerosas. Las vesículas de los brazos orales son grandes y alargadas, son numerosas. La proporción de los brazos con respecto al radio de la campana es 1.2-1.45 r.

De un total de 756 organismos analizados, Hummelinck (1968) identificó 679 como *C. xamachana* y 77 como *C. frondosa*, es decir, una proporción 1:9.

Además de la observación de caracteres se ha señalado el tipo de hábitat como un indicio para la identificación de *C. xamachana* y *C. frondosa*. Esta última habita en lugares con menor grado de impacto humano, en sustratos arenosos con poca dominancia de grupos vegetales (Mayer 1910; Hummelinck 1968). De las localidades estudiadas, Bacalar Chico se encuentra más alejado de asentamientos humanos, sin embargo, únicamente se encontró a la especie *C. xamachana*. Collado-Vides *et al.* (1988), Segura-Puertas y Damas-Romero (1997) encontraron ambas especies en la laguna Bojórquez, un lugar considerado como altamente impactado por actividades humanas, por lo cual, el tipo de hábitat no sería estrictamente un limitante para la distribución de ambas especies.

En este caso, los especímenes de *C. frondosa* fueron recolectados durante octubre, en un sitio caracterizado por ser somero y por presentar dominancia de algas marinas (véase otros sitios, página 34). Ambas especies fueron registradas en dicho sitio, *C. frondosa* se encontró en menor proporción, aproximadamente 1:6.

Holland *et al.* (2004) diferenciaron genéticamente lo que serían los complejos frondosae y andromedae según la clasificación de Hummelinck (1968). Al distinguir ambos grupos, se asumen que se trata de especies aisladas reproductivamente. Por lo que, el encontrar poblaciones “híbridas” tanto en el presente trabajo como en el de Hummelinck (1968) implicaría que ambas especies pueden compartir caracteres morfológicos, pudiendo ser resultado de un proceso de selección natural estabilizadora.

Observación de caracteres en *C. xamachana*

Brazos orales

La variación en el número de brazos orales podría atribuirse a un evento de regeneración debido al daño causado por un depredador en alguna etapa de desarrollo de la medusa. Estudios sugieren que estos organismos son capaces de regenerar simultáneamente seis brazos orales de manera óptima, independientemente de la severidad de la lesión (Zeleny, 1907). También podría deberse a alguna anomalía durante el desarrollo ontogénico o al momento en que se liberó la éfira.

Por su parte, Bigelow (1900) encontró organismos con cuatro, cinco, diez y 11 brazos.

Otra anomalía reportada en ejemplares de *C. xamachana* es la presencia de brazos orales dilatados. Dicha irregularidad fue asociada al descenso de la temperatura del agua (Fitt y Costley 1998). A pesar de que en latitudes tropicales los cambios estacionales de las condiciones ambientales son menos abruptos que en latitudes templadas, también se han encontrado anomalías asociadas a dichas fluctuaciones. Tal es el caso de especímenes de *C. frondosa* con brazos orales fusionados en Bonaire (Hummelinck, 1968).

Como ya se ha mencionado, algunos autores señalan que en *C. frondosa* los brazos orales no sobresalen de la campana. Sin embargo, es necesario que quienes utilizan este carácter como útil para diferenciarla de *C. xamachana*, consideren que la proporción del radio con respecto a la umbrela en *C. xamachana* puede ser de 1 hasta 1.9 veces (Mayer 1910; Gohar y Eisawy 1960a; Kramp 1961; Hummelinck 1968). Por lo tanto, existen ejemplares de *C. xamachana* en los que los brazos no sobresalen.

Gohar y Eisawy (1960a) revisaron un conjunto de ejemplares de *C. andromeda* y encontraron que el 60% de ellos presentaba brazos orales de menor o igual tamaño al radio de la campana. Registraron proporciones máxima de 1.5 y mínimas de 0.7 veces el radio de la umbrela. Por otro lado, Hummelinck (1968) en su calve dicotómica para la identificación de formas y variedades de *C. xamachana* señala proporciones de 1 a 1.9 veces la longitud de los brazos orales con respecto al radio de la umbrela.

Acorde con lo encontrado en este trabajo, los brazos orales en estos organismos son altamente contráctiles, ya que se pueden retraer, volviéndose un carácter poco fiable para la identificación de especies. Por lo que, se deberían de establecer nuevamente las proporciones de la longitud con respecto al radio entre una especie y otra. Pero esta vez empleando un método de fijación en el que se asegure un estado de relajación total de las medusas, asegurando de esta manera que los brazos orales exhiben su máxima longitud. Bigelow (1900) y Gohar y Eisawy (1960a) también observaron la contracción de los brazos orales.

Ostios genitales

Bigelow (1900) registró el hallazgo de ejemplares con cuatro, cinco, ocho, 10 y 11 brazos orales, cada uno de ellos con diferencias en el número de ostios genitales, reportando dos, tres y cinco aperturas genitales, algunas de ellas vestigiales. El mismo autor menciona que existe una correlación entre la existencia de anomalías en el disco oral y en el número de ostios genitales.

Con respecto a la forma de estas aperturas, Mayer (1910) describe los ostios genitales de *C. andromeda* como muy pequeños y en forma triangular; los de *C.*

polypoides como pequeños, ovalados y/o alargados; los de *C. xamachana* como pequeños y con forma oval y en *C. ndrosia* y *C. frondosa* como pequeños y redondeados. En ninguno de los trabajos revisados se encontró que la forma de los ostios se empleara como un carácter útil para la identificación de las medusas invertidas. Lo anterior, seguramente se debe a la variación que suelen presentar, incluso entre organismos de la misma especie. Los ejemplares revisados usualmente presentaron forma triangular y variaron en tamaño.

Gónadas

La variación en el número de gónadas y su acomodo en la cavidad gastrovascular también ha sido reportada en otras especies del orden Rhizostomae (Ozer y Celikkale, 1998). Con respecto a las medusas invertidas, Bigelow (1900) encontró ejemplares de *C. xamachana* con dos y cinco gónadas, los cuales presentaron anomalías en el número de ostios genitales y ropalia.

La ausencia y el daño del material gonádico podría atribuirse a la presencia de parásitos (Pagès, 2000). Sin embargo, no se observaron laceraciones ni huellas del anclaje de algún parásito en los organismos recolectados. Por lo que, de tratarse de una interacción de este tipo, el parásito sería un ser microscópico. Se descarta el método de recolecta empleado como el mecanismo de daño, puesto que la mayor parte de las medusas capturadas no mostraron anomalías en el tejido reproductivo. Este daño también podría atribuirse a anomalías en el desarrollo ontogénico.

Wolk *et al.* (1985) identificaron que tanto las larvas plánulas como los pólipos requieren inductores que se encuentran en el agua de mar para que se lleve a cabo de manera normal el proceso de asentamiento y metamorfosis. Por lo que, la carencia de estos precursores o una ineficiencia metabólica para su aprovechamiento podrían ocasionar esta y otro tipo de anomalías.

Umbrela

La relevancia de señalar la coloración de los ejemplares se debe a que algunos autores mencionan el color de la campana como útil para determinar a las

medusas invertidas a nivel específico. Asociando un color ámbar a *C. frondosa* y una coloración café-verdosa oscura con tonalidades azules a *C. xamachana* (Mayer, 1910; Kramp, 1961). A pesar de que se encontraron organismos con tonalidades ámbar, no se determinaron como *C. frondosa* debido a la ausencia de otros caracteres propios de la especie. Corroborándose nuevamente que los caracteres empleados para la identificación de estos organismos pueden ser equívocos. Se ha comprobado que especímenes mantenidos en condiciones de oscuridad por un mes, adquieren una tonalidad azul-grisácea debido a la muerte de los simbiontes, los cuales confieren el color café que predomina en estas medusas (Mayer 1910).

Blanquet y Phelan (1987) encontraron que la tonalidad azul encontrada en los apéndices y la campana está influenciada por la síntesis de un pigmento cuya presunta función es proteger a los organismos de los daños ocasionados por la radiación solar.

De manera general estas medusas presentan una combinación de colores café, verde, azul y blanco, provistos por las zooxantelas, la cianina y las “células transitorias” (Wandering cells). Debido a que las concentraciones de dichas células y pigmentos pueden variar, es posible encontrar organismos con diferentes tonalidades en un mismo sitio de muestreo (Gohar y Eisawy, 1960a). Por lo que, las clasificaciones taxonómicas con base a este carácter suelen ser ambiguas (Mayer 1910).

Se han realizado trabajos con la finalidad de saber si existe una relación entre la coloración de *C. andromeda* y el clado de *Symbiodinium* que posee(n), así como su distribución en el hospedero. Sin embargo, no se ha encontrado una relación (Lampert *et al.*, 2012).

Normalmente las descripciones de medusas invertidas incluyen la presencia de marcas blancas en la umbrela, sin embargo, en este trabajo se encontraron organismos que carecen de ellas, especialmente en la época de nortes y secas. Gohar y Eisawy (1960a) igualmente reportaron individuos con coloraciones homogéneas, especialmente en organismos de avanzada edad. En la época de nortes y secas se recolectaron medusas de mayor tamaño que los capturados en

lluvias, corroborándose la idea de que estas marcas están ausentes o se presentan en menor medida en especímenes de mayor tamaño y/o edad.

Al igual que en el presente trabajo, Bigelow (1900) reportó la presencia de tres manchas blancas en el espacio inter-ropaliar. Quien también observó que el número de marcas blancas que aparecen en la campana no son constantes ya que aumentan o disminuyen conforme al número de ropalia.

Las fotografías y las anotaciones de la coloración de los ejemplares deben de hacerse cuando los ejemplares aún están vivos, o en el menor tiempo posible una vez que han sido fijados. Ya que, las marcas blancas presentes en la exumbrela y brazos orales se desvanecen con el paso de los días.

Ropalia

Frecuentemente se menciona el número de ropalia para diferenciar al menos a *C. frondosa* del resto de las medusas del género *Cassiopea* (Mayer 1910, Kramp 1961). Acorde con Hummelinck (1968) el número de ropalia no es un carácter válido, ya que si bien *C. frondosa* tiene en promedio 12, hay especímenes con nueve y algunos con hasta 22, por lo que su número es tan variable como en otras especies del género.

En 1900, Bigelow, a partir del conteo de ropalia en 27 individuos de *C. xamachana*, reportó 10 animales con 16 ropalia, 12 con más de 16 y cinco con menos de 16. Encontrando dos con menos de 15, los cuales, presentaron anomalías. De los 81 organismos revisados en este trabajo, solamente uno con menos de 14 órganos sensoriales presentó anomalías.

Por su parte, Mayer (1910), de un total de 25 medusas de distintas tallas, registró una con 13 ropalia, una con 14, una con 15, 12 con 16, cinco con 17, una con 18, dos con 19 y dos más con 20. Por lo que, el autor señala que el número de ropalia no depende del tamaño de la medusa.

Gohar y Eisawy (1960a), en un total de 140 individuos de *C. andromeda*, encontraron una medusa con 11 ropalia, una con 12, cuatro con 13, seis con 14, 15 con 15, 80 con 16, 15 con 17, siete con 18, seis con 19, tres con 20 y finalmente dos

con 22. Nuevamente se observa que 16 es el número más usual de este órgano sensorial.

Por su parte, Holland *et al.* (2004) contabilizaron en ejemplares de *C. andromeda* y *Cassiopea* spp., de Hawái entre 17 y 23 ropalia (\bar{x} =19).

El conocer las variaciones expuestas por otros autores, en distintas especies y regiones geográficas evidencia el hecho de que la fluctuación en el número de ropalia es común en el género.

Normalmente se menciona que las ropalia se originan en el estadio de escifistoma. Por el contrario, Kaneshiro-Pineiro (2007) encontró que en éfiras aún se pueden formar. El mismo autor, observó que algunas éfiras al momento de ser liberadas aún no presentan las ropalia bien desarrolladas, es decir, con una mancha ocular, un estatocisto y estatolitos. Sin embargo, dichas estructuras se desarrollan posteriormente. De las éfiras que el autor revisó, 52 presentaron un número constante una vez que fueron liberadas, mientras que 17 desarrollaron nuevas ropalia eventualmente. Como ya se dijo, el escifistoma de estas medusas libera una sola éfira pero puede estrobilar nuevamente. Este autor encontró que las éfiras provenientes del primer evento de estrobilación presentan mayor número de ropalia (8-17) que las liberadas en el segundo (6-16). Con respecto a otras anomalías que pudieran existir, el autor también observó que de 73 éfiras que analizó, 16 presentaron deformaciones naturales. Durante un segundo evento de estrobilación, obtuvo 42 éfiras, habiendo 18 con anomalías. No obstante, se desconoce cuáles son las irregularidades encontradas en los organismos.

Apéndices vesiculares

Se suele asociar la presencia de apéndices vesiculares en forma de hoja (leaf-shaped) a *C. frondosa*, mientras que en el resto de medusas del género se habla de apéndices en forma espatulada (club-shaped) y alargada (ribbon-shaped) (Mayer, 1910; Kramp, 1961).

A pesar de que no se ha definido la causa de la variación en la coloración (Lampert *et al.*, 2012) de los apéndices, es sabido que existen cambios en el número, color y tamaño acorde con la edad y el sexo de las medusas. Se les atribuyen

distintas funciones, entre ellas el incrementar la superficie de contacto de las zooxantelas; la captura de alimento; el camuflaje y la defensa de la medusa. Esto último, debido a que estas estructuras son capaces de liberar nematocistos en el agua circundante para ahuyentar a los depredadores (el tejido interno de estos apéndices contiene una numerosa cantidad de simbioses y nematocistos) (Fox, 2006).

En aguas de Jamaica se han registrado ejemplares de *C. xamachana* en los que se menciona que los apéndices vesiculares nunca son blancos, azul cielo o rosado (Bigelow 1900). La mayoría de los ejemplares observados en este trabajo presentaron apéndices con tonalidades verde-azul, sin embargo, cinco de los ejemplares analizados presentaron coloraciones blanquecinas, en contraste con lo reportado anteriormente.

Por su parte Holland *et al.* (2004) reportaron colores de apéndices blancos, azules, violeta, amarillos en casiopeas de las Islas de Hawái. Mientras que Lampert *et al.* (2012) encontraron tonos rojizos y violeta en Egipto. En el área de estudio no se observaron dichas tonalidades. Por lo que, ciertas coloraciones podrían estar restringidas a la ubicación geográfica de los organismos. Lampert *et al.* (2012) también encontraron que las concentraciones de algas simbioses no se relacionan con los apéndices pigmentados y los no pigmentados, ya que las concentraciones de *Symbiodinium* son iguales en ambos tipos de vesículas.

La variación en el número y arreglo de los apéndices vesiculares ha sido observada por otros autores. Encontrando variaciones tanto en individuos de la misma especie como de diferente, e incluso en un mismo organismo. Mayer (1914) reportó que estas estructuras desaparecen en condiciones de inanición, por lo que, su número podría ser un reflejo de la cantidad de recursos que aprovecha cada organismo.

Gohar y Eisawy (1960a) reportaron que la mayoría de los especímenes de *C. andromeda* que observaron y estudiaron en Hurgada (Al Ghardaqa), Egipto, presentaron vesículas alargadas y con formas diversas, mientras que únicamente un 3,7% presentaron vesículas espatuladas.

Por otro lado, Hummelinck (1968) presentó seis ilustraciones en las que mostró todas las formas de apéndices que observó, evidenciando una gran variedad de ellas.

Con respecto a su función, Mayer (1910) menciona que las vesículas que se encuentran alrededor de las bocas secundarias en *C. frondosa* suelen ser útiles para atrapar alimento, no así en *C. xamachana*. Por otro lado, los apéndices que se encuentran en el centro del disco umbrelar de las hembras, están modificados para la reproducción (Bigelow 1900). Por lo que, se podría pensar, que distintas formas de apéndices vesiculares cumplen distintas funciones en un mismo organismo.

CONCLUSIONES

Los organismos identificados pertenecen a las especies *C. xamachana* (77) y *C. frondosa* (4). No obstante, en algunos ejemplares la identificación se tornó un tanto confusa, debido a la presencia de medusas con caracteres asociados a ambas especies.

Algunos caracteres para diferenciar a *C. xamachana* de *C. frondosa* son ambiguos. Por lo que, la identificación con base a un solo carácter, como la longitud de los brazos orales o el número de ropalia puede implicar una identificación errónea.

El conjunto de caracteres que permitieron determinar a *C. xamachana* fueron la presencia de la depresión central (algunas veces más evidente que en otras), los apéndices vesiculares alargados o espatulados y numerosos, así como en algunos casos la anastomosis de los canales radiales. Con respecto a *C. frondosa*, el principal carácter para su identificación fue la presencia de múltiples vesículas color crema distribuidas sobre los brazos orales.

La revisión de los ejemplares muestra que *C. xamachana* es una especie que presenta altas variaciones morfológicas y que es susceptible a presentar frecuentes anomalías. Tanto las variaciones morfológicas como las anomalías son comúnmente atribuidas a estímulos ambientales y al desarrollo ontogénico de los organismos. Normalmente las anomalías están asociadas, por ejemplo, medusas con

anormalidades en el número de brazos orales también presentan variaciones en el número de ostios genitales y en la disposición del material gonádico.

Las variaciones morfológicas ocurren principalmente en la campana, en los apéndices vesiculares y en los órganos sensoriales. Las elevadas variaciones morfológicas han llevado a la realización de clasificaciones taxonómicas en las que se proponen nuevas especies, lo cual, complica la sistemática del grupo. Por lo que, definir las variaciones morfológicas que presentan estas medusas permite conocer la gama de formas que puede presentar una especie, evitando de esta manera la clasificación de una sola especie como varias.

El cultivo de estos organismos en laboratorio nos permitiría conocer las condiciones en las cuales pueden ocurrir este tipo de anormalidades y variaciones morfológicas.

Se ha mencionado que a excepción de la especie *C. frondosa*, el resto de la especies pertenecen a un complejo de especies crípticas. Debido a que no se ha encontrado un patrón morfológico que permita la identificación certera de especies, sería necesario profundizar en la taxonomía (incluir el estudio de microcaracteres), así como hacer uso de otras disciplinas como la biología molecular, la histología y la ecología (tablas de vida).

Acordé con lo encontrado y con lo mencionado por otros autores, es necesario realizar un estudio de taxonomía integrativa del género *Cassiopea*, lo cual implica una revisión global del género.

LITERATURA CITADA

- Anderson, M.J., R.N. Gorley y K.R. Clarke. 2008. PERMANOVA + for PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER-E. Plymouth, UK. 214 pp.
- Boero, F., A. Gennari, F. Tresca y A.M. Miglietta. 2010. Il Plancton gelatinoso e la campagna "Occhio alla medusa". La biodiversità marina e il funzionamento degli ecosistemi 1(1): 36-64.
- Berryman, M. 2005. Upside-down Jellyfish *Cassiopea xamachana*. <http://thecephalopodpage.org/MarineInvertebrateZoology/Cassiopeaxamachana.html> (Accesada en abril de 2013).
- Bigelow, R.P. 1900. The anatomy and development of *Cassiopea xamachana*. Memoirs of the Boston Society of Natural History 5(6): 191-236.
- Blanquet, R.S., y M.A. Phelan. 1987. An unusual blue mesogleal protein from the mangrove jellyfish *Cassiopea xamachana*. Marine Biology 94(3): 423-430.
- Bravo, V., S. Palma y N. Silva. 2011. Seasonal and vertical distribution of medusae in Aysén region, southern Chile. Latin American Journal of Aquatic Research 39(2): 359-377.
- Carrillo, L., E. Palacios-Hernández., A.M. Ramírez y J.B. Morales-Vela. 2009. Características hidrometeorológicas y batimétricas. En: Espinoza-Ávalos J., G. A. Islebe, H. A. Hernández-Arana (Eds.). 2009. El sistema ecológico de la bahía de Chetumal / Corozal: costa occidental del mar Caribe. ECOSUR. Chetumal, Quintana Roo, México. 252 p. pp. 12-20.
- Cedeño-Posso, C. 2010. Composición preliminar de las medusas (Cnidaria: Cubozoa y Scyphozoa) de las aguas superficiales costeras de la región de Santa Marta. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Naturales e Ingenierías, Fundación Universidad Jorge Tadeo Lozano. Colombia. 120 pp.
- Cerrato, C., P. House y I.D. Vreugdenhil. Racionalización del sistema nacional de las áreas protegidas de Honduras. Vol. II, anexo 2: invertebrados marinos. World Institute for Conservation. 11 pp.
- Chang, S.S., y R.K. Trench. 1982. Peridinin--Chlorophyll a Proteins from the Symbiotic Dinoflagellate *Symbiodinium* (= *Gymnodinium*) *microadriaticum*,

- Freudenthal. Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences 215(1199): 191-210.
- Clarke, K.R. y R.N. Gorley. 2006. PRIMER v6: user manual/tutorial. PRIMER-E. Plymouth, UK. 1992 pp.
- Clarke, K.R., P.J. Somerfield y M.G Chapman. 2006. On resemblance measures for ecological studies, including taxonomic dissimilarities and a zero-adjusted Bray–Curtis coefficient for denuded assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330(1): 55-80.
- Clifton, K.E., K. Kim y J.L. Wulff. 1997. A field guide to the reefs of Caribbean Panama with an emphasis on Western San Blas. Proceedings of the eighth International Coral Reef Symposium.1:167–184.
- Collado-Vides, L., L. Segura-Puertas y M. Merino-Ibarra. 1988. Observaciones sobre dos escifomedusas del género *Cassiopea* en la laguna de Bojórquez, Quintana Roo, México. *Revista de Investigaciones Marinas* 9(2): 21-27.
- CONANP. 2004. Programa de manejo parque nacional arrecifes de Xcalak. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México. México, D.F. 162 pp.
- Contreras, E.F. 2010. Ecosistemas costeros mexicanos una actualización. Universidad Autónoma Metropolitana. México, D.F. 514 pp.
- 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. Rodríguez, 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.
- de Jesús-Navarrete, A., J.J. Oliva-Rivera, V. Valencia, y N. Quintero. 2000. Distribución de sedimentos en la bahía de Chetumal, Quintana Roo, México. *Hidrobiológica* 10(1): 61-67.
- de Jesús-Navarrete, A., y J.J. Oliva-Rivera. 2002. Litter production of *Rhizophora mangle* at Bacalar Chico, Southern Quintana Roo, Mexico. *Universidad y Ciencia* 18(36): 79-86.

- de la Guardia, E., G. González-Sansón y C. Aguilar. 2003. Biodiversidad marina en laguna costera el Guanabacoa, Cayo Largo, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas* 24(2): 111-116.
- Espinoza-Avalos, J., H.A. Hernández-Arana, T. Álvarez-Legorreta, L.I. Quan-Young, J.J. Oliva-Rivera, M. Valdez-Hernández, A. Zavala-Mendoza, G. Cruz-Piñón, C.Y. López, A. Sepúlveda-Lozada, P. Worum-Ference, A. Villegas-Castillo¹ y B.I. van Tussenbroek. 2009. Vegetación acuática sumergida. En: Espinoza-Ávalos J., G. A. Islebe, H. A. Hernández-Arana (Eds.). 2009. El sistema ecológico de la bahía de Chetumal / Corozal: costa occidental del mar Caribe. ECOSUR. Chetumal, Quintana Roo, México. 252 p. pp. 28-40.
- Fitt, W.K., 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.
- Fleck, J., y W.K. Fitt. 1999. Degrading mangrove leaves of *Rhizophora mangle* Linne provide a natural cue for settlement and metamorphosis of the upside down jellyfish *Cassiopea xamachana* Bigelow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 234(1): 83-94.
- Forskål, P. 1775. *Descriptiones Animalium, Avium, Amphibiorum, Piscium, Insectorum, Vermium, quae in itinere orientali observavit*. Post mortem auctoris edidit Carsten Niebuhr. Havniae.
- Fox, R. 2006. *Cassiopeia xamachana* upside-down jellyfish. *Invertebrate Anatomy OnLine*. <http://lanwebs.lander.edu/faculty/rsfox/invertebrates/cassiopeia.html> (Accesada en noviembre 2012).
- Gohar, H.A.F., y A.M. Eisawy. 1960a. The biology of *Cassiopea andromeda* (with a note on the species problem). *Publications Marine Biological Station, Al-Ghardaqa* 11: 3–39.
- Gohar, H.A.F., y A.M. Eisawy. 1960b. The development of *Cassiopea andromeda* (Scyphomedusae). *Publications Marine Biological Station, Al-Ghardaqa* 11: 148–190.
- González, B.J.L., J.M. Carrión J., O. Yam G., y C. Díaz L. 2008. Contaminación de la bahía de Chetumal por metales pesados, materia orgánica y nutrientes

- producidos por las descargas de aguas residuales municipales. *Caos Conciencia* 1:5-11.
- Green Reef Environmental Institute. 2004. The revised Bacalar Chico National Park and Marine Reserve management plan. <http://fisheries.gov.bz/BCNPMR%20-%20Management%20Plan%20Report.pdf>. (Accesada en enero de 2014).
- Hernández-Arana, H.A., J. Espinoza-Avalos y G.A. Islebe. 2009. Introducción y perspectivas. En: Espinoza-Ávalos J., G.A. Islebe, H.A. Hernández-Arana (Eds.). 2009. El sistema ecológico de la bahía de Chetumal / Corozal: costa occidental del mar Caribe. ECOSUR. Chetumal, Quintana Roo, México. 252 p. pp. 1-4.
- Hatai, S. 1917. On the composition of *Cassiopea xamachana* and the changes in it after starvation. *Papers from the Tortugas Laboratory of the Carnegie Institution of Washington* 11(251): 95-109.
- Herrera-Moreno, A. 2005. Caracterización socioeconómica y biofísica de la Bahía de Samaná. Centro para la Conservación y Ecodesarrollo de la Bahía de Samaná y su Entorno, CEBSE, Inc. 125 pp.
- Hickman, C.P., L.S. Roberts, A. Larson, H.I. Anson y D.J. Eisenhour. 2006. *Principios Integrales de Zoología*. Decimotercera edición. Mc. Graw-Hill. Madrid, España. 1022 pp.
- Hofmann, D.K., y M.G. Hadfield. 2002. Hermaphroditism, gonochorism, and asexual reproduction in *Cassiopea* sp.—an immigrant in the islands of Hawai'i. *Invertebrate Reproduction & Development* 41: 215-221.
- Hofmann, D.K., R. Neumann y K. Henne. 1978. Strobilation, budding and initiation of scyphistoma morphogenesis in the rhizostome *Cassiopea andromeda* (Cnidaria: Scyphozoa). *Marine Biology* 47(2): 161-176.
- Hofmann, D.K., W.K. Fitt y J. Fleck. 1996. Checkpoints in the life-cycle of *Cassiopea* spp.: control of metagenesis and metamorphosis in a tropical jellyfish. *The International Journal of Developmental Biology* 40: 331-338.
- Holland, B.S., M.N. Dawson, G.L. Crow y D.K. Hofmann. 2004. Global phylogeography of *Cassiopea* (Scyphozoa: Rhizostomeae): molecular

- evidence for cryptic species and multiple invasions of the Hawaiian Islands. *Marine Biology* 145: 1119–1128.
- Hummelinck, P.W. 1968. Caribbean scyphomedusae of the genus *Cassiopea*. *studies of fauna of Curaçao and other Caribbean Islands* 97: 1-55.
- Jankowski, T. 2001. The freshwater medusae of the world – a taxonomic and systematic literature study with some remarks on other inland water jellyfish. *Hydrobiologia* 462: 91–113.
- Jordán, E. 1979. Estructura y composición de arrecifes coralinos en la región noreste de la Península de Yucatán, México. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México* 6(1): 69-86.
- Kaneshiro-Pineiro, M.Y. 2007. Ephyrae rhopalium numbers and observations of the up-side down jellyfish *Cassiopea* (Cnidaria: Scyphozoa). Tesis de maestría. Zoology (Ecology, Evolution and Conservation Biology), University of Hawaii. Hawaii. 36 pp.
- Kingsford, M.J., K.A. Pitt y B.M. Gillanders. 2000. Management of jellyfish fisheries, with special reference to the order Rhizostomeae. *Oceanography and Marine Biology* 38: 85-156.
- Lampert, K.P., P. Bürger, S. Striewski y R. Tollrian. 2012. Lack of association between color morphs of the Jellyfish *Cassiopea andromeda* and zooxanthella clade. *Marine Ecology* 33(3): 364–369.
- Larson, R.J. 1982. Medusae (Cnidaria) from Carrie Bow Cay, Belize. En: Rützler, K., Macintyre, I.G. (Eds.). 1982. *The Atlantic barrier reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize, I: structure and communities*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. 539 p. pp.253-258.
- Larson, R.J. 1986. Water content, organic content, and carbon and nitrogen composition of medusae from the northeast Pacific. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 99(2): 107-120.
- López-Ramos, E. 1973. Estudio Geológico de la Península de Yucatán. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros* 15(1-3): 25-76.

- Mayer, A.G. 1910. Medusae of the World Vol. 3. The Scyphomedusae. Papers from the Tortugas Laboratory of the Carnegie Institution of Washington 3(109): 735 pp.
- Mayer, A.G. 1914. Laws governing loss of weight in starving *Cassiopea*. Papers from the Tortugas Laboratory of the Carnegie Institution of Washington 6(183): 55-82.
- McGill, C.J. y C.M. Pomory. 2008. Effects of bleaching and nutrient supplementation on wet weight in the jellyfish *Cassiopea xamachana* (Bigelow) (Cnidaria: Scyphozoa). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 41: 179-189.
- Méndez, M.B.A. 2007. Diagnóstico de la calidad y tecnologías para la depuración y recuperación de agua de la Costa Maya. Contaminación Costera en La Zona De Xcalak, Quintana Roo, México. Proyecto del Fondo Mixto de Fomento a la Investigación Científica y Tecnológica CONACYT-Gobierno del Estado de Quintana Roo. 81 pp.
- Mianzan, H.W., F. Ramírez, J. Costello y L. Chiaverano. 2005. ¿Un mar de gelatina? *Ciencia Hoy* 15(86): 48-55.
- Nakajima, R., T. Yoshida, B.H.R. Othman y T. Toda. 2013. Biomass and estimated production rates of metazoan zooplankton community in a tropical coral reef of Malaysia. *Marine Ecology* 35(1): 112–131.
- Niggli, W., y C. Wild. 2010. Spatial distribution of the upside-down jellyfish *Cassiopea* sp. within fringing coral reef environments of the Northern Red Sea: implications for its life cycle. *Helgoland Marine Research* 64: 281-287.
- Ozer, N.P., y M.S. Celikkale. 1998. Seasonal occurrence of jellyfish *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778) in the Black Sea. First International Symposium of Fisheries and Ecology Proceedings. Trabzon, Turquía.
- Özgür, E., y B. Öztürk. 2008. A population of the alien jellyfish, *Cassiopea andromeda* (Forsskål, 1775) (Cnidaria: Scyphozoa: Rhizostomea) in the Ölüdeniz Lagoon, Turkey. *Aquatic Invasions* 3(4): 423-428.
- Pagès. F. 2000. Biological associations between barnacles and jellyfish with emphasis on the ectoparasitism of *Alepa pacifica* (Lepadomorpha) on *Diplulmaris malayensis* (Scyphozoa). *Journal of Natural History* 34:11.

- Persad, G., R.R. Hopcroft, M.K. Webber y J.C. Roff. 2003. Abundance, biomass and production of ctenophores and medusae off Kingston, Jamaica. *Bulletin of Marine Science* 73(2): 379-396.
- Pierce, J. 2005. A system for mass culture of Upside-down jellyfish *Cassiopea* spp as a potential food item for medusivores in captivity. *International Zoo Yearbook* 39(1): 62-69.
- Radwan, F.F.Y., L.G. Roman, K. Baksi y J.W. Burnett. 2005. Toxicity and mAChRs binding activity of *Cassiopea xamachana* venom from Puerto Rican coasts. *Toxicon* 45(1): 107-112.
- Rodríguez-Juárez, L.A. 2011. $\delta^{15}\text{N}$ en *Thalassia testudinum* como indicador de impacto antropogénico en la región costera de Mahahual, Quintana Roo, México. Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. México. 53 pp.
- Schiariti, A. 2008. Historia de vida y dinámica de poblaciones de *Lychnorhiza lucern* (Scyphozoa) ¿un recurso pesquero alternativo?. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Argentina. 220 pp.
- Segura-Puertas, L., y M. Damas-Romero. 1997. Variación estacional de la comunidad de medusas (Cnidaria) en la laguna Bojórquez, Cancún, México. *Hidrobiológica* 7: 59-64.
- Santhanakrishnan, A., M. Dollinger, C.L. Hamlet, S.P. Colin y L.A. Miller. 2012. Flow structure and transport characteristics of feeding and exchange currents generated by upside-down *Cassiopea* jellyfish. *The Journal of Experimental Biology* 215(14): 2369-2381.
- Smith, H.G. 1936. Contribution to the anatomy and physiology of *Cassiopea frondosa*. *Papers from the Tortugas Laboratory of the Carnegie Institution of Washington* 31:18-52.
- Stoner, E.W., C.A. Layman, L.A. Yeager y H.M. Hassett. 2011. Effects of anthropogenic disturbance on the abundance and size of epibenthic jellyfish *Cassiopea* spp. *Marine Pollution Bulletin* 62: 1109–1114.

- Straehler-Pohl, I., y G. Jarms. 2010. Identification key for young ephyrae: a first step for early detection of jellyfish blooms. *Hydrobiologia* 645(1): 3-21.
- Thornhill, D.J, M.W. Daniel, T.C. LaJeunesse, G.W. Schmidt y W.K. Fitt. 2006. Natural infections of aposymbiotic *Cassiopea xamachana* scyphistomae from environmental pools of *Symbiodinium*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 338:50-56.
- Todd, B.D., D.J. Thornhill y W.K. Fitt. 2006. Patterns of inorganic phosphate uptake in *Cassiopea xamachana*: A bioindicator species. *Marine Pollution Bulletin* 52: 515–521.
- Torres-Ramos, M.A. 2001. Análisis de la actividad biológica del veneno de la medusa *Cassiopea xamachana* estudios electrofisiológicos y bioquímicos. Tesis de doctorado. Centro de Neurobiología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 116 pp.
- UNAM. 1990. Atlas Nacional de México. Vol. II (IV) Instituto de Geografía.
- Verde, E.A., y L.R. McCloskey. 1998. Production, respiration, and photophysiology of the mangrove jellyfish *Cassiopea xamachana* symbiotic with zooxanthellae: effect of jellyfish size and season. *Marine Ecology Progress Series* 168:147-162.
- Vodenichar, J.S. 1995. Ecological physiology of the scyphozoan *Cassiopea xamachana*. Tesis de maestría. University of Georgia. USA. 80 pp.
- Welsh, D.T., R.J.K. Dunn y T. Meziane. 2009. Oxygen and nutrient dynamics of the upside down jellyfish (*Cassiopea* sp.) and its influence on benthic nutrient exchanges and primary production. *Hydrobiologia* 635: 351–362.
- Wolk, M., M. Rahat, W.K. Fitt y D.K. Hofmann. 1985. Cholera toxin and thyrotropine can replace natural inducers required for the metamorphosis of larvae and buds of the scyphozoan *Cassiopea andromeda*. *Wilhelm Roux's Archives of Developmental Biology* 194(8): 487-490.
- WoRMS. 2014. *Cassiopea* Péron & Lesueur, 1810. World Register of Marine Species. <http://marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=135253> (Accesada en abril 2014).

- Zamponi, M.O., E. Suárez-Morales y R. Gasca S. 1990. Hidromedusas (Coelenterata: Hydrozoa) y Escifomedusas (Coelenterata: Scyphozoa) de la bahía de la Ascensión, Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an. En: Navarro, D. L. y J. G. Robinson (Eds.). 1994. Diversidad biológica en la reserva de la biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo México. Centro de Investigaciones de Quintana Roo/Program of Studies in Tropical Conservation, University of Florida. 471 p. 99-107 pp.
- Zeleny. 1907. The effect of degree of injury, successive injury and functional activity upon regeneration in the Scyphomedusan, *Cassiopea xamachana*. Journal of Experimental Zoology 5: 265–274.

ANEXOS

ANEXO I

RAZÓN DEL SEXO; LA TALLA Y LOS PESOS HÚMEDO, SECO Y SECO LIBRE DE CENIZAS DE LOS EJEMPLARES RECOLECTADOS EN OCTUBRE.

Razón de sexo y diámetro de la campana

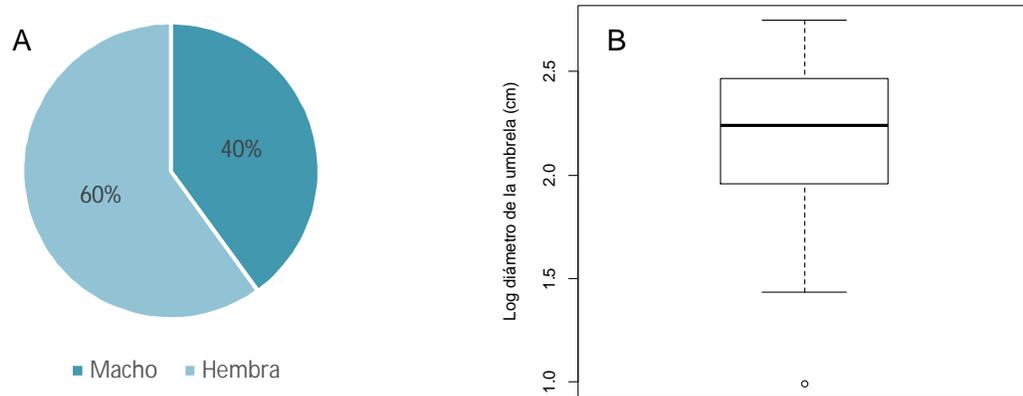


Figura 53. Razón del sexo y de la talla de las medusas recolectadas en octubre. A) Porcentaje de machos y hembras; B) Tamaño del diámetro de la umbrela (transformado a ln).

Peso húmedo, Peso seco y seco libre de cenizas

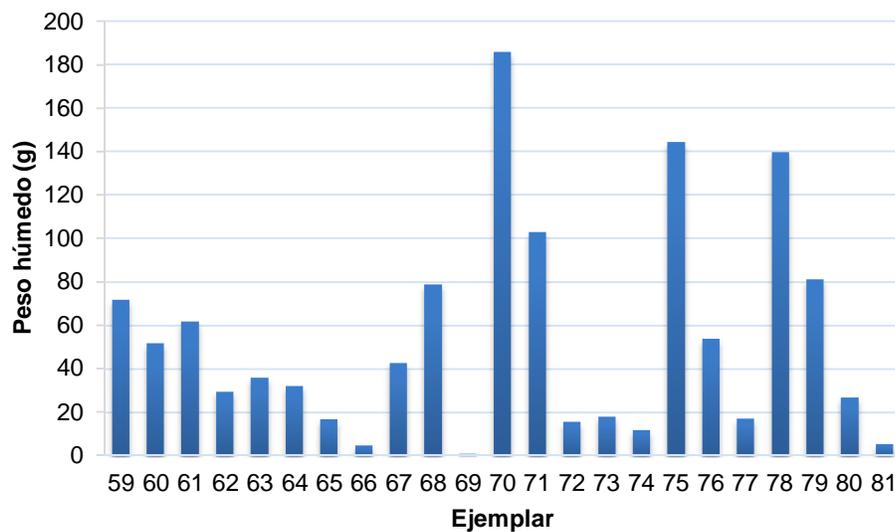


Figura 54. Peso húmedo de 23 especímenes capturados en la segunda recolecta de lluvias.

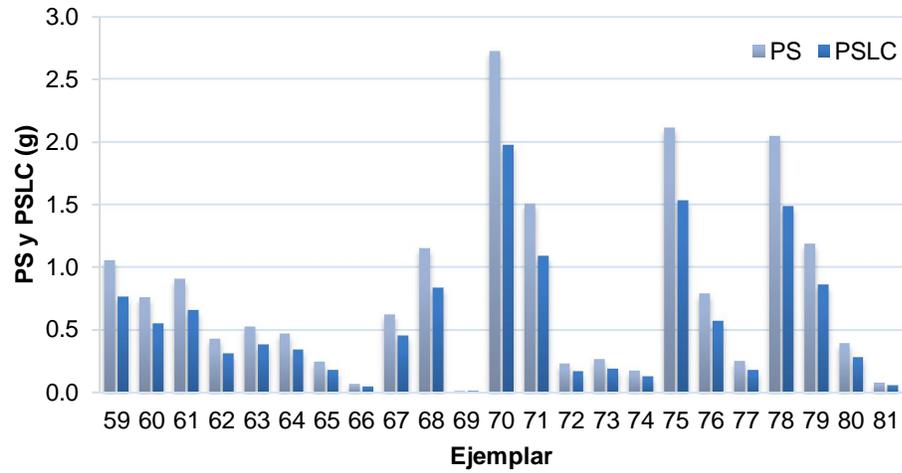


Figura 55. Peso seco y peso seco libre de ceniza de los individuos recolectados en octubre.

ANEXO II

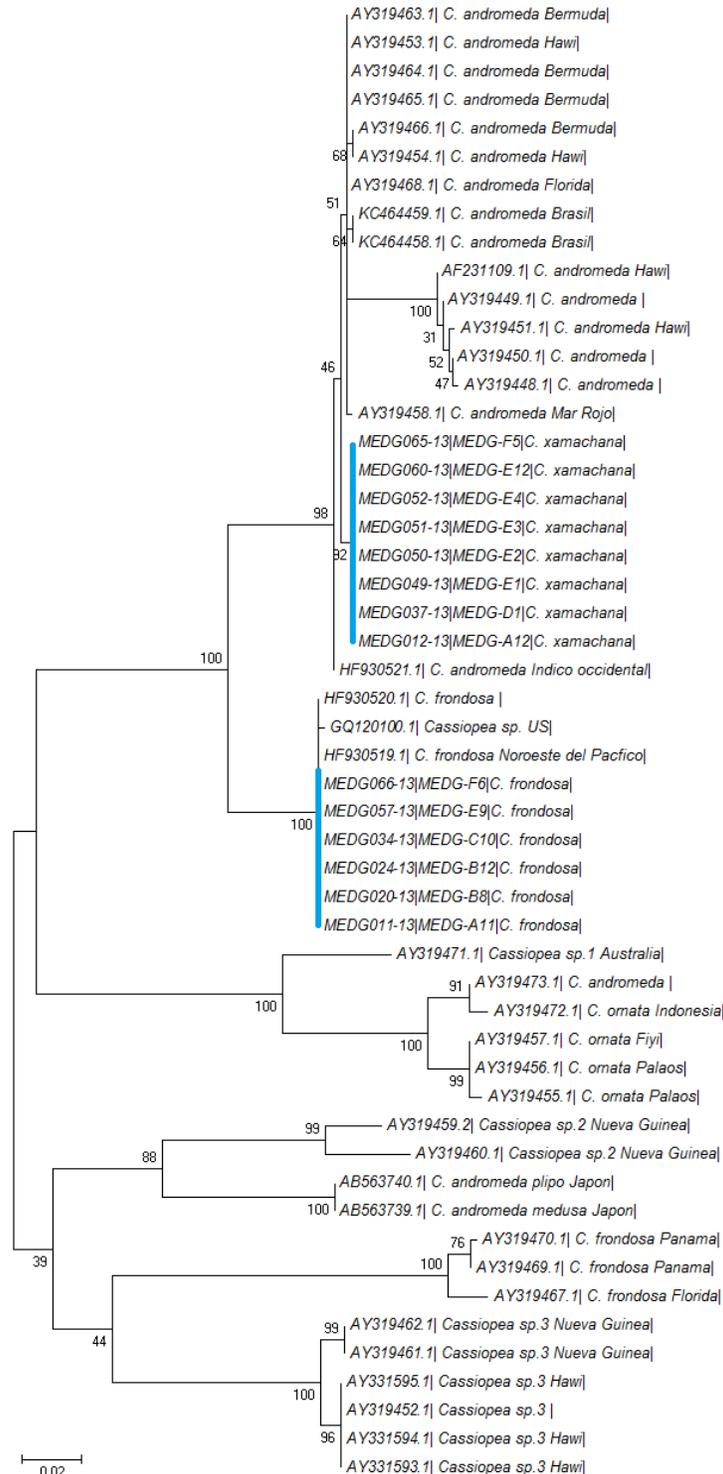


Figura 56. Reconstrucción filogenética del género *Cassiopea*, realizado a partir de secuencias obtenidas en el GenBank y de resultados genéticos de ejemplares recolectados en la zona de estudio (marcados con banda azul). Método: Maximum Likelihood; Modelo: Kimura's two parameter model; Bootstrap: 1000.