



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

ASPECTOS BIOLÓGICO-PESQUEROS DE LA MEDUSA BOLA DE
CAÑÓN, *Stomolophus* sp. 1, EN EL ALTO GOLFO DE
CALIFORNIA.

T E S I S

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

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

P r e s e n t a

Alejandra Adelaide Apolinar Romo

Guaymas, Sonora, enero de 2021.

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Guaymas, Son., siendo las 18 hrs horas del día 13 del Mes de enero del 2021, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"ASPECTOS BIOLÓGICO-PESQUEROS DE LA MEDUSA BOLA DE CAÑÓN, *Stomolophus* sp. 1, EN EL ALTO GOLFO DE CALIFORNIA"

Presentada por el alumno:

ALEJANDRA ADELAIDE APOLINAR ROMO

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

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

LA COMISIÓN REVISORA

Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata
Co-Director de Tesis

Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega
Co-Director de Tesis

Dra. María del Carmen Rodríguez Jaramillo
Co-Tutora de Tesis

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

Guaymas, Sonora a 18 de enero de 2020.

Los miembros del comité de tesis del (la) estudiante Alejandra Adelaide Apolinar Romo del Programa de Maestría en Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales, revisamos el contenido de la tesis y otorgamos el VoBo dado que la tesis no representa un plagio de otro documento como lo muestra el reporte de similitud realizado:

- Herramienta antiplagio: **iThenticate**
- Filtros utilizados: **Citas excluidas**
Bibliografía excluida
- Porcentajes de similitud: **13%**
Se muestra captura de pantalla

Citas excluidas		13%
Bibliografía excluida		SIMILAR
Resumen de Coincidencias		
1	Internet 436 palabras Copiado el 22-Sep-2019 docplayer.es	2%
2	Internet 130 palabras Copiado el 21-Jul-2020 cibnor.repositorioinstitucional.mx	1%
3	Internet 103 palabras Copiado el 17-Jul-2020 www.gob.mx	1%
4	Internet 88 palabras Copiado el 19-Jul-2020 dspace.cibnor.mx:8080	<1%
5	Internet 74 palabras Copiado el 21-Sep-2014 www.scielo.org.mx	<1%
6	Internet 74 palabras hdl.handle.net	<1%

LA COMISIÓN REVISORA




Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata
Co-director

Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega
Co-director



Dra. María del Carmen Rodríguez Jaramillo
Co-tutor

Av. Instituto Politécnico
Tel: (52) 612 123 8484 www.cibnor.gob.mx

léxico.



2020
AÑO DE
LEONA VICARIO
REVERENTA MADRE DE LA PATRIA



Conformación del Comité

Comité Tutorial

Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata
Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura
Co-Director de Tesis

Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C Co-
Co-Director de Tesis

Dra. María del Carmen Rodríguez Jaramillo
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C Co-
Co-Tutora de Tesis

Comité Revisor de Tesis

Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata
Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega
Dra. María del Carmen Rodríguez Jaramillo

Jurado de Examen

Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata
Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega
Dra. María del Carmen Rodríguez Jaramillo

Suplente

Dr. José Alfredo Arreola Lizárraga

Resumen

La pesquería de medusa bola de cañón (*Stomolophus* spp.) es una actividad económica muy importante para los pescadores ribereños y las comunidades de la costa de Sonora. Un estudio reciente determinó que en el litoral Sonorense existen dos especies crípticas: *Stomolophus* sp. 1 del Alto Golfo de California, y *Stomolophus* sp. 2 de Bahía de Kino y zona aledaña a Bahía de Las Guásimas. Para ambas existe información escasa sobre aspectos ecológicos, biológicos y pesqueros, y la mayoría son para *Stomolophus* sp. 2. Además, las recomendaciones de manejo pesquero incluidas en la Carta Nacional de Pesca corresponden a esta última especie. Con la finalidad de incrementar el conocimiento de estas medusas, en el presente estudio se analizó el crecimiento individual, se describieron los caracteres de las gónadas para comprender la biología reproductiva y se estimó talla de primera madurez (L_{50}) de *Stomolophus* sp. 1 mediante recolecta de organismos en el Alto Golfo de California. Para ello, se realizaron muestreos biológicos mensuales en 2018 y 2019, de los cuales se obtuvieron muestras de gónada ($n_{2018} = 116$; $n_{2019}=109$). Se registraron también el diámetro de campana (DC) y el peso de cada organismo para analizar la relación peso-longitud y hacer inferencias sobre la eficacia de la especie en la asimilación y conversión de alimento en biomasa corporal. En ninguno de los dos años se observó una desviación significativa de la proporción generalmente esperada (1:1) de hembras/machos. En ambos años se observaron cinco estadios gonádicos en las hembras, con un desarrollo continuo de gametos y presencia de organismos maduros a tallas relativamente pequeñas comparadas con su congénere S. sp.2. La L_{50} fue de 78.26 y 85.24 mm de DC en 2018, 2019, respectivamente, y de 85.5 mm DC considerando ambos años en conjunto. La relación peso-longitud general fue de tipo alométrica negativa (2018) e isométrica (2019); isométrica en el caso de las hembras y alométrica negativa para los machos en ambos años. Con base en un análisis multinominal se infirió la presencia de múltiples modas en ovocitos en las gónadas de hembras, por lo que se considera a esta especie de medusa como desovadora parcial. Los valores de los parámetros de crecimiento individual del modelo de von Bertalanffy para ambos sexos combinados fueron: $L_{\infty} = 175$ mm DC, $k = 3.276$ año⁻¹, y $t_0 = 0.017$ años para 2018; y $L_{\infty} = 208$ mm DC, $k = 3.42$ año⁻¹ y $t_0 = 0.001$ años en 2019. La información derivada del presente estudio permite actualizar la ficha correspondiente de la Carta Nacional Pesquera y brinda herramientas básicas para el buen uso y manejo del recurso.

Palabras clave: Medusa bola de cañón, talla al 50% madurez poblacional, *Stomolophus* sp. 1.

ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0003-1670-8938>

Vo.Bo.



Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata
Co-Director de Tesis



Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega
Co-Director de Tesis

Summary

The cannonball jellyfish (*Stomolophus* spp.) fishery is an important economic activity for artisanal fishers and communities along the Sonoran coast. A recent study determined that there are two cryptic species on the Sonoran coast: *Stomolophus* sp. 1 in the Upper Gulf of California, and *Stomolophus* sp. 2 of Bahía de Kino and the area surrounding Bahía de Las Guásimas. For both, there is scant information on ecologic, biological, and fishing aspects, and most are for *Stomolophus* sp. 2. Furthermore, the fishing management recommendations included in the National Fishing Chart correspond to the latter species. In order to increase the knowledge of these jellyfish, in the present study individual growth was analyzed, the characters of the gonads were described to understand the reproductive biology, and first maturity size (L_{50}) of *Stomolophus* sp. 1 was determined collecting organisms in the Upper Gulf of California. For this, monthly biological samplings were carried out in 2018 and 2019, from which gonad samples were obtained ($n_{2018} = 116$; $n_{2019} = 109$). The bell diameter (BD) and the total weight of each organism were also recorded to analyze the weight-length relationship and make inferences about the efficiency of the species in the assimilation and conversion of food into biomass. In neither of the two years there was a significant deviation from the generally expected (1: 1) female / male ratio. Five gonadic stages were observed in the females of this species, with a continuous development of gametes and the presence of mature organisms at relatively small sizes compared to its congener *S.* sp.2 in both years. The L_{50} was 78.26- and 85.24 mm BD in 2018, 2019, respectively, and 85.5mm BD considering both years together. Relative growth was negative allometric (2018) and isometric (2019). Furthermore, relative growth was isometric in the case of females and negative allometric for males in both years. Based on a multinomial analysis, the presence of multiple modes in oocytes in the gonads of females was inferred, which is why this species of jellyfish is considered a partial spawner. The parameters values of the von Bertalanffy growth model were: $L_{\infty} = 175$ mm BD, $k = 3.276 \text{ year}^{-1}$, and $t_0 = 0.017$ years for 2018; and $L_{\infty} = 208$ mm BD, $k = 3.42 \text{ year}^{-1}$ and $t_0 = 0.001$ years in 2019. The information derived from this study allows updating the National Fisheries Chart and provides basic tools for the proper use and management of the resource.

Keywords: *cannonball jellyfish, size-at-maturity, Stomolophus* sp. 1.

ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0003-1670-8938>



Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata
Co-Director de Tesis

Vo.Bo.



Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega
Co-Director de Tesis

Dedicatoria

A ella,
la que siempre estuvo ahí,
demostrándome hasta el final
su infinito amor,
el cual, fue sin duda,
fundamental
para obtener la fuerza necesaria
en la adversidad que se presentó
al realizar este trabajo.

A ella,
a mamá,
con cariño
le dedico todo mi esfuerzo
para lograr esta meta.

A ella,
un beso hasta el cielo.

Agradecimientos

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. (CIBNOR), por permitirme formar parte la institución para realizar mis estudios de Maestría y al personal administrativo por todas las facilidades brindadas.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada (No. 929960)

A mi Co-Director de Tesis, Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata, mi maestro, eterno guía en el mundo de las pesquerías. Por su conocimiento, disposición y paciencia todos estos años tanto en mi crecimiento profesional como personal. Por ayudarme a cumplir este sueño y por ser el mejor aliado en las batallas.

A mi Co-Director de Tesis, Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega, por recibirme con los brazos abiertos en este proyecto, por asesoramiento y por toda la ayuda en toda la cuestión administrativa requeridos en la maestría.

A mi Tutora de Tesis Dra. María del Carmen Rodríguez Jaramillo, por su conocimiento, asesoramiento y apoyo en Laboratorio, así como en el tema de biología reproductiva. Así como al Técnico de laboratorio Eulalia Meza Chávez.

Al Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura, así como a los técnicos del Programa de Medusa Bola de Cañón del Centro Regional de Investigaciones Acuícolas y Pesquero de Guaymas por el apoyo en la recolecta de datos.

A la Dra. Alma Rosa García Juárez, por el gran apoyo y confianza otorgada en estos dos años de Posgrado.

Al Dr. Carlos Rábago, por recibirme, y apoyarme en La Paz.

A mis amigos que siempre estuvieron echándome porras en estos dos años de Posgrado, en especial a Alejandra del Sol y Gladys. Así como a Valeria y Yoalli por estar siempre en la mejor disposición por realizar las tareas y trabajos de la maestría. Y mi fiel amiga Viviana, por ayudarme, confiar en mí y por todos los recordatorios administrativos que me hizo.

Y, por último, y muy importante:

A mi Padre, que siempre ha sido un ejemplo a seguir en el área de la ciencia, y gran inspiración para cumplir objetivos.

Contenido

Resumen	i
Summary	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Contenido	v
Lista de figuras	vi
Lista de tablas	vii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	4
3. JUSTIFICACIÓN	11
4. HIPOTESIS	12
5. OBJETIVOS	13
5.1 Objetivo general	13
5.2 Objetivos particulares	13
6. MATERIAL Y MÉTODOS	14
6.1 Área de estudio	14
6.2 Recolecta de datos	15
6.3 Análisis histológico	15
6.4 Análisis de las medusas	16
6.4.1 Estructura de tallas	16
6.4.2 Talla de madurez al 50 %	17
6.4.3 Relaciones morfométricas	17
6.4.4 Parámetros poblacionales	18
7. RESULTADOS	21
7.1 Estructura de tallas y proporción de sexos.	21
7.2 Estadios de desarrollo gonádico en hembras de medusa bola de cañón color ámbar (<i>Stomolophus</i> sp. 1) del Alto Golfo de California, Sonora.	24
7.2.1 Estadios de desarrollo gonádico en machos de medusa bola de cañón color ámbar (<i>Stomolophus</i> sp. 1) del Alto Golfo de California, Sonora	27
7.3 Análisis multimodal	30
7.4 Talla de primera madurez (L50) de <i>Stomolophus</i> sp. 1	31
7.5 Relaciones morfométricas, coeficiente de alometría y factor de condición	32
7.6 Parámetros de poblacionales L_{∞} , k , Φ' y M	35
8. DISCUSIÓN	38
9. CONCLUSIONES	52
10. LITERATURA CITADA	54
11. ANEXOS	70
Anexo A. Recomendaciones	70

Lista de figuras

Figura 1. Estructura de tallas general de <i>Stomolophus</i> sp. 1 de 2018 (barras de color gris) y 2019 (línea de color negro).	21
Figura 2. Estructura de tallas de hembras y machos de la medusa <i>Stomolophus</i> sp. 1 de 2018 y 2019. Hembras barras color negro, machos barras en gris.....	22
Figura 3. Madurez sexual por estadio de <i>Stomolophus</i> sp. 1 del GSC. Donde HI = Hembra Inmadura, MI= Macho inmaduro, HM = Hembra madura y MM = Macho maduro. El Año: 18 =2018 y 19 = 2019.	23
Figura 4. Estadios de desarrollo gonádico de hembras de medusa Sp1. Estadio I: Ovogonia (Og) y ovocitos previtelogénicos (Pv); Estadio II: Ovocitos vitelogénicos temprano (V1), ovocitos vitelogénicos tardíos(V2). Estadio III ovocito postvitelogénicos (Pov). Estadio IV: Ovocitos postvitelogénicos o maduros con ovocitos vesícula germinal migrada. Estadio V, postdesove, ovocitos atrésicos (OA), núcleo, n: nucléolo, fagocitos (fg).....	26
Figura 5. Estadios de desarrollo gonádico de machos de medusa <i>Stomolophus</i> sp. 1. A) y B) Estadio I: Espermatogonias (eg). C) y D) Estadio II: Espermatocitos (epc). E) y F) Estadio III: espermatidas (ept) y espermatozoos (epz). G) y H) Estadio IV: espermatozoos (epz)y células espermáticas residuales. Tinción Hematoxilina eosina, escala a 20× y 40×.....	29
Figura 6. Estructura de tallas de ovocitos y estimación de modas. Año 2018. A= estadio II, B = estadio IV y C = estadio V.	30
Figura 7. Curva madurez de <i>Stomolophus</i> sp. 1 recolectada en El Golfo de Santa Clara en los años 2018 y 2019. La línea roja representa el intervalo de 95% de confianza para L_{50}	31
Figura 8. Factor de condición por sexo para 2018 y 2019. H-18 = Hembras 2018, M-18 = Machos 2018, H-19 = Hembras 2019 y M19 = Machos 2019.	34
Figura 9. Curvas de crecimiento generadas por el modelo de Von Bertalanffy aplicados a datos de longitud a la edad en los años 2018 (línea continua) y 2019 (línea punteada) de <i>Stomolophus</i> sp. 1 de la parte norte del Golfo de California.	35
Figura 10. Curvas de sobrevivencia de cohortes hipotéticas de <i>Stomolophus</i> sp. 1 del Alto Golfo de California en 2018 utilizando diversos valores de M.	37
Figura 11. Relación entre k y M en 22 especies de medusas. Fuente: Análisis propio con datos de Palomares y Pauly (2009).	51

Lista de tablas

Tabla I. Clasificación del estado de desarrollo gonádico de hembras en <i>Stomolophus</i> sp. 1	24
Tabla II. Clasificación del estado de desarrollo gonádico de machos en <i>Stomolophus</i> sp. 1	28
Tabla III. Parámetros de crecimiento para las especies de medusa bola de cañón en El Golfo de California. En todos ellos se utilizó el modelo de von Bertalanffy. Las dimensiones son: L_{∞} = mm DC, k = /año, t_0 = años.	36
Tabla IV. Tasa instantánea de mortalidad natural en base anual de <i>Stomolophus</i> sp. 1 del Alto Golfo de California estimada por diversos métodos para dos años.	36

1. INTRODUCCIÓN

La pesca es una fuente vital de alimento, empleo, recreación, negocio y bienestar económico para las poblaciones de todo el mundo. El derecho a pescar conlleva la obligación de hacerlo de forma responsable a fin de asegurar la conservación y la gestión efectiva de los recursos pesqueros, como se ha establecido en El Código de Conducta para la Pesca Responsable. El Código promueve el ordenamiento de las pesquerías con el objetivo de asegurar la calidad, la diversidad y disponibilidad de los recursos pesqueros en cantidad suficiente para las generaciones presentes y futuras, en el contexto de la seguridad alimentaria, el alivio de la pobreza, y el desarrollo sostenible (FAO, 1995a).

En prácticamente todo el mundo, diversas especies de medusas han incrementado sus biomásas propiciando el desarrollo de pesquerías (Brotz 2012, Dong *et al.*, 2010, Sanz-Martin 2012). La gran demanda de estos organismos es generada por países asiáticos como China, Corea, Malasia, India, Indonesia, Taiwan, y Singapur (Hsieh *et al.*, 2001; Kingsford *et al.*, 2000; Lee-Liao, 2016; Omori y Nakano 2001). México no es, por mucho, la excepción. En los últimos 20 años la medusa bola de cañón (*Stomolophus* spp.) del Golfo de California se ha convertido en una pesquería comercial de gran importancia (Cisneros-Mata *et al.*, 2017b) y una pesquería en desarrollo en el Caribe mexicano (Tabasco) (Lee-Liao, 2014, López-Martínez, *et al.*, 2019).

En el Golfo de California, la captura de medusa dio inició en 2001 con permisos de fomento (Garrido-Mora *et al.*, 2007) y once años después (2012) se estableció como pesca comercial. Esto representa un cambio de gran importancia ya que la pesca de fomento tiene como objetivo principal no la comercialización sino la investigación, experimentación y prospección (CONAPESCA, 2012). La medusa bola de cañón (MBC) es hoy en día la única especie gelatinosa en México que es explotada con fines comerciales. Por ser una actividad extractiva altamente redituable, la MBC se ha convertido en un recurso pesquero muy esperado por los pescadores ribereños (artesanales) de Sonora (Cisneros-Mata *et al.*, 2017b).

La explotación adecuada de recursos pesqueros debe realizarse sobre la base del conocimiento de elementos esenciales sobre la biología y ecología. La investigación de la biología reproductiva se enfoca en la caracterización de estadios de madurez gonádica, la determinación del ciclo de desove, la edad o tamaño de primera madurez sexual, así como la talla de 50% de reproducción de la especie de interés en una zona determinada. Estos elementos son de suma importancia para evaluar el estado de las poblaciones (o stocks) pesqueros y para recomendar medidas de manejo.

La implementación de tallas mínimas de pesca (TMP) tiene como objetivo que al menos 50% del stock realice su reproducción para favorecer la permanencia de la especie y la pesquería al evitar la sobrepesca de crecimiento (Diekert, 2012). A través de la evaluación del nivel de cumplimiento de la TMP basada en la L_{50} se pueden interpretar o inferir los efectos que pudiera causar la pesca (Gómez *et al.*, 2002)

La correcta determinación de la relación peso-longitud (RPL) es importante en las evaluaciones pesqueras ya que influye directamente en las estimaciones de biomasa (Galindo-Cortés *et al.*, 2015). Además, los parámetros de la RPL permiten inferir el estado fisiológico comparativo de las poblaciones o por sexos en diferentes ambientes y años a través de, por ejemplo, el factor de condición de Fulton (Le Cren *et al.*, 1951).

El manejo sustentable de recursos pesqueros y por lo tanto su aprovechamiento a largo plazo requiere de la estimación de otros parámetros poblacionales básicos. Además de generar un buen estimador de L_{50} , es importante estimar el ritmo de crecimiento individual (L_{inf} , k), Φ (phi prima). las tasas de mortalidad natural y pesquera, la longevidad, los patrones de reclutamiento y la fecundidad. El crecimiento individual es esencial en el manejo de los recursos pesqueros porque se relaciona con la vulnerabilidad de los stocks a la pesca y por lo tanto con el rendimiento que cada recluta puede aportar a la producción pesquera. Este último se expresa como la variación de una dimensión (talla o el peso corporal) en función de la edad (Morlans, 2004). El crecimiento individual y el reclutamiento de los organismos a la fase del stock disponible y vulnerable a la pesca constituyen precisamente las fuentes de suministro de biomasa poblacional extraíbles (Carruthers *et al.*, 2015).

Pese a la importante contribución de las medusas a las pesquerías mundiales, se desconocen aspectos básicos, incluso su taxonomía (Gómez-Daglio *et al.*, 2017). Aunque se capturan desde hace cientos de años (Omori *et al.*, 2001) las medusas son organismos poco estudiados. Esto dificulta conocer y modelar la dinámica de las poblaciones sujetas a explotación y estimar los efectos de la mortalidad por pesca (Brotz, 2016). La investigación sobre estas especies se ha rezagado en relación con la expansión de las pesquerías, lo que podría generar consecuencias negativas para usuarios y ecosistemas (Gibbons *et al.*, 2016). Por esto es de suma importancia generar más información sobre las especies de medusa y sus pesquerías.

Hasta finales de 2016, se consideraba que la MBC del Pacífico mexicano incluyendo el Golfo de California, así como la del Golfo de México, eran la misma especie: *Stomolophus meleagris*. Recientemente se ha demostrado que hay tres especies de medusas del género *Stomolophus* en

México. Gómez-Daglio y Dawson (2017) determinaron que *S. meleagris* sólo se encuentra en el Golfo de México, específicamente en Arrastradero-Redondo, Mecoacán, Carmen-Machona, Tabasco, así como del Noroeste del Atlántico, en Isla Dauphin en Estados Unidos. En México ocurren tres especies del género *Stomolophus* que pertenecen a un linaje filogenético diferente. Los autores antes citados proponen sustituir el epíteto específico *meleagris* de la siguiente manera: sp. 1 para la MBC color ámbar que se captura en El Golfo de Santa Clara; sp. 2 para la MBC azul que se presenta desde Bahía de Las Guásimas a Bahía de Kino (Sonora), así como Bahía San Luis Gonzaga, Mulegé, Bahía Magdalena, y Bahía de la Paz en la Península de Baja California; y sp. 6a otra especie de Bahía de Kino.

De estas tres especies de medusas, *Stomolophus* sp. 2 ha sido el objeto de la mayoría de los pocos estudios realizados en el Golfo de California. Las medidas de manejo con las que cuenta este recurso, en específico la talla mínima de pesca consignada en la Carta Nacional Pesquera (DOF, 2018), corresponden a *S.* sp. 2. Para la medusa ámbar que se captura en el AGC se desconoce este parámetro básico. Por lo anterior, el presente estudio presenta los elementos básicos de la población de la medusa ámbar (*Stomolophus* sp. 1) que permitan establecer la talla mínima de pesca. Proporciona, además, los valores de parámetros de crecimiento individual, relaciones morfométricas, proporciones de sexos, y mortalidad natural, información indispensable para comprender la dinámica poblacional de este recurso.

2. ANTECEDENTES

En las últimas décadas se han presenciado un abrupto incremento en organismos gelatinosos en todo el mundo (Mills, 2001; Lynam *et al.*, 2006). Este aumento ha sido aprovechado por algunos países para extraer este recurso, principalmente medusas del Orden Rhizostomeae, propiciando el desarrollo y establecimiento de pesquerías en la mayoría de los continentes (Brotz, 2011). Estas actividades generan alimento, empleo, comercio y derrama económica, y a su vez ayudan a lograr los objetivos estratégicos de la FAO y a los objetivos de desarrollo sostenible de América Latina y el Caribe de la ONU, contribuyendo a la erradicación del hambre y reducción de la pobreza rural. La pesquería de medusas inicia un poco antes de los 70's entre China y Japón. Estos últimos enfatizaron la pesca de medusa y el desarrollo tecnológico para su proceso en algunos países asiáticos (Tailandia, Malasia e Indonesia) en 1970. Después, la pesquería se expande a otros países del mismo continente (Filipinas, Vietnam y Myanmar) (Omori y Nakano, 2001). Otros países que han sido beneficiados en el establecimiento de esta pesquería son: Australia, Canadá, Estados Unidos, Filipinas, India, Irán, Malasia, México, Namibia, Turquía y Vietnam, entre otros (Brotz, 2016; López-Martínez y Álvarez-Tello, 2008; Magesh y Coulthard, 2004).

Los escifozoos o escifozoarios del filo Cnidaria son especies con varios estadios sésiles y una forma natatoria (Garrido-Mora *et al.*, 2007; Larson, 1976; Ruppert *et al.*, 1994). Las medusas son organismos gelatinosos que presentan un ciclo de vida complejo. En general, se componen de dos fases: 1) Fase medusoide de reproducción sexual y vida libre nectónica, y 2) Fase polipoide, sésil, caracterizada por reproducción asexual (gemación y estrobilación). Son organismos de estructura relativamente sencilla, constituido por dos capas germinales, ectodermo y endodermo. Cuentan con una exumbrella en forma de campana o sombrilla, tentáculos y la boca localizada en el centro cóncavo de la superficie inferior (Ruppert *et al.*, 1994). Se caracterizan por ser especies estrategas “r”, identificados por tener una alta fecundidad, crecimiento individual rápido, madurez sexual temprana, altas tasas de mortalidad, poco o medianamente longevas (Reznick *et al.*, 2002; Cisneros-Mata *et al.*, 2014a).

En los mares de México habitan 172 especies de medusas (Segura-Puertas *et al.*, 2003). Dentro de este registro, la costa de Sonora cuenta con algunas de las más comunes: medusa luna (*Aurelia aurita*), botón azul (*Porpita porpita*), avispa de mar (*Chrysaora quinquecirrha*) y medusa bola de cañón (*Stomolophus* spp.) (Álvarez-Tello, 2007). En el Pacífico mexicano, *Stomolophus* que se

distribuye desde Baja California Sur hasta Chiapas, incluyendo el Golfo de California (Gómez-Daglio *et al.*, 2017). Son organismos necto-planctónicos porque se desplazan a la deriva en corrientes marinas, aunque pueden nadar vigorosamente mediante propulsión hidrodinámica (chorro de agua) generada por los pulsos de la exumbrella (Cisneros *et al.*, 2017b).

Los ciclos de vida de algunas especies de escifozoarios muestran variabilidad intraespecífica como fecundidad, talla de madurez y tasa de crecimiento en las medusas (García, 1990; Ishii *et al.*, 1995; Lucas y Williams, 1994) esta plasticidad está relacionada a su patrón de crecimiento indeterminado de organismos que tienen la facultad de responder a cambios en los factores bióticos y abióticos (Wilcox, 2006).

En los últimos años, la abrupta presencia de medusas ha propiciado el interés científico. Las medusas forman agregaciones de miles de organismos en forma de hilos desde un par de metros hasta varios kilómetros. La generación de la agregación es consecuencia del movimiento activo de estos organismos, así como el movimiento a la deriva causado por los cambios de los flujos de la corriente (Fossette *et al.*, 2015; Graham *et al.*, 2001;). Estas agregaciones juegan un rol ecológico muy importante ya que facilitan la reproducción y un mecanismo de defensa ante los depredadores (Hamner *et al.*, 2009). Por lo general, estos florecimientos son comúnmente atribuidos a respuestas biológicas por el ambiente. El florecimiento de medusas puede ser muy abundante y cubrir áreas extensas impactando en la trofodinámica y estructura dinámica del sistema pelágico. El aumento de estos florecimientos pareciera que es la respuesta al calentamiento del océano, así como la eutrofización y a un cambio (reestructuración) en la red trófica por la eliminación de los depredadores tope causada por la sobrepesca (Attrill *et al.*, 2007; Purcell, 2005; Richardson *et al.*, 2009). Además, algunas especies se pueden presentar en aguas contaminadas y eutróficas con agua de fondo anóxica (Lucas, 2001).

Las medusas desempeñan un papel ecológico muy importante en los sistemas marinos. Son depredadores voraces que participan en el ciclo de carbono, nitrógeno y fósforo, importante para la producción primaria vía fitoplancton (Pitt, 2009). Además, presentan simbiosis en forma de comensalismo, parasitismo. Ejemplos son el cangrejo araña *Libinia emarginata* Leach, 1815 (Hildebrand, 1954) y *Libinia consorts* (Rountree, 1993). En el caso de las medusas del género *Stomolophus* del Golfo de California se presenta una simbiosis de tipo “probiosis” o

“comensalismo” con el pez *Hemicaranx zelotes* y al parecer parasitismo del cirrípedo *Conchoderma virgatum* (Álvarez-Tello *et al.*, 2013; López-Martínez y Romero, 2008). Su presencia estacional ocurre comúnmente en primavera-verano cuando el agua de mar tiene alta temperatura y hay mayor cantidad de alimento (Hamner *et al.*, 2009; Larson, 1976; Mills, 2001).

Las medusas de valor comercial en el Golfo de California y consumidas en países asiáticos, se clasifican taxonómicamente como sigue:

Reino: Animalia

Subreino: Radianta

Filo: Cnidaria

Clase: Scyphozoa (Goette, 1887)

Subclase: Scyphomedusae

Orden: Rhizostomeae (Cuvier, 1799)

Suborden: Daktyliophorae

Superfamilia: Scapulatae

Familia: Stomolophidae (Hackel, 1880)

Género: *Stomolophus* (Agassiz, 1862)

Especie:

Stomolophus sp. 1 (Gómez-Daglio y Dawson, 2017)

Stomolophus sp. 2 (Gómez-Daglio y Dawson, 2017)

Las medusas del Orden Rhizostomeae se caracterizan morfológicamente por no tener tentáculos en el margen umbrelar lobulado, sino brazos orales ramificados del manubrio que le sirven como canales que pasan al estómago (Mayer, 1910; Ruppert, 1994). Se encuentran exclusivamente en aguas tropicales, a excepción del género *Rhizostoma*. El cuerpo es grande, resistente y rígido con una umbrela gruesa (Omori *et al.*, 2001). Las medusas del género *Stomolophus* carecen de boca central por fusión de los brazos orales con cavidad gastrovascular dividida en canales anastomados (Agassiz 1860a, 1862b). No presentan dimorfismo sexual; los organismos se diferencian en hembras y machos, y se ha reportado hermafroditismo (Carvalho, 2009). El fenotipo que manifiestan es una coloración distintiva comúnmente azul rey en específico para *Stomolophus* sp. 2. del golfo de California, en tanto que *Stomolophus* sp. 1 del Alto Golfo de California presenta una coloración café-ámbar.

Los escifozoarios comprenden un ciclo de vida bipartido complejo con dos tipos de reproducción, una asexual en forma de pólipo, forma críptica de escifistoma betónica, capaz de producir podocistos, resistentes a condiciones ambientales extremas (Calder, 1982; Wilcox, 2006). Otra forma es sexual por fecundación externa en su fase de medusa pelágica conspicua con crecimientos poblacionales masivos para después desaparecer indicando la fase final de esta etapa (Holst *et al.*, 2017; Ruppert *et al.*, 1994; Wilcox, 2006).

Su reproducción plástica les permite tener estrategias en condiciones de crecimiento poco favorables como maduración y reproducción sexual en tamaños pequeños (Bamstedt *et al.*, 2001; Lucas, 1996; Lucas *et al.*, 1998; Schneider y Behrends, 1994;). Se ha reportado presencia de organismos maduros de la medusa *Pelagia noctiluca* durante todo el año, así como reproductores en verano-otoño, y presencia de organismos juveniles en otoño como desde finales de otoño hasta principios de primavera en diversos sitios del Mediterráneo (e.g. Kramp, 1924; Russel, 1970; Franquville, 1971, Lo Bianco, 1888; Avian y Rottini, 1991) o solo en algunas estaciones. Después del desove la medusa puede volver a desovar después de 24h hasta una semana después, dependiendo de la temperatura del agua (Avian y Rottini, 1991) y pueden detener la reproducción a temperaturas bajas de 7-8°C (Stravisi, 1984). Se han observado diferencias en el ciclo reproductivo en dos poblaciones de la misma especie. Lucas y Lawes (1998) detectaron que en la medusa *Aurelia aurita* en las aguas de Southampton (Inglaterra) de la maduración sexual inicia más temprano en las medusas grandes y se encuentra correlacionada con la temperatura del mar. La disminución de temperatura juega un rol importante en esta especie, y está relacionado indirectamente con la producción primaria y secundaria. La disponibilidad de alimento es importante para el desarrollo y reproducción de *A. aurita*: a mayor abundancia de alimento, mayor disponibilidad de energía para la reproducción.

Hasta el momento no se ha detectado alguna característica particular macroscópica que permita identificar el sexo para la medusa comercial de México. Los análisis histológicos permiten examinar el tejido gonádico, determinar el sexo, estado de madurez, entre otros. Además, este tipo de investigaciones ayudan a determinar patrones temporales de reproducción y escalas de maduración sexual (Schiariti *et al.*, 2012).

Avian y Rottini (1991) determinaron las etapas de madurez de la medusa *Pelagia nautiluca* del Mar Adriático con respecto al diámetro de ovocito (DO): 1) 10-20 μm : diferenciación de la oogonia en el endodermo germinal, 2) 21 – 50 μm ovocitos inicio de la vitelogénesis exógena, 3) 51-200 μm vitelogénesis endógena con aparición de vacuolas y desarrollo del cuerpo paraovular (CPV) 4) 201-320 μm etapa final de maduración, desove y degeneración del CPV. Los ovocitos se pueden considerar maduros a las 270-280 μm DO. Los autores encontraron presencia de ovocitos en todas las etapas de madurez a lo largo del año, con distribución de tamaños oscilatoria y mayor porcentaje de estadios inmaduros o en fase de desarrollo. En organismos maduros de la misma especie el pico más alto se detectó en verano (2.05%) y el menor en invierno (0.63%) (Rottini y Avian, 1991). Además, hay evidencia de una relación inversa entre el DO en el principio de la vitelogénesis con respecto a la temperatura superficial de mar (verano con 30 μm DO y 23°C e invierno 38.8 μm DO y 8.5 °C) (Rottini y Avian, 1991). Para medusas hembras de Las Guásimas (Sonora) se han detectado cuatro estadios de madurez: a) I (indiferenciados): son organismos en los que no se observan gametos, b) II (ovogénesis primaria): individuos con ovocitos pequeños, c) III (previtelogénesis): organismos que presentan ovocitos en perinucleolo temprano y d) IV (Madurez), hembras con ovocitos vitelogénicos o con glóbulo de aceite (Carvalho, 2009)

En pesquerías, la talla de primera madurez del organismo (L_{50}) es de vital importancia. Se pueden citar los siguientes ejemplos en el Golfo de California: jaiba (*Callinectes* spp.), almeja pata de mula de mangle (*Anadara tuberculosa*), almeja roñosa (*Chiaone californiensis*), medusa bola de cañón (*Stomolophus* sp. 2), curvina golfina (*Cynoscion othonopterus*), sardina Monterrey (*Sardinops sagax*), sardina crinuda (*Opisthonema libertate*) y anchoveta (*Engraulis mordax*) (DOF, 2018). Estas especies cuentan con estudios en los que se ha determinado su L_{50} . Este es un estimador del tamaño de los organismos de una población tal que el 50% se encuentran sexualmente maduros y se utiliza para establecer el tamaño mínimo de pesca (TMP), refiriéndose al tamaño mínimo en que los organismos pueden ser capturados.

La presencia y abundancia de las medusas puede ser muy variable. Existen registros de la presencia repentina de medusas en lugares previamente inexistentes, estableciéndose con altas abundancias por varios años y una disminución abrupta sin razón aparente que explique su desaparición (Malej y Malej, 1992; Willcox *et al.*, 2008). En el Mediterráneo oriental, la estación

zoológica francesa Ville-France-sur-Mer (Goy, 1984) detectó entre 1898 y 1916 años de presencia/ausencia de *Pelagia noctiluca* (Forskål, 1775). En los años con presencia las biomásas fueron muy abundantes. Algunos especialistas del Mediterráneo (UNEP, 1984) concluyeron que este comportamiento es caracterizado por una variación anual de la propia especie. Existen otros registros con este tipo de comportamiento, como en el caso de la medusa luna (*Aurelia* sp. 5) de Tasmania, con años de presencia y años de ausencia (Wilcox *et al.*, 2006). Piccinetti *et al.* (1986) detectaron que en el caso de *P. noctiluca* en el mar Adriático, por lo general los individuos de tallas pequeñas son más abundantes durante primavera y otoño, los organismos de talla mediana (30 a 50 mm diámetro de campana, DC, durante el verano, y en diciembre los organismos de tallas grandes (85 DC). Concluyeron, asimismo, que el ciclo de vida de *P. noctiluca* es de alrededor de un año. Malej y Malej (1992) reportaron que la reproducción de *P. noctiluca* del Golfo de Trieste (norte del mar Adriático) ocurre de abril a diciembre con un pico a finales de verano y durante el otoño. La curva de crecimiento sugiere que la talla mínima de desove es a los 150 días. Las gónadas maduras se observan en tallas más pequeñas (30 a 60 mm DC) en organismos de la parte central del Mediterráneo (50 mm DC).

Aunque se ha posicionado como una pesquería ribereña importante en Sonora, existe escasa información de los aspectos biológicos de la medusa. La mayoría de los estudios se refieren a la biología reproductiva y biología-pesquera de *Stomolophus* sp. 2 en la bahía de Las Guásimas. Los estudios indican que son organismos sumamente voraces. Su fuente de alimento es el zooplancton, principalmente los huevos y larvas de peces, en especial de *Anchoa* spp. (Padilla-Serrato *et al.*, 2013). Por otra parte, los estudios orientados a edad y crecimiento indican que este escifozoario cuenta con una elevada tasa de crecimiento y un periodo corto de vida en fase medusoide. Esto se puede identificar obteniendo su coeficiente instantáneo de crecimiento (k) el cual ha oscilado entre los 3.7 a 5.8/año, con una longitud asintótica entre 155 y 146 mm DC y una t_0 que varía de -0.003 a -0.0183 años. Los valores dependen del sexo y ubicación del recurso (Alvarez-Tello, 2007; Brotz, 2016; Carvahlo, 2009; López-Martínez *et al.*, 2020).

Los principales campos pesqueros que realizan esta actividad son: El Golfo de Santa Clara, Desemboque de Caborca, Bahía de Kino, El Sahuímaro, Tastiota-El Choyudo, Playa del Sol, Las Guásimas, Bahía de Lobos, Bahía El Tóbari, Yavaros y Las Bocas-Agiabampo (Cisneros-Mata *et al.*, 2017b). Las Guásimas ha sido uno de los campos pesqueros más importantes de la pesquería

de medusa bola de cañón; cuenta con registros anuales de producción desde el inicio de la pesca comercial (2012) hasta 2016. Por otro lado, El Golfo de Santa Clara cuenta con cinco años de extracción de medusa (2012 y 2017 al 2020) que rebasado por mucho la producción de los otros campos pesqueros de Sonora, generando las capturas máximas históricas de este recurso con que se cuenta hasta el momento.

En 2012 por primera vez apareció una ficha de la pesca comercial de medusa en la Carta Nacional Pesquera, que en 2018 fue actualizada. Las medidas regulatorias con las que cuenta este recurso son: talla mínima de pesca (110 mm DC), arte de pesca red tipo cuchara de 5 pulgadas de luz de malla, recolección manual de medusas varadas en la costa, captura diurna, de 1 a 2 viajes por día (dependerá de la cantidad del recurso), zona de pesca en aguas marinas del Golfo de California. La estrategia es una cuota de captura variable dependiendo de la abundancia anual del recurso, y la táctica es controlar el esfuerzo y respetar la talla mínima de pesca. Cabe señalar que no cuenta con Norma Oficial Mexicana. En 2014, se elaboró un Plan de Manejo, mismo que hasta ahora, continúa sin publicarse.

3. JUSTIFICACIÓN

La medusa es el recurso base de una actividad de pesca artesanal bien establecida del Golfo de California que se caracteriza por alta variabilidad espacio temporal en su abundancia y presencia-ausencia. Existen escasos estudios para la medusa de Sonora, la mayoría enfocados en *Stomolophus* sp. 2, de la bahía de Las Guásimas; en el período 2017-2020 la pesca de medusa se ha realizado en el alto Golfo de California aprovechando una especie distinta, *S.* sp. 1, que la legislación mexicana actual no considera. El conocer la talla a la cual madura sexualmente *S.* sp. 1 permitirá sentar las bases para regular la captura de ese recurso en condiciones de sustentabilidad. Además, los parámetros poblacionales se volverán a estimar con un mayor tamaño de muestra comparado con anteriores estudios. El incrementar el conocimiento de esa especie de medusa permitirá desarrollar recomendaciones para el manejo pesquero y la actualización de la Carta Nacional Pesquera.

4. HIPOTESIS

Hasta 2017, se consideraba que la medusa bola cañón (MBC) que habita en el Golfo de California es de la especie *Stomolophus meleagris*. En estudios recientes se determinó que al menos dos especies de MBC se encuentran en el litoral de Sonora: MBC color ámbar (*Stomolophus* sp. 1) en el Golfo de Santa Clara y MBC color azul (*Stomolophus* sp. 2) en Las Guásimas, Sonora. Por lo que se espera que la L_{50} de la MBC color ámbar sea diferente a la estimada para MBC azul. Asimismo, dado que es una especie diferente a la ya descrita se esperaría que tenga distintas características propias tanto de su biología reproductiva como de su crecimiento individual.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Generar conocimiento sobre los aspectos biológico-pesqueros de medusa bola de cañón color ámbar (*Stomolophus* sp. 1) de El Golfo de Santa Clara, Sonora, México.

5.2 Objetivos particulares

1. Describir la estructura de tallas y proporción de sexos.
2. Describir histológicamente los estadios de desarrollo gonádico en hembras y machos de medusa bola de cañón color ámbar (*Stomolophus* sp. 1) de El Golfo de Santa Clara, Sonora.
3. Identificación de modas de diámetro de ovocitos de *Stomolophus* sp. 1 en 2018 y 2019.
4. Determinar la talla media de primera madurez (L_{50}) de *Stomolophus* sp. 1
5. Estimar las relaciones morfométricas de *Stomolophus* sp. 1 en 2018 y 2019.
6. Determinar los parámetros poblacionales L_{∞} , k , M y ϕ' de *Stomolophus* sp. 1.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Área de estudio

El Alto Golfo de California (AGC) se localiza al noroeste de México, entre Sonora y Baja California, entre los 31-32° de latitud norte y 113.5-115° longitud oeste. Tiene tres comunidades pesqueras principales: San Felipe, B.C. El Golfo de Santa Clara y Puerto Peñasco, Son. Sus aguas se caracterizan por temperaturas y salinidades altas (Lavín y Marinone, 2003). Álvarez-Borrego *et al.* (1975) registraron una temperatura mínima de 8.25°C en diciembre y máxima de 32.58°C en agosto y una salinidad mínima de 35.28 ups en octubre y noviembre y máxima de 41 ups en julio. Además, presenta una alta productividad primaria en contraste con otros mares semicerrados como el Mediterráneo y el Mar Rojo. Eso es debido a la alta disponibilidad de nutrientes en la zona eufótica originada por la circulación termohalina, mezcla vertical y surgencias costeras, principalmente en invierno y primavera (Ripa, 1997; Lavín *et al.*, 1997; Lluch-Cota, 2000; Álvarez-Borrego, 2002; Pérez-Arvizu *et al.*, 2013).

El rango de mareas es amplio en el AGC, variando entre seis m en mareas vivas y 1.5 en mareas muertas; las mareas en esa zona son semidiurnas. Por otro lado, en escala estacional la circulación del AGC presenta un giro ciclónico de junio a septiembre y anticiclónico de noviembre a abril (Lavín *et al.*, 2003). Cabe mencionar que esta región presenta un comportamiento diferente al resto del golfo de California, mostrando vientos dominantes del oeste en marzo, del oeste-suroeste en abril y del sur en mayo, siendo ligeramente más intensos que en la parte central del golfo.

El AGC contiene tres espacios marinos decretados con fines de conservación (DOF, 2005; DOF, 2013):

- 1.- La Reserva de la Biosfera Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado (Reconocida como Patrimonio de la Humanidad por la UNESCO en 2005 y específicamente los humedales del Delta designados como sitios Ramsar).
- 2.- El área de Refugio para la protección de la Vaquita Marina (*Phocoena sinus*); y
- 3.- El Acuerdo por el que se suspende el uso de redes de enmalle, cimbras y/o palangres operadas con embarcaciones menores, en el norte del Golfo de California.

Entre la gran diversidad de la ecorregión se encuentran tres especies endémicas: la vaquita marina (*Phocoena sinus*) especie de marsopa; la totoaba (*Totoaba macdonaldi*) y la curvina golfina (*Cynoniscion othonopterus*). Las dos primeras se encuentran catalogadas como en peligro

de extinción en la Norma Oficial Mexicana Nom-059-SEMARNAT 2010 (DOF, 2010). Además de estar en la Norma, se encuentra en la lista roja de CITES (acrónimo en inglés de Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora).

Finalmente, el AGC es una región muy dinámica y compleja, tanto por su estructura hidrográfica como por la variabilidad ambiental. Como se mencionó, contiene tanto áreas como especies importantes para su protección. Además, una gran diversidad de especies importantes para la pesca comercial (camarón, tiburones, chano norteño, sierra) (DOF, 2018)

6.2 Recolección de datos

Para el presente estudio se realizaron muestreos biológicos en los años 2018 y 2019, recolectando ejemplares de medusa bola de cañón color ámbar, tomando medidas del diámetro de campana, alto total y diámetro de piñón. Para la obtención de las muestras se utilizó una red tipo “rampa” y una red de cuchara.

Se tomaron muestras de gónada y se colocaron en formalina al 10% por 24 horas; después se colocaron en alcohol etílico al 70% para su posterior análisis en el laboratorio. La técnica de Hematoxilina-Eosina (Pliego-Cárdenas *et al.*, 2011), se empleó para describir el desarrollo gonadal y determinar el sexo. Las imágenes de las gónadas se digitalizaron por medio de un microscopio compuesto y una cámara digital. Se determinaron los estadios de desarrollo gonádico.

6.3 Análisis histológico

En 2018 se tomaron 122 muestras de gónadas y 112 en 2019, mismas que se fijaron en solución Davidson (o formaldehído al 10%) durante 48 horas para su procesamiento en el laboratorio de histología del CIBNOR La Paz. Las muestras se colocaron en histocassettes para procesarlas histológicamente. Los tejidos de las medusas fueron deshidratados en una serie ascendente de etanol (70% a 100%), aclarados con xileno, e infiltrados en parafina en un procesador automático de tejidos LEICA ASP200S. Enseguida se incluyeron en bloques con parafina líquida a 62°C, enfriados a -5°C en un centro de inclusión LEICA EG1150H y EG1150C. Se realizaron cortes histológicos de 4 µm de espesor en un micrótopo de rotación LEICA RM2155, colocados en portaobjetos. Los tejidos fueron teñidos con Hematoxilina de Harris-eosina (Sheehan y Hrapchak, 1980) en un teñidor automático LEICA ST5020 y montados en resina sintética con cubreobjetos. La observación de las laminillas se realizó en un microscopio de campo claro Olympus BX41; las

imágenes fueron digitalizadas usando el campo claro con una cámara digital para microscopio marca Nikon Digital Sight DS-Ri1[®] conectada a una computadora. Las imágenes (micrografías) de los tejidos fueron observadas con los objetivos 10, 20, 40, 60 y 100×, y analizadas digitalmente con el software Image ProPremier (versión 9.0) Olympus-Media Cybernetics[®]. Los cortes teñidos se utilizaron para determinar el estadio de desarrollo gonádico y medir el diámetro de las ovogonias y los ovocitos previtelogénicos, vitelogénicos y postvitelogénicos.

El área total del ovocito (AT) y las áreas del nucleoplasma y ovoplasma fueron determinadas en tres diferentes regiones de cada ovario. Para estos análisis, se consideran los ovocitos cortados en el plano ecuatorial que mostraron núcleo (Rodríguez-Jaramillo *et al.*, 2001). De tres imágenes de cada ovario se seleccionaron 30 ovocitos con núcleo bien definido, delimitando el perímetro de cada ovocito y de su núcleo de forma manual con el cursor. El software calculó automáticamente el área total (AT) de los ovocitos. Las mediciones de área de los ovocitos y diámetro teórico (DT), se realizaron siguiendo los criterios descritos por Rodríguez-Jaramillo *et al.* (2001). Dado que los ovocitos presentan formas irregulares durante la ovogénesis, se calculó el diámetro teórico (DT) de los ovocitos a partir del área (A), para estandarizar el diámetro se usó la siguiente formula (Briarty, 1975; Saout *et al.*, 1999):

$$DT = \sqrt{4 \frac{A}{\pi}} \quad (1)$$

6.4 Análisis de las medusas

6.4.1 Estructura de tallas

Se construyeron histogramas de frecuencia de tallas del total de muestras de *Stomolophus* sp. 1 de 2018 y 2019. Las tallas se determinaron por el diámetro de campana (DC) y se obtuvo la proporción de organismos de cada intervalo de talla con respecto al número total de organismos. Con los resultados obtenidos del análisis histológico y la determinación de sexo de cada organismo se obtuvo la proporción de sexos hembra:macho.

6.4.2 Talla de madurez al 50 %

Las hembras se clasificaron por intervalo de talla de 10 mm DC. Se calculó la proporción de hembras maduras (phm) con respecto al total de cada intervalo de talla_i. Para obtener el valor de L₅₀ se utilizó un modelo logístico que relaciona la proporción de organismos maduros:

$$\widehat{phm}_i = \frac{1}{(1 + e^{-(DC_i - DC_{50})/a})} \quad (2)$$

en donde:

phm_i = porcentaje de hembras maduras a la talla i,

DC_i = Diámetro de campana en el del intervalo de talla i

L₅₀ = Diámetro de campana (talla) de primera madurez (estadio 3+)

a = constante de ajuste del modelo

Los parámetros del modelo fueron ajustados minimizando un algoritmo de log verosimilitud de la función binomial (Brouwer y Griffiths, 2005):

$$-LL = - \sum_{i=1}^k LN \left[\frac{P_i!}{(N_i - n_i)!} \cdot \widehat{phm}_i^{n_i} \cdot (1 - \widehat{phm}_i)^{N_i - n_i} \right] \quad (3)$$

en donde:

n_i = número de hembras maduras en el intervalo a la talla i

N_i = número total de organismos maduros en la clase i

phm_i = probabilidad de hembras maduras estimada por el modelo logístico a la talla i

6.4.3 Relaciones morfométricas

Las relaciones morfométricas se obtuvieron utilizando un modelo potencial (Pauly, 1980b):

$$P = a(DC)^b \quad (4)$$

$$P = a(DP)^b \quad (5)$$

$$P = a(AT)^b \quad (6)$$

en donde:

P = Peso húmedo total

DC = Diámetro de Campana

AT = Alto total de la medusa

DP = Diámetro del piñón

a = pendiente de la regresión y

b = parámetro b

La significancia del factor de condición se determinó mediante el estadístico (Pauly, 1984):

$$\hat{t} = \frac{S_{DC}}{S_W} \cdot \frac{|b - 3|}{\sqrt{1 - r^2}} \cdot \sqrt{n - 2} \quad (7)$$

en donde:

S_{DC} = desviación estándar del logaritmo de los diámetros de campana,

S_W = desviación estándar del logaritmo de los pesos,

b = parámetro b,

r^2 = coeficiente de determinación de la relación DC-P

n = tamaño de muestra.

El estadístico permite probar la hipótesis nula de que la relación DC-P de la medusa sigue un patrón de crecimiento individual isométrico. La hipótesis nula es $H_0: b=3$, lo cual significa que el peso crece en proporción cúbica con cada unidad de crecimiento en longitud (Pauly, 1984b). En caso de que b sea menor que 3, el crecimiento es alométrico negativo y si b es mayor a 3 es alométrico positivo.

Otras relaciones morfométricas DC-AT, DC-DP y DP-AT se analizaron mediante modelos lineales resueltos por mínimos cuadrados (Pauly, 1984b).

6.4.4 Parámetros poblacionales

Los parámetros de crecimiento en base anual estimaron mediante la función de von Bertalanffy (Pauly, 1984b):

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)}) \quad (8)$$

en donde:

L_t = es la talla a un determinado tiempo (t),

L_∞ = es la longitud máxima asintótica

k = es la constante de crecimiento

t_0 : es la edad de los organismos cuando, hipotéticamente, tienen longitud cero.

Los parámetros se calcularon con el paquete de análisis pesquero FISAT usando los datos de frecuencia de tallas (Pauly, 1984b).

El valor del parámetro t_0 se obtuvo mediante el método de Pauly (1984) (Pauly, 1984b):

$$t_0 = -(10)^{[-0.3922 - (0.2752 * \log DC_{\infty}) + (1.038 * \log k)]} \quad (9)$$

La mortalidad natural (M) fue obtenida mediante los siguientes modelos:

Alagara (1984)

$$M = 0.0189 + 2.06k \quad (10)$$

Cubillos (2003)

$$M = 4.31 \left[t_0 - \frac{\ln(0.05)}{k} \right] - 1.01 \quad (11)$$

Djabali *et al.* (1993)

$$M = 1.066 L_{\infty}^{-0.1172} + k^{0.5092} \quad (12)$$

Griffiths y Harrod (2007)

$$M = 1.406 W_{\infty}^{-0.096} + k^{0.780}$$

Ralston (1987)

$$M = -0.0666 + 2.52k \quad (13)$$

Pauly y Binohlan (1996)

$$M = -0.01778 + 3.1687k \quad (14)$$

Pauly (1984)

$$\ln(M) = -0.0152 - 0.279 * \ln(DC_{\infty}) + 0.6543 * \ln(k) + 0.463 * \ln(T) \quad (15)$$

en donde:

M = tasa instantánea de mortalidad natural (año^{-1}),

T = temperatura media anual del agua del mar del hábitat ($^{\circ}\text{C}$),

k = tasa instantánea de crecimiento individual (año^{-1}).

DC = Diámetro de campana en centímetros

Estimación de Φ' (phi prima)

Para comparar la eficiencia del crecimiento se usó el estadístico Φ' (phi prima) (Munro y Pauly, 1983):

$$\Phi' = \text{Log}_{10} (k) + 2 \text{Log}_{10} AC_{\infty} \quad (16)$$

7. RESULTADOS

7.1 Estructura de tallas y proporción de sexos.

En general, en el muestreo masivo de medusa bola de cañón color ámbar el diámetro de campana DC se encontró en el rango de 36 a 165 mm ($n = 1794$), con media de 104.6 ± 18.03 mm (\pm desv. est.) (Fig. 1). El tamaño de las medusas de 2019 varió en el rango de 11 a 190 mm DC ($n = 1224$), con media de 112.7 ± 23.24 mm DC. Además, las tallas máximas (139 y 142 mm DC para machos y hembras) que se analizaron por el método de histología en 2018 fueron menores a la talla máxima observada en el muestreo masivo de ese mismo año. Sin embargo, en 2019 sí alcanzan la talla máxima registrada en el muestreo masivo tanto para machos como para hembras (190 mm DC) (Fig. 2 y 3)

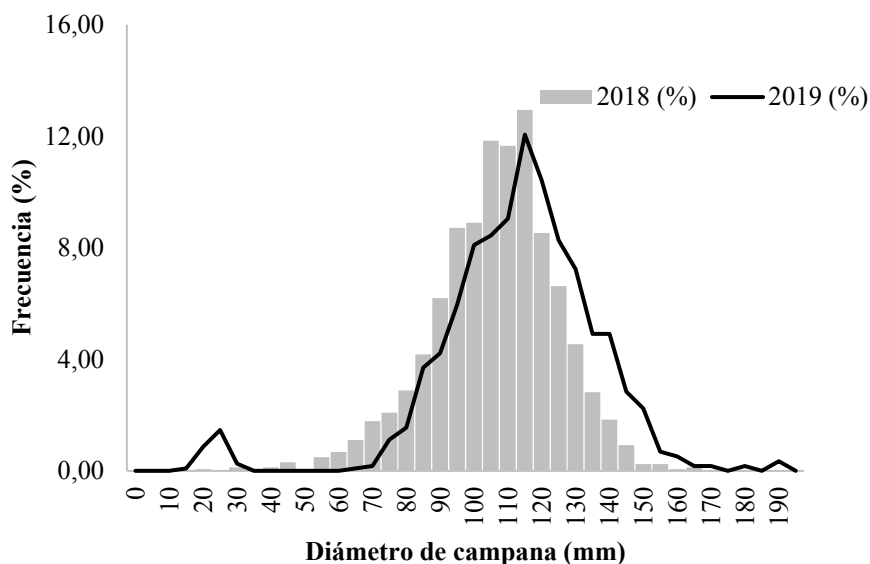


Figura 1. Estructura de tallas general de *Stomolophus* sp. 1 de 2018 (barras de color gris) y 2019 (línea de color negro).

En 2018, el tamaño de las medusas hembras se encontró de 68 a 1147 mm DC ($n = 58$), con media de 112 ± 17.07 mm DC; $P_{\min} = 215.2$ g, $P_{\max} = 1350$ g y $\bar{P} = 805 \pm 302$ g. El tamaño de las medusas machos se registró en el rango de 53 a 139 mm DC ($n = 45$), con media de 105 ± 23.75 mm DC; $P_{\min} = 120$ g, $P_{\max} = 1626$ g y $\bar{P} = 690 \pm 307$ g (Fig.2).

En 2019, el tamaño de las medusas hembras se registró en el rango de 65 a 190 mm DC ($n = 41$), con media de 105 mm DC ± 25.50 mm; $P_{\min} = 150$ g, $P_{\max} = 2000$ g y $\bar{P} = 1005 \pm 549$ g. El tamaño

de las medusas machos se registró en el rango de 76 a 190 mm DC ($n = 32$), con media de 124 mm DC ± 28.51 mm; $P_{\min} = 210$ g, $P_{\max} = 1980$ g y $\bar{P} = 1160 \pm 515$ g (Fig. 2)

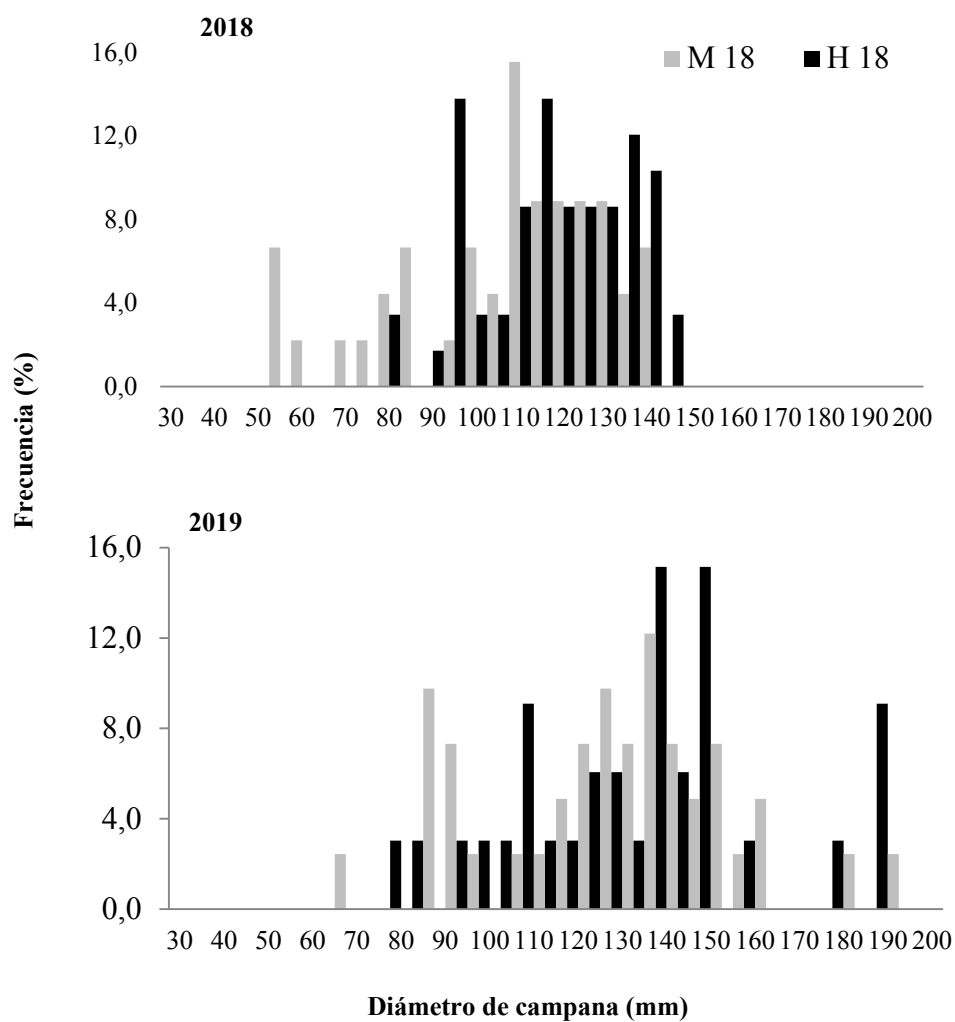


Figura 2. Estructura de tallas de hembras y machos de la medusa *Stomolophus* sp. 1 de 2018 y 2019. Hembras barras color negro, machos barras en gris.

En 2018 y 2019, los organismos analizados (n=108, n=75 respectivamente) estuvieron representados por 56% hembras y 44 % machos en 2018 y 55% hembras y 45% machos en 2019. La proporción de sexo de hembras – machos (H:M) fue de 1.28:1 para 2018 y 2019, entre ambos años no mostraron diferencias significativas ($\chi^2=0.02$, g.l. = 1, $P > 0.05$) con una ligera dominancia de hembras (>55) para ambos años. Las hembras y machos inmaduros presentan una distribución de tallas similar para ambos años. Los organismos en los estadios I y II se consideran inmaduros, y en el estadio III, IV y V maduros.

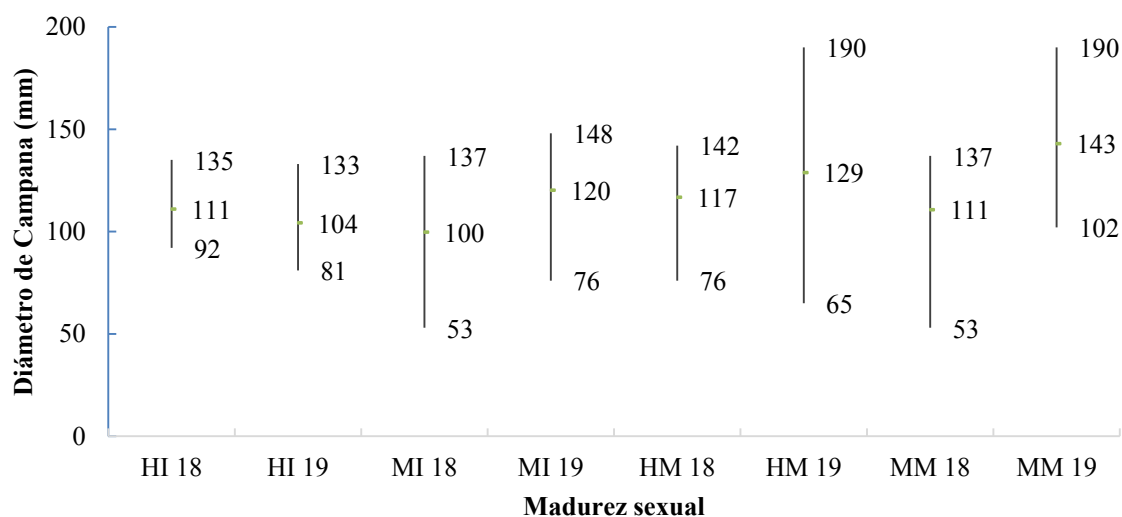


Figura 3. Madurez sexual por estadio de *Stomolophus* sp. 1 del GSC. Donde HI = Hembra Inmadura, MI= Macho inmaduro, HM = Hembra madura y MM = Macho maduro. El Año: 18 =2018 y 19 = 2019.

Se observaron organismos precoces entre uno y otro año. En 2018 lo representan los machos, y en 2019 las hembras ($DC_{M2018} = 53 \text{ mm}$; $DC_{H2019} = 65 \text{ mm}$). La posible causa de este comportamiento podría estar relacionado simplemente al azar o un mecanismo biológico propio de *S.* sp. 1 producido por algún factor externo, por ejemplo, el ambiente.

Las muestras para análisis histológico (MAH) de 2018 estuvieron en el rango de tallas de 53 a 142 mm DC (Fig. 3). Organismos mayores a este rango de tallas no se presentaron durante la toma de muestra, sin embargo, en el monitoreo biológico masivo del mismo año se registraron medusas con DC mayores a las MAH hasta los 160 mm. Considerando los resultados de los análisis de 2019 estos organismos se encuentran en la fase madura en los estadios III, IV y V. Inclusive en ese mismo año (2019) se observaron medusas más grandes que las registradas en 2018 con tallas hasta 190 mm de DC.

7.2 Estadios de desarrollo gonádico en hembras de medusa bola de cañón color ámbar (*Stomolophus* sp. 1) del Alto Golfo de California, Sonora.

Las gónadas de *Stomolophus* sp. 1 están formadas por un tejido laminar fino, situado entre la mesoglea y la gastrodermis y compuesto por folículos rodeados por un epitelio de origen gastrodérmico. En la sección longitudinal, los folículos gonadales son alargados, contiguos y adyacentes entre sí.

La medusa *Stomolophus* sp. 1 es dioica y produce gametos de manera continua con expulsión periódica de óvulos y espermatozoos, por lo cual, en un organismo se pueden encontrar ovocitos de diferentes etapas de desarrollo sin importar el tamaño y edad. Tiene como estrategia reproductiva la iteroparidad, considerándolas desovadoras parciales una vez alcanzada la primera madurez. Presentan casi todos los tipos celulares, desde ovogonias hasta ovocitos postvitelogénicos, cambiante en su frecuencia.

Tabla I. Clasificación del estado de desarrollo gonádico de hembras en *Stomolophus* sp. 1

Estadio Gonádico	Sub-estadio (ovocitos)	Diámetro (μm)
Indiferenciado 0 Sin presencia	S/P	S/P
I Previtelogénesis (Inmaduro)	Ovogonia (Og) Previtelogenicos (Pv)	9 ± 0.15 17.9 ± 0.35
II Vitelogénesis (Desarrollo)	Vitelogénesis I (V1) Vitelogénesis II (V2)	80.3 ± 0.75 110 ± 0.31
III Postvitelogénesis (Maduro)	Postvitelogenicos	103.6 ± 1.3
IV Desove parcial (Desove)		
V Postdesove (Reposo)	Atresia (a)	

En los primeros estadios, las células se encuentran adheridas al epitelio germinal, y ya alcanzada la madurez están listas para el desove, desprendiéndose en el lumen de los folículos gonádicos para ser expulsados al medio acuático y lograr la fertilización (reproducción sexual externa). La caracterización del estadio ovárico de medusa se realizó mediante análisis histológicos con 58 y 33 muestras de gónada de 2018 y 2019 respectivamente. Se detectaron cinco estadios de

desarrollo gonádico: Los ovocitos más avanzados y frecuentes son los que caracterizan y dan nombre al estadio.

El estadio I (Previtelogénesis) se caracteriza por la presencia de dos tipos celulares: ovogonias (Og) y ovocitos previtelogénicos (Pv). La ovogénesis se produce dentro de los folículos rodeados por un epitelio gastrodérmico. Las ovogonias tienen una forma circular con escaso citoplasma basófilo, el núcleo es grande, así como su nucléolo. Se presentan de manera agrupada adheridas al epitelio germinal formando nidos (Figura 4 A, B, C, D). Los ovocitos previtelogénicos cuentan con un ovoplasma basófilo, el cual es más abundante que en las ovogonias. En la mayoría de los estadios gonádicos se pueden apreciar en menor cantidad ambos tipos de células a excepción del V estadio.

El estadio II (Vitelogénesis) los ovocitos se encuentran en pleno desarrollo, las cuales han crecido y son muy abundantes. Estas células se clasificaron como: ovocitos vitelogénicos primarios (V1) y algunos secundarios (V2) los cuales caracterizan a este estadio. Además, se pueden apreciar en menor cantidad la presencia de ovogonias y ovocitos previtelogénicos. Los V1 son de forma ovalada, el ovoplasma es acidófilo con gránulos de vitelo, y su diámetro total va desde los 26 a 80.25 μm . En V2 la forma es ovoide y el ovoplasma se encuentra lleno de gránulos de vitelo densos. El diámetro va desde entre 63.76 a 109.9 μm .

Estadio III (Postvitelogénesis) las características principales de son la presencia de abundantes ovocitos postvitelogénicos (Pov), de forma esférica, se encuentran entre 91.29 y 121.69 μm de diámetro. Por otro lado, los ovocitos han reiniciado la meiosis y la vesícula germinal migra hacia el polo animal, con un promedio es $103.63 \pm 1.26 \mu\text{m}$ de diámetro. Aun se pueden observar algunos ovocitos adheridos al epitelio germinal, y otros se encuentran libres en el lumen de los folículos gonádicos, su ovoplasma está lleno de granulo eosinófilos más grandes y densos. Se observan escasos ovocitos previtelogénicos y vitelogénicos. (Fig. 4 I, J, K, L).

Estadio IV (Desove parcial o total) la presencia de ovocitos postvitelogénicos es escasa y los ovocitos han reiniciado la meiosis. Los cuales se encuentran en lumen de los folículos gonádicos, inmersos en una matriz extracelular de carácter eosinófilo, sin estar están adheridos al epitelio germinal. Además, se observan ovocitos de todas las categorías anteriores, en menor cantidad, por lo que esta especie es desovadora parcial (Fig. 4 M, N).

En el Estadio V (Postdesove) se observan ovocitos atrésicos (OA), que son ovocitos residuales que no fueron desovados, se encuentran en reabsorción, pierden la forma esférica, las membranas celulares empiezan a desintegrarse y el ovoplasma presenta vacuolas. Se pueden observar algunos

ovocitos previtelogénicos y vitelogénicos también en reabsorción. La ovogénesis termina con la etapa de expulsión de óvulos, caracterizada por ruptura de los folículos que liberan a los gametos, dejando espacios vacíos y una gran cantidad de ovocitos residuales. Se observan abundantes fagocitos (fg) alrededor de los gametos en degeneración (Fig. 4 O, P).

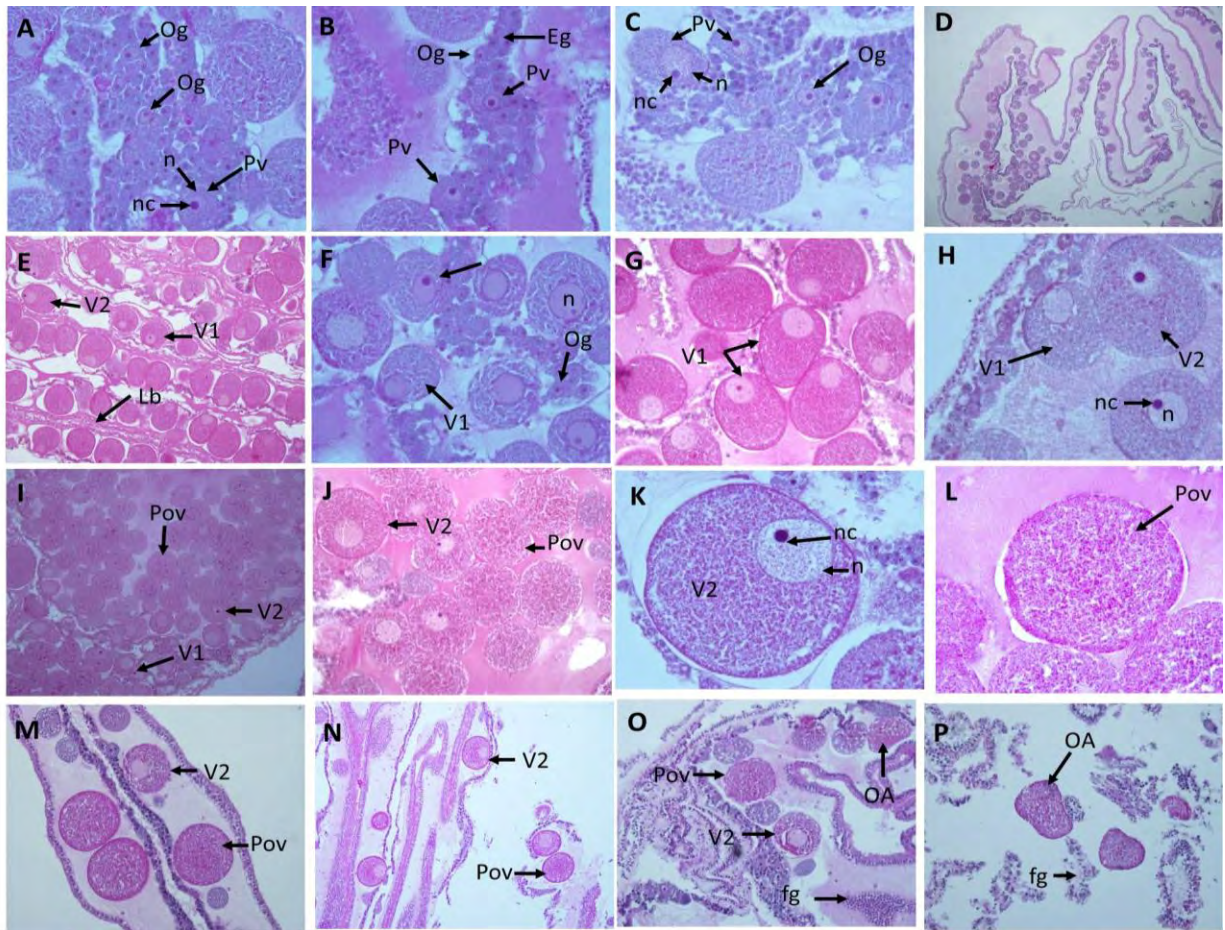


Figura 4. Estadios de desarrollo gonádico de hembras de medusa Sp1. Estadio I: Ovogonia (Og) y ovocitos previtelogénicos (Pv); Estadio II: Ovocitos vitelogénicos temprano (V1), ovocitos vitelogénicos tardíos (V2). Estadio III: ovocito postvitelogénicos (Pov). Estadio IV: Ovocitos postvitelogénicos o maduros con ovocitos vesícula germinal migrada. Estadio V, postdesove, ovocitos atrésicos (OA), núcleo, n: nucléolo, fagocitos (fg).

7.2.1 Estadios de desarrollo gonádico en machos de medusa bola de cañón color ámbar (*Stomolophus* sp. 1) del Alto Golfo de California, Sonora

Las gónadas masculinas de medusa *Stomolophus* sp. 1 se encuentran entre la mesoglea y la gastrodermis en una capa estrecha e independiente, constituida en folículos alargados. La pared del folículo de las gónadas está compuesta por espermatogonias. Los espermatocitos se encuentran periféricamente cerca de la pared del folículo, mientras que las espermatidas y los espermatozoides están orientados con las colas hacia el centro. El espermatozoo de medusa *Stomolophus* sp. 1 tiene una cabeza redondeada. Se describen cuatro estadios de desarrollo de gónadas.

La espermatogénesis se produce dentro de los folículos rodeados por un epitelio gastrodérmico. El estado de espermatogénesis inicial (Estadio I) se caracteriza por folículos en etapas tempranas de la espermatogénesis, con espermatogonias ya sea en una o múltiples capas en disposición centrípeta, y escasos espermatocitos presentes y ausencia de espermatidas y espermatozoides. Las espermatogonias tienen un núcleo grande y bien desarrollado cuya forma varía de elíptica a redonda. (Fig. 5A y 5B).

En el estadio de espermatogénesis avanzada (Estadio II), los folículos se llenan con pocas espermatidas traslapadas entre los espermatocitos. Los espermatocitos tienen núcleos redondeados con cromatina condensada, que atraviesan diferentes etapas de meiosis, es más pequeño que el de las espermatogonias. El núcleo basófilo de los espermatocitos se tiñe intensamente con hematoxilina (Fig 5C y 5D).

El estadio de espermiogénesis (Estadio III) se caracteriza por la presencia de espermatidas y espermatozoides dentro del folículo. Durante la espermiogénesis, las espermatidas reducen su volumen citoplásmico mientras se convierten en espermatozoides. Las espermatidas comienzan la espermiogénesis con un núcleo redondeado basófilo y tinción de cromatina homogénea. Los espermatozoides maduros tienen una cabeza redonda una pieza media y un flagelo evidente teñidos de Eosina, se ven como fibras rosas, son visibles en el Estadio III (Fig. 5E y 5F). En los espermatozoides, el núcleo se vuelve ligeramente más pequeño.

Durante la expulsión de espermatozoides (Estadio IV), los espermatozoides se liberan en la cavidad gastrovascular por el rompimiento de la pared de los folículos (Fig. 5G y 5H). El desarrollo de las gónadas termina, caracterizada por ruptura de testículos que liberan espermatozoides, dejando parches de espacios vacíos y una gran cantidad de células espermáticas residuales de diferentes tipos (Estadio IV). El epitelio gastrodérmico simple adquiere una forma irregular.

Tabla II. Clasificación del estado de desarrollo gonádico de machos en *Stomolophus* sp. 1

ESTADIO	SUB-ESTADIOS	DESCRIPCIÓN
Espermatogénesis inicial Estadio I	Espermogonias	Se observan folículos en el tejido laminar fino situado entre la mesoglea y la gastrodermis, rodeados por un epitelio de origen gastrodérmico. Las paredes de los folículos contienen capas con agregaciones de espermatogonias esféricas con núcleo grande basófilo. Pueden observarse los primeros espermatoцитos en división en las capas interiores de los folículos.
Espermatogénesis avanzada Estadio II	Espermatoцитos y espermatidas	Se observan capas de espermatoцитos primarios y secundarios ordenados en capas hacia el centro del folículo, y racimos de espermatidas esféricas. Se pueden observar algunos espermatozoides.
Espermiogénesis Estadio III	Espermatozoo maduro	Las colas de los espermatozoides son visibles y son orientadas todas en diferente dirección en el lumen del folículo. Se observan escasas capas de espermatidas e incluso espermatoцитos con cromatina condensada. La estructura de los folículos se pierde al llenarse de espermatozoo y otras células espermáticas.
Expulsión de esperma Estadio IV	Células espermáticas residuales	Se observan los folículos con escasas células en las paredes, con células espermáticas residuales en el lumen de los folículos y muchos espacios vacíos debido a las liberaciones de esperma.

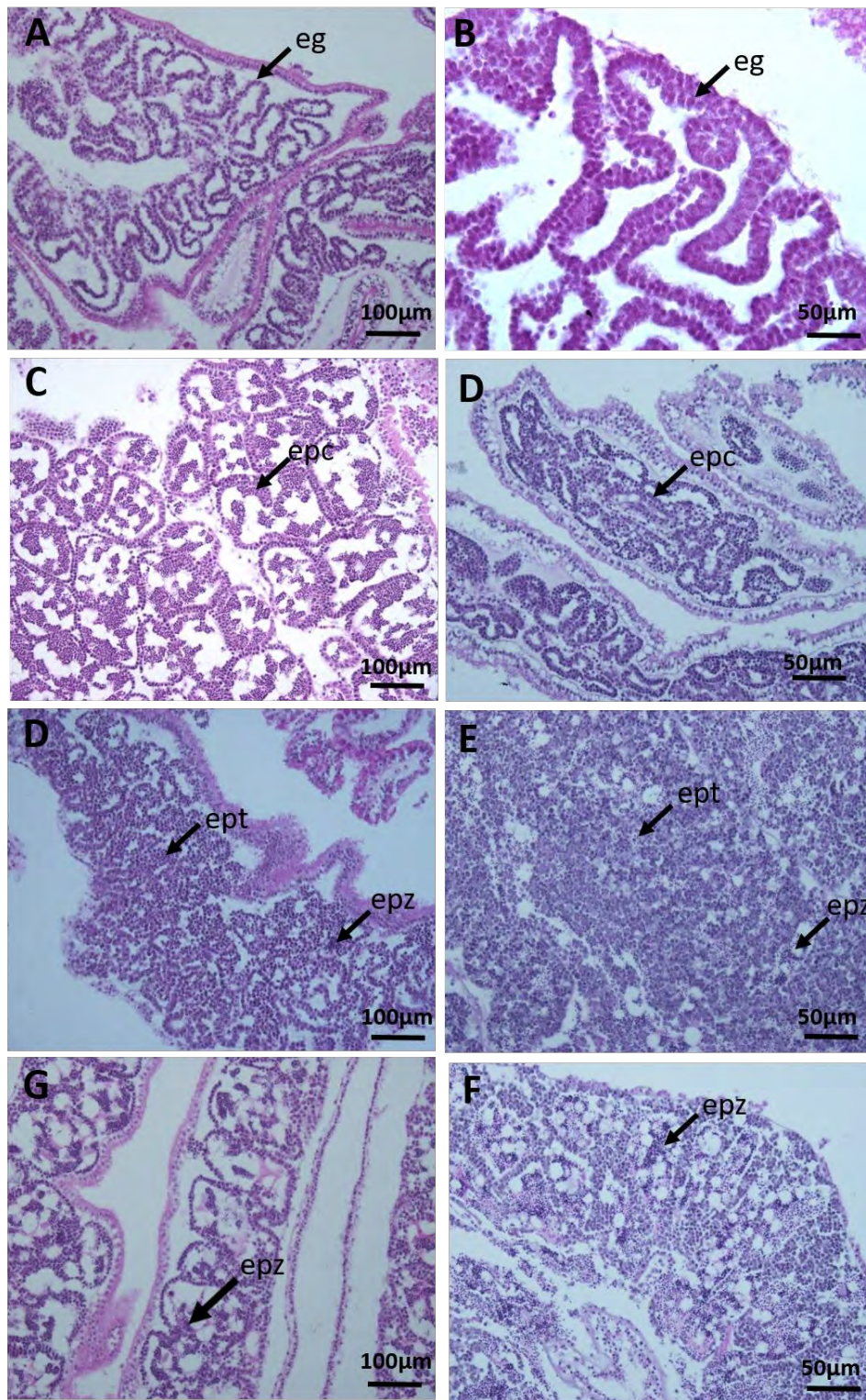


Figura 5. Estadios de desarrollo gonádico de machos de medusa *Stomolophus* sp. 1. A) y B) Estadio I: Espermatogonias (eg). C) y D) Estadio II: Espermatocitos (epc). E) y F) Estadio III: espermatidas (ept) y espermatozoos (epz). G) y H) Estadio IV: espermatozoos (epz) y células espermáticas residuales. Tinción Hematoxilina eosina, escala a 20× y 40×.

7.3 Análisis multimodal

Para 2018 (figura 5)

En el estadio II, se estima la presencia de tres modas (cohortes): la primera con moda de 15.75 μm DO, La segunda y tercera con una moda de 48.45 y 55.44 μm DO, respectivamente.

En el estadio IV, se estima cuatro modas. La primera, la moda es 14.27 mm DC; la segunda es 34.56 μm DO, la tercera de 66.83 μm DO y la cuarta de 96.49 μm DO.

En el estadio V, se estima cinco modas. La primera con moda 19 μm DO, segunda con moda 45.52 μm DO, la tercera, cuarta y quinta 77 μm DO, 90 μm DO, 104.98 μm DO respectivamente.

En 2019

En el estadio II, se estima la presencia de tres modas (cohortes): la primera con moda es 27.26 μm DO. La segunda y tercera con una moda de 45.69 y 53.99 μm DO respectivamente.

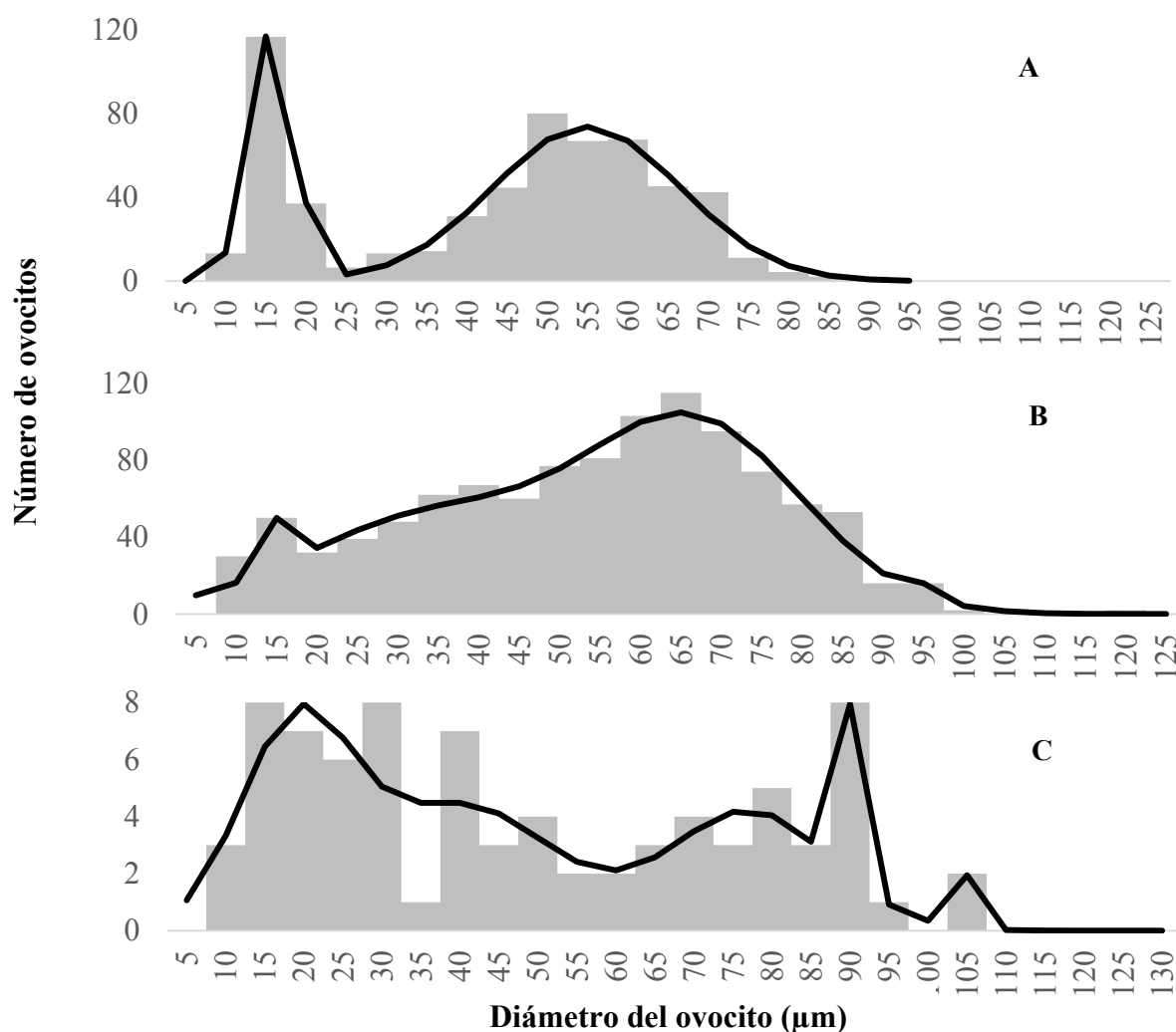


Figura 6. Estructura de tallas de ovocitos y estimación de modas. Año 2018. A= estadio II, B = estadio IV y C = estadio V.

7.4 Talla de primera madurez (L₅₀) de *Stomolophus* sp. 1

En el presente trabajo se estimó una L₅₀ por sexos, por año y global. Para 2018 la L₅₀ de hembras fue de 72.41 mm DC (n= 58; IC: 46 - 88), la L₅₀ para machos fue 79.50 (n= 44; IC: 65 - 93); para ambos sexos la L₅₀ fue de 78.26 mm DC (n= 98; IC: 67 - 88). En 2019, la L₅₀ de hembras fue 85.24 mm DC (n= 42; IC: 60 - 104), para machos L₅₀ fue 104.50 mm DC (n= 32; IC: 99 - 109) y para ambos sexos L₅₀ = 95.63 mm DC (n= 75; IC: 78 - 92). De manera general, se estimó una L₅₀ de 85.5 mm DC (n= 173; IC: 78 - 97) para hembras y machos de ambos años integrados (figura 7).

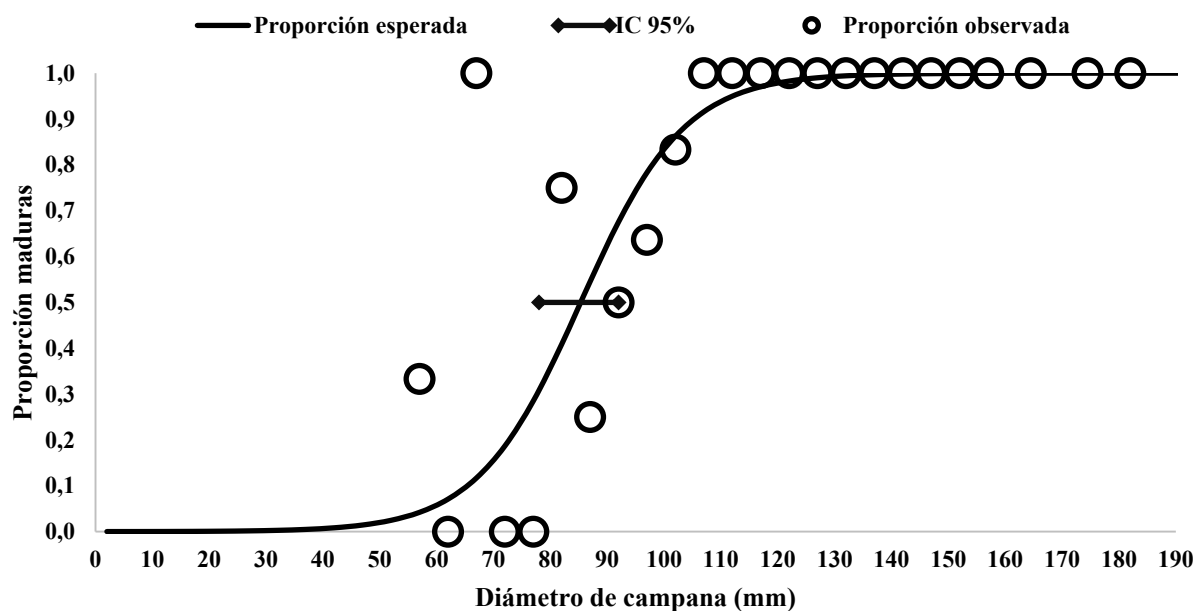


Figura 7. Curva madurez de *Stomolophus* sp. 1 recolectada en El Golfo de Santa Clara en los años 2018 y 2019. La línea roja representa el intervalo de 95% de confianza para L₅₀.

7.5 Relaciones morfométricas, coeficiente de alometría y factor de condición

La relación del diámetro de campana (DC) y el peso húmedo total en la medusa bola de cañón color ámbar del GSC en 2018 tuvo una relación tipo potencial, de la siguiente forma:

$$P = 0.00088 DC^{2.4017} (r^2 = 0.90),$$

con crecimiento tipo alométrico negativo ($t=3.90$, g.l. = 28, $P < 0.01$). Si embargo, presenta sesgo en tallas muy pequeñas, esto podría estar afectando el verdadero tipo de crecimiento de las medusas para este año.

La relación obtenida para 2019 fue:

$$P = 0.0006 DC^{2.945} (r^2 = 0.99),$$

la tendencia de crecimiento fue isométrica ($t=1.90$, g.l. = 103, $P > 0.01$).

La relación entre el alto total (AT) y el peso húmedo total en 2018 fue:

$$P = 0.001 \cdot AT^{2.8158} (r^2 = 0.92),$$

En 2019 fue:

$$P = 0.0008 \cdot AT^{2.8568} (r^2 = 0.93).$$

La relación entre el diámetro de piñón (DP) y el peso húmedo total en 2018 fue:

$$P = 0.01 DP^{2.6931} (r^2 = 0.85),$$

En 2019 la relación fue:

$$P = 0.0194 DP^{2.542} (r^2 = 0.98)$$

Lo anterior indica que existe una relación potencial tanto la relación altura total y peso húmedo total como en el diámetro de piñón y peso húmedo total, aumentando el peso conforme aumenta la altura total y el diámetro de piñón.

La relación del diámetro de campana entre el alto total en 2018 fue lineal, presentando la siguiente forma:

$$AT = 0.933 DC + 16.922 (r^2 = 0.88),$$

En 2019 fue:

$$AT = 1.0337 DC + 1.2794 (r^2 = 0.9778)$$

La relación del diámetro de campana entre el diámetro de pinón en 2018 fue lineal, presentando la siguiente forma:

$$DP = 0.4647 DC + 11.373 (r^2 = 0.79),$$

En 2019 fue:

$$DP = 0.542 DC + 0.0619 (r^2 = 0.9449)$$

La relación del alto total (AT) y el diámetro de pinón (DP) en 2018 fue lineal, presentando la siguiente forma:

$$DP = 0.4649 AT + 6.044 (r^2 = 0.79),$$

En 2019 fue:

$$DP = 0.5207 AT + 0.0619 (r^2 = 0.94)$$

La relación del diámetro de campana entre el peso húmedo total en hembras *S. sp. 1* en 2018 fue tipo potencial, de la siguiente forma:

$$P_H = 0.0003 DC^{3.0912} (r^2 = 0.91),$$

con crecimiento isométrico ($t=0.53$, g.l. = 33, $P > 0.01$).

La relación de machos de 2018 fue potencial, y presenta la siguiente forma:

$$P_M = 0.0518 DC^{2.283} (r^2 = 0.93),$$

con crecimiento alométrico negativo ($t=0.53$, g.l. = 30, $P > 0.01$).

La relación del diámetro de campana entre el peso húmedo total en hembras en 2019 fue potencial, de la siguiente forma:

$$P_H = 0.0011 DC^{2.8414} (r^2 = 0.95),$$

con crecimiento isométrico ($t=1.68$, g.l. = 36, $P > 0.01$).

La relación de machos de 2018 fue potencial, y presenta la siguiente forma:

$$P_M = 0.0043 DC^{2.5363} (r^2 = 0.90),$$

con crecimiento alométrico negativo ($t=2.7$, g.l. = 27, $P < 0.01$).

En 2018 las hembras tuvieron un factor de condición (Kn) medio mayor al esperado (figura 8). Concuera con $b > 3$ (3.09). En 2019, las hembras chicas y grandes tuvieron una condición media menor a la esperada y las medianas similares a la esperada.

En 2018, los machos tuvieron una condición media variable pero similar a lo esperado. El valor de b es < 3 (2.28).

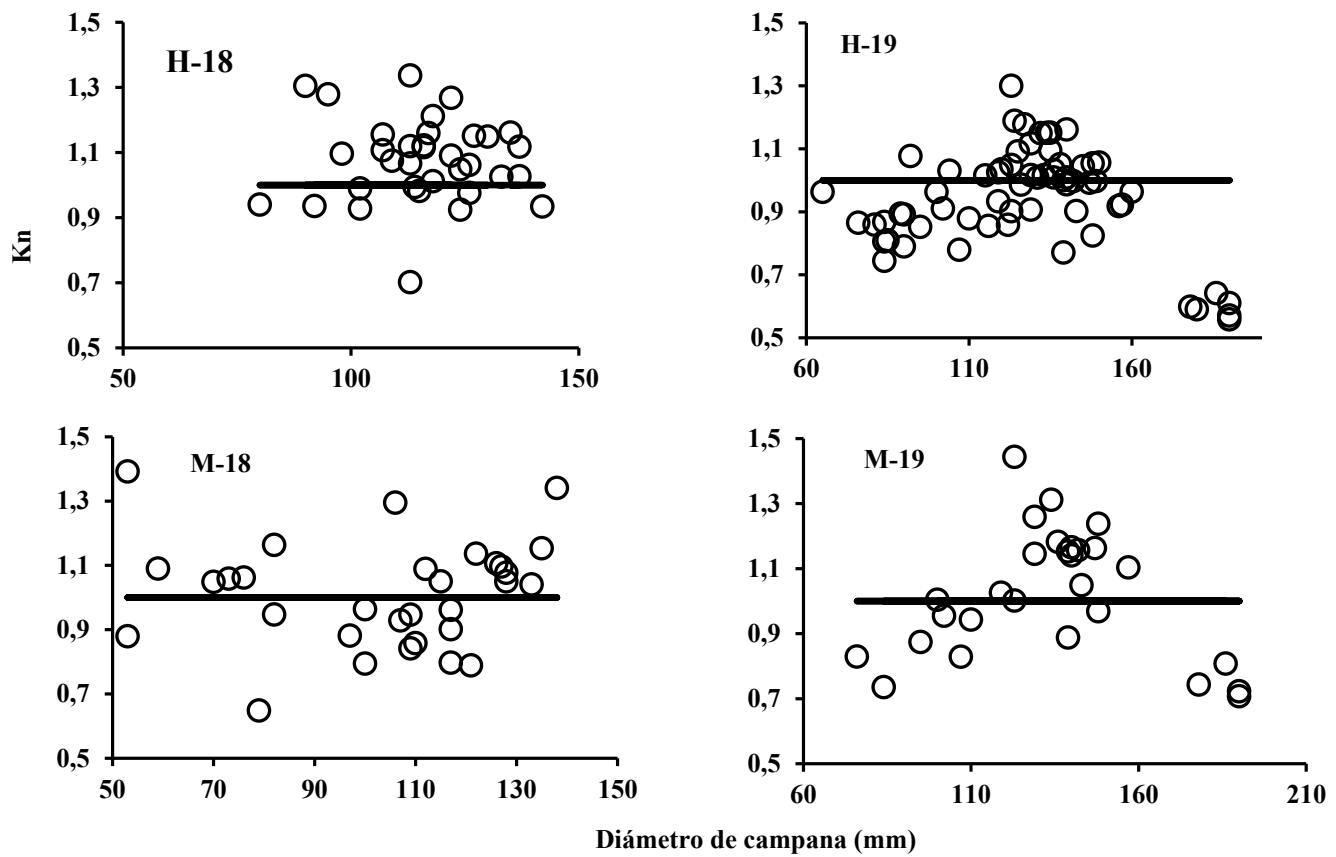


Figura 8. Factor de condición por sexo para 2018 y 2019. H-18 = Hembras 2018, M-18 = Machos 2018, H-19 = Hembras 2019 y M19 = Machos 2019.

En 2019, la condición media de los machos pequeños y grandes fue menor a lo esperado, y los medianos superior. Por eso el valor de b es < 3 (~ 2.54)

7.6 Parámetros de poblacionales L_{∞} , k , Φ' y M

En la figura 9 se muestran las curvas de crecimiento generadas por el modelo de von Bertalanffy analizados para los años 2018 y 2019. En ambos casos se observa que no hay un traslape importante de las curvas a lo largo de toda la trayectoria. La diferencia de las curvas fue significativa. La tabla III presenta los valores de L_{∞} , k y t_0 , obtenidos en otros estudios y en el presente trabajo.

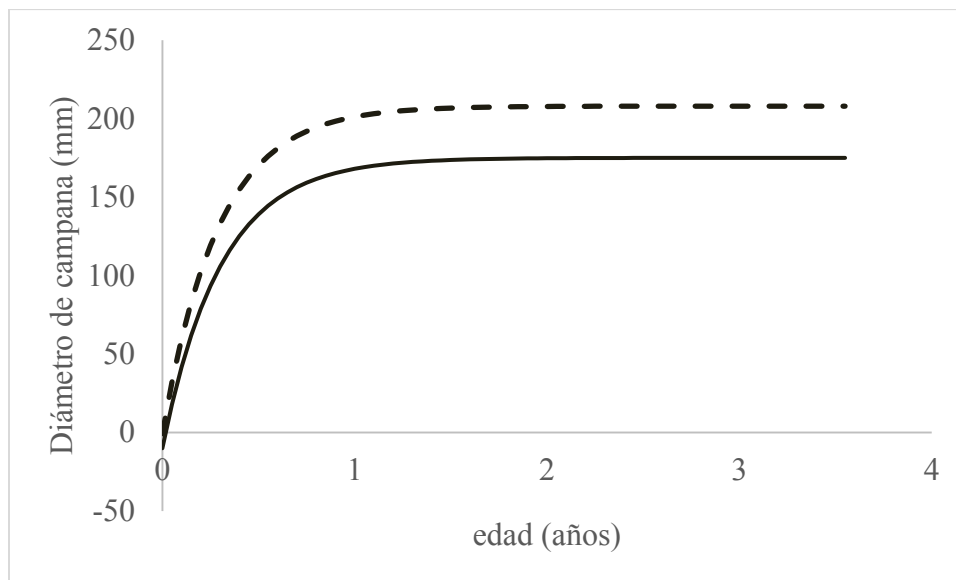


Figura 9. Curvas de crecimiento generadas por el modelo de Von Bertalanffy aplicados a datos de longitud a la edad en los años 2018 (línea continua) y 2019 (línea punteada) de *Stomolophus* sp. 1 de la parte norte del Golfo de California.

El índice de desempeño de crecimiento Φ' más alto corresponde a EGSC (5.23) el año 2016 y el menor en El Sahuimaro (2.78); las medusas de Guásimas mostraron un crecimiento intermedio en el 2006. Los índices muestran las medusas de El Sahuimaro crecieron -46.81% menos por cada mm de longitud que las medusas del 2016.

La estimación de la tasa anual de mortalidad natural (M) de la medusa bola de cañón color ámbar se realizó utilizando nueve métodos diferentes incluyendo ambos sexos para los años 2018 y 2019. Todos los métodos utilizados se basan en los parámetros de crecimiento de Von Bertalanffy; algunos utilizan además la edad máxima. Los valores de M (tabla IV) variaron de 1.4 a 10.7/año, siendo las más altas en ambos años las obtenidas con la fórmula empírica de Pauly y

Binohlan (1996). Estos valores son aproximadamente 73% mayores a los obtenidos por el método de Dbajali *et al.* (1993), que arrojó los valores menores.

Tabla III. Parámetros de crecimiento para las especies de medusa bola de cañón en El Golfo de California. En todos ellos se utilizó el modelo de von Bertalanffy. Las dimensiones son: L_{∞} = mm DC, k = /año, t_0 = años.

Ubicación	Año de Recolecta	Sexo	L_{∞}	k	t_0	Φ'	$\Phi'_{\text{máx}}$	Autor
Bahía de Kino	2006	Ambos	155	5.2	-0.018	5.1	-2.49	Álvarez- Tello (2007)
Guásimas	2006	Hembras	146	4.5	-0.003	4.98	-4.69	Carvahlo (2009)
		Machos	147	4.9	-0.003	5.02	-3.87	
EGSC	2016	Ambos	187.5	4.8	-0.018	5.23	0.00	Pérez-Burgos (2017)
Choyudo			162	4.6	-0.0204	3.08	-41.08	
Sahuimaro			122.7	4	-0.0255	2.78	-46.81	
Bahía de Kino			183	5.8	-0.015	3.29	-37.10	
Guásimas		Ambos	184	3.7		5.1	-2.47	Brotz (2016)
Guásimas			162.3	3.8	0.016	5	-4.33	López- Martínez (2020)
EGSC	2018	Ambos	175	3.28	0.017	5	-4.31	Presente trabajo
	2019		208	3.42	0.001	5.17	-1.09	

Tabla IV. Tasa instantánea de mortalidad natural en base anual de *Stomolophus* sp. 1 del Alto Golfo de California estimada por diversos métodos para dos años.

Método\Año	2018	2019
Ralston a (1987)	6.8	7.1
Ralston b (1987)	8.2	8.6
Pauly y Binohlan (1996)	10.2	10.7
Pauly (1978)	3.9	3.9
Pauly (1980)	3.5	3.4
Djabali <i>et al.</i> (1993)	1.4	1.4
Griffiths y Harrod (2007)	1.7	1.7
Cubillos (2003)	4.6	4.9

Para fines de una mejor comparación del efecto de la tasa de mortalidad en la supervivencia se simuló una cohorte y se estimó el número de sobrevivientes por mes como $N_{t+1}=N_t e^{(-M/12)}$, suponiendo que no hay otra fuente de mortalidad (tabla IV). Debido a que la variación de los valores de M entre años es nula o muy baja, sólo se hizo este ejercicio para el año 2018.

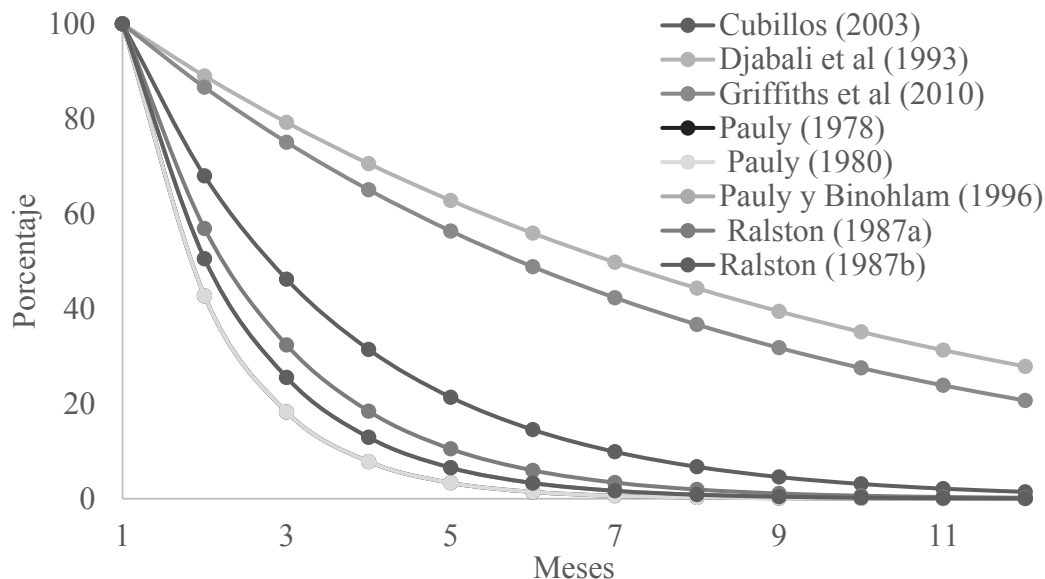


Figura 10. Curvas de supervivencia de cohortes hipotéticas de *Stomolophus sp. 1* del Alto Golfo de California en 2018 utilizando diversos valores de M.

Se observa que con la tasa de mortalidad obtenida por los métodos de Ralston (1987a), Ralston (1987b), Pauly y Binohlan (1996), Pauly (1978) y Pauly (1980), al pasar al segundo mes la cohorte se reduce entre 43 y 57% (Fig. 10.). Con estos cinco métodos al quinto mes la cohorte se reduce entre el 90 al 97%. De todos los métodos empleados los más conservadores son el de Djabali *et al.* (1993) y el de Griffiths y Harrod (2007), ya que para el segundo mes sólo se pierde entre el 11 y el 13 % de la cohorte, respectivamente.

8. DISCUSIÓN

En biología reproductiva es importante conocer las fases de desarrollo gonádico de una especie, determinar a qué talla alcanza su madurez sexual y el periodo de tiempo en que se lleva a cabo la reproducción. Esta información se puede utilizar para conocer la edad o el tamaño apropiado para la extracción de una especie explotada comercialmente (Morgan, 2018) o bien para fines experimentales. Las estructuras de tallas presentes en el estudio provienen de muestreos masivos que se realizaron en el primer semestre de los años 2018 y 2019. Varios grupos modales evidentes reflejan tanto el crecimiento continuo de las medusas, como el ingreso de reclutas en varios meses. En el presente trabajo se realizaron análisis multimodales, los cuales detectan el número de modas presentes en las frecuencias de tallas y que generalmente suponen que las distribuciones presentes son Normales (Salgado-Ugarte *et al.*, 2002). Sin embargo, la información disponible de las medusas del género *Stomolophus* del Golfo de California analizadas a nivel general reportan hasta cinco grupos modales presentes en el primer semestre del año, con reclutamiento continuo (Álvarez-Tello, 2007; Carvalho, 2009; López-Martínez *et al.*, 2020).

Esta multimodalidad observada en las medusas indica que ocurren varias estrobilaciones exitosas que se reflejan en la presencia de reclutas a la fase medusoide. A diferencia de otras especies marinas como los peces, el reclutamiento en las medusas generalmente no se puede relacionar con la reproducción sexual sino con la liberación de éfiras por los pólipos. Muchas especies de medusas, entre ellas la bola de cañón, tienen ciclos de vida que incluyen pólipos y fase medusoide, lo cual dificulta determinar qué factores controlan la presencia-ausencia y abundancia de las irrupciones (Prieto *et al.*, 2010). Esto implica que para comprender mejor la dinámica de las irrupciones de medusas es necesario comprender cabalmente los procesos que rigen la fase polipoide y en particular la estrobilación de su ciclo de vida.

Las larvas éfiras que después de un proceso de metamorfosis forman las medusas provienen de la estrobilación o directamente de la plánula en un periodo restringido del año (Arai, 1997). Los cuerpos semicerrados con amplio rango de mareas, la afluencia de agua dulce y los manglares proveen condiciones favorables para la fijación de pólipos y reclutamiento (Omari y Nakano, 2001, Schiariti y Mianzan, 2013). La información de reproducción de la fase polipoide para *S. meleagris* se relaciona no tanto con valores específicos o rangos de temperatura sino con el

cambio o gradiente de temperatura, además de la disponibilidad de alimento (Calder, 1982; Brewer y Feingold, 1991; Prieto *et al.*, 2010; Brewer & Feingold, 1991; Calder, 1982; Prieto *et al.*, 2010). Estas características (cambios bruscos de temperatura y elevada productividad y producción secundaria) son típicas en el Alto Golfo de California (AGC). Las primeras detecciones de *Stomolophus* sp. 1 en el AGC ocurren a principios de febrero, observándose medusas pequeñas (18 mm DC). Si se asume que la fase medusoide proviene generalmente de la estrobilación, esto aunado a la ausencia de organismos medusoides en meses anteriores a los primeros brotes de medusa permite inferir su la estrobilación ocurre durante el invierno, como se ha observado en otras especies de Schyphozoa (Brewer y Feingold, 1991). En cruceros para el levantamiento de muestras de plancton realizados por personal del INAPESCA en el AGC en 2017 y 2018 se observó la presencia de medusas ámbar juveniles frente a las costas de Baja California (com. pers., Marcelo V. Curiel). Por otro lado, en los monitoreos realizados por personal del INAPESCA se han observado medusas ámbar de tallas cada vez mayores a medida que se avanza hacia el norte en la costa de Sonora, a partir de Bahía San Jorge (datos no publicados). Por lo tanto, es posible hipotetizar que el área del delta del Río Colorado tiene las condiciones favorables para el asentamiento de larvas plánulas, además de generación y estrobilación de pólipos, y las zonas más sureñas, pero aún en el AGC, favorecen el crecimiento y reproducción sexual de la medusa ámbar. Estudios específicos de reproducción y localización de los pólipos serán relevantes para entender el ciclo de vida de la especie.

El crecimiento observado concuerda con lo reportado para el ciclo de vida de este género, que presenta un acelerado crecimiento, reproducción y senescencia hasta desaparecer completamente por lo que resta del año (Calder, 1982). La talla máxima observada difiere en ambos años. En 2019 se registró una talla máxima de 190 mm DC. Entrevistas con pescadores, permisionarios y productores de la región concuerdan que en 2018 la presencia de medusas de tallas muy grandes fue escasa o nula. En 2017 se registraron medusas color ámbar de hasta 200 mm DC (Proyecto Medusa Bola de Cañón del CRIAP de Guaymas). En muestreos de *Stomolophus* spp. en otros campos pesqueros del litoral sonorense se han registrado tallas máximas de 120, 145 y 180 mm DC durante junio en la zona de Bahía de Kino- El Choyudo (Alvarez-Tello, 2009; Pérez-Burgos, 2017), 158 mm DC en Bahía de Las Guásimas (Carvalho, 2009), 130 mm DC en El Desemboque de Caborca, y 183 m DC en El Golfo de Santa Clara (Pérez-Burgos, 2017). En la mayoría de los casos, las tallas máximas observadas en Las Guásimas, Bahía de Kino y El Golfo de Santa Clara

son similares a los encontrados en el presente trabajo. Existen al menos dos especies de medusa bola de cañón en el Golfo de California, la medusa color ámbar (*S. sp.1*) y azul (*S. sp. 2*) y son especies crípticas (Gómez-Daglio, 2017). Esto significa que, aunque son diferentes especies, son extremadamente parecidas en su fisiología y morfología; esto podría explicar la similitud en tamaños de medusas en diferentes zonas del litoral sonoreense. Además, en ambos años las tallas de las medusas inmaduras y maduras se encuentran muy por debajo de la TMP actual.

En los dos años analizados se observó una ligera dominancia de hembras, aunque en ambos años la proporción de sexos no difiere significativamente a la proporción 1:1 esperada. Se puede observar una similitud con *Stomolophus sp. 2* en bahía de las Guásimas. Carvalho (2009) reporta una proporción de sexos de 0.7:1.3 y 1:1 machos:hembras para 2005 y 2006, respectivamente, proporciones que no fueron significativamente diferentes de 1:1. Esto a su vez concuerda con Pérez-Burgos (2017) para *S. sp. 1* de El Golfo de Santa Clara, quien reportó una proporción 1:1. Existen registros de proporción 1:1 en otras scyphomedusas como en el caso de la medusa australiana *Catostylus mosaicus* (Pitt *et al.*, 2000). En el mismo trabajo se menciona que la proporción de sexos de scyphomedusas es de 1:1, pudiendo variar entre 1 a 1.7 hembras por macho. Por otro lado, existen poblaciones unisexuales de especies de medusas invasivas. Tal es el caso de la medusa *Gonionemus sp.* Carman *et al.* (2019) reportan que la población de esa especie, registrada por primera vez en Edgartown Great Pond, Massachusetts, EUA contenía sólo machos. Los autores sugirieron que esto se debe a una dispersión de pólipos asociada a factores antropogénicos.

La proporción de sexos es un parámetro poblacional básico que nos indica la supervivencia relativa de hembras y machos, así como el potencial reproductivo de una población en el futuro. Las propias presiones de la selección natural hacen que la mayoría de los casos la proporción de sexos en las poblaciones naturales tiendan a ser 1:1 (50% machos y 50% hembras). Una proporción de sexos equilibrada constituye lo que se conoce como una estrategia evolutivamente estable (Maynard Smith, 1978.) La variabilidad que presenta este parámetro en un ecosistema puede ser determinada por factores genéticos, evolutivos, ambientales y antropogénicos. La proporción de sexos teórica de 1:1 asegura la reproducción y el pool genético de la especie (Fisher, 1930). Sin embargo, existen especies que presentan un sesgo hacia hembras o machos. Es el caso de algunos camarones, arácnidos, insectos, moluscos, orquídeas y nematodos; en estos

ejemplos generalmente las hembras son más grandes que los machos. Muchas de estas especies son dioicas y presentan algún caso de hermafroditismo. En algunos casos la hembra determina el sexo de la descendencia. Por ejemplo, las hembras de la avispa *Lariophagus distinguendus* establecen el sexo de la descendencia en respuesta a la cantidad de alimento disponible. En consecuencia, a mayor tamaño del hospedero (alimento para la descendencia) el sesgo se refleja en mayor proporción de hembras. Un efecto inverso se relaciona a menor cantidad de alimento, en donde el sesgo es hacia la predominancia de machos (Charnov *et al.*, 1981).

La disponibilidad de alimento influye no sólo en la proporción de sexos, sino en el tamaño y el éxito reproductivo. Si el alimento es abundante se producen organismos más grandes y el éxito reproductivo aumenta. Si el sesgo es hacia una mayor proporción de hembras éstas son en general poblacionalmente más aptas que los machos. En el caso de las medusas, si hubiera una dominancia de machos podría significar que en la población de EGSC es más importante la producción de esperma que la producción cigotos y viceversa. Se observaron machos y hembras en todos los sitios de muestreo. Debido a que la proporción de sexos de medusas en EGSC es 1:1, se puede inferir que la población se encuentra en condiciones evolutivamente normales (Fisher, 1930). Sin embargo, si esta condición cambiase en el futuro y la población presentara sesgo de machos o hembras podría estar influenciado por algún factor externo (ambiental o antropogénico).

En el presente estudio *Stomolophus* sp. 1. mostró ser una especie gonocórica con nula presencia de organismos hermafroditas. Sin embargo, se ha reportado la presencia de hermafroditismo para *Stomolophus* sp 2 con maduración asincrónica (Carvalho, 2009). En el presente estudio no se observó ningún organismo hermafrodita. Se ha detectado una plasticidad en la gametogénesis en la medusa australiana *Catostylus mosaicus* localizada en Sydney, que produce gametos de forma continua y cesan o disminuyen en el invierno (Pitt y Kingsford, 2000).

La técnica histológica es un método de tinción que se aplica para establecer la escala de maduración o desarrollo gonádico en medusas, que se basa en la descripción de las características morfológicas de los gametos y el tejido gonádico en general. Diferentes escalas numéricas se pueden utilizar para clasificar organismos en los estadios de maduración de manera objetiva, y una que es ampliamente utilizada debido a su simplicidad es la madurez visual (Barber y Blake,

1991). En el caso de los escifozoos como las medusas, cuyas gónadas no presentan una pigmentación bien diferenciada entre hembras y machos ni entre estadios de desarrollo gonádico, ya que los ovocitos no se pigmentan profusamente como en el caso de otros organismos, la asignación de maduración visual no es posible. Por lo que, para dar inicio al estudio de biología reproductiva se asignan y se describe por primera vez los estadios de desarrollo gonádico de hembras y machos para la medusa *Stomolophus* sp. 1. Se observó que lo descrito en el presente estudio coincide con lo reportado por Carvahalo 2017 para la medusa bola de cañón (*Stomolophus* sp. 2.) de color azul de bahía las Guásimas, con la diferencia que *Stomolophus* sp. 1 del GSC presenta un estadio más de madurez llamado X el cual no se observó para la medusa de bahía de las Guásimas. Hay varias características que células fagocíticas, se distingue la atresia. Escasos estudios han abordado el tema sobre la morfología del espermatozoide en gelatinosos. Tiseo *et al.* 2019 realizan mediciones del núcleo de la medusa *Tamoya haplonema* proveniente del Estuario Canania, Santos, San Vicente y Ubatama, Brasil. Observando un tamaño de $8.1 \pm 1.5 \mu\text{m}$ en espermatogonias, $2.6 \pm 0.4 \mu\text{m}$ espermatidas y $2.04 \pm 0.5 \mu\text{m}$ en espermatozoides. Por otro lado, Carvahalo (2009) realiza la medición de las cabezas espermáticas de *Stomolophus* sp. 2 de la bahía de las Guásimas, con espermatocitos de $4.02 \mu\text{m}$, espermátidas de 1.7 a $3.01 \mu\text{m}$ y espermias de $1.33 \mu\text{m}$ diámetro teórico. En el presente trabajo no se pueden hacer inferencias respecto al diámetro de la cabeza espermática o núcleo ya que no se realizaron dichas mediciones. Por lo que se requiere un estudio específico para realizarlas y poder hacer las inferencias correspondientes.

El análisis de multinominal permite determinar el número de modas que se encuentra en una frecuencia de tallas. En el presente trabajo se estimó por primera vez el número de modas de ovocitos a nivel microscópico para la medusa *Stomolophus* sp. 1 con base en análisis histológicos en cada estadio de desarrollo gonádico en hembras. Los resultados obtenidos indicaron que desde el primer estadio se observa más de una moda. Esto apoya el supuesto de que *S.* sp. 1 es una especie iterópara con producción continua y expulsión periódica de gametos. Este mecanismo de reproducción concuerda con lo observado en otras especies de medusas (Sweetman y Chapman, 2011, 2015).

En el manejo de pesquerías es de suma importancia estimar la talla correspondiente al 50% de madurez (L_{50}), ya que es uno de los rasgos más importantes en la historia de una especie (Chen y

Paloheimo, 1994; Roa *et al.*, 1999). En la pesquería mexicana de medusa la L_{50} es una de las medidas que se utiliza para el manejo (DOF, 2018). Hasta el momento en México existe escasa información sobre el ciclo de madurez sexual de *Stomolophus* spp.; la mayoría son Informes Técnicos o tesis de posgrado, en ocasiones con tamaños de muestra insuficientes. La talla mínima de pesca actual para MBC (DOF 2018) se basa en estudios de Carvalho (2009), quien determinó una L_{50} de 105 mm de diámetro de campana (DC) para la MBC azul de Bahía Las Guásimas, en el sur de Sonora. En el Informe Técnico de López-Martínez *et al.* (2007) se mencionan que esa misma especie en la misma zona reportada por Carvalho alcanza la madurez sexual a los 88 mm DC. En el presente trabajo para 2018 la L_{50} de hembras fue de 72.41 mm, y para machos de 79.50 mm; para ambos sexos L_{50} fue de 78.26 mm DC. En 2019, la L_{50} de hembras fue 85.24 mm DC, para machos L_{50} fue 104.50 mm DC y para ambos sexos $L_{50} = 95.63$ mm DC. De manera general, se estimó una L_{50} de 85.5 mm DC para hembras y machos de ambos años integrados. Esta talla es considerablemente menor a la encontrada por Pérez-Burgos (2017) lo cual pudiera deberse a la diferencia en los tamaños de muestra. Aunque Pérez-Burgos (2017) obtuvo sus resultados de L_{50} con 11 hembras, es la primera referencia para *Stomolophus* sp. 1.

Como se expuso en el presente trabajo, la medusa destaca por su variabilidad y plasticidad. Los resultados obtenidos muestran un traslape en sus intervalos de confianza, por lo que se estimó una L_{50} general para hembras-machos de 2018 y 2019. Cabe destacar que los resultados obtenidos en el presente trabajo se encuentran por debajo de la talla mínima de pesca que se encuentra en la ficha de la CNP para este recurso, aunque como se menciona, la L_{50} que se presenta corresponde a *Stomolophus* sp. 2 (medusa color azul) de la Bahía Las Guásimas.

La talla de madurez se estimaba con la frecuencia acumulada por tallas de hembras maduras y se ajustaba a un modelo logístico (Mendivil, 2020). La forma correcta debe considerar la proporción de organismos maduros entre el total de organismos por talla y utilizar un modelo logístico que considere una distribución binomial para estimar la frecuencia esperada de organismos maduros por intervalo de talla. Este último procedimiento se utilizó para determinar la L_{50} de *Stomolophus* sp. 1 en el Alto Golfo de California en el presente trabajo. No fue así en el trabajo de Pérez-Burgos (2017) para *S.* sp. 1, y Carvalho (2009) para *S.* sp. 2 de la Bahía Las Guásimas.

El crecimiento isométrico puede indicar una población saludable de medusas pues refleja una tendencia general a ganar peso en relación cúbica respecto al diámetro de campana u otra medida de tamaño durante su crecimiento. El crecimiento alométrico negativo podría mostrar una disminución en la tasa de asimilación de alimento o aumento de gasto energético para crecer y/o reproducirse (Froese, 2006). La relación de diámetro de campana y peso húmedo total de machos y hembras fue alométrica negativa en 2018 e isométrica en 2019. En 2017, Carvalho reporta para la medusa azul (*S. p. 2*) en la bahía de Las Guásimas una $a = 0.05459$ y 0.01559 , y $b = 3.1878$ y 2.8196 para hembras y machos, respectivamente. Carvahlo infiere que el incremento del peso húmedo y la gónada están relacionados con el aumento de tamaño (diámetro y alto de campana), en donde el incremento es mayor para tallas muy grandes.

En el presente trabajo las hembras fueron significativamente más grandes que los machos en ambos años. En algunas especies, las hembras producen decenas a cientos de miles de huevos que crecen y maduran en su cuerpo hasta que están listos para ser expulsados para la fecundación externa (Waldbauer, 1998). Por otro lado, las hermbbras más grandes tienden a producir mayor cantidad de huevos que las hembras de tallas pequeñas y como consecuencia tienen mayor éxito reproductivo. Si el tamaño de las medusas hembras fuese mayor en todos los años podría considerarse como un tipo de dimorfismo sexual, difícil de indentificar a simple vista. Esto representaría una inconsistencia a lo propuesto por Rensch (1950) ya que los machos muestran una respuesta reducida a la selección de las hembras. En conclusión, se necesitan análisis más específicos para resolver las diferencias en tamaño y ligera desviación de la proporción de sexos esperada (1:1). En particular se deben seguir las recomendaciones de Froese (2006), entre las más importantes: incluir un número aleatorio de organismos grandes, medianos y chicos; tomar muestras del mayor número posible de meses; y tomar muestras lo suficientemente grandes para hacer inferencias.

En términos generales, para 2018 la relación diámetro de campana-peso fue de tipo alométrica negativa y en 2019 isométrica. Para 2018 esto puede deberse a un sesgo ya que no se obtuvieron las tallas pequeñas para incluirlas en el modelo. En las correlaciones para cada sexo para ese año los machos presentaron un grado de alometría negativa mayor que en 2019. Por otro lado, también en 2018 la proporción de machos fue ligeramente mayor que en 2019. Álvarez-Tello (2007) determinó la relación diámetro de campana-peso con valores de $a = 0.34$ y $b = 1.58$. No

presenta el valor de r^2 en su estudio, aunque comenta que obtuvo un valor bajo debido a un sesgo en la toma de muestras.

Referente a la relación diámetro de campana-alto total, López-Martínez *et al.* (2020) observaron una relación lineal con valores de $a = 0.9714$, $b = -1.90$ y $r^2 = 0.9728$ para la medusa azul de bahía de Las Guásimas. Los autores mencionan que dada la consistencia de la medusa, determinaron esta correlación para transformar el alto total a diámetro de campana, el cual se utiliza al estimar parámetros poblacionales y con el cual está determinada la talla mínima de pesca (TMP). En el presente trabajo se observó una correlación lineal con $a = 1.0315$, $b = 2.9021$ y $r^2 = 0.9728$ para la medusa ámbar de El Golfo de Santa Clara (EGSC). Las medusas tienden a deshidratarse y perder su forma original; por ello es conveniente obtener tener el alto total y empezar a utilizarlo para hacer estimaciones de los parámetros poblacionales. Esto puede ser importante al momento de determinar su TMP al tomar como referencia su altura, o bien podría ser un elemento de apoyo al uso del diámetro de campana. Esto implica que es necesario un estudio de selectividad en el cual se tome en cuenta la facilidad para los pescadores de utilizar una de las dos dimensiones de la medusa.

Las relaciones morfométricas que se estimaron incluyen alto total-diámetro del piñón, diámetro de campana-diámetro del piñón, porque pueden ser de utilidad en términos económico-pesqueros. En este trabajo no se pesó el piñón, que tiene importancia en los mismos términos; en trabajos se podrían realizar estas mediciones.

El factor de condición (K_n) es importante en biología pesquera y ecofisiología ya que permite hacer inferencias acerca del bienestar o aptitud (“fitness”) de un organismo o una población. Sin embargo, debe hacerse notar la sutil diferencia entre los parámetros de la relación longitud-peso, en particular el coeficiente de alometría (b) y K_n . Un valor de b significativamente menor a 3 implica que en general todos los organismos de la muestra ganan masa corporal en una relación menor al cubo. Se infiere en ese caso que la población de donde se obtuvo la muestra no está siendo eficiente en cuanto a ingesta y tal vez conversión de alimento en masa corporal. Por otro lado, se considera que los organismos están en buena condición cuando $K_n > 1$, o que la condición del crecimiento de un organismo es pobre comparada con el promedio si $K_n < 1$ (Jisr *et al.*, 2018).

Kn puede utilizarse para comparar el estado con organismos conspecíficos o bien entre especies, sexos, tamaños y en diferentes estaciones del año o años. Kn se relaciona con las reservas de alimentos o componentes corporales que se reflejan en el peso observado con relación al esperado (Lizama *et al.*, 2002). En el caso de peces, por ejemplo, se ha encontrado que Kn es un indicador de cambios en la composición de reservas alimenticias almacenadas en el tejido muscular (Bolger y Connolly 1989). Generalmente Kn se define como $Kn = P_o / L^b$ o la razón entre el peso total de los organismos y su longitud elevada al coeficiente b de la relación longitud-peso. Otra forma de expresar el factor de condición es $Kn = P_o / \hat{P}$ en donde P_o es el peso observado y \hat{P} es el peso calculado con la relación longitud-peso (Le Cren, 1951). En el caso de crecimiento isométrico ($b = 3$) Kn es conocido propiamente como factor de condición de Fulton y se estima como $Kn = P_o / L^3$ (Bolger y Connolly, 1989).

Para especies de peces, también se ha encontrado que Kn puede variar estacionalmente (Htun-Han, 1978). Sin embargo, en el caso de las medusas la interpretación de la variación de Kn debe ser diferente debido a que el alto contenido de agua influye de manera muy relevante en el peso vivo de los organismos. En el presente trabajo los valores de Kn indicaron que en el año 2019 tanto hembras como machos de medusas de tallas pequeñas y muy grandes tenían menos peso corporal en relación con el esperado. Esto podría deberse a un bajo contenido de humedad, baja eficiencia alimenticia, o ambos. En estudios futuros se deben realizar análisis más específicos para comprender este fenómeno. Por otro lado, en 2018 las medusas presentaron un estado fisiológico variable, aunque sin una tendencia a disminuir o incrementar en relación con el diámetro de campana de los organismos.

En el caso de la especie estudiada, en 2018 se obtuvo un coeficiente que se interpreta como alométrico negativo ($b < 3$), lo que refleja pobre condición fisiológica comparando con 2019 cuando $b \approx 3$ (crecimiento isométrico). Pero al utilizar Kn para comparar la condición dentro de cada año resultó que en 2018 los organismos de distintas tallas tuvieron un desempeño similar al esperado ($Kn \sim 1$), en tanto que en 2019 sólo los organismos de tallas intermedias tuvieron desempeño apropiado ($Kn \geq 1$). Es decir, pese a que en 2019 el crecimiento general de las

medusas fue isométrico, las tallas extremas (medianas y muy grandes) tuvieron menor masa corporal a lo esperado. En 2018, $b < 3$, lo cual indica que todos los organismos muestreados se encontraban en una condición promedio; la Kn refleja que las medusas tenían menor peso que en 2019 pero mostraron un estado de salud promedio.

Es importante determinar si la disminución de Kn en el caso de medusas pequeñas y grandes en 2019 se debe a menor cantidad de agua o bien a la carencia de otros componentes. Hasta el momento existe escasa información sobre el contenido de *Stomolophus* spp. Se ha encontrado que las medusas contienen alto porcentaje de agua, que oscila entre 67 y 96.10% en peso vivo, además de elementos como carbono, nitrógeno, magnesio, hierro, azufre y fósforo en concentraciones variables dependiendo de las especies. Un patrón típico de las especies gelatinosas es su bajo contenido de carbohidratos, intermedio contenido de lípidos y elevado contenido proteico (Huang, 1988, Kogovšek *et al.*, 2014). El contenido de carbohidratos, proteínas y lípidos aumenta con el tamaño y es mayor en la gónada que en la exumbrella (Lucas, 1994).

Dado que Kn no fue constante en ambos años no se puede inferir cuál es el comportamiento más usual de este parámetro en las medusas. Sin embargo, estos organismos tienen una alta variabilidad espaciotemporal en abundancia y plasticidad en parámetros de interés comercial y ecológico, por ejemplo, el valor la L_{50} . Esto sugiere que la variación en el factor de condición es una característica que pudiera considerarse como normal en esta especie y tal vez en las especies de gelatinosos en general. Trabajos futuros deberán clarificar la variación interanual y por tallas encontrada en el presente estudio y de ser posible en otras especies gelatinosas.

El patrón de crecimiento individual es útil para la comprensión de la demografía de poblaciones, así como para la toma de decisiones del uso y manejo de los recursos marinos (Rehme *et al.*, 2011). Los parámetros de crecimiento a su vez son utilizados en modelos más complejos para el aprovechamiento recursos marinos de importancia comercial (e.g. modelos estructurados por edad) (Hilborn y Walters, 1992). Las tasas de crecimiento pueden variar por efecto de factores ambientales (e.g. temperatura y alimento) (Pitcher y Hart, 1982). La tasa de crecimiento influye también en el tiempo en el que se alcanza la madurez sexual. En el caso de *P. noctiluca* ha sido registrada (Malej-Malej, 1992) madurez temprana en condiciones de un ambiente rico en

alimento. Además, la disponibilidad de alimento puede influir en el encogimiento, recuperación y re-maduración, mecanismos que ayudan a sobrevivir y en ocasiones a incrementar el tamaño poblacional de esa escifomedusa.

En el presente estudio se encontró que la longitud asintótica (L_{∞}) de *S. sp.1* del modelo de von Bertalanffy fue diferente en 2018 y 2019 aunque la tasa de crecimiento (k) fue similar. Estos resultados en cuanto a L_{∞} difieren con lo reportado por otros autores para medusas del género *Stomolophus* presentes en el litoral Sonorense (Álvarez-Tello, 2007; Carvalho, 2009; Pérez Burgos, 2017; Brotz, 2016; López-Martínez, 2020). El valor de k también difiere de lo reportado para la medusa azul del litoral sonorense por Álvarez-Tello (2007), Carvalho (2009) y Pérez Burgos (2017) y es similar a lo reportado por Brotz (2016) y López-Martínez (2020) para la medusa de La Bahía de las Guásimas. El crecimiento acelerado es común en especies marinas tropicales de vida corta con longitudes asintóticas relativamente pequeñas (Pilling *et al.*, 2002). Estas diferencias (L_{∞}) y similitudes (k) en los parámetros de crecimiento entre años y en comparación con lo estimado por otros autores puede estar relacionado con la variabilidad ambiental y disponibilidad de alimento que a su vez modifican la respuesta fisiológica en las tasas de asimilación y crecimiento de estas especies crípticas del litoral de Sonora. En el caso particular del patrón de crecimiento estimado en 2016 por Pérez-Burgos (2017) se infiere que está relacionado a la diferencia de tamaño de muestra y el número mensual de muestreos (Pérez-Burgos $n_{2016} = 100$; este trabajo $n_{2018} = 1794$, $n_{2019} = 1224$). Igual que en el caso de los parámetros de crecimiento, la eficiencia de crecimiento (Φ') puede reflejar diferencias en la respuesta fisiología a características ambientales o disponibilidad de alimento que hay en determinado tiempo y espacio. El índice de desempeño del crecimiento Φ' mostró que en El Sahuimaro las medusas crecieron en promedio 46.8%/milímetro menos que las medusas de EGSC en 2016. Asimismo, los valores del presente trabajo del EGSC mostraron un crecimiento somático de las medusas de 4.31%/mm en 2018 y 1.09%/mm en 2019, menores que en ESCG en 2016; esto se advierte también en las curvas de crecimiento individual. En otras palabras, las medusas de EGSC de 2016 crecieron relativamente más por cada mm que en todos los años, lo cual puede interpretarse como una mejor capacidad de asimilación de nutrientes. Además, las medusas de EGSC analizadas en el presente trabajo crecieron más en 2019 por cada mm que las del 2018 y ambas crecieron menos que las de EGSC estimadas por Pérez-Burgos (2016). El parámetro b de la correlación de diámetro de campano – peso indica que, para una misma talla,

en 2019 las medusas fueron relativamente más pesadas (crecimiento isométrico) que las medusas de 2018 (crecimiento alométrico positivo) de EGSC. Se recomienda realizar investigaciones específicas para relacionar las respuestas fisiológicas de la medusa con la variabilidad ambiental y disponibilidad de alimento.

Aunque se ha cuestionado la utilidad del modelo de von Bertalanffy para comprender el crecimiento individual de organismos marinos (Zhu *et al.*, 2009; Higgins *et al.*, 2015), ese modelo es adecuado para medusas (Palomares y Pauly, 2009; López-Martínez *et al.*, 2020). Generalmente se asume que los parámetros k y L_{∞} están inversamente correlacionados (Pilling *et al.*, 2002). En el caso de las escifomedusas esto parece no ser el caso. Esta aseveración se basa en el análisis de 22 parejas de k y L_{∞} , 20 proporcionadas por Palomares y Pauly (2009) además de las dos parejas estimadas en el presente trabajo. Los resultados indicaron que ambos parámetros no están correlacionados ($R^2=0.0092$, $P=0.6627$), es decir los valores de L_{∞} y k son independientes. Esta falta de relación se puede explicar por el alto contenido de agua en las medusas y sus variaciones que generan encogimiento y crecimiento. Pero cuando se descuenta el contenido de agua se encuentra que la relación entre k y L_{∞} es similar a la de peces pequeños (Palomares y Pauly, 2009). En trabajos futuros se deberá tomar en cuenta que la variabilidad en el contenido de agua puede afectar los parámetros de crecimiento y por lo mismo otros parámetros que de ellos se deriven, como la tasa de mortalidad natural estimada por modelos empíricos (Maceina y Sammons, 2016).

Pese a la gran cantidad de métodos empíricos disponibles, la tasa de mortalidad natural M sigue siendo uno de los parámetros más difíciles de estimar, o por lo menos obtenerlo con mínima incertidumbre (Kenchington, 2013). El valor de M es de importancia pues se utiliza para describir la dinámica poblacional y realizar evaluaciones en pesquerías (McCoy *et al.*, 2008; Kenchington, 2013). Suele ser difícil estimar M de forma directa y por ello existen métodos alternativos que requieren un mínimo de datos (Vetter, 1988). Hasta el momento la mayoría de los modelos desarrollados han sido dirigidos a poblaciones de peces (Zheng, 2003; Griffiths y Harrod, 2007) y en algunas ocasiones a crustáceos (Drouineau *et al.*, 2013; Then *et al.*, 2015). Hasta mediados de la década de 1990 existían varias formas para obtener estimaciones de M que se pueden resumir como sigue: 1) análisis de curva de captura, 2) mediante una gráfica de mortalidad total contra esfuerzo de pesca, 3) marcado-recaptura, 4) relaciones empíricas y 5) por intervalos gnomónicos

(Caddy, 1996; Cubillos, 2003). En el presente trabajo se utilizó un conjunto de relaciones empíricas que utilizan uno o todos los parámetros de crecimiento de von Bertalanffy. El método por intervalos gnomónicos se exploró también -con la asesoría de su autor, el Dr. John Caddy-. Debido a que se encontró una nueva manera de resolver el método, se decidió dejarlo para un trabajo futuro.

La mayoría de los métodos basados en poca información utilizan los parámetros de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy, la temperatura ambiental y la edad máxima. En un estudio comparativo de la eficacia de 29 métodos empíricos para estimar M (Kenchington, 2013) se concluyó que si se cuenta con un valor confiable de la longevidad, en el caso de peces y elasmobranquios una buena aproximación para el valor de $M = 4.3/(\text{edad máxima})$. Para especies de invertebrados como los pepinos de mar, se han utilizado algunos métodos empíricos, así como el basado en intervalos gnomónicos (Romero-Gallardo et al., 2018).

La estimación de M para las especies gelatinosas como la medusa bola de cañón color ámbar se complica dado su ciclo de vida, recordando que tiene tres fases (medusoide, planctónica y polipoide). Aunque en el presente trabajo se aplicaron por primera vez diversos métodos para esta especie, la estimación de M siendo exclusivamente para su fase medusoide; trabajos futuros más específicos podrían estar enfocados en estimar este parámetro en su fase polipode o en el estadio de plánula (planctónico). Palomares y Pauly (2009) presentan un conjunto de 22 valores del parámetro de crecimiento individual k y estimaciones de M/k . Utilizando esa información se observa (fig. 10) que a medida que aumenta el valor de k se incrementa exponencialmente el valor de M . Es importante notar que para este conjunto de datos parece presentarse un error multiplicativo ya que la dispersión de los valores de M va en aumento desde el origen. Con base en esta relación, para la *S. sp. 1* que tiene un valor de k cercano a 3.42, el valor correspondiente de M debiera ser alrededor de 19.5/año.

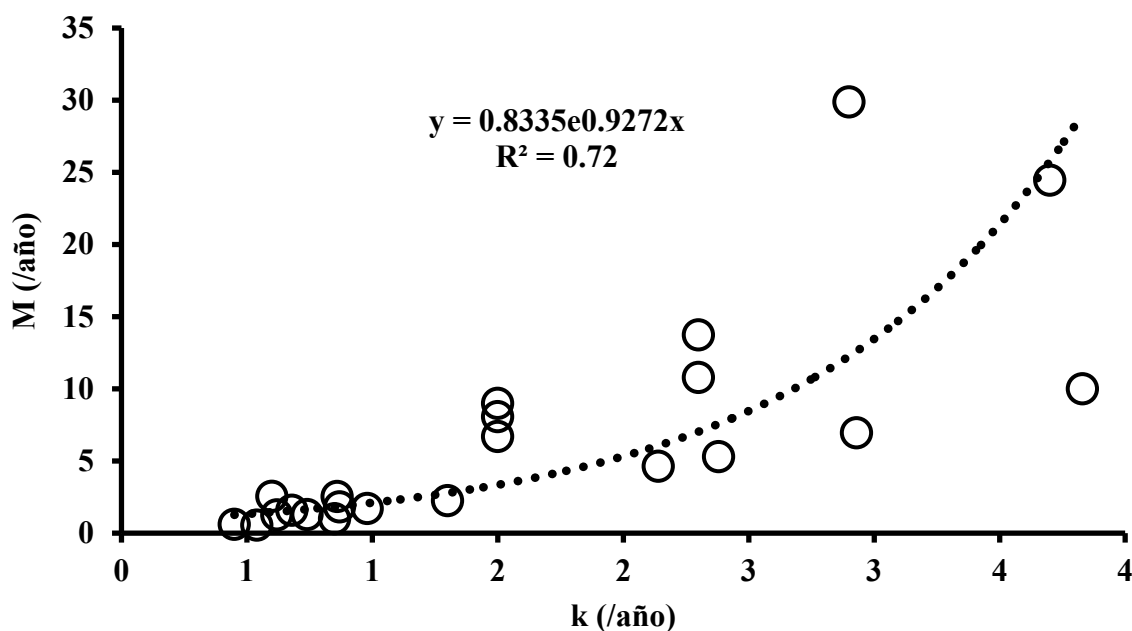


Figura 11. Relación entre k y M en 22 especies de medusas. Fuente: Análisis propio con datos de Palomares y Pauly (2009).

Este valor de M representa una aproximación para la especie con el fin de analizar escenarios para puntos de referencia de manejo. Se recomienda estimar la incertidumbre de los valores de M e investigar de qué manera las estimaciones de este parámetro se pudieran propagar en cálculos sucesivos para fines de manejo (Kenchington, 2013) además de estimarla a partir de la tasa de mortalidad total Z, algo que no fue realizado en el presente estudio.

9. CONCLUSIONES

En general, la medusa *Stomolophus* sp. 1 (bola de cañón color ámbar) se observa exclusivamente en las costas el Alto Golfo de California.

La estructura de tallas fue distinta entre los dos años, siendo 2019 el año donde se registra la talla máxima de 190 mm DC.

Se detectaron organismos precoces; esto podría estar relacionado a un factor forzante externo (abiótico).

La proporción de sexos no fue distinta a la esperada 1:1 y es similar a la reportada con anterioridad, por lo que podemos decir que la población se encuentra en condiciones normales Fisher (1930).

No se observó ningún organismo hermafrodita. Esta especie es dioica.

El desarrollo gonádico de hembras en *Stomolophus* sp. 1 incluye seis estadios siendo el estadio 0 al II, y III al V los organismos inmaduros y maduros, respectivamente.

La presencia de múltiples cohortes en todos los estadios del desarrollo gonádico indica asincronía en la producción de ovocitos de *Stomolophus* sp. 1. Se concluye que existen múltiples eventos reproductivos y producción continua de gametos, considerándola una especie iterópara. Esto, la maduración temprana, la alta tasa de crecimiento individual y la existencia de bancos de pólipos pudieran constituir elementos clave en la estrategia *S.* sp. 1 para colonización de ambientes variables como el Alto Golfo de California.

En 2018 y 2019, la talla al 50% de madurez (L_{50}) fue similar: 78.26 y 85.24 mm de DC, respectivamente, y de 85.5 mm DC considerando ambos años en conjunto. Este valor es menor al reportado por Pérez-Burgos (2017). El tamaño de muestra fue mayor en el presente trabajo.

El crecimiento relativo fue de tipo alométrico negativo en 2018 e isométrico en 2019. En particular, los machos tienen un crecimiento alométrico negativo y las hembras isométrico en ambos años. El factor de condición varía entre sexos.

Los parámetros de crecimiento individual son similares a lo que han reportado diversos autores para la medusa comercial del litoral de Sonora a excepción de la longitud asintótica de 2019 (208 mm DC).

Las medusas de EGSC en 2018 y 2019 no crecieron en longitud como lo reportado por Pérez-Burgos (2016) en el mismo sitio.

Las medusas de EGSC de 2019 fueron más grandes y pesadas que las medusas de 2018.

Existen diferencias y similitudes en los resultados de la mortalidad natural por diversos autores, siendo las más altas en ambos años las obtenidas con la fórmula empírica de Pauly y Binohlan (1996) y el menor por método de Dbajali *et al.* (1993). Por ello se debe tener sumo cuidado al utilizar los valores obtenidos aquí por para las evaluaciones pesqueras.

10. LITERATURA CITADA

Agassiz, L. 1860. Contributions to the natural history of the United States of America. Little, Brown and Co., Boston. Agassiz L. 1862. Contributions to the natural history of the United States of America 4: 1-380. Little, Brown and Co., Boston. 3:1-301.

Agassiz, L. 1862. Contributions to the natural history of the United States of America. Little, Brown and Co., Boston. 4: 1-380.

Alagaraja, K. 1984. Simple methods for estimation of parameters for assessing exploited fish stocks. Indian J. Fish. 31:177–208

Alvarez Borrego, S. 1975. Hidrología del alto golfo de California II. Condiciones Durante Invierno, Primavera y Verano. Cien. Mar. 2(1):21–36. doi: 10.7773/cm.v2i1.275

Álvarez Borrego, S. 2002. Physical oceanography. En: Case T.J, M. L. Cody, E. Ezcurra (Eds), New Island Biogeography of the Sea of Cortés. University of Oxford. 41-59 pp.

Álvarez-Tello, F.J. 2007. La pesquería de la medusa bola de cañón (*Stomolophus meleagris*) en la región de Bahía de Kino-El Choyudo, Sonora, durante 2006. Tesis de Maestría. Instituto Tecnológico de Guaymas, Sonora, México. 68 p.

Álvarez-Tello F.J., J. López-Martínez, J. 2008. Rodríguez-Romero. Primer registro de la asociación entre *Stomolophus meleagris* (Cnidaria: Scyphozoa: Rhizostomeae) y *Conchoderma cf virgatum* (Crustacea: Cirripedia: Thoracica) en el Golfo de California. Hidrobiol. 23(1):138-142. doi: 10.4319/lo.2007.52.1.0480

Attrill M.J, J. Wright, M. Edwards. 2007. Climate-related increases in jellyfish frequency suggest a more gelatinous future for the North Sea. Limnol Oceanogr. 52:480–485.

Arai, M.N. 1997. A Functional Biology of Scyphozoa. Chapman and Hall, London, United Kingdom, 300 pp.

Avian, M., L. Rottini Sandrini, 1991. Oocyte development in four species of scyphomedusa in the northern Adriatic Sea. *Hydrobiologia*. 216/217:189-195.

Båmstedt, U., B. Wild, M. Martinussen. 2001. Significance of food type for growth of ephyrae *Aurelia aurita* (Scyphozoa). *Mar. Biol.* 139(4):641-650. doi: 10.1007/s00227010062.

Barber, B.J., N.J. Blake. 1991. Reproductive physiology. In: Shumway SE (Ed.) *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture*. Elsevier, West Boothbay Harbor. 377-428

Bell, T.A., D.V. Lightner. 1988. *A handbook of normal penaeid shrimp histology*. World Aquaculture Society, Baton Rouge. USA.

Bolger, T., P. Connolly, P. 1989. The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *J. Fish Biol.* 34:171-182. doi:10.1111/j.1095-8649.1989.tb03300.x.

Brewer, R.H., J.S Feingold. 1991. The effect of temperature on the benthic stages of *Cyanea* (Cnidaria: Scyphozoa), and their seasonal distribution in the Niantic River estuary, connecticut. *J. Experimental Mar. Biol. Ecol.* 152(1), 49–60. doi: 10.1016/0022-0981(91)90134-I

Brouwer, S., M. Griffiths. 2005. Reproductive biology of carpenter seabream (*Argyrozona argyrozona*) (Pisces: Sparidae) in a marine protected area. *Fish. Bull.* (Wash. D. C.). 103.

Briarty L.G. 1975. *Stereology: Methods for quantitative light and electron microscopy*. *Sci. Prog.* 62: 1–32

Brotz, L.W., W.L. Cheung, K. Kleisner, E. Pakhomov, D. Pauly. 2012. Increasing jellyfish populations: trends in Large Marine Ecosystems. *Hydrobiologia*. 690(1):3-20.

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

Caddy, J.F. 1996. Modelling natural mortality with age in short-lived invertebrate populations: definition of a strategy of gnomonic time division. *Aquat. Living Resour.* 9: 197-207.

Calder, D.R. 1982. Life history of the cannonball jellyfish, *Stomolophus meleagris* L. Agassiz, 1860 (Scyphozoa, Rhizostomida). *Biol. Bull.* 162:149-162. doi: 10.2307/1540810.

Carman, M.R., D.W. Grunden, E. Reddington, E. 2019. Distribution of the highly toxic clinging jellyfish *Gonionemus* sp. around the island of Martha's Vineyard, Massachusetts, USA. *Mar Biodivers Rec.* 12, 8. doi:10.1186/s41200-019-0166-5

Carruthers, T.R., J.F. Walter, M.k, McAllister y M.D. Bryan. 2015. Modelling age-dependent movement: an application to red and gag groupers in the Gulf of Mexico. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 72(8):1159:1176. doi: 10.1139/cjfas-2014-0471

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

Charnov, E.L., R.L. Los-den Harton, W.T. Jones, J. van den Assem. Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature.* 289(1):27-33

Chen, Y., J.E. Paloheimo. 1994. Estimating fish length and age at 50% maturity using a logistic type model. *Aquat Sci.* 56: 206–19.

Cisneros-Mata, M.A., A.A. Apolinar-Romo, Rodríguez-Delgado L. G., M.A. Castellanos-Rico M., L.M. Roldán-Luna y F. Domínguez-Domínguez F. 2014a. Manejo Dinámico de la pesquería de la medusa bola de cañón (*Stomolophus meleagris*) en el Golfo de California. Resumen. Foro de Pesca Ribereña del Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura.

Cisneros-Mata, M.A., A.A. Apolinar-Romo, M.V.Curiel-Bernal, M. A. Castellanos-Rico y F. Domínguez-Domínguez. 2017. Evaluación de la pesquería de medusa bola de cañón

(*Stomolophus meleagris*) en el litoral de Sonora. Informe Final de Investigación 2016. Gobierno Federal. CRIAP- INAPESCA. SAGARPA

CONAPESCA. 2012. Manual de buenas prácticas de Manejo y Procesamiento de Medusa. México, D.F. Gobierno Federal. Secretaría de desarrollo rural. SAGARPA.

Cubillos, L.A. 2003. An approach to estimate the natural mortality rate in fish stocks. Naga, Worldfish Center Quarterly 26(1): 17-19.

Diekert, F. 2012. Growth Overfishing: The Race to Fish Extends to the Dimension of Size. Environ. Resour, Econ. 52(4): 549:572. doi: 10.1007/s10640-012-9542-x.

Djabali F., A. Mehailia, M. Koudil, B. Brahmi. 1993. Empirical equations for the estimation of natural mortality in Mediterranean teleosts. Naga, the ICLARM Quarterly 16: 35–37.

Drouineau, H., B. Sainte-Marie y D. Duplisea. 2013. Estimating natural mortality and egg production of snow crab *Chionoecetes opilio* adult females. Aquat Biol 18: 261-270. doi: 10.3354/ab00513.

DOF. 1993. Decreto por el que se declara área natural protegida con el carácter de Reserva de la Biosfera, la región conocida como Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado, ubicada en aguas de Golfo de California y municipios de Mexicali, B.C, de Puerto Peñasco y San Luis Río Colorado, Son.

DOF. 2005. Acuerdo mediante el cual se establece el área de refugio para la protección de la vaquita (*Phocoena sinus*).

DOF. 2018. Carta Nacional Pesquera 2017. México.

DOF. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. México

Dong, Z., D. Liu, J.K. Keesing. 2010. Jellyfish blooms in China: Dominant species, causes and consequences. *Mar. Pollution Bull.* 60: 954-963. doi: 10.1016/j.marpolbul.2010.04.022.

FAO. 1995. Código de Conducta para la Pesca Responsable. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Italia. 68 pp.

FAO. 2000. Indicadores para el desarrollo sostenible de la pesca de captura marina. Orientaciones Técnicas para la Pesca Responsable. No. 8. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Italia. 68 pp.

Fisher, R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, Oxford.

Franqueville, C. 1971. Macroplankton profond (invertébrés) de la Méditerranée nord-occidentale. *Tethys* 3:11-56.

Frisk, M.G., T.J. Miller, M.J. Fogarty. 2001. Estimation and analysis of biological parameters in elasmobranch fishes: a comparative life history study. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58:969–981.

Froese, R. 2006. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *J. Appl. Ichthyol.* 22:241-253.

Fossette, S., A.C. Gleiss, M. Karpytchev, G.C. Hays. 2015. Current-oriented swimming by jellyfish and its role in bloom maintenance. *Curr. Biol.* 25:342- 347. doi: 10.1016/j.cub.2014.11.050.

Galindo-Cortés, G., C. Meiners, L. Jiménez-Badillo. 2015. Length-weight relationships for 30 fish species caught in coastal waters of Veracruz, western Gulf of Mexico. *Rev. biol. mar. ocean.* 50(1): 141-147. doi: 10.4067/s0718-19572015000100012.

García, J.R., 1990. Population dynamics and production of *Phyllorhiza punctata* (Cnidaria: Scyphozoa) in Laguna Joyuda, Puerto Rico. *Marine Ecology Progress Series* 64: 243–251.

García, J.R. 1990. Population dynamics and production of *Phyllorhiza puntacta* (Cnidaria:Scyphozoa) in Laguna Joyuda, Puerto Rico. Mar. Ecol. Prog. 64: 243-251.

Garrido-Mora, M.A., A.J. Sánchez-Martínez, F.J. Félix Torres. 2007. Importancia de la Scyphomedusa bola de cañón *Stomolophus meleagris*, en el estado de Tabasco. Kuxulkab Revista de Divulgación: Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. 13:27- 30.

Getino-Mamet, L.N., T. Valdivia-Carrillo, L. Gómez-Daglio y F.J. García-De León. 2017. Isolation and characterization of 14 tetranucleotide microsatellite loci for the cannonball jellyfish (*Stomolophus* sp.) by next generation sequencing. Mol. Biol. 44:257-260.

Getino-Mamet, L.N., L.Gómez- Daglio, F.J. García De-León. 2019. High genetic differentiation in the edible cannonball jellyfish (Cnidaria: Scyphozoa: Stomolophus spp.) from the Gulf of California, Mexico. Fish. Res. 219. doi: 10.1016/j.fishres.2019.105328

Gibbons M.J., F. Boero y L. Brotz. 2016. We should not assume that fishing jellyfish will solve our jellyfish problem. ICES. J Mar. Sci.73(4):1012–1018. doi: 10.1093/icesjms/fsv255

Gómez, G., R. Guzmán, R. Chacón. 2002. Algunos aspectos de la biología reproductiva y poblacional del torroto, *Genyatremus luteus* (Bloch, 1797) (Pisces: Haemulidae), en el golfo de Paria, Venezuela. Zootecnia Trop. 20(2): 223-234.

Gómez-Daglio, L., M. Dawson. 2017. Species richness of jellyfishes (Scyphozoa: Discomedusae) in the Tropical Eastern Pacific: missed taxa, molecules, and morphology match in a biodiversity hotspot. Invertebr. Syst. 31: 635-663. doi: 10.1071/IS16055.

Goy, J. 1984. Fluctuations climatiques de la scyphomeduse *Pelagia noctiluca*. C.R. Acad. Sci. 299(3): 507-510.

Graham, W. M., D. L. Martin, D. L. Felder, V. L. Asper & H. M. Perry, 2003. Ecological and economic implications of a tropical jellyfish invader in the Gulf of Mexico. Biol. Invasions. 5: 53-69

Griffiths, D., C. Harrod. 2007. Natural mortality, growth parameters, and environmental temperature in fishes revisited. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 64(2): 249-255. doi:10.1139/f07-002.

Hamner, W.M., M.N. Dawson. 2009. A review and synthesis on the systematics and evolution of jellyfish blooms: advantageous aggregations and adaptive assemblages. *Hydrobiologia.* 616(1): 161–191. doi: 10.1007/s10750-008-9620-9.

Higgins, R. M., Diogo, H., e Isidro, E. J. 2015. Modelling growth in fish with complex life histories. *Reviews in Rev. Fish Biol. Fish.* 25(3): 449-462. doi:10.1007/s11160-015-9388-8.

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

Htun-Han, M. 1978. The reproductive biology of the dab *Limanda limanda* (L.) in the North Sea: Gonosomatic index, hepatosomatic index and condition factor. *J Fish Biol.* doi: 10.1111/j.1095-8649.1978.tb03445.x.

Hsieh Peggy, YH., F.M. Leong. J. Rudloe. 2001. Jellyfish as food. *Hydrobiologia.* 451: 11-17. doi: 10.1023/A:1011875720415.

Huang, Y.A.W. 1988. Cannonball jellyfish (*Stomolophus meleagris*) as a food resource. *J. Food Sci.* 53(2): 341-343.

Ishii, H., S. Tadokoro, H. Yamanaka, M. Omori. 1995. Population dynamics of the jellyfish, *Aurelia aurita*, in Tokyo Bay in 1993 with determination of ATP-related compounds. *Bull Plankt. Soc. Jpn.* 42: 171-176.

Jisr, N., G. Younes, C. Sukhn, M. El-Dakdouki. 2018. Length-weight relationships and relative condition factor of fish inhabiting the marine area of the Eastern Mediterranean city, Tripoli-Lebanon. *Egypt J Aquat Res.* 44. 10.1016/j.ejar.2018.11.004.

Kenchington, T.J. 2013. Natural mortality estimators for information-limited fisheries. *Fish. Fish.* 15(4): 533-562.

Kingsford, M.J., K.A. Pitt, B.M. Gillanders. 2000. Management of jellyfish fisheries, with special reference to the Order Rhizostomeae. *Oceanogr. Mar. Biol.* 38: 85-156.

Kogovšek, T., Tinta, T., Klun, K., Malej, A. 2014. Jellyfish biochemical composition: importance of standardised sample processing. *Mar Ecol Prog Ser* 510: 275-288. doi: 10.3354/meps10959.

Kramp, P.L. 1924. Medusae. 1908-1910 in the Mediterranean and adjacent seas. *Rep. Dan. Ocean. Exped. Biol.* 2(1): 1-67.

Larson, R. J. 1976. Marine flora and fauna of the northeastern United States. Cnidaria: Scyphozoa. NOAA Tech. Rep. 397:18

Lavín, M.F., E. Beier, A. Badan. 1997. Estructura hidrográfica y circulación del Golfo de California: Escalas estacional e interanual, En: M.F. Lavín, editor, *Contribuciones a la Oceanografía Física en México*, Monografía No. 3, Unión Geofísica Mexicana. 141-171 pp.

Lavín, M. F., E. Palacios-Hernández, C. Cabrera. 2003. "Sea Surface Temperature Anomalies in the Gulf of California. *Geofis. Int* 42(3):363–75.

Lee Liao, E.J. 2016. El sector pesquero mexicano y su integración al mercado asiático: El caso de la pesquería de medusa bola de cañón (*Stomolophus meleagris*) en Guaymas, México (2000-2014). Tesis (Maestría en Ciencias) Hermosillo, Son. Universidad de Sonora. 121pp.

Le Cren, E.D. 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.* 20: 201-219.

Lizama, M., A.P. De Los, A.M. Ambroso. 2002. Condition factor in nine species of fish of the characidae family in the upper Paraná river floodplain, Brazil. *Braz. J. Biol.* 62(1): 113-124.

Lluch Cota, S.E. 2000. Coastal upwelling in the eastern Gulf of California. *Oceanologica Acta*. 23: 731-740.

Lo Bianco, S. 1888. Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. *Mitt. zool. Stn Neapel*. 8: 385–440.

López-Martínez, J., E.A. Arzola-Sotelo, M.O. Nevárez-Martínez, F.J. Álvarez-Tello, E. Morales-Bojórquez. 2020. Modeling growth on the cannonball jellyfish *Stomolophus meleagris* based on a multi-model inference approach. *Hydrobiologia*. 847: 1399-1422. doi: 10.1007/s10750-020-04182-5.

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

López-Martínez, J., F.J. Álvarez-Tello. 2019. Pesquería de medusa bola de cañón en México. *Recursos Naturales y Sociedad*. 5(1): 60-65.

López-Martínez, J., J.A. Tello, M.A. Navarro-Fernández, M.A. Cisneros-Mata, M.A. Ross-Guerrero, S. Soto-Murillo, E.A. Arzola-Sotelo. 2018. La medusa en México: Importancia socioeconómica y su futuro en la acuicultura. *Panorama Acuícola Magazine*. 23(3): 56-58.

López-Martínez, J.L., J. Rodríguez Romero. 2008. Primer registro de la asociación del jurelillo negro *Hemicaranx Zelotes* Gilbert (Pisces: Carangidae) con la medusa bola de cañón *Stomolophus Meleagris* Agassiz (Scyphozoa: Rhizostomatidae) en Bahía de Kino, Golfo de California. *Hydrobiologia*. 18(2): 173–76.

Lucas, C.H. 1996. Population dynamics of *Aurelia aurita* (Scyphozoa) from an isolated brackish lake, with particular reference to sexual reproduction. *J. Plankton. Res.* 18(6): 987–1007. doi: 10.1093/plankt/18.6.987.

Lucas, C.H. 2001. Reproduction and life history strategies of the common jellyfish of *Aurelia aurita* in relation to its ambient environment. *Hydrobiologia*. 451(1): 229-246.

Lucas, C.H., S. Lawes. 1998. Sexual reproduction of the Scyphomedusa *Aurelia aurita* in relation to temperature and variable food supply. *Mar. Biol.* 131(4): 629–638. doi: 10.1007/s002270050355.

Lucas, C.H., J.A. Williams. 1994. Population dynamics of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in Southampton Water. *J. Plankton Res.* 16: 879–895.

Lynam C.P., M.J. Gibbons, B.E. Axelsen, C.A.J. Sparks, J. Coetzee, B.G. Heywood, A.S. Brierley. 2006. Jellyfish overtake fish in a heavily fished ecosystem. *Curr. Biol.* 16(13): 492–493.

Maceina, M. J., S.M. Sammons. 2016. Assessing the accuracy of published natural mortality estimators using rates determined from five unexploited freshwater fish. *N Am J Fish Manag.* 36: 433-446

Magesh, S.J., S. Coulthard. 2004. Bloom or bust? *Samudra. Report* 39: 15-20.

Malej A, M. Malej. 1992. Population dynamics of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Forsskal, 1775). In: Colombo, G.A. (ed.), *Proceedings of the 25 the EMBS, Mar. Eutrophication Popul. Dyn.* Olsen, Fredensborg. 215-219.

Mayer G. 1910. *The Scyphomedusae. Medusae of the world Vol. III (709:711)*. Washington: Carnegie Institution of Washington, Washington, D.C. 230 p.

Maynard Smith, J., 1978 *The Evolution of Sex*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

McCoy, M.W., J.F. Gillooly. 2008. Predicting natural mortality rates of plants and animals. *Ecol. lett.* 11(7): 10-716.

Mendivil Mendoza, J. 2020. Dinámica poblacional de Curvina golfina *Cynoscion othonopterus* (Jordan y Gilbert 1881) en el alto golfo de california. Tesis (Doctorado en ciencias). La Paz, B.C.S. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 86 p.

Mills, C.E. 2001. Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? *Hydrobiologia.* 451: 55-68. doi: 10.1023/A:1011888006302.

Morgan, M.J. 2008. Integrating reproductive biology into scientific advice for fisheries management. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 41: 37–51.

Morlans, M.R. 2004. Introducción a la ecología de las poblaciones. Editorial Científica Universitaria – Universitaria Nacional de Catamarca. Argentina.

Munro, J.L., D. Pauly. 1983. A simple method for comparison of growth of fishes and invertebrates. *Fishbyte*. 1(1):5-6.

Ripa, P. 1997. Toward a physical explanation of the seasonal dynamics and thermodynamics of the Gulf of California. *J Phys Oceanogr.* 27: 597-614.

Omori, M., E. Nakano. 2001. Jellyfish fisheries in southeast Asia. *Hydrobiologia*. 451(1-3):19–26. doi: 10.1023/A:1011879821323

Palomares, M.L., D. Pauly. 2009. The growth of jellyfishes. *Hydrobiologia*. 616: 11-21. doi: 10.1007/s10750-008-9582-y.

Padilla-Serrato, J.G., J.L. López-Martínez, A. Acevedo-Cervantes, E. Alcántara-Razo, C.H. Rábago-Quiroz. 2013. Alimentación de la escifomedusa *Stomolophus meleagris* en la laguna costera Las Guásimas, noroeste de México. *Hidrobiologia*. 23(2): 218-222.

Pauly, D. 1978. A discussion of the potential use in population dynamics of the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 122 fish stocks. ICES C.M. 1978/G:21. Demersal Fish Committee. 36p.

Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Con. CIEM.* 39(2): 175-192.

Pauly, D. 1984. Fish Population Dynamics in Tropical Waters: A manual for use with programmable calculators. ICLARM Studies and Reviews. Manila, Filipinas. 325 pp.

Pauly, D., C. Binohlan. 1996. FishBase and AUXIM as tools for comparing the life history patterns, growth and natural mortality of fish: applications to snappers and groupers. pp. 218-243 En: F. Arreguín-Sánchez, J.L. Munro, M.C. Balgos y D. Pauly (eds.) Biology, Fisheries and Culture of Tropical Groupers and Snappers. ICLARM Conf. Proc. 48. 449 pp.

Pérez-Arvizu, E.M., E.A. Aragón-Noriega, T.L. Espinosa Carreón. 2013. Variabilidad estacional de la clorofila a y su respuesta a condiciones El Niño y La Niña en el Norte del Golfo de California. *Revista de Rev Biol Mar Oceanogr.* 48 (1): 131-141.

Perez Burgos, L. 2017. Aspectos poblacionales de la medusa bola de caón (*Stomolophus meleagris*) fase medusa en el centro-norte del litoral de Sonora. Tesis (Licenciatura). Hermosillo, Sonora. Universidad de Sonora. 52 p.

Piccinetti Manfrin G., Piccinetti C. 1986. Distribuzione di *Pelagia noctiluca* in Adriatico negli anni 1983 e 1984. *Nova Thalassia.* 8: 99–102.

Pilling, G.M., G.P. Kirkwood, S.G. Walker. 2002. An improved method for estimating individual growth variability in fish, and the correlation between von Bertalanffy growth parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59(3): 424-432. doi:10.1139/f02-022.

Pitcher T. J., P. Hart. 1982. *Fisheries Ecology*. Chapman and Hall, London. 408 p.

Pitt, K. A., D.T. Welsh, R.H. Condon. 2009. Influence of jellyfish blooms on carbon, nitrogen and phosphorus cycling and plankton production. *Hydrobiologia.* 616: 133-149.

Pitt, K. A., M. J. Kingsford. 2000. Reproductive Biology of the Edible Jellyfish *Catostylus nosaicus* (Rhizostomeae). *Biol. Ecol.* 137(5–6): 791–99. doi: 10.1007/s002270000399.

Pliego-Cárdenas, R., F.A. García Domínguez, B.P. Ceballos-Vázquez, M. Villalejo Fuerte, M. Arellano-Martínez. 2011. Aspectos reproductivos de *Octopus hubbsorum* (Cephalopoda: Octopodidae) en la isla Espíritu Santo, sur del golfo de California, México. *Cienc. Mar.* 37(1): 23-32. doi: 10.7773/cm.v37i1.1730.

Prieto, L., D. Astorga, G. Navarro, J. Ruiz. 2010. Environmental control of phase transition and polyp survival of a massive-outbreaker jellyfish. *PLoS One*. 5(11): e13793 doi: 10.1371/journal.pone.0013793.

Purcell, J.E. 2005. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*. 85:461–47

Ralston, S. 1987. Mortality rates of snappers and groupers. pp. 375-404. En J.J. Polovina, S. Ralston (eds.) *Tropical Snappers and Groupers: Biology and fisheries management*. Westview Press, Boulder.

Rehme, S. E., L.A. Powell, C.R. Allen. 2011. Multimodel inference and adaptive management. *J. Environ. Manage.* 92: 1360-1364.

Rensch, B. 1950. Die Abhängigkeit der Relativen Sexual differenz von der Korpengröße. *Bonner Zoologische Beiträge*. 1: 58-69.

Reznick, D., Bryant, M.J., Bashey, F. 2002. r- and K-selection revisited: the role of population regulation in life-history evolution. *Ecology*. 83(6):1509. doi:10.2307/3071970.

Richardson A.J., A. Bakun, G.C. Hays, M.J. Gibbon. 2009. The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends. Ecol. Evol.* 24(6):312-22.

Roa, R., B. Ernst, F. Tapia. 1999. Estimation of size at sexual maturity: an evaluation of analytical and resampling procedures. *Fish. Bull.* 97: 570–80.

Rodríguez-Félix, D., M.A. Cisneros-Mata, E.A. Aragón-Noriega y J.A. Arreola-Lizárraga. 2015. Talla de primera madurez de jaiba café *Callinectes bellicosus* en cinco zonas del Golfo de California. *Ciencia Pesquera*. 23:5-14.

Rodríguez Jaramillo, C., A.N. Maeda Martínez, M.E. Valdez, T. Reynoso-Granados, P. Monsalvo Spencer, D. Prado-Ancona, F. Cardoza-Velasco, M. Robles Mungaray, M.T. Sicard. 2001. The effect of temperature on the reproductive maturity of penshell *Atrina maura* (Sowerby, 1935) (Bivalvia: Pinnidae). *J. Shellfish Res* 20(1): 39-47.

Rottini Sandrini, L., M. Avian. 1991. Reproduction of *Pelagia noctiluca* in the central and northern Adriatic Sea. *Hydrobiologia*. 216:197–202

Ruppert, E.E., R.D. Barnes. 1994. *Zoología de invertebrados*. Editorial Díaz de Santo, S. A. Sexta Edición. España. 446 pp.

Russell, F.S. 1970. *The Medusae of the British Isles. Vol. II. Pelagic Scyphozoa. With a supplement to the first volume on Hydromedusae*. Cambridge Uni. Press. New York. 284 pp.

Salgado-Ugarte, I. H., M. Shimizu, T. Taniuchi, K. Matsushita. 2002. Nonparametric Assessment of Multimodality for Size Frequency Distributions. *Asian Fish. Sci.*15: 295–303.

Sanz-Martin, M. 2012. *Is the global rise of jellyfish blooms a case of broken telephone?*. Tesis (Maestría en Ciencias). Madrid, España. Universidad Internacional Menendez Pelayo. 56 pp.

Saout C, Y.M. Paulet, A. Duinker. 1999. Histological study on the early stages of oogenesis in *Pecten maximus*: A new approach with quantitative semithin histology. In 12th International Pectinid Workshop. Norway, 129–130.

Schiariti, A., E. Christiansen., A.C. Morandini, F. Lang da Silveira, D.A., Giberto, H. Walter-Mianzan. 2012. Reproductive biology of *Lychnorhiza lucerna* (Cnidaria: Scyphozoa: Rhizostomeae): Individual traits related to sexual reproduction. *Mar. Biol. Res.* 8: 255-264.

Schiariti, A., H. Mianzan. 2013. La medusa *Lychnorhiza lucerna* (Cnidaria : Scyphozoa) como recurso pesquero alternativo en Argentina. Reporte Técnico. INIDEP, Dirección: Pesquerías pelagicas y de ambiente marino.

Schneider, G., G. Behrends. 1994. Population dynamics and the trophic role of *Aurelia aurita* medusae in the Kiel Bight and western Baltic. ICES J. mar. Sci. 51(4): 359–367.

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

Sheehan, D.C., B.B. Hrapchak. 1980. Theory and practice of histotechnology. 2nd Edition. CV Mosby Company, St Louis.

Stabili, L., L. Rizzo, F.P. Fanizzi, F. Angilè, L. Del Coco, C.R. Girelli, L. Basso. 2019. The jellyfish *Rhizostoma pulmo* (Cnidaria): biochemical composition of ovaries and antibacterial lysozyme-like activity of the oocyte lysate. Marine drugs. 17(1): 17.

Stravisi, F. 1984. Meteorological influence on the blooms of *Pelagia noctiluca* in Northern Adriatic. In United Nations Environment Program. Workshop on jelly-fish blooms in the Mediterranean, Athens, Greece. 1983: 74-79.

Sweetman, A. K., A. Chapman. 2011. First observations of jelly- falls at the seafloor in a deep-sea fjord. Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap. 58:(12) 1206– 1211.

Sweetman, A. K., A. Chapman. 2015. First assessment of flux rates of jellyfish carcasses (jelly-falls) to the benthos reveals the importance of gelatinous material for biological C- cycling in jellyfish- dominated ecosystems. Front. Mar. Sci.2(47).

Then, A.Y., J.M., Hoenig, N.G. Hall, D.A. Hewitt. 2015. Evaluating the predictive performance of empirical estimators of natural mortality rate using information on over 200 fish species. ICES J. Mar. Sci. 72: 82-92.

Tiseo, G. R., J. García-Rodríguez, F.J. Zara, C.L. Ames, A.C. Marques, A.C. Morandini, A. C. 2019. Spermatogenesis and gonadal cycle in male *Tamoya haplonema* and *Chiropsalmus quadrumanus* (Cnidaria, Cubozoa). Zoo Anz. 279: 59-67.

UNEP. 1984. Report on the workshop on jellyfish blooms in the Mediterranean. United Nations Environmental Programme. Greece. 221 pp.

UNEP. 1991. Jellyfish blooms in the Mediterranean. In: Proceeding of the II workshop on jellyfish in the Mediterranean Sea. MAP Technical Reports Series No 47. Greece.

Vetter, E.F. 1988. Estimation of natural mortality in fish stocks: a review. Fishery Bulletin 86: 25-43.

Waldbauer, G. 1996. Insects through the season. Primera edición. Editorial Harvard University Press. Cambridge MA. 289.

Willcox, S.T. 2006. Ecology of moon jellyfish *Aurelia* sp. in southern Tasmania in relation to Atlantic salmon farming. Tesis (Doctorado). Tasmania. University of Tasmania. 192 pp.

Zheng, J. 2003. Uncertainties of natural mortality estimates for eastern Bering Sea snow crab, *Chionoecetes opilio*. Fish. Res. 65(1-3): 411-425. doi:10.1016/j.fishres.2003.09.029.

Zhu, L., L. Li, Z. Liang. 2009. Comparison of six statistical approaches in the selection of appropriate fish growth models. Chin. J. Oceanol. Limnol. 27(3): 457-467. doi:10.1007/s00343-009-9236-6.

11. ANEXOS

Anexo A. Recomendaciones

Incluir a *Stomolophus* sp. 1 en la Carta Nacional Pesquera reconociendo que tiene una distribución y características propias y distintas a las de *Stomolophus* sp. 2.

Desde el punto de vista biológico se recomienda una talla mínima de captura precautoria de 90 mm de DC para *Stomolophus* sp. 1.

Para comprender la dinámica de las irrupciones de medusas en el AGC es necesario investigar los procesos que rigen la fase polipoide y la estrobilación.

Probar la hipótesis de que el delta del Río Colorado es lugar de asentamiento de las plánulas, generación y estrobilación de pólipos, y las zonas más sureñas, pero aún en el AGC, de crecimiento y reproducción sexual de la medusa ámbar.

Investigar si la variación interanual y por tallas observada en Kn se debe a un bajo contenido de humedad, baja eficiencia alimenticia, o ambos y si es una característica normal en *Stomolophus* sp. 1 y especies de gelatinosos en general.

Se debe considerar que la variabilidad en el contenido de agua puede afectar los parámetros de crecimiento de las especies de gelatinosos y otros parámetros que de ellos se deriven, en particular la tasa de mortalidad natural estimada por modelos empíricos.

Determinar una manera apropiada para estimar la tasa de mortalidad natural M y su incertidumbre, así como la forma en que el error o incertidumbre se propaga en la estimación de cantidades de manejo pesquero.