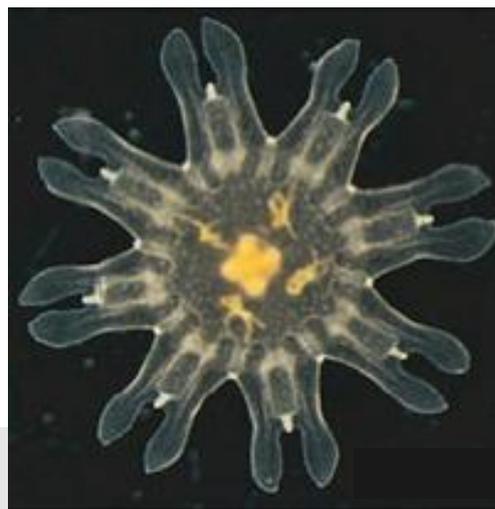


## Memoria del Trabajo de Fin de Máster

**Efectos de la temperatura sobre el crecimiento y  
mortalidad de la medusa luna *Aurelia aurita*  
(Linnaeus, 1758)**

**Efectos da temperatura sobre o crecemento e  
mortalidade da medusa lúa *Aurelia aurita*  
(Linnaeus, 1758)**

**Temperature impact on growth and mortality of the  
moon jellyfish *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758)**



**Miguel Codesido Mella**

**Fecha de defensa: 8 de julio de 2019**

**Tutoras: Dra. María José Servia y Manuela Guimerans**

Fotografía de la portada extraída de Fu *et al.* (2014).



Universidade da Coruña

Facultad de Ciencias

Máster Interuniversitario de Biología Marina

Oceanogràfic de Valencia

**Efectos de la temperatura sobre el crecimiento y mortalidad de la medusa luna *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758)**

**Efectos da temperatura sobre o crecemento e mortalidade da medusa lúa *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758)**

**Temperature impact on growth and mortality of the moon jellyfish *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758)**

Dñas. María José Servia y Manuela Guimerans autorizan la presentación del Trabajo de Fin de Máster *Efectos de la temperatura sobre el crecimiento y mortalidad de la medusa luna Aurelia aurita (Linnaeus, 1758)* presentado por Miguel Codesido Mella para su defensa ante el tribunal calificador.

En ....., a ..... de junio de 2019

En ....., a ..... de junio de 2019

Fdo. María José Servia García

Fdo. Manuela Guimerans

**Miguel Codesido Mella**

**Fecha de defensa: 8 de julio de 2019**



# Índice

Resumen .....	1
Resumo .....	1
Abstract .....	2
1. Introducción .....	3
2. Objetivos.....	7
3. Material y métodos .....	8
3. 1. Obtención de las poblaciones de <i>Aurelia aurita</i> .....	8
3. 2. Mantenimiento de las poblaciones de <i>Aurelia aurita</i> .....	10
3. 3. Protocolo experimental.....	12
3. 4. Análisis estadístico .....	13
4. Resultados .....	14
5. Discusión.....	18
6a. Conclusiones.....	22
6b. Conclusións .....	22
6c. Conclusions.....	23
7. Agradecimientos .....	24
8. Bibliografía.....	24
Anexo: Cambios morfológicos sufridos por las éfiras en el transcurso del experimento .....	27



## Resumen

La temperatura de los océanos aumenta cada vez más debido al calentamiento global. Este hecho influye directamente sobre múltiples organismos marinos, como es el caso de las medusas. *Aurelia aurita* es un escifozoo muy común que se distribuye a lo largo de gran parte del mundo. Estos animales sufren de forma estacional explosiones demográficas que tienen un gran impacto sobre la sociedad, especialmente sobre los sectores vinculados a los recursos pesqueros. Es por este motivo que resulta fundamental conocer los efectos que podría producir un aumento de la temperatura del agua de los océanos, para así poder prevenir y combatir los *blooms* de esta especie. En este trabajo se explora el efecto de tres temperaturas diferentes (11, 19 y 24 °C) sobre el crecimiento y la mortalidad de las éfiras de *Aurelia aurita*, con el fin de arrojar algo de luz sobre su biología y desarrollo. Así, temperaturas de 11 °C reducen significativamente su crecimiento, y aumentan, aparentemente, la mortalidad de esta fase, mientras que no se detectan diferencias claras entre los cultivos a temperaturas de 19 y 24 °C. Se discuten finalmente las contribuciones de este trabajo a las investigaciones que se realizan actualmente sobre esta especie.

**Palabras clave:** *Aurelia aurita*, éfira, temperatura, crecimiento, mortalidad.

## Resumo

A temperatura dos océanos medra cada vez máis por mor do quecemento global. Este feito inflúe directamente sobre múltiples organismos mariños, como é o caso das medusas. A medusa lúa (*Aurelia aurita* Linnaeus, 1758) é un escifozoo moi común que se distribúe ao longo de gran parte do mundo. Estes animais sofren de xeito estacional explosións demográficas que teñen un grande impacto sobre a sociedade, especialmente sobre os sectores vinculados aos recursos pesqueiros. É por este motivo que resulta fundamental coñecer os efectos que podería producir un aumento da temperatura da auga dos océanos, para así poder prever e combater os *blooms* desta especie. Neste traballo explórase o efecto de tres temperaturas diferentes (11, 19 y 24 °C) sobre o crecemento e mortalidade das éfiras de *Aurelia aurita*, coa finalidade de esclarecer a súa bioloxía e desenvolvemento. Así, as temperaturas de 11 °C reducen significativamente o seu crecemento, e aumentan, aparentemente, a mortalidade de esta fase, mentres que non se detectan diferencias claras entre os cultivos a temperaturas de 19 e 24 °C. Finalmente, discútese as contribucións deste traballo nas investigacións que se están a facer sobre esta especie.

**Palabras clave:** *Aurelia aurita*, éfira, temperatura, crecimiento, mortalidade.

## **Abstract**

Ocean temperature is increasingly rising due to global warming. This fact directly influences several marine organisms, such as jellyfishes. *Aurelia aurita* is a very common scyphozoan which is found all around the world. These animals suffer from seasonal population explosions, which have a great impact on society, particularly on sectors linked to fisheries resources. For this reason, it is fundamental to know about the impact that an ocean-water temperature increase could cause, in order to anticipate and fight blooms of this species. This paper looks at the impacts of three different temperatures (11, 19 and 24 °C) on growth and mortality of *Aurelia aurita* ephyrae, to shed some light on its biology and development. Thus, 11 °C temperatures significantly reduce its growth and seemingly increase mortality at this stage. No clear evidence was found between cultures at 19 and at 24 °C. Finally, the contributions of this study to ongoing research about this species is discussed.

**Keywords:** *Aurelia aurita*, ephyrae, temperature, growth, mortality.

# 1. Introducción

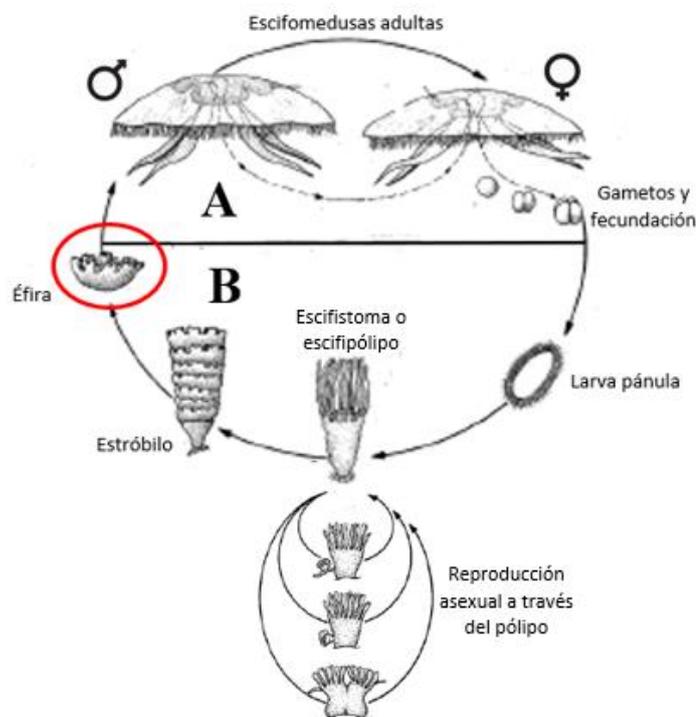
El filo Cnidaria es un grupo animal de gran diversidad que engloba unas 11000 especies, dentro de las cuales están incluidas las medusas, las anémonas, los corales y los hidroideos, entre muchos otros representantes menos conocidos (Brusca & Brusca, 2005), y posee el registro fósil más extenso de los metazoos (Hickman *et al.*, 2006). La gran diversidad de este grupo se debe especialmente a dos factores. El primero es la tendencia a formar colonias, y el segundo el ciclo vital dimórfico que presentan muchos de ellos, en el que se alternan dos estados adultos totalmente diferentes: el estado polipoide o pólipo y el estado medusoide o medusa (Brusca & Brusca, 2005). El único grupo que no posee fase medusa es el de los antozoos (Hickman *et al.*, 2006).

*Aurelia aurita* Linnaeus, 1758 es una especie de la clase Scyphozoa, es decir, las medusas propiamente dichas (Brusca & Brusca, 2005). En este grupo la fase predominante es la medusoide, mientras que los pólipos son pequeños y poco llamativos (en algunos casos inexistentes). Los escifozoos son un grupo muy abundante de cnidarios distribuidos por todos los océanos del mundo y que tienen un enorme impacto ecológico que está directamente relacionado con su fase final del ciclo de vida, la medusa o, como se denomina en este grupo, la escifomedusa (Helm, 2018). Su ciclo de vida es el más complejo de un animal no parásito, ya que abarca distintos ecosistemas, al mismo tiempo que cambia totalmente de forma y tamaño (Helm, 2018). En la mayoría de los casos el ciclo vital de los escifozoos se divide en tres fases: las escifomedusas adultas son dioicas y producen huevos y esperma que al fecundarse en el medio marino dan lugar a unas larvas ciliadas llamadas plánulas. En casi todas las especies la plánula termina por fijarse al bentos y, tras sufrir una metamorfosis, comienza la fase sésil del ciclo de vida de estos animales, la fase de pólipo, que en este caso recibe el nombre de escifopólipo o escifistoma (Fautin, 2002). A partir de estos escifopólipos se producen de forma asexual las diminutas medusas juveniles, las éfiras, a través de un proceso de gemación denominado estrobilación (Arai, 1997; Berking *et al.*, 2005).

La medusa *A. aurita*, conocida comúnmente como medusa común o medusa luna, es una especie cosmopolita propia de hábitats marinos neríticos cuya distribución global abarca desde los 70° Norte a los 40° Sur de latitud. Ocupa un rango territorial muy amplio con condiciones ambientales muy dispares, que van desde las que acontecen en el Ártico hasta las que tienen lugar en los Trópicos (Kramp, 1961). El hecho de que ocupe bahías y otras áreas costeras de todo el mundo refleja su alto grado de tolerancia ante cambios en factores

ambientales como temperatura, salinidad o luz (Treible *et al.*, 2018). A pesar de su amplísimo rango de distribución, estudios genéticos han dictaminado que esta especie es originaria de los mares del norte de Europa y es posible que haya sido introducida a lo largo de todo el mundo (Dawson, 2003), aunque esto último no se sabe con seguridad. Es importante mencionar que la especie *A. aurita* englobaba a varias especies crípticas que con el tiempo se han ido diferenciando (Dawson, 2003; Purcell, 2005).

El ciclo vital de *A. aurita* se corresponde con el ciclo típico de los escifozoos que se ha descrito previamente (**Fig. 1**), es decir, sufre alternancia de generaciones: la plánula se fija al sustrato y da lugar al escifistoma, que asexualmente produce éfiras que a su vez dan lugar a las medusas adultas (Brusca & Brusca, 2005). En este caso también se puede dar una reproducción asexual a partir de procesos de gemación que ocurren en los pólipos que dan lugar a nuevos individuos (Fautin, 2002). El desarrollo de su fase medusoide va desde la éfira de 2 mm de diámetro umbrelar hasta una medusa adulta de 25 cm de diámetro o incluso más, empezando su vida planctónica a partir de primavera, especialmente en regiones templadas y boreales (Bämstedt *et al.*, 1999; Purcell, 2005).



**Fig. 1:** Ciclo vital de *Aurelia aurita*, donde (A) representa la fase sexual y (B) la fase asexual del ciclo. El aro rojo señala a la éfira, que es el estado que nos interesa en este trabajo. Fuente: modificado de Van den Branden *et al.*, 1980 y Gómez-Martín, 2012.

Es, sin ninguna duda, la especie de zooplancton gelatinoso más estudiada debido a su gran abundancia, gran tamaño, facilidad a la hora de cultivarla y manipularla y especialmente debido a su importancia en multitud de hábitats (Hirst & Lucas, 1998). La dinámica de poblaciones de esta especie y su biología ha sido tema de multitud de trabajos a lo largo del mundo (Olesen, 1995).

En las últimas décadas la conexión entre las variaciones climáticas y el tamaño de las poblaciones de medusas se han hecho cada vez más patentes (Purcell *et al.*, 2007). Estos animales son conocidos por sus *blooms* y, debido a sus cortas generaciones, estas especies de zooplancton gelatinoso parecen responder a los efectos de las variaciones climáticas de forma casi inmediata (Bämstedt *et al.*, 1999). Estos incrementos repentinos en las poblaciones de medusas suelen ser perjudiciales para los humanos: son grandes consumidores de zooplancton e ictioplancton, por lo que actúan como depredadores y potenciales competidores de múltiples especies de peces; tupen e inutilizan redes de pesca; afectan al turismo influyendo en la comodidad y en la salud de los bañistas e incluso afectan al correcto funcionamiento de plantas de obtención de energía (Purcell, 2005; Purcell *et al.*, 2007).

En el caso de *A. aurita*, por ejemplo, que es la especie de escifozoo más común en muchas áreas costeras (Dawson, 2003), sus *blooms* se relacionan especialmente con obstrucciones en tomas de agua de plantas energéticas y en su influencia perniciosa en pesquerías, generando múltiples pérdidas socioeconómicas (Han & Uye, 2010). Se sabe también que tanto el tamaño de las poblaciones como la biología de estos animales depende de factores como salinidad, luz, tasa de alimentación y, especialmente, de la temperatura (Purcell, 2005). No se conocen del todo bien las consecuencias que suponen estos cambios, asociados muchas veces al calentamiento global (ya que la temperatura de los océanos aumenta; Han & Uye, 2010), pero se sabe que pueden ser inducidos por una combinación de cambios ambientales en los factores antes mencionados, y que difieren dependiendo de qué especie se trate (Arai, 1997; Fautin, 2002). Así, es importante saber si los cambios de temperatura del agua afectan al tamaño poblacional de las medusas, pero también si dichas variaciones influyen en el correcto desarrollo de estos animales.

La temperatura del agua afecta directamente la bioquímica de los invertebrados marinos poiquilotermos, modificando desde el metabolismo celular hasta el comportamiento del propio organismo (Mangum *et al.*, 1972; Hansson, 1997). Influye en todo lo relacionado

con las actividades fisiológicas del animal, regulando los procesos enzimáticos (Bämstedt *et al.*, 1999). Teniendo en cuenta que el crecimiento es un resultado de dichos procesos, se debe esperar que esté directamente relacionado con la temperatura ambiental del agua (Bämstedt *et al.*, 1999). Sin embargo, a pesar de haberse estudiado su efecto sobre el zooplancton gelatinoso, por ejemplo sobre los cambios en la frecuencia de pulsión o la captura de presas (Olesen, 1995), no ha sido así con relación al aumento del diámetro umbrelar (Hansson, 1997), más aún si nos referimos a la fase de éfira. Esto podría deberse a que este estado del ciclo de vida de *A. aurita* es sin ninguna duda el menos estudiado de todos y hay poca bibliografía al respecto (Arai, 1997).

Las medusas son unos animales muy populares en los acuarios públicos de todo el mundo. Por este motivo es importante llevar a cabo un cultivo sostenible de dichas especies, ya que la captura de animales de forma masiva del medio natural podría tener un gran impacto en los ecosistemas (Green *et al.*, 2018). El cultivo sostenible es muy importante cuando hablamos de especies de vida corta como las medusas (Green *et al.*, 2018), y gracias a los grandes avances en este campo existen programas de cría de muchas especies de invertebrados en cautividad, entre los que se encuentra *A. aurita* (Olivotto *et al.*, 2011).

Como ya se ha comentado, la temperatura afecta de manera importante a la actividad y biología de las especies marinas; por ejemplo, temperaturas altas en el agua pueden favorecer el rendimiento y crecimiento de la especie en cuestión, pero también pueden causar estrés fisiológico (Widmer *et al.*, 2006), así como crear condiciones óptimas de temperatura para la proliferación de microorganismos perniciosos, lo que podría traducirse en la aparición de enfermedades (Patin *et al.*, 2018). Todo esto podría afectar a los programas de cultivo de *A. aurita*. Es lógico así pensar que entre la fase temprana de éfira y de medusa adulta habrá diferencias dependiendo de la temperatura a la que se encuentre el agua de cultivo (Bämstedt *et al.*, 1999), y es esto lo que se pretende averiguar con este trabajo.

## 2. Objetivos

Existe una amplia bibliografía sobre *A. aurita*, ya que se ha estudiado su respuesta fisiológica a distintos parámetros como la salinidad (Hirst & Lucas, 1998), la luz (Custance, 1964) y, sobre todo, a la cantidad y calidad del alimento (Purcell, 1997; Gómez-Martín, 2012). Sin embargo, en cuanto al efecto que tiene un parámetro tan fundamental como es la temperatura existe una cantidad sustancialmente más pequeña de líneas de investigación, y las que hay se centran en cómo afecta a la estrobilación (Watanabe & Ishii, 2001), a la respiración (Kremer, 1977) o a la captura de presas (Bailey, 1984; Costello & Colin, 1994; Olesen, 1995). Además, parte de esta información está algo desactualizada.

Es por esto que en este trabajo se pretende comparar el crecimiento de éfiras en tres temperaturas diferentes en cautividad, que además pueden representar distintos hábitats del mundo o mostrar el efecto que podría tener el aumento de la temperatura del mar debido al calentamiento global. Todo ello con el fin de:

- Comprobar si la temperatura del agua influye en el crecimiento, concretamente en el diámetro umbrelar, durante el primer mes de vida de las éfiras de *A. aurita*.
- Comprobar si la temperatura del agua influye en la mortalidad durante el primer mes de vida de las éfiras de *Aurelia aurita*.
- Discutir qué temperatura sería más adecuada para el crecimiento durante el primer mes de vida de *A. aurita*, lo cual puede servir para aplicarse en otras instalaciones similares al Oceanogràfic de Valencia.

### 3. Material y métodos

#### 3.1. Obtención de las poblaciones de *Aurelia aurita*

La población de partida de *A. aurita* utilizada para el experimento se obtuvo a partir del *stock* disponible de pólipos que posee el Oceanogràfic de Valencia. Dado su fácil cultivo, suelen tener excedentes, ya que además de exhibirlas también las utilizan como alimento de otras especies de medusas.

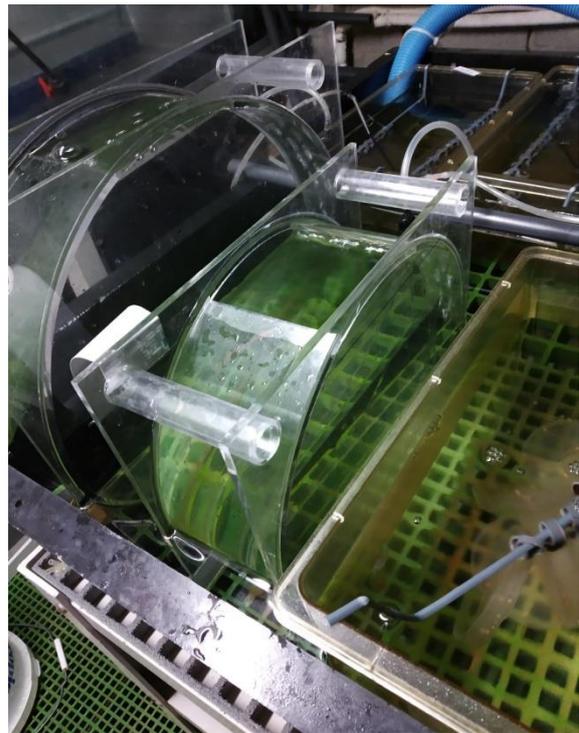
El proceso de estrobilación es dependiente de los cambios de temperatura en el agua, y se sabe que manteniendo los pólipos a bajas temperaturas se estimula este proceso (Berking *et al.*, 2005). Es por este motivo que en el Oceanogràfic siguen el siguiente procedimiento: en general los pólipos se mantienen en placas Petri a una temperatura de 18° C y cuando es requerido estimular la estrobilación se pasan a una nevera a 9° C, donde pasarán 6 semanas. Este es el periodo de tiempo necesario para que estrobilen, y cuando esto está a punto de ocurrir se pasan en un recipiente a un baño a 23-24 °C.

Tras introducir los pólipos en el baño a altas temperaturas, se esperaron aproximadamente dos horas hasta extraer las éfiras. Con la ayuda de una pipeta Pasteur se fueron sacando al azar y se contaron 300 éfiras en total, 100 para cada temperatura con la que se iba a trabajar, y acto seguido se pasaron a sus respectivos *breedings* (tanques de cultivo larvario). Las éfiras sobrantes del proceso de estrobilación se añadieron a la colección del Oceanogràfic.

De las 300 éfiras obtenidas, 100 de ellas se trasladaron a tres *breedings* diferentes, previamente instalados en distintos puntos dependiendo de la disponibilidad de los sistemas en funcionamiento de las instalaciones. El primero de ellos se trasladó a un baño a 23-24 °C (temperatura tropical; **Figura 2**), el segundo a un baño a 19-20 °C (temperatura Mediterráneo; **Figura 3**) y el último se introdujo en el aljibe de un tanque cuya temperatura rondaba los 11-12 °C (temperatura fría; **Figura 4**). Los cultivos fueron llamados T1, T2 y T3 respectivamente. En los tres acuarios se aseguró una aireación constante, ya que esta es necesaria para mantener un movimiento circular del agua que favorezca la natación y estabilidad de las éfiras. Las condiciones de salinidad (34-36 ppt, depende de la del mar) e iluminación fueron las ya existentes en las instalaciones del Oceanogràfic.



**Fig. 2:** *Breeding* utilizado los 14 primeros días de experimento para las éfiras de T2. Fuente: fotografía propia.



**Fig. 3:** *Breeding* utilizado los 14 primeros días de experimento para las éfiras de T1. Fuente: fotografía propia.



**Fig. 4:** Sistema con *breeding* dentro de un aljibe utilizado a lo largo de todo el experimento para las éfiras de T3. Fuente: fotografía propia.

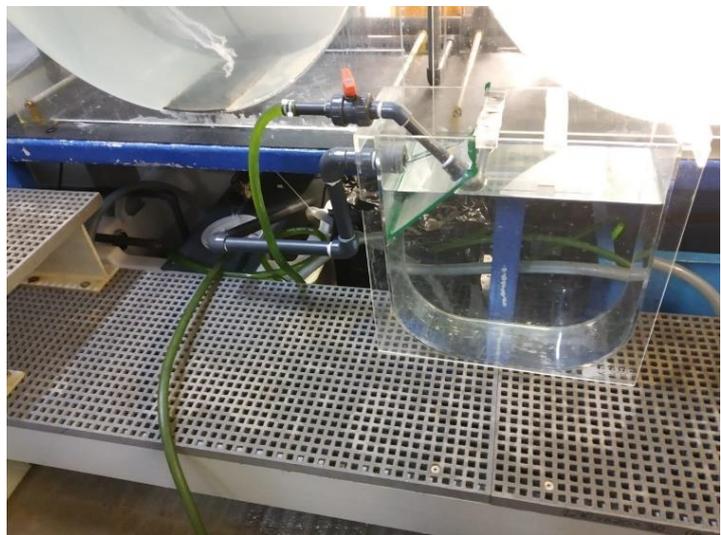
### 3. 2. Mantenimiento de las poblaciones de *Aurelia aurita*

Como uno de los objetivos de este experimento era comparar el crecimiento de la especie en función de la temperatura del entorno, ésta debía ser el único factor que limitara su crecimiento, por lo que el espacio y la cantidad de alimento suministrado debían ser ilimitados.

En cuanto al espacio, durante las primeras etapas de desarrollo de las éfiras se utilizaron tres *breedings* de 5,5 litros de capacidad. A medida que el tamaño iba aumentando con los días se hizo necesario mover a los individuos a un tanque más grande para que crecieran con normalidad. Así, una vez que las éfiras de cada *breeding* sobrepasaron los 8 milímetros de media de distancia interropalia se trasladaron a un tanque de 35 litros (**Figuras 5 y 6**). Cabe destacar que las éfiras del cultivo T3 nunca alcanzaron esa medida, por lo que no fue necesario su traslado a un *breeding* de mayor volumen.



**Fig. 5:** Tanque al que se trasladaron las éfiras de T1 a partir del día 14 de experimento. Fuente: fotografía propia.



**Fig. 6:** Tanque al que se trasladaron las éfiras de T2 a partir del día 14 de experimento. Fuente: fotografía propia.

La alimentación consistió en nauplio de 48 horas de *Artemia salina* Linnaeus 1758, la cual se cultiva en las instalaciones de Cuarentena con el fin de alimentar a múltiples especies. A dicho nauplio se le mantiene con suplemento constante de oxígeno para mantenerlo con vida y en buen estado durante más tiempo. Se proporcionó alimento a las éfiras durante todos los días que duró el experimento, distribuido en dos tomas: una durante las primeras horas de la mañana y otra a mediodía. Esto se hacía para darles tiempo a las éfiras a capturar el alimento, evitando así que pudiera perderse una parte a través del *skimmer* de los tanques. Debido a que la concentración de los cultivos de *Artemia* del Oceanográfico no era constante, a diario debíamos calcular la cantidad de alimento a dispensar para asegurar que proporcionábamos una cantidad similar en todas las ocasiones.

Para establecer la concentración total de nauplios diaria, se extraía del cultivo base una pequeña porción, de la cual un mililitro era distribuido en pequeñas gotas sobre una placa Petri dividida en cuatro cuadrantes. Con ayuda de un contador manual y un estereomicroscopio se contaban los nauplios de ese mililitro para aproximar la concentración total.

La cantidad de nauplios necesarios para el desarrollo correcto de los individuos se obtuvo de Hansson (1997) dónde por cada 6 éfiras proporcionan 100 nauplios, es decir, 17 nauplios por éfira. Aunque este es un valor casi testimonial, se tenía en cuenta el número de éfiras de cada cultivo, ya que a lo largo del periodo experimental se produjeron varias bajas. A partir de este dato, y mediante factores de conversión, se calcula la cantidad óptima de alimento que se debía proporcionar a cada cultivo.

En primer lugar, calculamos cuantos nauplios necesitaremos dependiendo del número de éfiras que se encuentren en cada cultivo. A continuación, este valor se divide entre el número de nauplios por mililitro obtenido en el conteo previo. De esta forma obtendremos el valor aproximado de volumen que debemos proporcionar a los tres cultivos. Es importante tener en cuenta que los cultivos T1 y T2 se trasladaron a un tanque mucho más grande, por lo que la cantidad de alimento se incrementó mediante un factor de conversión teniendo en cuenta la diferencia de volumen (**Tabla 1**).

**Tabla 1:** Cantidad de alimento suministrada en los días de toma de medidas. Las cifras en verde corresponden a tomas dadas a partir del momento en que se trasladaron las éfiras de T1 y T2 a los tanques de mayor volumen. Las de T3 se mantuvieron en el *breeding*.

Alimentación (ml)	05/10	08/10	11/10	14/10	17/10	20/10	23/10	26/10
T1	4,79	4,97	2,34	4,03	16,64	20,88	19,11	17,23
T2	4,79	4,97	2,34	4,03	16,64	20,88	19,11	17,23
T3	4,79	4,97	2,34	4,03	3,09	3,87	3,55	3,2

La limpieza de los cultivos era fundamental para favorecer el buen estado de los animales, por lo que todos los días se sifonaba el fondo de los *breedings*/tanques en el caso de que hubiese restos de alimento del día anterior. En el caso de los *breedings*, se realizaba un cambio de agua completo cada día que se llevaban a cabo las mediciones. El recambio de agua de los *breedings* es también fundamental ya que estos satisfacían la demanda de O<sub>2</sub> de las éfiras, la cual aumenta con el tamaño de las mismas (Russell, 1972). Con los tanques esto no era necesario, ya que se encontraban en constante circulación, pero sí que se rascaban las paredes internas del metacrilato.

### 3. 3. Protocolo experimental

El experimento se inició el día 5 de octubre de 2018, cuando tuvo lugar el proceso de estrobilación, y finalizó el día 26 del mismo mes. Este tiempo es suficiente para comprobar el incremento de tamaño de las éfiras y ver si existen diferencias entre distintas temperaturas. Además, mantener en condiciones de laboratorio óptimas a especies de zooplancton gelatinoso es difícil y puede acabar afectando a los estudios basados en seguir su crecimiento (Hansson, 1997). Así, a lo largo de esos 21 días se realizó un control del crecimiento de las éfiras de cada cultivo mediante mediciones periódicas cada 3 días. Se midió por primera vez el día 1 de experimento y por última vez el día 21.

Los días destinados a esta actividad se extraía de cada cultivo una muestra de 15 éfiras escogidas al azar. Esto se realizaba antes de la alimentación diaria. A continuación, con ayuda de un estereomicroscopio y papel milimetrado se medían las éfiras pertenecientes a cada cultivo. El día que se realizaban las medidas se aprovechaba para hacer recuento de individuos y se anotaban las bajas, de forma que también se llevaba un control de la mortalidad.

Para realizar las medidas se distribuían gotas de agua con las éfiras a lo largo de una placa Petri, que a su vez se hallaba sobre papel milimetrado. La medida que se tenía en cuenta era la que iba de una de las ropalias hasta la opuesta, la llamada distancia interropalia (Gómez-Martín, 2012). Las ropalias son las estructuras sensoriales que se encuentran en los márgenes de la umbrela de las éfiras y de las medusas adultas (Helm, 2018). Cuando se terminaban las mediciones, de esos 15 individuos se extraían de nuevo al azar otros 5, a los cuales se les tomaron fotografías gracias a un estereomicroscopio de gran resolución conectado a una cámara (**ver Anexo**). Tras terminar todos los procedimientos las éfiras se devolvían a sus tanques correspondientes tras un periodo de aclimatación, para evitar así choques térmicos.

Una vez se obtuvieron los datos de diámetro umbrelar, se pudo obtener la tasa de crecimiento de cada población muestral. Esto se consiguió gracias a la siguiente fórmula extraída de Bämstedt *et al.*, 1997:

$$\% \text{ growth } d^{-1} = \ln[(D2/D1)^3]/(t2 - t1) \times 100$$

En ella, D1 y D2 son las medias de los diámetros interropalia de cada tratamiento de dos medidas consecutivas o no consecutivas t1 y t2 (que hacen referencia a los días transcurridos).

El día 21 de experimento se realizó la última toma de medidas y de fotografías, por lo que todos los individuos que habían sobrevivido al experimento se devolvieron a la colección de éfiras del Oceanogràfic de Valencia.

### 3. 4. Análisis estadístico

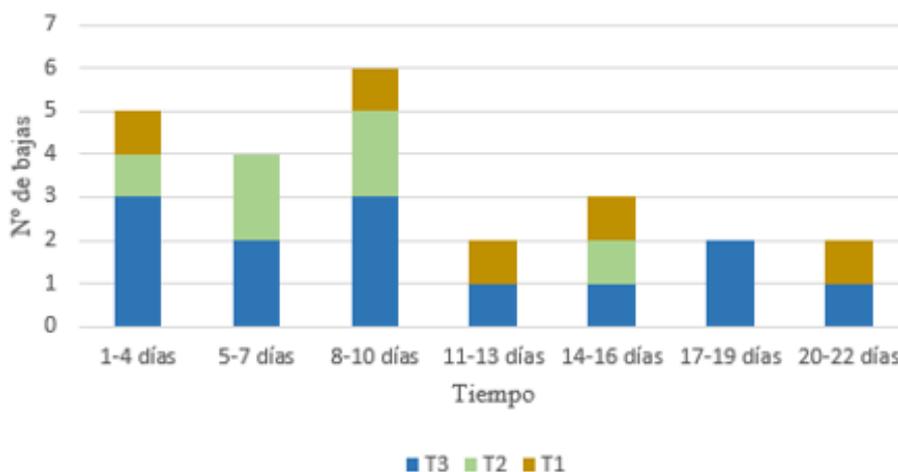
Para comprobar si existían diferencias significativas en el crecimiento de las éfiras entre las tres condiciones de temperatura se utilizó un test paramétrico ANOVA de medidas repetidas. Para ello se realizaron previamente las pruebas de normalidad (test de Shapiro-Wilks) y homocedasticidad (test de Levene).

Todos los test se llevaron a cabo mediante el programa informático SPSS.

## 4. Resultados

En total se midieron 360 éfiras durante el experimento. Cabe mencionar que, debido a que las éfiras medidas eran devueltas a los tanques originales, existe la posibilidad de que alguna de ellas se haya medido más de una vez a lo largo de los 22 días de experimento.

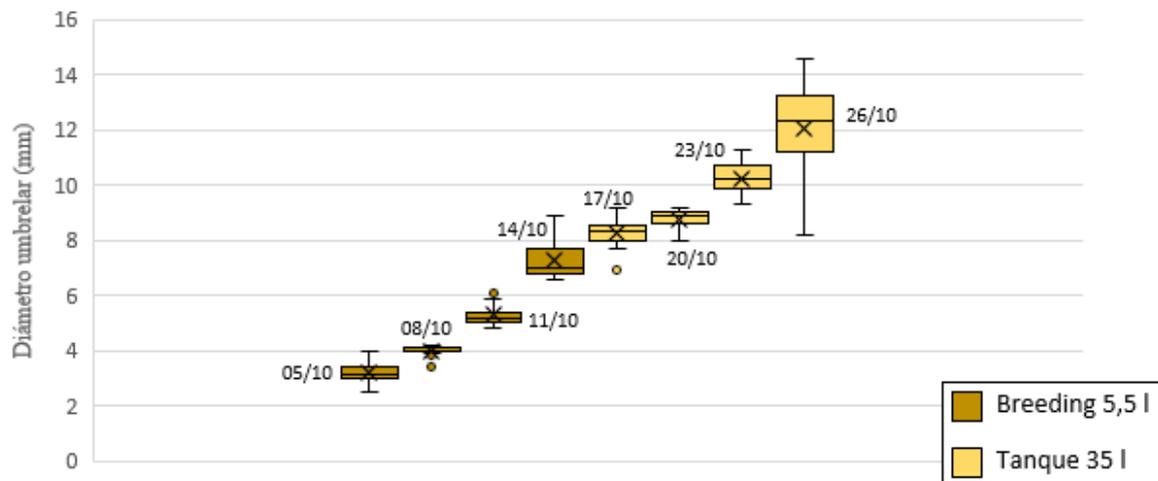
El primer dato obtenido del efecto de la temperatura sobre el desarrollo de las éfiras es la mortalidad de las mismas. Teniendo en cuenta que prácticamente el 90% de cada cultivo sobrevivió al mes de experimento, en la **Figura 7** podemos ver cómo el número de bajas es ligeramente mayor en el tanque de menor temperatura (T3).



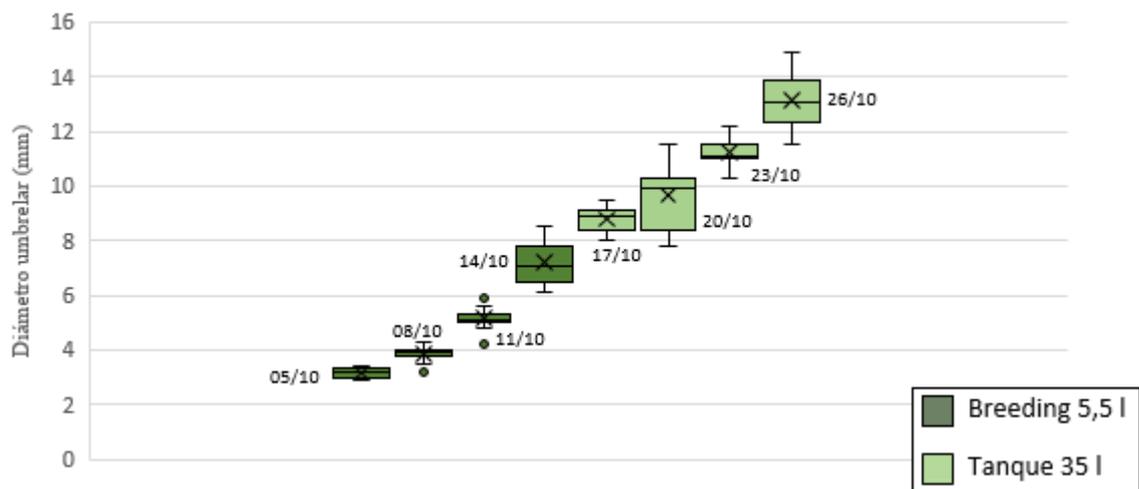
**Fig. 7:** Número de bajas de *A. aurita* en cada tanque al final del experimento.

Así, en la población T3, es decir, la de la temperatura más fría, se perdieron un total de 13 individuos, lo que supone un 87% de supervivencia. La **Figura 7** también muestra que la mayoría de dichas bajas (8 de 13) tuvieron lugar durante la primera mitad del experimento (11-13 días) mientras que en la segunda mitad sólo murieron 4. En cuanto a las otras poblaciones, T1 sufrió únicamente 5 bajas (95% de supervivencia) y, una vez más, el mayor número de muertes se registró durante la primera mitad del tiempo transcurrido. La muestra T2 tuvo un número de bajas muy similar a la T1, ya que murieron 6 ejemplares (94% de supervivencia), donde solamente una de ellas murió entre el día 10 y el 22. En resumen, parece que la temperatura más baja (T3) induce una mayor mortalidad, especialmente en las fases más tempranas del desarrollo de las éfiras. En T1 y T2 apenas hay diferencias en el número de muertes totales, que una vez más son más numerosas en las fases más tempranas y posiblemente más críticas (primeros días).

En cuanto al crecimiento, y debido a que el número de éfiras medido fue pequeño, se ha explorado la distribución de los datos de diámetro umbrelar individuales con la intención de detectar posibles valores atípicos (**Figuras 8, 9 y 10**). Así, en la **Figura 8** podemos ver la distribución del diámetro umbrelar de las 15 éfiras de T1 en cada día de medida, donde el crecimiento general parece seguir un trayecto exponencial, resintiéndose ligeramente a partir del día 14. También podemos observar algunos datos de medidas atípicas en los primeros días, aunque lógicamente la variabilidad de los datos aumenta a medida que aumenta el diámetro umbrelar. El crecimiento en T2 (**Fig. 9**) es similar al observado en T1 salvo porque, a diferencia de éste, en general el aumento del diámetro umbrelar es menos uniforme, es decir, que la mayoría de los días aparecían éfiras sustancialmente más grandes que otras.

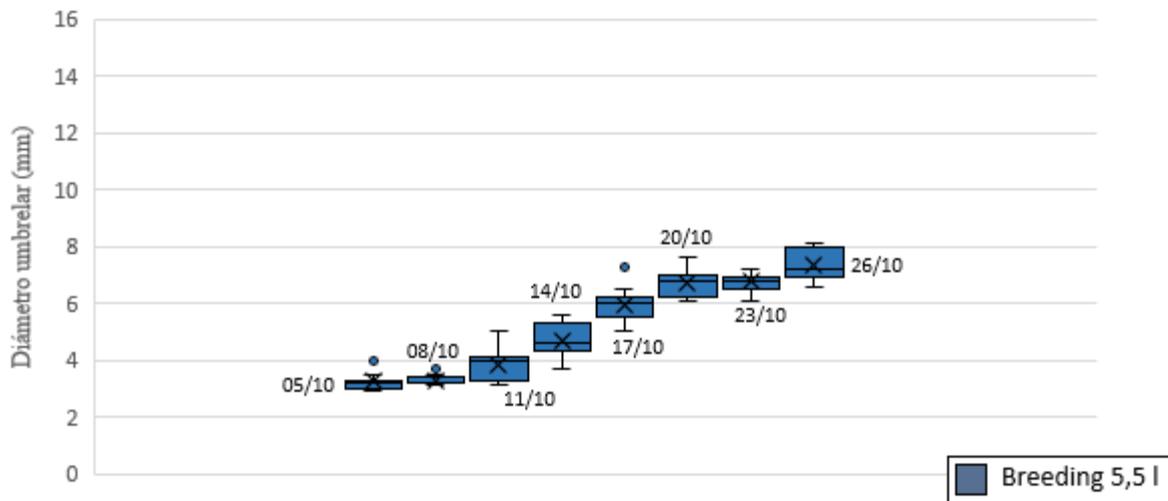


**Fig. 8:** Gráfico de cajas y bigotes que muestra las medidas de las 15 éfiras de T1 que se tomaron de muestra aleatoria los días de medida.



**Fig. 9:** Gráfico de cajas y bigotes que muestra las medidas de las 15 éfiras de T2 que se tomaron de muestra aleatoria los días de medida.

Por último, en la **Figura 10** podemos observar como el crecimiento individual de las éfiras de T3 es notablemente más lento, pero al mismo tiempo los datos son muy homogéneos.

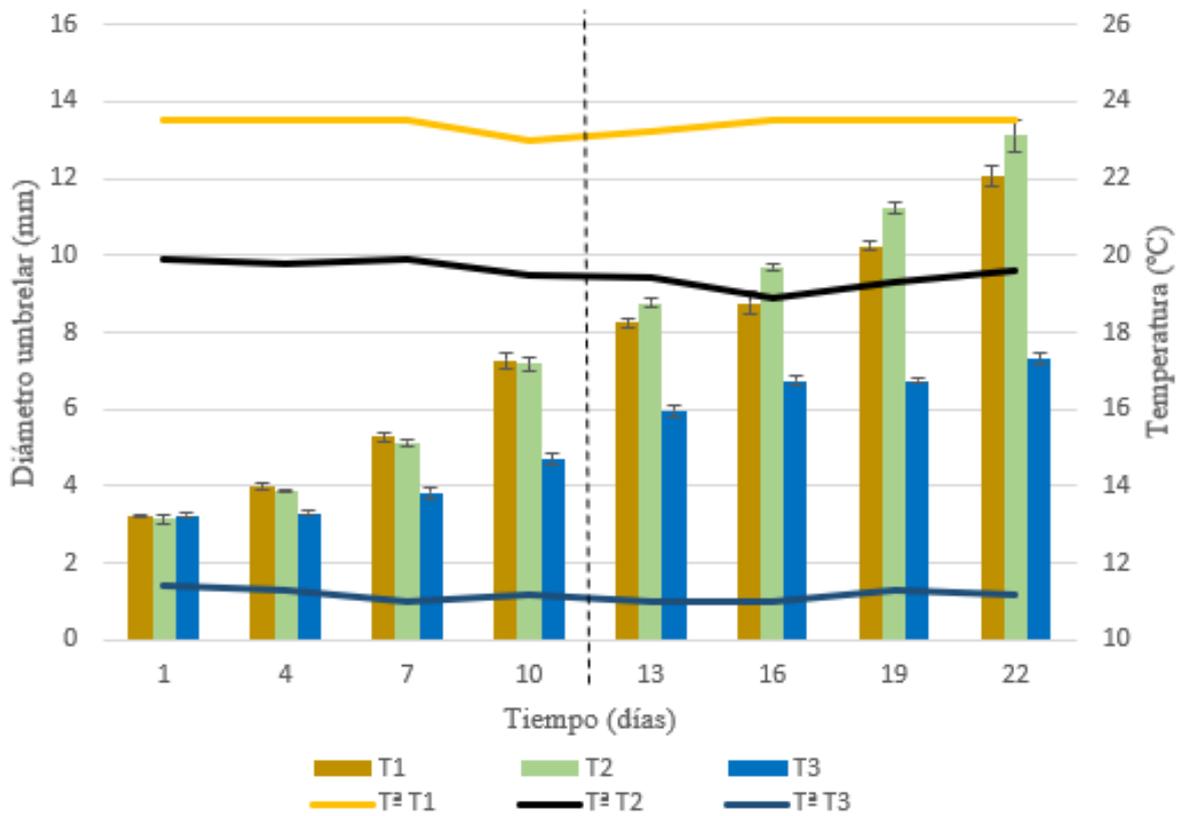


**Fig. 10:** Gráfico de cajas y bigotes que muestra las medidas de las 15 éfiras de T3 que se tomaron de muestra aleatoria los días de medida.

En la **Figura 11** observamos cómo, en el primer día del experimento, que coincide con el día de la estrobilación, el tamaño medio en las tres poblaciones era prácticamente idéntico. Esto cambia a medida que pasan los días, y puede verse un aumento progresivo de los diámetros umbrelares. El aumento menos evidente se observa en T3, donde a lo largo del mes las éfiras no superan de media los 8mm de diámetro umbrelar. En este caso, el tamaño aumenta de forma leve pero aparentemente exponencial los 10 primeros días, para luego estancarse a partir del 16, a partir del cual el crecimiento es casi imperceptible.

Las poblaciones T1 y T2, sin embargo, sí que parece que experimentan un crecimiento exponencial a lo largo de todo el experimento, siendo este más apreciable en T2. Durante los 10 primeros días el diámetro medio en T1 es un poco mayor que en T2. Sin embargo, a partir de dicho día la tasa de crecimiento decae ligeramente y son las éfiras de T2 las que experimentan un crecimiento mayor desde ese punto hasta el final. Podemos ver así que la temperatura entre 19 y 20 °C podría favorecer más el crecimiento a partir de pasadas aproximadamente dos semanas de la estrobilación, mientras que en las primeras etapas parece que una temperatura de 23-24 °C funciona mejor. Cabe mencionar también

que a pesar de observarse diferencias entre T1 y T2, en ningún caso éstas llegan a superar el milímetro, cosa que no ocurre con T3, con la que se ven diferencias muy claras.



**Fig. 11:** Diámetro umbrelar (media±ET) de las éfiras a lo largo del experimento. La línea roja de puntos indica el momento de cambio de tanque de T1 y T2 a unos de mayor volumen.

En cuanto a la tasa de crecimiento podría decirse que es prácticamente idéntica en T1 y en T2, sobre todo en la primera mitad de experimento. En cuanto a T3, en la primera etapa es sin duda la más lenta, aunque se mantiene a lo largo del experimento con valores muy similares (**Tabla 2**).

**Tabla 2:** Tasa de crecimiento (% growth d<sup>-1</sup>) de las éfiras en las tres temperaturas durante la primera mitad de experimento (1-10 días), la segunda mitad (10-22 días) y la total (1-22 días).

Muestra	1-10 días	10-22 días	1-22 días
T1	27,04 %	12,63 %	18,80 %
T2	27,51 %	15,01 %	20,37 %
T3	12,40%	11,04 %	11,62 %

El análisis de normalidad de los grupos de datos obtenidos reveló que en el 75% de los casos éstos se ajustaban a dicha distribución (test de Shapiro-Wilk,  $p > 0,05$ ). En cuanto a la homogeneidad de varianzas, sólo en el 25% de las fechas en las que se tomaron medidas las muestras son significativamente heterocedásticas (test de Levene,  $p < 0,05$ ).

Así, el test ANOVA de medidas repetidas reveló la existencia de diferencias significativas en el tamaño de las éfiras entre los cultivos sometidos a distintas temperaturas ( $F=13,9$ ,  $p < 0,01$ ; **Tabla 2**). Estas diferencias fueron significativas entre T3 y las demás temperaturas ( $p < 0,05$ ), pero no entre T1 y T2 ( $p > 0,05$ ; **Tabla 3**).

**Tabla 3:** Resultados obtenidos de las comparaciones por pares del test ANOVA. \* $p < 0,05$ .

(I) t <sup>a</sup>	(J) t <sup>a</sup>	Diferencia entre medias (I-J)	Error típ.	Significación	Intervalo de confianza al 95 % para diferencia	
					Límite inferior	Límite superior
1	2	,380	,192	,263	-,219	,979
	3	2,535	,694	,024*	,365	4,705
2	1	-,380	,192	,263	-,979	,219
	3	2,155	,535	,015*	,480	3,830
3	1	-2,535	,694	,024*	-4,705	-,365
	2	-2,155	,535	,015*	-3,830	-,480

## 5. Discusión

Cuando en nuestro caso nos referimos a la mayor o menor mortalidad de las éfiras a lo largo del experimento, es arriesgado afirmar que esto pueda suceder en la naturaleza o incluso discutir las causas que la producen, ya que el desarrollar estos organismos en cautividad en condiciones controladas, especialmente en sus fases más tempranas de desarrollo, usualmente genera una tasa mayor de mortalidad que la que se daría en otras condiciones (Hansson, 1997). Esto podría explicarse teniendo en cuenta que para un desarrollo correcto de estos animales hay que tener bajo control una gran cantidad de factores además de la temperatura, como son el tipo de alimento, la incidencia de luz o el tamaño del espacio en que se encuentren (Purcell, 2005).

A lo largo del experimento, ninguna muestra de éfiras superó el 13% del total de bajas, valor que alcanzó T3, y las otras dos ni siquiera superaron el 6%. Estos valores aparentemente reducidos podrían indicar que las condiciones y el mantenimiento de los individuos fue adecuado, lo cual tiene mucho sentido si tenemos en cuenta la amplia

experiencia que tienen los acuaristas de esta sección del Oceanogràfic en el cultivo de múltiples especies de medusas, en especial de *A. aurita*.

Dicho esto, y asumiendo que el cultivo de las poblaciones muestrales fue adecuado, los resultados parecen indicar que a partir de la mitad de tiempo transcurrido (10 días aproximadamente), las bajas se redujeron levemente. De esta manera, podría señalarse en primer lugar, y a falta de más información, que las primeras fases de desarrollo de la medusa son las más sensibles a factores relacionados con el cultivo (Hansson, 1997). Otro motivo también podría ser el hecho de que se alimentó a las éfiras con nauplio de 48 desde el primer día (en ese momento no había disponibilidad de nauplio de 24 horas, que sería más adecuado) y según algunos artículos existe una correlación entre la edad del nauplio y la mortalidad de las éfiras, ya que cuando se trata de un nauplio tan grande la tasa de mortalidad puede aumentar hasta un 20% (Leger *et al.*, 1987).

En T1 y T2, hacia la mitad del experimento, los individuos se encontraban en un estado bastante desarrollado ya, donde las éfiras habían perdido prácticamente toda la pigmentación y la umbrela estaba empezando a formarse (ver Anexo). Cuando esto ocurre, hay que tener especial cuidado con las burbujas de la aireación, ya que si penetran en la umbrela pueden perforarla y terminar matando al animal (Gómez-Martín, 2012).

En teoría, a mayor temperatura de cultivo el crecimiento de las medusas debería ser también mayor (Lucas, 2001; Widmer, 2005), siempre y cuando el alimento no sea un factor limitante, es decir, que se le esté suministrando de forma continua. Así, las éfiras cultivadas en las tres temperaturas sufrieron tasas de crecimiento diferentes. Sin embargo, según Olesen (1995), el óptimo de temperatura de *A. aurita* ronda los 18 °C, y a partir de 30°C empieza a ser letal.

Teniendo esto como punto de partida, y fijándonos en nuestros resultados lo primero y más evidente que observamos es la lentitud con la que crecen los individuos de T3 (11 °C). Las bajas temperaturas disminuyen la tasa de alimentación de *A. aurita*; que no coman lo suficiente se traduce en que no transforman dicho alimento en la energía necesaria para crecer adecuadamente (Bämstedt *et al.*, 1999). El hecho de que coman menos que los ejemplares en las otras temperaturas podría confirmarse, ya que durante el tiempo de experimento las muestras donde más nauplio había que limpiar del fondo del *breeding* a diario era sin duda la T3, aunque este parámetro no se cuantificó, por lo que a pesar de haber excedente de comida se perdía una cantidad importante.

En nuestra muestra T3 vemos que la tasa de crecimiento es prácticamente la misma en los primeros días de desarrollo que en los últimos, es decir, tiene el crecimiento más homogéneo de todas. Esto contradice a Widmer (2005), que afirma que aun estando a bajas temperaturas, el desarrollo de las éfiras debería ser más rápido en la segunda mitad del experimento ya que estas deberían tener los brazos y la superficie digestiva más desarrollada, por lo que la tasa de ingestión también debería ser mayor. En nuestro caso no es así, y esto podría deberse a que, como se explicó previamente, las éfiras de T3 no fueron trasladadas a un tanque de mayor capacidad, si no que permanecieron en el de 5,5 litros durante todo el mes de experimento. Al igual que el alimento, el espacio no debería ser limitante, por lo que quizá sí habría sido más adecuado mover a las éfiras igual que se hizo con T1 y T2, para así poder confirmar que el espacio disponible no supuso una limitación en el crecimiento de esta muestra.

De las temperaturas experimentales, parece que donde más rápido crecen las éfiras es en T2 (19-20 °C). Sin embargo, las diferencias con T1 (23-24 °C) son muy reducidas. Esto se confirma tras los análisis estadísticos, ya que el test ANOVA indica que no existen diferencias significativas entre ambas temperaturas. En ambos casos la tasa de crecimiento es mucho mayor durante la primera mitad del experimento que durante la segunda, pasando de una tasa del 28 a 15% en T2 y de un 27 a un 19% en T1. Esto se ajusta a estudios previos como el de Olesen (1995), Hansson (1997), Bämstedt *et al.* (2001) o Widmer (2005). En este último las tasas que presenta son muy parecidas a las obtenidas en este trabajo. En resumen, las primeras semanas son sin duda donde más rápido crecen las éfiras de *A. aurita*.

Cabe mencionar también que, en el último día de toma de medidas, T1 muestra los datos más dispersos de todos los obtenidos durante el experimento. Esto podría deberse a que esa es la temperatura (aproximadamente 24 °C) a partir de la cual las medusas empiezan a mostrar síntomas de estrés térmico (Widmer, 2005). Esto podría afectar al correcto crecimiento, pudiendo provocar incluso la presencia de individuos de tamaño muy reducido. Las altas temperaturas también podrían favorecer una posible proliferación de microorganismos que afecten de forma perniciosa a los individuos (Widmer *et al.* 2006), y se sabe que dichas temperaturas afectan a los tiempos de digestión de *A. aurita*. (Ishii & Tanaka, 2001).

A la vista de estos resultados, podríamos decir que la temperatura es fundamental en el correcto crecimiento de la especie, aunque siempre va de la mano de otros factores como

la calidad y cantidad de alimentación. En algunos casos es incluso más importante este último factor, y normalmente los estudios que se realizan abordan su efecto conjunto, es decir, se comparan crecimientos teniendo en cuenta la temperatura y alimentación, ofreciendo así resultados más fiables (Lucas & Lawes, 1998; Bämstedt *et al.*, 1999; Ikeda *et al.*, 2017). También es sabido que los estudios de crecimiento basados únicamente en medidas los diámetros de la umbrela, a pesar de realizar seguimientos temporales como este, son muy poco precisos. Normalmente deberían tomarse también medidas de peso de cada individuo, ya que es un parámetro que va en correlación con el diámetro (Bämstedt *et al.*, 1999).

Los datos ofrecidos en este trabajo constituyen información de utilidad para el diseño de futuros experimentos sobre el efecto de la temperatura en el crecimiento de *A. aurita*. En estos deberían ampliarse tanto los tamaños muestrales como el rango de temperaturas a estudiar, además de realizar análisis complementarios como los de peso seco o la tasa de ingestión, ya que esta última determina en gran medida el crecimiento. También se podría realizar la medida de los diámetros umbrelares mediante análisis de imagen, que sin duda ofrecería medidas más precisas.

En resumen, este trabajo complementa la información disponible en la bibliografía sobre una especie, *A. aurita*, que está generando problemas socioeconómicos en algunas partes del mundo, y cuyas dimensiones podrían verse agravadas por el cambio climático. Además, los resultados obtenidos también pueden tener relevancia en el mundo de la acuariofilia, ya que las medusas, y en concreto *A. aurita*, son organismos muy populares en este ámbito, como lo demuestra el hecho de que en los últimos años haya más publicaciones sobre esta especie en cautividad como por ejemplo las de Thoney *et al.* (2003), Widmer *et al.* (2008) o Green *et al.* (2018).

## 6a. Conclusiones

- Se ha llevado a cabo un estudio de crecimiento de *Aurelia aurita* sobre una de sus fases de desarrollo menos estudiada: la éfira.
- Se ha observado que a temperaturas bajas la mortalidad en esta fase podría ser mayor que en otras condiciones, sobre todo en los primeros días de desarrollo.
- Se han detectado diferencias significativas en la tasa de crecimiento y aumento de diámetro umbrelar de las éfiras cultivadas a bajas temperaturas (11 °C) frente a las de las temperaturas más altas, ya que las primeras ven reducido su tamaño.
- A pesar de que hemos podido detectar diferencias significativas entre el cultivo a bajas temperaturas (11 °C) y a temperaturas más altas, los resultados no se ajustan a lo esperado según la información recogida en la bibliografía sobre la especie, ya que incluso en las condiciones de bajas temperaturas debiéramos haber observado tasas de crecimiento mayores durante las fases más tempranas de desarrollo.
- No se han detectado diferencias significativas en la tasa de crecimiento y en el aumento del diámetro umbrelar entre las éfiras cultivadas a 19 °C y a 24 °C.
- Los datos sugieren la existencia de diferencias en cuanto al crecimiento de la primera mitad del experimento frente a la segunda mitad del mismo.
- Posibles trabajos futuros podrían ayudar a confirmar o rechazar algunas de las hipótesis aquí propuestas.

## 6b. Conclusión

- Levouse a cabo un estudo do crecemento de *Aurelia aurita* sobre unha das súas fases de desenvolvemento menos estudada: a éfira.
- Observouse que, en temperaturas baixas, a mortalidade nesta fase podería ser maior que noutras condicións, sobre todo nos primeiros días de desenvolvemento.
- Detectáronse diferenzas significativas na taxa de crecemento e aumento do diámetro umbrelar das éfiras cultivadas a baixas temperaturas (11 °C) fronte as cultivadas en temperaturas máis altas, xa que as primeiras ven reducido o seu tamaño.
- A pesar de que foi posible detectar diferenzas significativas entre o cultivo a baixas temperaturas (11 °C) e a temperaturas máis altas, os resultados non se

axustan ao agardado segundo a información recollida na bibliografía sobre a especie. Incluso nas condicións de temperaturas baixas, teríamos que ter observado taxas de crecemento maiores durante as fases máis temperás de desenvolvemento.

- Non se detectaron diferenzas significativas na taxa de crecemento nin no aumento do diámetro umbrelar entre éfiras cultivadas a 19 °C e a 24 °C.
- Os datos suxiren a existencia de diferenzas en canto ao crecemento da primeira metade do experimento fronte á segunda metade do mesmo.
- Posibles traballos futuros poderían axudar a confirmar ou rexeitar algunhas das hipóteses aquí propostas.

## 6c. Conclusions

- It has been carried out a growth study about one of the less studied development stages of *Aurelia aurita*: ephyrae
- It has been observed that, at low temperatures, mortality at this stage could be higher than under any other conditions, especially during the first days of development.
- Major differences were noted between growth rate and umbrelar diameter increase of ephyrae cultured at low temperatures and ephyrae cultured at higher temperatures, since first ones shrink in size.
- Despite noting major differences between higher and lower temperature cultures, results do not match the expectations according to the species bibliography. At low-temperature conditions, we should have observed higher growth rates during earlier stages of the development.
- No significant differences were found between growth rate and umbrelar diameter increase of ephyrae culture at 19 °C and ephyrae cultured at 24 °C.
- Data suggest differences between growth on the first and second half of the experiment.
- Possible future work could help to confirm or reject some of the hypotheses proposed.

## 7. Agradecimientos

Me gustaría agradecer en primer lugar a mi tutora académica, la Dra. María José Servia García, por hacer un hueco en su ajetreada agenda para brindarme buenos consejos, motivación y sobre todo mucha paciencia a lo largo del desarrollo formal de este trabajo.

Quiero darle también las gracias, por supuesto, al departamento de Mediterráneo del Oceanogràfic de Valencia por permitirme realizar este experimento en sus instalaciones. Menciones especiales para Virginia Bachiller, Naiara Corrales y Miguel Candelas por dedicarme su tiempo cuando no estaban obligados a hacerlo. Sin su ayuda, este proyecto ni siquiera hubiera podido despegar.

Por último, pero no por ello menos importante, también quiero mostrar mis agradecimientos al departamento de Veterinaria del Oceanogràfic de Valencia por cederme el espacio y el instrumental necesario de su clínica para tomar las fotografías de las éfiras que se pueden ver en este trabajo.

## 8. Bibliografía

- Arai, M. N. (1997). *A Functional Biology of Scyphozoa*. Londres, Reino Unido: Chapman & Hall.
- Bailey, M. (1984). Comparison of laboratory rates of predation on five species of marine larvae by three planktonic invertebrates: effects of larval size on vulnerability. *Marine Biology*, 303-309.
- Brusca, R. C. & Brusca, G. J. (2005). *Invertebrados*. 2ª edición. Madrid, España: McGraw-Hill-Interamericana.
- Bämstedt, B. U.; Ishii, H.; Martinussen, M. B., (1997). Is the scyphomedusae *Cyanea capillata* (L.) dependent on gelatinous prey for its early development?. *Sarsia*, 82, 269-273.
- Bämstedt, B. U.; Lane, J.; Martinussen, M. B. (1999). Bioenergetics of ephyra larvae of the scyphozoan jellyfish *Aurelia aurita* in relation to temperature and salinity. *Marine Biology*, 135, 89-98.
- Berking, S.; Czech N.; Gerharz, M.; Herrmann, K.; Hoffmann, U.; Raifer, H.; Sekul, G.; Siefker, B.; Sommerei, A.; Vedder, F. (2005). A newly discovered oxidant defence system and its involvement in the development of *Aurelia aurita* (Scyphozoa, Cnidaria): reactive oxygen species and elemental iodine control medusa formation. *The International Journal of Developmental Biology*, 49, 969-976.
- Costello, J. H. & Colin, S. P. (1994). Morphology, fluid motion and predation by the scyphomedusa *Aurelia aurita*. *Marine Biology*, 121, 327-334.
- Custance, D. R. N. (1964). Light as inhibitor of estrobilation in *Aurelia aurita*. *Nature*, 204, 1219-1220.
- Dawson, M. N. (2003). Macro-morphological variation among cryptic species of the moon jellyfish, *Aurelia* (Cnidaria: Scyphozoa). *Marine Biology*, 143, 369-379.

- Fautin, D. G. (2002). Reproduction of Cnidaria. *Canadian Journal of Zoology*, 80, 1735-1754.
- Fu, Z.; Shibata, M.; Makabe, R.; Ikeda, H.; Uye, S. I. (2014). Body size reduction under starvation, and the point of no return, in ephyrae of the moon jellyfish *Aurelia aurita*. *Marine Ecology Progress Series*, 510, 255-263.
- Gómez-Martín, M. B. (2012). *Influencia de dos tipos de dieta en las primeras etapas del desarrollo de la medusa luna, Aurelia aurita en el Zoo Aquarium de Madrid*. Proyecto de Fin de Carrera, Universidad Autónoma de Madrid.
- Green, T. J.; Wolfenden, D. C. C.; Sneddon, L. U. (2018). An investigation on the impact of substrate type, temperature, and iodine on moon jellyfish production. *Zoo Biology*, 37, 434-439.
- Han, C. H. & Uye, S. I. (2010). Combined effects of food supply and temperature on asexual reproduction and somatic growth of polyps of the common jellyfish *Aurelia aurita* s.l. *Plankton & Benthos Research*, 5(3), 98-105.
- Hansson, L. J. (1997). Effect of temperature on growth rate of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa) from Gullmarsfjorden, Sweden. *Marine Ecology Progress Series*, 161, 145-153.
- Helm, R. R. (2018). Evolution and development of scyphozoan jellyfish. *Biological Reviews*, 93, 1228-1250.
- Hickman, C. P.; Ober, W. C.; Garrison, C. W. (2006). *Principios integrales de zoología*. 13ª edición. Madrid, España: McGraw-Hill-Interamericana.
- Hirst, A. G. & Lucas, C. H. (1998). Salinity influences body weight quantification in the scyphomedusa *Aurelia aurita*: important implications for body weight determination in gelatinous zooplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 165, 259-269.
- Ikeda, H.; Mizota, C.; Uye, S. I. (2017). Bioenergetic characterization in *Aurelia aurita* (Cnidaria: Scyphozoa) polyps and application to natural polyp populations. *Marine Ecology Progress Series*, 568, 87-100.
- Ishii, H. & Tanaka, F. (2001). Food and feeding of *Aurelia aurita* in Tokyo Bay with an analysis of stomach contents and measurement of digestion times. *Hydrobiologia*, 451, 311-320.
- Kramp, P. L. (1961). Synopsis of the medusae of the World. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 40, 1-46.
- Kremer, P. (1977). Respiration and excretion by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Marine Biology*, 44, 43-50.
- Leger, P.; Bengtson, D. A., Sorgeloos, P. (1987). The nutritional value of *Artemia*. En Bengtson, D. A.; Decler, W.; Jaspers, E. (Eds.), *Artemia Research and its Applications*, vol. 3. Wetteren, Bélgica: Universal Press.
- Lucas, C. H. & Lawes, S. (1998). Sexual reproduction of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in relation to temperature and variable food supply. *Marine Biology*, 131, 629-638.
- Mangum, C. P.; Oakes, M. J.; Shick, J. M. (1972). Rate-temperature responses in scyphozoan medusae and polyps. *Marine Biology*, 15, 298-303.
- Olesen, N. J. (1995). Clearance potential of jellyfish *Aurelia aurita*, and predation impact on zooplankton in a shallow cove. *Marine Ecology Progress Series*, 124, 63-72.
- Olivotto, I.; Planas, M.; Simoes, N.; Holt, G. J.; Avella, M. A.; Calado, R. (2011). Advances in breeding and rearing marine ornamentals. *Journal of the World Aquaculture*, 42, 135-166.

- Patin, N. V.; Pratte, Z. A.; Regensburger, M.; Hall, E.; Gilde, K.; Dove, A. D. M.; Stewart, F. J. (2018). Microbiome Dynamics in a Large Artificial Seawater Aquarium. *Applied and Environmental Microbiology*, 84, 10.
- Purcell, J. E. (1997). Pelagic cnidarians and ctenophores as predators; selective predation, feeding rates and effects on prey populations. *Annales de l'Institut Oceanographique*, 73, 125-137.
- Purcell, J. E. (2005). Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85, 461-476.
- Purcell, J. E., Uye, S. I.; Lo, W. T. (2007). Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Marine Ecology Progress Series*, 350, 153-174.
- Russell, F. S. (1970). *The medusae of the British Isles, Vol. II: Pelagic Scyphozoa with a supplement to the first volumen on Hydromedusae*. Plymouth, Reino Unido: Cambridge University Press.
- Thoney, D. A.; Warmolts, D. I.; Andrews, C. (2003). Acquisition of fishes and aquatic invertebrates for zoological collections. Is there a future?. *Zoo Biology*, 22, 519-527.
- Treible, M. L.; Pitt, K. A.; Klein, S. G.; Condon, R. H. (2018). Exposure to elevated  $p\text{CO}_2$  does not exacerbate reproductive suppression of *Aurelia aurita* jellyfish polyps in low oxygen environments. *Marine Ecology Progress Series*, 591, 129-139.
- Van den Branden, C.; Van den Sande, P.; Decler, W. (1980). A study of pigments in some developmental stages of *Aurelia aurita*. *Acta Zoologica et Pathologica Antverpiensia*, 75, 19-28.
- Watanabe, T. & Ishii, H. (2001). *In situ* estimation of ephyrae liberated from polyps of *Aurelia aurita* using settling plates in Tokyo Bay, Japan. *Hydrobiologia*, 451, 247-258.
- Widmer, A. M.; Carveth, C. J.; Keffler, J. W.; Bonar, S. A. (2006). Design of a computerized, temperature-controlled, recirculating aquaria system. *Aquacultural Engineering*, 35, 152-160.
- Widmer, C. L. (2005). Effects of temperature on growth of north-east Pacific moon jellyfish ephyrae, *Aurelia labiata* (Cnidaria: Scyphozoa). *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom*, 85, 569-573.
- Widmer, C. L. (2008). *How to Keep Jellyfish in Aquariums: An introductory guide for maintaining healthy jellies*. USA: Wheatmark.

## Anexo: Cambios morfológicos sufridos por las éfiras en el transcurso del experimento

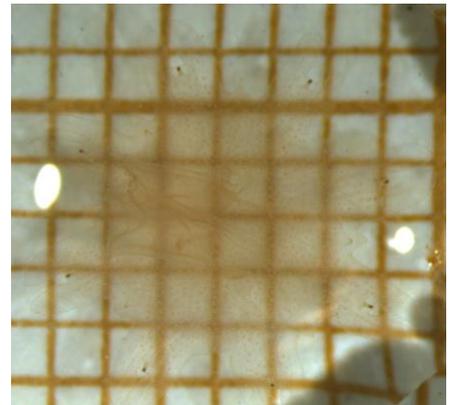
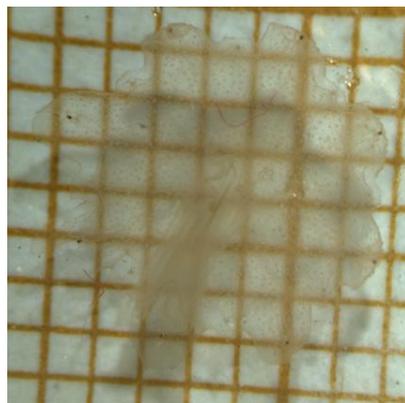
T1

T2

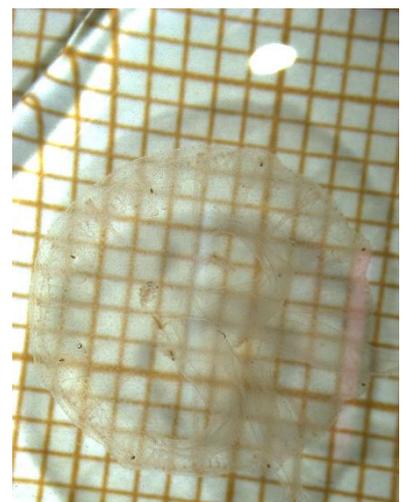
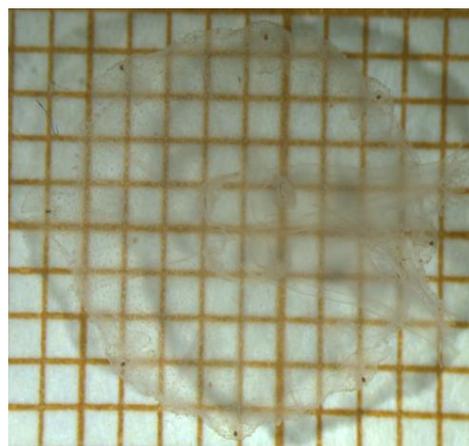
Día 1



Día 10



Día 22

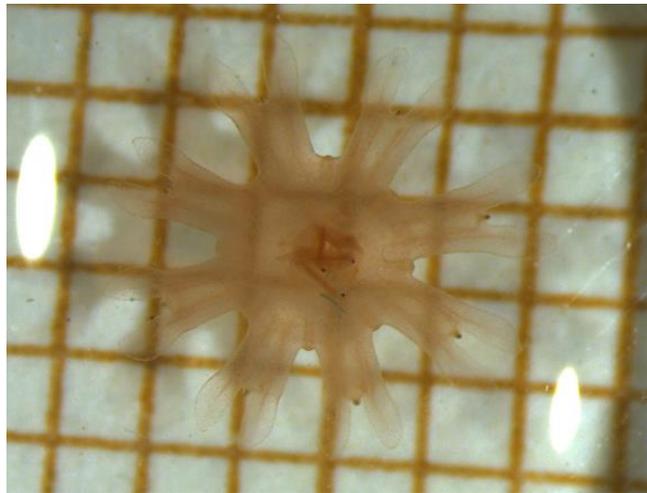


### T3

Día 1



Día 10



Día 22

