



UNIVERSIDAD DE MURCIA
ESCUELA INTERNACIONAL DE DOCTORADO
TESIS DOCTORAL

ECOLOGÍA DE LOS ESCIFOZOOS

D. Alfredo Fernández Alías
2024



UNIVERSIDAD DE MURCIA
ESCUELA INTERNACIONAL DE DOCTORADO
TESIS DOCTORAL

ECOLOGÍA DE LOS ESCIFOZOOS

Autor: D. Alfredo Fernández Alías

Director/es: D.^a Concepción Marcos Diego
D. Angel Pérez Ruzafa



**DECLARACIÓN DE AUTORÍA Y ORIGINALIDAD
DE LA TESIS PRESENTADA PARA OBTENER EL TÍTULO DE DOCTOR**

Aprobado por la Comisión General de Doctorado el 19-10-2022

D./Dña. Alfredo Fernández Alías

doctorando del Programa de Doctorado en

Biodiversidad y Gestión Ambiental

de la Escuela Internacional de Doctorado de la Universidad Murcia, como autor/a de la tesis presentada para la obtención del título de Doctor y titulada:

Ecología de los escifozoos

y dirigida por,

D./Dña. Angel Pérez Ruzafa

D./Dña. Concepción Marcos Diego

D./Dña.

DECLARO QUE:

La tesis es una obra original que no infringe los derechos de propiedad intelectual ni los derechos de propiedad industrial u otros, de acuerdo con el ordenamiento jurídico vigente, en particular, la Ley de Propiedad Intelectual (R.D. legislativo 1/1996, de 12 de abril, por el que se aprueba el texto refundido de la Ley de Propiedad Intelectual, modificado por la Ley 2/2019, de 1 de marzo, regularizando, aclarando y armonizando las disposiciones legales vigentes sobre la materia), en particular, las disposiciones referidas al derecho de cita, cuando se han utilizado sus resultados o publicaciones.

Si la tesis hubiera sido autorizada como tesis por compendio de publicaciones o incluyese 1 o 2 publicaciones (como prevé el artículo 29.8 del reglamento), declarar que cuenta con:

- La aceptación por escrito de los coautores de las publicaciones de que el doctorando las presente como parte de la tesis.*
- En su caso, la renuncia por escrito de los coautores no doctores de dichos trabajos a presentarlos como parte de otras tesis doctorales en la Universidad de Murcia o en cualquier otra universidad.*

Del mismo modo, asumo ante la Universidad cualquier responsabilidad que pudiera derivarse de la autoría o falta de originalidad del contenido de la tesis presentada, en caso de plagio, de conformidad con el ordenamiento jurídico vigente.

En Murcia, a 25 de enero de 2024

Fdo.: Alfredo Fernández Alías

**ALFREDO
FERNAND
EZ|ALIAS** Firmado digitalmente por ALFREDO| FERNANDEZ|ALIAS
Fecha: 2024.01.25 17:56:03 +01'00'

Esta DECLARACIÓN DE AUTORÍA Y ORIGINALIDAD debe ser insertada en la primera página de la tesis presentada para la obtención del título de Doctor.

Información básica sobre protección de sus datos personales aportados	
Responsable:	Universidad de Murcia. Avenida teniente Flomesta, 5. Edificio de la Convalecencia. 30003; Murcia. Delegado de Protección de Datos: dpd@um.es
Legitimación:	La Universidad de Murcia se encuentra legitimada para el tratamiento de sus datos por ser necesario para el cumplimiento de una obligación legal aplicable al responsable del tratamiento. art. 6.1.c) del Reglamento General de Protección de Datos
Finalidad:	Gestionar su declaración de autoría y originalidad
Destinatarios:	No se prevén comunicaciones de datos
Derechos:	Los interesados pueden ejercer sus derechos de acceso, rectificación, cancelación, oposición, limitación del tratamiento, olvido y portabilidad a través del procedimiento establecido a tal efecto en el Registro Electrónico o mediante la presentación de la correspondiente solicitud en las Oficinas de Asistencia en Materia de Registro de la Universidad de Murcia

«A mis abuelos,
a la que está
y a los que ya se fueron»

Agradecimientos

A mi modo de ver, una tesis doctoral, particularmente una de la rama de las ciencias, no se entiende sin la participación de un nutrido grupo de personas. Directores, tutores, compañeros, amigos, familia, pareja y otros seres más o menos queridos forman parte del camino, en ocasiones tortuoso y siempre desafiante a nivel intelectual, que supone un proyecto de investigación de este calibre.

Mi caso no es diferente y quizá por ello he construido en mi mente la idea que resumía en el párrafo anterior. Llegué al departamento de Ecología e Hidrología para realizar un trabajo fin de máster sobre el Mar Menor en el verano de 2019 con la idea de no dedicarme a la investigación, sino a la docencia en educación secundaria. Como murciano, sin embargo, el tema de la problemática de nuestra laguna salada resultaba tremendamente atractivo y, como persona inquieta, bastarían unos pocos alicientes para convencerme de ser partícipe en su monitorización y, por qué no, en el análisis de los datos y la propuesta de medidas de gestión. Jugaron aquí un papel fundamental mis compañeros del grupo de investigación: Antonio, Manu, Olga, Martín, Ana y Jhoni, aunque después de casi un lustro juntos, de los buceos con las frías temperaturas del invierno y de soportar las horas muestreando bajo el sol de verano, es injusto no llamarlos amigos. Mencionaba anteriormente a compañeros que continúan en el grupo, cuya brillantez, tanto personal como intelectual, me impidió volver a los derroteros originales, pero no puedo olvidarme tampoco de los amigos cuyo paso por el equipo marcó para bien diferentes etapas de este periplo; sin Tere, Elena, Borja, Cristina o Santi a buen seguro hablaríamos de una tesis con menos valor y de un Alfredo con un corazón más pobre.

Merecen una mención especial, tanto por su papel en mi formación como persona y científico como por su función de directores, los profesores Angel Pérez Ruzafa y Concepción Marcos Diego. La relación entre doctorando y director no siempre es fácil, cada persona es un mundo y de cómo combinan las expectativas, capacidades y personalidades de ambos depende el éxito o fracaso del proceso que desemboca en la presentación de una tesis doctoral. En mi caso, yo solo puedo estar agradecido por muchas razones: la propuesta de retos, el haber generado en mí una necesidad de dar respuesta a los muchos interrogantes que han surgido durante la investigación y los consejos sobre cómo afrontar la empresa durante todos estos años son ejemplo de ello. He sentido cómo se me daba la libertad suficiente para encaminar la tesis en la dirección que más me interesaba y las pautas necesarias para no perderme en el laberinto.

No se limita mi familia universitaria al círculo de personas que recoge el grupo de investigación de “Ecología y Ordenación de Ecosistemas Marinos Costeros” y sería tremendamente desconsiderado por mi parte no incluir en estos agradecimientos a tantas otras personas que han participado de uno u otro modo. El departamento carecería de vida, de chispa y sería un sitio lúgubre sin la voz de Obdulia como hilo musical en sus pasillos y se habría desmoronado varias veces de no hacer ella de eje vertebrador del mismo. Las horas infinitas de muestreos no habrían tenido lugar sin “Rodri”, nuestro antiguo patrón, ahora ya almirante de una flota universitaria que no hace más que crecer. Profesores, investigadores y demás doctorandos, muchos convertidos en doctores desde el momento en que comencé, habéis contribuido a forjar la visión de la ciencia y de la academia que tengo ahora, y es para mí una inmensa suerte poder decir que soy un miembro más del departamento de Ecología e Hidrología de la Universidad de Murcia.

Tengo que agradecer también al Dr. Juan Carlos Molinero y la Dra. Delphine Bonnet el haberme acogido durante tres meses en las instalaciones de la Universidad de Montpellier, Francia, y de haber hecho un hueco en sus apretadas agendas para colaborar en parte de los análisis estadísticos y del debate entorno a los escifozoos que se presenta en esta tesis doctoral. De esta estancia, además de lo profesional, traje un cariño especial por el sur de Francia y el recuerdo de haber conocido a gente como Valentina, Diana, Christopher, Sunny o Ben, que tan bien me recibieron en mi paso por el Mediterráneo francés.

Cierran la familia universitaria los amigos del grado en Biotecnología y de las andanzas por los másteres en Murcia y Tenerife. Todos ellos son, además de grandes amigos, un ejemplo a seguir y una fuente de inspiración, ya sea porque dieron el salto a la secundaria al que no me decidí, porque fundaron empresas, porque se lanzaron a la tesis sin pensarlo tanto como yo o porque exploraron caminos en la adultez que mi mente ni siquiera había contemplado. Comenzar una lista de nombres extendería en demasía estos agradecimientos y correría el riesgo de olvidar por un desliz a alguien que sin duda habría de estar. Para evitar este percance, solo puedo decirlos a todos que os quiero.

He tenido la suerte de contar también con las personas que siempre están: mi familia y mis irremplazables amigos de infancia, aunque estos últimos, en su mayoría, no entendieran en qué consiste una tesis doctoral o por qué era necesario dedicarle tantas horas a este proyecto. Aún sin entenderlo, el apoyo de mis amigos ha sido inquebrantable desde que tuve la suerte de incorporarlos a mi vida. En mi familia la comprensión de a qué me dedicaba ha sido mayor, a fin de cuentas, muchos forman o han formado parte de la Academia y entre todos me han

inculcado el amor por la naturaleza, el valor del conocimiento y el deseo de contribuir a generarlo. Sabía que el apoyo de estos dos grupos, al frente del cual están mis padres, mi hermano y mi abuela Purita, siempre fuente de inspiración y motivación, no flaquearía aunque me hubiese planteado abandonar a mitad de proyecto, pero sin él tampoco existiría ahora este texto.

Junto con todas las personas mencionadas anteriormente, tengo la suerte de contar como compañera de vida con Irene, también a bordo del barco del doctorado y con llegada a puerto este 2024. Los lamentos y alegrías, si son compartidos, siempre saben mejor y no hay mayor satisfacción que haber recorrido esta etapa contigo, contagiándome de tu entusiasmo, debatiendo sobre el sistema y resolviendo los vericuetos administrativos en una lucha que parece no tener fin. Gracias por estar ahí, por las risas y las lágrimas. Sé que no habría podido terminar la tesis sin ti y no hay palabras que recojan con la precisión suficiente cuánto te quiero y admiro.

Finalmente, una tesis doctoral no se realiza sin un soporte financiero que cubra el salario, los materiales, reactivos y demás útiles necesarios para su correcto desarrollo. En este caso, hago extensivo mi agradecimiento a la Fundación Séneca, Región de Murcia (España), por la concesión del contrato de Formación de Personal Investigador, 21449/FPI/20, que ha cubierto mi sueldo durante este periodo, así como a las diferentes entidades que han financiado la recogida de datos analizados en esta tesis doctoral, en especial a la Dirección General del Mar Menor de la Comunidad Autónoma de la Región de Murcia por financiar el proyecto de Seguimiento y Monitorización del Estado Ecológico del Mar Menor durante los años en los que he formado parte del equipo.

Índice

Índice.....	10
Resumen.....	13
Abstract	14
Capítulo 1: Introducción.....	15
1.1 Términos “zooplancton gelatinoso”, “medusa” y “fase medusa”	15
1.2 Proliferaciones de zooplancton gelatinoso	16
1.3 Presiones antrópicas y proliferaciones masivas de zooplancton gelatinoso.....	21
1.4 Ciclo de vida en la clase Scyphozoa.....	24
Capítulo 2: El Mar Menor como modelo de estudio de las proliferaciones de escifozoos	30
2.1 Contexto histórico	33
2.2 Respuesta ecosistémica, proliferaciones de escifozoos, crisis distróficas e instauración de un sistema de monitorización en el Mar Menor	41
2.3 Sistema de monitorización del Mar Menor.....	42
Capítulo 3: Objetivos.....	48
Objetivo 1: Determinar la especie de <i>Aurelia</i> existente en el Mar Menor	48
Objetivo 2: Establecer un sistema de referencia de la biología y dinámica poblacional de las tres especies de escifozoos residentes en el Mar Menor: <i>Aurelia solida</i> Browne, 1905, <i>Cotylorhiza tuberculata</i> (Macri, 1778) y <i>Rhizostoma pulmo</i> (Macri, 1778)	49
Objetivo 3: Analizar el efecto del cambio climático y la eutrofización sobre la biología y la dinámica poblacional de <i>Aurelia solida</i> Browne, 1905, <i>Cotylorhiza tuberculata</i> (Macri, 1778) y <i>Rhizostoma pulmo</i> (Macri, 1778), y su respuesta durante el desarrollo del proceso de eutrofización del Mar Menor	50
Objetivo 4: Caracterizar las crisis distróficas desencadenadas durante el proceso de eutrofización del Mar Menor	51
Objetivo 5: Determinar el proceso de colonización del Mar Menor en el contexto de la expansión en el mar Mediterráneo del escifozoo invasor <i>Phyllorhiza punctata</i> von Lendenfeld, 1884.....	52
Objetivo 6: Analizar los patrones mostrados por las proliferaciones de los escifozoos a nivel global.....	53
Capítulo 4: Identificación de la medusa luna, <i>Aurelia solida</i> Browne, 1905, en el Mar Menor, revisión de la historia biogeográfica del género y reevaluación de su condición de especie no indígena en el mar Mediterráneo	54
4.1 Introducción	54
4.2 Material y métodos	57
4.3 Resultados	64
4.4 Discusión	73
4.5 Conclusiones.....	79

Capítulo 5: Dinámica poblacional, crecimiento y relación con los parámetros ambientales de <i>Aurelia solida</i> , <i>Cotylorhiza tuberculata</i> y <i>Rhizostoma pulmo</i> en el Mar Menor	80
5.1 Introducción	80
5.2 Materiales y métodos.....	81
5.3 Resultados	85
5.4 Discusión	109
Capítulo 6: Fenología de los escifozoos en un contexto de eutrofización y cambio climático..	118
6.1 Introducción	118
6.2 Materiales y métodos.....	120
6.3 Resultados	124
6.4 Discusión	139
Capítulo 7: Crisis distróficas y pérdida del control <i>top-down</i> en el Mar Menor como consecuencia de la sobrecarga de nutrientes	150
7.1 Introducción	150
7.2 Materiales y métodos.....	152
7.3. Resultados	155
7.4 Discusión	170
5. Conclusiones.....	179
Capítulo 8: Biogeografía mediterránea, proceso de expansión, colonización y ciclo de vida del escifozoos invasor <i>Phyllorhiza punctata</i> von Lendenfeld, 1884.....	181
8.1 Introducción	181
8.2 Materiales y métodos.....	183
8.3 Resultados	187
8.4 Discusión	197
Capítulo 9: Proliferaciones de los escifozoos	205
9.1 Introducción	205
9.2 Materiales y métodos.....	206
9.3 Resultados	211
9.4 Discusión	227
Capítulo 10: Discusión general	237
10.1 La imprevisibilidad de las proliferaciones de los escifozoos.....	237
10.2 Control de la “montaña rusa sin fin” de los escifozoos	239
10.2 Principales retos y vías futuras de investigación	255
Capítulo 11: Conclusiones	262
Objective 1: To identify the moon jellyfish from the Mar Menor coastal lagoon	262

Objective 2: To establish a reference system for the biology and population dynamics of the three resident scyphozoan species in the Mar Menor coastal lagoon: <i>Aurelia solida</i> Browne, 1905, <i>Cotylorhiza tuberculata</i> (Macri, 1778) y <i>Rhizostoma pulmo</i> (Macri, 1778)	263
Objective 3: To analyze the effect of climate change and eutrophication on the biology and population dynamics of <i>Aurelia solida</i> Browne, 1905, <i>Cotylorhiza tuberculata</i> (Macri, 1778) and <i>Rhizostoma pulmo</i> (Macri, 1778) during the evolution of the eutrophication process of the Mar Menor	264
Objective 4: To characterize the dystrophic crises triggered during the eutrophication process of the Mar Menor.....	265
Objective 5: To determine the process of colonization of the Mar Menor and expansion of the invasive scyphozoan <i>Phyllorhiza punctata</i> von Lendenfeld, 1884 into the Mediterranean Sea	266
Objective 6: To analyze scyphozoan proliferations globally	267
Referencias	269
Anexos	321
Anexo I: Material suplementario al capítulo 4	322
Anexo II: Material suplementario al capítulo 5	330
Anexo III: Material complementario al capítulo 6.....	340
Anexo IV: Material suplementario al capítulo 8	346
Anexo V: Material suplementario al capítulo 9	354

Resumen

La década de 1990 marca el momento en el que despierta el interés por las proliferaciones del zooplancton gelatinoso. Conocido vulgarmente como medusas, este grupo integra a una amplia variedad de grupos taxonómicos tales como los escifozoos o medusas verdaderas, otros cnidarios con morfología medusoide como los cubozoos o los hidrozoos, y otros organismos que no forman una típica fase medusa como los estaurozoos dentro del filo Cnidaria o los filos Ctenophora y Chordata. Durante los primeros años de investigación se instauró la creencia de que los afloramientos masivos o *blooms* de medusas estaban aumentando de forma global y se desarrolló un marco conceptual que ligaba este incremento a factores de la degradación de los océanos tales como el cambio climático, la eutrofización, la modificación de hábitats, la sobrepesca o la traslocación de especies. Sin embargo, los investigadores que desarrollaron este marco conceptual puntualizaron que este se encontraba limitado debido a que no se había establecido una línea base de referencia con la que comparar estas observaciones y debido a la corta duración de las series temporales. Este mensaje, no obstante, tuvo una gran aceptación entre una comunidad científica que aumenta anualmente su producción. La aceptación fue tan amplia que las hipótesis se asumieron como verídicas, pero recientemente se ha demostrado que sus postulados se han llevado más allá de la evidencia y que existe un sesgo en las investigaciones debido a una sobrerrepresentación del género de escifozoos *Aurelia* y del ctenóforo *Mnemiopsis leidyi*. Además, han aparecido limitaciones adicionales debido al carácter críptico del género *Aurelia*, en el que muchas de las observaciones se habían asignado a *Aurelia aurita* antes de la resolución genética de las especies, y al no considerarse las diferencias morfológicas, de ciclo de vida y genéticas de las diferentes especies del zooplancton gelatinoso. Por último, dentro de este grupo las proliferaciones masivas no se distribuyen de forma homogénea, sino que se concentran en la clase Scyphozoa.

Debido a las limitaciones del marco conceptual y a la existencia de una monitorización de larga duración del Mar Menor en la que se recopila información hidrográfica, de nutrientes y de abundancia de escifozoos se han propuesto como objetivos de esta tesis doctoral la identificación de la especie de *Aurelia* de la laguna salada y el análisis de la distribución pasada y presente del género, el establecimiento de un sistema de referencia de la biología de escifozoos para el análisis del efecto que el cambio climático y la eutrofización tienen sobre su fenología, el estudio de los factores que desencadenan las crisis distróficas del Mar Menor y el papel que los escifozoos juegan en ellas, el análisis de los mecanismos de dispersión, colonización y ciclo de vida de *Phyllorhiza punctata* y la revisión y análisis de las proliferaciones de escifozoo a nivel global. Para alcanzarlos se han combinado análisis genéticos, estadísticos, biogeográficos y las revisiones bibliográficas con la monitorización continua del Mar Menor identificando a la medusa luna residente en la laguna como *Aurelia solida* y eliminando su condición de invasora en el mar Mediterráneo, clarificando la respuesta diferencial frente a estímulos ambientales de las diferentes especies de escifozoo y el mantenimiento de la fenología pese a los cambios de regímenes de anomalía térmica y ecológico, determinando que las descargas de nutrientes con altas temperaturas y ausencia de escifozoos disparan las crisis distróficas en el Mar Menor, describiendo el papel de las lagunas costeras como eslabones intermedios en el proceso de expansión de *P. punctata*, actualizando el listado de especies prolíficas y sus características biológicas y analizando los factores que contribuyen a la variabilidad interanual.

Abstract

The 1990s marked the time when interest in gelatinous zooplankton blooms was awakened. Commonly known as jellyfish, this group includes a wide variety of taxonomic groups such as the scyphozoans or true jellyfish, other cnidarians with medusoid morphology such as the cubozoans or hydrozoans, and other organisms that do not have a typical medusa phase such as the staurozoans within the phylum Cnidaria or the phyla Ctenophora and Chordata. During the early years of research, it was widely believed that jellyfish blooms were increasing globally and a conceptual framework was developed linking this increase to factors of ocean degradation such as climate change, eutrophication, habitat modification, overfishing and species translocation. However, the researchers who developed this conceptual framework pointed out that it was limited by the lack of a baseline against which to compare these observations and the short duration of the time series. This message, however, was widely accepted by a scientific community that increases its scientific output annually. The acceptance was so wide that the hypotheses were assumed to be true, but recently it has been shown that their postulates have been carried beyond the evidence and that there is a bias in the research due to an overrepresentation of the scyphozoan genus *Aurelia* and the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. Furthermore, additional limitations have appeared due to the cryptic nature of the genus *Aurelia*, where many of the observations had been assigned to *Aurelia aurita* prior to genetic resolution of the species, and by not considering the morphological, life cycle and genetic differences of the different species of the gelatinous zooplankton. Finally, within this group the mass proliferations are not homogeneously distributed but are concentrated in the class Scyphozoa.

Due to the limitations of the conceptual framework and the existence of a long-term monitoring of the Mar Menor in which hydrographic, nutrient and scyphozoan abundance information is collected, the identification of the *Aurelia* species of the lagoon and the analysis of the past and present distribution of the genus, the establishment of a reference system of scyphozoan biology for the analysis of the effect that climate change and eutrophication have on their ecology, the study of the factors that trigger the dystrophic crises of the Mar Menor and the role that scyphozoans play in them, the analysis of the mechanisms of dispersal, colonization and life cycle of *Phyllorhiza punctata* and the review and analysis of scyphozoan blooms at a global level have been proposed as objectives of this doctoral thesis. To achieve them, literature reviews, genetic, statistical, and biogeographical analyses have been combined with continuous monitoring of the Mar Menor, identifying the resident moon jellyfish in the lagoon as *Aurelia solida* and eliminating its non-indigenous status in the Mediterranean Sea, clarifying the differential response to environmental stimuli of different scyphozoan species and the maintenance of phenology despite changes in thermal anomaly and ecological regimes, determining that nutrient discharges with high temperatures and absence of scyphozoans trigger dystrophic crises in the Mar Menor, describing the role of coastal lagoons as intermediate links in the expansion process of *P. punctata*, updating the list of blooming species and their biological characteristics and analyzing the factors contributing to interannual variability.

Capítulo 1: Introducción

Las medusas son un conjunto de organismos marinos, pelágicos y gelatinosos que desde final del siglo XIX han captado la atención del ser humano por su gran belleza. El científico más relevante del campo en esa época fue el alemán Erenst Haeckel (1834 – 1919), quien en 1879 rememoraba su primer contacto con estos organismos, en el año 1854, con la cita «Nunca olvidaré la emoción con la que, siendo un estudiante de veinte años, encontré mis primeras *Tiara* e *Irene*, mis primeras *Chrysaora* y *Cyanea*, y busqué con un pincel capturar sus espléndidas formas y colores» (Haeckel, 1879). Haeckel fue capaz de registrar y transmitir efectivamente la belleza que estos organismos poseían a través de su obra *Arts Forms in Nature*, publicada entre 1899 y 1904, e inspiró con su dibujo de una *Rhopilema* Haeckel, 1880 al artista Constant Roux (1865 – 1942) para el diseño de unas lámparas que revestirían el techo del museo del Instituto Oceanográfico de Mónaco, fundado por el príncipe Alberto I de Mónaco (1848 – 1922) en el año 1910 (Willmann & Voss, 2017). La belleza de las medusas encuentra su contraparte en el veneno que inyectan en sus picaduras, también reflejado en el arte a través del relato de Arthur Conan Doyle (1859 – 1930), protagonizado por el detective Sherlock Holmes y publicado en 1926 bajo el título de «La melena de león» (*The Adventure of the Lion's Mane*), en referencia al importante papel que la medusa crin de león, *Cyanea Péron* & Lesueur, 1810, juega en esa historia.

Son las interferencias que estas picaduras producen con las industrias pesquera y turística entre otras, la percepción de que las proliferaciones de estos organismos están aumentando por efecto del cambio climático y de las presiones antrópicas, y la existencia de un ecosistema como el Mar Menor donde las poblaciones de escifozoos se han monitorizado desde finales de la década de los 90, en un contexto de cambio climático y eutrofización, los que motivan el desarrollo y la escritura de esta tesis doctoral con el objetivo fundamental de profundizar en nuestro conocimiento de la ecología de estas especies.

1.1 Términos “zooplancton gelatinoso”, “medusa” y “fase medusa”

Como punto de partida de esta tesis doctoral se debe clarificar la terminología utilizada en el desarrollo de la misma, tanto por la existencia en inglés de dos términos, *jellyfish* y *medusa*, que aluden a conceptos diferentes, y que en español se recogen como “medusa”, como por la laxitud en la utilización la palabra *jellyfish* en la literatura científica.

En inglés, *jellyfish* aparece en la literatura científica y divulgativa como término genérico para referirse a una amplia variedad de organismos, pero carece de una definición formal (Brotz *et*

al., 2012). Este puede encontrarse utilizado tanto para hacer referencia a organismos que durante su ciclo de vida manifiestan una fase con morfología medusoide, con sombrero o umbrela y tentáculos, y que se incluyen dentro del filo Cnidaria (Clases Cubozoa, Hydrozoa, Staurozoa y Scyphozoa), como para hacer referencia a otros organismos planctónicos sin fase medusa incluidos en los filos Ctenophora y Chordata (Hamner & Dawson, 2009; Richardson *et al.*, 2009; Brotz *et al.*, 2012; Purcell *et al.*, 2012). Como sinónimo de este término, en la literatura científica, se encuentra el de “zooplancton gelatinoso”, del inglés *gelatinous zooplankton* (Brotz *et al.*, 2012). Además, dentro del concepto inglés de *jellyfish* se hace una mención especial a las medusas verdaderas, *true jellyfish*, que engloban únicamente a las especies de la clase Scyphozoa (Gershwin, 2016). A lo largo del desarrollo de esta tesis doctoral se utilizarán los términos “medusa” y “zooplancton gelatinoso” para hacer referencia al conjunto de organismos englobados en el inglés *jellyfish*, reservando el concepto de “medusa verdadera” para referir de forma exclusiva a los organismos pertenecientes al grupo de los escifozoos.

Medusa (latín) fue utilizado por primera vez en referencia a componentes del zooplancton gelatinoso, a raíz de la publicación de la obra *Systema Naturae* (Linnaeus, 1758), como el género original de numerosas especies de escifozoos. Su uso como tal puede encontrarse en otras obras del siglo XVIII (*e.g.* Forsskål, 1775), aunque la descripción original de Linneo se dividió a partir del siglo XIX para empezar a conformar los géneros actuales (Péron & Lesueur, 1810), abandonándose progresivamente la utilización de esta palabra en latín en los textos científicos. En 1862, se establece la utilización del término *medusa* (inglés) para hacer referencia exclusivamente a la fase planctónica no larvaria del ciclo vida de cubozoos, hidrozoos y escifozoos (Agassiz, 1862). Es decir, *medusa* hace referencia desde este momento a aquella fase del ciclo de vida que posee umbrela y tentáculos (Brotz *et al.*, 2012; Gershwin, 2016). Durante el desarrollo de esta tesis doctoral, se referirá la fase planctónica no larvaria, con umbrela y tentáculos, de los organismos objeto de estudio bajo el término “fase medusa”.

1.2 Proliferaciones de zooplancton gelatinoso

El zooplancton gelatinoso presenta, debido a los ciclos de vida y dinámica de las especies que lo componen, cambios en las abundancias y densidades de los organismos. Sin embargo, estas variaciones no siempre se encuentran relacionadas con un aumento en el número de especímenes presentes en el agua. De acuerdo con la terminología establecida por Graham *et al.* (2001) y Hamner & Dawson (2009) los bancos de medusas deben diferenciarse, según cómo

se produzca su formación, en proliferaciones aparentes, que pueden ser agregaciones o enjambres (*swarms*), y floraciones verdaderas o *blooms*.

Las proliferaciones aparentes no implican un aumento real o demográfico del número de individuos que componen la población de zooplancton gelatinoso, sino una redistribución de los organismos que deriva en incrementos puntuales de su densidad. Dentro de estas proliferaciones aparentes, una agregación de zooplancton gelatinoso es un fenómeno por el que aumenta puntualmente la concentración de organismos debido a motivos externos a estos, como son su movimiento forzado por corrientes, viento o el atrapamiento de especímenes en zonas confinadas con escaso hidrodinamismo. Un enjambre o *swarm* supone un aumento puntual en la concentración de organismos favorecido por la capacidad natatoria de estos. Hamner & Dawson (2009) también hacen referencia al concepto de “acumulación”, pero, dado que lo más probable es que estas agregaciones y enjambres tengan un sentido biológico, favoreciendo la reproducción o la protección frente a depredadores (Hamner & Dawson, 2009; Fernández-Alías *et al.*, 2021), y a que el término “acumulación” hace referencia a una ausencia de interacción entre los individuos, este no resulta adecuado para referirse a los bancos de medusas.

Únicamente una floración verdadera o *bloom* implica un aumento, con carácter explosivo, en el número de individuos presentes en la columna de agua, independientemente de si la población parte de unas condiciones de ausencia o de baja densidad de ejemplares. Estas floraciones verdaderas ocurren con carácter estacional y, consecuentemente, las medusas que poseen un ciclo de vida metagénico (cubozoos, hidrozoos y escifozoos), con alternancia entre la fase asexual bentónica y la fase sexual planctónica, presentan un potencial para proliferar de forma masiva, aunque también se han detectado *blooms* de cnidarios holoplanctónicos, ctenóforos y tunicados (Hamner & Dawson, 2009).

Generalmente, las floraciones, aparentes y verdaderas, son descritas en términos negativos tanto por la sociedad como por la comunidad científica debido a las interferencias con las actividades humanas que estas producen: competencia con especies de interés comercial a dos niveles, tanto por el alimento como por la depredación de larvas que podrían tener interés comercial tras su desarrollo, colmatación de redes de pesca comercial, interferencia con los trabajos científicos, bloqueo de las tomas de agua de refrigeración de centrales energéticas costeras o picaduras a los bañistas, entre otras (Purcell *et al.*, 2007, 2013; Richardson *et al.*, 2009). Estas interferencias han provocado que, a menudo, las medusas hayan sido ignoradas durante las campañas científicas, evitando las zonas donde se encontraban presentes, o

desechadas como descartes en pesquerías, lo que, sumado a que por la fragilidad de sus cuerpos estos pueden romperse durante su captura con redes, ha dado lugar a una limitación de nuestro conocimiento sobre estos organismos (Mitchell *et al.*, 2021). No obstante, se debe considerar que, si bien las proliferaciones de zooplancton gelatinoso suelen describirse en términos negativos, estos organismos juegan un papel importante en el mantenimiento de la calidad de las aguas en procesos de eutrofización (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002), son utilizados en alimentación, manteniendo una industria pesquera y de acuicultura (Hsieh *et al.*, 2001; Omori & Nanako, 2001; Purcell *et al.*, 2007; Nishikawa *et al.*, 2015; Khong *et al.*, 2016; Leone *et al.*, 2019), y tienen relevancia en el campo de la biología molecular habiéndose descubierto en las medusas la proteína verde fluorescente (GFP) y siendo objeto de investigación en la búsqueda de fármacos (Zimmer, 2005; Sugahara *et al.*, 2006; De Rinaldis *et al.*, 2021; De Domenico *et al.*, 2023; Sudirman *et al.*, 2023). Las medusas presentan, además, los sistemas de natación con mayor rendimiento energético, siendo su biomecánica de interés para el desarrollo de robots de navegación submarina por control remoto (Gemmell *et al.*, 2013, 2015, 2021; Costello *et al.*, 2021).

El interés que estas proliferaciones ha despertado en la comunidad científica ha ido en aumento desde las últimas décadas del siglo XX (Pitt *et al.*, 2018), produciéndose modificaciones y matizaciones en las percepciones. En los primeros años de investigación sobre los *blooms* del zooplancton gelatinoso se instauró la opinión de que las proliferaciones masivas eran más frecuentes y que estas ocupaban una mayor extensión, pudiendo estar relacionado este incremento con determinadas modificaciones antrópicas directas e indirectas (Arai, 2001; Purcell, 2005, 2012; Purcell *et al.*, 2007; Richardson *et al.*, 2009).

Sin embargo, ya desde los primeros años de estas investigaciones se fue crítico con esta postura, argumentando que se habían encontrado correlaciones y que podía asegurarse la existencia de un efecto del medioambiente sobre la dinámica poblacional del zooplancton gelatinoso (Purcell, 2005), pero que las observaciones y series temporales no tenían una extensión suficiente como para descartar la existencia de ciclos plurianuales en la abundancia del zooplancton gelatinoso (Purcell *et al.*, 2007; Condon *et al.*, 2013). Estas observaciones sí permitían, no obstante, el establecimiento de un marco conceptual para argumentar cómo el cambio climático, la eutrofización, la sobrepesca, la modificación del hábitat y la translocación de especies tienen potencial para favorecer las proliferaciones masivas de zooplancton gelatinoso (Richardson *et al.*, 2009).

En la década de 2010, los dos principales metaanálisis realizados sobre las dinámicas poblacionales del zooplancton gelatinoso diferían en sus conclusiones (Brotz *et al.*, 2012; Condon *et al.*, 2013). Brotz *et al.* (2012) encuentran un incremento de las poblaciones de zooplancton gelatinoso en el 62% de las grandes áreas oceánicas, mientras que Condon *et al.* (2013) concluyen que el incremento registrado durante la década de 1990 es, en realidad, parte de una oscilación de 20 años en la abundancia de estos organismos.

Sin embargo, antes de la segunda mitad de la década de 2010, la idea de un incremento global de las proliferaciones de medusas ligado a un efecto antrópico (Purcell *et al.*, 2007; Richardson *et al.*, 2009) ya se había instaurado con una gran aceptación por parte de la comunidad científica (Sanz-Martín *et al.*, 2016; Pitt *et al.*, 2018). Entre 1987 y 2015, más del 60% de las publicaciones sobre ecología de medusas y su dinámica presentaban afirmaciones acerca del incremento de las proliferaciones (Sanz-Martín *et al.*, 2016) y su conexión con estresores antrópicos (Pitt *et al.*, 2018).

La implantación de esta idea entre la comunidad científica es controvertida dado que casi el 50% de los estudios que citan a las publicaciones originales acerca del aumento de la abundancia del zooplancton gelatinoso exceden en su interpretación, o directamente interpretan erróneamente sus conclusiones (Sanz-Martín *et al.*, 2016) y el 70% de los estudios que afirman que los *blooms* se ven facilitados por los estresores antrópicos carecen de evidencia científica al únicamente citar las hipótesis originales o proporcionan evidencias escasas para respaldar estas hipótesis (Pitt *et al.*, 2018). Este sesgo de las citaciones y amplificación de percepciones más allá de la evidencia científica ponen en duda la validez de la idea del “incremento de poblaciones de zooplancton gelatinoso ligada a estresores antrópicos” (Sanz-Martín *et al.*, 2016; Pitt *et al.*, 2018). Además, existen otros factores que puntualizan esta idea e impiden su aceptación de modo general para la totalidad de organismos que componen el zooplancton gelatinoso:

Se debe considerar que, en el momento de la realización de los metaanálisis a principio de la década de 2010, existían alrededor de 37 series de datos con una extensión superior a los 10 años para la comprobación de las hipótesis sobre el incremento en las poblaciones de zooplancton gelatinoso y su relación con estresores antrópicos (Condon *et al.*, 2013). Además, el análisis de estas series temporales de forma conjunta resulta complejo debido a las múltiples metodologías empleadas para recopilar datos y a la necesidad de aunar a todos los grupos faunísticos abarcados por el término *jellyfish* en el grupo genérico del zooplancton gelatinoso (Condon *et al.*, 2013).

Por otra parte, estos análisis presentan un sesgo por la sobrerrepresentación de *Aurelia* spp. Lamarck, 1816, y *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865, y podrían no ser extrapolables a la totalidad del grupo (Pitt *et al.*, 2018). De hecho, dentro de este existen importantes diferencias taxonómicas, en el desarrollo de sus ciclos de vida y grandes divergencias genéticas (Hamner & Dawson, 2009; Greswhin, 2016; Khalturin *et al.*, 2019). Incluso considerando, dentro del filo Cnidaria, aquellos individuos que liberan medusas como parte de su ciclo vital y que se engloban en el taxón Medusozoa (Costello *et al.*, 2021), las diferencias genéticas entre el escifozoo *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) y el cubozoo *Morbakka virulenta* (Kishinouye, 1910), pueden ser equiparables a las existentes entre los erizos marinos y los humanos (Khalturin *et al.*, 2019).

Además, la historia del género *Aurelia* es compleja (Lawley *et al.*, 2021). Al principio del siglo XX se consideraban válidas 12 especies del género *Aurelia* (Mayer, 1910), reducidas por sinonimia a tres durante el desarrollo de dicho siglo (Lucas, 2001). Estas tres especies incluían a *A. aurita*, considerada tradicionalmente como cosmopolita, pero con grandes diferencias “intraespecíficas” en la respuesta a estímulos ambientales entre poblaciones separadas geográficamente (Lucas *et al.*, 2001). Pese a la dificultad para establecer caracteres taxonómicos de diagnóstico para la separación de las especies (Dawson, 2003; Scorrano *et al.*, 2016; Lawley *et al.*, 2021), los análisis genéticos han determinado que *A. aurita* es una especie críptica (Dawson & Martin, 2001). Los esfuerzos combinados realizados durante el siglo XXI han ampliado el número de especies del género *Aurelia*, añadiendo nuevas descripciones y resucitando especies anteriores, hasta alcanzar un total de 26 especies en 2023 (Scorrano *et al.*, 2016; Brown & Gibbons, 2021; Lawley *et al.*, 2021; Garić & Batistić, 2022). Dentro de este género, las dinámicas poblacionales en un contexto de cambio climático podrían ser opuestas entre diferentes especies, con un descenso de las poblaciones de *A. aurita* que se ven beneficiadas por inviernos largos y fríos (Loveridge *et al.*, 2021), y un aumento de las proliferaciones de *Aurelia coerulea* von Lendenfeld, 1884, al adelantar esta su estrobilación y aumentar la producción de éfiras con inviernos cálidos (Zang *et al.*, 2022). Esto implica que las afirmaciones hechas para *A. aurita* con anterioridad a la resolución de su carácter críptico y extrapoladas para el conjunto de los organismos que componen el zooplancton gelatinoso deben ser revisadas.

Por último, se debe considerar que las especies de zooplancton gelatinoso capaces de realizar proliferaciones masivas no se encuentran distribuidas de forma homogénea entre los diferentes grupos que lo componen (Hamner & Dawson, 2009). De hecho, los *blooms* o proliferaciones masivas se encuentran concentrados en la clase Scyphozoa,

independientemente de si se trata de especies holoplanctónicas o con ciclo de vida bipartito (Hamner & Dawson, 2009).

El desarrollo de esta tesis se centra, debido al debate abierto alrededor de las proliferaciones masivas de zooplancton gelatinoso y a su predominancia en especies de la clase Scyphozoa, en la ecología y ciclo de vida de las medusas verdaderas, así como en las relaciones existentes entre las presiones antrópicas y las proliferaciones masivas.

1.3 Presiones antrópicas y proliferaciones masivas de zooplancton gelatinoso

Como se ha expuesto anteriormente, pese a haberse puesto de manifiesto una posible amplificación no fundamentada de las conexiones entre estresores antrópicos y el desencadenamiento de las proliferaciones masivas de medusas (Richardson *et al.*, 2009; Sanz-Martín *et al.*, 2016; Pitt *et al.*, 2018), este marco conceptual ha condicionado las investigaciones del campo. Por tanto, resulta imprescindible su inclusión en la introducción de esta tesis doctoral (Figura 1.1) y su posterior discusión, junto con la percepción del incremento de proliferaciones de medusas, en el desarrollo de los capítulos que la componen. Los cinco factores que se han considerado como favorecedores del incremento de la abundancia de zooplancton gelatinoso en los mares son la eutrofización, el cambio climático, la modificación del hábitat, la sobrepesca y la traslocación de especies (Richardson *et al.*, 2009) debido a lo siguiente:

La eutrofización es un proceso de degradación ecosistémica derivado de un incremento en el aporte de materia orgánica a un ecosistema (Nixon, 2009) y tiene una gran influencia en sistemas costeros con renovación de aguas restringida (Cloern *et al.*, 2016). Durante el desarrollo de este proceso son frecuentes las proliferaciones de fitoplancton (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a), la formación de bolsas de hipoxia o anoxia (Nixon, 2009; Fernández-Alías *et al.*, 2022) o el colapso de grupos faunísticos (Papantoniou *et al.*, 2020). Se ha postulado que estos procesos pueden favorecer a las poblaciones de zooplancton gelatinoso en varios niveles (Arai, 2001). Por un lado, el aumento de la turbidez de las aguas daría a las especies del zooplancton gelatinoso una ventaja sobre depredadores dependientes de la visión para la captura de alimento (Purcell *et al.*, 2007). Por otro, la capacidad de algunas especies de medusas para desarrollar su ciclo de vida en ambientes hipóxicos (Ishii *et al.*, 2008) y la amplia variedad de organismos sobre los que pueden depredar (Richardson *et al.*, 2009) les proporcionaría una ventaja competitiva sobre otros grupos faunísticos.

El cambio climático y, fundamentalmente, el calentamiento global (Ramanathan & Feng, 2009) se han postulado como uno de los factores que afectan a las poblaciones de zooplancton gelatinoso (Richardson *et al.*, 2009). Por un lado, las proliferaciones de medusas, cuando ocurren, tienen un marcado carácter estacional (van Walraven *et al.*, 2015; Ruzicka *et al.*, 2016; Guevara *et al.*, 2017; Stone *et al.*, 2019) que, en muchos casos, coincide con la temporada estival y temperaturas más elevadas de la columna de agua (Purcell *et al.*, 2007). Por otro, en cultivos de laboratorio se ha demostrado, en varias especies, cómo las temperaturas elevadas favorecen la reproducción asexual y la estrobilación en la fase pólipo (Prieto *et al.*, 2010; Holst, 2012; Purcell *et al.*, 2015). Debido a esto, se instauró y generalizó la creencia de que, para el zooplancton gelatinoso, «cuanta mayor temperatura, mejor», ‘The warmer the better’ (Ruiz *et al.*, 2012).

Como se desarrolla en el apartado 1.4, sobre el ciclo de vida, aquellas especies del zooplancton gelatinoso que poseen una fase bentónica necesitan de la existencia de un sustrato sólido para fijarse. En el caso de los escifozoos, esta fase se ha localizado en el campo en muy pocas ocasiones, repartiéndose estas observaciones entre sustratos naturales y artificiales (Malej *et al.*, 2012; Wang & Sun, 2015; Marques *et al.*, 2019; van Walraven *et al.*, 2020). No existen estudios de campo donde se compare la fijación de los pólipos sobre sustratos artificiales con los sustratos naturales, pero, en cualquier caso, se puede proponer que el aumento de disponibilidad de sustrato sólido contribuye al aumento en la población total de pólipos.

La sobrepesca es uno de los problemas de manejo ecosistémico que más preocupa a la comunidad científica ante la evidencia de que la explotación del ecosistema marino deriva en una transición del nivel trófico promedio desde depredadores de vida larga hacia el predominio de organismos con un menor nivel trófico y vidas más cortas (Pauly *et al.*, 1998). En última instancia, la eliminación de depredadores y competidores de las medusas podría dar lugar a un incremento de la disponibilidad de alimento y, por ende, facilitar sus proliferaciones (Richardson *et al.*, 2009). Ejemplos de la influencia de este factor son las proliferaciones que siguieron a la reducción del rendimiento pesquero de peces planctívoros como la sardina, la anchoa o el arenque (Lynam *et al.*, 2006, 2011). Sin embargo, no todos los colapsos de pesquerías dan lugar a incrementos del alimento disponible para medusas ni desencadenan proliferaciones de estas (Richardson *et al.*, 2009). Por ejemplo, cuando las pesquerías afectadas son de especies piscívoras, el incremento en la abundancia se produce en peces planctívoros en lugar de en medusas (Mullon *et al.*, 2005).

Finalmente, se debe considerar la translocación de las especies. Si bien algunas especies pueden ser capaces de aumentar sus rangos de distribución original sin ayuda de un vector antrópico (Rippingale & Kelly, 1995), debido a la corta duración de las fases pelágicas y a las velocidades natatorias que desarrollan en estas etapas (von Montfort *et al.*, 2023) se hace necesaria la intervención de factores adicionales para cubrir las distancias que exceden el máximo desplazamiento alcanzable durante la fase pelágica. Los factores propuestos para la dispersión de organismos del zooplancton gelatinoso con mediación antrópica incluyen las aguas de lastre, la reducción de las distancias físicas por medio de la apertura de canales o el mal manejo de especies de acuario (Bolton & Graham, 2006; Purcell *et al.*, 2007; Richardson *et al.*, 2009; Isilbinir *et al.*, 2015).

Todos estos factores se reúnen para elaborar la hipótesis de la regresión de los océanos hacia un estado similar al del Cámbrico (Figura 1.1): océanos más cálidos e hipertróficos con dominancia de organismos más simples y de vidas más cortas entre los que las medusas emergerían en la cima de la pirámide trófica (Parsons & Lalli, 2002; Richardson *et al.*, 2009).

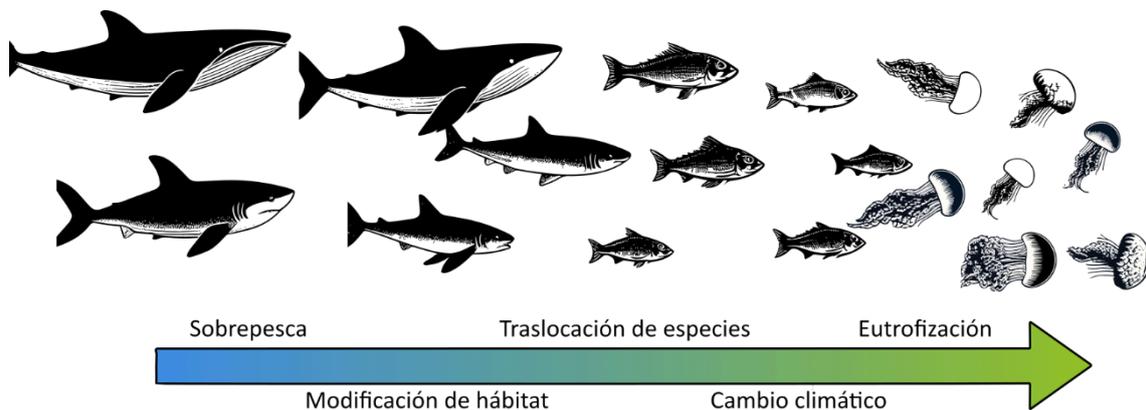


Figura 1.1. Marco conceptual del cambio en las especies clave controlando las redes tróficas marinas en un proceso de regresión hacia composiciones específicas típicas del Cámbrico debido a la degradación de los océanos. Basada en Pauly *et al.* (2008).

1.4 Ciclo de vida en la clase Scyphozoa

La clase Scyphozoa, cuyos integrantes reciben el nombre de medusas verdaderas, está compuesta por tres órdenes: Coronatae, Semaestomeae y Rhizostomeae, y alrededor de doscientas cincuenta especies (Hamner & Dawson, 2009; Jarms & Morandini, 2019; Fernández-Alías *et al.*, 2021; Lawley *et al.*, 2021). Las medusas verdaderas presentan, generalmente, un ciclo de vida bipartito, con alternancia entre una fase bentónica, con reproducción asexual, y una fase planctónica, con reproducción sexual (Hamner & Dawson, 2009; Gershwin, 2016). Las etapas del ciclo de vida: *scyphistoma* o escifopólipo, estróbilo, éfira, medusa y plánula, quedan establecidas con esa denominación, suprimiéndose su anterior categorización como géneros de diferentes especies y enlazándose como estadios del ciclo vital de una misma especie a partir de la segunda mitad del siglo XIX (Agassiz, 1862).

1.4.1 Fase bentónica

Escifopólipo

La fase bentónica del ciclo de las medusas verdaderas comienza con la fijación de una plánula sobre sustrato sólido y el desarrollo de un pólipo, denominado escifopólipo o *scyphistoma*, a partir de esta. Los pólipos quedan fijados al sustrato por medio de un disco basal para, posteriormente, comenzar a alargarse, y desarrollar tentáculos y una boca sobre el disco oral, en el extremo opuesto al disco basal (Schariti *et al.*, 2008; Fuentes *et al.*, 2011). El número de tentáculos del pólipo oscila, en función de la especie, entre 12 y 32, siendo generalmente múltiplo de 4, mientras que la altura de estos, menos variable, es aproximadamente de 2 a 5 mm (Schariti *et al.*, 2008; Fuentes *et al.*, 2011).

El pólipo, una vez formado, puede colonizar el sustrato reproduciéndose asexualmente a través de diferentes métodos: gemación lateral típica, gemación lateral por medio de estolones, gemación *tipo-Sanderia*, reproducción a partir de fragmentos tallos o estolones, yemas o planuloides de natación libre, podocistos y partículas móviles de tejido que se asemejan a yemas (Schariti *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2023a).

La gemación lateral típica, *typical lateral budding* (LB), consiste en el desarrollo de una protuberancia, generalmente en la base del pólipo, que desarrolla tentáculos, dando lugar a un nuevo pólipo que se separa del progenitor (Gershwin, 2016). La gemación también puede ocurrir con el desarrollo de un nuevo pólipo desde el disco basal, pudiendo quedar este unido al original de forma lateral como ocurre en la gemación *tipo-Sanderia*, *Sanderia-type budding* (StyB), con la liberación de yemas o planuloides de natación libre desde el pólipo progenitor,

free swimming buds/planuloids (FSB), que se fijarán dando lugar a la descendencia, o con el desarrollo de las yemas que darán lugar a un nuevo pólipo sobre un estolón unido al *scyphistoma* parental, *lateral budding by means of stolons* (LBst). La producción de estolones sobre los que se desarrollan los nuevos pólipos puede, a su vez, generar puntos de tensión por los que el estolón (o tallo) se rompe, dando lugar a fragmentos libres con la capacidad de desarrollarse hasta pólipos, *reproduction from parts of stolons/stalks* (ST). Estos fragmentos pueden liberarse también al desplazarse los pólipos lateralmente dejando a su paso fragmentos de tejido recubiertos de queratina denominados podocistos, *podocysts* (POD). Los podocistos pueden eclosionar rápidamente dando lugar a un nuevo pólipo o resistir como quiste durante años hasta que las condiciones sean favorables. Finalmente, y de forma similar al FSB, los pólipos pueden liberar partículas móviles, *motile particles* (MP), capaces de desarrollar un nuevo pólipo tras fijarse al sustrato (Schiariti *et al.*, 2014; Gershwin, 2016; Wang *et al.*, 2023a). Las diferentes especies de escifozoos pueden poseer un único método de reproducción asexual, como ocurre con *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld, 1884 y *Lychnorhiza lucerna* Haeckel, 1880, alternar entre varios como hacen las medusas luna, *Aurelia* spp., o poseer uno mayoritario y otro que presentan con excepcionalidad, tal y como ocurre con *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778) (Fuentes *et al.*, 2011; Schiariti *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2023a).

Estrobilación

La fase bentónica concluye con un proceso de liberación de éfiras a la columna de agua denominado estrobilación. En este proceso, el pólipo se alarga y se segmenta transversalmente dando lugar a la formación de una o varias costillas en función de si la especie posee una estrobilación monodisco, con liberación de una éfira por pólipo, o polidisco, donde el número de éfiras liberadas por pólipo puede superar la decena (Fuentes *et al.*, 2011; Lucas, 2012). Tras la formación de las constricciones trasversales, los tentáculos del pólipo son reabsorbidos y en cada uno de los segmentos formados se diferencia una éfira de ocho brazos, que será liberada y se desarrollará hasta la formación de una medusa adulta (Gershwin, 2016). Durante el proceso de liberación de éfiras, el *scyphistoma*, carente de tentáculos y con la formación de segmentos diferenciados en el extremo oral, recibe el nombre de estróbilo (Schiariti *et al.*, 2008; Fuentes *et al.*, 2011; Gershwin, 2016). El pólipo residual tras la liberación de las éfiras tiene un comportamiento diferenciado entre las especies de escifozoos: en el caso de *Cotylorhiza tuberculata* (Macri, 1778) pueden alcanzarse mortandades completas de la fase bentónica tras la estrobilación (Prieto *et al.*, 2010), el residuo de *R. pulmo* es capaz de regenerar los tentáculos y desarrollar un pólipo maduro en dos semanas post-estrobilación

(Fuentes *et al.*, 2011) y los pólipos de *Rhopilema nomadica* Galil, Spanier & Ferguson, 1990 son capaces de producir eventos sucesivos de estrobilación a la vez que mantienen una colonización del sustrato vía podocistos (Lotan *et al.*, 1992).

El proceso de estrobilación puede dar comienzo mediante señales físicas o químicas (Lucas, 2012; Helm, 2018). La aparición estacional de la fase medusa en la mayoría de las poblaciones de escifozoos es indicativo del papel que juega la temperatura en su ciclo de vida (Fernández-Alías *et al.*, 2021), estando los genes que regulan la expresión de las proteínas candidatas a hormonas regulatorias de la estrobilación fuertemente regulados por las oscilaciones térmicas (Fuchs *et al.*, 2014; Brekhman *et al.*, 2015). Sin embargo, la respuesta de las diferentes especies de escifozoo frente a este parámetro no es homogénea, pudiendo desencadenarse el proceso de estrobilación tanto por aumentos como por descensos térmicos (Fuchs *et al.*, 2014; Brekhman *et al.*, 2015). Si bien la temperatura se considera el parámetro principal en la regulación de la estrobilación, este no es el único ya que también puede actuar como inductor las variaciones de salinidad (Lucas, 2012; Helm, 2018). El mecanismo molecular de la estrobilación no se encuentra descrito y es uno de los campos donde es necesario profundizar en la investigación, pero se puede resaltar que el yodo, los compuestos que contienen indol y las hormonas tiroideas, así como sus derivados, juegan un papel en el desencadenamiento del proceso (Spangenberg, 1967; Fuchs *et al.*, 2014; Helm, 2018).

1.4.2 Fase pelágica

Fase éfira

Las éfiras recién liberadas tienen simetría radial y se caracterizan por su forma de disco aplanado en el que ocho brazos petaloides se extienden desde el estómago central, con el que quedan conectados en su extremo distal por medio de canales gástricos (Holst *et al.*, 2007; Fuentes *et al.*, 2011; Holst, 2012). El extremo distal de estos brazos presenta una hendidura en forma de “U” en la que se ubican las ropalias, nódulos nerviosos que controlan las pulsaciones de la umbrela y en los que se encuentran los estatocistos y ocelos (Gershwin, 2016). Estos brazos petaloides, debido a la presencia de las ropalias, también reciben la denominación de *rhopaliar lappets* (Holst, 2012). En el centro de las éfiras se encuentra el estómago, sobre el que protruye un manubrio cruciforme formado por cuatro labios (Holst, 2012).

Durante esta fase, la función principal es la de nutrición. Es decir, las éfiras se focalizan en el crecimiento somático para alcanzar, en el menor tiempo posible, la fase medusa. Las principales transformaciones que ocurren en esta fase son el crecimiento en longitud de los lóbulos (*velar lappets*) localizados en los espacios libres entre los brazos petaloides de modo

que estos se conecten y fusionen, no solo por el extremo central sino también por el distal (Holst, 2007; Fuentes *et al.*, 2011). En este proceso se produce un desarrollo del sistema gástrico, marcado por la aparición de nuevos canales radiales, divisiones de los originales y formación de conexiones entre ellos (Holst, 2007; Fuentes *et al.*, 2011). Además, se produce un engrosamiento de la mesoglea, lo que confiere un aspecto acampanado a los organismos dejando atrás la configuración de disco plano que poseían como éfira (Holst, 2007). La formación de una medusa verdadera se completa con el desarrollo de brazos orales, adquiriendo los ejemplares en fase medusa una morfología con un eje cabeza (campana) – tentáculos (brazos orales + tentáculos). De forma general, se considera que la éfira termina su transformación a medusa cuando los ejemplares tienen un diámetro entre 1 y 2 cm (Kikinger, 1992; von Montfort *et al.*, 2023).

Fase medusa

La fase medusa de los escifozoos es la de mayor duración en la vida pelágica de estos organismos, pero, aun así, presenta, salvo contadas excepciones, una duración inferior al año (Stone *et al.*, 2019; Lee *et al.*, 2021). Es también la fase de mayor tamaño del ciclo de vida, pudiendo superar en especies como la medusa de Nomura, *Nemopilema nomurai* Kishinouye, 1922, los dos metros de diámetro de umbrela y los 200 kg de peso (Gershwin, 2016). Alcanzar este tamaño, partiendo desde un pólipo de 1-5 mm y pasando por una fase éfira menor de 2 cm en un periodo inferior al año, implica unas tasas de crecimiento muy elevadas (Palomares & Pauly, 2009; Leoni *et al.*, 2021b) que se alcanzan debido al potencial depredador sobre múltiples grupos planctónicos y a su capacidad de modificar la dieta en función del tamaño o la disponibilidad de alimento (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002; Nagata & Morandini, 2018; Marques *et al.*, 2020; Wang *et al.*, 2020; Leoni *et al.*, 2022).

Los escifozoos son uno de los grupos con mayor rendimiento energético natatorio (Gemmell *et al.*, 2013, 2015, 2021; Costello *et al.*, 2021) y su velocidad de desplazamiento, en la mayoría de las familias, se ve incrementada con el tamaño (von Montfort *et al.*, 2023). Por lo tanto, además de una mayor duración pelágica, la fase medusa es la que posee una mayor capacidad de dispersión sin mediación antrópica. En esta etapa, la energía obtenida por la alimentación se emplea, además de para el desplazamiento, tanto para el crecimiento somático como para la reproducción, que alternan en prioridad bajo condiciones de alta o baja disponibilidad de alimento respectivamente (Lucas, 2001). De forma general, los escifozoos presentan una separación entre sexos, ovogénesis, espermatogénesis y fecundación interna o externa (Kikinger, 1992; Pitt & Kingsford, 2000b; Gershwin, 2016). La fase medusa concluye después de

la liberación de las plánulas ciliadas producidas en la reproducción sexual (Kikinger, 1992), momento en el que, salvo algunos ejemplares de determinadas especies, se produce una mortandad masiva de los individuos de esta fase medusa que desaparece de la columna de agua (Fernández-Alías *et al.*, 2020).

Fase plánula

La fase plánula, con la que se cierra el ciclo de vida, tiene como único objetivo encontrar un sustrato sólido sobre el que fijarse y dar lugar a un pólipo. El desarrollo embrionario que da lugar a las plánulas desde el momento de la fecundación es aproximadamente de dos días (Kikinger, 1992; Holst *et al.*, 2007). La duración de la fase plánula es variable, dependiendo del éxito que tenga encontrando un sustrato sólido sobre el que asentarse para transformarse en pólipo y de la temperatura (Prieto *et al.*, 2010; Franco, 2016). La fijación de las plánulas y el desarrollo de los pólipos puede ocurrir sobre una amplia variedad de sustratos sólidos: ladrillos, conchas marinas, fanerógamas, plásticos, vidrios, roca, tubos calcáreos de poliquetos, ascidias, etcétera (Malej *et al.*, 2012; Marques *et al.*, 2015; Franco, 2016; van Walraven *et al.*, 2020).

1.5 El Mar Menor como modelo de estudio de las proliferaciones de escifozoo

El Mar Menor es una laguna costera mediterránea en la que las proliferaciones de escifozoos, con particular incidencia desde 1993, se han sucedido de forma estacional durante tres décadas. Esta laguna costera reúne, además, las características descritas como marco conceptual por el que las proliferaciones de zooplancton gelatinoso se ven beneficiadas (Figura 1.1). Aunque se desarrollará en mayor profundidad en el Capítulo 2, se debe destacar que el Mar Menor se encuentra bajo un proceso de eutrofización que comenzó en la década de 1980 con la transición de una agricultura de secano a una de regadío (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002), que el sustrato sólido disponible en su zona costera se ha visto incrementado mediante la construcción de diques y de 10 puertos comerciales y deportivos (Pérez-Ruzafa *et al.*, 1987; Fernández-Alías *et al.*, 2020), que acoge una importante industria pesquera (Marcos *et al.*, 2015), que cuenta con, al menos, dos especies de escifozoos no autóctonos en la laguna (Pérez-Ruzafa, 1996, 1997) y que las anomalías térmicas registran una tendencia al alza (Fernández-Alías *et al.*, 2023a).

Además de reunir los requerimientos del marco teórico, las condiciones lagunares, incluyendo las poblaciones de escifozoos, han sido monitorizadas en diferentes periodos desde 1997 hasta la actualidad (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a). Las series temporales de abundancia de escifozoos son escasas en la bibliografía (Mitchell *et al.*, 2021) y, en el caso de la existente en el Mar

Menor, ésta se complementa con un amplio conocimiento sobre el funcionamiento del ecosistema que incluye las dinámicas de nutrientes (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002; García-Pintado *et al.*, 2007), de zooplancton (Gilbert *et al.*, 2001) e ictioplancton (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2004; Quispe, 2014), de fitoplancton (Ros & Miracle, 1984; Mercado *et al.*, 2021; Ouaisa *et al.*, 2023), ictiofauna (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2006; Verdiell-Cubedo *et al.*, 2006, 2007, 2012, 2013a, b; Guerrero-Gómez *et al.*, 2022; Almeida *et al.*, 2023; Zamora-López *et al.*, 2023) o de vegetación bentónica e interacciones fanerógamas-algas (Pérez-Ruzafa *et al.*, 1989, 2012; Terrados & Ros, 1991) entre otras (ver Pérez-Ruzafa & Marcos (2016) para una recopilación de los trabajos publicados a esa fecha).

La existencia de una serie de datos prolongada y de un *corpus* literario consolidado permite, a lo largo de esta tesis doctoral, abordar incógnitas relacionadas con la dinámica de los escifozoos a diferentes escalas temporales y espaciales, disminuyendo la incertidumbre asociada a lagunas de conocimiento en los ecosistemas objeto de estudio. Los objetivos de esta tesis doctoral, pormenorizados en el Capítulo 3, se centran en la caracterización de los ciclos de vida de las especies de escifozoos presentes en el ecosistema lagunar, los efectos que los procesos de eutrofización y cambio climático puedan ejercer sobre estos ciclos de vida y la búsqueda de patrones extrapolables de pequeña a gran escala espacial tales como la identificación de características de las especies y los hábitats donde ocurren las proliferaciones o los mecanismos de dispersión de las medusas verdaderas.

Capítulo 2: El Mar Menor como modelo de estudio de las proliferaciones de escifozoos

El Mar Menor es una laguna costera hipersalina de 136.1 km² de extensión y 4.4 m de profundidad media situada en la Comunidad Autónoma de la Región de Murcia, en el sureste de España (Figura 2.1). Aunque actualmente se trata de un mar interior, hace 10 millones de años era una gran bahía abierta al Mar Mediterráneo en la que la deposición de sedimentos sobre islotes y promontorios volcánicos terminó conectándolos en una flecha litoral conocida actualmente como La Manga (Montenat, 1977; Lillo, 1981). El Mar Menor alcanza su configuración actual hace 1000 años (Pérez-Ruzafa *et al.*, 1987), reflejándose su formación en las cinco islas interiores de origen volcánico: la isla Perdiguera, la del Barón o Mayor, la del Sujeto, la Redonda y la del Ciervo, y en Isla Grosa, en la cara mediterránea de La Manga (Figura 2.1).



Figura 2.1. Localización geográfica del Mar Menor con indicación de las islas e islotes interiores y exteriores y los canales de comunicación de la laguna con el Mediterráneo.

Al igual que el resto de las lagunas costeras, el Mar Menor es un ecosistema de transición marítimo-terrestre, con influencias de los ecosistemas de ambas partes, pero imponiendo restricciones a los flujos de agua y de organismos desde el mar abierto (Kjerfve, 1994; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2011; Pérez-Ruzafa & Marcos, 2016). Además, estas lagunas costeras son ecosistemas dinámicos que cambian de forma y tamaño debido a procesos naturales (De Wit, 2011) que en el Mar Menor se ejemplifican por medio de la apertura y cierre de sus comunicaciones con el Mediterráneo denominadas “golas”. Estas golas son canales, de origen natural o artificial, expuestos a un régimen de deposición y retirada de sedimentos que permiten el intercambio de agua y el tránsito de organismos entre las dos masas de agua. Los canales, por tanto, atraviesan el cordón dunar de la flecha litoral de La Manga. Actualmente, en el Mar Menor, de norte a sur, aparecen las golas de las Encañizadas (≤ 1 m de profundidad), El Estacio (≤ 1 m antes de la década de 1970, 5 m después) y Marchamalo (≤ 1 m) (Figura 2.2). Dentro del Mar Menor, debido a la lenta tasa de renovación de agua impuesta por los canales, las corrientes están dirigidas fundamentalmente por el viento, mientras que el efecto de la marea es prácticamente nulo (por debajo de 1 mm/s) (De Pascalis *et al.*, 2012; García-Oliva *et al.*, 2018). La restricción en el intercambio de agua genera unos importantes gradientes fisicoquímicos que, junto con la escasa profundidad y la gran irradiancia incidente, dotan a este ecosistema, tal y como ocurre en la mayoría de las lagunas costeras, de una gran productividad de la que numerosas especies se aprovechan al utilizarla de guardería (Kennish & Paerl, 2010; Verdiell-Cubedo *et al.*, 2012; Cloern *et al.*, 2016; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019b, 2020b). Esto convierte a las lagunas costeras en general, y al Mar Menor en particular, en ecosistemas de un gran interés ecológico, a lo que se suma el interés cultural y socioeconómico y los beneficios que los servicios ecosistémicos producen sobre la población (De Groot *et al.*, 2012; Marcos *et al.*, 2019; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2020a).

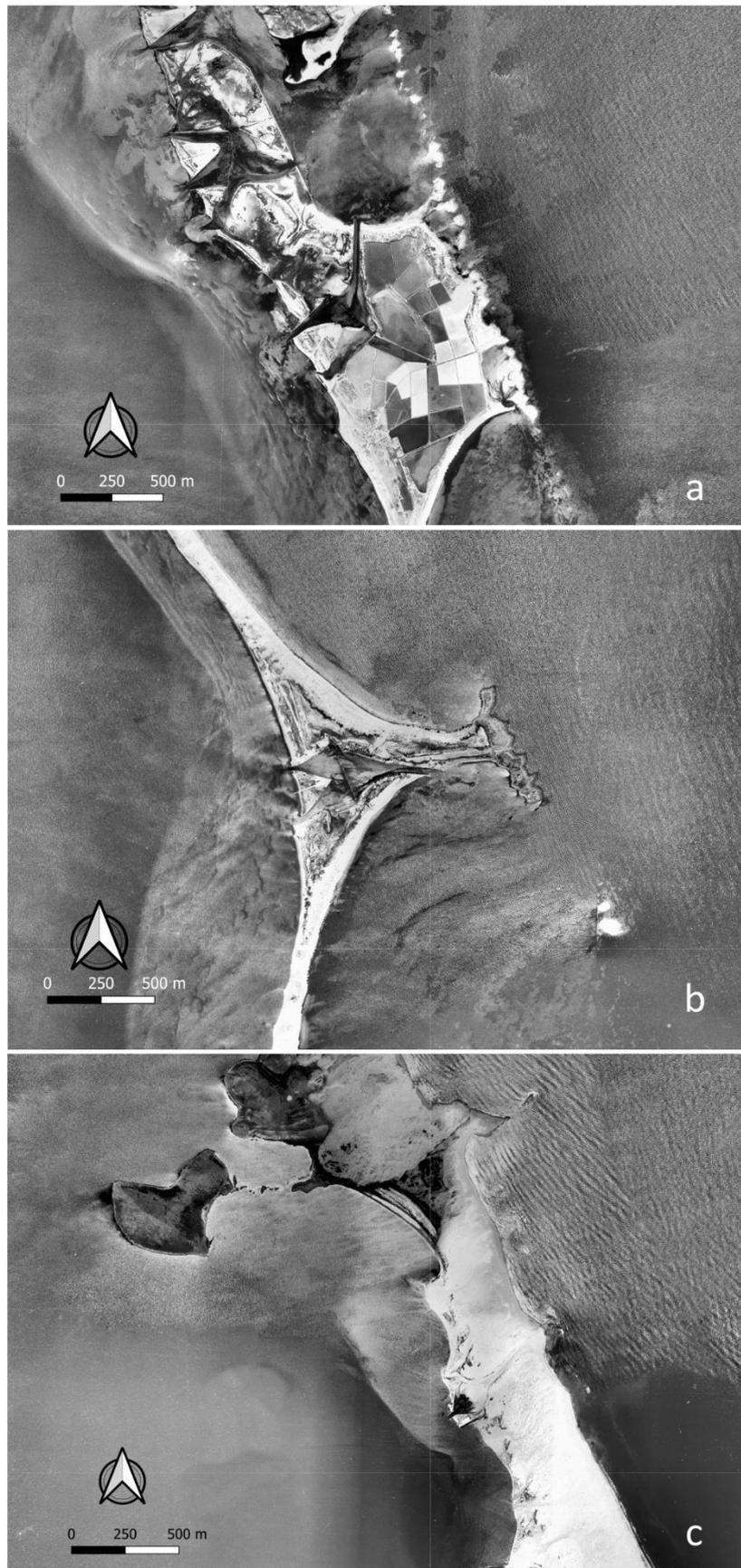


Figura 2.2. Canales de comunicación entre el Mar Menor y el Mar Mediterráneo en el año 1956. a) Encañizadas, b) Estacio, c) Marchamalo.

2.1 Contexto histórico

2.1.1 Primeros poblamientos y actividades tradicionales: pesca, minería y agricultura de seco (2500 a.C. – 1950 d.C.)

El primer fósil de homínido, cuya especie no ha sido identificada, en las inmediaciones del Mar Menor corresponde con una falange datada hace aproximadamente 850000 años (Muñoz Murcia, 2021). El hallazgo de estos restos, que corresponde con uno de los registros homínidos más antiguos de Europa, presenta una discontinuidad cronológica de 700000 años con respecto a los siguientes restos homínidos encontrados en la región, los cuáles se datan hace 130000 años. Este registro sí se ve continuado en el tiempo y se han encontrado restos dispersos de hasta 10000 años de antigüedad. Sin embargo, la ausencia de conchas u otros restos malacológicos sugiere que la interacción con el litoral por parte de estos homínidos era escasa (Muñoz Murcia, 2021). No podemos, por tanto, hablar de un comportamiento sedentario y del establecimiento de asentamientos en la ribera del Mar Menor hasta el año 2750 a.C., momento en el que se tiene evidencia de un asentamiento, denominado de Las Amoladeras, en el comienzo de La Manga (Lillo, 1981; Pérez-Ruzafa *et al.*, 1987; Muñoz Murcia, 2021). Los emplazamientos litorales de la época tenían pequeña extensión ya que el litoral marmenorense se encontraba rodeado en aquella época por bosques frondosos de pinos, encinas, robles y tejos que daban cobijo a grandes carnívoros y que dificultaban el establecimiento de grandes poblaciones (León & Bellido, 2016; Fundación Integra, 2021). Posteriormente, esta ubicación geográfica ha registrado el paso de las civilizaciones fenicia, griega y tiria, las cuales establecieron relaciones comerciales con los pobladores íberos, comenzando a desarrollarse la actividad minera en las sierras del sur de la laguna en dirección a la actual ciudad de Cartagena.

Estas tres civilizaciones no llegaron a asentarse en el litoral marmenorense y no sería hasta la llegada de los cartagineses (s. VI a.C.) y posterior conquista y dominación romana (s. II a.C. – s. IV d.C.) cuando comenzaría a realizarse una explotación importante de los recursos de la zona (Lillo, 1981; Pérez-Ruzafa *et al.*, 1987). Durante esa época, el Mar Menor contaba con una profundidad superior a la actual, habiendo podido las grandes naves romanas navegar en la albufera. Con la llegada de los romanos se intensificó la actividad minera en las zonas circundantes y comenzó la actividad salinera en la zona norte de la laguna, mantenida hasta la actualidad en las denominadas «Salinas de San Pedro». Entre los s. VIII y s. XIII la zona estuvo dominada por la población árabe y, en la época andalusí, se construyeron, en el norte de la

laguna, las Encañizadas, un sistema de pesca a base de cañas y estacas que continúa utilizándose actualmente junto con la langostinera y las morunas (Lillo, 1981; León & Bellido, 2016).

La conquista cristiana durante el reinado de Alfonso X fue continuada con una repoblación de la zona que proseguiría hasta el siglo XVI. Durante este periodo de repoblación cristiana, la piratería berberisca hostigaría a los nuevos pobladores y los forzaría a trasladarse a zonas interiores (Torres Fontes, 1976; Martínez & Molina Molina, 2021). En el siglo XVI, durante los reinados de Carlos I de España y, fundamentalmente, de Felipe II, la piratería, que se incrementó exponencialmente, aprovechaba los canales o “golas” para la entrada al Mar Menor y los bosques para ocultarse, forzando al monarca a ordenar una deforestación de la Manga y la construcción de tres torres de ahumada (Torres Fontes, 1976; Fundación Integra, 2021). Estas deforestaciones, acompañadas de roturaciones del terreno, continuaron durante los siglos XVII y XVIII, aumentando las tasas de sedimentación en el Mar Menor (Pérez-Ruzafa *et al.*, 1987). Además, se vieron acompañadas por los vertidos de una creciente actividad minera, los cuáles prosiguieron hasta el año 1950 (Pérez-Ruzafa *et al.*, 1987, 2023).

Durante el s. XIX el Mar Menor comenzó a configurarse como destino turístico y, paulatinamente, aumentó el área dedicada al cultivo de secano, así como las perforaciones para la construcción de pozos para la extracción de agua (Pérez-Ruzafa *et al.*, 1987; León & Bellido, 2016). En el año 1900, la población en los tres núcleos principales, Torre Pacheco, San Javier y San Pedro del Pinatar, era de unos 15000 habitantes, manteniéndose relativamente estable hasta el año 1950 (Pérez-Ruzafa *et al.*, 1987; Romero-Díaz *et al.*, 2017). A pesar de estos de poblamientos y las industrias desarrolladas en la zona (agrícola, pesquera, turística), y exceptuando las descargas mineras, el funcionamiento del Mar Menor con anterioridad a la segunda mitad del s. XX se encontraba dirigido principalmente por factores naturales (Pérez-Ruzafa *et al.*, 1987).

2.1.2 Desarrollo urbanístico, modificaciones costeras y cambio del régimen agrario (1950-actualidad)

Las presiones antrópicas sobre el Mar Menor aumentaron de forma considerable durante la segunda mitad del siglo XX y, actualmente, ejercen un forzamiento significativo sobre la laguna. Estas presiones incluyen modificaciones de los canales de comunicación con el Mar Mediterráneo, el cambio del régimen agrario de secano a regadío, la urbanización y la creación de playas. En este capítulo se han construido las figuras que representan las modificaciones principales a partir de las ortoimágenes de 1956, 1981, 2004 y 2022 disponibles en el Sistema

de Información Territorial de la Región de Murcia (SITMURCIA; <https://sitmurcia.carm.es/web/sitmurcia/cartografia-ortofotomapas-topograficos>).

Modificación de la comunicación entre el Mar Menor y el Mar Mediterráneo

En la ribera externa, las modificaciones de los canales de comunicación entre el Mar Menor y el Mar Mediterráneo tuvieron lugar principalmente durante las décadas de 1960 y 1970. En ese periodo de tiempo, en Las Encañizadas se construyó el canal de Veneziola, con un islote interno que se utiliza como fondeadero de embarcaciones (Figura 2.3). El canal de El Estacio fue ensanchado y dragado durante la década de 1970 para la construcción de un puerto deportivo y un canal que permitiera la navegación entre el Mar Menor y el Mar Mediterráneo (Figura 2.4). Igualmente, el calado del canal de Marchamalo se aumentó para permitir el paso de embarcaciones con poca obra viva (Figura 2.5). Es destacable que todas las modificaciones que se realizan sobre el calado de los canales conllevan una modificación de la tasa de renovación de agua y sobre las características fisicoquímicas y biológicas de la laguna costera (García-Oliva *et al.*, 2018).



Figura 2.3. Evolución de Las Encañizadas en La Manga del Mar Menor a lo largo del tiempo. a) 1956, b) 1981, c) 2004 y d) 2022.

La modificación más importante, en términos de funcionamiento ecológico, fue el dragado y ensanchamiento del canal de El Estacio (Figura 2.4). Esta modificación aumentó la conexión

entre el Mar Menor y el Mar Mediterráneo, incrementando el volumen de agua intercambiado (entradas más salidas) desde $8.1 \times 10^8 \text{ m}^3$ en 1970 hasta $21.8 \times 10^8 \text{ m}^3$ en 2010, y reduciendo el tiempo de residencia en el Mar Menor en alrededor de 5 meses. Al mismo tiempo, las condiciones de salinidad y temperatura (fundamentalmente las mínimas) se suavizaron (Tabla 2.1).

Las reducciones de temperatura y salinidad debido a estas transformaciones han permitido, en las últimas décadas, la colonización de la laguna por parte de numerosas especies alóctonas entre las que se incluyen algas (*Caulerpa prolifera* (Forsskål) J.V.Lamouroux, 1809) (Pérez-Ruzafa *et al.*, 1991, 2012), anélidos (*Branchiomma boholense* (Grube, 1878) y *Timarete caribous* (Grube, 1959)) (Roman *et al.*, 2009; Sala-Mirete *et al.*, 2023), o artópodos (*Callinectes sapidus* Rathbun, 1896) (Fuentes *et al.*, 2019). Dentro del zooplancton gelatinoso, se pueden destacar las colonizaciones del ctenóforo *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Marambio *et al.*, 2013), del hidrozoo *Olindias muelleri* Haeckel, 1879 (Kousteni *et al.*, 2021) y de los escifozoos *Cotylorhiza tuberculata* (Macri, 1778), *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778) y *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld, 1884 (Pérez-Ruzafa, 1996, 1997; Fernández-Alías *et al.*, 2020; Capítulo 7). Estas especies han cambiado la ecología del Mar Menor reduciendo la dominancia de las autóctonas por competición o depredación (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002, 2012).

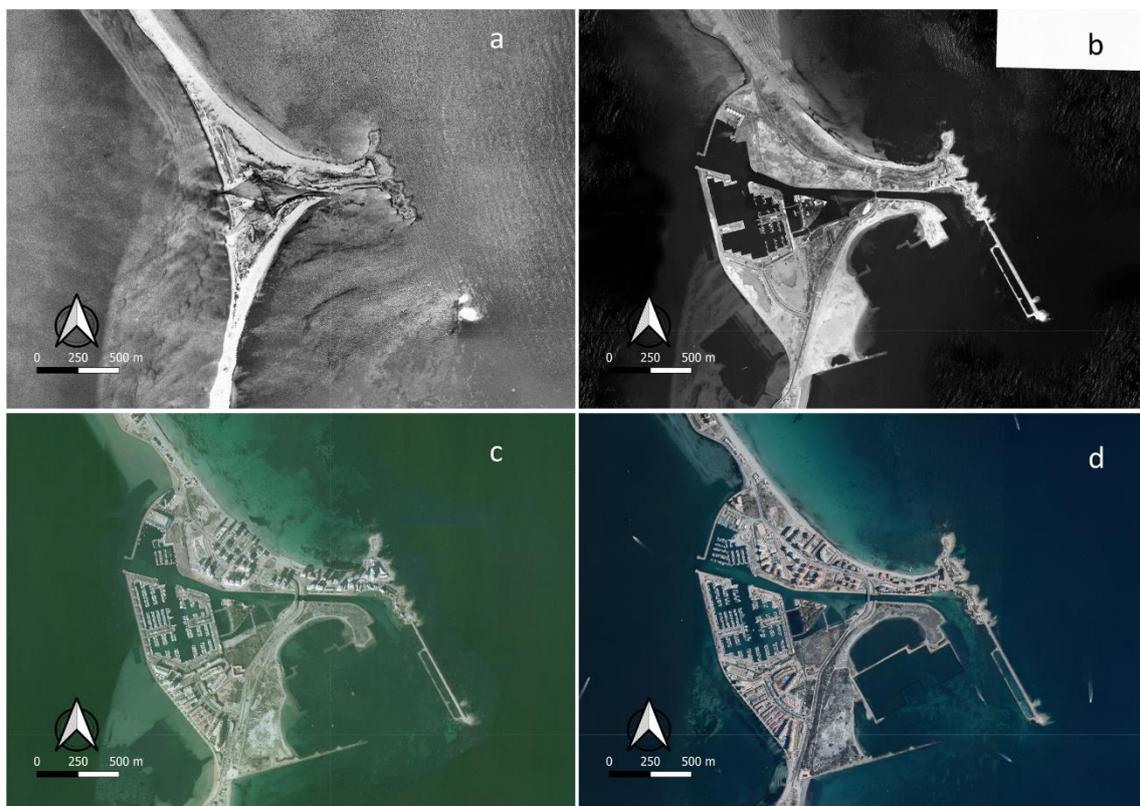


Figura 2.4. Evolución de la gola de El Estacio a lo largo del tiempo. a) 1956, b) 1981, c) 2004 y d) 2022.

Tabla 2.1. Condiciones hidrográficas del Mar Menor antes (1970) y después (1980 y posteriores) del ensanche del canal de El Estacio (recopiladas de Pérez-Ruzafa *et al.*, 1987, 1991, 2004, 2019a; Ghezzi *et al.*, 2014; datos originales). Las salinidades mínimas pueden ser puntuales, en la desembocadura de las ramblas, con posterioridad a una lluvia torrencial.

	1970	1971-1972	1973	1979	1980	1981	1988	1997	2010	2014	2017	2020
Salida de agua al Mediterráneo (10 ⁸ m ³)	3.6				6.1		6.4		10.7			
Entrada de agua del Mediterráneo (10 ⁸ m ³)	4.5				7.2		7.3		11.1			
Tiempo de residencia (año)	1.28				0.81		0.79		0.87	0.87	0.87	
Rango térmico (°C)	7.5-29.0	7.5-29.0	6.0-30.0	10.0-27.0	12.0-27.5	12.0-27.5	12.0-30.5	11.9-29.7	10.68-30.1		9.4-31.3	11.2-31.3
Salinidad (min-max)	48.5-53.4	44.83-52.47	47.13-52.93	43.17-45.19	43.0-46.0	42.75-46.70	42.0-45.0	31.8-46.87	38.01-47.11	38-51	39.54-46.54	35.37-43.99

Urbanización y creación de playas

El turismo en el litoral del Mar Menor tuvo su inicio en la década de 1950 con la construcción de las primeras urbanizaciones en la ribera interna, algo que continuaría en la década de 1960 en La Manga y que se acentuaría en todo el perímetro del Mar Menor a partir de 1990 (Pérez-Ruzafa *et al.*, 1987; Romero-Díaz *et al.*, 2017). Junto con la construcción de viviendas vacacionales (Figuras 2.5, 2.6, y 2.7) también se dió un aumento demográfico pasando de 15000 habitantes entre los municipios de Torre Pacheco, San Javier y San Pedro del Pinatar en 1950 (Pérez-Ruzafa *et al.*, 1987; Romero-Díaz *et al.*, 2017) a 56000 en 1996 y 117000 en 2022 (Figura 2.8; el censo incluye a Los Alcázares, fundado en 1983 a partir de segregaciones de San Javier y Torre Pacheco).

Desde la década de 1970, la población residente constituye una minoría durante el periodo vacacional, recibiendo en esa década San Pedro del Pinatar, San Javier y Torre Pacheco en conjunto 200000 visitantes (Pérez-Ruzafa *et al.*, 1987), lo que ha ido aumentando anualmente dando lugar a que, en el año 2011, el porcentaje de viviendas principales representara únicamente entre un mínimo de 27.9% (Los Alcázares) y un máximo de 52.7% (Torre Pacheco) (Figura 2.8; Romero-Díaz *et al.*, 2017). Como respuesta a las demandas de esta población visitante se han realizado numerosas modificaciones en las playas entre las que se puede destacar la construcción del puerto Tomás Maestre en el canal de El Estacio y la planificación, nunca finalizada, del Puerto Mayor en la cara externa de ese canal (Figura 2.4), la construcción, y posterior desmantelamiento, de una carretera entre La Manga y la isla del Ciervo (Figura 2.5),

la construcción de los puertos deportivos de Puerto Bello, Club Náutico Dos Mares (Figura 2.5), Lo Pagán (Figura 2.6), Los Alcázares (Figura 2.7), Los Nietos, Islas Menores y Mar de Cristal (Figura 2.9) entre otros, los terrenos ganados al mar mediante el vertido de arena para la creación de playas y paseos marítimos (Figura 2.6) y el desvío de la desembocadura de la rambla de El Alujón para la construcción de la urbanización de Bahía Bella (Figura 2.7).

Estas modificaciones han supuesto un aumento en la disponibilidad de sustrato sólido, un aumento en las tasas de sedimentación y la disminución de la profundidad máxima del Mar Menor (Pérez-Ruzafa *et al.*, 1987). Al comenzar el desarrollo turístico del perímetro interno del Mar Menor todavía no se habían construido las plantas de tratamiento de agua y esto derivaba en la entrada de nutrientes, principalmente en forma de iones de fosfato, procedentes de fuentes urbanas (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002) y, aunque las entradas se ven disminuidas por la construcción de la red de alcantarillado, los núcleos urbanos continúan relacionándose con las descargas de este nutriente (García-Pintado *et al.*, 2007).

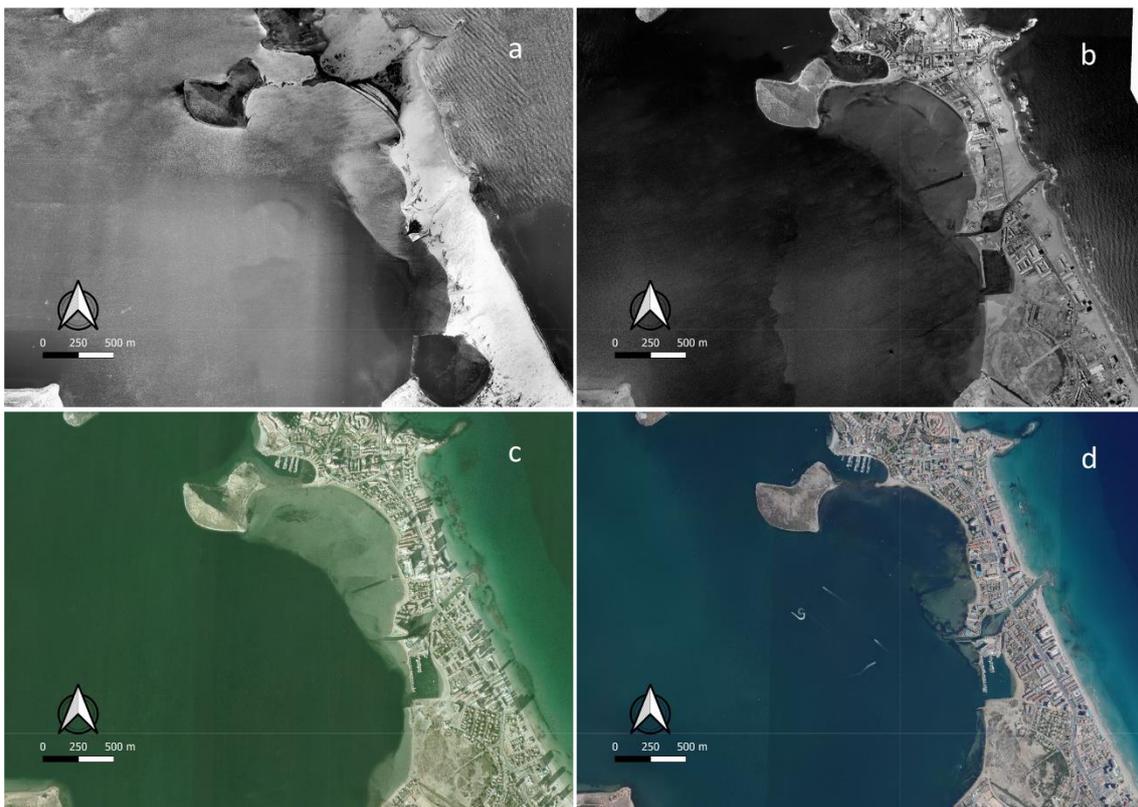


Figura 2.5. Evolución de la gola de Marchamalo y la isla del Ciervo a lo largo del tiempo. a) 1956, b) 1981, c) 2004 y d) 2022.

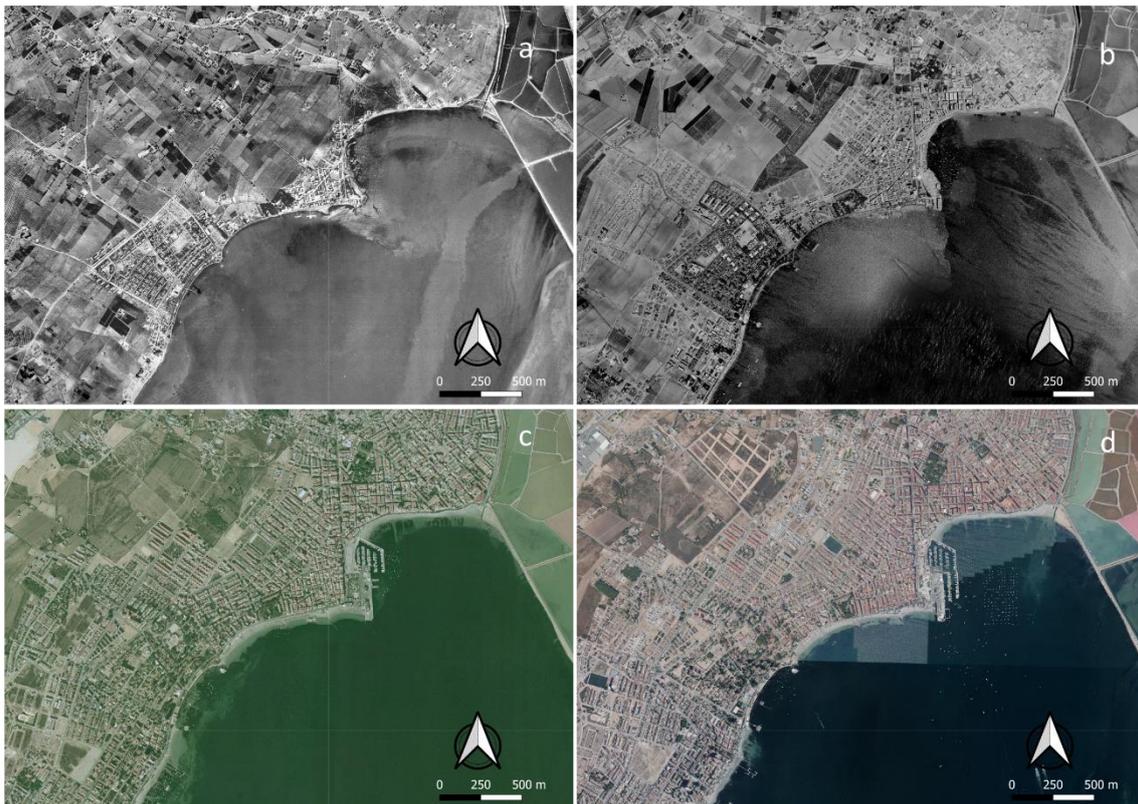


Figura 2.6. Evolución urbanística de los términos municipales de San Javier (ribera interna) y San Pedro de Pinatar a lo largo del tiempo. a) 1956, b) 1981, c) 2004 y d) 2022.

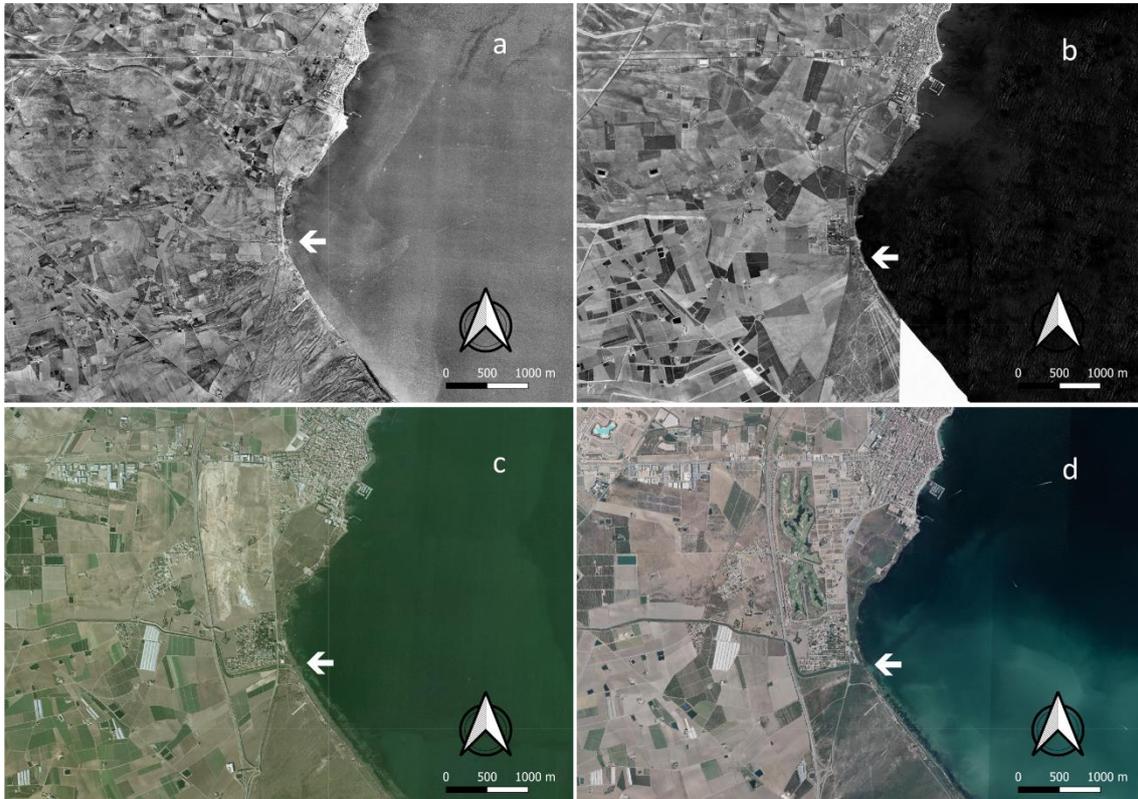


Figura 2.7. Evolución a lo largo del tiempo de la rambla de El Albuñón y del término municipal de Los Alcázares. La flecha blanca indica la posición de la desembocadura. a) 1956, b) 1981, c) 2004 y d) 2022.

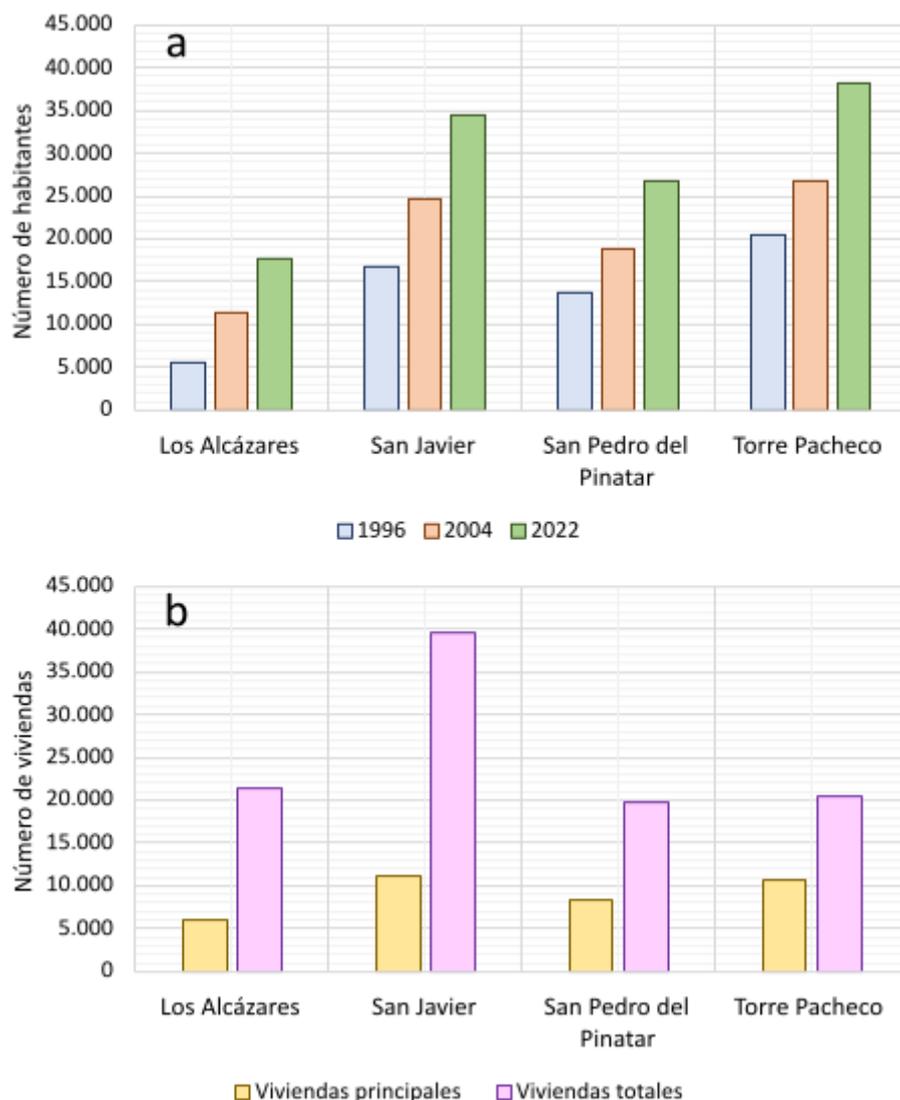


Figura 2.8. a) Evolución demográfica de las poblaciones litorales del Mar Menor. b) Porcentaje de viviendas principales y totales en el año 2011 en las poblaciones litorales del Mar Menor. Elaborado a partir de datos del Instituto Nacional de Estadística.

Cambio de régimen agrario

El régimen agrario de la cuenca vertiente del Mar Menor, fundamentalmente en el área denominada como “Campo de Cartagena”, ha modificado su actividad y extensión fuertemente desde la década de 1980 (Figuras 2.7 y 2.9). En la década de 1980-1990, el 82.5% del terreno cultivado correspondía a secano y el 17.5% a regadío, mientras que en la de 2000-2009, el regadío ya ocupaba el 71.4% del terreno cultivado, y en 2017 este alcanzaba el 85% (MITECO, 2019). Las modificaciones de los usos agrarios y de la superficie cultivada han afectado tanto al nivel como a la calidad de las aguas del acuífero subterráneo (García-Aróstegui, 2018; García-Martínez, 2020) y han incrementado la entrada de nutrientes, fundamentalmente en forma de nitratos, al Mar Menor (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002; García-Pintado *et al.*, 2007). Estas entradas

de nutrientes resultan en el comienzo de un proceso de eutrofización que se ha desarrollado desde los años 80 hasta la actualidad y para el que se estudiará el papel que juegan los escifozoos a lo largo de los capítulos siguientes de esta tesis doctoral.

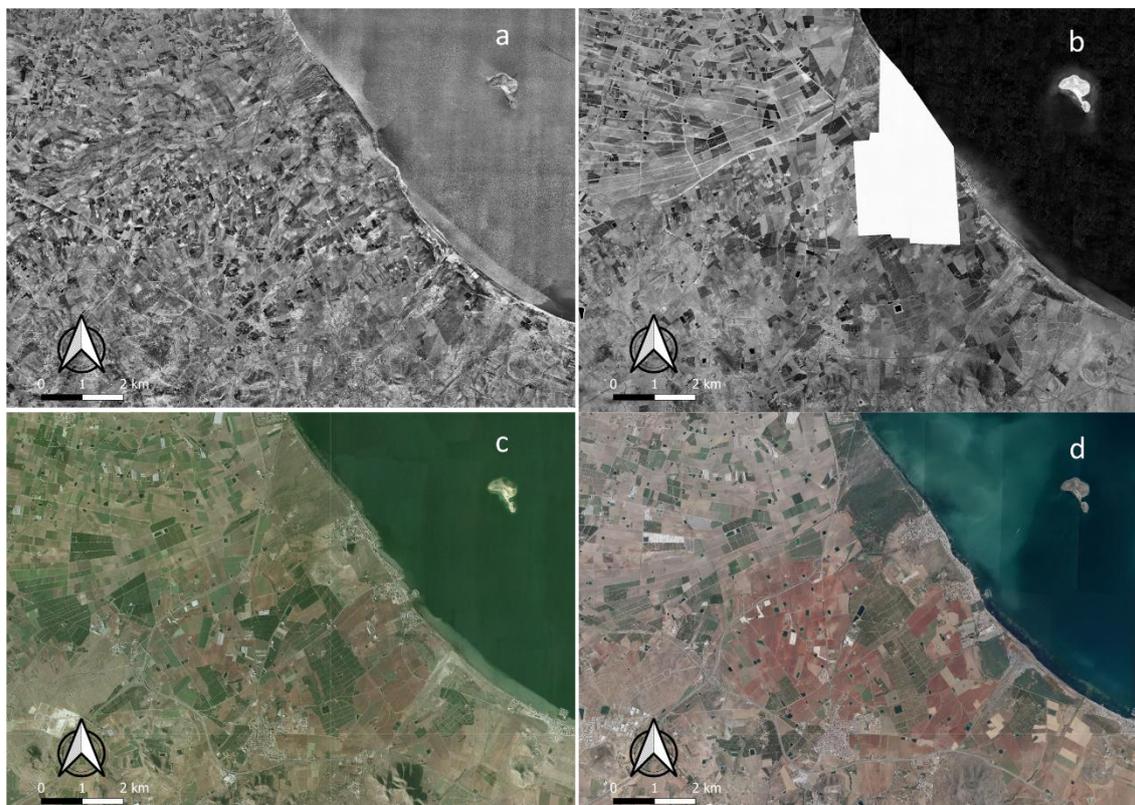


Figura 2.9. Evolución de la zona limítrofe entre Campo de Cartagena y el Mar Menor. a) 1956, b) 1981, c) 2004 y d) 2022.

2.2 Respuesta ecosistémica, proliferaciones de escifozoos, crisis distróficas e instauración de un sistema de monitorización en el Mar Menor

Las presiones antrópicas descritas anteriormente han modificado el estado ecológico del Mar Menor. En los primeros registros de fauna de la laguna, la medusa luna *Aurelia solida* Browne, 1905 (ver Capítulo 4), referida en los mismos como *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1768), aparece como la única especie de escifozoo presente en el ecosistema (Pérez-Ruzafa, 1989). Esta especie, presente fundamentalmente durante el invierno y la primavera en bajas concentraciones y con una picadura no urticante no suponía ninguna interferencia para las actividades desarrolladas en el entorno. Sin embargo, el dragado y ensanchamiento del canal de El Estacio para la construcción de un puerto comercial entre el Mediterráneo y el Mar Menor durante la década de 1970 incrementó el intercambio entre ambas masas de agua y supuso una suavización de las condiciones ambientales en la laguna. Las temperaturas mínimas

de invierno aumentaron y las máximas veraniegas disminuyeron, el rango de salinidades se estrechó desde los 44.8-52.9 hasta los 43-45 y el tiempo de renovación de las aguas se redujo hasta los 10 meses aproximadamente (Tabla 2.1; Pérez-Ruzafa, 1989; Pérez-Ruzafa *et al.*, 1991; García-Oliva *et al.*, 2018). Estos factores contribuyeron a la colonización del ecosistema por parte de los escifozoos *C. tuberculata*, conocida como medusa huevo frito, y *R. pulmo* o aguamala. *R. pulmo* fue detectada por primera vez en el Mar Menor en 1979 y *C. tuberculata* en 1980, pero durante la década de 1980 sus registros fueron anecdóticos y se las consideraba visitantes marinos frecuentes (Pérez-Ruzafa, 1989). Sin embargo, el cambio en el régimen agrario y el vertido masivo de nutrientes al ecosistema provocó, en el año 1993, la aparición de la primera proliferación masiva de estas especies como respuesta a un incipiente proceso de eutrofización que se agravaría en las décadas posteriores (Pérez-Ruzafa, 1996; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002). Las proliferaciones masivas de escifozoos preocuparon a la población y autoridades locales, llevando a la realización de un estudio preliminar (Pérez-Ruzafa, 1996) que derivaría en el nacimiento del sistema de monitorización del Mar Menor en el año 1997 (Pérez-Ruzafa, 1997), el cuál ha operado en diferentes periodos hasta la actualidad. Como se desarrollará en los capítulos posteriores, el proceso de eutrofización no termina con las proliferaciones masivas de escifozoos, sino que el ecosistema se encamina hacia un estado de delicado balance ecológico donde las modificaciones en el patrón de proliferaciones y el desencadenamiento de crisis distróficas producen mortandades masivas de organismos (Capítulos 6 y 7).

2.3 Sistema de monitorización del Mar Menor

El sistema de monitorización del Mar Menor ha operado en diferentes periodos desde 1997 hasta la actualidad realizando un seguimiento de los parámetros biológicos y fisicoquímicos de la laguna salada con una frecuencia y periodicidad de campaña variable a lo largo de las diferentes etapas. El número de estaciones también se ha incrementado a lo largo de los años, comenzando con 20 estaciones en el interior del Mar Menor, separadas menos de 2 km una de la otra en el año 1997. A las estaciones iniciales se añadieron 8 en el año 2009: 3 en el Mar Menor, en la cara interna de los canales de comunicación entre la laguna y el Mediterráneo, y 5 en el Mediterráneo: 3 en la cara externa de los canales, una al norte de La Manga, frente al puerto de San Pedro, y otra en Cabo Palos. La configuración actual del sistema de monitorización se completó en el año 2017 con la adición de 3 estaciones en la desembocadura de las ramblas de la ribera interna del Mar Menor (Figura 2.10). Para los análisis estadísticos de los capítulos posteriores se ha dividido el Mar Menor en cinco zonas (Z1-Z5), cada una subdividida en dos sectores (s1-s10) de dos estaciones.

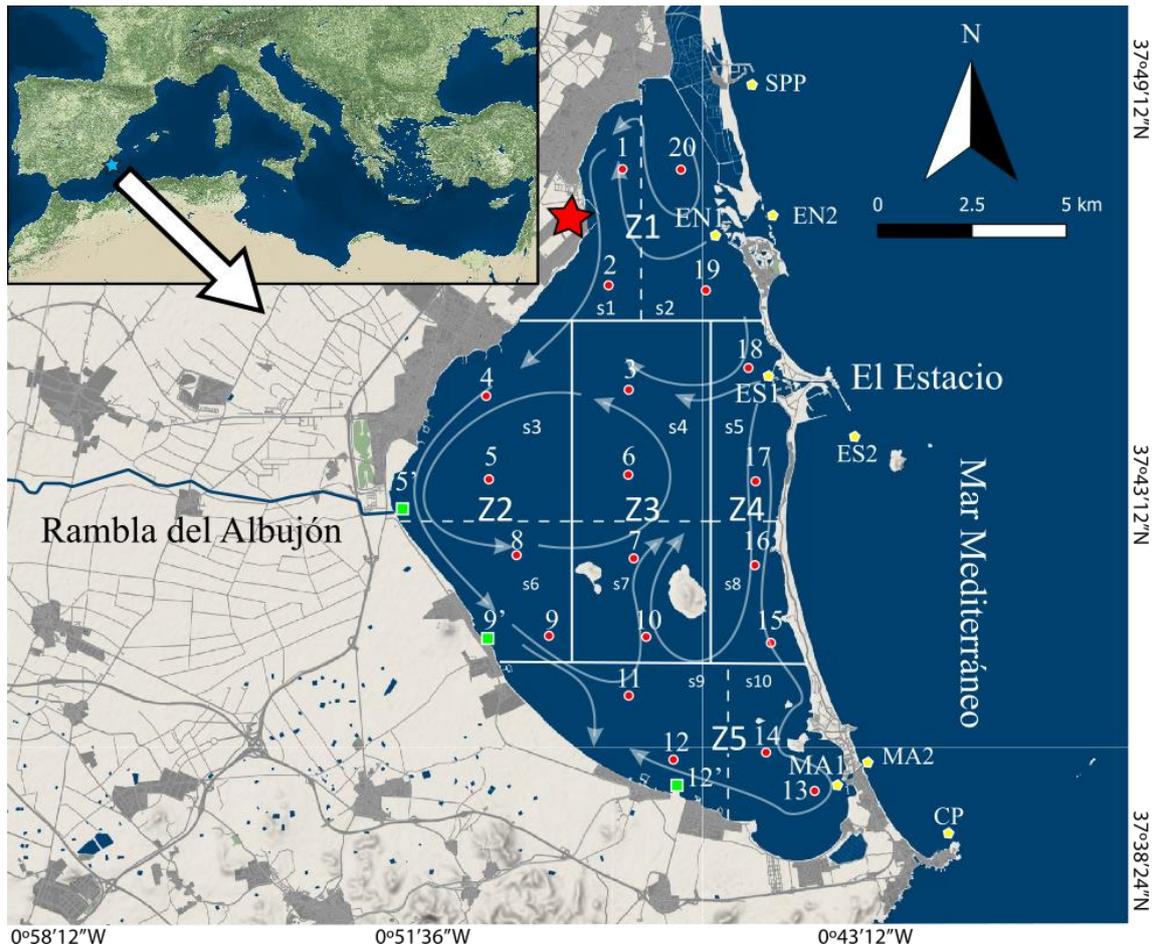


Figura 2.10. Estaciones del sistema de monitorización del Mar Menor, sectorización (Z: Zona, s: sector) y corrientes principales. Los puntos rojos indican las estaciones iniciales del sistema de monitorización (1997). Los pentágonos amarillos indican las estaciones adicionales en 2009 y los cuadrados verdes las añadidas en el año 2017. La estrella roja indica la localización de la estación meteorológica de la AEMET. Las flechas corresponden con las corrientes dominantes en el Mar Menor determinadas por modelado oceanográfico (García-Oliva *et al.*, 2018; Fernández-Alías *et al.*, 2020).

Dentro de los parámetros biológicos se han monitorizado las fases medusa y éfira de las diferentes especies de escifozoos, el zooplancton y la concentración de clorofila α . En los parámetros fisicoquímicos se han venido midiendo la temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, los sólidos en suspensión y la concentración de los nutrientes nitrato (NO_3^-), nitrito (NO_2^-), amonio (NH_4^+), fosfato (PO_4^{3-}) y silicato (SiO_4^{4-}). Los diferentes periodos de seguimiento, parámetros monitorizados, estaciones y periodicidad de monitoreo de cada variable se encuentran pormenorizados en la Tabla 2.2. Todas las variables se recolectaron en cada estación y ocasión de muestreo salvo las excepciones indicadas en la Tabla 2.2.

La abundancia de la fase medusa de los escifozoos se ha calculado por medio de censos visuales realizados por dos operadores, situados en bandas opuestas de la embarcación, durante un periodo de 5 minutos navegando linealmente a una velocidad de 1.5 a 2.5 nudos. El

volumen de agua muestreado se calcula como la función de volumen de un prisma (base x altura x ancho) donde la base es la distancia navegada, el ancho se fija en 5 m y la altura es la máxima visibilidad vertical a la que pueden distinguirse las especies y sus tallas, estableciéndose el máximo en 2 m y siendo este valor inferior si está limitado por la batimetría o la transparencia del agua medida con un disco Secchi. Cada observador muestrea el volumen de agua de un prisma de base triangular, y de la adición, tanto de volúmenes como de ejemplares censados, se obtiene el número de individuos en el volumen de agua de un prisma de base rectangular (Figura 2.11). Los individuos censados se clasifican por especies y clases de talla. En el año 1997 las clases de talla se establecieron en intervalos de 5 cm, entre 0 y 45 cm, para las tres especies de escifozoos presentes en el Mar Menor. En los siguientes periodos de monitorización, se fijaron 4 intervalos de clases de talla para cada especie, de 10 cm en los casos de *C. tuberculata* y *R. pulmo* (0-10 cm, 10-20 cm, 20-30 cm, >30 cm) y de 5 cm en el caso de *A. solida* (0-5 cm, 5-10 cm, 10-15 cm, >15 cm). Las abundancias de la fase medusa de los escifozoos se estandarizan en individuos/100 m³.

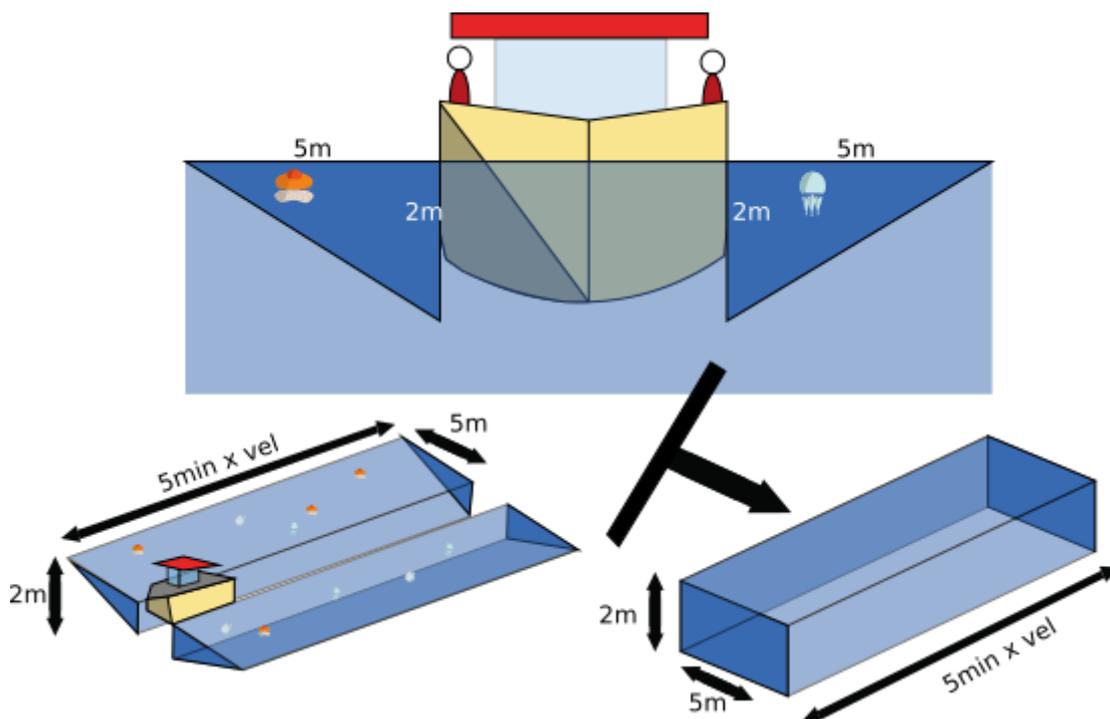


Figura 2.11. Metodología de censo visual de la fase medusa de los escifozoos en el Mar Menor.

El ictioplancton y las éfiras se han recolectado mediante arrastres horizontales sub-superficiales, entre 0.5 y 2 m de profundidad, de una red de plancton (FAO Standard, 50 cm de diámetro de boca, 500 μ m de luz de malla) equipada con un flujómetro digital (General Oceanics 2030) durante 7 minutos a una velocidad de 1.5 a 2.5 nudos (≈ 90 m³ de volumen de

agua filtrada en cada arrastre). Las muestras de zooplancton se fijan inmediatamente tras su recolección con formalina-agua de mar (3% v/v). Una vez en el laboratorio, el ictioplancton se identifica al menor nivel taxonómico posible siguiendo las referencias de Kendall *et al.* (1984) y las éfiras se identifican a nivel de especie siguiendo las indicaciones de Mayer (1910) y Russell (1970). Las abundancias de ictioplancton y éfiras se estandarizan en individuos/100 m³.

Los datos ambientales (temperatura, salinidad, clorofila *a* y oxígeno disuelto) fueron medidos por medio de perfiles de bajada con una sonda multiparamétrica WTW Multiline F/Set3 con anterioridad a 2016 y, desde entonces, con una sonda multiparamétrica YSI EXO2. Con efectos de representación de las variables, y en determinados análisis que se desarrollarán en capítulos posteriores de esta tesis, los perfiles verticales se subdividen en superficie (1.8 m superiores de la columna de agua) y fondo (0.5 m desde el fondo de cada punto de muestreo). Salvo indicación contraria, los análisis realizados en esta tesis doctoral utilizan los datos superficiales. La sonda multiparamétrica se ha calibrado con una periodicidad trimestral. El sensor de medición de clorofila *a* detecta fluorescencia y, para prevenir la interpretación de artefactos como picos de concentración de clorofila *a*, los datos recopilados se contrastan frente a 10 muestras, recogidas en la misma localización y fecha que las medidas de la sonda (Estaciones E02, E05, E05', E09, E09', E10, E12', E13, E18, CP y SPP), analizadas por el método fluorimétrico tradicional descrito en Parsons *et al.* (1984).

En cada estación y ocasión de muestro se recogieron muestras de agua, mediante bombeo desde 1-1.5m de profundidad, para el análisis de material en suspensión y nutrientes. Las muestras para la medida de materiales en suspensión se recogen en botellas de plástico de 250 ml y se almacenan a temperatura ambiente hasta su medición en el laboratorio. Las muestras para los análisis de nutrientes se recogen en viales de 10 ml, conservados a bordo a 4 °C y preservados, al llegar al laboratorio, a -28 °C hasta su análisis.

Los sólidos en suspensión (g/l) se calculan como la diferencia de peso entre un filtro de 1,2 micras de tamaño de poro, previamente secado durante 24 h a 100 °C, y el mismo filtro tras circular 100 ml de agua de mar por él y con posterioridad a un segundo secado de 24 h a 100 °C. La concentración de nutrientes se determina por medio de los métodos colorimétricos en el caso del nitrato (NO₃⁻), nitrito (NO₂⁻), fosfato (PO₃⁴⁻) y silicato (SiO₄⁴⁻) y fluorimétricos en el caso del amonio (NH₄⁺), todos ellos descritos en Parsons *et al.* (1984), utilizando los autoanalizadores SYSTEAM μMAC-1000 y SEAL Autoanalyzer 3, este último equipado con un detector de fluorescencia 'JASCO Fluorescence detector FP-2020 Plus'.

Los datos recopilados por el grupo de investigación se complementan con los datos meteorológicos recogidos por la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET) en la estación de San Javier. Estos datos, con régimen horario, incluyen velocidad y dirección del viento, evaporación, humedad relativa, radiación directa, global y difusa, precipitación, nubosidad, temperatura y presión atmosférica.

Tabla 2.2. Periodos de monitorización del Mar Menor, periodicidad de muestreo de cada variable y estaciones de muestreo. Los superíndices indican las variables muestreadas (ver leyenda en el pie de tabla).

Periodo	Fase Medusa	Ictioplancton + Éfiras	Sonda	Nutrientes	Sólidos en suspensión	Estaciones
Febrero 1997 – Noviembre 1997	Semanal	Semanal	Semanal ¹	Semanal ^a	Semanal	1-20
Diciembre 1997	Sin datos	Semanal	Semanal ¹	Semanal ^a	Semanal	1-20
Enero 1998 – Abril 2002	Sin datos	Sin datos	Sin datos	Sin datos	Sin datos	
Mayo 2002 – Mayo 2003	Sin datos	Sin datos	Quincenal ¹	Quincenal ^b	Sin datos	1-20
Junio 2003 – Enero 2006	Sin datos	Sin datos	Sin datos	Sin datos	Sin datos	
Febrero 2006 – Julio 2006	Sin datos	Mensual	Mensual ¹	Mensual ^a	Mensual	1-20
Agosto 2006 – Noviembre 2006	Mensual	Mensual	Mensual ¹	Mensual ^a	Mensual	1-20
Noviembre 2006 – Enero 2009	Mensual	Mensual	Mensual ²	Mensual ^a	Mensual	1-20
Febrero 2009 – Diciembre 2009	Mensual*	Mensual	Mensual ²	Mensual ^a	Mensual	1-20, ES1, ES2, EN1, EN2, MA1, MA2, SPP, CP
Enero 2010 – Febrero 2012	Mensual*	Mensual	Mensual ²	Mensual ^c	Mensual	1-20, ES1, ES2, EN1, EN2, MA1, MA2, SPP, CP
Febrero 2012 – Junio 2012	Mensual	Mensual	Mensual ²	Mensual ^c	Mensual	1-20
Julio 2012 – Diciembre 2012	Mensual	Mensual	Mensual ²	Sin datos	Mensual	1-20
Enero 2013 – Mayo 2016	Sin datos	Sin datos	11/09/13 ² 26/02/16 ²	03/05/13 ^c 06/06/13 ^c 24/07/13 ^c 11/09/13 ^c 26/02/16 ^c	Ene – Sep 2013, mensual. 26/02/16	1 - 20

Tabla 2.2. (Continuación)

Junio y julio 2016	Sin datos	Mensual	Mensual ²	Mensual ^c	Mensual	1-20, ES1, ES2, EN1, EN2, MA1, MA2, SPP, CP
Agosto 2016 – Abril 2017	Quincenal*	Mensual	Mensual ²	Mensual ^c	Mensual	1-20, ES1, ES2, EN1, EN2, MA1, MA2, SPP, CP
Mayo 2017 – Julio 2020	Quincenal*	Mensual**	Mensual ²	Mensual ^c	Mensual	1-20, 5', 9', 12' ES1, ES2, EN1, EN2, MA1, MA2, SPP, CP
Agosto 2020 – actualidad	Quincenal	Mensual**	Mensual ²	Mensual ^c	Mensual	1-20, 5', 9', 12' ES1, ES2, EN1, EN2, MA1, MA2, SPP, CP

¹ temperatura, salinidad y clorofila *a*; ² temperatura, salinidad, clorofila *a* y oxígeno disuelto.

^a nitrato, nitrito, amonio y fosfato; ^b nitrato, nitrito y fosfato; ^c nitrato, nitrito, amonio, fosfato y silicato.

* No se realizan censos visuales en las estaciones de conectividad.

** No se realizan arrastres de red en las estaciones costeras (5', 9' y 12').

Capítulo 3: Objetivos

Objetivo 1: Determinar la especie de *Aurelia* existente en el Mar Menor

La medusa luna, citada como *A. aurita* por Pérez-Ruzafa (1989), es la única especie de escifozoo estimada autóctona del Mar Menor. Esta especie ha sido tradicionalmente considerada cosmopolita (Mayer, 1910; Lucas, 2001). Sin embargo, la variabilidad genética encontrada en los análisis filogenéticos de Dawson & Martin (2001) entre los ejemplares previamente identificados a nivel taxonómico como *A. aurita* indica que estos pertenecen a un complejo taxonómico formado por varias especies. Debido a lo anterior, los trabajos del género *Aurelia* en aquellas localizaciones donde no se haya determinado la especie, deberían acompañarse del análisis genético de los individuos. Además, el carácter autóctono de la medusa luna en el Mar Menor difiere de la interpretación actual de la biogeografía del género en el mar Mediterráneo (Dawson *et al.*, 2005; Scorrano *et al.*, 2017), donde existen discrepancias entre la consideración como especies invasoras de algunas de las especies de *Aurelia* que habitan este mar. La determinación de la especie de *Aurelia* presente en el Mar Menor se subdivide en tres objetivos específicos:

- Determinar genéticamente la especie de *Aurelia* presente en el Mar Menor.
- Comprobar el origen filogeográfico de la especie de medusa luna del Mar Menor en el contexto de las demás especies presentes en el Mediterráneo.
- Elaborar una hipótesis que explique la distribución actual de las especies que abarca el género *Aurelia* desde la aparición del antecesor común a ellas.

Objetivo 2: Establecer un sistema de referencia de la biología y dinámica poblacional de las tres especies de escifozoos residentes en el Mar Menor: *Aurelia solida* Browne, 1905, *Cotylorhiza tuberculata* (Macri, 1778) y *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778)

El conocimiento sobre los estados de referencia es, habitualmente, uno de los factores limitantes para el análisis de los cambios derivados de las acciones antrópicas, de manejo y los inducidos por el cambio climático. En el Mar Menor, la existencia de un sistema de monitorización que ha operado en diferentes periodos desde su lanzamiento en 1997 (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a; Fernández-Alías *et al.*, 2023a) permite el estudio de la biología y dinámica poblacional de los escifozoos antes de que el proceso de eutrofización desembocase en el colapso de las poblaciones y el desencadenamiento de crisis tróficas (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a; Fernández-Alías *et al.*, 2022, 2023a). El objetivo del establecimiento del sistema de referencia sobre la biología y dinámica poblacional de los escifozoos en el Mar Menor se subdivide en los siguientes objetivos específicos:

- Analizar la distribución espaciotemporal y la dinámica de las tres especies de escifozoos estudiadas en el año 1997, al inicio del proceso de eutrofización.
- Estudiar los factores ambientales que condicionan la distribución espaciotemporal y la dinámica de los escifozoos estudiados.
- Calcular los parámetros de crecimiento, mortalidad y supervivencia de *A. solida*, *R. pulmo* y *C. tuberculata*.

Objetivo 3: Analizar el efecto del cambio climático y la eutrofización sobre la biología y la dinámica poblacional de *Aurelia solida* Browne, 1905, *Cotylorhiza tuberculata* (Macri, 1778) y *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778), y su respuesta durante el desarrollo del proceso de eutrofización del Mar Menor

Las series temporales de larga duración, necesarias para el estudio de los efectos derivados del cambio climático o de impactos antrópicos más locales como puede ser la eutrofización, se encuentran muy limitadas en el caso del zooplancton gelatinoso (Brotz *et al.*, 2012; Condon *et al.*, 2013). Esto podría deberse a que las interferencias producidas por estos organismos con industrias humanas como la pesquera o la turística (Purcell *et al.*, 2007, 2013; Richardson *et al.*, 2009) han llevado a evitar las zonas en las que se encuentran presentes o a que el pequeño tamaño de sus formas larvares y la fragilidad de los cuerpos a lo largo de todo el ciclo de vida dificulta su muestreo (Mitchell *et al.*, 2021).

El pequeño tamaño y la fragilidad de las primeras etapas del ciclo de vida de los escifozoos ha llevado también a que la mayoría de los estudios sobre su fenología y la transición entre diferentes etapas del ciclo de vida se hayan realizado en el laboratorio. Sin embargo, estos estudios, llevados a cabo sobre un mesocosmos controlado, no reflejan las irregularidades en el patrón de aparición de estas especies en su ecosistema (van Walraven *et al.*, 2015; Stone *et al.*, 2019), siendo necesario realizar este tipo de estudios en el campo y con una mayor escala temporal. Para el desarrollo de este objetivo, partiendo del estudio del estado de referencia y analizando los datos producidos por el sistema de monitorización del Mar Menor, se establecen los siguientes objetivos específicos:

- Determinar las modificaciones en las proliferaciones y la respuesta fenológica de los escifozoos bajo diferentes regímenes de anomalía térmica y ecológicos.
- Analizar el papel de los escifozoos en el control de las proliferaciones de fitoplancton en procesos de eutrofización.
- Reconstruir el ciclo de vida de *A. solida*, *C. tuberculata* y *R. pulmo* en el Mar Menor.

Objetivo 4: Caracterizar las crisis distróficas desencadenadas durante el proceso de eutrofización del Mar Menor

El Mar Menor es una laguna costera que, a pesar de registrar una presión antrópica creciente y elevadas entradas de nutrientes, ha sido capaz de mantener la transparencia y la calidad de sus aguas gracias a los mecanismos regulatorios y homeostáticos, destacando un importante control *top-down* del sistema biológico. Estos mecanismos combinan la presión sobre el fitoplancton ejercida por medusas, ictioplancton y filtradores bentónicos con la fijación de nutrientes por el microfitobentos, fanerógamas y macroalgas, constituyendo una regulación conjunta de la eutrofización (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002, 2019b, 2020b; Heck & Valentine, 2007; Lonsdale *et al.*, 2009; Fernández-Alías *et al.*, 2020, 2023a).

Sin embargo, desde 2016, la laguna costera se ha caracterizado por crisis distróficas periódicas (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a), como la ocurrida entre septiembre y octubre de 2019, cuando se registró una mortandad masiva de peces. Pese a la alarma social derivada de estas crisis y el conocimiento que se posee del funcionamiento de este ecosistema, los factores desencadenantes de las crisis distróficas y el papel de la red trófica no se encuentran formalmente cuantificados y descritos. Durante el proceso de esta tesis doctoral, el desencadenamiento de una nueva crisis abría la posibilidad de profundizar en las condiciones de contorno alcanzadas para provocar este evento y en el papel que los escifozoos y otros grupos zooplanctónicos juegan en la amortiguación del mismo. El objetivo general de caracterizar las crisis distróficas desencadenadas durante el proceso de eutrofización del Mar Menor se ha subdividido en los siguientes objetivos específicos:

- Caracterizar la dinámica del zooplancton en el Mar Menor.
- Determinar la contribución de los componentes hidrográficos, químicos y biológicos en los afloramientos de fitoplancton.
- Sugerir acciones de manejo para el control de la eutrofización en base a las características de contorno de desencadenamiento de las crisis distróficas.

Objetivo 5: Determinar el proceso de colonización del Mar Menor en el contexto de la expansión en el mar Mediterráneo del escifozoo invasor *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld, 1884

Phyllorhiza punctata von Lendenfeld, 1884 es una especie prolífica que reside habitualmente en lagunas costeras (Rippingale & Kelly, 1995). Es originaria del Indo-Pacífico (von Lendenfeld, 1884; Rippingale & Kelly, 1995; Graham *et al.*, 2003), pero durante el siglo XX y comienzos del XXI ha incrementado su rango de distribución alcanzando la costa pacífica americana (Larson & Arneson, 1990), atravesando el canal de Panamá (García, 1990) y expandiéndose por el mar Mediterráneo (Mizrahi *et al.*, 2021), donde presenta uno de los potenciales invasivos más altos de entre las especies del zooplancton gelatinoso (Killi *et al.*, 2020).

Sin embargo, los mecanismos por los que se ha producido la expansión por el mar Mediterráneo y el proceso de colonización de esta especie no se encuentran formalmente descritos. El Mar Menor representa una oportunidad ya que se trata del único ecosistema donde se ha registrado la presencia de esta especie desde su primera aparición hasta la primera proliferación masiva, monitorizando tanto la distribución de la especie dentro de la laguna como en la región circundante del mar Mediterráneo. Complementando estas observaciones con las registradas en la bibliografía y las bases de datos biogeográficas de medusas, se ha subdividido el objetivo general en:

- Revisar sistemáticamente las observaciones de *P. punctata* en el mar Mediterráneo.
- Detallar el proceso de colonización del Mar Menor por parte de *P. punctata*.
- Parametrizar el crecimiento, mortalidad y asociación a intervalos térmicos de *P. punctata* en el Mar Menor.
- Establecer una hipótesis de su proceso de dispersión por el mar Mediterráneo en base a los registros y el proceso de colonización del Mar Menor.

Objetivo 6: Analizar los patrones mostrados por las proliferaciones de los escifozoos a nivel global

Los estudios previos sobre el potencial de realizar proliferaciones masivas por parte de la clase Scyphozoa utilizaban la detección de estos eventos de *bloom* como indicadores de su capacidad de aparecer en grandes cantidades de forma repentina, y estimaban el porcentaje de especies que realizan proliferaciones masivas (*blooming-species*, en esta tesis utilizado como especies prolíficas) en un 14% de los escifozoos (Hamner & Dawson, 2009), pero no intentaban analizar las diferencias entre especies prolíficas y especies no prolíficas. Además, el número de trabajos que incluyen el concepto *jellyfish bloom* ha incrementado de forma considerable desde los análisis anteriores (Pitt *et al.*, 2018), por lo que los datos deben ser revisitados. Debido a esto se establece como objetivo general el análisis de las proliferaciones de los escifozoos y se subdivide en los siguientes objetivos específicos:

- Actualizar el listado de especies prolíficas de la clase Scyphozoa.
- Analizar el nicho térmico y las características de los hábitats de las especies prolíficas.
- Poner de manifiesto las diferencias entre especies prolíficas y no prolíficas.

Capítulo 4: Identificación de la medusa luna, *Aurelia solida* Browne, 1905, en el Mar Menor, revisión de la historia biogeográfica del género y reevaluación de su condición de especie no indígena en el mar Mediterráneo

4.1 Introducción

Aurelia sp., citada como *A. aurita* por Pérez-Ruzafa (1989), es la única especie de medusa considerada autóctona del Mar Menor. Sin embargo, a lo largo de esta tesis doctoral, y tras la revisión genética del género, fueron surgiendo evidencias de que, en realidad, podía tratarse de *A. solida*, una especie considerada indo-pacífica.

La historia del género *Aurelia* Lamarck, 1816 es compleja (Lawley *et al.*, 2021) y, pese a ser el género más estudiado de los escifozoos (Pitt *et al.*, 2018), establecer la distribución actual de cada una de las especies que lo conforman y los mecanismos que han dado lugar a su segregación espacial y a las diferencias interespecíficas continúa siendo un desafío. La descripción original de una de sus especies más emblemáticas se realizó a partir de ejemplares del mar Báltico (Linnaeus, 1768) bajo la denominación de *Medusa aurita* Linnaeus, 1768. En la bibliografía del siglo XVIII se pueden encontrar dos descripciones de este género: una como *Aurellia* (Péron & Lesueur, 1810) y la aceptada actualmente de *Aurelia* (Lamarck, 1816). En el siglo XIX, el número de especies incluidas en el género ascendió hasta 12 (Mayer, 1910), aunque este autor consideraba que numerosas descripciones de las especies atribuidas a este género eran en realidad variedades de *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1768) o *Aurelia labiata* Chamisso & Eysenhardt, 1821. A lo largo del siglo XX, el número de especies pertenecientes al género *Aurelia* se redujo a tres (Lucas, 2001) y, hasta comienzos del s. XXI, a pesar de las importantes diferencias en la respuesta a factores ambientales entre ejemplares separados geográficamente (Lucas, 2001), se consideraba que *A. aurita* presentaba una distribución cosmopolita por todos los océanos y mares del planeta (Mayer, 1910; Gershwin, 2016). Sin embargo, la variabilidad genética encontrada en los análisis filogenéticos de Dawson & Martin (2001) indicaba que los ejemplares previamente identificados como *A. aurita* formaban parte de un complejo taxonómico que englobaba a varias especies. Todavía no se han conseguido establecer caracteres taxonómicos de diagnóstico para la identificación de las diferentes especies de *Aurelia* (Dawson, 2003; Scorrano *et al.*, 2017; Lawley *et al.*, 2021), pero la

combinación de los análisis taxonómicos y los filogenéticos realizados a lo largo del siglo XXI han permitido ampliar el número de especies del género *Aurelia*, añadiendo nuevas descripciones y resucitando denominaciones anteriores, hasta alcanzar la treintena de especies en 2023 (Scorrano *et al.*, 2017; Brown *et al.*, 2021; Lawley *et al.*, 2021; Garić & Batistić, 2022; Moura *et al.*, 2023).

Sin embargo, y a pesar de los progresos en los desarrollos de bases de datos biogeográficas globales como la *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF) y la *Ocean Biodiversity Information System* (OBIS), su utilidad en el caso de especies crípticas, como las que componen el género *Aurelia*, es limitada. En el caso de este género, la mayoría de los registros en GBIF y OBIS se atribuyen a *A. aurita*, cuya distribución cosmopolita fue rebatida a la entrada del siglo XXI (Dawson & Martin, 2001; Dawson *et al.*, 2005), o a la etiqueta genérica de *Aurelia* sp. (o spp.) sin discernir la especie. Por lo tanto, existen amplias zonas geográficas donde la identificación únicamente puede realizarse con certeza a nivel de género debido a la falta de estudios que incluyan análisis de los caracteres moleculares.

Actualmente, dentro del mar Mediterráneo se consideran establecidas cinco especies del género. Dos de esas especies se encuentran clasificadas como invasoras o introducidas (*Non Indigenous Species*, NIS): *Aurelia coerulea* von Lendenfeld, 1884 y *Aurelia solida* Browne, 1905. Las tres restantes se consideran especies endémicas del mar Mediterráneo: *Aurelia persea* (Forsskål, 1775), *Aurelia pseudosolida* Garić & Batistić, 2022 y *Aurelia relicta* Scorrano, Aglieri, Boero, Dawson & Piraino, 2016.

A. coerulea es una especie descrita originalmente en su localidad tipo, Port Jackson (Australia). Sin embargo, su distribución en el siglo XIX posiblemente abarcaba hasta Japón, donde fue descrita como *Aurelia japonica* Kishinouye, 1891. Mayer (1910) consideraba a las medusas luna de estas dos localidades como variedades de *A. aurita*, pero los análisis genéticos y taxonómicos indican que los ejemplares de Australia y Japón corresponden a *A. coerulea* y que esta difiere de *A. aurita* (Dawson *et al.*, 2005; Scorrano *et al.*, 2017). En el momento de la resurrección del nombre se dio prioridad a *A. coerulea* sobre *A. japonica* debido a que la descripción de la primera es la de mayor antigüedad (Scorrano *et al.*, 2017). Actualmente, esta especie cuenta con la distribución más amplia de las especies que componen el género *Aurelia*, encontrándose establecida en la mayoría de los mares cálidos y templados del mundo (Dawson *et al.*, 2005; Scorrano *et al.*, 2017). En el mar Mediterráneo se encuentra distribuida en zonas de puertos y lagunas costeras de España, Francia e Italia, habiéndose sugerido su introducción y expansión debido a la acuicultura y el transporte marítimo (Scorrano *et al.*,

2017). Los análisis genéticos realizados sobre *A. coerulea* han abarcado una gran escala espacial, incluyendo ejemplares de los océanos Pacífico, Atlántico e Índico, así como del mar Mediterráneo y, aunque los resultados podrían llevar a pensar que esta especie podría haber alcanzado su distribución actual sin intervención humana (Dawson *et al.*, 2015), estos autores indican que el modelado oceanográfico, los límites de tolerancia térmica de la especie y su esperanza de vida sugieren que la mediación humana ha sido necesaria para que haya alcanzado su distribución actual (Dawson *et al.*, 2005).

A. solida tiene su localización tipo en Maldivas, aunque también se encuentra presente en el mar Rojo y, dentro del mar Mediterráneo, en el golfo de Trieste y Porto Cesareo (Italia), Cannes (Francia), y la laguna de Bizerta (Túnez) (Scorrano *et al.*, 2017). Debido a su presencia a ambos lados del canal de Suez y a que su localización tipo se encuentra en Maldivas se ha considerado a esta especie como un migrador lessepsiano que ha colonizado el mar Mediterráneo entrando por el canal de Suez, aunque el momento de colonización no está claro (Dawson *et al.*, 2005; Scorrano *et al.*, 2017). En el caso de *A. solida*, los análisis genéticos fueron realizados con menor resolución espacial e incluían solo individuos del mar Rojo y del mar Mediterráneo (Dawson *et al.*, 2005; Scorrano *et al.*, 2017), pero estos autores no examinaron ni secuenciaron ejemplar alguno de Maldivas, la localidad tipo de la especie. Por lo tanto, la resurrección del nombre de *A. solida*, realizada por Scorrano *et al.* (2017) se basó en la comparación de los caracteres morfológicos de los ejemplares muestreados con los indicados en la descripción original de Browne (1905). Sin embargo, Lawley *et al.* (2021) pusieron en duda la fiabilidad de esos caracteres diagnóstico después de encontrarlos en otras especies genéticamente diferenciadas de *A. solida*.

A. persea es una especie originalmente descrita como *Medusa persea* Forsskål, 1775, pero lo escueto de su descripción y la falta de detalles llevó a considerarla como *A. aurita* (Agassiz, 1862). La resurrección del nombre realizada por Lawley *et al.* (2021) se basó únicamente en las secuencias obtenidas en la tesis de Mizrahi (2014), quien secuenció individuos recolectados en la bahía de Haifa (Israel). Por desgracia, Lawley *et al.* (2021) no pudieron reevaluar el material recogido en dicha tesis ni, por tanto, llevar más allá los análisis taxonómicos y moleculares.

A. pseudosolida ha sido descrita en base a un único ejemplar, de una hembra fértil, en la localidad de Rovinj (Croacia), recolectado durante una proliferación masiva en la que coexistió con *A. solida* y con el ctenóforo *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865. La determinación de la especie ha sido realizada tanto a nivel genético como taxonómico, pero, hasta la fecha, este todavía constituye el único registro de la especie (Garić & Batistić, 2022).

*A. relict*a fue descrita a partir de ejemplares de los lagos de la isla de Mjlet (Croacia), de donde se ha sugerido, debido a que no ha sido encontrado en ninguna otra localidad, que constituye un endemismo local formado al aislarse una población de *Aurelia* en esta ubicación (Malej *et al.*, 2012; Scorrano *et al.*, 2017).

La interpretación actual de la distribución del género *Aurelia* dentro del mar Mediterráneo, considerando *A. coerulea* y *A. solida* como especies introducidas, y con las distribuciones de *A. persea*, *A. pseudosolida* y *A. relict*a limitadas a su localización tipo, sugiere que, con anterioridad a la apertura del canal de Suez (1869-1879), este género, cuya distribución se consideraba global en la fecha de la construcción del canal (Agassiz, 1862; Mayer, 1910), se encontraría restringido a localidades muy concretas dentro el mar Mediterráneo. Sin embargo, los registros del género *Aurelia* anteriores a la apertura del canal de Suez, tal y como documentaron Péron & Lesueur (1810) o Lamarck (1816), no se discuten en ninguno de los dos trabajos que plantearon esta hipótesis (Dawson *et al.*, 2005; Scorrano *et al.*, 2017).

Por lo tanto, es necesario reevaluar el estado de NIS en el mar Mediterráneo tanto de *A. coerulea* como de *A. solida*. Además, como es el caso de esta tesis, los trabajos sobre el género *Aurelia*, como es el caso de esta tesis, en localizaciones donde no se haya determinado la especie, se deben acompañar del análisis genético de los individuos. Para ello, se ha realizado una aproximación en varias etapas, desde la escala local a la global. En primer lugar, se han identificado genéticamente los ejemplares de medusa luna del Mar Menor, localidad en la que este escifozoo se ha considerado tradicionalmente como autóctono (Pérez-Ruzafa, 1989). En una segunda etapa, se han revisado los registros del género *Aurelia* en el mar Mediterráneo anteriores y contemporáneos a la apertura del canal de Suez. Por último, se ha analizado la distribución actual del género y se ha llevado a cabo una paleo-reconstrucción de su biogeografía para formular hipótesis que expliquen su distribución actual.

4.2 Material y métodos

4.2.1 Determinación genética de los individuos del género *Aurelia* en el Mar Menor (España)

En el Mar Mediterráneo, las especies de *Aurelia* muestran, generalmente, una segregación espacial (Scorrano *et al.*, 2017), pero en la localidad de Rovinj (Croacia), *A. solida* y *A. pseudosolida* se detectaron en la misma ubicación y fecha (Garić & Batistić, 2022). Este ejemplo resalta la necesidad de aumentar la escala espacial y temporal de recolección de individuos de *Aurelia* en un hábitat concreto para confirmar o descartar la coexistencia de varias especies del género en el mismo. Para la realización de este capítulo se han analizado 24

ejemplares de *Aurelia* recolectados entre los años 2020 y 2022 en diferentes puntos del Mar Menor. Además, se ha utilizado un individuo de la colección del departamento de Zoología de la Universidad de Murcia recolectado en junio de 1987 para comprobar o descartar el reemplazo de una especie del género por otra en el marco del cambio de intensidad de las proliferaciones masivas de *Aurelia* en el ecosistema (Capítulo 6; Fernández-Alías *et al.*, 2023a). La fecha y localización de recogida de cada ejemplar junto con los números de acceso de las secuencias genéticas generadas en este capítulo y depositadas en GenBank se encuentran recogidos en la Tabla 4.1.

Tabla 4.1. Fecha y coordenadas de recolección de los ejemplares de *Aurelia* del Mar Menor. Códigos de acceso de las secuencias de los genes COI y 28S depositadas en GenBank. Las celdas vacías indican una ausencia de la secuencia.

Individuo	Fecha	Latitud	Longitud	COI	28S
I00	06/1987	37°41.159'N	0°47.836'W		OR724094
I01	28/04/2020	37°39.374'N	0°47.291'W	OR727336	OR724077
I02	28/04/2020	37°39.374'N	0°47.291'W	OR727337	OR724078
I03	28/04/2020	37°39.374'N	0°47.291'W		OR724079
I04	28/04/2020	37°39.374'N	0°47.291'W	OR727338	OR724080
I05	28/04/2020	37°39.374'N	0°47.291'W	OR727339	OR724081
I06	28/04/2020	37°43.405'N	0°49.813'W	OR727340	OR724082
I07	28/04/2020	37°43.405'N	0°49.813'W	OR727341	OR724083
I08	28/04/2020	37°44.691'N	0°47.292'W		OR724084
I37	15/06/2020	37°47.777'N	0°47.531'W	OR727326	OR724085
I40	15/06/2020	37°47.777'N	0°47.531'W	OR727325	OR724086
I83	15/06/2020	37°47.777'N	0°47.531'W	OR727324	OR724087
I84	15/06/2020	37°47.777'N	0°47.531'W	OR727323	OR724088
I88	04/02/2021	37°46.193'N	0°47.655'W	OR727335	OR724070
I89	04/02/2021	37°46.193'N	0°47.655'W	OR727334	OR724071
I90	04/02/2021	37°44.691'N	0°47.292'W	OR727333	OR724072
I91	04/02/2021	37°44.691'N	0°47.292'W	OR727332	OR724092
I92	04/02/2021	37°43.405'N	0°49.813'W	OR727331	OR724093
I93	04/02/2021	37°43.405'N	0°49.813'W	OR727330	OR724073
I94	04/02/2021	37°42.269'N	0°47.202'W	OR727329	OR724074
I95	04/02/2021	37°42.269'N	0°47.202'W	OR727328	OR724075
I96	04/02/2021	37°42.269'N	0°47.202'W	OR727327	OR724076
I117	31/05/2022	37°41.141'N	0°47.977'W		OR724089
I118	31/05/2022	37°41.155'N	0°48.730'W	OR727322	OR724090
I119	31/05/2022	37°44.691'N	0°47.292'W	OR727321	OR724091

Las extracciones de ADN se realizaron con el kit QIAamp DNA Mini Kit (QIAGEN, Hilden, Alemania) siguiendo las indicaciones del fabricante. Las concentraciones de ADN extraídas se midieron en un NanoDrop2000 Spectrophotometer (Thermo Scientific, Willmington, DE, USA) y se ajustaron a 10 ng/μl. Se analizaron dos genes diferentes, uno mitocondrial (subunidad I de la enzima citocromo c oxidasa mitocondrial; COI) y uno nuclear (gen 28S de la subunidad ribosomal grande; 28S). El cóctel de PCR para ambos genes consistía en 1 μl de ADN molde, 1x

búfer de reacción, 0.2 mM dNTPs, 0.5 μ M cebadores *forward* y *reverse*, y 0.4 U Taq polimerasa (MyTaq DNA polymerase by Bioline, Cincinatti, EE.UU.). El gen COI se amplificó utilizando los cebadores LCOJf (Dawson *et al.*, 2005) y HCO2198 (Folmer *et al.*, 1994) siguiendo el perfil de PCR descrito en Piraino *et al.* (2014). El gen 28S se amplificó con los cebadores Aa_L28S_21 y Aa_H28S_1078 (Bayha *et al.*, 2010) siguiendo el perfil de PCR descrito en Bayha *et al.* (2010).

El tamaño de los productos de PCR se comprobó en un gel de agarosa (0.8 %) y ambas cadenas se secuenciaron en la sección de biología molecular del Área Científica y Técnica de Investigación (ACTI) de la Universidad de Murcia. Los electroferogramas fueron inspeccionados de forma manual y editados en el software SnapGene (www.snapgene.com, accedido el 12 de julio de 2023). La identidad de las secuencias obtenidas fue confirmada por medio de un BLASTn (*nucleotide Basic Local Alignment Search Tool*) contra la colección de secuencias de nucleótidos (GenBank) del *National Center for Biotechnology Information* (NCBI, www.ncbi.nlm.nih.gov, accedido el 12 de julio de 2023). El número de acceso de cada una de las secuencias depositadas en la base de datos de nucleótidos GenBank se proporciona en la Tabla 4.1.

Para determinar si todos los ejemplares de *Aurelia* del Mar Menor pertenecían a la misma especie se calcularon las distancias genéticas entre individuos con el modelo evolutivo Kimura 2-parámetros (K2P) (Kimura, 1980) y *bootstrap* (2000 réplicas) para contrastar filogenias (Felsenstein, 1985). La determinación de especies por distancias genéticas se realizó siguiendo el criterio de distancias superiores al 6 % en el gen COI con el modelo evolutivo K2P (Scorrano *et al.*, 2018) y se confirmó posteriormente por medio de la construcción de árboles filogenéticos. Dado que las distancias interespecíficas de los ejemplares del Mar Menor se encontraron por debajo de ese umbral (Tabla Suplementaria 4.1), para los análisis posteriores fueron tratados como una única especie.

Para la determinación de la especie de *Aurelia* a la que pertenecen los ejemplares del Mar Menor, a las secuencias generadas en este estudio se añadieron las obtenidas por Scorrano *et al.* (2017) en la resolución de la genética del género *Aurelia* en el mar Mediterráneo y dos secuencias de *Pelagia noctiluca* (Forsskål, 1775) como *outgroup* (números de acceso: KJ573419, COI; KJ573408, 28S). Tras la elaboración de la matriz de secuencias, se realizó un alineamiento múltiple ClustalW, individualmente para cada gen marcador, y se ajustó la longitud de los alineamientos a la de la secuencia más corta. A continuación, se establecieron 6 grupos: *Aurelia* sp. del Mar Menor, *A. aurita*, *A. coerulea*, *A. solida*, *A. relict*a y *P. noctiluca*, y se calculó la distancia entre grupos con el modelo evolutivo K2P y 2000 réplicas de *bootstrap* para

los dos genes marcadores: COI y 28S. Por último, se construyeron los árboles filogenéticos por el método de *Maximum-Likelihood* (ML), con 2000 réplicas *bootstrap* y K2P como modelo evolutivo, y por el método de inferencia bayesiana (BI), con selección de modelo evolutivo bajo el criterio de inferencia de Akaike (AIC) en el programa jModelTest 2.1.7 (Darriba *et al.*, 2012). Para la construcción del árbol filogenético BI se empleó el programa MrBayes 3.2.7 (Ronquist *et al.*, 2012), mientras que el resto de los análisis genéticos fueron realizados en MEGA 7 (Kumar *et al.*, 2016). El programa FigTree v1.4.3. se utilizó para la representación de los árboles filogenéticos.

4.2.2 Especies mediterráneas del género *Aurelia* anteriores y contemporáneas a la construcción del canal de Suez

La construcción del canal de Suez, que tuvo lugar entre 1859 y 1869, dificulta la realización de búsquedas sistemáticas de los registros de *Aurelia* por las metodologías habituales. La utilización del algoritmo de búsqueda 'Aurelia AND jellyfish' en las bases de datos SCOPUS y Web of Science (WOS) devuelve como años de los trabajos indexados más antiguos 1949 y 1972 respectivamente, impidiendo la utilización del método '*Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses*' (PRISMA) (Moher *et al.*, 2009) para recopilar información contemporánea a la construcción del canal de Suez. Debido a esto se ha realizado una selección y análisis de los trabajos presentes en la Biblioteca del Patrimonio de la Biodiversidad (*Biodiversity Heritage Library*, www.biodiversitylibrary.org, accedido por última vez el 25 de octubre de 2023) en búsqueda de detecciones de *Aurelia* en el mar Mediterráneo anteriores a la construcción del canal de Suez.

Tabla 4.2. Selección de obras revisadas de la Biblioteca del Patrimonio de la Biodiversidad para la determinación de la biogeografía mediterránea del género *Aurelia* anterior y contemporánea a la construcción del canal de Suez.

Referencias (orden cronológico)

- Linnaeus C. (1758). *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima, reformata* [10th revised edition], vol. 1: 824 pp. Laurentius Salvius: Holmiae. Estocolmo, Suecia
- Forsskål P. (1775). *Descriptiones Animalium, Avium, Amphibiorum*. Moller: Copenhagen, Dinamarca.
- Gmelin J. F. (1789). *Caroli a Linne. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, speciescum characteribus, differentiis, synonymis, locis: 1.5 (Vol. 1)*. Delamolliere J.B. Ed. : Lyon, Francia.
- Péron F. & Lesueur C.A. (1810). Tableau des caractères génériques et spécifiques de toutes les espèces de méduses connues jusqu'à ce jour. *Annales du Muséum national d'histoire naturelle de Paris*. 14, 325-366.
- Lamarck, J.B.M. (1816). *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. Tome second. Paris, Francia.
- Chamisso A. & Eysenhardt C. G. (1821). De animalibus quibusdam e classe vermium Linneana, in circumnavigatione Terrae, auspicante Comite N. Romanoff, duce Ottone di Kotzebue, annis 1815-1818 peracta, observatis Fasciculus secundus, reliquos vermes continens. *Nova Acta physico-medica Academiae Cesariae Leopoldino-Carolinae*, 10.
- Lesson R.P. (1830). Zoologie. In : Duperrey M.L.I. *Voyage autour du monde : exécuté par ordre du roi, sur la corvette de Sa Majesté, la Coquille, pendant les années 1822, 1823, 1824, et 1825*. Paris, Francia.
- Brandt J. F. (1835). Prodrum descriptionis animalium ab H. Mertensio observatorum : fascic. I. Polypos, Acalephas Discophoras et Siphonophoras, nec non Echinodermata continens. *Recueil des Actes de la Séance Publique de l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg*.
- Agassiz L. (1862). *Contributions to the natural history of the United States of America*. Little, Brown and Company: Boston, Estados Unidos.
- Haeckel E. (1879). System der Ascrapeden. *Monographie der Medusen*; Fisher, J.G., Ed.; Alemania.
- von Lendenfeld R. (1884). The scyphomedusae of the southern hemisphere. Part I-III. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*.
- Vanhöffen E. (1888). Untersuchungen über semäostome und rhizostome Medusen. *Bibliotheca Zoologica*.
- Agassiz A. & Mayer A. G. (1899). Acalephs from the Fiji Islands. *Bulletin of the Museum of comparative Zoölogy of Harvard College*, 32.
- Bigelow H. B. (1904). Medusae from the Maldive Islands. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 39.
- Mayer A. G. (1910). *Medusae of the World. III. The Scyphomedusae*. Carnegie Institute of Washington, Washington, Estados Unidos, 499-735
-

4.2.3 Biogeografía presente del género *Aurelia*

Debido a la reciente resurrección y nuevas descripciones de especies del género *Aurelia* (Scorrano *et al.*, 2017; Brown *et al.*, 2021; Lawley *et al.*, 2021; Garić & Batistić, 2022; Moura *et al.*, 2023) y a la ausencia de caracteres taxonómicos para discernirlas (Lawley *et al.*, 2021), la biogeografía actual del género debe limitarse a las localizaciones en las que se ha realizado la determinación genética. En este apartado del capítulo se ha realizado una revisión sistemática de esas localizaciones mediante una modificación del método PRISMA (Moher *et al.*, 2009).

En un primer paso, se ha buscado individualmente cada una las especies aceptadas actualmente (WORMS, 2023) y las todavía no descritas *sensu* Lawley *et al.* (2021) y *sensu*

Moura *et al.* (2023) en las bases de datos GenBank y *Barcode of Life Data System* (BOLD; <https://boldsystems.org/>, accedido por última vez el 20 de julio de 2023). De cada una de las secuencias depositadas se han extraído la especie y las coordenadas de recolección del espécimen del que proviene la secuencia. En este paso se ha excluido a *A. aurita* debido al gran número de secuencias no revisadas de esta especie presentes en estas bases de datos. A continuación, se han extraído las coordenadas de las secuencias generadas en los análisis filogenéticos del género *Aurelia* a escala global (Lawley *et al.*, 2021; Moura *et al.*, 2023) eliminando los duplicados.

En una última etapa, los nombres de las especies aceptados actualmente se han buscado individualmente en la base de datos SCOPUS, seleccionando los trabajos y extrayendo las coordenadas bajo el criterio de inclusión de “confirmación genética de la especie”. Las especies que no se puede asegurar que pertenecen a la especie que refieren, *confer* (cf.) (comparar con), se han descartado en las ocasiones en las que no ampliaban el rango geográfico de la especie con la que se comparan. De las especies del género *Aurelia* aceptadas actualmente (WORMS, 2023), *Aurelia colpota* Brandt, 1835, *Aurelia maldivensis* Bigelow, 1904 y *Aurelia vitiana* Agassiz & Mayer, 1899 no cuentan con ningún registro genético y, por tanto, no han sido incluidas en los análisis. El listado completo de coordenadas para cada especie puede encontrarse en la Tabla Suplementaria 4.2.

Los análisis filogenéticos a escala global indican la presencia de distintos linajes evolutivos de *Aurelia* (Lawley *et al.*, 2021; Moura *et al.*, 2023). De acuerdo con estos análisis, se ha definido un patrón de coloración para la representación de los linajes en cuatro grupos (Figura 4.1) que se mantendrá en la representación geográfica actual y la pasada. Los nombres de los linajes se han establecido de acuerdo a su biogeografía actual (Figura 4.3) como “Boreal”, “Atlanto-Mediterráneo”, “Indo-Pacífico” y “Atlántico oeste”. La representación de la biogeografía actual se ha realizado en el programa QGIS v. 3.4.

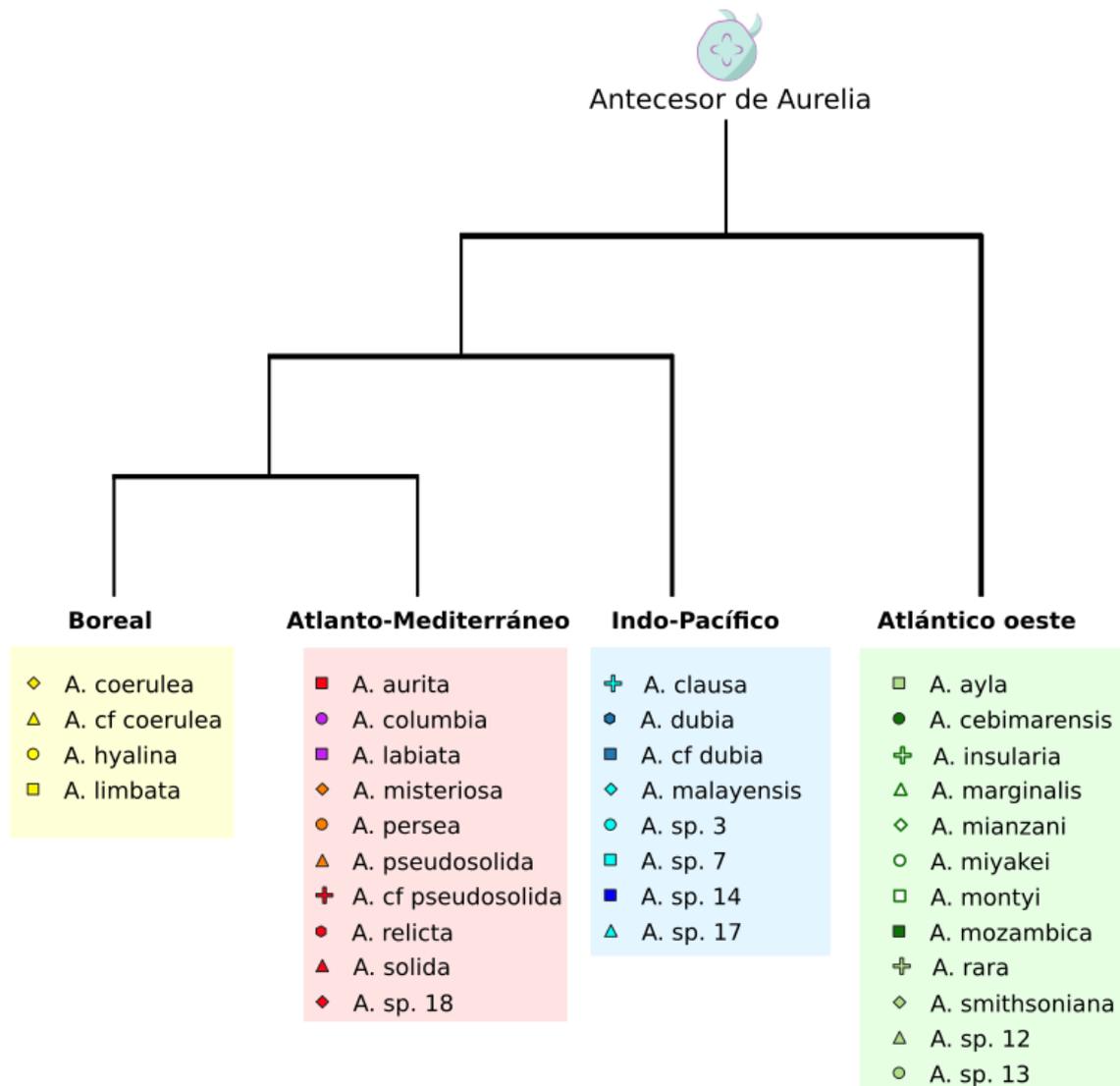


Figura 4.1 Cladograma evolutivo del género *Aurelia* basado en el análisis genético concatenado (COI + 28S + ITS5.8) de Lawley *et al.* (2021) complementado con Moura *et al.* (2023).

4.2.4 Paleogeografía del género *Aurelia*

La reconstrucción de la paleogeografía del género *Aurelia* presenta varios desafíos debido a lo limitado del registro fósil (Khalturin *et al.*, 2019) y a la influencia que el ser humano pueda haber ejercido en la distribución presente (Dawson *et al.*, 2005). Afrontar esos desafíos requiere preestablecer unas condiciones para la elaboración de las hipótesis.

La separación del género *Aurelia* del resto de linajes de los escifozoos tuvo lugar hace alrededor de 300-400 millones de años (Ma), con la separación de linajes dentro del género produciéndose desde hace 250-200 millones de años (Khalturin *et al.*, 2019). Esto sugiere que el género *Aurelia* apareció y comenzó a segregarse en los diferentes linajes durante la

formación del supercontinente Pangea, el cual separó el Paleo-Tetis del océano Panthalassa (Scotese & McKerrow, 1990; Scotese, 2001). El género *Aurelia* podría tener su origen tanto en el Paleo-Tetis como en Panthalassa. La rotación de las coordenadas de distribución actuales de los diferentes linajes de *Aurelia* permite situarlos hace 270 Ma en el Paleo-Tetis, pero no en Panthalassa. Por lo tanto, para la elaboración de las hipótesis se ha establecido su origen en el Paleo-Tetis. En el momento de la aparición del género (hace 300 Ma), la costa del Paleo-Tetis incluía lo que ahora es Europa, el norte de África, la península arábiga, India, Australia y China. La costa de Panthalassa se correspondía con la actual costa este de América (Norte y Sur), Australia y China, con las costas de las actuales Sudamérica, Australia y China cubiertas de hielo en las fechas mencionadas (Scotese, 2001).

Partiendo como supuesto de la existencia de un antecesor común a todos los linajes de *Aurelia* que surgiera en el océano del Paleo-Tetis (o Tetis) hace unos 300 Ma, se han elaborado dos hipótesis con las que explicar la distribución actual de las especies del género. La primera hipótesis basa la distribución discontinua de algunos linajes y especies exclusivamente en introducciones antrópicas recientes. La segunda hipótesis, antagónica, explica las distribuciones discontinuas exclusivamente por causas naturales y procesos paleogeográficos.

Para la reconstrucción de la paleogeografía de *Aurelia* se han extraído los mapas terrestres de la colección de PALEOMAP PaleoAtlas para GPlates con fecha de hace 270 Ma, 237 Ma, 195 Ma, 152 Ma, 94 Ma, 50 Ma, 14 Ma y 5 Ma. La rotación de las coordenadas actuales de presencia de *Aurelia* a los millones de años pasados se ha realizado con el software Paleolocation Mapping Service (www.paleolocation.org, accedido por última vez el 15 de septiembre de 2023).

4.3 Resultados

4.3.1 Determinación de la especie de *Aurelia* del Mar Menor

La distancia genética entre los ejemplares de *Aurelia* del Mar Menor no supera en ningún caso el 0.3 % para el gen 28S y es inferior a 2.1 % para el gen COI (Tabla Suplementaria 4.1). Dado que no se cumple el criterio de distinción de especies de medusas verdaderas, que requiere una distancia genética entre individuos superior al 6 % para el gen COI (Scorrano *et al.*, 2017), todos los ejemplares de *Aurelia* recolectados para este capítulo se han agrupado bajo la etiqueta “Mar Menor”.

El cálculo de distancias evolutivas por pares de secuencias entre los grupos definidos por Scorrano *et al.* (2017) y los ejemplares de *Aurelia* del Mar Menor revela que los individuos de la

laguna salada pertenecen a la especie *A. solida*, con la que tienen una divergencia del 0.1 % para el gen 28S y del 2.1 ± 0.5 % para el gen COI (Tabla 4.3). Este análisis concuerda con los árboles filogenéticos elaborados para ambos genes. Tanto en el caso del árbol elaborado por *Maximum-Likelihood* como en el de inferencia bayesiana, los individuos bajo la etiqueta “Mar Menor” se agrupan con *A. solida* con un soporte de *bootstrap* (ML) y probabilidad posterior (BI) del 98 % en el caso del gen 28S y del 100 % para el gen COI (Figura 4.3; Figuras Suplementarias 4.1 y 4.2).

Tabla 4.3. Estimaciones de divergencia evolutiva entre grupos. Resultados en número promedio de sustituciones de bases entre grupos por cada cien posiciones \pm error estándar. 28S: sobre la diagonal. COI: bajo la diagonal.

	Mar Menor	<i>A. solida</i>	<i>A. aurita</i>	<i>A. relict</i>	<i>A. coerulea</i>	Outgroup
Mar Menor		0.1 \pm 0	2.7 \pm 0.6	2.4 \pm 0.5	2.1 \pm 0.5	19.0 \pm 1.7
<i>A. solida</i>	2.1 \pm 0.5		2.7 \pm 0.6	2.4 \pm 0.5	2.1 \pm 0.5	19.0 \pm 1.7
<i>A. aurita</i>	22.3 \pm 2.3	22.0 \pm 2.3		4.1 \pm 0.7	3.7 \pm 0.7	19.1 \pm 1.7
<i>A. relict</i>	22.2 \pm 2.4	21.7 \pm 2.4	20.5 \pm 2.2		2.9 \pm 0.5	20.3 \pm 1.7
<i>A. coerulea</i>	20.2 \pm 2.1	20.2 \pm 2.1	21.0 \pm 2.3	21.9 \pm 2.4		19.7 \pm 1.7
Outgroup	28.4 \pm 2.8	28.4 \pm 2.8	28.0 \pm 2.7	27.5 \pm 2.8	27.7 \pm 2.7	

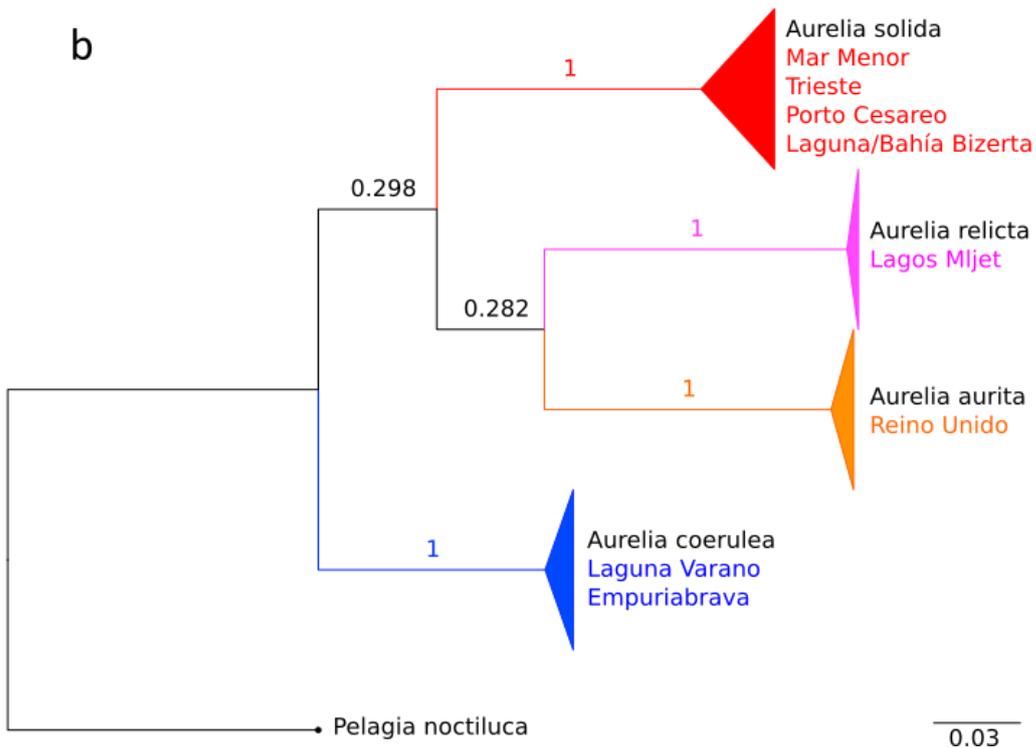
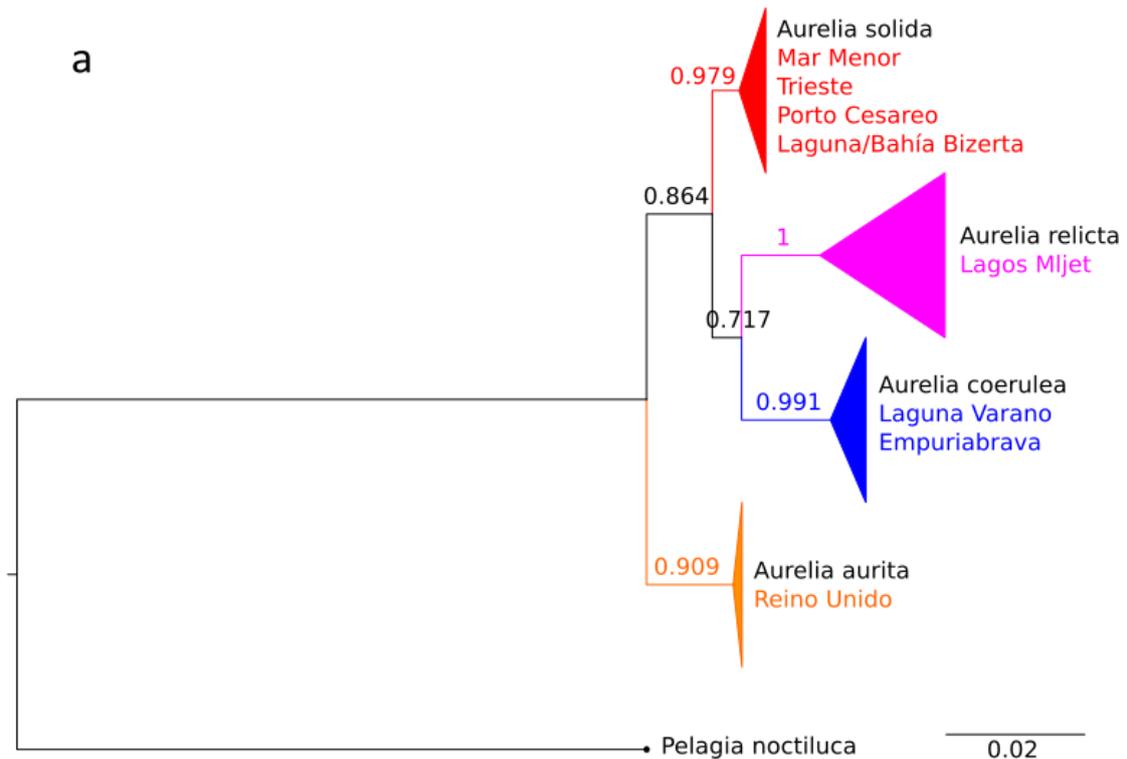


Figura 4.2. Historia evolutiva, inferida por *Maximum Likelihood*, del género *Aurelia* en el mar Mediterráneo. a) Árbol filogenético para el gen 28S. b) Árbol filogenético para el gen COI. Los números sobre las ramas del árbol indican el tanto por uno de soporte del clado inferido por el test de *bootstrap*. Los clados se han colapsado a nivel de especie cuando existía un soporte mayor al 90% para facilitar su visualización. El árbol está dibujado a escala, con la longitud de las ramas en las mismas unidades que las distancias evolutivas usadas para su inferencia. Los árboles filogenéticos sin colapsar se encuentran en los anexos como las Figuras Suplementarias 4.1 (ML) y 4.2 (BI).

4.3.2 Especies Mediterráneas del género *Aurelia* anteriores y contemporáneas a la construcción del canal de Suez

En la revisión bibliográfica se han encontrado observaciones de ejemplares del género *Aurelia* en el Mar Mediterráneo desde el año 1775 (Tabla 4.4), 84 años antes del inicio de la construcción del canal de Suez. La primera referencia a un espécimen perteneciente a este género se encuentra en el libro *Systema Naturae* de Carlos Linneo, bajo la denominación de *Medusa aurita* y alude a ejemplares del mar Báltico (Linnaeus, 1758). En esta edición del libro *Systema Naturae* no se recoge el mar Mediterráneo como hábitat de la especie tipo, pero este sí sería incluido en la edición de Gmelin (1789) de esta obra.

Además, Forsskål (1775) documentó varias especies de *Medusa* dentro del mar Mediterráneo que serían transferidas al género *Aurelia* en el momento de su descripción (Péron & Lesueur, 1810; Lamarck, 1816) o en el trabajo de Agassiz (1862). Haeckel (1879) y Mayer (1910) consideraron a *A. aurita* como la única especie de este género presente en el mar Mediterráneo y, anteriormente, Agassiz (1862) sugirió que, en Europa, las diferentes especies atribuidas en aquella fecha al género *Aurelia* constituían, en realidad, dos variedades de *A. aurita*: una en el norte de Europa y otra ocupando el sur del continente y el mar Mediterráneo.

Aunque no se puede precisar la distribución exacta del género *Aurelia* dentro del mar Mediterráneo con anterioridad a la apertura del canal de Suez, sí puede afirmarse que este género se encontraba presente, al menos, en la costa de Italia (Péron & Lesueur, 1810; Lamarck, 1816). Debe tenerse también en cuenta que tanto Agassiz (1862) como Mayer (1910) consideraban que las medusas luna se encontraban distribuidas por toda la costa del mar Mediterráneo.

Tabla 4.4. Observaciones de ejemplares del actual género *Aurelia* en el Mar Mediterráneo anteriores o contemporáneas a la construcción del canal de Suez.

Referencia	Especie (como aparece en la referencia)	Localización
Forsskål, 1775	<i>Medusa persea</i>	Mar Mediterráneo
	<i>Medusa cruciata</i>	Mar Mediterráneo
Gmelin, 1789	<i>Medusa tyrrhena</i>	Mar Tirreno
	<i>Medusa persea</i>	
	<i>Medusa crucigera</i>	
Péron & Lesueur, 1810	<i>Aurellia phosphorica</i>	Estrecho de Messina
	<i>Aurellia amaranthea</i>	Nápoles
	<i>Aurellia rufescens</i>	Mar Mediterráneo
Lamarck, 1816	<i>Aurelia phosphorea</i>	Estrecho de Messina
	<i>Aurelia tyrrhena</i>	Mar de Nápoles
	<i>Aurelia crucigera</i>	Mar Mediterráneo
Agassiz, 1862	<i>Aurelia aurita</i>	Mar Mediterráneo
Haeckel, 1879	<i>Aurelia aurita</i>	Costa atlántica de Europa y mar Mediterráneo
Mayer, 1910	<i>Aurelia aurita</i>	Costa atlántica de Europa y mar Mediterráneo
	<i>Aurelia cruciata</i> (una variedad de <i>A. aurita</i>)	Costa atlántica de España y mar Mediterráneo

4.3.3 Biogeografía presente del género *Aurelia*

La distribución de los linajes genéticos identificados en los análisis a gran escala espacial del género *Aurelia* (Figura 4.1) concuerda con la distribución geográfica de las especies que conforman esos linajes (Figura 4.3). El linaje “atlántico oeste”, compuesto por 12 especies, se encuentra ubicado fundamentalmente en el área comprendida por el golfo de California, golfo de México y costa este de América del Sur, presentando un salto geográfico hasta Mozambique, donde aparece *Aurelia mozambica* Brown & Gibbons, 2021, y Tailandia, donde se encuentra *Aurelia miyakei* Lawley, Gamero-Mora, Maronna, Chiaverano, Stampar, Hopcroft, Collins & Morandini, 2021.

El linaje “indo-pacífico” comprende 8 especies y se encuentra fundamentalmente en el Pacífico oeste, extendiéndose hacia el oeste hasta la península arábiga y hacia el este hasta Panamá. El linaje “atlanto-mediterráneo” se encuentra, principalmente, en el mar Mediterráneo y el Atlántico norte, extendiéndose por el océano Ártico hacia el este (mar Blanco, *A. aurita*) y el oeste, con registros de *A. aurita* en la bahía de Hudson y de *Aurelia columbia* Lawley, Gamero-Mora, Maronna, Chiaverano, Stampar, Hopcroft, Collins & Morandini, 2021 y *A. labiata* en el golfo de Alaska y el Pacífico noreste. Este linaje presenta una distribución discontinua por parte de *A. aurita*, que también aparece en el Pacífico noroeste y desde la costa de Chile hasta Ushuaia (Argentina). El linaje “boreal” se encuentra distribuido por el hemisferio norte (océanos Ártico, Atlántico y Pacífico y mar Mediterráneo) y, en el hemisferio Sur, en Australia.

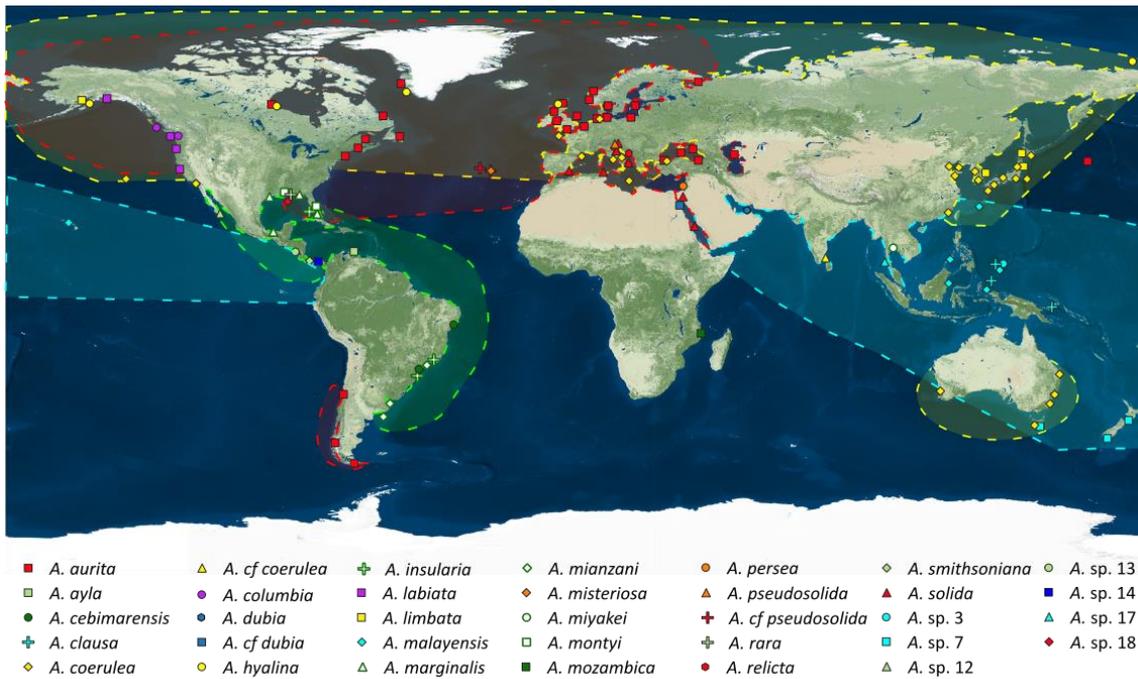


Figura 4.3. Biogeografía del género *Aurelia* basada en la localización de ejemplares identificados a nivel molecular. Las áreas sombreadas, delimitadas por líneas discontinuas, indican las zonas de distribución principal de cada uno de los diferentes linajes. Amarillo: boreal; Rojo: atlanto-mediterráneo; verde: atlántico oeste; Azul: indo-pacífico.

4.3.4 Paleogeografía del género *Aurelia*

Hipótesis A: distribuciones discontinuas explicadas por traslocaciones antrópicas

La distribución discontinua de algunas especies del género *Aurelia* ha sido explicada por parte de algunos autores por medio de la intervención humana, ya sea por traslocación directa en aguas de lastre, introducciones asociadas a la acuicultura o facilitando su introducción debido a la construcción de canales de comunicación entre los diferentes mares y océanos, entre las acciones más relevantes. Lógicamente, estas introducciones tendrían un carácter reciente y se habrían producido en los últimos 200 años.

Carbonífero tardío – Pérmico (305 Ma – 265 Ma): El antecesor de *Aurelia* se encontró distribuido por la costa sur del Paleo-Tetis. (Figura 4.4a).

Pérmico tardío – Triásico inferior (265 Ma – 230 Ma): El sur del Paleo-Tetis quedó separado del norte por la formación de Cimmericia, originándose lo que se conoce como océano de Tetis en el sur de Cimmericia, lugar por donde se distribuyó el antecesor de los linajes actuales de *Aurelia* (Figura 4.4b).

Triásico inferior – Jurásico superior (230 Ma – 145 Ma): Cimmeria migró hacia el norte y el linaje indo-pacífico comenzó a distanciarse geográficamente del resto, a los que quedó unido por *Aurelia dubia* Vanhöffen, 1888 (y *Aurelia cf. dubia*). Pangea comenzó a separarse, el linaje atlántico oeste migró hacia el oeste por el incipiente océano Atlántico central, y los linajes boreal y, presumiblemente, atlanto-mediterráneo, más cercanos, migraron hacia el norte por la abertura generada entre América del Norte y Eurasia (Figuras 4.4c y 4.4d).

Cretácico – Cenozoico (145 Ma – Actualidad): El linaje atlántico oeste se estableció en el golfo de México y colonizó la costa atlántica de Sudamérica tras la apertura del océano Atlántico sur. La colonización del golfo de California y Panamá por parte de este linaje pudo producirse entre el Cretácico tardío y el Mioceno (Figuras 4e-g). El linaje indo-pacífico colonizó progresivamente las islas del océano Pacífico oeste formadas en este periodo y, eventualmente llegó hasta el Pacífico este por medio de Hawái. El linaje boreal realizó una migración por el océano Ártico que le permitió colonizar la costa norteamericana del océano Pacífico (Figuras 4e-h). La llegada de este linaje a Japón pudo ser consecuencia de esta migración o de una introducción reciente. En esta hipótesis, la llegada de *A. coerulea* a Australia y *A. cf. coerulea* a la India se atribuiría a una introducción de la especie. El linaje atlanto-mediterráneo migró junto con el linaje boreal por el océano Ártico con *A. aurita* alcanzando la bahía de Hudson y el mar Blanco, mientras que *A. columbia* y *A. labiata* completaron la migración del linaje hasta la costa norteamericana del océano Pacífico. La llegada de *A. aurita* al Pacífico oeste pudo ser consecuencia de esta migración o una introducción reciente, mientras que su llegada a la costa pacífica de Sudamérica se atribuiría a una introducción reciente.

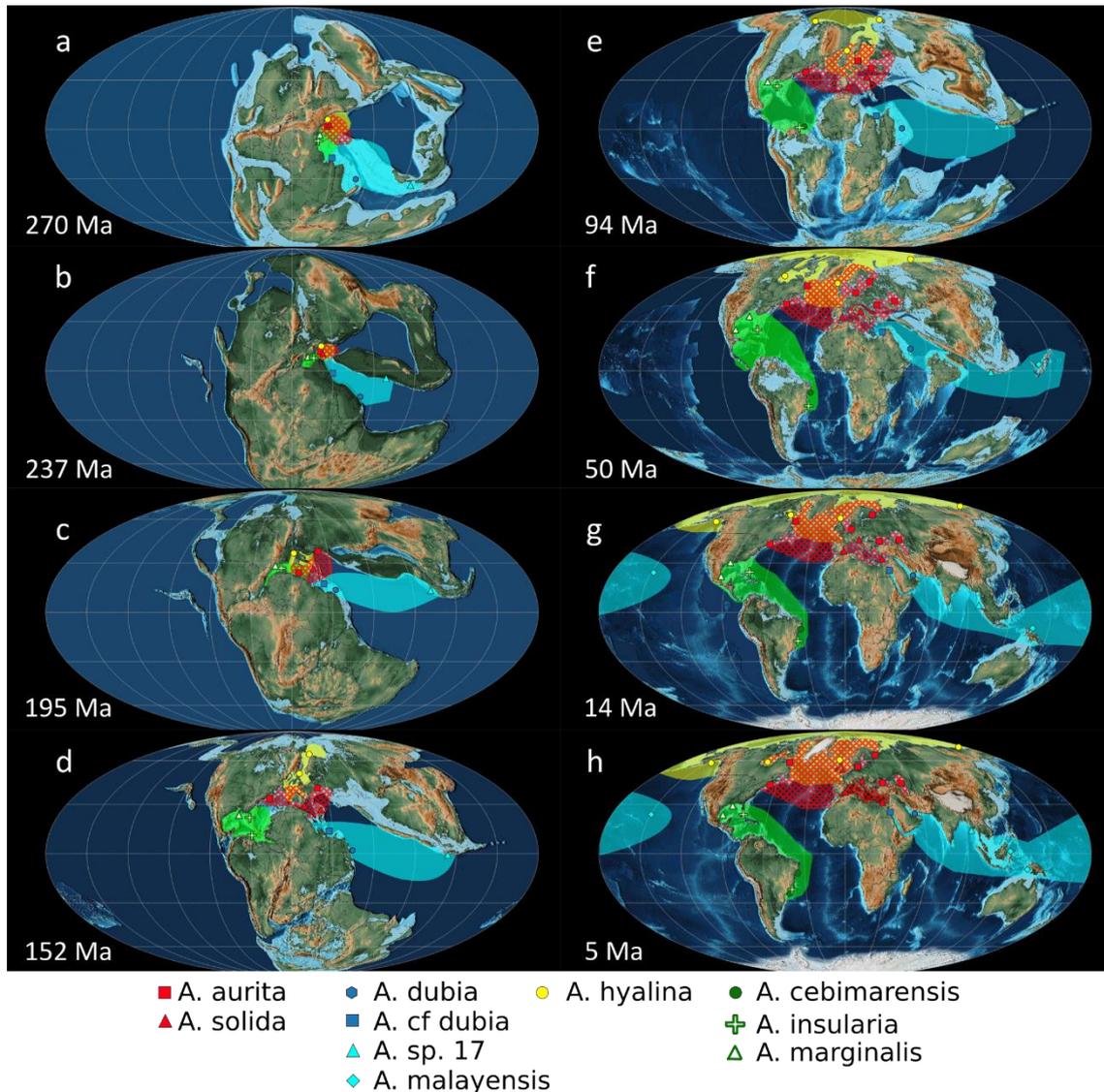


Figura 4.4. Paleogeografía de los diferentes linajes del género *Aurelia* explicando las distribuciones discontinuas presentes por medio de posibles introducciones antrópicas recientes.

Hipótesis B: distribuciones discontinuas explicadas sin intervención antrópica

Carbonífero tardío – Pérmico (305 Ma – 265 Ma): El antecesor de *Aurelia* se encontró distribuido por la costa sur del Paleo-Tetis. (Figura 4.5a).

Pérmico tardío – Triásico inferior (265 Ma – 230 Ma): El sur del Paleo-Tetis quedó separado del norte por la formación de Cimmericia, originándose lo que se conoce como océano de Tetis en el sur de Cimmericia, lugar por donde se distribuyó el antecesor de los linajes actuales de *Aurelia* (Figura 4.5b). A diferencia de la anterior hipótesis, en ausencia de intervención antrópica, el linaje boreal e indo-pacífico compartirían distribución por el sur del Tetis.

Triásico inferior – Jurásico superior (230 Ma – 145 Ma): Pangea comenzó a separarse, el linaje atlántico oeste migró hacia el oeste por el incipiente océano Atlántico central, y el linaje boreal

migró hacia el norte por la abertura generada entre América del Norte y Eurasia. El linaje atlanto-mediterráneo migró tanto hacia el oeste como hacia el norte (Figuras 4.5c y 4.5d). Cimmeria se movió hacia el norte arrastrando al linaje indo-pacífico en su costa sur y quedando el linaje boreal distribuido por la totalidad del Tetis (Figura 4.5c). La ausencia de registros actuales de especies del linaje boreal entre la India y Europa (línea imaginaria que separaba Australia-India de Korea del Sur-China hace 152 Ma), sugiere una subdivisión del linaje boreal (este-oeste) por extinciones locales (Figura 4.5d). Alternativamente, pudo haberse producido una segregación geográfica de los linajes, con el indo-pacífico ocupando el norte del Tetis y el boreal ocupando el sur del Tetis, pero sin llegar a la actual costa asiática del Pacífico, y no necesariamente tendría que haberse subdividido.

Cretácico – Cenozoico (145 Ma – Actualidad): El linaje Atlántico oeste se estableció en el golfo de México y colonizó la costa atlántica de Sudamérica con la apertura del océano Atlántico sur. La colonización del golfo de California y Panamá por parte de este linaje pudo producirse entre el Cretácico tardío y el Mioceno (Figuras 4.5e -g). El linaje indo-pacífico colonizó progresivamente las islas del océano Pacífico oeste formadas en este periodo y, eventualmente, llegó hasta el Pacífico este por medio de Hawái (EE. UU.). El linaje boreal realizó una migración por el océano Ártico que permitió su colonización del Pacífico norteamericano. La llegada de este linaje al Pacífico noroeste pudo haber ocurrido por tres vías, bien se encontraba presente con anterioridad al haber ocupado el antecesor la totalidad del Tetis, o bien llegó por una migración que podría ser ártica al igual que su entrada en Norteamérica o arrastrado desde el sur cuando la India se separó de Australia y la Antártida para terminar colisionando con Asia (Figuras 4.5e-g). El linaje atlanto-mediterráneo realizó una migración ártica para alcanzar el norte del Pacífico americano y asiático y una migración hacia el oeste para alcanzar la costa sudamericana del océano Pacífico produciéndose en este caso una extinción local en América central (Figuras 4.5e-h).

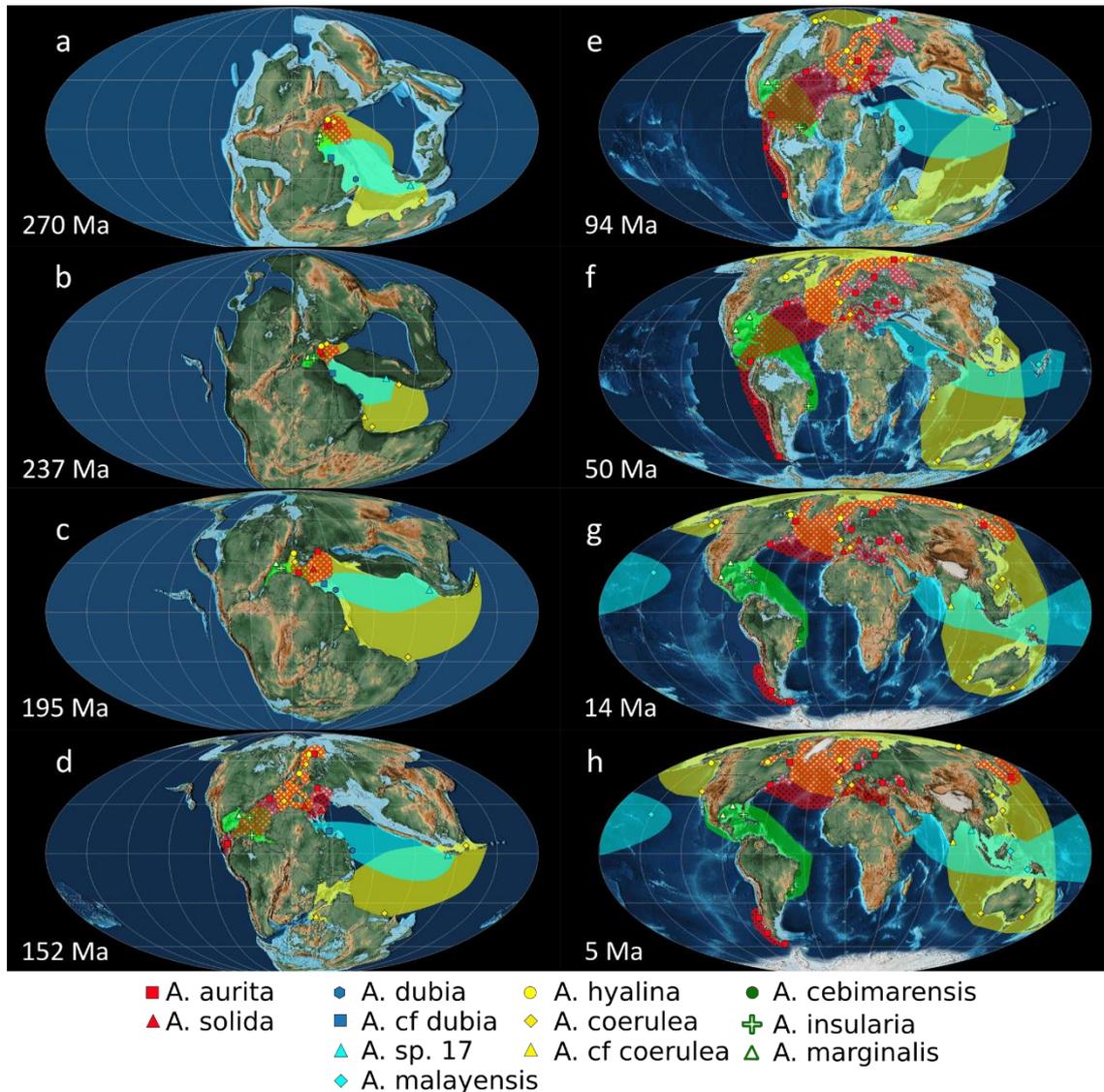


Figura 4.5. Paleogeografía de los diferentes linajes del género *Aurelia* explicando las distribuciones discontinuas presente sin intervención antrópica.

4.4 Discusión

La reconstrucción de la historia geográfica y filogenética del género *Aurelia* dentro del mar Mediterráneo (y a nivel global) es compleja debido a lo limitado del registro fósil (Khalthurin *et al.*, 2019), a la multitud de nombres con los que se ha referido al género antes del establecimiento de la denominación actual, a que las primeras figuras y descripciones carecían de los detalles necesarios para establecer caracteres diagnóstico y al hecho de que estos los primeros ejemplares descritos, en su mayoría, no se han conservado para su reexaminación (Agassiz, 1862; Mayer, 1910). Aún hoy en día es importante considerar que, debido a las variaciones morfológicas intraespecíficas del género *Aurelia*, no hay establecidos unos criterios taxonómicos claros para la diferenciación de las especies por lo que una

identificación más precisa requiere del análisis genético (Dawson, 2003; Scorrano *et al.*, 2017; Lawley *et al.*, 2021). Como complicación adicional, en la reconstrucción de la historia del género se debe tener en cuenta que se consideran probadas diferentes introducciones de individuos de *Aurelia* en varios puntos del planeta y que, posiblemente, todavía queden muchas sin detectar (Dawson *et al.*, 2005; Lawley *et al.*, 2021; Moura *et al.*, 2023). Sin embargo, las hipótesis planteadas en este capítulo abren la puerta a que gran parte de la distribución actual pudiera haberse originado sin la intervención humana.

De acuerdo con la interpretación actual, *A. aurita* no se encuentra presente en el Mediterráneo, aunque sí en el Atlántico norte y el mar Negro (Dawson *et al.*, 2005). Dentro del mar Mediterráneo, las dos especies con mayor distribución geográfica son *A. solida*, anteriormente considerada como un migrador lessepsiano que colonizó el Mediterráneo tras la apertura del canal de Suez, y *A. coerulea*, cuya entrada ha sido asociada con la importación de ostra japonesa para su cultivo en las lagunas costeras de Francia e Italia y con el transporte marítimo realizado entre el Pacífico, Índico y Mediterráneo desde la segunda mitad del siglo XX (Scorrano *et al.*, 2017). Los sugeridos como endemismos mediterráneos, *A. relictata*, *A. pseudosolida* y *A. perseae* (Scorrano *et al.* 2017; Lawley *et al.*, 2021; Garić & Batistić, 2022), tendrían, según esta interpretación, una gran restricción geográfica.

La revisión de los trabajos de los siglos XVIII, XIX y comienzo del siglo XX indica que el género, posiblemente, se encontraba distribuido por la totalidad del mar Mediterráneo con anterioridad a la apertura del canal de Suez (Tabla 4.4). Por otro lado, en la laguna costera del Mar Menor, se ha determinado la pertenencia de la de medusa luna autóctona, anteriormente identificada como *A. aurita* (Pérez-Ruzafa, 1989) o *Aurelia* sp. (Fernández-Alías *et al.*, 2020), a la especie *A. solida* en base a análisis genéticos utilizando tanto ejemplares de colección como de recolección reciente (Figura 4.2; Tabla 4.3; Tabla Suplementaria 4.2).

Por lo tanto, considerando los diferentes linajes evolutivos del género *Aurelia* (Figura 4.1; Lawley *et al.*, 2021; Moura *et al.*, 2023), la biogeografía actual del género basada en las localizaciones donde se ha identificado genéticamente la especie residente de *Aurelia* (Figura 4.3) y el carácter autóctono de *A. solida* en el Mar Menor, se pone en duda que *A. solida* sea una especie invasora de origen Indo-Pacífico y su consideración como NIS en el mar Mediterráneo. Por ello, se han elaborado hipótesis para reconstruir la paleogeografía del género *Aurelia* desde la aparición de su antecesor hace aproximadamente 300 Ma (Khalturin *et al.*, 2019).

4.4.1 Paleogeografía del género *Aurelia*

A pesar de lo limitado del registro fósil para realizar las dataciones genéticas (Khalturin *et al.*, 2019), sí se dispone de cierta información sobre la distribución pasada de antecesores del género *Aurelia* (Young & Hagadorn, 2020). Los primeros registros fósiles de especies que podrían haber pertenecido al orden Semaestomeae, donde se incluye el género *Aurelia*, se encontraron en depósitos cámbricos del sur de China (Fu *et al.*, 2019a; Young & Hagadorn, 2020), una región que rotaría para formar la costa oriental del Paleo-Tetis hace 300 Ma (Scotese, 2001). Establecer la distribución del antecesor de *Aurelia* en base a un fósil que podría haber pertenecido al orden Semaestomeae y a la rotación de las coordenadas donde actualmente se encuentran las especies del género hasta la formación del Paleo-Tetis tiene un alto grado de incertidumbre. Sin embargo, esta aproximación se vuelve menos especulativa al aludir al yacimiento de Cerín, Francia, donde se ubicaba la laguna costera en la que fosilizó *Paraurelia cerinensis* Gaillard, Goy, Bernier, Bourseau, Gall, Barale, Buffetaut & Webz, 2006 hace 150 Ma (Gaillard *et al.*, 2006). *P. cerinensis* recibe su nombre debido a la similitud taxonómica de su impresión fósil tanto con los ejemplares del actual género *Aurelia* como con los moldes resultantes de los experimentos de fosilización de este género (Bruton, 1991; Gaillard *et al.*, 2006). Es decir, tanto el registro fósil como la rotación hacia el pasado de la posición de los diferentes linajes apoyan una hipótesis por la que el antecesor de *Aurelia* se encontró distribuido a lo largo del océano de Paleo-Tetis (o Tetis).

Consecuentemente, las dos hipótesis planteadas, y cualquier hipótesis intermedia entre una ausencia y una totalidad de intervención humana para explicar las distribuciones discontinuas de determinadas especies del género *Aurelia*, parten de una distribución de su antecesor a lo largo del Paleo-Tetis con variaciones en la extensión geográfica de los diferentes linajes a lo largo de la costa sur de este océano (Figuras 4.4a y 4.5a). La presencia de este género, y de los antecesores del mismo, en la región que actualmente forma parte del mar Mediterráneo se encuentra reflejada en la biogeografía presente (Figura 4.3), en los registros bibliográficos históricos (Tabla 4.4) y en el registro fósil (Gaillard *et al.*, 2006; Giusberti *et al.*, 2014). Es importante destacar que los fósiles de zooplancton gelatinoso de formación más reciente, entre los que se encuentran ejemplares muy similares a las actuales especies del género *Aurelia* (Young & Hagadorn, 2020), fosilizaron durante el Eoceno, hace 50 Ma, y se han encontrado cerca de la actual ciudad de Verona, Italia (Giusberti *et al.*, 2014). En el Eoceno, Verona se situaba en un proto mar Mediterráneo todavía conectado con el océano Índico y el océano Pacífico por el este y con los actuales mares Negro, Caspio y océano Ártico por el norte (Scotese & McKerrow, 1990; Scotese, 2001).

Sin considerar a *A. coerulea* ni la presencia de *A. aurita* en la costa sudamericana, las dos aproximaciones presentan analogías más allá de su distribución inicial. Los análisis filogenéticos de Lawley *et al.* (2021) y Moura *et al.* (2023) coinciden en que los linajes indo-pacífico y atlántico oeste se separaron en primer lugar del grupo formado por los linajes boreal y atlanto-mediterráneo. De acuerdo con las hipótesis presentadas y los periodos de separación de los linajes calculados por Khalturin *et al.* (2019), esta segregación ocurrió entre el Triásico y el Jurásico (230 Ma – 145 Ma), periodo en el que Pangea comenzó a disgregarse (Scotese, 2001). La ruptura en bloques del supercontinente de Pangea habría permitido una migración del linaje atlántico oeste hacia el oeste, hasta su asentamiento en el golfo de México, y del linaje indo-pacífico hacia el este (Figuras 4.4 y 4.5). Del mismo modo, las dos aproximaciones sugieren una migración por el océano Ártico de los linajes boreal, respaldado por la presencia de *Aurelia hyalina* Brandt, 1835 alrededor del círculo polar ártico, y atlanto-mediterráneo, respaldado por la presencia de *A. aurita* en la bahía de Hudson y el mar Blanco (Figura 4.3). Por otro lado, las dos aproximaciones indican que *A. solida* es una especie autóctona del Mediterráneo, manteniendo la concordancia con los estudios filogenéticos en los que esta especie aparece asociada a los otros endemismos mediterráneos: *A. relictata*, *A. persea* y *A. pseudosolida* (Lawley *et al.*, 2021; Garić & Batistić, 2022; Moura *et al.*, 2023).

Las principales discrepancias entre ambas hipótesis son la llegada de *A. aurita* a Chile y la distribución actual de *A. coerulea*. Mientras que la hipótesis antrópica, que cuenta con mayor respaldo por parte de la comunidad científica (*e.g.* Dawson *et al.*, 2005; Moura *et al.*, 2023), sugiere que *A. aurita* es una especie introducida en la costa pacífica de Sudamérica, la hipótesis de distribución natural sugiere que esta especie realizó la migración junto con el linaje atlántico oeste al romperse Pangea y que, en algún momento entre el Cretácico tardío y el Mioceno, cruzó a Sudamérica (Figura 4.5). En este contexto, es esencial considerar que en los análisis de Moura *et al.* (2023) el linaje atlántico oeste deriva de *A. aurita* y que la extinción local del golfo de México sugerida en esta aproximación podría ser en realidad una especiación climática que confinase a *A. aurita* a las aguas más frías del Pacífico sur y el Atlántico norte (Figura 4.3).

El caso de *A. coerulea* es posiblemente el más particular desde las perspectivas genética y biogeográfica. La localidad tipo de esta especie, basada en la descripción original de von Lendenfeld (1884), se encuentra en Port Jackson, Australia, aunque de forma casi contemporánea se describió como *A. japonica* en Japón (Kishinouye, 1891). En el análisis filogenético realizado para el género *Aurelia* por parte de Dawson *et al.* (2005) esta especie, bajo la denominación de *Aurelia* sp.1, aparece asociada a *Aurelia* sp. 10, posteriormente

transferida a *A. hyalina* (Lawley *et al.*, 2021) y a *Aurelia limbata* Brandt, 1835. Considerando la península de Kamchatka como la localidad tipo de *A. limbata*, Dawson *et al.* (2005) atribuyen la presencia de *Aurelia* sp. 1, posteriormente identificada como *A. coerulea* por parte de Scorrano *et al.* (2017), en Australia, Francia y California (EE. UU.) a introducciones recientes. Sin embargo, resulta sorprendente que estas introducciones, y particularmente la introducción en Australia (ya que tendría que haberse producido con anterioridad a la descripción de la especie), no hayan sido cuestionadas desde que en Scorrano *et al.* (2017) se resucita el nombre de *A. coerulea*.

A. hyalina tiene su localización tipo en las islas Aleutianas (EE. UU.) y se encuentra presente en la bahía de Hudson, en el mar de Labrador (Groenlandia), en el mar de Chukotka (Rusia) y al norte de Escocia, mientras que *A. limbata* se encuentra presente entre el mar de Japón y Alaska (Figura 4.3). Es decir, las dos especies que conforman el linaje boreal junto con *A. coerulea* se encuentran distribuidas por las aguas de las latitudes más al norte de nuestro planeta. Las dos hipótesis planteadas en este capítulo sugieren una migración por el océano Ártico de este linaje para permitir esta distribución sin mediación de un vector antrópico. La presencia del antecesor de *Aurelia* en el océano del Tetis (Gaillard *et al.*, 2006; Giusberti *et al.*, 2014) explicaría la presencia del linaje boreal en la región atlanto-europea y en el mar Mediterráneo sin mediación de un vector antrópico. La llegada a Japón de *A. coerulea* podría deberse a una migración por el océano Ártico (Figura 4.4), a que el rango de distribución inicial de su antecesor incluyese esta localización (Figura 4.5; Fu *et al.*, 2019a) o a la llegada de ejemplares provenientes de Australia y la India al desplazarse esta última hacia el norte y colisionar con Asia (Chatterje *et al.*, 2013). La presencia de *A. coerulea* en Australia podría deberse al rango de distribución original de su antecesor (Figura 4.5) o a una introducción reciente de la especie (Figura 4.4; Dawson *et al.*, 2005; Scorrano *et al.*, 2017).

4.4.2 Limitaciones de las hipótesis

Las dos hipótesis planteadas, y cualquier hipótesis intermedia, están sujetas a un alto grado de incertidumbre y requieren más investigación. Esto implicaría analizar el solapamiento de la tolerancia térmica de las especies actuales con el clima del pasado, la realización de análisis de estructuración genética poblacional o ahondar en el papel que las zonas costeras semiconfinadas puedan haber jugado en la especiación y diversificación del género *Aurelia*, el cual, de hecho, es característico de estos ecosistemas. El papel de la conectividad entre poblaciones y la variabilidad ambiental de las lagunas costeras, intensificada por eventos climáticos pasados tales como las crisis del Messiniense en el Mediterráneo, podrían explicar la

presencia de un gran número de especies en áreas relativamente pequeñas tales como el golfo de México o el mar Mediterráneo. Estos esfuerzos van más allá del objetivo de este capítulo, pero los resultados obtenidos abren la posibilidad de plantear líneas de investigación no exploradas hasta la fecha.

Ninguna de las dos aproximaciones explica satisfactoriamente la presencia de dos especies del linaje atlántico oeste en los océanos Índico (*A. mozambica*) y Pacífico oeste (*A. miyakei*). La distribución de estas dos especies se encuentra limitada a su localización tipo: Mozambique en el caso de *A. mozambica* y Tailandia en el de *A. miyakei* (Figura 4.3). Las secuencias genéticas de ejemplares de *Aurelia* en África, a excepción de *A. mozambica*, se limitan al mar Mediterráneo y al mar Rojo. Sin embargo, hay que destacar que África es el continente donde más limitado se encuentra nuestro conocimiento sobre el zooplancton gelatinoso (Gibbons *et al.*, 2022).

Los registros presentes en la bibliografía del género *Aurelia* en la parte no mediterránea de África se limitan a la bahía de Cintra (Sahara Occidental) (Kramp, 1959) y a la costa del golfo de Guinea (Gibbons *et al.*, 2022) y, basándonos en los avistamientos registrados en las bases de datos GBIF y OBIS, se puede asumir la presencia del género en las Islas Canarias (España) y Madagascar. Por otro lado, se ha indicado la ausencia del género en las aguas costeras bañadas por la corriente de Benguela (Lynam *et al.*, 2006; Gibbons *et al.*, 2022). Los registros no mediterráneos de este género en África aparecen como *A. aurita*, *A. solida* y *A. colpota*, pero los análisis genéticos indican que los ejemplares analizados en este continente no corresponden con las especies ya secuenciadas y esta posible nueva especie está en proceso de descripción (Gibbons *et al.* 2022). La inclusión de las nuevas especies descritas podría modificar la interpretación realizada en este capítulo, pero es posible que la distribución del linaje atlántico oeste ocupase originalmente una extensión geográfica similar a la del linaje indo-pacífico o boreal, pero que desapareciese del mar Mediterráneo en algún momento en que las condiciones climáticas fuesen desfavorables para el linaje, tal y como pudo ocurrir durante las crisis salinas del Messiniense.

El linaje indo-pacífico carece de registros entre el mar de Andaman o mar de Burma, Tailandia (*Aurelia* sp. 17), y el oeste del océano Índico (*A. dubia* y *A. cf. dubia*). Este hecho podría estar asociado con la escasez de identificaciones genéticas de individuos en la India (distribución continua del linaje) o ser consecuencia de una extinción local provocada por la colisión de India con Asia (distribución discontinua del linaje) (Chatterje *et al.*, 2013), siendo necesario ampliar

el número de secuencias genéticas de esa zona para discriminar entre las dos opciones por medio de análisis filogenéticos.

4.5 Conclusiones

Las dos aproximaciones, apoyadas por el registro fósil (Gaillard *et al.*, 2006; Giusberti *et al.*, 2014; Fu *et al.*, 2019a; Young & Hagadorn, 2020), sitúan el origen del antecesor del género *Aurelia* en el océano Paleo-Tetis. La biogeografía actual del género (Figura 4.3), las aproximaciones paleogeográficas (Figuras 4.4 y 4.5) y la revisión de la bibliografía contemporánea a la apertura del canal de Suez (Tabla 4.4) indican que *A. solida* es, casi con total certeza, una especie autóctona del mar Mediterráneo. Este trabajo apoya las sugerencias de Lawley *et al.* (2021), Schäfer *et al.* (2021), Moura *et al.* (2023) de eliminar la consideración de *A. solida* como especie no indígena en el Mediterráneo. Sin embargo, como todavía es necesario realizar estudios genéticos sobre los ejemplares del género *Aurelia* en Maldivas, la localización tipo de *A. solida*, y para mantener la coherencia con los estudios previos (Scorrano *et al.*, 2017; Gueroun *et al.*, 2020; Schäfer *et al.*, 2021; Fernández-Alías *et al.*, 2023a), se ha optado por preservar por el momento el nombre de *Aurelia solida* en lugar de resucitar alguna de las alternativas expuestas en la Tabla 4.4. Este trabajo sugiere, además, que *A. coerulea* podría ser también autóctona del océano del Tetis, con un rango de distribución natural que incluiría Europa y el Mediterráneo, donde perdería su carácter NIS.

Por otra parte, los diferentes análisis realizados han revelado que los ejemplares de *Aurelia* del Mar Menor pertenecen a la especie *A. solida*, corrigiendo así las determinaciones que hasta la fecha se venían haciendo de los mismos como *A. aurita*.

Capítulo 5: Dinámica poblacional, crecimiento y relación con los parámetros ambientales de *Aurelia solida*, *Cotylorhiza tuberculata* y *Rhizostoma pulmo* en el Mar Menor

5.1 Introducción

Como se ha indicado en el capítulo de introducción, la comunidad científica tiene la percepción de que se ha producido un incremento en la intensidad y la abundancia de las proliferaciones de zooplancton gelatinoso desde la década de 1970 (Purcell, 2005; Brotz *et al.*, 2012). El interés que estas proliferaciones genera debido a las interferencias que producen con numerosas actividades humanas y a los servicios ecosistémicos que aportan (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002; Richardson *et al.*, 2009; Fernández-Alías *et al.*, 2023a) ha llevado a un incremento anual en el número de investigaciones realizadas en este campo (Pitt *et al.*, 2018). Sin embargo, pese a la existencia de estas tendencias, los estudios en la dinámica poblacional de los escifozoos son escasos (Purcell, 2012) y los estudios de su crecimiento orgánico y la parametrización de su biología lo son todavía más (Palomares & Pauly, 2008; Brotz *et al.*, 2012). En este capítulo se realiza el estudio de la biología y dinámica poblacional de tres especies de escifozoo residentes en el Mar Menor: *Aurelia solida* Browne, 1905, *Cotylorhiza tuberculata* (Macri, 1778) y *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778).

Este capítulo supone, además, el análisis de los datos más antiguos del sistema de monitorización del Mar Menor. En esta laguna salada, como se ha descrito en profundidad en el capítulo 2, se viene desarrollando un proceso de eutrofización que se ha agravado en los últimos años con cambios en el estado trófico y el desencadenamiento de crisis distróficas como respuesta a las actividades realizadas en la cuenca de drenaje (Capítulo 7; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a; Fernández-Alías *et al.*, 2022). El análisis de los datos del año 1997, correspondientes tanto al primer periodo de monitorización de la laguna como a los primeros estadios del proceso de eutrofización permite establecer un estado de referencia del ecosistema. El conocimiento sobre estos estados de referencia es, habitualmente, uno de los factores limitantes para el análisis de los cambios derivados de las acciones antrópicas, de la propia gestión y los inducidos por el cambio climático. Por lo tanto, sobre este capítulo se construyen los análisis de las poblaciones de escifozoos y las respuestas ecosistémicas a gran escala temporal desarrollados a lo largo de esta tesis doctoral, analizando en particular la

dinámica poblacional y el crecimiento de las tres especies de escifozoos residentes en el Mar Menor tras la apertura del canal de El Estacio.

5.2 Materiales y métodos

5.2.1 Datos del sistema de monitorización

En este capítulo se utilizan los datos del primer periodo de funcionamiento del sistema de monitorización del Mar Menor. Durante ese periodo, comprendido entre el 25 de febrero de 1997 y el 30 de diciembre del mismo año, se contó con una red de 20 estaciones separadas menos de 2km cada una, repartidas por todo el Mar Menor y una recogida de datos semanal. De los datos recopilados en ese espacio de tiempo, para el desarrollo del capítulo se han utilizado las abundancias de ictioplancton y de medusas verdaderas tanto en su fase medusa como en la de éfira, la temperatura, salinidad y concentración de clorofila *a* (Chl *a*), sólidos en suspensión, nitrato, nitrito, amonio y fosfato. El sistema de monitorización, recogida y procesado de datos se encuentra detallado en el Capítulo 2 de esta tesis doctoral.

Para los análisis estadísticos se ha dividido el Mar Menor en cinco zonas (Z1-Z5), con cada una de ellas subdividida en dos sectores (s1-s10) de dos estaciones. Esta sectorización permite el análisis de diferentes escalas de variabilidad espacial y su asociación con las características tróficas e hidrográficas de las diferentes masas de agua del Mar Menor en relación a sus tres cuencas (norte, central y sur), la influencia marina condicionada por los canales de comunicación con el Mar Mediterráneo, o la influencia terrestre, principalmente en la desembocadura de las ramblas (ver Pérez-Ruzafa *et al.*, 2005b). En la escala espacial, se cuenta con dos factores, “Zona”, como factor fijo con cinco niveles, y “Sector”, como factor aleatorio anidado en “Zona”, con diez niveles. En la escala temporal, los muestreos semanales se han agrupado en los factores “Season” (invierno, primavera, verano y otoño), “Mes” (febrero a diciembre) y “Quincena” (Primera y segunda quincena del mes). “Season” es un factor fijo, mientras que “Mes” es un factor aleatorio anidado en “Season”, y “Quincena” es un factor aleatorio anidado en “Mes”. El último factor fijo son las especies de medusa objeto de estudio (“Especie”) con tres niveles: *A. solida*, *C. tuberculata* y *R. pulmo*.

5.2.2 Caracterización espaciotemporal de la masa de agua del Mar Menor

Para la caracterización espaciotemporal de la masa de agua del Mar Menor se ha realizado un análisis permutacional de varianza (PERMANOVA, 9999 permutaciones y test de Monte Carlo) sobre cada una de las variables fisicoquímicas recopiladas con el diseño ‘Sector(Zona) x Quincena(Mes(Season))’. Además, se ha realizado una ordenación por medio de un análisis de

componentes principales (PCA) sobre los máximos, mínimos y valores promedio de cada variable fisicoquímica en cada estación de muestreo. La matriz se transformó por medio de una raíz cuarta y se estandarizó antes de la construcción de una matriz de semejanzas euclídeas para la realización de los análisis en el programa PRIMER 7 + PERMANOVA (Anderson *et al.*, 2008).

Para la visualización de las características de las masas de agua del Mar Menor, se han elaborado dos mapas de distribución horizontal con los valores de cada estación en los dos primeros ejes del análisis PCA. Cada eje se ha representado en un mapa individual mediante la técnica de interpolación *kriging* en el programa SURFER.

5.2.3 Distribución espaciotemporal de los escifozoos

El estudio de la distribución espaciotemporal de los escifozoos se ha realizado de forma individual para las fases éfira y medusa sobre la matriz de datos completa. Para ello, se ha realizado en primer lugar un análisis PERMANOVA incluyendo las tres especies, 9999 permutaciones y el test de Monte Carlo con el diseño 'Especie x Sector(Zona) x Quincena(Mes(*Season*))'. Tras confirmar la existencia de diferencias significativas en los patrones espaciotemporales, se ha realizado un análisis PERMANOVA por pares de los factores significativos y sus interacciones, para cada especie y fase del ciclo vital de forma separada, excluyendo aquellos periodos en los que la especie objeto del análisis no se encontraba presente en la laguna. Los análisis se realizaron en una matriz de semejanza euclídea tras realizar una transformación logarítmica, $\log(x+1)$, en el programa PRIMER 7 + PERMANOVA (Anderson *et al.*, 2008).

5.2.4 Relaciones talla-peso e índice de desarrollo gonadosomático (GSI)

Entre junio y septiembre de 1997 se recolectaron 72 ejemplares de *R. pulmo* y 112 de *C. tuberculata* para la medición del diámetro de la campana, al milímetro más cercano, en un ictiómetro y su pesado (peso escurrido). La fecha de la recolección de ejemplares se decidió debido a que estos colonizadores recientes de la laguna son especies estivales, con un nivel trófico y tolerancia térmica similares, se encontraban presentes de forma abundante y en todas sus clases de talla en esos meses. Esto hace posible la comparación de las curvas talla-peso. La relación talla-peso se expresa mediante la Ecuación 5.1:

Ecuación 5.1. $W = aL^b$

L es el diámetro de la campana (mm), W es el peso (g), a y b son constantes calculadas al construir la relación.

Tras la obtención de la talla y el peso, se diseccionó cada ejemplar, extirpando y pesando las gónadas (peso escurrido). El GSI se calculó como el porcentaje del peso de las gónadas con respecto al peso total del individuo.

5.2.5 Determinación de los parámetros de crecimiento de la función de Von Bertalanffy

Para la determinación de los parámetros de crecimiento de la función de Von Bertalanffy (VBGF; *Von Bertalanffy Growth Function*), recogida en la Ecuación 5.2 (Bertalanffy, 1938), se ha construido una matriz talla-frecuencia para cada una de las especies de escifozoo.

Ecuación 5.2.
$$L(t) = L_{\infty}(1 - e^{-K(t-t_0)})$$

En la Ecuación 5.2, $L(t)$ es la longitud (cm) en una edad concreta, L_{∞} es la longitud asintótica (cm), K es la tasa de crecimiento (año^{-1}), t es la edad (años) y t_0 es la edad teórica para una longitud de 0 cm.

Con anterioridad a los análisis de crecimiento se comprobó la existencia de diferentes cohortes mediante el método de Battacharya para la resolución de una distribución en componentes gaussianos (Battacharya, 1967) en R (R Development Core Team, 2011). La existencia de múltiples cohortes se detectó únicamente para la especie *R. pulmo*, por lo que, previamente al cálculo de los parámetros de crecimiento, se reconstruyeron las cohortes, permitiendo realizar la parametrización del crecimiento de forma individualizada.

Para la determinación de los parámetros de crecimiento K , L_{∞} , y t_0 se ha implementado un *Electronic Length Frequency Analysis* (ELEFAN) en el paquete 'TropFishR' (Mildenberger *et al.*, 2017). Biológicamente, el parámetro t_0 carece de sentido ya que, generalmente, corresponde con un valor negativo en el que los individuos tienen un tamaño de 0 cm, pero, matemáticamente, permite una mejora en el ajuste de la curva de crecimiento (Moreau, 1987). No obstante, en el caso de la estima del crecimiento de las fases adultas de los escifozoos, el parámetro t_0 corresponde con el periodo de liberación de las éfiras a la columna de agua (Fernández-Alías *et al.*, 2020). Para los análisis se utilizaron las dos metodologías que el paquete TropFishR permite para el cálculo de los parámetros de la curva VBGF. En el primer método, la longitud asintótica se fija siguiendo la metodología de Taylor (1958) y se calculan K y t_0 . El segundo realiza un análisis de respuesta en superficie (RSA) que explora diferentes combinaciones de K y L_{∞} en intervalos predefinidos dentro de los límites de tamaño de la especie. El cálculo de t_0 por parte del paquete TropFishR es indirecto, proporcionando un valor t_{anchor} para el anclaje de la curva. Este valor representa el día en formato numérico, oscilando

entre 0 (1 de enero) y 1 (31 de diciembre), y debe ser transformado para obtener el valor t_0 asegurando que este quede fijado durante el periodo de detección de las éfiras.

En primer lugar, para identificar en qué intervalo debían incluirse nuestras especies, la variación de L_∞ se realizó con el método RSA y se descartaron aquellas longitudes inferiores a las detectadas durante los censos visuales. En una segunda etapa, preestableciendo una longitud asintótica dentro del intervalo, se comprobaron combinaciones de L_∞ y K que anclasen la curva dentro del periodo de estrobilación. Aunque las dos metodologías de análisis del crecimiento obtuvieron valores similares, para la representación de los resultados es preferible predefinir la longitud asintótica ya que permite visualizar la puntuación del modelo a raíz de la variación de K dentro de la longitud asintótica más probable. En el caso de *A. solida*, la exploración RSA indicaba que un estrecho rango de combinaciones K - L_∞ era explicativo de la base de datos y, por ello, se ha mantenido esta representación.

Para el ajuste de las curvas de crecimiento no se han considerado oscilaciones estacionales debido a que la esperanza de vida de la fase medusa es aproximadamente de medio año y no se detecta un parón invernal en el crecimiento ni siquiera considerando a aquellos individuos aislados que puedan sobrevivir al invierno (Kikinger, 1992; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002, 2005b; Fuentes *et al.*, 2011). Por lo tanto, no se incluyeron en el modelo ni el parámetro “C”, que expresa la amplitud de la oscilación en el crecimiento, ni el parámetro t_c , que indica el tiempo entre el comienzo de la función y el inicio de la oscilación (Pauly, 2015). Sí que se predefinió el parámetro de edad máxima (*Agemax*) como 0.5 (medio año) para evitar la subestima del parámetro K .

5.2.6 Estima de la mortalidad y la supervivencia

La ratio de mortalidad total (Z) se ha estimado por medio de dos rutinas diferentes de TropFishR. La primera calcula Z mediante la curva de captura descrita en Ricker (1975) e implementada por Gayanilo *et al.* (1995). La segunda representa una gráfica Powell & Wetherall (P-W) (Powell, 1979; Wetherall *et al.*, 1987) implementando la metodología de Beverton & Holt (1957). En el caso de *R. pulmo*, la mortalidad se ha calculado tanto para la población completa como para cada una de las cohortes detectadas. La supervivencia (S) deriva de la mortalidad y se calcula siguiendo la Ecuación 5.3 (FAO, 1989).

Ecuación 5.3. $S = e^{-Z}$

5.2.7 Forzamiento ambiental sobre la dinámica poblacional de los escifozoos

Para explorar el forzamiento ambiental sobre la abundancia y la distribución de las tres especies de escifozoos del Mar Menor, tanto en su etapa éfira como en su fase medusa, se han realizado múltiples modelos lineares generalizados (GLM) con selección hacia delante de variables (utilizando como criterio de inclusión y exclusión $p < 0.05$) para determinar el mejor modelo explicativo de la variación en las estimas de abundancia.

Además, para el estudio de patrones espaciotemporales de las variables medidas, se realizó un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA, *Detrended Correspondence Analysis*) utilizando el paquete 'Vegan' (Oksanen *et al.*, 2007). Para reducir el ruido procedente de la alta variabilidad existente con una resolución espaciotemporal elevada, se han utilizado los promedios de las variables ambientales y los datos de abundancia en cada zona y fecha de muestreo. El análisis DCA mostraba en su primer eje un gradiente mayor de dos unidades de desviación estándar, por lo que se recomendaba el uso de un análisis de correspondencias canónicas sin tendencia (DCCA, *Detrended Canonical Correspondence Analysis*) para la exploración de la variabilidad espacial de los escifozoos en relación con los parámetros ambientales (Jongman *et al.*, 1987). Este análisis se realizó transformando logarítmicamente los datos de abundancia, $\log(x+1)$, eliminando la tendencia por medio de un polinomio de segundo orden y aplicando el test de Monte Carlo a los ejes canónicos. Los cálculos se realizaron en CANOCO v 3.15 (ter Braak, 1997).

5.3 Resultados

5.3.1 Condiciones ambientales

Entre febrero y diciembre de 1997, las condiciones ambientales dentro del Mar Menor tuvieron un carácter heterogéneo con patrones espaciales y temporales diferenciados y con variabilidad en las interacciones significativas entre los factores espaciales y temporales en función de la variable (Tabla Suplementaria 5.1). La temperatura presentó un marcado ciclo estacional (Figura 5.1), alcanzando el máximo promedio mensual en agosto (28.08 ± 0.09 °C) y el mínimo promedio mensual en diciembre (12.7 ± 0.07 °C). En las medidas individuales, el mínimo registrado fue 11.9 °C y el máximo 29.7 °C, no detectándose diferencias significativas entre las diferentes zonas ($p=0.11$).

La salinidad mostró un carácter más heterogéneo a nivel espacial y temporal, con diferencias significativas en todas las escalas espaciotemporales, de la Zona ($p= 0.027$) al Sector(Zona) ($p=0.025$) y de la estación, *Season*, ($p = 0.0019$) a la Quincena(Mes(*Season*)) ($p= 0.0001$). En

esta variable, tanto el patrón estacional, marcado por la evapotranspiración, como el espacial, existente desde el área más confinada a la de mayor intercambio de agua con el Mediterráneo, se rompen debido a las lluvias torrenciales y a las entradas de agua posteriores a través de las ramblas. La precipitación mensual promedio durante el periodo objeto de estudio en este capítulo fue de 21.99 mm. Durante la realización del estudio, el periodo de lluvias se situó en abril-mayo, septiembre y diciembre, pero el mayor evento de precipitación tuvo lugar en enero, con un pico de 149.73 ± 20.10 mm de descarga junto a la cuenca del Mar Menor y justo antes del arranque del sistema de monitorización. El mínimo de salinidad se encontró, consecuentemente, en febrero (36.66 ± 0.75) y el máximo se alcanzó en septiembre (45.9 ± 0.06). El mínimo detectado en una localidad fue de 31.99 y el máximo de 46.88. A consecuencia de las lluvias, los mínimos de salinidad se encontraron en la desembocadura de la rambla de El Albuñón y, debido al intercambio de aguas con el Mediterráneo, en abril y mayo, cerca de la bocana del canal de El Estacio. En escalas espaciales más amplias, las diferencias, pese a ser pequeñas, fueron significativas a nivel de zona ($p = 0.027$) con valores mínimos en la zona 1 y máximos en la zona 5.

Al igual que la salinidad, los nutrientes mostraron un comportamiento heterogéneo a nivel espaciotemporal. Todos ellos manifestaron diferencias significativas en la escala quincenal ('Quincena(Mes(Season))', $p < 0.05$ en todos los casos), pero algunos también presentaron diferencias estacionales, como el nitrito ($p = 0.0005$), o a nivel de Mes(Season), como el amonio ($p = 0.0004$). La concentración promedio de nitrato en las diferentes zonas del Mar Menor durante el periodo de estudio varió entre 0.86 ± 0.15 $\mu\text{mol/l}$ en la Zona 4 y 1.39 ± 0.36 $\mu\text{mol/l}$ en la Zona 2, pero detectar concentraciones superiores a 4-6 $\mu\text{mol/l}$ fue común durante todo el año 1997. El análisis PERMANOVA indica que las diferencias espaciales para el nitrato no fueron significativas, pero destaca la concentración de 45 $\mu\text{mol/l}$ frente a la desembocadura de la rambla de El Albuñón a raíz de la descarga producida tras las lluvias de abril.

El nitrito y el amonio presentaron menor concentración que el nitrato, excediendo de forma muy eventual una concentración superior a 0.5 $\mu\text{mol/l}$ (Figura 5.1). El nitrito solo excedió los 2 $\mu\text{mol/l}$ en las localidades costeras, frente a la desembocadura de las ramblas, en primavera y verano, pero mostró diferencias significativas en la escala temporal entre quincenas ($p = 0.0055$) y entre estaciones ($p = 0.0005$). El amonio presentó un carácter espaciotemporal heterogéneo, con variabilidad significativa a nivel quincenal ($p = 0.0001$), mensual ($p = 0.0004$) y en la interacción de sector y mes ('Sector(Zona) x Mes(Season)', $p = 0.0001$). Se alcanzaron valores superiores a los 10 $\mu\text{mol/l}$ en tres estaciones, en una única campaña de marzo, con

valores de 25.6 $\mu\text{mol/l}$ y 18.9 $\mu\text{mol/l}$ en las estaciones 11 y 12, situadas en la Zona 5, y de 15.5 $\mu\text{mol/l}$ en la estación 18, ubicada frente al canal de El Estacio.

El fosfato mostró una compleja variabilidad espaciotemporal, siendo esta significativa a nivel quincenal ($p = 0.0001$) y para las interacciones entre zona y mes ('Zona x Mes(Season)', $p = 0.0009$) y entre sector y estación ('Sector(Zona) x Season', $p = 0.03$). De forma habitual, la concentración se mantuvo por debajo de 1 $\mu\text{mol/l}$, con un valor promedio, en las diferentes zonas, que oscila entre $0.54 \pm 0.11 \mu\text{mol/l}$ en la Zona 1 y $0.74 \pm 0.13 \mu\text{mol/l}$ en la Zona 4. Sin embargo, entre febrero y abril, en la mayoría de las estaciones se detectaron concentraciones entre 2.20 y 8.74 $\mu\text{mol/l}$.

La clorofila a generalmente mostró valores inferiores a 2 $\mu\text{g/l}$ (Figura 5.1). Los promedios anuales por zona variaron entre $0.51 \pm 0.04 \mu\text{g/l}$ en la Zona 2 y $0.81 \pm 0.05 \mu\text{g/l}$ en la Zona 5. Las concentraciones máximas se encontraron frente a la desembocadura de la rambla de El Albuñón y en la cubeta sur (Zona 5). Se encontró una elevada heterogeneidad espacial, con un patrón diferente en función de la zona, y con un efecto significativo de las interacciones 'Sector(Zona) x Season' ($p = 0.025$). En un análisis bianual, incluyendo 1996, Pérez-Ruzafa *et al.* (2005b) encontró también una interacción significativa 'Zona x Season' con las Zonas 1, 2 y 5 presentando su máxima concentración en primavera y otoño, mientras que las Zonas 3 y 4 lo presentaron en verano.

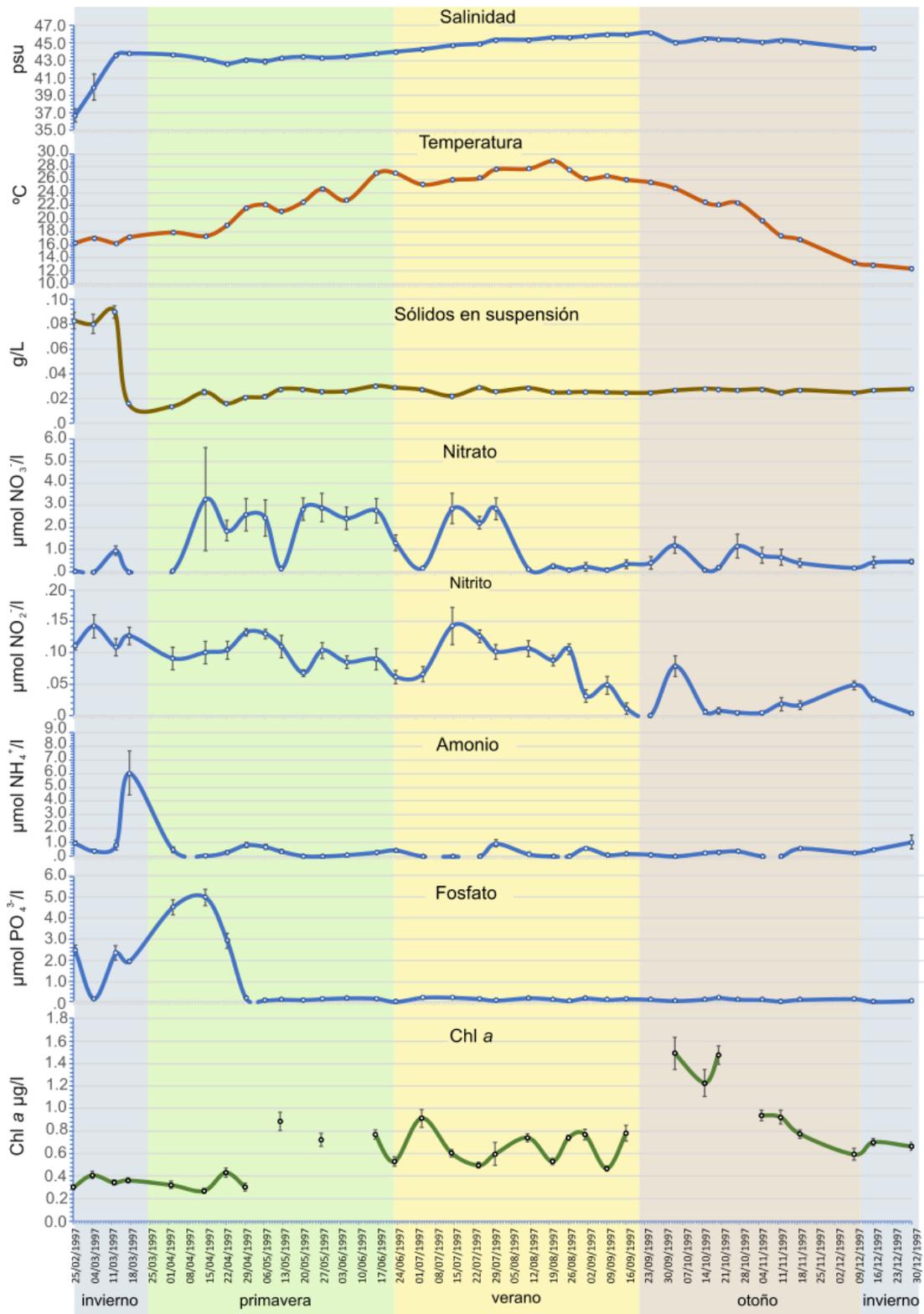


Figura 5.1. Dinámica estacional de las principales variables ambientales durante el periodo de estudio del capítulo (1997) en la columna de agua del Mar Menor. Los colores de fondo se corresponden con las estaciones naturales, consideradas como un factor fijo en los análisis estadísticos. Los puntos representan el valor promedio de cada variable en las diferentes campañas de monitorización mientras que las barras de error representan el error estándar.

La representación cartográfica de la puntuación, en los puntos de muestreo, de los dos primeros ejes del PCA realizado para la matriz con los valores máximo, mínimo y promedio de cada variable ambiental en las diferentes localidades permite la identificación de las características fundamentales de la masa de agua del Mar Menor (Figura 5.2). El Eje 1 representa el 36.8% de la varianza de los datos y se encuentra determinado por la salinidad, particularmente por el valor mínimo de esta. Los valores mínimos más bajos se encontraron concentrados en la cubeta sur del Mar Menor, la más confinada de la laguna costera. Junto con estas estaciones, también presentaron mínimos de salinidad pronunciados las zonas influenciadas por los canales de comunicación con el Mar Mediterráneo y el giro central de la laguna. Es decir, los mínimos de salinidad fueron más bajos únicamente donde se producen las mayores descargas de agua dulce desde tierra: el área de influencia de la rambla de El Albujón, la zona más interna de la cubeta norte y el centro del giro de la cubeta sur. Estas áreas, representadas en amarillos-verdosos en la Figura 5.2a, se caracterizaron por las elevadas concentraciones de nutrientes, fundamentalmente de nitrato, y de clorofila *a*.

El segundo eje representa un 16.7% de la varianza y está determinado fundamentalmente por las temperaturas máximas altas en su parte positiva (color rojo en la Figura 5.2b) y por las concentraciones máximas elevadas de nitrato y las concentraciones mínimas elevadas de clorofila *a* (color verde en la Figura 5.2b). Este eje permite identificar las áreas de convergencia de los giros en la circulación de la corriente, caracterizados por las temperaturas máximas más elevadas y valores mínimos elevados de las concentraciones de clorofila *a*. También identifica dos zonas de elevada concentración de nitrato y clorofila *a* asociadas a la rambla de El Albujón y la convergencia entre los canales de comunicación del Mediterráneo en el norte de la laguna con las salinas de San Pedro del Pinatar.

La dinámica del ictioplancton durante el año 1997 se encuentra descrita en detalle en Pérez-Ruzafa *et al.* (2004). La abundancia de larvas en la laguna creció suavemente a partir de marzo y abruptamente con el final del verano, alcanzando su máximo promedio mensual (234.16 ± 35.63 larvas/100 m³) en octubre. A la misma vez, se encontró un gradiente creciente desde el norte hacia el sur, con el centro de los giros de corriente presentando las mayores concentraciones de larvas con más de 1000 larvas/100 m³.

La variabilidad espaciotemporal de los parámetros hidrográficos, nutrientes, clorofila *a* e ictioplancton durante el año 1997 en el Mar Menor se encuentran discutidos con mayor profundidad en Pérez-Ruzafa *et al.* (2004, 2005b, 2007).

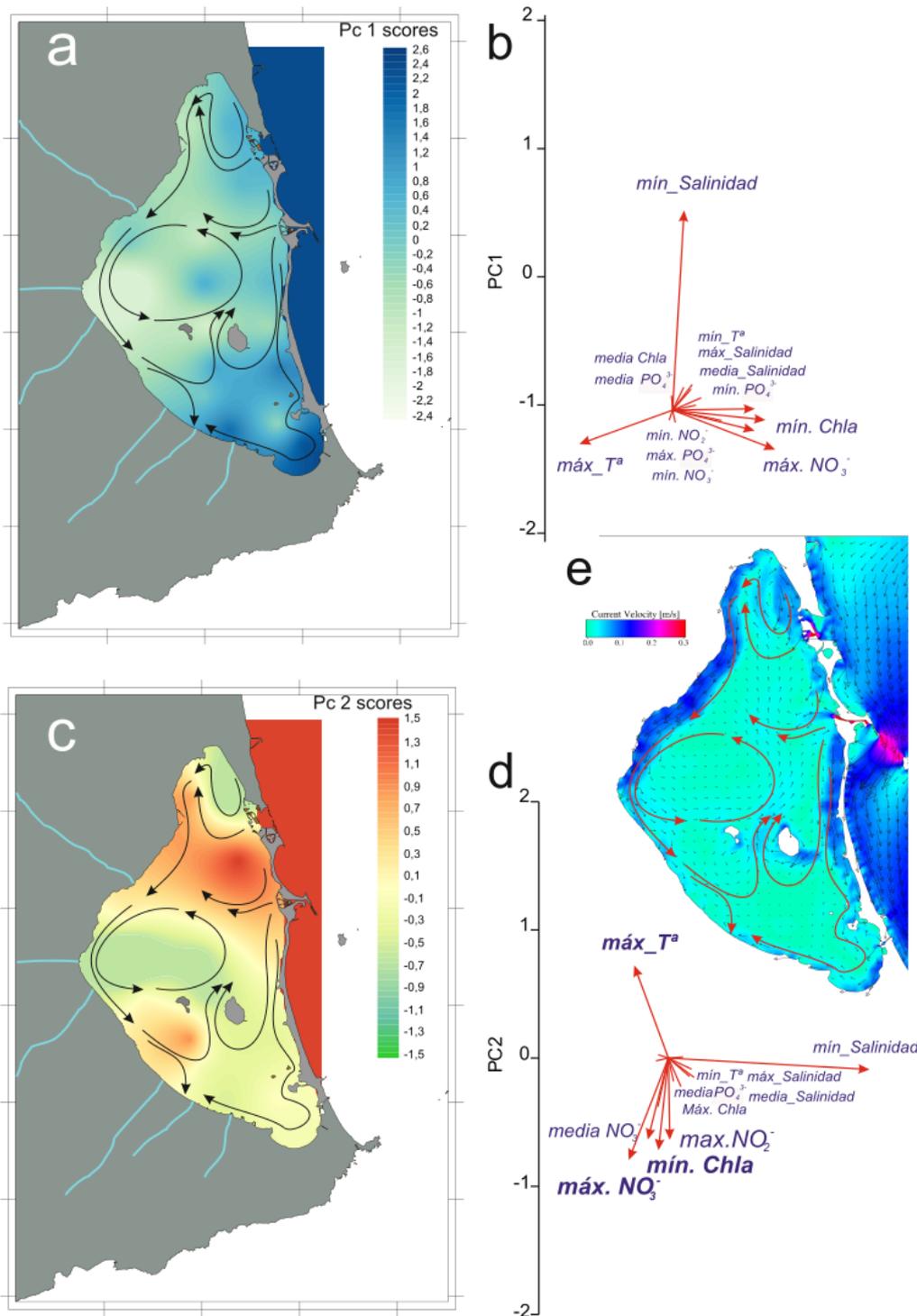


Figura 5.2. Representación cartográfica, hecha a partir de las puntuaciones obtenidas en el PCA en los diferentes puntos de muestreo, de los componentes principales (PC) 1 (a-b) y 2 (c-d). Las líneas azules representan las ramblas que desembocan en el Mar Menor. Las escalas de color en a) y c) se corresponden con las puntuaciones de los PC1 (b) y PC2 (d). Los vectores en rojo de b) y d) representan las variables ambientales que determinan la varianza explicada de cada PC. e) corrientes principales del Mar Menor obtenidas de García-Oliva *et al.* (2018). La escala de color representa la velocidad de la corriente y las flechas rojas las principales rutas de circulación. Esta circulación se ha superpuesto en las figuras a) y c) como flechas negras para facilitar la interpretación del patrón de colores.

5.3.2 Distribución espaciotemporal de los escifozoos

Las tres especies de escifozoos presentes en la laguna mostraron en este periodo un complejo patrón de variabilidad espaciotemporal que varía entre sus fases éfira y medusa presentando, además, cierta segregación en el tiempo y el espacio de las diferentes especies presentes en la columna de agua del Mar Menor.

Para la fase éfira no se encontraron diferencias significativas en la abundancia entre especies, pero sí que resultaron significativas las interacciones del factor 'Especie' con prácticamente todas las escalas temporales y espaciales (Tabla 5.1, Tabla Suplementaria 5.2) ('Especie x Zona': $p = 0.011$; 'Especie x *Season*': $p = 0.023$; 'Especie x Mes(*Season*)': $p = 0.001$; 'Especie x Quincena(Mes(*Season*))': $p = 0.001$; 'Especie x Zona x Mes(*Season*)': $p = 0.023$ y 'Especie x Sector(Zona) x Mes(*Season*)': $p = 0.001$). La fase medusa presentó un comportamiento similar añadiendo diferencias entre la abundancia total alcanzada por cada especie (Tabla 5.1, Tabla Suplementaria 5.2).

Esto implica que cada especie dominó el ecosistema durante una estación diferente o, dentro de la misma estación, en un mes diferente, pudiendo presentarse alternancia quincenal dentro de un mes o repartiéndose las zonas y el espacio cuando coexisten en el tiempo.

Tabla 5.1. Resultados del análisis espaciotemporal vía PERMANOVA para los escifozoos presentes en el Mar Menor en el periodo febrero-diciembre de 1997 tanto en su fase medusa como en su fase éfira. Los números en negrita indican diferencias significativas. Es: Especie, Zo: Zona, Sea: Season, Me: Mes, Qu: Quincena.

Source	df	Fase Éfira				Fase Medusa			
		SS	MS	Pseudo-F	P (perm)	SS	MS	Pseudo-F	P (perm)
Especie	2	1.903	0.952	0.288	0.996	10.23	5.115	3.641	0.013
Zona	4	3.519	0.880	1.093	0.429	2.006	0.501	1.983	0.167
Season	3	0.660	0.220	0.099	1	39.754	13.251	-	
Sector(Zona)	5	3.281	0.656	2.372	0.044	0.339	0.068	0.457	0.696
Mes(Season)	10	54.322	5.432	6.655	0.001	-1.835	-0.183	0.093	0.578
Especie x Zona	8	10.605	1.326	2.084	0.011	13.115	1.639	2.861	0.002
Especie x Season	6	48.713	8.119	1.997	0.022	50.932	8.489	6.349	0.001
Quincena(Me(Sea))	9	5.213	0.579	5.977	0.001	-5.475	-0.608	-	
Es x Sec(Zo)	10	4.089	0.409	1.839	0.065	3.825	0.383	3.448	0.001
Es x Me(Sea)	20	90.037	4.502	7.809	0.001	24.897	1.245	2.204	0.001
Zo x Me(Sea)	40	18.860	0.471	1.274	0.128	12.161	0.304	1.768	0.044
Es x Zo x Sea	24	14.430	0.601	1.293	0.114	16.314	0.680	1.643	0.013
Es x Qu(Me(Sea))	18	6.942	0.386	3.630	0.001	10.410	0.578	4.295	0.001
Sec(Zo) x Me(Sea)	50	15.856	0.317	3.105	0.003	7.521	0.150	0.937	0.571
Es x Zo x Me(Sea)	80	31.567	0.395	1.359	0.023	21.756	0.272	2.109	0.001
Es x Sec(Zo) x Sea	30	8.618	0.287	1.253	0.19	7.091	0.236	2.144	0.002
Sp x Sec(Zo) x Me(Sea)	100	24.766	0.248	2.243	0.001	10.751	0.108	0.813	0.808
Res	1470	208.930	0.142			167.19	0.114		
Total	2159	578.010				510.73			

Aurelia solida

A. solida estuvo presente en el Mar Menor desde febrero hasta la mitad de junio de 1997 (Figura 5.3). Durante el invierno, los ejemplares en fase medusa fueron más frecuentes en las zonas oeste y centrales (Zonas 2 y 3), seguidas de la zona norte (Zona 1) ($p = 0.04$), estando prácticamente ausentes en el este y el sur de la laguna (Zonas 4 y 5). En primavera, este escifozoo dominó la zona central (Z3, $p = 0.005$). El patrón de variación resultó significativo a escala quincenal ($p = 0.04$), mientras que a escala espacial se encontraron variaciones significativas en la interacción de la zona y el mes ('Zona x Mes(Season)'; $p = 0.001$), extendiéndose la especie desde el norte y el oeste, donde fueron más dominantes en invierno, hacia el resto de la laguna (Figuras 5.4b, 5.6a-d, Tabla Suplementaria 5.2).

Las éfiras de *A. solida* aparecieron en el centro de los dos giros circulatorios principales del Mar Menor (Zonas 3 y 5), alcanzando una densidad promedio de 70.06 ± 47.55 éfiras/100 m³ (Figura 5.5a, e). El mayor evento de estrobilación durante el periodo de estudio tuvo lugar el 16 de diciembre, detectándose durante una de las últimas campañas del primer periodo de

monitorización (Figura 5.3b), aunque también se detectó un pico de menor intensidad a final de octubre.

Rhizostoma pulmo

R. pulmo estuvo presente durante todo el año, aunque en mayores densidades durante la primavera y la primera parte del verano. Su mayor pico de abundancia se alcanzó a mediados de junio, pero presentó otros tres picos durante la temporada de mayor densidad (Figura 5.3a). Algunos individuos de la especie pueden llegar a sobrevivir al invierno. Ejemplo de esto son los ejemplares encontrados en febrero de 1997, los cuales eran adultos que aparecieron en 1996.

Esta especie realizó cuatro estrobilaciones durante el año, detectándose los picos de éfiras en marzo, abril y mayo (Figuras 5.5b, c, f, g). La aparición de las éfiras tuvo lugar distribuida por la costa oeste, interna, del Mar Menor, siendo significativamente más abundantes en la Zona 2 ($p = 0$) (Figura 5.4e; Tabla Suplementaria 5.2).

La fase medusa de *R. pulmo* mostró concentraciones entre 0.1 y 0.3 individuos/100 m³ en invierno, estando presentes principalmente en las zonas norte e interna (Zonas 1 y 2, $p = 0.01$). Durante el verano, cuando se alcanzaron las mayores densidades, la especie permaneció fundamentalmente en la Z2 ($p = 0.007$). Durante el otoño no se encontraron diferencias significativas entre las diferentes zonas (Figura 5.4f; Tabla Suplementaria 5.2). La variación temporal resultó significativa a nivel quincenal ($p = 0.01$) y en la interacción mensual-sectorial ('Sector(Zona) x (Mes(Season)'); $p = 0.001$; Figura 5.6i-l).

Cotylorhiza tuberculata

La temporada de *C. tuberculata* comenzó a mediados de junio, alcanzando el pico, en su fase medusa, en agosto y desapareciendo al final de noviembre (Figura 5.3a). La estrobilación de esta especie se detectó durante el final de la primavera, apareciendo el pico el día 16 de junio.

Las éfiras se concentraron en la zona central (Zona 3), pero no se alcanzaron diferencias significativas en su distribución (Figura 5.4c). En esta zona central la aparición ocurrió de forma repentina y masiva a mediados de junio, probablemente durante un único evento de estrobilación, alcanzando una densidad de 166.6 éfiras/100 m³ en la estación 7, situada entre las islas Perdiguera y El Barón. Desde esta aparición inicial, las éfiras se expandieron al resto de la laguna durante las semanas posteriores (Figura 5.5d, h). Con anterioridad, se habían encontrado algunas éfiras aisladas en una campaña de marzo y otra de abril.

La fase medusa de *C. tuberculata* no tuvo una distribución homogénea en el Mar Menor durante la temporada de 1997 en la que estuvo presente. Cuando empezó a detectarse, en primavera, lo hizo en la zona central (Z3), expandiéndose hacia el resto del ecosistema durante el transcurso del verano, pero siendo menos abundante en la cubeta interna (Z2; $p = 0$), y retirándose nuevamente hacia la zona central en otoño (Figura 5.4d; Tabla Suplementaria 5.2; $p = 0.04$). Con respecto a la dinámica poblacional, se encontraron diferencias significativas para la interacción sector-quincena ('Sector(Zona) x Quincena(Mes(Season))'; $p = 0.005$; Tabla Suplementaria 5.2) reflejando que la abrupta aparición de la fase medusa no ocurrió de forma homogénea en el Mar Menor, sino que se condensó en los puntos donde se detectaron inicialmente a las éfiras, y el movimiento posterior de las medusas por el ecosistema (Figura 5.6e-h).

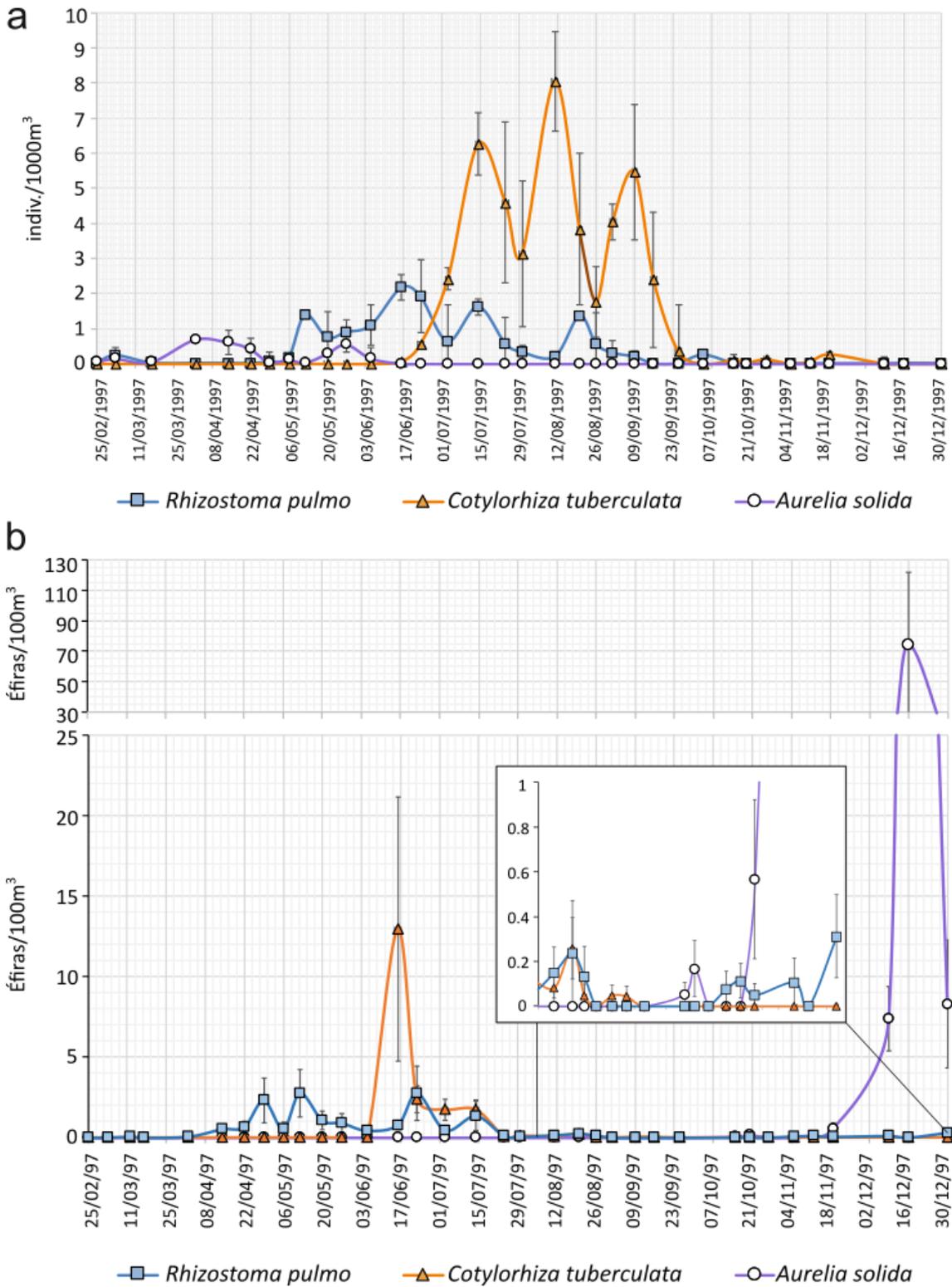


Figura 5.3. Dinámica poblacional de las tres especies de escifozoos residentes en el Mar Menor entre febrero y diciembre de 1997. a) fase medusa; b) fase éfira. Los puntos representan los valores promedio en el Mar Menor y las barras de error representan el error estándar.

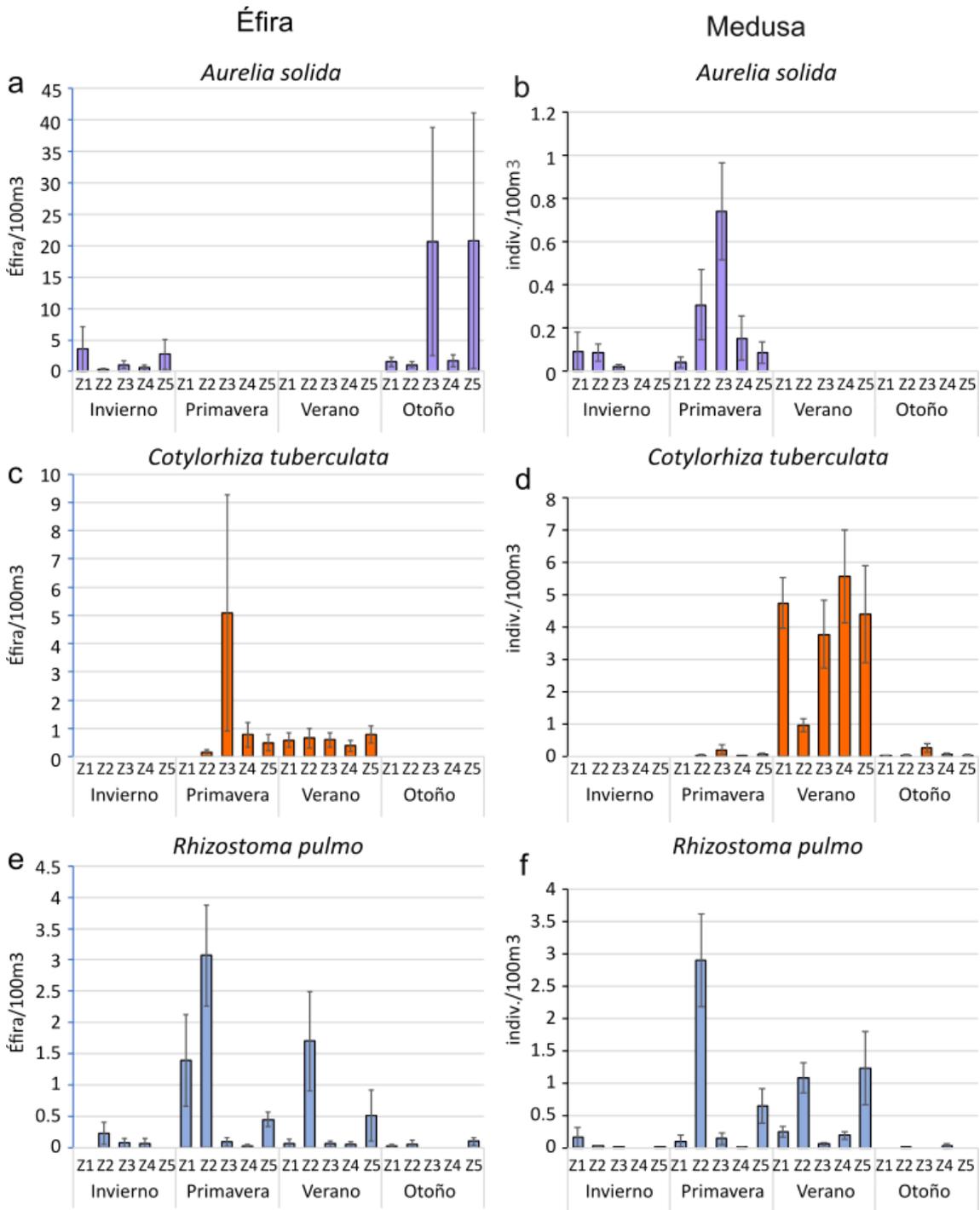


Figura 5.4. Distribución espaciotemporal de los escifozoos *Aurelia solida* (a-b), *Cotylorhiza tuberculata* (c-d) y *Rhizostoma pulmo* (e-f) en fase éfira (a, c, e) y medusa (b, d, f) en el Mar Menor. Las barras representan la abundancia promedio en cada zona y estación. Las barras de error representan el error estándar. Las estaciones se corresponden con las estaciones solares, incluyendo el invierno las muestras de principio y final de 1997.

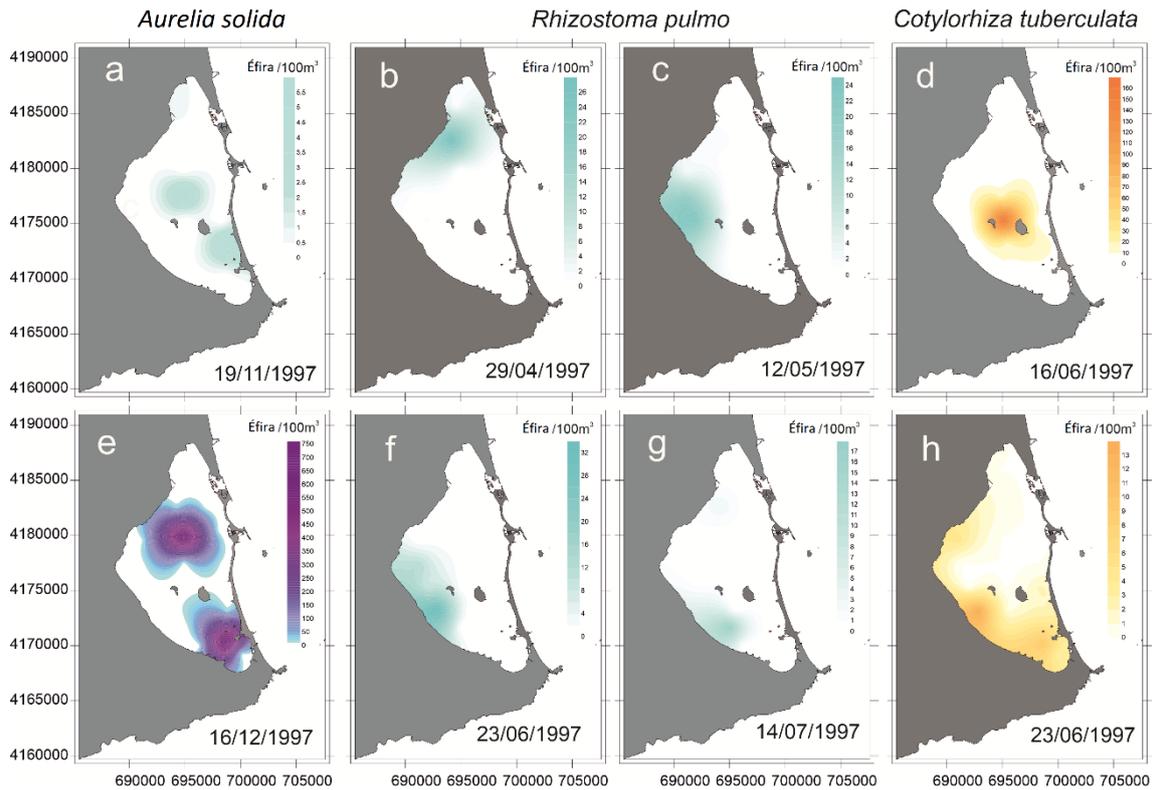


Figura 5.5. Dinámica temporal de la distribución espacial de las éfiras de escifozoos en el Mar Menor en los picos de estrobulación. a,e) *Aurelia solida*; b,c,f,g) picos sucesivos de *Rhizostoma pulmo*; d) pico de éfiras de *Cotylorhiza tuberculata*; h) distribución de las éfiras de *C. tuberculata* una semana después de la detección del pico.

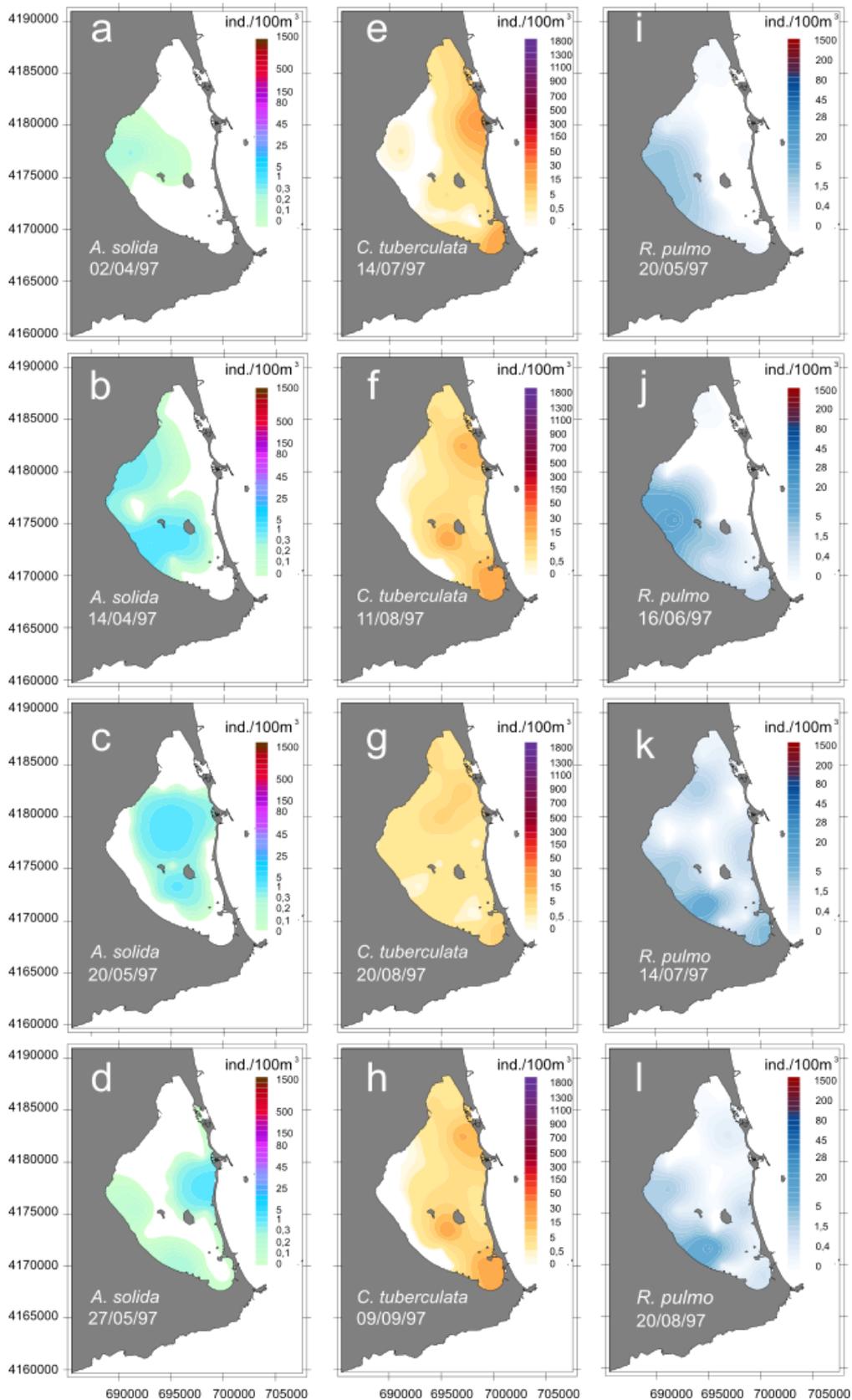


Figura 5.6. Dinámica temporal de la distribución de la fase medusa de las tres especies de escifozoos en el Mar Menor. La primera fecha se corresponde con el momento de aparición de la primera cohorte del año. a-d) *Aurelia solida*; e-h) *Cotylorhiza tuberculata*; i-l) fecha de aparición de las cuatro cohortes de *Rhizostoma pulmo*.

5.3.3 Crecimiento, reproducción y mortalidad de los escifozoos

Relaciones talla-peso

Las relaciones entre el peso escurrido y el tamaño de *C. tuberculata* y *R. pulmo* se ajustan a un modelo potencial con un coeficiente próximo a 3 en ambos casos (Figura 5.7). Los ejemplares fueron recolectados durante el periodo del año en el que ambas especies coexistían en unas condiciones tróficas y térmicas similares, haciendo las curvas comparables.

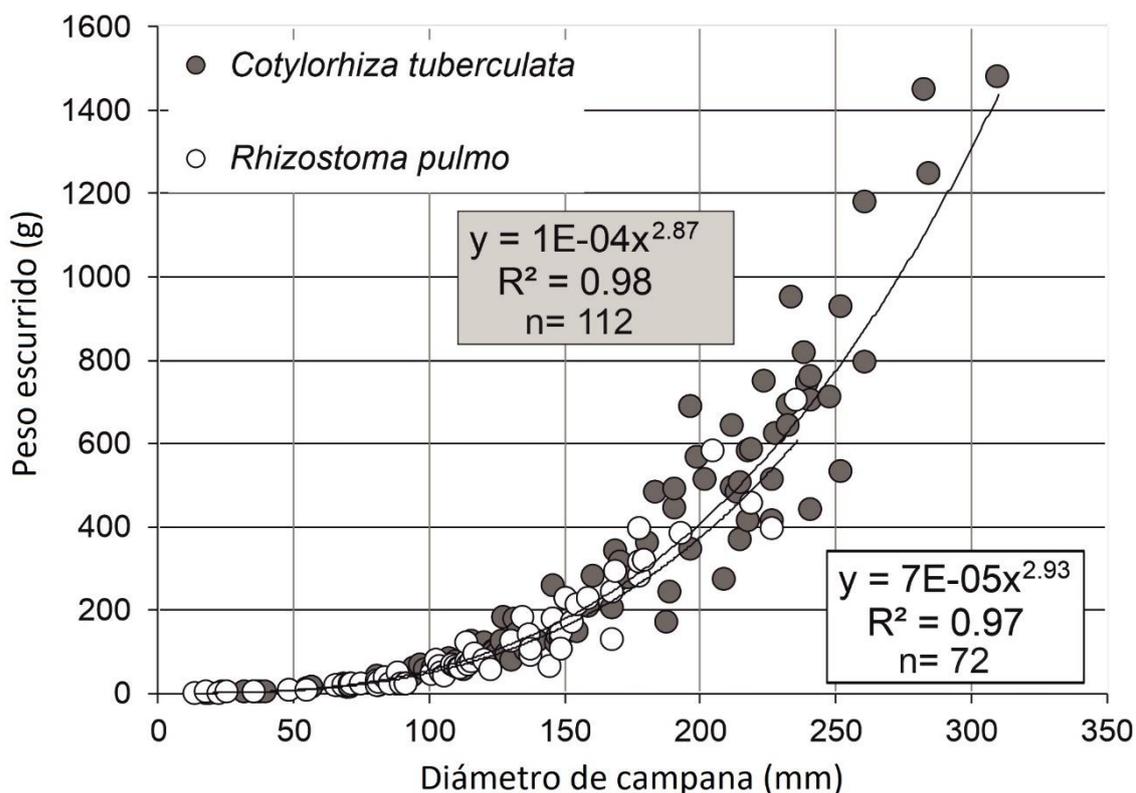


Figura 5.7. Relaciones talla-peso de *Cotylorhiza tuberculata* y *Rhizostoma pulmo* en el Mar Menor.

Crecimiento

El análisis VBGF indicó que *R. pulmo* puede alcanzar las mayores tallas ($L_{\infty} = 46.36$ cm) y que, a la misma vez, tiene la mayor ratio de crecimiento (Tabla 5.2). De hecho, la talla máxima esperada se corresponde con aquellos ejemplares que sobreviven más allá de la temporada habitual, actuando de remanentes hasta el desarrollo de próxima población en fase medusa. Estos ejemplares son escasos y tienden a ser reemplazados cuando aparece la nueva población. Esto implica que, durante el pico de máxima abundancia, la talla media de los individuos sea menor (13.25 ± 9.96 cm) y análoga a la de *C. tuberculata* (13.80 ± 6.10 cm).

Para el análisis del crecimiento de *R. pulmo* se realizó una primera etapa de separación de la población en cohortes debido a la detección de cuatro picos de éfiras y medusas de forma consecutiva. En esta etapa, realizada siguiendo el método de Bhattacharya (Bhattacharya, 1967), se confirmó la existencia de 4 cohortes durante el periodo de residencia de la fase medusa de *R. pulmo* en el Mar Menor (Figura Suplementaria 5.1). La fecha de inicio de las diferentes cohortes fue 20 de mayo, 16 de junio, 14 de julio y 26 de agosto. Las medusas de estas cohortes se desarrollaron a gran velocidad, alcanzando su talla máxima durante los veinte días posteriores a la aparición de los juveniles. De forma análoga, los individuos de gran tamaño de cada cohorte desaparecieron de forma rápida y, aunque podían encontrarse adultos de forma aislada, resultó imposible determinar a qué cohorte pertenecían.

El tiempo de transición de éfira a medusa, tanto en *C. tuberculata* como en *R. pulmo*, calculado como la diferencia entre la detección de los picos de ambas fases en las observaciones de campo osciló entre 4 y 5 semanas, aunque, de acuerdo con los cálculos realizados por el método VBGF, requirió entre 5 y 8 semanas (Tabla 5.2). En el caso de *A. solida*, dado que la fase medusa ya se encontraba presente en el momento del comienzo del estudio, únicamente puede realizarse una estima burda considerando que la aparición de las éfiras en el año 1996 fue similar a su aparición en 1997.

El análisis del crecimiento individual para cada una de las cohortes de *R. pulmo* mostró unos valores similares para todas ellas, con un valor de K en el rango de 3 a 3.5 año⁻¹ cuando el anclaje de la curva VBGF se realiza durante el periodo de estrobilación de cada cohorte (Tabla 5.2). En el caso de *C. tuberculata*, el análisis de VBGF da una longitud asintótica de 42.1 cm y un valor K de 2.1 año⁻¹, anclando la curva el 9 de junio. El análisis de VBGF para esta especie no refleja ninguna otra posible combinación (Figura Suplementaria 5.2). El estudio del crecimiento de *A. solida* indicó un estrecho rango de valores tanto para la longitud asintótica (33-45 cm) como para K (1.7-1.85 año⁻¹), alcanzando la mayor puntuación para la combinación $L_{\infty} = 33$ cm y K = 1.84 y anclando la curva el 19 de noviembre (Tabla 5.2; Figura Suplementaria 5.2).

Tabla 5.2. Tiempo de transición de la fase éfira a la fase medusa para las diferentes cohortes y especies de escifozoos presentes en el Mar Menor en el periodo febrero-diciembre de 1997 y estima de los parámetros de crecimiento por el método de von Bertalanffy *Growth Function*. EM: Transición éfira-medusa.

Especie	Cohorte	Fecha de detección de éfiras	Fecha de estrobilación (calculada)	Fecha de detección del pico de medusas	Tiempo de transición EM (observado)	Tiempo de transición EM (calculado)
<i>C. tuberculata</i>		16 junio	9 junio	14 julio	28 días	35 días
<i>A. solida</i> *		19 noviembre	19 noviembre	2 abril	100-134 días	100 días
<i>R. pulmo</i>	1	29 abril	8 abril	20 mayo	21 días	42 días
<i>R. pulmo</i>	2	12 mayo	19 abril	16 junio	35 días	53 días
<i>R. pulmo</i>	3	23 junio	17 junio	14 julio	21 días	27 días
<i>R. pulmo</i>	4	14 julio	2 julio	20 agosto	37 días	49 días
Especie	Cohorte	K (año ⁻¹)	L _∞	t _{anchor}	t ₀ (real)	t ₀ (calculado)
<i>C. tuberculata</i>		2.10	42.1	0.42	-0.08	-0.1
<i>A. solida</i> *		1.84	33.33	0.88	-0.27	-0.27
<i>R. pulmo</i>	1	3.19	46.36	0.35	-0.06	-0.04
<i>R. pulmo</i>	2	3.44	46.36	0.38	-0.1	-0.08
<i>R. pulmo</i>	3	3.10	46.36	0.46	-0.06	-0.07
<i>R. pulmo</i>	4	3.00	46.36	0.50	-0.1	-0.13

* Cálculo de EM asumiendo una estrobilación análoga entre 1996 y 1997.

Mortalidad

Los dos métodos utilizados para el cálculo de la mortalidad, Ricker y Powell-Wetherall, dieron el mismo resultado. El análisis de la mortalidad de *C. tuberculata* indicó un valor extremo de Z ($10.32 \pm 0.83 \text{ año}^{-1}$) que se traduce en una mortandad completa de la población al final de la temporada (ratio de supervivencia, S = 0.003 %, 3 individuos de cada millón). En el caso de *A. solida* la ratio de mortalidad (Z) es de $2.62 \pm 0.13 \text{ año}^{-1}$, traducido en una ratio de supervivencia (S) de 7.28 %. El estudio de la mortalidad de *R. pulmo* es más complejo debido al solapamiento de múltiples cohortes y eventos de estrobilación. Para ello, se ha realizado el cálculo a partir de las cohortes 2 y 3, reconstruidas por medio del método de Bhattacharya, obteniendo un valor de Z de 23.63 ± 3.45 y $23.79 \pm 6.45 \text{ año}^{-1}$. Esto implica que la duración promedio de cada cohorte es de 28.5 ± 3.33 días. Cuando el cálculo se realiza para el conjunto de la población, el valor obtenido es de $7.8 \pm 0.63 \text{ año}^{-1}$, indicando una baja tasa de supervivencia (S = 0.04 %; Figura 5.8).

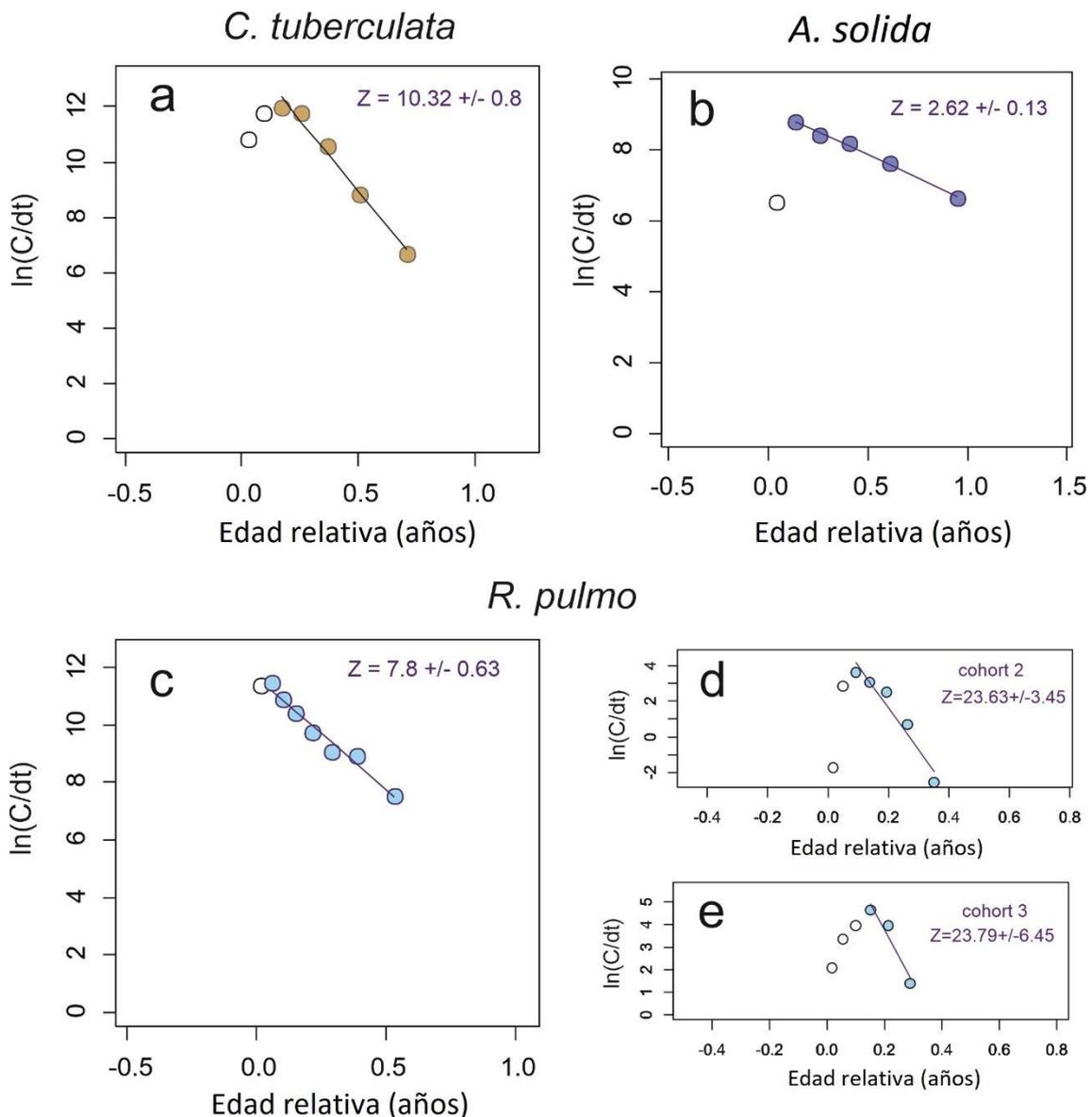


Figura 5.8. Estima de la mortalidad a partir de la conversión de las longitudes en curvas de captura para a) *Cotylorhiza tuberculata*, b) *Aurelia solida*, c) *Rhizostoma pulmo* (población completa), d) cohorte 2 de *R. pulmo* y e) cohorte 3 de *R. pulmo*.

Reproducción

El potencial reproductivo de las tres especies de escifozoos fue muy elevado. Una estima del número de éfiras, multiplicando la densidad de los picos por el volumen de agua del Mar Menor, indica un mínimo de 78 millones de éfiras de *C. tuberculata*, 47 millones de éfiras de *R. pulmo* y 352 millones de éfiras de *A. solida*.

C. tuberculata es una especie cuyas gónadas maduran de forma progresiva, mostrando su índice gonadosomático (GSI) valores superiores a 1 en los individuos de más de 12 cm y alcanzando el máximo en los ejemplares de mayor tamaño en septiembre (Figura 5.9b). Ese

mes se encontraron grandes enjambres de la especie en las aguas someras de la costa norte de la isla Perdiguera, en el centro de la laguna, con las gónadas abiertas y muchos ejemplares muertos o moribundos (comunicación personal de Angel Pérez-Ruzafa).

En el caso de *R. pulmo*, la maduración de las gónadas es más puntual, exhibiendo algunos individuos valores de GSI superiores a 1.5, pero manteniéndose inferior a 0.5 en la mayoría de los ejemplares maduros y no encontrándose ninguna relación significativa entre la talla y el GSI. Esto podría ser indicativo de ventanas de reproducción más amplias que en las otras especies, aunque no se puede descartar que, de darse una existencia de picos reproductivos en tallas superiores, esta aumente el potencial reproductivo de la especie (Figura 5.9a).

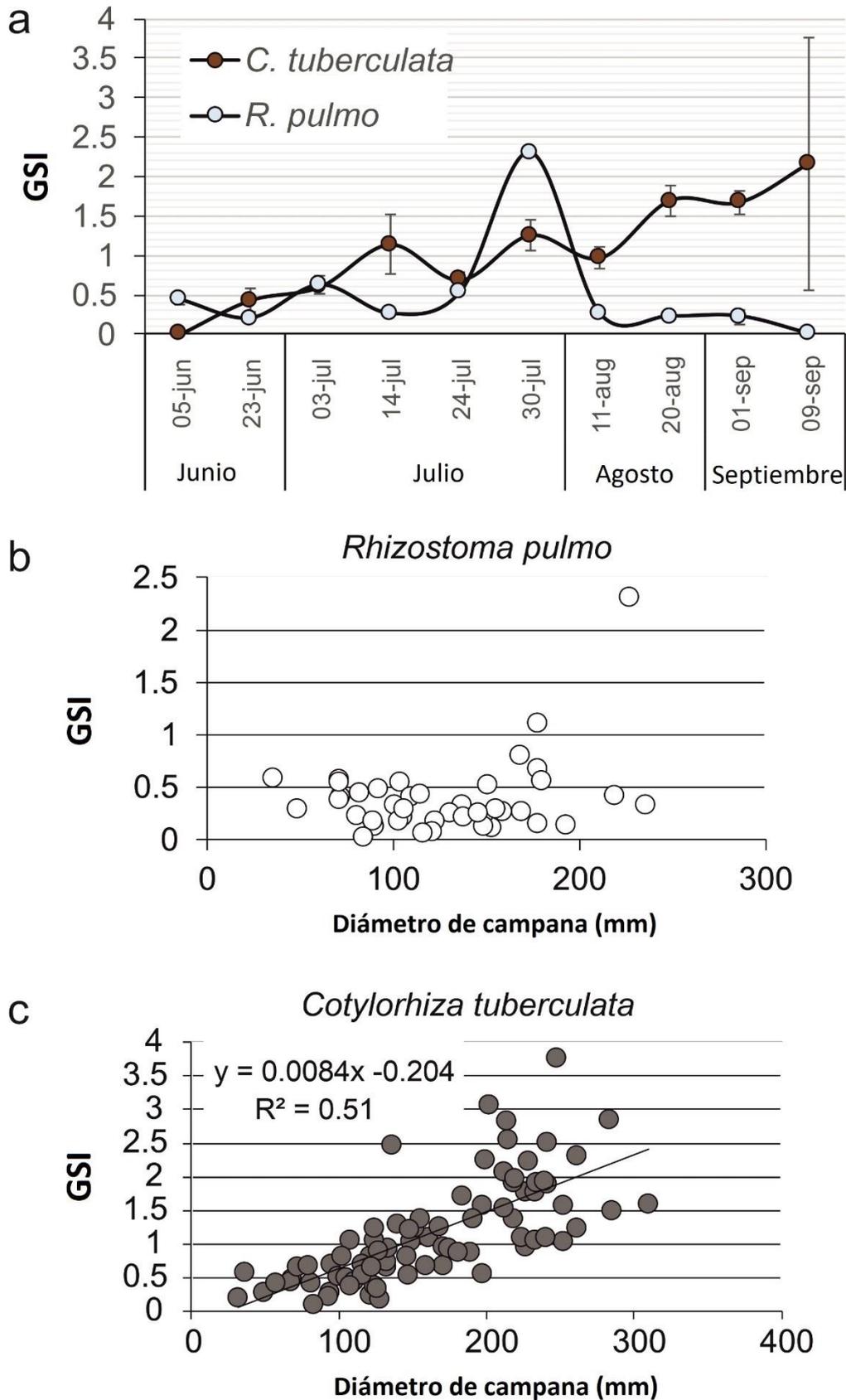


Figura 5.9. a) Cambios temporales (media \pm error estándar) del índice gonadosomático (GSI) de los escifozoos *Cotylorhiza tuberculata* y *Rhizostoma pulmo* en el Mar Menor (junio a septiembre de 1997). b,c) Relación entre el GSI y la talla de la fase medusa de *C. tuberculata* y *R. pulmo* en el Mar Menor (junio a septiembre 1997). Medidas realizadas por Sandra Sabah.

5.3.4 Forzamiento ambiental sobre la dinámica poblacional de los escifozoos

A pesar de la segregación espacial de las diferentes especies de escifozoos, a excepción de la temperatura, las variables ambientales analizadas parecen tener poca influencia sobre la dinámica y la distribución de los mismos. Los resultados de los múltiples modelos de regresión lineal generalizados con selección hacia delante de variables realizados sobre la abundancia de las fases medusa y éfira indican una baja influencia ambiental sobre la dinámica poblacional (Tabla 5.3). Para la fase medusa, solo en el caso de *A. solida*, la combinación de las concentraciones de clorofila *a* y fósforo resultó explicativa del 52 % de la varianza de los datos, mientras que para *C. tuberculata*, la temperatura solo explicó el 23.4 % de la variabilidad y, para *R. pulmo*, la concentración de clorofila *a*, el 14.8 %.

Cuando consideramos la influencia de las variables ambientales sobre la abundancia de la fase éfira de los escifozoos, estas resultan incluso menos explicativas. La mayor influencia se encontró para la salinidad, explicando un 33.2 % de la distribución de las éfiras de *R. pulmo*. La temperatura y los sólidos en suspensión explicaron, respectivamente, el 8.7 % de la variabilidad en la distribución de las éfiras *C. tuberculata* y el 8.4 % de las de *A. solida* (Tabla 5.3).

La abundancia de ictioplancton, que también mostró una fuerte estacionalidad con densidades entre 11.34 ± 5.92 individuos/100 m³ en invierno y 150.2 ± 16.52 ind/100 m³ en otoño, no fue seleccionada como variable explicativa en ninguno de los modelos.

Tabla 5.3. Resultados de los modelos de regresión lineal generalizados con selección hacia delante de variables realizadas sobre las fases éfira y medusa de las tres especies de escifozoos presentes en el Mar Menor entre febrero y diciembre de 1997. Únicamente se muestran las variables seleccionadas por los modelos.

Variable dependiente	N	R ² múltiple ajustado	Variable independiente	Coefficiente	SE	Coefficiente estándar	p
Fase medusa							
<i>A. solida</i>	34	0.52	Fósforo	0.33	0.089	0.5	0.001
			Clorofila <i>a</i>	1.598	0.605	0.356	0.013
<i>C. tuberculata</i>	219	0.234	Temperatura	0.148	0.018	0.483	0.000
<i>R. pulmo</i>	164	0.148	Clorofila <i>a</i>	2.123	0.399	0.385	0.000
Fase éfira							
<i>A. solida</i>	52	0.084	Sólidos susp.	1,511.60	698.87	0.29	0.035
<i>C. tuberculata</i>	68	0.087	Temperatura	0.242	0.096	0.295	0.014
<i>R. pulmo</i>	77	0.332	Salinidad	0.095	0.015	0.576	0.000

Los dos primeros ejes del DCCA realizado sobre la matriz de abundancias de la fase medusa, en sus promedios por zonas, y utilizando los datos ambientales como variables independientes, explican un 88.1 % de la relación escifozoo-ambiente. El primer eje, por sí mismo, explica el 83.9 % de la relación (Figura 5.10). Este eje se encuentra definido por la elevada concentración de fosfato en la parte positiva y, principalmente, por la temperatura en la parte negativa, donde también se encuentran la salinidad y la concentración de clorofila *a*. Las muestras se organizan por su estacionalidad, con las muestras de final de invierno y comienzo de primavera, caracterizadas por bajas temperaturas, salinidades y concentraciones de clorofila *a*, pero elevadas concentraciones de fosfato, situadas en el extremo derecho del eje, dominado por *A. solida*. Las muestras de verano, dominadas por *C. tuberculata*, se encuentran en la izquierda de la ordenación, mientras que *R. pulmo* ocupa una posición intermedia, cercana a *C. tuberculata* pero asociada con las muestras del final de la primavera. El análisis de ordenación no permite la identificación de patrones espaciales debido a la magnitud de la variabilidad temporal.

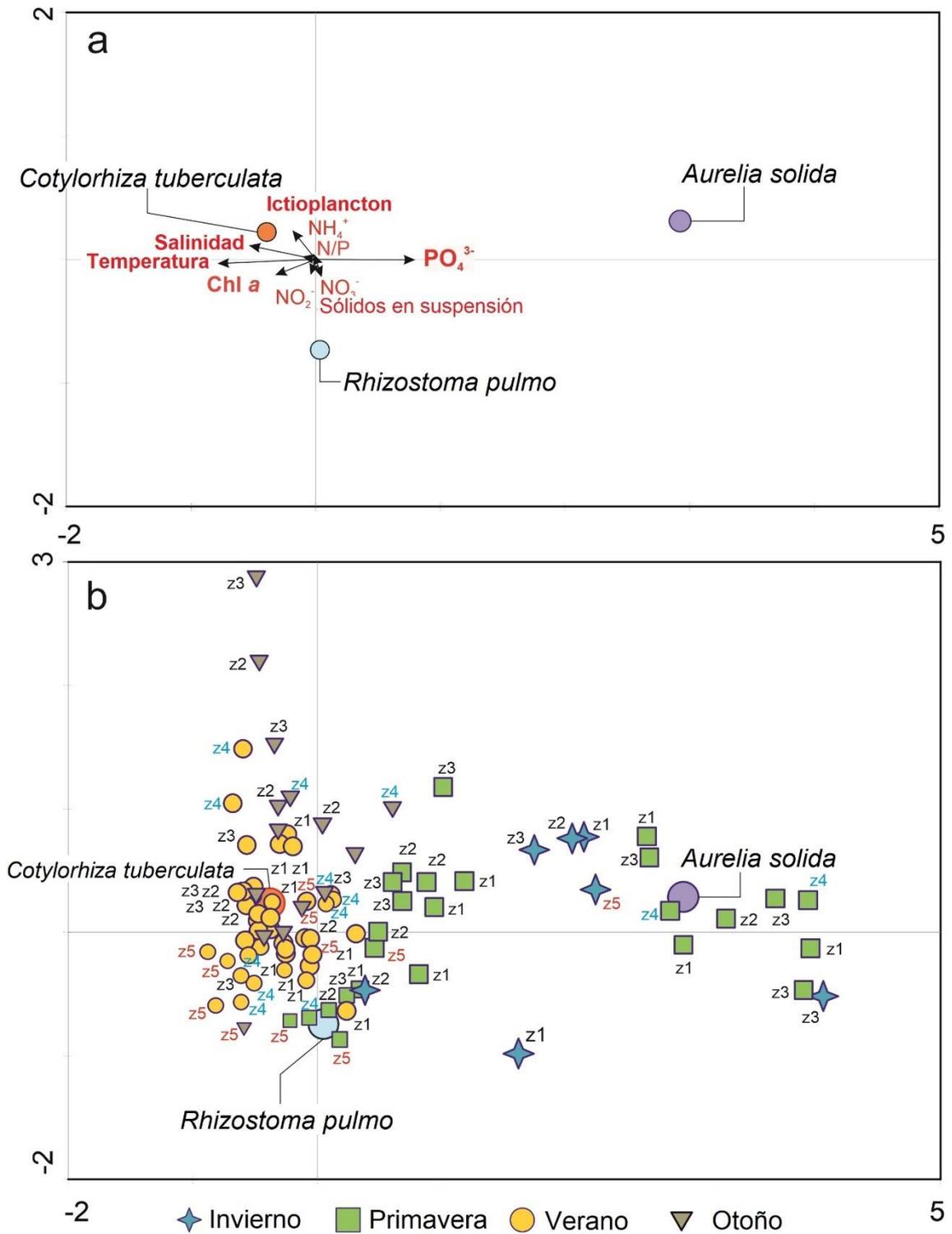


Figura 5.10. Análisis de correspondencias canónicas sin tendencia (DCCA) realizado sobre la matriz de abundancia de la fase medusa de los escifozoos con las variables ambientales como explicativas. Ordenación de las especies + variables ambientales (a) y de las especies + muestras (b) en los dos primeros ejes canónicos ($p = 0.0001$; 88.1% de varianza explicada).

La fuerte influencia de la temperatura, muy superior al resto de las variables ambientales, sobre la dinámica poblacional de los escifozoos puede explicarse observando la relación entre la temperatura y los eventos de estrobilación y podría explicar también la segregación temporal de los periodos de dominancia de *A. solida*, por un lado, y *R. pulmo* y *C. tuberculata* por otro. De hecho, además de la temperatura absoluta, es importante la variación de esta. La estrobilación parece desencadenarse bajo incrementos y decrementos repentinos de temperatura y por cambios en las tendencias de esta variable durante el desarrollo de las estaciones. En los tres periodos donde la temperatura incrementó a razón de 0.3-0.38 °C/día se produjo la liberación de éfiras de *R. pulmo* y, en el último, también de *C. tuberculata*. Además de los incrementos moderados, un repentino descenso de la temperatura en julio dio lugar a un último (y más moderado) pico de éfiras de *R. pulmo*. Por otro lado, el descenso de las temperaturas a razón de 0.2 °C/día en octubre produjo un pico, rápidamente abortado, de liberación de éfiras de *A. solida*. Las éfiras de *A. solida* sí se liberaron de forma importante en diciembre, cuando la temperatura descendió desde 22.48 °C el 30 de octubre hasta los 13.17 °C el 9 de diciembre, a razón de 0.3 °C/día (Figura 5.11).

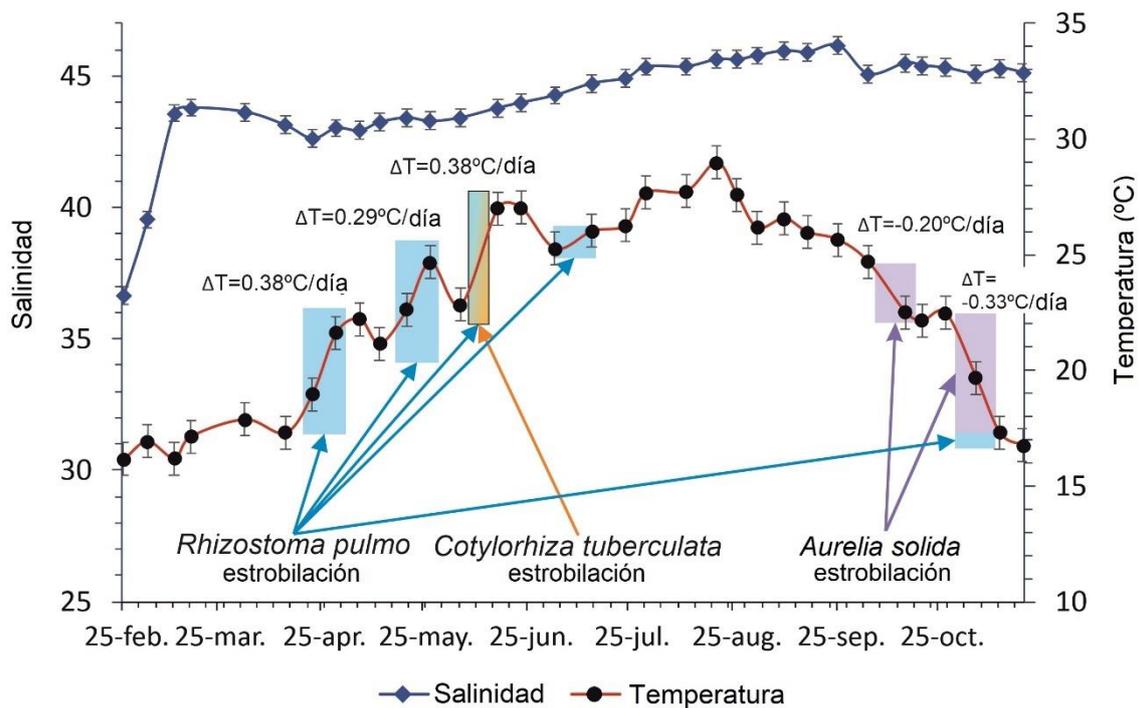


Figura 5.11. Registro de temperatura y salinidad del Mar Menor durante el año 1997 indicando la variación térmica diaria durante los picos de estrobilación de cada especie de escifozoo. Los puntos indican valor promedio y las barras de error, error estándar.

5.4 Discusión

5.4.1 Distribución espaciotemporal de los escifozoos

En el año 1997 coexistían en el Mar Menor tres especies de escifozoos: *A. solida*, *C. tuberculata* y *R. pulmo*. Durante el pico veraniego de medusas verdaderas de 1997, la población total en el ecosistema se estimó en 27 millones de ejemplares, de los cuales un 97 % (aproximadamente 26 millones) eran de *C. tuberculata* y el 3 % restante, unas 700000 medusas verdaderas, eran *R. pulmo* (Pérez-Ruzafa, 1997). Los resultados de este capítulo muestran como el ciclo de vida de estas tres especies se encontraba cerrado en esa fecha dentro del Mar Menor, detectándose éfiras, juveniles y adultos en la columna de agua. Las tres especies poseen ciclos de vida y estrategias reproductivas diferentes, segregándose tanto en el tiempo como en el espacio. Esto reduce el solapamiento del nicho y, por tanto, la competencia interespecífica a pesar del hecho de que *C. tuberculata* y *R. pulmo* tengan una dieta similar (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002).

La estacionalidad de las especies muestra un patrón regular que ya habían exhibido de forma prácticamente idéntica el año anterior, 1996 (Pérez-Ruzafa, 1996). Esto sugiere que los mecanismos que controlan la estrobilación de los escifozoos permiten la segregación de las especies. De hecho, y de acuerdo con los resultados expuestos, las tres especies de escifozoos mostraron una sucesión en sus picos de abundancia, con *A. solida* alcanzando las menores densidades y *C. tuberculata* las mayores. *A. solida* dominó la columna de agua durante el invierno y el comienzo de la primavera, encontrándose prácticamente desaparecida en junio. Ese mes fue rápidamente reemplazada por *R. pulmo*, que dominó el ecosistema en la segunda parte de la primavera y el comienzo del verano, mientras que *C. tuberculata* fue la especie dominante durante el resto del verano. Este patrón coincide con el detectado en áreas geográficas distantes, pudiéndose observar un ciclo similar de estas tres especies en el norte del mar Adriático (Purcell *et al.*, 1999b).

La estacionalidad de *C. tuberculata* fue, además, muy similar a la encontrada en la bahía de Vlyho, Grecia (Kikinger, 1992), donde las condiciones ambientales de temperatura y lenta renovación de aguas son muy similares a las del Mar Menor. Esta especie proliferó, en el año 1997, al comenzar la temporada estival y dominó el ecosistema durante el mes de agosto con una densidad promedio máxima de 8.3 individuos/100 m³ y concentraciones locales máximas de 12.39 individuos/100 m³ en la zona central. Pese a dominar el ecosistema, esta especie se encontró casi ausente en la zona oeste y presentó una reducción de la abundancia en la zona sur. Se debe destacar que las estacionalidades de *C. tuberculata* y *R. pulmo* se solapan parcialmente durante el verano, pero que, durante esta estación, las zonas donde *C.*

tuberculata estaba ausente o tenía una menor abundancia, eran las ocupadas por *R. pulmo* (Figuras 5.4, 5.6). Esta segregación es particularmente evidente al representar las distribuciones del mismo día, es decir, bajo las mismas condiciones de viento y corriente para ambas especies (Figura 5.6: g vs l o e vs k). Esto podría implicar que, en lugar de estar sus desplazamientos dirigidos por las corrientes tal y como ocurre en los organismos planctónicos, los escifozoos tienen la capacidad de dirigir sus desplazamientos, no solo en la componente vertical o a pequeña escala, sino horizontalmente como estrategia alimenticia o de reproducción. Se debe considerar que los escifozoos poseen uno de los sistemas de propulsión acuática más eficientes energéticamente (Gemmell *et al.*, 2013).

La segregación de distribuciones en la primera aparición de la fase éfira de cada especie sugiere que, aunque no se han encontrado en el campo, la fase pólipo podría estar también segregada espacialmente. En las proliferaciones de *A. solida*, las éfiras se concentraron en el norte de la zona 3 y en la zona 5, en las de *C. tuberculata*, en el sur de la zona 3, y en las de *R. pulmo* en las zonas 1 y 2 (Figuras 5.4 y 5.5). Esto sugiere que los pólipos podrían tener diferentes preferencias de sustrato sólido sobre el que fijarse. Atendiendo a las distribuciones iniciales de las éfiras se cubre un amplio espectro de hábitats bentónicos. Las éfiras de *A. solida* aparecen inicialmente sobre las zonas más profundas del Mar Menor (de 4 a 6 m de profundidad) en las que se encontraba, en el año 1997, una pradera mixta de *Caulerpa prolifera* (Forsskål) J.V.Lamouroux, 1809 y *Cymodocea nodosa* (Ucria) Asch. (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2012) y conchas dispersas de *Ostrea edulis* Linnaeus, 1758 que podrían servir para la fijación de las plánulas y el desarrollo posterior de los pólipos. Las éfiras de *C. tuberculata* aparecieron en primera instancia entre las dos islas del centro de la laguna, lugar donde hay sustrato sólido en forma de fondos rocosos colonizados por comunidades bentónicas fotófilas y esciófilas. Además, se debe destacar el avistamiento de enjambres de *C. tuberculata* maduras en esta zona durante el mes de septiembre de 1997 (comunicación personal de Ángel Pérez-Ruzafa). Las éfiras de *R. pulmo* aparecieron en la costa oeste, cerca de las áreas someras caracterizadas por fondos arenosos cubiertos de parches de pradera de *C. nodosa*.

La presencia de la fase medusa de *C. tuberculata* en la parte central de la laguna, en la misma localización donde había aparecido, unas semanas antes, la fase éfira, indica un desarrollo rápido de esta última hasta la fase medusa. En este capítulo se ha encontrado que el tiempo de transición desde la fase éfira hasta la fase medusa para *C. tuberculata* es de 28 a 35 días (Tabla 5.2), siendo este algo más rápido que el encontrado en la bahía de Vlyho, Grecia, donde la transformación se produjo tras nueve semanas de persistencia de las éfiras en la columna de agua (Kikinger, 1992). La persistencia de las éfiras y los adultos en la zona central, al norte de la

isla Perdiguera, podría explicarse por la convergencia de corrientes en esa zona (Figura 5.2; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2005b).

El género *Aurelia* Lamarck, 1816, considerado en su conjunto, es el más estudiado de los escifozoos (Pitt *et al.*, 2018), habiéndose investigado su ciclo de vida desde la estrobilación hasta la fijación de las plánulas y generación de nuevos pólipos en múltiples linajes y localizaciones debido a su distribución global (Möller, 1980; Hernroth & Gröndahl, 1983; Schneider, 1994; Omori *et al.*, 1995; Lucas, 1996; Miyake *et al.*, 1997; Toyokawa *et al.*, 2000; Di Camillo *et al.*, 2010). La mayoría de estas observaciones se han atribuido históricamente a *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) a pesar de la gran variabilidad en la respuesta a estímulos ambientales de las diferentes poblaciones (Lucas, 2001). Esto se debe a que *A. aurita*, considerada una especie cosmopolita, es en realidad un complejo de especies que engloba una treintena (Dawson & Martin, 2001; Lucas, 2001; Ramšak *et al.*, 2012; Scorrano *et al.*, 2017; Lawley *et al.*, 2021; Moura *et al.*, 2023). Dado que el nombre de *A. solida* no se resucita hasta la resolución de las especies mediterráneas de medusa luna (Scorrano *et al.*, 2017), la información sobre la biología de la especie en particular es escasa, añadiendo valor adicional a los resultados de esta tesis doctoral.

En el Mar Menor, la estacionalidad de *A. solida* fue similar a la encontrada en la laguna Bizerta, Túnez (Gueroun *et al.*, 2020) y constituyen los únicos dos ecosistemas donde se ha estudiado la dinámica de esta especie. Con respecto a la distribución de la fase medusa, *A. solida* fue más abundante en las zonas central, oeste y sur del Mar Menor. Para la distribución de éfiras, dado que la fase medusa se encontraba presente desde el comienzo de la monitorización, se ha considerado que el patrón de estrobilación no hubo de diferir en exceso entre los años 1996 y 1997, ocurriendo desde mediados de octubre hasta final de diciembre.

La estacionalidad de *R. pulmo*, en el Mar Menor, durante el año 1997 (Figura 5.3), fue similar a la descrita para la costa noreste de España durante los años 2007-2009, comenzando su temporada de mayor abundancia entre junio y agosto para sufrir un declive en septiembre (Fuentes *et al.*, 2011). Los individuos que se encuentran durante la temporada invernal pueden ser considerados como supervivientes de la temporada anterior ya que la estrobilación no comenzó hasta la llegada de la primavera, teniendo lugar la detección del primer pico de éfiras en la laguna el 29 de abril. Además de ese pico, la densidad de éfiras superó los 1.4 ind/100 m³ en cuatro muestreos diferentes, siendo esta densidad superior a los 2 ind/100 m³ en las primeras tres ocasiones. Esto sugería la existencia de, al menos, cuatro cohortes diferentes de *R. pulmo*, lo que fue posteriormente confirmado por el método de Bhattacharya (1967) y es

consistente tanto con las observaciones de las lagunas del sur de Francia (Leoni *et al.*, 2021b) como con la estrobilación polidisco descrita para la especie (Fuentes *et al.*, 2011).

Durante el invierno y la primavera, la abundancia de la fase medusa de *R. pulmo* fue superior en la zona oeste (Zona 2), expandiendo su área de cobertura hacia el sur (Zona 5) durante el verano. Las éfiras también se encontraron predominantemente en la zona 2, sugiriendo que los pólipos debían estar fijados en esa área, la cual se caracterizaba por fondos arenosos cubiertos por parches aislados de pradera de *C. nodosa*. Estas observaciones apoyan que el ciclo de vida de la especie se encuentre cerrado en la laguna (Pérez-Ruzafa, 1997; Fuentes *et al.*, 2011). El encontrar densidades más elevadas en el área de influencia de la rambla de El Albuñón podría ser consecuencia de la existencia de una mayor producción primaria asociada a la descarga de nutrientes (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002; 2005b).

5.4.2 Crecimiento, reproducción y mortalidad de los escifozoos

Las relaciones talla-peso encontradas para *C. tuberculata* y *R. pulmo* bajo las mismas condiciones ambientales se ajustaban en ambos casos a un modelo potencial casi de tercer orden. Las ecuaciones resultantes son similares a las encontradas para *Chrysaora hysoscella* (Linnaeus, 1767), mientras que las de otras especies como *Rhizostoma octopus* (Gmelin, 1791) y *Cyanea capillata* (Linnaeus, 1758) tienen ajustes talla-peso a un modelo polinómico de segundo orden (Houghton *et al.*, 2007). La mayor pendiente encontrada en las relaciones talla-peso de las poblaciones del Mar Menor sugiere una mayor eficacia trófica probablemente debida a la mayor productividad biológica registrada en las lagunas costeras (Nixon, 1982; Kennish & Paerl, 2010; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019b, 2020b) y, particularmente, después del aumento en la disponibilidad de nutrientes existente desde el comienzo del proceso de eutrofización que dio lugar a las proliferaciones de escifozoos en el Mar Menor (Pérez-Ruzafa *et al.* 2002, 2019a; García-Pintado *et al.*, 2007). De forma análoga, la mayor pendiente de *C. tuberculata* con respecto a *R. pulmo* en el Mar Menor podría deberse a que este escifozoo posee zooxantelas simbiotas (Kikinger, 1992; Pérez-Ruzafa, 1997; Prieto *et al.*, 2010; Djeghri *et al.*, 2019).

La parametrización realizada sobre las tres especies de escifozoos presentes en el Mar Menor en 1997, dan como resultado unas tallas superiores a las de los cálculos realizados para otros ecosistemas, un crecimiento rápido a la par que una gran mortalidad, escasa supervivencia y una esperanza de vida corta. La mayor tasa de crecimiento se encontró para *R. pulmo*, estando el valor K entre 3.0 y 3.5 año⁻¹ en las cuatro cohortes, las cuales alcanzaron también un tamaño máximo entre 44.4 y 47.1cm. De hecho, esta alta ratio de crecimiento, combinada con la

estrategia de estrobilación polidisco (Fuentes *et al.*, 2011), es la que permite el desarrollo de múltiples cohortes durante un mismo año.

La segunda especie en cuanto a rapidez de crecimiento es *C. tuberculata* ($K = 2.10 \text{ año}^{-1}$; $L_{\infty} = 42.1 \text{ cm}$), que mostró una tasa de crecimiento muy superior a la calculada en los análisis previos realizados por Palomares & Pauly (2008) ($K = 0.73 \text{ año}^{-1}$; $L_{\infty} = 39.0 \text{ cm}$). En este caso, independientemente del efecto que las características locales, tales como disponibilidad de alimento o temperatura, puedan ejercer sobre el crecimiento de la especie, las diferencias se deben atribuir a la inclusión del parámetro 'agemax' (esperanza de vida) al elaborar el modelo, algo que no se consideraba en el mencionado estudio de Palomares & Pauly (2008) sobre la base de datos de Kikinger (1992).

El tamaño y la tasa de crecimiento de *A. solida* en el Mar Menor se encuentra entre las más elevadas de las registradas para las poblaciones de especies del género *Aurelia*. Los análisis realizados en este género reflejan una gran dispersión de los resultados, con una longitud asintótica que varía entre 11.1 y 37.4cm y un valor K que oscila entre 0.45-3.83 año^{-1} (Palomares & Pauly, 2008). Las diferencias encontradas para el género no son más que un reflejo de la disparidad genética y de respuesta a estímulos ambientales encontradas (Dawson & Martin, 2001; Lucas, 2001; Ramšak *et al.*, 2012; Scorrano *et al.*, 2017). Para la comparación del análisis realizado en este capítulo ($L_{\infty} = 33.33 \text{ cm}$ y $K = 1.84 \text{ año}^{-1}$) se han considerado únicamente las poblaciones europeas debido a que, genéticamente, se encuentran más relacionadas con la *A. solida* del Mar Menor que el resto (Lawley *et al.*, 2021; Moura *et al.*, 2023). Se debe destacar que los diferentes clados que componen el género *Aurelia* a nivel europeo incluyen a *A. aurita*, *Aurelia coerulea* von Lendenfeld, 1884, *Aurelia hyalina* Brandt, 1835, *Aurelia misteriosa*, *Aurelia persea* (Forsskål, 1775), *Aurelia pseudosolida* Garić & Batistić, 2022, *Aurelia relicta* Scorrano, Aglieri, Boero, Dawson & Piraino, 2017 y *A. solida* (ver capítulo 4). Para las poblaciones europeas únicamente se han calculado los parámetros de crecimiento *A. aurita* en el mar Negro y el mar del Norte (Palomares & Pauly, 2008). Pese a la escasez de datos con los que realizar las comparaciones hay que destacar que estas poblaciones presentaban una talla máxima similar y un rango mayor de valor K (0.62 – 3.70 año^{-1}). Las divergencias encontradas entre las diferentes poblaciones indican que el manejo de las mismas debe realizarse de forma individual y que los factores ambientales podrían haber jugado un papel importante en la evolución del género *Aurelia*.

Como se ha comentado anteriormente, la ratio de mortalidad de las tres especies es muy elevada, aunque destaca particularmente la de *A. solida* por ser mucho menor que la de las

otras dos especies (Figura 5.8). Sin embargo, a pesar de ser esta ratio inferior al resto, como no se encontró ningún ejemplar de *A. solida* después de junio, esta ratio debe ser interpretada como la mortalidad durante su estacionalidad, ocurriendo una mortandad masiva al concluir la fase medusa. Esta mortandad masiva, en el caso de *A. solida*, no puede reflejarse en la curva de captura por la aparición de ejemplares de mayor tamaño ya que los adultos sufren una regresión en el diámetro de la campana tras la reproducción (Hamner & Jensen, 1984). Esta reducción en el tamaño se produce como consecuencia de la extrusión de los brazos orales al liberar las plánulas, forzando a la fase medusa a una inanición que conlleva la reducción en la talla (Spangenberg, 1965). Además, se puede considerar la mortalidad obtenida, en el caso de *A. solida*, como una mortalidad natural, mientras que el valor de *R. pulmo* y *C. tuberculata* resulta de la adición de las mortalidades naturales y las consecuencia de su pesca. Durante los meses de julio y agosto, debido a las proliferaciones masivas de escifozoos y para disminuir su interferencia con el turismo, las autoridades regionales implementaron un plan de captura de medusas verdaderas durante la temporada turística. No se dispone de un registro de capturas por clases de talla, pero las estimas cifran el volumen de captura en 47 toneladas diarias, lo que al final de la temporada de verano habría supuesto la retirada de 4 millones de ejemplares (entre un 9 y un 11 % de la población de escifozoos) (Pérez-Ruzafa, 1997).

La baja ratio de supervivencia obtenida es consistente con el hecho de que solo algunos ejemplares aislados de *R. pulmo* sean capaces de sobrevivir durante el invierno independientemente de la existencia de proliferaciones más o menos abundantes en verano (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002, 2005b; Fuentes *et al.*, 2011). Este hecho hace que el éxito reproductivo sea un punto clave para la continuidad de las especies de escifozoo en el ecosistema y podría explicar el comportamiento de enjambre que manifiesta *C. tuberculata* (Kikinger, 1992; Hamner & Dawson, 2009).

La reproducción, por medio del análisis del índice gonadosomático, se ha estudiado en *C. tuberculata* y en *R. pulmo*. Estas dos especies tienen estrategias reproductivas diferentes: *C. tuberculata* tiene reproducción interna, porta las plánulas recién formadas en los brazos orales y tiene un comportamiento de enjambre tras alcanzar la madurez (Kikinger, 1992; observación personal). *R. pulmo*, por el contrario, tiene fecundación externa y no forma enjambres de forma habitual (Holst *et al.*, 2007; Hamner & Dawson, 2009). En este capítulo, las diferencias en los patrones de desarrollo del GSI podrían estar explicadas por estas diferencias en la estrategia reproductiva. Mientras que *C. tuberculata* tiene un desarrollo progresivo del GSI, que alcanza sus valores máximos en las tallas más elevadas, justo antes de la reproducción sexual y posterior desaparición de la fase medusa, *R. pulmo* mantiene unos valores de GSI

generalmente inferiores, pero con aumentos puntuales del mismo (Figura 5.9). La ventana de reproducción de *C. tuberculata*, debido a su desarrollo del GSI, es estrecha y requiere de la formación de enjambres que aumenten la eficiencia reproductiva. Por el contrario, la ventana reproductiva de *R. pulmo* podría ser más dilatada, estimulando el desarrollo gonadal solo bajo condiciones ambientales favorables (Milisenda *et al.*, 2018), pero manteniendo un GSI bajo de forma general y sin formar enjambres (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002; Hamner & Dawson, 2009). Ambas estrategias reproductivas parecen ser exitosas en el Mar Menor considerando que los escifozoos han mantenido poblaciones regulares durante más de veinte años (Fernández-Alías *et al.* 2022, 2023a).

5.4.3 Forzamiento ambiental sobre la dinámica poblacional y la biología de los escifozoos

Las variables temporales, a pesar de la segregación en el tiempo y el espacio de las especies de escifozoo estudiadas, tienen, aparentemente, un potencial débil en la explicación de estos patrones. La excepción es el efecto de la temperatura sobre la dinámica poblacional de los escifozoos, ya que su dinámica anual explica la sucesión de las tres especies y sus oscilaciones a pequeña escala temporal disparan el proceso de estrobilación. Esto se debe a que las lagunas costeras, entre las que se incluye el Mar Menor, presentan un complejo mosaico dinámico de condiciones ambientales (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2011) donde se debe considerar la variabilidad en múltiples escalas espaciotemporales, pudiendo encontrarse diferencias en escalas desde 1 hasta 10 km, desde quincenales hasta estacionales y en la interacción de los factores tiempo y espacio (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2007).

Estos ecosistemas se ven afectados por la coexistencia de múltiples factores que introducen un componente de estocasticidad reflejado, por ejemplo, en las reducciones de salinidad y descargas de nutrientes posteriores a las lluvias torrenciales. En esta coexistencia de factores no todos operan de forma independiente ni en la misma escala y el efecto de uno puede opacar el de otro debido a interacciones sinérgicas o antagonistas entre ellos o debido a la escala de actuación, dificultando la identificación del efecto individual de cada variable. En cualquier caso, la mayoría de las variables incluyen un componente de estacionalidad en sus escalas de variabilidad unido a los patrones climáticos y meteorológicos. Esta estacionalidad marca, a su vez, ciclos biológicos y de actividades humanas como pueden ser la presión turística o el ciclo de cosechas. En este contexto, la magnitud de la variabilidad temporal, en la mayoría de las técnicas estadísticas aplicadas sobre estos ecosistemas, ocultan cualquier patrón espacial.

Para reducir el efecto de la estacionalidad, los análisis de regresión se han realizado de forma individualizada para cada especie, considerando únicamente el periodo en el que las especies se encuentran presentes, y el análisis de ordenación se ha realizado aplicando una eliminación de tendencias. Pese a ello, el análisis DCCA todavía muestra un cierto gradiente estacional. En el caso de los análisis de regresión, alrededor del 50% de la distribución y dinámica de *A. solida* queda explicado por la combinación de las concentraciones de clorofila *a* y fosfato en la columna de agua. Este nutriente ha actuado como limitante de la producción primaria desde el comienzo del proceso de eutrofización en el Mar Menor como consecuencia de las entradas de nitratos de origen agrario (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2005b, 2019a). En el caso de *R. pulmo*, la concentración de clorofila *a* explicó el 14.8% de la variabilidad, mientras que para *C. tuberculata* el modelo seleccionó únicamente la temperatura, explicando un 23.4% de la variabilidad. Es destacable que la clorofila *a* no fue seleccionada como variable exclusivamente en el caso de *C. tuberculata*, la única especie portadora de zooxantelas (Kikinger, 1992). Estos resultados deben ser interpretados con precaución dado que las correlaciones negativas pueden venir derivadas del control biológico ejercido sobre los nutrientes o sobre grupos tróficos debido al consumo del recurso (Cloern, 2001). Ejemplo de esto, en el Mar Menor, es el control top-down ejercido por los escifozoos y el ictioplancton sobre la red trófica pelágica (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002).

La combinación de las dos aproximaciones analíticas indica, en cualquier caso, que *C. tuberculata* muestra una relación positiva con la salinidad y la temperatura, mientras que *A. solida* muestra una relación negativa con la temperatura y positiva con el fosfato. Esta última interacción estuvo, sin embargo, condicionada por la actividad humana ya que, durante el periodo de presencia de *A. solida* en el Mar Menor se realizó la limpieza de las plantas de tratamiento de aguas urbanas en preparación para la temporada turística (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002). Finalmente, la distribución espaciotemporal de *R. pulmo* tiene una relación positiva con la clorofila *a*, el nitrito y el nitrato. Estos resultados concuerdan con lo expuesto en el apartado de la distribución espaciotemporal, con *C. tuberculata* y *R. pulmo* segregándose espacialmente debido a su capacidad natatoria en busca de las condiciones más propicias para el desarrollo de su ciclo de vida. No obstante, no se puede descartar que las diferencias morfológicas entre ambas especies alteren la fuerza con que son arrastradas por el viento y que las correlaciones no impliquen, por tanto, causalidad.

Más allá de los efectos a pequeña escala de determinadas variables ambientales sobre la distribución de las medusas, la temperatura es un factor determinante para el metabolismo, la alimentación, la actividad natatoria y el ciclo de vida de los escifozoos (Malej & Vukovic, 1986;

Morand *et al.*, 1987; Sandrini & Avian, 1989; Avian *et al.*, 1991; Lilley *et al.*, 2014a; Milisenda *et al.*, 2018). Para las tres especies presentes en la laguna y estudiadas en este capítulo se considera que la temperatura actúa como disparador de la estrobilación (Kikinger, 1992; Prieto *et al.*, 2010) y en la transición entre las diferentes etapas del ciclo de vida de los escifozoos (Astorga *et al.*, 2012; Ruiz *et al.*, 2012), pero con variaciones entre las diferentes especies y, probablemente, con la existencia de adaptaciones locales.

Los resultados obtenidos indican que, además que la temperatura absoluta, las oscilaciones bruscas de temperatura son las que disparan el proceso de estrobilación y concuerdan con la activación del gen inductor de la misma por descensos o ascensos térmicos (Fuchs *et al.*, 2014; Brekhman *et al.*, 2015). Sin embargo, los resultados muestran que la respuesta de las diferentes especies no es análoga: los pólipos de *C. tuberculata* estrobilan con el aumento de temperaturas, pero dentro de un estrecho margen térmico, mientras que los de *A. solida* y *R. pulmo* lo hacen en un margen térmico más amplio, pero tras una reducción de la temperatura o con oscilaciones en cualquiera de las direcciones respectivamente. Los patrones de estrobilación encontrados concuerdan, en líneas generales, con los de estas especies en otras temporadas o localizaciones (Kikinger, 1992; Fuentes *et al.*, 2011; Purcell *et al.*, 2012; Fernández-Alías *et al.*, 2023a) pudiendo asociarse las variaciones a adaptaciones locales o a la variabilidad interanual. Esta especificidad en los patrones de temperatura que disparan la estrobilación junto con las adaptaciones locales podrían ser parte de la razón por la que solo una pequeña proporción de los escifozoos hayan sido capaces de realizar invasiones a gran escala biogeográfica (Graham & Bayha, 2008).

En este contexto, los efectos del cambio climático sobre la temperatura podrían determinar la dinámica de las poblaciones de escifozoos y sus proliferaciones en el futuro. En una escala global (Vincze *et al.*, 2017) y, en particular, en las lagunas costeras más aisladas (Umgiesser *et al.*, 2010), se espera que las fluctuaciones térmicas sean más severas y, por tanto, podrían aumentar los eventos de estrobilación. Sin embargo, el cambio climático también pronostica que las fluctuaciones térmicas, en determinadas regiones, podrían tener una menor intensidad (Bathiany *et al.*, 2018) y la variación en la intensidad de las proliferaciones a nivel global podría ser asimétrica. En un último escenario, común en las regiones semiáridas, los eventos de olas de calor y de frío podrían disparar la estrobilación, pero igualmente podrían venir sucedidos de una mortandad de éfiras cuando se recupere el régimen térmico si las condiciones para su desarrollo no son las óptimas. En los capítulos posteriores se profundizará en estos escenarios por medio de análisis a mayor escala temporal y espacial.

Capítulo 6: Fenología de los escifozoos en un contexto de eutrofización y cambio climático

6.1 Introducción

La existencia de ciclos de vida bipartitos en la mayoría de las especies de los escifozoos hace que los estudios fenológicos y aquellos que analizan las transiciones entre las diferentes etapas del ciclo vital sean factores clave en el entendimiento de las dinámicas poblacionales. Sin embargo, a pesar del creciente interés que existe sobre las proliferaciones de los escifozoos (Pitt *et al.*, 2018), las dificultades impuestas por el pequeño tamaño y la fragilidad de los cuerpos de estos organismos en sus primeras etapas del desarrollo han limitado el número de estudios de campo sobre la fenología de los escifozoos. La fase bentónica, conocida como *scyphistoma*, se ha encontrado en muy pocas ocasiones en la naturaleza (Marques *et al.*, 2019; van Walraven *et al.*, 2020), los estudios sobre la dinámica de la fase éfira son igualmente escasos (Fernández-Alías *et al.*, 2020; Leoni *et al.*, 2021b) y menos frecuentes incluso son los estudios sobre la fijación de plánulas en el campo (Boughton *et al.*, 2023). Como dificultad adicional, tanto las pesquerías como los estudios científicos han evitado zonas con las proliferaciones masivas de escifozoos en fase medusa debido a la interferencia que las grandes acumulaciones de zooplancton gelatinoso suponen para el desarrollo normal de los trabajos (Mitchell *et al.*, 2021).

En consecuencia, la mayor parte del conocimiento sobre la fenología de los escifozoos ha sido generado mediante ensayos de laboratorio. La evidencia más clara que se obtiene en estos diseños experimentales es que la temperatura actúa como regulador del ciclo de vida, particularmente a través de su papel como inductor del proceso de estrobilación (Fuchs *et al.*, 2014). Sin embargo, considerando únicamente a *Aurelia*, el género de escifozoo más estudiado (Pitt *et al.*, 2018), se puede encontrar un efecto asimétrico de la temperatura. Por ejemplo, el proceso de estrobilación en *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) se ve beneficiado por inviernos largos y fríos (Loveridge *et al.*, 2021), mientras que *Aurelia coerulea* von Lendenfeld, 1884, presenta un comienzo adelantado de la estrobilación y una mayor producción de éfiras tras un invierno cálido (Zang *et al.*, 2022). La diferencia en la respuesta es incluso más pronunciada al considerar diferentes géneros, tal y como se observa entre las dos medusas gigantes del este de Asia, *Nemopilema nomurai* Kishinouye, 1922, y *Cyanea nozakii* Kishinouye, 1891, con la primera estrobilando entre los 22 y los 25 °C y la segunda entre los 10 y los 13 °C (Feng *et al.*, 2015).

El segundo factor que se debe tener en cuenta es la disponibilidad de alimento (Goldstein & Steiner, 2020) dado que los pólipos pueden compensar el estrés fisiológico cuando se alimentan de presas enriquecidas en ácidos grasos poliinsaturados (Chi *et al.*, 2019) y que tanto la calidad como la cantidad de alimento actúan como moduladores de la intensidad de la estrobilación en un régimen térmico apropiado (Schariti *et al.*, 2014; Goldstein & Steiner, 2020) o aumentando la supervivencia en la transición desde la fase éfira a la fase medusa (Chambel *et al.*, 2016; Miranda *et al.*, 2016).

El efecto de la temperatura como director de la estacionalidad de los escifozoos sugerido por los experimentos de laboratorio también se ve reflejado en los trabajos de campo de poca duración (Capítulo 5; Fernández-Alías *et al.*, 2020; Gueroun *et al.*, 2020). Por el contrario, en los estudios de gran escala temporal existen irregularidades (años sin presencia de escifozoos, pero sin diferencias importantes en el régimen térmico) que ocultan el efecto de la temperatura sobre la estacionalidad, pero en los años en los que está presente la fase medusa de los escifozoos esta mantiene un patrón estacional regular (van Walraven *et al.*, 2015; Stone *et al.*, 2019). Esto indica que la temperatura por sí misma es necesaria, pero no suficiente, para el correcto desarrollo de las poblaciones de escifozoos (Capítulo 9; Fernández-Alías *et al.*, 2021). Las irregularidades registradas en las series temporales largas y la respuesta asimétrica de las diferentes especies de escifozoos desafían la hipótesis de que las proliferaciones de medusas verdaderas están incrementándose como respuesta al cambio climático y a la eutrofización (Purcell *et al.*, 2007, 2013; Richardson *et al.*, 2009; Brotz *et al.*, 2012; Fernández-Alías *et al.*, 2021) y reflejan la necesidad de realizar estudios fenológicos sobre series temporales largas que abarquen múltiples especies de escifozoos.

En este capítulo se analizan los datos de las fases éfira y medusa de *Aurelia solida* Browne, 1905, *Cotylorhiza tuberculata* (Macri, 1778) y *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778) recogidos por el sistema de monitorización del Mar Menor entre los años 1997 y 2021. Como se ha expuesto en los capítulos anteriores, el Mar Menor es un ecosistema que reúne las condiciones por las que, de acuerdo con el marco teórico, se están viendo incrementadas en intensidad y cantidad las proliferaciones de los escifozoos (Capítulos 1 y 2). Por ello, partiendo del estado de referencia de las poblaciones de escifozoos establecido en el Capítulo 5, la existencia de una serie temporal tan larga, en un ecosistema afectado por la eutrofización y la presión antrópica en un escenario de calentamiento global, permite abordar como objetivo general de esta tesis doctoral el efecto de estos factores sobre la biología y la dinámica poblacional de los escifozoos.

6.2 Materiales y métodos

6.2.1 Datos del sistema de monitorización

En el desarrollo de este capítulo se utilizan los datos de abundancia de escifozoos, tanto en su fase éfira como en su fase medusa, la temperatura superficial del agua (SST, *Sea Surface Temperature*) y la concentración de clorofila *a* recogidos por el sistema de monitorización del Mar Menor, entre 1997 y 2021, en el interior de la laguna. La base de datos analizada comprende 257 campañas de monitorización, 5351 censos visuales de escifozoos y 4112 arrastres de red de zooplancton para la estima de las densidades de las fases medusa y éfira, respectivamente. En los censos visuales se han considerado 4 intervalos de clase de talla para cada especie, de 10 cm en los casos de *C. tuberculata* y *R. pulmo* (0-10 cm, 10-20 cm, 20-30 cm, >30 cm) y de 5 cm en el caso de *A. solida* (0-5 cm, 5-10 cm, 10-15 cm, >15 cm). Las abundancias de la fase éfira y medusa de los escifozoos se han estandarizado a individuos/100 m³. El sistema de monitorización, recogida y procesado de datos se encuentra detallado en el Capítulo 2 de esta tesis doctoral.

6.2.2 Determinación de periodos ecológicos y de anomalía térmica

La existencia de grandes huecos en la base de datos del sistema de monitorización (Tabla 2.2) impide el uso de SST para el cálculo de los diferentes periodos de anomalía térmica. Por ello, se han utilizado los datos de temperatura del aire de la estación meteorológica de San Javier proporcionados por la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET), con carácter diario, desde el 1 de enero de 1997 hasta el 31 de diciembre de 2021. La correlación existente entre la medición *in situ* de SST y la temperatura del aire se ha obtenido por medio de un modelo de regresión lineal en R (Figura Suplementaria 6.1a). Adicionalmente, se han recopilado las mediciones SST realizadas por el satélite MODIS-Aqua (<https://neo.gsfc.nasa.gov/>, accedido el 20 de mayo de 2022), con una periodicidad mensual (julio 2002 – diciembre 2021) y resolución espacial de 0.1 grados, para su utilización como segundo medio de aproximación a la medición *in situ* de SST. La correlación entre las mediciones vía satélite e *in situ* se ha determinado por medio de un modelo de regresión lineal en R (Figura Suplementaria 6.1b).

Utilizando tanto la medición satélite como la temperatura del aire como aproximaciones a la SST real, se ha eliminado la estacionalidad y calculado la anomalía térmica mensual. A continuación, los periodos de anomalía térmica se han calculado utilizando las funciones *breakpoint* y *empirical fluctuation process* (efp) tipo *ordinary least square cumulative sum* (OLS-CUSUM) en el paquete 'strucchange' de R (Zeileis *et al.*, 2002, 2003; Zeileis, 2006).

Los distintos estados ecológicos del Mar Menor se han evaluado en diferentes trabajos y, en la base de datos analizada, pueden distinguirse dos periodos: uno de mantenimiento de la homeostasis o pre-crisis distróficas (1997-2015) y otro marcado por frecuentes crisis distróficas y caracterizado, principalmente, por una elevada concentración de clorofila *a* (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a; Mercado *et al.*, 2021; Fernández-Alías *et al.*, 2022).

6.2.3 Variabilidad espaciotemporal de los escifozoos

Para el estudio del componente temporal, entre el año 1997 y 2021, las abundancias de las fases éfira y medusa de cada especie se han estandarizado a individuos/100 m³. Para el componente espacial se han elaborado dos mapas de distribución horizontal por especie, uno para cada periodo ecológico, por el método de *kriging* en el programa Surfer. Para las representaciones, se han promediado las abundancias en cada una de las estaciones del sistema de monitorización y se han estandarizado en una escala de 0 al 100 % de la máxima abundancia promedio registrada (MRA). Los mapas de distribución anuales, basados en el mismo principio, se proporcionan como la Figura Suplementaria 6.3.

6.2.4 Indicador de proliferación

Los indicadores semicuantitativos para valorar las intensidades de proliferación de los escifozoos son útiles cuando se emplean valorando la cobertura espacial (Lee *et al.*, 2021) o la abundancia (Leoni *et al.*, 2021a) como datos de entrada. En este capítulo, se ha desarrollado un indicador de proliferación (BI, *Blooming Indicator Index*) para cada una de las especies de escifozoo que habitan en el Mar Menor basado en la combinación de la abundancia y la cobertura espacial a través de la suma algebraica de sus componentes transformados (Ecuación 6.1).

Ecuación 6.1.
$$BI = Ab + SC$$

El componente de abundancia (*Ab*) tiene un valor de 0 (abundancia inferior al 1 % de la MRA), 1 (abundancia entre el 1 y el 25 % de MRA), 2 (25-50 % MRA), 3 (50-75 % MRA) o 4 (>75 % MRA). La cobertura espacial (*SC*) es un indicador del porcentaje de estaciones de muestreo en las que una especie determinada se encontraba presente, adquiriendo un valor de 0 en la ausencia de la especie e incrementándose en una unidad, hasta un valor de 4, cada vez que se supera un intervalo de 25%. Por lo tanto, BI oscila entre 0 (ausencia de la especie) hasta 8 (cuando la abundancia y la cobertura espacial superan el percentil 75).

6.2.5 Fenología de los escifozoos

Para estudiar la fenología de las diferentes especies se ha desarrollado una estrategia multietapa basada en la asociación de cada fase del ciclo de vida y de cada clase de talla de la fase medusa a intervalos específicos de variables ambientales. En primer lugar, la asociación de cada etapa y clase de talla a un intervalo térmico se ha determinado por medio de una modificación del método de Perry & Smith (1994) de distribuciones de frecuencias acumuladas (CFD, *Cumulative Frequency Distribution*). De forma simplificada, esta metodología enfrenta la curva CFD sin ponderar de una determinada variable ambiental frente a la curva CFD de esa misma variable ponderada por la abundancia de una determinada especie. El crecimiento análogo de las dos curvas de frecuencia acumulada indica una distribución homogénea de la especie en todo el rango de la variable ambiental, mientras que las diferencias de pendiente indican que la especie se encuentra asociada con un intervalo determinado de dicha variable.

Ecuación 6.2.
$$f(t) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n I(x_i)$$

Ecuación 6.3.
$$I(x_i) = \begin{cases} 1, & x_i < t \\ 0, & \text{en cualquier otro caso} \end{cases}$$

Ecuación 6.4.
$$g(t) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{y_i \times I(x_i)}{\sum_1^n y_i}$$

La Ecuación 6.2 indica cómo se construye la curva CDF de una variable ambiental sin ponderar: “n” es el número total de observaciones, “x_i” es el valor de la variable ambiental, e “I(x_i)” es una función indicadora (Ecuación 6.3) en la que “t” representa un índice que cubre la totalidad del rango de la variable ambiental en un tamaño de intervalo ajustado a la resolución deseada. En este capítulo, en el que SST oscila entre un mínimo de 9.19 °C y un máximo de 31.5 °C, se ha fijado el intervalo de “t” en 1 °C entre 9 y 32 °C. Por lo tanto, I(x_i) para un “t” determinado se corresponde con el número de datos, número de censos visuales o arrastres de red en este capítulo, para los que la variable ambiental registra un valor comprendido por el intervalo. La Ecuación 6.4 indica cómo se pondera la curva CFD de acuerdo con la abundancia de la especie; en ella, “y_i” es el sumatorio de las abundancias de la especie dentro de un determinado intervalo de la variable estudiada.

Para comprobar si las diferencias de pendiente entre la curva ponderada y sin ponderar indican una asociación significativa a una temperatura o rango térmico concretos, la máxima diferencia entre f(t) y g(t), $D_{\max} = \max|g(t) - f(t)|$ se contrasta frente a las diferencias obtenidas en reconstrucciones de las dos funciones realizadas por el método de *bootstrap*. En cada iteración o reconstrucción de la curva se realiza un barajado de los datos con los que se construyen f(t) y

$g(t)$ y cada uno de los pares $|g(t) - f(t)|$ obtenidos se compara con el valor D_{\max} . Se han realizado 1000 reconstrucciones de cada curva y, como estas estaban construidas en 23 pasos o intervalos, se han llevado a cabo las 23000 comparaciones de diferencias obtenidas aleatoriamente frente a D_{\max} . Que la asociación de la especie a un intervalo concreto sea significativa implica que su distribución no es homogénea y que el valor de D_{\max} sea, necesariamente, superior a las diferencias aleatorias generadas en las reconstrucciones de la curva. La hipótesis nula es una ausencia de diferencias entre D_{\max} y las diferencias obtenidas entre los pares resultantes de reconstrucciones aleatorias y, por tanto, la ausencia de asociación a ningún rango de la variable ambiental estudiada.

Este procedimiento se ha aplicado a las dos etapas del ciclo de vida analizadas y a las cuatro clases de talla de la fase medusa de las tres especies de escifozoos objeto de investigación en cada uno de los periodos estudiados: la base de datos completa, los dos periodos con diferente estatus ecológico por la eutrofización y los tres periodos de anomalía térmica. Dentro de los periodos de anomalía térmica, el primero termina entre diciembre de 2006 y septiembre de 2008, con junio de 2007 como fecha más probable para su finalización. En la base de datos analizada, la recolección de la abundancia de escifozoos se interrumpe entre 1997 y 2006 (Tabla 2.2), y debido a esto, para el análisis estadístico se han considerado como datos correspondientes al primer periodo de anomalía térmica únicamente aquellos pertenecientes al año 1997, incluyéndose 2007 y 2008 en el segundo periodo. El periodo 2 termina entre octubre de 2010 y mayo de 2011, con marzo de ese año como la fecha más probable. Debido a la estacionalidad de las especies (ver capítulo 5; Fernández-Alías *et al.*, 2020), el año 2011 se ha incluido dentro del tercer periodo de anomalía térmica.

En segundo lugar, siguiendo el principio de la asociación térmica, se ha comprobado si ha ocurrido alguna modificación significativa en la asociación a intervalos de temperatura entre diferentes periodos y dentro de cada etapa del ciclo de vida. Esto se ha realizado, dentro de cada fase del ciclo de vida, calculando la diferencia máxima entre curvas $g(t)$ por pares de periodos y contrastando esta diferencia con las obtenidas en reconstrucciones por *bootstrap* de las curvas. La hipótesis nula indica una ausencia de diferencia en la asociación térmica entre periodos mientras que la hipótesis alternativa indica una modificación significativa en la asociación térmica.

Finalmente, para comprobar si la transición del estado ecológico del Mar Menor, desde un régimen de baja concentración de clorofila a hasta un régimen de alta concentración, ha modificado la fenología de los escifozoos, se ha estudiado la asociación entre la abundancia de

medusas verdaderas, tanto en fase éfira como medusa, y la clorofila *a* en cada una de las especies y periodos. La concentración de clorofila *a* ha oscilado entre un mínimo de 0 µg/l hasta un inusual máximo, registrado solo en dos estaciones durante un evento de crisis distrófica, de 107 µg/l. Todos los intervalos de concentración de clorofila *a* por debajo de 25 µg/l se han muestreado al menos en dos ocasiones, mientras que, por encima de esta concentración, existen intervalos con una o cero muestras. Debido a esto, se ha fijado la longitud del intervalo en 1 µg/l para todas las concentraciones por debajo de 25 µg/l y se han agrupado todas las muestras por encima de ese valor en un intervalo final.

Este procedimiento permite la determinación de umbrales para la aparición de éfiras (estrobilación), para la aparición de los juveniles de la fase medusa (transición éfira-medusa) y el límite de tolerancia térmica de los ejemplares adultos. Del mismo modo, cuando se aplica en bases de datos de larga duración en las que aparecen diferentes periodos térmicos o ecológicos, la comparación entre periodos comprueba si el calentamiento global o los procesos de eutrofización modifican la respuesta fenológica de las especies. Integrando la información obtenida, se han reconstruido los ciclos de vida de las tres especies de escifozoo estudiadas en el Mar Menor. Además, se ha complementado esta reconstrucción con gráficos de cajas y bigotes de la talla promedio de la umbrela y de SST usando descriptores clásicos de las poblaciones de medusas verdaderas (Lee *et al.*, 2021; Leoni *et al.*, 2021a). Estos descriptores son los días de la primera observación, del comienzo de la proliferación, del pico de la proliferación, del final de la proliferación y de la última observación de ejemplares de la proliferación anual, correspondientes con >0, ≥15, ≥50, ≥85, y el 100 % de la curva acumulada del BI anual. Para *C. tuberculata* y *R. pulmo*, los gráficos de cajas y bigotes se han construido utilizando los datos de la totalidad de las poblaciones registradas (1997-2021). En el caso de *A. solida* se han excluido de las representaciones las poblaciones de los años entre 2006 y 2011 debido a que, durante este periodo, la especie bien estuvo ausente o bien experimentó una mortandad masiva en la fase éfira o en la clase de talla de 0 a 5 cm.

6.3 Resultados

6.3.1 Periodos ecológicos y de anomalía térmica

El análisis *efp* indica que hay un cambio estructural en la anomalía térmica acumulada al superar los límites ($p < 0.05$) de la hipótesis nula de «ausencia de cambio estructural» (Figura 6.1). El análisis *breakpoint* sobre la anomalía térmica de la temperatura del aire confirma la existencia de un cambio estructural y revela la existencia de tres periodos diferenciados de anomalía térmica durante el periodo 1997 – 2021. El primer periodo, comprendido entre enero

de 1997 y junio de 2007 (diciembre 2006 – septiembre 2008 como intervalo de confianza), se caracteriza por un incremento negativo en la anomalía térmica acumulada. El segundo periodo, que finaliza en marzo de 2011 (octubre 2010 – mayo 2011 como intervalo de confianza), se caracteriza por un incremento negativo brusco en la anomalía térmica acumulada. El tercer periodo se caracteriza por un incremento positivo en la anomalía térmica acumulada (Figura 6.1). El análisis de anomalía SST medida por satélite corrobora estas observaciones y se proporciona como Figura Suplementaria 6.2.

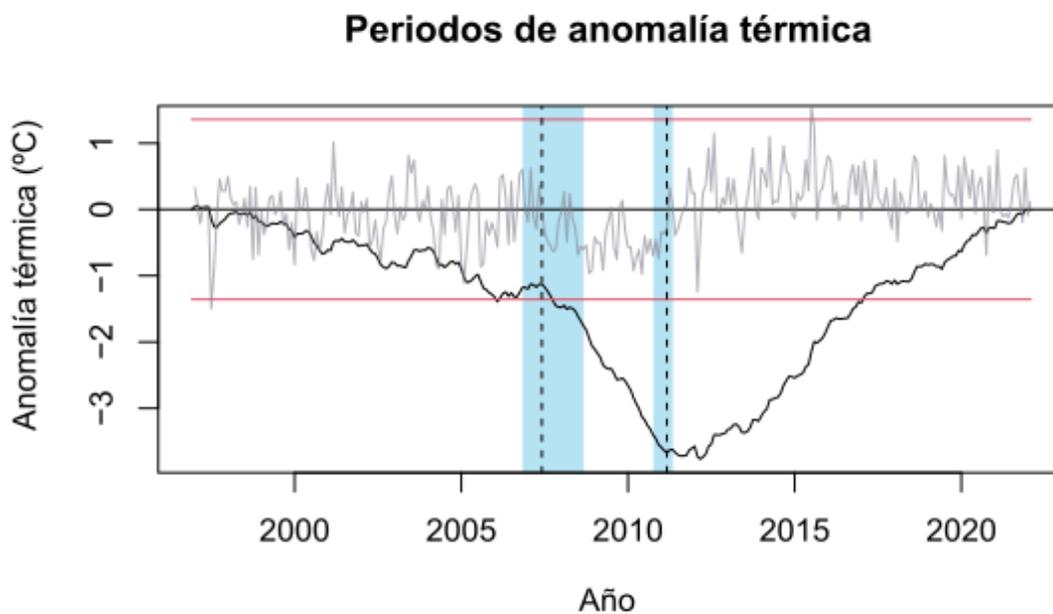


Figura 6.1. Periodos de anomalía térmica. Las líneas horizontales indican la anomalía térmica mensual (gris), la anomalía térmica acumulada tipo OLS-CUSUM (negro) y los límites del proceso empírico de fluctuación ($p < 0.05$, rojo). Las líneas verticales discontinuas indican los puntos de rotura (*breakpoints*) y las áreas en azul indican los intervalos de confianza (95%) de estos *breakpoints*.

Desde el punto de vista ecológico pueden distinguirse dos periodos debido a la transición desde un régimen de baja concentración de clorofila *a* hasta un régimen de concentración elevada. Antes de 2016, los promedios mensuales de concentración de clorofila *a* alcanzaron valores superiores a 2 $\mu\text{g/l}$ únicamente en el 14.7 % de los meses, estableciéndose el máximo en 6.2 $\mu\text{g/l}$ en abril de 2010. Desde 2016, las proliferaciones de fitoplancton aumentaron en frecuencia (el 54.1 % de los meses muestreados presentaron una concentración promedio de clorofila *a* superior a 2 $\mu\text{g/l}$) e intensidad (el 21.2 % de los meses muestreados presentaron una concentración promedio de clorofila *a* superior a la registrada en abril de 2010) (Figura 6.2). Consecuentemente, se debe destacar la existencia de dos estados ecológicos diferenciados

observados durante el proceso de eutrofización del Mar Menor en el periodo estudiado: uno de mantenimiento de la homeostasis o pre-crisis distróficas (1997–2015) y otro caracterizado por crisis distróficas frecuentes (2016–2021) (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a; Mercado *et al.*, 2021; Fernández-Alías *et al.*, 2022).

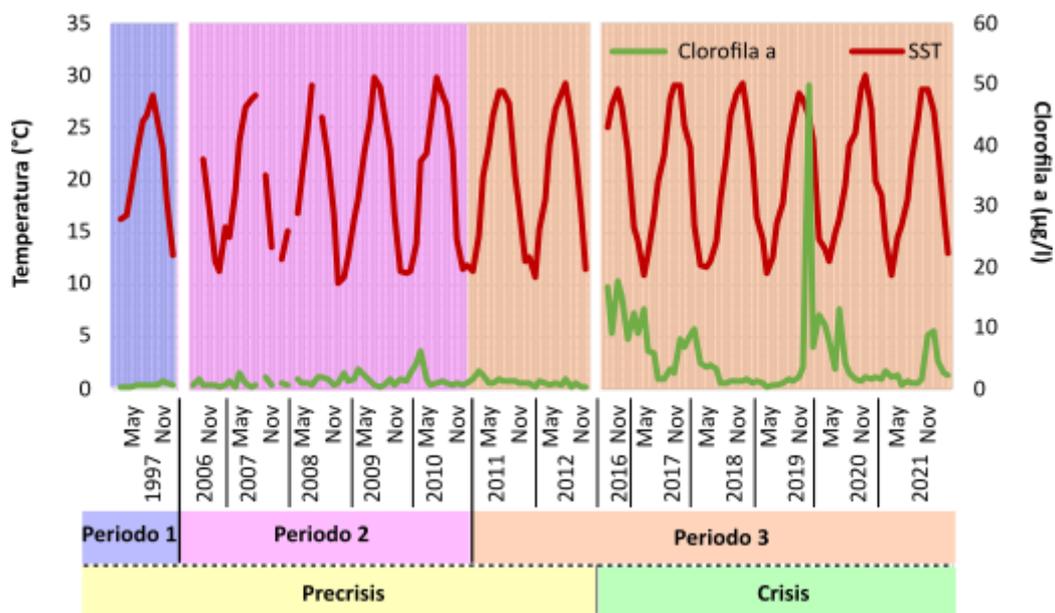


Figura 6.2. Dinámica de la clorofila *a* y la SST. Las áreas sombreadas se corresponden con los diferentes periodos de anomalía térmica (azul, violeta y naranja – periodos 1, 2 y 3) y periodos ecológicos (amarillo – pre-crisis distróficas, verde – crisis distróficas). Las áreas blancas verticales indican discontinuidades de la base de datos.

6.3.2 Dinámica espaciotemporal de los escifozoos y variabilidad de las proliferaciones

Las tres especies de escifozoos monitorizadas en el Mar Menor han presentado diferentes patrones espaciotemporales y de proliferación tanto en su fase medusa como en la fase éfira, así como una gran variabilidad interespecífica e interanual. Con respecto al patrón temporal, se observa una segregación de las tres especies de escifozoos durante el año. *A. solida* se encuentra presente en la columna de agua desde enero hasta junio, siendo reemplazada posteriormente por *C. tuberculata*, que está presente desde junio hasta diciembre. *R. pulmo* es capaz de sobrevivir al invierno y puede encontrarse en el ecosistema durante todo el año, pero las mayores abundancias de su fase medusa se registran desde mayo hasta junio (Figuras 6.3 y 6.5).

En términos de abundancia, con anterioridad a 2016, *C. tuberculata* fue la especie más común, con un máximo de abundancia promedio de 151.8 ind/100 m³ para la fase éfira (agosto de 2011) y de 146.2 ind/100 m³ para la fase medusa (septiembre 2011). Sin embargo, esta especie

sufre una reducción en su abundancia desde el comienzo del periodo de crisis distrófica. Una tendencia similar se observa en *R. pulmo*, encontrándose el máximo de su abundancia para la fase éfira (9.6 ind/100 m³) y la fase medusa (3.4 ind/100 m³) en enero de 2009 y mayo de 2012 respectivamente, pero reduciéndose su presencia desde que comienza el periodo de crisis distróficas. En el caso de *A. solida* se observa la tendencia opuesta: esta especie tuvo una población de baja abundancia en el año 1997 y estuvo prácticamente ausente entre los años 2006 y 2010. En el año 2011, la totalidad de los individuos se detectaron el día 12 de enero, tenían un diámetro de campana inferior a 5 cm y desaparecieron completamente antes de la siguiente campaña de monitorización. Es destacable el hecho de que la máxima abundancia de éfiras de *A. solida* (200 ind/100 m³) se registró ese mes. Desde que comenzó el tercer periodo de anomalía térmica, *A. solida* ha desarrollado anualmente una proliferación en la que alcanza la talla adulta, con el máximo de abundancia para la fase medusa (25.2 ind/100 m³) registrándose en junio de 2020 (Figura 6.3).

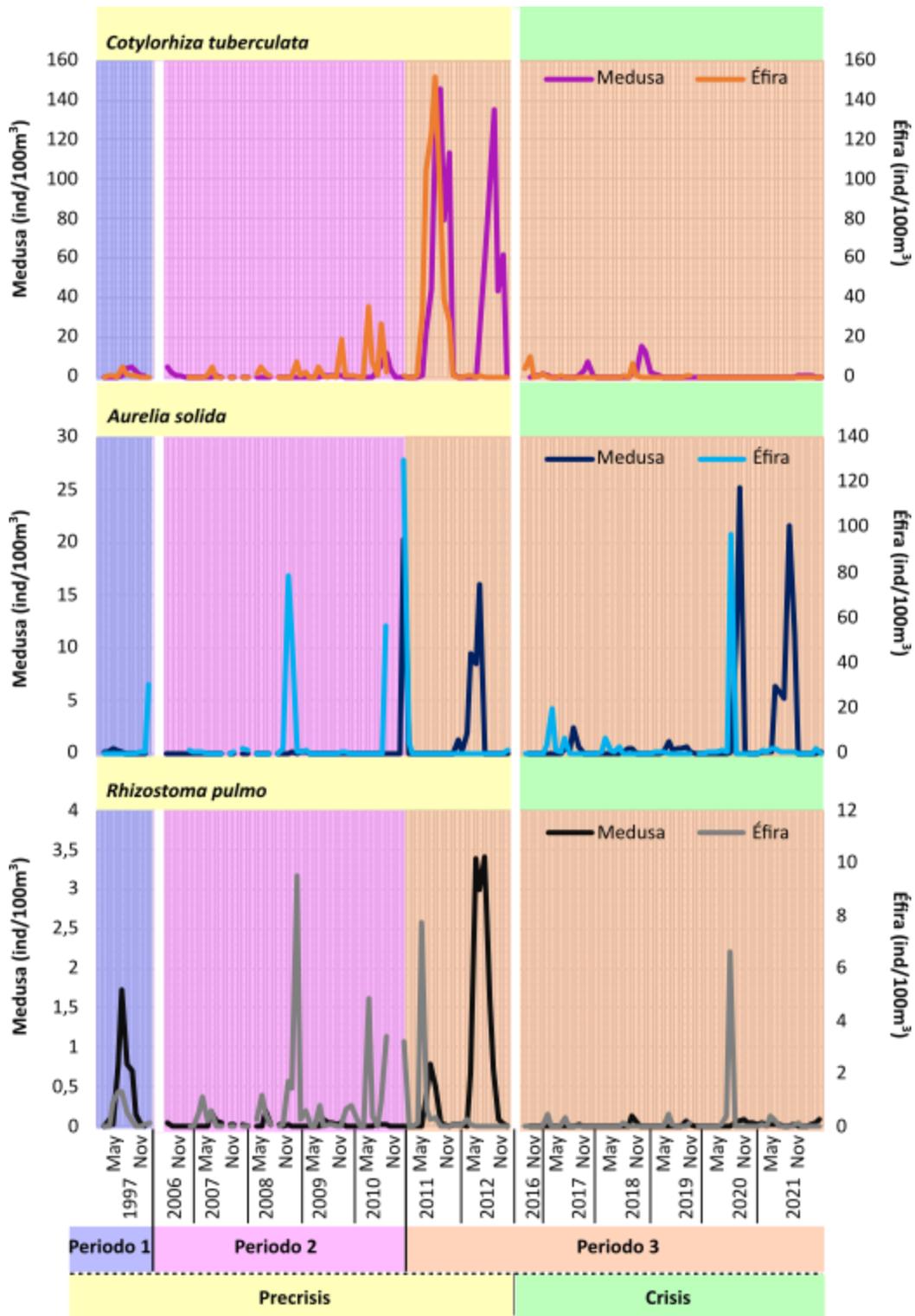


Figura 6.3. Dinámica de los escifozoos *C. tuberculata*, *A. solida* y *R. pulmo* en sus fases medusa y éfira. Las áreas sombreadas se corresponden con los diferentes periodos de anomalía térmica (azul, violeta y naranja – periodos 1, 2 y 3) y periodos ecológicos (amarillo – precrisis distróficas, verde – crisis distróficas). Las áreas blancas verticales indican discontinuidades de la base de datos.

Los mapas de distribución horizontal muestran una segregación espacial entre las tres especies de escifozoo. *C. tuberculata* ocupa la laguna completamente, pero muestra una preferencia por las zonas centrales e interiores. Al contrario de lo que ocurre con la abundancia, no se observa una diferencia en su distribución espacial con el paso de un periodo ecológico a otro. *A. solida*, presente fundamentalmente entre las islas centrales en el periodo precrisis, extiende su distribución hacia el norte durante el periodo de crisis distróficas. *R. pulmo*, que se encontraba presente en toda la laguna durante el periodo precrisis, aunque mostrando una preferencia por las zonas interna y sur, ve su distribución espacial reducida a esas áreas con la llegada del periodo de crisis distróficas (Figura 6.4; Figura Suplementaria 6.3).

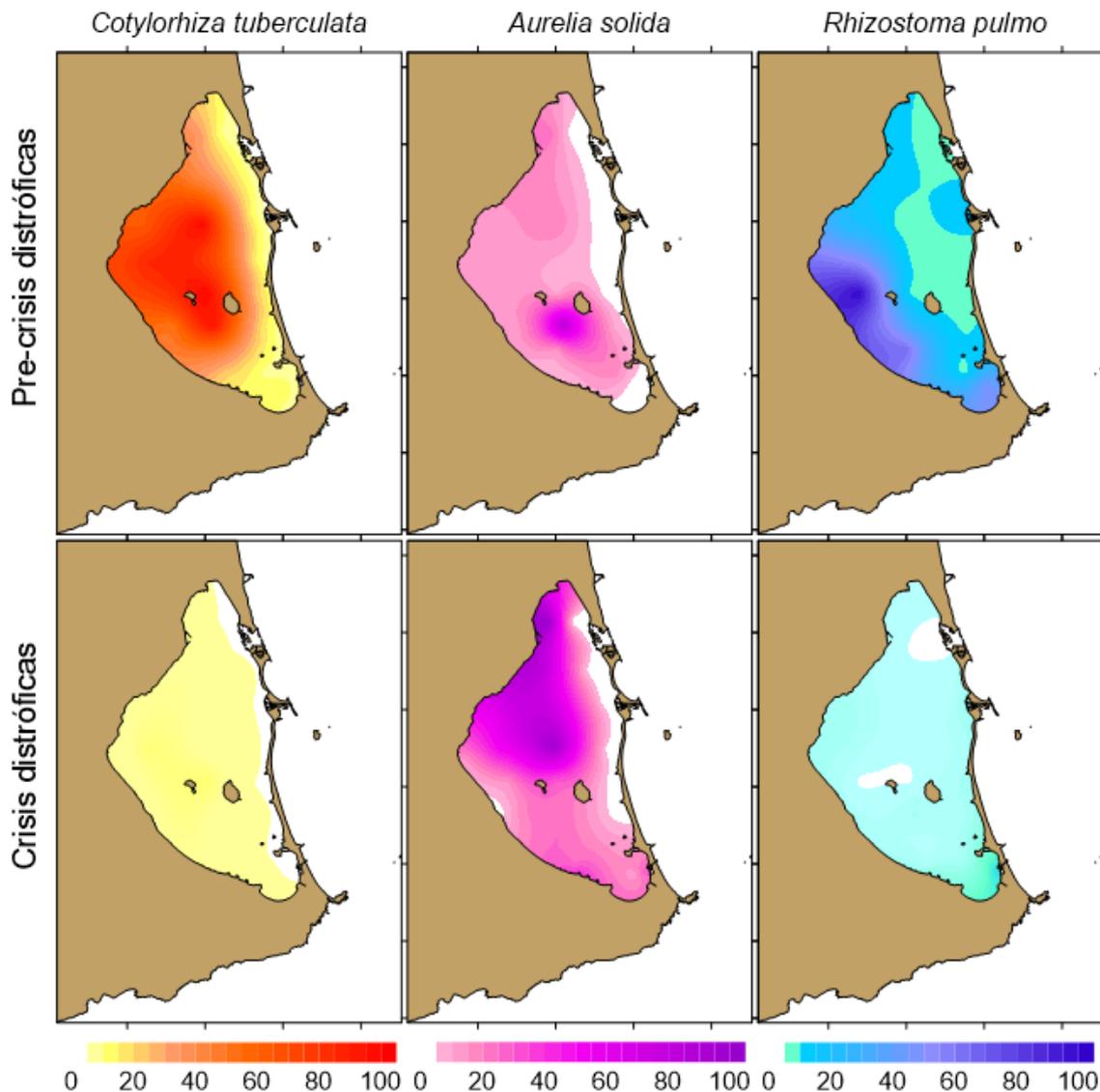


Figura 6.4. Mapas de distribución horizontal de *Cotylorhiza tuberculata*, *Aurelia solida* y *Rhizostoma pulmo* durante los periodos precrisis y de crisis distróficas. Las abundancias se encuentran estandarizadas en una escala de 0-100 % de la máxima abundancia registrada.

El indicador de proliferación desarrollado en este capítulo integra la información de la abundancia con los patrones temporales y espaciales. En él se observa que el patrón de proliferación también difiere entre las tres especies de escifozoos. Las proliferaciones de alta intensidad de *C. tuberculata* y *R. pulmo* se concentran durante el periodo precrisis. Desde que comienza el periodo de crisis distróficas frecuentes, únicamente se ha registrado una proliferación masiva de alta intensidad de *C. tuberculata* en el verano de 2018, mientras que las proliferaciones de *R. pulmo* registradas han sido de baja intensidad. Por el contrario, los blooms de *A. solida* han aumentado en frecuencia e intensidad desde el comienzo del tercer periodo de anomalía térmica y el periodo de crisis distróficas (Figura 6.5). Los primeros dos años del tercer periodo de anomalía térmica, 2011 y 2012, son años clave para entender este cambio de patrón, siendo los únicos años donde se tiene registro de proliferaciones de alta intensidad para las tres especies de escifozoos.

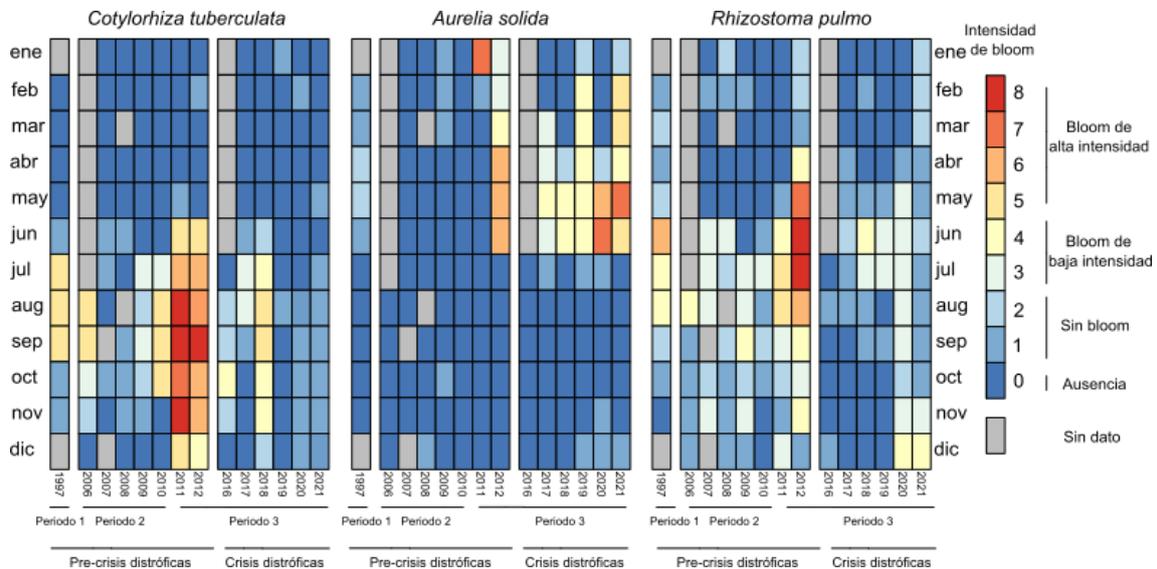


Figura 6.5. Indicador de proliferación para las especies de escifozoos de la laguna del Mar Menor. 0: Ausencia de escifozoos, 1-2: Sin bloom, 3-4: proliferación de baja intensidad, 5-8: proliferación de alta intensidad.

6.3.3 Fenología de los escifozoos y variabilidad entre periodos

En este apartado se presenta el SST y el tamaño promedio de los ejemplares de la población los días de la primera observación (>0 % del acumulado anual de BI), comienzo de la población (≥15 % del acumulado anual de BI), pico de la población (≥50 % del acumulado anual de BI), final de la población (≥85 % del acumulado anual de BI) y última observación (100 % del acumulado anual de BI) de cada una de las especies. También se presenta la asociación térmica de cada una de las etapas del ciclo de vida de las diferentes especies en el periodo 1997-2021 (Tabla 6.1) y la comparación de esta asociación entre los diferentes periodos para cada especie

y fase del ciclo vital (Tabla 6.2). La asociación térmica de cada especie y clase de talla dentro de cada periodo se proporciona como material suplementario (Tabla Suplementaria 6.1).

De acuerdo con los principales descriptores de las poblaciones de escifozoos, la primera observación de *C. tuberculata* (>0 % del acumulado anual de BI) ocurre con una temperatura entre 26.5 y 29.5 °C y un tamaño promedio de campana de 5 a 12.8 cm. El comienzo de la población (≥ 15 % del acumulado anual de BI) se registra con temperaturas entre 27.2 y 29.3 °C con tallas entre 6.8 y 15 cm. El pico de la población (≥ 50 % del acumulado anual de BI) tiene lugar con posterioridad a una reducción en la temperatura (25.3–28.2 °C) y un crecimiento del tamaño (9.9 – 20.8 cm). El final de la población (≥ 85 % del acumulado anual de BI) se registró entre 16.4 y 25.0 °C y tamaños de 13.1 a 24.9 cm. La última observación de ejemplares de *C. tuberculata* (100 % del acumulado anual de BI), dependiendo de la longevidad de los adultos y las transiciones tardías de éfira a medusa, tiene lugar en tallas de 5 a 25 cm y con temperaturas entre 12.6 y 20.5 °C (Figura 6.6ab).

En el caso de *A. solida*, los gráficos de cajas y bigotes se han construido dejando fuera las poblaciones del periodo 2 y del año 2011 dado que presentaron un comportamiento significativamente diferente (Tabla 6.2). La primera observación de esta especie se registra con temperaturas entre 12.5 y 17.5 °C y con un tamaño promedio de los ejemplares entre 2.5 y 9.3 cm. El comienzo de la proliferación tiene lugar con temperaturas entre 14.0 y 20.7 °C y tallas entre 3.1 y 9.7 cm. El pico de la población se alcanza con temperaturas de 17.9 a 23.6 °C y tamaños promedio de 11 a 14.5 cm. El declive de la población coincide con una reducción del tamaño y un incremento de la SST durante el verano. Es decir, el final de la proliferación y la última observación de un ejemplar ocurren con tamaños en el intervalo de 7.4 – 12.8 cm y 3.0 a 10.5 cm respectivamente y temperaturas en el intervalo de 23.4 – 26.1 °C (final) y 27.0 – 29.3 °C (última) (Figura 6.6c, d).

La primera aparición de *R. pulmo* se registra entre 18.8 y 25.7 °C y tamaños entre 5 y 14.8 cm. La proliferación comienza con una SST de 22.3 a 27.9 °C y tallas promedio de 13.87 a 22.78 cm. El pico de la proliferación, cuando la población presenta un tamaño de 15.3 a 22.5 cm, ocurre con una SST de 25.7 a 29.0 °C. El final de la proliferación tiene lugar entre 13.4 y 28.1 °C con tallas comprendidas entre 13.7 y 25.8 cm. La última observación se registra con una SST entre 11.6 y 26.2 °C, y tamaños en el intervalo de 15 a 34.2 cm (Figura 6.6e, f).

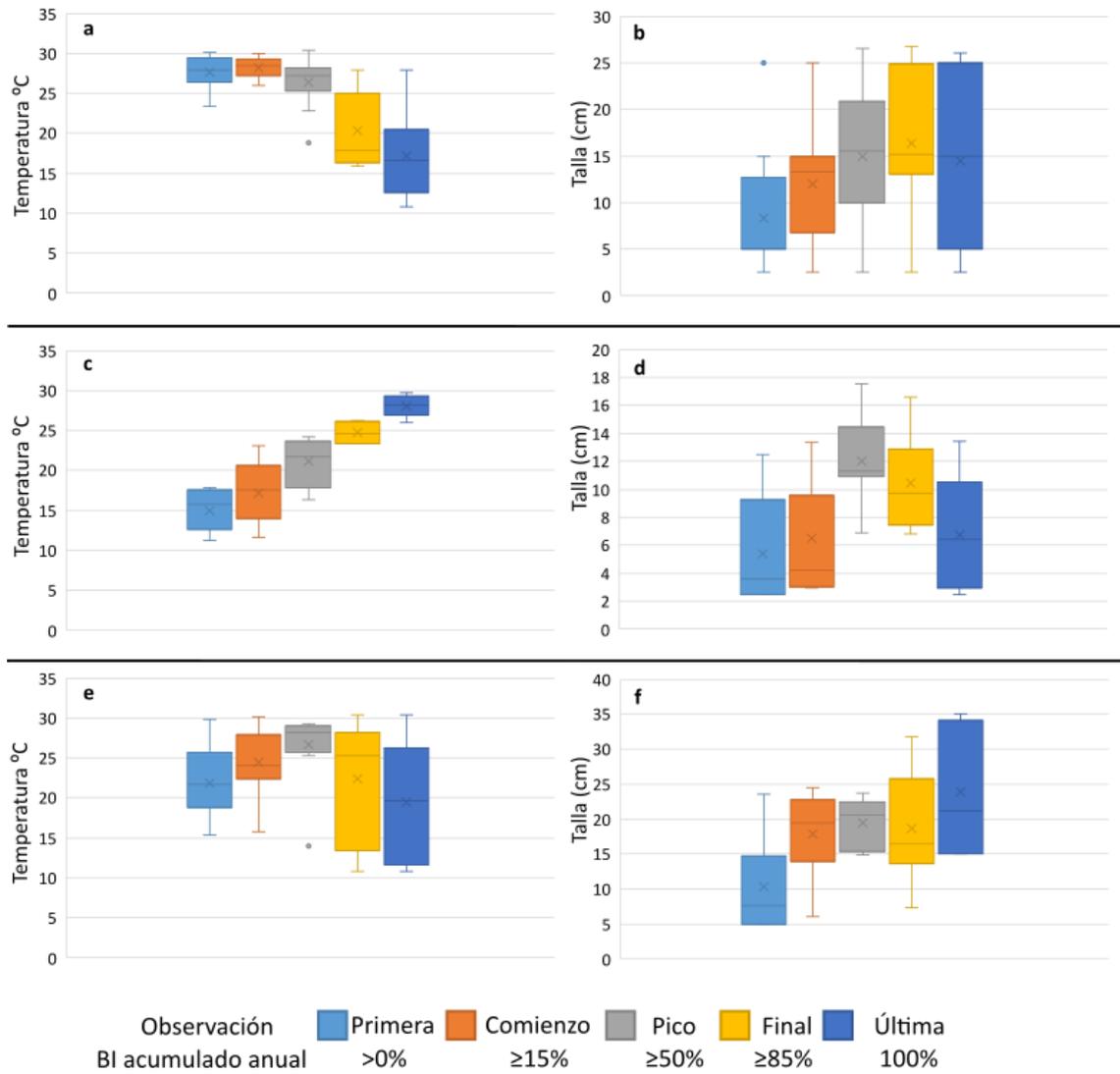


Figura 6.6. Diagrama de cajas y bigotes de SST (a, c, e) y diámetro promedio de la umbrela de los ejemplares (b, d, f) durante el desarrollo de las poblaciones (primera observación, comienzo, pico y final de la proliferación, última observación de ejemplares) de *Cotylorhiza tuberculata* (a, b), *Aurelia solida* (c, d) y *Rhizostoma pulmo* (e, f) a lo largo de todo el periodo de estudio (1997–2021). Las poblaciones de *A. solida* de los años 2006 a 2011 se han excluido debido a la ausencia de la fase medusa o a la mortalidad masiva en la clase de tamaño 0-5cm.

Las tres especies de escifozoos poseen una gran plasticidad y son detectadas en un amplio rango de temperaturas, tanto en la fase éfira como en todas las clases de talla de la fase medusa. Sin embargo, y a pesar de esta plasticidad, la presencia no es homogénea a lo largo de todo el rango térmico y se pueden detectar asociaciones a determinados intervalos. La fase éfira de *C. tuberculata* se asocia con el intervalo de 27 a 29 °C y la fase medusa con el intervalo 25 a 30 °C (Tabla 6.1), sin presentar modificaciones significativas entre los diferentes periodos (Tabla 6.2). Las éfiras de *A. solida* se asocian con una SST en el rango de los 10 a los 17 °C, pero no aparece ninguna asociación de la fase medusa (Tabla 6.1). La fase medusa de esta especie sí

presenta, por el contrario, un comportamiento significativamente diferenciado durante el segundo periodo de anomalía térmica (Tabla 6.2). En ese periodo, las éfiras no estaban particularmente asociadas con ningún rango térmico (Tabla Suplementaria 6.1), pero el patrón de estrobilación no difiere de los otros periodos (Tabla 6.2). Por el contrario, la transición de éfira a medusa y el desarrollo de esta última fase no tienen lugar durante este periodo; es decir, la estrobilación no dio lugar a la aparición de medusas, y cuando se produjo esta transición éfira-medusa, las medusas fueron incapaces de desarrollarse (Figura 6.3; Tabla Suplementaria 6.1). Además, para la fase éfira de *A. solida*, hay que resaltar que su aparición se ha registrado mayoritariamente después del descenso térmico otoñal (Figuras 6.3 y 6.5), pero que un importante evento de estrobilación tuvo lugar en abril de 2020 con el incremento primaveral de temperaturas, modificando ligeramente el patrón de estrobilación durante el periodo de crisis distróficas (Tabla Suplementaria 6.1). En el caso de *R. pulmo*, únicamente la fase medusa mostró una asociación con SST entre los 23 y los 29 °C (Tabla 6.1). Las comparaciones entre periodos no detectaron cambios significativos durante la fase medusa, pero la fase éfira se comportó de forma significativamente diferente durante el periodo de crisis distróficas, asociándose durante ese periodo con la temperatura de 12 a 20 °C (Tabla 6.2; Tabla Suplementaria 6.1).

Tabla 6.1. Presencia y asociación a un rango térmico de cada especie y etapa del ciclo vital con el p-valor de la asociación en el periodo de estudio (1997-2021). La columna de medusa aúna los datos de las cuatro clases de talla para cada especie. Los números en negrita indican una asociación significativa con el rango térmico indicado.

	Éfira	Medusa
<i>Cotylorhiza tuberculata</i>		
Rango de presencia (°C)	9.7-30.1	10.3-31.5
Asociación térmica (°C)	27-29	25-30
p-valor	0.018	0.004
<i>Aurelia solida</i>		
Rango de presencia (°C)	9.2-29.0	9.5-29.5
Asociación térmica (°C)	10-17	
p-valor	0.004	0.167
<i>Rhizostoma pulmo</i>		
Rango de presencia (°C)	9.3-29.6	9.5-31
Asociación térmica (°C)		23-29
p-valor	0.175	0.005

Tabla 6.2. Comparación de la asociación térmica entre periodos para las fases éfira (debajo de la diagonal) y medusa (sobre la diagonal) de cada una de las especies de escifozoos objeto de estudio.

<i>Cotylorhiza tuberculata</i>						
Medusa	Completo	Periodo 1	Periodo 2	Periodo 3	Precrisis	Crisis
Éfira						
Periodo completo		0.233	0.4	0.534	0.598	0.35
Periodo 1	0.125		0.24	0.194	0.265	0.142
Periodo 2	0.057	0.037		0.4	0.48	0.352
Periodo 3	0.379	0.092	0.056		0.5	0.428
Precrisis	0.782	0.124	0.048	0.366		0.296
Crisis	0.086	0.087	0.279	0.057	0.093	
<i>Aurelia solida</i>						
Medusa	Completo	Periodo 1	Periodo 2	Periodo 3	Precrisis	Crisis
Éfira						
Periodo completo		0.058	0	0.705	0.198	0.405
Periodo 1	0.315		0	0.061	0.107	0.072
Periodo 2	0.265	0.153		0.002	0.016	0.002
Periodo 3	0.355	0.313	0.142		0.194	0.44
Precrisis	0.642	0.326	0.25	0.42		0.098
Crisis	0.069	0.052	0.189	0.082	0.048	
<i>Rhizostoma pulmo</i>						
Medusa	Completo	Periodo 1	Periodo 2	Periodo 3	Precrisis	Crisis
Éfira						
Periodo completo		0.186	0.304	0.422	0.67	0.171
Periodo 1	0.098		0.321	0.092	0.266	0.153
Periodo 2	0.232	0.029		0.251	0.308	0.244
Periodo 3	0.353	0.133	0.245		0.362	0.274
Precrisis	0.667	0.154	0.228	0.312		0.13
Crisis	0.002	0	0.064	0.035	0.002	

6.3.4 Proliferaciones de medusas y clorofila *a*

Desde el comienzo del periodo de monitorización se ha registrado una tendencia descendente en el porcentaje de muestras cuyas concentraciones de clorofila *a* eran inferiores a 2 µg/l. El porcentaje de muestras con una concentración de clorofila *a* inferior a 2 µg/l excedía el 85 % tanto en el primer periodo de anomalía térmica como en el periodo precrisis distróficas (Capítulo 5). Sin embargo, desde el comienzo del periodo de crisis distróficas, solo un 45.93 % de los datos se encuentran en el intervalo de 0 a 2 µg/l de clorofila *a*. Cuando se contrastan estos datos frente a los de escifozoos se comprueba como no se produce una reducción

análoga para la fase medusa en ninguna de las especies. El CFD ponderado por la abundancia de la fase medusa alcanza un valor de 89 % en los dos primeros pasos de su construcción (intervalo de 0 a 2 $\mu\text{g/l}$ de clorofila *a*), en todas las especies, durante el periodo de crisis distróficas frecuentes. En el caso de la fase éfira sí se produce una reducción similar en el CFD de clorofila sin ponderar y ponderado para *A. solida* y *R. pulmo* (Tabla 6.3).

Tabla 6.3. Porcentaje de datos cuya concentración de clorofila *a* es inferior a 2 $\mu\text{g/l}$, $f(2)$ en la Ecuación 6.2, (columna de clorofila *a*), y distribución de frecuencia acumulada (CFD) ponderada por la abundancia de escifozoos, tanto en fase medusa como éfira, para el citado intervalo, $g(2)$ en la Ecuación 6.4.

Porcentaje de datos con una concentración de clorofila <i>a</i> de 0-2 $\mu\text{g/l}$							
	Clorofila <i>a</i>	<i>Cotylorhiza tuberculata</i>		<i>Aurelia solida</i>		<i>Rhizostoma pulmo</i>	
		Medusa	Éfira	Medusa	Éfira	Medusa	Éfira
Completo	69.51	97.35	98.41	96.19	97.93	98.40	95.25
Periodo 1	99.16	99.83	100	100	100	99.57	100
Periodo 2	80.33	99.77	98.98	92.71	99.67	99.28	93.87
Periodo 3	56.91	96.06	97.41	94.57	90.12	99.39	93.86
Precrisis	85.31	98.53	98.97	99.83	99.84	96.39	97.37
Crisis	45.93	91.79	84.56	90.77	51.13	89.93	68.29

El análisis de asociación por el método CFD y *bootstrap* indica que el rango de concentración de clorofila *a* más probable para la aparición de la fase medusa en todas las especies es de 0-2 $\mu\text{g/l}$, pero esta asociación no es significativa en ningún caso (Figura 6.7). No obstante, se debe tener en cuenta que existe una tendencia hacia una asociación significativa con este intervalo tanto en la fase medusa de las tres especies de escifozoos analizadas como en la fase éfira de *C. tuberculata*. Esta tendencia se observa en la reducción del p-valor para la asociación con el intervalo de 0 a 2 $\mu\text{g/l}$ en el cambio de periodo ecológico. En el caso de *C. tuberculata*, entre el periodo precrisis distróficas y el periodo con crisis frecuentes, la reducción del p-valor es de 0.348 en la fase medusa y de 0.370 en la fase éfira, mientras que las fases medusa de *A. solida* y *R. pulmo* experimentan una reducción del p-valor para la asociación de 0.262 y 0.245 respectivamente (Figura 6.7).

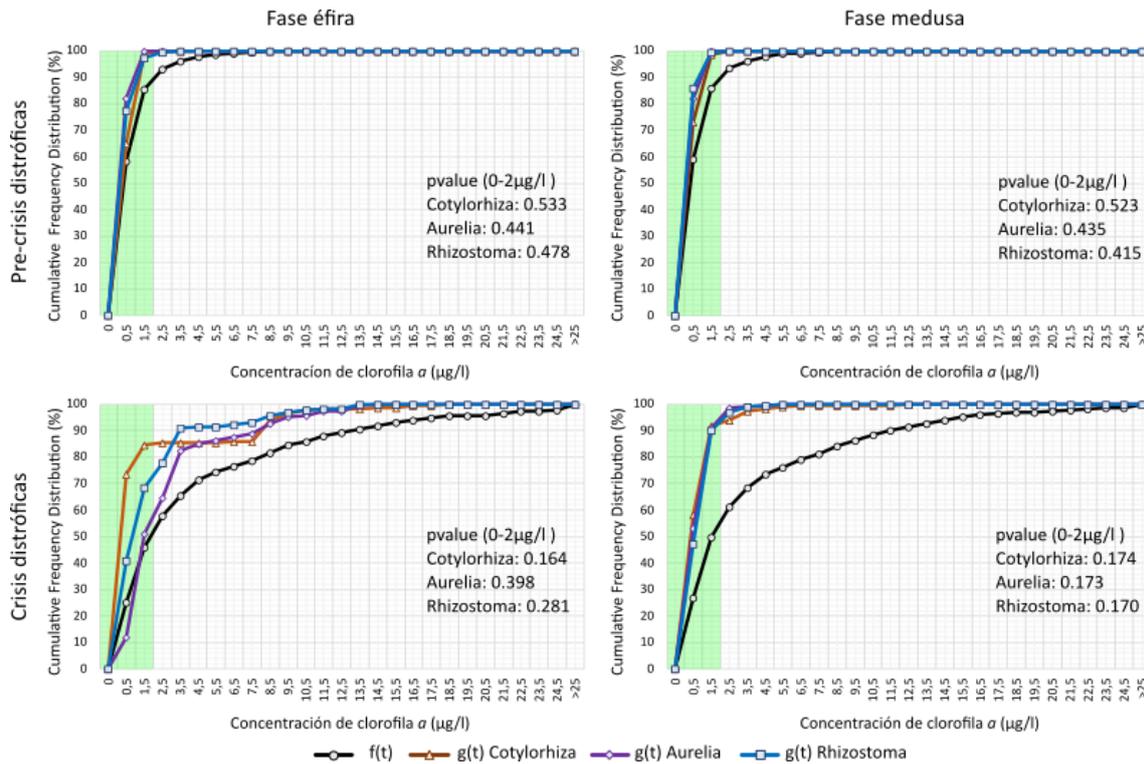


Figura 6.7. Distribución de frecuencias acumuladas para la asociación entre la concentración de clorofila α ($f(t)$) y las tres especies de escifozoos estudiadas ($g(t)$); fases éfira y medusa), en los dos periodos ecológicos diferenciados. El área sombreada en verde indica el intervalo más probable para la asociación entre las especies y la clorofila α . El p-valor indica la probabilidad de asociación significativa entre los escifozoos y el intervalo de 0 a 2 $\mu\text{g/l}$ de clorofila α .

6.3.5 Ciclo de vida

Se han reconstruido los ciclos de vida de cada una de las especies de escifozoos estudiadas en la laguna costera del Mar Menor, resaltando las adiciones realizadas en este capítulo y combinando todos los datos anteriormente expuestos (Figura 6.8). Con este propósito, se ha considerado que el momento de detección de las éfiras en la columna de agua es indicativo de un evento de estrobilación próximo en el tiempo.

Las éfiras de *C. tuberculata* aparecen en el Mar Menor después de un evento de estrobilación importante a final de primavera y durante el verano, cuando se alcanza una SST entre 24 y 29 °C. Esta estrobilación puede, eventualmente, prolongarse hasta otoño o principio de invierno (Figura 6.4; Tabla 6.1). Sin embargo, cuando la estrobilación ocurre en otoño-invierno no da lugar a la aparición de la fase medusa debido a la existencia de un umbral para la transición éfira-medusa, ocurriendo esta entre los 25 y los 29 °C y viéndose impedida en la estrobilación tardía por el descenso de las temperaturas (Figuras 6.5a y 6.6a; Tabla 6.1). Durante el pico de temperatura veraniego, los ejemplares en fase medusa experimentan un crecimiento continuo

que desemboca en la liberación de las plánulas y la mortalidad masiva de la fase medusa al finalizar el otoño (Figuras 6.5a y 6.6a)

La estrobilación, en los pólipos de *A. solida*, tiene lugar desde los 10 hasta los 19.5 °C. Esta estrobilación se desencadena por el descenso térmico que ocurre entre noviembre y diciembre, pero se ha detectado una excepción a este proceso en el año 2020. Ese año, la estrobilación comenzó en los meses mencionados, pero no alcanzó su pico hasta el ascenso térmico primaveral de abril (Figuras 6.3 y 6.4). También se han registrado otras estrobilaciones de menor intensidad a los 22.5 °C y entre 26.5 y 28.5 °C, pero en esas ocasiones no se produce una transición de la fase éfira a la fase medusa. Se ha detectado un umbral para esta transición que impide que ocurra cuando la temperatura supera los 19.5 °C (Figura 6.6b; Tabla Suplementaria 2). También se debe resaltar que, aunque no existen diferencias significativas entre periodos en el desencadenamiento del proceso de estrobilación, las mortandades masivas de éfiras o de juveniles de medusa de talla 0 a 5 cm pueden impedir el desarrollo habitual de la población (Figuras 6.4 y 6.5b; Tabla 6.2; Tabla Suplementaria 6.1). La fase medusa crece desde su aparición en invierno, a lo largo de primavera, hasta que la SST alcanza los 21.7 °C. Superada esa temperatura, las plánulas son liberadas y la fase medusa experimenta una reducción en la talla y una mortandad masiva entre los 24.5 y los 29 °C.

En el caso de *R. pulmo*, la estrobilación tiene lugar durante todo el año, pero la transición de éfira a medusa solo se produce cuando la SST supera 21 °C (Figura 6.5c; Tabla 6.1). La fase medusa crece durante el final de la primavera y el verano. Tras concluir esa estación, la mayoría de los ejemplares desaparecen de la columna de agua, pero algunos individuos sobreviven al invierno, pudiendo encontrarse ejemplares adultos durante todo el año.

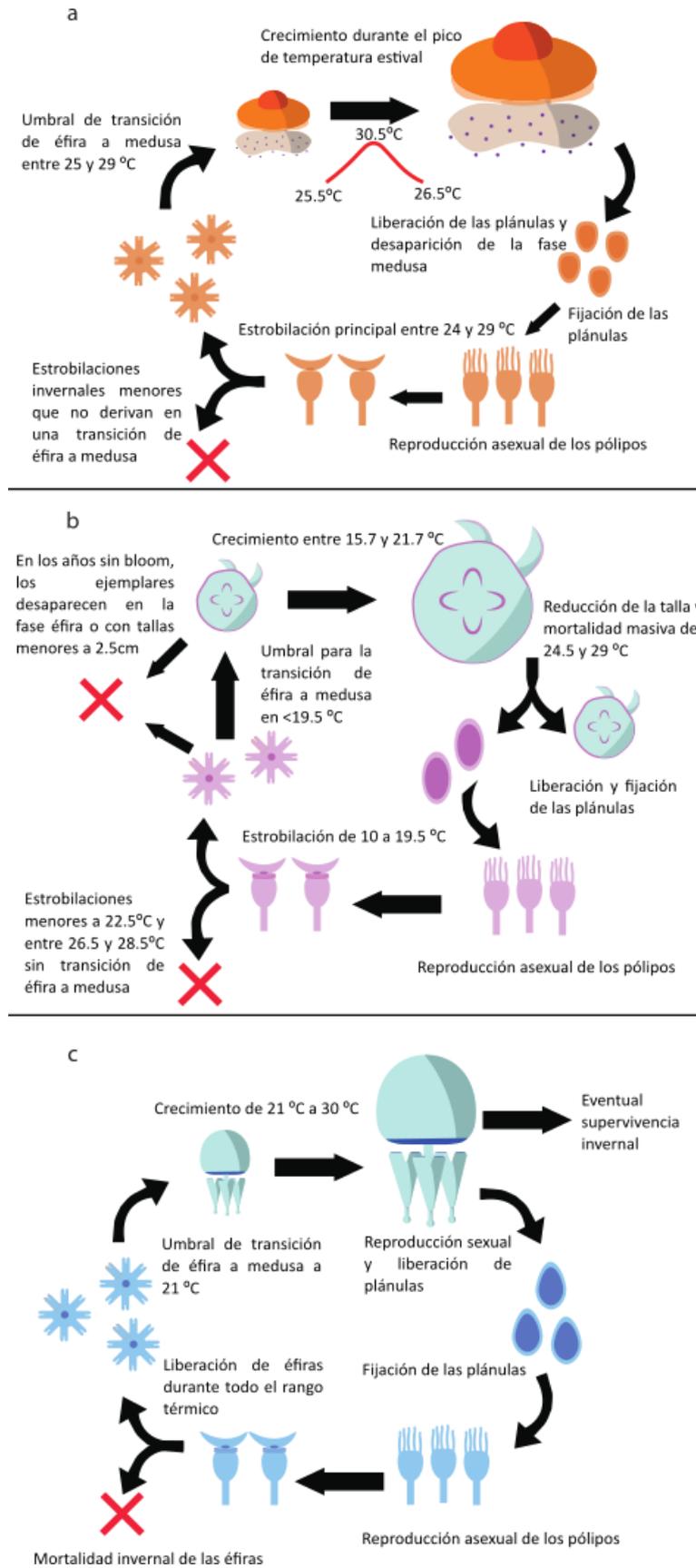


Figura 6.8. Ciclo de vida de a) *Cotylorhiza tuberculata*, b) *Aurelia solida* y c) *Rhizostoma pulmo* en la laguna costera del Mar Menor.

6.4 Discusión

6.4.1 Dinámica espaciotemporal de los escifozoos y variabilidad de las proliferaciones

El zooplancton gelatinoso del Mar Menor está compuesto por diez especies diferentes, pero la mayoría de ellas no completa su ciclo de vida en el ecosistema y se encuentran clasificados como *marine stragglers* o visitantes marinos frecuentes *sensu* Pérez-Ruzafa *et al.* (2019b) (Capítulo 7; Fernández-Alías *et al.*, 2022). De este listado, tres especies de escifozoos, *C. tuberculata*, *A. solida* y *R. pulmo*, han cerrado su ciclo de vida en el Mar Menor y muestran una segregación espacial y temporal en sus proliferaciones (Capítulo 5; Fernández-Alías *et al.*, 2020). La estacionalidad de estas especies se estudió por primera vez para los años 1996 y 1997 (Capítulo 5; Pérez-Ruzafa, 1996, 1997; Fernández-Alías *et al.*, 2020) y, a pesar de la existencia de años en los que alguna de las especies no prolifera y de la gran variabilidad interanual en sus abundancias (Figura 6.3), el patrón estacional se ha mantenido a lo largo de todo el periodo de monitorización del Mar Menor (Figura 6.5). Estas irregularidades, incluyendo las diferencias de abundancia y los años sin avistamientos de alguna de las especies, son comunes en los sistemas de monitorización de zooplancton gelatinoso de larga duración, pero en ellos, igual que ocurre con el seguimiento realizado en este capítulo, la estacionalidad, en los años de proliferación, se mantiene de un año a otro (van Walraven *et al.*, 2015; Stone *et al.*, 2019; Pestorić *et al.*, 2021).

La abundancia y la intensidad de las proliferaciones de *C. tuberculata* y de *R. pulmo* en el Mar Menor se incrementó desde la década de 1990 hasta el año 2012 (Figuras 6.3 y 6.5), sufriendo una reducción progresiva desde que comenzaron a desencadenarse crisis distróficas en el Mar Menor (Capítulo 7; Fernández-Alías *et al.*, 2022). Las proliferaciones más importantes tuvieron lugar en los años 2011 y 2012, fechas en las que *C. tuberculata* tuvo un máximo poblacional de 146.10 ind/100 m³ (septiembre 2011; Figura 6.3) y en las que *R. pulmo* alcanzó 3.41 ind/100 m³ (julio 2012; Figura 6.3). Trasladando las densidades poblacionales a número de individuos para el conjunto de la laguna, se puede estimar que, en los momentos de máxima abundancia, la población de *C. tuberculata* estuvo compuesta por 875 millones de ejemplares, y la de *R. pulmo* por 20 millones de individuos. Comparando estos datos con los del estado de referencia de 1997 (Capítulo 5), el incremento poblacional de ambas especies en esos años fue, aproximadamente, de un 3000 %. El incremento demográfico en las poblaciones de medusas durante este periodo tuvo una interferencia con los sectores pesquero y turístico, forzando a las autoridades locales a instalar redes de protección de las zonas de baño y a la implementación de un programa de retirada masiva de ejemplares. Sin embargo, la fertilidad y

densidad de organismos era tal que se demostró la ineficiencia del sistema de captura y retirada de ejemplares (Pérez-Ruzafa, 1997; Pérez.Ruzafa *et al.*, 2002), suspendiéndose esta actividad en el año 2014.

Tras alcanzar los máximos de los años 2011 y 2012 las dos especies experimentaron una reducción en su abundancia: en el caso de *C. tuberculata*, se ha observado una reducción de la abundancia del 89.25 % con posterioridad a 2011, acentuándose hasta una reducción del 99.95 % después de 2019, mientras que la reducción poblacional de *R. pulmo* fue de un 96.06 % con posterioridad a 2012 (Figuras 6.3 y 6.5). No se ha analizado en detalle el papel que pudo jugar la retirada de ejemplares en el colapso de las poblaciones, pero es sorprendente que, durante el periodo en que esta retirada sistemática estuvo presente, las poblaciones incrementaran drásticamente su abundancia y que el colapso tuviera lugar de forma casi coincidente con la cancelación del programa.

El caso de *A. solida* es diferente a los expuestos para las otras dos especies de escifozoos: entre 2006 y 2011, mientras que las proliferaciones de *C. tuberculata* y *R. pulmo* experimentaron un incremento, los ejemplares de *A. solida* no consiguieron superar la fase éfira o sufrieron una mortandad completa en la clase de talla de 0 a 5 cm (Figuras 6.3 y 6.5). No obstante, se puede hipotetizar que el desempeño de la fase pólipo fue considerablemente superior durante ese periodo debido a que las densidades de éfiras superan ampliamente a las del estado de referencia y a que, aunque no consiguieran superar la primera clase de talla, el pico poblacional de 2012 es 21.43 veces más elevado que el de 1997 (Capítulo 5; Figuras 6.3 y 6.5). Esta tendencia al alza, al contrario de lo que ocurrió con *C. tuberculata* y *R. pulmo*, se vio continuada durante el periodo de crisis distróficas frecuentes hasta registrar un incremento, comparando las densidades de 1997 y 2020-2021, superior al 5000 % (25.21 ind/100 m³ y alrededor de 150 millones de individuos en el pico de 2020) (Capítulo 5; Figura 6.3).

El dragado y ensanche del canal de El Estacio durante la década de 1970 incrementó el intercambio de agua entre el Mar Menor y el mar Mediterráneo y suavizó las condiciones más extremas de salinidad y temperatura en el interior de la laguna (Tabla 2.1). El nuevo régimen ambiental reunía las condiciones para la colonización del Mar Menor por parte tanto de *R. pulmo* como de *C. tuberculata* (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2005ab, 2012). A esto se debe añadir que dentro del canal, el punto de mayor intercambio entre ambas masas de agua (García-Oliva *et al.*, 2018), se llevó a cabo la construcción de un puerto comercial (Figura 2.4) que incrementó la disponibilidad de sustrato sólido para la fijación de los pólipos y que esto seguramente jugó un papel importante en el proceso de colonización. De hecho, las primeras detecciones de *R.*

pulmo y *C. tuberculata* tuvieron lugar en los años 1979 y 1980, respectivamente, aunque a fecha de 1989 todavía eran consideradas visitantes marinos ocasionales. Esta clasificación se cambió a «población lagunar» con posterioridad a la primera proliferación masiva de ambas especies en el año 1993 (Pérez-Ruzafa, 1996, 1997). En el año 1997, considerado en esta tesis como el estado de referencia (Capítulo 5), las tres especies presentaban una segregación espacial en la que *R. pulmo* residía fundamentalmente en las costas interna y sur, con *C. tuberculata* ocupando las zonas central y externa y *A. solida* restringida a la zona central de la laguna (Capítulo 5, Figura Suplementaria 6.3; Fernández-Alías *et al.*, 2020). Durante el desarrollo del periodo anterior a las crisis distróficas tanto *R. pulmo* como *A. solida* mantuvieron una distribución similar, mientras que *C. tuberculata* desplazó el núcleo de su población hacia las zonas central e interna (Figura 6.4). La llegada de las crisis distróficas y los cambios demográficos en las poblaciones de escifozoos se tradujo en una reducción de la zona ocupada por *R. pulmo*, un incremento de la dominancia de *A. solida* y, sorprendentemente, una ausencia de cambio en el patrón de distribución espacial de *C. tuberculata*, cuya población se había reducido drásticamente (Figuras 6.3, 6.4 y 6.5).

6.4.2 Ciclo de vida

Cotylorhiza tuberculata

La medusa huevo frito, *Cotylorhiza tuberculata*, es una de las especies prolíficas más comunes del mar Mediterráneo (Enrique-Navarro *et al.*, 2021) y cuenta con poblaciones estables en ecosistemas semiconfinados como la bahía de Vlyho en Grecia (Kikinger, 1992) o la laguna costera del Mar Menor (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002; Fernández-Alías *et al.*, 2020). La estacionalidad y el comportamiento de la especie en ambos ecosistemas tiene muchas similitudes: la fase medusa aparece entre junio y julio y los ejemplares mantienen un crecimiento continuado durante los meses de verano y otoño para alcanzar un tamaño de hasta 42.1 cm en menos de 6 meses (Figuras 6.6 y 6.8; Capítulo 5; Kikinger, 1992; Fernández-Alías *et al.*, 2020). Los ejemplares adultos liberan las plánulas a la columna de agua desde final de verano y mantienen esta liberación de forma continuada durante el otoño, situándose la temperatura óptima para la fijación de las plánulas entre los 23 y los 25 °C (Kikinger, 1992; Astorga *et al.*, 2012; Franco, 2016).

Tras la fijación de las plánulas y el desarrollo de los pólipos, estos incorporan las zooxantelas simbiotas (Astorga *et al.*, 2012), colonizan el sustrato disponible por reproducción asexual y se preparan para un proceso de estrobilación que será disparado por el incremento térmico primaveral (Kikinger, 1992; Prieto *et al.*, 2010; Fernández-Alías *et al.*, 2020). La supervivencia

invernal de los pólipos podría ser uno de los puntos clave para el desarrollo de las proliferaciones masivas de esta especie ya que, en los experimentos de laboratorio de Prieto *et al.* (2010), se ha observado una gran mortandad de esta fase del ciclo de vida cuando la temperatura es inferior a los 9 °C. En el Mar Menor, las temperaturas más críticas (SST entre 9 y 10 °C) se alcanzan anualmente durante menos de 15 días al año (Figura 6.2) y, de acuerdo con su tasa de supervivencia (Prieto *et al.*, 2010), los pólipos deberían mantener una densidad suficiente como para no comprometer la viabilidad de la floración estival.

Durante el invierno se han encontrado, eventualmente, éfiras de *C. tuberculata*, pero estas no han derivado en la aparición de la fase medusa (Figuras 6.3 y 6.8) dado que su desarrollo se inhibe cuando la temperatura del agua desciende por debajo de los 20 °C (Astorga *et al.*, 2012). El evento principal de estrobilación tiene lugar cuando, cumpliéndose las condiciones de incorporación de zooxantelas por parte de los pólipos y siendo la comida abundante (Kikinger, 1992; Prieto *et al.*, 2010), se registra un incremento de temperatura de 17 a 24 °C aproximadamente. En ese momento, las éfiras comienzan a liberarse de los pólipos y se encuentran presentes en la columna de agua hasta que la SST alcanza los 29 °C (Tabla 6.1; Figura 6.6; Kikinger, 1992; Prieto *et al.*, 2010; Fernández-Alías *et al.*, 2020).

El tiempo promedio de transición, desde que se libera la fase éfira hasta que esta alcanza la fase medusa, registrado a lo largo del sistema de monitorización del Mar Menor es de 68.36 ± 9.83 días (media \pm error estándar), con un mínimo de 26 días y un máximo de 139 (Figura 6.3), manteniendo una coherencia con los datos de referencia del Mar Menor (Tabla 5.2) y con los de la bahía de Vlyho (Kikinger, 1992). Bajo condiciones de laboratorio, se ha conseguido obtener la fase medusa incluso en periodos inferiores a los 26 días cuando la temperatura es elevada (Astorga *et al.*, 2012) y esto podría explicar una ausencia de detecciones de la fase éfira o que la abundancia de éfiras sea menor que la de ejemplares en fase medusa en los años 2012, 2017, 2018, 2020 y 2021 (Figura 6.3). En los años en los que la densidad de éfiras era superior a la de ejemplares en fase medusa, y asociando esta reducción de abundancia a una mortalidad del estado larvario, se puede estimar que la mortalidad oscila entre un máximo del 100 % en las estrobilaciones invernales hasta un mínimo del 3.73 % (año 2011), con un promedio de 69.63 ± 14.16 %. Finalmente, y de acuerdo con los experimentos de Astorga *et al.* (2012), se ha detectado un umbral que impide la transición desde la fase éfira a la fase medusa en temperaturas inferiores a los 25 °C (Tabla 6.1; Figura 6.6).

Aurelia solida

La medusa luna, identificada en el Capítulo 4 de esta tesis como *Aurelia solida*, se encuentra presente en el Mar Menor en su fase medusa desde invierno hasta verano, pudiendo comenzar la temporada entre diciembre y marzo y desapareciendo, de forma general, al finalizar junio (Figuras 6.3 y 6.5). Esta estacionalidad coincide con la detectada para esta especie en la laguna de Bizerta en Túnez (Gueroun *et al.*, 2020). Desde el momento de su aparición, normalmente con una temperatura alrededor de los 15.7 °C, y hasta final de abril o comienzo del mes de mayo (SST de 21.7 °C) se registra un crecimiento de los ejemplares en fase medusa (Figuras 6.6 y 6.8) para, posteriormente, reducirse el tamaño promedio de la campana siguiendo un patrón similar al de la laguna de Bizerta (Gueroun *et al.*, 2020). Durante este periodo de crecimiento, *A. solida* depreda sobre una amplia variedad de grupos zooplanctónicos (Gueroun *et al.*, 2020) y diatomeas (Figura Suplementaria 6.4) en preparación para la reproducción sexual y la liberación de las plánulas. En el muestreo de zooplancton que se realizó desde junio de 2020 hasta septiembre de 2021, detallado en el capítulo 7 de esta tesis doctoral, se encontraron plánulas de *A. solida* entre los meses de marzo y junio, momento en el que los ejemplares acababan de alcanzar su máximo tamaño promedio y comenzaban a reducirse los diámetros de sus umbrelas. Esta reducción, que se observó también en el análisis del año de referencia, 1997 (Capítulo 5; Fernández-Alías *et al.*, 2020), se ha mantenido de forma consistente durante los años en que la especie ha estado presente en el Mar Menor (Figura 6.6), se ha observado en otras localizaciones geográficas (Gueroun *et al.*, 2020) y en diversas especies del género *Aurelia* (Möller, 1980; Toyokawa, 2000; Bonnet *et al.*, 2012). Se han propuesto varias explicaciones para esta regresión en el tamaño de los ejemplares, incluyendo una inanición provocada por la extrusión de filamentos gástricos durante la liberación de las plánulas (Spangenberg, 1965), determinismo genético o parasitismo (Möller, 1980).

Los pólipos de *A. solida*, y de forma general en todas las especies del género *Aurelia*, tienen una gran plasticidad termohalina en términos de supervivencia y mantenimiento de la reproducción asexual (Schäfer *et al.*, 2021), pero, por el contrario, el proceso de estrobilación presenta una fuerte regulación térmica. En experimentos de laboratorio se ha comprobado que, en ausencia de fluctuaciones térmicas, la liberación de éfiras por parte de los pólipos de *A. solida* es prácticamente inexistente y que, cuando esto ocurre, las éfiras liberadas presentan deformaciones (Schäfer *et al.*, 2021). En la naturaleza, y particularmente en un ecosistema semiconfinado, donde las oscilaciones térmicas se producen con carácter anual e incluso diario, el proceso de liberación de éfiras en *A. solida* se registra con posterioridad a los descensos térmicos (Capítulo 5; Fernández-Alías *et al.*, 2020; Gueroun *et al.*, 2020). En el Mar

Menor, las éfiras de *A. solida* comienzan a detectarse en el mes de noviembre con posterioridad a una reducción de, aproximadamente, 10 °C entre septiembre y noviembre (Figuras 6.2 y 6.3), y pueden encontrarse hasta marzo; traducándose, por tanto, en una presencia entre los 10 y los 17 °C (Figura 6.2; Tabla 6.1). La transición de la fase éfira a la fase medusa ocurre en un plazo que oscila entre los 11 y los 153 días (promedio de 71.5 ± 16.95 días; Figura 6.3) en el Mar Menor, encontrándose el periodo de la laguna de Bizerta, de 30 a 60 días, en un rango similar (Gueroun *et al.*, 2020). La ratio de mortalidad de las éfiras en los años en que su abundancia es superior a la de la fase medusa oscila entre el 74.01 % y el 100 % con un promedio de 92.17 ± 3.33 %.

Rhizostoma pulmo

La especie conocida como aguamala, *Rhizostoma pulmo*, es un escifozoo común en las zonas costeras y semiconfinadas de los mares Negro y Mediterráneo (Fuentes *et al.*, 2011; Leoni *et al.*, 2021a, b). En su fase medusa, es capaz de sobrevivir a lo largo del invierno y, por tanto, de encontrarse presente durante todo el año (Figuras 6.3 y 6.4; Capítulo 5; Fernández-Alías *et al.*, 2020; Pestorić *et al.*, 2021), pero su pico poblacional ocurre entre abril y agosto (Leoni *et al.*, 2021a, b). La aparición de los juveniles de medusa se encuentra asociada con una temperatura mínima de 21 °C (Tabla 6.1; Figura 6.8), pero puede ocurrir con valores desde 18.78 °C en el Mar Menor (Figura 6.6) donde crecen hasta superar un diámetro de campana de 40 cm (Capítulo 5; Fernández-Alías *et al.*, 2020; Leoni *et al.*, 2021b). La existencia de múltiples cohortes de *R. pulmo* con parámetros de crecimiento y mortalidad diferentes (Capítulo 5) y la capacidad de los adultos para, eventualmente, sobrevivir al invierno (Fernández-Alías *et al.*, 2020; Leoni *et al.*, 2021b) genera una gran dispersión en las tallas y temperaturas a las que se han registrado las desapariciones de las diferentes poblaciones anuales (Figura 6.6).

Los resultados de los análisis del índice gonadosomático sugieren que *R. pulmo* posee un periodo reproductivo más extenso que las otras dos especies analizadas, ya que tanto *C. tuberculata* como *A. solida* sufren una mortalidad masiva tras la reproducción sexual (Capítulo 5; Fernández-Alías *et al.*, 2020). En esta especie, la colonización del sustrato sólido por parte de los pólipos generados tras la fijación de las plánulas tiene lugar por medio de la formación de podocistos (Fuentes *et al.*, 2011; Schiariti *et al.*, 2014). La estrobilación se ve disparada por fluctuaciones térmicas, tanto ascensos como descensos (Capítulo 5; Fernández-Alías *et al.*, 2020), las cuales, en ecosistemas semiconfinados con gran variabilidad, se producen en múltiples ocasiones y, debido a que la estrobilación en esta especie tiene carácter polidisco

(Fuentes *et al.*, 2011), puede dar lugar a la sucesión de múltiples cohortes (Capítulo 5; Fernández-Alías *et al.*, 2020; Leoni *et al.*, 2021b).

En el análisis a gran escala temporal se observa que el reclutamiento de éfiras puede ocurrir a lo largo de todo el año y que esta etapa no muestra una afinidad particular por ninguna temperatura, pero la transición desde la fase éfira a la fase medusa sí presenta una regulación térmica, viéndose bloqueada por debajo de los 21 °C (Tabla 6.1; Figura 6.8). En esta especie, la existencia de múltiples cohortes, el reclutamiento continuo de éfiras y la posibilidad de perder alguno de los picos de estrobilación en los muestreos (Leoni *et al.*, 2021b) dificulta la determinación del tiempo necesario para completar la transición éfira-medusa, pero en el capítulo 5 de esta tesis, que contaba una frecuencia semanal de muestreo, se estima que el tiempo necesario oscila entre 27 y 53 días.

6.4.3 Factores operando sobre la estacionalidad y la intensidad de las proliferaciones

El papel de la temperatura sobre la estacionalidad de los escifozoos

El cambio climático y, más específicamente, la temperatura, es el factor al que más veces se recurre para explicar la formación de *blooms* por parte de las diferentes especies de escifozoos (Capítulo 9; Pitt *et al.*, 2018; Fernández-Alías *et al.*, 2021). Sin embargo, aunque la temperatura y la amplitud térmica regulan el ciclo de vida, esta no garantiza por sí misma el desarrollo de una proliferación masiva (Capítulo 9; Fernández-Alías *et al.*, 2021). En esta línea, la amplificación de los razonamientos expuestos en el marco teórico de las proliferaciones del zooplancton gelatinoso (ver Capítulo 1) podrían haber contribuido a la percepción generalizada, y llevada más allá de la evidencia, de que el calentamiento de los océanos produce un aumento en la abundancia de este grupo (Pitt *et al.*, 2018) y el rol que juega la temperatura tiene que ser revisado y redefinido.

Los análisis realizados en este capítulo revelan que la estacionalidad está dirigida por la temperatura dado que las diferentes etapas y clases de talla de la fase medusa, en las diferentes especies, aparecen asociadas a determinados rangos térmicos (Tabla 6.1; Tabla Suplementaria 6.1). Además, esta asociación no se ve modificada por cambios en el régimen de anomalía térmica (Tabla 6.2), lo que implica que la tendencia de calentamiento de los océanos (Ramanathan & Feng, 2009) solo podría producir una expansión en el rango de distribución de aquellas especies prolíficas que ya habitan o toleran las aguas cálidas y para las que la amplitud térmica del ecosistema receptor permita el correcto desarrollo de su ciclo de vida (Capítulo 9; Fernández-Alías *et al.*, 2021). Por otra parte, debido a que no se detecta una modificación en la asociación térmica a lo largo de toda la base de datos analizada, se podría esperar que las

relaciones encontradas al realizar experimentos de laboratorio o seguimientos de menor resolución temporal (*e.g.* Fuchs *et al.*, 2014; Leoni *et al.*, 2021b; Loveridge *et al.*, 2021), entre la estrobilación y la presencia de medusas con la temperatura, en diferentes especies y ecosistemas diversos, se mantengan en el tiempo. Dicho de otra forma, los estudios de asociación térmica permiten la descripción del ciclo de vida de la especie de escifozoos analizada en el ecosistema objeto de estudio. Sin embargo, y como se desarrollará en profundidad en el capítulo 9, el mantenimiento de esta asociación aumenta la incertidumbre sobre la gran variabilidad interanual encontrada y el cambio en el patrón de las proliferaciones registrado en el Mar Menor. Esto implica que, en términos generales, la intensidad de los *blooms* es independiente de la respuesta fenológica de la especie y que se deben discutir diferentes factores.

No obstante, permanece sin estudiar un efecto plausible de la temperatura sobre la dinámica de los escifozoos. Por ejemplo, hay evidencias que apoyan que la intensidad de la estrobilación se relaciona con la velocidad de calentamiento del agua durante su ciclo anual (Zang *et al.*, 2022) y que los pólipos de determinadas especies pueden experimentar mortandades completas tras la estrobilación (Prieto *et al.*, 2010), pero es una laguna de conocimiento el efecto que las olas de frío o calor fuera de temporada pueden ejercer sobre la dinámica poblacional si estas disparan la estrobilación (ver Capítulo 10).

El papel del estado trófico y la eutrofización

Mientras que la temperatura regula el ciclo de vida y la transición entre las diferentes etapas de este (Tabla 6.1; Figura 6.8), la disponibilidad de alimento, tanto en cantidad como en calidad, juegan un papel en la supervivencia de las éfiras en su transición a fase medusa (Chambel *et al.*, 2016; Miranda *et al.*, 2016), modula la intensidad de la estrobilación (Schariti *et al.*, 2014; Goldstein & Steiner, 2019) y aporta los requerimientos nutricionales de la población (Girón-Nava *et al.*, 2015). Sin embargo, como se desarrollará más adelante, la distribución de las especies de escifozoos prolíficas y no prolíficas parece no estar afectada por la concentración de clorofila *a* en la columna de agua (Capítulo 9; Fernández-Alías *et al.*, 2021), aunque podría deberse a complejas interacciones entre los controles *top-down* y *bottom-up* (Capítulos 7 y 9; Fernández-Alías *et al.*, 2021, 2022).

Si bien el análisis de asociación entre la abundancia de escifozoos y la concentración de clorofila *a* no ha resultado significativo (Figura 6.7), sí que ha ocurrido una importante reducción del p-valor desde el cambio del estado trófico de 2016 (Capítulo 7; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a; Mercado *et al.*, 2021; Fernández-Alías *et al.*, 2022). Esta reducción del p-valor se

debe a que, aunque los niveles promedio de clorofila *a* dentro del Mar Menor han incrementado, la fase medusa de las tres especies, y las éfiras de *C. tuberculata*, han mantenido una pauta por la que se encontraban presentes, fundamentalmente, cuando la concentración de clorofila era inferior a los 2 µg/l. Sin embargo, los periodos de crisis distrófica en los que se registra una gran concentración de clorofila *a* en el Mar Menor han sido, hasta la fecha, de corta duración y han presentado cierta restricción espacial (Capítulo 7; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a; Fernández-Alías *et al.*, 2022) y esto dificulta que pueda alcanzarse un p-valor significativo por el método de CFD y *bootstrap* (Tabla 6.3). Si no se considera esta reducción en el p-valor como un artefacto matemático, los dos posibles escenarios para esa reducción son o bien que el control *top-down* ejercido por las proliferaciones masivas de escifozoos sobre el fitoplancton mantiene una baja concentración de clorofila *a* cuando estas ocurren, o bien que los escifozoos son incapaces de proliferar masivamente en un escenario de control *bottom-up*.

El equilibrio entre el control *top-down* y *bottom-up* existente entre los escifozoos y los diferentes grupos fitoplanctónicos es frágil, y lo es particularmente en ecosistemas donde se está desarrollando un proceso de eutrofización (Boero *et al.*, 2008; Fernández-Alías *et al.*, 2021, 2022). Durante las primeras etapas de estos procesos, la producción primaria todavía se encuentra dirigida hacia el sistema bentónico (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2020b) y se ve complementada por el control *top-down* que ejercen los escifozoos (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002) de un modo sinérgico. Los fondos del Mar Menor, antes de que comenzasen a desencadenarse crisis distróficas de forma habitual, se encontraban tapizados por praderas de macroalgas y fanerógamas que fijaban nutrientes y aportaban un sustrato sólido para la fijación de los pólipos de *C. tuberculata* (Astorga *et al.*, 2012; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2012). Estas praderas, complementando su actuación con la fijación de nutrientes por medio de las zooxantelas simbiotas de *C. tuberculata* y la depredación de esta sobre el fitoplancton, eran capaces de desplazar competitivamente a este último grupo (Kikinger, 1992; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002; Enrique-Navarro *et al.*, 2021).

En el año 2016 esta situación cambió de forma drástica debido a una proliferación masiva de fitoplancton que impidió la llegada de luz al lecho marino (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a). Privadas de luz y, por tanto, de la capacidad de realizar la fotosíntesis, las praderas marinas en profundidades superiores a los 3 m sufrieron una mortandad masiva (Bellando *et al.*, 2017). Ese año también se registró un descenso en la abundancia de *C. tuberculata* (Figuras 6.3 y 6.5) probablemente asociado al mismo factor debido a la necesidad de los pólipos de esta especie de incorporar zooxantelas dependientes de la luz para estrobilar (Kikinger, 1992; Prieto *et al.*, 2010). La desaparición de estas praderas vegetales no supuso, sin embargo, una desaparición

del sustrato sólido sobre el que podrían haberse fijado las plánulas de *C. tuberculata*, ya que también se produjo una mortandad de organismos bentónicos como los moluscos (comunicación personal de Olga Sánchez-Fernández), cuyas conchas vacías pueden ser utilizadas para la fijación de los pólipos (Astorga *et al.*, 2012; Franco, 2016; van Walraven *et al.*, 2020). Por lo tanto, no se puede establecer una conexión directa entre la desaparición de las praderas y el cambio de patrón de dominancia en la fracción de zooplancton gelatinoso de *C. tuberculata* a *A. solida* (Figura 6.5). Sin embargo, las crisis distróficas ocurridas con posterioridad a la de 2016 se caracterizaron, tal como se desarrolla en el capítulo 7, por bolsas de hipoxia en las capas bajas de la columna de agua (Fernández-Alías *et al.*, 2022) y, bajo estas condiciones, la fase bentónica de *A. solida* tiene ventajas competitivas frente a las de *R. pulmo* y *C. tuberculata* (Ishii *et al.*, 2008). Además, estas crisis distróficas han ocurrido de forma recurrente durante el verano (Capítulo 7; Fernández-Alías *et al.*, 2022), periodo en el que se produce la estrobilación de los pólipos de *C. tuberculata* (Figuras 6.3, 6.5 y 6.8), e impiden la llegada de la luz al fondo de la laguna por lo que, si comprometen la viabilidad de las zooxantelas, pueden llegar a inhibir la estrobilación.

La segregación temporal de las proliferaciones de *A. solida* y del fitoplancton, junto con la posibilidad de que una proliferación de este último evite un *bloom* de *C. tuberculata*, parece indicativo de que el sistema se encuentra bajo un control *bottom-up* (Fernández-Alías *et al.*, 2022). Pero, al mismo tiempo, tanto la fase medusa de *C. tuberculata* como de *R. pulmo* tienen a las diatomeas como parte fundamental de su dieta (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002), mientras que hemos encontrado diatomeas del género *Coscinodiscus* C.G. Ehrenberg, 1839 atrapadas en los filamentos gástricos de una *A. solida* madura y, en los muestreos de zooplancton analizados en el capítulo 7, aparecieron éfiras de *C. tuberculata* con la cavidad estomacal repleta de diatomeas de este mismo género (Figura Suplementaria 6.4). Por lo tanto, se puede observar que existe un equilibrio entre los dos tipos de control ecosistémico y que pequeñas variaciones en el sistema modifican cuál de los grupos se ve beneficiado. Estas variaciones incluyen, entre otras, la presión depredadora sobre las fases de pólipo, éfira y plánula (Ishii *et al.*, 2004; Takao *et al.*, 2014; Kuplik *et al.*, 2015), o que la fase éfira sea incapaz de alcanzar la fase medusa (Astorga *et al.*, 2012). En este capítulo, se han encontrado picos de éfiras que no se ven continuados por una población de ejemplares en fase medusa (Figura 6.3), indicando una mortalidad de las éfiras (natural o por depredación) y, en resumen, una interrupción del ciclo de vida.

La interrupción del ciclo de vida durante una temporada puede tener consecuencias más allá de que no se desarrolle una proliferación masiva ese año debido a que existen especies donde los pólipos experimentan mortandades tras el proceso de estrobilación (Prieto *et al.*, 2010) y otras en las que, si bien no se produce esta mortandad, sí se da una reducción del potencial de reproducción asexual tras varias generaciones (Chi *et al.*, 2022). Por lo tanto, la mortalidad de la fase éfira puede comprometer las proliferaciones masivas durante varios años consecutivos.

Capítulo 7: Crisis distróficas y pérdida del control *top-down* en el Mar Menor como consecuencia de la sobrecarga de nutrientes

7.1 Introducción

Las lagunas costeras son ecosistemas de transición entre el mar y el continente (Kjerfve, 1994; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2011) muy abundantes a lo largo de la línea de costa, registrándose, solo en el Mar Mediterráneo, alrededor de unas 400 lagunas costeras con una cobertura aproximada de 6400 km² (Cataudella *et al.*, 2015). A nivel global, estos ecosistemas ocupan el 13 % de la línea de costa (Barnes, 1980). Su geomorfología, caracterizada por una escasa profundidad, elevada irradiación y unos importantes gradientes fisicoquímicos debido a sus múltiples barreras, las convierte en unos de los ecosistemas más productivos del planeta (Kennish & Paerl, 2010; Cloern *et al.*, 2016; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019b). Son consideradas como ecosistemas clave tanto desde una perspectiva ecológica como desde una perspectiva socioeconómica o cultural debido a la gran variedad de servicios ecosistémicos, bienes y beneficios que ofrecen (De Groot *et al.*, 2012; Marcos *et al.*, 2019; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2020a). Sin embargo, estos servicios, además de atraer a la población y favorecer el desarrollo de las actividades en las áreas circundantes, implican un aumento de la presión antrópica sobre el ecosistema (Newton *et al.*, 2014; Cloern *et al.*, 2016). Estos usos del terreno y presiones sobre el ecosistema incluyen el crecimiento urbano y el desarrollo de industrias, los trabajos costeros, las actividades agrarias o los vertidos de aguas residuales y de materia en suspensión; habiendo sido todas estas actividades identificadas como fuentes principales de entrada de nutrientes en las lagunas costeras (Tagliapietra *et al.*, 2011).

La sobrecarga de nutrientes y la eutrofización son puntos clave en términos de disfuncionalidades ecosistémicas y preocupación social en estos entornos (Nienhuis, 1992; Kennish & de Jonge, 2011; Cloern *et al.*, 2016). Pese a ello, la preocupación por la eutrofización generalmente no aumenta hasta que las consecuencias de esta (por ejemplo, proliferaciones de algas perjudiciales o mortandades masivas de organismos) son evidentes. Pero la eutrofización, más que un estado, es un proceso derivado de un incremento en el aporte de materia orgánica a un ecosistema y en el que pueden observarse distintas etapas (Likens, 1972; Nixon, 1995, 2009). Este proceso está ampliamente descrito en lagunas costeras (Reyes & Merino, 1991; Boynton *et al.*, 1996; Taylor *et al.*, 1999, Newton *et al.*, 2003; Solidoro *et al.*,

2010) donde las consecuencias del proceso, tanto en magnitud como en escalas espaciotemporales, pueden diferir entre ecosistemas debido a mecanismos homeostáticos más o menos específicos basados en el control *top-down* de la red trófica por especies como las medusas (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002), la canalización del exceso de producción hacia el sistema bentónico y los sedimentos o la exportación de energía fuera de la laguna (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2020b).

Sin embargo, este control *top-down* y el control de la red trófica como respuesta a la sobrecarga de nutrientes, incluso antes de la aparición de daños severos, no está exento de problemas e interferencias con las actividades antrópicas. Ejemplo de esto son las proliferaciones masivas de escifozoos que ocurren de forma preferencial en ecosistemas como las lagunas costeras (Capítulo 9; Fernández-Alías *et al.*, 2021). En estos ecosistemas, las políticas de gestión han tenido que moverse en la dicotomía que presenta el control de la eutrofización por parte de las poblaciones de medusas verdaderas y las molestias provocadas por estas (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002). Por otro lado, las comunidades zooplanctónicas, más allá de la variabilidad espaciotemporal resultante de las características intrínsecas de estos ecosistemas (Howson *et al.*, 2017), juegan un papel clave en las redes tróficas conectando la transferencia de carbón desde el fitoplancton hasta las comunidades de medusas y peces (Steele *et al.*, 2011; Bueno-Pardo *et al.*, 2018; Marques *et al.*, 2020; Leoni *et al.*, 2021b).

Los mecanismos de control de la red trófica en lagunas costeras presentan un límite de asimilación y, una vez que se supera, se dispara una cascada de efectos que llevan a la aparición de crisis distróficas, afectando de un modo severo a las comunidades bentónicas y planctónicas (Taylor *et al.*, 1999; Basset *et al.*, 2013; Papantoniou *et al.*, 2020). Los epífitos de crecimiento rápido pueden colonizar a los macrófitos perennes disminuyendo e incluso inhibiendo su actividad fotosintética e incrementando su ratio de mortalidad (Viaroli *et al.*, 2010). La reducción de la biomasa fotosintética bentónica incrementa la disponibilidad de nutrientes aprovechables por el fitoplancton, algas flotantes y bacterioplancton, cuyas proliferaciones masivas reducen la luz en el fondo, exacerbando así la inhibición de la fotosíntesis bentónica (Taylor, 1983; Viaroli *et al.*, 2010; Cloern *et al.*, 2016). La muerte de flora perenne y la descomposición de la materia orgánica incrementa la demanda de oxígeno y puede, eventualmente, originar eventos de hipoxia-anoxia (Tagliapietra *et al.*, 2011). Por lo tanto, el monitoreo de las zonas eutrofizadas es un requerimiento imprescindible para identificar los elementos más sensibles y para adecuar las acciones de manejo en el área en consecuencia a este proceso de evolución continua de los ecosistemas hacia un nuevo estado ecológico, generalmente más simple (Ferreira *et al.*, 2015; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a).

En el caso del Mar Menor se ha observado como, a pesar de registrar entradas de nutrientes elevadas, el ecosistema ha sido capaz de mantener la transparencia y la calidad de sus aguas durante varias décadas gracias a los mecanismos regulatorios y homeostáticos descritos, destacando un importante control *top-down* del sistema biológico. Estos mecanismos combinan la presión sobre el fitoplancton ejercida por medusas, ictioplancton y filtradores bentónicos con la fijación de nutrientes por el microfitobentos, fanerógamas y macroalgas, constituyendo una regulación conjunta de la eutrofización (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002, 2019a, b, 2020b; Heck & Valentine, 2007; Lonsdale *et al.*, 2009; Fernández-Alías *et al.*, 2020, 2023a).

Sin embargo, desde 2016, la laguna costera se ha caracterizado por crisis distróficas periódicas (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a), como la ocurrida entre septiembre y octubre de 2019, cuando se registró una mortandad masiva de peces. En este capítulo se analiza el periodo comprendido entre junio de 2020 y septiembre de 2021, comparando dos periodos estivales bien diferenciados: el verano de 2020, sin ninguna perturbación reseñable, y el de 2021, cuando se registró un nuevo evento hipóxico acompañado de una mortandad masiva de peces bentónicos y una proliferación masiva de clorofila α . Para ello, se ha caracterizado la dinámica de zooplancton y se muestra como un colapso de todos los grupos, simultáneo a un aumento en la descarga de nutrientes, actúa como disparador de la crisis distrófica. Además, se ha utilizado la clorofila como indicador de eutrofización y las variables biológicas, hidrográficas y químicas como variables explicativas.

7.2 Materiales y métodos

7.2.1 Datos del sistema de monitorización

Durante el desarrollo de este capítulo se utilizan los datos comprendidos entre el 1 de junio de 2020, fecha en la que concluía una proliferación de *Aurelia solida* Browne, 1905 hasta el 20 de septiembre de 2021. En ese periodo se muestreó quincenalmente una red de 26 estaciones en el interior del Mar Menor recogiendo datos medioambientales, químicos y biológicos. De acuerdo con la influencia terrestre, marina e hidrodinámica, la laguna se dividió en 5 zonas (norte [Z1], oeste [Z2], central [Z3], este [Z4] y sur [Z5]) con de 4 (centro) a 6 (oeste y sur) estaciones cada una (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2005b; Figura 2.10). Durante la segunda quincena de agosto de 2021 se realizó una campaña de muestreo adicional para registrar la evolución de la crisis distrófica. El esfuerzo de muestreo del capítulo incluye un total de 33 campañas distribuidas a lo largo de 16 meses con 828 estaciones muestreadas.

Adicionalmente a los parámetros de monitorización descritos en la Tabla 2.2, en el periodo abarcado por presente el capítulo, las campañas realizadas en la segunda quincena del mes incluyeron la recolección de muestras de zooplancton mediante el lanzamiento de una red Bongo de 200 μm de luz de malla equipada con un flujómetro digital (General Oceanics 2030R). Se realizó un lance por zona, en las estaciones de muestreo 01, 05, 07, 12 y 18, de forma horizontal y con una duración de 5 minutos. Las muestras de zooplancton se conservaron en un volumen final de 250 ml de formaldehído-agua de mar (3% v/v) para su posterior análisis en el laboratorio.

En el laboratorio, una submuestra de 1 ml se utilizó para la identificación y conteo de los grupos taxonómicos e individuos respectivamente en una cámara de conteo Sedgewick-Rafter. Las guías Trégouboff & Rose (1957) y Larkin & Westheide (2011) fueron utilizadas para la determinación de los grupos taxonómicos. Las abundancias se estandarizaron a individuos/100 m^3 .

Para el tratamiento de los datos de nutrientes se construyeron las variables nitrógeno inorgánico disuelto (*Dissolved Inorganic Nitrogen*; DIN), calculado como la suma de NO_3^- , NO_2^- y NH_4^+ , y la ratio de nitrógeno-fósforo (N/P), calculada como $\text{DIN}/\text{PO}_4^{3-}$.

7.2.2 Listado de especies de plancton gelatinoso

Para proporcionar una lista actualizada de especies del plancton gelatinoso se han complementado las observaciones realizadas mediante censos visuales y lanzamientos de red de plancton del periodo de estudio con datos no publicados de diferentes periodos del sistema de monitorización (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a) y con la obtención y procesamiento de datos en redes sociales y periódicos. Los datos recogidos de redes sociales se consideran únicamente cuando proporcionan la localización y la fecha (mes y año) y si el material fotográfico permite la identificación, al menos, a nivel de género.

7.2.3 Análisis estadístico

En este capítulo se presentan los datos hidrográficos, de clorofila *a* y de *A. solida* desde el 20 de junio de 2019 hasta el 20 de septiembre de 2021 para proporcionar un contexto del ecosistema y comparar el análisis de la crisis distrófica de 2021 con la ocurrida a finales de 2019. Sin embargo, y dado que el zooplancton comenzó a muestrearse en junio de 2020, este es el considerado como periodo de estudio y el utilizado para el análisis estadístico.

Regresión lineal para la concentración de clorofila *a*

Se ha elaborado una matriz con las medias mensuales en cada zona de la laguna (N= 16 meses x 5 zonas = 80 muestras). En un primer paso, las variables se normalizaron restando el valor medio para el periodo y dividiendo por la desviación estándar, y se clasificaron en tres conjuntos diferentes: biológico (*Aurelia*, Crustacea, Mollusca, Phoronida y Tunicata), hidrográfico (Temperatura y Salinidad) y químico (DIN, SiO_4^{4-} , PO_4^{3-} y N/P). La hipoxia se considera como una variable respuesta durante el proceso de eutrofización (Nixon, 2009) y, por tanto, se excluye de los conjuntos de variables explicativas, así como los grupos minoritarios de zooplancton.

A continuación, se construyeron tres regresiones lineales con la clorofila *a* como variable respuesta e, independientemente, los conjuntos biológico, hidrográfico y químico como variables explicativas. Cuando una regresión resulta significativa, todas las variables del conjunto se seleccionan para su inclusión en el grupo final de variables. En este punto, las variables biológicas se descartaron ya que la regresión lineal que las utilizaba como variables explicativas no resultó significativa. Las variables químicas e hidrográficas se incluyeron en la regresión final previo a la realización de una selección hacia atrás de variables. Finalmente, la regresión se construye con la temperatura, la salinidad, SiO_4^{4-} y PO_4^{3-} como variables explicativas de la concentración de clorofila *a*.

Para obtener el porcentaje de varianza de clorofila *a* explicado por cada variable se realizaron tres particiones de esta utilizando la función *varpart* del paquete “vegan” en R (R Development Core Team, 2011; Oksanen *et al.*, 2013). En primer lugar, se utilizó una partición de la varianza dividiendo las variables de la regresión final en hidrográficas (temperatura y salinidad) y químicas (SiO_4^{4-} y PO_4^{3-}). A continuación, se aplicó una partición de la varianza con cada variable por separado. Por último, se definió un componente temporal transformando el año en una función senoide donde el 1 de agosto es $\sin(\pi/2)$ y cada mes cuenta con una longitud de $\pi/6$. Finalmente, se construyó una tercera partición de la varianza con cuatro variables explicativas: temperatura, salinidad, variables químicas (SiO_4^{4-} y PO_4^{3-}) y componente temporal.

Análisis de crisis distrófica y respuesta diferencial entre los veranos de 2020 y 2021

Utilizando el conjunto de datos descrito con anterioridad y construyendo una matriz de distancias euclídeas se han realizado dos SIMPER de una vía. El primero compara el periodo anterior a la crisis distrófica (junio 2020 – julio 2021) y la fase de rotura (agosto-septiembre 2021). El segundo, para reducir las diferencias estacionales, compara el verano de 2020 con el verano de 2021. Las diferencias indicadas por SIMPER se comprobaron con un PERMANOVA

por pares (9999 permutaciones y test de Monte Carlo), utilizando el mismo conjunto de datos y factores (precrisis vs crisis; verano 2020 vs verano 2021). Todos los análisis se realizaron en PRIMER v7 (Clarke & Gorley, 2015).

Para visualizar los patrones espaciales de las variables involucradas en el proceso de eutrofización y la crisis distrófica se han elaborado los mapas de distribución horizontal de los principales nutrientes y de clorofila *a* mediante la técnica de interpolación *kriging* en SURFER. Además, para proporcionar una mayor comprensión de las crisis distróficas, se ha realizado un promedio de la concentración de oxígeno disuelto en las capas bajas de agua (0.5 m desde el lecho marino) y se han construido los mapas de distribución horizontal de esta variable.

7.3. Resultados

7.3.1 Condiciones ambientales

Antes del periodo de estudio considerado en este capítulo, 1 de junio 2020 – 20 de septiembre 2021, un evento de precipitación torrencial producido por una depresión atmosférica aislada en niveles altos (DANA) desencadenó una crisis distrófica en septiembre-octubre de 2019 (Romero Díaz & Pérez Morales, 2021). En ella se registró una reducción de salinidad, una fuerte estratificación de la columna de agua, una mortandad masiva de peces y una proliferación masiva de fitoplancton (Figura 7.1). Este evento vino seguido de un periodo de precipitaciones a comienzos de 2020 que evitó la recuperación del valor habitual de salinidad (por encima de 42) y mantuvo una elevada entrada de nutrientes y una alta concentración de clorofila *a* (Figuras 7.1 y 7.2). El balance ecológico se recuperó una vez finalizó el periodo lluvioso.

Durante el periodo de estudio, la salinidad y la temperatura mostraron un comportamiento estacional. La salinidad, que comenzó en un mínimo de 39.29 ± 0.03 al principio del periodo de muestreo, incrementó durante el verano como consecuencia de la evapotranspiración (máximo de 43.89 ± 0.07) y disminuyó durante primavera e invierno, en el periodo de mayores precipitaciones. Durante todo el estudio la salinidad mostró una tendencia ascendente, recuperándose del evento de precipitación torrencial de septiembre de 2019 y el periodo de lluvias que lo sucedió a comienzos de 2020. La temperatura osciló entre un máximo de 30.14 ± 0.06 °C en agosto de 2020 y un mínimo de 10.07 ± 0.08 °C en enero de 2021 (Figura 7.1).

La crisis de 2019 fue disparada por una entrada masiva de agua dulce cargada de nutrientes que produjo una estratificación de la columna de agua, una proliferación de clorofila *a* y un evento de hipoxia-anoxia. El 19 de septiembre de 2019 registramos una concentración anómala, muy elevada, de oxígeno disuelto (291.18 ± 8.87 %, 19.3 ± 0.53 mg/l), que descendió

de forma abrupta hasta el 14 de noviembre de 2019 (87.58 ± 0.93 %, 6.84 ± 0.07 mg/l). En la misma fecha, se registró una proliferación de clorofila *a* con una concentración media de 56.20 ± 4.50 μ g/l que también descendió de forma rápida, pero que mantuvo picos de 16.19 ± 1.20 μ g/l hasta abril de 2020. En este proceso, el 10 de octubre de 2019, la estratificación de la columna de agua y la descomposición de la materia orgánica disuelta supuso un consumo de oxígeno que dio lugar a un evento de hipoxia-anoxia (61.62 ± 7.63 %, 4.05 ± 0.51 mg/l) en las capas más bajas de la columna de agua (medio metro sobre el fondo). Desde entonces, el oxígeno se mantuvo en el nivel de saturación durante la práctica totalidad del periodo previo a la crisis distrófica de 2021, cuando se registró un descenso, no homogéneo a nivel espacial, a partir del 2 de agosto de 2021 (el mínimo se registró en el 17 de agosto de 2021, 78.90 ± 3.13 %, 4.75 ± 0.19 mg/l en los 1.5 m superiores; 68.98 ± 5.03 %, 4.16 ± 0.30 mg/l en el 0.5 m inferior). La concentración de clorofila *a* experimentó una reducción tras la finalización del periodo de lluvioso de 2020 y mantuvo valores por debajo de 2.5 μ g/l (promedio 1.28 ± 0.02 μ g/l) antes de la crisis distrófica de 2021. Al comenzar el verano de 2021, la concentración de clorofila *a* comenzó a incrementarse, alcanzando un valor promedio de 12.21 ± 1.33 μ g/l el 20 de septiembre de 2021, donde el error estándar indica que la proliferación no fue horizontalmente homogénea en toda la laguna (Figuras. 7.1 y 7.4a).

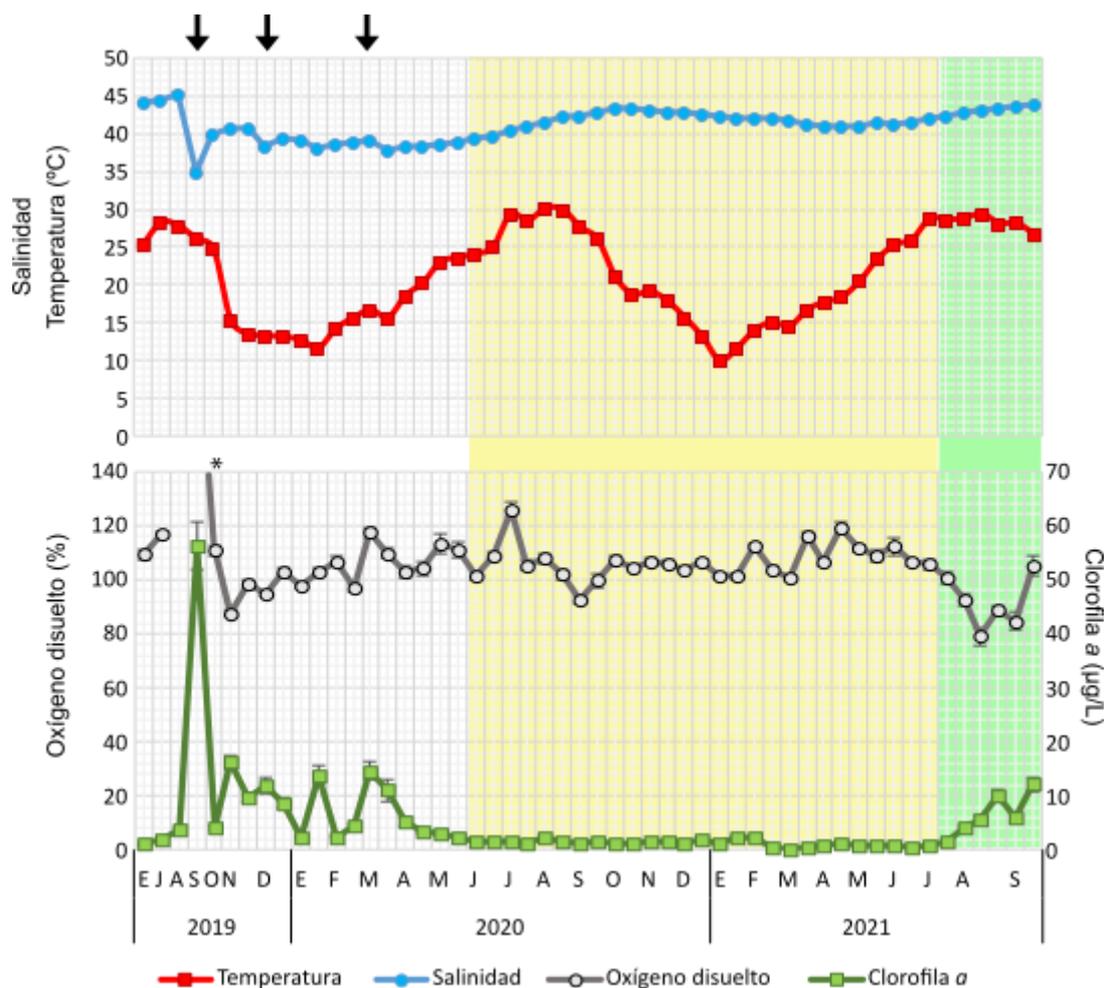


Figura 7.1. Evolución de la salinidad, temperatura, oxígeno disuelto y clorofila *a* en los 1.8m superiores de la columna de agua del Mar Menor. El área blanca indica los valores previos al comienzo del periodo de estudio, mientras que las áreas coloreadas indican el periodo de estudio, siendo el área amarilla el periodo anterior a la crisis distrófica y la sombreada en verde la crisis distrófica de 2021. Las barras indican el error estándar. Las flechas negras indican periodos intensos de precipitación. La información sobre la precipitación ha sido facilitada por la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET). *El promedio de oxígeno disuelto en las capas superiores de la columna de agua del Mar Menor el 14 de noviembre de 2019 es de 291.18 ± 8.89 %.

El periodo anterior al estudio, marcado por lluvias en la cuenca de drenaje, muestra importantes descargas de nutrientes en la laguna, principalmente en la forma de NO_3^- , que se redujeron de forma drástica al disminuir las precipitaciones. Durante el periodo comprendido por el estudio, el DIN, calculado como la suma de NO_3^- , NO_2^- y NH_4^+ , se encuentra dominado por NO_3^- , excluyendo un pico de amonio registrado en el verano de 2020. El nitrato generalmente se mantiene en concentraciones inferiores a $1 \mu\text{mol/l}$ (85% de las muestras), pero presenta picos de entrada, la cual principalmente ocurre a través de la rambla de El Albujión. Los niveles de fosfato se mantuvieron por debajo de los $0.30 \mu\text{mol/l}$ durante todo el periodo anterior a la crisis distrófica (promedio $0.17 \pm 0.003 \mu\text{mol/l}$), experimentando un incremento durante la crisis distrófica y alcanzando un máximo de $0.73 \pm 0.06 \mu\text{mol/l}$ el 25 de

agosto de 2021. El silicato, durante el periodo de estudio, incrementó su concentración entre junio y septiembre de 2020 antes de reducirse de forma análoga a la temperatura. Un nuevo incremento de silicato se registró en junio-julio de 2021, seguido de un descenso abrupto durante la crisis distrófica (Figura 7.2).

La ratio de Redfield indica la relación de nitrógeno-fósforo requerida para la proliferación de fitoplancton (Redfield, 1958; Nature Geoscience Editorial, 2014). Por ello, su análisis permite determinar el nutriente limitante en los afloramientos de fitoplancton. Antes del periodo de estudio, la crisis de septiembre-octubre 2019 estuvo limitada por nitrógeno. Posteriormente, la descarga superficial de nitratos, forzada por el periodo lluvioso, convirtió al fósforo en el nutriente limitante. En este capítulo se observa una alternancia entre el nitrógeno y el fósforo como nutrientes limitantes, siendo el nitrógeno el limitante durante la crisis distrófica de 2021 (Figura 7.2).

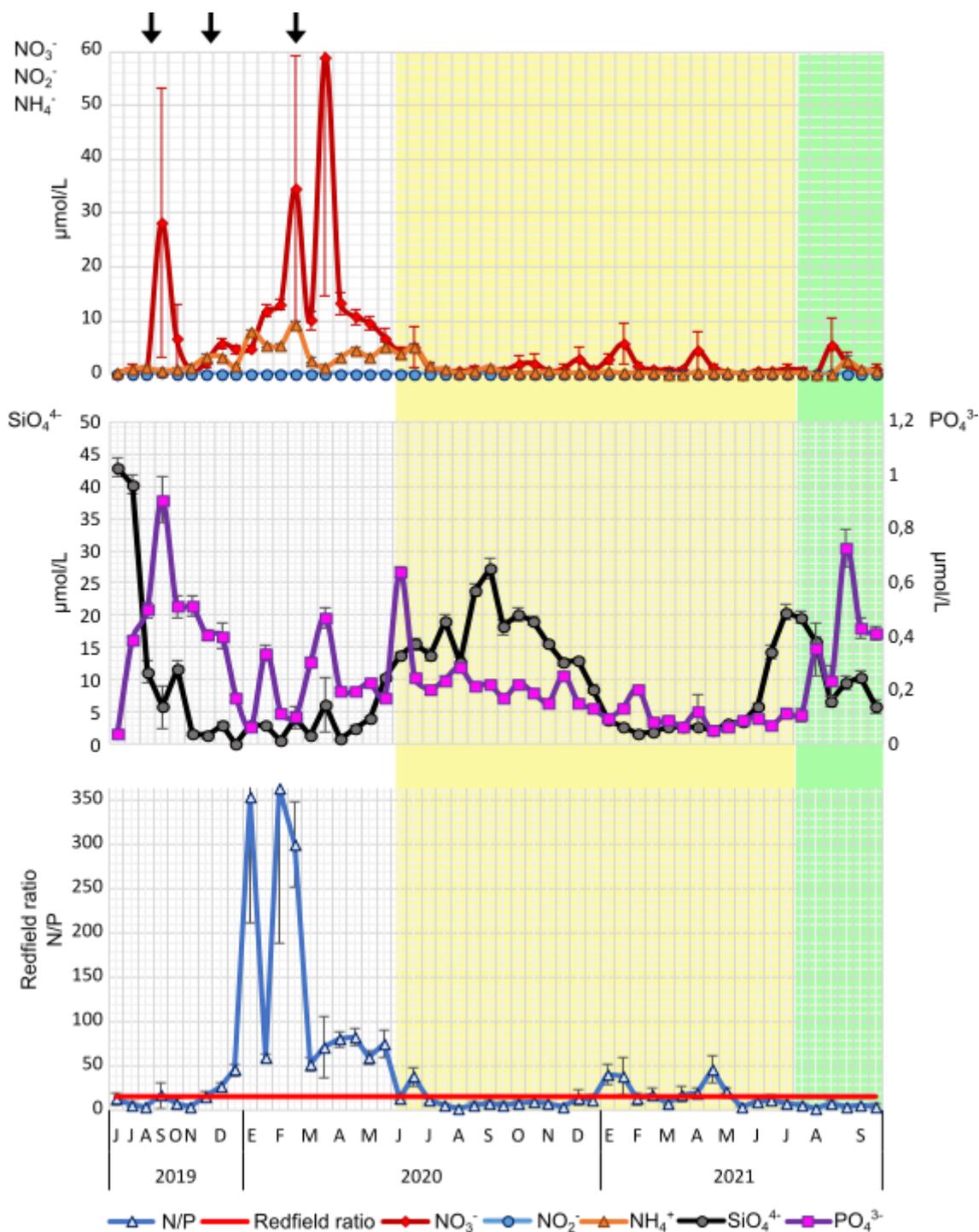


Figura 7.2. Evolución de nutrientes y de la ratio nitrógeno-fósforo en la columna de agua del Mar Menor. El área blanca indica los valores previos al comienzo del periodo de estudio, mientras que las áreas coloreadas indican el periodo de estudio, siendo el área amarilla el periodo anterior a la crisis distrófica y la sombreada en verde la crisis distrófica de 2021. Las barras indican el error estándar. Las flechas negras indican periodos intensos de precipitación.

La evolución del verano de 2021 estuvo marcada por un incremento en la concentración de clorofila *a* asociado a la entrada de fosfato desde el sur de la laguna hacia el norte (Figura 3a, c). Antes de la crisis distrófica el silicato aumentó en toda la laguna y fue consumido durante la

proliferación de fitoplancton de la misma (Figura 3b). Las entradas de fosfato, asociadas con el área de influencia de la rambla de El Albuñón antes del comienzo del estudio, incrementaron drásticamente a comienzos de agosto de 2021 a través toda la costa suroeste de la laguna (Figura 3c) con un posterior aumento en la concentración de clorofila a . A través de la rambla de El Albuñón se produjo de forma continua la entrada de agua con altas concentraciones de nitrato, pero este se consumía completamente en tres kilómetros desde el foco de entrada (Figura 3d). El oxígeno disuelto en el fondo de la laguna, habiéndose mantenido cerca de la saturación antes de la fase de rotura, sufrió un descenso abrupto durante agosto de 2021 (Figura 3e).

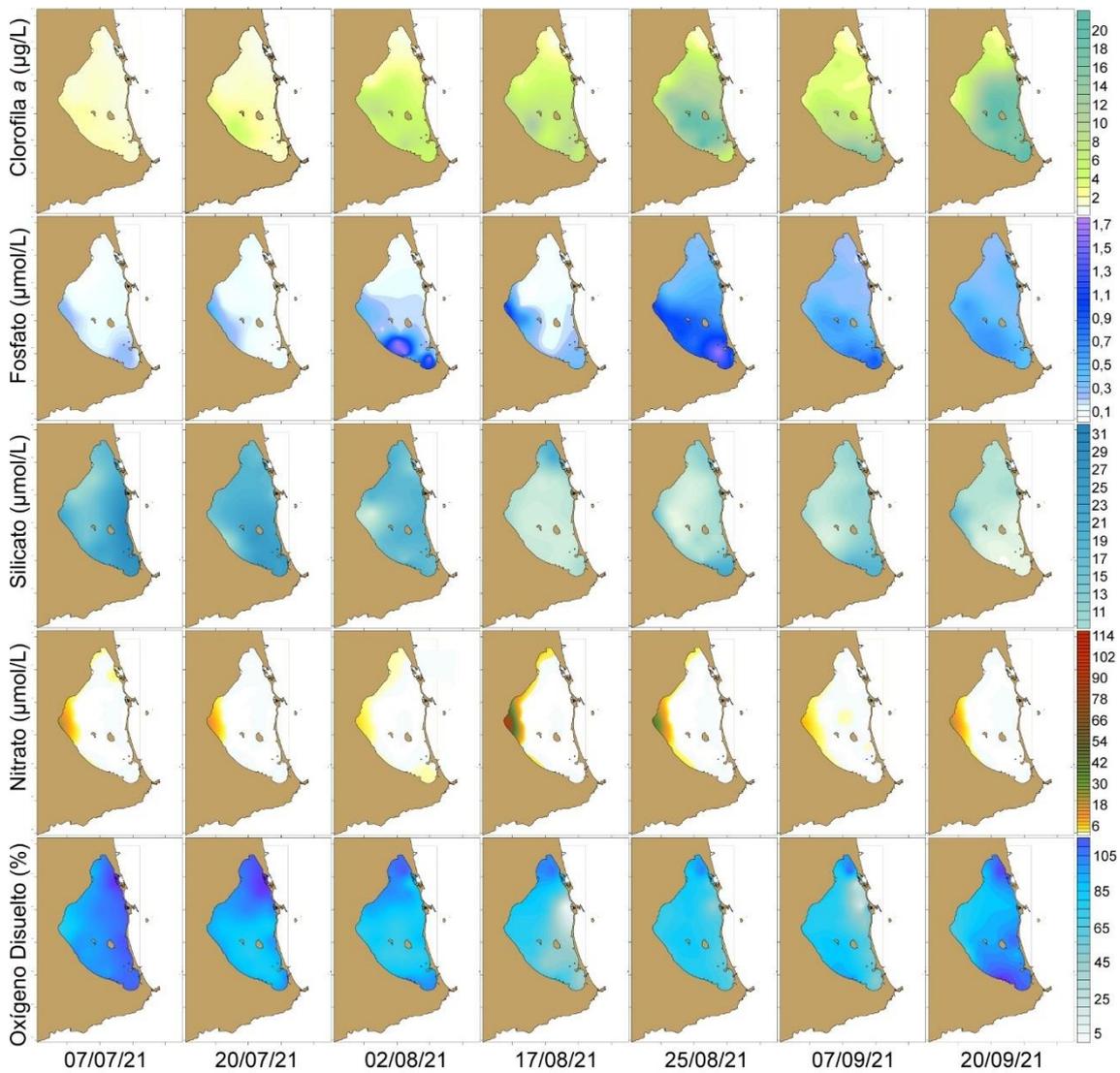


Figura 7.3 Distribución horizontal de a) clorofila a superficial; b) silicato superficial; c) fosfato superficial; d) nitrato superficial; y e) oxígeno disuelto en el fondo del Mar Menor durante la crisis distrófica de 2021.

7.3.3 Listado de especies del zooplancton gelatinoso

El zooplancton gelatinoso del Mar Menor, popularmente conocido como *medusas*, se compone de 10 especies diferentes, siendo 9 de ellas del filo Cnidaria (6 de la clase Scyphozoa, 1 Cubozoa y 2 Hydrozoa) y una del filo Ctenophora (Tabla 7.1). De ellas, únicamente *A. solida* cuenta con registros anteriores al dragado y ensanche del canal de El Estacio. Esta tesis incluye los primeros registros científicos de *Pelagia noctiluca* (Forsskål, 1775), *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld, 1884, *Cassiopea* sp. Péron & Lesueur, 1810, y *Carybdea marsupialis* (Linnaeus, 1758) en el Mar Menor, habiendo aparecido anteriormente en fuentes no revisadas por pares como redes sociales y/o el inventario ecológico. Las observaciones de *Obelia* sp. Péron & Lesueur, 1810 son el primer registro de esta especie en la laguna costera del Mar Menor. El estatus de las especies se ha establecido según los criterios descritos en Pérez-Ruzafa *et al.* (2019b) siendo una población lagunar aquella que realiza todo su ciclo de vida en el interior del Mar Menor, un *marine straggler* aquel que entra en la laguna, pero no es capaz de aclimatarse a las condiciones interiores y se retira, y un visitante marino frecuente aquel que soporta las condiciones lagunares, pero no se reproduce en el interior.

Tabla 7.1. Lista de especies de zooplancton gelatinoso detectadas en el Mar Menor. Incluye el grado de establecimiento, la fecha del primer registro, el método de detección y la primera referencia bibliográfica. Esta tabla constituye una actualización de la publicada en Fernández-Alías *et al.* (2022).

Especie	Origen	Estado	Primer registro	Método de detección	Referencia inicial
Filo Cnidaria					
Clase Scyphozoa					
<i>Aurelia solida</i> Browne, 1905	Autóctona	Población lagunar		Censo visual	Pérez-Ruzafa, 1989
<i>Cotylorhiza tuberculata</i> (Macri, 1778)	Mediterráneo	Población lagunar	1980	Censo visual	Pérez-Ruzafa, 1989
<i>Rhizostoma pulmo</i> (Macri, 1778)	Mediterráneo	Población lagunar	1979	Censo visual	Pérez-Ruzafa, 1989
<i>Phyllorhiza punctata</i> von Lendenfeld, 1884	Pacífico	Población lagunar	Agosto 2017	Censo visual	Esta tesis
<i>Pelagia noctiluca</i> (Forsskål, 1775)	Mediterráneo	<i>Marine straggler</i>	Diciembre 2016	Censo visual	Esta tesis
<i>Cassiopea</i> sp. Péron & Lesueur, 1810	Indopacífico	<i>Marine straggler</i>	Julio 2017	Redes sociales	Esta tesis
Clase Cubozoa					
<i>Carybdea marsupialis</i> (Linnaeus, 1758)	Mediterráneo	<i>Marine straggler</i>	Agosto 2021	Redes sociales	Esta tesis
Clase Hydrozoa					
<i>Olindias muelleri</i> Haeckel, 1879	Mediterráneo	Visitante marino frecuente	Julio 2010	Censo visual	Kousteni <i>et al.</i> , 2022
<i>Obelia</i> sp. Péron & Lesueur, 1810	Global	Población lagunar	Junio 2021	Red Bongo	Esta tesis
Filo Ctenophora					
<i>Mnemiopsis leidyi</i> A. Agassiz, 1865	Atlántico	<i>Marine straggler</i>	Verano 2008	Buceo y Red Bongo	Marambio <i>et al.</i> , 2013

7.3.4. Dinámica del zooplancton

Los datos analizados en este capítulo empiezan al concluir una proliferación masiva de *A. solida* y, durante el periodo de analizado, el macrozooplancton en el Mar Menor estuvo dominado precisamente por esta especie, con otro *bloom* registrado entre febrero y junio de 2021. Durante el periodo de estudio se censaron un total de 1.17×10^5 ejemplares de *A. solida*, alcanzándose la máxima abundancia promedio (24.14 ± 10.24 ind/100 m³) el 5 de mayo de 2021. También se han realizado avistamientos de *Cotylorhiza tuberculata* (Macri, 1778) (se registraron un total de 243 individuos por medio de censos visuales con una abundancia promedio máxima de 0.14 ± 0.13 ind/m³ el 19 de julio de 2021), *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778) (se registraron un total de 716 individuos por medio de censos visuales con una

abundancia promedio máxima de 0.13 ± 0.10 ind/m³ el 23 de julio de 2020), *P. noctiluca* (4 individuos registrados durante el periodo de estudio por censo visual), *Olindias muelleri* Haeckel, 1879 (se registraron 13 individuos adultos por censos visuales y se recuperaron dos juveniles recién liberados de los tentáculos de una *A. solida*) y *C. marsupialis* (observación recuperada de redes sociales).

Durante el periodo de estudio, los otros grupos zooplanctónicos han estado dominados por los copépodos, que comparten periodicidad con los decápodos (incluidos para la regresión en el grupo de Crustacea), con oscilaciones variables de abundancia. Debido a su presencia en las muestras de plancton, se observa que los moluscos (gasterópodos y bivalvos) tuvieron dos periodos reproductivos, uno en primavera y otro, menos intenso, en otoño. Los tunicados tuvieron oscilaciones bimensuales de abundancia con un pico mayor en junio de 2021, mientras que los foronídeos estuvieron presentes en la columna de agua desde noviembre de 2020 hasta mayo de 2021, con un pico en marzo de ese año. Los poliquetos, *Obelia* sp., y los cirrípedos (incluidos estos últimos en el grupo de crustáceos para la regresión) son grupos minoritarios durante todo el periodo de muestreo. *Obelia* sp. mostró una periodicidad similar a la de los crustáceos (Figura 7.4).

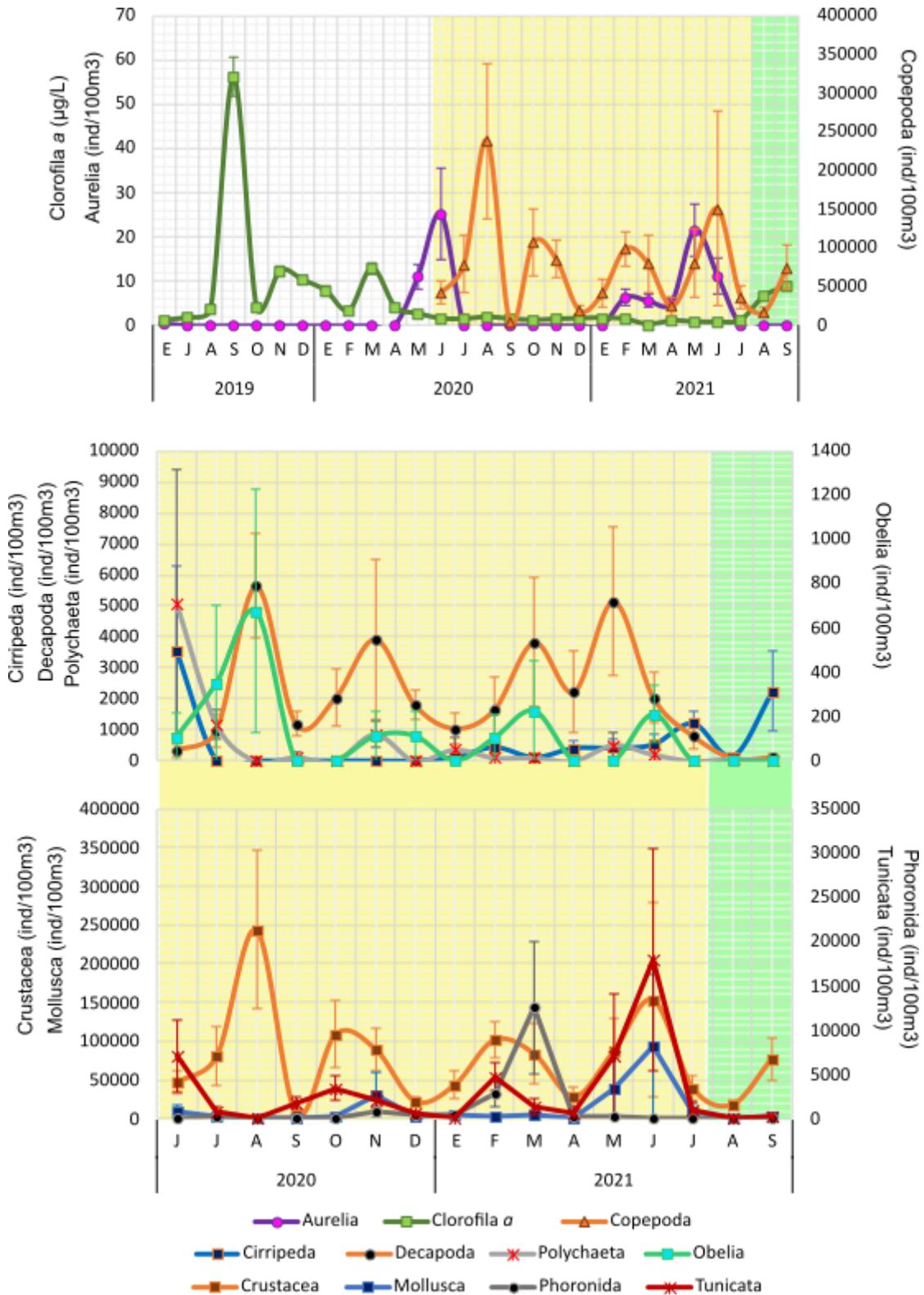


Figura 7.4. Evolución del plancton en la columna de agua del Mar Menor. El área blanca indica los valores previos al comienzo del periodo de estudio, mientras que las áreas coloreadas indican el periodo de estudio, siendo el área amarilla el periodo anterior a la crisis distrófica y la sombreada en verde de la crisis distrófica de 2021. Las barras indican el error estándar.

7.3.5. Factores influenciando la concentración de clorofila *a*

La regresión realizada utilizando las variables biológicas como explicativas no mostró ninguna respuesta significativa sugiriendo, así, una ausencia de control *top-down* por parte de ningún grupo zooplanctónico sobre la clorofila *a*. Para las variables hidrográficas y químicas, una selección hacia atrás dio como lugar una regresión lineal con la concentración de clorofila *a* positivamente relacionada con el fosfato, la salinidad y la temperatura ($p = 0$) y negativamente relacionada con el silicato ($p = 0$) (Tabla 7.2).

Tabla 7.2. Resultados del análisis de regresión con selección hacia atrás de variables realizado en la matriz de medias mensuales normalizadas para explicar la concentración de clorofila *a* en el metro ochenta superiores de la columna de agua del Mar Menor utilizando las variables biológicas, hidrográficas y químicas como variables independientes.

Efecto	Coficiente	Error estándar	T value	p-value
Intercepto	1.528E ⁻¹⁵	0.05126	0	1
Fosfato	0.5557	0.05810	9.563	0.000
Silicato	-0.5522	0.06707	-8.233	0.000
Salinidad	0.5333	0.05478	9.736	0.000
Temperatura	0.4493	0.07114	6.316	0.000

N = 16 promedios mensuales x 5 zonas = 80 muestras. Multiple R-squared = 0.8004. Adjusted R-squared = 0.7898. *p*-value = 0.000

Esta regresión no intenta construir un modelo predictivo para crisis futuras, pero sí resaltar los factores que han disparado la estudiada. Por ello, para analizar la contribución de cada variable incluida en la regresión en la explicación de la varianza de la clorofila *a* se han realizado tres particiones diferentes de la varianza.

Cuando se estudia el efecto de los factores agrupados en hidrográficos (temperatura y salinidad) y químicos (SiO_4^{4-} y PO_4^{3-}), observamos que los factores hidrográficos, por sí mismos, explican el 29.37 % de la varianza, mientras que los químicos explican un 44.25 %, y la interacción entre ellos un 5.35 % (Figura 5a). La segunda partición de la varianza, realizada con las variables de forma separada, muestra como el fosfato y la salinidad son los factores que más contribuyen a la explicación de la varianza, contribuyendo un 25.02 % y un 25.94 % respectivamente. El silicato y la temperatura explican, cada uno, un 18.47 % y un 10.76% de la varianza de la clorofila *a*. El 21.02 % de varianza de clorofila *a* permanece sin explicar mientras que la suma de las interacciones resulta prácticamente nula y refleja cierto ruido de fondo (Figura 5b).

Finalmente, cuando se añade un componente estacional, la contribución de los factores químicos permanece invariable, pero la contribución exclusiva a la explicación de la varianza de la clorofila *a* por parte de la temperatura y la salinidad se reduce. Esto indica que ambas se

encuentran influenciadas estacionalmente. La temperatura muestra un solapamiento casi completo con la estacionalidad, reduciéndose su contribución exclusiva de un 10.76 % a un 0.25 % con la inclusión de la estacionalidad. La reducción se debe a que la interacción entre ambos factores es responsable de un 10.51 % de explicación de la varianza de la clorofila *a*. En el caso de la salinidad la reducción de su contribución con la inclusión de la estacionalidad es de un 25.94 % a un 19.94 %, explicando la interacción entre factores un 6.03 % (Figura 5c).

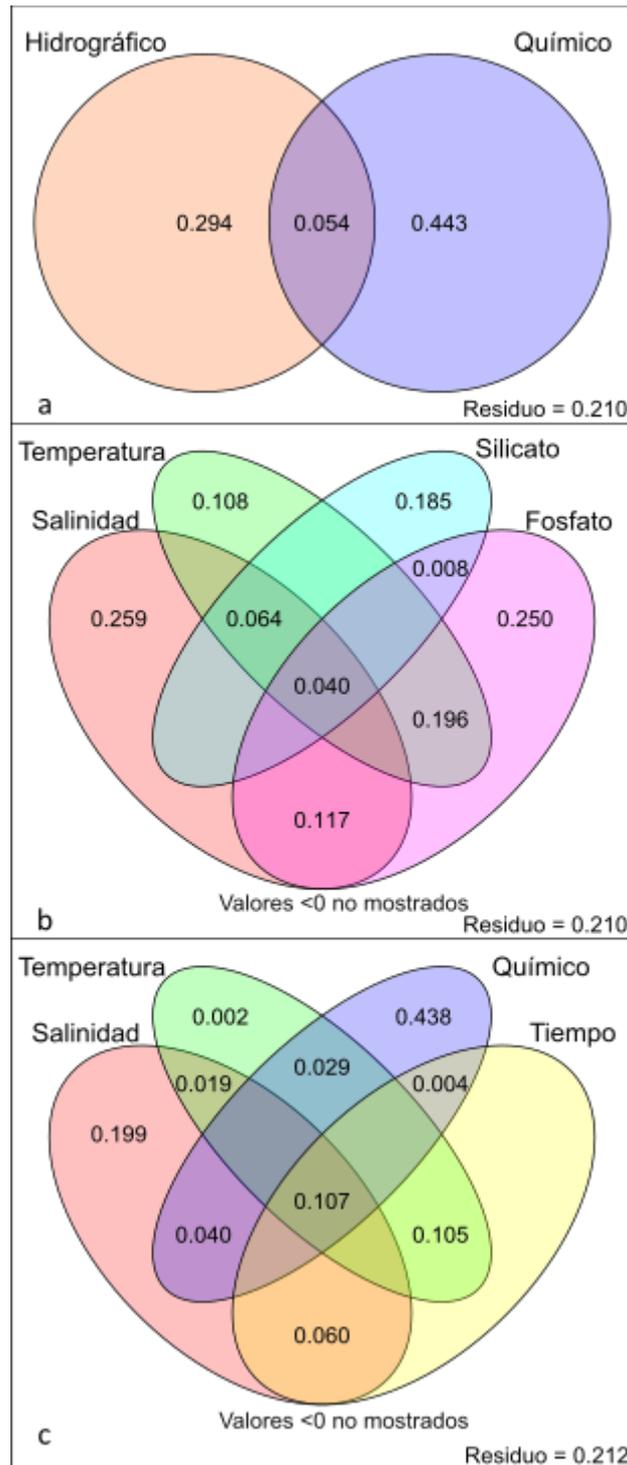


Figura 7.5. Partición de la varianza de la clorofila *a* normalizada explicada por análisis de regresión. a: Partición utilizando como variables explicativas las hidrográficas (temperatura y salinidad) y químicas (fosfato y silicato). b: Partición usando las cuatro variables sin agrupar. c: Partición usando salinidad, temperatura, compuestos químicos y estacionalidad como variables explicativas.

7.3.6. Análisis de la crisis distrófica de 2021 y de la respuesta diferencial entre el verano 2020 y el verano 2021

La ruptura del Mar Menor de 2021 estuvo caracterizada por un incremento marcado en la concentración de clorofila a , un mayor aporte de DIN y fosfato y una reducción en la abundancia de todos los grupos del zooplancton (Tabla 7.3). El incremento en la temperatura y la salinidad es indicador de que la rotura tuvo lugar durante el verano, lo que coincide con el análisis de regresión. Para eliminar el efecto estacional se ha realizado un segundo SIMPER comparando el verano anterior a la rotura (2020) y el de la crisis distrófica (2021). Este análisis muestra un resultado similar al SIMPER realizado para el factor 'rotura', indicando un aumento en la concentración de clorofila a , una mayor entrada de nitrógeno y fósforo y una reducción en la abundancia de los grupos zooplanctónicos. Durante el verano de la rotura, también se registra una reducción en la concentración de silicato (Tabla 7.4).

Tabla 7.3. Resultado del análisis SIMPER de una vía para el factor 'Rotura' en la matriz normalizada de promedios mensuales. Las medias y errores estándar se han calculado en la matriz de promedios mensuales. PERMANOVA por pares para el factor 'Rotura'.

Variable	Pre-rotura	Rotura	Contribución (%)
Clorofila a ($\mu\text{g/l}$)	1.28 \pm 0.07	7.75 \pm 1.10	24.79
Fosfato ($\mu\text{mol/l}$)	0.17 \pm 0.01	0.42 \pm 0.05	15.32
Oxígeno Disuelto (%)	106.62 \pm 0.70	94.68 \pm 2.95	12.39
Salinidad	41.78 \pm 0.12	43.37 \pm 0.14	9.02
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	21.36 \pm 0.72	28.13 \pm 0.22	6.55
DIN ($\mu\text{mol/l}$)	2.32 \pm 0.43	2.49 \pm 1.07	5.39
N/P	12.85 \pm 2.11	5.07 \pm 1.97	4.18
Crustacea (ind/100m ³)	8.1x10 ⁴ \pm 1.4x10 ⁴	4.88x10 ⁴ \pm 1.6x10 ⁴	4.05
<i>A. solida</i> (ind/100m ³)	5.71 \pm 1.66	0 \pm 0	3.81
Tunicata (ind/100m ³)	3474.7 \pm 1126.4	157.43 \pm 112.4	3.68
Mollusca (ind/100m ³)	2.7x10 ⁴ \pm 0.9 x10 ⁴	2063 \pm 932.39	3.68
Grupos	t	Permutaciones únicas	P(MC)
Pre-rotura, Rotura	3.6979	9936	0.0001

Pre-rotura = 14 medias mensuales x 5 zonas = 70 muestras. Rotura = 2 x 5 = 10 muestras

Tabla 7.4. Resultado del análisis SIMPER de una vía para el factor 'Verano' en la matriz normalizada de promedios mensuales. Las medias y errores estándar se calculan en la matriz de promedios mensuales. PERMANOVA por pares para el factor 'Verano'.

Variable	Verano 2020	Verano 2021	Contribución (%)
Clorofila a ($\mu\text{g/l}$)	1.61 \pm 0.13	5.57 \pm 1.10	31.01
Fosfato ($\mu\text{mol/l}$)	0.22 \pm 0.01	0.32 \pm 0.05	15.82
Crustacea (ind/100m ³)	1.1x10 ⁵ \pm 0.4x10 ⁵	4.5x10 ⁴ \pm 1.2x10 ⁴	15.27
Salinidad	41.68 \pm 0.21	42.98 \pm 0.18	13.66
Silicato ($\mu\text{mol/l}$)	19.07 \pm 1.16	13.05 \pm 1.49	9.84
DIN ($\mu\text{mol/l}$)	1.79 \pm 0.51	2.01 \pm 0.77	5.72
Grupos	t	Permutaciones únicas	P(MC)
VER2020, VER2021	2.7969	9949	0.001

Verano 2020 = 3 medias mensuales x 5 zonas = 15 muestras. Verano 2021 = 3 x 5 = 15 muestras

La ratio N/P indica que, a pesar de las entradas de nutrientes elevadas desde la cuenca de drenaje, actualmente el nitrógeno es, generalmente, el nutriente limitante para la proliferación de clorofila *a* en el Mar Menor, aunque existe una elevada variabilidad espaciotemporal (Figuras 7.2 y 7.3). La Figura 7.6 representa la distribución horizontal de la ratio N/P y del oxígeno disuelto en el fondo los días específicos en los que se produjo una rotura, de forma obvia y severa, del sistema de regulación del Mar Menor (9 de octubre de 2019 y 17 de agosto de 2021). Esos días estuvieron marcados por una fuerte entrada de nitrógeno a través de la rambla de El Albuñón (Figura 7.3d), donde la ratio N/P fue favorable al nitrógeno (Figura 7.6). Sin embargo, la distribución horizontal de la ratio es revertida rápidamente debido al consumo de nitrógeno y la entrada de fósforo (Figuras 7.3c, 7.6). En las dos ocasiones, el consumo de nitrógeno viene acompañado con una eliminación de oxígeno, produciendo una hipoxia severa (<20 % y <1.50 mg/l de oxígeno disuelto) frente al canal de El Estacio. Al sur de esa área la hipoxia fue severa el 9 de octubre de 2019 y moderada (<50 % y 3.30 mg/l de oxígeno disuelto) el 17 de agosto de 2021 (Figura 7.6).

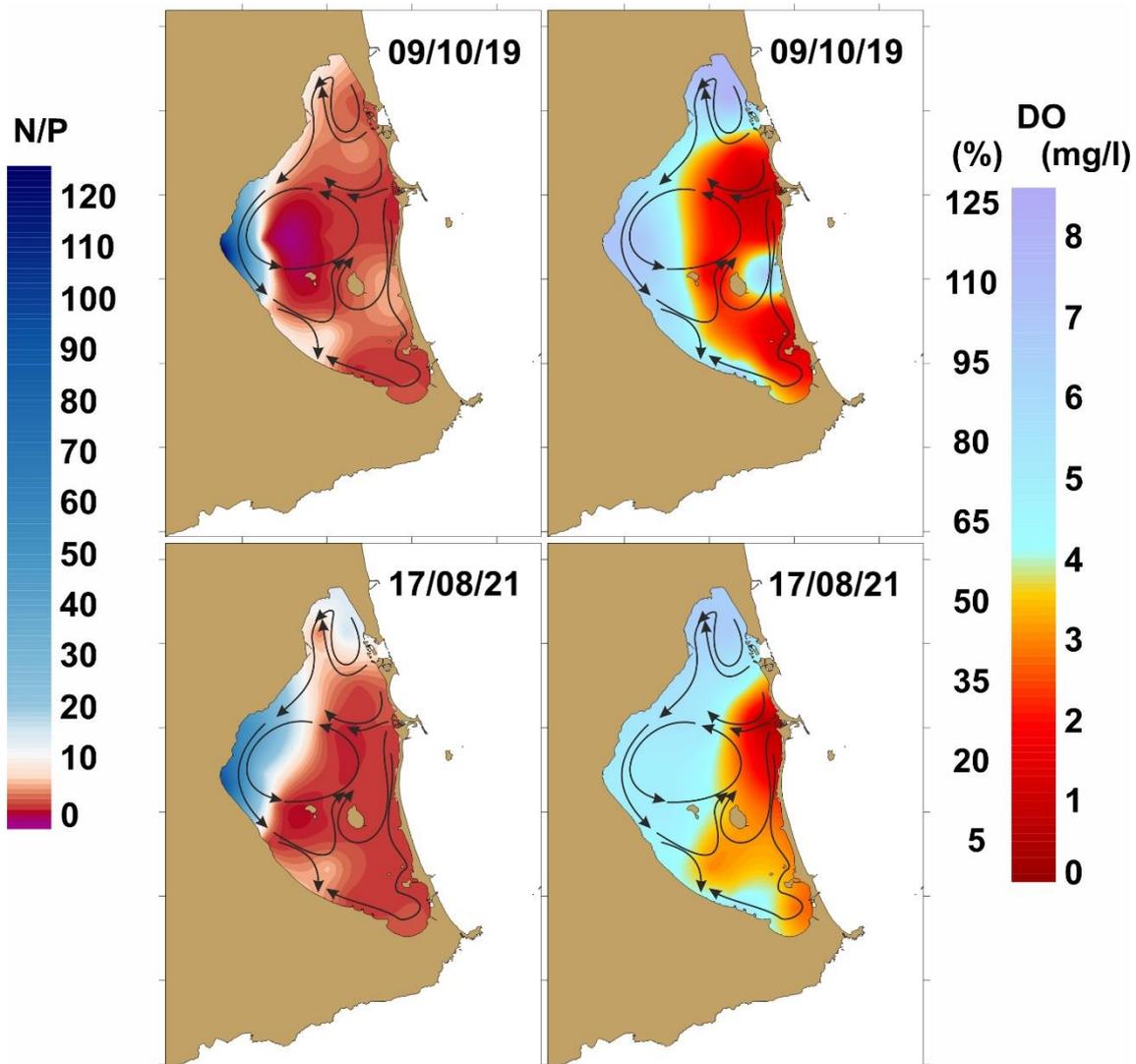


Figura 7.6. Distribución horizontal de la ratio N/P y del oxígeno disuelto en el fondo el 9 de octubre de 2019 y el 17 de agosto de 2021, con las principales corrientes del Mar Menor.

7.4 Discusión

Antes de que los cambios en el régimen agrícola de la cuenca de drenaje dieran comienzo a un proceso de eutrofización, el análisis de la red trófica del Mar Menor mostraba que los principales mecanismos para mantener la columna de agua en condiciones de oligotrofia consistían en la canalización de la producción primaria hacia el sistema bentónico y la exportación de otra parte de esta en forma de especies migratorias (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2020b). Después del comienzo del proceso de eutrofización, el control *top-down* de la red trófica pelágica fue complementado por la proliferación de las medusas *C. tuberculata* y *R. pulmo*, así como por el ictioplancton (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002; 2004; 2005a). Esta situación se mantuvo durante tres décadas, hasta la llegada de la crisis distrófica de 2016 (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a). Después de la primera crisis, se han registrado otras dos. Una, ocurrida tras las

lluvias torrenciales de septiembre de 2019 que produjeron una estratificación de la columna de agua, en la que una proliferación de fitoplancton impidió la llegada de luz a las capas profundas, dando lugar a un evento de anoxia/hipoxia junto con una mortandad masiva de peces en octubre de ese mismo año. El nivel de clorofila *a* se mantuvo elevado hasta finales de marzo de 2020, cuando la entrada de nutrientes asociada a precipitaciones y escorrentía de agua se redujo (Figuras 7.1 y 7.2). Todas las crisis distróficas del Mar Menor comparten como características comunes una elevada concentración de clorofila *a* debido a una alta entrada de nutrientes, principalmente de origen agrícola, temperatura elevada y una ausencia de las especies estivales de escifozoos. Sin embargo, mientras que la primera crisis de 2016 implicó principalmente una pérdida de la calidad del agua y la mortandad de las praderas bentónicas por una limitación lumínica, las crisis siguientes han estado asociadas a la aparición de eventos de hipoxia en capas profundas (Figura 7.6) y mortandad de organismos. Como se muestra en este capítulo, esto podría estar asociado con una mayor descarga de nutrientes desde la cuenca de drenaje, destacando especialmente el fosfato tras el consumo de nitrógeno tal y como refleja la baja ratio N/P.

7.4.1 Control *top-down* de la red trófica por parte del zooplancton gelatinoso

Durante las últimas décadas (1990-2020), las poblaciones de zooplancton gelatinoso han recibido una creciente atención (Pitt *et al.*, 2018) dada la interferencia que producen sus proliferaciones en las actividades humanas (Richardson *et al.*, 2009; Purcell *et al.*, 2013) y el creciente número de especies para el que se han registrado proliferaciones masivas (Capítulo 9; Fernández-Alías *et al.*, 2021). Sin embargo, también se han discutido los servicios ecosistémicos aportados por este grupo, como puede ser el papel en el mantenimiento de la calidad de las aguas mediante el control *top-down* de la red trófica (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002).

En el mismo periodo, el zooplancton gelatinoso también ha sido objeto de preocupación y estudio en el Mar Menor. Antes del ensanchamiento y dragado del canal de El Estacio (década de 1970; Figura 2.4) y la transición de una agricultura de secano a una de regadío (década de 1980; Figura 2.9) solamente *A. solida* se encontraba establecida en el ecosistema (Pérez-Ruzafa, 1989). El dragado de El Estacio trajo consigo un suavizamiento de las condiciones termohalinas del Mar Menor facilitando la entrada de nuevas especies de zooplancton gelatinoso que, a consecuencia de la mayor disponibilidad de nutrientes derivada del cambio de régimen agrícola, se establecieron en la laguna (Tabla 7.1). La composición específica de zooplancton gelatinoso lagunar se adscribe a la teoría de colonización y el modelo de confinamiento descrito por Pérez-Ruzafa *et al.* (2019b).

Las primeras especies de zooplancton gelatinoso que colonizaron la laguna tras el ensanchamiento de El Estacio fueron la medusa huevo frito, *C. tuberculata*, y la aguamala, *R. pulmo*. Este asentamiento se vio beneficiado por la ausencia de depredadores en su fase adulta. Además, estas dos especies son capaces de separar sus proliferaciones espacial y temporalmente de las realizadas por *A. solida* (ver Capítulos 5 y 6; Fernández-Alías *et al.*, 2020), lo que les ha permitido mantener poblaciones regulares durante los últimos 35 años. Durante este periodo se han detectado, además de las mencionadas anteriormente, otras seis especies de macro-zooplancton gelatinoso, entendiendo por este aquel que podemos detectar sin la utilización de microscopio (Tabla 1). En este listado de especies distinguimos aquellas que se han detectado de forma aislada y sin llegar a proliferar, como son *P. noctiluca*, *Cassiopea* sp. y *C. marsupialis*, y las que se han reproducido en una temporada particularmente propicia, pero aislada, como son *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Marambio *et al.*, 2013) y *O. muelleri* (Kousteni *et al.*, 2022). Durante el verano de 2022 se registró, además, la primera proliferación de la medusa de puntos australiana, *P. punctata* (ver Capítulo 8) siendo importante su monitoreo para determinar los efectos sobre el ecosistema. Su estado se ha actualizado de *marine straggler* a población lagunar tras volver a proliferar, aunque con densidades y tallas menores, durante el año 2023 (observación personal).

Hay que destacar que, a pesar de haber mantenido poblaciones abundantes, con proliferaciones concentradas en el periodo estival durante tres décadas, tanto *C. tuberculata* como *R. pulmo* han sufrido un colapso desde el año 2016 (ver Capítulo 6; Fernández-Alías 2023a). Dicho año, se produjo en el Mar Menor la primera crisis distrófica, caracterizada por una proliferación de fitoplancton en un fenómeno que localmente se denominó “sopa verde”. En esta línea se ha sugerido que el equilibrio existente entre dinoflagelados, algas y medusas es un equilibrio frágil (Boero, 2008; Fernández-Alías *et al.*, 2021). La reducción de abundancia ha sido tal que las máximas densidades encontradas en un día de muestreo, de individuos de *C. tuberculata* y *R. pulmo*, han sido 57 y 17 veces inferiores a las densidades registradas en el año 1997, considerado como pre-eutrófico (Capítulo 5; Fernández-Alías *et al.*, 2020). Por el contrario, la medusa luna, *A. solida* ha sido encontrada en densidades muy superiores a las registradas anteriormente. Estas observaciones suponen un apoyo a la hipótesis de que no todas las especies de la clase Scyphozoa responden de forma análoga a estímulos ambientales y que, el cambio de estas condiciones (*e.g.* cambio climático, eutrofización, modificación antrópica) afectará al grupo de forma desigual (Fernández-Alías *et al.*, 2021).

Las causas del colapso de las poblaciones de *C. tuberculata* y *R. pulmo* junto con el incremento de *A. solida* no se han esclarecido completamente, aunque se encuentran discutidas en mayor

profundidad en el capítulo 6. De forma sucinta, es importante resaltar que la fase bentónica, bien en forma de pólipo o su forma de resistencia, como quiste, juega un papel clave en la dinámica de las poblaciones de escifozoos y podría resultar fundamental en estas observaciones (Boero *et al.*, 2008; Schiariti *et al.*, 2014; Stone *et al.*, 2018). Podría atribuirse el colapso de las poblaciones a la retirada masiva de individuos implementada por el gobierno local desde la década de 1990 hasta 2014 pese a haberse probado su ineficiencia (Pérez-Ruzafa, 1997; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002). Sin embargo, los años 2011 y 2012 corresponden con las mayores proliferaciones registradas para *C. tuberculata* y *R. pulmo* respectivamente (Fernández-Alías *et al.*, 2023a). En cambio, a nivel bentónico, se debe resaltar que las diferentes especies del género *Aurelia* Lamarck, 1816 presentan estrategias multimodales de reproducción asexual en su fase pólipo, siendo esta una ventaja competitiva sobre *C. tuberculata* y *R. pulmo* (Prieto *et al.*, 2010; Purcell *et al.*, 2012; Schiariti *et al.*, 2014). Además, los pólipos de las especies del género *Aurelia* son capaces de tolerar las condiciones hipóxicas (Ishii *et al.*, 2008) que han caracterizado las crisis distróficas de 2019 y 2021 y son capaces de resistir la exposición prolongada a productos fitosanitarios, como herbicidas y pesticidas (Olguín-Jacobson *et al.*, 2020), mientras que la liberación de éfiras en *C. tuberculata* es sensible a las condiciones ambientales (Enrique-Navarro *et al.*, 2021).

El incremento en *A. solida* tiene, sin embargo, poca influencia en el control de las crisis distróficas dada su presencia invernal y primaveral en la columna de agua (Capítulos 5 y 6; Fernández-Alías *et al.*, 2020, 2023a) y la dependencia térmica de las crisis distróficas (Figuras 7.1 y 7.4). Sin embargo, conviene mencionar que tras la crisis de 2019, desencadenada por el arrastre masivo de nutrientes tras una DANA, se registró un descenso en la concentración de clorofila al enfriarse las aguas y que la clorofila fue reemplazada con una proliferación masiva de *A. solida*. Además, hay registros de que diferentes especies del género *Aurelia* son capaces de alimentarse de fitoplancton (Marques *et al.*, 2020; Stenvers *et al.*, 2020). La reducción de la abundancia de *C. tuberculata* y *R. pulmo*, que principalmente se alimentan de diatomeas en el Mar Menor, implica una eliminación del control *top-down* sobre el fitoplancton durante los periodos de alta temperatura (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002) facilitando así su proliferación. Es destacable que estos resultados concuerdan con los del capítulo 6, en los que todas las poblaciones de escifozoo en su fase medusa aparecen en la laguna predominantemente cuando los niveles de clorofila *a* son bajos (Fernández-Alías *et al.*, 2023a).

7.4.2. Dinámica del zooplancton durante el periodo comprendido entre junio de 2020 y septiembre de 2021

En los ecosistemas marinos, los copépodos, dada su abundancia, tienen un papel clave como conexión en la red trófica: controlan el fitoplancton mediante depredación, reciclan nutrientes al excretar compuestos nitrogenados y fosforados y sirven como fuente de alimento a medusas y peces (Steele *et al.*, 2011; Bueno-Pardo *et al.*, 2018; Marques *et al.*, 2020; Leoni *et al.*, 2021b). En el Mar Menor, el componente de zooplancton (>200 μm), en términos de abundancia, se encuentra dominado por copépodos (Figura 7.4) tal y como ocurre en otras lagunas costeras mediterráneas (Marques *et al.*, 2020; Papantoniou *et al.*, 2020). Sin embargo, y a pesar de su dominancia en el zooplancton, su abundancia varía hasta cuatro órdenes de magnitud en pulsos de duración variable, incluyendo un primer colapso de la población en septiembre de 2020 y un segundo colapso durante la crisis distrófica. Este segundo colapso no fue exclusivo del grupo de copépodos o de la fracción de crustáceos, sino que afectó a la totalidad de grupos zooplanctónicos (Figura 7.4). Un colapso similar al que se ha registrado en el Mar Menor, también durante una crisis distrófica anóxica, había sido registrado con anterioridad en otra laguna costera mediterránea en la que las proliferaciones masivas de algas y la anoxia fueron señalados como los causantes de dicho colapso (Papantoniou *et al.*, 2020). Este colapso durante la crisis distrófica vino precedido de un pico en la abundancia de todos los grupos considerados, siendo esto coherente con el aumento en la abundancia de zooplancton en lagunas costeras durante procesos de eutroficación (Gamito *et al.*, 2019).

Asumiendo que los registros más antiguos, de 1988, representan un estado pre-eutrófico del Mar Menor, se pueden observar numerosas diferencias (Figura 7.4; Gilabert, 2001). A pesar de mantenerse como el componente principal en la fracción de zooplancton estudiada, los copépodos, anteriormente, mantenían un biovolumen aproximadamente constante con mínimos de abundancia en septiembre (Gilabert, 2001), mientras que en el presente trabajo se encuentran fluctuaciones de abundancia mayores (Figura 7.4). Las principales diferencias ocurren en las formas larvianas de los filtradores bentónicos; con anterioridad se había registrado una marcada estacionalidad veraniega, mientras que aquí se encuentran dos picos reproductivos en primavera y otoño (Gilabert, 2001; Figura 7.4). Una explicación plausible para esta diferencia podría ser el colapso producido durante la crisis distrófica (Papantoniou *et al.*, 2020). Sin embargo, la comparación entre los dos conjuntos de datos debe hacerse con cautela por varias razones. Mientras que Gilabert (2001) realizó muestreos semanales, en una única estación, con una amplia gama de redes y luces de malla, nuestro diseño experimental demuestra la importancia de la variabilidad espacial, obteniendo valores mayores para la

desviación estándar que para la media en la mayoría de los grupos y muestras. Más allá de las limitaciones de ambos estudios, el alto grado de presión antrópica al que el ecosistema ha sido expuesto ha modificado la respuesta planctónica (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002) y, probablemente, sea causante de muchas de las diferencias observadas. Por tanto, la dinámica de zooplancton proporcionada debe ser considerada únicamente como la descripción de la comunidad bajo un régimen de eutrofización, siendo necesaria más investigación en el campo.

7.4.3. Análisis de la crisis distrófica y la respuesta diferencial entre el verano de 2020 y el verano de 2021

La eutrofización no es un estado, sino un proceso que debe ser monitorizado para comprender la evolución del ecosistema y adecuar las acciones de manejo (Nixon, 2009; Ferreira *et al.*, 2015). Cuando se convierte en crónica se registran cambios importantes, como son los episodios de anoxia, desbalances en la red trófica, descenso de las pesquerías o pérdida de servicios ecosistémicos (Keenish & de Jonge, 2011; Keenish, 2016). En los procesos de eutrofización es necesario diferenciar las causas (*e.g.* la entrada de nutrientes o el descenso de la presión sobre los eslabones inferiores) de sus consecuencias (*e.g.* hipoxia o mortandad de peces) (Nixon, 2009). En la laguna costera del Mar Menor, la clorofila *a* se ha descrito como el parámetro más característico de las anteriores crisis distróficas (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a). Por tanto, considerando las fluctuaciones en las variables biológicas, hidrográficas y químicas como posibles causas explicativas para el incremento de la clorofila, se ha realizado un análisis de regresión donde la clorofila *a* es una aproximación a la eutrofización.

Este análisis revela que la concentración de clorofila *a* en el Mar Menor, durante el periodo de estudio, ha sido dependiente de variables químicas (fosfato) e hidrográficas (temperatura y salinidad), mientras que la relación significativa con el silicato se debe a que este es un buen indicador del estado de crecimiento y degradación de las diatomeas (Steele *et al.*, 2011), siendo difícil esclarecer qué variable actúa como independiente, controlando a la otra. El crecimiento de las poblaciones de diatomeas implica el consumo de silicato para la construcción de las tecas; consecuentemente, puede actuar como un nutriente limitante en el crecimiento de estas y, al mismo tiempo, la degradación de estos organismos o su consumo por parte del zooplancton implica una liberación del silicato a la columna de agua (Cooper, 1933; Boyd *et al.*, 2010). Sin embargo, la concentración de clorofila *a* puede permanecer elevada después del consumo del silicato si tiene lugar una sucesión de fitoplancton desde grandes a pequeñas diatomeas, dinoflagelados o cianobacterias (Cooper, 1933; Fraga, 1967). Esta situación es la que se observó durante la crisis de 2016 cuando *Synechococcus* spp. Nägeli,

1849, que no utiliza el silicato, fue la especie dominante (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a; Mercado *et al.*, 2021).

Por otro lado, no se ha encontrado una relación significativa entre la concentración de clorofila *a* y las variables biológicas. No obstante, conviene resaltar que la ausencia de escifozoos y la reducción de la abundancia en la fracción de zooplancton son responsables de un 15.22 % de diferencia entre las fases pre-rotura y rotura, así como de un 15.27 % de la diferencia entre el verano de 2020 y el de 2021 (Tablas 7.3 y 7.4). Antes de 2016, año de la primera crisis distrófica (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a), existía un control *top-down* anual por la segregación en las proliferaciones de las tres especies dominantes de escifozoos y del ictioplancton (Capítulo 5; Fernández-Alías *et al.*, 2020), pero desde 2016, el deterioro en la calidad de las aguas y la extrema carga de nutrientes, considerando la variabilidad interanual de la comunidad zooplanctónica, parece superar el control *top-down* (Eloire *et al.*, 2010; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2013; Van Walraven *et al.*, 2015; Gamito *et al.*, 2019). La evolución de la laguna desde un estado oligotrófico a uno hipertrófico parece estar relacionada con una sustitución del control *top-down* por uno *bottom-up* (Gamito *et al.*, 2019; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a).

En relación a las variables hidrográficas se ha comprobado que existe una gran dependencia de la temperatura con la estacionalidad (Figura 7.5c), mientras que la salinidad ha mostrado una tendencia creciente desde los importantes eventos de precipitación previos a este estudio, contando, además, con oscilaciones estacionales (Figura 7.1). Hay que resaltar que las condiciones hidrográficas necesarias para que una crisis distrófica ocurra en el Mar Menor se alcanzarán anualmente desde mediada la primavera hasta mediados de otoño (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a), siendo necesario que las acciones de manejo que se tomen para controlar la entrada de nutrientes sean particularmente efectivas en estos periodos.

Dentro de los nutrientes, pueden observarse diferentes dinámicas relacionadas con su entrada o los regímenes de recirculación. La dinámica del silicato no parece estar asociada con entrada desde tierra sino con una recirculación dentro del sistema. El ciclo biogeoquímico del silicato necesita ser investigado en la laguna, incluyendo su relación con el aumento de temperatura, el papel que el flujo desde el sedimento puede jugar y la importancia del pH del agua (Cooper, 1933). Durante el verano se ha observado un incremento en su disponibilidad para las proliferaciones de fitoplancton, así como su precipitación al lecho marino si estas proliferaciones no tienen lugar (Figuras 7.2 y 7.3; Tabla 7.2).

Por el contrario, el nitrógeno y el fósforo, asociados a prácticas agrícolas y deposición urbana respectivamente, muestran entradas localizadas asociadas a las descargas de agua dulce que,

actualmente, provienen del acuífero bajo la cuenca de drenaje, retornos de riego o son posteriores a eventos de lluvias torrenciales (García-Aróstegui, 2018; Alcolea *et al.*, 2019; Dirección General del Mar Menor, 2022). Ambos nutrientes se alternan como factores limitantes para la proliferación del fitoplancton (Figuras 7.2 y 7.3). En el caso del fósforo, hasta la década de 1990, su entrada provenía de descargas directas, aumentadas durante el verano, habiéndose calculado que el 70 % del fosfato descargado en el Mar Menor tenía un origen urbano (García-Pintado *et al.*, 2007).

Tal y como se ha indicado en el capítulo 2, la población humana en la cuenca vertiente ha aumentado desde unos 28500 habitantes en 1970 hasta aproximadamente 105000 habitantes en 2011, concentrándose fundamentalmente en las áreas urbanas cercanas a la línea de costa del Mar Menor (Díaz-Romero *et al.*, 2017), con un elevado porcentaje de viviendas secundarias (entre un 45 y un 68 %). A pesar de este aumento en la presión, desde los 2000s, la construcción de una red de saneamiento urbana, con alcantarillado y sistemas de depuración, redujo significativamente las entradas de fósforo (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002, 2005b), convirtiéndolo en el nutriente limitante. Sin embargo, hay que resaltar que la mayoría de la red de alcantarillado no dispone de redes separadas para el agua de lluvia y de saneamiento y esto implica que, en periodos de lluvias torrenciales, las aguas urbanas pueden desbordarse y alcanzar la laguna, tal y como parece que ocurrió en 2019. Además, aunque la mayoría de las residencias están conectadas al alcantarillado, podrían existir algunas que, debido a su ocupación estacional (Romero Díaz *et al.*, 2017) o por otros motivos, no están conectadas a este, o al menos no lo están de forma funcional. De hecho, hay casas aisladas en la cuenca de drenaje y algunas áreas residenciales ilegales que no tienen sistema de alcantarillado (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002; Ribelles, 2022). Estas limitaciones al funcionamiento repercuten sobre la entrada de nutrientes al Mar Menor dado que el nivel freático en la cuenca de drenaje, después de la prohibición de extraer agua de los pozos para uso agrícola a raíz de la primera crisis distrófica en 2016, ha aumentado progresivamente hasta entrar en contacto con los pozos ciegos de las casas y zonas residenciales no conectadas a las redes de drenaje, facilitando nuevamente la descarga de fósforo a la laguna.

Las entradas de nitrógeno a la laguna, principalmente en forma de iones de nitrato, tienen origen agrícola y, aunque la entrada principal comúnmente ha estado asociada con la rambla de El Albuñón, la cual continua siendo todavía esta una de las vías principales, esta muestra ahora una rango de entrada más amplio a lo largo de la costa oeste, con variabilidad en la descarga superficial y subsuperficial en función del patrón de lluvias y del nivel freático (Pérez-

Ruzafa *et al.*, 2002, 2019a; García-Pintado *et al.*, 2007; García-Aróstegui, 2018; Alcolea *et al.*, 2019; García-Martínez, 2020; Dirección General del Mar Menor, 2022).

En este contexto, la crisis de 2021 probablemente estuvo originada por una entrada importante de nitrógeno a través de la rambla de El Albuñón el 17 de agosto de 2021, llegando esta descarga a un entorno en el que las condiciones para una proliferación de fitoplancton ya se encontraban presentes (Figura. 7.3); esto es, una elevada temperatura, disponibilidad de fosfato, el cual comenzó a entrar en la laguna a través de la costa interior de una forma significativa al principio de julio, y alta disponibilidad de silicato (Figuras 7.1, 7.2 y 7.3), en ausencia de los mecanismos de control *top-down* y de fijación de nutrientes. Durante esta crisis distrófica, al igual que en la anterior, de 2019, y como sucede en condiciones con una baja ratio N/P, el nitrógeno se consume rápidamente convirtiéndose en el nutriente limitante en un radio inferior a los tres kilómetros desde el punto de entrada (Fig. 7; Steele *et al.*, 2011). En ambas ocasiones, el consumo de nitrógeno vino acompañado de dos consecuencias bien documentadas de la eutrofización: consumo del oxígeno disuelto y mortalidad masiva de organismos bentónicos (Fig. 7; Nixon, 2009). La alta concentración de nitrógeno se registró también entre enero y abril del año 2020, lo que dio lugar a un aumento de la concentración de clorofila *a* hasta valores similares a los registrados en el verano de 2021. Sin embargo, esta proliferación no dio lugar a una crisis distrófica, probablemente como combinación de las bajas temperaturas, la menor intensidad lumínica y duración del fotoperiodo, así como la menor demanda de oxígeno por el zooplancton, bacterioplancton y descomponedores en un contexto de limitación por fósforo.

7.4.4 Posibles acciones de manejo

La recuperación de ecosistemas acuáticos donde se está desarrollando un proceso de eutrofización crónico no es una tarea sencilla, habiéndose incluso argumentado que, aunque se eliminen las entradas de nutrientes, estos habrían quedado atrapados durante el proceso en el sedimento marino, de donde pueden seguir liberándose durante años (Nienhuis, 1992). Sin embargo, la reducción en la entrada de fósforo ha resultado exitosa en el control de la eutrofización en lagos de agua dulce (Schindler, 2012; Schindler *et al.*, 2016) y la reducción en la descarga de nitrógeno ha proporcionado recuperaciones temporales en la calidad del agua del Mar Menor (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a).

Consideramos que las acciones de manejo deben actuar sobre las fuentes y los reservorios de ambos nutrientes. En el caso del fósforo, es necesario controlar sus entradas a través de los puntos urbanos (García-Pintado *et al.*, 2007) y modelar otras entradas difusas que puedan

estar relacionadas con otros usos humanos y con un elevado nivel freático. Con respecto al nitrógeno, ya se han realizado los cálculos de numerosas prácticas que reducirían significativamente las entradas a la laguna costera y su percolación al acuífero bajo la cuenca de drenaje sin que esto afecte de forma importante a la producción agrícola (Puertes *et al.*, 2021). En esta línea, la construcción de humedales actuando como filtros verdes (o su restauración en el caso de la cuenca vertiente del Mar Menor) también se ha demostrado efectiva para la reducción de la entrada de nitrógeno en escorrentías superficiales de agua (Tournebize *et al.*, 2017; Álvarez-Rogel *et al.*, 2020) y la construcción de biorreactores de astillas de cítricos para la desnitrificación de agua del subsuelo desalada ha resultado efectiva, especialmente con temperaturas elevadas, momento de mayor riesgo de desencadenamiento de una crisis distrófica (Díaz-García *et al.*, 2021). La descarga sub-superficial de nutrientes no debe ser ignorada dado que existe una elevada concentración de nitrato en el agua subterránea, muy superior a los límites permitidos por la Directiva Europea de Nitratos, y a que esta puede mezclarse con agua de origen urbano en el caso del fósforo. Por tanto, la reducción del nivel freático reduciría la entrada de ambos nutrientes (Alcolea *et al.*, 2019). El elevado nivel que presenta actualmente el nivel freático y su continuo aumento después de las restricciones a la extracción de agua le ha llevado a emerger superficialmente en el curso bajo de las ramblas y en muchas playas de la costa interior del Mar Menor, reduciendo la salinidad por la contribución de un agua dulce que también lleva elevadas concentraciones de nitrato y fosfato (García-Aróstegui, 2018; García-Martínez, 2020; Dirección General del Mar Menor, 2022). Es altamente probable que las medidas aisladas (por ejemplo, la reducción de la fertilización sin considerar la descarga sub-superficial o viceversa) no contribuyan de forma significativa a la recuperación del Mar Menor por sí mismas. Es por esto por lo que todas las acciones de manejo deben aplicarse de forma coordinada en un marco integrado de manejo del agua y con la infraestructura adecuada.

5. Conclusiones

Durante las etapas iniciales de los procesos de eutrofización, dada su capacidad de resiliencia, las lagunas costeras pueden mantener un estado de oligotrofia y buena calidad del agua. Sin embargo, estas condiciones, mantenidas a través del efecto combinado de canalizar la producción primaria hacia el compartimento bentónico, el control *top-down* de la red trófica y la exportación de biomasa fuera del sistema, pueden romperse si la entrada de nutrientes excede la capacidad de asimilación del ecosistema. Además, el comienzo de un proceso de eutrofización no está exento de molestias dado que aumentan las proliferaciones de escifozoos, que añaden su presión sobre el fitoplancton al control *top-down*, pero causan

interferencias con actividades humanas. La existencia de ejemplos en los que el fitoplancton toma el control del ecosistema, dando lugar a una transición de un control *top-down* a uno *bottom-up*, demuestra que el conocido como “océano gelatinoso”, en el que las medusas dominan el ecosistema, no es una etapa final de la degradación ecosistémica. Hay que considerar que no todas las especies de escifozoos han respondido de forma análoga al proceso de eutrofización, habiendo registrado la investigación realizada sobre el Mar Menor desarrollada en esta tesis doctoral una especie, *A. solida*, que ha aumentado su abundancia, y dos, *C. tuberculata* y *R. pulmo*, que han visto sus poblaciones significativamente reducidas. Finalmente, se puede concluir que las acciones de manejo en los procesos de eutrofización deben aplicarse de forma coordinada en un contexto de plan de manejo integrado del agua focalizado en la reducción de las descargas de agua dulce, rica en nutrientes, a la laguna.

Capítulo 8: Biogeografía mediterránea, proceso de expansión, colonización y ciclo de vida del escifozoos invasor *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld, 1884

8.1 Introducción

El mar Mediterráneo es un enclave de elevada biodiversidad, pero, al mismo tiempo, es un ecosistema confinado y sensible que afronta retos como la degradación de sus diferentes hábitats, el cambio climático y modificaciones en su biodiversidad y la composición de sus comunidades (Dailianis *et al.*, 2016). Centrando el enfoque sobre las colonizaciones por parte de especies del zooplancton gelatinoso, actualmente, un 13.5 % de las especies de este grupo que se han detectado en el Mediterráneo son alóctonas y, si se hace referencia exclusivamente a los escifozoos, el porcentaje es todavía superior (Killi *et al.*, 2020). Dentro del filo Cnidaria, las especies formadoras de proliferaciones masivas o prolíficas se concentran precisamente en la clase Scyphozoa (Hamner & Dawson, 2009), que, como se mencionaba anteriormente, es también la clase de zooplancton gelatinoso con mayor presencia de especies alóctonas en el mar Mediterráneo y la que más riesgo de registrar nuevas colonizaciones posee (Killi *et al.*, 2020).

Parte del aumento del interés que han despertado las proliferaciones de medusas en los últimos años (Pitt *et al.*, 2018) está relacionado con el incremento en el rango de distribución de algunas de las especies que componen el grupo (Capítulo 4; Purcell *et al.*, 2007; Richardson *et al.*, 2009; Fernández-Alías *et al.*, 2023b). De forma resumida, para que una especie del zooplancton gelatinoso aumente su rango de distribución de forma natural esta necesita poder alcanzar, dentro del periodo de tiempo al que se limita su vida pelágica, hábitats que favorezcan su asentamiento. En ocasiones, estas regiones pueden encontrarse más allá de la capacidad de dispersión inherente a la especie, por lo que se han propuesto diferentes vectores de traslocación antrópica entre los que se incluyen las aguas de lastre, el comercio de especies asociado a la mala gestión de acuarios y la apertura de nuevas vías y canales de comunicación marítima (Purcell *et al.*, 2007; Richardson *et al.*, 2009; Killi *et al.*, 2020). Estos mecanismos de dispersión antrópica, en los que el transporte por barco se sitúa como uno de los más importantes (Purcell *et al.*, 2007; Richardson *et al.*, 2009), posiciona a los puertos y a las lagunas costeras como lugares accesibles para la colonización. Además, como se desarrolla en profundidad en el capítulo 9, estos lugares se encuentran entre los más propensos a albergar proliferaciones masivas de escifozoos (Fernández-Alías *et al.*, 2021). Por lo tanto, no

resulta sorprendente que *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld, 1884, una especie prolífica que reside en lagunas costeras (Rippingale & Kelly, 1995), presente uno de los potenciales invasivos más altos de todo el mar Mediterráneo (Killi *et al.*, 2020).

La localización tipo de *P. punctata* se sitúa en Port Jackson, Australia (von Lendenfeld, 1884), y en su rango de distribución 'nativo' u 'original' se incluyen otras localizaciones del Indo-Pacífico como las lagunas costeras australianas, el archipiélago de Filipinas y Tailandia (Rippingale & Kelly, 1995; Graham *et al.*, 2003). Durante el siglo XX, la distribución de esta especie incrementó con su llegada, en primer lugar, al Pacífico este (Larson & Arneson, 1990) para, posteriormente, atravesar el canal de Panamá y colonizar las aguas del Atlántico tropical (García, 1990) y el golfo de México (Graham *et al.*, 2003). La primera detección de esta especie en el mar Mediterráneo data del año 1965 en la costa de Israel (Galil *et al.*, 1990) y que, junto con una segunda observación en Egipto en el año 1986 (Atta, 1991), representan la totalidad de registros de la especie en el siglo XX dentro de este mar. Sin embargo, desde el año 2005, se ha registrado una expansión y colonización de esta especie por toda la cuenca mediterránea (Abed-Navandi & Kikinger, 2007; Galil *et al.*, 2009; Madkour *et al.*, 2021; Kaminas *et al.*, 2022). El patrón de colonización revela, con cierto grado de confianza, que la entrada de la especie tuvo lugar a través del canal de Suez (Mizrahi *et al.*, 2021), pero los mecanismos de dispersión una vez alcanzado el Mediterráneo no se han detallado. Además, los estudios anteriores que han tratado de abordar la biogeografía de esta especie en el mar Mediterráneo han omitido la realización de una búsqueda sistemática en la bibliografía o han ignorado las observaciones registradas en las bases de datos de biodiversidad y medusas (Madkour *et al.*, 2021; Kaminas *et al.*, 2022).

Esto ha resultado en la generación de bases de datos incompletas que necesitan ser revisadas para profundizar en el conocimiento de la especie. En el caso del Mar Menor, la primera detección se realizó por un vecino de Los Urrutias en julio de 2017 (Comunicación personal Navarro-Leandro J.), aunque el sistema de monitorización no la detectó hasta el año 2018. Desde entonces, esta especie ha presentado registros dispersos en la laguna hasta que consigue cerrar su ciclo de vida entre los años 2021 y 2022, con posterioridad a los colapsos de las especies de escifozoos estivales, *Cotylorhiza tuberculata* (Macri, 1778) y *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778). Esta monitorización de la especie, realizada quincenalmente, desde la primera detección hasta que cierra su ciclo de vida, constituye el único ejemplo disponible para este escifozoo a nivel global y permite profundizar en los mecanismos de su expansión.

Debido a lo anterior se ha fijado como objetivo general de este capítulo la determinación de la biogeografía mediterránea de *P. punctata* y sus mecanismos de colonización. Este objetivo general se subdivide en los siguientes objetivos específicos:

- Revisar sistemáticamente las observaciones de *P. punctata* en el mar Mediterráneo.
- Detallar el proceso de colonización del Mar Menor por parte de *P. punctata*.
- Parametrizar el crecimiento, mortalidad y asociación a intervalos térmicos de *P. punctata* en el Mar Menor.
- Establecer una hipótesis para su dispersión por el mar Mediterráneo en base a los registros y el proceso de colonización del Mar Menor.

8.2 Materiales y métodos

8.2.1 Biogeografía mediterránea

Se ha elaborado una base de datos que reúne todas las observaciones disponibles de *P. punctata* en el mar Mediterráneo y sus márgenes (mar Rojo y golfo de Cádiz). Para desarrollarla, se ha llevado a cabo una adaptación del método PRISMA (*Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analysis*) (Moher *et al.*, 2009). En primer lugar, se ha utilizado el algoritmo de búsqueda «Phyllohriza OR “spotted jellyfish” OR “australian jellyfish” OR “spotted australian jellyfish”» en las bases de datos SCOPUS y *Web of Science* (WOS) obteniendo 70 y 71 resultados respectivamente. Tras la eliminación de los duplicados se mantienen 87 artículos. Se utilizan dos criterios de inclusión para la selección de los artículos: i) el estudio se desarrolla en el mar Mediterráneo, mar Rojo o golfo de Cádiz, y ii) el estudio proporciona avistamientos de *P. punctata*. Un total de 15 artículos cumplían los dos criterios.

Los algoritmos de búsqueda de SCOPUS y WOS devuelven aquellos artículos para los que el término utilizado se encuentra en el resumen, título o palabras clave. Por el contrario, el algoritmo que utiliza Google Scholar, mucho más flexible, también busca el término clave en el cuerpo del artículo y las referencias, pero incluye, además, artículos que ni siquiera llevan el término proporcionado, pero que el motor de búsqueda “considera” sinónimos o términos relacionados. Esto disminuye su precisión y lo inhabilita para búsquedas sistemáticas al no garantizar repetibilidad, pero puede ser un complemento a los motores profesionales de búsqueda (Boeker *et al.*, 2013; Haddaway *et al.*, 2015). Uno de sus principales problemas es que, al ser tan flexible, aumenta en exceso el número de artículos devueltos y necesita de un mayor refinado de los algoritmos de búsqueda. En este caso, al utilizar el mismo algoritmo que en SCOPUS y WOS, el número de resultados aumenta de 70-71 hasta 1640. Por ello, en esta

plataforma, el algoritmo se ha sustituido por «"Phyllorhiza punctata" AND "Mediterranean"» siendo el principal cambio el del operador *booleano* OR por AND. Con este algoritmo, el motor de Google Scholar devuelve 700 artículos que, utilizando los criterios de inclusión anteriormente descritos y eliminando los duplicados, aumentan la selección final en 6 artículos, hasta un total de 21.

La segunda etapa de la elaboración de la base de datos consistió en extraer las observaciones de las principales bases de datos de biodiversidad y medusas: *Jellyfish Dataset Initiative* (JeDI), *Ocean Biodiversity Information System* (OBIS), *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF), *MedusApp*, *JellyWatch*, *Observadores del Mar*, *The Mediterranean Science Commission* (CIESM), *The Policy Oriented Marine Environmental Research in the Southern European Seas* (PERSEUS), *Jellyfish Sightings Along the Italian Coast 2009-2017*, y la Campaña Informativa de Presencia de Medusas a lo largo de la costa de la Comunidad Valenciana (2010-2021). Las observaciones disponibles se inspeccionaron manualmente y se seleccionaron cuando la especie podía confirmarse y la observación se ubicaba en el mar Mediterráneo, mar Rojo o golfo de Cádiz. Finalmente, se completó la base de datos con las observaciones disponibles del sistema de monitorización del Mar Menor (Capítulo 2) y se eliminaron los duplicados.

Para añadir contexto oceanográfico, cuando se proporcionan, se ha complementado la observación en la base de datos con la concentración de clorofila superficial (SSC), temperatura superficial (SST) y salinidad en superficie (SSS) procedente de la fuente original. Para aquellas observaciones donde esta información no se encontraba disponible, se ha asignado la SST y SSC disponibles en el servidor del observatorio terrestre de la NASA (NEO, <https://neo.gsfc.nasa.gov/>), obtenidas por medición satélite con resolución espacial de 0.1 grados y promediadas mensualmente. Los parámetros de las observaciones provenientes del Mar Menor fueron recolectados *in situ*.

Para representar la expansión de *P. punctata* dentro del mar Mediterráneo se han calculado las isolíneas anuales de la expansión de esta especie a partir de la fecha de la primera observación en cada localidad por medio del método *kriging* en el programa Surfer. Finalmente, para ahondar en la ecología de *P. punctata*, se analizaron los artículos seleccionados en busca de indicadores de la presencia de zooxantelas en los individuos detectados. Cuando esto no aparecía indicado en el texto, pero se proporcionaba una fotografía del ejemplar se ha asignado a las diferentes poblaciones una categorización de presencia o ausencia de zooxantelas en los ejemplares que las componen (Tabla Suplementaria 8.1) utilizando la escala

de coloración de Bolton & Graham (2004) para definir la concentración de zooxantelas en *P. punctata*.

8.2.2 Datos del sistema de monitorización

En este capítulo se presentan los datos ambientales y biológicos recolectados entre enero de 2021 y diciembre de 2022, periodo en el que *P. punctata* cierra su ciclo de vida en el interior del Mar Menor. En ese periodo se realizaron los muestreos de forma quincenal, con dos muestreos por mes, a excepción de los meses de agosto: en agosto de 2021 se realizó una campaña de monitoreo adicional para registrar la evolución de una crisis distrófica (ver Capítulo 8) y en agosto de 2022 se realizó una campaña adicional para detallar en mayor profundidad la primera proliferación masiva de *P. punctata* en el Mar Menor. Las campañas siguieron el diseño detallado en el capítulo 2, y en las dos adicionales también se realizaron arrastres con la red de plancton de 500 μm . En los censos visuales de medusas, los ejemplares en esta fase de *P. punctata* se clasificaron en clases de talla de 5 cm en función del diámetro de la campana, desde el intervalo de 0-5cm hasta el intervalo 40-45cm.

8.2.3 Ciclo de vida

Crecimiento y mortalidad

Tal y como se expone en el capítulo 5, el crecimiento de la fase medusa de los escifozoos puede ajustarse a un modelo de Von Bertalanffy (*Von Bertalanffy Growth Function*, VBGF) cuando se parte de una base de datos talla-frecuencia (Bertalanffy, 1938; Palomares & Pauly, 2009; Fernández-Alías *et al.*, 2020). El cálculo de los parámetros de crecimiento realizado en este capítulo para la población de *P. punctata* del año 2022 en el Mar Menor sigue la metodología expuesta en el capítulo 5: separación de la población en las cohortes que la componen por el método de Bhattacharya para la resolución de una distribución en componentes gaussianos (Bhattacharya, 1967) e implementación del método ELEFAN (Brey & Pauly, 1986) en el paquete 'TropFishR' del programa R (Mildenberger *et al.*, 2017; R Core Team, 2021).

Dado que la metodología se encuentra detallada en el capítulo 5, en este apartado únicamente se describen las modificaciones de la misma realizadas para el ajuste de la curva de *P. punctata*. El cálculo de cohortes por el método de Bhattacharya (Bhattacharya, 1967) determinó que la población del Mar Menor en el año 2022 estuvo compuesta por una única cohorte (Figura Suplementaria 8.1) y que no debía dividirse la población en componentes gaussianos.

Para el cálculo de los parámetros de crecimiento de la Ecuación 5.2 se implementaron las dos metodologías disponibles en 'TropFishR': con una longitud asintótica variable (L_{∞}) o con una

longitud asintótica fija. En primer lugar, se realizó un análisis de la respuesta en superficie (*Response Surface Analysis*, RSA) con diferentes combinaciones de K ($0.5 - 6 \text{ año}^{-1}$) y L_{∞} ($42.5 - 52.5 \text{ cm}$). El RSA revelaba un área de alta probabilidad ($K = 1.2-1.7 \text{ año}^{-1}$) para todas las L_{∞} analizadas (Figura Suplementaria 8.2). En el siguiente paso, a pesar de su puntuación, se descartaron todos los modelos para los que la longitud asintótica era inferior a las máximas tallas registradas en el campo ya que no explicaban los datos recopilados. Posteriormente, utilizando una L_{∞} fija, se comprobaron 5 modelos, en intervalos crecientes de 1 cm, desde el intervalo inmediatamente superior al máximo registrado en los censos visuales ($47.5 - 52.5 \text{ cm}$). Finalmente, se construyó el modelo con el mejor ajuste para cada uno de los intervalos. La mortalidad total y la supervivencia se calculó siguiendo las indicaciones del capítulo 5.

Asociación térmica

La metodología aplicada para el cálculo de la asociación de *P. punctata* a un intervalo térmico, tanto en su fase medusa como en la fase éfira, es idéntica a la descrita en el capítulo 6 para las especies *Aurelia solida* Browne, 1905, *C. tuberculata* y *R. pulmo*. Es decir, se aplica una modificación del método de distribuciones de frecuencias acumuladas (CFD) de Perry & Smith (1984).

Tal y como se menciona en el capítulo 6, la asociación de la fase éfira a un determinado intervalo térmico es indicador de una estrobilación cercana en el tiempo ya que la ocurrencia de este evento es más probable que la supervivencia de la éfira por un periodo extendido de tiempo. De forma similar, la asociación de la fase medusa con un intervalo térmico indica el umbral existente para la transición de la fase éfira a la fase medusa.

La única diferencia entre la metodología expuesta en el capítulo 6 y la de este capítulo se refleja en el número de intervalos en los que se construye el CFD de la temperatura sin ponderar y ponderada por la abundancia de *P. punctata*: entre 1997 y 2021 la temperatura del agua había registrado un mínimo de 9.17 °C y un máximo de 31.5 °C . En el periodo comprendido por este estudio, y siguiendo la tendencia del tercer periodo de anomalía térmica identificado en el capítulo 6, las temperaturas han oscilado entre un mínimo de 9.54 °C y un máximo, récord desde que se tienen registros de temperatura en el Mar Menor (Tabla 2.2; Capítulo 6), de 32.45 °C . Por lo tanto, el número de intervalos de longitud 1 °C se amplía de 23 (Capítulo 6) a 24.

8.3 Resultados

8.3.1 Biogeografía mediterránea

Se ha elaborado una base de datos, combinando los registros presentes en la bibliografía, las bases de datos y los propios del sistema de monitorización del Mar Menor, de 156 observaciones en el mar Mediterráneo y 30 observaciones pertenecientes al golfo de Cádiz, en la costa atlántica española. En orden cronológico, los primeros registros de *P. punctata* por país en el Mediterráneo corresponden a Israel (1965), Egipto (1985), Grecia (2005), Italia (2009), Turquía (2010), Siria (2011), Túnez (2012), España (2012), Líbano (2015), Libia (2015), Malta (2016), Chipre (2022) y Marruecos (2022). En las aguas españolas del océano Atlántico, tras atravesar el estrecho de Gibraltar, los primeros registros son del año 2018 (Figura 8.1a; Tabla Suplementaria 8.2). La fase éfira se ha detectado en cuatro hábitats semiconfinados: la bahía de Vlyho (Grecia), la laguna de Bizerta (Túnez), el Mar Menor (España) y el lago Sülüngur (Turquía). De hecho, es en áreas semiconfinadas y las zonas circundantes donde existe una mayor predominancia de registros para esta especie en el mar Mediterráneo, hábitats que incluyen puertos comerciales, lagunas costeras, salinas, bahías semiconfinadas, estuarios y deltas (Tabla 8.1).

El cálculo de las isóneas de expansión de la especie revela que ésta no ha ocurrido únicamente en dirección este-oeste, sino que determinadas localizaciones han servido como focos de colonización bidireccionales tras el asentamiento de la especie. Es decir, la estrategia de *P. punctata* en el mar Mediterráneo consistía en alcanzar una localización, completar el ciclo de vida y emitir partículas al área circundante (Figura 8.1b). Siguiendo los patrones de isóneas y primeras detecciones, se ha establecido el primer foco de expansión en la costa de Israel, desde donde alcanzaría la bahía de Vlyho (Grecia). A su vez, desde aquí, lugar donde se detectan por primera vez las éfiras, se emiten partículas hacia el este y el oeste, donde aparecen tres nuevos focos de expansión: costa noreste de Cerdeña (Italia), laguna de Bizerta (Túnez) y delta del Ebro (España).

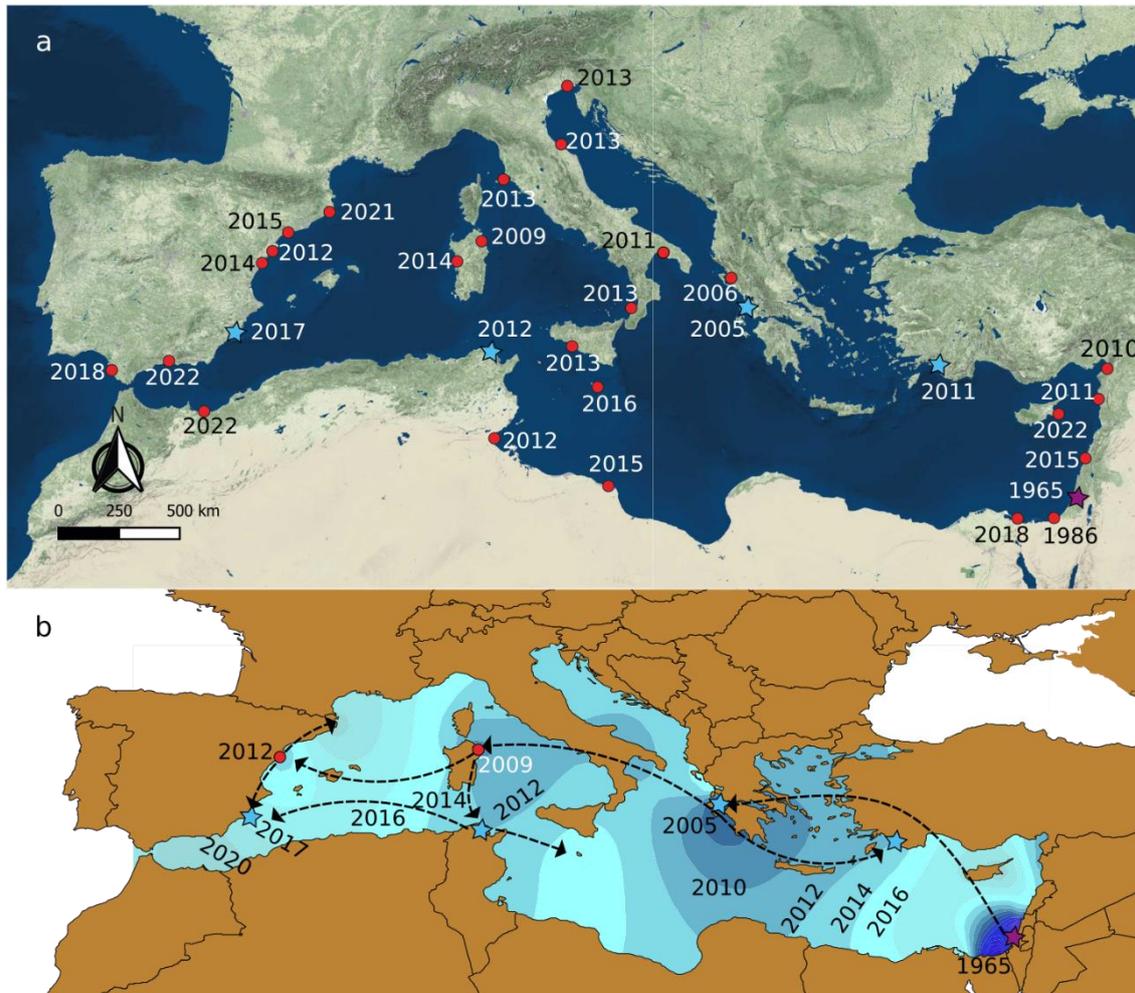


Figura 8.1. Distribución de *Phyllorhiza punctata* en el mar Mediterráneo. Los puntos rojos indican localizaciones donde solo se ha encontrado la fase medusa, las estrellas azules indican lugares donde existen registros tanto de la fase éfira como de la fase medusa y la estrella púrpura indica la localización del primer registro en el mar Mediterráneo. Se ha dividido la visualización en dos componentes: a) fecha del primer registro por localidad y b) isóneas anuales de distribución calculadas por kriging con flechas de posibles trayectos superpuestas.

Tabla 8.1. Hábitats semiconfinados en los que se ha registrado *Phyllorhiza punctata*: país, localidad, hábitat y referencia original.

País	Localidad	Hábitat semiconfinado	Referencia original
Egipto	Port Said	Puerto, laguna costera, delta	Madkour <i>et al.</i> , 2020
	El-Arish	Puerto, laguna costera	Atta, 1991
Grecia	Bahía de Vlyho	Bahía confinada	Abed-Navandi & Kikinger, 2007
	Igoumenitsa	Puerto, laguna costera	Abed-Navandi & Kikinger, 2007
Israel	Ashdod	Puerto	Galil <i>et al.</i> , 2009
	Haifa	Puerto	Galil <i>et al.</i> , 2009
	Tel Aviv	Estuario, puerto	GBIF
Italia	Isola d'Elba	Puerto	GBIF, OBIS, Jellyfish sighting along the Italian coast 2009-2017
	Laguna Marano	Laguna costera	GBIF, OBIS, Jellyfish sighting along the Italian coast 2009-2017
	Pessaro	Estuario, puerto	GBIF, OBIS, Jellyfish sighting along the Italian coast 2009-2017
	Porto Cesareo Cerdeña	Laguna costera, puerto Bahía confinada, puerto, laguna costera	GBIF Boero <i>et al.</i> , 2009
Libia	Al Dafiniyah	Puerto	Rizgalla & Crocetta, 2020
Malta	Malta	Salinas	Deidun <i>et al.</i> , 2017
Marruecos	Saïdia	Estuario y puerto	GBIF
España	Delta del Ebro	Delta	Barrado <i>et al.</i> , 2014
	Mar Menor	Laguna costera	Fernández-Alías <i>et al.</i> , 2022
	Cádiz	Marisma	Enrique-Navarro & Prieto, 2020
	Torre Vieja	Salinas y Puerto	Observadores del Mar
Siria	Lattakia	Puerto	Durgham, 2011
Túnez	Laguna Bizerta	Laguna costera	Gueroun <i>et al.</i> , 2015
Turquía	Lago Sülüngür	Laguna costera	Killi, 2020

Las observaciones de *P. punctata* indican un patrón estacional de aparición de la especie: las primeras observaciones tienen lugar en junio y julio, el máximo de registros se alcanza entre agosto y septiembre para posteriormente reducirse paulatinamente el número de observaciones hasta su desaparición en los meses de invierno (Figura 8.2a). La mitad de los registros de *P. punctata* ocurre en un estrecho margen de SST, entre 23.83 y 26.99 °C (mediana de 25.5 °C y media de 24.98 °C), los bigotes extienden el rango de detecciones desde 19.41 °C hasta 31.36 °C, con una observación anómala que sitúa el mínimo en 12.41 °C. Por el contrario, los registros se distribuyen a lo largo de un amplio intervalo de SSS debido a la presencia de la especie desde deltas y estuarios hasta balsas salineras (Tabla 8.1). En el caso de la SSC, la mitad de los registros ocurren con concentraciones entre 0.2 y 0.79 µg/l, pero la mitad superior alcanza valores de SSC de 8.74 µg/l, con observaciones atípicas llegando hasta 15.32 µg/l (Figura 8.2b).

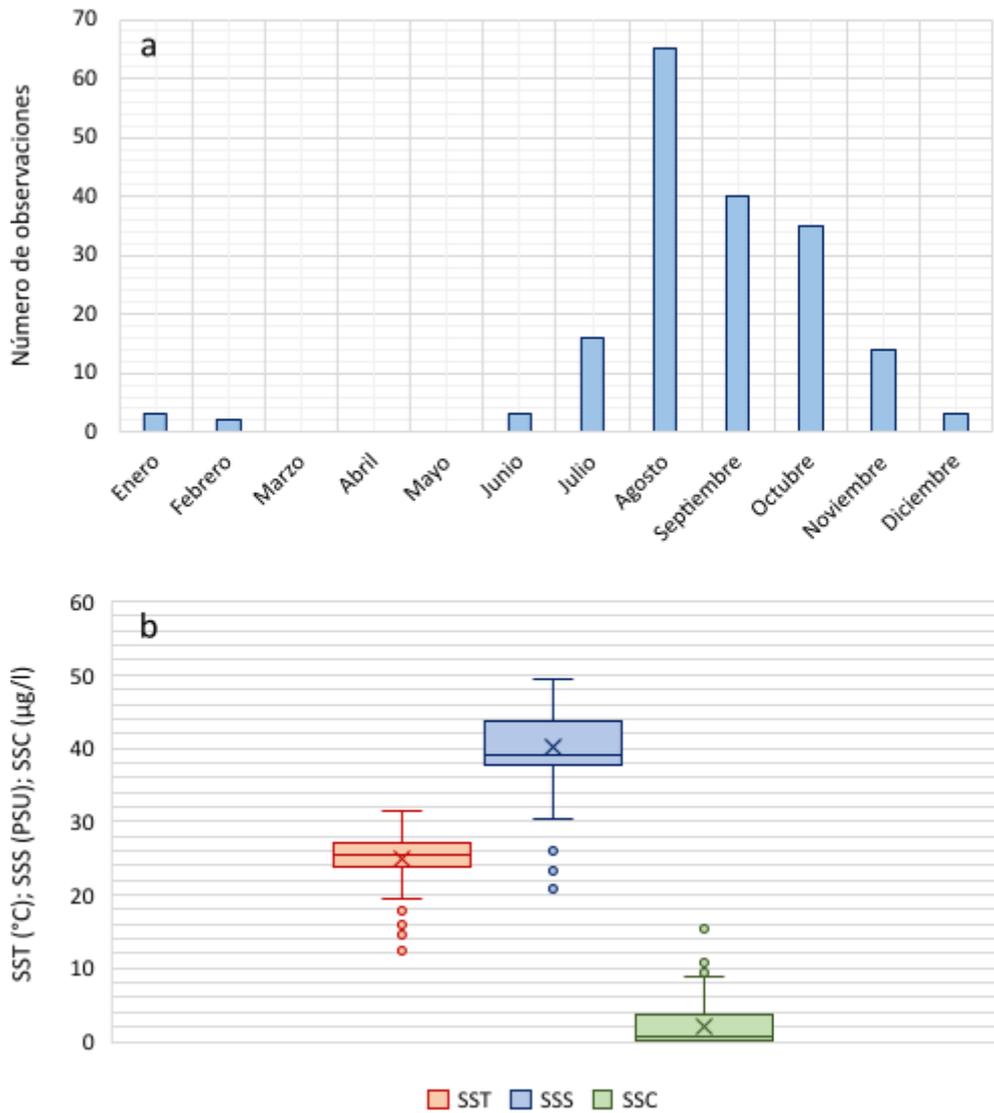


Figura 8.2. a: Número de observaciones por mes de *Phyllorhiza punctata* en el mar Mediterráneo. b: Diagrama de cajas y bigotes de las variables ambientales asociadas a cada observación de *P. punctata* en el mar Mediterráneo. SST: temperatura superficial del mar, SSS: salinidad superficial del mar, SSC: concentración de clorofila a superficial.

8.3.2 Datos del sistema de monitorización del Mar Menor

Tanto SST como SSS presentan un patrón estacional en el Mar Menor influenciado por la radiación global, la temperatura del aire y la precipitación. El máximo de SST se alcanza durante los meses de julio y agosto (máximo 31.48 ± 0.09 °C, media \pm error estándar, del 28 de julio de 2022) y el mínimo en enero (mínimo 10.02 ± 0.07 °C, 18 de enero de 2021). SSS osciló, en el periodo de estudio, entre un mínimo de 40.21 ± 0.04 en abril de 2022, después de un periodo de lluvias particularmente pronunciado, y un máximo de 44.12 ± 0.07 en octubre de 2023 (Figura 8.3a). El Mar Menor es propenso a sufrir crisis distróficas, caracterizadas por

proliferaciones masivas de fitoplancton durante los meses de verano (Capítulo 7; Fernández-Alías *et al.*, 2022). En la última, que se analiza en detalle en el capítulo 7 de esta tesis, ocurrida entre los meses de agosto y septiembre del año 2021, se alcanzó un máximo de SSC de $14.91 \pm 2.04 \mu\text{g/l}$ el día 25 de agosto de ese mismo año. Durante el año 2022, no se produjo ningún afloramiento masivo de fitoplancton y la concentración de SSC permaneció por debajo de $2.3 \mu\text{g/l}$ (Figura 8.3b)

En el año 2021 se recolectó una única éfira de *P. punctata*, el 5 de mayo, en la estación de muestreo E02 (Figura 2.10) y se detectaron 5 ejemplares en fase medusa, por medio de censos visuales, entre octubre y diciembre (Figura 8.3b). La primera proliferación de esta especie en el Mar Menor ocurrió en el año 2022. La aparición de las éfiras coincidió con el incremento de SST en una ratio de $0.11 \text{ }^\circ\text{C/día}$ (Figura 8.3) y su presencia se detectó en la columna de agua desde junio hasta octubre con un máximo de $3.52 \pm 1.12 \text{ ind/100 m}^3$ en septiembre. La fase medusa se detectó durante esta proliferación desde el 2 de agosto de 2022 (1 ejemplar) hasta el 10 de enero de 2023 (4 ejemplares), alcanzando el máximo de abundancia el 6 de septiembre de 2022 con una densidad de $3.58 \pm 2.95 \text{ ind/100 m}^3$.

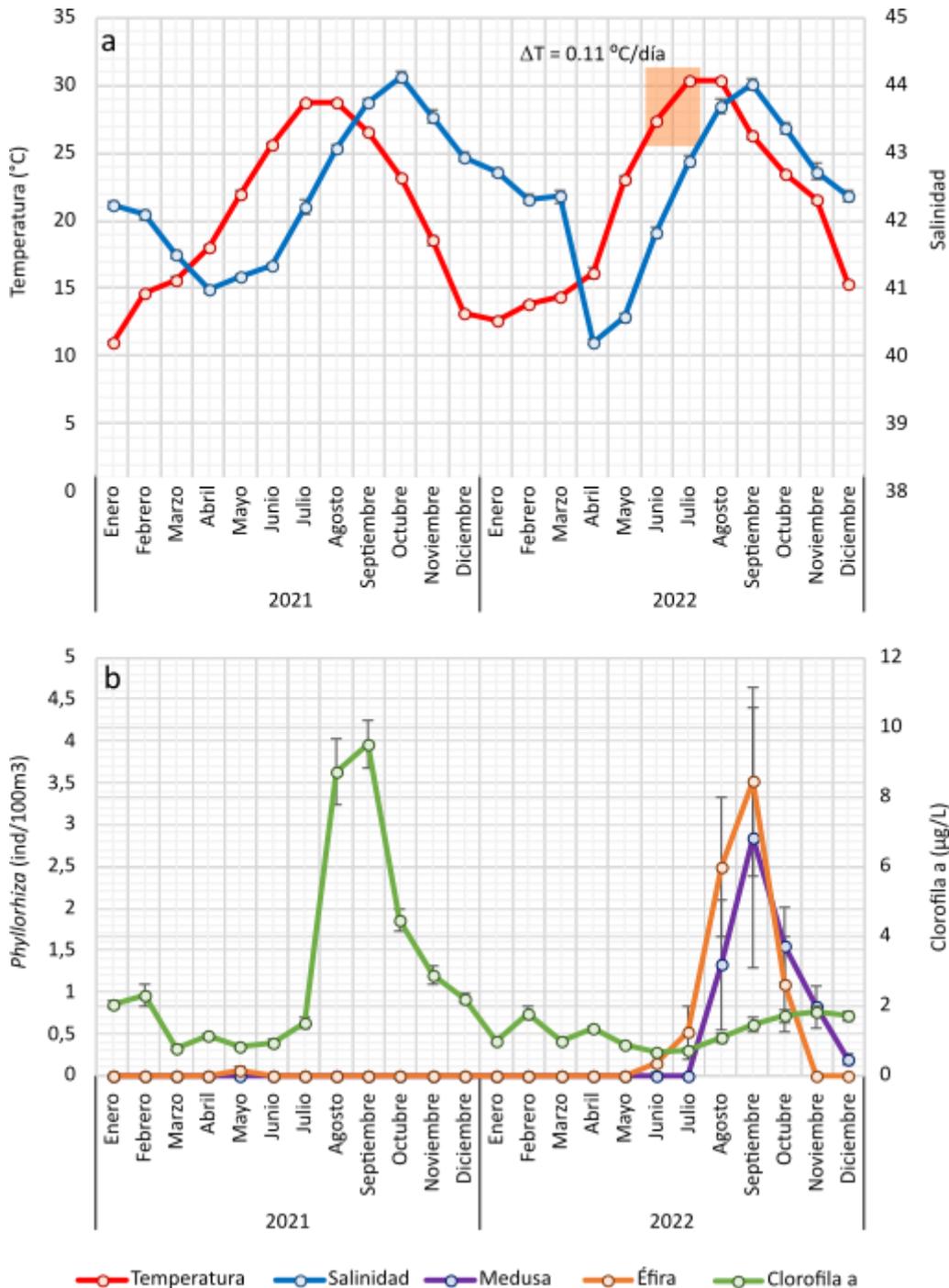


Figura 8.3. Evolución de los parámetros ambientales y biológicos en el Mar Menor. Las barras de error indican el error estándar. a: temperatura superficial del mar y salinidad superficial del mar; b: concentración superficial de clorofila *a* y abundancia de *Phyllorhiza punctata* en fase medusa y éfira.

La proliferación de *P. punctata* comenzó en la parte norte del Mar Menor, encontrándose todas las éfiras y medusas, al comienzo del *bloom*, en el interior de esta laguna confinada. Durante el transcurso de la proliferación, los ejemplares en fase medusa se distribuyeron por la totalidad de la laguna y, eventualmente, algunos de ellos fueron transportados al mar Mediterráneo a través de los canales de comunicación entre ambas masas de agua (Figura 8.4). La fase éfira,

por el contrario, no se ha detectado en la parte mediterránea de La Manga y todas las observaciones realizadas de éfiras de *P. punctata* de esta región geográfica se localizan en el interior del Mar Menor.

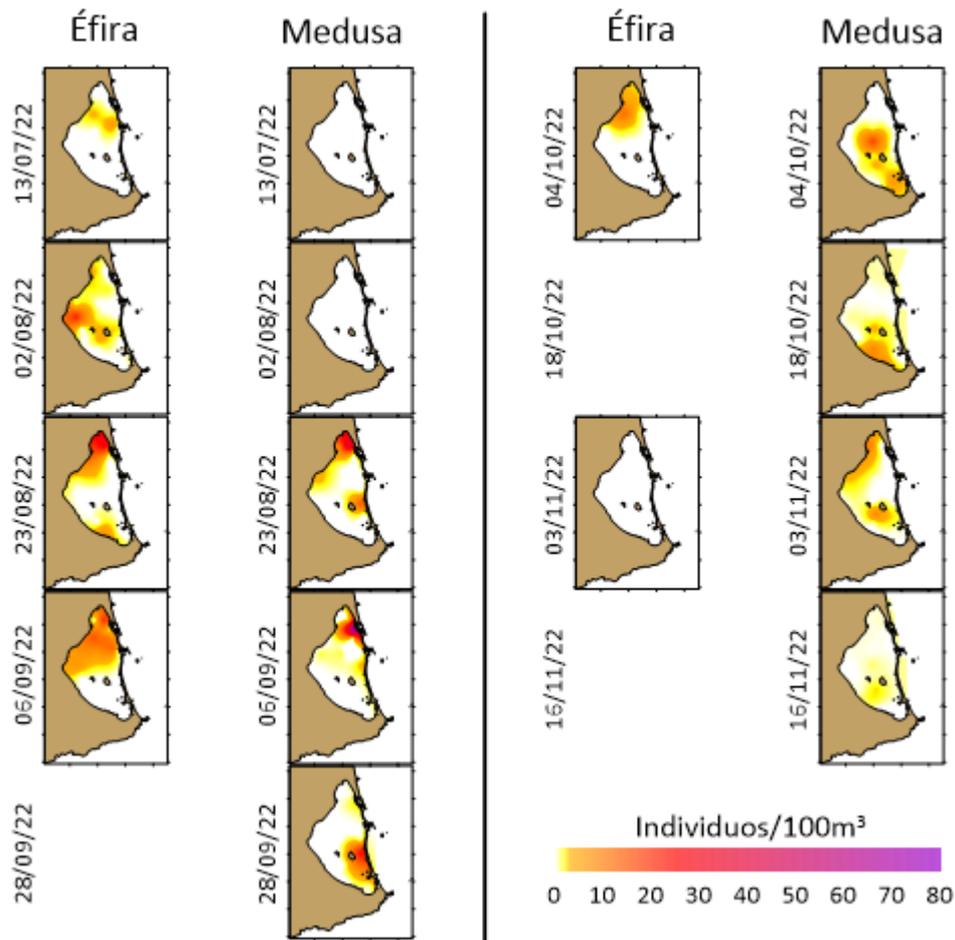


Figura 8.4. Distribución horizontal de la proliferación de *Phyllorhiza punctata* (fase éfira en la columna izquierda y fase medusa en la columna derecha) en la laguna costera del Mar Menor y área circundante del mar Mediterráneo. La ausencia de arrastres de red de zooplancton y, por tanto, de recolección de éfiras, en una fecha concreta, se indica por la falta del mapa correspondiente a esa campaña.

8.3.3 Ciclo de vida

Crecimiento

El método de Bhattacharya para la resolución de una distribución en componentes gaussianos revela la existencia de una única cohorte de *P. punctata* en el Mar Menor durante el año 2022 (Figura Suplementaria 8.1). El RSA revela un área de máxima probabilidad para el parámetro de crecimiento K en valores comprendidos entre 1.2 y 1.7 año⁻¹ (Figura Suplementaria 8.2). Después de excluir los modelos con una longitud asintótica, L_{∞} , iguales o inferiores a la mayor clase de talla detectada en los censos visuales (47.5 cm) se determinó que el valor más

probable de K era 1.24 año^{-1} . El cálculo de L_{∞} indica un valor de 50.5 cm de longitud asintótica. El anclaje de la curva de VBGF se estableció en el día 2 de agosto, aproximadamente dos semanas después de la detección del pico de éfiras el 17 de julio (Tabla 8.2). Asumiendo que tanto el anclaje de la curva de VBGF como la detección de un pico de éfiras son indicativos de un evento de estrobilación próximo en el tiempo (ver Capítulo 5; Fernández-Alías *et al.*, 2020), se ha estimado que el tiempo necesario para la transición de éfira a medusa es de 17 a 27 días según VBGF y de 37 días de acuerdo con las detecciones del sistema de monitorización del Mar Menor. La mortalidad (Z) se ha estimado en $6.11 \pm 0.4 \text{ año}^{-1}$ que se corresponde con una tasa de supervivencia (S), al final de la temporada, del 0.2 %.

Asociación térmica

Las etapas éfira y medusa del ciclo de vida de *P. punctata* no tienen una distribución homogénea por todo el rango térmico de la laguna costera del Mar Menor (Figura 8.5). Se ha detectado una asociación significativa de la fase éfira con el intervalo de 27 a 30 °C (p -valor = 0.015) y de la fase medusa con el intervalo de 22 a 27 °C con un p -valor de 0.025 (Figura 8.5; Tabla 8.2).

Tabla 8.2. Parámetros de la función de crecimiento de Von Bertalanffy (VBGF) y asociación entre la población de *Phyllorhiza punctata* del Mar Menor, en fase éfira y en fase medusa, a un rango térmico.

	L_{∞} (cm)	K (año^{-1})	t_0	Z (año^{-1})	Día de estrobilación	Pico de éfiras (comienzo)	Pico de medusas (comienzo)	Transición éfira a medusa (días)	
					Calculado	Real	Real	Calculado	Real
Valor	50.5	1.24	-0.06	6.11 ± 0.4	2 de Agosto	17 de julio	23 de agosto	21	37
mín y máx	48.5 a 52.5	1.2 a 1.3	-0.073 a -0.048	5.81 a 6.69	27 de julio a 6 de agosto			17 a 27	
Asociación térmica			Éfira	p-valor		Medusa		p-valor	
			27-30 ° C	0.015		22-27 ° C		0.025	

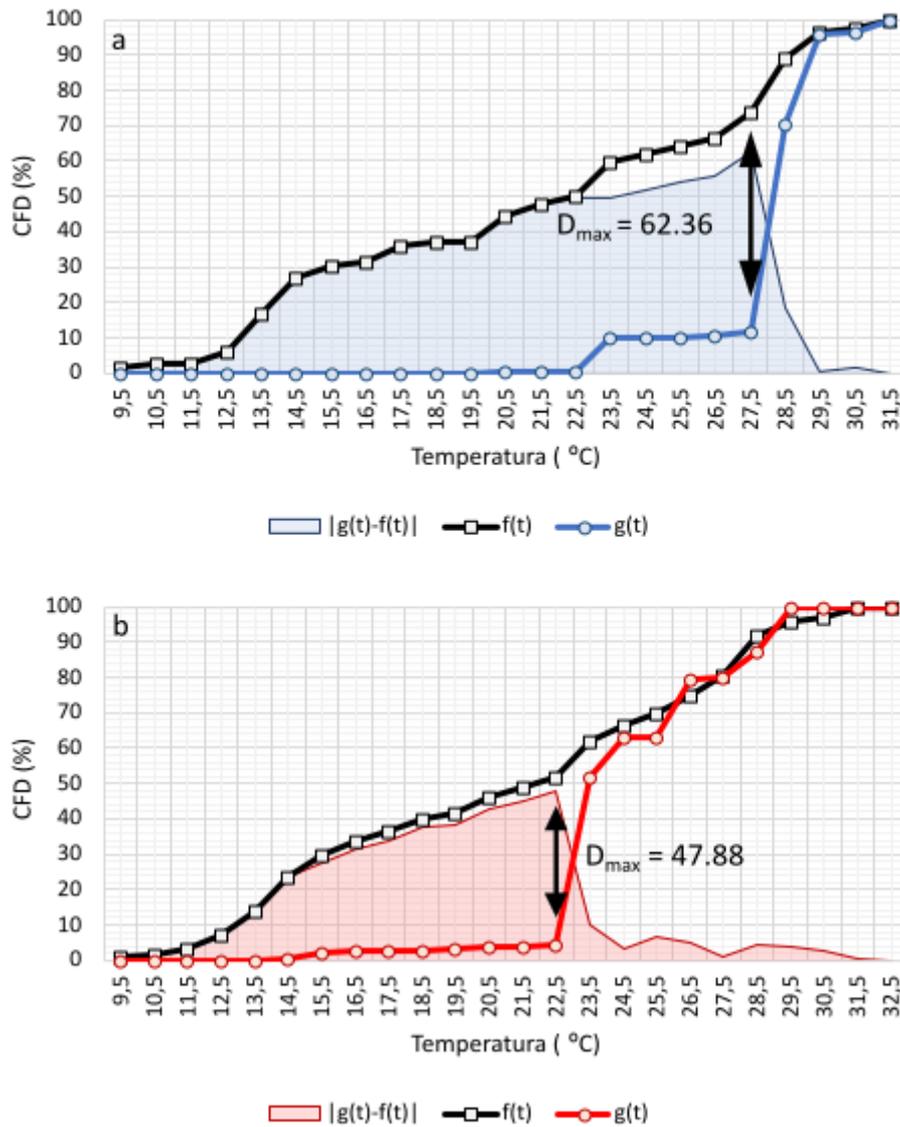


Figura 8.5. Distribución de frecuencias acumuladas (CFD) de la temperatura superficial del Mar Menor (SST), indicada como $f(t)$, y de la SST ponderada por la abundancia de *Phyllorhiza punctata*, indicada como $g(t)$. El área sombreada indica la diferencia, en valor absoluto, entre las dos distribuciones, $|g(t) - f(t)|$. D_{max} indica la máxima diferencia entre las dos distribuciones, la cual se utiliza para el cálculo del p-valor en la asociación térmica por medio de reconstrucciones *bootstrap* de las curvas. a (azul): fase éfira; b (rojo): fase medusa.

Ciclo de vida

Se ha realizado una reconstrucción del ciclo de vida de *P. punctata* en base a la distribución de la especie en el mar Mediterráneo, a su estacionalidad y al cálculo de los parámetros de crecimiento realizados para la población del Mar Menor (Figura 8.6). Los pólipos de *P. punctata* realizan una estrobilación después del incremento de temperatura primaveral, estando la fase éfira asociada al pico de temperatura estival (27 – 30 °C). La transición de éfira a medusa requiere entre 17 y 37 días. En la laguna costera del Mar Menor, los ejemplares juveniles de la

fase medusa, de entre 1 y 10 cm de diámetro de campana, presentaron generalmente una coloración marrón suave en el borde de la umbrela y los brazos orales, que se desvaneció en individuos de mayor talla. El diámetro de la umbrela en la población se incrementó siguiendo una curva VBGF durante el periodo en el que estuvieron presentes en el Mar menor. La fase medusa apareció asociada con un SST de 22 a 27 °C que se corresponde con el descenso térmico registrado desde agosto hasta noviembre de 2022. Se debe destacar que la fase medusa desapareció completamente entre diciembre y febrero y que no existe ningún registro de ejemplares sobreviviendo al invierno.

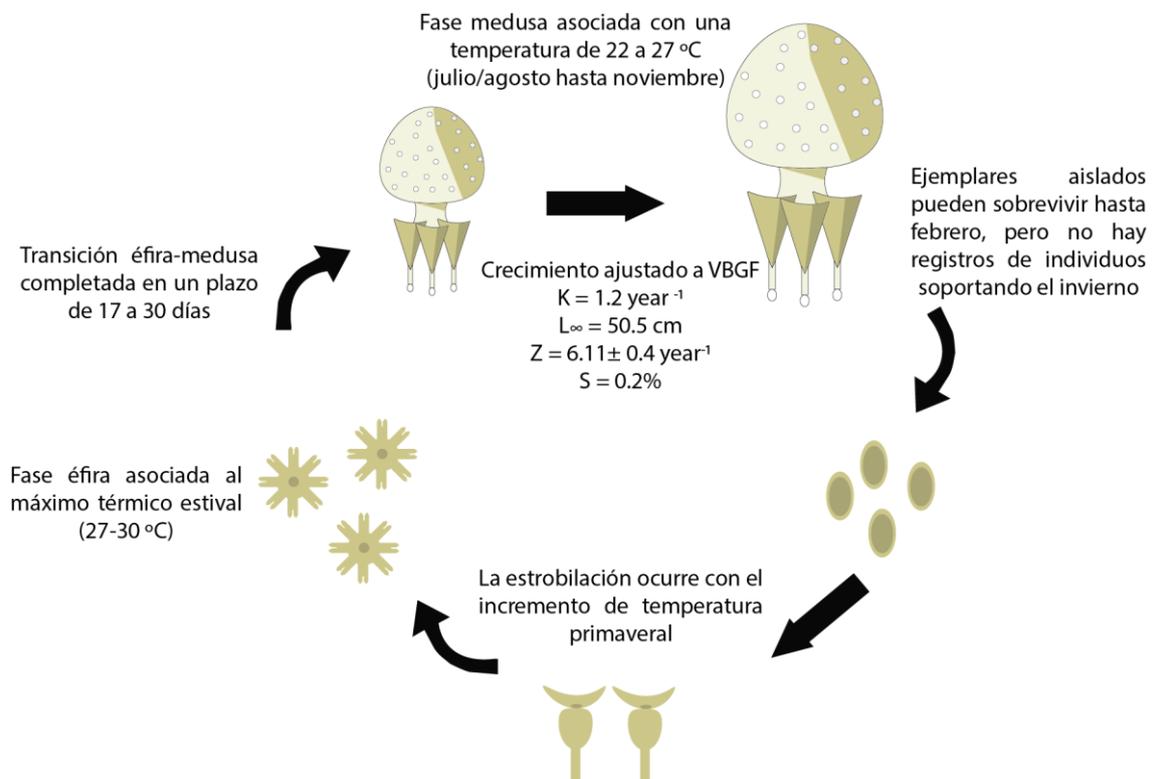


Figura 8.6. Ciclo de vida de *Phyllorhiza punctata* en la cuenca mediterránea. Se ha ajustado la coloración del escifozoo para incrementar el contraste con el fondo y resaltar las inclusiones cristalinas blancas conocidas como puntos o 'punctae'.

8.4 Discusión

8.4.1 Biogeografía mediterránea

Los intentos anteriores de recopilar los registros de *P. punctata* en la cuenca mediterránea carecen de una revisión sistemática con criterios definidos de inclusión y exclusión de trabajos y omiten, de forma general, las observaciones recopiladas en las bases de datos de biodiversidad científicas o de ciencia ciudadana. Como resultado, la distribución de la especie, tanto en la escala espacial como en la temporal, no quedaba representada adecuadamente. En estos intentos previos se reunían únicamente de 15 (Madkour *et al.*, 2021) a 30 registros (Kaminas *et al.*, 2022), frente a los 156 recogidos en este capítulo de tesis (Tabla Suplementaria 8.2).

P. punctata se detecta por primera vez en el mar Mediterráneo en la costa de Israel en 1965 (Galil *et al.*, 1990) y se ha sugerido que esta especie entró al mar Mediterráneo a través del canal de Suez, por medio de transporte marítimo desde una población originaria ubicada en Australia (Mizrahi *et al.*, 2021). Después de la primera detección en Israel, únicamente se tiene constancia de un segundo registro en el siglo XX, ocurrido en Egipto en el año 1986 (Atta, 1991). Tras estas dos observaciones transcurrirían dos décadas sin nuevas detecciones hasta que, en el año 2005, esta especie reaparece en Israel (Galil *et al.*, 2009) y se detectan por primera vez las éfiras en una localidad griega (Abed-Navandi & Kikinger, 2007). Desde entonces, la especie se ha expandido prácticamente por todo el mar Mediterráneo (Figura 8.1a).

La llegada de la especie a España es objeto de debate. El primer registro que aparece en la literatura habla de una proliferación masiva en las playas de España en el año 2010 (Brotz & Pauly, 2012; Galil, 2012). En Brotz & Pauly (2012), primera referencia revisada por pares de la llegada de esta especie a costas españolas, se afirma que 6 playas de la Comunidad Valenciana se cerraron después de que esta especie produjese picaduras a más de 100 bañistas y citan como fuente un periódico australiano (Anónimo, 2011). Sin embargo, esta detección no es correcta dado que el cierre de esas playas españolas en el año 2010 se produjo debido a la llegada masiva de ejemplares de *Pelagia noctiluca* (Forsskål, 1775) (Ambrojo & Ruiz, 2010). Además, el sistema de monitorización de medusas implementado por el Gobierno de España entre los años 2007 y 2010 no registró ningún ejemplar de *P. punctata* en las costas españolas en las fechas mencionadas (Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, 2011) y, de igual modo, tampoco presenta ninguna detección de esta especie el sistema de monitorización específico de la Comunidad Valencia (Instituto de Ecología Litoral, 2011). La primera

observación fiable de esta especie en las costas españolas se encuentra publicada en Barrado *et al.* (2014) y fue presentada anteriormente en un congreso en abril de 2013 (ISRE35). Dichos autores proporcionan fotografías de *P. punctata* en el delta del Ebro y mencionan que fueron tomadas el “pasado octubre” por lo que, considerando que el congreso ISRE35 tuvo lugar en abril de 2013, se ha considerado como fecha de esa detección octubre de 2012.

Hábitats semiconfinados como eslabones intermedios en la expansión de *P. punctata*

La percepción del aumento global de los *bloom* de zooplancton gelatinoso queda explicada en parte por la traslocación de especies prolíficas y la subsiguiente expansión desde su hábitat nativo a nuevas localizaciones (Purcell *et al.*, 2007; Richardson *et al.*, 2009). Los dos vectores principales propuestos para la dispersión de las especies de escifozoo, principalmente en su fase de pólipo, son las aguas de lastre y el comercio para acuarios (Purcell *et al.*, 2007; Richardson *et al.*, 2009). En el caso de *P. punctata*, el transporte marítimo se ha sugerido como medio de dispersión fuera de su rango nativo de distribución (Larson & Arneson, 1990) y como vía de entrada en el mar Mediterráneo a través del canal de Suez (Abed-Navandi & Kikinger, 2007; Deidun *et al.*, 2017; Mizrahi *et al.*, 2021). Sin embargo, este no es el único vector propuesto, habiéndose sugerido que las corrientes pudieron permitirle atravesar Australia desde la costa oeste hasta la costa este (Rippingale & Kelly, 1995) e incluso servir como vector de dispersión entre los 1000 kilómetros que separan el Caribe del delta del Misisipi en Estados Unidos (Graham *et al.*, 2003; Johnson *et al.*, 2005).

La ausencia de detecciones de *P. punctata* en el mar Rojo, junto con los estudios genéticos, sugieren un transporte directo por barco desde Australia hasta la cuenca mediterránea (Mizrahi *et al.*, 2021). Sin embargo, una vez en el mar Mediterráneo, el patrón de dispersión (Figura 8.1b) sugiere que podrían haber operado otros factores además del transporte directo por barco. Carlton (1996) describe seis factores no excluyentes para la dispersión de organismos marinos: i) cambios en la región donadora que incrementen la abundancia de la especie invasora en su hábitat natural, ii) aparición de nuevas regiones donadoras intermedias, iii) cambios ambientales en la región receptora que incrementen la probabilidad de colonización, iv) ventanas de invasión apropiadas, v) eventos de inoculación estocásticos y vi) cambios en el vector de dispersión.

Las isóneas anuales de propagación de *P. punctata* en el mar Mediterráneo sugieren que los hábitats semiconfinados actúan como eslabones intermedios del proceso de colonización (Figura 8.1b) de forma similar a las regiones donadoras intermedias propuestas por Carlton (1996). Como se desarrollará en el capítulo 9, se debe destacar que estas regiones

semiconfinadas son las áreas más probables para que se desarrolle una proliferación masiva de escifozoos (Fernández-Alías *et al.*, 2021), y que, además, *P. punctata* es una especie a la que se conoce por eventos de *bloom* en los estuarios y lagunas costeras de su zona original de distribución (Rippingale & Kelly, 1995). Esta especie tiene un largo historial de invasiones en este tipo de ecosistemas en el océano Pacífico (Larson & Arneson, 1990), el océano Atlántico (Graham *et al.*, 2003; Haddad & Nogueira Junior, 2006) y el mar Mediterráneo (Abed-Navandi & Kikinger, 2007; Gueroun *et al.*, 2015; Killi, 2020). Además, dentro del mar Mediterráneo, la fase éfira solo se ha encontrado en la bahía de Vlyho (Abed-Navandi & Kikinger, 2007), la laguna de Bizerta (Gueroun *et al.*, 2015), el lago Sülüngür (Killi, 2020) y la laguna costera del Mar Menor (esta tesis) indicando que se reproduce en estos ecosistemas semiconfinados.

Los tres últimos factores propuestos por Carlton (1996) para la dispersión de organismos marinos, en el caso de las lagunas costeras y otros hábitats semiconfinados, pueden explicarse por la teoría del confinamiento (Pérez-Ruzafa & Marcos, 1992, 1993; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019b). Esta teoría incorpora un componente aleatorio a la colonización, donde las comunidades lagunares se modulan por la probabilidad de la colonización especies alóctonas, el balance coste beneficio derivado del gasto energético asociado a la adaptación, reproducción y ratio de crecimiento en las condiciones de la laguna, así como por la competencia con otras especies autóctonas. Estos factores se ven influenciados por la hidrodinámica, la salinidad, características del agua, sustrato, condiciones tróficas y la magnitud y predictibilidad de las fluctuaciones ambientales entre otros (Pérez-Ruzafa & Marcos, 1993). Además, la baja tasa de colonización asociada a las restricciones que imponen los canales de comunicación entre el mar abierto y las aguas confinadas, los gradientes fisicoquímicos, las diferencias entre salinidad y temperatura de las dos masas de agua y el componente inherente de aleatoriedad del proceso evitan que las lagunas costeras se homogenicen. Esto permite una amplia diversidad, adaptación al cambio y variaciones en la composición específica entre lagunas. Por lo tanto, los ecosistemas lagunares son heterogéneos y la fuente principal de variabilidad parece ser el componente de aleatoriedad que se genera para la colonización debido a las restricciones de conectividad (Pérez-Ruzafa, 2015).

En el caso de *P. punctata*, su carácter eurihalino (Rippingale & Kelly, 1995; Rato *et al.*, 2021) le permite la entrada en ecosistemas semiconfinados con regímenes variables de salinidad que oscilan desde condiciones estuarinas hasta balsas salineras (Tabla 8.1; Figura 8.2b). El proceso de colonización de la laguna del Mar Menor comenzó en 2017 con *P. punctata* cerrando su ciclo de vida, proliferando masivamente y exportando individuos al Mediterráneo a partir del

verano del año 2022 (Figuras 8.4 y 8.6). De forma similar, la expansión desde la bahía de Vlyho en Grecia a la costa noreste de Sicilia en Italia y, subsiguientemente, hasta el delta del Ebro en España y la laguna de Bizerta en Túnez ocurre en etapas de 3 a 5 años (Figura 8.1a). Esto sugiere la existencia de un periodo de transición de alrededor de 4 años en el proceso de colonización y dispersión de *P. punctata*. Este proceso de colonización en el Mar Menor, comparándolo con los 15 años invertidos, desde la primera detección hasta el primer *bloom*, por las otras dos especies de escifozoos no autóctonas del ecosistema, *R. pulmo* y *C. tuberculata*, ha tenido una duración mucho menor (Pérez-Ruzafa, 1989, 1996, 1997).

8.4.2 Ciclo de vida

La estacionalidad de *P. punctata* parece mantenerse de forma consistente a lo largo de toda la cuenca mediterránea (Figuras 8.2, 8.3b; Abed-Navandi & Kikinger, 2007; Gueroun *et al.*, 2015). En esta región, la estacionalidad de la especie está dirigida por la temperatura, pero en una laguna costera de Puerto Rico los principales factores son el régimen de lluvias y la salinidad del agua (García, 1990; Palomares & Pauly, 2009), y en una laguna costera australiana es la combinación de estos factores, junto con el fotoperiodo, los que actúan de forma coordinada sobre el ciclo de vida de *P. punctata* (Rippingale & Kelly, 1995). En las lagunas costeras de Puerto Rico y Australia la salinidad cae por debajo de los valores inferiores para los que se tienen registros de la fase medusa en el mar Mediterráneo (Figura 8.2b), pero permanece por encima de los límites de tolerancia de la fase pólipo (Rippingale & Kelly, 1995; Rato *et al.*, 2021), siendo este el motivo principal por el que el ciclo de vida está dirigido por la salinidad en estas localizaciones.

La descripción del ciclo de vida proporcionada en este capítulo (Figura 8.6) está enfocada en las observaciones realizadas a nivel de mar Mediterráneo, donde la temperatura es el factor director, pero, en ecosistemas donde la salinidad fluctúe en mayor medida, se debe considerar que esta última variable jugará un papel en la aparición de la fase medusa. En las áreas tropicales, donde las condiciones térmicas para que ocurran la estrobilación de los pólipos y el posterior desarrollo de los ejemplares de *P. punctata* están presentes durante todo el año, es probable que sea la salinidad el factor que dirige la aparición de sus proliferaciones. Si la descripción del ciclo de vida aportada en este trabajo se va a utilizar como modelo para ese tipo de ecosistemas, debe considerarse que el límite de tolerancia a la salinidad de la fase pólipo es de 10 (Rippingale & Kelly, 1995; Rato *et al.*, 2021). Sin embargo, el límite de tolerancia de las fases pelágicas es desconocido. En nuestras observaciones se ha estimado que debe estar próximo a 20 ya que el valor más bajo para las detecciones realizadas en el mar

Mediterráneo es de 20.74, y dado que, por debajo de ese umbral, se ha indicado como desaparece la fase medusa en otras localizaciones geográficas (Rippingale & Kelly, 1995). Además, la fase pólipo, si bien puede sobrevivir por debajo de este límite, presenta mayores tasas de madurez y reproducción asexual con salinidades iguales o superiores a 20 (Rippingale & Kelly, 1995; Rato *et al.*, 2021) por lo que no se puede descartar que la estrobilación se inhiba por debajo de este umbral.

Los pólipos de *P. punctata* colonizan el sustrato a través de yemas de natación libre (Capítulo 1; Schiariti *et al.*, 2014), y después de un incremento térmico de 16 a 24 °C, se produce la liberación de las éfiras en una estrobilación monodisco (Rippingale & Kelly, 1995). La fase éfira aparece asociada al máximo de temperatura estival (27 a 30 °C) (Tabla 8.2). La transición desde la fase éfira a la fase medusa se produce entre 17 y 37 días, manteniendo una consistencia entre los modelos, los experimentos de laboratorio y las observaciones de campo (Tabla 8.2; Abed-Navandi & Kikinger, 2007). En este capítulo se ha detectado la existencia de una única cohorte en el Mar Menor durante el año 2022 (Figura Suplementaria 8.1), siendo consistente con la estrategia de estrobilación monodisco de *P. punctata* (Rippingale & Kelly, 1995). Las estimaciones previas de los parámetros de crecimiento según VBGF para *P. punctata* muestran una gran variabilidad tanto del valor K (2.3 – 4.69 año⁻¹) como de la longitud asintótica (38.3 – 57.5 cm) (Palomares & Pauly, 2009). El cálculo de L_{∞} para esta especie en el Mar Menor se encuentra en un rango similar a la estimación realizada para *P. punctata* en Laguna Joyuda, Puerto Rico, pero el valor de K es de 1 a 3 puntos inferior en las estimaciones del Mar Menor. Las variaciones de K superiores a la unidad se pueden explicar debido a que, en esos modelos, las longitudes asintóticas son menores a las detectadas en el Mar Menor, estando el descenso de L_{∞} asociado a un incremento del valor K (Figura Suplementaria 8.2). Para el último modelo, K = 2.3 año⁻¹ y L_{∞} = 57.5cm (Palomares & Pauly, 2009), las diferencias podrían estar derivadas del menor tiempo de reclutamiento de éfiras encontrado en la laguna puertorriqueña (García, 1990). De acuerdo con los cálculos del modelo, en los seis meses que la fase medusa estuvo presente en el Mar Menor la talla promedio alcanzada fue de 25 cm y la real fue de 20 cm, pero se detectaron ejemplares de hasta 47.5 cm de diámetro de campana por lo que podría existir cierta subestima del valor K si existe un solapamiento de cohortes que no pueda discernirse por el método de Bhattacharya (1967). En esta línea, hay que considerar que el periodo de reclutamiento de éfiras en el Mar Menor tuvo una larga duración y que otras especies con características ecológicas similares, dentro del Mar Menor, tienen valores de K superiores (Capítulo 5; Fernández-Alías *et al.*, 2020). En el Mar Mediterráneo, la desaparición de la fase medusa ocurre durante el final del otoño y el invierno, no existiendo registros de

individuos que alcancen la primavera tras sobrevivir a lo largo de todo el invierno (Figura 8.2a; Tabla 8.2).

8.4.3 Consideraciones ecológicas

P. punctata es un escifozoo que puede presentar zooxantelas de forma facultativa y alcanzar un desarrollo completo tanto con ellas como simbioses como en ausencia de éstas (Graham *et al.*, 2003). La cantidad de zooxantelas que los ejemplares albergan es variable entre las diferentes poblaciones existentes (Bolton & Graham, 2004). Por ejemplo, los individuos de las aguas tropicales, oligotróficas, son de pequeño tamaño y presentan zooxantelas (García, 1990; Rippingale & Kelly, 1995), mientras que en las aguas turbias y ricas en nutrientes del golfo de México, los ejemplares de *P. punctata*, además de tener un mayor tamaño, se caracterizan por su ausencia de estas (Graham *et al.*, 2003; Bolton & Graham, 2004). La coloración de los individuos de *P. punctata* varía desde la ausencia de color, o los tonos blancos y azulados en ejemplares carentes de zooxantelas hacia una gama de tonalidades de marrón que se va intensificando en función de la cantidad de zooxantelas simbioses que albergue la fase medusa (Bolton & Graham, 2004; Cevik *et al.*, 2011).

Dentro del mar Mediterráneo existe una gran variabilidad en la coloración entre las diferentes poblaciones (Tabla Suplementaria 8.1). La presencia de estas zooxantelas simbioses aparece indicada en el texto, o puede inferirse de fotografías utilizando la escala de color de Bolton & Graham (2004) en los ejemplares de Grecia (Abed-Navandi & Kikinger, 2007; Dall'Olio *et al.*, 2022), Malta (Deidun *et al.*, 2017), en determinados individuos de la población de Israel (Galil *et al.*, 2009), Egipto (Madkour *et al.*, 2021) y Chipre (Kaminas *et al.*, 2022). En el otro lado, las poblaciones de Italia (Boero *et al.*, 2009; Deidun *et al.*, 2017), Turquía (Cevik *et al.*, 2011; Gülşahin & Tarkan, 2012), Libia (Rizgalla & Crocetta, 2020), Líbano (Dailianis *et al.*, 2016), Siria (Durgham *et al.*, 2011) y Túnez (Gueroun *et al.*, 2015; Stamouli *et al.*, 2017) o bien no poseen zooxantelas, presentan tonalidades azuladas y blancas, o bien la presencia de las zooxantelas es dudosa.

En la laguna costera del Mar Menor, los ejemplares observados presentaban coloración marrón suave en las clases de talla más pequeñas, pero esta coloración desaparecía al crecer. De acuerdo con la escala de color de Bolton & Graham (2004), esto podría indicar que las zooxantelas simbioses son expulsadas durante el crecimiento, apoyando la hipótesis de que estas solo se encuentran presentes en las tallas más pequeñas de los ejemplares (Graham *et al.*, 2003). La expulsión de las zooxantelas en las tallas más grandes podría explicarse debido a que, en tallas juveniles, necesitan del aporte energético adicional que supone la actividad

autotrófica para mantener la ratio de crecimiento (García & Durbin, 2003). Sin embargo, una vez alcanzado un determinado tamaño, los ejemplares de *P. punctata* incrementan su capacidad de capturar alimento (García & Durbin, 1993). Por lo tanto, es probable que *P. punctata* realice un control de la red trófica pelágica en varios niveles, depredando sobre la fracción de zooplancton (García & Durbin, 1993; Gueroun *et al.*, 2015) y compitiendo con el fitoplancton por la disponibilidad de nutrientes (Figura 8.3b). En ambos casos, las fracciones de plancton serían mantenidas en bajas concentraciones durante la proliferación de este escifozoo (Figuras 8.2b y 8.3b; García & Durbin, 2003; Gueroun *et al.*, 2015).

La introducción y dispersión de *P. punctata* por el mar Mediterráneo, a excepción de la colmatación de algunas redes en la laguna de Bizerta (Gueroun *et al.*, 2015), no ha supuesto una pérdida importante de dinero en ninguna de las localizaciones donde ha colonizado (Stamouli *et al.*, 2017). Esto contrasta, sin embargo, con su introducción en el golfo de México, donde se estima que la colonización por parte de *P. punctata* ha supuesto la pérdida de varios millones de dólares (Graham *et al.*, 2003). En la laguna costera del Mar Menor, el proceso de eutrofización ha desembocado en la ocurrencia de crisis distróficas caracterizadas por elevadas concentraciones de clorofila *a* y por mortandades de organismos en los eventos de hipoxia y anoxia (Capítulo 7), suponiendo pérdidas económicas y elevando la alarma social (Fernández-Alías *et al.*, 2022). Hasta la fecha, todas las crisis distróficas han tenido lugar durante los meses de verano en un contexto de ausencia de escifozoos y grandes entradas de nutrientes (Fernández-Alías *et al.*, 2022). El verano de 2022, se vertieron al Mar Menor 230 toneladas de nitrato más que en el mismo periodo del año 2021 (CARM, 2023) y, sin embargo, la crisis distrófica del año 2021 no tuvo una réplica en el verano de 2022 (Figura 8.3b; Capítulo 7; Fernández-Alías *et al.*, 2022). Además, una temperatura elevada es un requisito previo a la ocurrencia de una crisis distrófica y el verano de 2022 registró la temperatura más elevada desde que se tienen registros de este ecosistema. El potencial de control *top-down* que las proliferaciones de medusas pueden ejercer previniendo estas crisis distróficas ha sido objeto de estudio en esta tesis doctoral (Capítulos 6 y 7). Además, otro factor importante es que, desde el invierno de 2021, el Gobierno de la Comunidad Autónoma de la Región de Murcia ha implementado un programa de retirada de los arribazones de algas nitrófilas que se acumulan en la costa. Esto ha evitado la descomposición, con el consumo de oxígeno asociado, y ha supuesto una retirada de nutrientes del ecosistema (Pérez-Ruzafa, 2023). Ambas circunstancias, la proliferación de *P. punctata* y la retirada de biomasa, podrían haber actuado sinérgicamente para evitar el desencadenamiento de otra crisis distrófica. Por lo tanto, se requiere un mayor estudio para determinar si la presencia de *P. punctata*, tal y como sugieren

estas observaciones (Figura 8.3b), puede ayudar a mantener el control *top-down* sobre el fitoplancton y prevenir crisis distróficas.

Capítulo 9: Proliferaciones de los escifozoos

9.1 Introducción

Existe una percepción muy extendida acerca de un incremento de la abundancia del zooplancton gelatinoso en nuestros océanos (Arai, 2001; Brotz *et al.*, 2012). Muchas de las especies que componen este grupo proliferan de forma estacional como parte de su ciclo de vida y esto puede resultar en periodos donde llegan a dominar la columna de agua (Gershwin, 2016; Frolova & Miglietta, 2020). Cuando estas proliferaciones ocurren en aguas interiores pueden causar numerosos impactos socioeconómicos sobre el turismo, las pesquerías, la acuicultura o las industrias energéticas costeras (Richardson *et al.*, 2009; Purcell *et al.*, 2013). Los impactos producidos destacan, generalmente, mucho más que los servicios ecosistémicos que estos organismos aportan, tales como pueden ser el mantenimiento de la calidad del agua en procesos de eutrofización (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002) o su utilización en alimentación (Omori & Nanako, 2001).

Estas proliferaciones masivas se han relacionado con fenómenos como el cambio climático, la eutrofización, la sobrepesca, la traslocación de especies o las modificaciones del hábitat (Arai, 2001; Richardson *et al.*, 2009; Brotz *et al.*, 2012; Purcell *et al.*, 2013), aunque existen trabajos argumentando que estas conexiones podrían estar sobredimensionadas, habiéndose llevado más allá de la evidencia existente (Sanz-Martín *et al.*, 2016; Pitt *et al.*, 2018). Se debe considerar que el marco conceptual que propicia esta percepción está basado en análisis que engloban todas las especies de medusa dentro del grupo del zooplancton gelatinoso (Richardson *et al.*, 2009; Condon *et al.*, 2013), sin considerar la sobrerrepresentación del género *Aurelia* (Lamarck, 1816) y el ctenóforo *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Pitt *et al.*, 2018), las divergencias genéticas y evolutivas de ese grupo (Khalturin *et al.*, 2019), ni la concentración de las proliferaciones en las especies de la clase Scyphozoa (Hamner & Dawson, 2009). Si consideramos únicamente esta clase, la aceptación sistemática del marco conceptual es inadecuada debido a la respuesta diferencial frente a los estímulos ambientales que se han registrado para las diferentes especies de escifozoos (van Walraven *et al.*, 2015; Fernández-Alías *et al.*, 2020). De hecho, el estudio de esta respuesta diferencial a los diversos factores ambientales, considerando la diversidad fisiológica y ecológica de la clase Scyphozoa, (Hamner & Dawson, 2009), todavía no se ha realizado.

En estudios anteriores sobre el potencial de realizar proliferaciones masivas por parte de la clase Scyphozoa se ha utilizado la detección de eventos de *bloom* por parte de una especie

como indicador de su capacidad de floración y se ha estimado el porcentaje de especies capaces de proliferar masivamente (*blooming-species*, en esta tesis utilizado como especies prolíficas) en un 14 % de la clase (Hamner & Dawson, 2009). Sin embargo, no se ha indagado en las diferencias entre especies prolíficas y especies no prolíficas y, además, dado que el número de trabajos que incluyen el concepto *jellyfish bloom* ha crecido de forma considerable desde los análisis anteriores (Pitt *et al.*, 2018) se hace necesario reevaluar el potencial de proliferación de esta clase y analizar las características físicas y biológicas que diferencian a las especies prolíficas y no prolíficas.

9.2 Materiales y métodos

9.2.1 Especies prolíficas de medusas verdaderas y factores directores de los *blooms*

La clasificación taxonómica de este capítulo sigue las directrices de especies, familias y géneros aceptadas por el *World Register of Marine Species* hasta el año 2020 (WORMS, 2020). Para la revisión bibliográfica se ha realizado una adaptación del protocolo *Preferred Reporting Items for Systematic reviews and meta-Analyses* o PRISMA (Moher *et al.*, 2009). Cada uno de los géneros recogidos en WORMS se ha utilizado individualmente como término de búsqueda en las bases de datos bibliográficas Scopus (www.scopus.com/), en las categorías *Abstract*, *Keyword*, y *Title*, y *Web of Science* (WOS; www.webofknowledge.com/), en la categoría *Topic*. También se ha incluido en la búsqueda bibliográfica a los géneros no aceptados, pero transferidos a alguno de los aceptados actualmente, considerando los artículos seleccionados dentro de su género actual. No se han aplicado filtros de antigüedad o citación en los artículos revisados, realizándose la búsqueda y selección en diciembre del año 2020.

En un primer paso de búsqueda de los géneros se obtuvieron 5305 artículos en Scopus y 6971 en WOS. En un segundo paso se eliminaron los artículos duplicados y, considerando que esta revisión tiene como objetivo identificar a todas las especies prolíficas de medusa verdadera, el hábitat y la temperatura donde estas residen y resaltar las diferencias entre las especies prolíficas y las especies no prolíficas, se seleccionaron únicamente aquellos trabajos cuyos resúmenes tratan de escifozoos junto con alguno de los siguientes temas: historia o ciclo de vida, ecología, importancia comercial, *bloom*, actividades humanas, dinámica poblacional o cambio climático. Esta segunda selección comprendía 368 artículos.

En última instancia se descartaron los trabajos que no concordaban con los objetivos de este capítulo, incluyendo los listados de especies de un área concreta que no profundizan en la ecología o dinámica poblacional de las especies y aquellos discutían únicamente aplicaciones

biotecnológicas de moléculas extraídas de ejemplares de medusas verdaderas sin tratar aspectos biológicos de la especie de donde se extrae la biomolécula. La selección definitiva de trabajos utilizados para la revisión en profundidad y los análisis estadísticos comprende un total de 142 artículos. La búsqueda bibliográfica, selección y descarte de artículos para cada uno de los géneros y en cada una de las bases de datos se encuentra detallada en profundidad en la Tabla Suplementaria 9.1.

El análisis de los artículos se ha realizado buscando indicaciones de eventos de agregación, enjambre o proliferación masiva realizados por las especies, los factores promotores de estos eventos y las pruebas que confirman el papel de dichos factores. Debido a que las proliferaciones masivas de medusas se han registrado desde hace más de un siglo, se ha considerado a las especies que no presentan ningún registro de proliferación masiva como especies no prolíficas. Sin embargo, no se puede descartar que, debido a cambios medioambientales, alguna de las especies cambie su clasificación en el futuro tras realizar un evento de *bloom*. Siguiendo las indicaciones de Hamner & Dawson (2009), también se han considerado como prolíficas a aquellas especies que tienen interés comercial. Una de las limitaciones de este capítulo es que algunas especies que aquí se recogen como “no prolíficas” podrían serlo al existir, en estos casos, un cierto grado de duda, presente o pasado, con respecto a las clasificaciones taxonómicas. Un ejemplo de esto es el caso de *Rhizostoma luteum* (Quoy & Gaymard, 1827), una especie cuyos ejemplares se han clasificado habitualmente en como *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778) cuando las detecciones se han realizado en el mar Mediterráneo (Kienberger & Prieto, 2018). Con estas consideraciones se ha elaborado una matriz con la clasificación taxonómica, el listado de especies prolíficas y el porcentaje de estas dentro de los diferentes niveles taxonómicos.

También se han registrado los factores asociados a las proliferaciones masivas, entendiendo por estos a aquellos que disparan el incremento demográfico de la población. Siguiendo las indicaciones de Pitt *et al.* (2018), se han considerado como estudios que ‘prueban’ el papel de uno de estos factores únicamente a aquellos que elaboran un modelo, demuestran un papel significativo de una variable en estudios de laboratorio, o aquellos en los que las medidas *in situ* muestran una correlación significativa entre la proliferación y una o varias variables. La información recopilada se muestra en un diagrama solar que resume el porcentaje de artículos que prueba el papel de uno de los factores directores y el porcentaje que nombra, sin realizar una demostración, a esos factores como desencadenantes de las proliferaciones masivas. Esta información puede encontrarse de forma desglosada en la Tabla Suplementaria 9.3.

9.2.2 Rango térmico y hábitat de las especies prolíficas de escifozoos

Para las especies prolíficas, el rango de temperaturas en el que habitan se ha obtenido de los trabajos originales cuando estos proporcionaban esa información y, cuando esta no se detallaba, de la página web www.seatemperature.org. Los datos recopilados en esta sección, y utilizados en los análisis descritos a continuación se proporcionan en la Tabla Suplementaria 9.4.

Para un estudio más detallado del rango térmico de las diferentes etapas del ciclo de vida (medusa, plánula, pólipa, estróbilo y éfira) se han seleccionado seis especies de escifozoos, cuatro de ellas con presencia de primavera y/o verano de su fase medusa (*Aurelia* sp. 1, *Cotylorhiza tuberculata* (Macri, 1778), *Nemopilema nomurai* Kishinouye, 1922 y *Rhopilema esculentum* (Kishinouye, 1891)) y dos con presencia perenne de la fase medusa (*R. pulmo* y *Cassiopea xamachana* Bigelow, 1892). El rango térmico de las diferentes etapas para las especies seleccionadas se ha obtenido de los trabajos originales (Tabla Suplementaria 9.5).

Por último, se ha registrado el hábitat en el que se han producido las proliferaciones masivas basándonos en las indicaciones de los artículos y estos se han clasificado como semiconfinados cuando existían restricciones para el intercambio de agua (lagunas y lagos costeros, marismas, bahías semicerradas, ensenadas, fiordos y estuarios), costa no confinada cuando la proliferación ocurría cerca de costa, pero en zonas sin impedimentos para la renovación de las aguas (archipiélagos, estrechos y playas no confinadas), y alejados de costa (también incluye las aguas profundas).

9.2.3 Especies prolíficas (*blooming species*) vs especies no prolíficas (*non-blooming species*) de escifozoos

Para el análisis estadístico se ha construido una matriz de 13 variables: tamaño máximo, temperatura (máxima, mínima y modal), salinidad (máxima, mínima y modal), profundidad (máxima, mínima y modal) y clorofila *a* (máxima, mínima y media); y dos factores: "Orden" (3 niveles, Coronatae, Semaestomeae y Rhizostomeae) y "Bloom" (2 niveles: Especies Prolíficas y Especies no Prolíficas). El tamaño máximo se ha extraído de www.sealifebase.ca. Las temperaturas, salinidades y profundidades (máximas, mínimas y modales) a las que habitan las diferentes especies se han obtenido de los registros de www.obis.org. Los datos de clorofila *a* superficial se han recuperado de www.earthobservatory.nasa.gov para la década 2010-2019 en las localizaciones donde las diferentes especies han proliferado masivamente (Figura 9.1; Tabla Suplementaria 9.2). Los máximos, mínimos y valores medios de clorofila *a* de este periodo se

han calculado para el área de distribución de las especies indicadas en la Tabla Suplementaria 9.2. Los órdenes se han obtenido de la clasificación taxonómica disponible en WORMS y la capacidad de proliferar es resultado de la revisión realizada en este capítulo. La matriz se ha analizado en dos niveles: utilizando los géneros como muestras y utilizando las especies como muestras. Todos los análisis estadísticos de este capítulo se han realizado en PRIMER 7 + PERMANOVA (Anderson *et al.*, 2008).

Géneros como muestras

Se ha elaborado una matriz a nivel de género para analizar las diferencias entre el grupo de especies prolíficas y no prolíficas en los tres órdenes de la clase Scyphozoa. Para ello, se han calculado los valores promedio de las 13 variables analizadas dentro de cada género. Es decir, la temperatura máxima a la que habita el género *Aurelia* como el promedio de los máximos registrados para cada una de las especies de este género. Existen tres tipos de géneros, aquellos en los que todas las especies proliferan masivamente (16 géneros), los que no poseen ninguna especie prolífica (16 géneros) y los que poseen especies de ambos grupos (6 géneros). En este último caso, el género se divide en dos muestras; por ejemplo, el género *Pelagia* Lamouroux, 1821 se subdivide en *Pelagia*-prolífica y *Pelagia*-no-prolífica. Por tanto, la matriz cuenta con 44 muestras (38 géneros, 6 de ellos subdivididos).

Para determinar las diferencias entre el grupo de las especies prolíficas y no prolíficas, así como entre los tres órdenes de la clase Scyphozoa, se ha realizado un análisis de componentes principales (PCA, *Principal Components Analysis*) previa transformación $\log(x+1)$ de la matriz de géneros.

Posteriormente, se comprobó si las diferencias expuestas por el análisis PCA eran significativas por medio de análisis multivariantes permutados de la varianza (PERMANOVA, *PERmutational Multivariate ANalysis Of VAriance*) con 9999 permutaciones y la prueba de Montecarlo en una matriz de distancias euclídeas con una transformación $\log(x+1)$. Para ello se realizó, en primer lugar, un PERMANOVA con el diseño "Orden x Bloom" para comprobar la existencia de diferencias significativas entre los diferentes niveles de los factores "Orden", "Bloom" y el cruce de ambos factores. Para comprobar si existen diferencias significativas entre las especies prolíficas y no prolíficas dentro de un orden concreto, se ha realizado el análisis por pares para el factor "Bloom" en el PERMANOVA anterior. La contribución, en porcentaje, de cada variable a las diferencias entre las especies prolíficas y no prolíficas de cada orden se ha obtenido por medio de un análisis de porcentaje de disimilitud (SIMPER).

Especies como muestras

Se ha elaborado una segunda matriz, a nivel de especie, para el análisis de las diferencias entre las especies prolíficas y no prolíficas en los tres órdenes de la clase Scyphozoa. Al usar las especies como muestras (78 especies), las variables empleadas se restringen al tamaño máximo y a las temperaturas máxima, mínima y modal a la que residen estas especies.

La existencia de diferencias significativas se comprobó por medio de análisis tipo PERMANOVA con 9999 permutaciones y la prueba de Montecarlo en una matriz de distancias euclídeas con una transformación de raíz cuadrada. En primer lugar, se realizó un PERMANOVA, con el diseño “Orden x Bloom” para comprobar la existencia de diferencias significativas entre los diferentes niveles de los factores “Orden”, “Bloom” y el cruce de ambos factores. Para comprobar si existen diferencias significativas entre las especies prolíficas y no prolíficas dentro de un orden concreto, se ha realizado el análisis por pares para el factor “Bloom” en el PERMANOVA anterior. La contribución, en porcentaje, de cada variable a las diferencias entre las especies prolíficas y no prolíficas de cada orden se ha obtenido por medio de un análisis de porcentaje de disimilitud (SIMPER).

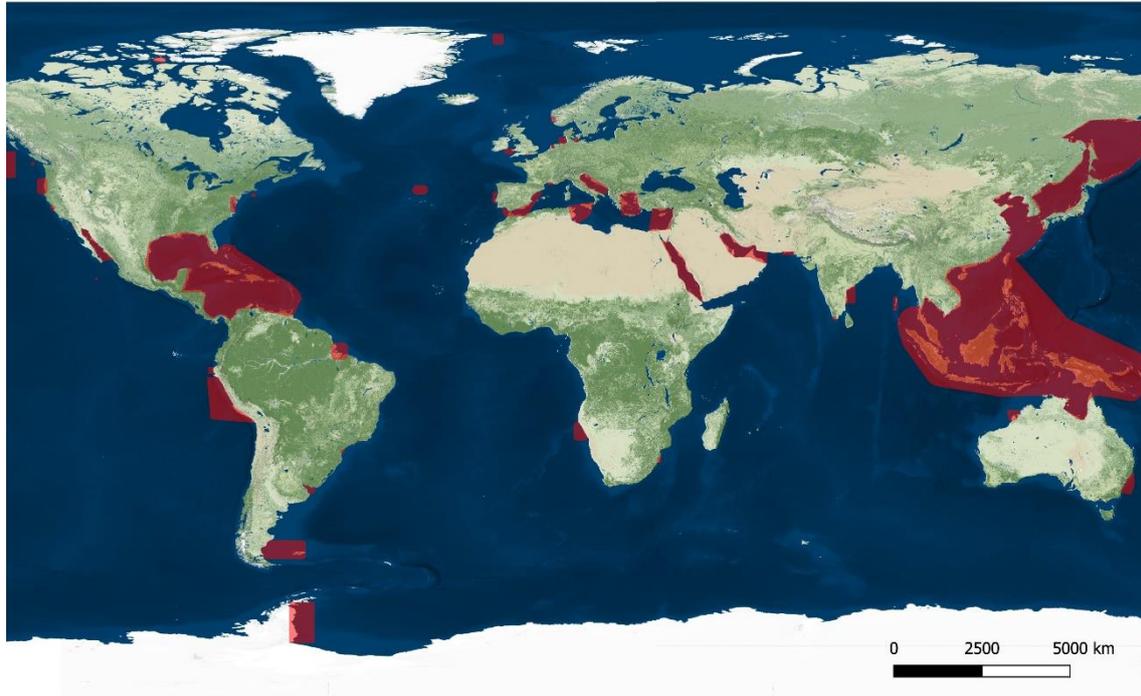


Figura 9.1. Localización de las proliferaciones masivas de la clase Scyphozoa (destacadas en rojo) registradas durante el proceso de revisión y utilizadas para el cálculo de la concentración de clorofila a máxima, media y mínima durante la década 2010-2019. Las coordenadas específicas utilizadas para cada localización y especie se proporcionan en la Tabla Suplementaria 9.2.

9.3 Resultados

9.3.1 Especies prolíficas de medusas verdaderas y factores directores de los *blooms*

Este capítulo proporciona un listado actualizado de las *blooming-species*, especies prolíficas, de la clase Scyphozoa (Tabla 9.1). Este constituye, además, el primer listado publicado a nivel de especie de los escifozoos capaces de proliferar masivamente y supone un incremento del porcentaje de especies de la clase Scyphozoa capaces de realizar *blooms* desde alrededor del 14 % estimado en la última revisión del grupo taxonómico (Hamner & Dawson, 2009) hasta un 24.66 % de la clase en la presente tesis. También se proporciona la primera tabla que conecta a cada especie prolífica con los factores desencadenantes de *blooms* con los que se ha relacionado y las evidencias proporcionadas para esa conexión cuando estas existen (Tabla Suplementaria 9.3).

De los 142 artículos revisados para este capítulo, 108 hacían referencia a especies prolíficas y 34 a especies no prolíficas. En aquellos que hacían referencia a las primeras se recogen ocho factores que actúan como directores de los afloramientos masivos (Figura 9.2; Tabla Suplementaria 9.3):

- Temperatura (nombrada en el 49.07 % de los artículos, con evidencias explícitas en el 19.44 %). Se incluyen en este apartado los trabajos que realizan experimentos en laboratorio, modelados de anomalías térmicas, análisis de regresiones de temperatura superficial y aquellos que citan este factor como desencadenante sin analizar su efecto.
- Disponibilidad de alimento y sobrepesca (nombrados en el 21.30 % de los artículos, proporcionándose evidencias en el 2.78 % de los mismos). El estudio de estos aspectos incluye regresiones entre abundancia de peces y medusas verdaderas, entre zooplancton y medusas verdaderas, experimentos de laboratorio y citas de este factor en otros trabajos. Estos dos factores se han considerado en conjunto dado que los peces planctívoros y las medusas verdaderas compiten por el alimento, pudiendo establecerse relaciones complejas e indirectas entre ellos en relación a la disponibilidad de alimento.
- Eutrofización y descarga de nutrientes (nombrados en el 13.89 % de los artículos, con evidencias proporcionadas en el 2.78 % de los casos). Se consideran en este punto las correlaciones y regresiones observadas entre las zonas de *upwelling*, las entradas de nutrientes, la clorofila *a* y las medusas verdaderas, así como las citas de este factor en otros trabajos.

- Hábitat (11.11 % y 1.85 %). Se ha considerado que este factor se trata en aquellos trabajos que relacionan la morfología costera, la profundidad, la ratio de renovación del agua y, en general, las características de las masas de agua que albergan los *blooms* con la abundancia de medusas verdaderas.
- Traslocación de especies (9.26 % y 3.70 %). Incluye aquellos trabajos que aluden a la expansión geográfica de una especie, las inferencias acerca del trayecto realizado para colonizar nuevos emplazamientos y las referencias a otros trabajos que indiquen este factor como desencadenante de proliferaciones masivas.
- Construcción de estructuras sumergidas (7.41 % y 0 %). Se consideran en este punto los trabajos que proporcionan imágenes de los pólipos en estructuras submarinas, considerando esta la causa de las proliferaciones masivas, y aquellos que realizan inferencias sobre este factor.
- Salinidad (6.48 % y 3.70 %). Incluye experimentos de laboratorio y correlaciones entre la distribución de medusas verdaderas y la salinidad.
- Meteorología e índices atmosféricos (6.48 % y 0 %). Incluye los artículos que han buscado correlaciones o regresiones entre la abundancia o distribución de medusas verdaderas y los días lluviosos o regímenes atmosféricos.

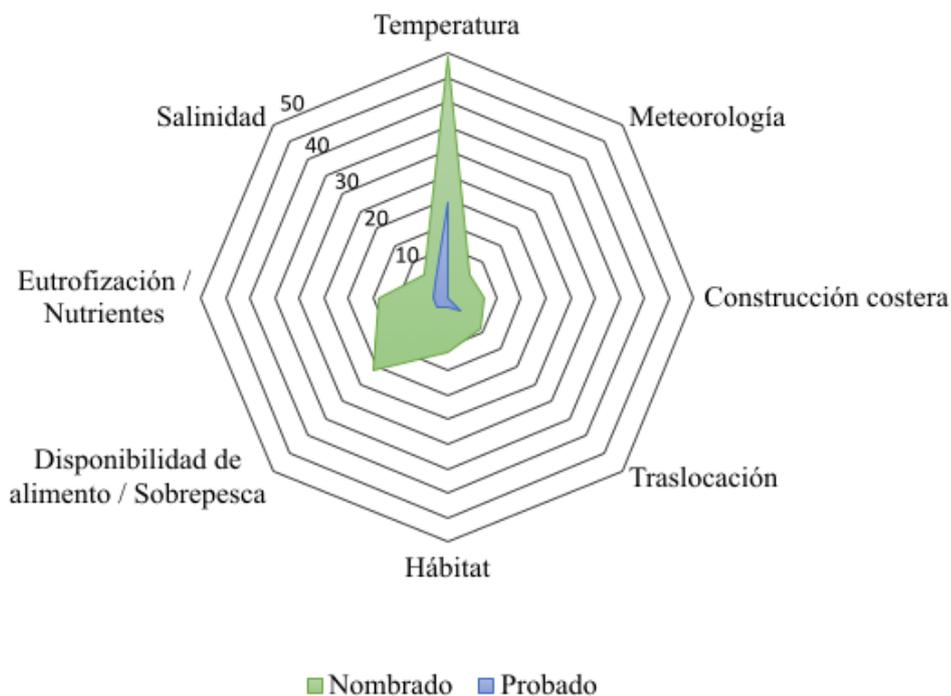


Figura 9.2 Porcentaje de trabajos que nombran (verde) o nombran y prueban (azul) la relación entre un determinado factor y el desencadenamiento de proliferaciones masivas de escifozoos.

Se han detectado proliferaciones masivas en el 24.66 % de las especies pertenecientes a la clase Scyphozoa. Esta clase se encuentra dividida en tres órdenes: Coronatae, Semaestomeae y Rhizostomeae, cuyas especies son capaces de realizar afloramientos masivos en un 6.78 %, 28.94 % y 31.82 % de los casos respectivamente (Tabla 9.1). Desde la última revisión (Hamner & Dawson, 2009), se han incorporado a la lista de géneros con especies prolíficas los siguientes: *Linuche* Eschscholtz, 1829, *Nausithoe* Kölliker, 1853, *Cyanea* Péron & Lesueur, 1810, *Mawia* Avian, Ramšak, Tirelli, D'Ambra & Malej, 2016, *Discomedusa* Claus, 1877, *Cassiopea* Péron & Lesueur, 1810, *Cotylorhiza* Agassiz, 1862, *Mastigias* Agassiz, 1862 y *Lychnorhiza* Haeckel, 1880 (Tabla 9.1, Tabla Suplementaria 9.4).

Linuche unguiculata (Swartz, 1778) y *Linuche aquila* (Haeckel, 1880) habían sido consideradas anteriormente como formadoras de agregaciones o proliferaciones aparentes propiciadas por las corrientes (Larson, 1992; Hamner & Dawson, 2009), pero Segura-Puertas *et al.* (2008) confirman su aparición estacional dirigida por la temperatura y, por tanto, su capacidad de formar proliferaciones verdaderas. Una proliferación masiva de *Nausithoe punctata* Kölliker, 1853 fue registrada en las aguas de Taiwan con posterioridad a un tifón y, si bien puede argumentarse que esta conformaría una proliferación aparente, su aparición constituye un evento único de presencia masiva con posterioridad al estudio del efecto de numerosos tifones, por lo que en este capítulo se considera factible la ocurrencia de una proliferación verdadera (Tseng *et al.*, 2015). La capacidad de realizar *blooms* de *Cyanea nozakii* ha sido probada en el laboratorio (Feng *et al.*, 2015a), mientras que el potencial para realizarlos por parte de *Cyanea capillata* (Linnaeus, 1758) y *Cyanea lamarckii* Péron & Lesueur, 1810 quedó registrado en una serie temporal de 50 años de capturas diarias por redes (van Walraven *et al.*, 2015). *Mawia benovici* (Piraino, Aglieri, Scorrano & Boero, 2014) es una especie descrita a raíz de una proliferación masiva de la misma en el Adriático norte en el año 2013 (Piraino *et al.*, 2014; Avian *et al.*, 2016). En abril de 2014 se registró en el Adriático sur la primera proliferación masiva conocida de *Discomedusa lobata* Claus, 1877 (Violic *et al.*, 2019). En las medusas invertidas, *Cassiopea* spp., se han registrado apariciones masivas con posterioridad a la traslocación de sus pólipos fijados sobre rocas a nuevos hábitats (Bolton & Graham, 2006), confirmándose posteriormente su capacidad para realizar *blooms* después de detectar estos eventos por parte de *Cassiopea andromeda* (Forskål, 1775) en Malta durante enero de 2018 (Deidun *et al.*, 2018). Pérez-Ruzafa *et al.* (2002) y Fernández-Alías *et al.* (2020) han registrado proliferaciones masivas de *Cotylorhiza tuberculata* en una laguna costera mediterránea. Finalmente, *Mastigias* spp. es el género con mayor ambigüedad en cuanto a su consideración como prolífero dado que el reclutamiento de éfiras y su transición a la fase medusa ocurre de

forma ininterrumpida, pero se ha optado por su consideración como un género prolífico tras la reaparición de forma explosiva de una población desaparecida en el lago Palau (Dawson *et al.*, 2001; Martin *et al.*, 2006).

Tabla 9.1 Clasificación taxonómica de los escifozoos. Número de especies, número de especies prolíficas, listado de especies prolíficas y porcentaje de estas dentro de cada género, familia, orden y en la clase Scyphozoa. Referencias (ver pie de tabla).

Orden	Familia	Género	Número de especies total	Especies prolíficas (número)	Porcentaje de especies prolíficas en cada taxón	Especies prolíficas (nombre)	Referencia(s)
Clase Scyphozoa			223	55	24.66 %		
Subclase							
Coronamedusae	Coronatae		59	4	6.78 %		
		Atollidae	10	0	0 %		1-3
		Atorellidae	6	0	0 %		4
		Linuchidae	4	2	50 %		
		<i>Linantha</i>	1	0	0 %		Sin referencias
		<i>Linuche</i>	3	2	66.67 %	<i>Linuche unguiculata</i> (Swartz, 1788) <i>Linuche aquila</i> (Haeckel, 1880)	5-8
		Nausithoidae	29	1	3.45 %		
		<i>Nausithoe</i>	22	1	4.55 %	<i>Nausithoe punctata</i> Kölliker, 1853	9,10
		<i>Palephyra</i>	3	0	0 %		Sin referencias
		<i>Thecoscyphus</i>	1	0	0 %		11
		Paraphyllinidae	3	0	0 %		9
		Paraphyllinidae	7	1	14.29 %		
		<i>Nauphanthopsis</i>	1	0	0 %		Sin referencias
		<i>Pericolpa</i>	3	0	0 %		Sin referencias
		<i>Periphylla</i>	1	1	100 %	<i>Periphylla periphylla</i> (Péron & Lesueur, 1810)	9, 12-16
		<i>Peryphyllosis</i>	2	0	0 %		9
Discomedusae			164	50	30.49 %		
	Semaeostomeae		76	22	28.94 %		
		Cyaneidae	21	3	14.29 %		
		<i>Cyanea</i>	17	3	17.65 %	<i>Cyanea nozakii</i> Kishinouye, 1891 <i>Cyanea capillata</i> (Linnaeus, 1758) <i>Cyanea lamarckii</i> Perón & Lesueur, 1810	17-20

Tabla 9.1 (Continuación)

Orden	Familia	Género	Número de especies total	Especies prolíficas (número)	Porcentaje de especies prolíficas en cada taxón	Especies prolíficas (nombre)	Referencia(s)
		<i>Desmonema</i>	4	0	0 %		3
	Drymonematidae	<i>Drymonema</i>	4	1	25 %	<i>Drymonema dalmatinum</i> Haeckel, 1880	21,22
		Pelagiidae		25	8	32 %	
			<i>Chrysaora</i>	17	6	35.29 %	<i>Chrysaora chesapeakei</i> (Papenfuss, 1936) <i>Chrysaora fuscescens</i> Brandt, 1835 <i>Chrysaora quinquecirrha</i> (Desor, 1848) <i>Chrysaora hysoscella</i> (Linnaeus, 1767) <i>Chrysaora melanaster</i> Brandt, 1835 <i>Chrysaora plocclamia</i> (Lesson, 1830)
		<i>Mawia</i>	1	1	100 %	<i>Mawia benovici</i> (Piraino <i>et al.</i> , 2014)	36, 37
		<i>Pelagia</i>	5	1	20 %	<i>Pelagia noctiluca</i> (Forsskål, 1775)	38-44
		<i>Sanderia</i>	2	0	0 %		Sin referencias
	Phacellophoridae	<i>Phacellophora</i>	1	0	0 %		45, 46
		Ulmaridae		25	10	40 %	
			<i>Aurelia*</i>	9	7-9	100 %	<i>Aurelia aurita</i> L. (sensu stricto) (Linnaeus, 1758) <i>Aurelia coerulea</i> von Lendenfeld, 1884 <i>Aurelia solida</i> Browne, 1905 <i>Aurelia</i> sp. 1 <i>Aurelia</i> sp. 8 <i>Aurelia</i> sp. 9 <i>Aurelia</i> sp. new
		<i>Deepstaria</i>	2	0	0 %		65
		<i>Aurosa</i>	1	0	0 %		Sin referencias
		<i>Diplulmaris</i>	2	0	0 %		66
		<i>Discomedusa</i>	2	1	50 %	<i>Discomedusa lobata</i> Claus, 1877	35, 67
		<i>Floresca</i>	1	0	0 %		Sin referencias
		<i>Parumbrosa</i>	1	0	0 %		68
		<i>Poralia</i>	1	0	0 %		69
		<i>Stellamedusa</i>	1	0	0 %		70, 71

Tabla 9.1 (Continuación)

Orden	Familia	Género	Número de especies total	Especies prolíficas (número)	Porcentaje de especies prolíficas en cada taxón	Especies prolíficas (nombre)	Referencia(s)
		<i>Sthenonia</i>	1	0	0 %		Sin referencias
		<i>Stygiomedusa</i>	1	0	0 %		72, 73
		<i>Tiburonia</i>	1	0	0 %		4, 74
		<i>Ulmaris</i>	2	0	0 %		Sin referencias
Rhizostomeae			88	29	32.95 %		
	Cassiopidae	<i>Cassiopea</i> **	9	2	22.22 %	<i>Cassiopea andromeda</i> (Forskål, 1775) <i>Cassiopea xamachana</i> Bigelow, 1892	75-80
	Catostylidae		25	8	32 %		
		<i>Acromitoides</i>	2	0	0 %		81
		<i>Acromitus</i>	5	1	20 %	<i>Acromitus hardenbergi</i> Stiasny, 1934	82-84
		<i>Catostylus</i>	10	3	30 %	<i>Catostylus mosaicus</i> (Quoy & Gaimard, 1824) <i>Catostylus perezii</i> Ranson, 1945 <i>Catostylus tagi</i> (Haeckel, 1869)	85-89
		<i>Crambione</i>	3	1	33.33 %	<i>Crambione mastigophora</i> Maas, 1903	87, 90, 91
		<i>Crambionella</i>	4	4	100 %	<i>Cambrionella orsini</i> (Vanhöffen, 1888) <i>Cambrionella annandalei</i> Rao, 1931 <i>Cambrionella stuhlmanni</i> (Chun, 1896) <i>Cambrionella helmbiru</i> Nishikawa et al., 2015	87, 92-96
		<i>Leptobrachia</i>	1	0	0 %		Sin referencias
	Cepheidae		14	2	14.29 %		
		<i>Cephea</i>	4	1	25 %	<i>Cephea cephea</i> (Forskål, 1775)	97
		<i>Cotylorhiza</i>	4	1	25 %	<i>Cotylorhiza tuberculata</i> (Macri, 1778)	98-104
		<i>Marivagia</i>	1	0	0 %		105, 106
		<i>Netrostoma</i>	4	0	0 %		107
		<i>Polyrhiza</i>	1	0	0 %		Sin referencias
	Lobonematidae		4	3	75 %		

Tabla 9.1 (Continuación)

Orden	Familia	Género	Número de especies total	Especies prolíficas (número)	Porcentaje de especies prolíficas en cada taxón	Especies prolíficas (nombre)	Referencia(s)
		<i>Lobonema</i>	1	1	100 %	<i>Lobonema smithii</i> Mayer, 1910	87, 91, 108
		<i>Lobonemoides</i>	3	2	66.67 %	<i>Lobonemoides gracilis</i> Light, 1914 <i>Lobonemoides robustus</i> Stiasny, 1920	87, 91, 109
	Lychnorhizidae		6	2	33.33 %		
		<i>Anomalorhiza</i>	1	0	0 %		110, 111
		<i>Lychnorhiza</i>	3	2	66.67 %	<i>Lychnorhiza lucerna</i> Haeckel, 1880 <i>Lychnorhiza malayensis</i> Stiasny, 1920	3, 112-114
	Mastigiidae	<i>Pseudorhiza</i>	2	0	0 %		115
			13	4	30.76 %		
		<i>Mastigias***</i>	8	1-3	37.5 %	<i>Mastigias papua</i> (Lesson, 1830)	116-120
		<i>Mastigietta</i>	1	0	0 %		Sin referencias
		<i>Phyllorhiza</i>	3	1	33.33 %	<i>Phyllorhiza punctata</i> von Lendenfeld, 1884	121, 122
		<i>Versuriga</i>	1	0	0 %		123
	Rhizostomatidae		12	6	50 %		
		<i>Eupilema</i>	2	0	0 %		Sin referencias
		<i>Nemopilema</i>	1	1	100 %	<i>Nemopilema nomurai</i> Kishinouye, 1922	17, 18, 124-128
		<i>Rhizostoma</i>	3	2	66.66 %	<i>Rhizostoma octopus</i> (Gmelin, 1791) <i>Rhizostoma pulmo</i> (Macri, 1778)	99, 101, 104, 129-133
		<i>Rhopilema</i>	6	3	50 %	<i>Rhopilema esculentum</i> Kishinouye, 1891 <i>Rhopilema hispidum</i> (Vanhöffen, 1888) <i>Rhopilema nomadica</i> Galil et al., 1990	83, 124, 134-138
	Stomolophidae	<i>Stomolophus</i>	2	1	50 %	<i>Stomolophus meleagris</i> Agassiz, 1860	139-141
	Thysanostomatidae	<i>Thysanostoma</i>	3	0	0 %		142

Referencias: 1- Russell, 1959; 2- Osborn et al., 2007; 3- Schiariti et al., 2018; 4- Gasca & Lomán-Ramos, 2014; 5- Kremer et al., 1990; 6- Larson, 1992; 7- Segura-Puertas et al., 2008; 8- Guevara et al., 2017; 9- Herring & Widder, 2004; 10- Tseng et al., 2015; 11- Sötje & Jarms, 2009; 12- Fosså, 1992; 13- Riemann et al., 2006; 14- Sørnes et al., 2007; 15- Ugland et al., 2014; 16- Båmstedt, 2020; 17- Dong et al., 2010; 18- Feng et al., 2015a; 19- Vanwalraven et al., 2015; 20- Crawford, 2016; 21- Larson, 1987; 22- Williams et al., 2001; 23- Martin et al., 1997; 24- Masilanomi et al., 2000; 25- Sparks et al., 2001; 26- Brodeur et al., 2002; 27- Lynam et al., 2006; 28- Decker et al., 2007; 29- Suchman et al., 2012; 30- Marques et al., 2014; 31- Quiñones et al., 2015; 32- Ruzicka et al., 2016; 33- Quiñones et al., 2018; 34- Stone et al., 2019; 35- Violić et al., 2019; 36- Piraino et al., 2014; 37- Avian et al., 2016; 38- Zavodnik, 1987; 39- Goy et al., 1989; 40- Daly Yahia et al., 2010; 41- Rosa et al., 2013; 42- Canepa et al., 2014; 43- Milisenda et al., 2018; 44- Bellido et al., 2020; 45- Il'inskii & Zavolokin, 2011; 46- Radchenko, 2013; 47- Möller, 1980; 48- Hernroth & Gröndahl, 1983; 49- Schneider & Behrends, 1994; 50- Omori et al., 1995; 51- Lucas, 1996; 52- Miyake et al., 1997; 53- Toyokawa et al., 2000; 54- Di Camillo et al., 2010; 55- Malej et al., 2012;

56- Wang & Li, 2015; 57- Wang & Sun, 2015; 58- Wang *et al.*, 2015; 59- Dong *et al.*, 2018; 60- Chi *et al.*, 2019; 61- Frolova & Miglietta, 2020; 62- Gueroun *et al.*, 2020; 63- Goldstein & Steiner, 2020; 64- Marques *et al.*, 2020; 65- Gruber *et al.*, 2018; 66- Pagès, 2000; 67- Isinibilir *et al.*, 2015; 68- Miyake *et al.*, 2005; 69- Doya *et al.*, 2017; 70- Raskoff & Matsumoto, 2004; 71- Corrales-Ugalde & Morales-Ramírez, 2017; 72- Drazen & Robison, 2004; 73- Benfield & Graham, 2010; 74- Matsumoto *et al.*, 2003; 75- Fitt & Costley, 1998; 76- Arai, 2001; 77- Holland *et al.*, 2004; 78- Bolton & Graham, 2006; 79- Stoner *et al.*, 2011; 80- Deidun *et al.*, 2018; 82- Boco & Metillo, 2018; 82- Hamner & Dawson, 2009; 83- Khong *et al.*, 2016; 84- Syazwan *et al.*, 2020a; 85- Pitt & Kingsford, 2000; 86- Pitt & Kingsford, 2003; 87- Omori & Nanako, 2001; 88- Waryani *et al.*, 2015; 89- Rodrigues *et al.*, 2020; 90- Keesing *et al.*, 2016; 91- Purcell *et al.*, 2013; 92- Nishikawa *et al.*, 2015; 93- Behera *et al.*, 2020; 94- Billet *et al.*, 2006; 95- Daryanabard & Dawson, 2008; 96- Perissinotto *et al.*, 2013; 97- Cruz-Rivera & El-Regal, 2016; 98- Kikinger, 1992; 99- Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002; 100- Prieto *et al.*, 2010; 101- Purcell *et al.*, 2012; 102- Ruiz *et al.*, 2012; 103- Galil *et al.*, 2017; 104- Fernández-Alías *et al.*, 2020; 105- Galil *et al.*, 2013; 106- Mamish *et al.*, 2016; 107- Gul *et al.*, 2015; 108- Bujang & Hassan, 2017; 109- Rizman-Idid *et al.*, 2016; 110- Cooke, 1984; 111- Chuan *et al.*, 2020; 112- Schiariti *et al.*, 2008; 113- Nagata *et al.*, 2009; 114- Syazwan *et al.*, 2020b; 115- Browne *et al.*, 2020; 116- Hamner & Hauri, 1981; 117- Dawson *et al.*, 2001; 118- Martin *et al.*, 2006; 119- Swift *et al.*, 2016; 120- De Souza & Dawson, 2018; 121- Graham *et al.*, 2003; 122- Johnson *et al.*, 2005; 123- Sun *et al.*, 2018; 124- Kawahara *et al.*, 2006; 125- Feng *et al.*, 2015b, 126- Feng *et al.*, 2018; 127- Feng *et al.*, 2020; 128- Kitajima *et al.*, 2020; 129- Prieto *et al.*, 2013; 130- Kienberger & Prieto, 2018; 131- Kienberger *et al.*, 2018; 132- Holst *et al.*, 2007; 133- Lilley *et al.*, 2009; 134- Dong *et al.*, 2009; 135- Takao & Uye, 2018; 136- Fu *et al.*, 2019b; 137- Sakinan, 2011; 138- Edelist *et al.*, 2020; 139- Girón-Nava *et al.*, 2015; 140- López-Martínez *et al.*, 2020; 141- Banha *et al.*, 2020; 142- Zakai & Galil, 2001

* La mayoría de la literatura sobre *Aurelia* spp. ha sido escrita con anterioridad a la resolución de la genética del género (Scorrano *et al.*, 2017) y, en consecuencia, la mayoría de la información hace referencia a *Aurelia aurita*, pero, atendiendo a la revisión de Lucas (2001), parece improbable pensar que alguna de las especies actualmente reconocidas en el género no sea capaz de proliferar masivamente.

** Se han registrado, para las medusas invertidas, *Cassiopea* spp., acumulaciones e incrementos de su abundancia en los puertos con posterioridad a sus dragados y esto podría ser interpretado como proliferación aparente. A partir de la bibliografía existente, se puede deducir que al menos dos de las medusas del género son capaces de proliferar masivamente.

*** El caso de *Mastigias* spp. es particular debido a su reclutamiento continuo. Sin embargo, la capacidad de realizar blooms por parte de las especies de este género no puede descartarse dado que se han producido recuperaciones muy rápidas de sus poblaciones frente a fluctuaciones térmicas (Martin *et al.*, 2006). Se ha estimado que de 1 a 3 especies del género son capaces de realizar proliferaciones masivas dado que la genética de la especie no está resuelta en el momento de la escritura del capítulo.

9.3.2 Nicho térmico y hábitat de las especies prolíficas de escifozoos

Dependiendo de la especie, la fase medusa de las especies de medusas verdaderas capaces de realizar proliferaciones masivas aparecen en la columna de agua entre los 0 y los 35 °C. Del listado de especies prolíficas recogido en la Tabla 9.1, 2 son habitantes de mares fríos (0 a 10 °C), *Chrysaora melanaster* Brandt, 1835 desarrolla la fase medusa en el límite frío-templado, 14 especies son habitantes de mares templados (10.01 a 25 °C), 11 son subtropicales, 19 son tropicales (25.01 a 35 °C) y 6 de ellas poseen una tolerancia térmica en su fase medusa desde los mares fríos hasta los tropicales (Figura 9.3, Tabla Suplementaria 9.4).



Figura 9.3. Nicho térmico (Grados Celsius) en el que se desarrolla la fase medusa de cada una de las especies prolíficas de escifozoos. Los colores del fondo indican el marco térmico que se ha considerado como mares fríos (azul claro), templados (verde claro) y tropicales (rojo claro). Los nichos térmicos de *Aurelia* sp. 9 y *Aurelia* sp. new se corresponden con los de su fase pólipo debido a que no se ha podido recopilar información sobre el nicho térmico de su fase medusa.

En la revisión en profundidad de los ciclos de vida de seis de las especies se han observado tres estrategias diferentes en relación con la temperatura y la aparición de las diferentes etapas del ciclo metagénico (Figura 9.4, Tabla Suplementaria 9.5). En la primera estrategia, los pólipos tienen una mayor tolerancia térmica que la fase pelágica, pero presentan una estrecha ventana térmica para realizar la estrobilación (Figura 9.4a, c, d, f). A modo de ejemplo, el *scyphistoma* de *Aurelia* sp. 1 puede sobrevivir entre los 5 y los 25 °C, la plánula solo se ha registrado entre los 23 y los 24 °C y la fase medusa entre los 20 y los 25 °C. Esta misma estrategia, con diferencias en cuanto al nicho térmico, es llevada a cabo por *C. tuberculata* (pólipo entre 14 y 28 °C, éfira y estróbilo entre 20 y 28 °C, plánula entre 23 y 24 °C y fase medusa entre los 17 y los 30 °C), *N. nomurai* (pólipo entre 0 y 27.5 °C, éfira de 10 a 18 °C, estróbilo de 6.4 a 18 °C y fase medusa entre los 10 y los 25 °C), y *R. esculentum* (pólipo entre los 10 y los 30 °C, éfira entre los 16 y los 28 °C, estróbilo de 18 a 20 °C y fase medusa de los 18 a los 28 °C). En la segunda estrategia, adoptada por *C. xamachana*, la fase medusa (13 a 33 °C) es la presente durante la temporada invernal, mientras que los pólipos, la estrobilación y las éfiras se detectan únicamente en verano (20 a 33 °C) (Figura 9.4b). En la última estrategia, utilizada por *R. pulmo*, la plasticidad de las diferentes etapas permite la coexistencia de la fase pólipo y medusa durante todo el año (Figura 9.4e; pólipo y estróbilo de 14 a 28 °C, éfira de 17 a 28 °C y medusa de 13 a 29.4 °C).

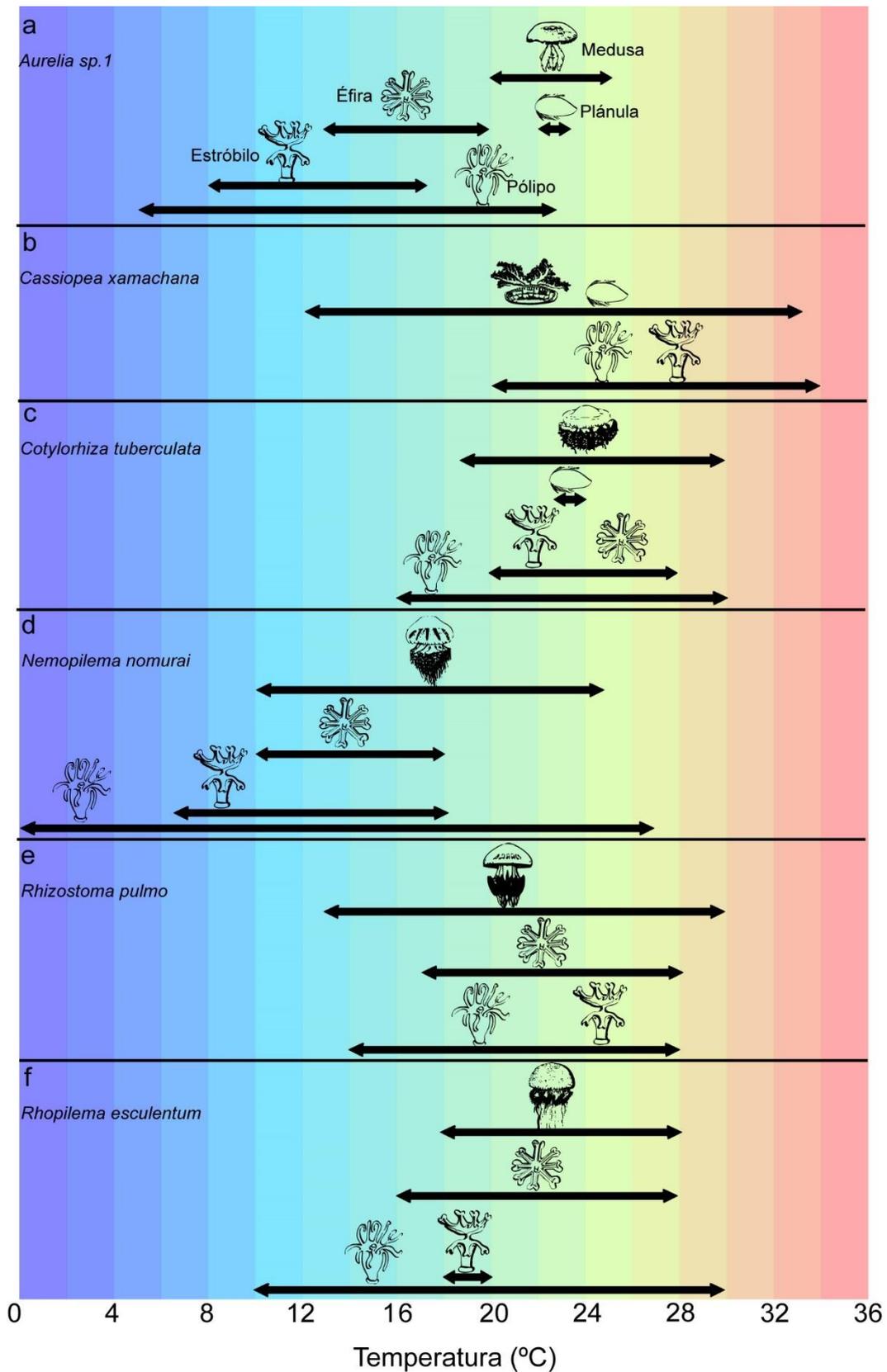


Figura 9.4. Nicho Térmico (Grados Celsius) para las diferentes etapas del ciclo de vida de seis especies de escifozoos. a) *Aurelia sp. 1*. b) *Cassiopea xamachana*. c) *Cotylorhiza tuberculata*. d) *Nemopilema nomurai*. e) *Rhizostoma pulmo*. f) *Rhopilema esculentum*. Las flechas negras indican el nicho térmico de cada una de las etapas situadas sobre ellas. Dos etapas aparecen sobre una misma flecha cuando comparten el nicho térmico.

En los artículos que aluden a una proliferación masiva de medusas verdaderas, una pesquería de escifozoos o la recolección de ejemplares de especies prolíficas (93 en total), se han encontrado 110 alusiones a zonas costeras (76 áreas semiconfinadas y 34 áreas costeras no confinadas) frente a 6 artículos que hacen alusión a ecosistemas alejados de costa (1 en aguas profundas y 5 alejadas de costa) (Figura 9.5).

Las áreas semiconfinadas incluyen bahías semiconfinadas (registradas en 30 artículos), lagunas costeras (11), lagos marinos (7), fiordos (7), puertos (4), ensenadas (4) y marismas (1). Las áreas costeras no confinadas incluyen bahías abiertas (21), islas o archipiélagos (6) y estrechos (7). Dentro de las aguas alejadas de costa se ha incluido también una alusión a un depósito masivo de ejemplares muertos de escifozoos en aguas profundas marinas (Figura 9.5).



Figura 9.5. Número de artículos que aluden a un hábitat que alberga una proliferación masiva de escifozoos, una pesquería de medusas verdaderas o la recolección de especies prolíficas.

9.3.3 Especies prolíficas (*blooming species*) vs especies no prolíficas (*non-blooming species*) de escifozoos

A nivel de género, el análisis PERMANOVA indica diferencias significativas para los factores “Orden” ($p=0.0011$) y “Bloom” ($p=0.0004$), pero no para el cruce “Bloom x Orden” ($p=0.4351$) (Tabla 9.2). Cuando se utilizan las especies como muestras, únicamente el factor “Orden” presenta diferencias significativas ($p=0.0007$) (Tabla 9.2).

La ordenación PCA en dos ejes explica el 80 % de la varianza. El primer eje es explicativo del 56.1 % de la variación por sí mismo y está dirigido por el tamaño máximo de las especies de escifozoos y la profundidad a la que habitan (máxima, mínima y modal) actuando en direcciones opuestas. El segundo eje explica el 23.9 % de la variación y se rige por las temperaturas mínima y modal, así como por las profundidades máximas y mínimas en las que habitan las diferentes especies (Figura 9.6).

Tabla 9.2. PERMANOVA de la clase Scyphozoa a nivel de género y especie. Se han incluido en el análisis las especies y géneros para los que se ha podido recuperar, en las bases de datos consultadas, la información sobre su tamaño máximo, temperaturas, profundidades y salinidades máximas, mínimas y modales de detección de las diferentes especies y concentraciones máximas, mínimas y medias de clorofila *a* en la localización tipo. El análisis incluye un total de 38/60 géneros y 78/223 especies de escifozoos.

Géneros como muestras							
Factor	df	SS	MS	Pseudo-F	P (perm)	Perms únicas	P (MC)
Orden	2	145.93	72.966	4.5256	0.0007	9939	0.0011
Bloom	1	140.03	140.03	8.6852	0.0004	9944	0.0004
Orden x Bloom	2	30.922	15.461	0.9590	0.4601	9945	0.4351
Especies como muestras							
Factor	df	SS	MS	Pseudo-F	P (perm)	Perms únicas	P (MC)
Orden	2	3159.2	1576.6	5.2536	0.0016	9937	0.0007
Bloom	1	634.38	634.38	2.1099	0.1122	9956	0.1085
Orden x Bloom	2	331.36	165.68	0.55104	0.7249	9942	0.7318

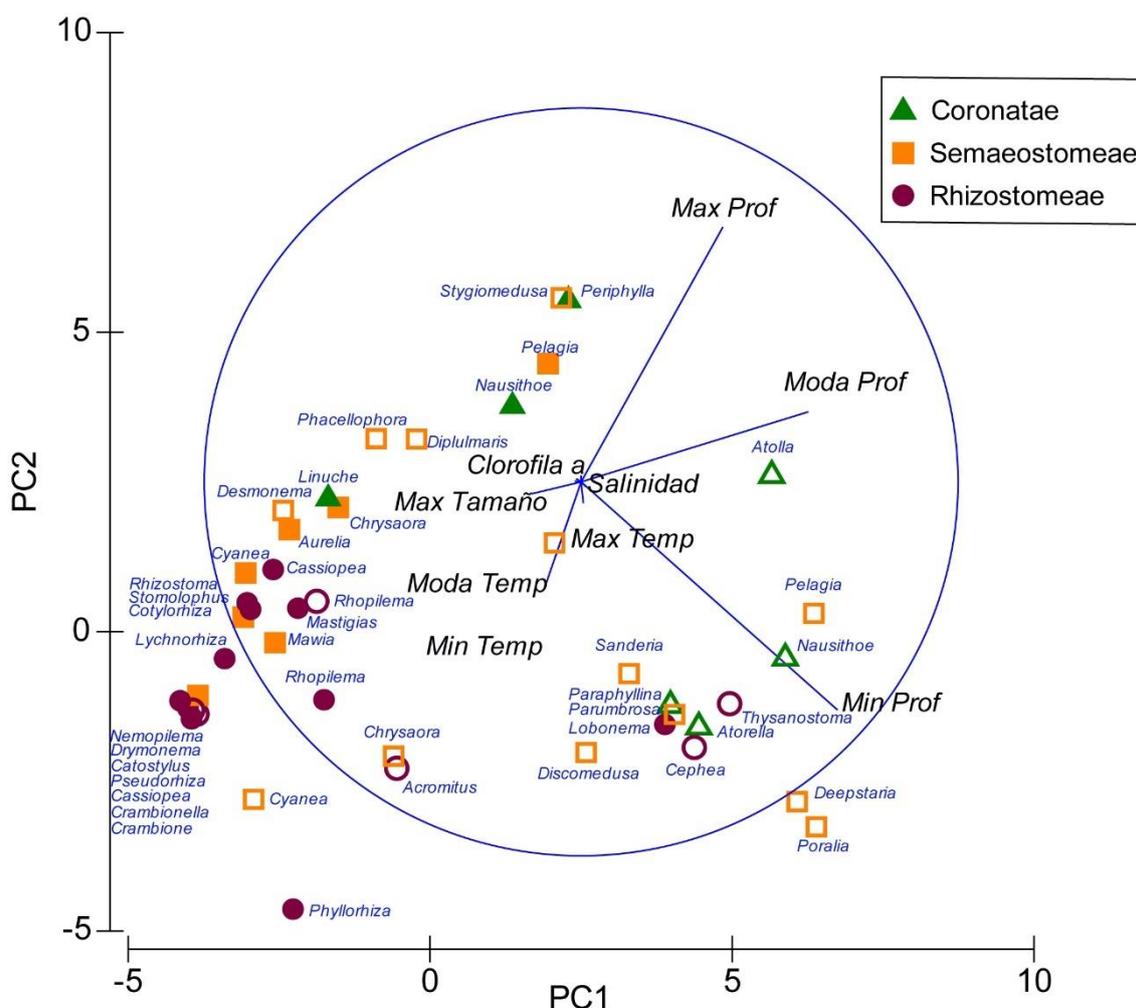


Figura 9.6. Análisis de Componentes Principales (Principal Component Analysis, PCA) para los géneros de la clase Scyphozoa cuya información (temperaturas, salinidades y profundidades máximas, mínimas y modales de detección de la especie, y concentraciones de clorofila a máximas, mínimas y promedio en la localización tipo de cada especie) (Tabla Suplementaria 9.2; 38/60 géneros). Los iconos sin relleno indican géneros cuyas especies no son prolíficas y los coloreados géneros cuyas especies son prolíficas. Aquellos géneros con especies en ambas categorías cuya información estaba disponible se han dividido en subgéneros prolíficos y no prolíficos; ejemplos de ello son *Pelagia* y *Chrysaora*.

Los PERMANOVAs *pairwise* realizados para cada orden muestran diferencias significativas entre los géneros prolíficos y los no prolíficos en el orden Semaestomeae ($p = 0.0176$) y en el orden Coronatae ($p = 0.0177$) (Tabla 9.3). El análisis SIMPER revela que estas diferencias se explican por la profundidad y la temperatura a la que desarrollan las fases medusa de las diferentes especies (80.4 % y 11.37 %, respectivamente, en el caso del orden Semaestomeae, y 80.71 % y 12.38 % en el orden Coronatae). En el caso del orden Rhizostomeae, a pesar de no revelar el análisis PERMANOVA diferencias significativas entre géneros prolíficos y no prolíficos, el análisis SIMPER indica que los géneros prolíficos residen en aguas más someras que los no prolíficos, manteniendo la coherencia con lo observado en los otros órdenes.

Por el contrario, en los análisis a nivel de especie únicamente se obtienen diferencias significativas dentro del orden Rhizostomeae debido a la mayor talla de las especies prolíficas (91.29 %). En los órdenes Coronatae y Semaestomeae, pese a la ausencia de diferencias significativas, el análisis SIMPER indica un mayor tamaño de las especies prolíficas en ambos órdenes.

Tabla 9.3. PERMANOVA pairwise y análisis SIMPER realizado para cada orden de la clase Scyphozoa y el factor “Bloom” (Especies prolíficas vs Especies no prolíficas). Se han incluido en el análisis las especies y géneros para los que se ha podido recuperar, en las bases de datos consultadas, la información sobre su tamaño máximo, máximas, mínimas y modas de detección de las diferentes especies y concentraciones máximas, mínimas y medias de clorofila a en la localización tipo. El análisis incluye un total de 38/60 géneros y 78/223 especies de escifozoos.

Géneros como muestras			
Orden	P (perm)	Permutaciones únicas	P (MC)
Rhizostomeae	0.1266	7669	0.1323
Semaestomeae	0.0160	9056	0.0176
Coronatae	0.0302	35	0.0177
Variable	Especies prolíficas		Contribución
	Media	Media	
Rhizostomeae			
Min profundidad (m)	27.1	171	45.21%
Moda profundidad (m)	40.4	214	24.12%
Max profundidad (m)	112	258	20.70%
Semaestomeae			
Min profundidad (m)	0	789	43.19%
Moda profundidad (m)	260	667	23.28%
Max profundidad (m)	775	1600	13.93%
Min temperatura (°C)	10.4	12.7	6.85%
Moda temperatura (°C)	17.4	17.5	4.52%
Coronatae			
Min profundidad (m)	0	328	59.40%
Moda profundidad (m)	685	1190	16.92%
Min temperatura (°C)	12.8	8.46	6.45%
Moda temperatura (°C)	18.1	15.4	5.93%
Max profundidad (m)	3670	2270	4.39%
Especies como muestras			
Orden	P (perm)	Permutaciones únicas	P (MC)
Rhizostomeae	0.0004	9941	0.0030
Semaestomeae	0.7676	9903	0.5655
Coronatae	0.5691	1901	0.5450
Variable	Especies prolíficas		Contribución
	Media	Media	
Rhizostomeae			
Max tamaño (cm)	37.8	13.7	91.29%
Semaestomeae			
Max tamaño (cm)	49	30.8	57.96%
Min temperatura (°C)	10.4	12.7	21.01%
Moda temperatura (°C)	17.4	17.5	12.36%
Coronatae			
Min temperatura (°C)	12.8	8.46	42.89%
Moda temperatura (°C)	18.1	15.4	39.61%
Max tamaño (cm)	6.4	5.52	12.5%

9.4 Discusión

Tras veinte años en los que ha ido aumentando la percepción acerca de un incremento en la abundancia de medusas debido a estresores naturales y antrópicos, esta afirmación todavía presenta un alto grado de incertidumbre. En este sentido, Pitt *et al.* (2018) indican que la mayoría de la bibliografía que incluye el término *jellyfish bloom* (proliferación de medusas) utiliza las hipótesis presentes en el marco conceptual descrito en el capítulo de introducción como evidencias para justificar los afloramientos masivos, pero sin realizar análisis que apoyen o contradigan las hipótesis planteadas. Considerando esta limitación, se hace necesario reevaluar el tema de investigación, clarificando qué especie ha sido conectada con cada uno de los diferentes factores teóricos y en qué se sustenta esa conexión (Tabla Suplementaria 9.3).

A pesar de ser la clase Scyphozoa la que cuenta con una mayor incidencia de afloramientos masivos (Hamner & Dawson, 2009) estos no son realizados por la totalidad de la clase, sino por una fracción de las especies que la componen (Tabla 9.1). No obstante, en la última década (2010-2020), se ha detectado un incremento en el porcentaje de las especies que son capaces de proliferar masivamente. Desde la última revisión realizada en el grupo (Hamner & Dawson, 2009), el porcentaje de especies para el que se ha registrado al menos una proliferación masiva ha aumentado desde aproximadamente un 14 % hasta el 24.66 % calculado en este capítulo (55 especies, Tabla 9.1). Este resultado contrasta con la ausencia de un incremento en la abundancia general de zooplancton gelatinoso entre 1970 y 2011 (Condon *et al.*, 2013), lo que indica que el número de especies para las que se ha detectado una proliferación masiva podría estar relacionado con un aumento en el número de observaciones, publicaciones y trabajos dentro de esta temática (Condon *et al.*, 2013; Pitt *et al.*, 2018), pero que no tiene que implicar, necesariamente, un aumento en el número de afloramientos masivos. Sin embargo, tampoco puede descartarse que el aumento del interés por las poblaciones de medusas, tal como indica el incremento año a año en el número de publicaciones (Pitt *et al.*, 2018), no esté motivado por un incremento generalizado de las proliferaciones (Brotz *et al.*, 2012). Independientemente de la razón subyacente, la lista actualizada de especies prolíficas ha de ser considerada en los sistemas de monitorización del zooplancton gelatinoso.

Para definir el marco medioambiental en que habitan las especies prolíficas, y compararlo con las condiciones en las residen las especies no prolíficas, se pueden establecer tres grupos diferenciados de factores implicados en la abundancia y los afloramientos, teniendo en consideración que no todas las especies responden de manera análoga a las condiciones

ambientales. En este trabajo los factores se han agrupado en forzamiento físico, nutrición y biotopo.

9.4.1 Forzamiento físico: temperatura y salinidad

La temperatura es el factor desencadenante de proliferaciones masivas más reiterado en la literatura científica (49.07 % de los artículos del ámbito), evidenciándose su papel en el 19.44 % de los casos.

El análisis multivariante realizado indica que la temperatura mínima y modal en la que residen las especies prolíficas del orden Coronatae es superior a aquella en la que habitan las especies no prolíficas, ligeramente inferior en las especies prolíficas del orden Semaestomeae y homogéneo en el caso del orden Rhizostomeae (Fig. 4.5; Tabla 9.3). El menor efecto de la temperatura para separar a las especies prolíficas de las no prolíficas en los órdenes Semaestomeae y Rhizostomeae es el resultado de la existencia de una mayor diversidad de especies de escifozoos en aguas cálidas, algo particularmente acentuado en estos órdenes (Hamner & Dawson, 2009; Figuras 4.3 y 4.6). El orden Coronatae, cuyas especies son menos propensas a desencadenar proliferaciones masivas (Tabla 9.1), presenta diferencias significativas con los otros dos órdenes (Tabla 9.2). Al contrario que los órdenes Semaestomeae y Rhizostomeae, el orden Coronatae se compone de especies de menor tamaño con preferencia por aguas frías y profundas (Figura 9.6; Tabla 9.3). Sin embargo, el grupo de especies prolíficas del orden Coronatae reside en aguas más cálidas y someras que las especies no prolíficas de dicho orden, manteniendo de este modo la consistencia con las observaciones realizadas en semeóstomos y rizóstomos (Tabla 9.3).

Los resultados obtenidos sugieren que la distribución actual de los escifozoos está limitada por la temperatura (Figuras 4.3 y 4.6). El listado de géneros que proliferan masivamente en mares templados incluye a *Pelagia*, *Discomedusa* y *Nemopilema* con un total de 14 especies, mientras que los géneros que proliferan en mares templados, subtropicales y tropicales incluyen a *Linuche*, *Nausithoe*, *Cyanea*, *Chrysaora*, *Mawia*, *Aurelia*, *Cassiopea*, *Acromitus*, *Catostylus*, *Crambione*, *Crambionella*, *Cephea*, *Cotylorhiza*, *Lobonema*, *Lobonemoides*, *Lychnorhiza*, *Mastigias*, *Phyllorhiza*, *Rhizostoma*, *Rhopilema* y *Stomolophus* con un total de 39 especies. Por tanto, el progresivo calentamiento de los océanos registrado actualmente (Ramanathan & Feng, 2009) podría tener como consecuencia una mayor proliferación de medusas propiciada por la expansión geográfica de las especies que residen en aguas cálidas.

Además del efecto sobre la biogeografía de las especies, se debe considerar el papel de la temperatura en el ciclo de vida de estas. Es habitual, en los estudios de amplia escala temporal

que el efecto de la temperatura se vea difuminado (van Walraven *et al.*, 2015); algo que podría verse influenciado por la existencia de oscilaciones de larga duración en la abundancia, llegando o sobrepasando estos ciclos la decena de años (Condon *et al.*, 2013). Sin embargo, cuando se ha estudiado el efecto de la temperatura en condiciones de laboratorio, dentro de un microcosmos controlado donde su efecto no se vea enmascarado por interacción con otros factores, se ha demostrado la influencia térmica sobre la reproducción asexual, su papel como inductor de la estrobilación al producirse fluctuaciones en esta y el estímulo que supone para el crecimiento de determinadas especies (Prieto *et al.*, 2010; Fuentes *et al.*, 2011; Purcell *et al.*, 2012; Feng *et al.*, 2015a, b). Estos efectos, cuyo papel se ha demostrado en el laboratorio, también aparecen como importantes relaciones de causa y efecto en el medio natural en los estudios de corta duración (Capítulo 5; Waryani *et al.*, 2015; Fernández-Alías *et al.*, 2020; Gueroun *et al.*, 2020). En las series temporales de mayor duración, incluso considerando la ocurrencia de periodos de ausencia de medusas, los afloramientos masivos, en caso de producirse, tienen lugar con un patrón estacional fijo para cada especie dentro del año natural (Capítulo 6; van Walraven *et al.*, 2015; Ruzicka *et al.*, 2016; Guevara *et al.*, 2017; Stone *et al.*, 2019; Fernández-Alías *et al.*, 2023a).

Sin embargo, aunque la temperatura actúe como un regulador del ciclo de vida, la frase tradicionalmente aceptada de «Cuanto mayor temperatura, mejor», ‘The warmer the better’ (Ruiz *et al.*, 2012), presenta varias excepciones dentro de las especies de escifozoos prolíficas. Por ejemplo, *Mastigias* spp. (Martin *et al.*, 2006), *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) (Fuchs *et al.*, 2014; Loveridge *et al.*, 2021), y *Aurelia solida* Browne, 1905 (Fernández-Alías *et al.*, 2020, 2023ab) requieren de un periodo de bajas temperaturas para proliferar, mientras que *Stomolophus meleagris* Agassiz, 1860 no es capaz de sobrevivir cuando la temperatura supera los 29 °C (Girón-Nava *et al.*, 2015). Esta expresión se utiliza habitualmente para hacer referencia de forma exclusiva a la fase medusa debido a que la mayoría de las especies prolíficas de escifozoos son habitantes de mares templados y tropicales y a que la aparición de sus fases medusa coincide con los meses de verano (Figura 9.3), pero, generalmente, no considera que muchas de las especies necesitan un amplio intervalo térmico para completar su ciclo de vida (Figura 9.4). De hecho, dentro de las seis especies de escifozoos cuyo ciclo de vida ha sido examinado en mayor profundidad se comprueba la existencia de diferentes estrategias vitales en cuanto a la utilización de la amplitud térmica para desarrollar el ciclo de vida bipartito (Figura 9.4).

Se ha comprobado la existencia de al menos dos estrategias diferentes en las que la fase medusa está presente durante todo el año. Como ejemplos de estas pueden mencionarse a *C.*

xamachana, cuya reproducción asexual y estrobilación se restringen a la temporada estival (Fitt & Costley, 1998), o a *R. pulmo*, que desarrolla múltiples cohortes a lo largo del año, produciéndose la estrobilación de los pólipos tanto por incrementos como por descensos de la temperatura (Capítulos 5 y 6; Fuentes *et al.*, 2011; Purcell *et al.*, 2012; Fernández-Alías *et al.*, 2020).

Se debe remarcar que la mayoría de las conexiones realizadas entre la temperatura y las proliferaciones de escifozoos o su papel director del ciclo de vida se basan en experimentos y observaciones, pero que el mecanismo molecular de la estrobilación y los genes implicados en el proceso no han sido descritos hasta la fecha. En esta línea, se pueden destacar tres estudios de transcriptómica (Fuchs *et al.*, 2014; Brekhman *et al.*, 2015; Khalturin *et al.*, 2019). Khalturin *et al.* (2019) encontraron una elevada expresión genética etapa específica en el caso de la medusa *A. aurita*, transcribiéndose el 4.3 % de los genes únicamente durante la fase medusa y el 8.7 % durante la fase pólipo, siendo esto indicador de una elevada regulación genética. En esta misma especie, con posterioridad a una reducción de 8 °C en el agua en que se mantenían los pólipos, tres de los genes incrementaban su expresión hasta 35000 veces (Fuchs *et al.*, 2014). El gen más sobreexpresado, el *CL390* o *CL390-like*, ha sido propuesto como una hormona precursora de la estrobilación debido a la similitud de determinados fragmentos peptídicos resultantes de su traducción y procesado con inductores químicos de este proceso (Fuchs *et al.*, 2014; Brekhman *et al.*, 2015). Este es un prometedor campo de investigación ya que la descripción precisa del mecanismo molecular de estrobilación supondría un avance en nuestra capacidad de elaborar modelos predictivos de proliferaciones masivas.

Junto con la temperatura, afectando a la distribución de las especies de escifozoos debe considerarse a la salinidad. La influencia de la salinidad en la distribución de las especies de medusas verdaderas se ve reflejada en el 3.70 % de los trabajos revisados durante la elaboración de este capítulo. En ellos, se demuestra que las entradas de agua dulce y los gradientes de salinidad, características de los ecosistemas semiconfinados, afectan al establecimiento y los patrones de distribución de las medusas verdaderas (Capítulos 5, 6 y 8; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002; Feng *et al.*, 2020; Fernández-Alías *et al.*, 2020). Sin embargo, el análisis multivariante no refleja ninguna diferencia entre las salinidades en las que habitan las especies prolíficas y las no prolíficas en ninguno de los órdenes estudiados (Figura 9.6). Por tanto, la salinidad puede actuar como un predictor de la distribución de los escifozoos y, localmente, como una barrera que dificulte la entrada o salida de especies de hábitats salobres o hipersalinos, aunque no parece tener un papel relevante modulando la intensidad de los

afloramientos masivos salvo en determinados ecosistemas tropicales (Rippingale & Kelly, 1995).

Se puede concluir que la temperatura es el principal factor que regula los ciclos de vida de los escifozoos y que actúa como desencadenante de la estrobilación, pero, como se deduce de la pérdida de las relaciones causa-efecto en los análisis temporales a gran escala, la temperatura por sí misma no garantiza el desarrollo de una proliferación masiva, quedando esta condicionada por otros factores. Además, las especies registran comportamientos dispares con respecto a la temperatura y a la salinidad por lo que no se deben construir modelos únicos para la predicción de la respuesta del conjunto de los escifozoos, sino que estos deben considerar a cada especie de forma individual.

Temperatura y salinidad actúan de forma coordinada en el establecimiento de la distribución biogeográfica de cada una de las especies, pero la distribución que encontramos actualmente podría verse modificada por el cambio climático en un periodo más o menos breve. Por un lado, se debe considerar que no todas las especies de la clase Scyphozoa se están beneficiando de la tendencia de calentamiento del agua registrada en los océanos y que algunas podrían ver su hábitat reducido debido a la misma. Como ejemplo de ello se puede mencionar a *Periphylla periphylla* (Péron & Lesueur, 1810), cuyo límite superior de tolerancia térmica es de 7 °C, o a *C. lamarckii* y *C. melanaster*, cuya distribución está restringida por un límite superior de 13 °C (Figura 9.3).

9.4.2 Nutrición: disponibilidad de alimento, sobrepesca, carga de nutrientes y eutrofización

La disponibilidad de alimento y la sobrepesca se mencionan como factores desencadenantes de proliferaciones masivas en el 21.30 % de los artículos revisados en este capítulo, mientras que la eutrofización y la carga de nutrientes se nombran en el 13.89 %. En ambos casos, se evidencia el papel de estos factores en el 2.78 % de las publicaciones analizadas. En el análisis multivariante realizado, que incluía las concentraciones de clorofila *a* máximas, medias y mínimas de la década 2010-2019 en las localizaciones donde habitan escifozoos, no se encuentra influencia alguna de esta variable en la separación de especies prolíficas y no prolíficas de la clase Scyphozoa (Figura 9.6, Tabla 9.3).

Sin embargo, la ausencia de una influencia clara sobre la distribución de especies prolíficas y no prolíficas de escifozoos podría derivar de complejas interacciones *bottom-up* y *top-down*. Por un lado, una mayor concentración de nutrientes o una mayor disponibilidad de alimento generalmente tiene una relación directa con la abundancia de las especies que se benefician de este hecho. En el caso del zooplancton gelatinoso, su abundancia es mayor en las zonas de

upwelling (Suchman *et al.*, 2012). Atendiendo específicamente a la clase Scyphozoa se pueden realizar observaciones similares: la abundancia de *R. pulmo* tiene una correlación positiva con la entrada de nutrientes en el Mar Menor (Capítulo 5; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002; Fernández-Alías *et al.*, 2020), los pólipos *N. nomurai* tienen un mayor grado de reproducción asexual en el laboratorio cuando la disponibilidad de plancton es elevada (Sun *et al.*, 2015) y *S. meleagris* necesita alimento abundante tras completar el proceso de estrobilación para poder desarrollarse (Girón-Nava *et al.*, 2015). Por otro lado, en la laguna costera del Mar Menor, en un escenario de elevadas entradas de nutrientes, las afloraciones de tres especies de escifozoos (*A. solida*, *C. tuberculata* y *R. pulmo*) presentan una segregación temporal y, junto con el ictioplancton, mantienen baja la concentración de clorofila *a* (Capítulos 5, 6 y 7; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002; Fernández-Alías *et al.*, 2020, 2022, 2023a). Este escenario apunta a un control *top-down* en el que el efecto de la clorofila sobre las poblaciones de zooplancton gelatinoso puede verse enmascarado en estudios de amplia escala temporal (van Walraven *et al.*, 2015; Stone *et al.*, 2019).

Por el contrario, la importancia del control *bottom-up* parece particularmente relevante en las etapas de pólipo y estróbilo, habiendo quedado demostrado que la cantidad y calidad del alimento controla y modula la intensidad de los afloramientos dentro del régimen térmico adecuado (Schiariti *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2015; Wang & Li, 2015; Goldstein & Steiner, 2020; Marques *et al.*, 2020). En este punto, se debe puntualizar que la mayoría de los estudios se han realizado en el género *Aurelia* y que este tiene una talla inferior al promedio de las especies prolíficas de los órdenes Rhizostomeae y Semaestomeae (Tabla 9.3; Scorrano *et al.*, 2017; Marques *et al.*, 2020). Se puede inferir que las especies de mayor tamaño tendrán también un mayor requerimiento alimenticio para satisfacer ratios de crecimiento que exceden los 4 mm/día (Kikinger, 1992; López-Martínez *et al.*, 2020; Leoni *et al.*, 2021b). Considerando que los resultados expuestos indican que las especies de mayor tamaño son más propensas a realizar proliferaciones masivas (Figura 9.6; Tabla 9.3), algo que probablemente deriva del incremento en el índice gonadosomático con el tamaño (Capítulo 5; Fernández-Alías *et al.*, 2020), es factible proponer la existencia de complejas relaciones *top-down* y *bottom-up* dentro del control de la red trófica y en la modulación de la intensidad de los *blooms* (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002; Stone *et al.*, 2019; Marques *et al.*, 2020).

Este equilibrio entre las interacciones *top-down* y *bottom-up* (Boero *et al.*, 2008) es frágil y, durante los procesos de eutrofización, pueden producirse alternancias entre el dominio de los ecosistemas por parte de los afloramientos de escifozoos y la dominancia de algas y dinoflagelados (Capítulo 7; Boero, 2015; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019a; Fernández-Alías *et al.*,

2022). Sin embargo, tampoco puede descartarse que la desaparición o el declive de las poblaciones de escifozoos pueda verse acelerado o causado por interferencias entre las actividades humanas y las estrategias reproductivas de estos organismos y se debe profundizar en la investigación de estas interacciones.

Un efecto que ha recibido menos atención pero que puede actuar regulando la intensidad de las proliferaciones masivas es la depredación y la mortalidad que puede existir sobre las etapas 'no medusa'. El estudio de estas etapas presenta dificultades intrínsecas debido a su pequeño tamaño: en la mayoría de los lugares donde se encuentran poblaciones de escifozoos en su etapa de medusa se desconoce la ubicación de los pólipos y ni las plánulas ni los primeros estadios del desarrollo de las éfiras pueden detectarse sin la ayuda de lupas o microscopios. Pese a las limitaciones existentes, se ha comprobado que nudibranchios, anfípodos, picnogónidos y decápodos pueden alimentarse de los pólipos de los escifozoos (Lucas *et al.*, 2012; Takao *et al.*, 2014). Frente a esta depredación, al igual que en condiciones de escasez de alimento, los pólipos pueden refugiarse en unas estructuras queratinizadas formadas en su disco basal denominadas podocistos, los cuales pueden revertir de su estado quiste y dar lugar a nuevos pólipos bajo las condiciones ambientales adecuadas (Arai, 2008; Schiariti *et al.*, 2014). Ishii *et al.* (2004) registraron una tasa de mortalidad de la fase éfira en el medio natural debido a la depredación por parte de otros integrantes del zooplancton de hasta el 99% y, aunque existe un vacío con respecto a la depredación existente sobre la fase plánula, del trabajo experimental de Kulpik *et al.* (2015) puede deducirse que esta también ocurre.

9.4.3 Biotopo: Hábitat, Traslocaciones y Construcción de estructuras sumergidas

Dentro del grupo "Biotopo" destacan el hábitat, las traslocaciones (o invasiones) y la construcción de estructuras sumergidas como los principales factores relacionados con la existencia y proliferación de medusas verdaderas.

El hábitat aparece registrado en el 11.11 % de los trabajos revisados, con demostraciones evidenciando su influencia sobre las dinámicas poblacionales de los escifozoos en 1.85 % de los casos. El hábitat *per se* no es un inductor de la estrobilación, pero facilita que se den las condiciones propicias para el proceso cuando dispone de sustrato sólido y una lenta tasa de renovación del agua. La importancia del hábitat podría haber sido subestimada dado que, en los trabajos analizados, se han encontrado alusiones a áreas costeras, en las que o bien se han detectado *blooms*, albergan pesquerías de escifozoos, o se han utilizado para la recolección de ejemplares de especies prolíficas, en 110 ocasiones frente a las 6 alusiones realizadas a aguas abiertas o profundas (Figura 9.5). Además, el análisis realizado revela que la profundidad a la

que habitan es la principal diferencia entre los géneros prolíficos, de aguas someras, y los no prolíficos, que residen a mayores profundidades (Figura 9.6, Tabla 9.3). Tanto la profundidad mínima como la modal y la máxima en la que se producen las detecciones de escifozoos aparecen como los factores más influyentes para la distinción entre especies prolíficas y no prolíficas y, de un modo más específico, los géneros que desarrollan su fase medusa en los primeros 27.1 m de la columna de agua son más propensos a realizar proliferaciones masivas (Tabla 9.3).

La mayoría de los afloramientos masivos han sido registrados en áreas semiconfinadas que incluyen bahías semiconfinadas, lagunas costeras, fiordos, puertos, estuarios, ensenadas y marismas. Estos hábitats, considerados como los más propicios para albergar *blooms*, muestran importantes oscilaciones térmicas, no solo durante el año sino con carácter diario, debido a que son ecosistemas con una conexión restringida con el mar abierto y por su naturaleza de sistemas “estresados” (Umgiesser *et al.*, 2014). Como se ha mencionado con anterioridad, las fluctuaciones térmicas repentinas coinciden con los eventos de estrobilación ya que desencadenan el mecanismo molecular de la misma (Capítulo 5; Fuchs *et al.*, 2014; Brekhman *et al.*, 2015; Fernández-Alías *et al.*, 2020). Por tanto, la naturaleza fluctuante y la heterogeneidad de estos ecosistemas explican en parte la presencia de las proliferaciones masivas principalmente en las áreas semiconfinadas, seguido de las zonas costeras sin abrigo, así como la ausencia de *blooms* en aguas profundas (Figura 9.5).

Se podría argumentar que el monitoreo de aguas abiertas añade dificultades adicionales que podrían haber limitado la detección de eventos de *blooms*. Sin embargo, se ha demostrado que los escifozoos, en áreas semiconfinadas, son capaces de sobreponerse a la deriva producida por el movimiento de las aguas y reagruparse formando enjambres (Capítulo 5; Hamner & Hauri, 1981; Pitt & Kingsford, 2000; Ugland *et al.*, 2014; Fernández-Alías *et al.*, 2020), mientras que en aguas abiertas el movimiento de estos se ve dirigido por el movimiento de las masas de agua y las corrientes asociadas (El Rahi *et al.*, 2020; Kitajima *et al.*, 2020). Además, los estudios que abarcan amplios territorios oceánicos sugieren que hay una mayor probabilidad de encontrar medusas cerca de costa (Sparks *et al.*, 2001) e insisten en que la mayoría de las especies prolíficas se localizan a poca distancia de costa o, directamente, en la línea de costa (Schiariti *et al.*, 2018).

No parece que las especies que habitan en las capas profundas del océano sean capaces de proliferar debido a la ausencia de detecciones de afloramientos masivos y pueden proponerse diferentes explicaciones a este hecho. La primera estaría relacionada con que las características

de las especies que habitan estos ambientes las inhabilitan para producir eventos de *bloom*. En un segundo escenario asumiríamos que estas especies son capaces de proliferar masivamente y que, de hecho, están haciéndolo, pero no hemos sido capaces de detectar estos eventos debido a las profundidades a las que ocurren. La última posibilidad implicaría que estas especies poseen un potencial para realizar afloramientos masivos, pero que estos solo pueden ocurrir cuando se dan las condiciones propicias para ello, algo que podría darse únicamente en condiciones y momentos muy específicos y, por tanto, difíciles de detectar.

A elevadas profundidades, el único ejemplo de una acumulación destacable de escifozoos fue la detección de un número importante de ejemplares muertos de *Crambionella orsini* (Vanhöffen, 1888), una especie que habita en aguas someras, que cayeron por la plataforma continental tras producirse una mortandad en superficie (Billet *et al.*, 2006). Con respecto a las especies de aguas profundas, se han detectado proliferaciones masivas de *P. periphylla* tras asentarse una población en las aguas someras de fiordos semiconfinados (Riemann *et al.*, 2006). Estas observaciones llevan a abogar por la tercera explicación, que cuenta también con el apoyo de que la amplitud térmica y la acumulación de nutrientes es superior en regiones semiconfinadas someras que en aguas abiertas y elevadas profundidades (Smith, 1994).

La relación observada entre los cambios bruscos de temperatura y la estrobilación (Capítulo 5; Fernández-Alías *et al.*, 2020) podría, eventualmente, afectar a la distribución de las especies de escifozoos. Podría esperarse un aumento de las proliferaciones masivas y de las poblaciones de medusas verdaderas, tanto en abundancia como en número de eventos, en las regiones tropicales y subtropicales, pero una reducción de los mismos en las regiones polares en correspondencia con los incrementos y decrementos de la desviación estándar de la temperatura obtenidos en los modelos predictivos para esas áreas (Vincze *et al.*, 2017; Bathiany *et al.*, 2018). Esto implica que el cambio climático, que ya afecta profundamente las zonas terrestres de los países situados entre los trópicos, también tendrá un impacto importante sobre las poblaciones de escifozoos en sus ecosistemas marinos (Bathiany *et al.*, 2018).

La expansión geográfica de las especies invasoras de escifozoos se nombra en el 9.26 % de los artículos analizados, pero únicamente un 3.70 % de los artículos ha determinado el método de expansión de estas especies invasoras. Este porcentaje debe ser interpretado con cautela ya que no revisten dudas el aumento en el rango de distribución de géneros como *Phyllorhiza* (Capítulo 8) o *Aurelia* (Capítulo 4), pero en este capítulo se han considerado “probatorios” únicamente aquellos trabajos que eran capaces de esclarecer cómo se ha producido la

expansión, aunque pone de manifiesto el desconocimiento que tenemos debido a hipótesis no demostradas. Dentro de esta línea, sí que se ha encontrado que, al introducir pólipos de una especie en un ecosistema propenso a albergar proliferaciones masivas, estas pueden terminar sucediendo (Bolton & Graham, 2006).

La traslocación de especies y las colonizaciones por parte de especies invasoras no pueden ser consideradas como inductores de la estrobilación, pero sí que tienen una gran influencia en el crecimiento de la abundancia de medusas y en términos del funcionamiento ecosistémico (Richardson *et al.*, 2009). Pueden existir áreas donde las condiciones para que se desarrolle un *bloom* de una determinada especie sean propicias, pero que estas no puedan ser alcanzadas por la capacidad natatoria de la misma. Dichas distancias solo podrían, por tanto, ser recorridas por los organismos transportados en aguas de lastre de embarcaciones o fuertes corrientes, si la distancia se ve acortada por la apertura de canales que comuniquen las masas de agua o por medio de ‘rocas vivas’, plataformas y otras estructuras navegacionales sobre las que se hayan fijado pólipos o quistes (Graham *et al.*, 2003; Johnson *et al.*, 2005; Bolton & Graham, 2006; Richardson *et al.*, 2009; Sakinan, 2011; Galil *et al.*, 2013).

Solo se tiene constancia de un trabajo (Killi *et al.*, 2020) que realice un análisis del potencial invasor del zooplancton gelatinoso. En este se consideran los aspectos biológicos de los organismos para identificar a los “invasores potenciales”, pero deja fuera del análisis la identificación de los sitios propicios para la ocurrencia de estas colonizaciones. No obstante, este trabajo identifica el tamaño de las especies como una característica de las especies invasoras, siendo esta observación coherente con la evolución de las especies prolíficas hacia tallas más elevadas (Figura 9.6, Tabla 9.3).

Se pueden hacer consideraciones similares para el factor de “Construcción de estructuras sumergidas”. Hay artículos que proporcionan imágenes de los pólipos creciendo sobre estructuras artificiales sumergidas (Malej *et al.*, 2012; Wang & Sun, 2015), pero no se realiza en ellos un análisis estadístico donde se compare la eficacia de estas estructuras frente a otros sustratos naturales en las mismas condiciones ambientales. En esta línea, Duarte *et al.* (2013) proponen que la detección de los pólipos sobre un sustrato artificial en un ambiente en el que los muestreos previos no habían obtenido ninguna detección prueba que los sustratos artificiales tienen una capacidad similar o superior para la fijación de las plánulas que los sustratos naturales. Es importante considerar también que, si se acepta este punto, las estructuras artificiales podrían facilitar y aumentar la conectividad entre poblaciones con los consiguientes efectos sobre la distribución de especies y colonización de nuevos lugares.

Capítulo 10: Discusión general

10.1 La imprevisibilidad de las proliferaciones de los escifozoos

Las proliferaciones masivas de escifozoos son descritas generalmente en términos negativos debido a las interferencias que su aparición provoca sobre determinadas actividades humanas y, aunque la magnitud del impacto socioeconómico de las interferencias no suele abordarse en los estudios científicos (Bosch-Belmar *et al.*, 2020), aquellos que lo hacen estiman que las capturas de las pesquerías tradicionales pueden descender hasta en un 25.3 %, cayendo su valor en un 33.7 % y superándose, únicamente considerando las pesquerías en Corea, los 200 millones de dólares en pérdidas por temporada de proliferación de medusas verdaderas (Kim *et al.*, 2012). El sector turístico, por su parte, ha estimado las pérdidas asociadas al descenso de visitantes por culpa de las proliferaciones de medusas en el Reino Unido en 1200 dólares día⁻¹ km⁻¹ (Kennerley *et al.*, 2022), mientras que el veraneante promedio que visita la costa española estaría dispuesto a pagar hasta 3.20 € por día si esto garantiza un menor riesgo de encontrar medusas en la playa (Nunes *et al.*, 2015).

Sin embargo, las medusas verdaderas también aportan servicios ecosistémicos tales como el control de la calidad del agua durante los procesos de eutrofización (Capítulos 6 y 7; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002; Fernández-Alías *et al.*, 2022, 2023a). Además, la posibilidad de utilizarlas para la alimentación humana ha promovido la aparición de industrias emergentes de pesca y acuicultura enfocadas en los escifozoos (Hsieh *et al.*, 2001; Omori & Nanako, 2001; Purcell *et al.*, 2007; Nishikawa *et al.*, 2015; Khong *et al.*, 2016; Brotz *et al.*, 2017; Leone *et al.*, 2019), la búsqueda de biomoléculas ha posicionado a los escifozoos como organismos de interés en farmacología y medicina (Zimmer, 2005; Sugahara *et al.*, 2006; De Rinaldis *et al.*, 2021; De Domenico *et al.*, 2023; Sudirman *et al.*, 2023) y, debido a la eficiencia energética de su mecanismo natatorio, el estudio de su biomecánica tiene interés para el desarrollo de vehículos de navegación operados en remoto (Gemmell *et al.*, 2013, 2015, 2021; Costello *et al.*, 2021).

Las interferencias y los servicios ecosistémicos asociados a los afloramientos de medusas han atraído, desde la década de 1990, el interés de una comunidad científica que incrementa anualmente la producción de artículos en este campo (Pitt *et al.*, 2018). Desde las primeras investigaciones en la materia surgió la percepción de que las proliferaciones de medusas estaban incrementando tanto en frecuencia como en intensidad, llevando a la construcción de un marco conceptual que unía estas proliferaciones a la progresiva degradación de los océanos

(ver Capítulo 1; Pauly *et al.*, 1998, 2008; Arai, 2001; Parsons & Lalli, 2002; Purcell 2005, 2012; Purcell *et al.*, 2007; Richardson *et al.*, 2009). Los mismos autores que desarrollaron este marco conceptual puntualizaron que este se encontraba limitado por la falta de estudios sobre el estado de referencia o la escasa longitud de las series de datos temporales (Purcell *et al.*, 2007; Pauly *et al.*, 2008; Richardson *et al.*, 2009), pero, pese a estas limitaciones, el marco conceptual arraigó profundamente en la comunidad científica, la cual contribuyó a diseminar las hipótesis (Sanz-Martín *et al.*, 2016; Pitt *et al.*, 2018).

Si bien el marco conceptual no está exento de controversia, en la clase Scyphozoa, la cual concentra los eventos de proliferación masiva, se ha producido un incremento en el porcentaje de especies para las que se ha detectado al menos uno de estos eventos durante la década de 2010 a 2019 (Capítulo 9; Fernández-Alías *et al.*, 2021) y, aunque podría argumentarse que, más que un incremento real (Brotz *et al.*, 2012), esto podría estar asociado con un mayor esfuerzo de muestreo (Pitt *et al.*, 2018), esta clase presenta la mayor parte de las especies comestibles del zooplancton gelatinoso y tanto el volumen como el valor de las capturas aumenta anualmente (Brotz, 2016).

De las variables propuestas inicialmente, la temperatura es la que más destaca, probablemente como consecuencia de la estacionalidad con la que aparecen las diferentes especies de escifozoos (Capítulos 6 y 9; Fernández-Alías *et al.*, 2021, 2023a). Se ha demostrado que esta variable tiene una influencia directa sobre el ciclo de vida de los escifozoos al modificar la tasa de reproducción asexual, disparar el proceso de estrobilación o al regular la transición de éfira a medusa (Capítulo 6; Prieto *et al.*, 2010; Fuentes *et al.*, 2011; Fuchs *et al.*, 2014; Brekhman *et al.*, 2015; Fernández-Alías *et al.*, 2023a). Este efecto, evidente en estudios de corta duración (Capítulo 5; Fernández-Alías *et al.*, 2020; Gueroun *et al.*, 2020; Leoni *et al.*, 2021b), queda opacado al aumentar la resolución temporal (van Walraven *et al.*, 2015; Stone *et al.*, 2019), indicando que podría tratarse de una condición necesaria, pero no suficiente, para desencadenar un evento de proliferación masiva de escifozoos (Capítulo 9; Fernández-Alías *et al.*, 2021). En esta línea, se ha demostrado que el control térmico del ciclo de vida de los escifozoos no presente grandes modificaciones frente a cambios en el régimen de anomalía térmica (Capítulo 6; Fernández-Alías *et al.*, 2023a), pero una mayor duración de las temperaturas propicias para el desarrollo de la fase medusa podría aumentar la duración de los *blooms* (Ruiz *et al.*, 2012; Edelist *et al.*, 2020; Leoni *et al.*, 2021a). Estas consideraciones abren más preguntas acerca de cómo varía interanualmente la intensidad de las proliferaciones de medusas con relación a la oscilación térmica.

Estas cuestiones alcanzan su cenit al considerar que, pese a la aceptación general del marco conceptual y después de más de treinta años de esfuerzo de investigación combinado (sistemas de monitorización, trabajos empíricos de campo y laboratorio, modelado, etc.), todavía no somos capaces de responder a la pregunta clave que nos hacen todos los participantes en actividades marítimas o costeras: “¿Habrá medusas el próximo verano?”. Las implicaciones socioeconómicas asociadas a nuestra falta de capacidad para proporcionar una respuesta son muchas, pero uno de los ejemplos más claros podría ser el de la pesquería de la medusa bala de cañón en México. En este país, el gobierno nacional promovió y desarrolló una industria de pesquería de escifozoos ante la expectativa de una producción estable y duradera para, sin embargo, experimentar un colapso de la población que pudo estar asociado a la sobrepesca o a la variabilidad natural de las proliferaciones (López-Martínez & Álvarez-Tello, 2013; Girón-Nava *et al.*, 2015; Brotz *et al.*, 2021). Mejorar la calidad de las previsiones de estos eventos de *bloom* por medio de las metodologías habituales, considerando que hasta la fecha no se ha conseguido anticipar ni una sola de estas proliferaciones masivas, parece poco probable. Por ello, se ha centrado la discusión de esta tesis doctoral tanto en aquellos aspectos que generalmente reciben menos atención (*e.g.* depredación sobre estadios larvarios, parasitismo o competencia interespecífica), como en fuentes de variabilidad que habitualmente se mencionan como promotores de las proliferaciones, pero que también pueden producir un estrés fisiológico cuando no son las adecuadas (*e.g.* temperatura, disponibilidad de alimento o salinidad). Todos estos factores afectan al desarrollo del ciclo de vida de los escifozoos y, consecuentemente, a la intensidad de los afloramientos.

10.2 Control de la “montaña rusa sin fin” de los escifozoos

En el marco conceptual de transición hacia un océano dominado por medusas se proponían una serie de mecanismos interrelacionados basados en cómo, gracias a sus características biológicas, las medusas sorteaban cualquier tipo control sobre sus poblaciones, incrementándose así su ventaja frente a otros organismos marinos (Richardson *et al.*, 2009). Sin embargo, los sistemas de monitorización de larga escala temporal normalmente presentan periodos en los que, inexplicablemente, las poblaciones de medusas verdaderas no han estado presentes. En el caso de la laguna costera del Mar Menor, las poblaciones de *Cotylorhiza tuberculata* (Macri, 1778) y *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778) colapsaron de forma repentina tras dos décadas en las que los factores recogidos en el marco conceptual parecían beneficiarles (Capítulos 6 y 7; Fernández-Alías *et al.*, 2022, 2023a). En el mar de Wadden (Países Bajos), otro ecosistema eutrofizado monitorizado, los años de proliferación se alternan

con periodos donde la abundancia, inexplicablemente, es escasa o, directamente, alguna de las especies de escifozoos se ausenta (van Walraven *et al.*, 2015).

Los escifozoos presentan de forma habitual un ciclo de vida bipartito en el que las fases bentónica y planctónica se alternan (Hamner & Dawson, 2009). A lo largo del mismo, las expansiones numéricas de la población pueden ocurrir en diferentes etapas: una única medusa hembra puede albergar de miles a varios millones de plánulas (Kikinger, 1992; Lucas, 1996), la población de pólipos puede doblarse o quintuplicarse en el plazo de un mes si las condiciones de temperatura y alimento son óptimas (Lucas *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2015) y cada estróbilo puede liberar de 1 a 30 medusas (Di Camilo *et al.*, 2010; Fuentes *et al.*, 2011; Lucas *et al.*, 2012). Esto se traduce en que, cuando las condiciones son ideales y en ausencia de ningún tipo de mortalidad (natural, por pesca o por depredación), un único ejemplar en fase medusa puede generar una descendencia que oscila entre un mínimo de 2×10^3 (≈ 1 medusa $\times 1000$ plánulas/medusa $\times 2$ pólipos/plánula $\times 1$ éfira/pólipo) y un máximo de 1.5×10^8 medusas verdaderas (≈ 1 medusa $\times 10^6$ plánulas/medusa $\times 5$ pólipos/plánula $\times 30$ éfiras/pólipo) en un único año (Figura 2, flechas negras). Por lo tanto, las grandes variaciones interanuales de abundancia en la fase medusa de los escifozoos solo pueden explicarse por la existencia de complejas interacciones que regulan, bien como promotores (Figura 2, flechas verdes) o bien como inhibidores (Figura 2, flechas rojas), la dinámica de sus poblaciones actuando en las diferentes etapas del ciclo de vida.

10.2.1 Fase plánula

Las plánulas de los escifozoos pueden fijarse sobre una amplia variedad de sustratos duros, naturales o artificiales, entre los que se incluyen las conchas marinas, el hormigón, el plástico, el vidrio, la madera, los cabos, las fanerógamas, las macroalgas o las rocas entre otros, modificándose la eficacia en función de la especie de escifozoo, el tipo de sustrato o la orientación de este (Miyake *et al.*, 2002; Holst and Jarms, 2007; Malej *et al.*, 2012; Marques *et al.*, 2015; Franco, 2016; Gambill *et al.*, 2018; van Walraven *et al.*, 2020). Tanto la fijación como la reversión del estado de quiste (*excystment*) de la plánula se encuentran regulados por factores como la temperatura, la salinidad o la luz. La eficacia de ambos procesos, en ausencia de competencia por el sustrato y depredación, se reduce desde el 60 % máximo en las condiciones más favorables hasta un 0 % en progresión hacia condiciones desfavorables (Prieto *et al.*, 2010; Franco, 2016; Gambill *et al.*, 2018; Feng *et al.*, 2021; Gueroun *et al.*, 2021; Holst *et al.*, 2023). La fijación de las plánulas debe ocurrir en los primeros días después de la liberación de las plánulas ya que, incluso cuando las condiciones son favorables y en ausencia de

competidores o depredadores, se produce una reducción significativa en la eficacia si se fuerza a las plánulas a permanecer en la columna de agua durante un tiempo prolongado (Gambill *et al.*, 2018). Sin embargo, aunque de cara a la construcción de modelos predictivos de proliferaciones de escifozoos no deberíamos ignorar ni a los competidores ni a los depredadores, este es un aspecto al que no hemos prestado la atención necesaria.

Boughton *et al.* (2023) demostraron por medio de un estudio de campo en el que las plánulas de *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) debían competir con las presentes de forma natural en la fijación sobre paneles de PVC y que estas eran más eficaces si se eliminaba a la competencia de forma manual. En experimentos de laboratorio se ha demostrado que los ctenóforos, las ascidias y los bivalvos pueden consumir plánulas con una ratio de 10-25, 20 y 40 plánulas ind⁻¹ h⁻¹, respectivamente (Javidpour *et al.*, 2009; Kuplik *et al.*, 2015) y, aunque no se ha cuantificado, esta depredación también puede darse por parte de otros pólipos de escifozoos (Gröndahl, 1988a, b). En base a estas observaciones, Franco (2016) propuso que las plánulas no conseguían fijarse sobre las ostras cuando estas estaban vivas debido a que eran eliminadas durante el proceso. Marques *et al.* (2015) también encontraron que los pólipos no se desarrollaban sobre las conchas de las ostras producidas por acuicultura en la laguna de Thau (Francia), pero en este caso los investigadores asociaron este evento a que las ostras se retiran del agua en periodos de 6 horas cuando los acuicultores simulan el efecto de la marea. Al contrario que en las observaciones de Franco (2016) y Marques *et al.* (2015), en Malej *et al.* (2012) se proporcionan fotografías de pólipos de *Aurelia* sp. sobre conchas de ostras vivas, pero en este ejemplo no se puede determinar si esta presencia se debe a una fijación directa de las plánulas sobre las conchas o si la presencia de pólipos se ha producido con posterioridad por medio de reproducción asexual y de la motilidad de los pólipos (Feng *et al.*, 2017; Zang *et al.*, 2023).

10.2.2 Fase pólipo

Tras la fijación de las plánulas, los pólipos emergen en un proceso llamado *excystment*, desarrollan tentáculos y adquieren su morfología típica, pero el proceso puede verse afectado negativamente cuando el pólipo no dispone de suficiente alimento o cuando las condiciones termohalinas no son adecuadas (Holst *et al.*, 2023). Los pólipos de nueva formación pueden colonizar el sustrato a través de siete modos diferentes de reproducción asexual (Schariti *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2023a) y, de forma general, la ratio de reproducción, capaz de producir de 8 a 30 pólipos a partir del parental (Purcell *et al.*, 2012), es mayor en las especies capaces de reproducirse asexualmente por más de una vía (Schariti *et al.*, 2014).

Los escifopólipos presentan una alta tolerancia térmica y salina, pero la ratio de reproducción asexual decae rápidamente cuando las condiciones no son óptimas y, si se supera el umbral de la tolerancia, pueden producirse mortalidades masivas de la fase bentónica (Purcell *et al.*, 1999, 2012; Prieto *et al.*, 2010; Treible and Condon, 2019). Como resultado evolutivo, las diferentes especies de escifozoo han maximizado la ratio de reproducción sexual de la fase pólipo en aquellas temperaturas en las que su fase plánula se encuentra en la columna de agua (Prieto *et al.*, 2010; Purcell *et al.*, 2012; Schiariti *et al.*, 2014; Treible and Condon, 2019). Los escifopólipos también son capaces de soportar las condiciones de ayuno, pero si la falta de alimento se combina con las temperaturas propicias para la reproducción asexual se produce un incremento de la mortalidad que, posiblemente, se explique debido al incremento en la demanda metabólica (Zang *et al.*, 2023).

En el medio natural, los escifopólipos se enfrentan a competencia interespecífica por la comida y el espacio, a la depredación y al estrés fisiológico, aunque pueden encontrar sinergias con otros organismos debido a la construcción de estructuras duras que aumenten la disponibilidad de sustrato (Feng *et al.*, 2017, 2021; Marques *et al.*, 2019; Zang *et al.*, 2023). Los organismos que compiten de forma eficiente con los escifopólipos, matándolos y desplazándolos de los sustratos rígidos, son aquellos que tienen una superficie blanda o mucosa que no resulta apropiada para el desarrollo de los pólipos (Zang *et al.*, 2023). Este primer grupo se compone fundamentalmente de ascidias, aunque existen algunas excepciones ya que los pólipos de *Aurelia* sp. han sido observados creciendo sobre determinadas ascidias solitarias (Miyake *et al.*, 2002; Feng *et al.*, 2017; Rekstad *et al.*, 2021). Un segundo grupo de organismos son los que tienen una superficie ramificada o cubierta de espinas. Dentro de este aparecen especies que nunca proporcionan un sustrato apropiado para la fijación de los pólipos y otras que pueden proporcionarlo eventualmente tal y como ocurre en el caso del endurecimiento de los tubos de barro producidos por los anfípodos (Miyake *et al.*, 2002). El tercer grupo incluye a los bivalvos, los tubos calcáreos de los poliquetos, los balanos y, de forma general, a cualquier organismo cuyas estructuras duras incrementen la disponibilidad de sustrato al que pueden unirse los escifopólipos (Miyake *et al.*, 2002; Rekstad *et al.*, 2021; Zang *et al.*, 2023). Los depredadores de los escifopólipos incluyen crustáceos, nudibranchios y gasterópodos, superando las ratios de consumo los 300 pólipos ind⁻¹ día⁻¹ (Arai, 2005; Takao *et al.*, 2014; Feng *et al.*, 2017; Tang *et al.*, 2021). La depredación intragrupo por parte de los escifopólipos también se ha registrado al cocultivar varias especies (Tang *et al.*, 2020). El balance entre la reproducción asexual, la competencia, la depredación y el estrés fisiológico puede beneficiar a los pólipos de los escifozoos durante las primeras etapas de colonización de un sustrato desnudo (Feng *et al.*,

2021; Boughton *et al.*, 2023), pero a lo largo de los meses esto se ve revertido dando lugar a reducciones en la densidad de pólipos e incluso a la desaparición de colonias completas (Henroth & Gröndahl, 1983; Feng *et al.*, 2017, 2021).

10.2.3 Fase estróbilo y post-estróbilo

El proceso de estrobilación se dispara por señalización física o química y, si bien no se comprende completamente, sí que se ha resaltado que las hormonas candidatas, cuya expresión tiene una fuerte regulación térmica en la fase pólipo (Fuchs *et al.*, 2014; Brekhman *et al.*, 2015; Ge *et al.*, 2022), guardan semejanza estructural con ciertos compuestos utilizados en acuarios para inducir químicamente el proceso (Spangenberg, 1965; Helm, 2018). La temperatura debe actuar de forma coordinada con otros compuestos para inducir la estrobilación: en los ecosistemas tropicales con poca oscilación térmica, la salinidad actúa como disparador del proceso (Lucas *et al.*, 2012; Helm, 2018), las especies con zooxantelas simbiotes necesitan tanto de su presencia como de la exposición a la luz en un régimen térmico adecuado para estrobilar (Kikinger, 1992; Prieto *et al.*, 2010; Schiariti *et al.*, 2014) y, de forma general, todos los escifozoos tienen que cumplir los requerimientos de alimentación para que el proceso tenga lugar (Wang *et al.*, 2015; Zang *et al.*, 2023). En las especies no portadoras de zooxantelas, donde la luz y los simbiotes no son un requisito, la microbiota todavía juega un papel importante en el proceso de estrobilación, produciéndose un bloqueo de la expresión de los genes implicados cuando está ausente (Jensen *et al.*, 2023).

La aparición estacional de la fase medusa que se produce en la mayoría de las especies de escifozoos es indicativa de la regulación térmica del proceso (Capítulo 9; Holst, 2012; Fernández-Alías *et al.*, 2021), pero existen registros de éfiras apareciendo fuera del marco térmico adecuado para su desarrollo posterior (Capítulo 6; Fernández-Alías *et al.*, 2023a). La señalización incorrecta del proceso de estrobilación puede suponer un problema para completar el ciclo de vida de forma adecuada ya que este es un proceso estresante para la fase bentónica. En la mayoría de las especies, el diámetro del cáliz del pólipo se reduce con posterioridad a la liberación de las éfiras (Feng *et al.*, 2017) y la recuperación del remanente no está garantizada. En el caso de *C. tuberculata*, los pólipos sufren una mortandad masiva tras la estrobilación (Kikinger, 1992; Prieto *et al.*, 2010), mientras que los pólipos de *Cyanea nozakii* Kishinouye, 1891, *Rhopilema esculentum* Kishinouye, 1891, y *Nemopilema nomurai* Kishinouye, 1922 fueron incapaces de recuperar su tamaño original y terminaron por desaparecer en el experimento de campo llevado a cabo por Feng *et al.* (2017). Por el contrario, *R. pulmo* es capaz de regenerar los tentáculos transcurridas dos semanas desde la estrobilación (Fuentes *et*

al., 2011), y *Rhopilema nomadica* Galil, Spanier & Ferguson, 1990 puede producir varios eventos de estrobilación mientras continúa reproduciéndose asexualmente (Lotan *et al.*, 1992). Debido a esto, algunas especies de escifozoos se han podido mantener durante años en acuarios (Lucas *et al.*, 2012), pero su capacidad de reproducirse asexualmente puede reducirse con el paso de las generaciones (Chi *et al.*, 2022). Sin embargo, Holst (2012) observó que *Cyanea capillata* (Linnaeus, 1758) producía más éfiras por pólipo al aumentar la edad de estos, aunque no evaluó si estas éfiras eran capaces de completar el ciclo alcanzando la fase medusa y el efecto global del mantenimiento de los pólipos durante años sobre la dinámica poblacional es desconocido.

10.2.4 Fase éfira

Normalmente no nos referimos a las éfiras como una etapa que afecte a la magnitud de las proliferaciones masivas, pero existen registros de picos de éfiras que concluyen abruptamente debido a la mortalidad masiva de estas, limitando o incluso provocando que la fase medusa no aparezca (Capítulo 6; Fernández-Alías *et al.*, 2023a). Esto ocurre cuando la estrobilación se produce fuera del rango térmico apropiado para el desarrollo de las éfiras debido a la existencia de umbrales, superiores e inferiores, más allá de los cuáles se bloquea la transición desde la fase éfira a la fase medusa (Capítulo 6; Astorga *et al.*, 2012; Fernández-Alías *et al.*, 2023a).

La transición desde la fase éfira a la fase medusa implica un crecimiento somático, la fusión de los ocho brazos petaloides por la extensión de la umbrela, el desarrollo del sistema gástrico, los brazos orales y los tentáculos en un proceso cuya duración oscila entre los 10 y los 150 días en función de la especie y de las condiciones ambientales (Capítulos 5, 6 y 8; Fuentes *et al.*, 2011; Astorga *et al.*, 2012; Fernández-Alías *et al.*, 2020, 2023a; Gueroun *et al.*, 2020). Durante este periodo, las éfiras se encuentran expuestas a la mortalidad natural y a la depredación intragrupo por parte de escifopólipos, otras éfiras y ejemplares en fase medusa (Carrizo *et al.*, 2016; Avian *et al.*, 2021; Stoltenberg *et al.*, 2021; Wang *et al.*, 2023b). Para mantener la ratio de crecimiento de las éfiras y aumentar la probabilidad de completar la transición hasta la fase medusa, los requerimientos nutricionales tienen que alcanzarse tanto en cantidad como en calidad del alimento (Chambel *et al.*, 2016; Miranda *et al.*, 2016; Ballesteros *et al.*, 2022).

La mortalidad de esta etapa no suele investigarse, pero no sería de extrañar que, al producirse, afecte a la intensidad de las proliferaciones. En los eventos de *blooms* más llamativos de entre los producidos en el Mar Menor, las éfiras de *C. tuberculata* han visto su mortalidad limitada al 5 %, pero el promedio de esta se sitúa alrededor del 70 % afectando de este modo a la

densidad de la fase medusa (Capítulo 6; Fernández-Alías *et al.*, 2023a). En el caso de las medusas luna, *Aurelia* spp., el mínimo de mortalidad registrado para la fase éfira supera el 70 %, el promedio se encuentra por encima del 90 % y el máximo llega a superar el 99 % de mortalidad (Capítulo 6; Ishii *et al.*, 2004; Fernández-Alías *et al.*, 2023a). Los factores que con mayor probabilidad producen mortalidad en esta fase son el estrés fisiológico y la depredación (Carrizo *et al.*, 2016; Stoltenberg *et al.*, 2021; Fernández-Alías *et al.*, 2023a), pero también se debe considerar que la ausencia de microbiota produce unas éfiras deformadas (Jensen *et al.*, 2023) cuyo correcto desarrollo parece improbable.

10.2.5 Fase medusa

Las primeras observaciones de ejemplares en fase medusa pueden ser indicadores de una proliferación masiva fuera de costa que todavía no ha sido arrastrada por efecto del viento o de las mareas (Zavodnik, 1987; Keesing *et al.*, 2016), una señal temprana de una proliferación masiva o un conato de afloramiento que no ha tenido éxito (Capítulo 6; Fernández-Alías *et al.*, 2023a). La importancia de la fase medusa va más allá de los servicios ecosistémicos e interferencias que pueden derivarse de sus proliferaciones masivas ya que en esta fase, una hembra madura puede transportar varios millones de plánulas (Kikinger, 1992; Lucas, 1996). En esta fase, los ejemplares pueden acumularse en eventos de enjambre o agregaciones y, aunque el sentido biológico de las mismas no se ha esclarecido, sí que se ha sugerido que las densidades alcanzadas pueden facilitar la reproducción sexual y servir como defensa frente a los depredadores (Capítulo 9; Hamner & Dawson, 2009; Fernández-Alías *et al.*, 2021).

En esta línea, los escifozoos siempre han sido considerados como un final de cadena, pero es probable que su papel dentro de la red trófica se haya subestimado al analizar los contenidos estomacales de depredadores potenciales dado que las tasas de digestión de sus tejidos son muy elevadas y no quedan restos sólidos de los mismos a las pocas horas de ser consumidos (Ates, 1988; Arai *et al.*, 2003; Hays *et al.*, 2018). Los análisis más recientes, los cuales cuentan con una mayor cantidad de contenidos estomacales analizados, observaciones directas, análisis de isótopos estables, *metabarcoding* del ADN del contenido estomacal y grabaciones de cámaras acopladas a depredadores potenciales, han incrementado de forma importante el conocimiento que tenemos acerca de la depredación sobre el zooplancton gelatinoso (Hays *et al.*, 2018). La amplia variedad de organismos capaces de alimentarse de la fase medusa de los escifozoos incluye anémonas, corales, estrellas de mar, ofiuras, holoturias, balanos, anfípodos, decápodos, peces, pájaros voladores, pingüinos, tortugas y otros escifozoos en fase medusa

(Ates, 1988, 2017; Arai, 2005; Titelman *et al.*, 2007; Heaslip *et al.*, 2012; Thiebot *et al.*, 2016, 2017; McInnes *et al.*, 2017; Hays *et al.*, 2018; Wang *et al.*, 2023b).

Parte del interés en estudiar las conexiones tróficas de las medusas verdaderas deriva del papel que pueden jugar los escifozoos como hospedadores intermedios de parásitos comunes en peces explotados comercialmente (Browne, 2014; Kondo *et al.*, 2016; Motta *et al.*, 2023). Esta etapa del desarrollo de los escifozoos puede albergar parásitos cuyos ciclos de vida se desarrollan en un único hospedador, tales como los anfípodos o las anémonas, y parásitos con múltiples hospedadores a lo largo de su ciclo de vida, entre los que se incluyen algunas clases del filo de los platelmintos (Arai, 2005; D'Ambra and Graham, 2009; Díaz Briz *et al.*, 2012; Browne, 2014). La alta prevalencia de los parásitos en la fase medusa de los escifozoos sugiere que buena parte del ciclo de vida de los primeros pueda ocurrir en los segundos (Díaz Briz *et al.*, 2012) ya que se benefician de la protección de las células urticantes de los tentáculos, el transporte por parte de las medusas y ven facilitada la captura de alimento (Sal Moyano *et al.*, 2012; Gonçalves *et al.*, 2022), pero el efecto de los parásitos sobre el ciclo de vida de los escifozoos es prácticamente desconocido (D'Ambra & Graham, 2009). Estas infecciones pueden ser importantes ya que, en los pocos casos estudiados, han reducido el desarrollo somático, el tamaño gonadal y la producción de huevos en la fase medusa (Chiaverano *et al.*, 2015).

El último factor cuya actuación se ha observado sobre la fase medusa de los escifozoos son las pesquerías, las cuales pueden beneficiar o perjudicar a los individuos de esta clase en función de cuál sea la especie objetivo (Lynam *et al.*, 2006; Brotz, 2016). La sobrepesca de especies planctívoras ha desencadenado, en algunas localizaciones, un cambio en el sistema que ha beneficiado a las poblaciones de escifozoos (Lynam *et al.*, 2006), pero cuando otra población de peces planctívoros ha reemplazado a la original no se ha detectado un incremento en las medusas verdaderas (Schwartzlose *et al.*, 1999). De forma similar, los peces filtradores se benefician del colapso de las poblaciones de peces depredadores (Mullon *et al.*, 2005) sin que esto suponga beneficio alguno para los escifozoos (Richardson *et al.*, 2009). Estos ejemplos indican, en cualquier caso, que el sistema tiene una alta complejidad.

Los escifozoos también son objetivo de determinadas pesquerías y, por lo tanto, se debe discutir el efecto de estas sobre la dinámica de sus poblaciones. De hecho, las pesquerías de escifozoos están ganando importancia a nivel mundial con más de 20 países declarando sus actividades y con las descargas anuales superando los 7.5×10^8 kg (Brotz, 2016; Brotz *et al.*, 2017), aunque la parametrización de las especies, necesaria para implementar programas de pesca sostenible, solamente se ha realizado para determinadas especies y hábitats (Capítulos 5

y 8; Palomares & Pauly, 2008; Brotz, 2016; Fernández-Alías *et al.*, 2020; López-Martínez *et al.*, 2020; Leoni *et al.*, 2021b; Behera *et al.*, 2022). Por lo tanto, no resulta sorprendente que se haya considerado la sobrepesca como la causa principal del colapso de las poblaciones de los escifozoos *R. esculentum* en China (Dong *et al.*, 2014) o *Stomolophus meleagris* Agassiz, 1860 en México (Brotz *et al.*, 2021). Sin embargo, no debemos obviar que las poblaciones fluctúan de forma natural y que este es uno de los principales retos para establecer pesquerías de escifozoos que resulten productivas en el largo plazo. Por ejemplo, para mantener la productividad económica de la pesca de *R. esculentum* en China se desarrolló un programa de reintroducción de ejemplares que incrementase, o al menos mantuviese, el volumen de capturas en previsión de un eventual colapso de la población debido a la sobrepesca (Dong *et al.*, 2009). Contrasta con estos dos ejemplos el colapso de la medusa huevo frito, *C. tuberculata*, en el Mar Menor, ya que este se produjo una vez se había suspendido el programa de retirada de ejemplares (Capítulos 6 y 7; Fernández-Alías *et al.*, 2022, 2023a), sugiriendo que la sobrepesca no puede ser el motivo exclusivo detrás de estos colapsos.

10.2.6 El ciclo de vida no metagénico

Los escifozoos, sin embargo, no requieren de un ciclo metagénico o bipartito para proliferar de forma masiva (Hamner & Dawson, 2009), siendo las especies holopelágicas de medusa verdadera más relevantes capaces de realizar eventos de *bloom*, *Pelagia noctiluca* (Forsskål, 1775) y *Periphylla periphylla* (Péron & Lesueur, 1810). Es probable que el conjunto de factores que afecta a su ciclo de vida sea similar al que se ha descrito anteriormente, pero la ausencia de fase bentónica en estas especies justifica la inclusión de una sección adicional para discutir las transiciones desde la fase plánula a la fase éfira (*P. noctiluca*) o desde huevos fecundados a medusa (*P. periphylla*).

El acéfalo luminiscente, *P. noctiluca*, es una de las especies de escifozoo más destacables del Mediterráneo occidental (Canepa *et al.*, 2014). Esta especie carece de fase bentónica y las plánulas se transforman directamente en éfiras (Canepa *et al.*, 2014; Ramondenc *et al.*, 2019; Ballesteros *et al.*, 2021). Los ejemplares en fase medusa pueden sobrevivir durante más de un año (Lilley *et al.*, 2014b), presentan diferentes picos de reproducción a lo largo de su desarrollo (Milisenda *et al.*, 2018), y exhiben un patrón heterogéneo de proliferación y de variabilidad espacial a lo largo del mar Mediterráneo (Marambio *et al.*, 2021; Pastor-Nieto *et al.*, 2021). La dinámica poblacional parece seguir un patrón estacional regular (Benedetti-Cecchi *et al.*, 2015) en el que el periodo reproductor se adapta al marco térmico más adecuado para la transición de plánula a éfira (Rosa *et al.*, 2013; Milisenda *et al.*, 2018). Es probable que esta estacional sea

resultado del proceso evolutivo de la especie dado que la supervivencia larvaria en el proceso de transición desde la fase plánula a la fase éfira se reduce desde el 50 % hasta el 12 % cuando las condiciones térmicas no son adecuadas (Rosa *et al.*, 2013). Sin embargo, durante el periodo reproductivo, cuando mayor es el tamaño de las gónadas de *P. noctiluca* (Milisenda *et al.*, 2018), se ha observado que determinados peces se alimentan selectivamente de estos órganos, los cuáles tienen mayor valor nutricional que los tejidos somáticos (Milisenda *et al.*, 2014). Finalmente, durante la fase éfira, tal y como sucede en las especies con ciclo de vida bipartito, deben alcanzarse los requerimientos alimenticios, tanto en calidad como en cantidad, para que el desarrollo hasta la fase medusa sea el adecuado (Ballesteros *et al.*, 2022).

La medusa corona, *P. periphylla*, es una de las especies prolíficas de escifozoo que más se aleja del ciclo de vida bipartito y de las apariciones y desapariciones repentinas de la fase medusa. En esta especie, los huevos fertilizados se transforman directamente en medusas por lo que, además de la fase bentónica, la medusa corona carece también de las fases plánula y éfira (Jarms *et al.*, 1999). Además, la fase medusa de esta especie posee una ratio de crecimiento lenta y una esperanza de vida de varios años (Jarms *et al.*, 1999; Båmstedt, 2023). El número de ovocitos que una hembra puede albergar aumenta con el tamaño del ejemplar, llegando a los 1000 cuando el diámetro de la campana alcanza los 12 cm con una edad aproximada de 9 años (Båmstedt *et al.*, 2020, Båmstedt, 2023). Esta especie solo se ha encontrado en densidades importantes en fiordos, donde parece que no existe parasitismo ni depredación sobre la fase medusa, algo que contribuye a la longevidad de la misma (Fosså, 1992). Dentro de los fiordos, los ejemplares de *P. periphylla* en fase medusa realizan migraciones verticales a la superficie durante la noche con objetivo reproductivo. Con este comportamiento, *P. periphylla* aprovecha la oscuridad para liberar los huevos, permitiendo así que estos desciendan a profundidades en las que los depredadores visuales no pueden eliminarlos (Båmstedt *et al.*, 2020), aunque estos pueden ser transportados fuera de los fiordos por la renovación de las capas profundas de la columna de agua (Båmstedt, 2023). A pesar de esta estrategia, y de forma análoga a la fijación de plánulas o la transición de éfira a medusa, la mortalidad en la transición desde los huevos fecundados hasta la fase medusa supera el 90 % y es casi completa en la mayoría de las ocasiones (Båmstedt, 2023).

10.2.7 Efecto combinado de los puntos de control sobre el ciclo de vida

La anticipación de las proliferaciones masivas de escifozoos se ve extremadamente limitada debido a que la “montaña rusa sin fin” de las medusas tiene una fuerte regulación por parte de unas condiciones externas que rara vez se monitorizan (Tabla 10.1). La magnitud de la conexión entre la fijación de las plánulas, el desarrollo de los pólipos y el tamaño de la población en la fase medusa es desconocida para todas las escalas espaciales y temporales (Gibbons *et al.*, 2016), pero debido a lo expuesto en esta tesis doctoral se puede inferir que un bloqueo del ciclo de vida, en cualquiera de las etapas y por cualquiera de los factores mencionados anteriormente, puede comprometer la viabilidad de las proliferaciones futuras y que, al mismo tiempo, los escifozoos tienen potencial para incrementar el número de individuos en órdenes de magnitud desde decenas hasta millones a lo largo de su ciclo de vida (Figura 10.1; Tabla 10.1). Esto implica que el colapso de una población de escifozoos puede venir seguido de una recuperación explosiva solo con la supervivencia de unas pocas medusas en la temporada anterior o por la recepción de unos pocos individuos que regeneren la población. Ejemplos de ello son la recuperación de la población de *Mastigias* sp. Agassiz, 1862 en Jellyfish Lake (Palaos) (Martin *et al.*, 2006) o la recuperación de la población de *C. tuberculata* en el Mar Menor (Fernández-Alías & Pérez-Ruzafa, 2023). En el caso de *Mastigias* sp., el colapso de la población se atribuyó a un calentamiento del agua por encima del umbral de tolerancia y la recuperación se asoció a un descenso de las temperaturas, ambos eventos producidos por El Niño/*Southern Oscillation* (ENSO) (Dawson *et al.*, 2001; Martin *et al.*, 2006). En el caso de *C. tuberculata*, el control sobre la población es parte de un complejo equilibrio entre la regulación *top-down* y la regulación *bottom-up* en el que el fitoplancton puede bloquear la llegada de luz al sustrato e inhibir la estrobilación, mientras que *C. tuberculata* se alimenta del fitoplancton y sus zooxantelas simbiotas compiten con este grupo mediante la fijación de nutrientes (Capítulos 5, 6 y 7; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002; Fernández-Alías *et al.*, 2020, 2022, 2023a; Fernández-Alías & Pérez-Ruzafa, 2023).

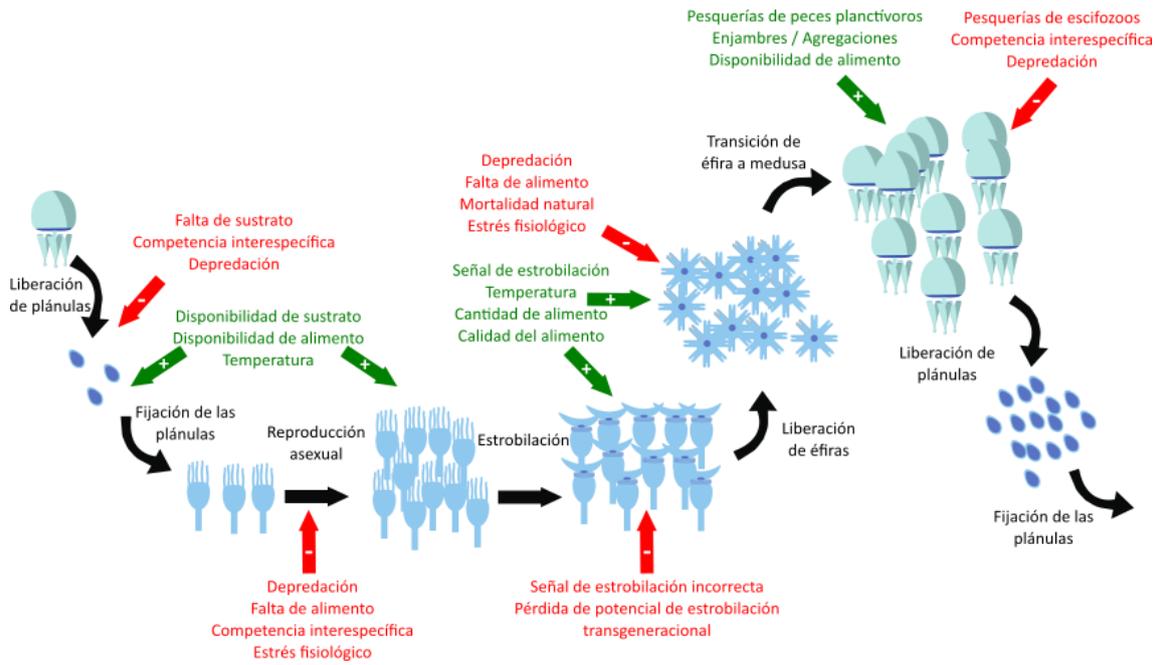


Figura 10.1 Ciclo de vida de los escifozoos (flechas negras), con los factores promotores (flechas verdes con signo positivo) e inhibidores (flechas rojas con signo negativo).

Tabla 10.1 Efecto y magnitud de los diferentes factores que modulan los procesos biológicos de las diferentes etapas del desarrollo del ciclo de vida de los escifozoos. Las especies estudiadas y las referencias corresponden a los diferentes procesos biológicos. El patrón de coloración de las filas se ha establecido para facilitar la distinción entre procesos biológicos.

Fase del desarrollo	Proceso biológico	Factor	Efecto	Magnitud	Especies estudiadas	Referencias
Plánula	Fijación	Rendimiento máximo		60% de las plánulas liberadas	<i>Acromitus hardenbergi</i> , <i>Aurelia</i> spp., <i>Catostylus tagi</i> , <i>Chrysaora</i> spp., <i>Cotylorhiza tuberculata</i> , <i>Cyanea</i> spp., <i>Nemopilema nomurai</i> , <i>Rhizostoma octopus</i> , <i>Rhopilema esculentum</i>	Holst & Jarms, 2007; Javidpour <i>et al.</i> , 2009; Prieto <i>et al.</i> , 2010; Kuplik <i>et al.</i> , 2015; Franco, 2016; Dong <i>et al.</i> , 2018; Gamill <i>et al.</i> , 2018; Takao & Uye, 2018; Feng <i>et al.</i> , 2021; Gueroun <i>et al.</i> , 2021; Miyake <i>et al.</i> , 2021; Boughton <i>et al.</i> , 2023; Holst <i>et al.</i> , 2023
		Temperatura (no óptima)	Mayor tiempo de fijación	Hasta 30 días de retraso en la fijación		
			Descenso del éxito en la fijación	Hasta un 100 % de reducción de la eficacia		
		Salinidad (no óptima)	Descenso del éxito en la fijación y mortalidad	Hasta un 100 % de reducción de la eficacia y hasta un 100 % de mortalidad		
		Luz (ausencia)	Descenso del éxito en la fijación de escifozoos zooxantelados	Hasta un 75 % de reducción de la eficacia		
			Incremento del éxito en la fijación de escifozoos no zooxantelados	Hasta un 40 % de incremento en la eficacia de una alta a una baja intensidad lumínica o ausencia de esta		
		Sustrato (tipo)	Mejor desempeño en sustratos artificiales	Incremento en la tasa de fijación entre el 0 y el 60 %		
		Sustrato (orientación)	Diferente entre especies	El desempeño suele ser mejor en las caras inferiores del sustrato		
		Depredación	Eliminación de plánulas	Eliminación de 30 a 40 plánulas ind ⁻¹ h ⁻¹		
			Organismos del <i>fouling</i>	Reducción del espacio disponible		
	Excystment	Rendimiento máximo		45 % de las plánulas fijadas	<i>Catostylus tagi</i> , <i>Cyanea</i> spp., <i>Rhopilema esculentum</i>	Fu <i>et al.</i> , 2019b; Gueroun <i>et al.</i> , 2021; Holst <i>et al.</i> , 2023
Temperatura (no óptima)		Descenso del rendimiento	Hasta un 100 % de reducción de la eficacia			
Salinidad (no óptima)		Descenso del rendimiento	Hasta un 60 % de reducción de la eficacia			
Salinidad (oscilación)		Descenso del rendimiento	Hasta un 27 % de reducción en la eficacia			

		Alimento	Sin efecto	Sin efecto		
Pólipo	Metamorfosis desde plánula	Temperatura (no óptima) Salinidad (no óptima) Alimento	Desarrollo anormal del pólipo Desarrollo anormal del pólipo Desarrollo anormal del pólipo	Hasta un 60 % de reducción en el número de tentáculos por pólipo Hasta un 20 % de reducción en el número de tentáculos por pólipo Hasta un 50 % de reducción en el número de tentáculos por pólipo	<i>Catostylus tagi</i> , <i>Cyanea</i> spp.	Gueroun <i>et al.</i> , 2021; Holst <i>et al.</i> , 2023
	Reproducción asexual	Rendimiento máximo Estrategia reproductiva Temperatura (no óptima) Temperatura (óptima) Salinidad (no óptima) Alimento (ausencia) Alimento (ausencia) + Temperatura (óptima) Luz (ausencia) Cultivos de larga duración Organismos del <i>fouling</i>	Mejor desempeño de las especies con múltiples estrategias Descenso de la tasa de reproducción asexual Mortalidad de los pólipos Mayor tasa reproductiva con temperaturas elevadas Descenso de la tasa de reproducción asexual Descenso de la tasa de supervivencia Inhibición de la reproducción asexual Mortalidad de los pólipos Sin efecto Decaimiento de la habilidad de reproducción asexual Desplazamiento y mortalidad producida por organismos con superficie mucosa Colonización de las	De 8 a 30 pólipos producidos a partir del parental Reducción de la tasa de reproducción entre 0 y 95 % en especies mono-modales Hasta un 90 % de reducción de la tasa de reproducción asexual Hasta un 100 % en 30 días Incremento de 2 a 5 veces de la tasa reproductiva Hasta un 90 % de reducción de la tasa de reproducción asexual Hasta un 60 % de reducción en la tasa de supervivencia Hasta un 100 % de reducción de la tasa de reproducción asexual Hasta un 100 % de mortalidad Sin efecto Hasta un 30 % de decaimiento en la tasa de reproducción asexual Hasta un 100 % de reemplazo en las especies Positivo, no cuantificado	<i>Aurelia</i> spp., <i>Cassiopea</i> sp., <i>Cephea cephea</i> , <i>Cotylorhiza tuberculata</i> , <i>Chrysaora</i> spp., <i>Lychnorhiza lucerna</i> , <i>Mastigias papua</i> , <i>Nemopilema nomurai</i> , <i>Phyllorhiza punctata</i> , <i>Rhizostoma</i> spp., <i>Rhopilema esculentum</i> , <i>Sanderia malayensis</i>	Henroth & Gröndahl, 1983; Purcell <i>et al.</i> , 1999b; Holst <i>et al.</i> , 2007; Purcell <i>et al.</i> , 2007; Di Camilo <i>et al.</i> , 2010; Prieto <i>et al.</i> , 2010; Lucas <i>et al.</i> , 2012; Pascual <i>et al.</i> , 2015; Schiariti <i>et al.</i> , 2014; Takao <i>et al.</i> , 2014; Wang <i>et al.</i> , 2015; Treible & Condon, 2019; Rato <i>et al.</i> , 2021; Rekstad <i>et al.</i> , 2021; Schäfer <i>et al.</i> , 2021; Tang <i>et al.</i> , 2021 ; Zang <i>et al.</i> , 2023

		Depredación	estructuras sólidas de organismos sésiles Eliminación de pólipos	Hasta 300 pólipos ind ⁻¹ día ⁻¹		
Estróbilo	Estrobilación	Rendimiento máximo	Estrobilación monodisco	1 éfira/pólipo	<i>Aurelia</i> spp., <i>Cassiopea</i> spp., <i>Catostylus mosaicus</i> , <i>Cephea cephea</i> , <i>Chrysaora hysoscella</i> , <i>Cotylorhiza tuberculata</i> , <i>Cyanea</i> spp., <i>Lychnorhiza lucerna</i> , <i>Mastigias papua</i> , <i>Nausithoe aurea</i> , <i>Nemopilema nomurai</i> , <i>Phyllorhiza punctata</i> , <i>Rhizostoma</i> spp., <i>Rhopilema</i> spp., <i>Stomolopus meleagris</i>	Kikinger, 1992; Purcell et al., 1999b; Stampar et al., 2008; Prieto et al., 2010; Fuentes et al., 2011; Astorga et al., 2012; Holst, 2012; Lucas et al., 2012; Pascual et al., 2015; Feng et al., 2017, 2020; Treible & Condon, 2019; Enrique-Navarro et al., 2021; Schäfer et al., 2021; Jensen et al., 2023; Wang et al., 2023a
			Estrobilación polidisco	Hasta 30 éfiras/pólipo		
		Temperatura (oscilación)	Activación del proceso	Incremento de hasta el 80 % en el número de pólipos estrobilando		
		Temperatura (no óptima)	Inhibición de la estrobilación	Reducción de hasta el 100 % en la tasa de estrobilación		
			Mortalidad de los pólipos	Hasta un 100 % de mortalidad		
		Salinidad (no óptima)	Inhibición de la estrobilación	Reducción de hasta el 100 % en la tasa de estrobilación		
		Luz (ausencia)	Inhibición de la estrobilación en algunas especies zooxanteladas	Reducción de hasta el 100 % en la tasa de estrobilación		
		Zooxantelas (ausencia)	Inhibición de la estrobilación en algunas especies zooxanteladas	Reducción de hasta el 100 % en la tasa de estrobilación		
		Microbioma (ausencia)	Inhibición de la estrobilación	Reducción de hasta el 85 % en la tasa de estrobilación		
		Alimento (ausencia)	Inhibición de la estrobilación	Reducción de hasta el 100 % en la tasa de estrobilación		
		Mortalidad de los pólipos	Hasta un 100 % de mortalidad			
	pH (escenario futuro)	Malformación de las éfiras	Desarrollo anormal de las ropalias			
	Cultivos de larga duración	Mayor producción de éfiras por pólipo	Hasta el doble de éfiras por pólipo			
	Post-estrobilación	Estrés	Reducción del diámetro del cáliz	Hasta un 75 % de reducción del diámetro del cáliz	<i>Aurelia</i> spp., <i>Cotylorhiza tuberculata</i> , <i>Cyanea nozakii</i> , <i>Nemopilema nomurai</i> , <i>Rhopilema</i> spp., <i>Rhizostoma pulmo</i>	Kikinger, 1992; Lotan et al., 1992; Prieto et al., 2010; Fuentes et al., 2011; Feng et al., 2017; Chi et al., 2022
		Mortalidad del residuo	Hasta un 100 % de mortalidad			
		Regeneración de los tentáculos y recuperación del pólipo	Hasta un 100 % de recuperación			
Éfira	Transición éfira	Rendimiento		1 medusa por éfira	<i>Aurelia</i> spp., <i>Cassiopea xamachana</i> ,	Ishii et al., 2004;

	a medusa	máximo			<i>Cephea cephea</i> , <i>Chrysaora</i> spp., <i>Cotylorhiza tuberculata</i> , <i>Cyanea nozakii</i> , <i>Lychnorhiza lucerna</i> , <i>Pelagia noctiluca</i> , <i>Phyllorhiza punctata</i> , <i>Rhizostoma pulmo</i> , <i>Stomolophus meleagris</i>	Astorga <i>et al.</i> , 2012; Wang & Li, 2015; Wang & Sun, 2015; Carrizo <i>et al.</i> , 2016; Chambel <i>et al.</i> , 2016; Miranda <i>et al.</i> , 2016; Schäfer <i>et al.</i> , 2021; Ballesteros <i>et al.</i> , 2022; Muffett <i>et al.</i> , 2022; Fernández-Alías <i>et al.</i> , 2023a; Wang <i>et al.</i> , 2023b
		Temperatura (óptima)	Reducción del tiempo necesario para la transformación	No cuantificado		
		Temperatura (no óptima)	Mortalidad de las éfiras	Hasta un 100 % de mortalidad		
		Salinidad (no óptima)	Mortalidad de las éfiras	Hasta el triple de riesgo de mortalidad de las éfiras		
		Comida (cantidad y calidad)	Reducción del crecimiento	Hasta un 45 % bajo un régimen de alimentación inadecuado		
			Mortalidad de las éfiras	Hasta un 100 % bajo un régimen de alimentación inadecuado		
		Luz (ausencia)	Crecimiento reducido y blanqueamiento en especies zooxanteladas	Reducción de hasta 4.5 veces del tamaño en experimentos de crecimiento		
		Depredación	Eliminación de las éfiras	Eliminación de más de 7 éfiras ind ⁻¹ h ⁻¹		
Medusa	Crecimiento y reproducción sexual	Rendimiento máximo		1.7 × 10 ⁴ a 2 × 10 ⁶ plánulas por medusa hembra	<i>Acromitus hardenbergi</i> , <i>Aurelia</i> spp., <i>Cassiopea</i> spp., <i>Catostylus</i> spp., <i>Cephea cephea</i> , <i>Chrysaora</i> spp., <i>Cotylorhiza tuberculata</i> , <i>Crambione</i> spp, <i>Crambionella</i> spp., <i>Cyanea</i> spp., <i>Drymonema</i> spp., <i>Linuche unguiculata</i> , <i>Lobonema smithi</i> , <i>Lobonemoides</i> spp., <i>Lychnorhiza lucerna</i> , <i>Nemopilema nomurai</i> , <i>Periphylla periphylla</i> , <i>Phyllorhiza punctata</i> , <i>Rhizostoma</i> spp., <i>Rhopilema</i> spp., <i>Stomolophus meleagris</i>	Kremer <i>et al.</i> , 1990; Kikinger, 1992; Lucas, 1996; Kawahara <i>et al.</i> , 2006; Bayha <i>et al.</i> , 2012; Heaslip <i>et al.</i> , 2012; Chiaverano <i>et al.</i> , 2015; Brotz, 2016; Båmstedt <i>et al.</i> , 2020; Fernández-Alías <i>et al.</i> , 2020; Ciraco <i>et al.</i> , 2021; Båmstedt, 2023; Mammone <i>et al.</i> , 2023; Wang <i>et al.</i> , 2023b
		Tamaño del individuo	Incremento en la producción de gametos/plánulas con el tamaño	Positivo		
		Parasitismo	Reducción del diámetro de la medusa	Hasta un 20 % de reducción en la talla		
			Menor producción de huevos	Hasta un 50 % de reducción en la producción		
			Mayor tamaño de huevos	Huevos hasta un 30 % mayores		
		Depredación	Eliminación de medusas	Hasta 330 kg de medusa ind ⁻¹ día ⁻¹		
		Pesquerías	Eliminación de medusas	7.5×10 ⁸ kg de medusa × año ⁻¹		

10.2 Principales retos y vías futuras de investigación

El pequeño tamaño y la fragilidad de las fases larvarias de los escifozoos, plánula, éfira y pólipo, junto con la dificultad de encontrarlas y monitorizar sus interacciones con los factores bióticos y abióticos, han limitado el número de estudios de campo sobre estas (Capítulos 5, 6 y 8; Feng *et al.*, 2017; Marques *et al.*, 2019; Fernández-Alías *et al.*, 2020, 2023a; van Walraven *et al.*, 2020; Leoni *et al.*, 2021b; Boughton *et al.*, 2023; Zang *et al.*, 2023). Esto no debería, sin embargo, desalentar a la comunidad científica dado que desde la propuesta de un marco conceptual de acuerdo con el cual existe un incremento general en la abundancia de medusas (Arai, 2001; Purcell 2005, 2012; Purcell *et al.*, 2007; Richardson *et al.*, 2009), nuestro conocimiento de los factores que contribuyen a modular la intensidad de las proliferaciones se ha incrementado notablemente (Tabla 10.1).

Pese a este incremento, todavía estamos lejos de desarrollar herramientas realmente útiles en la anticipación de los eventos de *bloom* debido a que el número de especies para las que se ha estudiado el efecto de un factor determinado sobre alguno de sus procesos biológicos es limitado (Tabla 10.1). A esto se debe sumar que las diferentes especies muestran respuestas asimétricas frente a un mismo estímulo (Purcell *et al.*, 1999b; Schiariti *et al.*, 2014; Feng *et al.*, 2017; Fernández-Alías *et al.*, 2021, 2023a), resaltando la necesidad de construir modelos especie-hábitat específicos (Capítulo 9; Fernández-Alías *et al.*, 2021) a la vez que restando fiabilidad a los análisis multiespecie de gran escala temporal y espacial (Brotz *et al.*, 2012; Condon *et al.*, 2013). Para afrontar los retos futuros que suponen las lagunas de conocimiento actuales y la variabilidad intrínseca al ciclo de vida de los escifozoos se propone una hoja de ruta sobre la que dirigir los próximos pasos de la investigación en el campo (Figura 10.2).



Figura 10.2. Factores principales de variabilidad en la abundancia de los escifozoos y lagunas de conocimiento junto con una potencial hoja de ruta de la investigación para abordar los retos futuros.

10.3.1 Fase plánula

La fase plánula puede verse afectada por estrés fisiológico, competencia interespecífica por el sustrato y depredación. De estos factores el estrés fisiológico podría tener una menor importancia ya que, si bien se ha demostrado que cuando las condiciones ambientales no son óptimas se reduce el éxito en el proceso de fijación de las plánulas (Tabla 10.1), estas son liberadas a la columna de agua generalmente cuando las condiciones para la fijación son favorables (Prieto *et al.*, 2010; Rosa *et al.*, 2013; Franco, 2016; Boughton *et al.*, 2023). Es decir, la competencia interespecífica y la depredación tienen un peso relativo superior al estrés fisiológico en el proceso de fijación de las plánulas. Para determinar la magnitud del efecto de estos dos factores proponemos analizar cómo afecta la competencia por el sustrato entre las plánulas y otros colonizadores, tanto potenciales por su presencia en el *pool* de larvas como anteriores, y el efecto que la depredación sobre las plánulas en la densidad poblacional de los pólipos.

Las plánulas son capaces de fijarse eficientemente sobre un sustrato desnudo (Prieto *et al.*, 2010; Franco, 2016; Boughton *et al.*, 2023; Holst *et al.*, 2023), pero la competencia por el sustrato es uno de los mejores ejemplos de competencia en la naturaleza (Dial & Roughgarden, 1998; Connolly & Roughgarden, 1999). El sustrato duro marino se encuentra normalmente colonizado por especies que poseen una fase adulta bentónica, pero, sin embargo, los diseños experimentales para la fijación de plánulas tienden a utilizar únicamente sustratos inertes. Los ejemplos de experimentos en los que se haya incluido algún organismo vivo como sustrato potencial son limitados, pero se puede aludir al realizado por Franco (2016), quien encontró que las plánulas de *C. tuberculata* eran incapaces de asentarse sobre las conchas de ostras si estas estaban vivas o al trabajo de Feng *et al.* (2021), en el que las plánulas de *C. nozakii* fueron incapaces de fijarse sobre paneles con una alta cobertura de organismos bentónicos. Esto refleja una laguna en nuestro conocimiento e incide en la necesidad de realizar experimentos de fijación de plánulas en mesocosmos con sustrato desnudo y colonizado.

Las especies marinas con fases adultas bentónicas se reproducen en pulsos en los que las larvas son liberadas a la columna de agua, siendo arrastradas por las corrientes hasta que son capaces de asentarse nuevamente sobre un sustrato adecuado para completar su ciclo de vida (Gittings *et al.*, 1992; Cárdenas & Aranda, 2000). Por lo tanto, las plánulas de los escifozoos no se encuentran aisladas en el ecosistema, sino que deben competir con el conjunto de larvas presentes en la columna de agua por el sustrato (Boughton *et al.*, 2023). Esta competencia, evidente a nivel teórico, solo se ha puesto de manifiesto para una especie de escifozoo y en un único ecosistema (Boughton *et al.*, 2023), pero no ha sido nunca cuantificada (Tabla 10.1). Esto resalta la necesidad de realizar experimentos incluyendo al conjunto de larvas presentes en la columna de agua en lugar de realizarlos únicamente con las plánulas.

Finalmente, aunque tenemos alguna evidencia del consumo de plánulas por parte de otros organismos (Javidpour *et al.*, 2009; Kuplik *et al.*, 2015), el efecto de la eliminación de las plánulas por parte de los depredadores sobre la dinámica poblacional es desconocido por la falta de experimentos al respecto, por lo que sugerimos que se realicen diseños que incluyan organismos que potencialmente puedan eliminar plánulas.

10.3.2 Fase pólipa

El conjunto de factores que enfrenta la fase pólipa es similar al de la fase plánula (Tabla 10.1), pero al contrario de lo que ocurre con esta última, al tener la fase pólipa una presencia perenne en la mayoría de las estrategias vitales de las diferentes especies de escifozoos (Capítulo 9; Fernández-Alías *et al.*, 2021), el papel que juega el estrés fisiológico es mayor. De

hecho, cuanto más se aleja a las colonias de pólipos de sus condiciones óptimas, mayor es el descenso en su ratio de reproducción asexual y mayor es la tasa de mortalidad (Prieto *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2023a). Por lo tanto, cuando se construyen modelos de densidad poblacional de escifopólipos, es importante considerar dónde están los umbrales de tolerancia de la especie objetivo y durante cuánto tiempo van a estar expuestos a las condiciones desfavorables. La información de que disponemos acerca de estos umbrales se limita a unas pocas especies, pero es suficiente para determinar que los umbrales son especie-específicos (Purcell *et al.*, 1999b; Schiariti *et al.*, 2014). Por lo tanto, se debe conocer con anterioridad los umbrales, la reducción en la ratio de reproducción asexual y la supervivencia de las especies en condiciones desfavorables para aumentar la fiabilidad de los modelos.

La mayoría de estos modelos de dinámica poblacional de escifopólipos se han construido sin considerar la presencia de competidores, potenciales sinergias o depredadores (Prieto *et al.*, 2010; Purcell *et al.*, 2012; Schiariti *et al.*, 2014; Treible & Condon, 2019), pero estas interacciones no pueden obviarse ya que el balance general puede resultar perjudicial para los escifozoos (Feng *et al.*, 2017; Zang *et al.*, 2023). Para comprender completamente cómo funciona la dinámica poblacional de los escifozoos en su fase bentónica debemos aumentar progresivamente la complejidad biológica de los mesocosmos en los que se realizan los experimentos de estrés fisiológico.

10.3.3 Fases estróbilo y post-estróbilo

La estrobilación es un proceso estresante para las poblaciones de pólipos (Feng *et al.*, 2017) y su recuperación posterior no está garantizada en todos los casos (Prieto *et al.*, 2010; Fuentes *et al.*, 2011; Feng *et al.*, 2017). En este contexto no está claro por qué determinadas condiciones, como podrían ser las olas de calor o de frío, disparan el proceso de estrobilación si la reversión a las condiciones normales podría afectar al correcto desarrollo de las éfiras hasta la fase medusa (Capítulo 6; Fernández-Alías *et al.*, 2023a). También se ha demostrado que el proceso de estrobilación y la producción de éfiras se ven afectados por el mínimo de temperatura registrado durante el invierno, la duración de esta estación, la velocidad con la que se alcanzan las temperaturas estivales del agua y la disponibilidad de alimento (Feng *et al.*, 2015a, b; Loveridge *et al.*, 2021; Zang *et al.*, 2022), factores que necesitan de más investigación para mejorar nuestra capacidad de anticipar los eventos de *bloom*.

Una mayor comprensión del proceso de estrobilación podría alcanzarse de conseguir una descripción completa del mecanismo molecular que lo desencadena (Helm *et al.*, 2018), donde nuestro conocimiento se limita a determinados aspectos del género *Aurelia* (Fuchs *et al.*, 2014;

Brekhman *et al.*, 2015; Khalturin *et al.*, 2019; Jensen *et al.*, 2023). De hecho, desconocemos incluso si el gen *CL390*, el más sobreexpresado durante el proceso de estrobilación (Fuchs *et al.*, 2014; Brekhman *et al.*, 2015), se encuentra presente en alguna especie de escifozoo que no pertenezca este género. En la base de datos GenBank del centro nacional de información biotecnológica (*National Center for Biotechnology Information*, NCBI, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>, accedido el 30 de noviembre de 2023), únicamente hay depositadas 4 secuencias de ADN del gen que se traduce en esta proteína. Todas ellas pertenecen a *Aurelia* y lanzando un *Basic Local Alignment Search Tool* (BLAST) contra la base de datos, utilizando los parámetros más permisivos, no se obtiene ninguna secuencia adicional (Fernández-Alías, resultado no publicado). De las cuatro secuencias disponibles, solamente dos están acompañadas por una publicación, la secuenciada en Fuchs *et al.* (2014) y la de Brekhman *et al.* (2015). Además, estas dos secuencias se transcriben y traducen a proteínas que únicamente comparten un 68 % de homología (Brekhman *et al.*, 2015) y cuyos genes se expresan bajo estímulos ambientales opuestos: un descenso térmico en la estirpe de *Aurelia* utilizada por Fuchs *et al.* (2014) y un ascenso en la utilizada por Brekhman *et al.* (2015). Esto pone de manifiesto que necesitamos incrementar los análisis transcriptómicos a lo largo del ciclo de vida de las diferentes especies de escifozoos.

Finalmente, las poblaciones de pólipos sufren un decaimiento en la ratio de reproducción asexual cuando son mantenidas durante varias generaciones en acuario, pero esto puede estar asociado a una mayor producción de éfiras por pólipo (Chi *et al.*, 2022; Holst *et al.*, 2023) y el balance global de los cultivos de larga duración sobre la producción de éfiras no está claro. Además, hemos observado cómo las fases medusa de *C. tuberculata*, *R. pulmo* y *Aurelia* sp. producidas a partir de pólipos mantenidos en acuario durante varias generaciones realizaban las pulsaciones contráctiles con las que se impulsan y desplazan de forma anómala o, directamente, no las realizaban en absoluto dejándose mover por el sistema de corrientes del acuario (Fernández-Alías, observación personal en las instalaciones del Oceanográfico de Valencia, febrero de 2023). Esto sugiere que la renovación de las poblaciones bentónicas es necesaria para no interferir con el correcto desarrollo del ciclo de vida.

10.3.4 Fase éfira

La transición desde éfira hasta medusa dura de 10 a 150 días y la tasa promedio de éxito es inferior al 30 % (Capítulos 5 y 6; Ishii *et al.*, 2004; Kawahara *et al.*, 2006; Fuentes *et al.*, 2011; Astorga *et al.*, 2012; Fernández-Alías *et al.*, 2020, 2023a; Gueroun *et al.*, 2020). En ese periodo, los dos factores de mayor relevancia que afectan a la mortalidad de la fase éfira son la depredación y el estrés fisiológico, pero la evidencia científica es limitada (Tabla 10.1). Lo elevado de la tasa de digestión de los escifozoos en la fase medusa ha dificultado que esta se encuentre en los análisis de contenido estomacal (Arai *et al.*, 2003) y, debido a su menor tamaño, la detección de la fase éfira en estos análisis debería resultar más compleja. De hecho, la depredación sobre las éfiras únicamente se ha podido demostrar cuando, en experimentos en acuario, estas se han expuesto a depredadores potenciales (Tabla 10.1), lo que podría traducirse en una subestima del número de depredadores reales que enfrentan los escifozoos en esta fase. De acuerdo con la evidencia actual, se puede esperar que la composición de la comunidad planctónica sobre la que las éfiras pueden depredar afecte al correcto desarrollo de estas hasta la fase medusa (Chambel *et al.*, 2016; Miranda *et al.*, 2016; Ballesteros *et al.*, 2022), indicando la necesidad de monitorizar esta comunidad planctónica con las poblaciones de éfiras y medusas verdaderas, así como de realizar experimentos para determinar la dieta más apropiada para las éfiras. Finalmente, en esta tesis doctoral se ha observado la desaparición de la fase éfira cuando las temperaturas no resultan adecuadas (Capítulo 6; Fernández-Alías *et al.*, 2023a), pero no se ha discriminado si la causa principal de la mortalidad es la temperatura, la falta de alimento o la exposición durante un tiempo prolongado, en el que no se alcanza la fase medusa, a depredadores. Por lo tanto, es necesario realizar experimentos de estrés fisiológico para determinar la resiliencia de las éfiras a condiciones desfavorables.

10.3.5 Fase medusa

Una vez se desencadena un evento de *bloom*, el interés normalmente se dirige hacia el impacto socioeconómico que producirá la proliferación masiva y cómo mitigarlo (Bosch-Belmar *et al.*, 2020), prestando menos atención al efecto de este sobre futuros afloramientos. De hecho, el interés por el desarrollo de proliferaciones futuras parece haber despertado únicamente a raíz del nacimiento de una industria pesquera amenazada por la variabilidad interanual de abundancias en la fase medusa (Brotz *et al.*, 2017) y, aun así, todavía no se ha realizado el esfuerzo necesario para calcular los parámetros biológicos de los escifozoos que se requieren en la implementación de programas de pesca sostenible (Capítulos 5 y 8; Palomares

and Pauly, 2008; Brotz, 2016; Fernández-Alías *et al.*, 2020; López-Martínez *et al.*, 2020; Leoni *et al.*, 2021b; Behera *et al.*, 2022).

Aunque se les ha considerado de forma general como un final de cadena trófica (Hays *et al.*, 2018), la fase medusa de los escifozoos no suele incluirse en los modelos de manejo ecosistémico (Pauly *et al.*, 2008), resultando incluso menos habitual la inclusión de las fases larvarias pese a su influencia sobre la abundancia de los estadios adultos (Tabla 10.1). La inclusión de los escifozoos en modelos ecológicos es particularmente importante en ecosistemas pequeños y confinados dado que cuanto menor sea el tamaño del ecosistema, mayor es la importancia de los escifozoos como especie clave (Pauly *et al.*, 2008), hasta el punto de que, en lagunas costeras eutrofizadas como el Mar Menor, los escifozoos juegan un papel amortiguador de las crisis distróficas (Capítulos 6 y 7; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2002; Fernández-Alías *et al.*, 2022, 2023a). En esta línea, también es importante considerar que el papel trófico de los escifozoos cambia entre especies y, dentro de una misma especie, entre localidades y a lo largo de su desarrollo (Holst *et al.*, 2008; Marques *et al.*, 2020; Wang *et al.*, 2020; Leoni *et al.*, 2022). Para implementar de forma correcta estos modelos tenemos que ampliar el esfuerzo de parametrización del crecimiento de los escifozoos y determinar las interacciones tróficas con los niveles superiores e inferiores.

Capítulo 11: Conclusiones

Objective 1: To identify the moon jellyfish from the Mar Menor coastal lagoon

The proposed hypotheses, in agreement with the fossil and historical record, as well as with the backward rotation of the geographical coordinates to the date of the formation of Pangea suggest that the genus *Aurelia* had its origin in the Paleo-Tethys Ocean. From this original location, the different lineages of the genus spread to the adjacent basins and eventually reached a global distribution.

The non-indigenous character of *Aurelia solida* and *Aurelia coerulea* in the Mediterranean Sea must be removed since the historical and the fossil records indicate that the genus has been present in this region ever since its appearance.

The autochthonous moon jellyfish living in the Mar Menor coastal lagoon is, and has historically been, *Aurelia solida*.

Objective 2: To establish a reference system for the biology and population dynamics of the three resident scyphozoan species in the Mar Menor coastal lagoon: *Aurelia solida* Browne, 1905, *Cotylorhiza tuberculata* (Macri, 1778) y *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778)

The strobilation process of the three main scyphozoan jellyfish species present in the Mar Menor is triggered by temperature oscillations, either by increases (*C. tuberculata*), decreases (*A. solida*), or both (*R. pulmo*), and this, together with the general temperature, determines the seasonality of the species.

The scyphozoan species separate their niche by a temporal and a spatial segregation, allowing the coexistence of the three species with similar trophic requirements in a relatively small and sheltered ecosystem.

The temporal segregation of the species provides a top-down control over the phytoplankton, which is further extended in time by the ichthyoplankton once the medusa phase of the last scyphozoan species disappears from the water column.

All the studied species show explosive appearances, and extremely fast growth and mortality rates, limiting the presence of the medusa phase to a few months during the year except for some isolated adults of *R. pulmo* that might overwinter.

Objective 3: To analyze the effect of climate change and eutrophication on the biology and population dynamics of *Aurelia solida* Browne, 1905, *Cotylorhiza tuberculata* (Macri, 1778) and *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778) during the evolution of the eutrophication process of the Mar Menor

The seasonality and phenology of the different scyphozoan species are maintained over the years despite the changes in the trophic status and the thermal anomaly regime.

The changes in the temperature regime or the trophic status during the eutrophication process do not explain on their own the magnitude of the interannual variability in the abundance of the medusa phase.

The massive mortality of the ephyra stage can prevent the development of a jellyfish bloom, but the detection of this stage is still the better signal to anticipate its occurrence.

The medusa stage of all the three studied species is more likely to occur with a low chlorophyll *a* regime either because they exert a top-down control over it or because the high chlorophyll *a* regime inhibits their appearance.

Objective 4: To characterize the dystrophic crises triggered during the eutrophication process of the Mar Menor

The dystrophic crises of the Mar Menor coastal lagoon are triggered by the massive input of nutrients into the ecosystem during the summer period and by the absence of the medusa phase of the resident scyphozoan species. In other words, the absence of predators is combined with the most favorable conditions for phytoplankton development: nutrient availability, high irradiance, and warm seawater.

Nocturnal respiration by phytoplankton or oxygen consumption during its decomposition is likely to create hypoxic and anoxic zones in the deeper layers of the water column if top-down control is removed.

Nitrogen and phosphorus must be available for phytoplankton to grow; in the presence of one, the other becomes the triggering factor, and both alternate as limiting factors depending on the rate of consumption.

Jellyfish blooms are not a final stage of ocean degradation by eutrophication, but an intermediate one, and not all scyphozoan species benefit from this factor. Phytoplankton may outcompete some scyphozoan species and cause their populations to collapse.

Objective 5: To determine the process of colonization of the Mar Menor and expansion of the invasive scyphozoan *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld, 1884 into the Mediterranean Sea

In the Mediterranean Sea, *P. punctata* uses coastal lagoons as intermediate donor regions throughout the colonization process. The species colonizes one of these sheltered ecosystems, completes its life cycle and begins to emit particles to the surrounding area.

The time lapse between the first detection and the closure of the life cycle and, thus, the dispersal window, is approximately of four years.

The strobilation process of the species is triggered by the summer temperature increase, leading to the appearance of the medusa phase from mid-summer to late fall, with no records of overwintering individuals.

The colonization of the Mar Menor coastal lagoon by *P. punctata* was faster and took shorter than for *C. tuberculata* or *R. pulmo* and was probably favored by the collapse of their population given the ongoing eutrophication process.

Objective 6: To analyze scyphozoan proliferations globally

The percentage of blooming species within the class Scyphozoa has increased from about 14 % to 24.66 % of the class in the decade between 2010 and 2019, which means an increase from 31 to 55 species for which a blooming event has been recorded.

The scyphozoan life cycle has the potential to numerically increase the number of individuals in the order of several million during a single generation, but the contour conditions can block the life cycle and cause a collapse of the population. The complex interactions between the different developmental stages of the life cycle and the set of biotic and abiotic factors are the main causes of the interannual variability in the abundance of the medusa phase, the most conspicuous stage of the life cycle. During the last decade we have increased our knowledge of the control factors that modulate the densities of the different developmental stages, but we are still far from being able to provide reliable predictions of the scyphozoan blooms. Therefore, it is important to distinguish between what it is known and what remains a gap in knowledge to effectively direct the future research on this topic.

Temperature seems to be the most important factor involved in the correct development of the life cycle, triggering processes and favoring the transition between phases when it is optimal, and causing mass mortality or abnormal development when it is not. The second important factor is the availability of food, the quality and quantity of which modulate the asexual reproduction, the strobilation process and the somatic growth. In general, the factors regulating the transition between the different stages of the life cycle would be what allows the species to anticipate adequate conditions for the development and growth of the individuals. In this context, food availability, productivity, and temperature act in concert with salinity, being it a key factor in many tropical and sheltered habitats, prone to host scyphozoan blooms, where salinity fluctuates due to storms, flash floods, and evapotranspiration, affecting the life cycle and the species distribution. In the same way, salinity may play a key role in the Mediterranean Sea under temperature rising scenarios. Despite their importance, these factors are reported to act asymmetrically between the different scyphozoan species, and here appears one of the most important limitations in our ability to predict massive proliferations: the knowledge we have generated is species-specific and cannot be extrapolated to the whole class. Moreover, for most of the species the magnitude of the effect of these factors in some (or in all) of the biological processes that take place during the life cycle is unknown.

The current distribution of scyphozoan species is only a steady-state picture, but there may be a shift in which species with broader tolerance limits expand their range in response to global warming, while those more thermally restricted might have their habitat reduced.

A second gap in our knowledge is the interspecific interactions between the scyphozoan species and the other faunistic groups. As a scientific community, we have reported the existence of numerous relationships between scyphozoan jellyfish and the other groups, including predator-prey interactions, both in the benthic and the pelagic stages, competition for the substrate in the planula settlement and polyp dynamics, symbiosis, commensalism, and parasitism. However, the description of the relationships is still in its infancy, not yet quantified and most likely we still underestimate the number of predators and competitors for the different stages.

To improve our forecasting ability, our research should focus on determining the parameters needed to implement ecosystem-based models. This includes determining the environmental tolerance limit for each species and stage, parametrizing how the growth, asexual reproduction, strobilation and mortality rates vary under inadequate conditions, and determining the interspecific and trophic relationships by progressively increasing the design of the mesocosms in which the experiments are conducted.

Referencias

- Abed-Navandi D. & Kikinger R. (2007). First record of the tropical scyphomedusa *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld, 1884 (Cnidaria: Rhizostomeae) in the Central Mediterranean Sea. *Aquatic Invasions*, 2 (4), 391-394. <https://doi.org/10.3391/ai.2007.2.4.7>
- Alcolea A., Contreras S., Hunink J.E., García-Aróstegui J.L. & Jiménez-Martínez J. (2019). Hydrogeological modelling for the watershed management of the Mar Menor coastal lagoon (Spain). *Science of The Total Environment*, 663, 901-914. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.375>
- Almeida D., Cruz A., Llinares C., Torralva M., Lantero E., Fletcher D.H. & Oliva-Paterna F.J. (2023). Fish morphological and parasitological traits as ecological indicators of habitat quality in a Mediterranean coastal lagoon. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 33 (11), 1229-1244. <https://doi.org/10.1002/aqc.3996>
- Álvarez-Rogel J., Barberá G.G., Maxwell B., Guerrero-Brotos M., Díaz-García C., Martínez-Sánchez J.J., Sallent A., Martínez-Ródenas J., González-Alcaraz M.N., Jiménez-Cárceles F.J., Tercero C. & Gomez R. (2020). The case of Mar Menor eutrophication: State of the art and description of tested Nature-Based Solutions. *Ecological Engineering*, 158, 106086. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.106086>
- Agassiz L. (1862). Contributions to the natural history of the United States of America. *Little, Brown and Company*, Boston, Estados Unidos. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.12644>
- Agassiz A. & Mayer A.G. (1899). Acalephs from the Fiji Islands. *Bulletin of the Museum of comparative Zoölogy of Harvard College*, 32.
- Ambrojo J.C. & Ruiz A. (2010). Primer brote de medusas en un verano tranquilo. *El País*, Madrid, España. July 31, 2010. https://elpais.com/diario/2010/07/31/sociedad/1280527206_850215.html?event_log=g
[o](#) (Accedido 24 de abril de 2023)
- Anderson M.J., Gorley R.N. & Clarke K.R., 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E, Plymouth, UK.
- Anónimo. (2011). Australian spotted jellyfish, *Phyllorhiza punctata*, invade Spanish beaches. *The Daily Telegraph*, Sydney, Australia. July 22, 2011.
- Arai M.N. (2001). Pelagic coelenterates and eutrophication: A review. *Hydrobiologia*, 451, 69–87. <https://doi.org/10.1023/A:1011840123140>

- Arai M.N. (2005). Predation on pelagic coelenterates: a review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85 (3), 523-536.
- Arai M.N. (2008). The potential importance of podocysts to the formation of scyphozoan blooms: a review. *Jellyfish blooms: causes, consequences, and recent advances*, 241-246. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9588-5>
- Arai M.N., Welch D.W., Dunsmuir A.L., Jacobs M.C. & Ladouceur A.R. (2003). Digestion of pelagic Ctenophora and Cnidaria by fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60 (7), 825-829. <https://doi.org/10.1139/F03-071>
- Astorga D., Ruiz J. & Prieto L. (2012). Ecological aspects of early life stages of *Cotylorhiza tuberculata* (Scyphozoa: Rhizostomae) affecting its pelagic population success. *Hydrobiologia*, 690, 141-155. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1036-x>
- Ates R.M.L. (1988). Medusivorous fishes, A review. *Zoologische Mededelingen*, 62 (3), 29–42.
- Ates R.M.L. (2017). Benthic scavengers and predators of jellyfish, material for a review. *Plankton and Benthos Research*, 12 (1), 71–77. <https://doi.org/10.3800/pbr.12.71>
- Atta M.M. (1991). The Scyphomedusae of the Mediterranean coast of El Arish. *Journal of the Egyptian German Society of Zoology*, 6, 251-256.
- Avian M., Sandrini L. & Stravisi F. (1991). The effect of seawater temperature on the swimming activity of *Pelagia noctiluca* (Forsskål). *Italian Journal of Zoology*, 58, 135-141. <https://doi.org/10.1080/11250009109355744>
- Avian M., Ramšak A., Tirelli V., D'Ambra I. & Malej A. (2016). Redescription of *Pelagia benovici* into a new jellyfish genus, *Mawia*, gen. nov., and its phylogenetic position within Pelagiidae (Cnidaria: Scyphozoa: Semaestomeae). *Invertebrate Systematics*, 30 (6), 523–546. <https://doi.org/10.1071/IS16010>
- Avian M., Motta G., Prodan M., Tordoni E., Macaluso V., Beran A., Goruppi A., Bacaro G. & Tirelli V. (2021). Asexual reproduction and strobilation of *Sanderia malayensis* (Scyphozoa, Pelagiidae) in relation to temperature: experimental evidence and implications. *Diversity*, 13 (2), 37. <https://doi.org/10.3390/d13020037>
- Ballesteros A., Östman C., Santín A., Marambio M., Narda M., & Gili J.M. (2021). Cnidome and morphological features of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria: Scyphozoa) throughout the different life cycle stages. *Frontiers in Marine Science*, 8, 714503. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.714503>
- Ballesteros A., Paez D., Santín A., García A., Martín Y., Alonso E., Jourdan E. & Gili J.M. (2022). Successful culture of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria: Scyphozoa) over time: a continuous supply of the holoplanktonic jellyfish for research and industrial applications. *Frontiers in Marine Science*, 9, 911383. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.911383>

- Båmstedt U. (2023). Life history traits of the deep-water medusa *Periphylla periphylla* as revealed through failure and recovery of recruitment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 282, 108205. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.108205>
- Båmstedt U., Sötje I., Tiemann H. & Martinussen M.B. (2020). Fecundity and early life of the deep-water jellyfish *Periphylla periphylla*. *Journal of Plankton Research*, 42 (1), 87–101. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbz076>
- Banha T.N.S., Morandini A.C. & Renan P. (2020). Scyphozoan jellyfish (Cnidaria, Medusozoa) from Amazon coast: distribution, temporal variation and length–weight relationship. *Journal of Plankton Research*, 42, 767–778. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbaa056>
- Barnes R.S.K. (1980). *Coastal lagoons*. Cambridge University Press, Cambridge
- Basset A., Barbone E., Rosati I., Vignes F., Breber P., Specchiulli A., D’Adamo R., Renzi M., Focardi S., Ungaro N. & Pinna M. (2013). Resistance and resilience of ecosystem descriptors and properties to dystrophic events: a study case in a Mediterranean lagoon. *Transitional Waters Bulletin*, 7 (1), 1–22. <https://doi.org/10.1285/i1825229Xv7n1p1>
- Barrado C., Fuentes J.A., Salamí E., Royo P., Olariaga A.D., López J., Fuentes V.L., Gili J.M. & Pastor E. (2014). Jellyfish monitoring on coastlines using remote piloted aircraft. In *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* (Vol. 17, No. 1, p. 012195). IOP Publishing.
- Bathiany S., Dakos V., Scheffer M. & Lenton T. M. (2018). Climate models predict increasing temperature variability in poor countries. *Science Advances*, 4 (5), 1–11. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aar5809>
- Bayha K.M., Dawson M.N., Collins A.G., Barbeitos M.S. & Haddock S.H. (2010). Evolutionary relationships among scyphozoan jellyfish families based on complete taxon sampling and phylogenetic analyses of 18S and 28S ribosomal DNA. *Integrative and comparative biology*, 50 (3), 436–455. <https://doi.org/10.1093/icb/icq074>
- Bayha K.M., Graham W.M., Higgins III J.E., & Fletcher H.A. (2012) Predation potential of the jellyfish *Drymonema larsoni* Bayha & Dawson (Scyphozoa: Drymonematidae) on the moon jellyfish *Aurelia* sp. in the northern Gulf of Mexico. *Hydrobiologia*, 690, 189–197. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1038-8>
- Behera P.R., Raju S.S., Jishnudev M.A., Ghosh S. & Saravanan R. (2020). Emerging jellyfish fisheries along Central South East coast of India. *Ocean & Coastal Management*, 191, 105183. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2020.105183>

- Behera P.R., Jishnudev M.A., Ghosh S. & Saravanan R. (2022). Biometry and size distribution of *Crambionella annandalei* and *Chrysaora* spp. along the coast of Andhra Pradesh, India. *Aquatic Ecology*, 56, 227-237. <https://doi.org/10.1007/s10452-021-09911-z>
- Belando, M. D., Bernardeau-Esteller, J., García-Muñoz, R., Ramos-Segura, A., Santos-Echeandía, J., García-Moreno, P., & Ruiz, J.M. (2017). Evaluación del estado de conservación de las praderas de *Cymodocea nodosa* en la laguna costera del Mar Menor. 2014-2016. *Murcia: Instituto Español de Oceanografía y Asociación de Naturalistas del Sureste*, 157.
- Bellido J.J., Baez J.C., Souviron-Priego L., Ferri-Yanez F., Salas C., López J.A. & Real R. (2020). Atmospheric indices allow anticipating the incidence of jellyfish coastal swarms. *Mediterranean Marine Science*, 21 (2), 289-297. <https://doi.org/10.12681/mms.20983>
- Benedetti-Cecchi L., Canepa A., Fuentes V., Tamburello L., Purcell J.E., Piraino S., Roberts J., Boero F., & Halpin P. (2015). Deterministic factors overwhelm stochastic environmental fluctuations as drivers of jellyfish outbreaks. *PLoS One*, 10 (10), e0141060. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141060>
- Benfield M.C. & Graham W.M. (2010). In situ observations of *Stygiomedusa gigantea* in the Gulf of Mexico with a review of its global distribution and habitat. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90 (6), 1079–1093. <https://doi.org/10.1017/S0025315410000536>
- Bertalanffy L.V. (1938). A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human biology*, 10 (2), 181-213.
- Beverton R.J.H. & Holt S.J. (1957). *On the dynamics of exploited fish population*. Fishery investigations, 2 (19). Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Great Britain. H.M. Stationery Off, London.
- Bhattacharya C.G. (1967). A Simple Method of Resolution of a Distribution into Gaussian Components. *Biometrics*, 23 (1), 115-135. <https://doi.org/10.2307/2528285>
- Bigelow H. B. (1904). Medusae from the Maldive Islands. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 39.
- Billett D.S.M., Bett B J., Jacobs C.L., Rouse I.P. & Wigham B.D. (2006). Mass deposition of jellyfish in the deep Arabian Sea. *Limnology and Oceanography*, 51 (5), 2077–2083. <https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.5.2077>
- Boco S.R. & Metillo E.B. (2018). Observations on the specific associations found between scyphomedusae and commensal fish and invertebrates in the Philippines. *Symbiosis*, 75 (1), 69–79. <https://doi.org/10.1007/s13199-017-0513-4>

- Boeker M., Vach W. & Motschall E. (2013). Google Scholar as replacement for systematic literature searches: good relative recall and precision are not enough. *BMC medical research methodology*, 13 (1), 1-12. <https://doi.org/10.1186/1471-2288-13-131>
- Boero F. (2015). The future of the Mediterranean Sea Ecosystem: towards a different tomorrow. *Rend. Fis. Acc. Lincei*, 26, 3–12. <https://doi.org/10.1007/s12210-014-0340-y>
- Boero F., Bouillon J., Gravili C., Miglietta M.P., Parsons T. & Piraino S. (2008). Gelatinous plankton: irregularities rule the world (sometimes). *Marine Ecology Progress Series*, 356, 299-310. <https://doi.org/10.3354/meps07368>
- Boero F., Putti M., Trainito E., Prontera E., Piraino S. & Shiganova T.A. (2009). First records of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) from the Ligurian, Thyrrenian and Ionian Seas (Western Mediterranean) and first record of *Phyllorhiza punctata* (Cnidaria) from the Western Mediterranean. *Aquatic Invasions*, 4(4), 675-680. <https://doi.org/10.3391/ai.2009.4.4.13>
- Bolton T.F. & Graham W.M. (2004). Morphological variation among populations of an invasive jellyfish. *Marine Ecology Progress Series*, 278, 125-139. <https://doi.org/10.3354/MEPS278125>
- Bolton T.F. & Graham W.M. (2006). Jellyfish on the rocks: Bioinvasion threat of the international trade in aquarium live rock. *Biological Invasions*, 8 (4), 651–653. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-2017-z>
- Bonnet D., Molinero J.C., Schohn T. & Daly Yahia M.N. (2012). Seasonal changes in the population dynamics of *Aurelia aurita* in Thau lagoon. *Cahiers de Biologie Marine*, 53, 343-347.
- Bosch-Belmar M., Milisenda G., Basso L., Doyle T.K., Leone A. & Piraino S. (2020). Jellyfish impacts on marine aquaculture and fisheries. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 29(2), 242-259. <https://doi.org/10.1080/23308249.2020.1806201>
- Boughton J., Hirst A.G., Lucas C.H. & Spencer M. (2023). Negative and positive interspecific interactions involving jellyfish polyps in marine sessile communities. *PeerJ*, 11, e14846. <https://doi.org/10.7717/peerj.14846>
- Boyd P.W., Strzepek R., Fu F.X. & Hutchins D.A. (2010). Environmental control of open-ocean phytoplankton groups: Now and in the future. *Limnology and Oceanography*, 55, 1353–1376. <https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.3.1353>
- Boynton W.R., Murray L., Hagy J.D., Stokes C. & Kemp W.M. (1996). A comparative analysis of eutrophication patterns in a temperate coastal lagoon. *Estuaries and Coasts*, 19 (2), 408-421. <https://doi.org/10.2307/1352459>

- Brandt J. F. (1835). Prodrómus descriptionis animalium ab H. Mertensio observatorum: fascic. I. Polypos, Acalephas Discophoras et Siphonophoras, nec non Echinodermata continens. *Recueil des Actes de la Séance Publique de l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg*. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.10196>
- Brekhman V., Malik A., Haas B., Sher N. & Lotan T. (2015). Transcriptome profiling of the dynamic life cycle of the scyphozoan jellyfish *Aurelia aurita*. *BMC Genomics*, 16 (1), 74. <https://doi.org/10.1186/s12864-015-1320-z>
- Brey T. & Pauly D. (1986). *Electronic length frequency analysis: a revised and expanded user's guide to ELEFAN 0, 1 and 2*. Berichte aus dem Institut für Meereskunde an der Christian-Albrechts-Universität Kiel, 149. Institut für Meereskunde, Kiel, Alemania. https://doi.org/10.3289/ifm_ber_149
- Brodeur R.D., Sugisaki H. & Hunt G.L. (2002). Increases in jellyfish biomass in the Bering Sea: Implications for the ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 233, 89–103. <https://doi.org/10.3354/meps233089>
- Brotz L. (2016). *Jellyfish fisheries of the world*. PhD Thesis, University of British Columbia.
- Brotz, L., & Pauly, D. (2012). Jellyfish populations in the Mediterranean Sea. *Acta Adriatica*, 53(2), 213-232.
- Brotz L., Cheung W.W.L., Kleisner K., Pakhomov E. & Pauly D. (2012). Increasing jellyfish populations: trends in Large Marine Ecosystems. *Hydrobiologia*, 690, 3–20. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1039-7>
- Brotz L., Schiariti A., López-Martínez J., Álvarez-Tello J., Peggy Hsieh Y. H., Jones R. P., Quiñones J., Dong Z., Morandini A.C., Preciado M., Laaz E. & Mianzan H. (2017). Jellyfish fisheries in the Americas: origin, state of the art, and perspectives on new fishing grounds. *Reviews in fish biology and fisheries*, 27, 1-29. <https://doi.org/10.1007/s11160-016-9445-y>
- Brotz L., Cisneros-Montemayor A.M. & Cisneros-Mata M.Á. (2021). The race for jellyfish: Winners and losers in Mexico's Gulf of California. *Marine Policy*, 134, 104775. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2021.104775>
- Brown M., Scorrano S., Kuplik Z., Kuyper D., Ras V., Thibault D., Engelbrecht A & Gibbons M. J. (2021). A new macromedusa from the coast of Mozambique: *Aurelia mozambica* sp. nov. (Scyphozoa: Ulmaridae). *Zootaxa*, 4933 (2). <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4933.2.5>
- Browne E.T. (1905). Scyphomedusae. In I. S. Gardiner (Ed.), *The Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes*, 2 (1) (pp. 958-971, pl. XCIV). Cambridge: University Press.

- Browne J.G. (2014). *Parasites of jellyfish in eastern Australia*. PhD Thesis, Griffith University.
- Browne J.G., Pitt K.A. & Cribb T.H. (2020). DNA sequencing demonstrates the importance of jellyfish in life cycles of lepopocreadiid trematodes. *Journal of Helminthology*, 94, e182. <https://doi.org/10.1017/S0022149X20000632>
- Bruton D.L. (1991). Beach and laboratory experiment with the jellyfish *Aurelia* and remarks on some fossil medusoid traces. In Simonetta A.M., Conway Morris S. (Eds.). *The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa*, 125-129. Cambridge Press: Reino Unido.
- Bueno-Pardo J., García-Seoane E., Sousa A.I., Coelho J.P., Morgado M., Frankenbach S., Ezequiel J., Vaz N., Quintino V., Rodrigues A.M., Leandro S., Luis A., Serôdio J, Cunha M.R., Calado A.J., Lillebø A., Rebelo J.E. & Queiroga, H. (2018). Trophic web structure and ecosystem attributes of a temperate coastal lagoon (Ria de Aveiro, Portugal). *Ecological Modelling*, 378, 13-25. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.03.009>
- Bujang N. & Hassan A.N.A. (2017). Estimated harvesting on jellyfish in Sarawak. *AIP Conference Proceedings*, 1830, 080009. <https://doi.org/10.1063/1.4980993>
- Canepa A., Fuentes V., Sabatés A., Piraino S., Boero F. & Gili J.M. (2014). *Pelagia noctiluca* in the Mediterranean Sea. In: Pitt K.A. & Lucas C.H. (Eds.), *Jellyfish Blooms*. Springer, Netherlands, 237–266. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-7015-7>
- Cárdenas E.B. & Aranda D.A. (2000). A review of reproductive patterns of bivalve mollusks from Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 66(1), 13-27.
- CARM. (2023). Aforos ramblas del Albuñón. Comunidad Autónoma Región de Murcia. <https://canalmarmenor.carm.es/monitorizacion/monitorizacion-de-parametros/aforos/> (Accedido 9 de mayo de 2023).
- Carrizo S.S., Schiariti A., Nagata R.M. & Morandini A.C. (2016). Preliminary observations on ephyrae predation by *Lychnorhiza lucerna* medusa (Scyphozoa; Rhizostomeae). *Der Zoologische Garten*, 85(1-2), 74-83. <https://doi.org/10.1016/j.zoolgart.2015.09.011>
- Cataudella S., Crosetti D. & Massa F. (Eds.) (2015). Mediterranean coastal lagoons: sustainable management and interactions among aquaculture, capture fisheries and the environment. *Studies and Reviews, General Fisheries Commission for the Mediterranean* 95. FAO: Roma, Italia.
- Cevik C., Derici O.B. & Cevik F. (2011). First record of *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld, 1884 (Scyphozoa: Rhizostomeae: Mastigiidae) from Turkey. *Aquatic Invasions*, 6 (Suppl. 1). <https://doi.org/10.3391/ai.2011.6.S1.006>

- Chambel J., Araújo T., Mendes C., Miranda F., Câncio L., Maranhão P. & Pedrosa R. (2016). New marine ornamental species: the potential of Moon jellyfish *Aurelia aurita*. *Frontiers in Marine Science Conference Abstract: IMMR| International Meeting on Marine Research*. <https://doi.org/10.3389/conf.FMARS.2016.04.00047>
- Chamisso A. & Eysenhardt C. G. (1821). De animalibus quibusdam e classe vermium Linneana, in circumnavigatione Terrae, auspicante Comite N. Romanoff, duce Ottone di Kotzebue, annis 1815-1818 peracta, observatis Fasciculus secundus, reliquos vermes continens. *Nova Acta physico-medica Academiae Cesareae Leopoldino-Carolinae* 10. Disponible en: <https://www.biodiversitylibrary.org/page/37020829#page/479/mode/1up> (Accedido 27 de noviembre de 2023).
- Chatterjee S., Goswami A. & Scotese C.R. (2013). The longest voyage: Tectonic, magmatic, and paleoclimatic evolution of the Indian plate during its northward flight from Gondwana to Asia. *Gondwana Research*, 23(1), 238-267. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2012.07.001>
- Chi X., Mueller-Navarra D.C., Hylander S., Sommer U. & Javidpour J. (2019). Food quality matters: Interplay among food quality, food quantity and temperature affecting life history traits of *Aurelia aurita* (Cnidaria: Scyphozoa) polyps. *Science of the Total Environment*, 656, 1280–1288. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.11.469>
- Chi, X., Zhang, F., & Sun, S. (2022). Transgenerational effects and temperature variation alter life history traits of the moon jellyfish. *Frontiers in Marine Science*, 9, 913654. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.913654>
- Chiaverano L.M., Graham W.M. & Costello J.H. (2015). Parasites alter behavior, reproductive output, and growth patterns of *Aurelia* medusae in a marine lake. *Marine Ecology Progress Series*, 540, 87-98. <https://doi.org/10.3354/meps11513>
- Christensen V. & Walters C.J. (2004). Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling*, 172 (2-4), 109–139. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003>
- Chuan C.H., Venmathi Maran B.A., Yap T.K., Cheong K.C., Syed Hussein M.A., Saleh E. & Tan S.H. (2020). First record of jellyfish *Anomalorhiza shawi* Light, 1921 (Cnidaria: Scyphozoa) and its associated organisms in Sabah, Malaysia. *Regional Studies in Marine Science*, 35, 101232. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101232>
- Ciriaco S., Faresi L. & Segarich M. (2021). Observations on the Feeding of *Drymonema dalmatinum* in the Gulf of Trieste. *Diversity*, 13 (4), 163. <https://doi.org/10.3390/d13040163>
- Clarke K.R. & Gorley R.N. (2015). Getting started with PRIMER v7. *PRIMER-E: Plymouth, Plymouth Marine Laboratory*, 20.

- Cloern J.E. (2001). Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series*, 210, 223–253.
- Cloern J.E., Abreu P.C., Carstensen J., Chauvaud L., Elmgren R., Grall J., Greening H., Johansson J.O.R., Kahru M., Sherwood E.T., Xu J. & Yin K. (2016). Human activities and climate variability drive fast-paced change across the world's estuarine–coastal ecosystems. *Global change biology*, 22 (2), 513–529. <https://doi.org/10.1111/gcb.13059>
- Condon R.H., Duarte C.M., Pitt K.A., Robinson K.L., Lucas C.H., Sutherland K.R., Mianzan H.W., Bogeberg M., Purcell J.E., Decker M.B., Uye S., Madin L.P., Brodeur R.D., Haddock H.D., Malej A., Parry G.D., Eriksen E., Quiñones J., Acha M., Harvey M., Arthur J.M. & Graham W.M. (2013). Recurrent jellyfish blooms are a consequence of global oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 110 (3), 1000–1005. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210920110>
- Connolly S.R. & Roughgarden J. (1999). Theory of marine communities: competition, predation, and recruitment-dependent interaction strength. *Ecological Monographs*, 69 (3), 277–296.
- Cooke W.J. (1984). New scyphozoan records for Hawaii: *Anomalorhiza shawi* (Light, 1921) and *Thysanostoma loriferum* (Ehrenberg, 1835); with notes on several other rhizostomes. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 97 (3), 583–588.
- Cooper L.H. (1933). Chemical constituents of biological importance in the English Channel, November, 1930, to January, 1932. Part I. Phosphate, silicate, nitrate, nitrite, ammonia. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 18, 677–728.
- Corrales-Ugalde M. & Morales-Ramírez Á. (2017). New record of *Stellamedusa ventana* Raskoff & Matsumoto, 2004 in the Eastern Tropical Pacific. *Marine Biodiversity*, 49 (1), 515–519. <https://doi.org/10.1007/s12526-017-0781-5>
- Costello J.H., Colin S.P., Dabiri J.O., Gemmell B.J., Lucas K.N. & Sutherland K.R. (2021). The hydrodynamics of jellyfish swimming. *Annual Review of Marine Science*, 13, 375–396. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-031120-091442>
- Crawford R.E. (2016). Occurrence of a gelatinous predator (*Cyanea capillata*) may affect the distribution of *Boreogadus saida*, a key Arctic prey fish species. *Polar Biology*, 39 (6), 1049–1055. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1779-8>
- Cruz-Rivera E. & El-Regal M.A. (2016). A bloom of an edible scyphozoan jellyfish in the Red Sea. *Marine Biodiversity*, 46 (2), 515–519. <https://doi.org/10.1007/s12526-015-0381-1>
- D'Ambra I. & Graham W.M. (2009). Early developmental sequence of an anthozoan parasite of the jellyfish *Aurelia* sp. 5 in an isolated marine lake (Mljet, Croatia). In *Annales: Series*

Historia Naturalis (Vol. 19, No. 2, p. 59). Scientific and Research Center of the Republic of Slovenia.

- Dailianis T., Akyol O., Babali N., Bariche M., Crocetta F., Gerovasileiou V., Chanem R., Gökoğlu M., Hasiotis T., Izquierdo-Muñoz A., Julian D., Katsanevakis S., Lipez L., Mancini E., Mytilineou C., Ounifi Ben Amor K., Özgül A., Ragkousis M., Rubio-Portillo E., Servello G., Sini M., Stamouli C., Sterioti A., Teker S., Tiralongo F. & Trkov D. (2016). New mediterranean biodiversity records (July 2016). *Mediterranean Marine Science*, 17 (2). <https://doi.org/10.12681/mms.1734>
- Dall’Olio L.R., Beran A., Flander-Putrlle V., Malej A. & Ramšak A. (2022). Diversity of dinoflagellate symbionts in scyphozoan hosts from shallow environments: The Mediterranean Sea and Cabo Frio (Rio de Janeiro, Brazil). *Frontiers in Marine Science*, 9, 689. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.867554>
- Daly Yahia M.N., Batistic M., Lucić D., Fernández de Puelles M.L., Licandro P., Malej A., Molinero J.C., Siokou-Frangou I., Zervoudaki S., Prieto L., Goy J. & Daly Yahia-Kefi O. (2010). Are the outbreaks of *Pelagia noctiluca* (Forsskål, 1775) more frequent in the Mediterranean basin? En: Gislason A. & Gorsky G. (Eds.), *Proceedings of the joint ICES/CIESM workshop to compare zooplankton ecology and methodologies between the Mediterranean and the North Atlantic (WKZEM)*, ICES Cooperative Research Report, 8–14.
- Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R., & Posada, D. (2012). jModelTest 2: more models, new heuristics and high-performance computing. *Nature methods*, 9(8), 772. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>
- Daryanabard R. & Dawson M.N. (2008). Jellyfish blooms: *Crambionella orsini* (Scyphozoa: Rhizostomeae) in the Gulf of Oman, Iran, 2002-2003. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88 (3), 477–483. <https://doi.org/10.1017/S0025315408000945>
- Dawson M.N. (2003). Macro-morphological variation among cryptic species of the moon jellyfish, *Aurelia* (Cnidaria: Scyphozoa). *Marine Biology*, 143, 369-379. <https://doi.org/10.1007/s00227-003-1070-3>
- Dawson M.N. & Martin L.E. (2001). Geographic variation and ecological adaptation in *Aurelia* (Scyphozoa, Semaestomeae): some implications from molecular phylogenetics. In: Purcell J.E., Graham W.M. & Dumont H.J. (Eds.), *Jellyfish Blooms: Ecological and Societal Importance*. Springer, Dordrecht, 259-273. <https://doi.org/10.1023/A:1011869215330>
- Dawson M.N., Martin L.E. & Penland L.K. (2001). Jellyfish swarms, tourists, and the Christ-child. *Hydrobiologia*, 451, 131–144. <https://doi.org/10.1023/A:1011868925383>

- Dawson M.N., Gupta A.S. & England M.H. (2005). Coupled biophysical global ocean model and molecular genetic analyses identify multiple introductions of cryptogenic species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(34), 11968-11973. <https://doi.org/10.1073/pnas.050381110>
- De Domenico S., De Rinaldis G., Mammone M., Bosch-Belmar M., Piraino S. & Leone A. (2023). The Zooxanthellate Jellyfish Holobiont *Cassiopea andromeda*, a Source of Soluble Bioactive Compounds. *Marine Drugs*, 21 (5), 272. <https://doi.org/10.3390/md21050272>
- De Groot R., Brander L., Van Der Ploeg S., Costanza R., Bernard F., Braat L., Christie M., Crossman, N., Ghermandi A., Hein L., Hussain S., Kumar P., McVittie A., Rosimeiry P., Rodriguez L.C., ten Brink P. & van Beukering P. (2012). Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosystem services*, 1 (1), 50-61. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2012.07.005>
- De Pascalis F., Pérez-Ruzafa A., Gilabert J., Marcos C. & Umgiesser G. (2012). Climate change response of the Mar Menor coastal lagoon (Spain) using a hydrodynamic finite element model. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 114, 118-129. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.12.002>
- De Rinaldis G., Leone A., De Domenico S., Bosch-Belmar M., Slizyte R., Milisenda G., Santucci A., Albano C. & Piraino S. (2021). Biochemical characterization of *Cassiopea andromeda* (Forsskål, 1775), another red sea jellyfish in the western mediterranean sea. *Marine Drugs*, 19 (9), 498. <https://doi.org/10.3390/md19090498>
- De Souza M.R. & Dawson M.N. (2018). Redescription of *Mastigias papua* (Scyphozoa, Rhizostomeae) with designation of a neotype and recognition of two additional species. *Zootaxa*, 4557 (4), 520–536. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4550.4.12>
- De Wit, R. (2011). Biodiversity of coastal lagoon ecosystems and their vulnerability to global change. En Grillo O. & Venora G. (Eds.). *Ecosystems biodiversity*, 29-40. <https://doi.org/10.5772/24995>
- Decker M.B., Brown C.W., Hood R.R., Purcell J.E., Gross T.F., Matanoski J.C., Bannon R.O. & Setzler-Hamilton E.M. (2007). Predicting the distribution of the Scyphomedusa *Chrysaora quinquecirrha* in Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 329, 99–113. <https://doi.org/10.3354/meps329099>
- Deidun A., Sciberras J., Sciberras A., Gauci A. P., Balistreri P., Salvatore A. & Piraino S. (2017). The first record of the white-spotted Australian jellyfish *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld, 1884 from Maltese waters (western Mediterranean) and from the Ionian coast of Italy. *Bioinvasions Records*, 6 (2), 119-124. <https://doi.org/10.3391/bir.2017.6.2.05>

- Deidun A., Gauci A., Sciberras A. & Piraino S. (2018). Back with a bang - an unexpected massive bloom of *Cassiopea andromeda* (Forsskål, 1775) in the Maltese Islands, nine years after its first appearance. *Bioinvasions Records*, 7 (4), 399-404. <https://doi.org/10.3391/bir.2018.7.4.07>
- Di Camillo C.G., Betti F., Bo M., Martinelli M., Puce S. & Bavestrello G. (2010). Contribution to the understanding of seasonal cycle of *Aurelia aurita* (Cnidaria: Scyphozoa) scyphopolyps in the northern Adriatic Sea. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90 (6), 1105–1110. <https://doi.org/10.1017/S0025315409000848>
- Dial R. & Roughgarden J. (1998). Theory of marine communities: the intermediate disturbance hypothesis. *Ecology*, 79(4), 1412-1424.
- Diaz Briz L.M., Martorelli S.R., Genzano G.N. & Mianzan H.W. (2012). Parasitism (Trematoda, Digenea) in medusae from the southwestern Atlantic Ocean: medusa hosts, parasite prevalences, and ecological implications. *Hydrobiologia*, 690 (1), 215-226. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1040-1>
- Díaz-García C., Martínez-Sánchez J.J., Maxwell B.M., Franco J.A. & Álvarez-Rogel J. (2021). Woodchip bioreactors provide sustained denitrification of brine from groundwater desalination plants. *Journal of Environmental Management*, 289, 112521. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.112521>
- Dirección General del Mar Menor (2022). Aforos Rambla del Albujión. Available at: <https://canalmarmenor.carm.es/monitorizacion/monitorizacion-de-parametros/aforos/> (Accedido 9 de marzo de 2022)
- Djeghri N., Pondaven P., Stibor H. & Dawson M.N. (2019). Review of the diversity, traits, and ecology of zooxanthellate jellyfishes. *Marine Biology*, 166 (11), 1–19. <https://doi.org/10.1007/s00227-019-3581-6>
- Dong J., Jiang L.X., Tan K.F., Liu H.Y., Purcell J.E., Li P.J. & Ye C.C. (2009). Stock enhancement of the edible jellyfish (*Rhopilema esculentum* Kishinouye) in Liaodong Bay, China: A review. *Hydrobiologia*, 616, 113–118. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9592-9>
- Dong Z., Liu D. & Keesing J.K. (2010). Jellyfish blooms in China: Dominant species, causes and consequences. *Marine Pollution Bulletin*, 60, 954–963. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.04.022>
- Dong Z., Liu D. & Keesing J.K. (2014). Contrasting trends in populations of *Rhopilema esculentum* and *Aurelia aurita* in Chinese waters. In: Pitt K.A. & Lucas C. (Eds), *Jellyfish blooms*, Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-007-7015-7_9

- Dong Z., Wang L., Liu Q. & Sun T. (2018). Effects of salinity and temperature on the recruitment of *Aurelia coerulea* planulae. *Marine Biology Research*, 14 (5), 454–461. <https://doi.org/10.1080/17451000.2018.1459725>
- Doya C., Chatzievangelou D., Bahamon N., Purser A., De Leo F.C., Juniper S.K., Thomsen L. & Aguzzi J. (2017). Seasonal monitoring of deep-sea megabenthos in Barkley Canyon cold seep by internet operated vehicle (IOV). *PLoS ONE*, 12 (5), 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0176917>
- Drazen J.C. & Robison B.H. (2004). Direct observations of the association between a deep-sea fish and a giant scyphomedusa. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 37 (3), 209–214. <https://doi.org/10.1080/10236240400006190>
- Duarte C.M., Pitt K.A., Lucas C.H., Purcell J.E., Uye S.I., Robinson K., Brotz L., Decker M.B., Sutherland K.R., Malej A. & Madin L. (2013). Is global ocean sprawl a cause of jellyfish blooms? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11 (2), 91–97. <https://doi.org/10.1890/110246>
- Edelist D., Guy-Haim T., Kuplik Z., Zuckerman N., Nemoy P. & Angel D.L. (2020). Phenological shift in swarming patterns of *Rhopilema nomadica* in the Eastern Mediterranean Sea. *Journal of Plankton Research*, 42 (2), 211–219. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbaa008>
- El Rahi J., Weeber M.P. & El Serafy G. (2020). Modelling the effect of behavior on the distribution of the jellyfish Mauve stinger (*Pelagia noctiluca*) in the Balearic Sea using an individual-based model. *Ecological Modelling*, 433, 109230. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109230>
- Eloire D., Somerfield P.J., Conway D.V., Halsband-Lenk C., Harris R. & Bonnet D. (2010). Temporal variability and community composition of zooplankton at station L4 in the Western Channel: 20 years of sampling. *Journal of Plankton Research*, 32 (5), 657–679. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq009>
- Enrique-Navarro A. & Prieto L. (2020). First record of *Phyllorhiza punctata* (Cnidaria: Rhizostomae: Mastigiidae) in the Northeast Atlantic Ocean. *Cahiers de Biologie Marine*, 61, 349–353. <https://doi.org/10.21411/CBM.A.16E1B5E>
- Enrique-Navarro A., Huertas I.E., León Cobo M.J. & Prieto L. (2021). Impact of ocean warming and ocean acidification on asexual reproduction and statolith formation of the symbiotic jellyfish *Cotylorhiza tuberculata*. *Plos one*, 16 (8), e0254983. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0254983>
- FAO (1989). *Introducción a la dinámica de poblaciones de peces*. Organización de las Naciones Unidas para la agricultura y la alimentación. Roma, Italia.

- Felsenstein J. (1985). Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution*, 39, 783-791. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00420.x>
- Feng S., Zhang G.T., Sun S., Zhang F., Wang S.W. & Liu M.T. (2015a). Effects of temperature regime and food supply on asexual reproduction in *Cyanea nozakii* and *Nemopilema nomurai*. *Hydrobiologia*, 754 (1), 201–214. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2279-0>
- Feng S., Zhang F., Sun S., Wang S. & Li C. (2015b). Effects of duration at low temperature on asexual reproduction in polyps of the scyphozoan *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Hydrobiologia*, 754 (1), 97–111. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2173-9>
- Feng S., Wang S.W., Zhang G.T., Sun S. & Zhang F. (2017). Selective suppression of in situ proliferation of scyphozoan polyps by biofouling. *Marine Pollution Bulletin*, 114 (2), 1046-1056. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.10.062>
- Feng S., Wang S.W., Sun S., Zhang F., Zhang G.T., Liu M.T. & Uye S.I. (2018). Strobilation of three scyphozoans (*Aurelia coelurea*, *Nemopilema nomurai*, and *Rhopilema esculentum*) in the field at Jiaozhou Bay, China. *Marine Ecology Progress Series*, 591 (October), 141–153. <https://doi.org/10.3354/meps12276>
- Feng S., Lin J.N., Sun S., Zhang F., Li C.L. & Xian W.W. (2020). Combined effects of seasonal warming and hyposalinity on strobilation of *Nemopilema nomurai* polyps. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 524, 151316. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2020.151316>
- Feng S., Lin J., Uye S.I., Sun S. & Zhang F. (2021). Effects of salinity, light intensity and biofouling on planula settlement and subsequent development to polyps in *Cyanea nozakii* (Cnidaria: Scyphozoa). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 542, 151608. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2021.151608>
- Fernández-Alías A. & Pérez-Ruzafa A. (2023). *Estado de las poblaciones de medusas en el Mar Menor (Actualización 6 de julio 2023)*. Report of the “Ecología y Ordenación de Ecosistemas Marinos Costeros” Research Group. Department of Ecology and Hydrology, University of Murcia, Spain. Disponible en: https://canalmarmenor.carm.es/wp-content/uploads/Estado-poblaciones-de-Medusas_06-Julio-2023.pdf (Accedido 30 de noviembre de 2023)
- Fernández-Alías A., Marcos C., Quispe J.I., Sabah S. & Pérez-Ruzafa A. (2020). Population dynamics and growth in three scyphozoan jellyfishes, and their relationship with environmental conditions in a coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 243, 106901. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106901>

- Fernández-Alías A., Marcos C. & Perez-Ruzafa A. (2021). Larger scyphozoan species dwelling in temperate, shallow waters show higher blooming potential. *Marine Pollution Bulletin*, 173, 113100. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.113100>
- Fernández-Alías A., Montaña-Barroso T., Conde-Caño M.R., Manchado-Pérez S., López-Galindo C., Quispe-Becerra J.I., Marcos C. & Pérez-Ruzafa A. (2022). Nutrient overload promotes the transition from top-down to bottom-up control and triggers dystrophic crises in a Mediterranean coastal lagoon. *Science of The Total Environment*, 846, 157388. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.157388>
- Fernández-Alías A., Molinero J.C., Quispe-Becerra J. I., Bonnet D., Marcos C. & Pérez-Ruzafa A. (2023a). Phenology of scyphozoan jellyfish species in a eutrophication and climate change context. *Marine Pollution Bulletin*, 194, 115286. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2023.115286>
- Fernández-Alías A., Marcos C., & Pérez-Ruzafa A. (2023b). Reconstructing the Biogeographic History of the Genus *Aurelia* Lamarck, 1816 (Cnidaria, Scyphozoa), and Reassessing the Nonindigenous Status of *A. solida* and *A. coerulea* in the Mediterranean Sea. *Diversity*, 15 (12), 1181. <https://doi.org/10.3390/d15121181>
- Ferreira J.G., Andersen J.H., Borja A., Bricker S.B., Camp J., Da Silva M.C., Garcés E., Heiskanen A.S., Humborg C., Ignatiades L., Lancelot C., Menesguen A., Tett P., Hoepffner N. & Claussen U. (2011). Overview of eutrophication indicators to assess environmental status within the European Marine Strategy Framework Directive. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 93 (2), 117-131. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.03.014>
- Fitt W.K. & Costley K. (1998). The role of temperature in survival of the polyp stage of the tropical rhizostome jellyfish *Cassiopea xamachana*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 222, 79–91. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(97\)00139-1](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(97)00139-1)
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R. & Vrijenhoek A.R. (1994). DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3 (5), 294-299.
- Forsskål P. (1775). *Descriptiones Animalium, Avium, Amphibiorum*. Mölleri: Copenhagen, Dinamarca. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.2154>
- Fosså J.H. (1992). Mass occurrence of *Periphylla periphylla* (Scyphozoa, Coronatae) in a Norwegian fjord. *Sarsia*, 77 (3–4), 237–251. <https://doi.org/10.1080/00364827.1992.10413509>
- Franco I. (2016). 20 años de seguimiento e investigación sobre las poblaciones de medusas en el Mar Menor: Experimentos de laboratorio En: León V.M. & Bellido J.M. (Eds), *Mar*

- Menor: una laguna singular y sensible. Evaluación científica de su estado.* Madrid, Instituto Español de Oceanografía, Ministerio de Economía y Competitividad, 133-156.
- Fraga F. (1967). El agua marina. En: Estación de Investigaciones Marinas de Margarita (ed) Ecología marina. Fundación La Salle de ciencias naturales. *Monografías*, 14, 1-711.
- Frolova A. & Miglietta M.P. (2020). Insights on Bloom Forming Jellyfish (Class: Scyphozoa) in the Gulf of Mexico: Environmental Tolerance Ranges and Limits Suggest Differences in Habitat Preference and Resistance to Climate Change Among Congeners. *Frontiers in Marine Science*, 7, 93. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00093>
- Fu, D., Tong, G., Dai, T., Liu, W., Yang, Y., Zhang, Y., Cui L., Li L., Yun H., Wu Y., Sun A., Liu C., Pei W., Gaines R.R. & Zhang, X. (2019a). The Qingjiang biota—a Burgess Shale-type fossil Lagerstätte from the early Cambrian of South China. *Science*, 363(6433), 1338-1342.
- Fu Z., Xing Y., Gu Z., Liu C. & Chen S. (2019b). Effects of temperature, salinity and dissolved oxygen on excystment of podocysts in the edible jellyfish *Rhopilema esculentum* Kishinouye, 1891. *Indian Journal of Fisheries*, 66 (4), 69–77. <https://doi.org/10.21077/ijf.2019.66.4.91762-09>
- Fuchs B., Wang W., Graspeuntner S., Li Y., Insua S., Herbst E., Dirksen P., Böhm A.M., Hemmrich G., Sommer F., Domazet-Lošo T., Klostermeier U.C., Anton-Erxleben F., Rosenstiel P., Bosch T.C.G. & Khalturin K. (2014). Regulation of Polyp-to-Jellyfish Transition in *Aurelia aurita*. *Current Biology*, 24, 263–273. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.12.003>
- Fuentes V., Straehler-Pohl I., Atienza D., Franco I., Tilves U., Gentile M., Acevedo M., Olariaga A., & Gili J.M. (2011). Life cycle of the jellyfish *Rhizostoma pulmo* (Scyphozoa: Rhizostomeae) and its distribution, seasonality and inter-annual variability along the Catalan coast and the Mar Menor (Spain, NW Mediterranean). *Marine Biology*, 158 (10), 2247-2266. <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1730-7>
- Fuentes M.A., Torrent L., Barrera S. & Boix D. (2019). Rapid invasion of the American blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 in the North-East of the Iberian Peninsula. *BioInvasions Record*, 8 (1). <https://doi.org/10.3391/bir.2019.8.1.12>
- Fundación Integra (2021). Mar Menor. Disponible en: <https://www.regmurcia.com/servlet/s.SI?sit=c,365,m,2584> (Accedido 26 de septiembre de 2023)
- Gaillard C., Goy J., Bernier P., Bourseau J.P., Gall J.C., Barale G., Buffetaut E. & Wenz S. (2006). New jellyfish taxa from the Upper Jurassic lithographic limestones of Cerin (France): taphonomy and ecology. *Palaeontology*, 49 (6), 1287-1302. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2006.00592.x>

- Galil B.S. (2012). Truth and consequences: the bioinvasion of the Mediterranean Sea. *Integrative Zoology*, 7 (3), 299-311. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2012.00307.x>
- Galil B.S., Spanier, E., & Ferguson, W.W. (1990). The Scyphomedusae of the Mediterranean coast of Israel, including two Lessepsian migrants new to the Mediterranean. *Zoologische mededelingen*, 64 (7), 95-105.
- Galil B.S., Shoval L. & Goren M. (2009). *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld, 1884 (Scyphozoa: Rhizostomeae: Mastigiidae) reappeared off the Mediterranean coast of Israel. *Aquatic Invasions*, 4 (3), 481-483.
- Galil B.S., Kumar B.A. & Riyas A.J. (2013). *Marivagia stellata* Galil and Gershwin, 2010 (Scyphozoa: Rhizostomeae: Cepheidae), found off the coast of Kerala, India. *BioInvasions Records*, 2 (4), 317–318. <https://doi.org/10.3391/bir.2013.2.4.09>
- Galil B.S., Gershwin L.A., Zorea M., Rahav A., Rothman S.B.S., Fine M., Lubinevsky H., Douek J., Paz J. & Rinkevich B. (2017). *Cotylorhiza erythraea* Stiasny, 1920 (Scyphozoa: Rhizostomeae: Cepheidae), yet another erythraean jellyfish from the Mediterranean coast of Israel. *Marine Biodiversity*, 47 (1), 229–235. <https://doi.org/10.1007/s12526-016-0449-6>
- Gambill M., McNaughton S.L., Kreuz M. & Peck M.A. (2018). Temperature-dependent settlement of planula larvae of two scyphozoan jellyfish from the North Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 201, 64-71. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2016.08.042>
- Gamito S., Coelho S. & Pérez-Ruzafa A. (2019). Phyto-and zooplankton dynamics in two ICOLLs from Southern Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 216, 110-117. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.11.023>
- García J.R. (1990). Population dynamics and production of *Phyllorhiza punctata* (Cnidaria: Scyphozoa) in Laguna Joyuda, Puerto Rico. *Marine Ecology Progress Series*, 243-251. <https://doi.org/10.3354/MEPS064243>
- García J.R. & Durbin E. (1993). Zooplanktivorous predation by large scyphomedusae *Phyllorhiza punctata* (Cnidaria: Scyphozoa) in Laguna Joyuda. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 173 (1), 71-93. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(93\)90208-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(93)90208-6)
- García-Aróstegui J.L. (2018). Asesoramiento hidrogeológico sobre el acuífero del campo de Cartagena en contacto con el Mar Menor. Informe de asesoramiento para la puesta en marcha de la investigación y seguimiento hidrogeológico de las actuaciones en marcha durante 2018. *Expediente CARM: N-75/17*. Instituto Geológico y Minero de España. Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades. Disponible en: <https://canalmarmenor.carm.es/wp-content/uploads/2020/07/Informe-2->

- [asesoramiento-del-IGME-a-la-CARM_Campo-Cartagena-Mar-Menor.pdf](#) (Accedido 9 de marzo de 2022)
- García-Martínez J. (2020). Estudio sobre el estado de la MaSub 070.052 Campo de Cartagena a los efectos de la procedencia de su declaración de en riesgo de no alcanzar el buen estado cuantitativo o químico. Confederación Hidrográfica del Segura. Ministerio para la Transición Ecológica y el Reto Demográfico. Disponible en: <https://www.chsegura.es/export/sites/chs/descargas/servicios/informacionpublica/decliegoccartagena/docsdescarga/EstudioDeclaracionRiesgo.pdf> (Accedido 9 de marzo de 2022)
- García-Oliva M., Pérez-Ruzafa A., Umgieser G., McKiver W., Ghezzi M., De Pascalis F. & Marcos C. (2018). Assessing the hydrodynamic response of the Mar Menor lagoon to dredging inlets interventions through numerical modelling. *Water*, 10 (7), 959. <https://doi.org/10.3390/w10070959>
- García-Pintado J., Martínez-Mena M., Barberá G.G., Albaladejo J. & Castillo V.M. (2007). Anthropogenic nutrient sources and loads from a Mediterranean catchment into a coastal lagoon: Mar Menor, Spain. *Science of the total environment*, 373 (1), 220-239. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2006.10.046>
- Gasca R. & Loman-Ramos L. (2014). Biodiversidad de Medusozoa (Cubozoa, Scyphozoa e Hydrozoa) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85 (suppl.), 154–163. <https://doi.org/10.7550/rmb.32513>
- Garić R. & Batistić M. (2022). Description of *Aurelia pseudosolida* sp. nov. (Scyphozoa, Ulmaridae) from the Adriatic Sea. *Water*, 14 (2), 135. <https://doi.org/10.3390/w14020135>
- Gayaniño J.F., Sparre P. & Pauly D. (1995). *FAO/ICLARM Stock Assessment Tools (FiSAT) User's Guide*. Report No. 8. FAO: Roma, Italia.
- Ge J., Chen X., Liu C., Tan J., Bian L., Chen L. & Chen S. (2022). Metabolomics provide insights into the endogenous mechanism of strobilation in the scyphozoan jellyfish *Rhopilema esculentum*. *Journal of Oceanology and Limnology*, 40 (1), 226-234. <https://doi.org/10.1007/s00343-021-0252-5>
- Gemmell B.J., Costello J.H., Colin S.P., Stewart C.J., Dabiri J.O., Tafti D. & Priya S. (2013). Passive energy recapture in jellyfish contributes to propulsive advantage over other metazoans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110 (44), 17904–17909. <https://doi.org/10.1073/pnas.1306983110>

- Gemmell B.J., Colin S.P., Costello J.H. & Dabiri J.O. (2015). Suction-based propulsion as a basis for efficient animal swimming. *Nature communications*, 6 (1), 8790. <https://doi.org/10.1038/ncomms9790>
- Gemmell B.J., Du Clos K.T., Colin S.P., Sutherland K.R. & Costello J.H. (2021). The most efficient metazoan swimmer creates a ‘virtual wall’ to enhance performance. *Proceedings of the Royal Society B*, 288 (1942), 20202494. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2494>
- Gershwin L.A. (2016). *Jellyfish: A natural history*. University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.
- Gibbons M.J., Boero F. & Brotz L. (2016). We should not assume that fishing jellyfish will solve our jellyfish problem. *ICES Journal of Marine Science*, 73 (4), 1012-1018. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv255>
- Gibbons M.J., Morandini A.C., Straehler-Pohl I. & Bezio N. (2022). *Identification guide to macro jellyfishes of West Africa*. FAO: Roma, Italia.
- Gilabert J. (2001). Seasonal plankton dynamics in a Mediterranean hypersaline coastal lagoon: the Mar Menor. *Journal of Plankton Research*, 23 (2), 207-218. <https://doi.org/10.1093/plankt/23.2.207>
- Girón-Nava A., López-Sagástegui C. & Aburto-Oropeza O. (2015). On the conditions of the 2012 cannonball jellyfish (*Stomolophus meleagris*) bloom in Golfo de Santa Clara: a fishery opportunity? *Fisheries Management and Ecology*, 22 (3), 261-264. <https://doi.org/10.1111/fme.12115>
- Gittings S.R., Boland G.S., Deslarzes K.J., Combs C.L., Holland B.S. & Bright T.J. (1992). Mass spawning and reproductive viability of reef corals at the East Flower Garden Bank, northwest Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 51 (3), 420-428.
- Giusberti L., Fornasiero M. & Zorzin R. (2014). The Pesciara-Monte Postale fossil-Lagerstätte: 4. the “minor fauna” of the laminites. En: Papazzoni, C.A., Giusberti, L., Carnevale, G., Roghi, G., Bassi, D., Zorzin R., (Eds.). *The Bolca Fossil-Lagerstätte: A window into the Eocene World*, Società Paleontologica Italiana: Milan, Italia.
- Gmelin J. F. (1789). Caroli a Linne. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, speciescum characteribus, differentiis, synonymis, locis: 1.5 (Vol. 1)*. Delamolliere J.B. (Ed.): Lyon, Francia. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.125970>
- Goldstein J. & Steiner U.K. (2020). Ecological drivers of jellyfish blooms—The complex life history of a ‘well-known’ medusa (*Aurelia aurita*). *Journal of Animal Ecology*, 89 (3), 910-920. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13147>
- Gonçalves G.R.L., Wolf M.R., Antunes M., Amorim F.W., Negreiros-Fransozo M.L. & Leão Castilho A. (2022). Ontogenetic niche specialization of the spider crab *Libinia ferreirae*

- associated with the medusa *Lychnorhiza lucerna*. *Current Zoology*, 68 (5), 549-559. <https://doi.org/10.1093/cz/zoab095>
- Goy J., Morand P. & Etienne M. (1989). Long-term fluctuations of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphomedusa) in the western Mediterranean Sea. Prediction by climatic variables. *Deep Sea Research Part A, Oceanographic Research Papers*, 36 (2), 269–279. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(89\)90138-6](https://doi.org/10.1016/0198-0149(89)90138-6)
- Graham W.M. & Bayha K.M. (2008). Biological invasions by marine jellyfish. En: Nentwig W. (Ed.), *Biological Invasions*. Ecological Studies (Analysis and Synthesis), vol 193. Springer, Berlin, Heidelberg, 239-255. https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2_14
- Graham W.M., Pagès F., & Hamner W.M. (2001). A physical context for gelatinous zooplankton aggregations: a review. *Hydrobiologia*, 451, 199-212. <https://doi.org/10.1023/A:1011876004427>
- Graham W.M., Martin D.L., Felder D.L., Asper V. L. & Perry H.M. (2003). Ecological and economic implications of a tropical jellyfish invader in the Gulf of Mexico. *Biological Invasions*, 5, 53–69.
- Gröndahl F. (1988a). A comparative ecological study on the scyphozoans *Aurelia aurita*, *Cyanea capillata* and *C. lamarckii* in the Gullmar Fjord, western Sweden, 1982 to 1986. *Marine Biology*, 97 (4), 541-550. <https://doi.org/10.1007/BF00391050>
- Gröndahl F. (1988b). Interactions between polyps of *Aurelia aurita* and planktonic larvae of scyphozoans: An experimental study. *Marine ecology progress series*. 45 (1), 87-93. <https://doi.org/10.3354/meps045087>
- Gruber D.F., Phillips B.T., Marsh L. & Sparks J.S. (2018). In situ Observations of the Mesobathypelagic Scyphozoan, *Deepstaria enigmatica* (Semaestomeae: Ulmaridae). *American Museum Novitates*, 2018 (3900), 1-14. <https://doi.org/10.1206/3900.1>
- Gueroun S.K.M., Kéfi-Daly Yahia O., Deidun A., Fuentes V., Piraino S. & Daly Yahia M.N. (2015). First record and potential trophic impact of *Phyllorhiza punctata* (Cnidaria: Scyphozoa) along the north Tunisian coast (South Western Mediterranean Sea). *Italian Journal of Zoology*, 82 (1), 95-100. <https://doi.org/10.1080/11250003.2014.981306>
- Gueroun S.M., Molinero J.C., Piraino S. & Daly Yahia M.N. (2020). Population dynamics and predatory impact of the alien jellyfish *Aurelia solida* (Cnidaria, Scyphozoa) in the Bizerte Lagoon (southwestern Mediterranean Sea). *Mediterranean Marine Science*, 21 (1), 22-35. <https://doi.org/10.12681/mms.17358>
- Gueroun S.K., Torres T.M., Dos Santos A., Vasco-Rodrigues N., Canning-Clode J. & Andrade C. (2021). *Catostylus tagi* (Class: Scyphozoa, Order: Discomedusae, Suborder:

- Rhizostomida, Family: Catostylidae) life cycle and first insight into its ecology. *PeerJ*, 9, e12056. <https://doi.org/10.7717/peerj.12056>
- Guerrero-Gómez A., Zamora-López A., Guillén-Beltrán A., Zamora-Marín J.M., Sánchez-Pérez A., Torralva M. & Oliva-Paterna F.J. (2022). An updated checklist of YOY fish occurrence in the shallow perimetral areas of the Mar Menor (Western Mediterranean Sea). *Limnetica*, 41 (1), 101-106. <https://doi.org/10.23818/limn.41.08>
- Guevara B.E.K., Dayrit J.F. & Haddad V. (2017). Seabather's eruption caused by the thimble jellyfish (*Linuche aquila*) in the Philippines. *Clinical and Experimental Dermatology*, 42 (7), 808–810. <https://doi.org/10.1111/ced.13196>
- Gul S., Moazzam M. & Morandini A.C. (2015). Crowned jellyfish (Cnidaria: Scyphozoa: Rhizostomeae: Cepheidae) from waters off the coast of Pakistan, northern Arabian Sea. *Check List*, 11 (1), 3–6. <https://doi.org/10.15560/11.1.1551>
- Gülşahin N. & Tarkan A.N. (2012). The first record of *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld, 1884 from the southern Aegean Coast of Turkey. *BiolInvasions Records*, 1 (1), 41-44. <http://dx.doi.org/10.3391/bir.2012.1.1.09>
- Haddad M.A. & Nogueira Júnior M. (2006). Reappearance and seasonality of *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld (Cnidaria, Scyphozoa, Rhizostomeae) medusae in southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23, 824-831. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752006000300030>
- Haddaway N.R., Collins A.M., Coughlin D. & Kirk S. (2015). The role of Google Scholar in evidence reviews and its applicability to grey literature searching. *PloS one*, 10 (9), e0138237. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138237>
- Haeckel E. (1879). System der Ascrapeden. *Monographie der Medusen*; Fisher, J.G., Ed.; Germany. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.46856>
- Hamner W.M. & Jensen R.M. (1974). Growth, Degrowth, and Irreversible Cell Differentiation in *Aurelia aurita*. *American Zoology*, 14, 833–849. <https://doi.org/10.1093/icb/14.2.833>
- Hamner W.M. & Hauri I.R. (1981). Long-distance horizontal migrations of zooplankton (Scyphomedusae: Mastigias). *Limnology and Oceanography*, 26 (3), 414–423. <https://doi.org/10.4319/lo.1981.26.3.0414>
- Hamner W.M. & Dawson M.N. (2009). A review and synthesis on the systematics and evolution of jellyfish blooms: Advantageous aggregations and adaptive assemblages. *Hydrobiologia*, 616, 161–191. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9620-9>
- Heck K.L. & Valentine J.F. (2007). The primacy of top-down effects in shallow benthic ecosystems. *Estuaries and Coasts*, 30 (3), 371-381. <https://doi.org/10.1007/BF02819384>

- Helm R.R. (2018). Evolution and development of scyphozoan jellyfish. *Biological Reviews*, 93 (2), 1228-1250. <https://doi.org/10.1111/brv.12393>
- Hernroth L. & Gröndahl F. (1983). On the biology of *Aurelia aurita* (L.) 1. Release and growth of *Aurelia aurita* (L.) ephyrae in the Gullmar Fjord, Western Sweden, 1982 – 83. *Ophelia*, 22 (2), 189–199. <https://doi.org/10.1080/00785326.1983.10426595>
- Herring P.J. & Widder E.A. (2004). Bioluminescence of deep-sea coronate medusae (Cnidaria: Scyphozoa). *Marine Biology*, 146, 39–51. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1430-7>
- Heymans J.J., Coll M., Link J.S., Mackinson S., Steenbeek J., Walters C. & Christensen V. (2016). Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management. *Ecological Modelling*, 331, 173–184. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.12.007>
- Holland B.S., Dawson M.N., Crow G.L. & Hofmann D. K. (2004). Global phylogeography of *Cassiopea* (Scyphozoa: Rhizostomeae): Molecular evidence for cryptic species and multiple invasions of the Hawaiian Islands. *Marine Biology*, 145, 1119–1128. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1409-4>
- Holst S. (2012). Effects of climate warming on strobilation and ephyra production of North Sea scyphozoan jellyfish. En: Purcell J., Mianzan H. & Frost J.R. (Eds.), *Jellyfish Blooms IV. Interactions with humans and fisheries*. Springer, Dordrecht, 127-140. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1043-y>
- Holst S. & Jarms G. (2007). Substrate choice and settlement preferences of planula larvae of five Scyphozoa (Cnidaria) from German Bight, North Sea. *Marine Biology*, 151, 863-871. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0530-y>
- Holst S., Sötje I., Tiemann H. & Jarms G. (2007). Life cycle of the rhizostome jellyfish *Rhizostoma octopus* (L.) (Scyphozoa, Rhizostomeae), with studies on cnidocysts and statoliths. *Marine Biology*, 151, 1695–1710. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0594-8>
- Holst S., Kaiser L.R. & Sötje I. (2023). Planula settlement and polyp morphogenesis in two bloom forming jellyfish species of the genus *Cyanea* Péron and Lesueur, 1810 and effects of abiotic factors on planulocysts. *Marine Biology*, 171 (1), 1-21. <https://doi.org/10.1007/s00227-023-04315-z>
- Houghton J.D.R., Doyle T.K., Davenport J., Lilley M.K.S., Wilson R.P. & Hays G.C. (2007). Stranding events provide indirect insights into the seasonality and persistence of jellyfish medusae (Cnidaria: Scyphozoa). *Hydrobiologia*, 589 (1), 1–13. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0572-2>

- Howson U.A., Buchanan G.A. & Nickels J.A. (2017). Zooplankton community dynamics in a western mid-Atlantic lagoonal estuary. *Journal of Coastal Research*, 78 (10078), 141-168. <https://doi.org/10.2112/SI78-012.1>
- Hsieh Y.P., Leong F.M. & Rudloe J. (2001). Jellyfish as food. *Hydrobiologia*, 451, 11-17. <https://doi.org/10.1023/A:1011875720415>
- Il'inskii E. N. & Zavolokin A. V. (2011). The distribution and abundance of scyphomedusae (Scyphozoa) of the family Ulmaridae in the pelagic zone of the Sea of Okhotsk and the Sea of Japan. *Russian Journal of Marine Biology*, 37(5), 335–341. <https://doi.org/10.1134/s1063074011050063>
- Instituto de Ecología Litoral. (2011). Campaña informativa medusas en las costas valencianas. *Campaña Medusas Comunitat Valenciana 2011*. Conselleria de Infraestructuras, Territorio y Medio Ambiente. Disponible en: <https://agroambient.gva.es/documents/91061501/109950963/Campa%C3%B1a+informativa+medusas+en+las+costas+valencianas.pdf/3e121f4a-e8f2-4a08-ac27-2ea135201081?t=1403601246177> (Accedido 24 de abril 2023)
- Ishii H., Kojima S., & Tanaka Y. (2004). Survivorship and production of *Aurelia aurita* ephyrae in the innermost part of Tokyo Bay, Japan. *Plankton Biology and Ecology*, 51 (1), 26–35.
- Ishii H., Ohba T. & Kobayashi T. (2008). Effects of low dissolved oxygen on planula settlement, polyp growth and asexual reproduction of *Aurelia aurita*. *Plankton and Benthos Research*, 3 (Supplement), 107-113. <https://doi.org/10.3800/pbr.3.107>
- Isinibilir M., Yilmaz I.N. & Demirel N. (2015). New records of jellyfish species in the Marmara Sea. *Italian Journal of Zoology*, 82 (3), 425–429. <https://doi.org/10.1080/11250003.2015.1040858>
- ISRSE35. (2013). 35th International Symposium on Remote Sensing of Environment. Beijing, China. IOP Publishing.
- Jarms G. & Morandini A.C. (Eds.). (2019). World atlas of jellyfish: Scyphozoa except Stauromedusae. *Dölling und Galitz Verlag*. Munich, Alemania.
- Jarms G., Båmstedt U., Tiemann H., Martinussen M.B., Fosså J.H. & Høisæter T. (1999). The holopelagic life cycle of the deep-sea medusa *Periphylla periphylla* (Scyphozoa, Coronatae). *Sarsia*, 84 (1), 55-65. <https://doi.org/10.1080/00364827.1999.10420451>
- Javidpour J., Molinero J.C., Lehmann A., Hansen T. & Sommer U. (2009). Annual assessment of the predation of *Mnemiopsis leidyi* in a new invaded environment, the Kiel Fjord (Western Baltic Sea): a matter of concern? *Journal of Plankton Research*, 31 (7), 729-738. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp021>

- Jensen N., Weiland-Bräuer N., Joel S., Chibani C.M. & Schmitz R.A. (2023). The Life Cycle of *Aurelia aurita* Depends on the Presence of a Microbiome in Polyps Prior to Onset of Strobilation. *Microbiology Spectrum*, 11 (4), e00262-23. <https://doi.org/10.1128/spectrum.00262-23>
- Johnson D.R., Perry H.M. & Graham W.M. (2005). Using nowcast model currents to explore transport of non-indigenous jellyfish into the Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 305, 139–146. <https://doi.org/10.3354/meps305139>
- Jongman R.G.H., Ter Braak C.J.F. & Van Tongeren O.F.R. (1987). *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Kaminas A., Shokouros-Oskarsson M., Minasidis V., Langeneck J., Kleitou P., Tiralongo F., & Crocetta F. (2022). Filling gaps via citizen science: *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld, 1884 (Cnidaria: Scyphozoa: Mastigiidae) in Cyprus (eastern Mediterranean Sea). *BioInvasions Records*, 11. <https://doi.org/10.3391/bir.2022.11.3.09>
- Kawahara M., Uye S., Ohtsu K. & Iizumi H. (2006). Unusual population explosion of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae) in East Asian waters. *Marine Ecology Progress Series*, 307, 161–173. <https://doi.org/10.3354/meps307161>
- Keesing J.K., Gershwin L.A., Trew T., Strzelecki J., Bearham D., Liu D., Wang Y., Zeidler W., Onton K. & Slawinski, D. (2016). Role of winds and tides in timing of beach strandings, occurrence, and significance of swarms of the jellyfish *Crambione mastigophora* (Mass, 1903) (Scyphozoa: Rhizostomeae: Catostylidae) in north-western Australia. *Hydrobiologia*, 768 (1), 19–36. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2525-5>
- Kendall A.W., Ahlstrom E.H. & Moser H.G. (1984). Early life history stages of fishes and their characters, 11-23. *Ontogeny and systematics of fishes. American Society of Ichthyology and herpetology. Allens Press Inc.*, Lawrence, Kansas, Estados Unidos.
- Kennerley A., Wood L.E., Luisetti T., Ferrini S. & Lorenzoni I. (2022). Economic impacts of jellyfish blooms on coastal recreation in a UK coastal town and potential management options. *Ocean & Coastal Management*, 227, 106284. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2022.106284>
- Kennish M.J. (Ed.). (2016). *Encyclopedia of estuaries*. Springer Netherlands.
- Kennish M.J. & Paerl H.W. (2010). Coastal lagoons. critical habitats of environmental change. En: Kennish, M.J., & Paerl H.W. (Eds.) *Coastal Lagoons. Critical Habitats of Environmental Change*. CRC Press, Boca Ratón, FL, EE. UU., 1–15.
- Kennish M.J. & de Jonge V.N. (2011). Chemical introductions to the systems: diffuse and nonpoint source pollution from chemicals (Nutrients: Eutrophication). En: Kennish, M.J.,

- & Elliott, M. (Eds.), *Treatise on Estuarine and Coastal Science. Human-Induced Problems (Uses and Abuses)*, vol.8. Elsevier, Oxford, 113–148.
- Khalturin K., Shinzato C., Khalturina M., Hamada M., Fujie M., Koyanagi R., Kanda M., Goto H., Anton-Erxleben F., Toyokawa M., Toshino S. & Satoh N. (2019). Medusozoan genomes inform the evolution of the jellyfish body plan. *Nature Ecology and Evolution*, 3 (5), 811–822. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0853-y>
- Khong N.M.H., Yusoff F.M., Jamilah B., Basri M., Maznah I., Chan K.W. & Nishikawa J. (2016). Nutritional composition and total collagen content of three commercially important edible jellyfish. *Food Chemistry*, 196, 953–960. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2015.09.094>
- Kienberger K. & Prieto L. (2018). The jellyfish *Rhizostoma luteum* (Quoy & Gaimard, 1827): not such a rare species after all. *Marine Biodiversity*, 48 (3), 1455–1462. <https://doi.org/10.1007/s12526-017-0637-z>
- Kienberger K., Riera-Buch M., Schönemann A.M., Bartsch V., Halbauer R. & Prieto L. (2018). First description of the life cycle of the jellyfish *Rhizostoma luteum* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *PLoS ONE*, 13 (8), 1–24. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202093>
- Kikinger R. (1992). *Cotylorhiza tuberculata* (Cnidaria: Scyphozoa) - Life History of a Stationary Population. *Marine Ecology*, 13 (4), 333–362. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1992.tb00359.x>
- Killi N. (2020). Meroplankton Composition of a low productive Lagoon System (Köyceğiz-Dalyan): temporally but not spatially variations. *Hacettepe Journal of Biology and Chemistry*, 48 (4), 367-372. <https://doi.org/10.15671/hjbc.753642>
- Killi N., Tarkan A.S., Kozic S., Copp G.H., Davison P.I. & Vilizzi L. (2020). Risk screening of the potential invasiveness of non-native jellyfishes in the Mediterranean Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 150, 110728. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.110728>
- Kim D.H., Seo J.N., Yoon W.D. & Suh Y.S. (2012). Estimating the economic damage caused by jellyfish to fisheries in Korea. *Fisheries Science*, 78, 1147-1152. <https://doi.org/10.1007/s12562-012-0533-1>
- Kimura M. (1980). A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 16, 111-120. <https://doi.org/10.1007/BF01731581>
- Kishinouye K. (1891). *Aurelia japonica*, nov. sp. *Zoological Magazine (Dobutsugaku zasshi)*, 3, 289-291.
- Kitajima S., Hasegawa T., Nishiuchi K., Kiyomoto Y., Taneda T. & Yamada H. (2020). Temporal fluctuations in abundance and size of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* medusae

- in the northern East China Sea, 2006-2017. *Marine Biology*, 167 (6), 75.
<https://doi.org/10.1007/s00227-020-03682-1>
- Kjerfve B. (1994). Coastal lagoons. In *Elsevier oceanography series* (Vol. 60, pp. 1-8). Elsevier.
[https://doi.org/10.1016/S0422-9894\(08\)70006-0](https://doi.org/10.1016/S0422-9894(08)70006-0)
- Kondo Y., Ohtsuka S., Hirabayashi T., Okada S., Ogawa N.O., Ohkouchi N., Shimazo T. & Nishikawa J. (2016). Seasonal changes in infection with trematode species utilizing jellyfish as hosts: evidence of transmission to definitive host fish via medusivory. *Parasite*, 23, 16. <https://doi.org/10.1051/parasite/2016016>
- Kousteni V., Anastasiadis A., Bariche M., Battaglia P., Bonifazi A., Četković I., Chimienti G., Colombo M., Constantinou C., Corsini-Foka M., Dalyan C., Dogrammatzi A., Domenichetti F., El Zrelli R., Fernández-Alías A., Kampouris T.E., Kesici N.B., C. Küpper F., Lipej L., Mancini E., Manunza B., Marcos C., Mavrič B., Mavruk S., Mutlu E., Özvarol Y., Papadimitriou E., Pešić A., Pérez-Ruzafa A., Pey A., Poursanidis D., Rizgalla J., Samaha Z., Stipa M.G., Trkov D., Türeli C., Ventura P., Yacoubi L., Zacchetti L. & Zava B. (2022). New records of rare species in the Mediterranean Sea (May 2022). *Mediterranean Marine Science*, 23 (3), 417–446. <https://doi.org/10.12681/mms.28372>
- Kramp P.L. (1959). Medusae, mainly from the west coast of Africa. *Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 3, 1-33.
- Kremer P., Costello J., Kremer J. & Canino M. (1990). Significance of photosynthetic endosymbionts to the carbon budget of the Scyphomedusa *Linuche unguiculata*. *Limnology and Oceanography*, 35 (3), 609–624.
<https://doi.org/10.4319/lo.1990.35.3.0609>
- Kumar S., Stecher G. & Tamura K. (2016). MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution*, 33, 1870-1874.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
- Kuplik Z., Kerem D. & Angel D.L. (2015). Regulation of *Cyanea capillata* populations by predation on their planulae, *Journal of Plankton Research*, 37 (5), 1068–1073.
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbv064>
- Lamarck J.B.M. de. (1816). *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. Tome second. Paris, Francia. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.12712>
- Lamb P.D., Hunter E., Pinnegar J.K., Doyle T.K., Creer S. & Taylor M.I. (2019). Inclusion of jellyfish in 30+ years of Ecopath with Ecosim models. *ICES Journal of Marine Science*, 76 (7), 1941-1950. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz165>
- Larink O. & Westheide W. (2006). Coastal Plankton Photo Guide for European Seas. Pfeil F. (Ed.). Munich, Alemania.

- Larson K.J. (1992). Riding Langmuir circulations and swimming in circles: a novel form of clustering behavior by the Scyphomedusa *Linuche unguiculata*. *Marine Biology*, 112, 229–235. <https://doi.org/10.1007/BF00702466>
- Larson R.J. (1987). First report of the little-known scyphomedusa *Drymonema dalmatinum* in the Caribbean Sea, with notes on its biology. *Bulletin of Marine Science*, 40 (3), 437–441.
- Larson R.J. & Arneson A.C. (1990). Two medusae new to the coast of California: *Carybdea marsupialis* (Linnaeus, 1758), a cubomedusa and *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld, 1884, a rhizostome scyphomedusa. *Bulletin, Southern California Academy of Sciences*, 89 (3), 130-136.
- Latja R. & Salonen K. (1978). Carbon analysis for the determination of individual biomasses of planktonic animals. *SIL Proceedings*, 1922-2010, 20 (4), 2556-2560. <https://doi.org/10.1080/03680770.1977.11896915>
- Lawley J.W., Gamero-Mora E., Maronna M.M., Chiaverano L.M., Stampar S.N., Hopcroft R.R., Collins A.G. & Morandini A.C. (2021). The importance of molecular characters when morphological variability hinders diagnosability: systematics of the moon jellyfish genus *Aurelia* (Cnidaria: Scyphozoa). *PeerJ*, 9, e11954. <https://doi.org/10.7717/peerj.11954>
- Lee S.H., Hwang J.S., Kim K.Y. & Molinero J.C. (2021). Contrasting effects of regional and local climate on the interannual variability and phenology of the Scyphozoan, *Aurelia coerulea* and *Nemopilema nomurai* in the Korean peninsula. *Diversity*, 13 (5), 214. <https://doi.org/10.3390/d13050214>
- León V.M. & Bellido J.M. (2016). Mar Menor: Una laguna singular y sensible. Evaluación científica de su estado. Madrid. *Instituto Español de Oceanografía, Ministerio de Economía y Competitividad*. 414p.
- Leone A., Lecci R.M., Milisenda G. & Piraino S. (2019). Mediterranean jellyfish as novel food: Effects of thermal processing on antioxidant, phenolic, and protein contents. *European Food Research and Technology*, 245, 1611-1627. <https://doi.org/10.1007/s00217-019-03248-6>
- Leoni V., Bonnet D., Ramírez-Romero E. & Molinero J.C. (2021a). Biogeography and phenology of the jellyfish *Rhizostoma pulmo* (Cnidaria: Scyphozoa) in southern European seas. *Global Ecology and Biogeography*, 30 (3), 622-639. <https://doi.org/10.1111/geb.13241>
- Leoni V., Molinero J.C., Meffre M. & Bonnet D. (2021b). Variability of growth rates and thermohaline niches of *Rhizostoma pulmo*'s pelagic stages (Cnidaria: Scyphozoa). *Marine Biology*, 168 (7), 1-19. <https://doi.org/10.1007/s00227-021-03914-y>

- Leoni V., Molinero J.C., Crochemore S. Meffre M. & Bonnet D. (2022). Ontogenetic dietary shifts of the medusa *Rhizostoma pulmo* (Cnidaria: Scyphozoa). *Hydrobiologia*, 849 (13), 2933-2948. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-04903-y>
- Lesson R.P. (1830). Voyage autour du monde : exécuté par ordre du roi, sur la corvette de Sa Majesté, la Coquille, pendant les années 1822, 1823, 1824, et 1825 ; Duperrey M.L.I. *Zoologie* 2. Paris, Francia. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.57936>
- Likens, G.E. (1972). Eutrophication and aquatic ecosystems. *Limnology and Oceanography*, 1 (Special Symposia) 3.
- Lilley M.K.S., Houghton J.D.R. & Hays G.C. (2009). Distribution, extent of inter-annual variability and diet of the bloom-forming jellyfish *Rhizostoma* in European waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89 (1), 39–48. <https://doi.org/10.1017/S0025315408002439>
- Lilley M.K.S., Elineau A., Ferraris M., Thiery A., Stemmann L., Gorsky G. & Lombard F. (2014a). Individual shrinking to enhance population survival: quantifying the reproductive and metabolic expenditures of a starving jellyfish, *Pelagia noctiluca*. *J. Plankton Research*, 36, 1585e1597. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbu079>
- Lilley M.K.S., Ferraris M., Elineau A., Berline L., Cuveilliers P., Gilletta L., Thiéry A., Gorsky G. & Lombard F. (2014b). Culture and growth of the jellyfish *Pelagia noctiluca* in the laboratory. *Marine Ecology Progress Series*, 510, 265-273. <https://doi.org/10.3354/meps10854>
- Lillo M.J. (1891). Geomorfología del Mar Menor. *Papeles del Departamento de Geografía*, 8, 9-48.
- Linnaeus C. (1758). Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. *Editio decima, reformata [10th revised edition], vol. 1, 824 pp. Laurentius Salvius: Holmiae*. Estocolmo, Suecia.
- Lonsdale D.J., Cerrato R.M., Holland R., Mass A., Holt L., Schaffner R.A., Pan J. & Caron D.A. (2009). Influence of suspension-feeding bivalves on the pelagic food webs of shallow, coastal embayments. *Aquatic Biology*, 6, 263-279. <https://doi.org/10.3354/ab00130>
- López-Martínez J., Arzola-Sotelo E.A., Nevárez-Martínez M.O., Álvarez-Tello F.J. & Morales-Bojórquez E. (2020). Modeling growth on the cannonball jellyfish *Stomolophus meleagris* based on a multi-model inference approach. *Hydrobiologia*, 847, 1399–1422. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04182-5>

- Lotan A., Ben-Hillel R. & Loya Y. (1992). Life cycle of *Rhopilema nomadica*: a new immigrant scyphomedusan in the Mediterranean. *Marine Biology*, 112, 237-242. <https://doi.org/10.1007/BF00702467>
- Loveridge A., Lucas C.H. & Pitt K.A. (2021). Shorter, warmer winters may inhibit production of ephyrae in a population of the moon jellyfish *Aurelia aurita*. *Hydrobiologia*, 848 (3), 739-749. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04483-9>
- Lucas C.H. (1996). Population dynamics of *Aurelia aurita* (Scyphozoa) from an isolated brackish lake, with particular reference to sexual reproduction. *Journal of Plankton Research*, 18 (6), 987–1007. <https://doi.org/10.1093/plankt/18.6.987>
- Lucas C.H. (2001). Reproduction and life history strategies of the common jellyfish, *Aurelia aurita*, in relation to its ambient environment. *Hydrobiologia*, (451), 229–246. <https://doi.org/10.1023/A:1011836326717>
- Lucas C.H., Graham W.M. & Widmer C. (2012). Jellyfish Life Histories: Role of Polyps in Forming and Maintaining Scyphomedusa Populations. *Advances in Marine Biology*, 63, 133-196. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394282-1.00003-X>
- Lynam C.P., Gibbons M.J., Axelsen B.E., Sparks C.A.J., Coetzee J., Heywood B.G. & Brierley A.S. (2006). Jellyfish overtake fish in a heavily fished ecosystem. *Current Biology*, 16 (13), 492–493. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0429-7>
- Lynam C.P., Lilley M.K.S., Bastian T., Doyle T.K., Beggs S.E. & Hays G.C. (2011). Have jellyfish in the Irish Sea benefited from climate change and overfishing? *Global Change Biology*, 17 (2), 767–782. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02352.x>
- Madkour F., Elnagar N. & Killi N. (2021). Re-occurrence of the invasive jellyfish *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld, 1884 in the coast of Egypt and spreading pattern in the Mediterranean. *Biharean Biologist*, 15, 1-4.
- Malej A. & Vukovic A. (1986). Some data on the metabolism of *Pelagia noctiluca* in the Gulf of Trieste. *Nova Thalassia*, 8, 107–111.
- Malej A., Kogovšek T., Ramšak A. & Catenacci L. (2012). Blooms and population dynamics of moon jellyfish in the northern Adriatic. *Cahiers de Biologie Marine*, 53 (3), 337–342.
- Mamish S. & Durgham H. (2016). First record of the new alien sea jelly species *Marivagia stellata* Galil and Gershwin, 2010 off the Syrian coast. *Marine Biodiversity Records*, 9, 23. <https://doi.org/10.1186/s41200-016-0029-2>
- Mammone M., Bosch-Belmar M., Milisenda G., Castriota L., Sinopoli M., Allegra A., Falautano M., Maggio T., Rossi S. & Piraino S. (2023). Reproductive cycle and gonadal output of the Lessepsian jellyfish *Cassiopea andromeda* in NW Sicily (Central Mediterranean Sea). *Plos one*, 18 (2), e0281787. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0281787>

- Marambio M., Franco I., Purcell J.E., Canepa A., Guerrero E. & Fuentes V. (2013). Aggregations of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in a hypersaline environment, the Mar Menor lagoon (NW Mediterranean). *Aquatic Invasions*, 8 (2), 243-248. <https://doi.org/10.3391/ai.2013.8.2.11>
- Marambio M., Canepa A., López L., Gauci A.A., Gueroun S.K., Zampardi S., Boero F., Yahia O.K.-D., Yahia M.N.D., Fuentes V., Piraino S. & Deidun A. (2021). Unfolding jellyfish bloom dynamics along the Mediterranean basin by transnational citizen science initiatives. *Diversity*, 13 (6), 274. <https://doi.org/10.3390/d13060274>
- Marcos C., Gamito S., Umgieser G. & Perez-Ruzafa A. (2019). Vindicating the biological and socioeconomic importance of coastal lagoons and transitional Waters. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 216, 1-3. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.12.009>
- Marques A.C., Haddad V., Rodrigo L., Marques-Da-Silva E. & Morandini A.C. (2014). Jellyfish (*Chrysaora lactea*, Cnidaria, Semaestomeae) aggregations in southern Brazil and consequences of stings in humans. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 42 (5), 1194–1199. <https://doi.org/10.3856/vol42-issue5-fulltext-23>
- Marques R., Cantou M., Soriano S., Molinero J. C. & Bonnet D. (2015). Mapping distribution and habitats of *Aurelia* sp. polyps in Thau lagoon, north-western Mediterranean Sea (France). *Marine biology*, 162, 1441-1449. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2680-2>
- Marques R., Darnaude A.M., Schiariti A., Tremblay Y., Molinero J.C., Soriano S., Elise H., Sébastien C. & Bonnet D. (2019). Dynamics and asexual reproduction of the jellyfish *Aurelia coerulea* benthic life stage in the Thau lagoon (northwestern Mediterranean). *Marine Biology*, 166 (6), 1-14. <https://doi.org/10.1007/s00227-019-3522-4>
- Marques R., Bonnet D., Carre C., Roques C. & Darnaude A.M. (2020). Trophic ecology of a blooming jellyfish (*Aurelia coerulea*) in a Mediterranean coastal lagoon. *Limnology and Oceanography*, 66 (1), 141-157. <https://doi.org/10.1002/lno.11593>
- Martin J.W., Gershwin L.A., Burnett J.W., Cargo D.G. & Bloom D.A. (1997). *Chrysaora achlyos*, a remarkable new species of scyphozoan from the Eastern Pacific. *Biological Bulletin*, 193, 8–13. <https://doi.org/10.2307/1542731>
- Martin L.E., Dawson M.N., Bell L.J. & Colin P.L. (2006). Marine lake ecosystem dynamics illustrate ENSO variation in the tropical western Pacific. *Biology Letters*, 2, 144–147. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0382>
- Martinez M. & Molina Molina A.L. (2021). El sector meridional del campo murciano en la Edad Media. En Universidad de Murcia & Ayuntamiento de San Javier (Eds.). *Historia de San Javier: pasado y presente de una sociedad del Mediterráneo occidental*. Murcia, España.

- Masilamoni J., Jesudoss K., Nandakumar K., Satpathy K., Nair K. & Azariah J. (2000). Jellyfish ingress: a threat to the smooth operation of coastal power plants. *Current Science*, 79 (5), 567–569.
- Matsumoto G.I., Raskoff K.A. & Lindsay D.J. (2003). *Tiburonia granrojo* n.sp., a mesopelagic scyphomedusa from the Pacific Ocean representing the type of a new subfamily (class Scyphozoa: Order Semaestomeae: Family Ulmaridae: Subfamily Tiburoniinae subfam. nov.). *Marine Biology*, 143, 73–77. <https://doi.org/10.1007/s00227-003-1047-2>
- Mayer A.G. (1910). *Medusae of the world. Vol III, The Scyphomedusae*. Carnegie Institution of Washington, Washington, Estados Unidos. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.5996>
- McInnes J. C., Alderman R., Lea M.A., Raymond B., Deagle B.E., Phillips R.A., Stanworth A., Thompson D.R., Catry P., Weimerskirch H., Suazo C.G., Gras M., & Jarman S. N. (2017). High occurrence of jellyfish predation by black-browed and Campbell albatross identified by DNA metabarcoding. *Molecular Ecology*, 26 (18), 4831-4845. <https://doi.org/10.1111/mec.14245>
- Mercado J.M., Cortés D., Gómez-Jakobsen F., García-Gómez C., Ouaiassa S., Yebra L., Ferrera I., Valcárcel-Pérez N., López M., García-Muñoz R., Ramos A., Bernardeau J., Belando M.D., Fraile-Nuez E. & Ruíz J.M. (2021). Role of small-sized phytoplankton in triggering an ecosystem disruptive algal bloom in a Mediterranean hypersaline coastal lagoon. *Marine Pollution Bulletin*, 164, 111989. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.111989>
- Mildenberger T.K., Taylor M.H. & Wolff M. (2017). TropFishR: an R package for fisheries analysis with length-frequency data. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 1520–1527. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12791>
- Milisenda G., Rosa S., Fuentes V.L., Boero F., Guglielmo L., Purcell J.E. & Piraino S. (2014). Jellyfish as prey: frequency of predation and selective foraging of *Boops boops* (Vertebrata, Actinopterygii) on the mauve stinger *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa). *PLoS one*, 9 (4), e94600. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094600>
- Milisenda G., Martínez-Quintana A., Fuentes V.L., Bosch-Belmar M., Aglieri G., Boero R.R. & Piraino S. (2018). Reproductive and bloom patterns of *Pelagia noctiluca* in the Strait of Messina, Italy. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 201 (SI), 29-39. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.01.002>
- Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. (2011). Campaña Medusas. Experiencias y resultados obtenidos. Gobierno de España. Disponible en: https://www.miteco.gob.es/es/costas/campanas/campana-medusas/Medusas_expe_resultados_tcm30-157158.pdf (Accedido 24 de abril de 2023)

- Miranda F.S., Chambel J., Almeida C., Pires D., Duarte I., Esteves L. & Maranhão P. (2016). Effect of different diets on growth and survival of the white-spotted jellyfish, *Phyllorhiza punctata*. *Front. Mar. Sci. Conference Abstract: IMMR | International Meeting on Marine Research 2016*. <https://doi.org/10.3389/conf.FMARS.2016.04.00042>
- Mitchell E.G., Wallace M.I., Smith V.A., Wiesenthal A.A. & Brierley A.S. (2021). Bayesian Network Analysis reveals resilience of the jellyfish *Aurelia aurita* to an Irish Sea regime shift. *Scientific Reports*, 11 (1), 1-14. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82825-w>
- MITECO. (2019). Análisis de soluciones para el vertido cero al Mar Menor proveniente del Campo de Cartagena. Gobierno de España. Disponible en: <https://www.miteco.gob.es/es/agua/temas/concesiones-y-autorizaciones/mar-menor-campo-de-cartagena-vertido-cero.html>
- Miyake H., Iwao K. & Kakinuma Y. (1997). Life History and Environment of *Aurelia aurita*. *South Pacific Study*, 17 (2), 273–287.
- Miyake H., Terazaki M. & Kakinuma Y. (2002). On the polyps of the common jellyfish *Aurelia aurita* in Kagoshima Bay. *Journal of Oceanography*, 58, 451-459. <https://doi.org/10.1023/A:1021628314041>
- Miyake H., Lindsay D.J., Kitamura M. & Nishida S. (2005). Occurrence of the Scyphomedusa *Parumbrosa polylobata* Kishinouye, 1910 in Suruga Bay, Japan. *Plankton Biology and Ecology*, 52 (1), 58–66.
- Miyake H., Honda S., Nishikawa J. & Yusoff F.M. (2021). Life Cycle of Edible Jellyfish *Acromitus hardenbergi* Stiasny, 1934 (Scyphozoa: Rhizostomeae) Inhabiting a Brackish-Water Environment. *Animals*, 11 (7), 2138. <https://doi.org/10.3390/ani11072138>
- Mizrahi G.A. (2014). Phylogenetic analysis of gelatinous marine fauna in the Eastern Mediterranean Basin—an ecosystem under anthropogenic stress. PhD thesis, University of Haifa, Israel
- Mizrahi G.A., Shemesh E., Mizrahi A. & Tchernov D. (2021). Comparative genetics of scyphozoan species reveals the geological history and contemporary processes of the Mediterranean Sea. *Ecology and Evolution*, 11 (15), 10303-10319. <https://doi.org/10.1002/ece3.7834>
- Moher D., Liberati A., Tetzlaff J., Altman D.G. & The PRISMA Group. (2009). Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses: The PRISMA statement. *PLoS Medicine*, 6 (7), e1000097 <https://doi.org/10.1371/journal.pmed.1000097>
- Möller H. (1980). Population Dynamics of *Aurelia aurita* Medusae in Kiel Bight, Germany (FRG). *Marine Biology*, 60, 123–128. <https://doi.org/10.1007/BF00389155>

- Montenat C. (1977). Les bassins néogènes du Levant d'Alicante et de Murcia (Cordillères bétiques orientales - Espagne). Stratigraphie, paléogéographie et évolution dynamique. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 69.
- Morand P., Carré C. & Biggs D.C. (1987). Feeding and metabolism of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Scyphomedusae, Semaestomae). *Journal of Plankton Research*, 9, 651-665. <https://doi.org/10.1093/plankt/9.4.651>
- Moreau J. (1987). Mathematical and biological expression of growth in fishes: recent trends and further developments. En: Summerfelt R.C. & Hall G.E. (Eds.), *The age and growth of fish*. Iowa State University Press, Ames, Iowa, EE. UU., 81-113.
- Motta G., Caffara M., Fioravanti M.L., Bottaro M., Avian M., Terlizzi A. & Tedesco P. (2023). Parasitic infection in the scyphozoan *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778). *Scientific Reports*, 13 (1), 5549. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-31693-7>
- Moura C.J., Magalhães B.I. & Gonçalves J.M. (2023). DNA Barcoding of Moon Jellyfish (Cnidaria, Scyphozoa, Ulmaridae, Aurelia): Two Cryptic Species from the Azores (NE Atlantic, Macaronesia), and Evaluation of the Non-Indigenous Species (NIS). *Diversity*, 15 (3), 323. <https://doi.org/10.3390/d15030323>
- Muffett K.M., Aulgur J. & Miglietta M.P. (2022). Impacts of light and food availability on early development of *Cassiopea* medusae. *Frontiers in Marine Science*, 8, 783876. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.783876>
- Mullon C., Fréon P. & Cury P. (2005). The dynamics of collapse in world fisheries. *Fish and fisheries*, 6 (2), 111-120. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2005.00181.x>
- Murcia Muñoz A.J. (2021). El mundo antiguo. En Universidad de Murcia & Ayuntamiento de San Javier (Eds.). *Historia de San Javier: pasado y presente de una sociedad del Mediterráneo occidental*. Murcia, España.
- Nagata R.M. & Morandini A.C. (2018). Diet, prey selection, and individual feeding rates of the jellyfish *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa, Rhizostomeae). *Marine biology*, 165 (12), 187. <https://doi.org/10.1007/s00227-018-3445-5>
- Nagata R.M., Haddad M.A. & Nogueira M. (2009). The nuisance of medusae (Cnidaria, Medusozoa) to shrimp trawls in central part of southern Brazilian Bight, from the perspective of artisanal fishermen. *Pan-American Journal of Aquatic Science*, 4 (3), 312–325.
- Nature Geoscience Editorial (2014) Eighty years of Redfield. *Nature Geoscience*, (7), 849. <https://doi.org/10.1038/ngeo2319>

- Newton A., Icelly J.D., Falcao M., Nobre A., Nunes J.P., Ferreira J.G. & Vale C. (2003). Evaluation of eutrophication in the Ria Formosa coastal lagoon, Portugal. *Continental Shelf Research*, 23, 1945-1961. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2003.06.008>
- Newton A., Icelly J., Cristina S., Brito A., Cardoso A.C., Colijn F., Riva S.D., Gertz F., Hansen J.W., Holmer M., Ivanova K., Leppäkoksi E., Canu D.M., Mocenni C., Mudge S., Murray N., Pejrup M., Razinkovas A., Reizopoulou S., Pérez-Ruzafa A., Schernewski G., Schubert H., Carr L., Solidoro C., Viaroli P. & Zaldívar J. M. (2014). An overview of ecological status, vulnerability and future perspectives of European large shallow, semi-enclosed coastal systems, lagoons and transitional waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 140, 95-122. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.05.023>
- Nienhuis P.H. (1992). Eutrophication, water management, and the functioning of Dutch estuaries and coastal lagoons. *Estuaries*, 15 (4), 538-548. <https://doi.org/10.2307/1352396>
- Nishikawa J., Ohtsuka S., Mulyadi M., Mujiono N., Lindsay D.J., Miyamoto H. & Nishida S. (2015). A new species of the commercially harvested jellyfish *Crambionella* (Scyphozoa) from central Java, Indonesia with remarks on the fisheries. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 95 (3), 471-481. <https://doi.org/10.1017/S002531541400157X>
- Nixon S.W. (1982). Nutrient dynamics, primary production and fisheries yields of lagoons. *Oceanologica Acta*, 5, 357-371.
- Nixon S.W. (1995). Coastal marine eutrophication: a definition, social causes and future concerns. *Ophelia*, 41, 199-219. <https://doi.org/10.1080/00785236.1995.10422044>
- Nixon S.W. (2009). Eutrophication and the macroscope. In *Eutrophication in Coastal Ecosystems* (pp. 5-19). Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3385-7_2
- Nunes P.A., Loureiro M.L., Piñol L., Sastre S., Voltaire L. & Canepa A. (2015). Analyzing beach recreationists' preferences for the reduction of jellyfish blooms: Economic results from a stated-choice experiment in Catalonia, Spain. *PloS one*, 10 (6), e0126681. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126681>
- Oksanen J., Kindt R., Legendre P., O'Hara B., Stevens M.H.H., Oksanen M.J. & Suggests M.A.S.S. (2007). The vegan package. *Community ecology package*, 10, 631-637.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P.R., O'hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E. & Wagner H. (2020). Package 'vegan'. R package version 2.5-6. 2019.

- Olgúin-Jacobson C., Pitt K.A., Carroll A.R. & Melvin S.D. (2020). Polyps of the Jellyfish *Aurelia aurita* are unaffected by chronic exposure to a combination of pesticides. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 39 (9), 1685-1692. <https://doi.org/10.1002/etc.4750>
- Omori M. & Nakano E. (2001). Jellyfish fisheries in southeast Asia. *Hydrobiologia*, 451, 19–26. <https://doi.org/10.1023/A:1011879821323>
- Omori M., Ishii H. & Fujinaga A. (1995). Life history strategy of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphomedusae) and its impact on the zooplankton community of Tokyo Bay. *ICES Journal of Marine Science*, 52, 597–603. [https://doi.org/10.1016/1054-3139\(95\)80074-3](https://doi.org/10.1016/1054-3139(95)80074-3)
- Osborn D.A., Silver M.W., Castro C.G., Bros S.M. & Chavez F.P. (2007). The habitat of mesopelagic scyphomedusae in Monterey Bay, California. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 54 (8), 1241–1255. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2007.04.015>
- Ouaissa S., Gómez-Jakobsen F., Yebra L., Ferrera I., Moreno-Ostos E., Belando M. D., Ruiz J.M. & Mercado J.M. (2023). Phytoplankton dynamics in the Mar Menor, a Mediterranean coastal lagoon strongly impacted by eutrophication. *Marine Pollution Bulletin*, 192, 115074. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2023.115074>
- Palomares M.L.D. & Pauly D. (2008). The growth of jellyfishes. En: Pitt K.A. & Purcell J.E. (Eds.), *Jellyfish Blooms: Causes, Consequences, and Recent Advances*. Developments in Hydrobiology, vol 206. Springer, Dordrecht, 11-21. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9582-y>
- Pagès F. (2000). Biological associations between barnacles and jellyfish with emphasis on the ectoparasitism of *Alepas pacifica* (Lepadomorpha) on *Diplulmaris malayensis* (Scyphozoa). *Journal of Natural History*, 34 (11), 2045–2056. <https://doi.org/10.1080/002229300750022349>
- Pagès F. (2001). Past and present anthropogenic factors promoting the invasion, colonization and dominance by jellyfish of a Spanish coastal lagoon. *CIESM Workshop Ser.*, 14, 69–71
- Papantoniou G., Cladas Y., Ketsilis-Rinis V., Vaitzi Z. & Fragopoulou N. (2020). Effects of HABs and a dystrophic event on zooplankton community structure in a Mediterranean lagoon (W Greece). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 245, 106985. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106985>
- Pascual M., Fuentes V., Canepa A., Atienza D., Gili J.M. & Purcell, J. E. (2015). Temperature effects on asexual reproduction of the scyphozoan *Aurelia aurita* sl: differences between exotic (Baltic and Red seas) and native (Mediterranean Sea) populations. *Marine ecology*, 36 (4), 994-1002. <https://doi.org/10.1111/maec.12196>

- Pastor-Prieto M., Bahamon N., Sabatés A., Canepa A., Gili J.M., Carreton M. & Company J.B. (2021). Spatial heterogeneity of *Pelagia noctiluca* ephyrae linked to water masses in the Western Mediterranean. *Plos one*, 16 (4), e0249756. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0249756>
- Parsons T.R., Maita L. & Lalli C.M. (1984). *A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis*. Pergamon Press, New York.
- Parsons T.R. & Lalli C.M. (2002). Jellyfish population explosions: revisiting a hypothesis of possible causes. *La mer*, 40 (3), 111-121.
- Pauly D. (2015). Seasonal growth. En: Froese R. & Pauly D. (Eds), *FishBase. World Wide Web electronic publication*. www.fishbase.org, version (10/2015).
- Pauly D., Christensen V., Dalsgaard J., Froese R. & Torres Jr F. (1998). Fishing down marine food webs. *Science*, 279 (5352), 860-863. <https://doi.org/10.1126/science.279.5352.860>
- Pauly D., Graham W., Libralato S., Morissette L. & Palomares M.L.D. (2008). Jellyfish in ecosystems, online databases, and ecosystem models. *Hydrobiologia*, 616 (1), 67–85. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9583-x>
- Pérez-Ruzafa A. (1989). *Estudio ecológico y bionómico de los poblamientos bentónicos del Mar Menor (Murcia, SE de España)*. PhD Thesis, Universidad de Murcia.
- Pérez-Ruzafa A. (Coord.) (1996). *Estudio del ciclo de vida y la dinámica de la población de la medusa Cotylorhiza tuberculata en el Mar Menor*. Final report of the “Ecología y Ordenación de Ecosistemas Marinos Costeros” Research Group. Department of Ecology and Hydrology, University of Murcia, Spain.
- Pérez-Ruzafa A. (Coord.) (1997). *Estudio de la dinámica de las poblaciones de medusas en el Mar Menor, problemática asociada y búsqueda de soluciones*. Final report of the “Ecología y Ordenación de Ecosistemas Marinos Costeros” Research Group. Department of Ecology and Hydrology, University of Murcia, Spain.
- Pérez-Ruzafa A. (2015). El papel de la conectividad restringida en la construcción de los ecosistemas marinos semiaislados: el ejemplo de las lagunas costeras y los archipiélagos. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*, 27, 411-456.
- Pérez-Ruzafa A. (Coord.) (2023). Seguimiento y análisis predictivo de la evolución del estado ecológico del ecosistema lagunar del mar menor y prevención de impactos. Final report of the “Ecología y Ordenación de Ecosistemas Marinos Costeros” Research Group. Department of Ecology and Hydrology, University of Murcia, Spain.
- Pérez-Ruzafa A. & Marcos C. (1992). Colonization rates and dispersal as essential parameters in the confinement theory to explain the structure and horizontal zonation of lagoon benthic assemblages. *Rapp. Comm. int. Mer Médit*, 33, 100.

- Pérez-Ruzafa A. & Marcos C. (1993). La teoría del confinamiento como modelo para explicar la estructura y zonación horizontal de las comunidades bentónicas en las lagunas costeras. *Publicaciones Especiales del Instituto Español de Oceanografía*, 11, 347-358.
- Pérez-Ruzafa A. & Marcos C. (2016). El Mar Menor como motor del cambio de paradigmas en el estudio de las lagunas costeras. En: León V. M. & Bellido J.M. (Eds). *Mar Menor: Una laguna singular y sensible. Evaluación científica de su estado*, 31-58. Madrid. Instituto Español de Oceanografía, Ministerio de Economía y Competitividad.
- Pérez-Ruzafa A., Marcos C., Pérez-Ruzafa I.M. & Ros J. (1987). Evolución de las características ambientales y de los poblamientos del Mar Menor (Murcia, SE de España). *Anales de Biología*, 12, 53-65.
- Pérez-Ruzafa A., Ros J.D., Marcos C., Ballester R. & Pérez-Ruzafa I.M. (1989). Distribution and biomass of the macrophyte beds in a hypersaline coastal lagoon (the Mar Menor, SE Spain), and its recent evolution following major environmental changes. In *The Second International Workshop on Posidonia Beds, 1989* (pp. 49-62). GIS Posidonie.
- Pérez-Ruzafa A., Marcos C. & Ros J.D. (1991). Environmental and biological changes related to recent human activities in the Mar Menor (SE of Spain). *Marine Pollution Bulletin*, 23, 747-751. [https://doi.org/10.1016/0025-326X\(91\)90774-M](https://doi.org/10.1016/0025-326X(91)90774-M)
- Pérez-Ruzafa A., Gilabert J., Gutiérrez J.M., Fernández A.I., Marcos C. & Sabah S. (2002). Evidence of a planktonic food web response to changes in nutrient input dynamics in the Mar Menor coastal lagoon, Spain. *Hydrobiologia*, 475/476, 359-369. <https://doi.org/10.1023/A:1020343510060>
- Pérez-Ruzafa A., Quispe-Becerra J.I., García-Charton J.A. & Marcos C. (2004). Composition, structure and distribution of the ichthyoplankton in a Mediterranean coastal lagoon. *Journal of Fish Biology*, 64, 202-218. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2004.00301.x>
- Pérez-Ruzafa A., Marcos C. & Gilabert J. (2005a). The ecology of the Mar Menor coastal lagoon: a fast changing ecosystem under human pressure. En: Gönenç I.E. & Wolflin J.P. (Eds.), *Coastal Lagoons: Ecosystem Processes and Modeling for Sustainable Use and Development*. Boca Ratón, FL, EE. UU., CRC Press, 392-422.
- Pérez-Ruzafa A., Fernández A.I., Marcos C., Gilabert J., Quispe J.I. & García-Charton J.A., (2005b). Spatial and temporal variations of hydrological conditions, nutrients and chlorophyll a in a Mediterranean coastal lagoon (Mar Menor, Spain). *Hydrobiologia*, 550, 11-27. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-4356-2>
- Pérez-Ruzafa A., Garcia-Charton, J. A., Barcala, E., & Marcos, C. (2006). Changes in benthic fish assemblages as a consequence of coastal works in a coastal lagoon: the Mar Menor

- (Spain, Western Mediterranean). *Marine Pollution Bulletin*, 53 (1-4), 107-120. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2005.09.014>
- Pérez-Ruzafa A., Marcos C., Pérez-Ruzafa I.M., Barcala E., Hegazi M.I. & Quispe J. (2007). Detecting changes resulting from human pressure in a naturally quick-changing and heterogeneous environment: Spatial and temporal scales of variability in coastal lagoons. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 75, 1-2, 175-188. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.04.030>
- Pérez-Ruzafa A., Marcos C., Pérez-Ruzafa I.M. & Pérez-Marcos M., (2011). Coastal lagoons: “transitional ecosystems” between transitional and coastal waters. *Journal for Coastal Conservation*, 15 (3), 369-392. <https://doi.org/10.1007/s11852-010-0095-2>
- Pérez-Ruzafa A., Marcos C., Bernal C.M., Quintino V., Freitas R., Rodrigues A.M., García-Sánchez M. & Pérez-Ruzafa I.M. (2012). *Cymodocea nodosa* vs. *Caulerpa prolifera*: Causes and consequences of a long term history of interaction in macrophyte meadows in the Mar Menor coastal lagoon (Spain, southwestern Mediterranean). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 110, 101-115. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.04.004>
- Pérez-Ruzafa A., Quispe J.I. & Marcos C. (2013). Long term dynamics of ichthyoplankton-jellyfish relationships in a coastal lagoon: who control the system? In *VI EUROLAG & VII LAGUNET Conference*.
- Pérez-Ruzafa A., Campillo S., Fernández-Palacios J.M., Garcia-Lacunza A., Garcia-Oliva M., Ibañez H., Navarro-Martínez P.C., Pérez-Marcos M., Pérez-Ruzafa I.M., Quispe-Becerra J.I., Sala-Mirete A., Sánchez O. & Marcos C. (2019a). Long-term dynamic in nutrients, chlorophyll a, and water quality parameters in a coastal lagoon during a process of eutrophication for decades, a sudden break and a relatively rapid recovery. *Frontiers in Marine Science*, 6, 26. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00026>
- Pérez-Ruzafa A., Pérez-Ruzafa I., Newton A. & Marcos C. (2019b). Coastal lagoons: environmental variability, ecosystem complexity and goods and services uniformity. En: Wolanski E., Day J., Elliott M. & Ramesh R. (Eds.), *Coasts and Estuaries, The Future*. Elsevier, 253-276. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814003-1.00015-0>
- Pérez-Ruzafa A., Perez-Marcos M. & Marcos C. (2020a). Coastal lagoons in focus: Their environmental and socioeconomic importance. *Journal for Nature Conservation*, 57, 125886. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jnc.2020.125886>
- Pérez-Ruzafa A., Morkune R., Marcos C., Perez-Ruzafa I.M. & Razinkovas-Baziukas A. (2020b). Can an oligotrophic coastal lagoon support high biological productivity? Sources and pathways of primary production. *Marine Environmental Research*, 153, 104824. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.104824>

- Pérez-Ruzafa A., Dezileau L., Martínez-Sánchez M.J., Pérez-Sirvent C., Pérez-Marcos M., von Grafenstein U. & Marcos C. (2023). Long-term sediment records reveal over three thousand years of heavy metal inputs in the Mar Menor coastal lagoon (SE Spain). *Science of the Total Environment*, 166417. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166417>
- Perissinotto R., Taylor R.H., Carrasco N.K. & Fox C. (2013). Observations on the bloom-forming jellyfish *Crambionella stuhlmanni* (Chun, 1896) in the St Lucia Estuary, South Africa. *African Invertebrates*, 54 (1), 161–170. <https://doi.org/10.5733/afin.054.0110>
- Péron F. & Lesueur C.A. (1810). Tableau des caractères génériques et spécifiques de toutes les espèces de méduses connues jusqu'à ce jour. *Annales du Muséum national d'histoire naturelle de Paris*, 14, 325 – 366.
- Perry R.I. & Smith S.J. (1994). Identifying habitat associations of marine fishes using survey data: an application to the Northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51 (3), 589-602. <https://doi.org/10.1139/f94-061>
- Pestorić B., Lučić D., Bojanić N., Vodopivec M., Kogovšek T., Violić I., Paliaga P. & Malej A. (2021). Scyphomedusae and Ctenophora of the Eastern Adriatic: Historical Overview and New Data. *Diversity*, 13 (5), 186. <https://doi.org/10.3390/d13050186>
- Piraino S., Aglieri G., Martell L., Mazzoldi C., Melli V., Milisenda G., Scorrano S. & Boero F. (2014). *Pelagia benovici* sp.nov. (Cnidaria, Scyphozoa): a new jellyfish in the Mediterranean Sea. *Zootaxa*, 3794 (3), 455–468. <https://doi.org/10.2989/1814232X.2011.572336>
- Pitt K.A. & Kingsford M.J. (2000). Geographic separation of stocks of the edible jellyfish *Catostylus mosaicus* (Rhizostomeae) in New South Wales, Australia. *Marine Ecology Progress Series*, 196, 143–155. <http://dx.doi.org/10.3354/meps196143>
- Pitt, K. A., & Kingsford, M. J. (2000b). Reproductive biology of the edible jellyfish *Catostylus mosaicus* (Rhizostomeae). *Marine Biology*, 137, 791-799. <https://doi.org/10.1007/s002270000399>
- Pitt K.A. & Kingsford M.J. (2003). Temporal and spatial variation in recruitment and growth of medusae of the jellyfish, *Catostylus mosaicus* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Marine and Freshwater Research*, 54 (2), 117–125. <https://doi.org/10.1071/MF02110>
- Pitt K.A., Lucas C.H., Condon R.H., Duarte C.M. & Stewart-Koster B. (2018). Claims That Anthropogenic Stressors Facilitate Jellyfish Blooms Have Been Amplified Beyond the Available Evidence: A Systematic Review. *Frontiers in Marine Science*, 5, 1–11. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00451>

- Powell D.G. (1979). Estimation of mortality and growth parameters from the length frequency of a catch [model]. *Rapports et Proces-Verbaux des Reunions (Denmark)*.
- Prieto L., Astorga D., Navarro G. & Ruiz J. (2010). Environmental Control of Phase Transition and Polyp Survival of a Massive-Outbreaker Jellyfish. *PLoS ONE*, 5 (11), e13793. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013793>
- Prieto L., Armani A. & Macías D. (2013). Recent strandings of the giant jellyfish *Rhizostoma luteum* Quoy and Gaimard, 1827 (Cnidaria: Scyphozoa: Rhizostomeae) on the Atlantic and Mediterranean coasts. *Marine Biology*, 160 (12), 3241–3247. <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2293-6>
- Puertes C., Bautista I., Lidón A. & Francés F. (2021). Best management practices scenario analysis to reduce agricultural nitrogen loads and sediment yield to the semiarid Mar Menor coastal lagoon (Spain). *Agricultural Systems*, 188, 103029. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2020.103029>
- Purcell J.E. (2005). Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. *Journal of the Marine Biological Association. U.K.*, 85, 461-476. <http://dx.doi.org/10.1017/S0025315405011409>
- Purcell J.E. (2012). Jellyfish and Ctenophore Blooms Coincide with Human Proliferations and Environmental Perturbations. *Annual Review of Marine Science*, 4 (1), 209–235. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120709-142751>
- Purcell J.E., Malej A. & Benovic A. (1999a). Potential links of jellyfish to eutrophication and fisheries. En: Malone T.C., Malej A., Harding L.W.Jr, Smolaka N. & Turner R.E. (Eds.), *Ecosystems and the land-sea margin: drainage basin to coastal sea*. *Coast. Estuar. Stud.*, 55, 241-263. <http://dx.doi.org/10.1029/CE055p0241>
- Purcell J.E., White J.R., Nemazie D.A. & Wright D.A. (1999b). Temperature, salinity and food effects on asexual reproduction and abundance of the scyphozoan *Chrysaora quinquecirrha*. *Marine ecology progress series*, 180, 187-196. <http://dx.doi.org/10.3354/meps180187>
- 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. <https://doi.org/10.3354/meps07093>
- Purcell J.E., Atienza D., Fuentes V., Olariaga A., Tilves U., Colahan C. & Gili J.M. (2012). Temperature effects on asexual reproduction rates of scyphozoan species from the northwest Mediterranean Sea. En: Purcell J., Mianzan H. & Frost J.R. (Eds.), *Jellyfish Blooms IV*. Springer, Dordrecht, 169-180. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1047-7>

- Purcell J.E., Baxter E.J. & Fuentes V.L. (2013). Jellyfish as products and problems of aquaculture. En: Allan G. & Burnell G. (Eds.), *Advances in Aquaculture Hatchery Technology*. Woodhead Publishing Series in Food Science, Technology and Nutrition, 404–430. <https://doi.org/10.1533/9780857097460.2.404>
- Quiñones J., Mianzan H., Purca S., Robinson K.L., Adams G.D. & Acha M.E. (2015). Climate-driven population size fluctuations of jellyfish (*Chrysaora plocamia*) off Peru. *Marine Biology*, 162 (12), 2339–2350. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2751-4>
- Quiñones J., Chiaverano L.M., Ayón P., Adams G.D., Mianzan H.W. & Marcelo Acha E. (2018). Spatial patterns of large jellyfish *Chrysaora plocamia* blooms in the Northern Humboldt Upwelling System in relation to biological drivers and climate. *ICES Journal of Marine Science*, 75 (4), 1405–1415. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy004>
- Quispe J.I. (2014). *Dinámica espaciotemporal del ictioplancton del Mar Menor (SE España) y factores ambientales asociados*. PhD Thesis, Universidad de Murcia.
- R Development Core Team (2011). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-90005107-0.
- Ramanathan V. & Feng Y. (2009). Air pollution, greenhouse gases and climate change: Global and regional perspectives. *Atmospheric Environment*, 43, 37–50. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2008.09.063>
- Ramondenc S., Ferrieux M., Collet S., Benedetti F., Guidi L. & Lombard F. (2019). From egg to maturity: a closed system for complete life cycle studies of the holopelagic jellyfish *Pelagia noctiluca*. *Journal of Plankton Research*, 41 (3), 207–217. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbz013>
- Ramšák A., Stopar K. & Malej A. (2012). Comparative phylogeography of meroplanktonic species, *Aurelia* spp. and *Rhizostoma pulmo* (Cnidaria: Scyphozoa) in European Seas. En: Purcell J., Mianzan H. & Frost J.R. (Eds.), *Jellyfish Blooms IV. Interactions with humans and fisheries*. Springer, Dordrecht, 69–80. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-012-1053-9>
- Raskoff K.A. & Matsumoto G.I. (2004). *Stellamedusa ventana*, a new mesopelagic scyphomedusa from the eastern Pacific representing a new subfamily, the Stellamedusinae. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84, 37–42. <https://doi.org/10.1017/S0025315404008884h>
- Rato L.D., Pinto C., Duarte I.M., Leandro S.M. & Marques S.C. (2021). Euryhalinity and thermal tolerance of *Phyllorhiza punctata* (Scyphozoa) scyphostomae: life history and physiological trade-offs. *Marine Biology*, 168 (11), 158. <https://doi.org/10.1007/s00227-021-03969-x>

- Redfield A.C. (1958). The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*, 46 (3), 230A – 221.
- Rekstad M.E., Majaneva S., Borgersen Å.L. & Aberle N. (2021). Occurrence and habitat characteristics of *Aurelia* sp. polyps in a high-latitude fjord. *Frontiers in Marine Science*, 8, 684634. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.684634>
- Reyes E. & Merino M. (1991). Diel dissolved-oxygen dynamics and eutrophication in a shallow, wellmixed tropical lagoon (Cancun, Mexico). *Estuaries*, 14 (4), 372-381. <http://dx.doi.org/10.2307/1352262>
- Ribelles E. (2022). Bahía Bella plantea una solución contra sus vertidos al Mar Menor. *La Verdad*, 1 de febrero, Disponible en: <https://www.laverdad.es/murcia/cartagena/bahia-bella-impulsara-20220131120936-nt.html?ref=https%3A%2F%2Fwww.google.com%2F> (Accedido 8 de febrero de 2022).
- Richardson A.J., Bakun A., Hays G.C. & Gibbons M.J. (2009). The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends in Ecology and Evolution*, 24 (6), 312–322. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.01.010>
- Ricker W.E. (1975). *Computation and interpretation of biological statistics of fish populations* (Vol. 191). Ottawa: Department of the Environment, Fisheries and Marine Service, EE. UU., 1-382.
- Riemann L., Titelman J. & Båmstedt U. (2006). Links between jellyfish and microbes in a jellyfish dominated fjord. *Marine Ecology Progress Series*, 325, 29–42. <https://doi.org/10.3354/meps325029>
- Rippingale R.J. & Kelly S.J. (1995). Reproduction and survival of *Phyllorhiza punctata* (Cnidaria: Rhizostomeae) in a seasonally fluctuating salinity regime in Western Australia. *Marine and Freshwater Research*, 46 (8), 1145-1151. <https://doi.org/10.1071/MF9951145>
- Rizgalla J. & Crocetta F. (2020). First record of *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld, 1884 (Cnidaria: Scyphozoa: Rhizostomeae) in Libya through social media data mining. *BioInvasions Records*, 9 (3), 490-495. <https://doi.org/10.3391/bir.2020.9.3.05>
- Rizman-Idid M.M., Farrah-Azwa A.B. & Chong V.C. (2016). Preliminary taxonomic survey and molecular documentation of jellyfish species (Cnidaria: Scyphozoa and cubozoa) in Malaysia. *Zoological Studies*, 55, e35. <https://doi.org/10.6620/ZS.2016.55-35>
- Rodrigues T., Dominguez-Perez D., Almeida D., Matos A. & Antunes A. (2020). Medusozoans reported in Portugal and its ecological and economical relevance. *Regional Studies in Marine Science*, 35, 101230. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101230>

- Roman S., Pérez-Ruzafa A., & Lopez E. (2009). First record in the Western Mediterranean Sea of *Branchiomma boholense* (Grube, 1878) (Polychaeta: Sabellidae), an alien species of Indo-Pacific origin. *Cahiers de Biologie Marine*, 50 (3), 241-250.
- Romero Díaz A., Caballero Pedraza A. & Pérez Morales A. (2017). Expansión urbana y turismo en la Comarca del Campo de Cartagena-Mar Menor (Murcia). Impacto en el sellado del suelo. *Cuadernos de turismo*, (39), 521-546.
- Romero Díaz A. & Pérez Morales A. (2021). Before, during and after the Dana of September 2019 in the region of Murcia (Spain), as reported in the written press. *Cuadernos de Investigación Geográfica*, 47
- Ronquist F., Teslenko M., Van Der Mark P., Ayres D.L., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu T., Suchard M.A. & Huelsenbeck J.P. (2012). MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61, 539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Ros M. & Miracle M.R. (1984). Distribución temporal de las dinoflageladas del Mar Menor. In *Anales de Biología* (No. 2, pp. 169-180). Servicio de Publicaciones de la Universidad de Murcia.
- Rosa S., Pansera M., Granata A. & Guglielmo L. (2013). Interannual variability, growth, reproduction and feeding of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria: Scyphozoa) in the Straits of Messina (Central Mediterranean Sea): Linkages with temperature and diet. *Journal of Marine Systems*, 111–112, 97–107. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2012.10.001>
- Ruiz J., Prieto L. & Astorga D. (2012). A model for temperature control of jellyfish (*Cotylorhiza tuberculata*) outbreaks: A causal analysis in a Mediterranean coastal lagoon. *Ecological Modelling*, 233, 59–69. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.03.019>
- Russell F.S. (1959). Some observations on the scyphomedusa *Atolla*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 38, 33–40. <https://doi.org/10.1017/S0025315400015563>
- Russell F.S. (1970). *The Medusae of the British Isles. Volume II: Pelagic Scyphozoa, with a supplement to the first volume of Hydromedusae*. Cambridge, Cambridge University Press, 283 pp.
- Ruzicka J.J., Daly E.A. & Brodeur R.D. (2016). Evidence that summer jellyfish blooms impact Pacific Northwest salmon production. *Ecosphere*, 7 (4), 1–22. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1324>
- Sakinan S. (2011). Recent occurrence of indopacific jellyfish *Rhopilema nomadica* in North–Eastern Levantine Sea. *First National Workshop on Jellyfish and Other Gelatinous Species in Turkish Marine Waters*, Turkish Marine Research Foundation: 58–65.

- Sal Moyano M.P., Schiariti A., Giberto D.A., Diaz Briz L., Gavio M.A. & Mianzan H.W. (2012). The symbiotic relationship between *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa, Rhizostomeae) and *Libinia spinosa* (Decapoda, Epialtidae) in the Río de la Plata (Argentina–Uruguay). *Marine Biology*, 159, 1933–1941. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1980-z>
- Sala-Mirete A., Lopez E., Sánchez-Fernández O., Marcos C., & Pérez-Ruzafa A. (2023). First records of non-indigenous *Timarete caribous* (Grube, 1859)(Polychaeta; Cirratulidae) in the Western Mediterranean, and its ecology in the Mar Menor (Murcia, SE Spain). *BioInvasions Records*, 12 (1), 167–185. <https://doi.org/10.3391/bir.2023.12.1.14>
- Sandrini L.R. & Avian M. (1989). Feeding mechanism of *Pelagia noctiluca* (Scyphozoa: Semaestomeae); laboratory and open sea observations. *Marine Biology*, 102 (1), 49–55. <https://doi.org/10.1007/bf00391322>
- Sandrini L. & Avian M. (1991). Reproduction of *Pelagia noctiluca* in the central and northern Adriatic Sea. *Hydrobiologia*, 216/217, 197–202. <https://doi.org/10.1007/BF00026462>
- Sanz-Martín M., Pitt K.A., Condon R.H., Lucas C.H., Novaes de Santana C. & Duarte C.M. (2016). Flawed citation practices facilitate the unsubstantiated perception of a global trend toward increased jellyfish blooms. *Global Ecology and Biogeography*, 25 (9), 1039–1049. <https://doi.org/10.1111/geb.12474>
- Schäfer S., Gueroun S.K., Andrade C. & Canning-Clode J. (2021). Combined Effects of Temperature and Salinity on Polyps and Ephyrae of *Aurelia solida* (Cnidaria: Scyphozoa). *Diversity*, 13 (11), 573. <https://doi.org/10.3390/d13110573>
- Schiariti A., Kawahara M., Uye S. & Mianzan, H. W. (2008). Life cycle of the jellyfish *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Marine Biology*, 156 (1), 1–12. <https://doi.org/10.1007/s00227-008-1050-8>
- Schiariti A., Morandini A.C., Jarms G., von Glehn Paes R., Franke S. & Mianzan H. (2014). Asexual reproduction strategies and blooming potential in Scyphozoa. *Marine Ecology Progress Series*, 510, 241–253. <https://doi.org/10.3354/meps10798>
- Schiariti A., Dutto M.S., Pereyra D.Y., Siquier G.F. & Morandini A.C. (2018). Medusae (Scyphozoa and Cubozoa) from southwestern Atlantic and subantarctic region (32–60°S, 34–70°W): Species composition, spatial distribution and life history traits. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 46 (2), 240–257. <https://doi.org/10.3856/vol46-issue2-fulltext-1>
- Schindler D.W. (2012). The dilemma of controlling cultural eutrophication of lakes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279 (1746), 4322–4333. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1032>

- Schindler D.W., Carpenter S.R., Chapra S.C., Hecky R.E. & Orihel D.M. (2016). Reducing phosphorus to curb lake eutrophication is a success. *Environmental Science & Technology*, 50 (17), 8923-8929. <https://doi.org/10.1021/acs.est.6b02204>
- Schneider G. & Behrends G. (1994). Population dynamics and the trophic role of *Aurelia aurita* medusae in the Kiel Bight and western Baltic. *ICES Journal of Marine Science*, 51, 359–367. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1994.1038>
- Scotese C.R. (2001). *Atlas of earth history*. University of Texas at Arlington. Department of Geology. PALEOMAP Project.
- Scotese C.R. & McKerrow W.S. (1990). Revised world maps and introduction. *Geological Society, London, Memoirs*, 12 (1), 1-21. <http://dx.doi.org/10.1144/GSL.MEM.1990.012.01.01>
- Schwartzloze R.A., Alheit J., Bakun A., Baumgartner T.R., Cloete R., Crawford R.J.M., Fletcher W.J., Green-Ruiz Y., Hagen E., Kawasaki T., Lluch-Belda D., Lluch-Cota S.E., MacCall A.D., Matsuura Y., Nevárez-Martínez M.O., Parrish R.H., Roy C., Serra R., Shust K.V., Ward M.N. & Zuzunaga J.Z. (1999). Worldwide large-scale fluctuations of sardine and anchovy populations. *South African Journal of Marine Science*, 21, 289-347. <https://doi.org/10.2989/025776199784125962>
- Schwamborn R. (2018). How reliable are the Powell–Wetherall plot method and the maximum-length approach? Implications for length-based studies of growth and mortality. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 28 (3), 587-605. <https://doi.org/10.1007/s11160-018-9519-0>
- Scorrano S., Aglieri G., Boero F., Dawson M.N. & Piraino S. (2017). Unmasking *Aurelia* species in the Mediterranean Sea: An integrative morphometric and molecular approach. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 180, 243–267. <https://doi.org/10.1111/zoj.12494>
- Segura-Puertas L., Orduña-Novoa K. & De La Coteria E. H. (2008). Further observations on the strobilation of the coronate scyphozoan *Linuche unguiculata* (thimble jellyfish). *Hidrobiologica*, 18 (1 SUPPL.), 49–52.
- Smith N.P. (1994). Water, Salt and Heat Balance of Coastal Lagoons. En: Kjerfve B. (Ed.), *Coastal lagoon processes*. Elsevier Oceanography Series 60, 69-101. [https://doi.org/10.1016/S0422-9894\(08\)70009-6](https://doi.org/10.1016/S0422-9894(08)70009-6)
- Solidoro C., Bandelj V., Aubry Bernardi F., Camatti E., Ciavatta S., Cossarini G., Facca C., Franzoi P., Libralato S., Melaku Canu D., Pastres R., Pranovi F., Raicevich S., Socal G., Sfriso A., Sigovini M., Tagliapietra D. & Torricelli P. (2010). Response of Venice Lagoon Ecosystem to Natural and Anthropogenic Pressures over the Last 50 Years. En: Paerl H and Kennish

- M (Eds) *Coastal Lagoons: Systems of Natural and Anthropogenic Change*, CRC Press, Taylor and Francis, 483-511. <http://dx.doi.org/10.1201/EBK1420088304-c19>
- Sørnes T.A., Aksnes D.L., Båmstedt U. & Youngbluth M.J. (2007). Causes for mass occurrences of the jellyfish *Periphylla periphylla*: A hypothesis that involves optically conditioned retention. *Journal of Plankton Research*, 29 (2), 157–167. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbm003>
- Sötje I. & Jarms G. (2009). Derivation of the reduced life cycle of *Thecoscyphus zibrowii* Werner, 1984 (Cnidaria, Scyphozoa). *Marine Biology*, 156, 2331–2341. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1261-7>
- Spangenberg D.B. (1965). Cultivation of the life stages of *Aurelia aurita* under controlled conditions. *Journal of Experimental Zoology*, 159 (3), 303-318. <https://doi.org/10.1002/JEZ.1401590303>
- Sparks C.A.J., Buecher E., Brierley A.S., Axelsen B.E., Boyer H. & Gibbons M.J. (2001). Observations on the distribution and relative abundance of the scyphomedusan *Chrysaora hysoscella* (Linne, 1766) and the hydrozoan *Aequorea aequorea* (Forsskål, 1775) in the northern Benguela ecosystem. *Hydrobiologia*, 451, 275–286. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1011829516239>
- Stamouli C., Akel E.K., Azzurro E., Bakiu R., Bas A.A., Bitar G., Boyaci Y.Ö., Cakalli M., Corsini-Foka M., Crocetta F., Dragičević B., Dulčić J., Durucan F., El Zrelli R., Erguden D., Filiz H., Giardina F., Giovos I., Gönülal O., Hemida F., Kassar A., Kondylatos G., Macali A., Mancini E., Ovalis P., Paladini De Mendoza F., Pavičić M., Rabaoui L., Rizkalla S.I., Tiralongo F., Turan C., Vrdoljak D., Yapici S. & Zenetos A. (2017). New Mediterranean biodiversity records (December 2017). *Mediterranean Marine Science*, 18 (3), 534-556. <https://doi.org/10.12681/mms.15823>
- Stampar S.N., Silveira F.L.D. & Morandini A.C. (2008). Food resources influencing the asexual reproductive cycle of coronate Scyphozoa. *Cahiers de biologie marine*, 49 (3), 247.
- Steele J., Thorpe S. & Turekian K. (eds.) (2011). *Encyclopedia of ocean sciences*. Elsevier: Amsterdam, Países Bajos.
- Stoltenberg I., Dierking J., Müller-Navarra D.C. & Javidpour J. (2021). Review of jellyfish trophic interactions in the Baltic Sea. *Marine Biology Research*, 17 (4), 311-326. <https://doi.org/10.1080/17451000.2021.1964532>
- Stone J.P., Steinberg D.K. & Fabrizio M.C. (2019). Long-Term Changes in Gelatinous Zooplankton in Chesapeake Bay, USA: Environmental Controls and Interspecific Interactions. *Estuaries and Coasts*, 42 (2), 513–527. <https://doi.org/10.1007/s12237-018-0459-7>

- Stoner E.W., Layman C.A., Yeager L.A. & Hassett H.M. (2011). Effects of anthropogenic disturbance on the abundance and size of epibenthic jellyfish *Cassiopea* spp. *Marine Pollution Bulletin*, 62 (5), 1109–1114. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.03.023>
- Suchman C.L., Brodeur R.D., Daly E.A. & Emmett R.L. (2012). Large medusae in surface waters of the Northern California Current: variability in relation to environmental conditions. In: Purcell J., Mianzan H., & Frost J.R. (Eds.), *Jellyfish Blooms IV*. Springer, Dordrecht: 113-125. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1055-7>
- Sudirman S., Chen C.Y., Chen C.K., Felim J., Kuo H.P. & Kong Z.L. (2023). Fermented jellyfish (*Rhopilema esculentum*) collagen enhances antioxidant activity and cartilage protection on surgically induced osteoarthritis in obese rats. *Frontiers in Pharmacology*, 14, 1117893. <https://doi.org/10.3389/fphar.2023.1117893>
- Sugahara T., Ueno M., Goto Y., Shiraishi R., Doi M., Akiyama K. & Yamauchi S. (2006). Immunostimulation effect of jellyfish collagen. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 70 (9), 2131-2137. <https://doi.org/10.1271/bbb.60076>
- Sun M., Dong J., Purcell J.E., Li Y., Duan Y., Wang A. & Wang B. (2015). Testing the influence of previous-year temperature and food supply on development of *Nemopilema nomurai* blooms. *Hydrobiologia*, 754, 85–96. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2046-7>
- Sun T., Dong Z. & Li Y. (2018). *Versuriga anadyomene*, a newly recorded scyphozoan jellyfish (Scyphozoa: Rhizostomae) in Chinese waters. *Journal of Oceanology and Limnology* 37: 266–272. <https://doi.org/10.1007/s00343-018-7273-8>
- Swift H.F., Gómez Daglio L. & Dawson M.N. (2016). Three routes to crypsis: Stasis, convergence, and parallelism in the *Mastigias* species complex (Scyphozoa, Rhizostomeae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 99, 103–115. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.02.013>
- Syazwan W.M., Rizman-Idid M., Low L.B., Then A.Y.H. & Chong V.C. (2020a). Assessment of scyphozoan diversity, distribution and blooms: Implications of jellyfish outbreaks to the environment and human welfare in Malaysia. *Regional Studies in Marine Science*, 39, 101444. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101444>
- Syazwan W.M., Low L.B. & Rizman-Idid M. (2020b). First record in peninsular Malaysia and morphological redescription of *Lychnorhiza malayensis* (Scyphozoa: Rhizostomeae: Lychnorhizidae). *Raffles Bulletin of Zoology*, 68 (March), 32–49. <https://doi.org/10.26107/RBZ-2020-0004>
- Tagliapietra D., Aloui-Bejaoui N., Bellafiore D., De Wit R., Ferrarin C., Gamito S., Laserre P., Magni P., Mistri M., Pérez-Ruzafa A., Pranovi F., Reizopoulou S., Rilov G., Solidoro C.,

- Tunberg B., Valiela I. & Viaroli P. (2011). *The Ecological Implications of Climate Change on the Lagoon of Venice*. UNESCO Venice Office and ISMAR-CNR, Venice.
- Tang C., Sun S., & Zhang F. (2020). Intraguild predation by polyps of three scyphozoan jellyfish: *Nemopilema nomurai*, *Aurelia coerulea*, and *Rhopilema esculentum*. *Journal of oceanology and limnology*, 38 (6), 1755-1761. <https://doi.org/10.1007/s00343-019-9079-8>
- Tang C., Sun S. & Zhang, F. (2021). Natural predators of polyps of three scyphozoans: *Nemopilema nomurai*, *Aurelia coerulea*, and *Rhopilema esculentum*. *Journal of Oceanology and Limnology*, 39 (2), 598-608. <https://doi.org/10.1007/s00343-020-0284-2>
- Takao M. & Uye S.I. (2018). Effects of low salinity on the physiological ecology of planulae and polyps of scyphozoans in the East Asian Marginal Seas: potential impacts of monsoon rainfall on medusa population size. *Hydrobiologia*, 815 (1), 165–176. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3558-3>
- Takao M., Okawachi H. & Uye S.I. (2014). Natural predators of polyps of *Aurelia aurita* s.l. (Cnidaria: Scyphozoa: Semaestomeae) and their predations rates. *Plankton & Benthos Research*, 9 (2), 105-113. <https://doi.org/10.3800/pbr.9.105>
- Taylor C.C. (1958). Cod growth & temperature. *ICES Journal of Marine Science*, 23 (3), 366–370. <https://doi.org/10.1093/icesjms/23.3.366>
- Taylor D.I. (1983). The effects of a major macrophyte regression upon primary production in the littoral of Swartvlei. *Archiv fur Hydrobiologie*, 9 (6), 345-353.
- Taylor D.I., Nixon S.W., Granger S.L. & Buckley B.A. (1999). Responses of Coastal Lagoon Plant Communities to Levels of Nutrient Enrichment: A Mesocosm Study. *Estuaries*, 22 (4), 1041-1056. <https://doi.org/10.2307/1353082>
- ter Braak C.J.F. (1997). *Update notes: Canoco v. 3.15*. Wageningen: Agricultural Mathematics Group DLO.
- Terrados J., & Ros J. (1991). Production dynamics in a macrophyte-dominated ecosystem: the Mar Menor coastal lagoon (SE Spain). *Oecologia aquatica*, 10, 255-270.
- Thiebot J.B., Ito K., Raclot T., Poupart T., Kato A., Ropert-Coudert Y., & Takahashi A. (2016). On the significance of Antarctic jellyfish as food for Adélie penguins, as revealed by video loggers. *Marine Biology*, 163, 1-8. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-2890-2>
- Thiebot J.B., Arnould J.P.Y., Gómez-Laich A., Ito K., Kato A., Mattern T., Mitamura H., Noda T., Poupart T., Quintana F., Raclot T., Ropert-Coudert Y., Sala J.E., Seddon P.J, Sutton G. J, Yoda K., & Takahashi A. (2017). Jellyfish and other gelata as food for four penguin

- species—insights from predator-borne videos. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15 (8), 437-441. <https://doi.org/10.1002/fee.1529>
- Titelman J., Gandon L., Goarant A. & Nilsen T. (2007). Intraguild predatory interactions between the jellyfish *Cyanea capillata* and *Aurelia aurita*. *Marine Biology*, 152, 745-756. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0721-1>
- Tournebize J., Chaumont C. & Mander Ü. (2017). Implications for constructed wetlands to mitigate nitrate and pesticide pollution in agricultural drained watersheds. *Ecological Engineering*, 103, 415-425. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.02.014>
- Toyokawa M., Furota T. & Terazaki M. (2000). Life history and seasonal abundance of *Aurelia aurita* medusae in Tokyo Bay, Japan. *Plankton Biology & Ecology*, 47 (1), 48–58.
- Trégouboff G. & Rose M. (1957). *Manuel De Planctonologie Méditerranéenne*, Centre National de la Recherche Scientifique, 2 tomes (Textes & Illustrations), Paris, Francia.
- Treible L.M. & Condon R.H. (2019). Temperature-driven asexual reproduction and strobilation in three scyphozoan jellyfish polyps. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 520, 151204. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.151204>
- Tseng L., Chou C., Chen Q. & Hwang J. (2015). Jellyfish assemblages are related to interplay waters in the southern east China Sea. *Continental Shelf Research*, 103, 33-44. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2015.04.025>
- Ugland K.I., Aksnes D.L., Klevjer T.A., Titelman J. & Kaartvedt S. (2014). Lévy night flights by the jellyfish *Periphylla periphylla*. *Marine Ecology Progress Series*, 513, 121–130. <https://doi.org/10.3354/meps10942>
- Umgiesser G., Ferrarin C., Cucco A., Pérez-Ruzafa A., De Pascalis F., Ghezzi M., Bellafiore D. & Bajo M. (2010). Facing global warming in transitional areas: characterization of variability in six Mediterranean lagoons by means of numerical modelling. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 39, 187.
- Umgiesser G., Ferrarin C., Cucco A., De Pascalis F., Bellafiore D., Ghezzi M. & Bajo M. (2014). Comparative hydrodynamics of 10 Mediterranean lagoons by means of numerical modeling. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 119, 2212–2226. <https://doi.org/10.1002/2013JC009512>
- van Walraven L., Langenberg V., Dapper R., Witte J.I., Zuur A.F. & Van Derveer H. (2015). Long-Term patterns in 50 years of scyphomedusae catches in the western Dutch Wadden Sea in relation to climate change and eutrophication. *Journal of Plankton Research*, 37 (1), 151–167. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbu088>

- van Walraven L., van Bleijswijk J. & van der Veer H.W. (2020). Here are the polyps: in situ observations of jellyfish polyps and podocysts on bivalve shells. *PeerJ*, 8, e9260. <https://doi.org/10.7717/peerj.9260>
- Vanhöffen E. (1888). Untersuchungen über semäostome und rhizostome Medusen. *Bibliotheca Zoologica*. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.38091>
- Verdiell-Cubedo D., Oliva-Paterna F.J. & Torralva-Forero M. (2007). Fish assemblages associated with *Cymodocea nodosa* and *Caulerpa prolifera* meadows in the shallow areas of the Mar Menor coastal lagoon. *Limnetica*, 26 (2), 341-350.
- Verdiell-Cubedo D., Torralva M., Andreu-Soler A. & Oliva-Paterna F. J. (2012). Effects of shoreline urban modification on habitat structure and fish community in littoral areas of a Mediterranean coastal lagoon (Mar Menor, Spain). *Wetlands*, 32, 631-641. <https://doi.org/10.1007/s13157-012-0296-6>
- Verdiell-Cubedo D., Oliva-Paterna F.J., Ruiz-Navarro A. & Torralva M. (2013a). Assessing the nursery role for marine fish species in a hypersaline coastal lagoon (Mar Menor, Mediterranean Sea). *Marine Biology Research*, 9 (8), 739-748. <https://doi.org/10.1080/17451000.2013.765580>
- Verdiell-Cubedo D., Torralva M., Ruiz-Navarro A. & Oliva-Paterna F.J. (2013b). Fish assemblages in different littoral habitat types of a hypersaline coastal lagoon (Mar Menor, Mediterranean Sea). *Italian Journal of Zoology*, 80 (1), 104-116. <https://doi.org/10.1080/11250003.2012.686525>
- Viaroli P., Azzoni R., Bartoli M., Giordani G., Naldi M. & Nizzoli D. (2010). Primary productivity, biogeochemical buffers and factors controlling trophic status and ecosystem processes in Mediterranean coastal lagoons: a synthesis. *Advances in Oceanography and Limnology*, 1 (2), 271-293. <http://dx.doi.org/10.1080/19475721.2010.528937>
- Vincze M., Dan Borcia I. & Harlander U. (2017). Temperature fluctuations in a changing climate: An ensemblebased experimental approach. *Scientific Reports*, 7 (1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00319-0>
- Violić I., Kogovšek T., Pestorić B., Mačić V., Milić Beran I. & Lučić D. (2019). Recent changes (2013-2017) in scyphomedusan fauna in the Boka Kotorska bay, Montenegro (southeast adriatic). *Acta Adriatica*, 60 (1), 25–40. <https://doi.org/10.32582/aa.60.1.2>
- von Lendenfeld R. (1884). The scyphomedusae of the southern hemisphere. Part I-III. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*. 9, 259-306.
- von Montfort G.M., Costello J.H., Colin S.P., Morandini A.C., Migotto A E., Maronna M.M., Reginato M., Miyake H. & Nagata R.M. (2023). Ontogenetic transitions, biomechanical

- trade-offs and macroevolution of scyphozoan medusae swimming patterns. *Scientific Reports*, 13 (1), 9760. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-34927-w>
- Wang N. & Li C. (2015). The effect of temperature and food supply on the growth and ontogeny of *Aurelia* sp. 1 ephyrae. *Hydrobiologia*, 754 (1), 157–167. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1981-7>
- Wang Y.T. & Sun S. (2015). Population dynamics of *Aurelia* sp.1 ephyrae and medusae in Jiaozhou Bay, China. *Hydrobiologia*, 754 (1), 147–155. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2021-3>
- Wang Y.T., Zheng S., Sun S. & Zhang F. (2015). Effect of temperature and food type on asexual reproduction in *Aurelia* sp.1 polyps. *Hydrobiologia*, 754 (1), 169–178. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2020-4>
- Wang P., Zhang F., Liu M., Sun S. & Xian H. (2020). Isotopic evidence for size-based dietary shifts in the jellyfish *Cyanea nozakii* in the northern East China Sea. *Journal of Plankton Research*, 42 (6), 689–701. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbaa042>
- Wang F., Schiariti A., Xu S., Ma Y., Sun T., Wang L., Chao J. & Dong Z. (2023a). Asexual reproduction strategies in the moon jellyfish *Aurelia* (Cnidaria: Scyphozoa). *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 1071518. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.1071518>
- Wang, P., Zhang, F., Sun, S., and Lü, S. (2023b). Experimental clearance rate and intraguild predation of jellyfish *Cyanea nozakii*. *Journal of Oceanology and Limnology*, 1-13. <https://doi.org/10.1007/s00343-023-2321-4>
- Waryani B., Siddiqui G., Ayub Z. & Khan S.H. (2015). Occurrence and temporal variation in the size-frequency distribution of 2 bloom-forming jellyfishes, *Catostylus perezii* (L. Agassiz, 1862) and *Rhizostoma pulmo* (Cuvier, 1800), in the Indus Delta along the coast of Sindh, Pakistan. *Turkish Journal of Zoology*, 39, 95–102. <https://doi.org/10.3906/zoo-1401-13>
- Wetherall J.A., Polovina J.J. & Ralston S. (1987). Estimating growth and mortality in steady-state fish stocks from length-frequency data. In *ICLARM Conf. Proc* (Vol. 13), 53-74.
- Williams E.H., Bunkley-Williams L., Lilyestrom C.G., Larson R.J., Engstrom N.A., Ortiz-Corps E.A.R. & Timber J.H. (2001). A population explosion of the rare/tropical subtropical purple sea mane, *Drymonema dalmatinum*, around Puerto Rico in the summer and fall of 1999. *Caribbean Journal of Science*, 37 (1–2), 127–130.
- Willmann R. & Voss J. (2019). The art and science of Ernst Haeckel. Köln: TASCHEN GmbH.
- Young G.A. & Hagadorn J.W. (2020). Evolving preservation and facies distribution of fossil jellyfish: a slowly closing taphonomic window. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 59(3), 186. <https://doi.org/10.4435/BSPI.2020.22>

- Zakai D. & Galil B.S. (2001). New Records: New Scyphozoan Records for the Gulf of Elat: *Thysanostoma loriferum* (Ehrenberg, 1835) and *Carybdea alata* (Stiasny, 1939). *Israel Journal of Zoology*, 47 (3), 295–296. <https://doi.org/10.1092/7bv7-lqn4-wjdl-wxfg>
- Zamora-López A., Guerrero-Gómez A., Torralva M., Zamora-Marín J. M., Guillén-Beltrán A. & Oliva-Paterna F.J. (2023). Shallow waters as critical habitats for fish assemblages under eutrophication-mediated events in a coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 291, 108447. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2023.108447>
- Zang W., Fang Z., Chi X. & Sun S. (2022). Relationship between asexual reproduction of *Aurelia coerulea* polyp and jellyfish bloom under influence of temperature dynamics in winter and spring. *Frontiers in Marine Science*, 9. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.888656>
- Zang W., Zhang F., Sun Y., Xu Z. & Sun S. (2023). Benthic ecosystem determines jellyfish blooms by controlling the polyp colony development. *Marine Pollution Bulletin*, 193, 115232. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2023.115232>
- Zavodnik D. (1987). Spatial aggregations of the swarming jellyfish *Pelagia noctiluca* (Scyphozoa). *Marine Biology*, 94, 265–269. <https://doi.org/10.1007/BF00392939>
- Zeileis A., Leisch F., Hornik K. & Kleiber C. (2002). strucchange: An R package for testing for structural change in linear regression models. *Journal of statistical software*, 7, 1-38. <https://doi.org/10.18637/jss.v007.i02>
- Zeileis A., Kleiber C., Krämer W. & Hornik K. (2003). Testing and dating of structural changes in practice. *Computational Statistics & Data Analysis*, 44(1-2), 109-123. [https://doi.org/10.1016/S0167-9473\(03\)00030-6](https://doi.org/10.1016/S0167-9473(03)00030-6)
- Zeileis A. (2006). Implementing a class of structural change tests: An econometric computing approach. *Computational Statistics & Data Analysis*, 50(11), 2987-3008. <https://doi.org/10.1016/j.csda.2005.07.001>
- Zimmer M. (2005). *Glowing genes: a revolution in biotechnology*. Prometheus Books, New York, Estados Unidos.

Anexos

Anexo I: Material suplementario al capítulo 4

Tabla Suplementaria 4.1. Estimaciones de divergencia evolutiva entre pares de secuencias indicadas en sustituciones de bases por cada cien posiciones. 28S: Encima de la diagonal. COI: Debajo de la diagonal.

Ind	I00	I01	I02	I03	I04	I05	I06	I07	I08	I37	I40	I83	I84	I88	I89	I90	I91	I92	I93	I94	I95	I96	I117	I118	I119
I00		0,128	0,000	0,000	0,128	0,128	0,000	0,000	0,000	0,128	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,128	0,128	0,128	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
I01	NA		0,128	0,128	0,255	0,000	0,128	0,128	0,128	0,000	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128	0,255	0,000	0,000	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128
I02	NA	1,333		0,000	0,128	0,128	0,000	0,000	0,000	0,128	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,128	0,128	0,128	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
I03	NA	NA	0,188		0,128	0,128	0,000	0,000	0,000	0,128	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,128	0,128	0,128	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
I04	NA	1,141	1,721	NA		0,255	0,128	0,128	0,128	0,255	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128	0,255	0,255	0,255	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128
I05	NA	1,141	1,721	NA	1,527		0,128	0,128	0,128	0,000	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128	0,255	0,000	0,000	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128
I06	NA	1,141	1,916	NA	1,527	1,141		0,000	0,000	0,128	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,128	0,128	0,128	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
I07	NA	1,721	NA	NA	1,721	1,333	1,721		0,000	0,128	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,128	0,128	0,128	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
I08	NA	NA	1,721	NA	NA	NA	NA	NA		0,128	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,128	0,128	0,128	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
I37	NA	1,527	1,333	NA	1,527	1,527	1,527	0,188	NA		0,128	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128	0,255	0,000	0,000	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128
I40	NA	1,141	1,721	NA	1,141	1,141	1,141	0,567	NA	0,377		0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,128	0,128	0,128	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
I83	NA	1,527	1,721	NA	1,527	1,141	1,527	0,188	NA	0,377	0,377		0,000	0,000	0,000	0,000	0,128	0,128	0,128	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
I84	NA	1,141	1,141	NA	1,527	0,377	1,141	0,949	NA	1,141	0,758	0,758		0,000	0,000	0,000	0,128	0,128	0,128	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
I88	NA	0,567	0,949	NA	0,949	0,567	0,567	1,141	NA	0,949	0,567	0,949	0,567		0,000	0,000	0,128	0,128	0,128	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
I89	NA	0,758	0,567	NA	0,758	0,758	0,758	0,949	NA	0,758	0,377	0,758	0,758	0,188		0,000	0,128	0,128	0,128	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
I90	NA	1,527	1,916	NA	0,377	1,916	1,916	2,112	NA	1,916	1,527	1,916	1,916	1,333	1,141		0,128	0,128	0,128	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
I91	NA	1,333	1,916	NA	1,721	0,567	1,333	1,916	NA	2,112	1,721	1,721	0,949	1,141	1,333	2,112		0,255	0,255	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128
I92	NA	1,333	0,567	NA	1,721	0,567	1,333	1,916	NA	2,112	1,721	1,721	0,949	1,141	1,333	2,112	0,000		0,000	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128
I93	NA	1,527	0,188	NA	0,377	1,916	1,916	2,112	NA	1,916	1,527	1,916	1,916	1,333	1,141	0,000	2,112	2,112		0,128	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128
I94	NA	1,141	1,916	NA	0,000	1,527	1,527	1,721	NA	1,527	1,141	1,527	1,527	0,949	0,758	0,377	1,721	1,721	0,377		0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
I95	NA	1,333	1,916	NA	1,721	0,567	1,333	1,916	NA	2,112	1,721	1,721	0,949	1,141	1,333	2,112	0,000	0,000	2,112	1,721		0,000	0,000	0,000	0,000
I96	NA	1,333	NA	NA	1,721	0,567	1,333	1,916	NA	2,112	1,721	1,721	0,949	1,141	1,333	2,112	0,000	0,000	2,112	1,721	0,000		0,000	0,000	0,000
I117	NA	NA	1,916	NA	0,000																				
I118	NA	1,721	0,567	NA	1,721	1,333	1,721	0,000	NA	0,188	0,567	0,188	0,949	1,141	0,949	2,112	1,916	1,916	2,112	1,721	1,916	1,916	NA	NA	0,000
I119	NA	1,141	NA	NA	0,377	1,141	NA	1,333	NA	1,141	0,758	1,141	1,141	0,567	0,377	0,758	1,721	1,721	0,758	0,377	1,721	1,721	NA	1,333	NA

Tabla Suplementaria 4.2. Coordenadas de recolección de los ejemplares de *Aurelia* identificados a nivel molecular.

Especie	Latitud	Longitud
<i>Aurelia aurita</i>	53.5	-4.6666
	58.323	19.969
	44.9402	-67.0025
	50.8175	-1.4453
	60.188	5.538
	62.9	6.833
	43.409464	34.294299
	60.263	5.226128
	51.7317	3.9729
	48.5677	-53.9567
	40.992395	29.000979
	41	29
	42.3573	-71.0441
	51.3958	3.5704
	51.6755	3.7553
	42.878993	51.022505
	41.3801	-71.6458
	58.7	-94.2
	52.9616	4.7804
	51.7434	3.8796
	53.4448	6.8246
	54.5582	11.1555
	54.5944	18.6463
	44.5719	38.0511
	41.657739	-71.445434
	58.2499	11.4465
	58.2666	11.4333
	54.18	7.898
	51.7761	3.9464
	54.744	8.273
	50.8321	-1.0829
	53.7975	-4.4848
	51.5923	3.719
	57.649	11.752
	54.423	10.2113
	63.94505	-52.932967
	55.085	-59.171
	-33.03465	-71.617981
	53.0056	4.7964
	40.7283	161.9282
	56.415	-5.479
	54.4712	2.644
	59.042	-2.751

Tabla Suplementaria 4.2. (Continuación).

	-48.3495	-74.1949
	53.0718	3.2326
	56.347	-2.784
	47.7477	-64.7084
	41.8047	35.415
	50.873	-1.381
	50.8429	-1.329
	45.0714	-67.0546
	45.1019	-67.0528
	54.9075	8.4222
	53.3651	5.2216
	41.0055	39.7494
	54.5035	2.8293
	55.037	1.7027
	54.8108	1.6898
	54.7952	2.1482
	52.4713	3.7827
	-54.8778	-68.2381
	52.7662	4.2128
	53.2969	5.089
	65.863	39.741
<i>Aurelia ayla</i>	12.2	-68.308611
<i>Aurelia cebimarensis</i>	-25.068	-47.898
	-10.9918	-37.0445
<i>Aurelia clausa</i>	7.338133	134.467431
	2.883	131.721
	0.499	130.571222
	-5.4178	150.701357
	7.3	134.4666
<i>Aurelia coerulea</i>	-43.2	147
	-36.0164	150.1175
	-34.5166	150.8333
	-34.0711	151.1247
	-33.8698	151.1999
	-33.8547	151.2032
	-33.8464	151.249
	-33.3109	151.491
	-33.0975	151.5799
	-32.0132	115.7301
	-26.6839	153.1338
	24.47	118.223
	31.36	130.68
	32.7178	-117.184
	33.221	132.5553

Tabla Suplementaria 4.2 (Continuación).

	33.602	-117.926
	33.6118	-117.922
	33.6241	-117.893
	33.68	135.32
	33.7549	-118.15
	33.9662	118.4514
	34.125	132.552
	34.2003	132.5387
	34.5323	18.0538
	34.722	127.661
	34.9925	128.6752
	35.11	142.92
	35.1225	-139.816
	35.211	139.405
	35.2161	129.228
	35.409	119.562
	35.4905	135.3688
	35.542	135.194
	36.112	120.322
	36.1544	120.3305
	36.918	122.41
	36.923333	122.511667
	37.221	119.182
	37.466	126.578
	37.536	121.424
	38.766	121.5
	38.9333	139.8
	38.9382	121.748
	39.106	118.506
	40.757832	29.905311
	41.2699	13.0341
	41.8822	15.7399
	42.2466	3.1351
	42.49	144.17
	48.728	-3.983
	54.126825	8.835968
<i>Aurelia cf. coerulea</i>	11.5129	79.778
<i>Aurelia colpota</i>	No data	No data
<i>Aurelia columbia</i>	51.401	-130.248
	48.768736	-123.451825
	48.369	-123.718
	48.65	-123.4833
	48.5453	-123.012
	47.79865	-122.8664
	48.544899	-123.003267

Tabla Suplementaria 4.2 (Continuación).

<i>Aurelia dubia</i>	25.216	55.068
	21.36	48.09
<i>Aurelia cf. dubia</i>	29.512	34.947
<i>Aurelia hyalina</i>	58.8014	-93.8195
	58.8377	-4.2376
	63.933967	-52.920533
	63.94505	-52.932967
	72.315	175.984
	65.578	168.348333
	59.633	-151.45
<i>Aurelia insularia</i>	-23.098	-44.278
	-23.805	-45.391
	-27.2787	-48.3789
	-27.2846	-48.3756
	-27.1686	-48.401
	25.081139	-80.450917
<i>Aurelia labiata</i>	60.53622	-145.825434
	44.6351	-124.0682
	38.2344	-122.9802
	47.5	-125.07
	48.83076	-125.138254
	48.424931	-123.3857
	36.860135	-121.935804
<i>Aurelia limbata</i>	39.081961	141.824288
	43.259	141.204
	37.014	129.965
	59.527309	-152.255
<i>Aurelia malayensis</i>	9.645533	118.785398
	26.39	127.9
	7.2572	134.3825
	7.149	134.353
	7.15	134.3833
	7.3166	134.5166
	21.2852	-157.8411
	2.1	118.33
	-0.454817	130.493
	2.150333	118.514167
<i>Aurelia madivensis</i>	No data	No data
<i>Aurelia marginalis</i>	18.362153	-93.59701
	30.1577	-88.1394
	24.7808	-80.6866
	30	-88
	29.464658	-94.772327
<i>Aurelia mianzani</i>	-35.93555	-56.985622
	-40.142	-59.069

Tabla Suplementaria 4.2 (Continuación).

	-23.827138	-45.422071
<i>Aurelia misteriosa</i>	37.694429	-25.3251
<i>Aurelia miyakei</i>	13.280556	100.913333
<i>Aurelia montyi</i>	30.1577	-88.1394
	24.7808	-80.6866
<i>Aurelia mozambica</i>	-13.710756	40.595888
<i>Aurelia persea</i>	32.8777778	34.975
<i>Aurelia pseudosolida</i>	45.08484	13.634036
<i>Aurelia cf. pseudosolida</i>	37.694429	-25.4251
	38.541653	-28.759464
<i>Aurelia rara</i>	30.1577	-88.1394
<i>Aurelia relictæ</i>	42.723	17.501
	42.7713	17.3627
	42.781231	17.347346
<i>Aurelia smithsoniana</i>	9.22349	-82.21989
<i>Aurelia solida</i>	45.641	13.728
	40.258	17.889
	37.298	9.939
	37.187	9.858
	45.53	13.556
	45.547	13.722
	29.512	34.947
	20.15	38.592
	44	14
	42.8327	17.6986
	45.5143	13.5742
	37.724501	-0.788332
<i>Aurelia vitiana</i>	No data	No data
<i>Aurelia</i> sp. 3	7.3384	134.4648
	7.25	134.45
	7.1518	134.3565
	7.305	134.477
<i>Aurelia</i> sp. 7	-41.283	174.783
	-43.2	147
	-41.1645	173.8637
	-46.9834	168.1202
<i>Aurelia</i> sp. 12	24.173437	-110.315781
<i>Aurelia</i> sp. 13	10.95636	-85.72839
	12.052363	-86.706099
	13.13522	-88.1968
<i>Aurelia</i> sp. 14	8.985814	-79.492375
<i>Aurelia</i> sp. 17	8.862	98.259
<i>Aurelia</i> sp. 18	28	-89.068889

Anexo II: Material suplementario al capítulo 5

Tabla Suplementaria 5.1. Resultados del análisis espaciotemporal tipo PERMANOVA sobre las variables ambientales en la columna de agua. Los resultados en negrita indican diferencias significativas. Zo: Zona, Sea: Season, Sec: Sector, Me: Mes, Qu: Quincena.

Source	df	SS	MS	Pseudo-F	P(MC)
Temperatura					
Zona	4	3.3606	0.84016	2.0015	0.115
Season	3	4075.1	1358.4	7.6432	0.0064
Sector(Zona)	5	1.2054	0.24108	1.2418	0.2898
Mes(Season)	9	2275.2	252.81	5.9659	0.0192
ZoxSea	12	2.8922	0.24102	0.59653	0.9128
Quincena(Me(Sea))	6	309.03	51.505	467.29	0.0001
ZoxMe(Sea)**	33	9.6339	0.29194	1.2793	0.1769
Sec(Zo)xSea	15	5.4609	0.36406	2.0005	0.0224
ZoxQu(Me(Sea))	24	4.0081	0.167	1.5907	0.1182
Sec(Zo)xMe(Sea)**	41	5.9747	0.14572	0.90561	0.6265
Ses(Zo)xQu(Me(Sea))	30	3.1131	0.10377	0.14449	1
Salinidad					
Zona	4	44.37	11.093	4.7514	0.0274
Season	3	1409.6	469.87	9.8929	0.0019
Sector(Zona)	5	9.6149	1.923	2.7015	0.0253
Mes(Season)	9	527.42	58.603	18.248	0.0001
ZoxSea	12	44.331	3.6942	3.7298	0.0007
Quincena(Me(Sea))	6	16.532	2.7553	41.668	0.0001
ZoxMe(Sea)**	36	26.061	0.72391	0.84301	0.7208
Sec(Zo)xSea	15	8.5137	0.56758	0.778	0.6994
ZoxQu(Me(Sea))	24	3.8626	0.16094	2.4417	0.0103
Sec(Zo)xMe(Sea)**	45	35.327	0.78504	4.9215	0.0001
Ses(Zo)xQu(Me(Sea))	30	1.9753	6.58E-02	7.35E-02	1
Res	439	393.35	0.89601		
Total	628	2508.9			
Fosfato					
Zona	4	8.1362	2.034	1.5289	0.2569
Season	3	255.43	85.144	2.2022	0.1468
Sector(Zona)	5	4.6964	0.93927	3.1036	0.0106
Mes(Season)	9	392.65	43.628	1.4556	0.3381
ZoxSea	12	10.192	0.84933	0.99657	0.4827
Quincena(Me(Sea))	6	204.41	34.068	41.413	0.0001
ZoxMe(Sea)**	36	23.788	0.66077	2.4942	0.0009
Sec(Zo)xSea	15	7.1634	0.47756	1.8623	0.0342
ZoxQu(Me(Sea))	24	10.912	0.45468	0.55266	0.9294
Sec(Zo)xMe(Sea)**	45	6.8696	0.15266	0.19177	1
Ses(Zo)xQu(Me(Sea))	30	24.682	0.82275	1.4535	0.0587
Res	420	237.74	0.56604		
Total	609	1281.7			

Tabla Suplementaria 5.1 (Continuación)

Nitrato					
Zona	4	3.9478	0.98696	0.63855	0.8982
Season	3	93.938	31.313	1.3618	0.3073
Sector(Zona)	5	20.105	4.0209	0.76041	0.5737
Mes(Season)	9	267.25	29.694	1.7773	0.1798
ZoxSea	12	23.064	1.922	1.1718	0.2721
Quincena(Me(Sea))	6	94.067	15.678	3.3243	0.0122
ZoxMe(Sea)**	36	170.69	4.7415	0.8027	0.8112
Sec(Zo)xSea	15	17.082	1.1388	0.21706	0.9986
ZoxQu(Me(Sea))	24	160.29	6.6788	1.4163	0.1839
Sec(Zo)xMe(Sea)**	45	233.61	5.1914	1.0658	0.423
Ses(Zo)xQu(Me(Sea))	30	141.46	4.7153	0.77059	0.8011
Res	436	2667.9	6.119		
Total	625	4186.8			
Nitrito					
Zona	4	2.41E-02	6.04E-03	1.0255	0.4481
Season	3	0.69095	0.23032	12.268	0.0005
Sector(Zona)	5	2.21E-02	4.42E-03	1.7738	0.1257
Mes(Season)	9	0.17384	1.93E-02	1.9821	0.1488
ZoxSea	12	2.98E-02	2.48E-03	0.73723	0.8302
Quincena(Me(Sea))	6	5.77E-02	9.61E-03	3.9306	0.0055
ZoxMe(Sea)**	36	0.14579	4.05E-03	1.057	0.416
Sec(Zo)xSea	15	3.88E-02	2.59E-03	1.0632	0.4061
ZoxQu(Me(Sea))	24	9.61E-02	4.00E-03	1.6375	0.1029
Sec(Zo)xMe(Sea)**	45	0.10473	2.33E-03	0.91915	0.6134
Ses(Zo)xQu(Me(Sea))	30	7.34E-02	2.45E-03	0.75693	0.8193
Res	437	1.4119	3.23E-03		
Total	626	3.0534			
Amonio					
Zona	4	14.756	3.6889	0.9629	0.562
Season	3	152.57	50.858	1.0251	0.4363
Sector(Zona)	5	47.679	9.5358	0.96121	0.4571
Mes(Season)	9	595.03	66.115	4.6104	0.0004
ZoxSea	12	61.089	5.0907	1.0051	0.4962
Quincena(Me(Sea))	6	16.259	2.7099	13.542	0.0001
ZoxMe(Sea)**	35	202.6	5.7885	0.47862	0.9895
Sec(Zo)xSea	15	161.2	10.746	1.0214	0.4446
ZoxQu(Me(Sea))	24	4.4559	0.18566	0.936	0.5611
Sec(Zo)xMe(Sea)**	43	536.04	12.466	48.989	0.0001
Ses(Zo)xQu(Me(Sea))	30	5.9359	0.19786	0.24034	1
Res	337	277.44	0.82325		
Total	523	1788.9			
Clorofila α					
Zona	4	1.7644	0.4411	3.1837	0.0218
Season	3	14.698	4.8993	3.4208	0.0632

Tabla Suplementaria 5.1 (Continuación)

Sector(Zona)	5	0.23509	4.70E-02	1.1434	0.3411
Mes(Season)	8	15.135	1.8919	6.2315	0.0106
ZoxSea	12	2.2038	0.18365	1.1624	0.3301
Quincena(Me(Sea))	6	1.9081	0.31801	4.9055	0.0015
ZoxMe(Sea)**	30	3.7114	0.12371	1.5659	0.0658
Sec(Zo)xSea	15	1.1756	7.84E-02	1.9999	0.0251
ZoxQu(Me(Sea))	24	2.1506	8.96E-02	1.3821	0.193
Sec(Zo)xMe(Sea)**	38	1.2976	3.41E-02	0.53064	0.9693
Ses(Zo)xQu(Me(Sea))	30	1.9453	6.48E-02	1.1158	0.3162
Res	340	19.759	5.81E-02		
Total	515	90.682			
Sólidos en suspensión					
Zona	4	1.50E-03	3.74E-04	0.82113	0.5996
Season	3	0.15275	5.09E-02	84.624	0.0001
Sector(Zona)	5	2.26E-03	4.53E-04	3.6156	0.0071
Mes(Season)	9	4.04E-03	4.49E-04	2.2209	0.031
ZoxSea	12	4.31E-03	3.59E-04	1.2015	0.3029
Quincena(Me(Sea))	6	3.56E-04	5.94E-05	1.9765	0.103
ZoxMe(Sea)**	36	7.40E-03	2.06E-04	1.2756	0.1891
Sec(Zo)xSea	15	3.66E-03	2.44E-04	1.7692	0.0659
ZoxQu(Me(Sea))	24	5.31E-04	2.21E-05	0.73622	0.7851
Sec(Zo)xMe(Sea)**	45	7.32E-03	1.63E-04	5.0071	0.0001
Ses(Zo)xQu(Me(Sea))	30	9.01E-04	3.00E-05	0.58533	0.9599
Res	437	2.24E-02	5.13E-05		
Total	626	0.21029			
Ictioplancton					
Zona	4	2.85E+07	7.12E+06	2.8741	0.0229
Season	3	2.75E+08	9.18E+07	4.4891	0.0245
Sector(Zona)	5	3.38E+06	6.76E+05	0.50083	0.7761
Mes(Season)	9	2.12E+08	2.35E+07	2.5014	0.1326
ZoxSea	12	7.53E+07	6.28E+06	2.1893	0.0143
Quincena(Me(Sea))	5	5.42E+07	1.08E+07	3.2267	0.0218
ZoxMe(Sea)**	36	9.42E+07	2.62E+06	1.617	0.061
Sec(Zo)xSea	15	1.59E+07	1.06E+06	0.82133	0.6496
ZoxQu(Me(Sea))	20	5.47E+07	2.73E+06	0.8133	0.681
Sec(Zo)xMe(Sea)**	45	4.67E+07	1.04E+06	0.33304	0.9996
Ses(Zo)xQu(Me(Sea))	25	8.41E+07	3.36E+06	2.8659	0.0001
Res	421	4.94E+08	1.17E+06		
Total	600	1.39E+09			
N/P					
Zona	4	2.01E-03	5.01E-04	1.1811	0.3925
Season	3	0.12431	4.14E-02	86.33	0.0001
Sector(Zona)	5	1.91E-03	3.82E-04	2.5254	0.0413
Mes(Season)	8	3.17E-03	3.97E-04	1.1204	0.3806
ZoxSea	12	4.23E-03	3.52E-04	1.1747	0.3117

Tabla Suplementaria 5.1 (Continuación)

Quincena(Me(Sea))	9	1.87E-03	2.08E-04	8.162	0.0001
ZoxMe(Sea)**	30	7.98E-03	2.66E-04	1.1483	0.3116
Sec(Zo)xSea	15	3.36E-03	2.24E-04	1.2978	0.2462
ZoxQu(Me(Sea))	36	1.91E-03	5.31E-05	2.0922	0.0074
Sec(Zo)xMe(Sea)**	38	7.74E-03	2.04E-04	7.3671	0.0001
Ses(Zo)xQu(Me(Sea))	42	1.03E-03	2.45E-05	0.5118	0.9953
Res	404	1.93E-02	4.78E-05		
Total	606	0.20982			

Tabla Suplementaria 5.2 Resultados del análisis espaciotemporal tipo PERMANOVA sobre las diferentes especies de escifozoos. Los resultados en negrita indican diferencias significativas. Zo: Zona, Sea: Season, Sec: Sector, Me: Mes, Qu: Quincena

Source	df	SS	MS	Pseudo-F	P(MC)
Cotylorhiza tuberculata					
Zona	4	30.707	7.6768	0.9234	0.5932
Season	2	686.4	343.2	4.0103	0.0405
Sector(Zona)	5	48.293	9.6586	0.31129	0.9016
Mes(Season)	5	395.35	79.071	0.92349	0.5436
ZoxSea	8	117.56	14.696	0.77192	0.7817
Quincena(Me(Sea))	5	542.61	108.52	2.6103	0.0532
ZoxMe(Sea)**	20	827.61	41.381	1.511	0.09
Sec(Zo)xSea	10	240.72	24.072	0.77283	0.6479
ZoxQu(Me(Sea))	20	452.04	22.602	0.54363	0.9171
Sec(Zo)xMe(Sea)**	25	789.25	31.57	0.81984	0.6989
Ses(Zo)xQu(Me(Sea))	25	1039.4	41.576	1.9836	0.005
Res	270	5659.1	20.96		
Total	399	12362			
Zo	4	40.782	10.196	0.37285	0.8316
Sea	2	1310	655.02	23.954	0.0001
ZoxSea	8	233.2	29.15	1.066	0.3862
Res	385	10528	27.345		
Total	399	12362			
Para el nivel 'Primavera' del factor 'Season'					
Grupos	t			P (MC)	
Z1, Z3	1			0.3661	
Z1, Z2	El denominador es 0				
Z1, Z5	1			0.3527	
Z1, Z4	El denominador es 0				
Z3, Z2	1			0.3473	
Z3, Z5	1			0.3712	
Z3, Z4	1			0.3596	
Z2, Z5	1			0.3532	
Z2, Z4	El denominador es 0				
Z5, Z4	1			0.3617	
Para el nivel 'Verano' del factor 'Season'					
Grupos	t			P (MC)	

Tabla Suplementaria 5.2 (Continuación)

Z1, Z3	0.54443	0.5966			
Z1, Z2	4.687	0.0001			
Z1, Z5	0.34833	0.7223			
Z1, Z4	0.52897	0.5968			
Z3, Z2	2.8257	0.0059			
Z3, Z5	9.289E-2	0.9257			
Z3, Z4	0.88646	0.3776			
Z2, Z5	2.2906	0.0235			
Z2, Z4	3.2074	0.0017			
Z5, Z4	0.71055	0.4808			
Éfiras de <i>Cotylorhiza tuberculata</i>					
Grupos	t	P(MC)			
Z1, Z3	1.1935	0.2388			
Z1, Z2	0.43698	0.6565			
Z1, Z5	2.0031	0.0489			
Z1, Z4	0.89269	0.3726			
Z3, Z2	1.1413	0.2559			
Z3, Z5	0.90621	0.3594			
Z3, Z4	1.0759	0.2838			
Z2, Z5	1.4974	0.141			
Z2, Z4	0.44657	0.655			
Z5, Z4	1.0198	0.3049			
Source	df	SS	MS	Pseudo-F	P(MC)
<i>Rhizostoma pulmo</i>					
Zona	4	90.242	22.561	1.8065	0.1588
Season	3	56.605	18.868	1.3031	0.3329
Sector(Zona)	5	34.699	6.9398	2.1791	0.0689
Mes(Season)	7	120.73	17.247	2.7089	0.0258
ZoxSea	12	104.26	8.6883	1.1212	0.3571
Quincena(Me(Sea))	8	29.521	3.6902	2.8185	0.0148
ZoxMe(Sea)**	28	260.53	9.3048	1.6419	0.0424
Sec(Zo)xSea	15	41.176	2.7451	0.83162	0.6318
ZoxQu(Me(Sea))	32	102.04	3.1889	2.4357	0.0044
Sec(Zo)xMe(Sea)**	35	126.55	3.6157	2.4204	0.0012
Ses(Zo)xQu(Me(Sea))	40	52.37	1.3093	0.50209	0.9958
Res	390	1017	2.6076		
Total	579	2112.5			
Zo	4	61.108	15.277	4.7494	0.0008
Sea	3	48.51	16.17	5.0271	0.0022
ZoxSea	12	93.899	7.8249	2.4327	0.0055
Res	560	1801.3	3.2166		
Total	579	2112.5			
Para el nivel 'Invierno' del factor 'Season'					
Grupos	t	P(MC)			
Z1, Z3	1.1054	0.2858			
Z1, Z2	0.98614	0.3398			
Z1, Z5	1.0887	0.2863			

Tabla Suplementaria 5.2 (Continuación)

Z1, Z4	1.1054	0.2812
Z3, Z2	2.9067	0.0083
Z3, Z5	1	0.3282
Z3, Z4	El denominador es 0	
Z2, Z5	2.316	0.0301
Z2, Z4	2.9067	0.0074
Z5, Z4		0.3341
Para el nivel 'Primavera' del factor 'Season'		
Grupos	t	P(MC)
Z1, Z3	8.211E-2	0.93
Z1, Z2	3.6266	0.0004
Z1, Z5	1.4029	0.164
Z1, Z4	1.1651	0.249
Z3, Z2	3.6053	0.0005
Z3, Z5	1.3581	0.1748
Z3, Z4	1.2375	0.2151
Z2, Z5	2.7571	0.0071
Z2, Z4	3.8505	0.0004
Z5, Z4	1.8961	0.0615
Para el nivel 'Verano' del factor 'Season'		
Grupos	t	P(MC)
Z1, Z3	1.7142	0.0933
Z1, Z2	2.7444	0.0083
Z1, Z5	2.0017	0.0524
Z1, Z4	0.40932	0.6849
Z3, Z2	3.0986	0.0019
Z3, Z5	2.3408	0.0197
Z3, Z4	1.6742	0.0988
Z2, Z5	0.5101	0.6075
Z2, Z4	2.8524	0.0053
Z5, Z4	2.1024	0.0389
Para el nivel 'Otoño' del factor 'Season'		
Grupos	t	P(MC)
Z1, Z3	El denominador es 0	
Z1, Z2	2.0113	0.0522
Z1, Z5	El denominador es 0	
Z1, Z4	1	0.3207
Z3, Z2	2.0113	0.0525
Z3, Z5	El denominador es 0	
Z3, Z4	1	0.3318
Z2, Z5	2.0113	0.0508
Z2, Z4	0.72106	0.4779
Z5, Z4	1	0.3217
Éfiras de <i>Rhizostoma pulmo</i>		
Grupos	t	P(MC)
Z1, Z3	1.9567	0.0572

Tabla Suplementaria 5.2 (Continuación)

Source	df	SS	MS	Pseudo-F	P(MC)
Z1, Z2	2.8419			0.0063	
Z1, Z5	1.4155			0.1632	
Z1, Z4	2.1752			0.0333	
Z3, Z2	4.82			0.0001	
Z3, Z5	2.3831			0.0195	
Z3, Z4	1.5494			0.1238	
Z2, Z5	4.4304			0.0003	
Z2, Z4	4.979			0.0001	
Z5, Z4	3.8686			0.0003	
Aurelia solida					
Zona	4	2.4098	0.60246	0.62843	0.7202
Season	1	1.5552	1.5552	1.2125	0.3284
Sector(Zona)	5	1.412	0.2824	0.8301	0.5337
Mes(Season)	3	3.7685	1.2562	1.0691	0.4696
ZoxSea	4	2.4807	0.62018	0.5791	0.7656
Quincena(Me(Sea))	4	6.0828	1.5207	3.0039	0.0405
ZoxMe(Sea)**	12	16.978	1.4148	3.5857	0.0012
Sec(Zo)xSea	5	2.1042	0.42084	1.2371	0.2971
ZoxQu(Me(Sea))	16	5.6341	0.35213	0.69558	0.7679
Sec(Zo)xMe(Sea)**	15	2.9652	0.19768	0.38125	0.9712
Ses(Zo)xQu(Me(Sea))	20	10.125	0.50624	0.73343	0.7928
Res	170	117.34	0.69023		
Total	259	190.66			
Zo	4	3.5431	0.88577	1.2836	0.2749
Sea	1	2.3483	2.3483	3.4031	0.0724
ZoxSea	4	4.0272	1.0068	1.459	0.2184
Res	250	172.51	0.69005		
Total	259	190.66			
Para el nivel 'Invierno' del factor 'Season'					
Grupos	t			P(MC)	
Z1, Z3	0.79699			0.4382	
Z1, Z2	7.755E-2			0.9429	
Z1, Z5	1.0306			0.3108	
Z1, Z4	1.0306			0.3169	
Z3, Z2	1.6515			0.1115	
Z3, Z5	2.1455			0.0412	
Z3, Z4	2.1455			0.0424	
Z2, Z5	2.2477			0.0034	
Z2, Z4	2.2477			0.0322	
Z5, Z4	El denominador es 0				
Para el nivel 'Primavera' del factor 'Season'					
Grupos	t			P(MC)	
Z1, Z3	3.13			0.0024	
Z1, Z2	1.6174			0.1129	
Z1, Z5	0.81285			0.4210	

Tabla Suplementaria 5.2 (Continuación)

Z1, Z4	1.0489	0.2920
Z3, Z2	1.5645	0.1233
Z3, Z5	2.8733	0.0054
Z3, Z4	2.394	0.0196
Z2, Z5	1.2993	0.1963
Z2, Z4	0.80163	0.4198
Z5, Z4	0.57898	0.5606

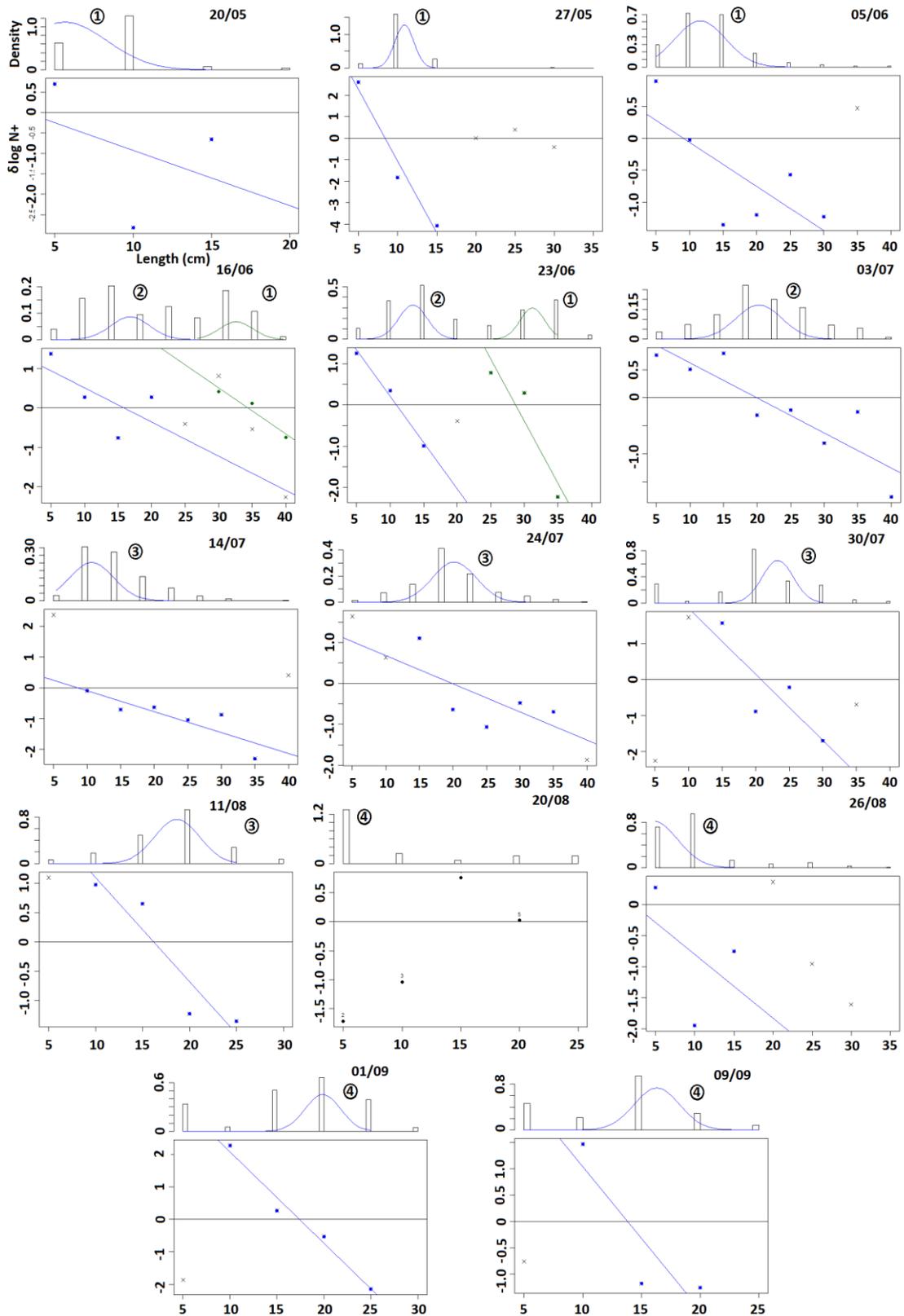


Figura Suplementaria 5.1. Implementación del método de Bhattacharya para la separación de una distribución en componentes gaussianos aplicado sobre la población de *Rhizostoma pulmo* existente en el Mar Menor durante el año 1997. Los números dentro de los círculos indican el número de la cohorte.

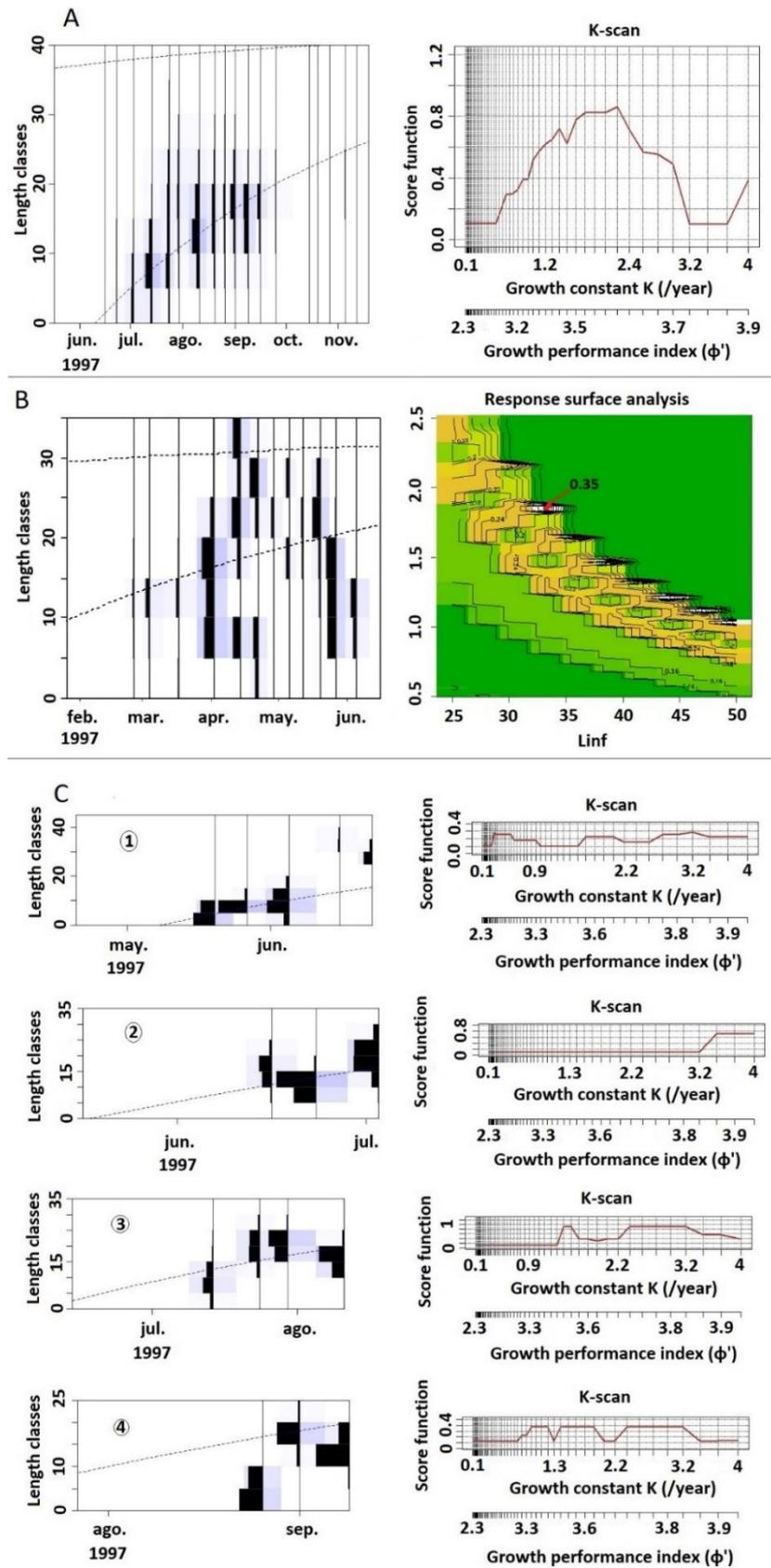


Figura Suplementaria 5.2. Resultado del análisis de crecimiento tipo ELEFAN para las tres especies de escifozoos analizadas. a) *Cotylorhiza tuberculata*. Izquierda: VBGF, Derecha: K scan b) *Aurelia solida*. Izquierda: VBGF, Derecha: RSA c) Diferentes cohortes de *Rhizostoma pulmo*. Izquierda: VBGF, Derecha: K scan

Anexo III: Material complementario al capítulo 6

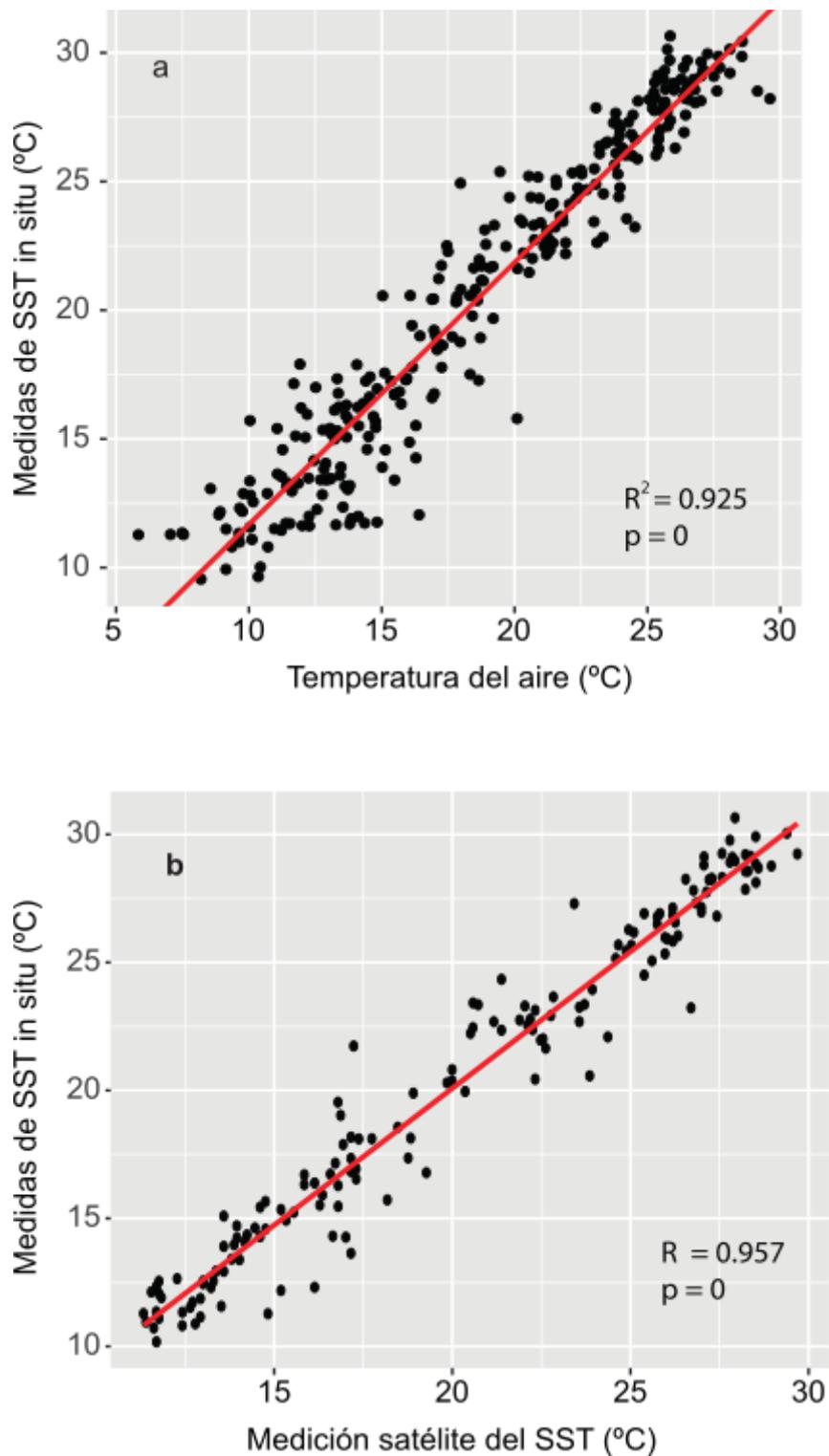


Figura Suplementaria 6.1. Correlación lineal entre las medidas *in situ* de la SST del Mar Menor y la temperatura del aire recogida por la estación meteorológica de San Javier (a), y las obtenidas por medición satélite por la sonda MODIS-Aqua (b).

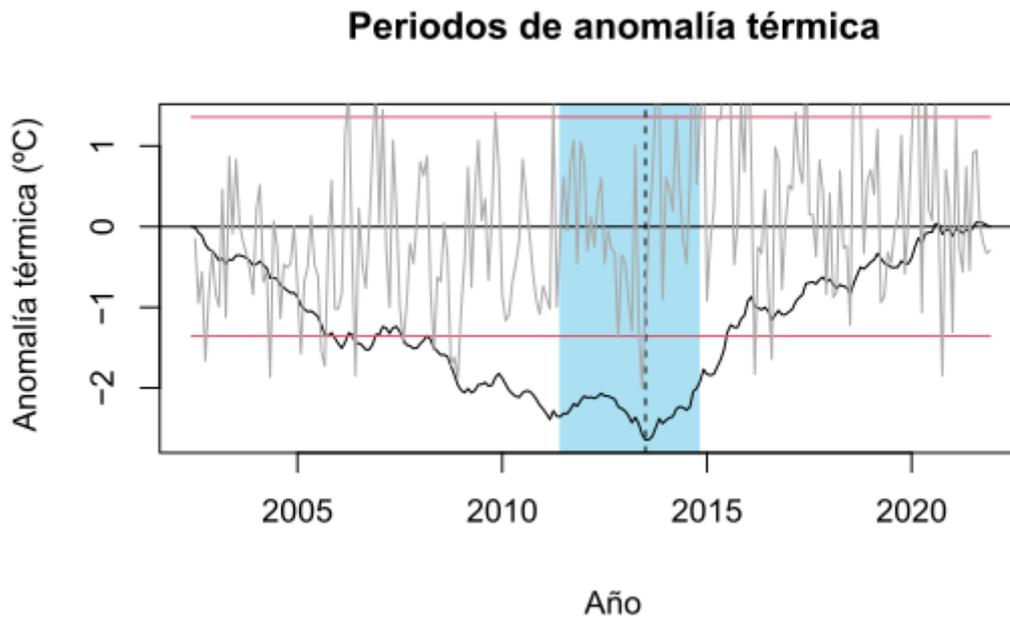


Figura Suplementaria 6.2. Periodos de anomalía térmica calculados para las mediciones de SST por la sonda del satélite MODIS-Aqua entre julio de 2002 y diciembre de 2021. Las líneas horizontales indican la anomalía térmica mensual (gris), la anomalía térmica acumulada por medio OLS-CUSUM (negro) y el umbral de probabilidad $p < 0.05$ del proceso de fluctuación empírico (efp, rojo). Las líneas discontinuas verticales indican los puntos de rotura y el área sombreada en azul indica el intervalo de confianza del punto de rotura.

El análisis de anomalía térmica revela la existencia de un cambio estructural en la anomalía térmica acumulada, de negativo a positivo, entre 2011 y 2013 (Figura 6.1 y Figura Suplementaria 6.2). El análisis de puntos de rotura indica la existencia de un único punto de ruptura en julio de 2013 (junio 2011 – noviembre 2014 como intervalo de confianza) (Figura Suplementaria 6.2). Las diferencias entre los dos métodos utilizados se deben a la longitud de las series de datos: la de temperatura del aire comienza en enero de 1997 y la medición vía satélite se realiza desde julio de 2002.

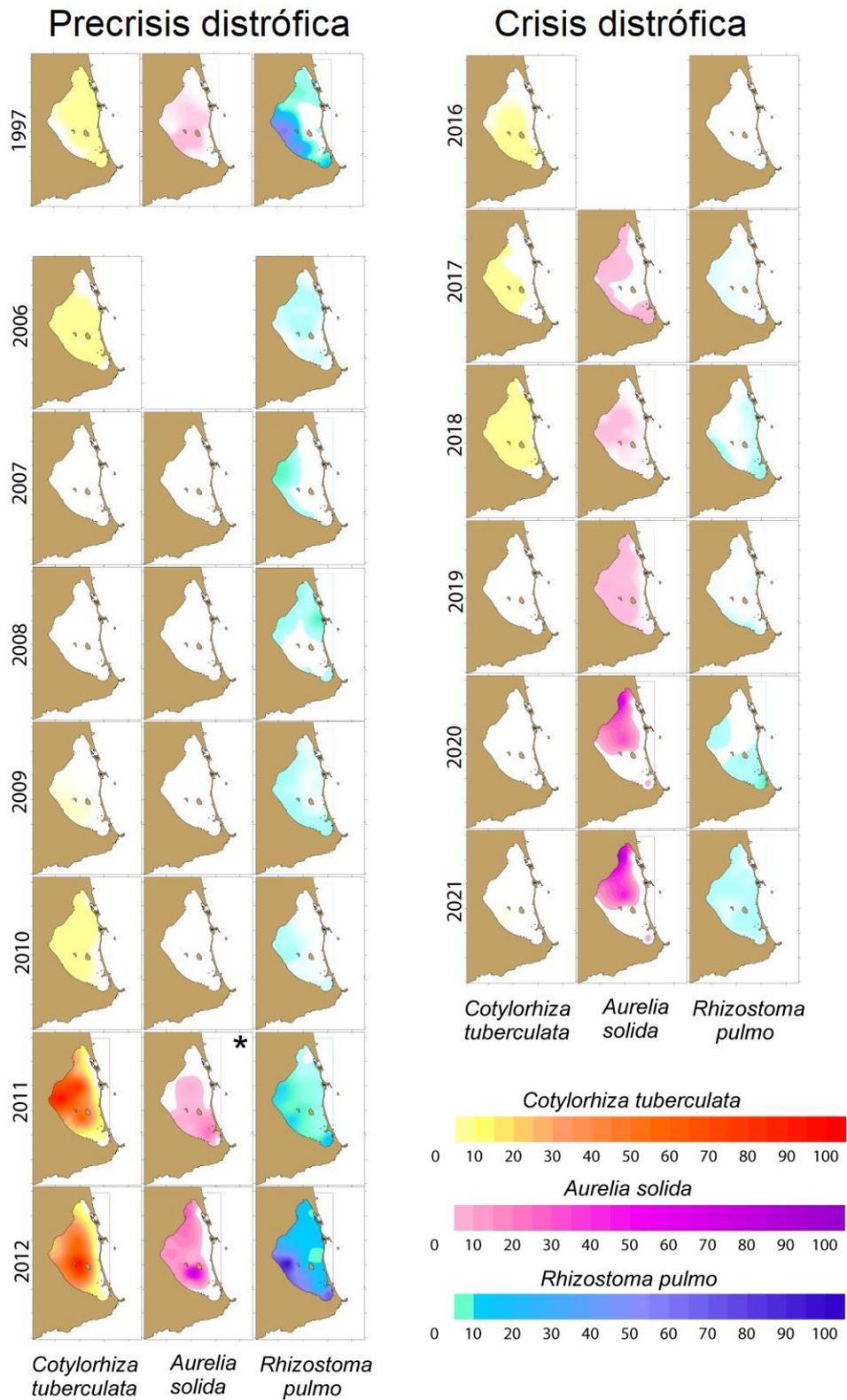


Figura Suplementaria 6.3. Mapa de distribución horizontal anual de *Cotylorhiza tuberculata*, *Aurelia solida* y *Rhizostoma pulmo* durante el periodo precrisis (izquierda) y de crisis distróficas (derecha). Las abundancias están estandarizadas en una escala de 0 al 100 % de la máxima abundancia registrada. Los mapas de distribución de 2006 y 2016 se han omitido debido a que la monitorización comenzó después de la desaparición de esta especie. *El mapa de 2011 debe interpretarse con precaución ya que todos los individuos murieron antes de superar la clase de talla de 0 a 5 cm.

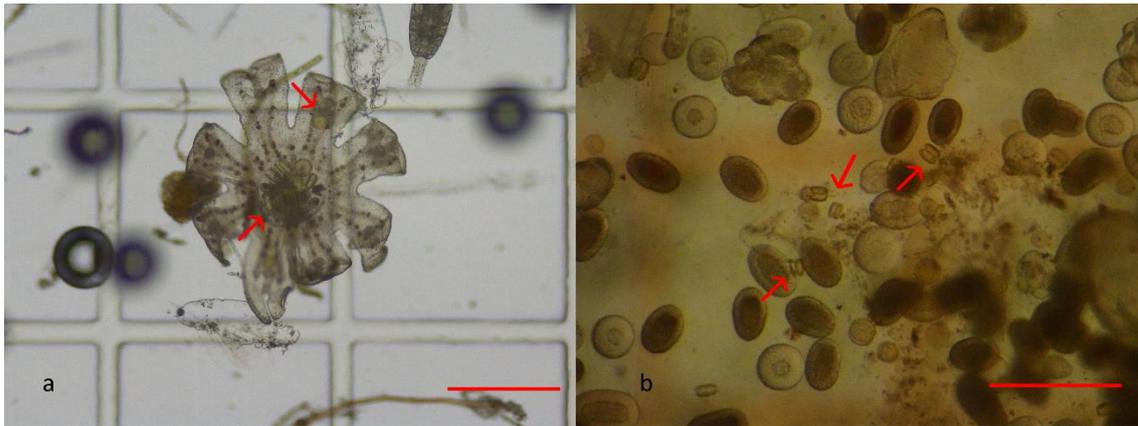


Figura Suplementaria 6.4. a) Éfira de *Cotylorhiza tuberculata* con el sistema digestivo lleno de diatomeas del género *Coscinodiscus*. b) Plánulas de *Aurelia solida* y diatomeas del género *Coscinodiscus* atrapadas en los filamentos gástricos de una *A. solida* madura. Las flechas rojas indican la presencia de *Coscinodiscus*. Barras de escala 500 μm. Fotografías: a) Teresa Montañó-Barroso, b) Alfredo Fernández-Alías.

Tabla Suplementaria 6.2. Asociación térmica las tres especies de escifozoos estudiadas, para cada etapa del desarrollo y clase de talla, dentro de la totalidad de la serie de datos e individualmente para cada uno de los periodos de anomalía térmica y estado ecológico.

Periodo completo (1997-2021)																		
	<i>Cotylorhiza tuberculata</i>						<i>Aurelia solida</i>						<i>Rhizostoma pulmo</i>					
	Éfira	0-10 cm	10-20 cm	20-30 cm	>30 cm	Medusa	Éfira	0-5 cm	5-10 cm	10-15 cm	>15 cm	Medusa	Éfira	0-10 cm	10-20 cm	20-30 cm	>30 cm	Medusa
Rango térmico (°C)	9.7-30.1	10.3-31.5	11.2-31.5	12.2-31.5	13.3-31.5	10.3-31.5	9.2-29.0	9.5-29.5	9.6-29.5	9.7-28.4	10.2-28.5	9.5-29.5	9.3-29.6	9.5-30.5	9.5-31	9.9-31	9.9-30.5	9.5-31
Asociación térmica (°C)	27-29	26-29	25-30	26-29		25-30	10-17		23-27					21-29	23-30	25-29	26-28	23-29
pvalue	0.018	0.001	0.005	0.003	0.065	0.004	0.004	0.122	0.0401	0.142	0.076	0.167	0.175	0.007	0.003	0.001	0.012	0.005
Primer periodo de anomalía térmica (1997)																		
Rango térmico (°C)	16-29.4	16.8-29.7	16.4-29.7	16.3-29.7	16.6-16.8	16.3-29.7	11.9-29.0	17.1-22.9	16.2-26.3	16-27.7	16-26	16-27.7	12-28.7	17.1-29.4	16.9-29.4	16.2-29.4	16.9-27.4	16.2-29.4
Asociación térmica (°C)	26-28		26-29	26-29	16-17	26-29	12-14	18-19	16-18						26-28	25-28	26-28	
pvalue	0.026	0.077	0.023	0.028	0.005	0.034	0.015	0.042	0.012	0.073	0.060	0.072	0.135	0.096	0.036	0.036	0.036	0.052
Segundo periodo de anomalía térmica (2006-2010)																		
Rango térmico (°C)	9.7-30.1	22.6-31.5	17-31.5	16.2-31.5	16.7-31.5	16.2-31.5	9.2-29 °C	9.5-21.5	-	-	-	9.5-	9.3-29.6	9.5-30.1	9.5-31	10.7-31	10.3-30.5	9.5-31
Asociación térmica (°C)		28.5-30.5	24.5-30.5	20.5	21.5-31.5	24.5-30.5		9.5-16.5	-	-	-	9.5-16.5	9-13	22-24	26-31	27-30		27-30
pvalue	0.075	0.001	0.000	0.012	0.015	0.002	0.076	0.002	-	-	-	0.002	0.047	0.030	0.000	0.004	0.211	0.004
Tercer periodo de anomalía térmica (2011-2021)																		
Rango térmico (°C)	11.5-28.6	10.3-30.6	13-30.9	12.7-30.9	13.3-30.6	10.3-30.9	9.6-25.1	9.6-29.5	9.6-29.5	9.7-28.4	10.2-28.5	9.6-29.5	9.7-28.8	9.8-30.4	10.1-31	9.9-30.6	9.9-30.3	9.8-31
Asociación térmica (°C)	27.5-28.5	27.5-29.5	25.5-29.5	26.5-28.5	26.5-28.5	25.5-29.5	11.5		23.5-26.5						23-30	28-29	26-29	23-29
pvalue	0.029	0.015	0.008	0.017	0.049	0.011	0.028	0.122	0.041	0.166	0.135	0.199	0.323	0.060	0.015	0.030	0.043	0.023
Periodo precrisis distróficas (1997-2015)																		
Rango térmico (°C)	9.7-30.1	10.3-31.5	11.2-31.5	12.2-31.5	16.6-31.5	10.3-31.5	9.2-29	9.5-28.4	12.2-28.4	12.5-28.4	16-26 °C	9.5-28.4	9.3-29.6	9.5-30.1	9.5-31	10.3-31	10.3-30.5	9.5-31
Asociación térmica (°C)	27.5-28.5	26.5-29.5	25.5-29.5	26.5-29.5		25.5-29.5	10.5-16.5	11.5						21-29	23-30	25-29	26-28	23-29
pvalue	0.013	0.005	0.009	0.023	0.312	0.011	0.037	0.021	0.079	0.092	0.108	0.278	0.207	0.008	0.003	0.002	0.026	0.005
Periodo de crisis distróficas (2016-2021)																		
Rango	11.6-	10.5-	13-	12.7-	13.3-	10.5-	9.6-	9.6-	9.6-	9.7-	10.2-	9.6-29.5	9.7-	9.8-	10.6-	9.9-	9.9-	9.8-30.9

térmico (°C)	28.6	30.6	30.9	30.9	30.6	30.9	25.1	29.5	29.5	28.4	28.5		28.6	30.5	30.9	30.6	30.3		
Asociación térmica (°C)	24.5- 27.5	27.5- 29.5	27.5- 30.5	26.5- 30.5	26.5- 28.5	26.5- 30.5	15.5- 19.5							12-20			27-31		
pvalue	0.010	0.002	0.000	0.002	0.002	0.000	0.003	0.127	0.131	0.135	0.146	0.230	0.004	0.250	0.111	0.035	0.146	0.146	

Anexo IV: Material suplementario al capítulo 8

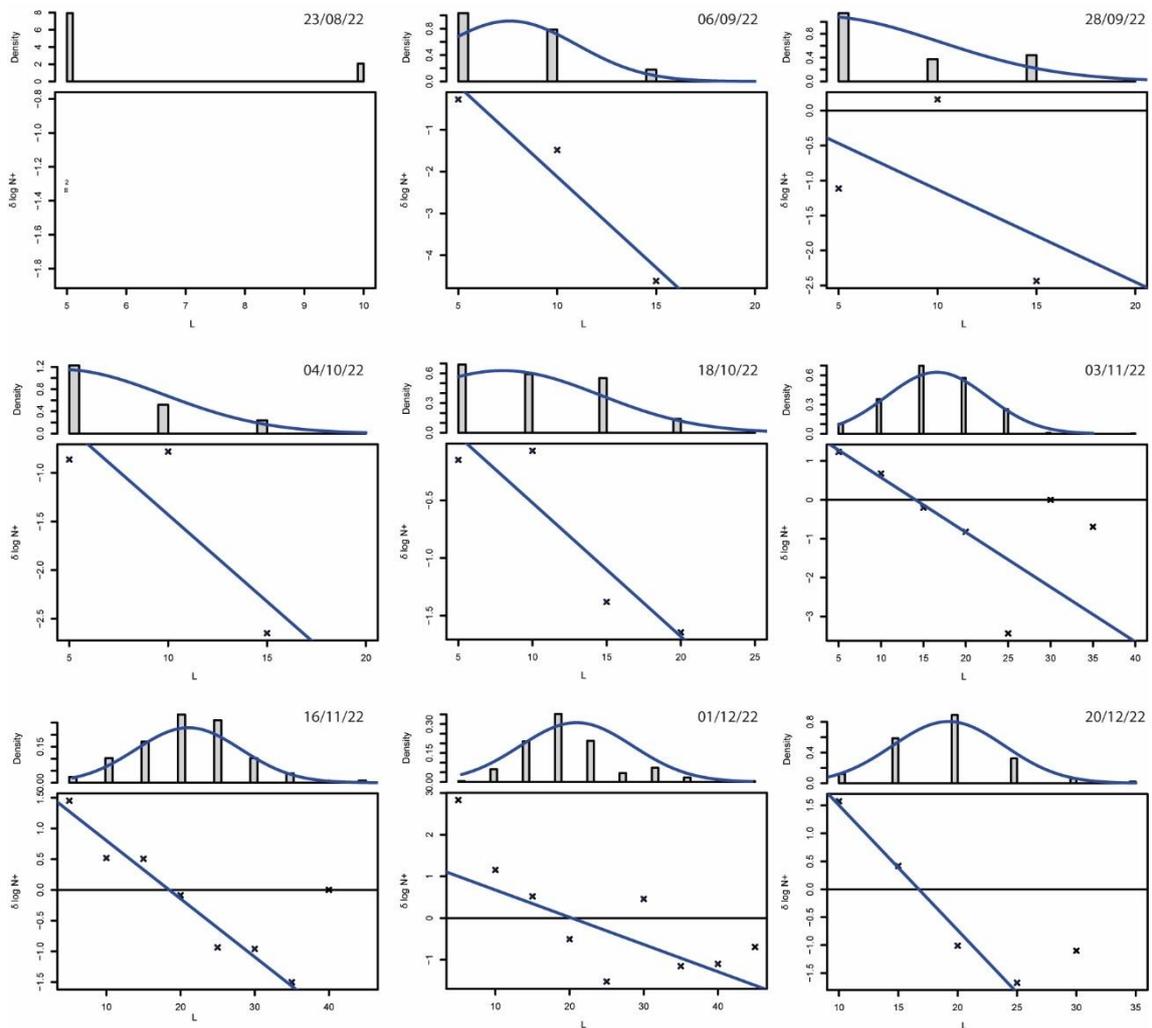


Figura Suplementaria 8.1. Implementación del método de Bhattacharya para la separación de una distribución en componentes gaussianos aplicado sobre la población de *Phyllorhiza punctata* existente en el Mar Menor durante el año 2022.

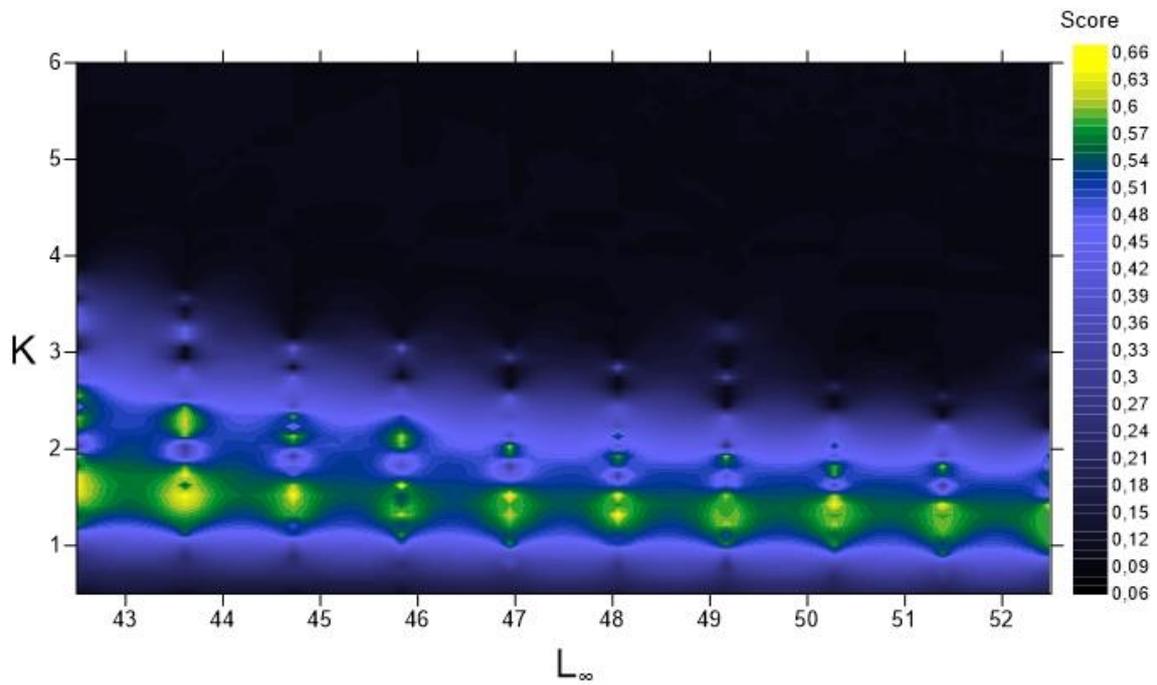


Figura Suplementaria 8.2. Puntuación de los modelos para la estimación de los parámetros de la función de crecimiento de Von Bertalanffy (VBGF) a través de un análisis de respuesta superficial (RSA) con una K y un L_{∞} móviles.

Tabla Suplementaria 8.1. Presencia de zooxantelas en las diferentes poblaciones de *Phyllorhiza punctata* del mar Mediterráneo. La inferencia desde fotografía está basada en la escala de coloración descrita en Bolton & Graham (2004).

País	Zooxantelas	Prueba	Referencia
Chipre	Sí	Inferido de la fotografía	Kaminas <i>et al.</i> , 2022
Egipto	Sí	Texto + Fotografía	Madkour <i>et al.</i> , 2021
Grecia	Sí	Texto + Fotografía	Abed-Navandi, 2007; Dall'Olio <i>et al.</i> , 2022
Israel	Eventualmente	Texto + Fotografía	Galil <i>et al.</i> , 2009
Italia	No	Inferido de la fotografía	Boero <i>et al.</i> , 2009; Deidun <i>et al.</i> , 2017
Líbano	No clarificado		Dailianis <i>et al.</i> , 2016
Libia	No	Inferido de la fotografía	Rizgalla & Crocetta, 2020
Malta	Sí	Texto + Fotografía	Deidun <i>et al.</i> , 2017
España	Eventualmente	Inferido de la coloración observada	Esta tesis
Siria	No	Inferido de la fotografía	Durgham <i>et al.</i> , 2011
Túnez	Baja concentración o ausencia	Texto + Fotografía	Gueroun <i>et al.</i> , 2015; Stamouli <i>et al.</i> , 2017
Turquía	Sí	Texto + Fotografía	Cevik <i>et al.</i> , 2011

Tabla Suplementaria 8.2. Observaciones de *Phyllorhiza punctata* en el mar Mediterráneo, golfo de Cádiz y Mar Rojo. SST: Temperatura superficial del mar (° C); SSS: Salinidad superficial del mar; SSC: Concentración de clorofila *a* en la superficie del mar (µg/l).

Fuente	Día	Mes	Año	Abundancia	País	Lat	Lon	SST	SSS	SSC
Galil, 1990	NA	NA	1965	1 ind	Israel	32.38	34.86	NA	NA	NA
Atta (1991)	NA	7	1986	Medusas	Egipto	31.28	33.87	NA	NA	NA
Galil <i>et al.</i> , 2009	NA	1	2005	1 ind	Israel	32.82	34.95	17.81	39.00	0.30
Abed-Navandi & Kikinger, 2007	NA	9	2005	2 ind	Grecia	38.68	20.71	25.00	NA	0.12
Abed-Navandi & Kikinger, 2007	NA	9	2005	20 Éfiras	Grecia	38.68	20.71	25.00	NA	0.12
Galil <i>et al.</i> , 2009	14	10	2006	2 ind	Israel	32.82	34.95	26.84	NA	0.17
Abed-Navandi & Kikinger, 2007	NA	9	2006	>50 ind	Grecia	39.50	20.26	24.51	NA	0.27
Abed-Navandi & Kikinger, 2007	NA	9	2006	27 Éfiras	Grecia	38.68	20.71	24.51	NA	0.16
Boero <i>et al.</i> , 2009	1	10	2009	1 ind	Italia	40.84	9.71	20.72	NA	0.22
Galil <i>et al.</i> , 2009	27	7	2009	8 ind	Israel	31.80	34.61	28.44	NA	0.29
Galil <i>et al.</i> , 2009	27	7	2009	4 ind	Israel	31.82	34.55	28.15	NA	0.29
Dall'Olio <i>et al.</i> , 2022	NA	NA	2009	Medusas	Grecia	39.50	20.26	NA	NA	NA
Cevik <i>et al.</i> , 2011	24	10	2010	1 ind	Turquía	36.58	36.13	25.70	38.60	0.35
JeDI_MBARI	5	7	2011	NA	Israel	32.87	35.07	27.57	NA	0.33
Gülşahin <i>et al.</i> , 2012	8	9	2011	4 ind/m2	Turquía	36.78	28.64	21.64	23.32	0.11
Gülşahin <i>et al.</i> , 2012	15	9	2011	4 ind/m2	Turquía	36.78	28.64	24.74	30.46	0.11
Gülşahin <i>et al.</i> , 2012	22	9	2011	4 ind/m2	Turquía	36.78	28.64	26.71	21.05	0.11
Gülşahin <i>et al.</i> , 2012	2	10	2011	4 ind/m2	Turquía	36.78	28.64	28.82	26.13	0.19
Durgham, 2011	9	8	2011	1 ind	Siria	35.53	35.76	29.70	38.80	0.15
JellyWatch.org	16	10	2012	2 a 6 ind	Italia	40.99	9.62	21.45	35.98	0.22
OBIS	NA	8	2012	NA	Italia	40.91	9.50	26.55	37.97	0.17
Guéroun <i>et al.</i> , 2015	15	8	2012	1 metaéfira	Túnez	37.19	9.86	27.80	36.90	10.78
Guéroun <i>et al.</i> , 2015	15	8	2012	2 ind	Túnez	37.19	9.86	27.80	36.90	10.78
Guéroun <i>et al.</i> , 2015	NA	8	2012	50 ind/1000m3	Túnez	37.19	9.86	27.80	36.90	10.78
Guéroun <i>et al.</i> , 2015	NA	9	2012	8 ind/1000m3	Túnez	37.19	9.86	25.40	37.30	9.37
Guéroun <i>et al.</i> , 2015	NA	10	2012	7 ind/1000m3	Túnez	37.19	9.86	24.30	37.60	6.60
Guéroun <i>et al.</i> , 2015	NA	11	2012	10 ind/1000m3	Túnez	37.19	9.86	19.50	37.50	3.76
Stamouli <i>et al.</i> , 2017	NA	NA	2012	NA	Túnez	34.15	10.04	NA	NA	NA
Barrado <i>et al.</i> , 2014	NA	10	2012	Medusas	España	40.57	0.57	NA	NA	NA
GBIF	18	12	2013	NA	Israel	32.09	34.77	19.41	NA	NA
OBIS	NA	7	2013	NA	Italia	37.35	13.34	25.24	37.58	0.13
OBIS	NA	8	2013	NA	Italia	45.68	13.14	25.82	34.68	3.51
OBIS	NA	8	2013	NA	Italia	40.92	9.50	26.26	37.97	0.15
OBIS	NA	8	2013	NA	Italia	40.92	9.50	26.26	37.97	0.15
OBIS	NA	8	2013	NA	Italia	43.91	12.94	26.55	34.04	2.84
OBIS	NA	9	2013	NA	Italia	42.81	10.43	23.78	38.03	0.13
OBIS	NA	10	2013	NA	Italia	38.69	15.85	23.49	37.89	0.15
Guéroun <i>et al.</i> , 2015	NA	9	2013	1 ind/1000m3	Túnez	37.19	9.86	27.60	37.50	3.27
Guéroun <i>et al.</i> , 2015	NA	10	2013	1 ind/1000m3	Túnez	37.19	9.86	24.50	38.10	6.15
Killi, 2020	NA	NA	2013	NA	Turquía	36.78	28.64	NA	NA	NA
Dall'Olio <i>et al.</i> , 2022	NA	NA	2013	Medusas	Grecia	38.68	20.71	NA	NA	NA
OBIS	NA	10	2014	NA	Italia	40.18	8.46	22.47	37.65	0.17

Tabla Suplementaria 8.2 (Continuación)

OBIS	31	8	2014	1 ind	España	40.13	0.17	25.97	37.09	0.43
GBIF	12	7	2015	NA	Israel	31.84	34.64	28.01	NA	0.28
CIESM	10	8	2015	>100 ind	Túnez	37.15	9.96	28.74	NA	0.15
CIESM	17	8	2015	>100 ind	Túnez	37.15	9.96	28.74	NA	0.15
CIESM	24	8	2015	>100 ind	Túnez	37.15	9.96	28.74	NA	0.15
CIESM	31	8	2015	>100 ind	Túnez	37.15	9.96	28.74	NA	0.15
CIESM	7	9	2015	>100 ind	Túnez	37.15	9.96	26.26	NA	3.76
CIESM	14	9	2015	>100 ind	Túnez	37.15	9.96	26.26	NA	3.76
CIESM	21	9	2015	>100 ind	Túnez	37.15	9.96	26.26	NA	3.76
CIESM	28	9	2015	>100 ind	Túnez	37.15	9.96	26.26	NA	3.76
CIESM	5	10	2015	>100 ind	Túnez	37.15	9.96	23.49	NA	5.94
CIESM	12	10	2015	>100 ind	Túnez	37.15	9.96	23.49	NA	5.94
CIESM	19	10	2015	>100 ind	Túnez	37.15	9.96	23.49	NA	5.94
CIESM	26	10	2015	>100 ind	Túnez	37.15	9.96	23.49	NA	5.94
OBIS	NA	9	2015	NA	Italia	40.28	17.85	26.41	38.58	0.28
OBIS	27	8	2015	NA	España	41.12	1.28	25.82	37.50	0.15
Rizgalla & Crocetta, 2020	19	1	2015	1 ind	Libia	32.44	14.88	16.50	NA	0.41
Dailianis <i>et al.</i> , 2016	27	10	2015	1 ind	Líbano	33.44	35.20	27.57	NA	0.13
GBIF	16	9	2016	NA	Grecia	38.69	20.71	25.97	NA	0.13
GBIF	16	9	2016	NA	Grecia	38.69	20.71	25.97	NA	0.13
GBIF	17	9	2016	NA	Grecia	38.77	20.82	25.82	NA	0.13
OBIS	18	7	2016	NA	España	40.52	0.62	25.50	36.80	0.20
Deidun <i>et al.</i> , 2017	NA	10	2016	>10 ind	Malta	35.95	14.43	16.70	49.51	0.15
Deidun <i>et al.</i> , 2017	2	11	2016	15 ind	Malta	35.95	14.43	16.70	49.51	0.15
Deidun <i>et al.</i> , 2017	3	11	2016	38 ind	Malta	35.95	14.43	16.70	49.51	0.15
Deidun <i>et al.</i> , 2017	6	11	2016	1 ind	Malta	35.95	14.40	16.70	49.51	0.15
Deidun <i>et al.</i> , 2017	7	11	2016	1 ind	Malta	35.96	14.43	16.70	49.51	0.15
Killi, 2020	NA	8	2016	Éfiras	Turquía	36.78	28.64	29.07	20.79	0.11
Killi, 2020	NA	9	2016	Medusas	Turquía	36.78	28.64	NA	NA	0.13
Killi, 2020	NA	10	2016	Medusas	Turquía	36.78	28.64	24.27	NA	0.14
CIESM	28	8	2017	>100 ind	Túnez	34.60	10.61	29.46	NA	2.84
CIESM	4	9	2017	>100 ind	Túnez	34.60	10.61	26.84	NA	3.90
CIESM	11	9	2017	>100 ind	Túnez	34.60	10.61	26.84	NA	3.90
CIESM	18	9	2017	>100 ind	Túnez	34.60	10.61	26.84	NA	3.90
CIESM	25	9	2017	>100 ind	Túnez	34.60	10.61	26.84	NA	3.90
CIESM	2	10	2017	>100 ind	Túnez	34.60	10.61	23.78	NA	4.04
CIESM	2	10	2017	>100 ind	Israel	32.02	34.71	26.84	NA	0.29
CIESM	9	10	2017	>100 ind	Israel	32.02	34.71	26.84	NA	0.29
CIESM	16	10	2017	>100 ind	Israel	32.02	34.71	26.84	NA	0.29
CIESM	23	10	2017	>100 ind	Israel	32.02	34.71	26.84	NA	0.29
CIESM	30	10	2017	>100 ind	Israel	32.02	34.71	26.84	NA	0.29
CIESM	2	10	2017	>100 ind	Israel	31.77	34.59	26.99	NA	0.43
CIESM	9	10	2017	>100 ind	Israel	31.77	34.59	26.99	NA	0.43
CIESM	16	10	2017	>100 ind	Israel	31.77	34.59	26.99	NA	0.43
OBIS	NA	8	2017	NA	Italia	40.91	9.50	26.55	37.97	0.15

Tabla Suplementaria 8.2 (Continuación)

OBIS	NA	8	2017	NA	Italia	40.91	9.50	26.55	37.97	0.15
OBIS	NA	9	2017	NA	Italia	40.91	9.50	24.07	37.97	0.15
OBIS	NA	9	2017	NA	Italia	40.91	9.50	24.07	37.97	0.15
Stamouli <i>et al.</i> , 2017	3	8	2017	NA	Túnez	34.15	10.04	30.05	NA	4.33
Killi, 2020	NA	NA	2017	NA	Turquía	36.78	28.64	NA	NA	NA
Madkour <i>et al.</i> , 2021	28	11	2018	4 ind	Egipto	31.26	32.32	21.00	39.00	8.74
Enrique-Navarro & Prieto, 2020	1	8	2018	1 ind	España	36.53	-6.21	25.20	38.60	1.10
Enrique-Navarro & Prieto, 2020	6	8	2018	2 ind	España	36.53	-6.21	25.60	38.50	1.10
Enrique-Navarro & Prieto, 2020	7	8	2018	4 ind	España	36.53	-6.21	25.50	38.50	1.10
Enrique-Navarro & Prieto, 2020	13	8	2018	2 ind	España	36.53	-6.21	25.00	41.00	1.10
Enrique-Navarro & Prieto, 2020	6	10	2018	1 ind	España	36.53	-6.21	22.00	37.00	1.62
Fernández-Alías <i>et al.</i> , 2022	5	2	2018	6 ind	España	37.77	-0.77	12.41	41.62	3.73
Fernández-Alías <i>et al.</i> , 2022	28	6	2018	1 ind	España	37.72	-0.86	28.47	43.58	0.81
Killi, 2020	NA	NA	2018		Turquía	36.78	28.64	NA	NA	NA
GBIF	26	7	2019	NA	Israel	32.42	34.86	28.44	NA	0.19
OBIS	8	8	2019	NA	España	36.53	-6.22	23.78	NA	2.38
MedusApp	23	8	2019	11 a 99 ind	España	36.54	-6.23	23.78	NA	2.38
MedusApp	28	8	2020	2 a 5 ind	España	40.98	0.92	27.43	NA	0.37
GBIF	23	8	2021	NA	España	36.56	-6.22	23.78	NA	2.22
MedusApp	28	8	2021	1 ind	España	40.04	0.07	26.41	NA	0.15
MedusApp	4	9	2021	5 ind	España	40.06	0.13	26.55	NA	0.26
MedusApp	22	8	2021	5 a 10 ind	España	40.46	0.47	26.35	NA	0.33
Observadores del Mar	28	8	2021	6 a 10 ind	España	40.63	0.73	26.40	NA	1.62
Observadores del Mar	29	8	2021	1 ind	España	41.78	3.04	23.93	NA	0.14
Esta tesis	19	10	2021	0.0857 ind/100m3	España	37.70	-0.82	22.93	44.31	4.82
Esta tesis	17	11	2021	0.024 ind/100m3	España	37.77	-0.80	16.61	43.57	0.80
Esta tesis	17	11	2021	0.022 ind/100m3	España	37.74	-0.83	16.40	43.78	2.13
Esta tesis	1	12	2021	0.035 ind/100m3	España	37.77	-0.77	12.47	43.17	0.69
GBIF	15	9	2022	NA	Grecia	38.86	21.17	26.70	NA	4.65
GBIF	15	9	2022	NA	Grecia	38.86	21.17	26.70	NA	4.65
GBIF	30	8	2022	NA	Marruecos	35.10	-2.29	26.11	NA	0.31
GBIF	30	8	2022	NA	Marruecos	35.10	-2.29	26.11	NA	0.31
GBIF	14	8	2022	NA	Grecia	39.04	21.11	29.32	NA	3.51
GBIF	30	7	2022	NA	Israel	32.54	34.89	28.44	NA	0.20
GBIF	29	6	2022	NA	Grecia	39.64	20.16	26.70	NA	0.41
GBIF	29	6	2022	NA	Grecia	39.64	20.16	26.70	NA	0.41
Kaminas <i>et al.</i> , 2022	6	2	2022	1 ind	Chipre	35.01	34.06	16.00	NA	0.17
MedusApp	1	11	2022	1 ind	España	37.91	-0.72	21.02	NA	0.80
MedusApp	9	8	2022	NA	España	40.36	0.40	28.44	NA	0.44
MedusApp	23	7	2022	11 a 99 ind	España	40.46	0.47	27.28	NA	0.37
MedusApp	10	8	2022	2 a 5 ind	España	40.57	0.57	31.36	NA	15.32
MedusApp	14	8	2022	NA	España	36.50	-6.28	24.51	NA	3.76
MedusApp	21	8	2022	1 ind	España	36.54	-6.23	24.51	NA	3.76
MedusApp	14	8	2022	NA	España	36.54	-6.23	24.51	NA	3.76
MedusApp	14	8	2022	NA	España	36.54	-6.23	24.51	NA	3.76

Tabla Suplementaria 8.2 (Continuación)

MedusApp	14	8	2022	NA	España	36.54	-6.23	24.51	NA	3.76
MedusApp	21	8	2022	1 ind	España	36.54	-6.23	24.51	NA	3.76
MedusApp	13	8	2022	NA	España	36.54	-6.23	24.51	NA	3.76
MedusApp	14	8	2022	NA	España	36.54	-6.23	24.51	NA	3.76
MedusApp	9	8	2022	NA	España	36.54	-6.23	24.51	NA	3.76
MedusApp	14	8	2022	NA	España	36.54	-6.23	24.51	NA	3.76
MedusApp	30	7	2022	NA	España	36.54	-6.23	25.24	NA	2.56
MedusApp	8	8	2022	NA	España	36.54	-6.23	24.51	NA	3.76
MedusApp	14	8	2022	NA	España	36.54	-6.23	24.51	NA	3.76
MedusApp	26	8	2022	11 a 99 ind	España	36.54	-6.23	24.51	NA	3.76
MedusApp	21	8	2022	6 a 10 ind	España	36.54	-6.23	24.51	NA	3.76
MedusApp	31	7	2022	1 ind	España	36.54	-6.23	25.24	NA	2.56
MedusApp	7	8	2022	NA	España	36.54	-6.23	24.51	NA	3.76
MedusApp	2	8	2022	NA	España	36.54	-6.23	24.51	NA	3.76
MedusApp	25	8	2022	6 a 10 ind	España	36.54	-6.23	24.51	NA	3.76
MedusApp	8	8	2022	NA	España	36.54	-6.23	24.51	NA	3.76
Observadores del Mar	16	7	2022	1 ind	España	36.74	-3.78	26.11	NA	0.29
Observadores del Mar	15	10	2022	5 a 10 ind	España	37.73	-0.70	23.91	38.01	0.28
Observadores del Mar	10	11	2022	6 a 10 ind	España	37.79	-0.77	21.91	42.44	1.17
Observadores del Mar	25	10	2022	1 ind	España	37.97	-0.68	23.35	NA	NA
Observadores del Mar	26	10	2022	1 ind	España	37.98	-0.66	23.35	NA	NA
MedusApp	4	9	2022	11 a 99 ind	España	37.65	-0.73	27.08	43.95	0.56
MedusApp	1	9	2022	11 a 99 ind	España	37.65	-0.73	27.08	43.95	0.56
MedusApp	6	9	2022	6 a 10 ind	España	37.66	-0.71	26.75	38.54	0.16
MedusApp	20	8	2022	NA	España	37.68	-0.75	29.10	44.57	1.31
MedusApp	20	8	2022	11 a 99 ind	España	37.70	-0.75	29.21	44.65	0.69
MedusApp	21	8	2022	11 a 99 ind	España	37.70	-0.75	29.21	44.65	0.69
MedusApp	17	8	2022	100 a 1000 ind	España	37.66	-0.75	28.90	44.37	1.45
MedusApp	13	10	2022	1 ind	España	37.66	-0.75	23.34	42.77	2.59
MedusApp	12	9	2022	11 a 99 ind	España	37.68	-0.80	28.41	44.58	1.95
MedusApp	20	9	2022	6 a 10 ind	España	37.68	-0.78	24.37	43.22	4.68
MedusApp	19	8	2022	11 a 99 ind	España	37.77	-0.77	29.08	43.30	0.23
MedusApp	16	9	2022	NA	España	37.66	-0.75	24.54	43.61	1.47
MedusApp	15	9	2022	100 a 1000 ind	España	37.66	-0.71	25.24	38.14	0.21
MedusApp	3	9	2022	6 a 10 ind	España	37.68	-0.75	28.22	44.85	1.08
MedusApp	17	9	2022	100 a 1000 ind	España	37.68	-0.75	24.74	44.26	0.83
MedusApp	20	8	2022	11 a 99 ind	España	37.77	-0.77	29.08	43.30	0.23
MedusApp	19	8	2022	1 ind	España	37.80	-0.77	29.29	43.65	0.33
MedusApp	20	8	2022	11 a 99 ind	España	37.80	-0.79	29.48	43.85	0.38
MedusApp	13	11	2022	1 ind	España	37.80	-0.79	20.24	37.43	1.67
Esta tesis	2	8	2022	0.032 ind/100m3	España	37.65	-0.78	31.07	43.74	1.16
Esta tesis	23	8	2022	2.647 ind/100m3	España	37.70	-0.79	29.52	44.15	0.94
Esta tesis	6	9	2022	3.585 ind/100m3	España	37.70	-0.79	28.21	44.40	1.02
Esta tesis	28	9	2022	2.1 ind/100 m3	España	37.70	-0.79	24.51	43.65	1.89
Esta tesis	4	10	2022	1.677 ind/100m3	España	37.70	-0.79	23.53	43.71	1.66

Tabla Suplementaria 8.2 (Continuación)

Esta tesis	18	10	2022	1.459 ind/100m3	España	37.70	-0.79	23.37	43.06	1.75
Esta tesis	3	11	2022	1.252 ind/100m3	España	37.70	-0.79	23.03	42.90	1.66
Esta tesis	16	11	2022	0.389 ind/100m3	España	37.70	-0.79	20.01	42.55	2.04
Esta tesis	30	11	2022	0.319 ind/100m3	España	37.70	-0.79	15.50	42.69	1.19
Esta tesis	20	12	2022	0.080 ind/100m3	España	37.70	-0.79	15.24	42.01	2.25
Esta tesis	29	9	2022	0.006 ind/100m3	España	37.70	-0.79	25.03	37.92	0.30
Esta tesis	20	10	2022	0.106 ind/100m3	España	37.70	-0.79	23.89	38.00	0.40
Esta tesis	10	1	2023	0.005 ind/100m3	España	37.70	-0.79	14.62	41.81	1.47

Anexo V: Material suplementario al capítulo 9

Tabla Suplementaria 9.1. Detalles de la búsqueda por el método PRISMA. El nombre de cada género se ha buscado en las categorías *Abstract*, *Keyword* y *Título* en Scopus y en la categoría *Topic* en WOS. Para los géneros *Cyanea*, *Chrysaora*, *Pelagia* y *Polyrhiza* se ha añadido al algoritmo de búsqueda el término *Jellyfish* para evitar la aparición de artículos del campo de la micología. Para el género *Aurelia* se han añadido los términos *Bloom* y *Life cycle* debido al elevado número de artículos recuperados por su condición de especie modelo. Las filas en rojo representan los géneros no aceptados actualmente pero utilizados en la búsqueda bibliográfica (el nombre aceptado corresponde con el de la fila superior).

	Scopus	Web of Science	Scopus 2ª	WOS ª	Scopus 3ª	WOS 3ª	Añadidos por búsqueda hacia atrás	Selección tras análisis del abstract	Selección tras lectura completa	Duplicados en más de un género	Total
Algoritmo de búsqueda	Genus		Genus AND Jellyfish		Genus AND Jellyfish AND Bloom OR 'Life cycle'						
	BÚSQUEDA						SELECCIÓN				
Atolla	39		50						5	3	
Collapsis	0		0						0	0	
Atorella	4		8						2	1	
Liantha	0		1						0	0	
Linuche	38		52						6	4	
Nausithoe	27		42						7	2	
Nauphantha	0		0						0	0	
Palephyra	1		0						0	0	
Zonephyra	0		0						0	0	
Thecoscyphus	3		3						1	1	
Paraphyllina	10		9						1	1	
Nauphanthopsis	0		0						0	0	
Pericolpa	0		0						0	0	
Pericrypta	0		0						0	0	
Periphylla	61		93						16	6	
Periphyllosis	0		0				1		0	1	
Cyanea	1021		1077	178	306				20	4	
Desmonema	4		5						1	1	
Drymonema	10		8						2	2	
Chrysaora	391		473	186	309				45	14	
Dactylometra	8		6						0	0	
Kuragea	0		0						0	0	
Mawia	6		3				1		1	2	
Pelagia	373		350	137	175		2		24	7	

Sanderia	11	8					4	0
Neopelagia	0	0					0	0
Phacellophora	22	22					4	2
Aurelia	1892	3237	620	1008	164	314	48	18
Aurellia	2	10					0	0
Deepstaria	6	6					1	1
Aurosa	1	1					0	0
Diplulmaris	2	1					1	1
Ulmaropsis	0	0					0	0
Discomedusa	3	3					2	2
Floresca	1	0					0	0
Parumbrosa	2	1					1	1
Poralia	9	9					3	1
Stellamedusa	2	2					2	2
Sthenonia	0	0					0	0
Stygiomedusa	11	11					5	2
Tiburonia	2	2					2	2
Ulmaris	2	1					0	0
Cassiopea	171	233					14	6
Acromitoides	2	1					1	1
Acromitus	12	7				1	2	3
Crambessa	0	0					0	0
Catostylus	51	79				1	14	5
Loborhiza	0	1					0	0
Crambione	2	1				2	1	3
Crambionella	11	8				3	8	6
Leptobrachia	0	0					0	0
Cephea	21	10					3	1
Stylorhiza	0	0					0	0
Diplopilus	0	0					0	0
Perirhiza	0	0					0	0
Cotylorhiza	31	30					13	7
Marivagia	5	3					2	2
Netrostoma	7	4					4	1
Microstylus	0	0					0	0
Polyrhiza	448	513	0	0			0	0
Cotylorhizoides	0	0					0	0

Lobonema	6	3				2	1	3			
Lobonemoides	7	3				2	2	3			
Anomalorhiza	1	2					2	2			
Lychnorhiza	29	23					8	4			
Pseudorhiza	15	8					2	1			
Mastigias	34	43				1	10	5			
Desmostoma	0	0					0	0			
Mastigietta	0	0					0	0			
Phyllorhiza	49	51					2	2			
Versuriga	4	4					3	1			
Crossostoma	8	8					0	0			
Versura	2	2					0	0			
Eupilema	0	0					0	0			
Nemopilema	170	171					25	7			
Rhizostoma	103	94					14	7			
Rhopilema	152	177				1	28	7			
Nectopilema	0	0					0	0			
Stomolophus	71	76					6	3			
Thysanostoma	0	2					1	1			
Himantostoma	1	0					0	0			
Total	5305	6971	1121	1798	164	314	17	368	162	20	142

Tabla Suplementaria 9.2. Localización tipo y de ocurrencia de *bloom*. Coordenadas utilizadas para el cálculo del máximo, mínimo y valor promedio de clorofila *a* en la década 2010 a 2019 y las especies asignadas a cada localización. Una especie puede estar presente en más de una localización cuando ha realizado *blooms* en diferentes lugares y si la localización tipo y la de la proliferación no coinciden.

Localización	Coordenadas	Especies
Belice	19.25-23.5N, 74.25-84.25W	<i>Linuche unguiculata</i>
Mar Caribe	10.75-21.75N, 75.25-84.25W	<i>Linuche unguiculata</i>
Golfo de Davao	5.75-6.75N, 125.25-126.25E	<i>Linuche aquila</i>
Mar de China del este	17.75-27.25N, 123.75-127.75W	<i>Naushitoe punctata, Cynaea nozakii, Nemopilema nomurai</i>
Lurefjord	58.75-61.25N, 2.75-5.25E	<i>Peryphilla perypilla, Aurelia aurita</i>
Mar Amarillo	30.75-36.75N, 119.75-126.25E	<i>Cynaea nozakii, Aurelia coerulea, Nemopilema nomurai</i>
Mar de Wadden	53.25-54.25N, 5.25-5.75E	<i>Cynaea capillata, Cynaea lamarkii</i>
Cornwallis Island	74.25-75.25N, 94.25-94.75W	<i>Cynaea capillata</i>
Bahía de Monterrey	34.75-36.75N, 121.25-122.25W	<i>Atolla spp.</i>
Costa de Argentina	37.25-52.25S, 56.75-68.75W	<i>Atolla spp., Desmonema gaudichaudi, Chrysaora lactea, Lychnorhiza lucerna</i>
Mar de Bohai	37.75-41.75N, 118.75-121.75E	<i>Cynaea nozakii, Nemopilema nomurai</i>
Islas Virginia	17.75-18.75N, 65.25-67.25W	<i>Drymonema dalmatinum</i>
Isla los Coronados	32.25-32.75N, 117.25-117.75W	<i>Chrysaora achylos</i>
Bahía de Chesapeake	36.25-39.25N, 75.25-77.25E	<i>Chrysaora chesapeakei, Chrysaora quinquecirrha</i>
Oregón	44.75-48.75N, 123.25-125.75E	<i>Chrysaora fuscescens, Chrysaora colorata</i>
Central nuclear de Madrás	12.25N, 80.75E	<i>Chrysaora quinquecirrha</i>
Costa de Namibia	17.25-25.75S, 10.25-15.25E	<i>Chrysaora hysoscella</i>
Bocas de Kotor	18.25-18.75N, 42.25-42.75E	<i>Chrysaora hysoscella, Discomedusa lobata</i>
Mar de Bering	54.25-64.75N, 164.75-179.75W	<i>Chrysaora melanaster</i>
Bahía Paranagua	24.25-25.75S, 47.75-48.75W	<i>Chrysaora lactea, Lychnorhiza lucerna, Naushitoe aurea</i>
Costa de Perú	5.75-17.75S, 70.75-80.25W	<i>Chrysaora plocamia</i>
Adriático norte	41.75-45.75N, 12.25-15.75E	<i>Mawia benovici, Pelagia noctiluca, Aurelia sp., Aurelia sp.8</i>
Mar Balear	39.75-41.25N, 1.25-2.75E	<i>Pelagia noctiluca, Rhizostoma pulmo, Rhizostoma luteum</i>
Golfo de Túnez	35.75-37.25N, 10.25-10.75E	<i>Pelagia noctiluca</i>
Mar Egeo	38.25-41.25N, 22.75-26.75E	<i>Pelagia noctiluca</i>
Estrecho de Mesina	37.25-38.25N, 15.25-15.75E	<i>Pelagia noctiluca, Nausithoe marginata</i>
Mar de Alborán	35.25-36.75N, 1.75-4.75W	<i>Pelagia noctiluca</i>
Mar de Japón	38.75-49.25N, 132.75-142.25E	<i>Phacellophora camtschatica, Nemopilema nomurai</i>
Mar de Okhostk	45.75-55.25N, 141.75-156.25E	<i>Phacellophora camtschatica</i>
Mar del Norte	54.25-55.75N, 7.25-7.75E	<i>Aurelia aurita, Rhizostoma octopus</i>
Laguna de Thau	42.75-43.25N, 3.25-3.75E	<i>Aurelia coerulea</i>
Kiel Bight	54.25-55.25N, 10.25-10.75E	<i>Aurelia aurita</i>
Fiordo de Gullmar	58.25-59.25N, 11.25-11.75E	<i>Aurelia aurita</i>
Laguna Bizerta	37.25-37.75N, 9.25-10.25E	<i>Aurelia solida</i>
Bahía de Jiaozhou	37.75-39.75N, 121.25-125.25E	<i>Aurelia sp.1, Cynaea nozakii, Nemopilema nomurai</i>
Bahía de Gavelston	27.75-28.75N, 96.25-97.25W	<i>Aurelia sp.9</i>
Golfo de México	18.75-30.75N, 88.75-97.25W	<i>Aurelia sp.new, Stygiomedusa gigantea, Phyllorhiza punctata, Nausithoe rubra</i>

Tabla Suplementaria 9.2. (Continuación)

Isla de San Benedito	19.25-20.25N, 109.25-110.25W	<i>Deepstaria enigmatica</i>
Bahía Kuroshio/Suruga	34.25-35.25N, 138.25-138.75E	<i>Diplulmaris malayensis, Parumbrosa polylobata</i>
Cañón de Barkley	47.75-48.75N, 126.25-127.25W	<i>Poralia rufescens</i>
Bahía de Salinas	10.75-11.75N, 85.25-86.25W	<i>Stellamedusa ventana, Atorella vanhoeffeni</i>
Hawaii	18.75-21.75N, 154.75-158.25W	<i>Tiburonia granrojo, Cassiopea andromeda</i>
Florida Keys	20.25-26.25N, 80.25-83.25W	<i>Cassiopea xamachana, Cassiopea frondosa</i>
Islas Abaco	25.25-27.75N, 77.75-79.75W	<i>Cassiopea spp., Atorella octogonos</i>
Malta	36.25-38.25N, 12.25-15.75E	<i>Cassiopea andromeda</i>
Estrecho de Malacca	0.25-4.75N, 99.75-103.25E	<i>Acromitus hardenbergi, Acromitus flagellatus, Lobonemoides robustus, Lychnorhiza malayensis, Rhopilema esculentum, Rhopilema hispidum, Acromitus flagellatus</i>
Taiwán	21.25-25.25N, 119.75-121.75E	
Filipinas	8.25-18.25N, 121.25-126.25E	<i>Acromitoides purpureus, Paraphyllina intermedia, Pelagia panophyry, Sanderia malayensis, Discomedusa philippina, Cassiopea medusa, Netrostoma coeruleus, Phyllorhiza luzoni, Lobonemoides gracilis</i>
Nuevo Gales del sur	32.75-34.75S, 151.25-152.25E	<i>Catostylus mosaicus, Cyanea annanskala, Cyanea rosea, Cassiopea ndrosa</i>
Sureste asiático	10.25-20.25N, 108.25-121.75E	<i>Catostylus mosaicus, Crambione mastigiphora, Crambionella orsisi, Lobonema smithii, Lobonemoides gracilis, Mastigias spp.</i>
Pakistán	24.25-25.25N, 66.25-67.25E	<i>Catostylus perezii</i>
Estuarios de Portugal	38.75-41.25N, 8.75-9.25W	<i>Catostylus tagi</i>
Archipiélago malayo	0.75S-7.25N, 104.25-107.25E	<i>Crambione mastigiphora</i>
Noroeste de Australia	16.75-19.25S, 121.25-123.25E	<i>Crambione mastigiphora</i>
Golfo de Omán	22.25-26.75N, 56.75-60.25E	<i>Crambionella orsisi</i>
Golfo pérsico	23.75-29.75N, 48.25-55.75E	<i>Crambionella orsisi</i>
Costa de la India	14.25-17.25N, 80.25-83.25E	<i>Cambrionella annandalei</i>
Estuario de St. Lucia	27.25-29.25S, 32.25-32.75E	<i>Crambionella stuhlmanni</i>
Mar de Java	3.25-6.75S, 108.25-110.75E	<i>Cambrionella helmbiru</i>
Mar Rojo	18.75-30.25N, 32.25-38.75E	<i>Cephea cephea, Nausithoe thieli, Thysanostoma loriferum</i>
Bahía de Vlyho	37.25-38.25N, 20.25-21.25E	<i>Cotylorhiza tuberculata</i>
Mar Menor	37.25N, 1.25E	<i>Cotylorhiza tuberculata, Rhizostoma pulmo</i>
Costa de Israel	32.25-33.75N, 34.75-35.25E	<i>Cotylorhiza erythraea</i>
Kerala	7.75-8.25N, 76.75-77.25E	<i>Marivagia stellata</i>
Costa de Siria	35.75-37.25N, 34.75-35.75E	<i>Marivagia stellata</i>
Sarawak	1.75-3.25N, 111.25E	<i>Lobonema smithii</i>
Río de La Plata	34.75-36.75S, 55.75-57.25W	<i>Lychnorhiza lucerna</i>
Jellyfish Lake	6.75-7.75N, 133.75-134.75E	<i>Mastigias spp.</i>
Canal de San Jorge	49.75-53.75N, 3.25-8.25W	<i>Rhizostoma octopus, Paraphyllina ransonii</i>
Estrecho de Gibraltar	35.25-36.75N, 3.75-7.25W	<i>Rhizostoma pulmo, Rhizostoma luteum</i>
Bahía de Liadong	37.75-40.75N, 118.75-121.75E	<i>Rhopilema esculentum</i>
Yanagawa	33.25-34.75N, 129.75-131.25E	<i>Rhopilema esculentum</i>
Mediterráneo este	30.75-36.75N, 33.25-35.75E	<i>Rhopilema nomadica</i>
Golfo de Santa Clara	29.25-31.75N, 111.75-114.75W	<i>Stomolophus meleagris</i>

Tabla Suplementaria 9.2. (Continuación)

Golfo de California	25.75-28.25N, 109.75-111.75W	<i>Stomolophus meleagris</i>
Costa amazónica brasileña	0.75S-2.25N, 47.25-48.75W	<i>Stomolophus fritillarius</i>
Atlántico profundo	37.25-40.25N, 27.75-29.25W	<i>Nausithoe atlantica, Nausithoe globifera</i>
Océano Ártico	78.25-85.25N, 4.75-6.75W	<i>Nausithoe limpida</i>
Atlántico noroeste	33.75-38.75N, 68.75-70.75W	<i>Nauphantopsis diomedea, Rhopilema verrilli</i>
Península antártica	62.75-67.25S, 53.25-65.25W	<i>Diplulmaris antartica, Pseudorhiza haeckeli, Desmonema glaciale</i>
Mar de Salomón	5.75-11.75S, 114.25-118.25E	<i>Cassiopea ornata</i>
Ecuador	1.25-6.25S, 80.25-81.75W	<i>Catostylus ornatellus</i>
Borneo	0.75S-6.75N, 117.25-119.75E	<i>Catostylus townsendi</i>
Noreste de Australia	18.75-28.25S, 149.75-153.75E	<i>Netrostoma nuda</i>
Islas Andaman	10.75-13.75N, 92.25-93.25E	<i>Lobonemoides robustus</i>
Plataforma norte de Australia	3.25-17.25S, 135.25-141.25E	<i>Mastigietta palmpines, Thysanostoma thysanaura</i>

Tabla Suplementaria 9.3. Comportamiento de agregación, enjambre o *bloom* mostrado por las diferentes especies de la clase Scyphozoa para las que se ha encontrado al menos una referencia (88 de las 223 especies registradas a fecha de diciembre de 2020), factores promotores del *bloom* y pruebas apoyando a dicho factor junto con la referencia de la fuente original (N = 132 artículos). Las filas sombreadas indican que la especie no prolifera de forma masiva (especies no prolíficas).

Familia	Especie	Agregaciones, enjambres o blooms	Factor promotor del bloom	Pruebas	Referencias
Order Coronatae (Vanhöffen, 1888)					
Atollidae (Hickson, 1906)	<i>Atolla</i> spp.	No forma agregaciones, blooms o enjambres		No prolifera masivamente, pero está asociado a aguas cálidas de salinidades elevadas	Osborn <i>et al.</i> , 2007; Schiariti <i>et al.</i> , 2018
Linuchidae (Haeckel, 1880)	<i>Linuche unguiculata</i> (Swartz, 1788)	Agregaciones reproductivas, blooms y enjambres	El incremento térmico dispara la estrobilación. En laboratorio también ocurre por descensos bruscos de temperatura.	Parches estacionales formados tras el incremento térmico.	Kremer <i>et al.</i> , 1990; Larson, 1992; Segura-Puertas <i>et al.</i> , 2008
	<i>Linuche aquila</i> (Haeckel, 1880)	Bloom estacional	No clarificado	No estudiado	Guevara <i>et al.</i> , 2017
Nausithoidae (Haeckel, 1880)	<i>Nausithoe punctata</i> (Kölliker, 1853)	Blooms y agregaciones	Detección de un bloom después de un tifón y un descenso térmico	Detección tras 1 de los 6 cruceros realizados entre octubre 2007 y marzo 2009	Tseng <i>et al.</i> , 2015
	<i>Thecoscyphus zibrowii</i> (Werner, 1984)	No posee y no tiene fase medusa		Carece de fase medusa.	Sötje & Jarms, 2009
Periphyllidae (Haeckel, 1880)	<i>Periphylla periphylla</i> (Péron & Lesueur, 1810)	Alta concentración en fiordos, posible agregación, bloom y engambre	Sin clarificar, posiblemente ausencia de competidores, hábitat semiconfinado o la atenuación lumínica. Los enjambres en superficie son un comportamiento reproductivo.	Atenuación lumínica (campo) y cita de otras posibles causas no estudiadas	Fosså, 1992; Riemann <i>et al.</i> , 2006; Sørnes <i>et al.</i> , 2007; Ugland <i>et al.</i> , 2014; Båmstedt, 2020
Order Semaestomeae (Agassiz, 1862)					
Cyaneidae (Agassiz, 1862)	<i>Cyanea nozakii</i> (Kishinouye, 1891)	Bloom	Sin clarificar	El pico de concentración de la fase medusa ocurre en el rango térmico de 23 a 26.8 °C y la estrobilación de 22 a 25 °C	Dong, <i>et al.</i> , 2010; Feng <i>et al.</i> , 2015a
	<i>Cyanea capillata</i> (Linnaeus, 1758)	Podría producir blooms de poca intensidad	La temperatura parece actuar como regulador y la temporada de la especie se adelanta con el calentamiento de las aguas asociado al cambio climático	Análisis de 50 años de capturas diarias con medición de la temperatura del agua-	Vanwalraven <i>et al.</i> , 2015; Crawford, 2016
	<i>Cyanea lamarkii</i> (Perón &	Bloom	La temperatura parece actuar como regulador y la temporada de la especie se	Análisis de 50 años de capturas diarias con medición de la temperatura del agua-	Vanwalraven <i>et al.</i> , 2015

	Lesueur, 1810)			adelanta con el calentamiento de las aguas asociado al cambio climático		
	<i>Desmonema gaudichaudi</i> (Lesson, 1830)	Forma acumulaciones		No clarificado	No estudiado	Schiariti <i>et al.</i> , 2018
Drymonematidae (Haeckel, 1880)	<i>Drymonema dalmatinum</i> (Haeckel, 1880)	<i>Blooms</i>		No clarificado	No estudiado	Larson, 1987; Williams <i>et al.</i> , 2001
Pelagiidae (Gegenbaur, 1856)	<i>Chrysaora achlyos</i> (Martin, Gershwin, Burnett, Cargo & Bloom, 1997)	Podría realizar <i>blooms</i>		No clarificado. Encontrado en grandes números en 1989	No estudiado	Martin <i>et al.</i> , 1997
	<i>Chrysaora chesapeakei</i> (Papenfuss, 1936)	<i>Blooms</i>		Se considera que prolifera masivamente aunque tenga presencia perenne debido al incremento de abundancia estacional en junio y a su esperanza de vida superior al año. La salinidad es el mejor predictor de su distribución y la temperatura el de su aparición.	Monitorización de larga duración y análisis estadístico	Stone <i>et al.</i> , 2019
	<i>Chrysaora fuscescens</i> (Brandt, 1835)	<i>Blooms</i>		Correlación negativa con la temperatura y positiva con el upwelling y la salinidad.	Registro de capturas de larga duración	Suchman <i>et al.</i> , 2012; Ruzicka <i>et al.</i> , 2016
	<i>Chrysaora quinquecirrha</i> (Desor, 1848)	Agregaciones, enjambres y <i>blooms</i>		Sin clarificar, se sugieren temperatura y salinidad.	Medida de datos ambientales y observaciones <i>in situ</i> utilizadas para construir un modelo basado en temperatura y salinidad. El modelo podría mejorarse por la adición de otros factores como la disponibilidad de presas.	Masilamoni <i>et al.</i> , 2000; Decker <i>et al.</i> , 2007
	<i>Chrysaora hyoscella</i> (Linnaeus, 1767)	Agregaciones, enjambres y <i>blooms</i>		Sin clarificar, la temperatura y la disponibilidad de nutrientes parecen actuar como desencadenantes junto con la proximidad a costa. Las anomalías térmicas positivas coinciden con la aparición de <i>blooms</i> .	Inferido, pero los datos no son concluyentes	Sparks <i>et al.</i> , 2001; Lynam <i>et al.</i> , 2006; Vilić <i>et al.</i> , 2019
	<i>Chrysaora melanaster</i>	Agregaciones, enjambres y <i>blooms</i>		Sin clarificar, se sugiere la sobrepesca como causa de los <i>blooms</i>	Hipótesis basada en análisis de isótopos estables	Brodeur <i>et al.</i> , 2002

	(Brandt, 1835) <i>Chrysaora lactea</i> (Eschscholtz, 1829)	Agregaciones	Agregaciones forzadas por el viento		Marques <i>et al.</i> , 2014; Schiariti <i>et al.</i> , 2018
	<i>Chrysaora plocclamia</i> (Lesson, 1830)	Agregaciones, <i>blooms</i> y presumiblemente enjambres	Sin clarificar. Se hipotetiza que los factores climáticos actúan de forma sinérgica porque los eventos de El Niño (ENSO) coinciden con los picos de abundancia cuando se da el régimen de El Viejo, pero no tienen efecto con el régimen de La Vieja.	Se utilizan la abundancia y la temperatura superficial del mar para realizar los análisis.	Quiñones <i>et al.</i> , 2015, 2018
	<i>Mawia benovici</i> (Piraino <i>et al.</i> , 2014)	Agregaciones, enjambres y <i>blooms</i>	Especie invasora posiblemente introducida por aguas de lastre	No estudiado	Piraino <i>et al.</i> , 2014; Avian <i>et al.</i> , 2016
	<i>Pelagia noctiluca</i> (Forsskål, 1775)	Agregaciones, enjambres y <i>blooms</i>	<i>P. noctiluca</i> se reproduce durante todo el año, pero tiene picos de abundancia en primavera y otoño. Los inviernos cálidos, baja precipitación y altas temperaturas propician años de elevada abundancia. Sin embargo, esto también ocurre con veranos fríos. La disponibilidad de alimento acelera la ovogénesis. La oscilación del Atlántico norte (NAO) junto con la oscilación ártica (AO) y la SST permiten distinguir años de baja y media abundancia, pero no explican los años de abundancia elevada.	Monitorización de larga duración, modelado y experimentos de laboratorio	Zavodnik, 1987; Goy <i>et al.</i> , 1989; Daly Yahia <i>et al.</i> , 2010; Rosa <i>et al.</i> , 2013; Canepa <i>et al.</i> , 2014; Milisenda <i>et al.</i> , 2018; Bellido <i>et al.</i> , 2020
Phacellophoridae (Brandt, 1835)	<i>Phacellophora camtschatica</i> (Brandt, 1835)	Agregaciones	Ha sido pescada en agregaciones densas, pero no se puede determinar si se originaron después de un <i>bloom</i>	No estudiado	Il'inskii & Zavolokin, 2011; Radchenko, 2013
Ulmeridae (Haeckel, 1880)	<i>Aurelia</i> spp*	Agregaciones, enjambres y <i>blooms</i>	Ciclo de vida regulado por temperatura.	Las diferentes especies tienen respuestas asimétricas y muchas de las referencias son anteriores a la resolución del carácter críptico del género. La información por especie se desglosa en las siguientes filas.	Möller, 1980; Hernroth & Gröndahl, 1983; Schneider & Behrends, 1994; Omori <i>et al.</i> , 1995; Lucas, 1996; Miyake <i>et al.</i> , 1997; Toyokawa <i>et al.</i> , 2000; Di Camillo <i>et al.</i> , 2010
	<i>Aurelia aurita</i> L. (sensu stricto)	Agregaciones, enjambres y <i>blooms</i>	La temperatura es el factor clave. Se beneficia de inviernos cálidos, pero	Experimentos y modelado.	Chi <i>et al.</i> , 2019; Goldstein & Steiner, 2020

(Linnaeus, 1758) <i>Aurelia coerulea</i> (von Lendenfeld, 1884)	Agregaciones, enjambres y <i>blooms</i>	necesita de la disponibilidad de alimento. La temperatura es el factor clave junto con la disponibilidad de alimento. Este debe incluir fitoplancton, microzooplancton y mesozooplancton. Mejor fijación de las plánulas a 24 °C con mortalidades de estas si se alcanzan los 27 °C.	Contenido estomacal e isótopos estables. Estudios de tolerancia térmica y de fijación de plánulas.	Dong <i>et al.</i> , 2018; Frolova & Miglietta, 2020; Marques <i>et al.</i> , 2020
<i>Aurelia solida</i> (Browne, 1905)	Agregaciones, enjambres y <i>blooms</i>	Estrobilación disparada por descensos térmicos. La disponibilidad de alimento modula la proliferación.	Monitorización de la especie	Gueroun <i>et al.</i> , 2020
<i>Aurelia sp. 1</i>	Agregaciones, enjambres y <i>blooms</i>	Necesita un marco térmico adecuado para que ocurra la estrobilación junto con la disponibilidad del alimento adecuado (zooplancton). Estrobilación tras descensos térmicos y más habitual en ambientes semiconfinados.	Experimentos y monitorización	Wang & Li, 2015; Wang & Sun, 2015; Wang <i>et al.</i> , 2015
<i>Aurelia sp. 8</i>	Agregaciones, enjambres y <i>blooms</i>	Estacionalidad en todas las fases del ciclo de vida. Aparición primaveral de la fase medusa, reproducción asexual de los pólipos en mayores ratios al concluir la fase medusa. Estrobilación en otoño-invierno. Regulación térmica del ciclo. Los pólipos se han encontrado en estructuras sumergidas artificiales.	Monitorización de los pólipos y recolección de la fase medusa para experimentación.	Malej <i>et al.</i> , 2012
<i>Aurelia sp. 9</i>	Agregaciones, enjambres y <i>blooms</i>	Indicado en el texto.	Estudios de tolerancia termohalina en pólipos	Frolova & Miglietta, 2020
<i>Aurelia sp. new</i>	Sin determinar. Se necesitan estudios adicionales	Recogida fuera de costa. Los <i>blooms</i> no se descartan debido a la tolerancia termohalina de los pólipos	Estudios de tolerancia termohalina en pólipos	Frolova & Miglietta, 2020
<i>Deepstaria enigmática</i> (Russell, 1967)	No forma agregaciones, <i>blooms</i> o enjambres			Grubert <i>et al.</i> , 2018
<i>Diplulmaris malayensis</i> (Stiasny, 1935)	No forma agregaciones, <i>blooms</i> o enjambres			Pagès, 2000
<i>Discomedusa lobata</i>	<i>Blooms</i>	Mayores abundancias cerca de las zonas de descarga de agua dulce indicando la	Las causas se hipotetizan debido a la coincidencia entre la anomalía térmica	Violić <i>et al.</i> , 2019

	(Claus, 1877)		importancia de temperaturas y salinidades bajas. Sin embargo, el año del bloom ocurre con una anomalía térmica positiva.	positiva y la presencia de la fase medusa.	
	<i>Parumbrosa polylobata</i> (Kishinouye, 1910)	Agregaciones densas	No clarificado	No estudiado	Miyake <i>et al.</i> , 2005
	<i>Poralia rufescens</i> (Vanhöffen, 1902)	No forma agregaciones, blooms o enjambres	Parece ser más abundante en condiciones de baja concentración de oxígeno	Observaciones con vehículos operados en remoto	Doya <i>et al.</i> , 2017
	<i>Stellamedusa ventana</i> (Raskoff & Matsumoto, 2004)	No forma agregaciones, blooms o enjambres			Corrales-Ugalde & Morales-Ramírez, 2017
	<i>Stygiomedusa gigantea</i> (Browne, 1910)	No forma agregaciones, blooms o enjambres			Benfield & Graham, 2010
	<i>Tiburonia granrojo</i> (Matsumoto, Raskoff & Lindsay, 2003)	No forma agregaciones, blooms o enjambres			Matsumoto <i>et al.</i> , 2003; Gasca & Lomán-Ramos, 2014

Order Rhizostomeae (Cuvier, 1799)

Cassiopeidae (Tilesius, 1831)	<i>Cassiopea</i> spp.	<i>Blooms</i>	La construcción costera ha aumentado su abundancia y el transporte marítimo su distribución	Su gran tolerancia térmica ha favorecido el incremento de su distribución por acción antrópica. Todos sus aumentos de densidad vienen precedidos de modificaciones costeras.	Fitt & Costley, 1998; Arai, 2001; Holland <i>et al.</i> , 2004; Bolton & Graham, 2006; Stoner <i>et al.</i> , 2011; Deidun <i>et al.</i> , 2018
Catostylidae (Claus, 1883)	<i>Acromitus hardenbergi</i> (Stiasny, 1934)	<i>Blooms</i>	Modificación de habitat	Prolifera en puertos. Se infiere su capacidad por su distribución comercial para consumo humano.	Hamner & Dawson, 2009; Khong <i>et al.</i> , 2016;
	<i>Acromitus flagellatus</i> (Maas, 1903)	Abundante en manglares, no está claro si realiza blooms.	Renovación de aguas restringida.	No analizado, se citan otros artículos	Syazwan <i>et al.</i> , 2020a
	<i>Acromitoides purpurus</i>	Abundante en algunos lugares	No clarificado	No estudiado	Boco & Metillo, 2018

	(Mayer, 1910)				
	<i>Catostylus mosaicus</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	Agregaciones, enjambres y <i>blooms</i>	No clarificado. Se sugiere que la estrobilación está disparada por una combinación de factores. El reclutamiento es esporádico y no se detecta en invierno y primavera. En dos ocasiones se detecta el reclutamiento tras precipitaciones intensas. Presente en estuarios y aguas semiconfinadas.	Registro de precipitación y estudios talla-frecuencia. No hay detecciones de medusas con salinidades y temperaturas bajas. Los eventos de <i>bloom</i> también pueden inferirse de su distribución comercial.	Pitt & Kingsford, 2000, 2003; Omori & Nanako, 2001
	<i>Catostylus perezii</i> (Ranson, 1945)	<i>Blooms</i>	No clarificado, podría deberse a la temperatura. Los estuarios se consideran propicios para albergar <i>blooms</i> .	Las medusas se han detectado al alcanzar las mínimas temperaturas y crecen hasta que se alcanza el máximo.	Waryani <i>et al.</i> , 2015
	<i>Catostylus tagi</i> (Haeckel, 1869)	<i>Blooms</i>	Abundante en verano	No estudiado	Rodrigues <i>et al.</i> , 2020
	<i>Crambione mastigophora</i> (Maas, 1903)	Agregaciones, enjambres y <i>blooms</i>	Agregaciones forzadas por el viento. Las causas del <i>bloom</i> no se han estudiado.	Observaciones por satélite y fotografías. Previamente se había inferido por su comercialización.	Omori & Nanako, 2001; Purcell <i>et al.</i> , 2013; Keesing <i>et al.</i> , 2016
	<i>Cambrionella orsisi</i> (Vanhöffen, 1888)	Agregaciones, enjambres y <i>blooms</i>	No clarificado, podría deberse a eventos climáticos	No estudiado. Inferido de su distribución comercial	Omori & Nanako, 2001; Billet <i>et al.</i> , 2006; Daryanabard & Dawson, 2008
	<i>Cambrionella annandalei</i> (Rao, 1931)	Enjambres y <i>blooms</i>	No clarificado	No estudiado, se sugieren las altas temperaturas y elevadas precipitaciones en invierno.	Behera <i>et al.</i> , 2020
	<i>Cambrionella stuhlmanni</i> (Chun, 1896)	Agregaciones, enjambres y <i>blooms</i>	La variabilidad física asociada a regiones estuarinas propicia los <i>blooms</i> . Se descarta la influencia antrópica por ocurrir el <i>bloom</i> en una zona semi-prístina.	Se sugiere, pero no se prueba.	Perissinotto <i>et al.</i> , 2013
	<i>Cambrionella helmbiru</i> (Nishikawa <i>et al.</i> , 2015)	<i>Blooms</i>	No clarificado. Las pesquerías tienen lugar cuando las aguas son más frías.	No estudiado. Inferido por su abundancia y por su distribución comercial	Nishikawa <i>et al.</i> , 2015; www.seatemperature.org
Cepheidae (Agassiz, 1862)	<i>Cephea cephea</i> (Forskål, 1775)	<i>Blooms</i>	No clarificado	No estudiado	Cruz-Rivera & El-Regal, 2016
	<i>Cotylorhiza tuberculata</i> (Macri, 1778)	Agregaciones, enjambres y <i>blooms</i>	No clarificado. La temperatura y la colonización de nuevos lugares o el confinamiento de los ecosistemas parece beneficiar a la especie.	Las entradas de nutrientes correlacionan con mayores abundancias. La temperatura dispara la estrobilación. La especie aparece en verano.	Kikinger, 1992; Pérez-Ruzafa <i>et al.</i> , 2002; Prieto <i>et al.</i> , 2010; Purcell <i>et al.</i> , 2012; Ruiz <i>et al.</i> , 2012; Fernández-

	<i>Cotylorhiza erythraea</i> (Stiasny, 1920)	Agregaciones	Especie invasora que entra al Mediterráneo por el canal de Suez.	No está claro. Se ha asumido que la ausencia de referencias se debe a que no prolifera masivamente.	Alías <i>et al.</i> , 2020 Galil <i>et al.</i> , 2017
	<i>Marivagia stellata</i> (Galil & Gershwin, 2010)	No forma agregaciones, <i>blooms</i> o enjambres	Especie invasora que entra en el Medierráneo por el canal de Suez. Se ha visto dentro de enjambres de otros Cepheidae, pero se trata de individuos aislados de la especie dentro del enjambre. Se han encontrado como máximo 60 ejemplares cercanos.	Requiere de mayor seguimiento.	Galil <i>et al.</i> , 2013; Mamish <i>et al.</i> , 2016
Lobonematidae (Stiasny, 1920)	<i>Lobonema smithii</i> (Mayer, 1910)	Podría agregar, formar ejambres y eventos de <i>bloom</i>	No clarificado	Inferido de su distribución comercial	Omori & Nanako, 2001; Purcell <i>et al.</i> , 2013; Bujang & Hassan, 2017
	<i>Lobonemoides gracilis</i> (Light, 1914)	Podría agregar, formar ejambres y eventos de <i>bloom</i>	No clarificado	Inferido de su distribución comercial	Omori & Nanako, 2001; Purcell <i>et al.</i> , 2013
	<i>Lobomenoides robustus</i> (Stiasny, 1920)	Podría agregar, formar ejambres y eventos de <i>bloom</i>	No clarificado	Inferido de su distribución comercial	Rizman-Idid <i>et al.</i> , 2016
Lychnorhizidae (Haeckel, 1880)	<i>Lychnorhiza lucerna</i> (Haeckel, 1880)	<i>Bloom</i>	No clarificado. En el estudio del ciclo de vida se ha observado que la estrobilación y las éfiras están presentes de los 19 a los 22 °C	No estudiado	Schiariti <i>et al.</i> , 2008, 2018; Nagata <i>et al.</i> , 2009
	<i>Lychnorhiza malayensis</i> (Stiasny, 1920)	Enjambres y <i>blooms</i>	No clarificado. Se indican dos picos de abundancia sin mayor información.	No estudiado	Syazwan <i>et al.</i> , 2020b
Mastigiidae (Stiasny, 1920)	<i>Mastigias</i> spp.	Agregaciones y enjambres. El reclutamiento es continuo, pero se considera que realiza <i>blooms</i> tras la recuperación explosiva de la población de Jellyfish Lake (Palao)	Población negativamente correlacionada con los eventos del ENSO. Vive en regiones costeras o lagos marinos. La separación a nivel de especie no se ha realizado por el carácter críptico del género (De Souza & Dawson, 2018).	Censos de medusas y mediciones de temperatura, salinidad y oxígeno.	Hamner & Hauri, 1981; Dawson <i>et al.</i> , 2001; Martin <i>et al.</i> , 2006; Swift <i>et al.</i> , 2016; De Souza & Dawson, 2018
	<i>Phyllorhiza</i>	<i>Blooms</i>	Introducciones de la especie y factores	Ciclo de vida dirigido por la temperatura.	Graham <i>et al.</i> , 2003; Johnson

	<i>punctata</i> (von Lendenfeld, 1884)		ambientales.		<i>et al.</i> , 2005 ; Capítulo 8
Rhizostomatidae (Cuvier, 1800)	<i>Nemopilema nomurai</i> (Kishinouye, 1922)	Agregaciones, enjambres y <i>blooms</i>	La disponibilidad de alimento correlaciona con mayor abundancia de medusas. El incremento de temperaturas tras el invierno dispara la estrobilación. En la naturaleza, su presencia y estacionalidad están dirigidas por la temperatura y su distribución por las corrientes. Los pólipos se asientan en un estuario hiposalino.	Se ha comprobado el papel de la temperatura, salinidad y disponibilidad de plancton como inductores de la estrobilación. La estrobilación requiere de un ascenso térmico desde temperaturas frías. Las temperaturas altas aumentan la ratio de reproducción asexual. Los pólipos estrobilan en un amplio rango de salinidad, pero se recuperan mejor de la estrobilación en condiciones de baja salinidad.	Dong, <i>et al.</i> , 2010; Sun <i>et al.</i> , 2015; Feng <i>et al.</i> , 2015a, 2015b, 2018, 2020; Kitajima <i>et al.</i> , 2020
	<i>Rhizostoma luteum</i> (Quoy & Gaimard, 1827)	No forma <i>blooms</i> o enjambres. Las observaciones de individuos en la orilla próximos entre sí sugieren que podría formar agregaciones	El estudio de su ciclo de vida indica que podría tener el potencial de formar bloom. Sin embargo, el grupo de investigación que más ha trabajado con esta especie solo ha podido recopilar 150 registros a lo largo de 17 años, aunque podrían existir algunos más debido a su semejanza con <i>R. pulmo</i> ; con quien comparte área de distribución. La evidencia no es suficiente como para considerarla una especie prolífica.	Descripción del ciclo de vida y revisión de los avistamientos y varamientos.	Prieto <i>et al.</i> , 2013; Kienberger & Prieto, 2018; Kienberger <i>et al.</i> , 2018
	<i>Rhizostoma octopus</i> (Gmelin, 1791)	Agregaciones, enjambres y <i>blooms</i>	No clarificado. La temperatura podría actuar como regulador ya que los cambios en la temperatura inducen la estrobilación.	Experimentos con pólipos y referencias de otros artículos	Holst <i>et al.</i> , 2007; Lilley <i>et al.</i> , 2009
	<i>Rhizostoma pulmo</i> (Macri, 1778)	Agregaciones y <i>blooms</i> . No forma enjambres.	No clarificado La temperatura y la descarga de nutrientes parecen actuar como disparadores de la estrobilación. En la naturaleza, las éfiras se detectan después de oscilaciones térmicas.	Monitorización de la especie. Estudio del ciclo de vida en el laboratorio.	Pérez-Ruzafa <i>et al.</i> , 2002; Fuentes <i>et al.</i> , 2011; Purcell <i>et al.</i> , 2012; Fernández-Alías <i>et al.</i> , 2020
	<i>Rhopilema esculentum</i> (Kishinouye, 1891)	Enjambres y <i>blooms</i>	No clarificado. Sin embargo, el incremento de temperatura parece disminuir su abundancia. Se han liberado individuos para poder mantener las pesquerías. La salinidad puede afectar a su distribución, siendo letal cuando baja a 5 y aumentando eficiencia de fijación de pólipos con una	Seguimiento de las pesquerías y experimentos de laboratorio.	Dong <i>et al.</i> , 2009; Khong <i>et al.</i> , 2016; Takao & Uye, 2018; Fu <i>et al.</i> , 2019

	<i>Rhopilema hispidum</i> (Vanhöffen, 1888)	Blooms	salinidad de 20. No clarificado	Inferido de su distribución comercial.	Kawahara <i>et al.</i> , 2006; Khong <i>et al.</i> , 2016
	<i>Rhopilema nomadica</i> (Galil <i>et al.</i> , 1990)	Enjambres y blooms	No clarificado. La existencia de nichos vacíos durante su proceso de expansión y colonización junto con los factores ambientales parecen haber actuado como factores directores de sus blooms. La temperatura podría ser clave por su pico estacional en verano.	<i>R. nomadica</i> es una especie indopacífica invasora del mar de Levante. Los factores ambientales se sugieren en base a la temperatura y a las observaciones ciudadanas, pero no se comprueban.	Sakinan, 2011; Edelist <i>et al.</i> , 2020
Stomolophidae (Haeckel, 1880)	<i>Stomolophus meleagris</i> (Agassiz, 1860)	Agregaciones, enjambres y blooms	No clarificado. La temperatura del mar y la disponibilidad de nutrientes parecen actuar como factores promotores.	Búsqueda de patrones entre las medidas de satélite y varamientos de medusas.	Girón-Nava <i>et al.</i> , 2015; López-Martínez <i>et al.</i> , 2020
	<i>Stomolophus fritillarius</i> (Haeckel, 1880)	No forma agregaciones, blooms o enjambres	Su presencia fluctúa, incluso llegó a desaparecer un año, pero no se ha detectado ningún bloom como tal. Su variabilidad no puede ser explicada por los factores abióticos.	3 años de monitorización.	Banha <i>et al.</i> , 2020

Tabla Suplementaria 9.4. Especies prolíficas, temperaturas mínimas y máximas de detección junto con la referencia.

Especie	Min temp	Max temp	Referencias	temp temp			
				<i>Catostylus perezii</i>	19	30	Waryani <i>et al.</i> , 2015 seatemperature.org; Rodrigues <i>et al.</i> , 2020
				<i>Catostylus tagi</i>	16,7	22,3	seatemperature.org;
<i>Linuche unguiculata</i>	24	31	Larson 1992; Segura- Puertas, 2008; SeaLifeBase seatemperature.org;	<i>Crambione mastigophora</i>	26,1	31,7	Keesing <i>et al.</i> , 2016 Daryanabard & Dawson, 2008
<i>Linuche aquila</i>	27	31	Guevara <i>et al.</i> , 2017	<i>Crambionella orsini</i>	27	29	seatemperature.org;
<i>Nausithoe punctata</i>	27	30	Tseng, 2015	<i>Crambionella annandalei</i>	27,2	31	Behera <i>et al.</i> , 2020 seatemperature.org;
<i>Periphylla periphylla</i>	6	7	Sornes 2007 Dong, 2010; Feng,	<i>Cambrionella stuhlmanni</i>	20,4	28,4	2013 seatemperature.org;
<i>Cyanea nozakii</i>	18	26,8	2015b	<i>Cambrionella helmbiru</i>	27	31,1	2015 seatemperature.org;
<i>Cyanea capillata</i>	0	1	Crawford, 2015				Cruz-Rivera & El Regal, 2016
<i>Cyanea lamarkii / capillata</i>	11	13	Vanwalraven, 2015 seatemperature.org;	<i>Cephea cephea</i>	26,6	28,7	Kikinger, 1992; Purcell <i>et al.</i> , 2012; Fernández-Alías <i>et al.</i> , 2020
<i>Drymonema dalmatinum</i>	27	30	Williams <i>et al.</i> , 2001	<i>Cotylorhiza tuberculata</i>	16,5	29,7	seatemperature.org; Bujang & Hassan, 2017
<i>Chrysaora chesapeakei</i>	1	32	Stone <i>et al.</i> , 2018 seatemperature.org;	<i>Lobonema smithii</i>	26,9	31,3	2017 seatemperature.org;
<i>Chrysaora fuscescens</i>	12	15	Suchman <i>et al.</i> , 2012	<i>Lobonemoides gracilis</i>	25,5	32	WORMS seatemperature.org;
<i>Chrysaora quinquecirrha</i>	26	30	Decker <i>et al.</i> , 2007	<i>Lobomenoides robustus</i>	27,1	31	2016
<i>Chrysaora hysocella</i>	13	21	Sparks <i>et al.</i> , 2001 seatemperature.org;	<i>Lychnorhiza lucerna</i>	19	22	Schiariti <i>et al.</i> , 2008 seatemperature.org;
<i>Chrysaora melanaster</i>	8,8	12,7	Brodeur <i>et al.</i> , 2002 seatemperature.org & Quiñones <i>et al.</i> , 2018	<i>Lychnorhiza malayensis</i>	26	31	2020a
<i>Chrysaora plocclamia</i>	18	30	seatemperature.org;	<i>Mastigias spp.</i>	30	32,8	Dawson <i>et al.</i> , 2001 seatemperature.org;
<i>Mawia benovici</i>	8	27,5	Avian <i>et al.</i> , 2016	<i>Phyllorhiza punctata</i>	18	29	Johnson <i>et al.</i> , 2005 Feng <i>et al.</i> , 2015a; Sun <i>et al.</i> , 2015; Feng <i>et al.</i> , 2018; Feng <i>et al.</i> , 2020;
<i>Pelagia noctiluca</i>	9	25	Rosa <i>et al.</i> , 2013	<i>Nemopilema nomurai</i>	10	25	seatemperature.org Holst <i>et al.</i> , 2007; Lilley <i>et al.</i> , 2008;
<i>Aurelia aurita L. (sensu stricto)</i>	13	20	Chi <i>et al.</i> , 2019 Frolova & Miglietta, 2020; Marques <i>et al.</i> , 2020	<i>Rhizostoma octopus</i>	10	18	seatemperature.org Purcell <i>et al.</i> , 2012; Fernández-Alías <i>et al.</i> , 2020
<i>Aurelia coerulea</i>	7,6	25,8	2020	<i>Rhizostoma pulmo</i>	13	29,4	Dong <i>et al.</i> , 2008;
<i>Aurelia solida</i>	13	23	Gueroun <i>et al.</i> , 2020	<i>Rhopilema esculentum</i>	18	28	Takao & Uye, 2018 seatemperature.org;
<i>Aurelia sp. 1</i>	20	25	Wang & Sun, 2015	<i>Rhopilema hispidum</i>	28	30	Khnog <i>et al.</i> , 2016
<i>Aurelia sp. 8</i>	8	24	Malej <i>et al.</i> , 2012 Frolova & Miglietta, 2020	<i>Rhopilema nomadica</i>	19	30	Edelist <i>et al.</i> , 2020
<i>Aurelia sp. 9</i>	3	35	Frolova & Miglietta, 2020	<i>Stomolophus meleagris</i>	20	29	2015
<i>Aurelia sp. new</i>	6	30	seatemperature.org;				
<i>Discomedusa lobata</i>	13,3	22,1	Violić <i>et al.</i> , 2019				
<i>Cassiopea xamachana</i>	12	33	Fitt & Costley, 1998				
<i>Cassiopea andromeda</i>	13	14,5	Deidun <i>et al.</i> , 2018 seatemperature.org;				
<i>Acromitus hardenberai</i>	27	31	SeaLifeBase				
<i>Catostylus mosaicus</i>	11	26	Pitt & Kingsford, 2000				
Especie	Min	Max	Referencias				

Tabla Suplementaria 9.5. Rango térmico de las diferentes etapas del desarrollo de 6 especies de escifozoo y las referencias.

Temperature (°C)	Species	Polyp	Ephyra	Planulae	Strobilation	Reference(s)
	<i>Aurelia</i> sp. 1					
Min	20	5	13	24	8	Wang & Li, 2015; Wang & Sun, 2015
Max	25	25	20	25	17	
	<i>C. tuberculata</i>					
Min	16,5	14	20	23	20	Kikinger, 1992; Purcell <i>et al.</i> , 2012; Fernández-Alías <i>et al.</i> , 2020
Max	29,7	28	28	24	28	
	<i>C. xamachana</i>					
Min	12	20	NA	12	20	Fitt & Costley, 1998 Feng <i>et al.</i> , 2015a; Sun <i>et al.</i> , 2015; Feng <i>et al.</i> , 2018; Feng <i>et al.</i> , 2020; seatemperature.org
Max	33	34	NA	33	34	
	<i>N. nomurai</i>					
Min	10	0	10	NA	6,4	seatemperature.org
Max	25	27,5	18	NA	18	
	<i>R. pulmo</i>					
Min	13	14	17	NA	14	Purcell <i>et al.</i> , 2012; Fernández-Alías <i>et al.</i> , 2020
Max	29,4	28	28	NA	28	
	<i>R. esculentum</i>					
Min	18	10	16	NA	18	Dong <i>et al.</i> , 2008; Takao & Uye, 2018
Max	28	30	28	NA	20	

