

---

# III. SIPHONOPHORA

---

*Phil R. Pugh*

## 1. INTRODUCCIÓN

Los sifonóforos son criaturas complejas, altamente polimórficas, cuyas "colonias" están formadas por muchos "individuos" polipoides y medusoides que funcionan fisiológicamente como una entidad única. Estos organismos se presentan en una notable variedad de formas y tamaños, que van desde 1 mm, a varias decenas de metros de longitud. Sin embargo, debido a su extrema fragilidad resultan difíciles de estudiar tanto taxonómica como ecológicamente. Gran parte de la biología de los sifonóforos ha sido revisada recientemente en el trabajo de Mackie *et al.* (1987).

El sifonóforo más famoso es sin duda, la llamada "fragata portuguesa" *Physalia physalis*, que flota en la superficie del océano con sus mortales tentáculos colgando y extendiéndose muchos metros por debajo de la superficie. Sin embargo, esta especie es excepcional, y casi todas las especies de sifonóforos son animales marinos de hábitos permanentemente plácticos. La otra excepción es un pequeño grupo cuyos representantes viven asociados con los sustratos del fondo marino, a los que se encuentran sujetos, como globos de aire atados al fondo.

Actualmente se sabe que existen tres tipos básicos (órdenes) de sifonóforos, clasificados según posean un flotador lleno de gas (Cystonectae y Physonectae) o no (Calycophorae) (Fig. 8). Los que poseen un flotador se encuentran subdivididos con base en la presencia (Physonectae) (Figs. 9, 10) o ausencia (Cystonectae) (Fig.

11) de un grupo de campanas natatorias que se encuentran por debajo del flotador.

Cerca de dos terceras partes de las 150-160 especies de sifonóforos comúnmente reconocidas hasta ahora, pertenecen al orden Calycophorae, y son las que predominan en las muestras recolectadas con red. Sin embargo, a partir de las aun limitadas recolecciones mediante sumergibles se ha encontrado que cerca de dos tercios de las especies y tres cuartas partes de los especímenes así recolectados son fisonectes. Esto probablemente se deba a que la mayoría de las especies de calicóforos son pequeñas y difíciles de ver, mientras que muchos fisonectes son grandes y de colores brillantes y su apariencia espectacular atrae rápidamente la atención sobre ellos. Muchas de las especies recolectadas por sumergibles han resultado ser nuevas para la ciencia. Así, aunque las recolecciones con redes han demostrado ya la importancia de los sifonóforos en el ecosistema marino, el verdadero significado de esos animales puede ser apreciado completamente sólo combinando los datos de tales colecciones con observaciones *in situ*.

Los sifonóforos están presentes en todos los océanos del mundo, y a lo largo de la columna de agua hasta una profundidad de al menos 4500 m, aunque cada especie puede habitar en intervalos de profundidad restringidos. Son importantes depredadores y a menudo se hallan en tal número que forman el grupo dominante de carnívoros (Pugh, 1984). Se había considerado difícil cuantificar su abundancia en las muestras, pero en la mayoría de las especies capturadas con redes existen partes "individuales" de la colonia que permiten una estimación razonablemente aproximada de su abundancia. Sin embargo, como se hizo notar arriba, las redes no muestrean a todas las especies adecuadamente, así que la importancia de la población total de sifonóforos puede ser notablemente subestimada.

y pueden alcanzar densidades de aproximadamente  $1/\text{m}^3$ , mientras que en los primeros 1000 m de profundidad de la columna de agua tienen un promedio aproximado de  $10/1000\text{m}^3$ . Sin embargo, en aguas de afloramientos costeros las concentraciones de una sola especie pequeña pueden exceder los  $1000/\text{m}^3$ , y una especie relativamente grande de fisoneute, de cerca de 20-40 cm de longitud, puede hallarse con densidades de  $7-8/\text{m}^3$ .

Unas cuantas especies de sifonóforos son neríticas, hallándose en aguas someras donde la salinidad no es muy baja. Sin embargo, la mayoría son completamente oceánicas, aunque la diversidad de especies se reduce en regiones de alta salinidad, tales como el mar Rojo, o de baja temperatura como las altas latitudes o las grandes profundidades. Las especies oceánicas pueden ser divididas a *grosso modo* en boreales, tropicales y ecuatoriales (Margulis, 1972), aunque tal esquema no toma en cuenta la distribución vertical de algunas. Así, un número considerable de especies están claramente restringidas a aguas cálidas, superficiales, mientras que las batipelágicas, que viven en las profundidades, pueden hallarse en casi cualquier latitud si la temperatura a tales profundidades no varía demasiado.

La distribución zoogeográfica de los sifonóforos en el Océano Atlántico Norte ha sido presentada por Pugh (1977) y por Mackie *et al.* (1987). Esos estudios indican que la composición de especies de una población de sifonóforos está influida por las diversas masas de agua en los océanos del mundo. Por ejemplo, se encontró que existían poblaciones distintas en aguas del Atlántico Central norte y en el sur.

Muchas especies epipelágicas de sifonóforos llevan a cabo una migración vertical diurna en un intervalo de profundidad por encima de los 200-250 m. Los factores que pueden iniciar esas migraciones, y los procesos involucrados en ellas han sido discutidos por Pugh (1977, 1984). Se presume que los sifonóforos realizan tales migraciones para permanecer cerca de sus presas, las

cuales a menudo migran a aguas superficiales en la noche. Se sabe que las especies de fisonectes, con un flotador lleno de gas, son importantes contribuyentes a las capas de dispersión profundas, y algunas tienen un poro que les permite soltar el gas de su flotador, lo cual les puede facilitar la migración nocturna en la columna de agua.

Los sifonóforos, como la mayoría de los celenterados hidrozoarios, no muestran alternancia de generaciones entre el estadio pólipo asexual y fijo, y el estadio medusa, fase sexual y libre-nadadora. En lugar de ello, versiones modificadas de ambos estadios se encuentran juntas y aparecen adheridas al tallo del animal que flota libremente. Totton (1965) consideró a un sifonóforo completamente desarrollado como un transportador de larvas muy grande, al cual llamó pedóforo. Éste no alcanza su madurez sexual, sino que de él brotan los medusoides sexualmente maduros, y éstos últimos pueden ser liberados, junto con otros componentes del tallo, para llevar una vida independiente. La mayoría de las especies parecen producir medusoides de ambos sexos, pero no necesariamente de una manera simultánea. Sin embargo, unas cuantas especies, tales como la "fragata portuguesa", producen medusoides de un solo sexo. La fecundación es externa y el desarrollo transcurre rápidamente en un periodo de dos a tres semanas.

Se sabe muy poco acerca de la longevidad de un sifonóforo individual, pero se presume que varias de las especies más pequeñas viven sólo unos cuantos meses, mientras que algunas de las especies más grandes pueden sobrevivir por diez o más años. La abundancia de las especies de vida corta varía estacionalmente, y el periodo de abundancia varía de especie a especie. Sin embargo, como discutieron Mackie *et al.* (1987), no se puede suponer siempre que las variaciones de abundancia son el reflejo de un cambio estacional si no han sido antes observados los

cambios temporales en los patrones de distribución vertical u horizontal.

Los sifonóforos son carnívoros y se alimentan principalmente de pequeños crustáceos plácticos a los que paralizan descargando en ellos las toxinas de sus nematocistos. Algunas especies, sin embargo, se alimentan de animales de cuerpo blando, tales como pequeños peces, a los cuales también capturan inyectándoles el veneno de sus penetrantes nematocistos.

La mayoría de los nematocistos están agrupados en los tentáculos de los sifonóforos, los cuales se pueden extender longitudes considerables; sin embargo, otras estructuras también tienen la capacidad de atrapar presas. A diferencia de muchas medusas, que extienden o retraen sus tentáculos en el agua, los sifonóforos se alimentan pasivamente, tendiendo redes de tentáculos que a menudo forman patrones complejos. Biggs (1977) discutió algunos de los métodos que usan los sifonóforos para capturar a sus presas. Este autor notó que el ciclo de pesca de un sifonóforo consiste de dos fases:

a) un periodo de pesca, en el que los tentáculos son extendidos en toda su longitud, y el sifonóforo espera que las presas naden hacia su red;

b) una fase natatoria, en la que los tentáculos son retraídos; al finalizar esta fase, la red de pesca es extendida nuevamente.

El proceso completo es altamente coordinado y la disposición de los tentáculos no es en modo alguno una trama desordenada. La posición de pesca exacta depende de varios factores, incluyendo la habilidad del animal para permanecer flotando sin hundirse ni ascender. Algunos sifonóforos usan meramente una posición parecida a un palangre, con los tentáculos colgando hacia abajo. Las especies que usan esta postura tienden a invertir largos periodos de tiempo pescando y capturan una gran cantidad de presas. Su estrategia de caza a la espera, que representa un bajo gasto de energía, se fundamenta en la mayor velocidad

natatoria de las presas grandes, lo que incrementa las posibilidades de contacto.

Otros sifonóforos son nadadores activos cuyos tentáculos generalmente forman entramados complejos. Algunos realizan un movimiento de "verónica" y los tentáculos se extienden a partir del tallo, formando una espiral de dos o tres vueltas (Mackie y Boag, 1963). La disposición tridimensional de los tentáculos permite que se busque a las presas en un mayor volumen de agua. Madin (1988) ha calculado que el volumen de agua que abarcan los tentáculos extendidos -o superficie de pesca- puede alcanzar hasta  $0.5 \text{ m}^3$ , y probablemente es aun mayor para algunas especies de fisonectes grandes. Otros sifonóforos utilizan un método análogo al de los anzuelos para pescar calamares (poteras); periódicamente contraen y relajan un tentáculo individual, o su rama lateral, para hacer más eficiente la captura de presas. Adicionalmente, varias especies han desarrollado estructuras tentaculares que se asemejan a otros organismos del zooplancton para atraer a sus presas.

Aunque muchas especies de sifonóforos se alimentan de una amplia variedad de presas que se encuentran dentro de cierto intervalo de tamaño, algunas otras parecen ser altamente selectivas y se alimentan sólo de ciertos taxa (Purcell, 1981). Las especies de sifonóforos que han adoptado esas diversas estrategias de alimentación pueden tener distintos patrones de distribución geográfica y vertical. Esto ha llevado (Pugh, 1986, 1991) a especular que esas diferentes distribuciones pueden reflejar cuáles son las clases de presas que prefieren.

El papel de los sifonóforos en las cadenas alimenticias marinas no es aun claro, pero no parecen ser el final de una cadena. A pesar de su naturaleza gelatinosa, estos organismos típicamente depredadores son a su vez depredados por una gran variedad de animales, particularmente por otros carnívoros gelatinosos del zooplancton tales como medusas, ctenóforos y

algunos moluscos pelágicos. Varias especies de peces y de tortugas también se alimentan de ellos.

Los sifonóforos tienen asociaciones simbióticas con una gran variedad de organismos, de los cuales los anfípodos hipéridos son probablemente los más importantes. La naturaleza de las asociaciones puede variar desde la simple foresia, en la que el otro animal sencillamente es transportado, hasta un parasitismo total, como sucede en el caso de algunos anfípodos cuyos estadios juveniles se desarrollan y gradualmente consumen partes del sifonóforo (Harbison *et al.*, 1977). Muchas de esas asociaciones con los anfípodos se establecen de manera particular entre especies determinadas, como sucede con el nudibranquio *Cephalopyge trematoides*, el cual se alimenta exclusivamente de *Nanomia bijuga*. También se conocen peces asociados con sifonóforos. El ejemplo mejor conocido es el del guerrero *Nomeus gronovi*, el cual está asociado simbióticamente con la "fragata portuguesa" (*Physalia*) y con algunas medusas. Observaciones *in situ* también han mostrado asociaciones de peces con sifonóforos, incluyendo a *Caristiis* sp. con varias especies de cistonectes (Jansen *et al.*, 1989). Se han observado varios parásitos sobre y dentro de los sifonóforos (Totton, 1965), pero la información es aun poco detallada.

## 2. MORFOLOGÍA

Los sifonóforos son animales altamente polimórficos, con muchos tipos de estructuras ("individuos"), cada una con distinta función. Debido a ello, se ha desarrollado una terminología especial para hacer referencia a esas estructuras, la cual puede parecer desalentadora para los no especialistas. Sin embargo, los sifonóforos son celenterados, y por lo tanto consisten básicamente de dos capas de células, la externa o ectodermo y la interna o endodermo, con la última formando el recubrimiento de la cavidad

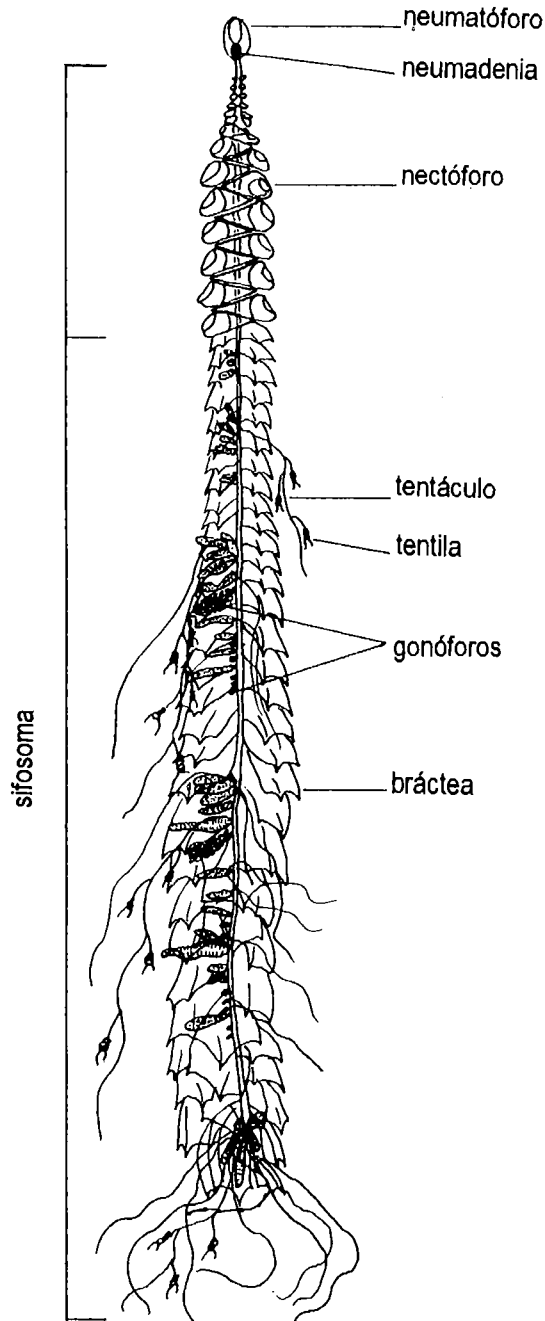
gastrovascular. Esas dos capas están separadas por una mesoglea amorfa más o menos gruesa.

Como se hizo notar antes, las especies en las tres divisiones básicas (órdenes) de la subclase Siphonophora son distinguidas con base en la presencia o ausencia de un flotador apical lleno de gas, el neumatóforo, y de campanas natatorias llamadas nectóforos. Estos últimos varían en número de dos a cincuenta o más, y generalmente están agrupados en o hacia el ápice del animal. El neumatóforo es generalmente una pequeña estructura apical, la cual ayuda a que el animal tenga una flotabilidad neutra; es producido durante el desarrollo, a partir de una invaginación del extremo aboral de la larva, que se presenta en su cavidad y que es recubierta por células ectodérmicas. En la base de la cavidad, hay una área especializada de células, la glándula de gas, que secreta el gas para inflar la cavidad. Este gas parece ser monóxido de carbono. El neumatóforo y la glándula de gas generalmente son pequeños; sin embargo, en la pléustica (asociada con la superficie del agua) "fragata portuguesa", y en las especies bénticas de fisonectes de la familia Rhodaliidae, los cuales flotan por encima del fondo marino como globos inflados, los neumatóforos son muy grandes para proporcionar flotabilidad extra a los organismos. En la última familia mencionada, la glándula de gas forma una estructura externa llamada auróforo.

La mayoría de los sifonóforos poseen un tallo largo al cual están adheridos los distintos individuos. Los individuos están organizados en dos zonas, el nectosoma y el sifosoma, aunque sólo el sifosoma está presente en los cistonectes. El nectosoma surge inmediatamente debajo del neumatóforo (Physonectae) (Fig. 1) o es apical (Calycophorae) (Figs. 5-7), y sostiene, con excepción de una familia, solamente a nectóforos medusoides asexuales. Los nectóforos actúan de manera coordinada para impulsar al animal a través del agua. Los calicóforos también pueden contener grandes



cantidades de mesoglea, la cual contribuye a incrementar la flotabilidad del animal.



**Fig. 1.** Aspecto general de un sifonóforo fisonecte con sus principales estructuras (modificado de Totton, 1965).

Los nectóforos nuevos son desarrollados en el ápice del nectosoma, mientras que la zona de proliferación del sifosoma, del cual brotan estructuras polipoides y medusoides, yace inmediatamente debajo del nectosoma. Los componentes sifosomales están reunidos en regiones llamadas cormidios, las cuales están dispuestas secuencialmente hacia abajo del tallo.

Antes de describir los distintos individuos polipoides y medusoides en detalle, es necesario discutir brevemente la orientación del animal completo. En el pasado, hubo muchas interpretaciones distintas de este aspecto, pero aquí se adopta la versión propuesta por Totton (1965). El lado ventral de cualquier individuo se considera el más cercano al tallo, que es axial, y así el lado dorsal es el abaxial. El lado anterior o apical es el que está dirigido hacia la parte aboral del animal, y que es el extremo distal del gastrozooide más viejo (ver más adelante), el cual yace en el extremo basal del sifosoma.

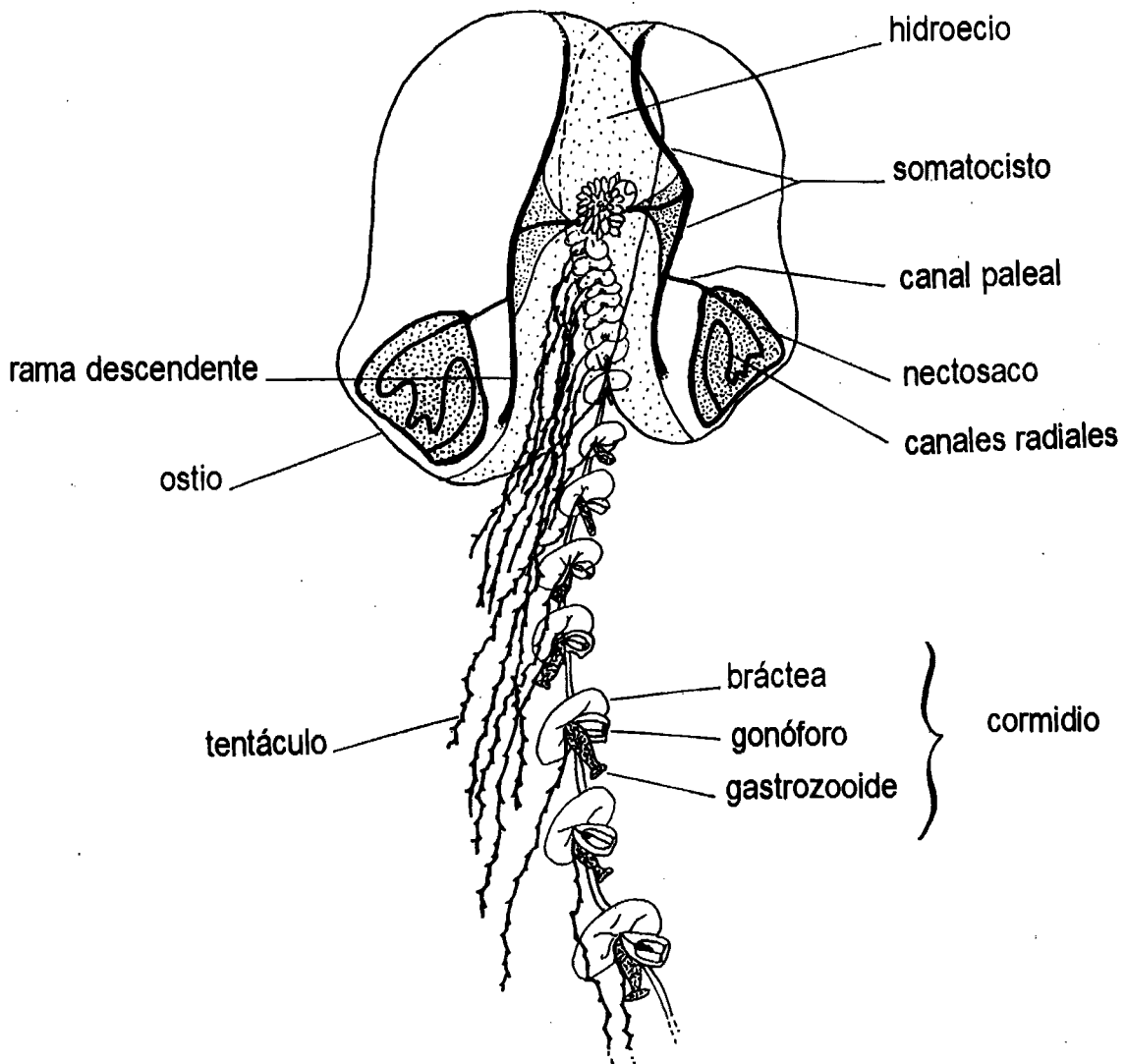
**Nectosoma.** La morfología de los nectóforos es importante para la identificación de las especies. Los nectóforos de los fisonectes generalmente conforman un diseño básico (Figs. 2, 3), y generalmente son más delgados en el eje axial-abaxial que de lado a lado; éstos no poseen un somatocisto (ver más adelante) y, con un ojo entrenado, fácilmente pueden ser distinguidos de los nectóforos del grupo de los calicóforos. Las características taxonómicamente importantes de los nectóforos de los fisonectes son:

- a) su forma general.
- b) la presencia o ausencia de aristas en los lados y su disposición;
- c) el curso de los canales radiales en el nectosaco; el nectosaco es equivalente a la cavidad subumbrelar de una medusa, y por medio de contracciones de sus paredes musculares, el agua es expelida a través de la angosta

abertura basal u ostio, de manera que el animal es impulsado por algo parecido a una propulsión a chorro;

**d)** la forma de los procesos apicolaterales, o alas apicales, las cuales se extienden alrededor del tallo nectosomal y se interconectan con las propias de los otros nectóforos;

**e)** la estructura del bloque de empuje, el cual se acopla al tallo, a través del cual pasa el canal gastrovascular.



**Fig. 2.** Nectóforo de un fisonecte (visto desde arriba) con sus partes principales (modificado de Totton, 1965).

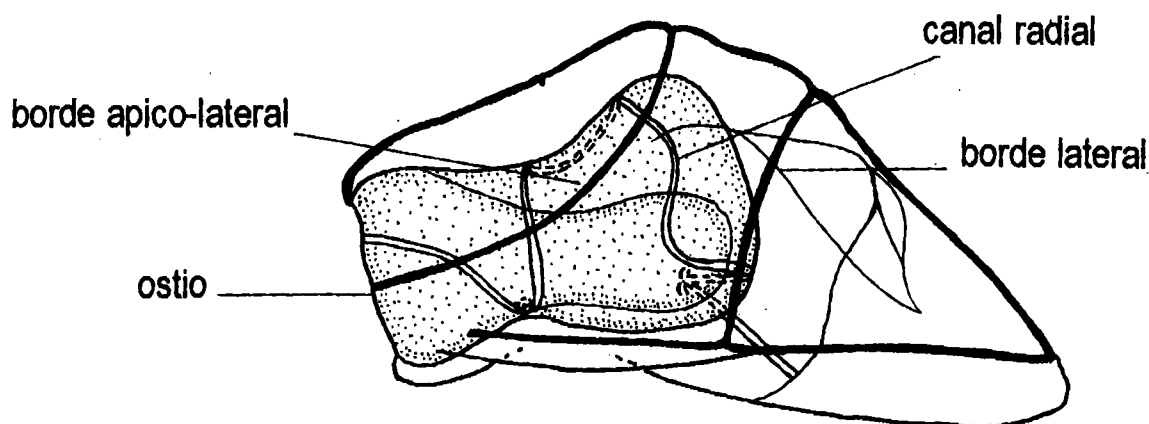
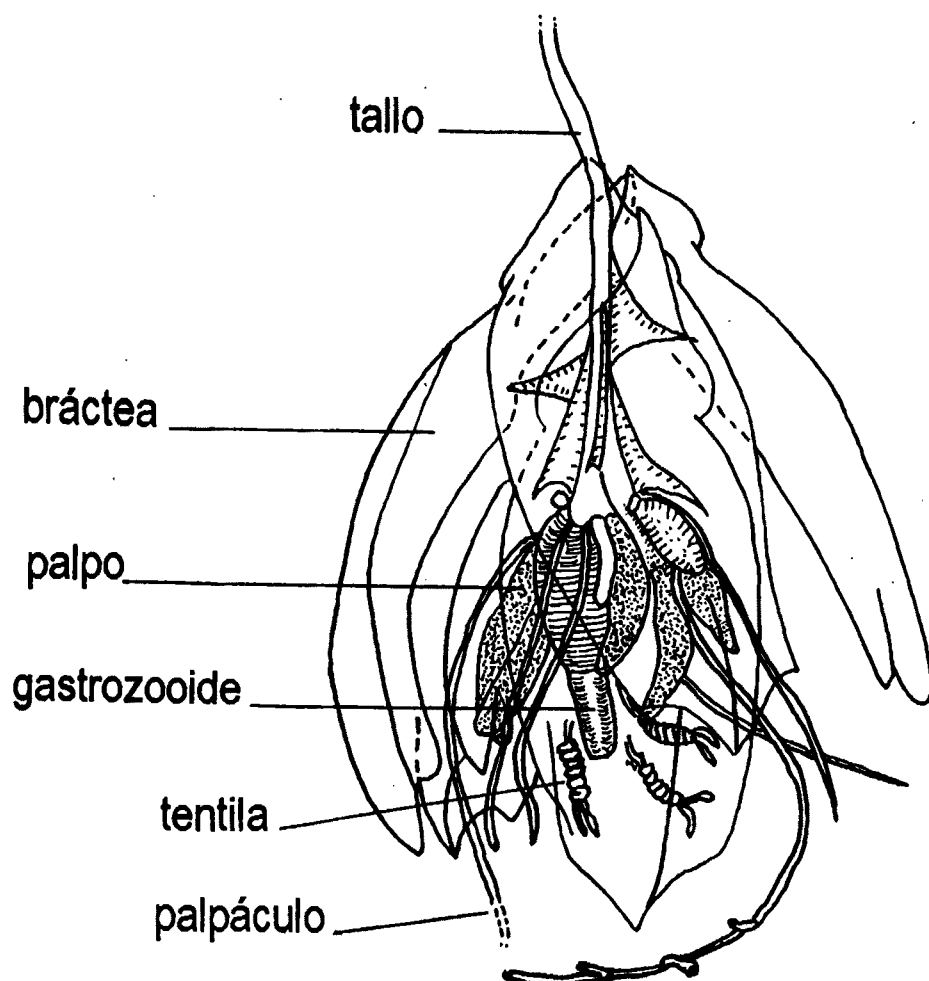


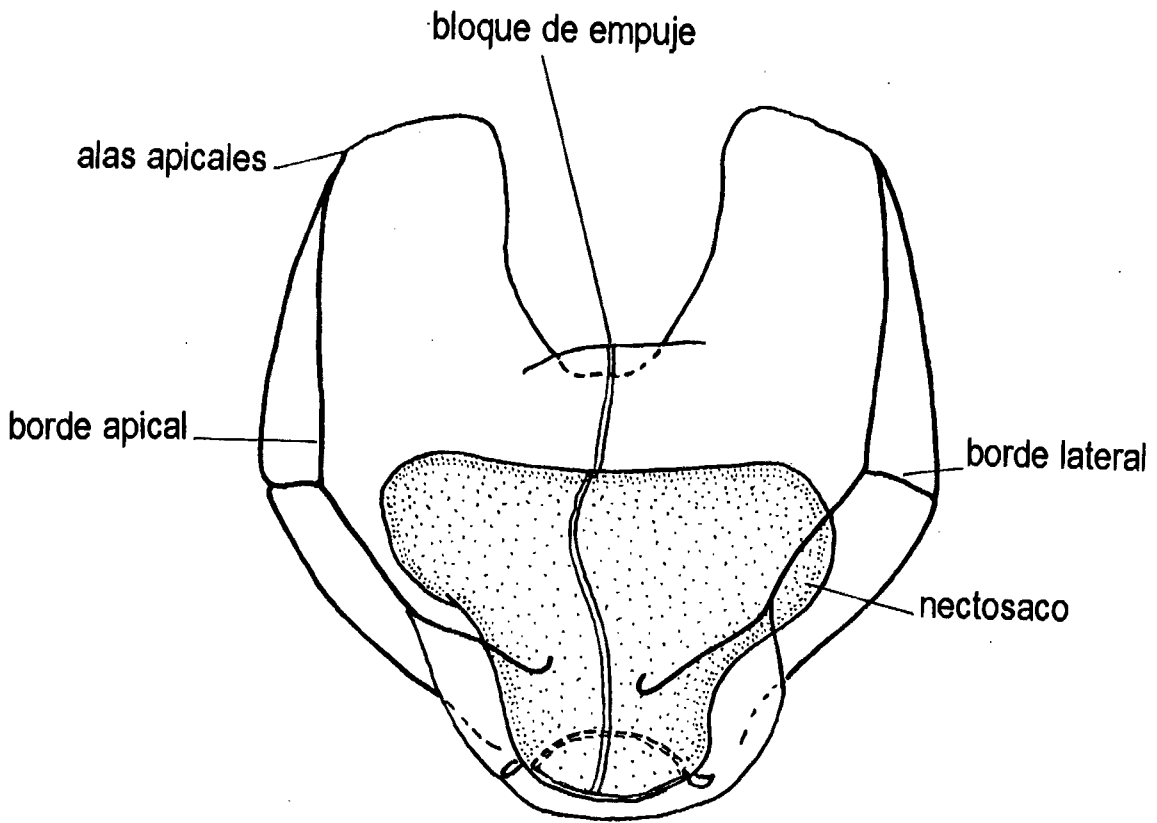
Fig. 3. Nectóforo de un fisonecto (modificado de Totton, 1965).

Los nectóforos de los calicóforos generalmente están más especializados, pero existe un amplio margen de variabilidad entre las distintas familias y es difícil dar un panorama completo. En las figuras 5-7 se ilustran tres tipos diferentes de nectóforos. El primer tipo (Fig. 5) es básicamente una estructura blanda y redondeada que contiene grandes volúmenes de mesoglea, que proporciona flotabilidad al animal. La cavidad subumbrelar o nectosaco puede variar desde ser pequeño, en algunas especies, a ocupar la mayor parte del nectóforo en otras. Esos tipos de nectóforos se encuentran en especies de las familias Prayidae y Sphaeronectidae. En esta última sólo el nectóforo larval está desarrollado y es retenido eventualmente por el animal adulto. En la familia Prayidae, el nectóforo larval puede ser retenido en el adulto y un segundo nectóforo muy reducido se desarrolla adicionalmente; o bien, el nectóforo larval puede ser autotomizado y remplazado por uno o más, pero generalmente por dos nectóforos definitivos. Los nectóforos definitivos adicionales pueden desarrollarse en algunas especies. Cuando dos están presentes, son de idéntico diseño y forman una pareja opuesta.



**Fig. 4.** Zona distal del sifosoma en un sifonóforo fisonecte (vista lateral). (modificado de Totton, 1965).

El segundo tipo de nectóforo (Fig. 6A), encontrado en la familia Hippopodiidae, es achatado en la dirección axial-abaxial y generalmente presenta espinas y protuberancias. La abertura del nectosaco es amplia, pero corta, dando la impresión de que los animales deben ser nadadores débiles. Sobre el canal radial ventral del nectosaco hay una *rete mirabile*, la cual es particularmente evidente en nectóforos jóvenes. Se pueden desarrollar hasta 15 nectóforos, los cuales tienen una ajustada disposición en dos series (Fig. 6B).



**Fig. 5.** Estructura general del sifonóforo calicóforo *Rosacea cymbiformis*: fase poligástrica completa. (modificado de Totton, 1965).

En las otras familias de calicóforos, los nectóforos son más hidrodinámicos, y los mismos animales son nadadores rápidos y activos. Generalmente se desarrolla un nectóforo larval, que luego es remplazado por uno o más, comúnmente dos, nectóforos definitivos. Sin embargo, se cree que el nectóforo larval puede ser retenido en ciertas especies. Cuando dos nectóforos están presentes, difieren en estructura y no forman parejas opuestas, sino que más bien uno se ubica sobre el otro (Fig. 7). El de arriba, denominado

nectóforo anterior, a menudo tiene un ápice puntiagudo, mientras que el de abajo, el nectóforo posterior, suele ser apicalmente truncado para insertarse bajo el otro. Estos nectóforos frecuentemente poseen patrones en los bordes externos o dientes, los cuales son útiles en la identificación específica. Además, muchas especies presentan una lamela basal o placa bucal que se extiende bajo el ostio (abertura) del nectosaco, en su lado ventral. El ángulo en el que la placa bucal se une a la superficie ventral del nectóforo, y donde forma la llamada cara basal, también puede ser un carácter con importancia taxonómica.

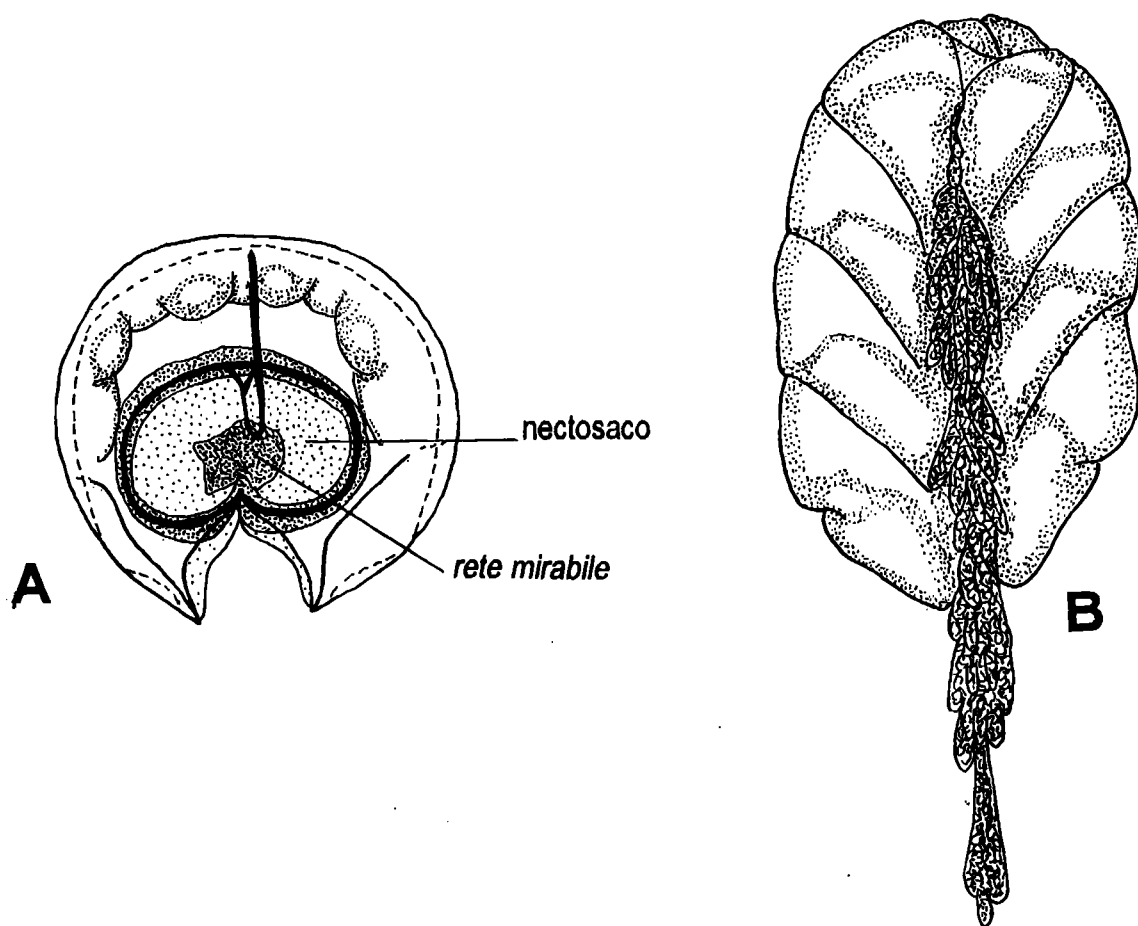
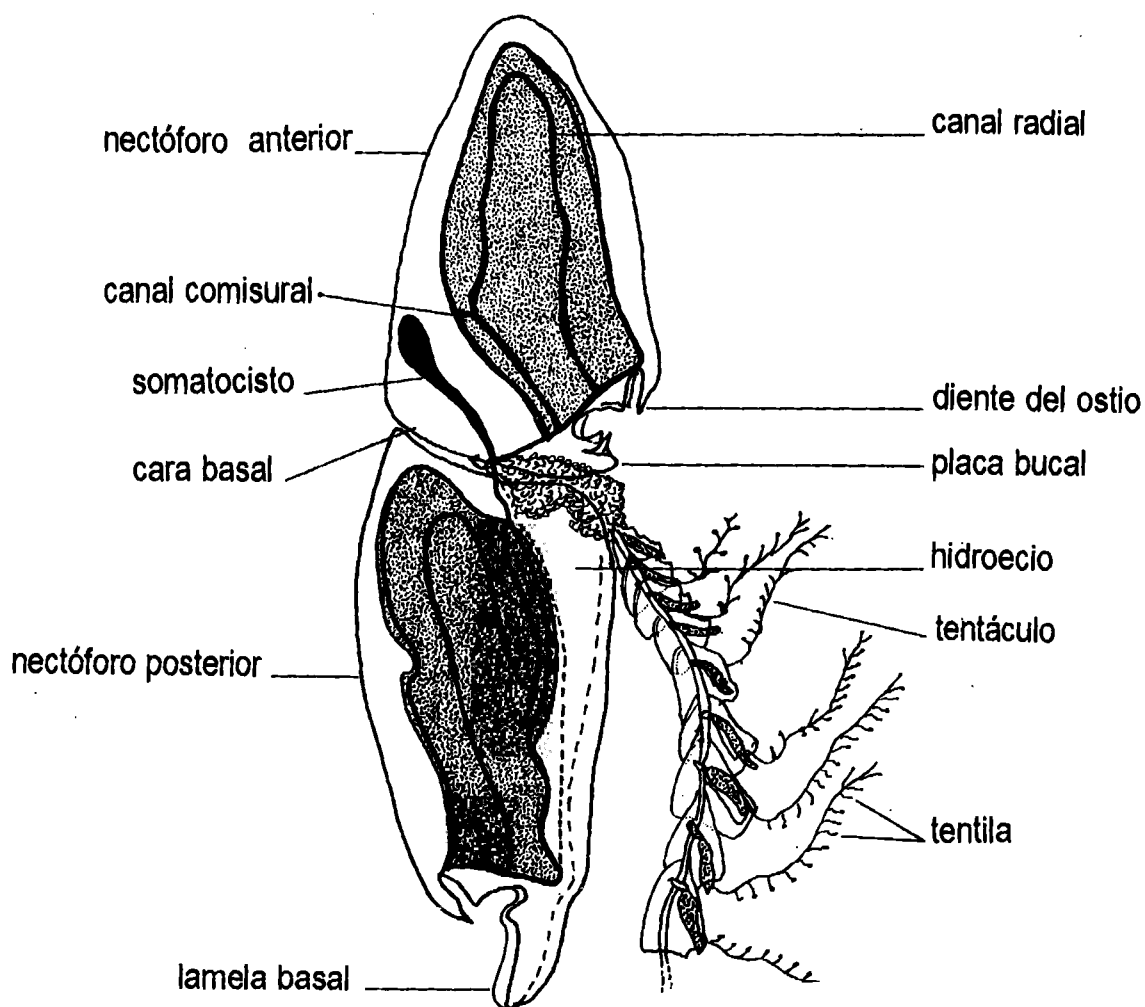


fig. 6. A. Nectóforo del sifonóforo calicóforo *Hippopodius hippopus*. B. fase poligástrica completa (modificadas de Kirkpatrick y Pugh, 1984).



**Fig. 7.** *Sulculeolaria quadrivalvis*: fase poligástrica completa, con sus estructuras principales (modificado de Carré, 1979).



Todos los nectóforos poseen, en mayor o menor grado, una estructura en forma de cuenca llamada hidroecio, ubicada en su parte ventral, donde se adhieren al tallo (Figs. 5, 7). La estructura del hidroecio es de importancia taxonómica sólo en los calicóforos; en especies con nectóforos hidrodinámicos, el hidroecio del nectóforo anterior puede estar muy reducido o ausente. Sin embargo, el tallo sifosomal puede estar parcial o totalmente retraído dentro del hidroecio del nectóforo posterior, para protección de la colonia y para reducir la resistencia durante la locomoción.

Por encima de la pared dorsal del hidroecio de los calicóforos, yace o surge el somatocisto. Éste puede ser un tubo relativamente simple, como en ciertas especies de la familia Prayidae, formando parte del sistema del canal gastrovascular, y conectado con los canales radiales del nectosaco por medio del canal pedicular (Fig. 5). El somatocisto puede tener extensiones basales (descendentes) o apicales (ascendentes), o ramas. En las otras familias de calicóforos el somatocisto tiende a formar una extensión cecal al canal gastrovascular, de forma y diseño taxonómicamente variable (Fig. 7). En aquellas especies con nectóforo anterior y posterior, y con la excepción de una familia, el somatocisto está presente sólo en el anterior. Las características de importancia taxonómica en los nectóforos de los calicóforos son:

- a) su forma y diseño básico;
- b) la presencia y patrón de las aristas;
- c) la estructura del somatocisto.

**Sifosoma.** El sifosoma es mucho más largo que el nectosoma y en algunas especies de fisonectes se puede extender hasta una longitud de varias decenas de metros. El tallo sostiene una sucesión de estructuras diferentes, con distintas funciones, dispuestas en cormidios (Fig. 4). Cada cormidio consta de un solo gastrozooide, que es el órgano digestivo o estómago, al que está adherido un tentáculo. El tentáculo sostiene numerosos

nematocistos, generalmente en ramas laterales, secundarias, llamadas tentilas, que se descargan al contacto con una presa y son capaces de paralizarla o atraparla. La estructura de la tentila puede ser útil en la identificación de algunas especies, particularmente dentro del grupo de los fisonectes. Los nematocistos pueden estar presentes en otras estructuras sifosomales, aunque todos parecen desarrollarse exclusivamente dentro de regiones especializadas de los gastrozoides.

Los cormidios de los fisonectes generalmente incluyen cierta cantidad de palpos, los cuales son gastrozoides reducidos y portan un pequeño tentáculo o palpáculo (Fig. 4). Los palpáculos probablemente tienen una función sensorial, mientras que los palpos ayudan a la digestión, acumulación y deposición de los productos de desecho.

Los palpos generalmente están adheridos directamente al tallo, pero el gonopalpo, una estructura especializada, brota de un gonodendro. El gonopalpo puede ser también un palpo especializado (Totton, 1965), al que están adheridas algunas estructuras medusoides. Éstas pueden ser completamente funcionales o bien, son gonóforos sexuales reducidos, con los productos sexuales desarrollándose en el manubrio, o pueden carecer de manubrio y formar nectóforos asexuales. Estas últimas estructuras se encuentran solamente en los cistonectes y en algunos calicóforos; probablemente ayudan a la locomoción. Los calicóforos carecen de palpos verdaderos.

Otras estructuras cormidiales son las brácteas (Figs. 1, 5), cuyo origen medusoide o polipoide es aun incierto. Estas estructuras tienen una función protectora de los otros elementos de los cormidios. A menudo contienen gran cantidad de mesoglea y juegan también un papel importante en la flotación de la colonia. Las brácteas están ausentes en los cistonectes, mientras que en los fisonectes cada cormidio generalmente presenta varias brácteas, las cuales tienen forma de hojas con un canal bracteal simple. En los

calicóforos cada cormidio tiene una sola bráctea, excepto en la familia Hippopodiidae, donde no se presentan. Las brácteas pueden tener una estructura compleja, con un sistema de canales dividido o filocisto (equivalente al somatocisto del nectóforo), cuya disposición es de importancia taxonómica. Las brácteas de algunas especies son redondeadas, mientras que otras son angulares, cónicas o en forma de casco. Este último tipo generalmente posee un proceso basal llamado cubrenuca.

En varios fisonectes y también en algunos calicóforos, particularmente en la subfamilia Prayinae, varios cormidios del extremo oral (basal) del sifosoma pueden llegar a soltarse y llevar una existencia independiente. Sin embargo, los calicóforos con nectóforos hidrodinámicos generalmente liberan cormidios individuales, los cuales se conocen como eudoxias. Cada eudoxia, por tanto, consta de una bráctea, un gastrozoide con su tentáculo y una sucesión de gonóforos sexuales. La identificación específica a partir de este estadio en particular a menudo resulta difícil y depende casi completamente de la estructura de la bráctea.

### 3. TAXONOMÍA

Debido a la fragilidad de los sifonóforos, su taxonomía está basada casi totalmente en la morfología de uno o más de los "individuos" que componen al animal completo. La estructura de los nectóforos y de las brácteas es de particular importancia, aunque ninguno de ellos, con excepción de los nectóforos asexuales del gonodendro, están presentes en las especies de cistonectes. Estas últimas se diferencian por la estructura del neumatóforo, de los gastrozoides y de los tentáculos. En virtud de que los sifonóforos presentan una amplia variedad de formas y tamaños, y de que en muchas especies de calicóforos se presenta el estadio sexual de eudoxia, resulta muy complejo producir una clave

generalizada para su identificación. Las claves presentadas más adelante, por lo tanto, no pueden ser totales o definitivas y no deben ser manejadas como tales. Ellas presentan sólo los componentes de los sifonóforos más comúnmente encontrados y han sido adaptadas de las presentadas por Kirkpatrick y Pugh (1984).

Los caracteres principales que distinguen a los tres órdenes, como la presencia o ausencia de un flotador y/o un nectosoma, ya se discutieron en la sección introductoria. La clasificación que se usa aquí está basada en la de Totton (1965), que es la referencia principal para la taxonomía de los sifonóforos. Otras referencias útiles incluyen a Bigelow (1911), Totton (1954), y Kirkpatrick y Pugh (1984). También se puede recurrir a Alvariño (1981) quien ilustra y describe en español, varias de las especies más comunes de sifonóforos. Totton (1965) reconoció aproximadamente 130 especies; desde entonces alrededor de otras 70 especies y subespecies se han descrito o redescrito. Sin embargo, es cierto que varias de las especies de Totton, y muchas de las subsecuentes, no son válidas actualmente. Esto es debido a que muchas formas aberrantes han sido erróneamente descritas como nuevas especies, o son insuficientes las razones presentadas para distinguir al nuevo material de las especies ya existentes. De todas maneras queda claro que todavía hay muchas especies por describir a partir de las colecciones realizadas mediante los sumergibles.

El orden Cystonectae se encuentra dividido en dos familias, una es monoespecífica y a ella pertenece la "fragata portuguesa" (*Physalia physalis*), mientras que la otra tiene por lo menos cuatro especies completamente pláncnicas con neumatóforos relativamente pequeños. La familia Physonectae actualmente está dividida en siete subfamilias, pero sin duda necesita una revisión. Hay un gran margen de variación en la forma de las especies de las seis familias del suborden Calycophorae; están clasificadas de acuerdo al

número y estructura de los nectóforos y a la organización del somatocisto dentro de ellos.

### Clave para la identificación de las familias de sifonóforos

Esta clave está basada principalmente en la estructura y el arreglo de los nectóforos.

1. Con neumatóforo ..... 2  
Sin neumatóforo ..... Orden **Calycophorae** 10
2. Sin nectosoma ..... 3  
Nectóforos formando un nectosoma, generalmente con numerosas brácteas presentes en el sifosoma .....  
..... Orden **Physonectae** 4
3. Sifosoma generalmente reducido, pero con numerosas brácteas ..... Orden **Physonectae** Fam. **Athorybiidae**  
Sifosoma largo, sin brácteas, pero con nectóforos asexuales en su gonodendra .....  
..... Orden **Cystonectae** Fam. **Rhizophysidae** (Fig. 12)  
Animales pléusticos, con un neumatóforo violeta muy grande ..... Orden **Cystonectae** Fam. **Physaliidae**
4. Tentáculos presentes entre los nectóforos, con un profundo hueco axial; brácteas pequeñas y delicadas .....  
..... Fam. **Apolemiidae**  
Tentáculos nectosomales ausentes; nectóforos sin un hueco axial ..... 5
5. Nectosoma y sifosoma alargados, con un tallo angosto ..  
..... 6  
Nectosoma y sifosoma contraídos o reducidos ..... 8
6. Nectosoma bilateralmente simétrico y por lo general dispuesto biserialmente en el nectosoma ..... 7

- Nectóforos por lo general de forma asimétrica, dorsoventralmente comprimidos, con una disposición multiserial en el nectosoma . . . . . Fam. **Forskaliidae**
7. Nectóforos con canales radiales dorsales rectos . . . . .  
 . . . . . Fam. **Agalmidae** (Fig. 12)
- Nectóforos con canales radiales dorsales con marcadas curvaturas . . . . . Fam. **Pyrostephidae** (Fig. 11)
8. Nectosoma normal; sifosoma dispuesto en un saco espiral corto y lateralmente expandido con palpos alargados  
 . . . . . Fam. **Physophorae** (Fig. 9)
- Nectosoma reducido o ausente; sifosoma reducido a un cuerpo sólido . . . . . 9
9. Animales bénticos, con nectóforos acomodados en una serie alrededor de un nectóforo agrandado, su glándula de gas está expandida para formar un auróforo . . . . .  
 . . . . . Fam. **Rhodaliidae**
- Animales pelágicos, con o sin nectóforos; sifosoma con brácteas comparativamente grandes . . . . .  
 . . . . . Fam. **Athorybiidae**
10. Generalmente con uno o dos nectóforos pero puede tener hasta cuatro; brácteas presentes en el sifosoma . . . . . 11
- Hasta 15 nectóforos dispuestos muy juntos; brácteas ausentes . . . . . Fam. **Hippopodiidae**
11. Nectóforos redondeados, con una gruesa mesoglea . . 12
- Nectóforos puntiagudos, con dientes o con forma irregular . . . . . 13
12. Nectóforos de tamaño desigual, con somatocisto reducido; nectosaco del nectóforo más pequeño generalmente reducido u obsoleto . . . . .  
 . . . . . Fam. **Prayidae** Subfamilia **Amphicaryoninae**
- Generalmente dos nectóforos de aproximadamente el mismo tamaño, formando una pareja opuesta; somatocisto simple o ramificado . . . . . Fam. **Prayidae** Subfamilia **Prayinae**

- Un solo nectóforo larval, frágil, con un somatocisto simple y un hidroecio estrecho . . . . . Fam. **Sphaeronectidae**
13. Un solo nectóforo, generalmente grande, con aristas simples o con dientes. Somatocisto frecuentemente ramificado . . . . . Fam. **Prayidae** Subfamilia **Nectopyramidinae**
- Un solo nectóforo, generalmente pequeño, puntiagudo apicalmente, con un somatocisto cecal simple . . . . . 15
- Con dos nectóforos morfológicamente distintos, uno (anterior) encajando encima del otro (posterior) . . . . . 14
14. Nectóforo posterior con un somatocisto; nectóforo anterior con una gran abertura del hidroecio en la superficie ventral . . . . . Fam. **Clausophyiidae**
- Nectóforo posterior sin somatocisto; el hidroecio del nectóforo anterior generalmente se abre en la base . . . 15
15. Nectóforo anterior cónico hidrodinámico, generalmente con el hidroecio somero; el nectóforo posterior, cuando está presente, generalmente tiene la parte apical truncada y de tamaño similar o más pequeño que el anterior . . . . .
- . . . . . Fam. **Diphyidae** (Fig. 8)
- Nectóforo anterior angular, con el somatocisto inflado y el hidroecio profundo; el nectóforo posterior, cuando está presente, es más grande que el anterior . . . . .
- . . . . . Fam. **Abylidae** (Figs. 8 D,E)

### Clave para las brácteas de los Calycophorae

(Nota: No existen brácteas en Hippopodiidae.)

1. Brácteas de paredes lisas y redondeadas . . . . . 2
- Brácteas puntiagudas o de forma irregular . . . . . 3
2. Brácteas relativamente grandes y con dos a seis ramas en el sistema de canales . . . . . Fam. **Prayidae**
- Brácteas pequeñas y frágiles; un solo canal bracteal . . . . .
- . . . . . Fam. **Sphaeronectidae**

3. Brácteas grandes sin cubrenuca; sistema de canales extensamente ramificado . . . . .  
 . . . . . Fam. **Prayidae** Subfamilia **Nectopyramidinae**  
 Pequeñas brácteas con el filocisto alargado; con dos canales ramificados que se extienden hasta el cubrenuca . . . . .  
 . . . . . Fam. **Clausophyidae**  
 Cuando mucho una rama del filocisto dentro del cubrenuca . . . . . 4
4. Brácteas de forma cónica . . . . . Fam. **Diphyidae**  
 Brácteas poliédricas y rígidas . . . . . Fam. **Abylidae**

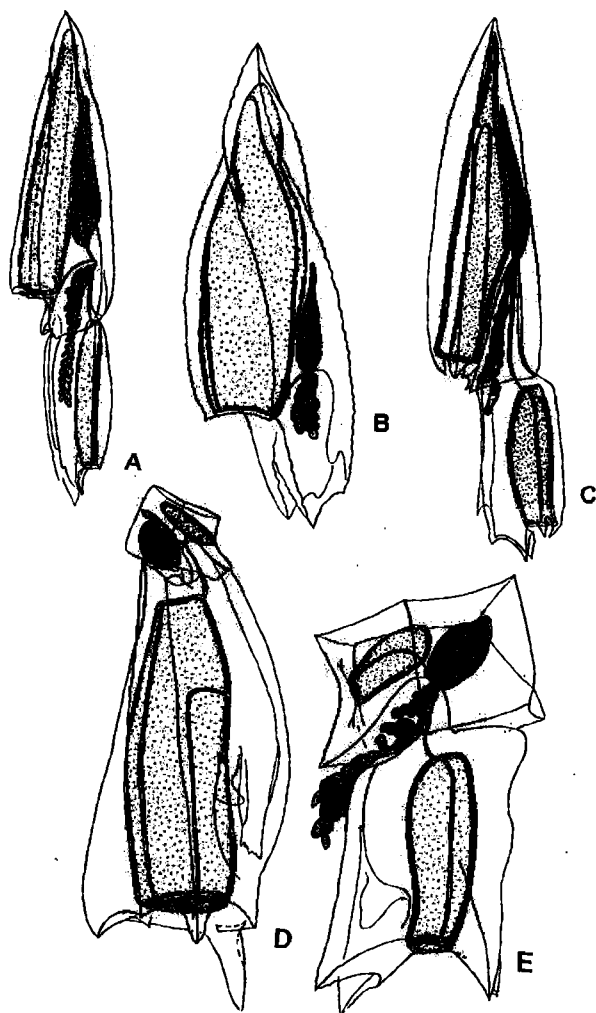
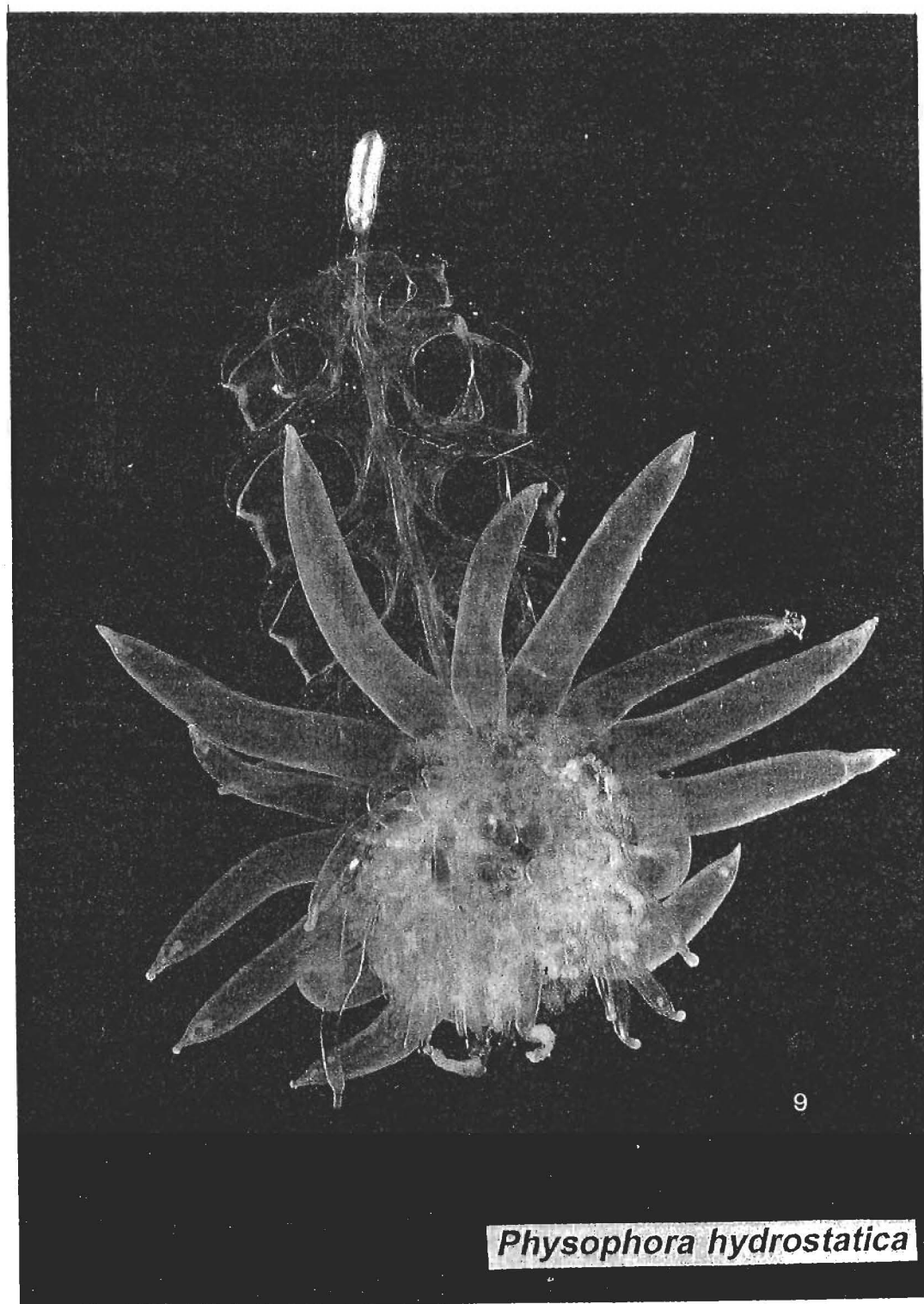


Fig. 8. Calicóforos comunes en aguas tropicales. A. *Chelophyes appendiculata*; B. *Eudoxoides spiralis*. C. *Diphyes bojani*; D. *Abylopsis tetragona*; E. *Bassia bassensis*.





*Physophora hydrostatica*

Fig. 9. *Physophora hydrostatica*.

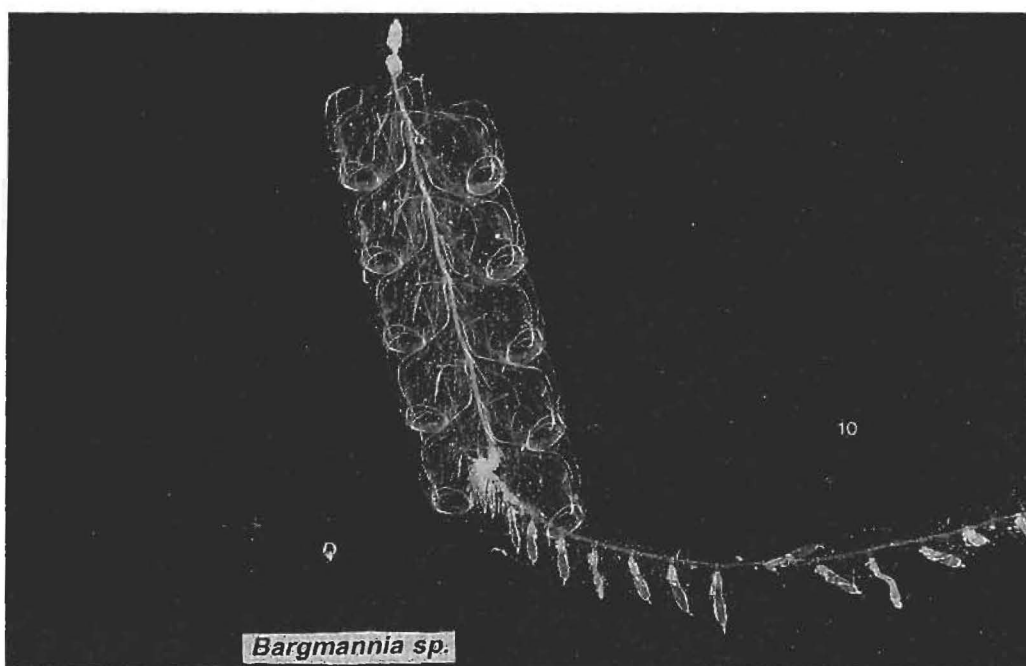
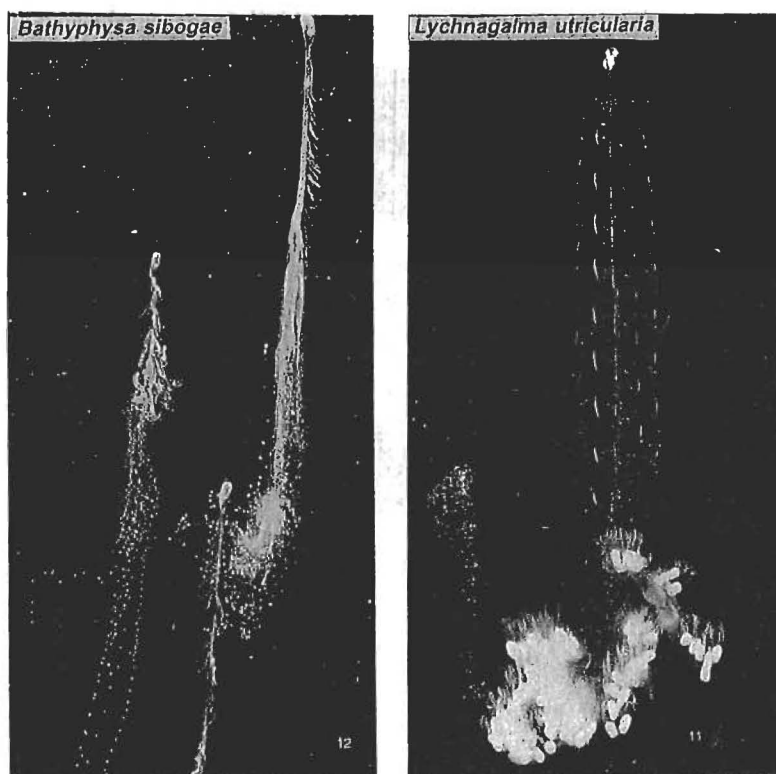


Fig. 10. *Bargmannia* sp., un fisonecte común en aguas tropicales.



Figs. 11-12. Dos distintos tipos de sifonóforos. 11. *Lychnagalma utricularia*, un fisonecte común en aguas tropicales. 12. *Bathyphysa sibogae*, un cistonecte (ejemplar juvenil).

#### 4. MÉTODOS DE ESTUDIO

La mayoría de los especímenes de sifonóforos son capturados por redes, las cuales pueden variar de redes simples a sofisticados sistemas de arrastre en aguas profundas. La mayoría de las redes tienden a dañar a estos frágiles animales de manera que se fragmentan a menudo en miles de partes, algunas de las cuales se pierden a través de las mallas. Además, es muy difícil apreciar la belleza y complejidad de los animales completos al analizar una colección de piezas aisladas. Sin embargo, el uso cuidadoso de las redes de cuchara puede proporcionar animales intactos.

El mejor método para estudiar y recolectar a los sifonóforos es *in situ*, ya sea por medio del buceo autónomo en aguas cercanas a la superficie, o por medio de sumergibles. Los buzos pueden llevar consigo un frasco, hacia dentro del cual, con alguna práctica, los sifonóforos pueden ser inducidos a nadar. La metodología involucrada fue descrita por Hamner (1975), pero debe quedar claro que esas actividades deben ser llevadas a cabo sólo por un equipo de buzos con experiencia, quienes toman en cuenta todas las normas de seguridad.

Los métodos *in situ* no son realmente apropiados en aguas costeras donde la visibilidad es baja. Ahora bien, muchas de las especies más activas pueden encontrar al frasco de recolección muy limitado y comenzar a soltar piezas. El uso de sumergibles es, por supuesto, extremadamente costoso, pero debe ser utilizado si surge la posibilidad. Se han descrito más de 30 nuevas especies de sifonóforos que han sido recolectadas por ese medio.

La conservación de especímenes intactos es una tarea difícil. La adición de algunas gotas de una solución isotónica de sulfato de amonio debe anestesiarse eventualmente a un animal en condiciones normales. Si esto funciona, entonces pueden añadirse unas gotas de solución amortiguada de formaldehído al 4-8% para fijar al espécimen, el cual debe endurecerse gradualmente y ponerse más

turgente. Sin embargo, esos procedimientos no son siempre exitosos y todo el tiempo el espécimen debe ser tratado con mucho cuidado.

Es fundamental que cualquier fragmento de los sifonóforos sea fijado tan pronto como sea posible después de su captura para que no se deforme o desintegre. Los fragmentos generalmente pueden ser fijados y preservados en una solución amortiguada de formaldehído y se recomienda que esta solución sea cambiada después de unos días. Sin embargo, algunos fragmentos son tan delicados que se desintegran en soluciones de formaldehído; en esos casos se tiene mas éxito si se usa glutaraldehído.

Generalmente hay un rápido decremento en el volumen total de los organismos después de la fijación. Algo de esto es debido al encogimiento, y algo más se debe a la pérdida de rigidez, de tal manera que el agua de mar que contenía dentro del nectosaco se expelle mientras las paredes se colapsan una hacia la otra.

Muchas de las partes componentes de cada especie de sifonóforo tienen una morfología característica, y con un ojo entrenado pueden ser identificadas rápidamente. Sin embargo, es difícil dar una descripción que incluya todas esas partes, y en la mayoría de los casos es mejor concentrarse en los nectóforos o en las brácteas. Esas partes pueden ser examinadas con un microscopio estereoscópico de bajo aumento, preferiblemente bajo iluminación de campo oscuro. Con iluminación de campo claro puede ser necesario teñir a los especímenes para hacer resaltar sus aristas. Se pueden usar varios tintes, tales como carmín de bórax o la tinción de Steedman.

## 5. BIBLIOGRAFÍA

- Alvaríño, A. 1981. Siphonophorae. In: D. Boltovskoy (ed.). *Atlas del zooplankton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplankton marino*. Publ. Espec. Inst. Nal. Invest. Desarr. Pesq. Mar del Plata, Argentina. pp. 383-441.
- Bigelow, H.B. 1911. The Siphonophorae. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll.* 38:173-402.
- Biggs, D.C. 1977. Field studies of fishing, feeding, and digestion in siphonophores. *Mar. Behav. Physiol.* 4:461-472.
- Hamner, W.M. 1975. Underwater observations of the blue-water plankton; logistics, techniques and safety procedures for divers at sea. *Limnol. & Oceanogr.* 20:1045-1051.
- Kirkpatrick, P.A. y P.R. Pugh 1984. Siphonophores and Velellids. *Sinopsis of the British Fauna.* 29. 154 pp.
- Harbison, G.R., D.C. Biggs y L.P. Madin. 1977. The associations of Amphipoda Hyperiidea with gelatinous zooplankton - II. Associations with Cnidaria, Ctenophora and Radiolaria. *Deep Sea Res.* 24:465-488.
- Janssen, J., R.H. Gibbs y P.R. Pugh. 1989. Association of *Caristiis* sp. (Pisces, Caristiidae) with a siphonophore, *BathypHYSA conifera*. *Copeia* 1:198-201.
- Mackie, G.O. y D.A. Boag. 1963. Fishing, feeding and digestion in siphonophores. *Publ. Staz. Zool. Napoli* 33:178-196.
- Mackie, G.O., P.R. Pugh y J.E. Purcell. 1987. Siphonophore Biology. *Adv. mar. Biol.* 24:97-262.
- Madin, L.P. 1988. Feeding behaviour of tentaculate predators: *in situ* observations and conceptual model. *Bull. mar. Sci.* 43:413-429.
- Margulis, R.Y. 1972. Factors determining the large-scale distribution of siphonophores of the suborders Physophorae and Calycophorae in the Atlantic Ocean. *Oceanology* 12:420-425.
- Pugh, P.R. 1977. Some observations on the vertical and geographical distribution of siphonophores in the warm waters of the North Atlantic Ocean. In: *Proceedings of the Symposium on Warm Water Zooplankton*. N.I.O, Goa, India. pp. 326-378.
- Pugh, P.R. 1984. The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the North east Atlantic. 7. Siphonophores. *Progr. Oceanogr.* 13:461-489.
- Pugh, P.R. 1986. Trophic factors affecting the distribution of siphonophores in the North Atlantic Ocean. In: A.C. Pierrot-Bults, S. Van der Spoel, B.

- J. Zahuranec y R.K. Johnson (eds.). *UNESCO Technical Papers in Marine Sciences*. 49:239-234.
- Pugh, P.R. 1991. Co-occurrence of hippopodiid siphonophores and their potential prey. *Hydrobiologia* 216/217:327-334.
- Purcell, J.E. 1981. Dietary composition and diel feeding patterns of epipelagic siphonophores. *Mar. Biol.* 65:83-90.
- Totton, A.K. 1954. Siphonophora of the Indian Ocean together with systematic and biological notes on related specimens from other oceans. *Disc. Rep.* 27:1-162.
- Totton, A.K. 1965. *A Synopsis of the Siphonophora*. London, Brit. Mus. (Nat. Hist.). 230 pp. + 39 pls.