

With best wishes
[Signature]
[Signature]

Distribución de las especies más frecuentes de sifonóforos calicóforos en la zona norte del Mediterráneo occidental*

J. M. GILI, F. PAGÈS

Institut de Ciències del Mar. Passeig Nacional, s/n. 08003 Barcelona

T. RIERA

Departament d'Ecologia, Facultat de Biologia.
Universitat de Barcelona. 08028 Barcelona.

Palabras clave: Sifonóforos calicóforos, distribución geográfica, batimétrica y estacional, Mediterráneo occidental.

Key words: Siphonophora Calycophora, geographical, bathymetric and seasonal distribution, Western Mediterranean.

RESUMEN: Han sido estudiadas las siete especies de sifonóforos calicóforos más frecuentes de la costa catalana (GILI *et al.*, 1987) con el fin de analizar su distribución en el Mediterráneo occidental. Para ello se han considerado tres variables: geográfica, batimétrica y estacional, con ejemplares procedentes de dos programas oceanográficos diferentes. *Muggiaea atlantica* presenta una marcada tendencia a formar poblaciones costeras y es, con mucho, la especie más abundante del total de los sifonóforos de la zona estudiada. Por el contrario, las otras seis especies son menos costeras y se presentan, en muchos casos, con una densidad bastante inferior a la anterior. Entre zonas geográficas próximas, *M. atlantica* ha sustituido en el tiempo, como especie dominante en el Mediterráneo occidental, a *Chelophyes appendiculata*. *M. atlantica* y *M. kochi* se alternan como la especie más abundante entre áreas próximas y *Lensia conoidea* y *C. appendiculata* se sustituyen en la columna de agua. Entre estas especies su distribución, tanto estacional como batimétrica, es más semejante si se tiene más en cuenta las condiciones hidrográficas locales que las épocas del año. Las especies más frecuentes de sifonóforos calicóforos de la costa catalana son, mayoritariamente, especies epipelágicas (por encima de los primeros 50 m). Presentan una mínima población durante todo el año, pero con dos épocas de máxima concentración. Su distribución geográfica está regida por condiciones hidrográficas locales, pero, en general, se observa en todas una mayor densidad de individuos en la mitad norte de la costa.

SUMMARY: DISTRIBUTION OF THE COMMONEST SPECIES OF SIPHONOPHORA CALYCOPHORA IN THE NORTH-WESTERN AREA OF THE WESTERN MEDITERRANEAN. — The distribution patterns of the seven commonest species of Siphonophora Calycophora have been studied in the Northwest Mediterranean (Catalan Coast). Geographic, bathymetric and seasonal variations have been considered. *Muggiaea atlantica* shows a strong tendency to form coastal populations, and is by far the most abundant species in this area. The other six species are less coastal, and in many cases their densities are much lower. *M. atlantica* has replaced *Chelophyes appendiculata* as the dominant species in the western Mediterranean in the last twenty years. *M. atlantica* and *M. kochi* alternate as the most abundant species in adjacent areas, and *Lensia conoidea* and *C. appendiculata* alternate with one another in the water column. If we take into account local hydrographic conditions rather than the time of the

* Recibido el 13 de marzo de 1987. Aceptado el 30 de junio de 1987.

✓

year, the distributions of these species, seasonally and bathymetrically, appear more alike. The dominant Siphonophora Calycophora of Catalan waters are mainly epipelagic species (upper 50 m). There are two periods in the year when numbers reach maximum concentrations. The geographical distribution is governed by local hydrographic conditions. In general all species reach higher numbers in the northern part of the area studied where conditions favour higher plankton production.

INTRODUCCIÓN

Los sifonóforos calicóforos son muy frecuentes en las poblaciones zooplanctónicas, formando parte del zooplancton gelatinoso. El número de especies conocidas en el Mediterráneo es reducido en relación con su abundancia en la zona nerítica. La inexistencia, hasta hace poco tiempo, de sistemas o métodos adecuados para su captura (YOUNGBLUTH, 1984) ha llevado a subestimar su densidad, incluso en áreas donde los estudios sobre zooplancton han sido más intensos y continuados. Gran parte de la información sobre su distribución se encuentra dispersa en trabajos más generales, en especial, en el Mediterráneo occidental (MOSER, 1917; CERVIGÓN, 1958; PATRITI, 1964; CARRÉ, 1968, 1979; IANORA y SCOTTO DI CARLO, 1981; PALMA, 1985).

El interés que han despertado los sifonóforos no se ha limitado a su papel como componentes del zooplancton, sino más bien a que son unos buenos indicadores de masas de agua, tanto en el Mediterráneo (BIGELOW y SEARS, 1937; ROTTINI, 1969) como en otros mares (RUSSELL, 1934; ALVARIÑO, 1971). Así su presencia y, sobre todo, la abundancia de unas determinadas especies constituyen una información indirecta de cambios hidrográficos recientes. En general, la distribución de los sifonóforos en una área determinada es reflejo de las condiciones hidrográficas locales; éstas variarán según la época del año, la profundidad y la localidad en la que se han tomado las muestras. Así pues, estacionalidad y localización geográfica y batimétrica son las variables que se consideran en este estudio, ya que la información obtenida hasta la fecha permite concretar los aspectos generales de su distribución.

En un trabajo previo (GILI *et al.*, 1987), la distribución de todas las especies de sifonóforos de la zona fue estudiada en conjunto, como comunidad. En él no fue posible desarrollar toda la información acumulada en especial de las especies que, por su abundancia, tanto en la zona de estudio como en el Mediterráneo occidental, podrían reflejar con más detalle, incluso desde un punto de vista histórico, las peculiaridades de la distribución del grupo. Por todo ello, en este trabajo se pretende estudiar más detalladamente la distribución de las especies más frecuentes y abundantes de la zona estudiada, a saber: *Muggiaea atlantica*, *Muggiaea kochi*, *Chelophyes appendiculata*, *Lensia conoidea*, *Eudoxoides spiralis*, *Abylopsis tetragona* y *Lensia subtilis*.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los ejemplares de las siete especies estudiadas proceden, fundamentalmente, de dos programas oceanográficos distintos. El primero realizado entre septiembre de 1982 y julio de 1983 frente a las costas de Barcelona (El ecosistema pelágico y bentónico de la costa NE española (Cataluña) en relación con la hidrografía local; fig. 1B). Las muestras proceden de cuatro estaciones distribuidas en dos radiales perpendiculares a la línea de costa. Durante las nueve campañas efectuadas durante todo un año, en cada estación, se hicieron pescas verticales a diferentes intervalos, según la distancia a la costa a que estaban situadas; entre 0-50, 50-200 y 200-500 m en las más cercanas a la costa, mientras que, en las más exteriores, además de estas mismas profundidades, se realizó otra pesca entre 500 y 1000 m. En todos los casos se utilizó una manga WP2 de 200 μ m de luz de malla, y la información obtenida ha sido usada para estudiar las variaciones batimétrica y estacional de las siete especies consideradas.

Para el estudio de la variable geográfica, se ha partido de la información procedente de otras campañas oceanográficas efectuadas a lo largo de la costa catalana en los meses de mayo, junio, septiembre y octubre de 1983 (El reclutamiento de algunas especies explotadas en el Mediterráneo occidental

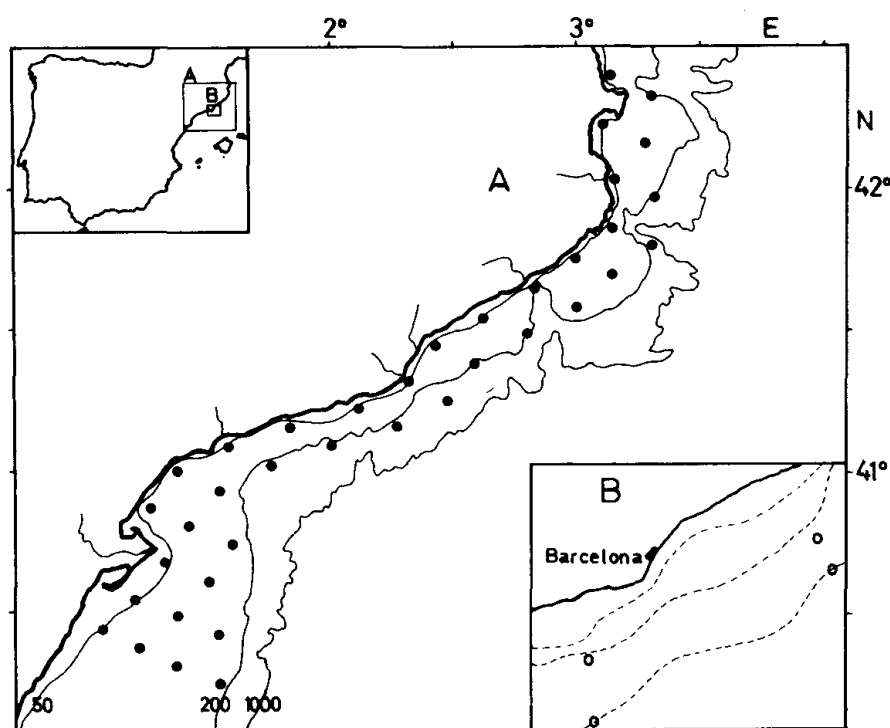


FIG. 1. — Estaciones de muestreo de los dos programas oceanográficos considerados; A, Programa efectuado a lo largo de la costa catalana; B, Programa efectuado en frente de Barcelona.

en relación con las fluctuaciones ambientales; fig. 1A). En cada campaña se visitó un total de 39 estaciones distribuidas en 17 radiales, perpendiculares a la costa. Las pescas se efectuaron mediante redes de tipo bongo de 500 μm de luz de malla, desde una profundidad máxima de muestreo de 200 m, que variaba en función de su distancia a la costa y de la pendiente de la plataforma continental (GILI 1986).

En ambos programas se estudió todo el volumen de la muestra y los datos se uniformizaron según el número de individuos por 100 m^3 . El recuento se efectuó atendiendo al número de nectóforos anteriores recolectado, excepto cuando el de los inferiores fuese más elevado, en cuyo caso se tuvo en cuenta este último como el más indicativo de la abundancia de la especie. En *Abylopsis tetragona* se ha considerado el número máximo de individuos, independientemente de su estado fenológico, aunque, casi siempre, este número correspondía al de nectóforos anteriores. Al ser distinta la metodología utilizada en ambos programas (especialmente el tipo de redes), la información se ha trabajado por separado.

Para el estudio de las distribuciones batimétrica y estacional, se ha considerado toda la información de cada especie procedente de cada nivel de profundidad. Debido a la gran heterogeneidad observada entre estaciones próximas (GILI, *op. cit.*), se ha preferido tener una idea de conjunto de la distribución batimétrica y estacional de la zona. Además, si bien el fenómeno de heterogeneidad entre muestras próximas en el espacio y en el tiempo se ha observado normalmente en el zooplancton (HAURY *et al.*, 1978), para estudiar la distribución a pequeña escala, la calidad del muestreo, o al menos el planteamiento del mismo, ha de estar de acuerdo con el propósito del trabajo (MACKAS *et al.*, 1985). Las muestras del primer programa no permitían, al no poder, en todos los casos, muestrear la totalidad de los niveles batimétricos en cada época del año, un estudio de microdistribución, pero sí nos pueden dar una idea general en especies como las tratadas, al disponer de un número elevado de individuos recolectados.

RESULTADOS

Las características de la distribución de las especies consideradas, para las tres variables elegidas, se especifica por separado:

Muggiaea atlantica (Cunningham, 1892)

Es la especie más abundante a lo largo de toda la costa catalana y durante todo el año (GILI *et al.*, 1987). La mayor concentración se alcanza en el período comprendido entre abril y junio, con dos máximos, el primero de unos 2500 individuos por 100 m^3 de media y el segundo de 1700 individuos por 100 m^3 . En una de las cuatro estaciones puntuales se alcanza una cantidad

próxima a los 7000 ind./100 m³, como consecuencia de un fenómeno de agregación, común en todas las especies de zooplancton gelatinoso, pero fácilmente desplazable hacia otra localidad, en un espacio reducido de tiempo. Además mantiene una importante concentración durante todo el año (10-450 ind./100 m³) dentro de los primeros 200 m de profundidad. Por otra parte se recolectó gran cantidad de gonóforos en los dos meses anteriores a los máximos de abundancia.

La población de *M. atlantica* se concentra en el intervalo de los primeros 50 m de profundidad, si bien puede llegar a los 200 m, aunque con un número menor de individuos (fig. 2).

Geográficamente la especie presenta un carácter eminentemente costero con una densidad en clara disminución desde la costa hacia mar abierto. Además, la densidad es mayor en la zona norte de la costa catalana, especial-

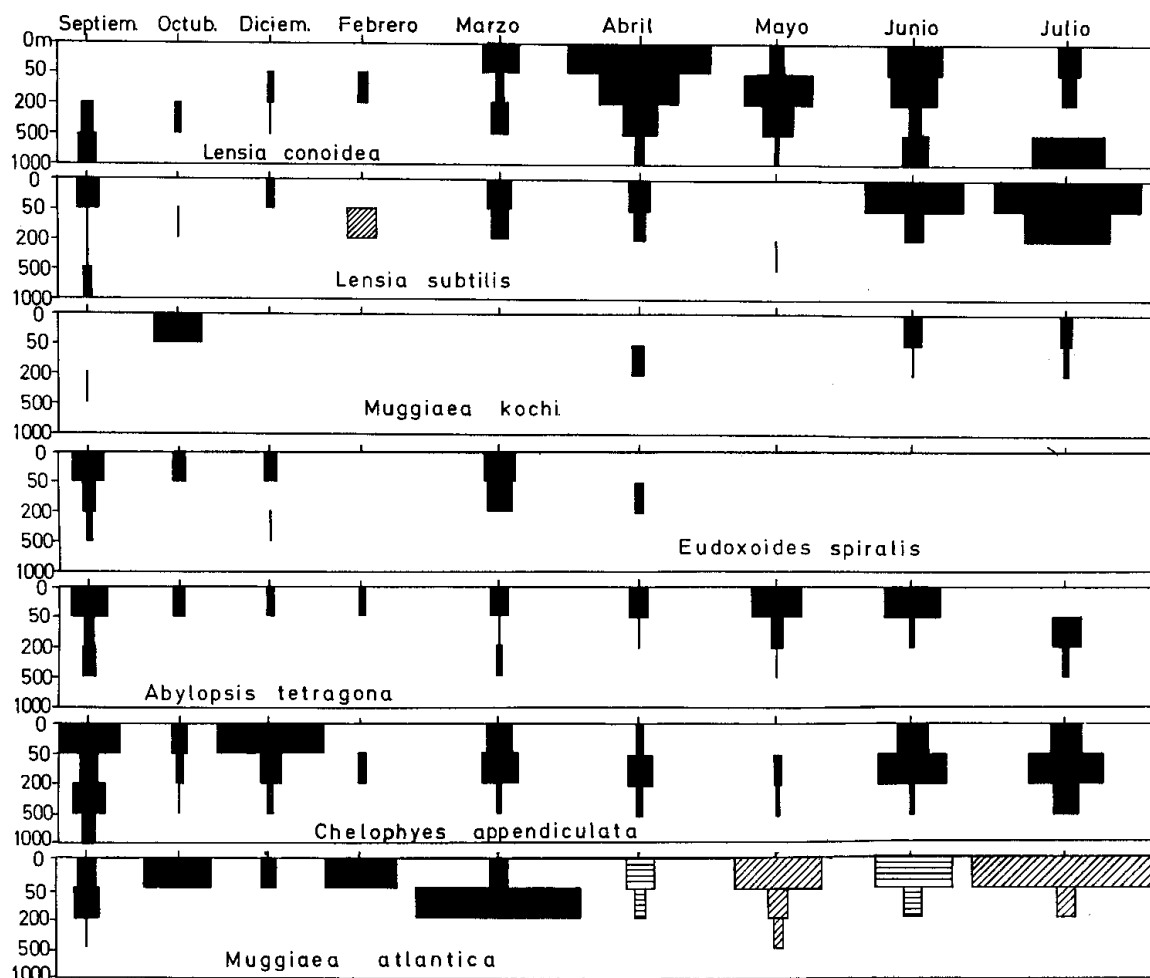


FIG. 2. — Distribución batimétrica y estacional de las siete especies estudiadas. Un milímetro de espesor corresponde a unos 4 individuos en 100 m³ (líneas inclinadas $\times 10$; líneas horizontales $\times 100$).

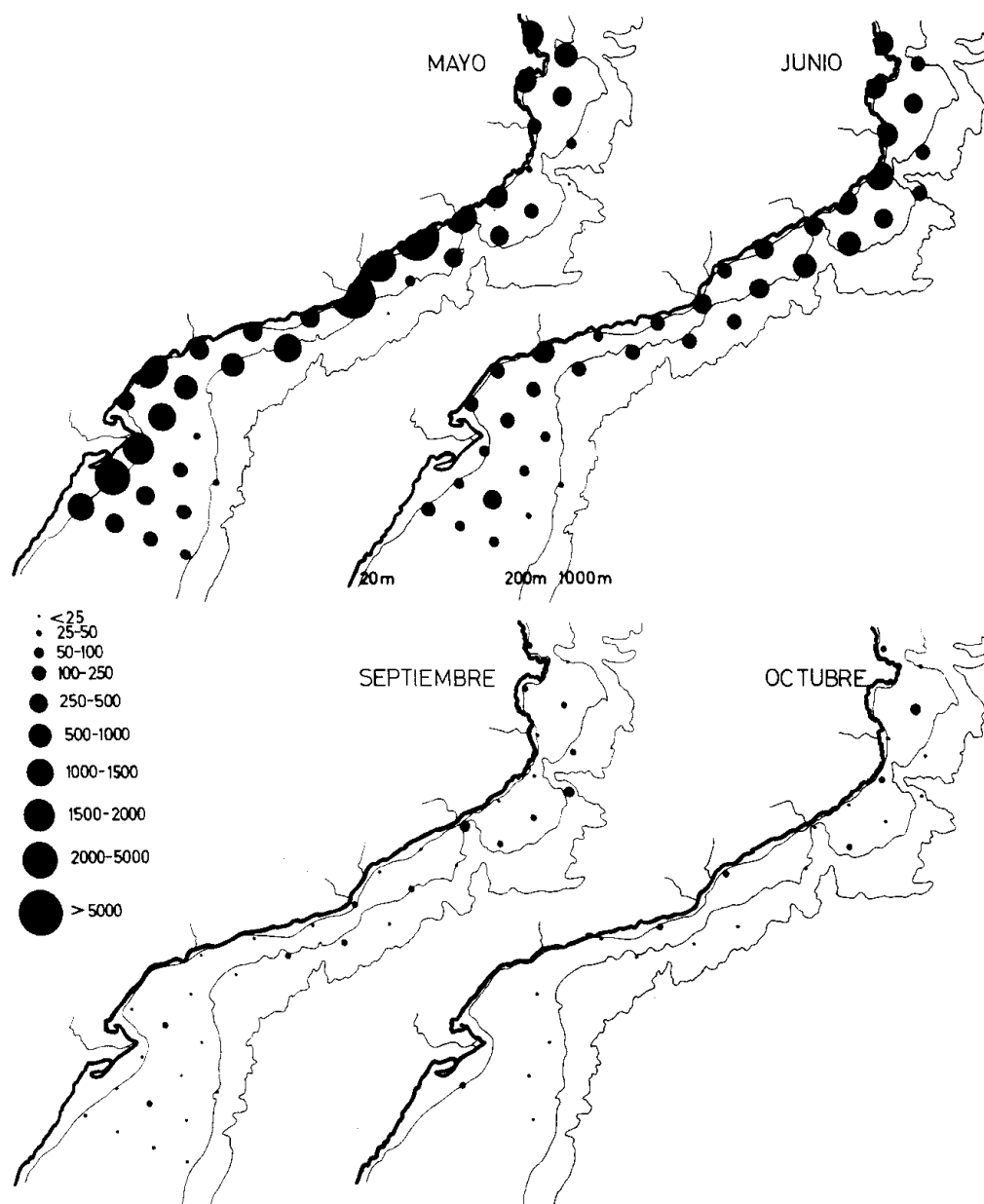


FIG. 3. — Distribución geográfica de *Muggiaea atlantica* (individuos por 100 m³).

mente en septiembre y octubre. Mantiene una pequeña población durante todo el año, incluso en la mitad sur de la costa hasta la llegada de los meses de abril y mayo. En estos meses, aunque la concentración de individuos es mayor en la mitad norte, su densidad es grande a lo largo de toda la costa (fig. 3). Los márgenes hidrográficos en que se ha encontrado la especie se sitúan en 13,1 y 22,8 °C de temperatura y 36,4 y 38,4 de salinidad.

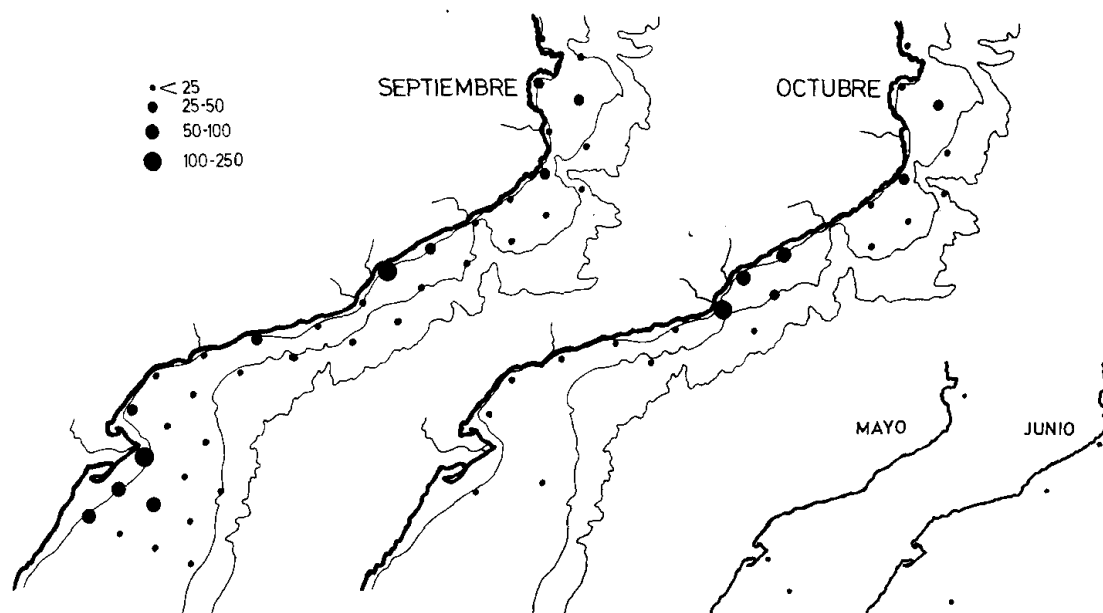


FIG. 4. — Distribución geográfica de *Muggiaea kochi* (individuos por 100 m³).

Muggiaea kochi (Will, 1844)

Especie presente a lo largo de todo el año aunque en concentraciones bajas. En verano aumenta el número de individuos si bien su concentración fluctúa bastante entre años consecutivos (RIERA *et al.*, en prensa). Su concentración es muy similar a lo largo de toda la costa catalana, tanto en las estaciones más costeras como en las más alejadas (fig. 4). Se concentra especialmente en la capa de los primeros 50 m, si bien puede descender hasta cerca de los 200 m en verano (fig. 2). De forma parecida a *M. atlantica*, su concentración es algo más elevada en la mitad norte de la zona, aunque alcanza los máximos de densidad cerca de la desembocadura de los grandes ríos. Los márgenes hidrográficos de la especie se sitúan en 13,8 y 24,7 °C de temperatura y 37,3 y 38,2 de salinidad.

Chelophyes appendiculata (Eschscholtz, 1829)

Presenta una concentración similar a lo largo de todo el año. Su máximo de densidad lo alcanza en verano, aunque la densidad media varía poco a lo largo de todo el año (10-30 nectóforos por 100 m³). Está presente desde la capa superficial hasta los 500 m de profundidad; en verano, se concentra preferentemente entre 50 y 200 m situándose por encima de los primeros 50 m el resto del año (fig. 2). Geográficamente se detecta un mayor número

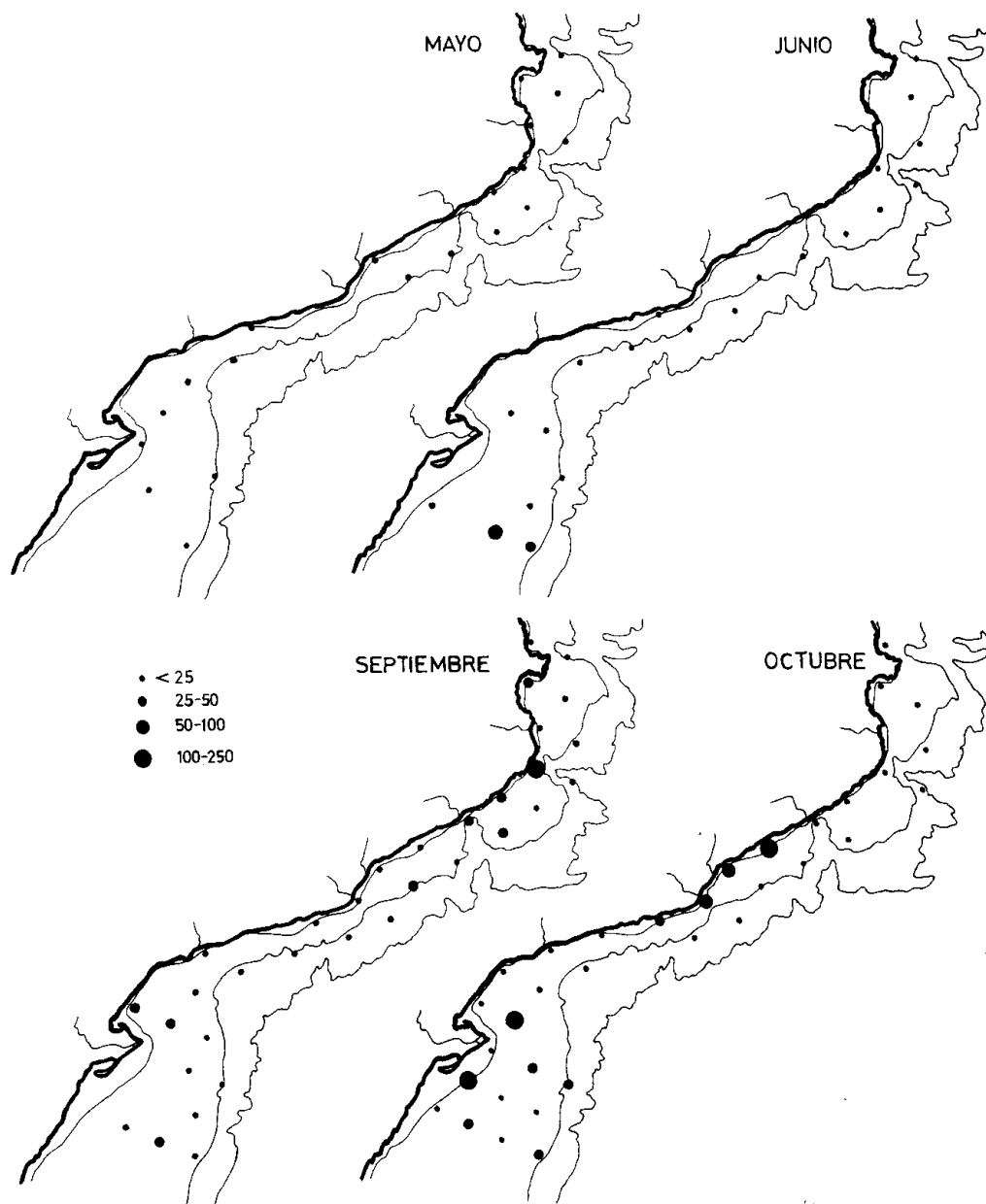


FIG. 5. — Distribución geográfica de *Chelophyes appendiculata* (individuos por 100 m³).

de individuos en las estaciones alejadas de la costa, si bien, en otoño, es mayor cerca de aquella, concentrándose en la capa superficial (fig. 5). Durante todo el año se han observado eudoxias pero su concentración es bastante mayor en los meses de marzo y octubre. Los márgenes hidrográficos de la especie se sitúan en 13,4 y 21,3 °C de temperatura y 36,8 y 38,2 de salinidad.

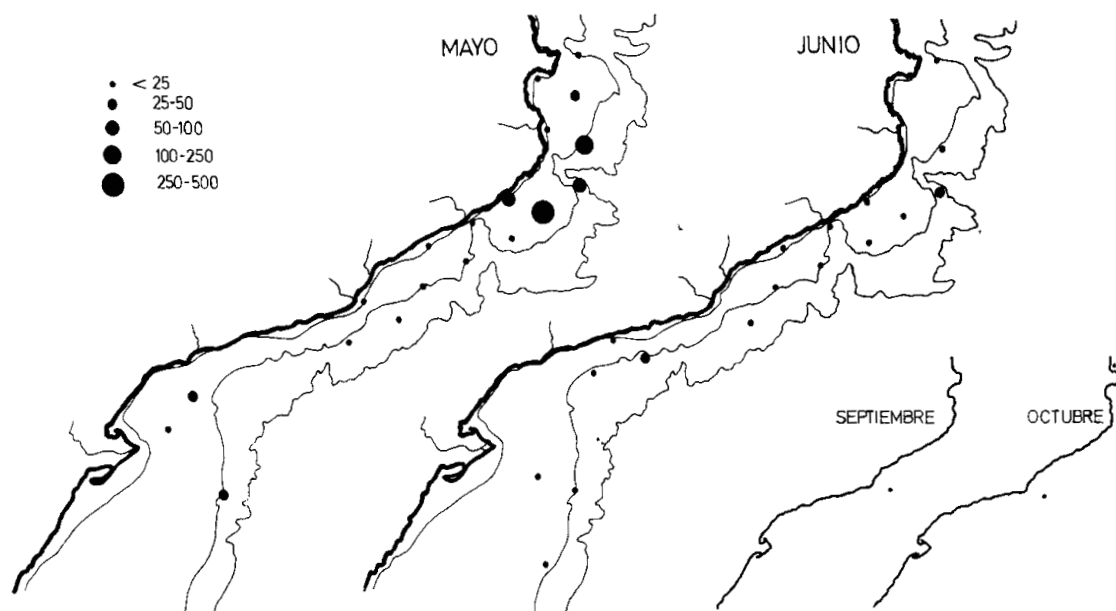


FIG. 6. — Distribución geográfica de *Lensia conoidea* (individuos por 100 m³).

Lensia conoidea (Keferstein y Ehlers, 1860)

Especie de presencia habitual a lo largo de todo el año aunque en concentraciones bajas. Presenta un máximo hacia el mes de abril, con cerca de 200 nectóforos de media por 100 m³, decreciendo progresivamente hacia el mes de julio (fig. 2). Presenta una amplia distribución batimétrica con individuos

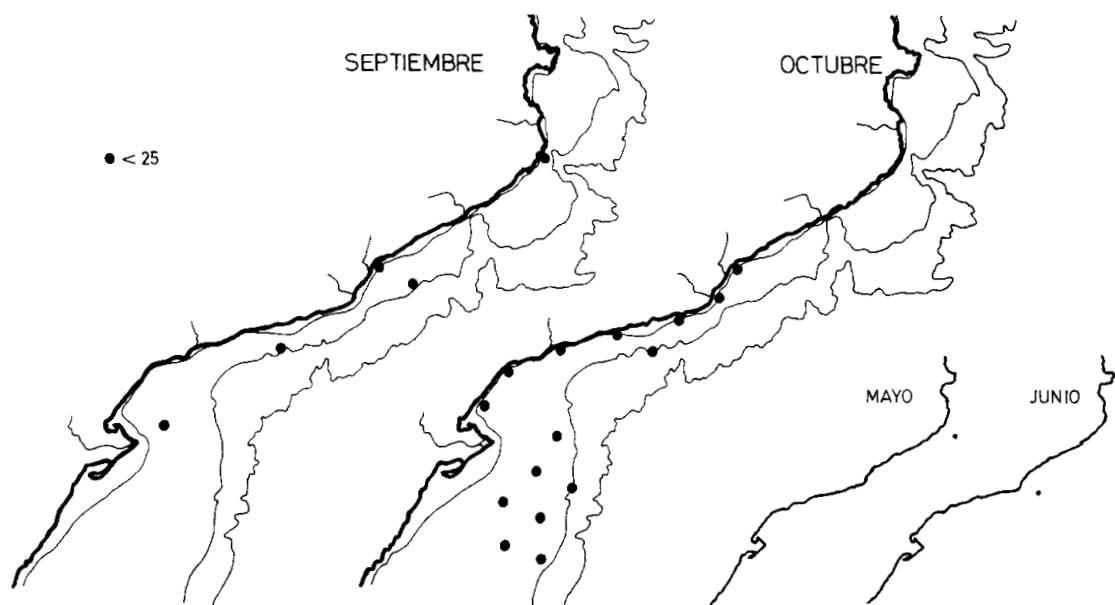


FIG. 7. — Distribución geográfica de *Eudoxoides spiralis* (individuos por 100 m³).

capturados en el intervalo entre 0 y 1000 m. En el momento de máxima densidad, se concentra en la capa de los primeros 50 m, para descender a 50-200 m en meses posteriores. Geográficamente es más abundante en la mitad norte de la zona, especialmente en las estaciones más alejadas de la costa (fig. 6). En tanto es omnipresente en la mitad norte y central de la costa, incluso en la época de concentración mínima, sólo se encuentra en la mitad sur cuando se da el máximo de abundancia; además, se detecta un número importante de eudoxias en las muestras de finales de febrero. Los márgenes

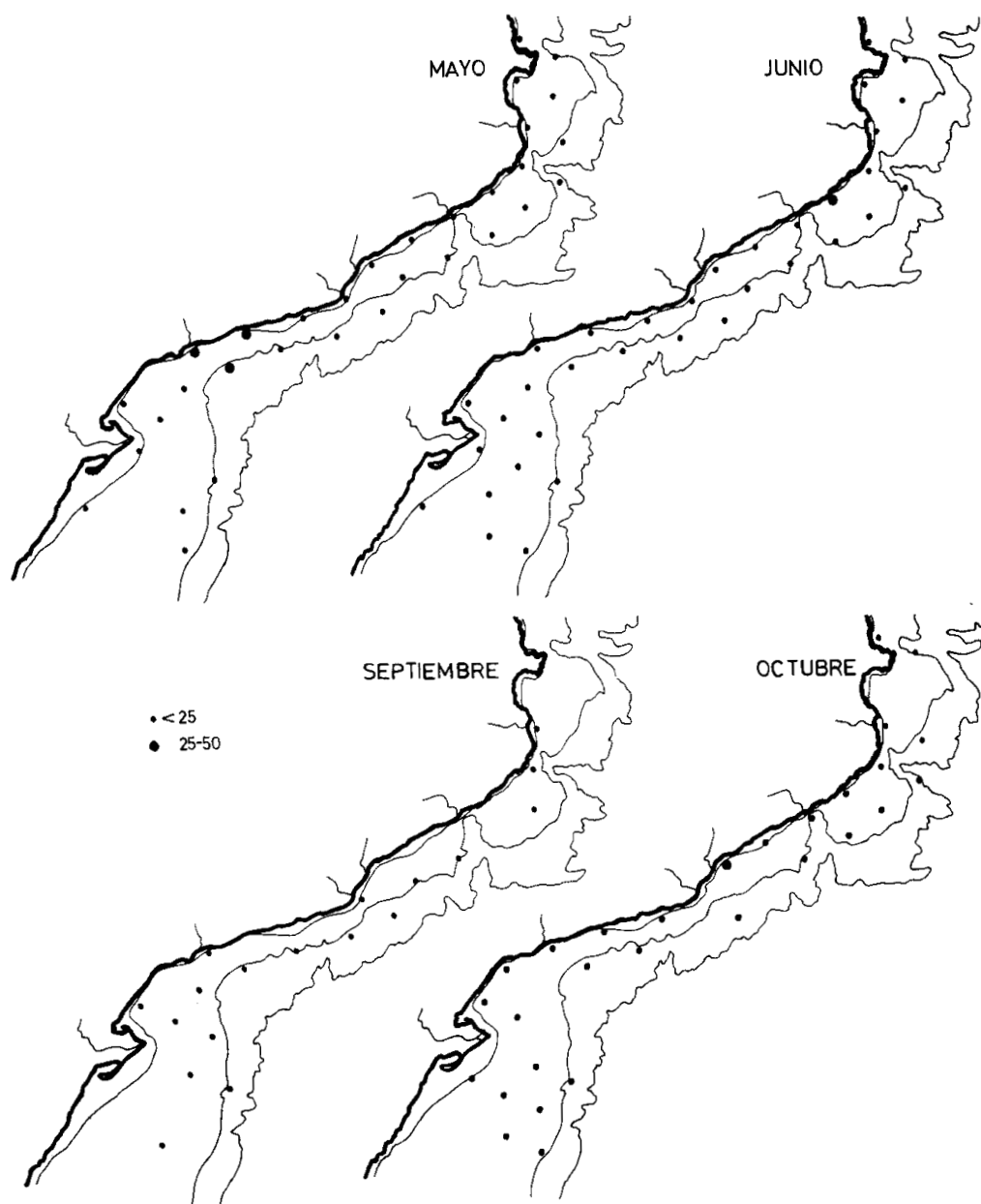


FIG. 8. — Distribución geográfica de *Abylopsis tetragona* (individuos por 100 m³).

hidrográficos a los que se ha encontrado la especie se sitúan en 13,1 y 22,5 °C de temperatura y 36,8 y 38,1 de salinidad.

Eudoxoides spiralis (Bigelow, 1911)

Se ha recolectado únicamente en primavera y en otoño, con un número reducido de individuos. Se concentra preferentemente en los primeros 50 m de profundidad aunque, en algunas ocasiones se ha hallado a mayor profundidad (fig. 2). Las eudoxias coinciden, en su aparición, con la fase poligástrica. En su distribución geográfica, tiende a presentarse en las estaciones de la zona central y sur de la costa (fig. 7) mientras que, en primavera, se encuentra tan sólo en algunas estaciones de la mitad norte, algo alejadas de la costa. Los valores hidrográficos a los que aparece están entre 13,8 y 20,8 °C de temperatura y 37,7 y 38,2 de salinidad.

Abylopsis tetragona (Otto, 1823)

Se ha recogido a lo largo de toda la costa y prácticamente durante todo el año pero en número reducido de individuos (entre 2 y 16 por 100 m³). Su concentración es mínima en los meses de invierno; aumenta en primavera y alcanza un máximo en verano. Al mismo tiempo, las eudoxias, también presentes a lo largo de todo el año, son más frecuentes en los meses de abril y junio. Se concentra casi exclusivamente en los primeros 50 m de profundidad (fig. 2), si bien, en algunas ocasiones, puede superar los 200 m. Su distribución geográfica se caracteriza por presentarse de forma regular a lo largo de

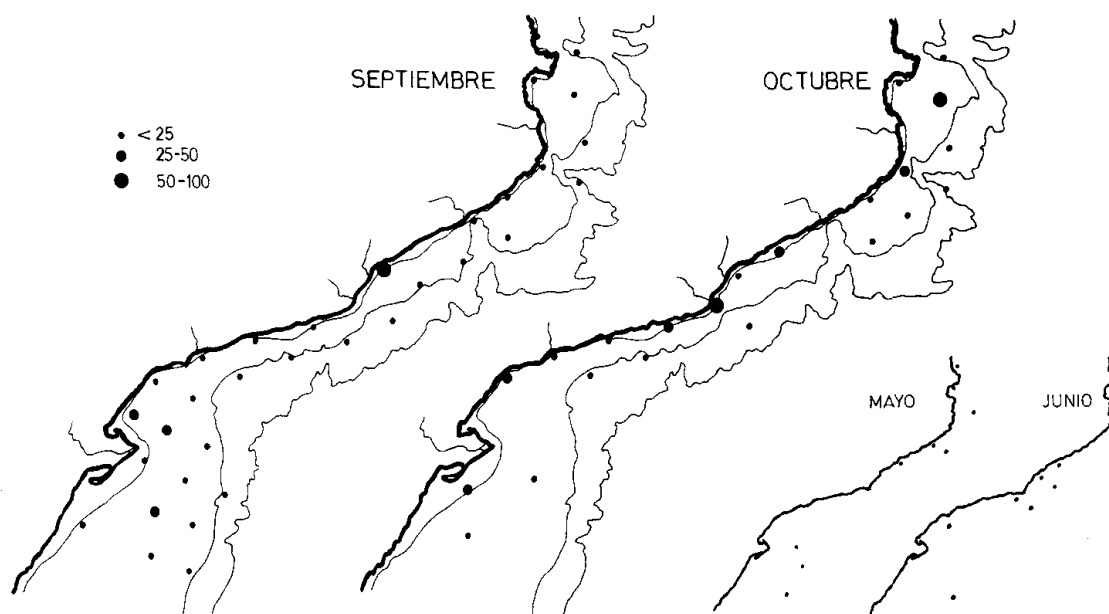


FIG. 9. — Distribución geográfica de *Lensia subtilis* (individuos por 100 m³).

toda la costa, tanto cerca de ésta como en las localidades más alejadas (fig. 8), 13,1 y 23,5 °C de temperatura y 37,2 y 38,1 de salinidad; han sido los parámetros hidrográficos en los que se ha encontrado la especie.

Lensia subtilis (Chun, 1886)

Presenta dos máximos de concentración a lo largo de todo el año: uno en abril y otro entre junio y julio, siendo ocasional en los restantes meses. Su distribución batimétrica es bastante amplia al encontrarse nectóforos a lo largo de toda la columna de agua desde 0 a 500 m de profundidad; en cambio, en la época de máxima densidad, se concentra en la capa de agua comprendida entre 50 y 200 m (fig. 2). Geográficamente se caracteriza por su presencia regular a lo largo de toda la costa, tanto cerca como algo alejada (fig. 9). Sus márgenes hidrográficos están entre 12,5 y 24,7 °C de temperatura y 36,8 y 38,2 de salinidad.

DISCUSIÓN

Los sifonóforos presentan una distribución batimétrica y estacional bastante irregular entre zonas geográficas próximas, especialmente a lo largo de periodos anuales. Así, no es de extrañar que especies como *M. atlantica*, dominante en el área estudiada, no lo sea en zonas cercanas a ella (PALMA, 1985) siendo sustituida por otras. *M. kochi* que era la especie dominante, en épocas recientes, en el golfo de Nápoles (IANORA y SCOTTO DI CARLO, 1981) o en Villefranche-sur-Mer (PALMA, *op. cit.*), mientras que, en la actualidad, parece ser sustituida por *M. atlantica*. Anteriormente, la especie dominante en casi todo el Mediterráneo era *C. appendiculata* (BIGELOW y SEARS, 1937), que podía ser sustituida localmente por otras especies (KINZER, 1965) excepto por *M. atlantica*. Una explicación parcial de estas diferencias a lo largo del tiempo, en el área del Mediterráneo occidental, es el hecho de que los trabajos más recientes se han realizado en zonas más neríticas que en algunos previos; con ello *C. appendiculata*, que es una especie menos costera que *M. atlantica*, fue preferentemente recolectada. Pero esta afirmación contrasta con el hecho de que, en campañas realizadas en estaciones alejadas de la costa y contemporáneas a las aquí estudiadas (GILL, 1986), se detectara una baja concentración de las dos especies, en mar abierto, especialmente *C. appendiculata*. Por otra parte, las dos especies del género *Muggiaea* parecen alternarse en el tiempo, dentro de periodos plurianuales y en una misma zona (RUSSELL, 1934; RIERA *et al.*, en prensa). Este último hecho aún no tiene una clara explicación, pero podría estar relacionado con la competencia entre las dos especies por el mismo tipo de presa (C. CARRÉ, comunicación personal).

Lo que parece general es que siempre hay una especie de calicóforo que

domina claramente en el conjunto de las especies del grupo y que, en general, las especies estudiadas son, al mismo tiempo, frecuentes o, incluso, dominantes en otras áreas templadas (MOSER, 1925).

M. atlantica presenta un destacado carácter nerítico y costero tanto en el Mediterráneo (RAZOULS y THIRIOT, 1968; PATRITI, 1964) como en el Atlántico (LELOUP, 1934; ALVARIÑO, 1957) y Pacífico (BIGELOW, 1911; ALVARIÑO, 1980) lo que favorece su abundancia en zonas eutróficas como son algunas de las costas del Mediterráneo occidental. Concretamente, *M. atlantica* en la costa catalana presenta máximos de densidad cerca de la desembocadura de los principales ríos. Este fenómeno se ve reforzado por las propias características eurihalinas y euritermas observadas tanto en *M. atlantica* como *M. kochi* (MONTCALEANO y NIÑO, 1979).

También, el carácter nerítico y costero de las dos especies del género *Muggiaea* se ve reflejado en su distribución batimétrica; casi siempre por encima de los primeros 50 m de profundidad. Este comportamiento epipelágico es común para las dos especies en todas las zonas donde se han recolectado (MACKIE, 1985). Pero, mientras en el Atlántico parece casi restringirse a los primeros 50 m (LELOUP, 1934), en el Mediterráneo los ejemplares pueden sobrepasar la cota de los 200 m (CASANOVA, 1977). Este fenómeno también se puede observar en otras tres especies con un marcado carácter epipelágico; *E. spiralis*, *A. tetragona* y *L. subtilis*. Las características hidrográficas del Mediterráneo occidental, cuya temperatura, en los primeros 200 m de profundidad, es más uniforme que en el Atlántico, en algunas épocas del año (HOPKINS, 1985), podría en gran parte explicar este fenómeno (CASANOVA, 1977). Esto es debido a que la termoclina influye, en gran manera, en la distribución vertical del zooplancton nerítico restringiendo su distribución a la capa superficial (SOUTHWARD y BARRET, 1983).

Otras especies, como *C. appendiculata* y *L. conoidea*, de características más oceánicas, presentan por su parte una distribución batimétrica más amplia. Así, el hecho que *L. conoidea* domine en la mitad norte de la costa catalana, es debido a que parte de su población puede ser de origen alóctono, al llegar arrastrada por la denominada corriente catalana que recorre de NE a SW la citada costa (FONT, 1986). La distribución de ambas especies dependerá de factores hidrográficos como el mencionado, aunque, por sí mismas, presentan una gran capacidad de desplazamiento en comparación con otras especies de sifonóforos (BONE y TRUEMAN, 1982). Con todo, su amplia distribución batimétrica en el Mediterráneo, al igual que otras especies epipelágicas, contrasta con una distribución más superficial en el Atlántico (LELOUP y HENTSCHEL, 1935).

A lo largo de la columna de agua, *L. conoidea* parece sustituir a *C. appendiculata*. La primera presenta un máximo entre 0 y 50 m en abril-junio y *C. appendiculata* se sitúa por debajo. Posteriormente, al aumentar *C. appendiculata* por encima de los primeros 200 m, *L. conoidea* presenta concentraciones mayores de individuos justo por debajo. Podría ser que, en estas espe-

cies más mesopelágicas, la distribución batimétrica estuviera ligada a factores tróficos.

La distribución estacional de las distintas especies estudiadas está marcada, al menos, por dos picos de abundancia a lo largo del año como ya se ha observado en otras zonas del Mediterráneo (BIGELOW y SEARS, 1937; ALVARIÑO, 1957). Los máximos de finales de primavera y durante el verano, encontrados en la costa catalana, son los que había esperar al repetirse las condiciones hidrográficas que se dieron en áreas próximas (BIGELOW y SEARS, 1937; CERVIGON, 1958; RAZOULS y THIRIOT, 1968; VIVES, 1966).

En general, en el Mediterráneo occidental, las especies más abundantes de sifonóforos calicóforos mantienen un mínimo poblacional en toda la columna de agua por encima de los primeros 200 m de profundidad. Sus picos de máxima concentración están correlacionados con las características hidrográficas locales pero no hay que descartar los factores tróficos, que pueden explicar en parte estos máximos estacionales (MACKAS *et al.*, 1985). Ello se ve reflejado tanto en la alternancia en el tiempo de las especies dominantes a lo largo de todo el Mediterráneo occidental (*Chelophyes appendiculata* es sustituida por *Muggiaea atlantica*), como en la sustitución en áreas próximas (*M. atlantica* es sustituida por *M. kochi*) y en la columna de agua (*Lensia conoidea* sustituye a *Chelophyes appendiculata*). También hay que resaltar una distribución más amplia de estas especies a lo largo de la columna de agua en el Mediterráneo occidental, en comparación con lo observado en el Atlántico.

BIBLIOGRAFÍA

- ALVARINO, A. — 1957. Estudio del zooplancton del Mediterráneo occidental. Campaña del «Xauen» en el verano de 1954. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 81: 1-15.
- 1971. Siphonophores of the Pacific with a review of the world distribution. *Bull. Scripps. Inst. Oceanogr.*, 16: 1-432.
- 1980. Reproduction seasons and day/night bathymetric distribution of three species of *Diphyinae* (Siphonophorae), off California and Baja California. In: *Developmental and Cellular Biology of Coelenterates*. P. Tardent y R. Tardent eds.: 33-38.
- BIGELOW, H. B. — 1911. Reports on the Scientific Results of the Expedition to the Eastern tropical Pacific, in charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Commission steamer «Albatros» from October 1904, to March 1905 Lieut. Commander L. M. Gamett, U. S. N. Commanding. XXIII. The Siphonophora. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, 38: 175-401.
- BIGELOW, H. B. y M. SEARS. — 1937. Siphonophorae. *Rep. Danish Oceanogr. Exp. 1908-10 Medit. and Adjacent Seas.*, 2 (Biol.) H.2: 1-144.
- BONE, Q. y E. R. TRUEMAN. — 1982. Jet propulsion of the Calycophoran siphonophores *Chelophyes* and *Abylopsis*. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 62: 315-327.
- CARRÉ, C. — 1968. *Sphaeronectes bougisi* sp. n., nouveau siphonophore calycophore sphaeronectidae de plancton Méditerranée. *Bull. Mus. nat. Hist. nat., Ser. 2.^a*, 40: 446-449.
- 1979. Sur le genre *Sulculeolaria* Blainville, 1834 (Siphonophora, Calycophora, Diphyidae). *Ann. Inst. Oceanogr. Paris.*, 55: 27-48.
- CASANOVA, J. P. — 1977. *La faune pélagique profonde (Zooplankton et Micronekton) de la province Atlantico-Méditerranéenne. Aspects taxonomiques, biologiques et zoogéographiques*. Thèse l'Université de Provence (Aix-Marseille I).
- CERVIGÓN, F. — 1958. Contribución al estudio de los sifonóforos de las costas de Castellón (Mediterráneo Occidental). *Inv. Pesq.*, 12: 21-47.
- FONT, J. — 1986. *La circulació general a la Mar Catalana*. Tesis doctoral Univ. Barcelona.
- GILI, J. M. — 1986. *Estudio sistemático y faunístico de los cnidarios de la costa catalana*. Tesis doctoral Univ. Autònoma Barcelona.
- GILI, J. M., F. PAGÈS y F. VIVES. — 1987. Distribution and ecology of a population of planktonic cnidarians in the western Mediterranean. In: *Modern Trends in the systematics, ecology and evolution of hydroids and hydromedusae*, J. Bouillon, F. Boero, F. Cicogna y P. F. S. Cornelius, eds.: 150-170.
- HAURY, L. R., J. A. MCGOWAN y P. H. WIEBE. — 1978. Pattern and processes in the time-space scales of plankton distributions. In: *Spatial pattern in plankton communities*, J. H. Steele, ed.: 277-287.
- HOPKINS, T. — 1985. Physics of the Sea. In: *Western Mediterranean*, R. Margalef, ed.: 100-125.
- IANORA, A. y B. SCOTTO DI CARLO. — 1981. The distribution and annual cycles of Siphonophora Calycophora in the Gulf of Naples and Adjacent waters. *Arch. Oceanogr. Limnol.*, 20: 51-65.
- KINZER, J. — 1965. Untersuchungen über das Makroplankton bei Ischia und Capri und im Golfe von Neapel in Mai 1902. II. Die Verbreitung der Siphonophora. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 34: 247-255.
- LELOUP, E. — 1934. Siphonophores Calycophores de l'Océan Atlantique Tropicale et Australe. *Bull. Mus. R. Hist. nat., Belg.*, 10 (6): 1-87.
- LELOUP, E. y E. HENTSCHEL. — 1935. Die Verbreitung der Calycophoren Siphonophoren im Südatlantische Ozean. *Wiss. Erg. Deuts. Atlant. Exp. Meteor.*, 12 (2): 1-31.
- MACKAS, D. L., K. L. DENMAN y M. R. ABBOT. — 1985. Plankton patchiness: Biology in the physical vernacular. *Bull. mar. Sci.*, 37: 652-674.
- MACKIE, G. O. — 1985. Midwater macroplankton of British Columbia studied by submersible PISCES IV. *J. Plankton Res.*, 7: 753-777.
- MONCALEANO, A. y L. NIÑO. — 1979. Celentéreos planctónicos de la bahía de Cartagena, descripciones y notas ecológicas. *Bull. Mus. Mar.*, 9: 37-96.
- MOSER, F. — 1917. Die Siphonophoren der Adria und ihre Beziehungen zu denen des Weltmeeres. *Sitzungsb. Kais. Akad. Wiss. Wien. Math. Naturh. Kl.*, 1926 (1): 703-763.
- 1925. Die Siphonophoren der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. *Deutsch. Südpolar. Exp.*, 17 (Zool., 9): 1-541.

- PALMA, G. S. — 1985. Migración nocturnal del macroplankton gelatinoso de la bahía de Villefranche-sur-Mer, Mediterráneo Noroccidental. *Inv. Pesq.*, 49: 261-273.
- PATRITI, G. — 1964. Les siphonophores de Golfe de Marseille. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 35: 185-258.
- RAZOULS, S. y A. THIRIOT. — 1968. Le macrozooplancton de la région de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). *Vie Milieu*, 19 (1-B): 133-184.
- RIERA, T., J. M. GILI y F. PAGÉS. — En prensa. Estudio cuantitativo y estacional de dos poblaciones de cnidarios planctónicos frente las costas de Barcelona (1966-67; 1982-83). *Mis. Zool.*, 9.
- ROTTINI, L. — 1969. I Sifonofori quali indicatori idrologici. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, 24: 165-169.
- RUSSELL, F. S. — 1934. On the occurrence of the siphonophores *Muggiaea atlantica* Cunningham and *Muggiaea kochi* (Will) in the English Channel. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 19: 555-558.
- SOUTHWARD, A. J. y R. L. BARRET. — 1983. Observation on the vertical distribution of zooplankton, including post-larval teleost, off Plymouth in the presence of a thermocline and a chlorophyll-dense layer. *J. Plankton Res.*, 5: 599-618.
- VIVES, F. — 1966. Zooplankton nerítico de las aguas de Castellón (Mediterráneo occidental). *Inv. Pesq.*, 30: 49-166.
- YOUNGBLUTH, M. J. — 1984. Water column ecology; *In situ* observations of marine zooplankton from a manned submersible. In: *Divers, Sumersibles and Marine Science*, N. C. Fleming Ed., Occasional Papers in Biology, 9: 45-57.