

ZOOPLANCTON GELATINOSO

María A. Mendoza-Becerril
EDITORA



Zooplancton gelatinoso

María A. Mendoza-Becerril

EDITORA



Zooplancton gelatinoso

María A. Mendoza-Becerril

EDITORA



EE

592

Z6

Zooplankton gelatinoso / María A. Mendoza-Becerril, editora. - San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México : El Colegio de la Frontera Sur, 2026.

1 recurso digital : PDF 252 páginas : fotografías ; 16.5 MB

Incluye bibliografía

E-ISBN: 978-607-69265-4-3

1. Zooplankton gelatinoso, 2. Taxonomía animal, 3. Ecología animal, I. Mendoza-Becerril, María A. (editora)

Primera edición digital, marzo de 2026

Corrección de estilo y diseño: Braun Ediciones

Consulta las publicaciones de acceso abierto de ECOSUR en: <https://biblioteca.ecosur.mx/>

Esta publicación fue sometida a un estricto proceso de arbitraje por pares, con base en los lineamientos establecidos por el Comité Editorial de El Colegio de la Frontera Sur.

D. R. © El Colegio de la Frontera Sur

Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, C. P. 29290

Barrio María Auxiliadora

San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México

www.ecosur.mx

Se autoriza la reproducción de esta obra para propósitos de divulgación o didácticos, siempre y cuando no existan fines de lucro, se cite la fuente y no se altere el contenido (favor de dar aviso: llopez@ecosur.mx). Cualquier otro uso requiere permiso escrito de los editores.

Hecho en México / *Made in Mexico*

Gelatinas de cristal a simple vista, imprescindibles y con constante movimiento en el vaivén del agua. Alimento y cazadoras de un sinfín de seres. Algunas veces con un etéreo brillar y otras de traslúcidas formas que pasan desapercibidas a tu simple mirar.

Angeles M. B.

Dicen que la inmortalidad es solamente la permanencia de lo que uno ha podido enseñar, dar y dejar en otros.

Jorge Bucay

*A mis padres, guardianes del origen y pilares de cada logro,
y a José Agüero, que estuvo presente en cada paso de este recorrido,
incluso en medio del caos.*

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a cada uno de los autores su esfuerzo, empeño y dedicación en la elaboración de cada capítulo. Al Dr. Eduardo Suárez, agradezco su apoyo y su respaldo tanto académico como institucional. Expreso mi más sincero agradecimiento a todos aquellos que generosamente nos permitieron utilizar su material fotográfico para ilustrar este libro. Igualmente, extendiendo, a nombre de todos los autores, nuestra gratitud a los revisores por sus invaluable sugerencias y comentarios, los cuales enriquecieron significativamente el contenido de este libro.

También agradezco la labor de Mónica Braun, cuya revisión minuciosa contribuyó a la calidad final del texto y a darle forma a este proyecto; igualmente, destaco al equipo de Fomento Editorial y Difusión de la Ciencia de Ecosur por su apoyo en los procesos editoriales.

El zooplancton gelatinoso

Agradezco a la Dra. M. A. Mendoza-Becerril por la invitación a colaborar en esta obra. Gracias a Rebeca Gasca por sus comentarios y observaciones a una versión previa de este escrito.

Ctenophora

Agradecemos a Alexander Semenov, Sho Toshino y Alexandre Jan por las fotos cedidas para la Figura 1 del capítulo.

Medusozoa

Medusas: Agradecemos el apoyo parcial del CNPq 316095/2021-4 y de la Fundación Paulista de Investigación (FAPESP) Proc. 2023/17191-5 para Antonio C. Marques. Este trabajo es una contribución del NP-BioMar (USP) y Medusozoa México (meduzoamexico.com.mx).

Deseamos agradecer a Alexandre Jan y Frida Yolotzin Jonguitud por permitirnos utilizar sus fotografías. También agradecemos a los revisores por sus minuciosas observaciones y valiosas sugerencias.

Sifonóforos: Los autores deseamos agradecer a Joan J. Soto-Angel, Alexandre Jan y Gilberto Diosdado por permitirnos amablemente utilizar sus fotografías de sifonóforos. También agradecemos a los revisores anónimos por sus minuciosas revisiones y valiosas sugerencias.

Tunicata

A Alvaro E. Migotto (Centro de Biologia Marinha da Universidade de São Paulo, CEBIMAR-USP) y a los participantes del Curso de Embriología Comparativa de Invertebrados Marinos (CEMI) que han generado algunas de las figuras mostradas en esta Introducción al

capítulo de Tunicata. También agradecemos al Departamento de Zoología por permitirnos fotografiar el espécimen del doliólido de la colección didáctica mostrado en este capítulo. AMG ha recibido el apoyo de una beca FAPESP 2023/13244-7 y CAPES-PROEX 2024 del Programa de Posgrado en Zoología del IB-USP; FDB ha recibido apoyo del proyecto FAPESP 2015/50164-5, así como del Instituto de Biociencias y del Programa de Posgrado en Zoología para realizar los cursos CEMI en el CEBIMAR-USP.

Apendicularias: A los revisores, cuyas sugerencias sin duda mejoraron nuestro trabajo, y a Nicolás Lemiña (IBBEA CONICET UBA) por su ayuda en las fotografías de la Figura 2.

Doliólidos: A la Dra. Bertha Lavaniegos Espejo y al programa Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California (IMECOCAL) por la autorización para revisar muestras y fotografiar los ejemplares utilizados en las Figuras 1B y 7B. Asimismo, se agradece a Phil Lemley y a Linda Lanniello por su aporte con material fotográfico para las Figuras 6 y 7, respectivamente.

Salpas: Se agradece el apoyo de José Luis Cadena Ramírez en el laboratorio y el financiamiento del proyecto interno del CICESE “El zooplancton como indicador de factores climáticos – hacia una comprensión de la variabilidad invernal de mediano plazo”.

Métodos de muestreo

Agradecemos a Carlos Domínguez-Carrió y Pilar Olivar por haber cedido las fotos de la Figura 1 del capítulo.

Métodos de cultivo

Los autores expresan su más profundo agradecimiento a Takuji Oyama (Tak) del Kyoto Aquarium y Sumida Aquarium (Orix Aquarium Corporation), Kazuya Okuizumi y Shuhei Ikeda del Kamo Aquarium, Tadao Sakiyama, Aya Adachi y Gaku Yamamoto del Enoshima Aquarium por el aporte de información para la elaboración de este capítulo, por ser fuente de inspiración y por su continua implicación en tender puentes de colaboración entre Japón y Europa. Asimismo, queremos agradecer a Mackenzie Neale (Mac) por los valiosos consejos sobre los acuarios americanos. Agradecemos a Thomas Knowles (Tommy), Manny Ezcurra, MacKenzie Bubel y Wyatt Patry del Monterrey Bay Aquarium, Markus Klamt del Aquarium-Berlin, Etienne Bourgouin de L'Aquarium de Paris, Anton Weissenbacher (Toni) del Schönbrunn Tiergarten de Viena, el profesor André Morandini (Universidade de São Paulo), Ilka Sötje (Institut für Zell- und Systembiologie der Tiere, Universität Hamburg), Krish Lewis del Two Oceans Aquarium en Sudáfrica, la profesora Kylie Pitt y el Griffith Sea Jellies Research Lab en Australia por su disponibilidad y amabilidad al compartir su dilatada experiencia y sus respectivos listados de especies en cultivo. Agradecemos especialmente a Pascal Romans y Matthieu Depuille del Observatoire Océanologique de Banyuls-sur-Mer por la información sobre el cultivo de Pelagia; a Josep Maria Gili, Macarena Marambio y Ainara Ballesteros del Institut de Ciències del Mar (CSIC) en Barcelona por su apoyo continuo y el intercambio de información. A. J. agradece

profundamente a Pawel Burkhardt y Lucas Leclère por su continuo apoyo y mentoría. M. C. desea expresar su más sincero agradecimiento al equipo de Mediterráneo-Medusas del Oceanogràfic de Valencia por la profesionalidad, pasión e ilusión que demuestran día a día.

La fotografía como herramienta para la ciencia

Los comentarios y sugerencias de dos revisores nos permitieron mejorar este trabajo y son muy apreciados. A José Cohuo Collí por las identificaciones de las postlarvas de peces.

REVISORES ACADÉMICOS DE CAPÍTULOS

Alejandro Damián Serrano, Institute of Ecology and Evolution, University of Oregon, Estados Unidos.

Alvaro Esteves Migotto, Centro de Biologia Marinha, Universidade de São Paulo, Brasil.

Alvaro Morales Ramírez, Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CI-MAR), Universidad de Costa Rica, Costa Rica.

Anabela Anhi Berasategui, Instituto Argentino de Oceanografía (IADO-CONICET), Bahía Blanca, Argentina.

Clara María Hereu Romero, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California (UABC), México.

Francisco Alejandro Puente Tapia, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Argentina.

Humberto Bahena Basave, El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, México.

Jaime Gómez Gutiérrez, Departamento de Plancton y Ecología Marina del CICIMAR, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México.

Laura Elena Sanvicente Añorve, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Marcos Tatián, Instituto de Diversidad y Ecología Animal (IDEA, CONICET-UNC), Argentina.

Mauricio O. Zamponi, CONICET (jubilado) y Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (Departamento de Ciencias Marinas, Universidad Nacional de Mar del Plata) (jubilado), Argentina.

Renato Mitsuo Nagata, Universidade Federal do Rio Grande, Brasil.

Contenido

Prólogo <i>Alejandro Damian-Serrano</i>	19
El zooplancton gelatinoso: aspectos generales e interesantes de una comunidad que podría dominar los océanos <i>Eduardo Suárez Morales</i>	21
Ctenóforos	22
Medusas	23
Sifonóforos	25
Salpas	26
Comentarios finales	27
Referencias	28
Ctenophora <i>Macarena Marambio, Joan J. Soto-Angel, María Pascual-Torner, Uxue Tilves</i>	33
Descripción general	33
Morfología	37
Locomoción	40
Alimentación y sistema digestivo	41
Ciclo biológico y reproducción	44
Estructuras sensoriales y sistema nervioso	47
Referencias	48
Medusozoa <i>María A. Mendoza-Becerril, Antonio C. Marques</i>	55
Medusas <i>María A. Mendoza-Becerril, Antonio C. Marques</i>	59
Cubozoa	59
Scyphozoa	63
Hydrozoa	69
Diversidad y ecología	75
Toxicidad	78
Referencias	79
Sifonóforos <i>Luis Martell, Gillian Mapstone, Lara Maleen Beckmann, Elena Guerrero</i>	88
Aspectos generales del grupo	88
Morfología	91
Physonectae	93
Cystonectae	96
Calycophorae	98
Reproducción	102

Toxicidad	104
Referencias	105
Tunicata <i>André Morillo-Guerrero, Gabriela Agurto-Rodríguez, Federico D. Brown</i>	111
Ciclo de vida y desarrollo	113
Intereses científicos	115
Conclusión	115
Referencias	116
Apendicularias <i>Fabiana L. Capitanio, Gastón E. Aguirre, Mariela L. Spinelli</i>	119
Clasificación general del grupo	119
Morfología	120
Alimentación	124
Reproducción	126
Distribución en los distintos océanos	127
Rol ecológico en los ecosistemas	128
Efectos de la contaminación en apendicularias	130
Referencias	130
Doliólidos <i>Ángel Silveyra Bustamante</i>	134
Morfología	136
Ciclo de vida	138
Filogenia	142
Ecología	144
Taxonomía	146
Referencias	148
Pirosomas <i>Marina Pastor-Prieto</i>	151
Morfología	152
Reproducción	154
Alimentación	155
Distribución	156
Relaciones interespecíficas	157
Referencias	159
Salpas <i>Bertha E. Lavaniegos</i>	163
Introducción	163
Morfología y clasificación	165
Reproducción	169
Distribución y migración vertical	170
Alimentación	171
Depredadores y simbiosis	174
Evolución	174
Referencias	176

Métodos de muestreo <i>Maria Pascual-Torner, Uxue Tilves, Macarena Marambio</i>	181
Métodos por observación <i>in situ</i>	182
Métodos de recolección de muestras	191
Recolección de organismos vivos para cultivo y experimentos en laboratorio	196
Fijación y preservación de las muestras	197
Referencias	199
Métodos de cultivo <i>Alexandre Jan, Miguel Candelas, Joan J. Soto-Angel</i>	205
Sobre el origen y la necesidad del cultivo de organismos gelatinosos	206
Sistemas de cultivo y diseño de tanques para zooplancton gelatinoso	209
Diferentes grupos y sus necesidades específicas de cultivo	218
Ejemplos de rutinas de cultivo específicas	222
Pioneros en el cultivo de zooplancton gelatinoso	228
Las medusas como mascotas en el ámbito doméstico	233
Referencias	234
La fotografía como herramienta para la ciencia <i>Frida Y. Jonguitud, Iván A. Castellanos Osorio, Pedro Valencia</i>	241
Fotografía en aguas oscuras (<i>blackwater</i>)	242
Apilamiento de enfoque (<i>focus stacking</i>)	247
Otro método	249
Referencias	250

Prólogo

Alejandro Damian-Serrano

University of Oregon

Desde que tuve mi primer encuentro con una medusa, suspendida en calma bajo la superficie, supe que los organismos gelatinosos no eran simples adornos marinos: eran testigos antiguos de una evolución silenciosa, intrincada y profundamente fascinante que desafía nuestra intuición como vertebrados terrestres. El zooplancton gelatinoso, en particular, parece una paradoja: seres sin esqueleto, sin velocidad, sin cerebro centralizado y, sin embargo, dominantes en muchos escenarios marinos, a menudo en silencio, invisibles a los métodos de estudio tradicionales y a los prejuicios humanos. Este libro nace del deseo de explorar esa paradoja e invitar a otros a observarla con nuevos ojos.

La historia de la evolución marina suele centrarse en vertebrados carismáticos: animales rápidos, inteligentes, robustos, con cuerpos hidrodinámicos y una sola boca frontal. Pero el mar, especialmente la columna de agua —ese inmenso desierto líquido sin estructuras, sin refugios ni fronteras— también está habitado por criaturas de otro tipo: lentas, frágiles, pequeñas, a veces casi invisibles. Y estas formas blandas que a primera vista parecen indefensas han sobrevivido, persistido y prosperado gracias a un repertorio de adaptaciones que no solo son efectivas, sino extraordinariamente creativas. La evolución, en el mar abierto, no premia únicamente la fuerza, la inteligencia o la rapidez. También recompensa la eficiencia, la transparencia, la flotabilidad pasiva, la simbiosis y la economía energética. Este libro es, en parte, una celebración de esa creatividad evolutiva y la biodiversidad a la que ha dado lugar.

Tradicionalmente, los animales gelatinosos han sido descritos por lo que les “falta”: sin esqueleto, sin sistema nervioso central, sin órganos complejos, sin pigmentación. Bajo esta óptica, se les presenta como “primitivos”, “simples” o “menos evolucionados”. Esta perspectiva no solo es limitada, sino también engañosa. En lugar de medirlos contra un ideal vertebrado, deberíamos centrarnos en lo que sí tienen: estructuras únicas y altamente especializadas, como los nematocistos, capaces de disparar con precisión molecular; sistemas de filtración que superan en eficiencia a muchos dispositivos humanos; colonias formadas por zooides polimórficos altamente diferenciados, organizados con una eficiencia que rivaliza con la de los vertebrados. Estas innovaciones no solo son dignas de admiración, sino que además abren nuevas ventanas a la biología comparativa, la evolución del desarrollo, la neurociencia y la ecología de sistemas.

Este libro también refleja una revolución metodológica. Muchos de los avances recientes en el estudio del zooplancton gelatinoso no habrían sido posibles sin el desarrollo

de técnicas de muestreo cuidadosas y específicas, capaces de preservar estructuras extremadamente frágiles que antes se destruían por completo en las redes convencionales. La fotografía submarina de alta resolución, los sistemas de cultivo en laboratorio, los vehículos operados remotamente (ROVs) y los sistemas de videoplancton no solo nos han permitido ver a estos organismos en su contexto natural, sino también entenderlos como actores ecológicos dinámicos. La imagen ya no es un mero recurso estético: es una herramienta científica fundamental. La fotografía nos conecta con lo invisible, nos permite describir lo efímero y nos ayuda a comunicar, enseñar e inspirar.

Además, es importante destacar el papel de la ciencia ciudadana en esta nueva era de exploración gelatinosa. Cada vez más, observadores costeros, buzos, navegantes y fotógrafos submarinos contribuyen con registros valiosos que complementan los datos científicos tradicionales. Esta sinergia entre ciencia profesional y participación pública no solo enriquece nuestras bases de datos, sino que también democratiza el conocimiento marino, involucrando a más personas en la conservación y el estudio de los océanos.

A lo largo de este libro, los autores presentan un panorama integral del zooplancton gelatinoso, desde los ctenóforos hasta las salpas y apendicularias, abordando tanto su diversidad taxonómica como sus roles ecológicos, patrones de distribución, innovaciones fisiológicas y trayectorias evolutivas. Invito a los lectores a que aprendan a ver a estos organismos no como rarezas marginales o reliquias de un pasado primitivo, sino como agentes biológicos modernos y componentes esenciales de los ecosistemas pelágicos, especialmente en un contexto de cambio climático, acidificación, sobrepesca y alteración de las redes tróficas.

Este trabajo no sería posible sin el impulso de generaciones de zooplanctólogos que abrieron camino en condiciones adversas, ni sin la colaboración incansable de colegas, estudiantes y exploradores de lo que se esconde bajo la superficie. Mi esperanza es que estas páginas sirvan no solo como una referencia científica rigurosa, sino también como una invitación a mirar de nuevo al océano y a sus habitantes gelatinosos con la humildad y el asombro de quien la está redescubriendo. Que fomente nuevas vocaciones y, sobre todo, contribuya a que el zooplancton gelatinoso ocupe el lugar que merece en el estudio y la conservación del mar.

El zooplancton gelatinoso: aspectos generales e interesantes de una comunidad que podría dominar los océanos

Eduardo Suárez Morales

El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) Unidad Chetumal, Chetumal, México

El zooplancton se puede definir como la parte animal del plancton, una comunidad altamente dinámica y compleja representada por una gran variedad de animales invertebrados y vertebrados que viven suspendidos en la columna de agua y que son transportados pasivamente por las corrientes y los movimientos de las masas de agua (Gasca y Suárez Morales, 1996). Entre los grupos de invertebrados del zooplancton destacan los crustáceos, representados por los grupos holo- y meroplanctónicos; los primeros completan todo su ciclo de vida como parte del zooplancton (como los abundantísimos copépodos) y en el caso de los meroplanctónicos solamente forman parte del zooplancton durante sus etapas juveniles (como las larvas de los camarones y las langostas, entre otros).

Una fracción del zooplancton que recientemente ha cobrado gran relevancia es la que se ha designado como zooplancton gelatinoso (ZG), también reconocida como los gelata (Haddock, 2004). El ZG comprende diversos grupos de animales cuyos cuerpos tienen una textura gelatinosa, como en el caso de sifonóforos, medusas, ctenóforos, taliáceos y otros grupos. Esta característica gelatinosa se ha interpretado como una adaptación que los grupos del ZG han desarrollado de manera independiente para sobrevivir en un ambiente tan complejo y variable. La elevada proporción de agua corporal en los representantes del ZG les confiere un mayor control hidrostático para mantenerse suspendidos en la columna de agua con un menor gasto energético. Otra ventaja que obtienen de su naturaleza gelatinosa es el mimetismo, principalmente en la zona fótica (0-200 m); esto les permite pasar desapercibidos ante sus depredadores y presas. Además, la elevada proporción de agua en sus tejidos y su bajo valor alimenticio los convierten en presas poco deseables para depredadores potenciales. Evolutivamente, el ZG representa el grado más exitoso dentro de la comunidad del zooplancton. Como veremos más adelante, estas grandes capacidades competitivas convierten al ZG en una fracción dominante que puede alterar profundamente la dinámica no solo de la comunidad sino de los ecosistemas.

De acuerdo con diversos autores (*viz.* Madin y Harbison, 2001; Nogueira Júnior *et al.*, 2022), los principales grupos que constituyen el ZG son las medusas, los ctenóforos, los sifonóforos y las salpas. Varios de estos grupos tienen la capacidad de formar agregaciones masivas bajo ciertas condiciones que se pueden registrar acústicamente y pueden

desplegarse por grandes superficies (miles de millas náuticas) en áreas neríticas (Alvarez Colombo *et al.*, 2003). Se ha acuñado el término “*fluid-like scatterers*” o “*weak scatterers*” para referirse al débil efecto acústico de estas capas dispersoras de ZG (Stanton *et al.*, 1998; Alvarez Colombo *et al.*, 2003).

Si bien el ZG comprende depredadores voraces muy competitivos y con una gran capacidad reproductiva, existe un grupo de crustáceos zooplanctónicos que se han adaptado para utilizar al ZG de maneras diversas; por ejemplo, los anfípodos hipéridos han desarrollado estrategias para usar al ZG como transporte, protección, descanso o guardería (Madin y Harbison, 1977; Diebel, 1988). Algunos copépodos, como el ciclopoide *Pseudolubbockia dilatata* Sars G. O., 1909, los utilizan como sitios seguros para aparearse (Gasca *et al.*, 2007) y para otros, como algunas especies de *Sapphirina*, el ZG es fuente de alimento (Gasca *et al.*, 2015).

Se mencionan aquí algunos miembros del ZG y se describen, para cada grupo, los temas que podrían resultar de interés para el lector.

Ctenóforos

Los ctenóforos son organismos gelatinosos, depredadores voraces del zooplankton marino; habitan en todos los océanos a todas las profundidades y en ambientes oceánicos y costeros (Harbison *et al.*, 1978; Puente-Tapia *et al.*, 2021). Son formas de gran belleza y extremadamente frágiles. Muchas de las especies de aguas profundas se han observado mediante sumergibles, pero se desintegran ante la mínima perturbación (R. Gasca, com. pers.). Se reconocen unas 33 especies en aguas mexicanas; su mayor diversidad parece encontrarse en las aguas profundas. De acuerdo con Chen *et al.* (2007), los ctenóforos tienen, al igual que las medusas, un origen antiguo en el planeta, representado por un estadio juvenil del ctenóforo + *Maotianoascus octonarius* Chen y Zhou, 1997, descubierto en registros del Cámbrico temprano (ca. 540 millones de años). El nombre del filo hace referencia a ocho estructuras acanaladas en forma de peine (*kten*) equipadas con cirros móviles que baten en sincronía como medio de locomoción y que además son herramientas muy eficientes para alimentarse. Su dieta se compone de copépodos, larvas de peces y una gran variedad de zooplankton, incluyendo otras formas gelatinosas; son muy eficientes como depredadores, creando corrientes suaves y continuas que atrapan a presas del microplankton sin que estas se percaten de que están siendo llevadas a la boca del ctenóforo (Colin *et al.*, 2010). Los ctenóforos suelen ser presas de otros organismos del ZG, como las medusas y otros ctenóforos, que los devoran enteros (a pesar de ser de mayor tamaño que la medusa) o en partes. Es interesante que las partes remanentes puedan regenerarse (Purcell y Cowan Jr., 1995; Haddock, 2007).

La especie *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865, es sin duda el ctenóforo mejor estudiado. Su gran capacidad como depredador del microplankton y su eficiencia trófica han sido referidas como causantes de una drástica disminución de la abundancia y diversidad del

zooplancton en la región del Mediterráneo y del mar Caspio (Roohi *et al.*, 2008; 2010). Su distribución se ha expandido rápidamente y muchos autores la consideran una especie invasora con efectos severos al alterar profundamente las comunidades zooplanctónicas locales principalmente en zonas costeras y áreas pesqueras, pues no solo compiten por alimento con las larvas de peces, sino que son depredadores activos de estas larvas, deteriorando el reclutamiento en pesquerías bien establecidas (Purcell, 1985). Es interesante mencionar que *M. leidyi* es la presa favorita de otro ctenóforo (*Beroe ovata* Bruguière, 1789) y ambas especies suelen encontrarse con patrones de distribución coincidentes en la región del Mediterráneo-mar Negro y mar Caspio, *Beroe* modulando las poblaciones de *M. leidyi* (Galil *et al.*, 2011). Un estudio más reciente reveló que los huevos de peces representan tan solo una fracción de la dieta de este ctenóforo, cuyo consumo se enfoca en los copépodos (Hamer *et al.*, 2011).

Medusas

Las medusas representan, sin duda, el grupo más conspicuo y llamativo del ZG. La singular belleza de sus formas y colores, así como la innegable gracia de sus movimientos, acompañan su gran importancia en el zooplancton y su influencia en los ecosistemas oceánicos y costeros. Estas formas depredadoras han evolucionado por cientos de millones de años de modo tal que sobrevivieron a las grandes extinciones de la vida marina. Los primeros registros fósiles reconocidos de medusas provienen del periodo Cámbrico (Young y Hagadorn, 2010); de este periodo también proviene el registro notable de una narcomedusa (Cartwright *et al.*, 2007). Debido a las características corporales de las medusas, se ha afirmado que algunos de estos registros podrían referirse a estructuras sedimentarias radiales generadas por procesos geológicos locales y no a restos fósiles de medusas (Hagadorn y Miller, 2011). Respecto a su clasificación, las agrupaciones propuestas parecen no tener relación con su filogenia y su ciclo de vida, por lo que no hay un acuerdo entre los especialistas en cuanto a la adopción de una clasificación única (Gasca y Loman-Ramos, 2014). Al igual que las salpas, las medusas pueden formar grandes agregaciones poblacionales bajo ciertas condiciones. Estos son fenómenos que resultaban ocasionales en estudios rutinarios del zooplancton, pero actualmente se están investigando los patrones que subyacen a estos eventos. Se sabe que las agregaciones masivas en cada área geográfica son protagonizadas por algunas especies de medusas; tan solo tres a cinco especies en el mar Adriático, particularmente *Pelagia noctiluca* (Forsskål, 1775) (Benovic y Lucic, 2001), y en aguas argentinas las medusas *Lychnorhiza lucerna* Haeckel, 1880, y *Aequorea* sp. (Alvarez Colombo *et al.*, 2003). Benovic y Lucic (2001) y Genzano *et al.* (2008) señalaron que las causas de estos incrementos poblacionales permanecen desconocidas, pero proponen que factores de estrés (*i. e.*, cambios de salinidad y temperatura, hormesis o estrés ambiental) podrían ser los desencadenantes de estos fenómenos, principalmente en sistemas costeros. Se ha sugeri-

do que el cambio climático, la eutrofización, la sobrepesca, la construcción costera y la translocación de especies son factores de estrés que incrementan los eventos de *blooms*, pero los datos científicos para alcanzar consensos al respecto son aún escasos. Si bien las agregaciones de medusas tienen efectos potenciales al alterar la dinámica trófica en zonas costeras y oceánicas, hay casos en los que la presencia masiva de ciertas especies representa también un problema de salud. Una de estas especies es *Linuche unguiculata* (Swartz, 1788), también conocida como “dedal”. Esta pequeña medusa tiene una amplia distribución tropical, pero en aguas costeras del Caribe e incluso en Brasil (Haddad Jr. *et al.*, 2001) llega a formar agregaciones que se extienden por varios kilómetros a lo largo de las costas, incluyendo las playas turísticas. Su picadura causa una dermatitis muy característica, la “erupción del bañista”; se pensaba que la conspicua fase medusa era la responsable de este problema, pero Segura-Puertas *et al.* (2001) reconocieron que todas las fases del ciclo de vida (incluyendo las etapas larvarias éfiras y plánulas) pueden causar esta erupción cutánea; además, Segura-Puertas *et al.* (2008) confirmaron que en *L. unguiculata* la estrobilación (formación y liberación de éfiras) se activa al aumentar la temperatura, lo que provoca que después de la aparición de las medusas en las playas (usualmente hacia el final del periodo invernal) se produzca un incremento de sus fases larvarias (inicio de primavera), prolongando el riesgo de incidencias dermatológicas. Aquí es necesario mencionar aspectos de salud mucho más serios respecto a las medusas, como lo es la picadura de un grupo conocido como cubomedusas, entre las que destaca la “avispa de mar”, *Chironex fleckeri* Southcott, 1956, cuya picadura es letal, causando un dolor incapacitante, una profunda alteración de los signos vitales y un paro cardíaco final. No hay antitoxina ni tratamiento que se considere efectivo para contrarrestar este veneno (Piontek *et al.*, 2020). Las “avispas de mar” son medusas relativamente grandes, con umbrelas (campanas) angulares de hasta 35 cm de diámetro y grupos de 15 tentáculos en cada ángulo. Su distribución parece estar restringida a las aguas cálidas de Australia y zonas adyacentes del Indopacífico, lo que incluye varias formas afines o mesopoblaciones con distribuciones limitadas (Kingsford *et al.*, 2021) que deben ser estudiadas con detalle mediante los criterios taxonómicos actuales. Además de las “avispas”, existen especies más pequeñas de cubomedusas que resultan ser casi tan peligrosas como *C. fleckeri*. A estas pequeñas cubomedusas cuya umbrela tiene tan solo unos 2 cm de diámetro pero que cuentan con larguísimos tentáculos se les conoce como irukandji, que es el nombre de una feroz tribu aborigen del norte de Australia. También se aplica este nombre al síndrome causado por su picadura (dolor muy intenso, desmayo, debilidad, ansiedad extrema, hipertensión y edema pulmonar). La letalidad es ligeramente menor que en los casos de picadura por *C. fleckeri* (Gershwin, 2014). Los accidentes pueden llegar a ocurrir en áreas arrecifales sin registros previos (Gershwin y Hannay, 2014). Las medusas irukandji de los géneros *Malo*, *Carukia*, *Morbakka*, *Gerongia* y *Alatina* parecen encontrarse también restringidas a aguas australianas, pero la picadura de otras cubomedusas como *Carybdea* y formas relacionadas puede tener efectos similares en aguas del Atlántico tropical (Grady y Burnett, 2003).

Así, las medusas tienen aspectos sumamente interesantes desde diferentes perspectivas, por lo que representan un grupo cuya relevancia justifica todos los recursos que se puedan destinar a su investigación. Un aspecto adicional, que contrasta con los temas que se han expuesto, es el aprovechamiento de estos organismos para el consumo humano. Las medusas han sido explotadas comercialmente en la cultura china como alimento desde hace más de mil años. Las medusas desecadas representan un negocio relevante en Asia. Aunque su contenido proteico es bajo (4-5%), aportan colágeno de buena calidad (Hsieh *et al.*, 2001). Las especies más importantes desde el punto de vista comercial son *Stomolophus meleagris* Agassiz, 1860, y *Stomolophus* sp. 2, que en México, particularmente en el golfo de California, se han convertido en pesquerías cuyo valor económico resulta equiparable al del camarón. Estudios recientes sugieren que la población de medusas que sostiene a la pesquería en el golfo de California está representada por al menos dos formas genéticamente distintas. Su dinámica como pesquería suele tener drásticos cambios interanuales en sus poblaciones explotables (Cruz-Colín *et al.*, 2021; Méndez Barrón y Carrillo Cisneros, 2023), aunque sigue representando un recurso pesquero y exportable muy importante para México, por lo que la biología, ecología y genética de sus poblaciones deben seguir siendo motivo de investigación.

Sifonóforos

Están representados mayoritariamente por organismos holoplanctónicos, aunque incluyen también al grupo de especies crípticas neustónicas, como *Physalia*, comúnmente conocidas como fragatas portuguesas y a una pequeña familia epibéntica (*Rhodaliidae*). Actualmente se conocen cerca de 180 especies de este grupo de organismos, 89 de ellas reconocidas en aguas mexicanas (Gasca, 2002; Pugh y Gasca, 2009; Mapstone, 2014). Desde el punto de vista biológico, los sifonóforos son organismos coloniales conformados por grupos de individuos (zooides) especializados y de naturaleza medusoide o polipoide que realizan distintas funciones para la colonia. Son organismos gelatinosos estructuralmente complejos y sus diferentes grupos de individuos se disponen en una apretada y funcional armonía, formando un conjunto móvil de frágil belleza que ha sido igualmente apreciado por artistas y zoólogos marinos desde hace más de doscientos años. Los sifonóforos son formas depredadoras que se alimentan de una gran variedad de presas en la comunidad del zooplancton, incluyendo copépodos, larvas de crustáceos, ostrácodos, quetognatos, moluscos pelágicos, peces (adultos, juveniles y larvas), y también de otros grupos del ZG (sifonóforos, medusas, salpas y ctenóforos), con aparente comportamiento trófico más especializado a mayores profundidades que en aguas epipelágicas (Hetherington *et al.*, 2022). Si bien los sifonóforos no forman agregaciones poblacionales comparables a las descritas para medusas, salpas y ciertos ctenóforos, destaco aquí dos aspectos interesantes de este grupo:

1. Muchos sifonóforos poseen un neumatóforo axial con gas, cuya regulación les permite desplazarse verticalmente en la columna de agua. Por ello, desde hace varias décadas estas formas se han reconocido como parte de las capas dispersoras profundas junto con distintos grupos de peces (Barham, 1966), además de que muestran cambios poblacionales detectables en áreas con procesos oceanográficos activos, como surgencias y giros a mesoescala (Gasca y Suárez, 1991; Suárez y Gasca, 1991; Suárez-Morales *et al.*, 2002).

2. Distintas especies de sifonóforos y de medusas se han podido asociar con ciertas masas de agua y se han señalado como indicadores de estas masas o de condiciones hidrográficas (Alvariño, 1971; Gasca y Suárez, 1991; Biggs *et al.*, 1997; Gasca, 1999; Suárez-Morales *et al.*, 2002). Para poder hacer estas interpretaciones es necesario contar con una taxonomía sólida que permita distinguir las especies de una manera confiable. Es indudable, sin embargo, la gran relevancia de los sifonóforos para poder perfilar las redes tróficas oceánicas, particularmente en los estratos superficiales (0-200 m) (Hetherington *et al.*, 2022).

Salpas

Las salpas, junto con las apendicularias y los taliáceos (doliólidos y pirosoomas), son un grupo que se conoce como tunicados pelágicos que habitan aguas oceánicas y neríticas en todas las latitudes. Pertenecen a los cordados por presentar una notocorda y son filtradores muy eficientes. Su morfología, con un cuerpo gelatinoso en forma de barril y estructurado por bandas musculares, los convierte en verdaderas bombas de succión-filtración; su taxonomía actual se basa en la estructura y número de bandas musculares, entre otros caracteres (Hereu y Suárez-Morales, 2012). Su distribución y abundancia como parte del ZG son ecológicamente relevantes, pues su tipo de alimentación como filtradores suspensívoros los ubica más cerca de las bases tróficas que los copépodos, los herbívoros más abundantes del ambiente marino (Alldredge y Madin, 1982; Andersen, 1998; Sutherland *et al.*, 2010). Esta posición trófica ha llamado la atención de los investigadores hacia el hecho de que grandes poblaciones de salpas tienen el potencial para alterar la dinámica del fitoplancton y la producción primaria en amplias regiones oceánicas, al consumir enormes cantidades de fitoplancton en la franja epipelágica y trasladar parte de este recurso a mayores profundidades como pélets fecales, incrementando significativamente la eficiencia de la bomba biológica de carbono (Décima *et al.*, 2023), pero reduciendo la disponibilidad de fitoplancton para otros herbívoros del zooplankton. Algo equivalente ocurre con otro grupo de tunicados pelágicos, los pirosoomas, que forman grandes agregaciones en ciertas condiciones hidrográficas, como es el caso de *Pyrosoma atlanticum* Péron, 1804, cuya proliferación tras un periodo de calentamiento del agua intensificó de manera anómala la bomba de carbono en la zona norte de la corriente de California (Lyle *et al.*, 2022). Como consecuencia de este mismo efecto, se ha comprobado que los elevados consumos de fitoplancton por parte de las salpas provocan una disminución de

las poblaciones antárticas de krill (Perissinotto y Pakhomov, 1998). Las salpas se encuentran entre los grupos más diversos de tunicados pelágicos (Van Soest, 1998) y, al igual que otros taliáceos, pueden formar enormes agregaciones estacionales. Son relativamente pocas las especies de salpas capaces de formar *booms* en aguas oceánicas y costeras (Madin *et al.*, 2006; Deibel y Paffenhöfer, 2009). Las floraciones de salpas ocurren de manera limitada e intermitente en sistemas tropicales y subtropicales (Madin *et al.*, 1996; Hereu *et al.*, 2010) y pueden formar capas acústicas muy extensas, como es el caso de *Soestia zonaria* en las costas argentinas (Alvarez Colombo *et al.*, 2003). Estos autores reportaron que en un solo lance de la red de plancton obtuvieron 46 kg solamente de esta salpa. En aguas tropicales del Atlántico, incluyendo el golfo de México y el mar Caribe occidental, las especies dominantes son *Thalia cicar* Van Soest, 1973, *T. democratica* (Forskål, 1775), *Weelia cylindrica* (Cuvier, 1804) y *Salpa fusiformis* Cuvier, 1804 (Michel y Foyo, 1976; Esnal, 1978; Hereu y Suárez-Morales, 2012). Estas especies tienen una amplia distribución mundial (Andersen, 1998) y se han documentado *booms* de algunas de ellas en aguas del Caribe occidental y del golfo de México (Michel y Foyo, 1976; Esnal y Daponte, 1999). Es claro que este grupo del ZG merece ser estudiado con mayor detalle para describir su efecto de pastoreo anómalo en diferentes condiciones hidrográficas en latitudes tropicales y subtropicales, lo cual permitiría desarrollar modelos de predictibilidad de los patrones de productividad en diferentes áreas geográficas (Deibel y Paffenhöfer, 2009).

Comentarios finales

A partir de la información presentada en esta breve contribución, se hace evidente que los distintos grupos que forman parte del ZG tienen el potencial para aprovechar de manera rápida y eficiente condiciones favorables para propagarse masivamente y convertirse en las formas dominantes del zooplancton tanto en ambientes costeros como oceánicos, alterando profundamente el perfil y la dinámica ecológica de los ambientes marinos. Existe evidencia documentada que indica que estos procesos podrían estar vinculados al cambio climático global (Mills, 2001; Goldstein y Steiner, 2020). El potencial de que este escenario ocurra es innegable y se reconoce como un problema de alcance global, en particular en el caso de las medusas (Levy *et al.*, 2024). La perspectiva de una expansión descontrolada de estos gelatinosos depredadores del zooplancton ha motivado el diseño de estrategias de control biológico que permitirían mitigar o prevenir los *blooms* poblacionales de medusas y sus efectos mediante la regulación o la inhibición reproductiva de sus pólipos (Liu *et al.*, 2025). También es claro que estos temas merecen mayores esfuerzos de investigación que permitan construir modelos predictivos del comportamiento poblacional de estos grupos (Henschke *et al.*, 2018).

Referencias

- Allredge, A.L., y Madin, L. P. (1982). Pelagic Tunicates: Unique Herbivores in the Marine Plankton. *BioScience* 32, 655-663.
- Alvarez Colombo, G., Mianzan, H., y Madirolas, A. (2003). Acoustic characterization of gelatinous plankton aggregations: four case studies from the Argentine continental shelf. *ICES Journal of Marine Science* 60(3), 650-657. [https://doi.org/10.1016/S1054-3139\(03\)00051-1](https://doi.org/10.1016/S1054-3139(03)00051-1)
- Alvariño, A. (1971). *Siphonophores of the Pacific with a Review of the World Distribution*. UC San Diego: Scripps Institution of Oceanography 16.
- Andersen, V. (1998). Salp and pyrosomid blooms and their importance in biogeochemical cycles. En Q. Bone (Ed.), *The Biology of Pelagic Tunicates* (pp. 125-138). Oxford University Press.
- Barham, E. (1966). Deep Scattering Layer Migration and Composition: Observations from a Diving Saucer. *Science* 151(3716), 1399-1403. <https://doi.org/10.1126/science.151.3716.1399>
- Benovic, A., y Lucic, D. (2001). Jellyfish outbreaks: natural cycle or stress response effect? In F. Briand y F. Boero (Eds.), *Gelatinous zooplankton outbreaks: theory and practice* (pp. 59-62). CIESM Workshop Series 14.
- Biggs, D. C., Zimmerman, R. A., Gasca, R., Suárez-Morales, E., Castellanos, I., y Leben, R. R. (1997). Note on plankton and cold-core rings in the Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin* 95(2), 369-375.
- Cartwright, P., Halgedahl, S. L., Hendricks, J. R., Jarrard, R. D., Marques, A. C., Collins, A. G., y Liberman, B. S. (2007). Exceptionally Preserved Jellyfishes from the Middle Cambrian. *PLoS One* 2(10), e1121. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001121>
- Chen, J. W., Schopf, D. J., Bottjer, C., Zhang, A. B., Kudryavtsev, A. B., Tripathi, X., Wang, Y., Yang, X., Gao, X., y Yang, Y. (2007). Raman spectra of a Lower Cambrian ctenophore embryo from southwestern Shaanxi, China, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104(15), 6289-6292.
- Colin S. P., Costello, J. H., Hansson, L. J., Titelman, J., y Dabiri, J. O. (2010). Stealth predation and the predatory success of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107(40), 17223-17227. <https://doi.org/10.1073/pnas.1003170107>
- Cruz-Colín, M. E., Cisneros-Mata, M. A., Montaña-Moctezuma, G., Espejel, I., Cisneros-Montemayor, A. M., y Malpica-Cruz, L. (2021). Analysis of the Gulf of California cannonball jellyfish fishery as a complex system. *Ocean & Coastal Management* 207, 105610. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2021.105610>
- Décima, M., Stukel, M. R., Nodder, S. D., Gutiérrez-Rodríguez, A., Selph, K. E., Lopes dos Santos, A., Safi, K., Kelly, T. B., Deans, F., Morales, S. E., Baltar, F., Latasa, M., Gorbunov, M. Y., y Pinkerton, M. (2023). Salp blooms drive strong increases in passive carbon export in the Southern Ocean. *Nature Communications* 14(425). <https://doi.org/10.1038/s41467-022-35204-6>
- Diebel, C. E. (1988). Observations on the Anatomy and Behavior of *Phronima Sedentaria* (Forskal) (Amphipoda: Hyperiidea), *Journal of Crustacean Biology* 8(1), 79-90.

- Deibel, D., y Paffenhöfer, G.-A. (2009). Predictability of patches of neritic salps and doliolids (Tunicata, Thaliacea). *Journal of Plankton Research* 31(12), 1571-1579.
- Esnal, G. B. (1978). Los sálpidos (Tunicata, Thaliacea) del Golfo de Mexico y Mar Caribe. *Physis. Sección A*, 38, 59-66.
- Esnal, G. B., y Daponte, M. C. (1999). Salpida. En D. Boltovskoy (Ed.), *South Atlantic Zooplankton* (pp. 1423-1444). Backhuys Publishers.
- Galil, B. S., Gevili, R., y Shiganova, T. (2011). Not far behind: First record of *Beroe ovata* Mayer, 1912 (Ctenophora: Beroidea: Beroidea) off the Mediterranean coast of Israel. *Aquatic Invasions* 6(S1), 89-90.
- Gasca, R., y Suárez, E. (1991). Siphonophores of upwelling areas of the Campeche Bank and the Mexican Caribbean Sea. *Hydrobiologia* 216, 497-502.
- Gasca, R., y Suárez Morales, E. (Eds.). (1996). *Introducción al estudio del zooplancton marino*. ECOSUR/CONACYT.
- Gasca, R. (1999). Siphonophores (Cnidaria) and summer mesoscale features in the Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science* 65(1), 75-89.
- Gasca, R. (2002). Lista faunística y bibliografía comentadas de los sifonóforos (Cnidaria: Hydrozoa) de México. *Anales del Instituto de Biología. Serie Zoología* 73(2), 123-143.
- Gasca, R., Suárez-Morales, E., y Haddock, S. H. D. (2007). Symbiotic associations between crustaceans and gelatinous zooplankton in deep and surface waters off California. *Marine Biology* 151, 233-240.
- Gasca, R., y Loman-Ramos, L. (2014). Biodiversidad de Medusozoa (Cubozoa, Scyphozoa e Hydrozoa) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85(S1), 154-163.
- Gasca, R., Suárez-Morales, E., y Haddock, S. H. D. (2015). *Sapphirina iris* Dana, 1849 and *S. sinuicauda* Brady, 1883 (Copepoda, Cyclopoida): predators of salps in Monterey Bay and the Gulf of California. *Crustaceana* 88(6), 689-699.
- Genzano, G., Mianzan, H., Díaz-Briz, L., y Rodríguez, C. (2008). On the occurrence of *Obelia* medusa blooms and empirical evidence of unusual massive accumulations of *Obelia* and *Amphisbetia* hydroids on the Argentina shoreline. *Latin American Journal of Aquatic Research* 36(2), 301-307.
- Gershwin, L. (2014). Box Jellyfish and Irukandji deaths in Australia. *Australian Marine Stinger Advisory Services*. <http://www.stingeradvisor.com/boxydeaths.htm>
- Gershwin, L.-A., y Hannay, P. (2014). An anomalous cluster of Irukandji jelly stings (Cnidaria: Cubozoa: Carybdeida) at Ningaloo Reef. *Records of the Western Australian Museum* 29, 78-81.
- Goldstein, J., y 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.
- Grady, J. D., y Burnett, J. W. (2003). Irukandji-like syndrome in South Florida divers. *Annals of Emergency Medicine* 42(6), 763-766.
- Haddad Jr., V., Cardoso, J. L., y Silveira, F. L. (2001). Seabather's eruption: report of five cases in southeast region of Brazil. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo* 43(3), 171-172.
- Haddock, S. H. D. (2004). A golden age of gelata: past and future research on planktonic ctenophores and cnidarians. *Hydrobiologia* 530, 549-556.

- Haddock, S. H. D. (2007). Comparative feeding behavior of planktonic ctenophores. *Integrative and Comparative Biology* 47(6), 847-853. <https://doi.org/10.1093/icb/icm088>
- Hagadorn, J. W., y Miller, R. F. (2011). Hypothesized Cambrian medusae from Saint John, New Brunswick, reinterpreted as sedimentary structures. *Atlantic Geology* 47, 66-80. <https://doi.org/10.4138/atlgeol.2011.002>
- Hamer, H. H., Malzahn, A. M., y Boersma, M. (2011). The invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi*: a threat to fish recruitment in the North Sea? *Journal of Plankton Research* 33(1), 137-144. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq100>
- Harbison, G. R., Madin, L. P., y Swanberg, N. R. (1978). On the natural history and distribution of oceanic ctenophores. *Deep-Sea Research* 25(3), 233-236.
- Henschke, N., Stock, C. A., y Sarmiento, J. L. (2018). Modeling population dynamics of scyphozoan jellyfish (*Aurelia* spp.) in the Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series* 591, 167-183.
- Hereu, C. M., Lavaniegos, B. E., y Goericke, R. (2010). Grazing impact of salp (Tunicata, Thaliacea) assemblages in the eastern tropical North Pacific. *Journal of Plankton Research* 32(6), 785-804.
- Hereu, C. M., y Suárez-Morales, E. (2012). Checklist of the salps (Tunicata, Thaliacea) from the Western Caribbean Sea with a key for their identification and comments on other North Atlantic salps. *Zootaxa* 3210(1), 50-60.
- Hetherington, E. D., Damian-Serrano, A., Haddock, S. H. D., Dunn, C. W., y Choy, C. A. (2022). Integrating siphonophores into marine food-web ecology. *Limnology & Oceanography Letters* 7(2), 81-95.
- Hsieh, P., Leong, F. M., y Rudloe, J. (2001). Jellyfish as food. *Hydrobiologia* 451, 11-17.
- Kingsford, M. J., Schlaefer, J. A., y Morrissey, S. J. (2021). Population Structures and Levels of Connectivity for Scyphozoan and Cubozoan jellyfish. *Diversity* 13(4), 174. <https://doi.org/10.3390/d13040174>
- Levy, T., Ghermandi, A., Lehahn, Y., Edelist, D., y Angel, D. L. (2024). Monitoring jellyfish outbreaks along Israel's Mediterranean coast using digital footprints. *Science of The Total Environment* 922, 171275.
- Liu, X., Peng, X., Wang, J., Ju, S., Sun, Q., Ji, W., Hua, X., Zhang, H., Höfer, J., Pozzolini, M., Xu, S., Ma, X., y Xiao, L. (2025). Targeting metzincins to mitigate jellyfish blooms: a novel approach for conservation. *Frontiers in Marine Science* 12, 1563258.
- Lyle, J. T., Cowen, R. K., Sponaugle, S., y Sutherland, K. R. (2022). Fine-scale vertical distribution and diel migrations of *Pyrosoma atlanticum* in the northern California Current. *Journal of Plankton Research* 44(2), 288-302. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbac006>
- Madin, L. P., y Harbison, G. R. (1977). The associations of Amphipoda Hyperiidea with gelatinous zooplankton. I. Associations with Salpidae. *Deep-Sea Research* 24(5), 449-463.
- Madin, L. P., Kremer, P., y Hacker, S. (1996). Distribution and vertical migration of salps (Tunicata, Thaliacea) near Bermuda. *Journal of Plankton Research* 18, 747-755.
- Madin, L. P., y Harbison, G. R. (2001). Gelatinous zooplankton. En J. H. Steele, S. A. Thorpe y K. K. Turekian (Eds.), *Encyclopedia of Ocean Science* (Vol. 2, pp. 1120-1130). Elsevier.
- Madin, L. P., Kremer, P., Wiebe, P. H., Purcell, J. E., Horgan, E. H., y Nemazie, D. A. (2006). Periodic

- swarms of the salp *Salpa aspera* in the Slope Water off the NE United States: Biovolume, vertical migration, grazing, and vertical flux. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 53(5), 804-819.
- Mapstone, G. M. (2014). Global Diversity and Review of Siphonophorae (Cnidaria: Hydrozoa). *PLoS One* 9(2), e87737.
- Méndez Barrón, R., y Carrillo Cisneros, E. (2023). Pesquería de medusa bola de cañón en Sonora: potenciales productivos, comerciales y de integración económica con Asia. *Indiciales* 1(5). <https://doi.org/10.52906/ind.v1i5.51>
- Michel, H. B., y Foyo, M. (1976). *Caribbean Zooplankton. Part I. Siphonophora, Heteropoda, Copepoda, Euphausiacea, Chaetognatha and Salpidae*. Government Printing Office, U.S. Department of the Navy.
- Mills, C. E. (2001). Jellyfish blooms: Are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? *Hydrobiologia* 451(1), 55-68.
- Nogueira Júnior, M., Giachini Tosetto, E., Cazarin Baldoni, L., Dutto, S., Hidaka, M., Lindsay, D. J., y Mitsuo Nagata, R. (2022). Gelatinous Zooplankton. En J. Pan y P. D. Pratolongo, (Eds.), *Marine Biology: A Functional Approach to the Oceans and their Organisms* (pp.150-179). CRC Press.
- Perissinotto, R., y Pakhomov, E. A. (1998). The trophic role of the tunicate *Salpa thompsoni* in the Antarctic marine ecosystem. *Journal of Marine Systems* 17(1-4), 361-374.
- Piontek, M., Seymour, J. E., Wong, Y., Gilstrom, T., Potriquet, J., Jennings, E., Nimmo, A., y Miles, J. J. (2020). The pathology of *Chironex fleckeri* venom and known biological mechanisms. *Toxicon* X 6, 100026.
- Puente-Tapia, F. A., Gasca, R., Schiariti, A., y Haddock, S. H. D. (2021). Lista actualizada de ctenóforos (Ctenophora: Nuda y Tentaculata) de los mares mexicanos. *Regional Studies in Marine Science* 41, 101555.
- Pugh, P. R., y Gasca, R. (2009). Siphonophorae (Cnidaria) of the Gulf of Mexico. En D. L. Felder, y D. K. Camp (Eds.), *Gulf of Mexico: Origin, Waters, and Biota* (Vol. 1. *Biodiversity*, pp. 395-402). Texas A&M University Press.
- Purcell, J. E. (1985). Predation on fish eggs and larvae by pelagic cnidarians and ctenophores. *Bulletin of Marine Science* 37(2), 739-755.
- Purcell, J. E., y Cowan Jr., J. H. (1995). Predation by the scyphomedusan *Chrysaora quinquecirrha* on *Mnemiopsis leidyi* ctenophores. *Marine Ecology Progress Series* 129, 63-70.
- Roohi, A., Yasin, Z., Kideys, A. E., Shau Hwai, A. T., Ganjian Khanari, A., y Eker-Develi, E. (2008). Impact of a new invasive ctenophore (*Mnemiopsis leidyi*) on the zooplankton community of the Southern Caspian sea. *Marine Ecology* 29(4), 421-434.
- Roohi, A., Kideys, A. E., Sajjadi, A., Hashemian, A., Pourgholam, R., Fazli, H., Khanari, A. G., y Eker-Develi, E. (2010). Changes in biodiversity of phytoplankton, zooplankton, fishes and macrobenthos in the Southern Caspian Sea after the invasion of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Biological Invasions* 12, 2343-2361. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9648-4>
- Segura-Puertas, L., Ramos, M. E., Aramburo, C., Burnett, J. W., y Heimer De la Cotera, E. P. (2001). One *Linuche* mystery solved: All 3 stages of the coronate scyphomedusa *Linuche unguiculata*

- cause seabather's eruption. *Journal of the American Academy of Dermatology* 44(4), 624-628.
- Segura-Puertas, L., Orduña-Novoa, K., y Heimer de la Cotera, E. (2008). Further observations on the strobilation of the coronate scyphozoan *Linuche unguiculata* (thimble jellyfish). *Hidrobiológica* 18(S1), 49-52.
- Stanton, T. K., Chu, D., Wiebe, P. H., Martin, L. V., y Eastwood, R. L. (1998). Sound scattering by several zooplankton groups. I. Experimental determination of dominant scattering mechanisms. *Journal of the Acoustical Society of America* 103(1), 225-235.
- Suárez, E. y Gasca, R. (1991). *Sifonóforos de México. Biología y ecología*. Centro de Investigaciones de Quintana Roo.
- Suárez-Morales, E., Gasca, R., Segura-Puertas, L., y Biggs, D. C. (2002). Planktonic cnidarians in a cold-core eddy in the Gulf of Mexico. *Anales del Instituto de Biología serie Zoología* 73(1), 19-36.
- Sutherland, K. R., Madin, L. P., y Stocker, R. (2010). Filtration of submicrometer particles by pelagic tunicates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107(34), 15129-15134.
- Van Soest, R. W. M. (1998). The cladistic biogeography of salps and pyrosomas. En Q. Bone (Ed.), *The Biology of Pelagic Tunicates* (pp. 231-249). Oxford University Press.
- Young, G. A., y Hagadorn, J. W. (2010). The fossil record of cnidarian medusae. *Palaeoworld* 19(3-4), 212-221. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2010.09.014>

Ctenophora

Macarena Marambio

Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), Barcelona, España

Joan J. Soto-Angel

Naturhistorisk avdeling, Universitetsmuseet i Bergen, Universitetet i Bergen, Noruega

Maria Pascual-Torner

Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), Barcelona, España

Uxue Tilves

Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), Barcelona, España

Descripción general

El filo Ctenophora se estableció como tal en 1889 por Hatschek como un filo distinto en la organización de los cnidarios. No obstante, el término fue ya acuñado por Eschscholtz en 1829 (quien se considera su descriptor original) al considerar a los ctenóforos como un orden dentro de Coelenterata. Los ctenóforos son un grupo de invertebrados exclusivamente marinos, con representantes pelágicos y bentónicos que se caracterizan externamente por su aspecto gelatinoso y por la presencia de ocho hileras longitudinales de peines (también conocidos como paletas natatorias), constituidos por placas de cilios fusionados (*ctenes*). Estos peines dan origen al nombre común de los ctenóforos, el cual se deriva del griego Κτενός (*ctenos*) o peines y φόρος (*phoros*) portador, es decir, portador de peines. Sin embargo, también son conocidos con una amplia variedad de nombres dependiendo de la región, por ejemplo “medusas peine”, “nueces de mar” o “*comb jellies*”, en inglés. Además, los ctenóforos son los únicos animales que poseen coloblastos, un tipo celular especializado en la captura de presas (Leonardi *et al.*, 2020).

Los ctenóforos, junto con las medusas, sifonóforos, salpas y ciertos moluscos, forman parte de un grupo funcional no emparentado filogenéticamente, denominado zooplankton gelatinoso, caracterizado por un alto contenido de agua en sus cuerpos, lo que les confiere ese aspecto gelatinoso (Figura 1). Sin embargo, las últimas evidencias disponibles sitúan a los ctenóforos como el grupo animal que divergió primero dentro del árbol de la vida, situándose como el grupo hermano del resto de los animales, incluso antes que las esponjas (Dunn *et al.*, 2008; Whelan *et al.*, 2017; Schultz *et al.*, 2023). Aún se desconocen muchos aspectos de la biología y ecología de la mayoría de las especies, debido a factores como la complejidad del muestreo para recolectar e identificar a algunas de ellas,

principalmente las de aguas profundas, así como por su extrema fragilidad corporal (p. ej. Hosia *et al.*, 2017; Pantiukhin *et al.*, 2024), lo que provoca que, con ciertas excepciones, suelen destruirse total o parcialmente durante el muestreo o posteriormente mediante los procesos de fijación convencional (p. ej. formaldehído y etanol) (Mianzan, 1999).

Este grupo está compuesto por 185 especies actualmente aceptadas a nivel mundial (Moroz, 2024) clasificadas en dos clases (Harbison, 1985; Hyman, 1940), nueve órdenes, 33 familias y > 50 géneros. La primera es la clase Nuda (ctenóforos sin tentáculos), que incluye un orden, una familia y dos géneros (*Neis* y *Beroe*). La segunda es la clase Tentaculata (ctenóforos con tentáculos), que incluye ocho órdenes (Cambojiida, Cestida, Cryptolobiferida, Cydippida, Ganeshida, Lobata, Platyctenida y Thalassocalycida), 32 familias y 47 géneros (Mills 1998-presente). Sin embargo, se espera que la sistemática del grupo cambie en los próximos años, ya que se conoce que algunos de estos grupos son polifiléticos (p. ej. Whelan *et al.*, 2017). Además, la diversidad real en número de especies de ctenóforos sigue siendo sustancialmente subestimada, con numerosas especies, principalmente de aguas profundas, que aún no han sido descubiertas o formalmente descritas (Mills, 1998-presente; Christianson *et al.*, 2022; Moroz, 2024).

Como referencia específica de los mares de México, la información más reciente sobre la diversidad de ctenóforos se encuentra en el trabajo de Puente-Tapia *et al.* (2021), el cual compila toda la información disponible sobre el filo Ctenophora en aguas mexicanas, incluyendo las especies meso- y batipelágicas. En este trabajo se reporta un total de 33 taxones, 26 de ellos identificados a nivel de especie y los siete restantes a nivel de género, todos pertenecientes a dos clases: Nuda (5) y Tentaculata (28). Posteriormente, Puente-Tapia *et al.* (2023) registraron por primera vez para México una especie de ctenóforo bentónico (*Vallicula multiformis*). Si se toma en consideración el número total de especies reconocidas en la actualidad (Moroz, 2024) (n=185), la diversidad reportada en las aguas de México representaría casi el 18 % del total.

En general, los ctenóforos habitan todos los ambientes marinos del gran océano, desde los trópicos hasta aguas polares (Harbison *et al.*, 1978), desde aguas costeras hasta el mar abierto, y desde la superficie hasta profundidades abisales, con un récord de profundidad de 10.040 metros (Jamieson *et al.*, 2023). Si bien la mayoría de los ctenóforos son pelágicos, distribuidos a lo largo de la columna de agua, existen especies bentónicas que pertenecen al orden Platyctenida, las cuales durante su fase adulta viven asociadas a algún tipo de sustrato, ya sea de origen biótico o abiótico (Mills 1998-presente). La mayoría de los ctenóforos son hermafroditas simultáneos con fertilización externa (ver sección “Ciclo biológico y reproducción”) y presentan dos capas embrionarias, ectodermo y endodermo, separados por una matriz gelatinosa llamada mesoglea. La alta densidad de cilios en los ctenes de ctenóforos provoca la refracción de la luz al atravesarlos, produciendo un efecto de iridiscencia característico que genera una apariencia multicolor (Tamm, 2014; Moroz, 2024). Se ha sugerido que la iridiscencia en ctenóforos cumple una función de prevención de la depredación (Welch *et al.*, 2005), aunque podría considerarse

un epifenómeno, porque su iridiscencia no es visible sin ayuda de una linterna artificial (Damian-Serrano, com. pers.). Además de producir iridiscencia por refracción de la luz, algunas especies se caracterizan por ser bioluminiscentes, especialmente las especies planctónicas (Haddock y Case, 1995; 1999). La bioluminiscencia en ctenóforos está mediada por un grupo específico de fotoproteínas, las celenterazinas (Haddock *et al.*, 2010; Mashukova *et al.*, 2023). Sin embargo, se desconoce el papel funcional de su bioluminiscencia, con funciones hipotéticas no demostradas que van desde la comunicación intra-específica hasta la protección contra agentes oxidantes (cf. Mashukova *et al.*, 2023).

Los ctenóforos tienen numerosos roles ecológicos dentro del ambiente marino, y algunos de ellos pueden impactar de forma negativa en actividades socioeconómicas del humano (p. ej. Ivanov *et al.*, 2000). Tal es el caso de su papel dentro de las tramas tróficas, donde, durante mucho tiempo, estos organismos, al igual que las medusas, se habían considerado como los finales muertos de las cadenas tróficas (“*trophic dead-ends*”), es decir, organismos que rara vez son consumidos por otros predadores. Sin embargo, ciertas evidencias han mostrado que su papel en las redes tróficas es mucho más complejo (p. ej. Dischereit *et al.*, 2024). Estudios de los últimos años han demostrado su importancia como presa para una gran variedad de especies marinas como medusas, otros ctenóforos, tortugas, peces y aves (Tilves *et al.*, 2013; Thiebot *et al.*, 2017). En algunos de estos casos, como el de ciertas especies de peces, se pueden alimentar exclusivamente de los ctenóforos o algún otro tipo de zooplancton gelatinoso, por lo que se pueden considerar organismos especializados en este tipo de alimento (Díaz Briz *et al.*, 2017; 2018). Por otra parte, los ctenóforos también cumplen un papel importante como depredadores de una amplia variedad de grupos zooplanctónicos, incluyendo huevos y larvas de peces, por lo que pueden impactar de forma significativa tanto en la dinámica de las redes alimenticias como en las poblaciones de sus presas (p. ej. Monteleone y Duguay, 1988; Cowan y Houde, 1992; Shiganova, 1998; Potter *et al.*, 2023; Shiganova *et al.*, 2024; Irvine *et al.*, 2025).

De esta manera, la alta capacidad depredadora de los ctenóforos, y sus elevadas tasas de crecimiento y reproducción, les permiten alcanzar enormes biomásas en periodos de tiempo breves (explosiones demográficas o *blooms*), por lo cual pueden afectar de manera significativa el reclutamiento de ciertos recursos pesqueros debido al consumo del zooplancton en general (Arai, 1997; Mianzan, 1999; Bouillon, 1999), incluyendo las etapas tempranas de especies de importancia comercial (p. ej. huevos y larvas de peces y crustáceos), haciendo que en ciertas regiones las pesquerías de dichas especies colapsen. Un claro ejemplo de lo anterior es lo ocurrido con el ctenóforo americano *Mnemiopsis leidyi* en el mar Negro (Oguz *et al.*, 2008). Cuando dichos factores en la ecología de los ctenóforos ocurren (depredación, reproducción y crecimiento), los efectos “*top-down*” (efectos que los depredadores ejercen sobre los niveles bajos de las cadenas tróficas) se intensifican, agotando los recursos disponibles y modificando drásticamente la composición de la comunidad zooplanctónica (Purcell, 1991; 2003).

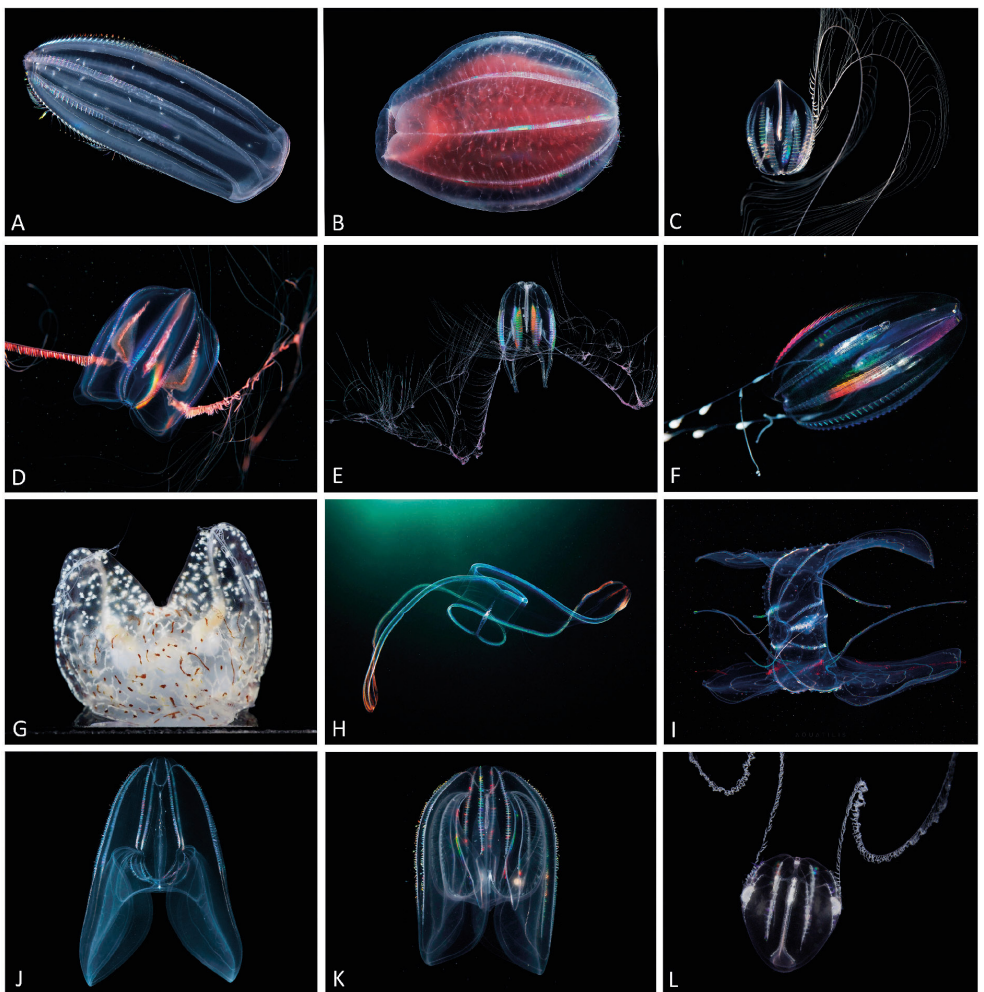


FIGURA 1. Ejemplo de la amplia variedad de formas corporales de los ctenóforos. **A** *Beroe gracilis* (orden Beroida); **B** *Beroe* cf. *Abyssicola* (o. Beroida); **C** *Pleurobrachia pileus* (o. Cydippida); **D** *Mertensia ovum* (o. Cydippida); **E** *Callianira bialata* (o. Cydippida); **F** *Euplokamis dunlapae* (o. Cydippida); **G** *Coeloplana meteoris* (o. Platyctenida); **H** *Cestum veneris* (o. Cestida); **I** *Leucothea multicornis* (o. Lobata); **J** *Bolinopsis infundibulum* (o. Lobata); **K** *Mnemiopsis leidyi*, fase lobada (o. Lobata); **L** *Mnemiopsis leidyi* fase larvaria cidípida (o. Lobata). Imágenes: **A-C** L. Joan y J. Soto-Angel; **D, F, H e I** Alexander Semenov; **E, J y K** Alexandre Jan; **G** Sho Toshino.

Otro rol ecológico importante por mencionar es la interacción que se describe entre algunas especies de ctenóforos y diversos grupos de invertebrados marinos, ya sea como hospedadores de una amplia variedad de parásitos, incluyendo tremátodos, céstodos, nemátodos, isópodos, dinoflagelados, anfípodos, larvas de anémonas, etc., o bien por las relaciones de simbiosis entre especies de ctenóforos y otros zooplanctívoros (p. ej. Diaz Briz *et al.*, 2012; 2015). Por ejemplo, la asociación entre *Ocyropsis crystallina* y el anfípodo hipérico *Oxycephalus clausi* en el golfo de California (Gasca y Haddock, 2004), entre *Beroe cucumis* y el anfípodo hipérico *Hyperoche mediterranea* (Gasca y Browne, 2018), entre el ctenóforo *Cestum veneris* y el anfípodo hipérico *Brachyscelus cruscolum*, entre los ctenóforos *M. leidyi*, *Pleurobrachia pileus* y *Beroe ovata* con el anfípodo hipérico *Hyperoche martinezii* (Puente Tapia *et al.*, 2016). Estos trabajos hacen referencia al papel de los ctenóforos como hospedadores en el ciclo vital de este tipo de crustáceos. En general, los anfípodos utilizan al ctenóforo como refugio para su progenie (Gasca y Haddock, 2004), sin embargo, también se ha documentado que esta relación es perjudicial para el ctenóforo, ya que el hipérico puede ejercer una micropredación sobre él (Laval, 1980) o incluso las larvas del hipérico tienen la capacidad de acceder a los canales del hospedador y consumir el alimento que el ctenóforo ingirió (Laval, 1965).

El hecho de que los ctenóforos sean más distantes al resto de los metazoos ha abierto muchas oportunidades para la investigación de ciertas innovaciones evolutivas potencialmente únicas dentro del grupo, las cuales comprenden desde estudios sobre su peculiar desarrollo (p. ej. Martindale y Henry, 1997; Babonis *et al.*, 2018; Martindale, 2022), hasta la plasticidad de sus ciclos vitales (p. ej. Soto-Angel *et al.*, 2023; Soto-Angel y Burkhardt, 2024), su potencial de regeneración (Ramon-Mateu *et al.*, 2019; Edgar *et al.*, 2021; Mitchell *et al.*, 2024) y el origen del sistema nervioso en animales (Sachkova *et al.*, 2021; Burkhardt, 2022; Burkhardt *et al.*, 2023), entre otros. Estos aspectos, junto con características previamente mencionadas, han establecido a *M. leidyi* como una especie modelo clave en estudios sobre biología evolutiva, bioinvasiones, ciclos vitales, desarrollo y neurociencia (Oguz *et al.*, 2008; Jaspers *et al.*, 2013).

Morfología

El plan corporal básico de los ctenóforos es similar al de los cnidarios pero presenta algunas diferencias al respecto, como es el caso de los músculos mesenquimales, el órgano aboral (un motor sensorial provisto de estatocistos) y las aperturas anales, aunque estas últimas se han considerado recientemente como transitorias (Tamm, 2019). Estos organismos tienen una simetría bilateral (como sucede en Bilateria) en el plano oral-aboral y en el plano tentacular, aunque también puede considerarse como una simetría rotacional de 180° en cualquier plano (con excepción de la apertura anal). En cualquier caso, solo hay una manera de dividirlo para obtener partes exactamente iguales, salvo los poros anales. Esto representa un cambio evolutivo notable entre las medusas y los ctenóforos.

La simetría bilateral se establece durante su desarrollo embrionario y continúa a lo largo de toda su vida (Dunn *et al.*, 2015).

Dentro de su estructura corporal, los ctenóforos cuentan con un epitelio externo o ectodérmico y un epitelio interno o endodérmico, el cual es un saco ciego con un orificio único que funciona como boca y se comunica con el exterior. Entre las dos capas epiteliales se encuentra la mesoglea, que funciona como esqueleto hidrostático. La mesoglea es gelatinosa y está principalmente constituida por agua y tejido conectivo, pero además contiene células y fibras musculares, una red neuronal subepidérmica y otras células llamadas amebocitos con función inmunitaria, así como una matriz acelular compuesta por proteínas y glúcidos complejos (Hernandez-Nicaise, 1991).

Como se mencionó anteriormente, los ctenóforos se caracterizan por la presencia de ocho hileras longitudinales de peines o paletas natatorias que corren a lo largo de la superficie externa de su cuerpo, las cuales están orientadas para ir desde la zona cercana a la boca (polo oral) hasta el extremo opuesto (polo aboral). Estos peines tienen una función destinada a la locomoción o a la natación del organismo. Para ello, los peines baten en secuencia en cada una de estas hileras empezando por el respectivo extremo aboral, de tal forma que el movimiento secuencial de los peines es hacia el polo oral del organismo, por lo que el ctenóforo presenta un movimiento con la boca o extremo oral hacia adelante. Todos los ctenóforos utilizan estos peines en algún momento de su ciclo de vida, sin embargo, hay algunas especies que también pueden desplazarse puntualmente usando estructuras como los lóbulos, como es el caso de *Ocyropsis* spp. (Gemmel *et al.*, 2019).

El cuerpo de los ctenóforos es completamente gelatinoso, lo que les permite regular la flotabilidad mediante intercambio de iones con el medio. Los tentáculos de los ctenóforos, a diferencia de los cnidarios, no se encuentran en la superficie del cuerpo, sino que emergen del fondo de un canal epidérmico ciliado denominado vaina tentacular. La mayoría de los individuos son transparentes, lo que se considera una de las formas más comunes de camuflaje entre los organismos gelatinosos, por ello, se cree que esta transparencia podría ser una adaptación defensiva (Johnsen, 2001). A pesar de esto, mientras que la mayoría de los ctenóforos de aguas superficiales y medias se caracterizan por esta transparencia corporal, aquellos organismos de aguas profundas suelen presentar tonalidades rojizas (p. ej. *Lamprocteis cruentiventer*, *Vampyroctena delmarvensis* o *Bathychytena chuni*), ya que las longitudes de onda rojas son las primeras en ser absorbidas por el agua, y por lo tanto esa condición les favorece en la oscuridad de la profundidad. Otra hipótesis para la presencia de pigmentos rojos, sobre todo cuando estos se sitúan alrededor del sistema digestivo, es la de ocultar la bioluminiscencia de sus presas con el fin de continuar pasando desapercibidos para sus propios depredadores (Haddock, 2007).

A pesar de la relativa sencillez de su anatomía interna y de la ausencia de órganos diferenciados, la estructura del cuerpo de los ctenóforos es compleja. Presentan una amplia plasticidad o variedad de formas, tamaños y tonalidades corporales, pudiendo

distinguirse a modo general cinco formas corporales características entre los diversos grupos de ctenóforos: cidípidos, lobados, beroideos, céstidos y platicténidos (Figura 2).

Los cidípidos tienen una forma más o menos esférica u ovalada, con dos tentáculos opuestos largos y retráctiles que cuando se retraen son alojados en las vainas tentaculares, de posición y morfología variables. Los tentáculos presentan ramificaciones a lo largo de los mismos llamadas tentillas. Algunos cidípidos presentan morfologías más complejas, en ocasiones con expansiones o proyecciones aborales como es el caso de los Mertensiidae (p. ej. *Mertensia* y *Callianira*) o *Duobrachium sparksae*.

Los lobados se caracterizan por tener un cuerpo comprimido en el plano adesofagial, dándoles una forma de “gota” con dos grandes lóbulos en el extremo inferior del cuerpo, y por la presencia de estructuras ciliadas más o menos puntiagudas, conocidas como aurículas, que en algunos casos pueden ser móviles (p. ej. *Leucothea multicornis*). En el caso de *Lobatolampea tetragona*, los lóbulos están fusionados, formando una especie de umbrela similar en estructura a la de las medusas. Los lobados presentan una larva cidipoide tentaculada, pero en la gran mayoría de especies los tentáculos son reabsorbidos durante la transición de cidípido a lobado, mientras que las tentillas quedan reducidas al surco tentacular.

Los beroideos tienen un cuerpo comprimido, de forma cilíndrica, dándoles un aspecto de bolsillo o de saco abierto en uno de los extremos (boca) y cerrado en la parte opuesta. A diferencia del resto de ctenóforos, los beroideos carecen de tentáculos durante todas las etapas de su ciclo de vida.

Los céstidos presentan una forma aplanada similar a un cinturón o cinta plana alargada, pudiendo alcanzar hasta 1.5 metros de longitud, presentando un amplio número de tentillas a lo largo del cuerpo.

Los platicténidos tienen una morfología que los hace ctenóforos únicos, pues presentan una forma vermiforme, en ocasiones con una apariencia más similar a una planaria o un nudibranquio. Son ctenóforos bentónicos, ya que la mayoría han perdido los peines en la fase adulta y, por lo tanto, la capacidad de nadar (posiblemente como adaptación a las condiciones bentónicas). No obstante, los platicténidos presentan una fase larvaria cidipoide planctónica con presencia de peines únicamente en esta fase. Una vez que se asientan en el sustrato, su cuerpo se modifica hacia una forma más o menos aplanada. En esta fase bentónica adulta, los ctenóforos platicténidos poseen tentáculos ramificados similares a los de las especies del orden Cydippida, lo cual a menudo permite reconocerlos como ctenóforos. Vistas lateralmente, algunas especies presentan dos expansiones aborales a partir de las cuales surgen los tentáculos, dándoles un aspecto de cabeza de conejo (p. ej. *Lyrocteis imperatoris*). Curiosamente, los platicténidos son los únicos ctenóforos donde existe una incubación larvaria en cámaras de incubación especializadas, presentando por lo tanto fecundación interna (Glynn *et al.*, 2019a).

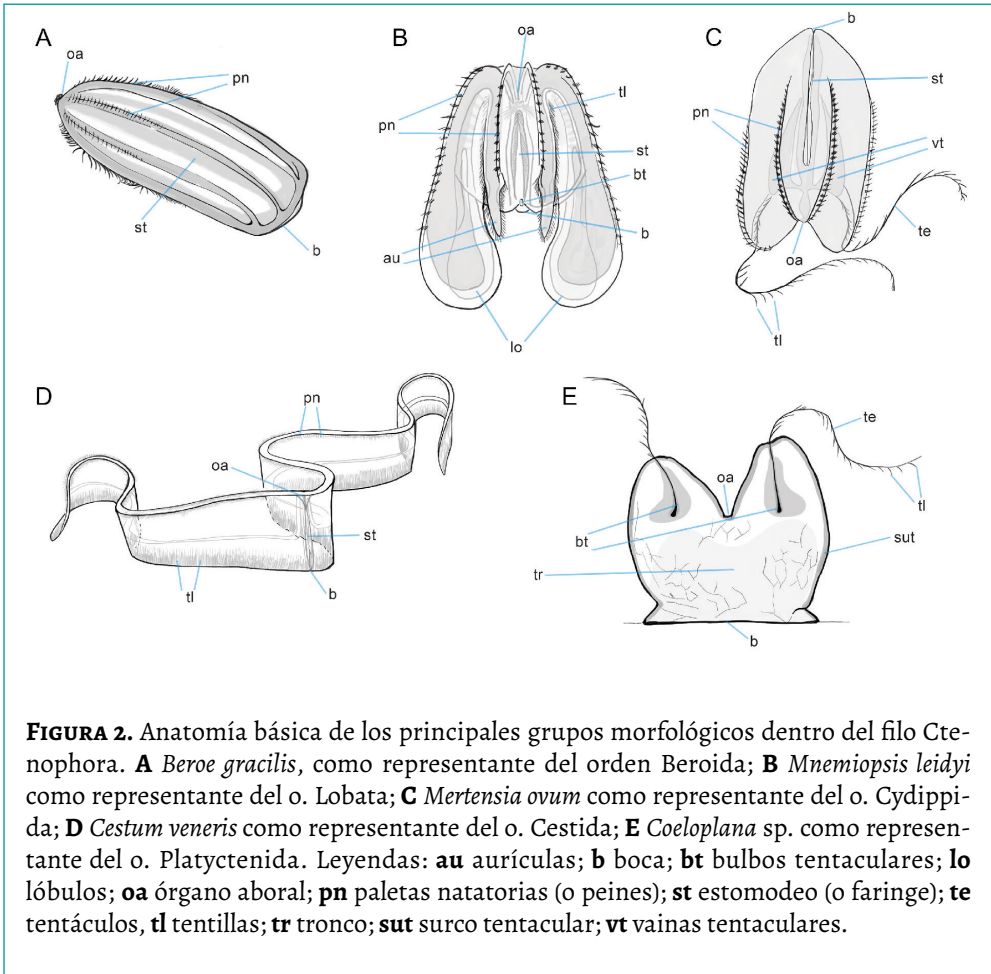


FIGURA 2. Anatomía básica de los principales grupos morfológicos dentro del filo Ctenophora. **A** *Beroe gracilis*, como representante del orden Beroida; **B** *Mnemiopsis leidyi* como representante del o. Lobata; **C** *Mertensia ovum* como representante del o. Cydippida; **D** *Cestum veneris* como representante del o. Cestida; **E** *Coeloplana* sp. como representante del o. Platyctenida. Leyendas: **au** aurículas; **b** boca; **bt** bulbos tentaculares; **lo** lóbulos; **oa** órgano aboral; **pn** paletas natatorias (o peines); **st** estomodeo (o faringe); **te** tentáculos, **tl** tentillas; **tr** tronco; **sut** surco tentacular; **vt** vainas tentaculares.

Locomoción

Una de las grandes diferencias entre los ctenóforos y las medusas es la forma de locomoción que presentan. Los ctenóforos utilizan principalmente las grandes placas ciliadas para desplazarse, siendo los animales más grandes que utilizan cilios para la locomoción (Matsumoto, 1991; Tamm, 2014), mientras que las medusas utilizan principalmente la movilidad muscular a través de pulsaciones de la umbrela, por lo tanto, se mueven mediante propulsiones musculares de tipo *jet*, también llamada propulsión a chorro.

En los ctenóforos, los cilios presentan una gran diversidad y complejidad, considerándose una estructura esencial en muchos sentidos y básica para la locomoción (Tamm, 2014), ya que son los cilios los principales efectores y no los músculos, como ocurre en otros grupos animales. De hecho, a los músculos de los ctenóforos se les describen más

funciones relacionadas con la captura de las presas que con la locomoción, excepto en algunas especies, como es el caso de *O. crystallina*, en la cual se describe una locomoción de propulsión mediante la rápida contracción de los lóbulos gracias a su desarrollo muscular (Gemmell *et al.*, 2019). Otro ejemplo es la especie *C. veneris*, que se mueve por ondulaciones sinusoidales de todo el cuerpo impulsadas por la contracción muscular como respuesta de escape (Matsumoto, 1991). Al contrario de lo que cabría esperar para los ctenóforos bentónicos, estos presentan un amplio repertorio de movimientos más allá de su fase sétil típica, incluyendo deslizamiento, reptación, liberación del sustrato y natación activa, esta última probablemente como respuesta antidepredación (Rankin, 1956; Glynn *et al.*, 2019b).

Alimentación y sistema digestivo

Los ctenóforos son carnívoros depredadores de una gran variedad de organismos del zooplancton, incluyendo otros ctenóforos u organismos gelatinosos (Mills y Miller, 1984; Carré *et al.*, 1989; Haddock, 2007; Cordeiro *et al.*, 2022). De forma particular, ctenóforos del género *Haeckelia* pueden incorporar a sus propios tentáculos los cnidocitos que obtienen de sus presas (medusas). Sin embargo, aún se desconoce si estos cnidocitos son usados para la captura del alimento o como defensa (Mills y Miller, 1984).

Para capturar el alimento, los ctenóforos poseen en sus tentáculos unas estructuras multicelulares especializadas y exclusivas de este filo llamadas coloblastos (Leonardi *et al.*, 2020; Townsend *et al.*, 2020). Los coloblastos son células pegajosas microscópicas que poseen una estructura con forma de ramillete conocida como colosfera, la cual tiene gránulos adhesivos sujetos por un hilo central envueltos por un filamento en espiral. Frente a un estímulo, el filamento en espiral se endereza y activa el coloblasto, lo que hace estallar los gránulos y libera el pegamento. Los coloblastos son parecidos a una cuerda cubierta de miel que “atrapa” el alimento, por lo tanto, solo tienen la función de retención del alimento y no de defensa (Figura 3), a diferencia de los nematocistos de los cnidarios.

El comportamiento alimenticio de los ctenóforos es diverso, dependiendo de la estructura corporal utilizada para la depredación. De esta manera, la estrategia de captura de alimento se puede clasificar en tres tipos principales, dependiendo de si utiliza los lóbulos, los tentáculos o los macrocilios (cf. Haddock, 2007). Según el grupo de ctenóforo y su morfología, pueden utilizar una de las tres estructuras o una combinación de varias. Cabe destacar que en algunos ctenóforos pueden darse cambios ontogenéticos en la estrategia de captura utilizada. Es el caso de los lobados, donde existe una transición en el modo de alimentación al pasar de la larva cidípida al adulto lobado. Las larvas cidípidas utilizan los tentáculos para capturar mayoritariamente microzooplancton (Sullivan y Gifford, 2004). En cambio, la fase lobada, de tamaño mayor, utiliza una combinación de aurículas y lóbulos para capturar a sus presas. Esto conlleva, por lo tanto, un cambio importante en la dieta y la estrategia trófica (Jaspers *et al.*, 2013).

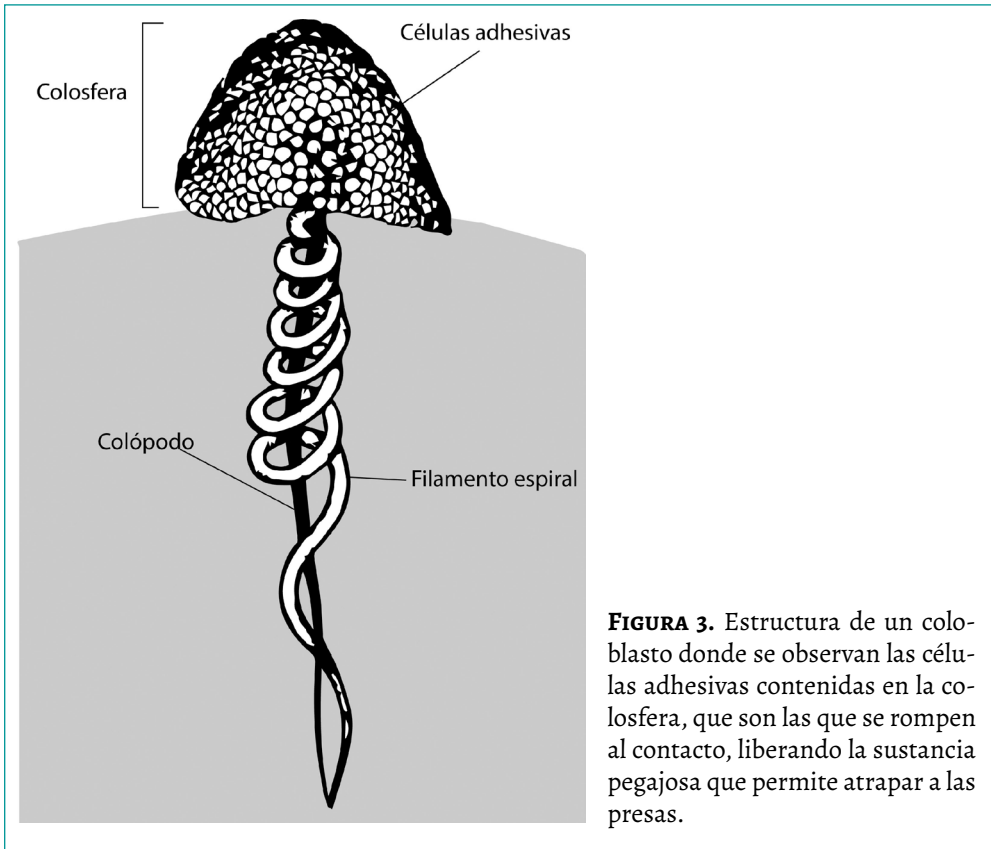


FIGURA 3. Estructura de un coloblasto donde se observan las células adhesivas contenidas en la colosfera, que son las que se rompen al contacto, liberando la sustancia pegajosa que permite atrapar a las presas.

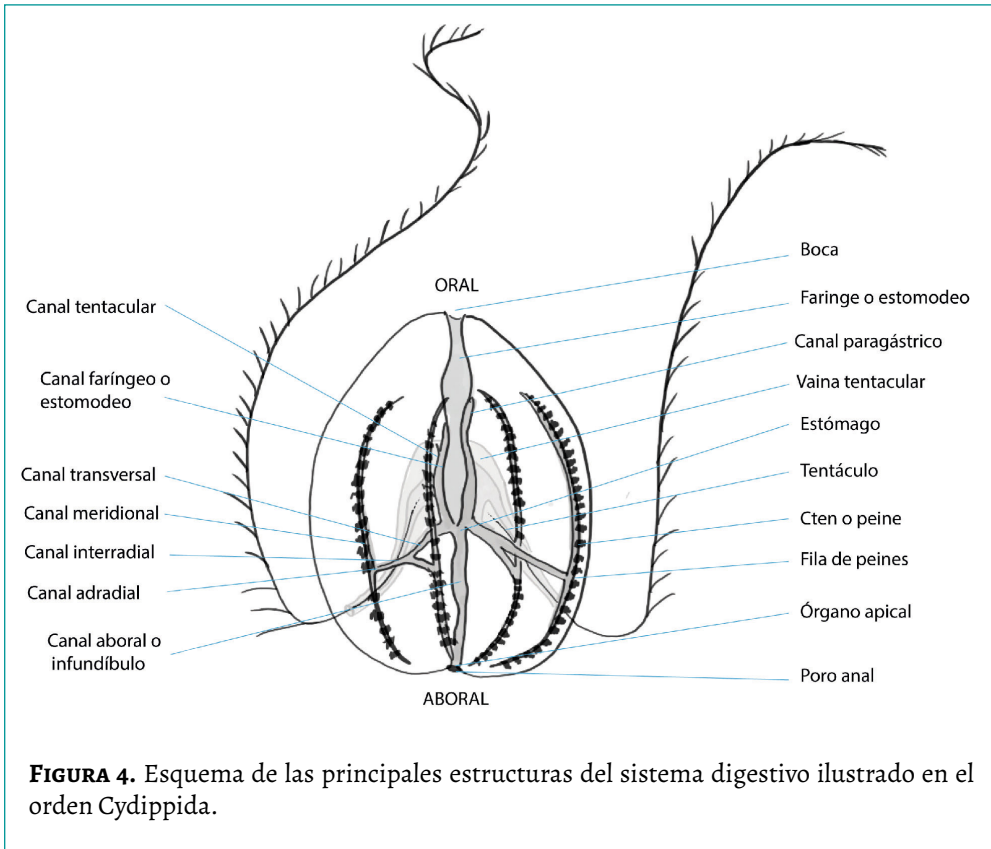
Los lóbulos, característicos de los ctenóforos lobados, son estructuras de gran tamaño situadas en el extremo oral del cuerpo. En su parte interna, el surco tentacular contiene tentillas en serie originadas a partir de la vaina tentacular, las cuales presentan una gran cantidad de coloblastos. La estrategia utilizada por los ctenóforos lobados consiste primero en generar una “corriente de alimentación” a través del batido sinuoso de las aurículas, creando una especie de embudo succionador hacia las dos superficies pegajosas de la cara interna de los lóbulos. Las presas que llegan a pasar entre estos lóbulos perturban el flujo de agua creado por el movimiento de las aurículas y, en su esfuerzo por escapar, a menudo tienen contacto con la superficie interna de los lóbulos, quedando adheridas a ellos (Cordeiro *et al.*, 2022).

Los tentáculos de los ctenóforos son mucho más complejos que los de otros organismos gelatinosos y presentan básicamente dos formas: 1) un par de tentáculos retráctiles con ramificaciones llamados tentillas, las cuales le dan un aspecto emplumado, y 2) tentáculos orales, que son menos llamativos que los anteriores, los cuales rodean la boca en algunas especies. Los primeros consisten en filamentos paralelos dispuestos en un plano,

dando una apariencia de pestañas, mientras que los tentáculos orales son simples y rectos, pero ambos están totalmente cubiertos de coloblastos, convirtiéndolos en estructuras esenciales para la captura de sus presas. Los ctenóforos que usan los tentáculos para su alimentación muestran una estrategia pasiva en la captura; es decir, parecen simplemente esperar el encuentro con sus presas para después llevar el tentáculo hacia la zona de su boca, en ocasiones mediante giros de su propio cuerpo para enrollar el tentáculo alrededor de este, acercándolo así a la boca (Haddock, 2007).

El tercer tipo de estrategia alimenticia es aquella que utilizan los ctenóforos que carecen de tentáculos o lóbulos durante todo su ciclo de vida, como los beroideos. Este grupo posee macrocilios, que son una variación de los cilios ubicados tanto alrededor como en el interior de la boca, los cuales pueden utilizar a modo de “dientes” con los que parecerían morder a sus presas, incluso llegando a extraer trozos de estas cuando el tamaño les impide ingerirlas completamente. Además, este grupo de ctenóforos son depredadores activos, que generalmente se alimentan de otros ctenóforos y de otras especies de invertebrados pelágicos (Haddock, 2007).

El sistema digestivo de los ctenóforos es más sofisticado y elaborado que el de la mayoría de los cnidarios, con intestinos tripartitos muy bien desarrollados (Hyman, 1940). Son organismos no bilaterales con un intestino pasante, análogo al de otros animales de origen más reciente, con orificios separados para la ingesta de alimentos (boca) y la salida de desechos (poros anales que funcionan como ano). Su sistema gastrovascular consiste en un “intestino” dispuesto de forma axial. Este intestino se compone de una boca, localizada en el extremo oral, que conecta con el estomodeo o faringe, que corresponde a la cavidad gástrica que abre desde la boca. En la faringe se generan ramificaciones que amplían la superficie de absorción de agua y alimento. Dos de las cinco ramificaciones son los canales faríngeos, que se dirigen hacia la boca, pero terminan en fondo ciego. Otras dos son los canales transversales, más cortos, que se dividen en tres ramas: el canal tentacular (junto a las vainas tentaculares) y dos canales interradales, los cuales se bifurcan en canales meridionales. Estos últimos (ocho en total) recorren el cuerpo en sentido oral-aboral y se encargan de nutrir las gónadas. Finalmente, el canal aboral o infundíbulo conecta el estómago con los dos poros anales situados en la parte aboral del cuerpo (Figura 4). Por lo tanto, el alimento entra por la boca, se acumula en el estomodeo y la digestión ocurre en el infundíbulo. Los nutrientes absorbidos se transportan por el sistema de canales gastrodérmicos ramificados (canales meridionales) y se distribuyen al resto del cuerpo. Los desechos pasan a través de un par de poros anales (Tamm, 2023), situados a ambos lados del órgano aboral, la parte del animal que controla sus acciones nerviosas.



Ciclo biológico y reproducción

El ciclo reproductivo de los ctenóforos es un aspecto muy complejo debido a las numerosas estrategias que presentan estos organismos. La mayoría de los ctenóforos son típicamente hermafroditas, es decir, poseen gónadas masculinas y femeninas simultáneamente en el mismo individuo. Sin embargo, existen ciertas excepciones, como es el caso del género *Ocyropsis*, que agrupa a organismos dioicos, con sexos separados (Harbison y Miller, 1986).

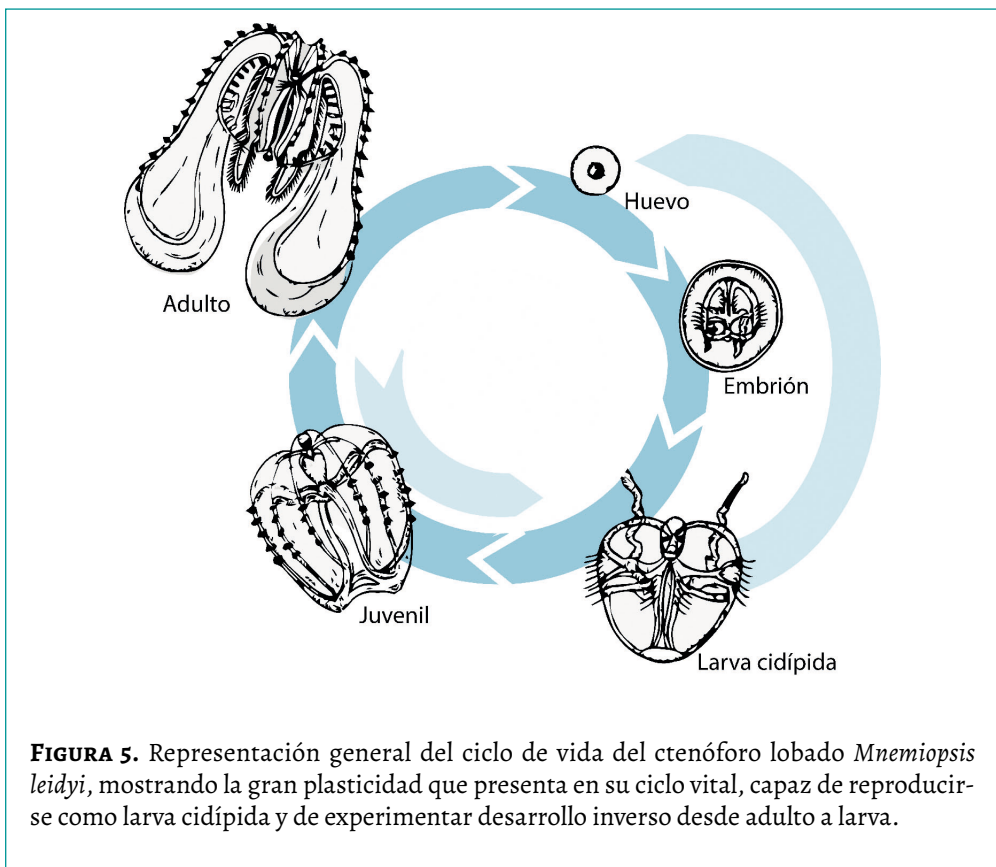
Las gónadas de los ctenóforos derivan del endodermo, concretamente de los canales meridionales que se forman a lo largo de los lados de sus hileras de peines, con los ovarios en un lado y los testículos en el otro. Los gametos se liberan a través de los poros de la epidermis o a través de los canales meridionales y los poros anales (Moroz, 2024). En la mayoría de los ctenóforos esta liberación ocurre en la columna de agua, donde se produce la fertilización externa. Sin embargo, en especies del orden Platyctenida la fertilización es usualmente interna, en donde el huevo permanece en una especie de cámara incubadora hasta que eclosiona (Glynn *et al.*, 2019a).

Los huevos fecundados se desarrollan en una fase larvaria esférica llamada larva cidípida, la cual está presente en todos los grupos con excepción de los beroideos (Soto-Angel *et al.*, 2023; Moroz, 2024). Esta larva, que nada libremente, posee ocho hileras cortas de peines y generalmente un par de tentáculos, y luego se transforma en una pequeña versión de la forma adulta que crece rápidamente y madura sexualmente. En la mayoría de las especies, el desarrollo de la larva a la forma juvenil y, posteriormente adulta, ocurre gradualmente, con una serie de cambios morfológicos más o menos acusados en función del grupo y la especie. En el orden Cydippida, por ejemplo, las larvas tienen pocos cambios notables, solo aumentan de tamaño, desarrollan las gónadas (testículos y ovarios) para la reproducción sexual y adquieren las estructuras propias de los adultos (como tentáculos orales o proyecciones aborales) (Jaspers *et al.*, 2012). Las larvas de los ctenóforos lobados al transicionar de fase cidípida a fase lobada pierden los tentáculos (con excepción de *Leucothea*), que son sustituidos por el surco tentacular localizado a los lados de la boca y hacia la parte interna de los lóbulos, para subsecuentemente comenzar a formar sus característicos lóbulos y aurículas (Jaspers *et al.*, 2013). Por otra parte, en las formas juveniles de la clase Nuda, que se caracterizan por carecer de cualquier rastro de tentáculos en todas sus fases de vida, el cambio principal es una gran expansión del cuerpo y el estómago a medida que el organismo crece (Ikeda *et al.*, 2023). En el caso del género *Beroe*, su desarrollo es directo: del huevo eclosionan individuos juveniles con aspecto similar al de los adultos, pero con una talla menor. Por su parte, en los ctenóforos bentónicos (platicténidos) la fase larvaria se desarrolla en el plancton. Las larvas, además de ocupar un nicho diferente al de los adultos, tras asentarse en el sustrato sufren una metamorfosis hasta adoptar una forma aplanada típica de los adultos (Glynn *et al.*, 2017). A su vez, en estos ctenóforos platicténidos puede ocurrir un tipo de reproducción asexual, en el que se ha observado la fisión del cuerpo del organismo adulto, generando un organismo clonal (Glynn *et al.*, 2017).

En cuanto a la fecundación, en los ctenóforos se describen varios fenómenos, como la polispermia en ctenóforos como *Beroe*, donde hasta 20 espermatozoides entran en el huevo, el pronúcleo femenino se mueve y “selecciona” un pronúcleo masculino, y la posición de la selección determina la posición del poro blastoporal (Sardet *et al.*, 1990). Por otra parte, en el ctenóforo lobado *M. leidy* se describe la capacidad de autofecundar sus propios huevos con su propio esperma (Baker y Reeve, 1974).

Algunas especies de ctenóforos presentan una gran plasticidad en su ciclo de vida (Figura 5). Por ejemplo, se ha documentado que algunas especies, como *Mertensia ovum*, *M. leidy* o *Bolinopsis vitrea*, pueden realizar una reproducción temprana en fase cidípida con descendencia normal y fértil, previa transición a fase lobada en el caso de *M. leidy* y *B. vitrea* (Chun, 1892; Martindale, 1987), o de adquirir su morfología típica de adulto en el caso de *M. ovum* (Jaspers *et al.*, 2012). Este fenómeno se enmarca en una pauta reproductora única en el reino animal, conocida como disogonia (o disogenia), la cual fue originalmente descrita por Chun (1892). En especies disogónicas, la reproducción sexual

ocurre en dos fases: una durante la etapa larvaria y otra en la fase adulta, con una fase intermedia no reproductiva. Estudios recientes han mostrado que al menos *M. leidy* es capaz de reproducirse temprana y continuamente, lo que ha llevado a la conclusión de que los ctenóforos no tienen fase larvaria y presentan desarrollo directo (Edgar *et al.*, 2022). Aunque el conocimiento de la biología reproductora en Ctenophora está todavía muy fragmentado, centrándose en unas pocas especies modelo, existen razones válidas para seguir considerando que los ctenóforos tienen desarrollo indirecto y fases larvarias verdaderas (Soto-Angel *et al.*, 2023). Siguiendo con la plasticidad de ciclos vitales, recientemente se ha podido observar en condiciones de laboratorio que, después de un periodo de estrés, *M. leidy* tiene la capacidad de revertir su ciclo de vida de forma gradual, al pasar de un individuo lobado maduro a la fase cidípida larvaria (Figura 5) (Soto-Angel y Burkhardt, 2024), lo que ayuda a explicar su éxito como especie invasora. Este hallazgo supone la primera evidencia para el filo de su potencial para exhibir desarrollo inverso, de forma análoga a la que presentan algunas especies de Hydrozoa, Scyphozoa y Anthozoa (cf. Soto-Angel y Burkhardt, 2024).



Estructuras sensoriales y sistema nervioso

Los ctenóforos son organismos que no tienen cabeza ni cerebro o un sistema nervioso central, en cambio, poseen un sistema nervioso difuso y descentralizado, compuesto por una red nerviosa subepidérmica que se densifica cerca de estructuras como las paletas natatorias, la faringe, las vainas tentaculares, la boca y el órgano aboral, por lo que su sistema tiene una mayor concentración neuronal que las medusas. Esta red neuronal está formada por un conjunto de neuronas cuyas proyecciones (las neuritas) están claramente anastomosadas (fusionadas, en contacto directo) con la membrana plasmática formando un sincitio, a diferencia de las típicas células neuronales discretas que establecen sinapsis tal y como se conoce para el resto de los animales (Burkhardt *et al.*, 2023). No obstante, esto se ha descrito únicamente en larvas de *M. leidyi*, por lo que se desconoce si el adulto o si otras especies también cuentan con esa particularidad anatómica (Sachkova, 2024). Además, los ctenóforos también presentan neuronas y células sensoriales adicionales en la mesoglea y en los tentáculos (Sachkova, 2024). El órgano aboral (también conocido como órgano apical) es el complejo sensitivo localizado en la región aboral, formado por un estatocisto con diversos estatolitos, soportado por cuatro balancines, a su vez conectados al inicio de las hileras de peines. Como su nombre indica, el órgano aboral se sitúa en el lado opuesto a la boca. Su función consiste en detectar la orientación y coordinar la velocidad, además de regular la dirección de la natación del animal mediante la activación diferencial de las paletas natatorias (Tamm, 2014).

Las neuronas de la mesoglea en ctenóforos son multipolares, neuronas que presentan un solo axón y múltiples dendritas. Aunque no se han identificado sinapsis entre neuronas de la mesoglea y la red nerviosa subepidérmica, sí parecen hacer contacto físico (Burkhardt *et al.*, 2023). Varias sinapsis conectan células sensoriales con la red nerviosa subepidérmica, las neuronas de la mesoglea y las células de las paletas natatorias. Los ctenóforos exhiben diferentes tipos de sinapsis, incluidas las asimétricas, simétricas y recíprocas (cf. Sachkova, 2024). La fisiología de las neuronas de los ctenóforos es un campo muy poco estudiado. No obstante, se conoce que los neurotransmisores comunes como acetilcolina, serotonina y dopamina no están involucrados en la neurotransmisión de ctenóforos (cf. Sachkova, 2024).

Aunque se asume que los ctenóforos no tienen estructuras especializadas para la fotorrecepción, se ha demostrado que los cuerpos lamelares del órgano aboral presentan células fotosensibles. De la misma manera, los ctenóforos presentan opsinas (los receptores que forman la base de la visión en la mayoría de los animales multicelulares), aunque su papel en la fotorrecepción está todavía bajo debate (Krivenko *et al.*, 2024). En cualquier caso, existen evidencias que apuntan a que varias especies de ctenóforos responden a ciertos estímulos lumínicos, que podrían a su vez controlar y explicar varios aspectos de su comportamiento, incluidas sus pautas reproductivas (cf. Mashukova *et al.*, 2023; Krivenko *et al.*, 2024).

Referencias

- Arai, M. N. (1997). *A Functional Biology of Scyphozoa*. Chapman & Hall.
- Babonis, L. S., DeBiase, M. B., Francis, W. R., Christianson, L. M., Moss, A. G., Haddock, S. H. D., Martindale, M. Q., y Ryan, J. F. (2018). Integrating Embryonic Development and Evolutionary History to Characterize Tentacle-Specific Cell Types in a Ctenophore. *Molecular Biology and Evolution* 35(12), 2940-2956. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy171>
- Baker, L. D., y Reeve, M. R. (1974). Laboratory culture of the lobate ctenophore *Mnemiopsis mc-cradyi* with notes on feeding and fecundity. *Marine Biology* 26, 57-62. <https://doi.org/10.1007/BF00389086>
- Bouillon, J. (1999). Hydromedusae. En D. Boltovskoy (Ed.), *South Atlantic Zooplankton* (Vol. 1, pp. 424-512). Backhuys Publishers.
- Burkhardt, P. (2022). Ctenophores and the evolutionary origin(s) of neurons. *Trends in Neurosciences*, 45(12), 878-880. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2022.09.001>
- Burkhardt, P., Colgren, J., Medhus, A., Digel, L., Naumann, B., Soto-Angel, J. J., Nordmann, E.-L., Sachkova, M. Y., y Kittelmann, M. (2023). Syncytial nerve net in a ctenophore adds insights on the evolution of nervous systems. *Science* 380(6642), 293-297. <https://doi.org/10.1126/science.ade5645>
- Carré, D., Carré, C., y Mills, C. E. (1989). Novel cnidocysts of narcomedusae and a medusivorous ctenophore, and confirmation of kleptocnidism. *Tissue and Cell* 21(5), 723-734. [https://doi.org/10.1016/0040-8166\(89\)90081-5](https://doi.org/10.1016/0040-8166(89)90081-5)
- Christianson, L. M., Johnson, S. B., Schultz, D. T., y Haddock, S. H. D. (2022). Hidden diversity of Ctenophora revealed by new mitochondrial COI primers and sequences. *Molecular Ecology Resources* 22(1), 283-294. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13459>
- Chun, C. (1892) Die Disoogenie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. En R. Leuckarts (Ed.), Festschrift zum siebzigsten Geburtstage (pp. 77-108). Verlag von Wilhelm Engelmann.
- Cordeiro, M., Costello, J. H., Gemell, B. J., Sutherland, K. R., y Colin, S. P. (2022). Oceanic lobate ctenophores possess feeding mechanics similar to the impactful coastal species *Mnemiopsis leidyi*. *Limnology and Oceanography* 67(12), 2706-2717. <https://doi.org/10.1002/lno.12232>
- Cowan Jr, J. H., y Houde, E. D. (1992). Size-dependent predation on marine fish larvae by Ctenophores, Scyphomedusae, and Planktivorous fish. *Fisheries Oceanography* 1(2), 113-126. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.1992.tb00030.x>
- Diaz Briz, L. M., Martorelli, S. R., Genzano, G. N., y Mianzan, H. W. (2012). Parasitism (Trematoda, Digenea) in medusae from the southwestern Atlantic Ocean: medusa hosts, parasite prevalences, and ecological implications. *Hydrobiologia* 690, 215-226. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1040-1>
- Diaz Briz, L. M., Martorelli, S. R., y Genzano, G. N. (2015). The parasite *Monascus filiformis* (Trematoda, Digenea, Fellodistomidae) on *Stromateus brasiliensis* (Pisces, Perciformes, Stromateidae): possible routes of transmission involving jellyfish. *Journal of the Marine Biological Association of*

- the United Kingdom* 96(7), 1483-1489. <http://dx.doi.org/10.1017/S0025315415001757>
- Diaz Briz, L. M., Sánchez, F., Marí, N., Mianzan, H., y Genzano, G. (2017). Gelatinous zooplankton (ctenophores, salps and medusae): an important food resource of fishes in temperate SW Atlantic Ocean. *Marine Biology Research* 13(6), 630-644. <https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1274403>
- Diaz Briz, L. M., Sánchez, F., Marí, M., y Genzano, G. (2018). Seasonal variation of gelatinous plankton consumption by fish in the South-western Atlantic Ocean: a question of strategy. *Marine Biology Research* 14(7), 739-751. <https://doi.org/10.1080/17451000.2018.1508847>
- Dischereit, A., Beermann, J., Lebreton, B., Wangensteen, O. S., Neuhaus, S., y Havermans, C. (2024). DNA metabarcoding reveals a diverse, omnivorous diet of Arctic amphipods during the polar night, with jellyfish and fish as major prey. *Frontiers in Marine Science* 11. <http://doi.org/10.3389/fmars.2024.1327650>
- Dunn, C. W., Hejnal, A., Matus, D. Q., Pang, K., Browne, W. E., Smith, S. A., Seaver, E., Rouse, G. W., Obst, M., Edgecombe, G. D., Sørensen, M. V., Haddock, S. H. D., Schmidt-Rhaesa, A., Okusu, A., Kristensen, R. M., Wheeler, W. C., Martindale, M. Q., y Giribert, G. (2008). Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. *Nature* 452, 745-749. <https://doi.org/10.1038/nature06614>
- Dunn, C. W., Leys, S. P., Haddock, S. H. D. (2015). The hidden biology of sponges and ctenophores. *Trends in Ecology & Evolution* 30(5), 282-291. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2015.03.003>
- Edgar, A., Mitchell, D. G., y Martindale, M. Q. (2021). Whole-Body Regeneration in the Lobate Ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Genes* 12(6), 867. <https://doi.org/10.3390/genes12060867>
- Edgar, A., Ponciano, J. M., y Martindale, M. Q. (2022). Ctenophores are direct developers that reproduce continuously beginning very early after hatching. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 119(18), e2122052119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2122052119>
- Gasca, R., y Haddock, S. H. D. (2004). Associations between gelatinous zooplankton and hyperiid amphipods (Crustacea: Pecarida) in the Gulf of California. *Hydrobiologia* 530, 529-535. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-004-2657-5>
- Gasca, R., y Browne, W. E. (2018). Symbiotic associations of crustaceans and a pycnogonid with gelatinous zooplankton in the Gulf of California. *Marine Biodiversity* 48, 1767-1775. <http://dx.doi.org/10.1007/s12526-017-0668-5>
- Gemmel, B. J., Colin, S. P., Costello, J. H., y Sutherland, K. R. (2019). A ctenophore (comb jelly) employs vortex rebound dynamics and outperforms other gelatinous swimmers. *Royal Society Open Science* 6, 181615. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.181615>
- Glynn, P. W., Coffman, B., Fuller, M. P. C., Moorhead, S. G., Williams, M. K., Primov, K. D., Fortson, T. N., Barrales, R. N., y Glynn, P. J. (2017). Benthic ctenophores (Platyctenida: Coeloplanidae) in south Florida: environmental conditions, habitats, abundances, and behaviors. *Invertebrate Biology* 136(4), 379-393. <https://doi.org/10.1111/ivb.12189>
- Glynn, P. W., Coffman, B., Primov, K., Renegar, D. A., Gross, J., Blackwelder, P., Martinez, N., Dominguez, J., Vanderwoude, J., y Riegl, B. M. (2019a). Benthic ctenophore (Order Platyctenida)

- reproduction, recruitment, and seasonality in south Florida. *Invertebrate Biology* 138(3), e12256. <https://doi.org/10.1111/ivb.12256>
- Glynn P. W., Coffman, B., Vanderwoude, J., Martinez, N., Dominguez J. H., Cross, J. M., y Renegar, D. A. (2019b). Antipredatory escape behaviors of two benthic ctenophores in South Florida. *Ecology* 100(1), e02497. [10.1002/ecy.2497](https://doi.org/10.1002/ecy.2497)
- Haddock, S. H. D., y Case, J. F. (1995). Not All Ctenophores Are Bioluminescent: *Pleurobrachia*. *The Biological Bulletin* 189(3), 356-362. <https://doi.org/10.2307/1542153>
- Haddock, S. H. D., y Case, J. F. (1999). Bioluminescence spectra of shallow and deep-sea gelatinous zooplankton: ctenophores, medusae and siphonophores. *Marine Biology* 133, 571-582. <https://doi.org/10.1007/s002270050497>
- Haddock, S. H. (2007). Comparative feeding behavior of planktonic ctenophores. *Integrative and Comparative Biology* 47(6), 847-853. <https://doi.org/10.1093/icb/icm088>
- Haddock, S. H. D., Moline, M. A., y Case, J. F. (2010). Bioluminescence in the Sea. *Annual Review of Marine Science* 2, 443-493. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120308-081028>
- Harbison, G. R., Madin, L. P., y Swanberg, N. R. (1978). On the natural history and distribution of oceanic ctenophores. *Deep-Sea Research* 25(3), 233-236. [https://doi.org/10.1016/0146-6291\(78\)90590-8](https://doi.org/10.1016/0146-6291(78)90590-8)
- Harbison, G. R. (1985). On the classification and evolution of the Ctenophora. En S. C. Morris *et al.* (Eds.), *The Origins and Relationships of Lower Invertebrates* (pp. 78-100). Clarendon Press.
- Harbison, G. R., y Miller, R. L. (1986). Not all ctenophores are hermaphrodites. Studies on the systematics, distribution, sexuality and development of two species of *Ocyropsis*. *Marine Biology* 90, 413-424. <https://doi.org/10.1007/BF00428565>
- Hernandez-Nicaise, M. L. (1991). Ctenophora. En F. W. Harrison y J. A. Westfall (Eds.), *Microscopic Anatomy of Invertebrates (Vol. 2. Placozoa, Porifera, Cnidaria, and Ctenophora)*, pp. 359-418). Wiley-Liss.
- Hosia, A., Falkenhaug, T., Baxter, E. J., y Pagès, F. (2017). Abundance, distribution and diversity of gelatinous predators along the northern Mid-Atlantic Ridge: A comparison of different sampling methodologies. *PLoS One* 12(11), e0187491. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187491>
- Hyman, L. H. (1940). *The Invertebrates (Vol. 1. Protozoa through Ctenophora)*, p. 726). McGraw-Hill.
- Ikeda, S., Hashimoto, A., y Okuizumi, K. (2023). An efficient mass culture method for *Beroe cucumis*. *Plankton and Benthos Research* 18(3), 160-166. <https://doi.org/10.3800/pbr.18.160>
- Irvine, T., Costello, J. H., Gemmell, B. J., Sutherland, K. R., Corrales-Ugalde, M., Townsend, J. P., y Colin, S. P. (2025). Ctenophores are a highly impactful predatory guild in open oceanic ecosystems. *Current Biology* 35(10), 2467-2473. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2025.04.029>
- Ivanov, V. P., Kamakin, A. M., Ushivtzev, V. B., Shiganova, T. A., Zhukova, O., Aladin, N., Wilson, S. I., Harbison, G. R., y Dumont, H. J. (2000). Invasion of the Caspian Sea by the Comb Jellyfish *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora). *Biological Invasions* 2, 255-258. <https://doi.org/10.1023/A:1010098624728>
- Jamieson, A. J., Lindsay, D. J., y Kitazato, H. (2023). Maximum depth extensions for Hydrozoa, Tunicata and Ctenophora. *Marine Biology* 170. <https://doi.org/10.1007/s00227-023-04177-5>

- Jaspers, C., Haraldsson, M., Bolte, S., Reusch, T. B. H., Thygesen, U. H. y Kjørboe, T. (2012). Ctenophore population recruits entirely through larval reproduction in the central Baltic Sea. *Biology Letters* 8(5), 809-812. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0163>
- Jaspers, C., Haraldsson, M., Lombard, F., Bolte, S., y Kjørboe, T. (2013). Seasonal dynamics of early life stages of invasive and native ctenophores give clues to invasion and bloom potential in the Baltic Sea. *Journal of Plankton Research* 35(3), 582-594. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbt001>
- Johnsen, S. (2001). Hidden in Plain Sight: The Ecology and Physiology of Organismal Transparency. *The Biological Bulletin* 201(3), 301-318. <https://doi.org/10.2307/1543609>
- Krivenko, O. V., Kuleshova, O. N., y Baiandina, I. S. (2024). Light sensitivity in Beroidae ctenophores: Insights from laboratory studies and genomics. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 296, 111694. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2024.111694>
- Laval, P. (1965). Présence d'une période larvaire au début du développement de certains Hypérides parasites (Crustacés Amphipodes). *Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences* 260(23), 6195-6198.
- Laval, P. (1980). Hyperiid amphipods as crustacean parasitoids associated with gelatinous zooplankton. *Oceanography and Marine Biology—An Annual Review* 18, 11-56.
- Leonardi, N. D., Thuesen, E. V., y Haddock, S. H. D. (2020). A sticky thicket of glue cells: A comparative morphometric analysis of colloblasts in 20 species of comb jelly (phylum Ctenophora). *Ciencias Marinas* 46(4), 211-225. <https://doi.org/10.7773/cm.v46i4.3118>
- Martindale, M. Q. (1987). Larval reproduction in the ctenophore *Mnemiopsis mccradyi* (order Lobata). *Marine Biology* 94, 409-414. <https://doi.org/10.1007/BF00428247>
- Martindale, M. Q., y Henry, J. Q. (1997). Reassessing embryogenesis in the Ctenophora: the inductive role of e_1 micromeres in organizing ctene row formation in the 'mosaic' embryo, *Mnemiopsis leidyi*. *Development* 124(10), 1999-2006. <https://doi.org/10.1242/dev.124.10.1999>
- Martindale, M. Q. (2022). Emerging models: The "development" of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and the cnidarian *Nematostella vectensis* as useful experimental models. En B. Goldstein y M. Srivastava (Eds.), *Emerging Model Systems in Developmental Biology* (pp. 93-120), Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2022.02.002>
- Mashukova, O., Silakov, M., y Temnykh, A. (2023). Ecological role of bioluminescence of Black sea ctenophores. *Biophysical Reviews* 15, 947-954. <https://doi.org/10.1007/s12551-023-01155-5>
- Matsumoto, G. I. (1991). Swimming movements of ctenophores, and the mechanics of propulsion by ctene rows. *Hydrobiologia* 216, 319-325. <https://doi.org/10.1007/BF00026481>
- Mianzan, H. W. (1999). Ctenophora. En D. Boltovskoy (Ed.), *South Atlantic Zooplankton* (Vol. 1, pp. 561-573). Backhuys Publishers.
- Mills, C. E., y Miller, R. L. (1984). Ingestion of a medusa (*Aegina citrea*) by the nematocyst-containing ctenophore *Haekelia rubra* (formerly *Euchlora rubra*): phylogenetic implications. *Marine Biology* 78(2), 215-221.
- Mills, C. E. (1998-presente). *Phylum Ctenophora: list of all valid species names*. <http://faculty.washington.edu/cemills/Ctenolist.html>. (Recuperado 18 de marzo de 2025).

- Mitchell, D. G., Edgar, A., Mateu, J. R., Ryan, J.F., y Martindale, M. Q. (2024). The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* deploys a rapid injury response dating back to the last common animal ancestor. *Communications Biology* 7. <https://doi.org/10.1038/s42003-024-05901-7>
- Monteleone, D. M., y Duguay, L. E. (1988). Laboratory studies of predation by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* on the early stages in the life history of the bay anchovy, *Anchoa mitchilli*. *Journal of Plankton Research* 10(3), 359-372. <https://doi.org/10.1093/plankt/10.3.359>
- Moroz, L. L. (2024). Brief History of Ctenophora. En L. L. Moroz (Ed.), *Ctenophores. Methods and Protocols* (pp. 1-26). Humana Press. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-3642-8_1
- Oguz, T., Fach, B., y Salihoglu, B. (2008). Invasion dynamics of the alien ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its impact on anchovy collapse in the Black Sea, *Journal of Plankton Research* 30(12), 1385-1397. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbn094>
- Pantiukhin, D., Soto-Angel, J. J., Hosia, A., Hoving, H.-J., y Havermans, C. (2024). In-situ observations of gelatinous zooplankton aggregations in inshore and offshore Arctic waters. *Polar Biology* 47, 1575-1592. <https://doi.org/10.1007/s00300-024-03306-0>
- Potter, B., Corrales-Ugalde, M., Townsend, J. P., Colin, S. P., Sutherland, K. R., Costello, J. H., Collins, R., y Gemmell, B. J. (2023). Quantifying the feeding behavior and trophic impact of a widespread oceanic ctenophore. *Scientific Reports* 13. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-27955-z>
- Puente Tapia, F. A., Díaz Briz, L. M., Schiariti, A., Gasca, R., y Genzano, G. (2016). Association between *Hyperoche martinezii* (Amphipoda: Hyperiididae) and ctenophores from the Buenos Aires coast, Argentina (South-western Atlantic Ocean). *Marine Biology Research* 12(10), 1078-1087. <http://dx.doi.org/10.1080/17451000.2016.1232829>
- Puente-Tapia, F. A., Gasca, R., Schiariti, A., y Haddock, S. H. D. (2021). Lista actualizada de ctenóforos (Ctenophora: Nuda y Tentaculata) de los mares mexicanos. *Regional Studies in Marine Science* 41. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101555>
- Puente-Tapia, F. A., Ortigosa, D., Vital, X. G., y Palomino-Alvarez, L. A. (2023). First record of a benthic ctenophore in the Mexican Atlantic: *Vallicula multiformis* (Platyctenida, Coeoplaniidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 103(e47), 1-5. <https://doi.org/10.1017/S0025315423000401>
- Purcell, J. E. (1991). Predation by *Aequorea victoria* on other species of potentially competing pelagic hydrozoans. *Marine Ecology Progress Series* 72, 255-260. <https://doi.org/10.3354/meps072255>
- Purcell, J. E. (2003). Predation on zooplankton by large jellyfish, *Aurelia labiata*, *Cyanea capillata* and *Aequorea aequorea*, in Prince William Sound, Alaska. *Marine Ecology Progress Series* 246, 137-152. <https://doi.org/10.3354/meps246137>
- Ramon-Mateu, J., Ellison, S. T., Angelini, T. E., y Martindale, M. Q. (2019). Regeneration in the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* occurs in the absence of a blastema, requires cell division, and is temporally separable from wound healing. *BMC Biology* 17. <https://doi.org/10.1186/s12915-019-0695-8>
- Rankin, J. J. (1956). The structure and biology of *Vallicula multiformis*, Gen. et sp. nov., a platyctenid ctenophore. *Zoological Journal of the Linnean Society* 43(289), 55-71.
- Sachkova, M. Y., Nordmann, E.-L., Soto-Ángel, J. J., Meeda, Y., Górski, B., Naumann, B., Dondorp, D.,

- Chatzigeorgiou, M., Kittelmann, M., y Burkhardt, P. (2021). Neuropeptide repertoire and 3D anatomy of the ctenophore nervous system. *Current Biology* 31(23), 5274-5285.e6. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.09.005>
- Sachkova, M. Y. (2024). Evolutionary origin of the nervous system from Ctenophora prospective. *Evolution & Development* 26(4), e12472. <https://doi.org/10.1111/ede.12472>
- Sardet, C., Carré, D., y Rouvière, C. (1990). Reproduction and development in ctenophores. En H.-J. Marty (Ed.), *Experimental Embryology in Aquatic Plants and Animals* (pp. 83-94). Springer.
- Schultz, D. T., Haddock, S. H. D., Bredeson, J. V., Green, R. E., Simakov, O., y Rokhsar, D. S. (2023). Ancient gene linkages support ctenophores as sister to other animals. *Nature* 618, 110-117. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-05936-6>
- Shiganova, T. A. (1998). Invasion of the Black Sea by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and recent changes in pelagic community structure. *Fisheries Oceanography* 7(3-4), 305-310. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.1998.00080.x>
- Shiganova, T. A., Alekseenko, E. V., Mirzoyan, Z. A., y Kazmin, A. S. (2024). Prediction of ctenophore *Beroe ovata* Bruguier, 1789 habitat expansion and control of invading *Mnemiopsis leidyi* Agassiz, 1865 in the Ponto-Caspian basin associated with climate change. *Marine Environmental Research* 194, 106315. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2023.106315>
- Soto-Angel, J. J., Jaspers, C., Hosia, A., Majaneva, S., Martell, L., y Burkhardt, P. (2023). Are we there yet to eliminate the terms larva, metamorphosis, and dissogeny from the ctenophore literature? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 120(4), e2218317120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2218317120>
- Soto-Angel, J. J. y Burkhardt, P. (2024). Reverse development in the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 121(45), e2411499121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2411499121>
- Sullivan, L. J., y Gifford, D. J. (2004). Diet of the larval ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz (Ctenophora, Lobata). *Journal of Plankton Research* 26(4), 417-431. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbh033>
- Tamm, S. L. (2014). Cilia and the life of ctenophores. *Invertebrate Biology* 133(1), 1-46. <https://doi.org/10.1111/ivb.12042>
- Tamm, S. L. (2019). Defecation by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* occurs with an ultradian rhythm through a single transient anal pore. *Invertebrate Biology* 138(1), 3-16. <https://doi.org/10.1111/ivb.12236>
- Tamm, S. L. (2023). Morphology and dynamic behavior of anal pores during defecation in the ctenophore *Pleurobrachia pileus*. *Invertebrate Biology* 142(2), e12397. <https://doi.org/10.1111/ivb.12397>
- 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., y 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>

- Tilves, U., Purcell, J. E., Marambio, M., Canepa, A., Olariaga, A., y Fuentes, V. (2013). Predation by the scyphozoan *Pelagia noctiluca* on *Mnemiopsis leidyi* ctenophores in the NW Mediterranean Sea. *Journal of Plankton Research* 35(1), 218-224. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs082>
- Townsend, J. P., Mercés, G. O. T., Castellanos, G. P., y Pickering, M. (2020). Colloblasts act as a biomechanical sensor for suitable prey in *Pleurobrachia*. *bioRxiv* 2020.06.27.175059. <https://doi.org/10.1101/2020.06.27.175059>
- Welch, V. L., Vigneron, J. P., y Parker, A. R. (2005). The cause of coloration in the ctenophore *Beroë cucumis*. *Current Biology* 15(24), 985-986.
- Whelan, N. V., Kocot, K. M., Moroz, T. P., Mukherjee, K., Williams, P., Paulay, G., Moroz, L. L., y Halanych, K. M. (2017). Ctenophore relationships and their placement as the sister group to all other animals. *Nature Ecology & Evolution* 1, 1737-1746. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0331-3>

Medusozoa

María A. Mendoza-Becerril

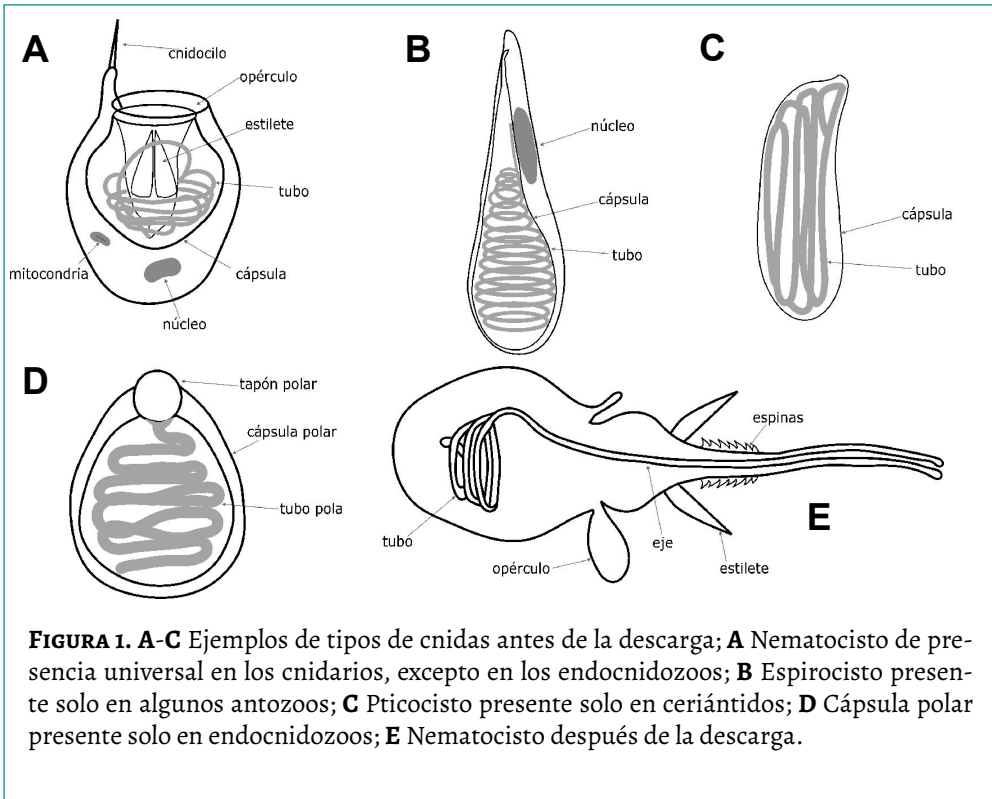
El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) Unidad Chetumal, Chetumal, México

Antonio C. Marques

Departamento de Zoología, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil;
becario NOAA en Ciencias del Mar, National Museum of Natural History,
Washington D. C., Estados Unidos

El filo Cnidaria presenta una simetría radial externa, organizada según su eje corporal oral-aboral, representado por la boca (denominada oral) y la región opuesta a esta (denominada aboral). Algunos linajes del filo exhiben una amplia diversidad morfológica, derivada de su alternancia de generaciones (metagénesis) en la que las diferentes fases de pólipo y medusa ocurren durante su ciclo de vida. Ambas fases son diblásticas, es decir, están formadas por una capa externa llamada epidermis y una capa interna llamada gastrodermis, separadas por una mesoglea (Daly *et al.*, 2007). La característica distintiva de los cnidarios es la presencia de células urticantes (cnidocistos), que contienen orgánulos (cnidae) con diversas toxinas (p. ej. neurotoxinas, citolisinas, toxinas hemorrágicas, enzimas). La diversidad de las cnidas es muy grande, y sus distintos tipos (nematocistos, espirocistos, pticocistos y cápsula polar) cumplen diversas funciones, tales como captura de presas, defensa, fijación/adhesión o construcción de tubos (Östman, 2000; Fautin, 2009; Jaimes-Becerra *et al.*, 2017; Americus *et al.*, 2020). Esta diversidad de cnidas está relacionada con la diversidad de funciones biológicas demandadas a lo largo del tiempo evolutivo, lo que refleja la evolución de los linajes y, por tanto, es de gran ayuda para definiciones taxonómicas en el grupo.

Los cnidarios se componen de 12 597 especies (WoRMS, s. f.), distribuidas en tres subfilos: Anthozoa, Endocnidozoa y Medusozoa (Marques y Collins 2004; Kayal *et al.*, 2018; Xiao *et al.*, 2022). Tanto el subfilo Anthozoa como Medusozoa están representados en el zooplancton gelatinoso: los antozoos en su fase de larva y los medusozoos en fase de larva, juveniles y adultos. El subfilo Medusozoa está formado por cuatro clases: Staurozoa, Cubozoa, Scyphozoa e Hydrozoa, cuyas relaciones filogenéticas fueron investigadas con base en morfología, ciclos de vida y datos genéticos. Los medusozoos se caracterizan por tener ácido desoxirribonucleico (ADN) mitocondrial lineal, ciclos de vida que generalmente alternan entre el pólipo y la medusa, y nematocistos que presentan un opérculo con cnidocilo (Marques y Collins, 2004; Collins *et al.*, 2006; Van Iten *et al.*, 2006; 2014; Kayal *et al.*, 2015; 2017; 2018). Son animales solitarios o coloniales, casi exclusivamente



marinos, aunque algunos habitan en ambientes estuarinos, lagunares o de agua dulce. Se encuentran desde la zona intramareal hasta profundidades abisales, en regiones tropicales y polares, poblando los componentes bentónicos y planctónicos (Storer y Usinger, 1991; Mendoza-Becerril *et al.*, 2009; Miranda *et al.*, 2018, Jarms y Morandini, 2019). En el plancton, específicamente en el zooplancton, se encuentran las medusas, larvas (plánula, actínula) y pólipos (sifonóforos y algunas colonias de pólipos) (Martin y Koos, 2025).

En el zooplancton gelatinoso las medusas, los sifonóforos y los pólipos son depredadores que actúan en los primeros niveles de la cadena trófica, afectando la abundancia de estadios larvarios y adultos de diversos organismos zooplanctónicos (Alvaríño, 1981; Lasker, 1981; Purcell, 1985; Arai, 1997). El aumento de sus poblaciones (p. ej., hay registros de $2978 - 4.70 \times 10^6$ ind/m³) puede repercutir en la dinámica de la red trófica planctónica e incluso causar daños graves para la salud humana (Mianzan *et al.*, 2000; Gili y Pagès, 2005; Yilmaz, 2015). Por su papel en la reestructuración de las comunidades de plancton, pueden provocar un cambio temporal de régimen, pasando de un sistema controlado por microcrustáceos a otro controlado por medusas, hasta llegar incluso a la desaparición de especies dominantes (Purcell y Arai, 2001; Purcell *et al.*, 2001; Costello y Colin, 2002; Purcell, 2018).

Los medusozoos poseen importancia evolutiva, ecológica y económica, fundamentalmente relacionada con sus estrategias reproductivas, papel depredador, toxicidad y contenido proteico que presentan (Chalfie, 1995; Pitt *et al.*, 2009; Roda, 2010; Brotz *et al.*, 2017; Brylinski *et al.*, 2016).

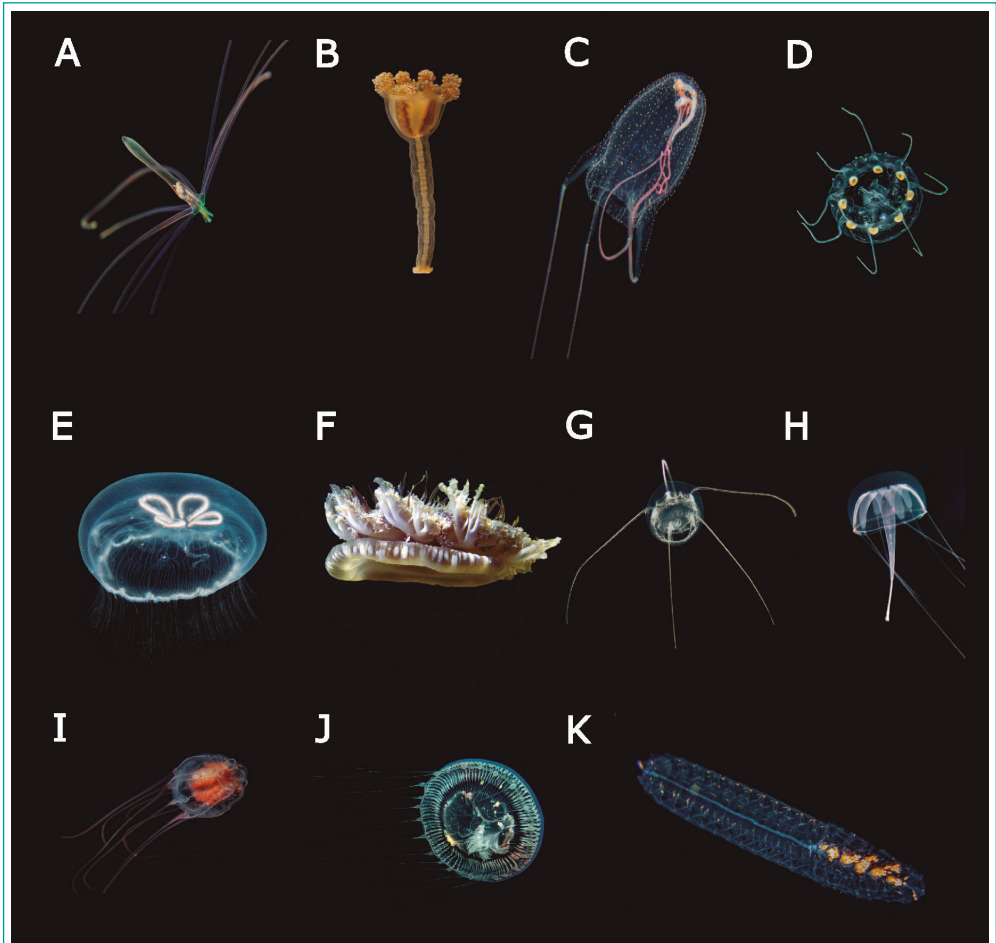


FIGURA 2. Cnidarios. **A** Larva de Anthozoa; **B** Staurozoa (*Manania auricula*); **C** Cubozoa, Carybdeida; **D** Scyphozoa, Coronatae; **E** Scyphozoa, Semaestomeae (*Aurelia* sp.); **F** Scyphozoa, Rhizostomeae (*Cassiopea xamachana*); **G** Hydrozoa, Narcomedusae; **H** Hydrozoa, Trachymedusae (*Liriope tetraphylla*); **I** Hydrozoa, "Anthoathecata"; **J** Hydrozoa, Leptothecata; **K** Hydrozoa, Siphonophorae. Imágenes: **A, C-E, G-K** Yolotzin Jonguitud; **B** Miranda y Collins, 2019; **F** Iván A. Castellanos Osorio.

TABLA 1. Clasificación general del subfilo Medusozoa

Clase	Nombre común de la fase zooplanctónica	Subclase	Superorden / Orden / Suborden	Figura
Staurozoa	Medusas pedunculadas		Suborden Amyostaurida Suborden Myostaurida	2B
Cubozoa	Cubomedusas, medusas caja		Suborden Carybdeida Suborden Chirodropida	2C
Scyphozoa	Escifomedusas, verdaderas medusas	Coronamedusae	Orden Coronatae	2D
		Discomedusae	Orden Semaestomeae Orden Rhizostomeae	2E 2F
Hydrozoa	Hidromedusas, medusas bebé	Trachylina	Orden Actinulida Orden Limnomedusae Orden Narcomedusae Orden Trachymedusae	2G 2H
		Hydroidolina	“Anthoathecata” Superorden Leptothecata Superorden Siphonophorae	2I 2J 2K

Medusas

María A. Mendoza-Becerril

El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) Unidad Chetumal, Chetumal, México

Antonio C. Marques

Departamento de Zoología, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil;
becario NOAA en Ciencias del Mar, National Museum of Natural History,
Washington D. C., Estados Unidos

Cubozoa

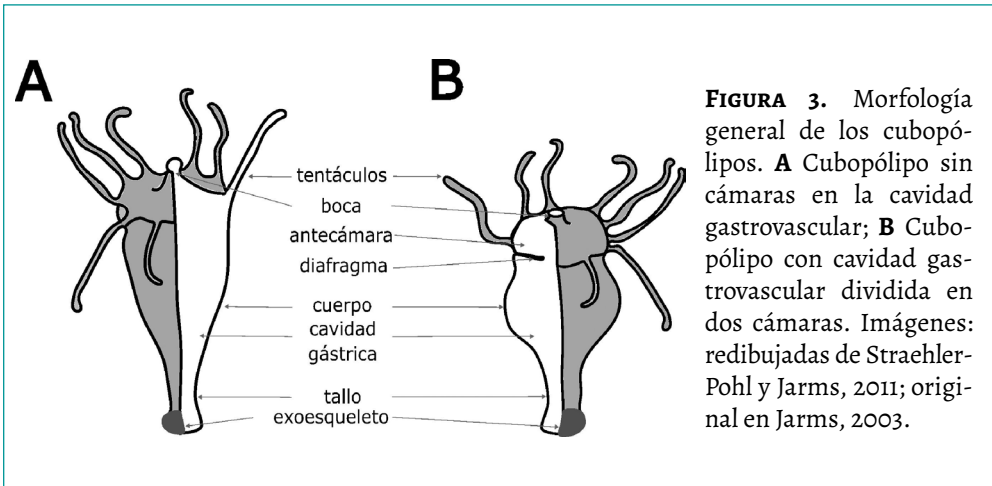
Los miembros de la clase Cubozoa, comúnmente conocidos como cubomedusas o medusas caja en su fase de medusa y como cubopólipo en su fase de pólipo, son organismos marinos con tolerancia a ambientes estuarinos, distribuidos principalmente en regiones tropicales y subtropicales a templadas, especialmente en aguas subtropicales y tropicales del Indo-Pacífico (Jarms y Morandini, 2019). Sus hábitats son cercanos a la costa, en la zona nerítica. Existen 51 especies descritas (WoRMS, s. f.).

Las cubomedusas se caracterizan por tener una umbrela (campana) cuadrangular. La umbrela es más alta que ancha, con un margen umbrelar liso, cuatro ropalios (ropalios) con ojos complejos, velarium, y tentáculos periféricos interradales que se originan de una pedalia simple o varios de una pedalia ramificada. Actualmente, las cubomedusas se dividen en dos subórdenes: Carybdeida, con cinco familias, y Chirodropida, con tres familias (Bentlage *et al.*, 2010).

Para su clasificación se han considerado diferentes tipos de caracteres; sin embargo, es necesario conocer más sobre la biología de estos organismos. La división taxonómica de los dos grandes grupos mencionados se basa en el número de tentáculos por pedalia y la presencia de sacos gástricos subumbrelares: Carybdeida tiene un solo tentáculo por pedalia y carece de sacos gástricos subumbrelares, mientras que Chirodropida presenta múltiples tentáculos en pedalias ramificadas y sacos gástricos en la subumbrela.

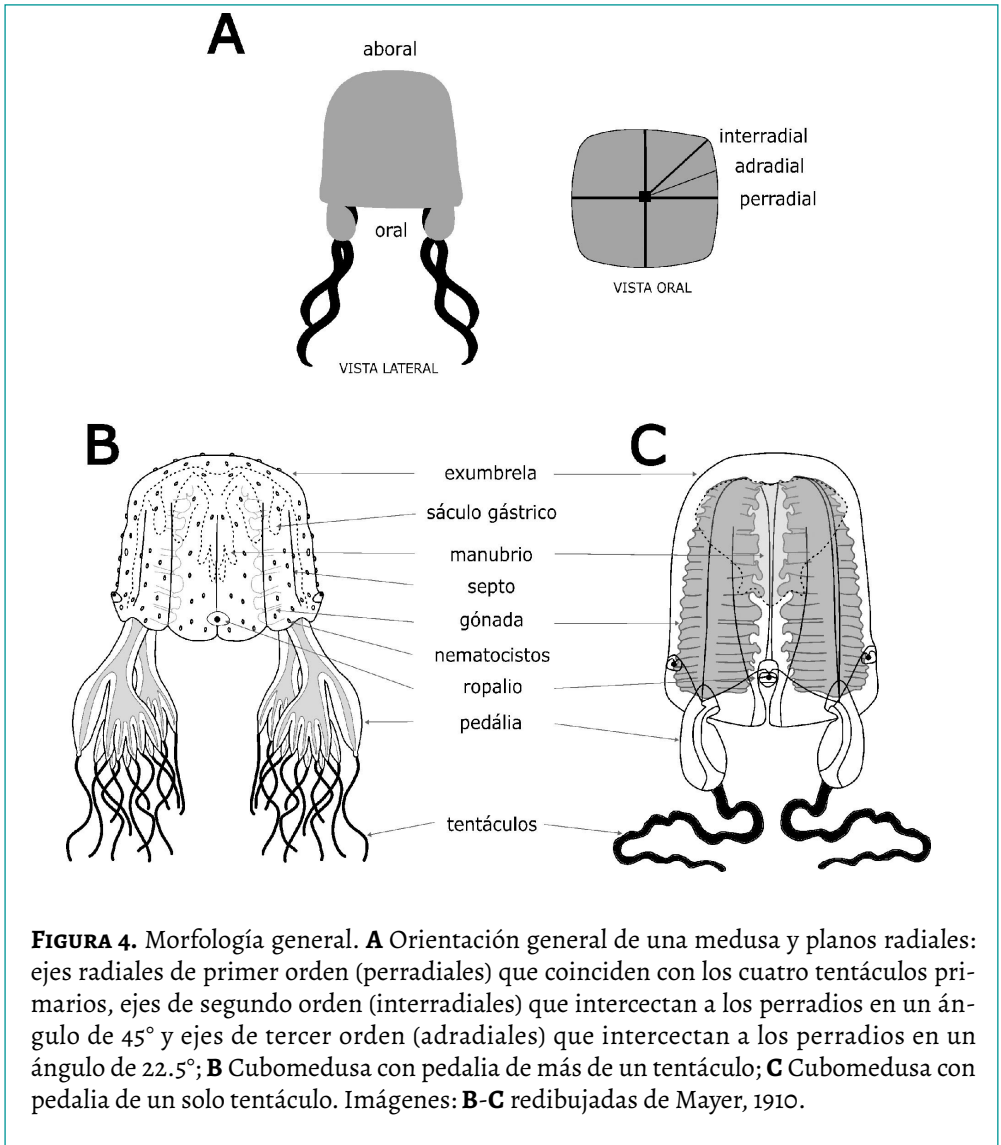
Morfología

Los pólipos que originan a las cubomedusas se caracterizan por ser pequeños, solitarios, sin un exoesqueleto en el cuerpo, con tentáculos capitados, una cavidad gastrovascular sin septos, aunque pueden presentar cámaras verticales, y con un disco basal quitinoso (exoesqueleto). Los pólipos pueden desarrollar cistos en la parte basal, como ocurre en la cubomedusa conocida como Sivickis o herpes (*Copula sivickisi*), y estos cistos pueden desprenderse y, bajo condiciones adecuadas, dar lugar a un nuevo pólipo (Straehler-Pohl y Jarms, 2005; 2011).



Las cubomedusas varían en tamaño desde unos milímetros hasta aproximadamente 16 centímetros de diámetro de la umbrela. En las cubomedusas, en vista oral, de cada una de las cuatro esquinas interradales de la umbrela cuelga una pedalia (tallo corto en forma de ala) que lleva uno o más tentáculos largos, delgados y huecos. En el margen interior de la umbrela se encuentra el velarium (de origen subumbrellar) (Mayer, 1910; Gibbons *et al.*, 2022). Este velarium reduce la apertura de la umbrela y genera un chorro potente durante la pulsación de la umbrela, lo que permite a la cubomedusa desplazarse más rápido que otras medusas. Existen registros de velocidades de hasta 9 m/min (Schlaefel *et al.*, 2018). En el centro de la subumbrela se encuentra un manubrio corto con una boca cruciforme en su extremo. Encima del manubrio hay un estómago central conectado a cuatro bolsas o sáculos gástricos perradiales, parcialmente separadas por septos interradales que, en posición, corresponden a los bordes de la umbrela. Cada uno de estos septos lleva un par de gónadas, de origen gastodérmico, en forma de hoja, mientras los márgenes superiores poseen haces de cirros gástricos pequeños. La información sensorial que perciben proviene, en gran medida, de los ojos ubicados en cuatro estructuras sensoriales denominadas ropalios (Mayer, 1910; Jarms y Morandini, 2019; Gibbons *et al.*, 2022).

El sistema nervioso de los cubozoos está parcialmente asociado a los ropalios, localizados dentro de diminutas cavidades en la pared corporal, una en cada lado del margen inferior de la exumbrela. Estos ropalios están conectados por cordones nerviosos y poseen estructuras sensoriales complejas. En el extremo inferior de cada ropalio se encuentra un estatolito compuesto de yeso que actúa como contrapeso y coordina la respuesta de dirección de natación de la medusa. Cada ropalio tiene seis manchas oculares sensibles a la luz, alineadas en tres filas verticales desiguales. Los ojos centrales tienen lente, retina y córnea, y pueden formar imágenes, análogos, en términos funcionales, a los ojos humanos (Coates *et al.*, 2006).



Reproducción

Los sexos están siempre separados, y el hermafroditismo es desconocido en este grupo. La mayoría de las especies liberan los óvulos y los espermatozoides en el agua, pero en algunas especies las hembras retienen los óvulos y la fecundación es interna con incubación de los embriones. Existe evidencia de dimorfismo sexual en las gónadas y de comportamiento de cortejo en algunos cubozoos, como en los miembros de la familia Tripedaliidae. La larva plánula tiene forma de lágrima y presenta una serie de pequeños

ojos oscuros alrededor de la parte más ancha. Esta larva se desplaza en forma espiral a través de los cilios que posee. Transcurridos un par de días, la larva se fija en un sustrato duro, como conchas o rocas, y posteriormente se transforma en pólipo. Su ciclo de vida continúa en el bentos (Straehler-Pohl y Jarms, 2005; 2011; Gordon y Seymour, 2012; Gershwin, 2018).

Los cubopólipos son delgados y alargados, de hasta un centímetro de longitud. Tienen una boca en un extremo, rodeada por una corona de tentáculos. Los pólipos se desplazan unos días con la boca hacia delante, hasta fijarse a un sustrato y transformarse en un pólipo secundario. Los pólipos secundarios crecen hasta un milímetro de altura y se fijan a las superficies mediante un pie pegajoso. Bajo ciertas condiciones estacionales, experimentan una transformación (metamorfosis) y dan lugar a una cubomedusa pequeña. Al empezar la transformación, la forma redondeada que rodea la boca adquiere una forma cuadrangular, y los tentáculos del pólipo se agrupan en las cuatro esquinas. Los tentáculos se reabsorben, y sus bases se fusionan y engrosan para formar los ropalios y los puntos pigmentados en ojos. En el pólipo en metamorfosis crecen cuatro nuevos tentáculos entre los ropalios. Estos tentáculos darán lugar a las pedalias, estructuras que soportan los tentáculos o grupos de tentáculos. La metamorfosis puede tardar de cuatro días a doce semanas y el desarrollo de la medusa juvenil hasta su madurez y reproducción tarda de uno a dos años (Straehler-Pohl y Jarms, 2005; 2011).

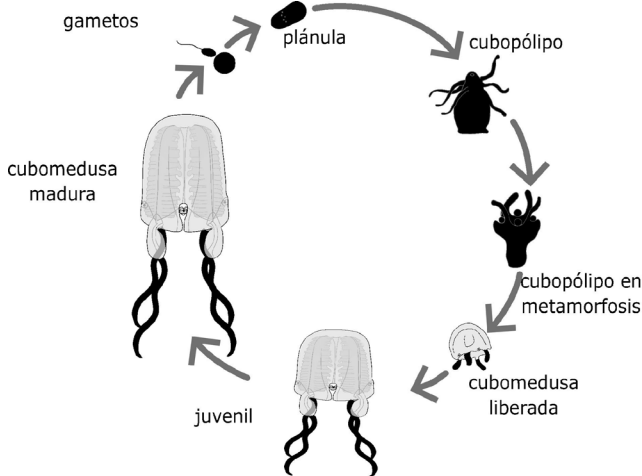


FIGURA 5. Ciclo de vida generalizado para un cubozoo.

Scyphozoa

Los miembros de esta clase se conocen comúnmente en su fase de medusa como escifomedusas o medusas verdaderas y en su fase de pólipo como escifopólipos. Se han descrito 244 especies (WoRMS, s. f.), distribuidas en todos los océanos. Tienen tolerancia a la hipoxia, incluso se benefician del agotamiento del oxígeno; por ejemplo, mientras que los peces evitan o mueren en aguas con poco oxígeno, las medusas toleran niveles menores a $1 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$ (Purcell *et al.*, 2001; Shoji *et al.*, 2005). Su fase de medusa tiene la capacidad de desplazarse en la columna de agua, aunque existen especies que pasan la mayor parte del tiempo con la umbrela sobre el sedimento, como las escifomedusas invertidas, *Cassiopea* spp., que en esta posición pasan el día pulsando la umbrela de forma ocasional para mover el agua a través de los tejidos, los cuales contienen algas simbióticas (zooxantelas) que cubren casi 90 % de sus necesidades nutricionales (Lampert, 2016; Ames *et al.*, 2020; Australian Museum, 2026).

Actualmente la clase Scyphozoa está dividida en dos subclases: Coronamedusae y Discomedusae. Las coronamedusas se agrupan en un único orden, Coronatae, mientras que las discomedusas se dividen en los órdenes Semaestomeae y Rhizostomeae. Dentro de los rizóstomos hay tres subórdenes: Daktyliophorae (Rhizostomida), Kolpophorae (Cepheida) y Ptychophorae, este último solo incluye una especie que no ha sido registrada actualmente, por lo que se necesita confirmar su existencia (Helm, 2018; Bayha *et al.*, 2017; Jarms y Morandini, 2019). La taxonomía de estos organismos ha estado tradicionalmente basada en su morfología, aunque estudios recientes muestran la presencia de especies crípticas. Por ejemplo, la especie globalmente distribuida *Aurelia aurita*, que, al ser analizada genéticamente, se dividió en 28 especies diferentes (Lawley *et al.*, 2021).

Dentro de los Discomedusae se pueden distinguir los semeóstomos por la presencia de cuatro brazos orales y tentáculos marginales huecos. La umbrela de los rizóstomos es hemisférica, carece de tentáculos marginales, presenta ocho brazos orales, surcos bifurcados con bocas terminales y gónadas de origen gastrodérmico. Finalmente, los coronados se caracterizan por su surco coronal en la umbrela, tentáculos marginales sólidos y lóbulos marginales (Mayer, 1910; Jarms y Morandini, 2019).

Morfología

Los escifopólipos (más correctamente llamados escifistomas) tienen forma de copa y miden entre menos de un milímetro y casi un centímetro de altura. Su cavidad gastrovascular tiene septos que van desde el polo oral hasta el aboral y sus tentáculos son filiformes. Pueden estar fijados a rocas, algas o conchas mediante un disco basal ubicado en la parte inferior del cuerpo. En la parte superior, presentan una corona de tentáculos que rodea la boca. Generalmente, las éfiras tienen ocho brazos petaloides, con un diminuto órgano sensorial en el extremo de cada uno de ellos. A medida que las éfiras se desarrollan en los estróbilos, empiezan a pulsar y, a los pocos días, se liberan una a una, convirtiéndose en nadadoras libres (Straehler-Pohl *et al.*, 2011). Estas éfiras se

alimentan vorazmente de plancton, y, tras unos días, sus brazos se fusionan para formar la umbrela, mientras que se desarrollan el resto de las estructuras. Las medusas juveniles se alimentan de manera constante y crecen rápidamente. Varias especies pasan por estrobilación en primavera, cuando la temperatura del agua aumenta; entonces crecen, se reproducen y mueren en otoño.

Los pólipos de los coronados presentan exoesqueleto (tubo quitinoso) y su morfología general es diferente de la subclase Discomedusae. Llegan a formar colonias con más de tres pólipos, ramificados o no, que crecen a partir de la esciforriza extendida sobre el sustrato. La abertura del tubo tiene aproximadamente un milímetro de diámetro. El cuerpo blando del pólipo está formado por dos partes: la columna del cuerpo siempre oculta en el interior del tubo, y el disco oral con tentáculos, que puede extenderse hacia el exterior desde la abertura del tubo (Werner, 1973; Jarms *et al.*, 2002; Straehler-Pohl *et al.*, 2011).

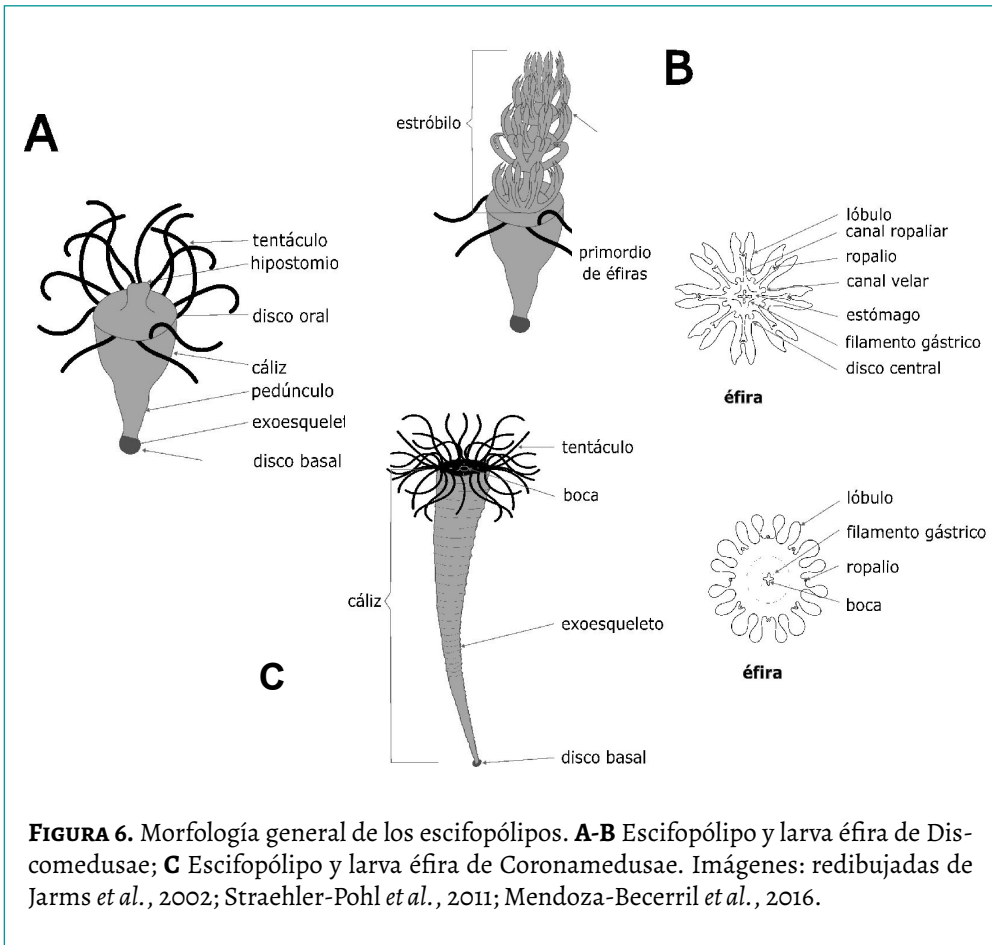


FIGURA 6. Morfología general de los escifopólipos. **A-B** Escifopólipo y larva éfira de Discomedusae; **C** Escifopólipo y larva éfira de Coronamedusae. Imágenes: redibujadas de Jarms *et al.*, 2002; Straehler-Pohl *et al.*, 2011; Mendoza-Becerril *et al.*, 2016.

El tamaño de las medusas es variable: pueden medir desde menos de dos milímetros hasta alcanzar los dos metros de diámetro de la umbrela. La umbrela es gruesa y sólida, y es más estrecha hacia los márgenes. En las coronamedusas (Coronatae), el margen umbrelar está segmentado por surcos radiales y separado del disco central por un surco coronal. Los surcos radiales dividen al margen umbrelar en pedalias (lóbulos). A lo largo del margen se ubican los órganos sensoriales, denominados ropalios, cuyo número puede variar, aunque generalmente son ocho, y cada uno contiene un estatocisto y ocelos (Mayer, 1910; Jarms y Morandini, 2019).

El margen umbrelar posee un número variable de tentáculos marginales que pueden ser sólidos en los Coronatae o huecos en los Semaestomeae. Algunas medusas semeóstomas tienen numerosos tentáculos agrupados, y la subumbrela presenta musculatura ectodérmica organizada en sistemas musculares radiales y circulares (músculo coronal). La contracción del músculo coronario es la principal responsable de la típica natación pulsátil. En el centro de la subumbrela se encuentra una estructura cruciforme hueca llamada manubrio. Desde las comisuras perradiales del manubrio se extienden cuatro estructuras alargadas, los brazos orales, que a menudo se encuentran plegados (Mayer, 1910; Cornelius, 1997; Mianzan y Cornelius, 1999).

En la base de los brazos orales de los semeóstomos se sitúa la boca centralmente y el sistema gastrovascular irradia hacia la periferia de la umbrela; estos brazos orales son largos y lanceolados. En los rizóstomos la boca central está sellada y, en su lugar, los brazos orales soportan varias bocas que se alimentan individualmente de una serie de canales internos que ascienden por los brazos para irradiar después hacia la periferia de la umbrela a través de la compleja red de canales. Estos brazos orales están fusionados y pueden ser mayores que el radio de la umbrela o la mitad; pueden presentar ramificaciones con canales unidos y estructuras accesorias, como los apéndices del género *Cassiopea* (Mayer, 1910; Ames *et al.*, 2020).

El manubrio se comunica con un estómago central que contiene los filamentos gástricos (o cirros gástricos) y las gónadas de origen gastrodérmico. Desde el estómago se originan bolsas o numerosos canales, conformando el sistema de canales radiales, que constituye una red de canales anastomosados en Rhizostomeae. Estos canales se extienden hacia el margen de la umbrela, dando origen al sistema gastrovascular. En algunas medusas, los canales o bolsas pueden comunicarse con un canal anular (también conocido como canal circular) continuo cerca del margen de la umbrela. En los Coronatae, las bolsas se interconectan mediante un canal festoneado (Mayer, 1910; Cornelius, 1997; Mianzan y Cornelius, 1999; Fransozo y Negreiros-Fransozo, 2016).

En Coronatae, las gónadas son ocho, adradiales, y se encuentran en la periferia del estómago central, con forma variable (Mayer, 1910; Jarms *et al.*, 2002). En las Semaestomeae y Rhizostomeae, las gónadas son cuatro cintas subumbrelares, interradales, situadas en la periferia de los filamentos gástricos en el estómago. Estas cintas pueden estar fuertemente plegadas y definen con su subumbrela una cavidad plana, conocida como

seno genital, cuya abertura se orienta hacia el estómago en Coronatae y hacia la periferia en Semaestomeae y Rhizostomeae (Mayer, 1910; Jarms y Morandini, 2019).

Las medusas coronadas se caracterizan por tener surcos profundos a lo largo del margen de la umbrela, que separan crestas gruesas o “pedalias”. Cada pedalia puede estar asociada a un solo tentáculo. Las medusas coronadas también se distinguen de otras medusas por sus ovocitos no pigmentados y su boca simple sostenida por un tallo (conocido como “manubrio”) (Jarms *et al.*, 2002).

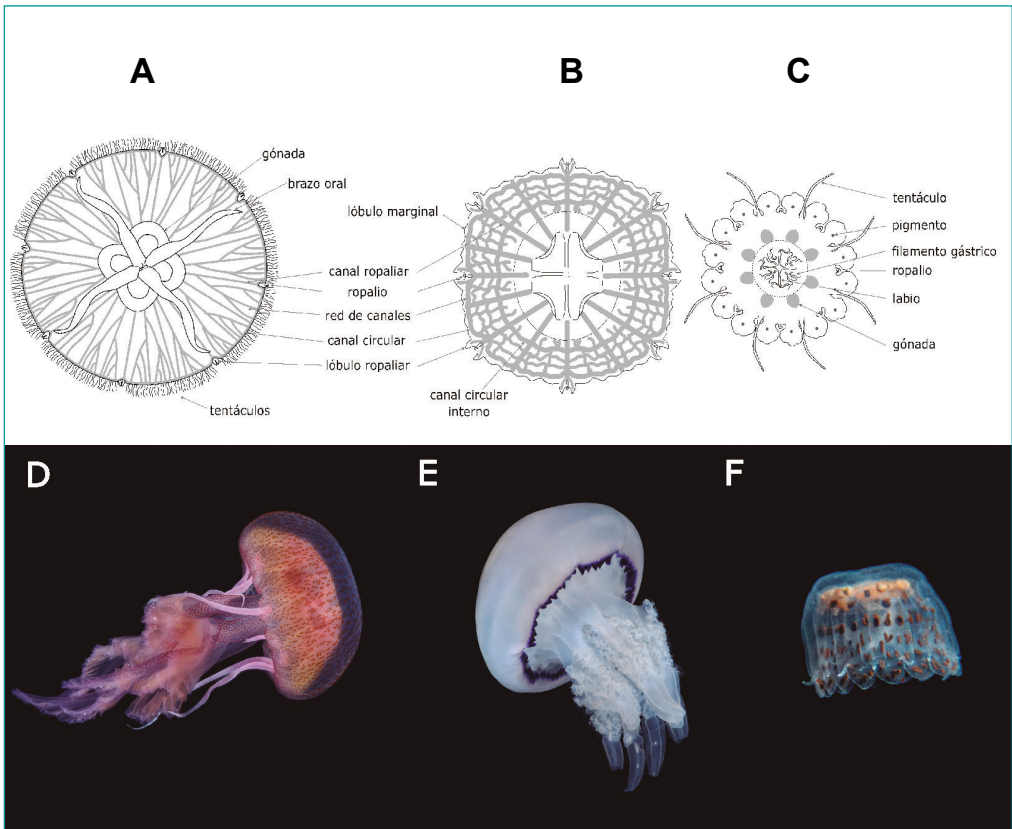


FIGURA 7. Morfología general de escifomedusas en vista oral. **A** Discomedusa Semaestomeae; **B** Discomedusa Rhizostomeae; **C** Coronamedusa; **D** *Pelagia noctiluca*, orden Semaestomeae; **E** *Rhizostoma noctiluca*, orden Rhizostomeae; **F** *Linuche unguiculata*, orden Coronatae. Imágenes: **D-E** Alexandre Jan; **F** Frida Yolotzin Jonguitud.

TABLA 2. Características morfológicas de los tres órdenes de escifomedusas

Características	Coronatae	Semaeostomeae	Rhizostomeae
Margen umbrelar	Segmentado y separado del disco central	Lobulado	Lobulado
Tentáculos marginales	Sólidos	Con o sin tentáculos huecos	Ausentes
Manubrio	Simple	Con brazos orales alargados	Con brazos orales fusionados
Boca	Sin brazos orales	Abertura central en el manubrio	Con numerosas bocas adradiales
Red de canales radiales	Ausente	Presente	Presente
Gónadas	Subumbrelares adradiales	Subumbrelares interradales	Subumbrelares interradales

Reproducción

En la mayoría de los escifozoos, el ciclo de vida es meroplantónico y se divide en tres etapas. Las escifomedusas producen óvulos o espermatozoides (raramente ambos, es decir, hermafroditismo), que son liberados para la fecundación y se desarrollan en larvas ciliadas denominadas plánulas. En la mayoría de las especies, una plánula se asienta en el bentos y se transforma (metamorfosis) en la etapa sésil del ciclo de vida, conocida como escifistoma o, más comúnmente, simplemente pólipo. La escifomedusa es la fase de reproducción sexual y la unidad de dispersión, mientras que las escifistomas son la fase de reproducción asexual y desarrollo de estructuras de resistencia. En la mayor parte de los escifozoos, la etapa de pólipo da lugar a la medusa juvenil, denominada larva éfira, a través de un proceso metamórfico denominado estrobilación (Jarms *et al.*, 2002; Straehler-Pohl *et al.*, 2011).

Los pólipos pueden desarrollarse a través de dos vías de crecimiento distintas: por metamorfosis de la larva plánula o por gemación de un pólipo progenitor. La gemación, a su vez, puede ocurrir por numerosas vías. La mayoría de los escifopólipos se reproducen por gemación lateral, aunque algunas especies desarrollan podocistos, que son fragmentos de tejido protegido que, posteriormente, darán lugar a otro pólipo; ambos son los tipos de reproducción asexual más conocidos (Chapman, 1968a; Vagelli, 2007). Los desencadenantes de las diferentes vías de desarrollo varían de una especie a otra y pueden estar relacionados con factores biológicos (como la disponibilidad de alimento) o físicos (como la temperatura) (p. ej. Schiariti *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2023).

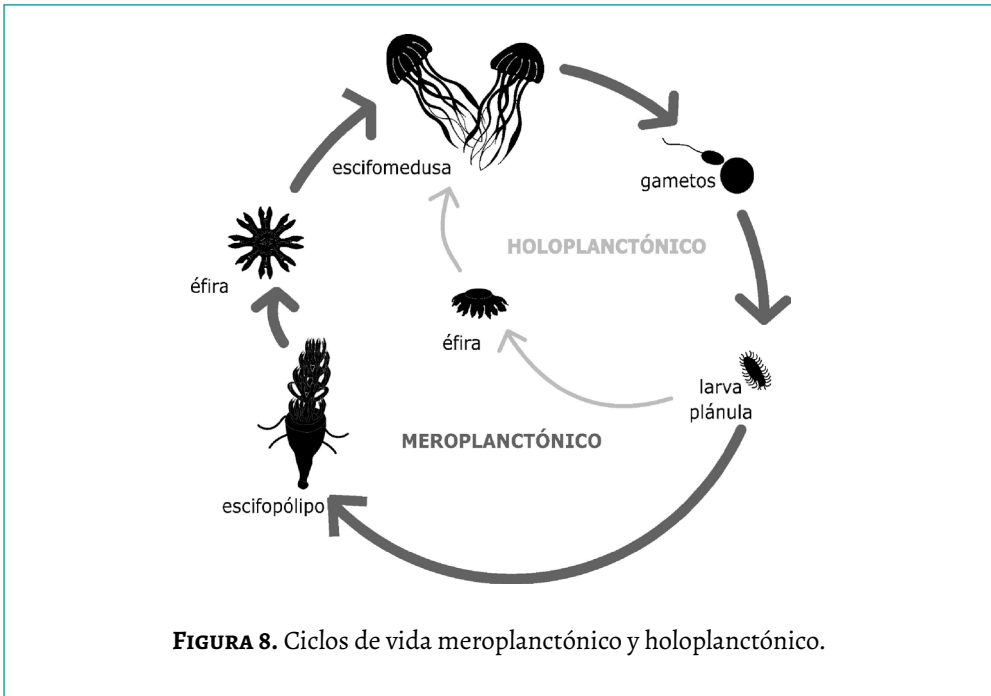


FIGURA 8. Ciclos de vida meroplánctónico y holoplánctónico.

Los escifopólipos pueden vivir varios años. Los pólipos más antiguos registrados datan de 1935 y han estado reproduciéndose asexualmente desde entonces en condiciones de laboratorio (Werner, 1973). Cuando las condiciones son adecuadas, generalmente una vez en primavera y otra en otoño, los pólipos experimentan un proceso de formación de pequeñas medusas por fisión transversal. Durante este proceso, denominado estrobilación, el pólipo se alarga y se diferencia en una pila de discos en la región oral. Este pólipo, conocido como estróbilo, presenta una apariencia de costillas entre la corona y la base. Cada costilla corresponde a una éfira, que a su vez dará lugar a una medusa. Durante la estrobilación, los pólipos reabsorben sus tentáculos y son incapaces de alimentarse. Básicamente, puede haber dos tipos de estrobilación: aquella en la que se produce una éfira a la vez (monodisco) o en la que se producen múltiples éfiras en serie (polidisco) (Straehler-Pohl *et al.*, 2011; Helm *et al.*, 2015; Helm, 2018; Kienberger *et al.*, 2018).

Pocas escifomedusas carecen de una fase de pólipo en su ciclo de vida y son holoplánctónicas. En estas especies, los huevos fertilizados producen un embrión redondeado que crece hasta alcanzar la fase tres, en la cual se observa una forma piriforme con margen liso, y en el centro se detecta el primer indicio de la boca. En la fase cuatro, la forma piriforme se completa con un margen ligeramente curvado, el surco coronal aún no se forma completamente, la subumbrela presenta cuatro depresiones que hacen que los septos gástricos se introduzcan en su interior, y la exumbrela es lisa, sin cilios ni

nematocistos. En la fase cinco, se forma completamente el surco coronal (en Coronatae), el disco central, el margen con 16 lóbulos redondeados y cuatro brotes ropaliare en los interradios. En la fase seis, el margen y los ropalios se diferencian aún más, mientras que en la fase siete se desarrollan todos los órganos marginales y adquiere la apariencia de una medusa adulta (Jarms *et al.*, 1999).

En síntesis, podemos agrupar los ciclos de vida de los escifozoos en dos tipos:

1. Meroplanctónico

Medusas adultas → fertilización → embrión → larva plánula → pólipo (escifistoma) → estrobilación → larva éfira (p. ej., medusa luna o *Aurelia* spp.).

2. Holoplanctónico

Medusas adultas → fertilización → embrión → medusa (p. ej., medusa casco o *Periphylla periphylla*).

Hydrozoa

Las medusas de esta clase son en su mayoría pequeñas, con tamaños que van de menos de un milímetro hasta poco más de diez centímetros de diámetro de la umbrela (Russell, 1953). Se les conoce comúnmente como hidromedusas o medusas bebé. La clase Hydrozoa incluye aproximadamente 3 823 especies, entre ellas especies con fase de medusa (WoRMS, s. f.). Estas medusas están distribuidas en todos los océanos y también en aguas salobres y cuerpos de agua dulce. Latitudinalmente, se han registrado desde aguas tropicales hasta las polares. Algunas especies son capaces de tolerar alta salinidad (> 50 ups) y pueden sobrevivir en zonas con bajos niveles de oxígeno (Hirano *et al.*, 2000; Purcell *et al.*, 2001; Mendoza-Becerril *et al.*, 2009). Aunque nadan activamente, su desplazamiento también depende de su entorno; por ejemplo, de la hidrodinámica. Sin embargo, algunas hidromedusas tienen la capacidad de adherirse a sustratos naturales como algas o mangles, como es el caso de las hidromedusas del género *Cladonema*.

Según análisis moleculares, la clase Hydrozoa se divide en dos subclases monofiléticas: Hydroidolina y Trachylina. Hydroidolina incluye a Siphonophorae, “Anthoathecata” (no monofilético) y Leptothecata. En el grupo Siphonophorae no está representada la fase de medusa. Trachylina incluye a Actinulida, Limnomedusae, Narcomedusae y Trachymedusae (Marques y Collins, 2004; Cartwright *et al.*, 2008; Collins *et al.*, 2008; Leclère *et al.*, 2009; Maronna *et al.*, 2016; Mendoza-Becerril *et al.*, 2018).

Las hidromedusas se caracterizan por la presencia de un velo, un canal circular y dos anillos nerviosos. Estas medusas surgen de brotes laterales de los pólipos, y sus tejidos gametogenéticos son de origen ectodérmico (Russell, 1953; Mills *et al.*, 2007; Houliston *et al.*, 2010). El superorden “Anthoathecata” comprende los órdenes monofiléticos Aplousata y Capitata, así como el “orden” no monofilético “Filifera”. Las hidromedusas de este superorden son tradicionalmente conocidas como antomedusas. Por otro lado, el

superorden Leptothecata, cuyas medusas son conocidas como leptomedusas, está compuesto por los grupos monofiléticos Lafoeida, Laodiceida y Macrocolonia (Marques y Collins, 2004; Cartwright *et al.*, 2008; Maronna *et al.*, 2016).

Morfología

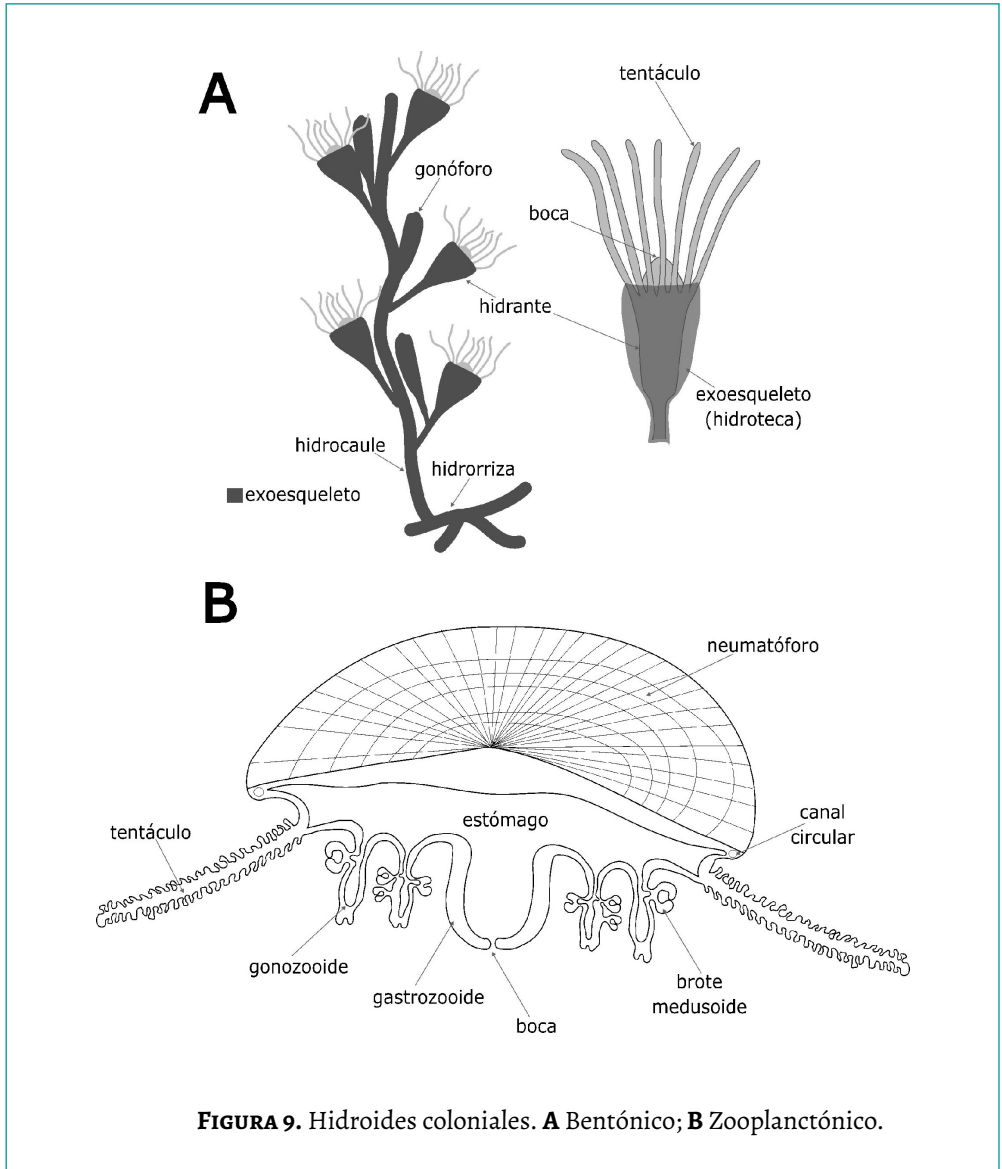
Los pólipos de Hydroidolina, conocidos como hidroides, son más complejos y desarrollados que los pocos limnópólipos de la clase Trachylina. Los hidroides, que en su mayoría son bentónicos y de tamaño variable (de milímetros a metros), se componen de un tallo común o eje del cual crecen numerosos zooides, carecen de septos en su cavidad gastrovascular y pueden tener tentáculos filiformes, capitados o ambos. Cuando son coloniales, el eje consta de una porción horizontal, la hidrorriza, que se asemeja a una raíz o a un tallo reptante, y de ejes verticales llamados hidrocaules, los cuales pueden originar ramas laterales cortas y alternadas, que llevan los zooides en sus extremos. Los zooides o hidrantes son estructuras cónicas, cada una envuelta o no por un exoesqueleto, que surge desde la hidrorriza. En la parte apical de los hidrantes surgen los tentáculos alrededor de la boca (Millard, 1975; Mills *et al.*, 2007).

Los hidroides que forman parte del zooplancton gelatinoso pertenecen a la familia Porpitidae, superorden “Anthoathecata”, y habitan específicamente en el pleuston, es decir, en la superficie del agua, parcialmente sumergidos. Estos hidroides se caracterizan por la formación de colonias flotantes, compuestas por múltiples individuos (zooides) que pierden su identidad individualizada y se especializan en distintas funciones: los dactilozooides, que son tentáculos largos provistos de nematocistos y tienen funciones de defensa y captura de presas; los gastrozooides, encargados de la alimentación; y los gonozooides, responsables de la reproducción (Kirkpatrick y Pugh, 1984; Schuchert, 2010).

La morfología de estos hidroides pelágicos incluye un neumatóforo, que consiste en un cuerpo discoidal quitinoso, redondo u ovalado, con cámaras de aire selladas y dispuestas concéntricamente, lo que proporciona flotabilidad. El disco mide de uno a seis centímetros de diámetro, puede tener o no una vela oblicua y de él cuelgan los zooides. El borde del disco contiene los dactilozooides, mientras que en la superficie inferior central del disco crece el gastrozoide, que posee una amplia cavidad gastrovascular y conecta con la cámara de gas a través de un sistema traqueal y con el resto de los zooides a través del sistema gastrovascular. Rodeando al gastrozoide están los gonozooides que son capaces de alimentarse y producir brotes medusoides (blastostilo) (Kirkpatrick y Pugh, 1984; Schuchert, 2010; Chowdhury *et al.*, 2016; Gershwin, 2018; De la Cruz-Francisco y Mendoza-Becerril, 2022).

Las hidromedusas, en su forma típica, presentan un cuerpo cóncavo-convexo con una superficie externa (exumbrela) y una interna (subumbrela). La umbrela tiene forma de una campana semiesférica o adopta un aspecto deprimido. El grado de rigidez de la umbrela depende de la cantidad de mesoglea, que puede ser delgada y frágil, regular o

gruesa, y puede variar en las diferentes regiones de la umbrela. En algunas especies, la umbrela llega a formar un cono (proyección o proceso apical) en el ápice. Desde el centro de la subumbrela surge una formación tubular de longitud variable, de forma cilíndrica o cúbica, que se divide en boca y manubrio (cavidad gastrovascular). Algunas especies tienen una prolongación de la umbrela que se conecta con el manubrio, llamada pedúnculo (Russell, 1953; Ramírez y Zamponi, 1981).



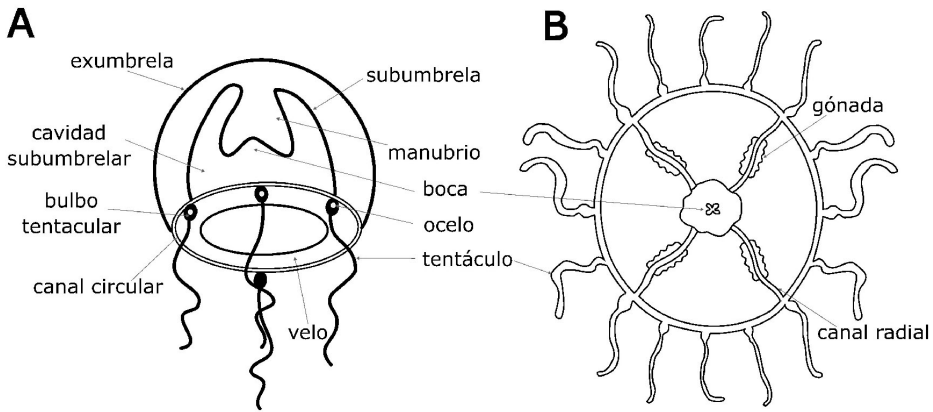


FIGURA 10. Estructuras morfológicas de una hidromedusa. **A** Vista lateral; **B** Vista oral.

La boca puede presentar un borde liso o crenulado, y puede originar tentáculos en número variable, simples o dicotómicamente ramificados. La boca es responsable de la digestión y distribución del alimento y se conecta con la cavidad gástrica del manubrio para distribuirlo al sistema gastrovascular. Este sistema está constituido por canales radiales internos que pueden ser simples o ramificados, generalmente en número de cuatro o más. Las gónadas son de origen epidérmico y se localizan en las paredes del manubrio o en los canales radiales, con posiciones y formas variables. En el margen de la umbrela se encuentra un velo (de origen umbrelar) y tentáculos, cuyo número varía y puede aumentar con la edad. Además, en esta región se encuentran estructuras sensoriales como tentáculos secundarios, cirros, ocelos, cordyli y estatocistos (Russell, 1953; Chiaverano *et al.*, 2004).

Las hidromedusas traquilinas (subclase Trachylina) suelen tener un margen umbrelar entero o dividido en lóbulos, con cuatro canales radiales o más. Sus gónadas usualmente están ubicadas justo en los canales radiales. Las medusas tienen tentáculos marginales sólidos, huecos o ambos. Sus estatocistos son de origen endodérmico, y pueden ser libres o cerrados. Mientras que las hidromedusas hidroidolinas tienen margen umbrelar entero con cuatro o más canales radiales, sus gónadas están sobre el manubrio o canales radiales. Los tentáculos suelen ser de un solo tipo, ya sean huecos o sólidos, y surgen del margen umbrelar; los estatocistos, de origen epidérmico, pueden ser abiertos o cerrados. Además, algunas especies presentan ocelos (Mayer, 1910; Russell, 1953).

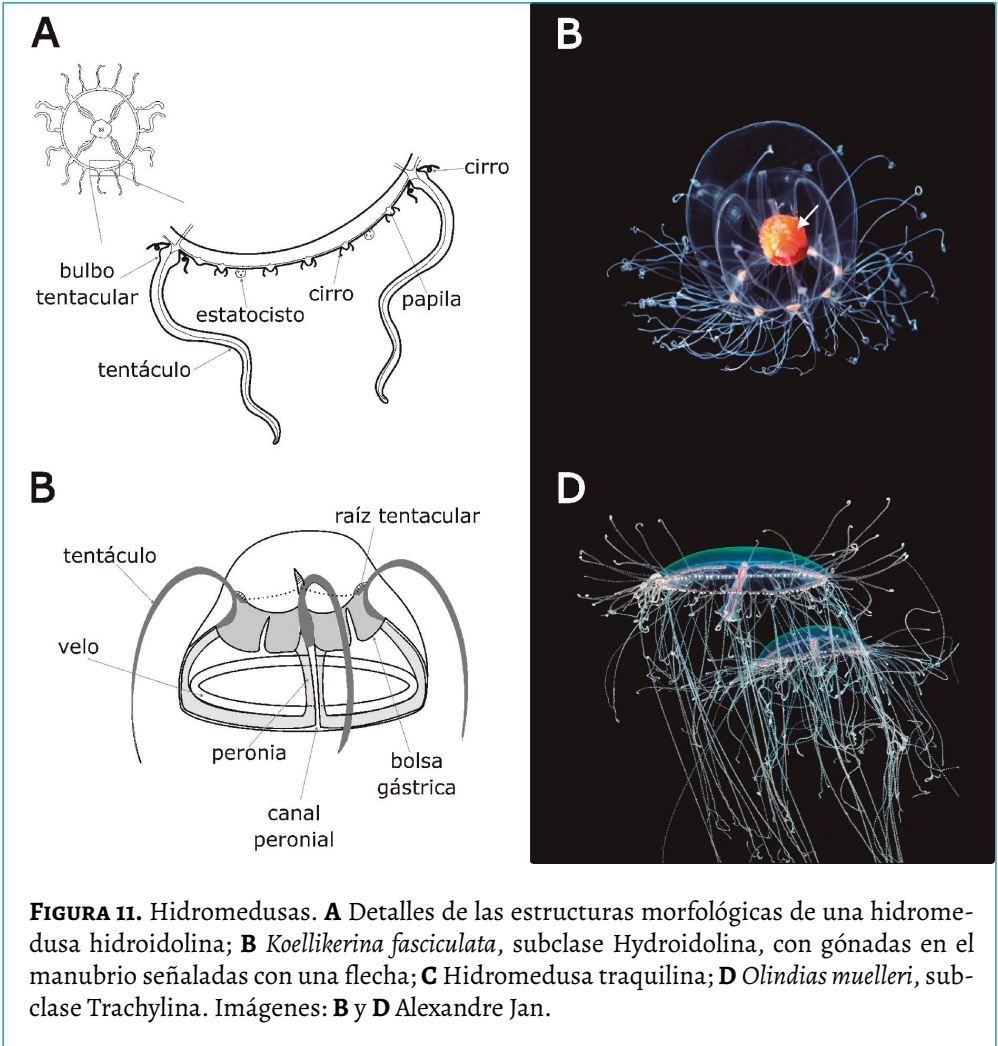


TABLA 3. Características morfológicas generales de las dos subclases de hidromedusas

Características	Trachylina	Hydroidolina
Margen umbrelar	Entero o lobulado	Entero
Tipo de tentáculos	Sólidos, huecos, ambos	Sólidos o huecos
Origen de estatocistos	Endodérmico	Epidérmico
Tipo de estatocistos	Libres o cerrados	Abiertos o cerrados
Gónadas	Canales radiales	Canales radiales o manubrio

Reproducción

Algunas especies presentan alternancia de generaciones en su ciclo de vida, lo que implica una fase de pólipo, generalmente fija a un sustrato, y una fase de medusa, generalmente libre nadadora. Otras especies son holoplanctónicas, es decir, no poseen fase de pólipo en su ciclo de vida. La fase de medusa también puede estar ausente en algunas especies de la clase Hydrozoa, y en este caso la reproducción sexual ocurre directamente en el pólipo (Boero *et al.*, 1992; Slobodov y Marfenin, 2004; Mills *et al.*, 2007). La fertilización puede suceder en la hidromedusa o en el agua para la fertilización externa. Posterior a la fertilización, se forma la larva plánula o actínula, que puede dar lugar a un pólipo o una medusa, dependiendo de la especie. La larva plánula es ciliada y lecitotrófica (no tiene boca y generalmente no tiene cavidad gastrovascular).

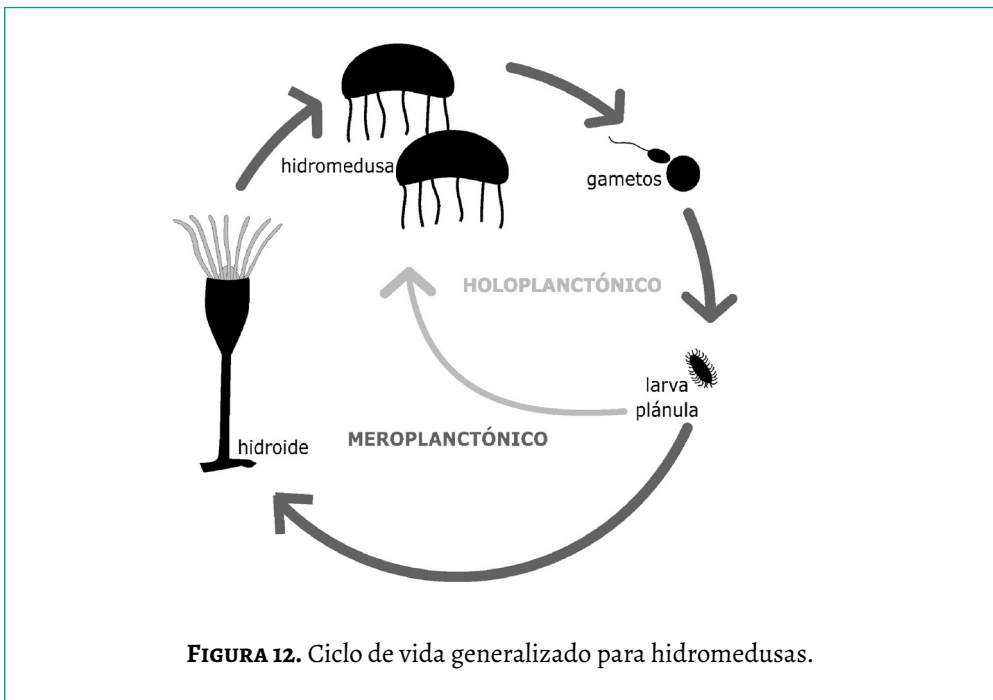


FIGURA 12. Ciclo de vida generalizado para hidromedusas.

Las hidromedusas tienen un tiempo de vida variable que va de horas a meses. Sin embargo, existe la hidromedusa inmortal (*Turritopsis dohrnii*), la cual, al igual que otras hidromedusas, tiene una fase sexual de medusa y una fase asexual de pólipo. No obstante, cuando sufre estrés o heridas graves, en lugar de desintegrarse y pasar a un proceso de descomposición, sus células se reagrupan y vuelven a formar parte de una colonia de pólipos a través del proceso celular de transdiferenciación (Martell *et al.*, 2016; Gershwin, 2018). Por lo tanto, son capaces de revertir a una fase inmadura después de haber alcanzado

la madurez sexual; también son capaces de transformarse al sentir un cambio ambiental que les provoque estrés en alguna de las fases de su crecimiento.

Las principales formas de reproducción asexual en las hidromedusas son poco comunes e incluyen fisión y brotes medusoides y de pólipos a partir de la fase de medusa, así como por la formación de frústulas. La fisión ocurre cuando una medusa se divide en dos o más medusas; los brotes medusoides surgen en sitios específicos, como el margen umbrelar o canales radiales (Uchida y Sugiura, 1975; Stretch y King, 1980; Boero *et al.*, 2002; Dańko *et al.*, 2020). Los pólipos son generalmente producidos por la fase de medusa mediante reproducción sexual, pero en algunas especies los pólipos pueden formarse directamente en el cuerpo de la hidromedusa o en otras hidromedusas (Carré y Carré, 1990).

Diversidad y ecología

El ciclo de vida de las especies de cnidarios que incluyen medusas, resumido como la presencia de una fase de reproducción asexual y sexual, es más complejo de lo que se dice, ya que cada fase del ciclo de vida interactúa de manera independiente. Los pólipos bentónicos interactúan con los factores bióticos y abióticos del bentos, los cuales, a su vez, son completamente diferentes de los del zooplancton, donde generalmente viven las medusas. Parecería que fueran dos especies distintas, pero en realidad tienen el mismo genoma. Además, varias de sus especies tienen numerosos clones con morfología y ecología diferentes viviendo al mismo tiempo: es como si tuviéramos varias copias de nosotros mismos, en diferentes etapas de nuestra vida (bebé, niño, joven, adulto, anciano), viviendo en lugares completamente distintos.

Todos estos aspectos siguen una dinámica de desarrollo determinada por factores evolutivos históricos, que en la actualidad son también ambientales. Por ejemplo, aunque la temperatura puede determinar si se acelera o no la reproducción asexual, produciendo más o menos medusas mediante estrobilación, también influyen las condiciones ambientales óptimas para el reclutamiento de larvas plánulas, que son el producto de la reproducción sexual. En la escifomedusa *Cassiopea* sp. de regiones tropicales, las temperaturas más elevadas del agua de mar disminuyen la tasa de estrobilación, pero al mismo tiempo aumentan el reclutamiento (asentamiento con éxito) de larvas plánulas (productos de su reproducción sexual) (Hofmann *et al.*, 1978). El desarrollo en el ciclo de vida de las medusas también está relacionado con su dinámica poblacional; como es el caso de la escifomedusa *Nemopilema nomurai*, que muestra un crecimiento acelerado, alcanzando dimensiones de un metro de diámetro de umbrela, ante la inminente disminución estacional de la población (Kitajima *et al.*, 2020).

En un contexto de cambio climático, en el que observamos un calentamiento gradual de las aguas oceánicas, si bien puede disminuir la estrobilación y la producción de éfiras en algunas especies, también suele asociarse a explosiones demográficas (*blooms*). La temperatura es solo una de las hipótesis relacionadas con los *blooms*, porque también

han sido asociados con variaciones de factores ambientales, por ejemplo, en la salinidad, cambios en el régimen de lluvias, disponibilidad de alimento y concentración de clorofila.

Los *blooms* de medusas son fenómenos de relevancia en la actualidad, principalmente por el impacto que tienen en la industria pesquera (debido a las variaciones que provocan en las poblaciones de peces al actuar como depredadores de las larvas y como alimento de algunas especies), energética (al obstruir las tuberías de refrigeración o las tomas de agua de las centrales eléctricas), turística (al reducir la demanda de determinadas zonas con altas concentraciones de medusas) y médica (por las picaduras que pueden ocasionar a las poblaciones humanas).

El cambio climático también puede afectar la distribución geográfica de diversas especies. La escifomedusa *Cyanea lamarckii*, especie característica de aguas más frías, muestra su producción de larvas enquistadas de origen asexual (planuloquistes) y la posterior metamorfosis de estos planuloquistes en pólipos (Holst *et al.*, 2024); ambos fenómenos forman parte de una estrategia de resistencia a factores ambientales adversos, altamente dependiente de la temperatura. En una perspectiva temporal más amplia, esto podría significar un aumento en la presencia de esta especie hacia regiones con aguas más cálidas, contribuyendo en última instancia a su expansión geográfica.

Los estudios sobre el efecto de la acidificación en medusas son aún incipientes. Hay indicios de que la acidificación de los océanos, debida también al cambio climático global, perjudica la movilidad y el crecimiento de éfiras de la escifomedusa *Rhizostoma*, lo cual repercute en la dinámica de sus poblaciones (León-Cobo *et al.*, 2024). Esto está asociado a que los estatocistos, estructuras esenciales para la locomoción de muchas especies de medusas, están compuestos por minerales de carbonato de calcio y, por tanto, son vulnerables a la solubilización en entornos más ácidos. Otro impacto a nivel mundial se refiere a la contaminación por microplásticos: hay evidencia de que estos se acumulan en el sistema gastrovascular y en epitelios, especialmente en las células mucosas, de las medusas. La presencia de microplásticos se ha observado en las escifomedusas *Aurelia*, *Cassiopea*, *Cotylorhiza* y *Rhizostoma*, así como en la hidromedusa *Cosmetira pilosella* (Devereux *et al.*, 2021). El contenido de microplásticos en medusas suscita preocupación por sus repercusiones y potenciación a lo largo de la cadena alimentaria.

Las medusas son esencialmente expresiones evolutivas de cuatro clases distintas de cnidarios y tienen hábitos alimentarios variados. La generalización de que sus hábitos alimentarios o su posición trófica son únicos es una simplificación excesiva, porque equivaldría a afirmar que todos los mamíferos (clase Mammalia) son carnívoros. Las medusas pueden ser especies casi autótrofas (como ocurre en algunas escifomedusas *Cassiopea* y *Mastigias*, que utilizan la energía producida por sus simbiontes zooxantelas) (McCloskey *et al.*, 1994; Arai, 1997; Lampert, 2016), pueden capturar partículas orgánicas e incluso ser las principales depredadoras en determinados ecosistemas, regulando las poblaciones de fitoplancton, zooplancton (p. ej. copépodos y larvas de crustáceos) y peces (huevos y larvas) (Alvariño, 1981; Arai, 1997; Raskoff, 2002; Dönmez y Bat, 2019).

La variación en la dieta de las medusas, además de responder a factores filogenéticos, también modula su eficiencia metabólica, por ejemplo, a través de la ingestión de larvas nauplios (mayor eficiencia) y fitoplancton (menor). Del mismo modo, la dieta y las relaciones tróficas también modulan la interacción de las medusas con otras especies, diferenciando la concentración de nematocistos y el tipo y cantidad de veneno producido en cada individuo.

Las interacciones de las medusas con otros organismos no se limitan a las tróficas. Hay evidencia de que las medusas interactúan con diversos organismos y desempeñan distintos papeles ecológicos. En algunas especies se dan relaciones de comensalismo, como en el caso de la escifomedusa *Catostylus* y los crustáceos que utilizan su compleja estructura corporal como refugio (Muffett y Miglietta, 2021). También se han documentado casos de parasitismo, con helmintos que se encuentran en el sistema gastrovascular de las medusas, o medusas (y estadios relacionados con ellas, como en las hidromedusas *Cunina*) que parasitan a otras medusas (Díaz Briz *et al.*, 2012; Puente-Tapia *et al.*, 2020).

Otro tema de interés es el comportamiento de nado en las medusas: nadan por propulsión a chorro, es decir, acumulan en la subumbrela agua que es expulsada con fuerza cuando la umbrela se contrae (Leclère y Röttinger, 2017). Sin embargo, existen excepciones: algunas medusas recurren a la natación a paletas, en la que el desplazamiento es más sutil, o a patrones extraños, como en hidromedusas *Obelia* spp. (Chapman, 1968b), que carecen de velo y, por tanto, tienen una forma de nadar única. Es importante señalar que una misma medusa puede cambiar su forma de nadar en función de su desarrollo y tamaño, como ocurre en la hidromedusa *Liriope tetraphylla* (Blough *et al.*, 2011). La natación de las medusas está relacionada con la depredación (tanto para localizar como para acercarse a sus presas), con la orientación en relación con la luz en ecosistemas de manglares y con evitar ser arrastradas a las playas por las corrientes de marea.

La natación de las medusas tiene funciones ecofisiológicas importantes, como la migración vertical. Durante el día, las medusas permanecen en el fondo oceánico (en una condición conocida como demersal) o en profundidades intermedias (mesopelágicas), pero por la noche migran a aguas más superficiales. Este comportamiento está modulado por variaciones en la dosis de melatonina, la misma hormona que regula la actividad diurna y nocturna en los humanos (Arai, 1997; Nath *et al.*, 2017).

Las interacciones entre el ser humano y las medusas tienen importantes repercusiones económicas y ecológicas. En el sudeste asiático, la pesca comercial de medusas, como *Crambionella annandalei*, y en México, con las medusas *Stomolophus*, ha crecido significativamente, con miras a la exportación (Behera *et al.*, 2020; Brotz *et al.*, 2021). En el mar Adriático, el aumento de la biomasa de medusas ha llevado a estudios sobre su posible uso en biotecnología, en los que se exploran aplicaciones en las industrias alimentaria y farmacéutica. Por otro lado, las medusas representan un desafío para el turismo y la pesca, especialmente en áreas donde las picaduras a bañistas son frecuentes.

Toxicidad

En los medusozoos los nematocistos se localizan principalmente en los tentáculos, aunque también pueden encontrarse en la umbrela u otra estructura de su cuerpo, como el manubrio o la boca. La toxicidad de las medusas depende de la composición del veneno, su volumen basado en la cantidad y la dimensión de los nematocistos que lo contienen, y otros factores como la capacidad de inoculación, que tiene sus propias variables, como la longitud del tubo que inyecta el veneno. Los nematocistos de las medusas, que provocan dolor de intensidad moderada a intensa en los humanos, tienen una longitud mayor a 200 micras, lo que les permite penetrar la epidermis humana, estimular físicamente las terminaciones nerviosas y causar dolor agudo, además de inyectar veneno en el epitelio de la piel, lo que provoca dolor e inflamación persistentes (Kitatani *et al.*, 2015). Algunas investigaciones sugieren que factores ecológicos, como la temperatura ambiental, la salinidad, la localización geográfica y la dieta, pueden influir en la composición del veneno (O'Hara *et al.*, 2021).

Las picaduras de medusas representan una amenaza significativa para los seres humanos, siendo las más peligrosas aquellas ocasionadas por las cubomedusas. Por ejemplo, la avispa de mar (*Chironex fleckeri*) tiene una picadura extremadamente urticante, que causa dolor intenso y puede ser fatal para los humanos, aunque ya existe un antídoto (Santhanam, 2020). En México, se reportan picaduras muy urticantes de cubomedusas como la búho (*Alatina alata*), avispón de mar (*Carybdea xaymacana*), cuatro manos (*Chiropsalmus quadrumanus*), cubomedusas de fuego (*Tamoya* spp.), cubomedusa triangular (mohadilla) (*Tripedalia cystophora*) y la cubomedusa de patas aladas (*Chiropsalmus alipes*).

En cuanto a las escifomedusas, no se han reportado casos de picaduras mortales para el ser humano, aunque existen especies que pueden llegar a ocasionar problemas a los bañistas. En México, se han documentado especies urticantes como la escifomedusa dedal (*Linuche unguiculata*), que causa la “erupción del bañista”, y que puede picar en sus tres fases libres nadadoras (Segura-Puertas *et al.*, 2001). También se encuentran otras especies, como la escifomedusa clavel de mar (*Pelagia noctiluca*), ortiga de mar (*Chrysaora* spp.), escifomedusa dorada (*Mastigias papua*) y las escifomedusas invertidas (*Cassiopea* spp.).

En lo que respecta a las picaduras de hidromedusas en los seres humanos, las de la subclase Trachylina son de especial relevancia. Entre ellas, la tapioca del mar o pica-pica (*Liriope tetraphylla*), cuya picadura es poco urticante, pero que, en abundancia, como se ha reportado en Argentina, puede ocasionar dermatitis (Lecanda *et al.*, 2016). También la hidromedusa olindias (*Olindias* spp.) provoca picaduras de intensidad urticante (Weston *et al.*, 2013; Haddad *et al.*, 2019). Además, especies como el hidroide botón azul (*Porpita porpita*) y la vela de mar (*Velevella velella*) causan picaduras de baja intensidad urticante.

Referencias

- Alvariño, A. (1981). The relation between the distribution of zooplankton predators and anchovy larvae. *CalCOFI Collected Reprints* 21, 150-160.
- Americus, B., Lotan, T., Bartholomew, J. L., y Atkinson, S. D. (2020). A comparison of the structure and function of nematocysts in free-living and parasitic cnidarians (Myxozoa). *International Journal for Parasitology* 50(10-11), 763-769. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2020.04.012>
- Ames, C. L., Klompen, A. M., Badhiwala, K., Muffett, K., Reft, A. J., Kumar, M., Janssen, J. D., Schultzhau, J. N., Field, L. D., Muroski, M. E., Bezio, N., Robinson, J. T., Leary, D. H., Cartwright, P., Collins, A. G., y Vora, G. J. (2020). Cassiosomes are stinging-cell structures in the mucus of the upside-down jellyfish *Cassiopea xamachana*. *Communications Biology* 3(1), 67. <https://doi.org/10.1038/s42003-020-0777-8>
- Arai, M. N. (1997). *A functional biology of Scyphozoa*. Springer Science & Business Media.
- Australian Museum. (2026, 30 de enero). Upside-down Jellyfish. <https://australian.museum/learn/animals/jellyfish/upside-down-jellyfish/>
- Bayha, K. M., Collins, A. G., y Gaffney, P. M. (2017). Multigene phylogeny of the scyphozoan jellyfish family Pelagiidae reveals that the common U.S. Atlantic sea nettle comprises two distinct species (*Chrysaora quinquecirrha* and *C. chesapeakei*). *PeerJ* 5, e3863. <https://doi.org/10.7717/peerj.3863>
- Behera, P. R., Raju, S. S., Jishnudev, M. A., Ghosh, S., y 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>
- Bentlage, B., Cartwright, P., Yanagihara, A. A., Lewis, C., Richards, G. S., y Collins, A. G. (2010). Evolution of box jellyfish (Cnidaria: Cubozoa), a group of highly toxic invertebrates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277(1680), 493-501. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1707>
- Blough, T., Colin, S. P., Costello, J. H., y Marques, A. C. (2011). Ontogenetic changes in the bell morphology and kinematics and swimming behavior of rowing medusae: the special case of the limnomedusa *Liriope tetraphylla*. *The Biological Bulletin* 220(1), 6-14. <https://doi.org/10.1086/BBLv220n1p6>
- Boero, F., Bouillon, J., y Piraino, S. (1992). On the origins and evolution of hydromedusan life cycles (Cnidaria, Hydrozoa). En R. Dallai (Ed.), *Sex origin and evolution. Symposia and Monographs U.Z.I.* 6, 59-68.
- Boero, F., Bouillon, J., Piraino, S., y Schmid, V. (2002). Asexual reproduction in the Hydrozoa (Cnidaria). En R. N. Hughes (Ed.), *Progress in Asexual Reproduction* (Vol. XI, pp. 141-158). En K. G. y R. G. Adiyodi (Eds.), *Reproductive Biology of Invertebrates*. Oxford & IBH Publishing Co.
- 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., Lazz, E., y 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., y 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>
- Brylinski, J.-M., Li, L.-L., Vansteenbrugge, L., Antajan, E., Hoffman, S., Van Ginderdeuren, K., y Vincent, D. (2016). Did the Indo-Pacific leptomedusa *Lovenella assimilis* (Browne, 1905) or *Eucheilota menoni* Kramp, 1959 invade northern European marine waters? Morphological and genetic approaches. *Aquatic Invasions* 11(1), 21-32. <https://doi.org/10.3391/ai.2016.11.1.03>
- Carré, D., y Carré, C. (1990). Complex reproductive cycle in *Eucheilota paradoxica* (Hydrozoa: Leptomedusae): Medusae, polyps and frustules produced from medusa stage. *Marine Biology* 104, 303-310. <https://doi.org/10.1007/BF01313272>
- Cartwright, P., Evans, N. M., Dunn, C. W., Marques, A. C., Miglietta, M. P., Schuchert, P., y Collins, A. G. (2008). Phylogenetics of Hydroidolina (Hydrozoa: Cnidaria). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88(8), 1663-1672. <https://doi.org/10.1017/S0025315408002257>
- Chalfie, M. (1995). Green fluorescent protein. *Photochemistry and Photobiology* 62(4), 651-656. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.1995.tb08712.x>
- Chapman, D. M. (1968a). Structure, histochemistry and formation of the podocyst and cuticle of *Aurelia aurita*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 48(1), 187-208.
- Chapman, D. M. (1968b). A new type of muscle cell from the subumbrella of *Obelia*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 48, 667-688.
- Chiaverano, L., Mianzan, H., y Ramírez, F. (2004). Gonad development and somatic growth patterns of *Olindias sambaquiensis* (Limnomedusae, Olindiidae). *Hydrobiologia* 530, 373-381. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-2666-4>
- Chowdhury, M. S. N., Sharifuzzaman, S. M., Chowdhury, S. R., Rashed-Un-Nabi, M., y Hossain, M. S. (2016). First record of *Porpita porpita* (Cnidaria: Hydrozoa) from the coral reef ecosystem, Bangladesh. *Ocean Science Journal* 51, 293-297. <https://doi.org/10.1007/s12601-016-0025-9>
- Coates, M. M., Garm A, Theobald, J. C., Thompson, S. H., y Nilsson, D. E. (2006). The spectral sensitivity of the lens eyes of a box jellyfish, *Tripedalia cystophora* (Conant). *Journal of Experimental Biology* 209(19), 3758-3765. <https://doi.org/10.1242/jeb.02431>
- Collins, A. G., Schuchert, P., Marques, A. C., Jankowski, T., Medina, M., y Schierwater, B. (2006). Medusozoan Phylogeny and Character Evolution Clarified by New Large and Small Subunit rDNA Data and an Assessment of the Utility of Phylogenetic Mixture Models. *Systematic Biology* 55(1), 97-115. <https://doi.org/10.1080/10635150500433615>
- Collins, A. G., Bentlage, B., Lindner, A., Lindsay, D., Haddock, S. H. D., Jarms, G., Norenburg, J. L., Jankowski, T., y Cartwright, P. (2008). Phylogenetics of Trachylina (Cnidaria: Hydrozoa) with new insights on the evolution of some problematical taxa. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88(8), 1673-1685. <https://doi.org/10.1017/S0025315408001732>
- Cornelius, P. F. S. (1997). Keys to the genera of Cubomedusae and Scyphomedusae (Cnidaria). En J. C. den Hartog (Ed.), *Proceedings of the 6th International Conference on Coelenterate Biology* (pp. 109-122). National Natuurhistorisch Museum.
- Costello, J. H., y Colin, S. P. (2002). Prey resource use by coexistent hydromedusae from Friday

- Harbor, Washington. *Limnology and Oceanography* 47(4), 934-942. <https://doi.org/10.4319/lo.2002.47.4.0934>
- Daly, M., Brugler, M. R., Cartwright, P., Collins, A. G., Dawson, M., Fautin, D. G., France, S. C., McFadden, C. S., Opreško, D. M., Rodríguez, E., Romano, S. L., y Stake, J. L. (2007). The phylum Cnidaria: A review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus. *Zootaxa* 1668(1), 127-182. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1668.1.11>
- Dańko, A., Schaible, R., y Dańko, M. J. (2020). Salinity Effects on Survival and Reproduction of Hydrozoan *Eleutheria dichotoma*. *Estuaries and Coasts* 43, 360-374. <https://doi.org/10.1007/s12237-019-00675-2>
- De la Cruz-Francisco, V., y Mendoza-Becerril, M. A. (2022). Medusas velero y avistamientos en México. *Recursos Naturales y Sociedad* 8(1), 91-98. <https://doi.org/10.18846/re-naysoc.2022.08.08.01.0006>
- Devereux, R., Hartl, M. G. J., Bell, M., y Capper, A. (2021). The abundance of microplastics in cnidaria and ctenophora in the North Sea. *Marine Pollution Bulletin* 173, 112992. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.112992>
- Diaz Briz, L. M., Martorelli, S. R., Genzano, G. N., y Mianzan, H. W. (2012). Parasitism (Trematoda, Digenea) in medusae from the southwestern Atlantic Ocean: medusa hosts, parasite prevalences, and ecological implications. En J. Purcell, H. Mianzan, J. R. Frost (Eds) *Jellyfish Blooms IV. Developments in Hydrobiology*, vol 220. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5316-7_17
- Dönmez, M. A., y Bat, L. (2019). Detection of feeding dietary *Rhizostoma pulmo* (Macrī, 1778) in Samsun coasts of the Black Sea, Turkey. *Ege Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 36(2), 135-144. <https://doi.org/10.12714/egejfas.2019.36.2.05>
- Fautin, D. G. (2009). Structural diversity, systematics, and evolution of cnidae. *Toxicon* 54(8), 1054-1064. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2009.02.024>
- Fransozo, A., y Negreiros-Fransozo, M. L. (2016). *Zoologia dos Invertebrados*. Roca.
- Gershwin, L. (2018). *Medusas. Una historia natural*. Omega.
- Gibbons, M.J., Morandini, A.C., Straehler-Pohl, I., y Bezio, N. (2022). *Identification guide to macro jellyfishes of West Africa*. Food and Agriculture Organization (FAO).
- Gili, J. M., y Pagès, F. (2005). Les proliferacions de meduses. Jellyfish blooms. *Bolletí de la Societat d'Història Natural de les Balears* 48, 9-22.
- Gordon, M., y Seymour, J. (2012). Growth, Development and Temporal Variation in the Onset of Six *Chironex fleckeri* Medusae Seasons: A Contribution to Understanding Jellyfish Ecology. *PLoS One* 7(2), e31277. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031277>
- Haddad Jr. V. Oliveira Costa, M. A. D., y Nagata, R. (2019). Outbreak of jellyfish envenomations caused by the species *Olin dias sambaquiensis* (CNIDARIA: HYDROZOA) in the Rio Grande do Sul state (Brazil). *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical* 52, e20190137. <https://doi.org/10.1590/0037-8682-0137-2019>
- Helm, R. R., Tiozzo, S., Lilley, M. K., Lombard, F., y Dunn, C. W. (2015). Comparative muscle development of scyphozoan jellyfish with simple and complex life cycles. *EvoDevo* 6(1), 11. <https://doi.org/10.1186/s12929-015-0011-1>

org/10.1186/s13227-015-0005-7

- Helm, R. R. (2018). Evolution and development of scyphozoan jellyfish. *Biological Reviews* 93(2), 1228-1250. <https://doi.org/10.1111/brv.12393>
- Hirano, Y. M., Hirano, Y. J., y Yamada, M. (2000). Life in tidepools: distribution and abundance of two crawling hydromedusae, *Staurocladia oahuensis* and *S. bilateralis*, on a rocky intertidal shore in Kominato, central Japan. *Scientia Marina* 64(S1), 179-187. <https://doi.org/10.3989/scimar.2000.64s1179>
- Hofmann, D. K., Neumann, R., y Henne, K. (1978). Strobilation, budding and initiation of scyphistoma morphogenesis in the rhizostome *Cassiopea andromeda* (Cnidaria: Scyphozoa). *Marine Biology* 47, 161-176. <https://doi.org/10.1007/BF00395637>
- Holst, S., Kaiser, L. R., y Sötje, I. (2024). 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(6). <https://doi.org/10.1007/s00227-023-04315-z>
- Houlston, E., Momose, T., y Manuel, M. (2010). *Clytia hemisphaerica*: a jellyfish cousin joins the laboratory. *Trends in Genetics* 26(4), 159-167.
- Jaimés-Becerra, A., Chung, R., Morandini, A. C., Weston, A. J., Padilla, G., Gacesa, R., Ward, M., Long, P. F., y Marques, A. C. (2017). Comparative proteomics reveals recruitment patterns of some protein families in the venoms of Cnidaria. *Toxicon* 137, 19-26. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2017.07.012>
- Jarms, G., Båmstedt, U., Tiemann, H., Martinussen, M. B., Fosså, J. H., y Høisøeter, 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>
- Jarms, G., Morandini, A., y Da Silveira, F. (2002). Cultivation of polyps and medusae of Coronatae (Cnidaria, Scyphozoa) with a brief review of important characters. *Helgoland Marine Research* 56, 203-210. <https://doi.org/10.1007/s10152-002-0113-3>
- Jarms, G. (2003). Klasse Scyphozoa (Schirmquallen). Klasse Cubozoa (Würfelquallen). En R. Hofrichter (Ed.), *Das Mittelmeer Fauna, Flora, Ökologie. Band II/1: Bestimmungsführer - Prokaryota, Protista, Fungi, Algae, Plantae, Animalia (bis Nemertae)* (pp. 514-533). Spektrum Akademischer Verlag.
- Jarms, G., y Morandini, A. C. (2019). *World Atlas of Jellyfish*. Döling und Galitz Verlag.
- Kayal, E., Bentlage, B., Cartwright, P., Yanagihara, A. A., Lindsay, D. J., Hopcroft, R. R., y Collins, A. G. (2015). Phylogenetic analysis of higher-level relationships within Hydroidolina (Cnidaria: Hydrozoa) using mitochondrial genome data and insight into their mitochondrial transcription. *PeerJ* 3, e1403. <https://doi.org/10.7717/peerj.1403>
- Kayal, E., Bastian, B., Pankey, M. S., Ohdera, A., Medina, M., Plachetzki, D. C., Collins, A., y Ryan, J. F. (2017). Comprehensive phylogenomic analyses resolve cnidarian relationships and the origins of key organismal traits. *PeerJ Preprints* 5, e3172v1. <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.3172v1>
- Kayal, E., Bentlage, B., Sabrina Pankey, M., Ohdera, A. H., Medina, M., Plachetzki, D. C., Collins, A. G., y Ryan, J. F. (2018). Phylogenomics provides a robust topology of the major cnidarian

- lineages and insights on the origins of key organismal traits. *BMC Evolutionary Biology* 18(1), 1-18.
- Kienberger, K., Riera-Buch, M., Schönemann, A. M., Bartsch, V., Halbauer, R., y Prieto, L. (2018). First description of the life cycle of the jellyfish *Rhizostoma luteum* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *PLoS One* 13(8), e0202093. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202093>
- Kirkpatrick, P. A., y P. R. Pugh. (1984). Siphonophores and vevellids. *Synopses of the British Fauna (New Series)* 29, 1-154.
- Kitajima, S., Hasegawa, T., Nishiuchi, K., Kiyomoto, Y., Taneda, T., y 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(75). <https://doi.org/10.1007/s00227-020-03682-1>
- Kitatani, R., Yamada, M., Kamio, M., y Nagai, H. (2015). Length is Associated with Pain: Jellyfish with Painful Sting Have Longer Nematocyst Tubules than Harmless Jellyfish. *PLoS One* 10(8), e0135015. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135015>
- Lampert, K. P. (2016). *Cassiopea* and Its Zooxanthellae. En S. Goffredo y Z. Dubinsky (Eds.), *The Cnidaria, Past, Present and Future* (pp. 415-423). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-31305-4_26
- Lasker, R. (1981). *Marine Fish Larvae. Morphology, Ecology, and Relation to Fisheries*. Washington Sea Grant Program.
- Lawley, J. W., Gamero-Mora, E., Maronna, M. M., Chiaverano, L. M., Stampar, S. N., Hopcroft, R. R., Collins, A. G., y 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>
- Lecanda, M. J., Siebenhaar, M. P., y Tanzola, R. D. (2016). Dermatitis de los bañistas asociada al contacto con la medusa *Liriope tetraphylla* en Monte Hermoso, Buenos Aires, Argentina. *Revista Científica de la Asociación Médica de Bahía Blanca* 26(2), 43-49.
- Leclère, L., Schuchert, P., Cruaud, C., Couloux, A., y Manuel, M. (2009). Molecular Phylogenetics of Thecata (Hydrozoa, Cnidaria) Reveals Long-Term Maintenance of Life History Traits despite High Frequency of Recent Character Changes. *Systematic Biology* 58(5), 509-526. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syp044>
- Leclère, L., y Röttinger, E. (2017). Diversity of cnidarian muscles: function, anatomy, development and regeneration. *Frontiers in Cell and Developmental Biology* 4, 157. <https://doi.org/10.3389/fcell.2016.00157>
- León-Cobo, M. J., Enrique-Navarro, A., Bartual, A., y Prieto, L. (2024). Impact of warming and acidification of the Mediterranean Sea on statolith formation of the scyphozoan jellyfish *Rhizostoma pulmo* Macri (1778). *Marine Environmental Research* 202, 106788. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2024.106788>
- Maronna, M. M., Miranda, T. P., Peña Cantero, A. L., Barbeitos, M. S., y Marques, A. C. (2016). Towards a phylogenetic classification of Leptothecata (Cnidaria, Hydrozoa). *Scientific Reports* 6, 18075. <http://dx.doi.org/10.1038/srep18075>

- Marques, A. C., y Collins, A. G. (2004). Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution. *Invertebrate Biology* 123(1), 32-42. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2004.tb00139.x>
- Martell, L., Piraino, S., Gravili, C., y Boero, F. (2016). Life cycle, morphology and medusa ontogenesis of *Turritopsis dohrnii* (Cnidaria: Hydrozoa). *Italian Journal of Zoology* 83(3), 390-399. <https://doi.org/10.1080/11250003.2016.1203034>
- Martin, V. J., y Koos, R. (2025). Phylum Cnidaria. En M. J. Boyle, C. M. Young y M. A. Sewell (Eds.), *Atlas of Marine Invertebrate Larvae* (pp. 149-212). Academic Press.
- Mayer A. G. (1910). *Medusae of the world* (3 vols.). Carnegie Institution Washington.
- McCloskey, L. R., Muscatine, L. y Wilkerson, F. P. (1994). Daily photosynthesis, respiration, and carbon budgets in a tropical marine jellyfish (*Mastigias* sp.). *Marine Biology* 119, 13-22. <https://doi.org/10.1007/BF00350101>
- Mendoza-Becerril, M. D. L. A., Ocaña-Luna, A., Sánchez-Ramírez, M., y Segura-Puertas, L. (2009). Primer registro de *Phialella quadrata* y ampliación del límite de distribución de ocho especies de hidromedusas (Hydrozoa) en el Océano Atlántico Occidental. *Hidrobiológica* 19(3), 257-267.
- Mendoza-Becerril, M. A., Maronna, M. M., Pacheco, M. L., Simoes, M. G., Leme, J. M., Miranda, L. S., Morandini, A. C. y Marques, A. C. (2016). An evolutionary comparative analysis of the medusozoan (Cnidaria) exoskeleton. *Zoological Journal of the Linnean Society* 178(2), 206-225. <https://doi.org/10.1111/zoj.12415>
- Mendoza-Becerril, M. A., Jaimes-Becerra, A. J., Collins, A. G., y Marques, A. C. (2018). Phylogeny and morphological evolution of the so-called bougainvilliids (Hydrozoa, Hydroidolina). *Zoologica Scripta* 47(5), 608-622. <https://doi.org/10.1111/zsc.12291>
- Mianzan, H. W., y Cornelius, P. F. S. (1999). Cubomedusae and Scyphomedusae. En D. Boltovskoy (Ed.), *South Atlantic Zooplankton* (Vol. 1, pp. 513-559). Backhuys Publishers.
- Mianzan, H., Sorarrain, D., Burnett, J. W., y Lutz, L. L. (2000). Mucocutaneous junctional and flexural paresthesias caused by the holoplanktonic trachymedusa *Liriope tetraphylla*. *Dermatology* 201(1), 46-48.
- Millard, N. A. H. (1975). *Monograph on the Hydroida of southern Africa*. (Annals of the South African Museum, Vol. 68). Trustees of the South African Museum.
- Mills, C. E., Marques, A. C., Migotto, A. E., Calder, D. R., y Hand, C. (2007). Hydrozoa: polyps, Hydromedusae, and Siphonophora. En J. T. Carlton (Ed.), *The Light and Smith Manual. Intertidal Invertebrates from Central California to Oregon* (pp. 118-124). University of California Press.
- Miranda, L. S., Mills, C. E., Hirano, Y. M., Collins, A. G., y Marques, A. C. (2018). A review of the global diversity and natural history of stalked jellyfishes (Cnidaria, Staurozoa). *Marine Biodiversity* 48(4), 1695-1714. <https://doi.org/10.1007/s12526-017-0721-4>
- Miranda, L. S. y Collins, A. G. (2019). Eyes in Staurozoa (Cnidaria): a review. *PeerJ* 7, e6693. <https://doi.org/10.7717/peerj.6693>
- Muffett, K., y Miglietta, M. P. (2021). Planktonic associations between medusae (classes Scyphozoa and Hydrozoa) and epifaunal crustaceans. *PeerJ*, 9, e11281. <https://doi.org/10.7717/peerj.11281>
- Nath, R. D., Bedbrook, C. N., Abrams, M. J., Basinger, T., Bois, J. S., Prober, D. A., Sternberg, P. W., Gradinaru, V., y Goentoro, L. (2017). The jellyfish *Cassiopea* exhibits a sleep-like state. *Current*

- Biology* 27(19), 2984-2990. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.08.014>
- O'Hara, E. P., Wilson, D., y Seymour, J. E. (2021). The influence of ecological factors on cnidarian venoms. *Toxicon: X* 9, 100067. <https://doi.org/10.1016/j.toxcx.2021.100067>
- Östman, C. (2000). A guideline to nematocyst nomenclature and classification, and some notes on the systematic value of nematocysts. *Scientia Marina* 64(S1), 31-46.
- Pitt, K. A., Welsh, D. T., y Condon, R. H. (2009). Influence of jellyfish blooms on carbon, nitrogen and phosphorus cycling and plankton production. *Hydrobiologia* 616, 133-149. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9584-9>
- Puente-Tapia, F. A., Castiglioni, F., Siquier, G. F., y Genzano, G. (2020). Spatial distribution of medusa *Cunina octonaria* and frequency of parasitic association with *Liriope tetraphylla* (Cnidaria: Hydrozoa: Trachylina) in temperate Southwestern Atlantic waters. *Zoological Studies* 59, e57. <https://doi.org/10.6620/ZS.2020.59-57>
- Purcell, J. E. (1985). Predation on fish eggs and larvae by pelagic cnidarians and ctenophores. *Bulletin of Marine Science* 37(2), 739-755.
- Purcell, J. E., y Arai, M. N. (2001). Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: a review. *Hydrobiologia* 451, 27-44. <https://doi.org/10.1023/A:1011883905394>
- Purcell, J. E., Breitburg, D. L., Decker, M. B., Graham, W. M., Youngbluth, M. J., y Raskoff, K. A. (2001). Pelagic cnidarians and ctenophores in low dissolved oxygen environments: a review. En N. Rabalais y R. E. Turner (Eds.), *Coastal hypoxia: consequences for living resources and ecosystems* (Vol. 58, pp. 77-100). American Geophysical Union.
- Purcell, J. E. (2018). Successes and challenges in jellyfish ecology: examples from *Aequorea* spp. *Marine Ecology Progress Series* 591, 7-27. <http://dx.doi.org/10.3354/meps12213>
- Ramírez, F. C., y Zamponi, M. O. (1981). Hydromedusae. En D. Boltovskoy (Ed.), *Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino* (pp. 443-469). Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero.
- Raskoff, K. (2002). Foraging, prey capture, and gut contents of the mesopelagic narcomedusa *Solmissus* spp. (Cnidaria: Hydrozoa). *Marine Biology* 141, 1099-1107. <https://doi.org/10.1007/s00227-002-0912-8>
- Roda, A. (2010). Discovery and development of the green fluorescent protein, GFP: the 2008 Nobel Prize. *Analytical and Bioanalytical Chemistry* 396(5), 1619-1622. <https://doi.org/10.1007/s00216-010-3452-y>
- Russell, F. S. (1953). *The Medusae of the British Isles: Anthomedusae Leptomedusae, Limnomedusae, Trachymedusae and Narcomedusae*. Cambridge University Press.
- Santhanam, R. (2020). *Biology and Ecology of Venomous Marine Vnidarians*. Springer.
- Schiariti, A., Morandini, A. C., Jarms, G., Von Glehn Paes, R., Franke, S., y Mianzan, H. (2014). Asexual reproduction strategies and blooming potential in Scyphozoa. *Marine Ecology Progress Series* 510, 241-253. <https://doi.org/10.3354/meps10798>
- Schlaefer, J. A., Wolanski, E., y Kingsford, M. J. (2018). Swimming behaviour can maintain localised jellyfish (*Chironex fleckeri*: Cubozoa) populations. *Marine Ecology Progress Series* 591, 287-302. <https://doi.org/10.3354/meps12305>

- Schuchert, P. (2010). The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Capitata Part 2. *Revue Suisse de Zoologie* 117(3), 337-555.
- Segura-Puertas, L., Ramos, M. E., Aramburo, C., De la Cotera, E. P. H., y Burnett, J. W. (2001). One *Linuche* mystery solved: All 3 stages of the coronate scyphomedusa *Linuche unguiculata* cause seabather's eruption. *Journal of the American Academy of Dermatology* 44(4), 624-628. <https://doi.org/10.1067/mjd.2001.112345>
- Shoji, J., Masuda, R., Yamashita, Y. y Tanaka, M. (2005). Effect of low dissolved oxygen concentrations on behavior and predation rates on red sea bream *Pagrus major* larvae by the jellyfish *Aurelia aurita* and by juvenile Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius*. *Marine Biology* 147, 863-868. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-1579-8>
- Slobodov, S. A., y Marfenin, N. N. (2004). Reproduction of the colonial hydroid *Obelia geniculata* (L., 1758) (Cnidaria, Hydrozoa) in the White Sea. En D. G. Fautin, J. A. Westfall, P. Cartwright, M. Daly, y C. R. Wytenbach (Eds.), *Coelenterate Biology 2003. Trends in Research on Cnidaria and Ctenophora* (Developments in Hydrobiology, Vol. 178, pp. 383-388). Springer.
- Storer T. I., y Usinger, R. L. (1991) *Zoologia geral*. Nacional.
- Straehler-Pohl, I., y Jarms, G. (2005). Life cycle of *Carybdea marsupialis* Linnaeus, 1758 (Cubozoa, Carybdeidae) reveals metamorphosis to be a modified strobilation. *Marine Biology* 147, 1271-1277. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0031-4>
- Straehler-Pohl, I., y Jarms, G. (2011). Morphology and life cycle of *Carybdea morandinii*, sp. nov. (Cnidaria), a cubozoan with zooxanthellae and peculiar polyp anatomy. *Zootaxa* 2755(1), 36-56. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2755.1.2>
- Straehler-Pohl, I., Widmer, C. L., y Morandini, A. C. (2011). Characterizations of juvenile stages of some semaeostome Scyphozoa (Cnidaria), with recognition of a new family (Phacellophoridae). *Zootaxa* 2741(1), 1-37. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2741.1.1>
- Stretch, J. J., y King, J. M. (1980). Direct fission: an undescribed reproductive method in hydromedusae. *Bulletin of Marine Science* 30(2), 522-526.
- Uchida, T., y Sugiura, Y. (1975). On the formation of medusa buds in *Proboscidactyla ornata*. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* 22(5), 347-354.
- Vagelli, A. A. (2007). New observations on the asexual reproduction of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa) with comments on its life cycle and adaptive significance. *Invertebrate Zoology* 4(2), 111-27. <https://doi.org/10.15298/invertzool.04.2.01>
- Van Iten, H., De Moraes Leme, J., Guimarães Simões, M., Marques, A. C., y Collins, A. G. (2006). Reassessment of the phylogenetic position of conulariids (?Ediacaran-Triassic) within the subphylum Medusozoa (phylum Cnidaria). *Journal of Systematic Palaeontology* 4(2), 109-118. <https://doi.org/10.1017/S1477201905001793>
- Van Iten, H., Marques, A. C., De Moraes Leme, J., Forancelli Pacheco, M. L. A., y Guimarães Simões, M. (2014). Origin and early diversification of the phylum Cnidaria Verrill: major developments in the analysis of the taxon's Proterozoic-Cambrian history. *Palaeontology* 57(4), 677-690. <https://doi.org/10.1111/pala.12116>
- Wang, F., Schiariti, A., Xu, S., Ma, Y., Sun, T., Wang, L., Zhao, J., y Dong, Z. (2023). 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>
- Werner, B. (1973). New investigations on systematics and evolution of the Class Scyphozoa and the Phylum Cnidaria. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* 20, 35-61.
- Weston, A. J., Chung, R., Dunlap, W. C., Morandini, A. C., Marques, A. C., Moura-da-Silva, A. M., Ward, M., Padilla, G., Ferreira da Silva, L., Andreakis, N., y Long, P. F. (2013). Proteomic characterisation of toxins isolated from nematocysts of the South Atlantic jellyfish *Olindias sambaquiensis*. *Toxicon* 71, 11-17. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2013.05.002>
- WoRMS (World Register of Marine Species). (s. f.). *Registro taxonómico (AphiaID: 1267)*. Recuperado el 27 de enero de 2026. <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=1267>
- Xiao, B., Guo, Q., Zhai, Y., y Gu, Z. (2022). Transcriptomic Insights into the Diversity and Evolution of Myxozoa (Cnidaria, Endocnidozoa) Toxin-like Proteins. *Marine Drugs* 20(5), 291. <https://doi.org/10.3390/md20050291>
- Yilmaz, I. N. (2015). Collapse of zooplankton stocks during *Liriope tetraphylla* (Hydromedusa) blooms and dense mucilaginous aggregations in a thermohaline stratified basin. *Marine Ecology* 36(3), 595-610. <https://doi.org/10.1111/maec.12166>

Sifonóforos

Luis Martell

Naturhistorisk avdeling, Universitetsmuseet i Bergen, Universitetet i Bergen, Noruega

Gillian Mapstone

The Natural History Museum, Londres, Reino Unido

Lara Maleen Beckmann

Tjärnö Marine Laboratory, Department of Marine Sciences, University of Gothenburg, Strömstad, Suecia. Gothenburg Global Biodiversity Centre, Gotemburgo, Suecia

Elena Guerrero

Col·leccions Biològiques Marines de Referència (CBMR), Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), Barcelona, España

Aspectos generales del grupo

Los sifonóforos son hidrozooos coloniales, principalmente planctónicos, que habitan exclusivamente en ambientes marinos. A lo largo de la historia, y debido a su estructura corporal altamente compleja, estos organismos han sido descritos de maneras evocadoras, ya sea como “criaturas extrañas que vagamente se asemejan a medusas” (Wilson, 1975) o bien como “una masa confusa y enredada de tentáculos y apéndices” (Winsor, 1976). En realidad, cada colonia de sifonóforos está formada por numerosos y diferentes zooides individuales, tanto medusoides (derivados homólogos a las medusas) como polipoides (derivados homólogos a los pólipos), que funcionan en conjunto como una sola unidad fisiológica, mostrando un nivel extraordinario de organización biológica.

El grupo es conocido en español simplemente como sifonóforos, pero su nombre común en otros idiomas refleja su complejo nivel de organización: por ejemplo, en inglés se les llama coloquialmente *string jellyfish* (“medusas de cuerda”) debido a la forma alargada del cuerpo de algunas especies; en alemán se les conoce como *Staatsqualle* (“medusas-estado” o “medusas-nación”), en referencia a que sus colonias están compuestas por múltiples unidades; y en noruego son llamados *kolonimaneter* (“medusas coloniales”), subrayando su naturaleza colectiva. Mientras que existen numerosos ejemplos de colonias polimórficas entre los animales invertebrados, incluidos muchos hidrozooos bentónicos, los sifonóforos son únicos en su alto grado de integración fisiológica y funcional, además de su elevada interdependencia entre zooides (Mackie, 1986).

Las 194 especies válidas de sifonóforos reconocidas hasta 2026 (WoRMS, s. f.) exhiben una amplia gama de tamaños y formas (Figura 1), desde las pequeñas colonias de menos de un centímetro de algunas especies de *Sphaeronectes*, hasta el espécimen más largo registrado, un apolémiiido gigante de aproximadamente 46 metros de longitud que fue filmado y recolectado a una profundidad de 600 metros durante la Expedición Schmidt Ocean Institute – Ningaloo Reef en 2020 (Kirkendale *et al.*, 2023). A pesar de esta asombrosa diversidad, los sifonóforos siguen siendo, en gran medida, desconocidos para el público general. La excepción más notable es la carabela portuguesa (*Physalia physalis*),

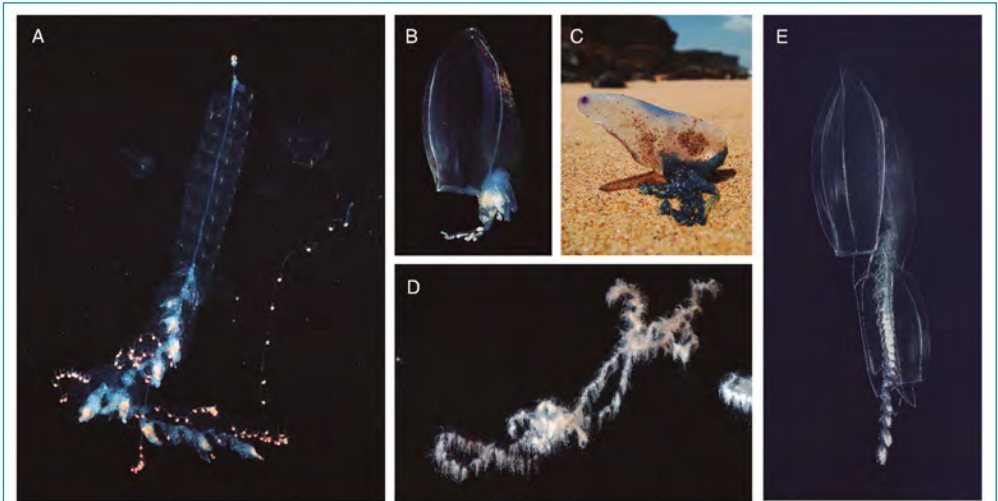


FIGURA 1. Representantes de los principales grupos de sifonóforos, sin correspondencia de escala. **A** *Agalma elegans* (colonia completa), suborden Physonectae; **B** *Dimophyes arctica* (nectóforo anterior y sifosoma retraído, fase poligástrica), suborden Calycophorae; **C** *Physalia physalis* (colonia varada en playa), suborden Cystonectae; **D** *Apolemia* sp. (fragmento de sifosoma), suborden Physonectae; **E** *Chelophyes appendiculata* (colonia completa, fase poligástrica), suborden Calycophorae. Imágenes: **A**, **D** y **E** Alexandre Jan; **B** y **C** Joan Soto-Angel. Edición de imágenes **A**, **D** y **E** Lara Maleen Beckmann.

que a pesar de ser el sifonóforo más conocido también es uno de los miembros más atípicos del grupo en términos de morfología, hábitat e historia de vida.

Los sifonóforos son organismos polimórficos, ya que sus colonias están compuestas por diversos tipos de zooides especializados, cada uno con una función distinta. Los zooides medusoides (por ejemplo, los nectóforos y los gonóforos) se asemejan a medusas y se encargan principalmente de la propulsión y la reproducción sexual de la colonia, respectivamente. En cambio, los zooides polipoides (como los gastrozooides y los palpones) son similares a pólipos y están enfocados en alimentar y defender a la colonia, además

de contribuir a su flotabilidad. Los zooides de una misma colonia están altamente coordinados gracias a grandes fibras nerviosas que recorren el cuerpo del animal, formando una red nerviosa epidérmica que permite a las colonias nadar a diferentes velocidades y en distintas direcciones (Mackie, 1984; Du Clos *et al.*, 2022).

Los sifonóforos se encuentran entre los organismos carnívoros más abundantes en los ecosistemas marinos (Mackie *et al.*, 1987; Silguero y Robison, 2000; Hosiá y Båmstedt, 2008). Como grupo, están presentes en todos los océanos del mundo y a lo largo de toda la columna de agua, con la mayoría de las especies viviendo en aguas oceánicas y solo unas pocas en ambientes neríticos (Mapstone, 2014; Claver *et al.*, 2024). En general, son depredadores pasivos que emplean una estrategia de emboscada, permaneciendo inmóviles mientras despliegan una red de tentáculos casi invisibles para capturar a sus presas, las cuales entran en contacto con sus nematocistos mientras pasan nadando cerca de ellos (Mackie *et al.*, 1987). Se alimentan de una amplia variedad de presas y, dependiendo de la especie, pueden ser generalistas o especialistas (Damian-Serrano *et al.*, 2021). La dieta de los sifonóforos incluye peces adultos, larvas y huevos de peces, crustáceos, quetognatos y otros zoopláncteres gelatinosos (Mapstone, 2009; Damian-Serrano *et al.*, 2022; Hetherington *et al.*, 2024). A su vez, las colonias de sifonóforos sirven como alimento para otros cnidarios, ctenóforos, heterópodos y diversas especies de peces (Mapstone, 2009; Dischereit *et al.*, 2024; Ruiz *et al.*, 2024). Algunas especies de gran tamaño tienden a mantener los tentáculos extendidos durante largos periodos de tiempo, recogiendo uno cada vez que se captura una presa; otras especies más pequeñas, como los calicóforos difiomorfos, frecuentemente recogen toda la colonia y nadan para recolocarse y explotar densidades de presas en nuevos volúmenes de agua (Mackie *et al.*, 1987).

Gracias a su estructura colonial, los sifonóforos pueden convertirse rápidamente en el taxón dominante en ciertos ambientes cuando las condiciones del entorno son favorables. En estos casos, pueden ejercer una presión depredadora considerable sobre otros organismos planctónicos, incluidos peces de pequeño tamaño (Mackie *et al.*, 1987; Purcell, 1997). En algunos casos, ciertas especies han sido responsables de eventos de mortalidad significativos en poblaciones de peces cultivados (Båmstedt *et al.*, 1998).

Capturar sifonóforos intactos representa un desafío significativo, ya que sus frágiles colonias suelen desintegrarse con facilidad al emplear métodos tradicionales como redes de plancton o dragas de fondo. La recolección de especímenes intactos se logra de manera más eficaz utilizando frascos de vidrio o bolsas de plástico manejados por submarinistas, o mediante vehículos operados remotamente (ROVs, por sus siglas en inglés), que pueden capturar al animal completo mediante bombas de succión o contenedores especiales (Haddock, 2004).

La taxonomía de los sifonóforos ha experimentado revisiones significativas en los últimos años, impulsadas por avances en la filogenética molecular y observaciones detalladas de ejemplares vivos. Aunque la monofilia del orden Siphonophorae está bien establecida (Bentlage y Collins, 2021), estudios recientes han puesto en duda la clasificación

tradicional de los sifonóforos, que durante mucho tiempo se ha basado en la morfología de un número limitado de zooides. Históricamente, Siphonophorae se ha dividido en tres subórdenes: Cystonectae, Physonectae y Calycophorae. Las evidencias moleculares y morfológicas sugieren que Cystonectae es el grupo hermano de todos los demás sifonóforos, que en conjunto se denominan Codonophora (Dunn *et al.*, 2005; Munro *et al.*, 2018). Dentro de Codonophora, los datos moleculares revelan que el suborden Physonectae no es un grupo monofilético, ya que Calycophorae está incluido dentro de él, lo que sugiere que las relaciones evolutivas entre estos grupos son más complejas de lo que se pensaba y que el concepto de Physonectae podría necesitar una revisión o incluso ser abandonado (Dunn *et al.*, 2005; Munro *et al.*, 2018). La sistemática de los sifonóforos sigue siendo un campo en rápida evolución, ya que la integración de datos moleculares con estudios morfológicos profundos de ejemplares vivos continúa remodelando nuestra comprensión de la historia evolutiva de estos notables animales. En este capítulo, mantenemos el uso de Cystonectae, Physonectae y Calycophorae como unidades analíticas, ya que este enfoque facilita la explicación y el entendimiento de las características morfológicas y de las historias de vida; sin embargo, advertimos al lector que es probable que las definiciones de algunos de los taxones de sifonóforos utilizados aquí (en particular Physonectae) cambien en un futuro cercano.

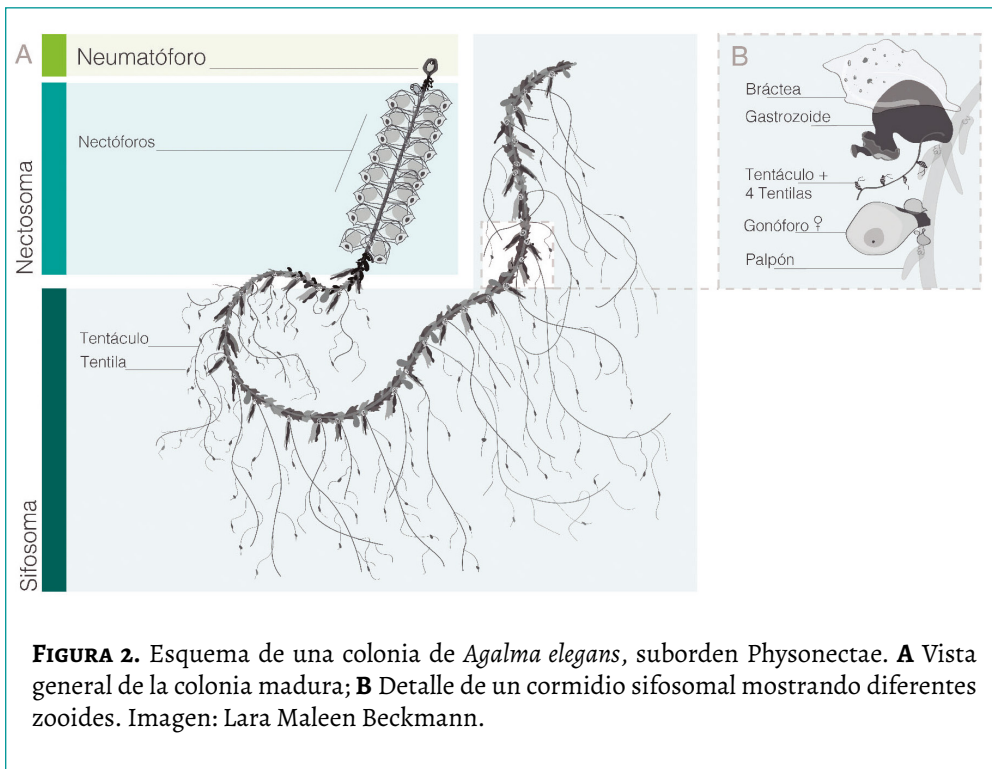
Morfología

La especie *Agalma elegans* es un buen ejemplo que sirve para ilustrar uno de los planes corporales más comunes en los sifonóforos (Figura 2). Cada colonia adulta de *A. elegans* posee un flotador apical lleno de gas (neumatóforo), así como dos regiones corporales adicionales: el nectosoma y el sifosoma. El neumatóforo no es un zooides, sino una región subespecializada del tallo colonial que lleva dentro monóxido de carbono producido por unas glándulas especializadas. Está equipado con numerosas neuronas sensoriales y tiene generalmente una función geotáctica que informa a la colonia de la dirección gravitatoria y la presión ambiental (Church *et al.*, 2015), aunque también contribuye a la postura y flotabilidad de la colonia.

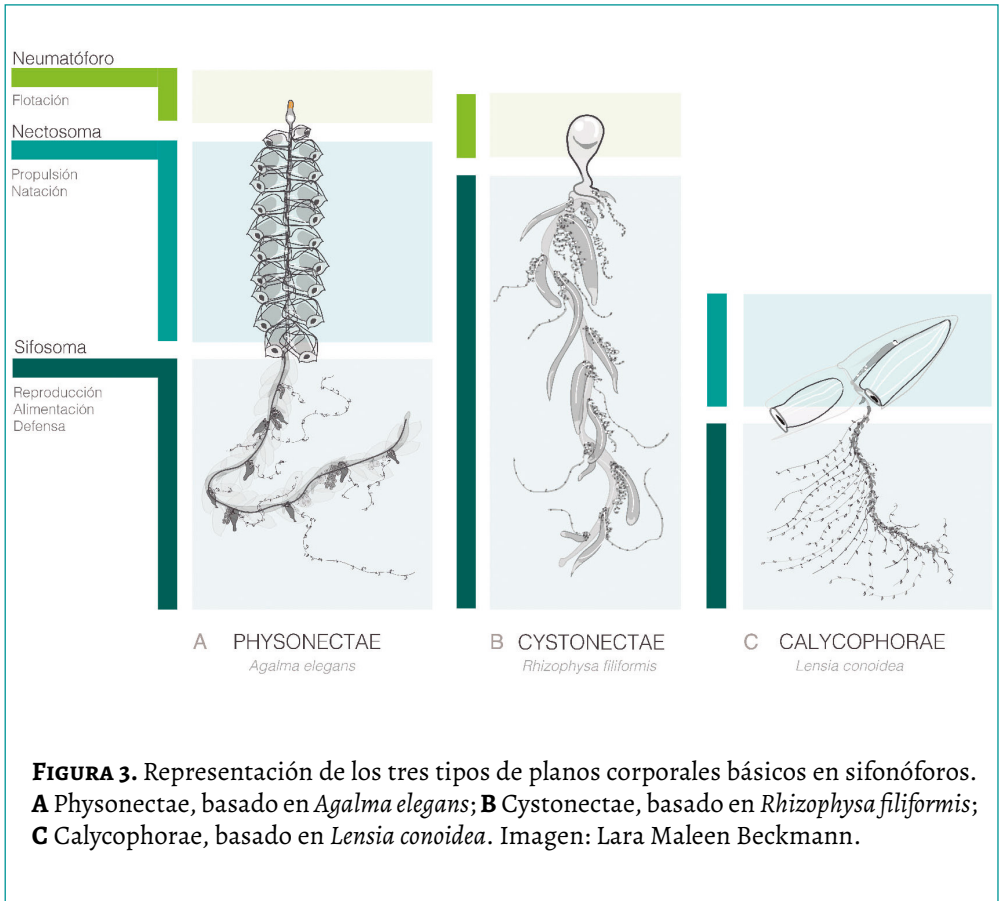
El nectosoma, situado a continuación del neumatóforo, contiene un conjunto de campanas natatorias o nectóforos para la propulsión, dispuestas en pares y cada una con un nectosaco muscular que realiza la contracción. Los nectóforos se contraen en un movimiento sincronizado (o a veces desincronizado) y mueven la colonia en una dirección determinada mediante la propulsión a chorro (Du Clos *et al.*, 2022).

El sifosoma es una estructura lineal que alberga los zooides encargados de la alimentación, la reproducción y la defensa. Ubicado después del nectosoma, está compuesto por paquetes de zooides llamados cormidios, que son unidades repetidas en serie que contienen cada una un gastrozooides, una bráctea y uno o dos gonóforos (zooides especializados en la alimentación, flotabilidad y reproducción, respectivamente). Los zooides de

alimentación, o gastrozoides, capturan y digieren presas con la ayuda de un tentáculo basal armado con tentilas (ramificaciones). Es en las tentilas en donde se concentran las baterías de nematocistos. A menudo, los gastrozoides están asociados a uno o más palpones (“estómagos” adicionales, que ayudan en la digestión y a bombear el fluido gastrovascular a lo largo de la colonia). Completan el cormidio las brácteas, que son estructuras gelatinosas que proporcionan flotabilidad y defensa al sifosoma. Finalmente, los zooides reproductores, conocidos como gonóforos, son los responsables de la producción de los gametos. Estos pueden ser masculinos o femeninos, presentes en colonias distintas (en especies dioicas) o en la misma colonia (en especies monoicas).



Existen tres tipos de planes corporales básicos en los sifonóforos, cada uno correspondiente a los tres subórdenes tradicionales dentro del orden Siphonophorae. Las colonias de Physonectae poseen las tres regiones corporales descritas anteriormente para *A. elegans*: neumatóforo, nectosoma con numerosos nectóforos y sifosoma con muchos cormidios. Las colonias de Cystonectae tienen neumatóforo y sifosoma, pero carecen de nectosoma. En contraste, las colonias de Calycophorae no tienen neumatóforo y presentan un nectosoma corto que normalmente incluye solo uno o dos nectóforos (Figura 3).



Physonectae

Con más de setenta especies válidas, Physonectae es el segundo suborden más diverso dentro de Siphonophorae (WoRMS, s. f.). A menudo considerados los sifonóforos arquetípicos, las colonias de Physonectae poseen las tres regiones corporales descritas anteriormente: neumatóforo, nectosoma y sifosoma. El grupo se divide en diez familias, incluyendo, entre otros, los ampliamente distribuidos y diversos Agalmatidae (Mapstone, 2014; Hosia *et al.*, 2024), los económicamente relevantes Apolemiidae (Båmstedt *et al.*, 1998) y los bentopelágicos Rhodaliidae (Mapstone *et al.*, 2017), cada uno con adaptaciones morfológicas únicas (Figura 4).

Aunque la organización básica de las colonias de Physonectae sigue la estructura descrita anteriormente para *A. elegans*, la disposición exacta de los distintos componentes de la colonia es distinta entre las diferentes familias del suborden. Por ejemplo, el sifosoma

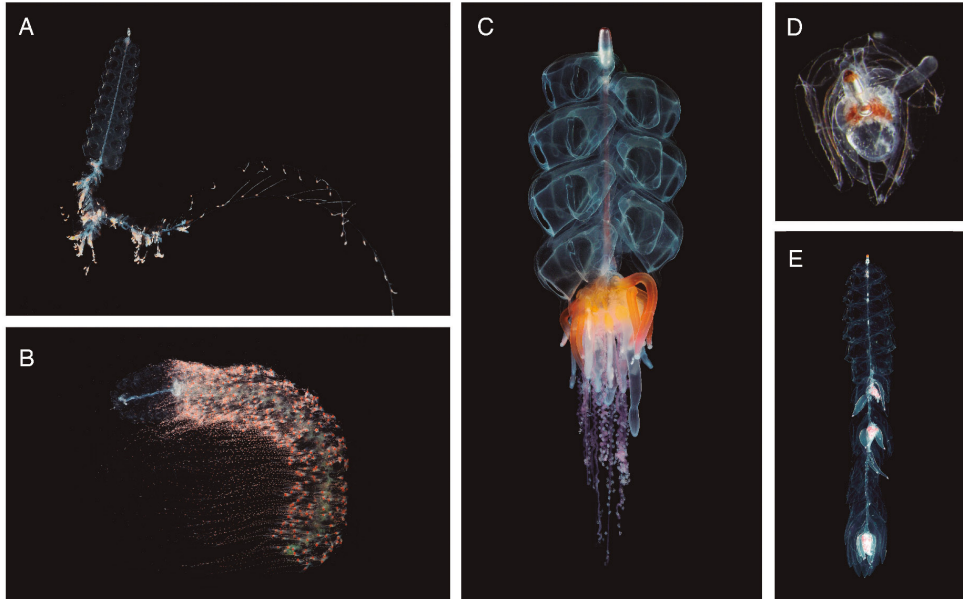


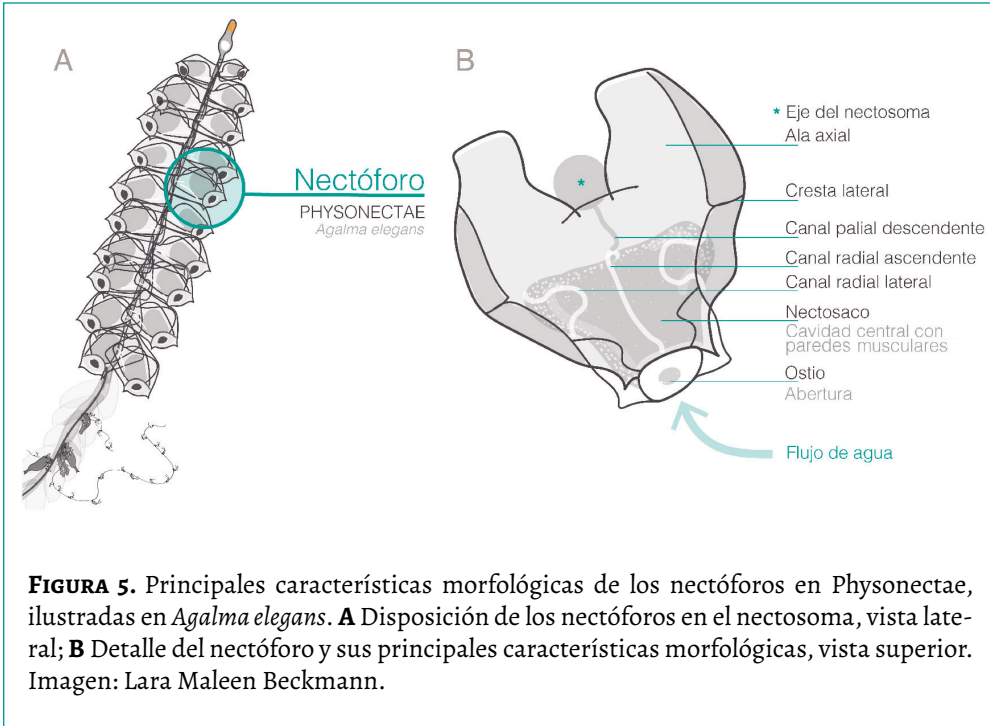
FIGURA 4. Representantes del suborden Physonectae, sin correspondencia de escala. **A** *Nanomia cara* (colonia completa); **B** *Forskalia edwardsii* (colonia completa); **C** *Physophora hydrostatica* (colonia completa); **D** Larva tipo “athorybia” de *Agalma elegans*; **E** *Agalma elegans* (colonia completa). Imágenes: **A**, **C** y **E** Joan Soto-Angel; **B** Alexandre Jan; **D** Luis Martell. Edición de imágenes: Lara Maleen Beckmann.

no es lineal en los miembros de Physophoridae (los sifonóforos de “falda hawaiana” o de “faldón de hula”), y tanto el nectosoma como el sifosoma están altamente modificados en ciertos géneros de Agalmatidae (*Athorybia*, *Melophysa*) y en los miembros de Rhodaliidae (Totton, 1965). En esta última familia, dichas modificaciones están relacionadas con el hábitat epibentónico de todas sus especies (Mapstone *et al.*, 2017).

Las colonias de Physonectae suelen ser muy frágiles y se desintegran fácilmente al ser recolectadas con redes de plancton. Los zooides que se observan con mayor frecuencia en las muestras de plancton son los nectóforos, por lo que la taxonomía del grupo se ha desarrollado tradicionalmente en torno a la morfología y disposición de estas estructuras. En particular, la forma general de los nectóforos, la presencia y disposición de crestas, la distribución y forma de los canales radiales y las características del nectosaco (la cavidad central del nectóforo, abierta al exterior a través del ostio) se utilizan comúnmente para diferenciar las especies de Physonectae (Figura 5). Otros caracteres relevantes para la identificación de las especies en este suborden incluyen la presencia en el nectosoma de otros zooides además de los nectóforos, los tipos y disposición de los zooides en el sifosoma, y la morfología de las tentílas (Pugh, 1999; Mapstone, 2014; Tabla 1).

TABLA 1. Resumen de las características morfológicas clave de las familias del suborden Physonectae, basado en Mapstone (2014), Pugh y Baxter (2014), Pugh (2016), y Pugh y Haddock (2016).

Apolemiidae	5 especies. Colonias con sifosoma largo y con zooides nectosomales (únicos entre todos los sifonóforos); dioicas; nectóforos sin canal palial descendiente y sin zona libre de músculos.
Pyrostephidae	7 especies. Colonias con sifosoma largo; dioicas; nectosoma dorsal (característica única entre los Physonectae dioicos); nectóforos sin canal palial descendiente y con zona libre de músculos.
Erennidae	6 especies. Colonias con sifosoma largo caracterizadas por sus tentílas únicas, desenrolladas y con una banda hipertrofiada de nematocistos; dioicas; nectóforos sin canal palial descendiente y con zona libre de músculos.
Rhodaliidae	15 especies. Colonias con sifosoma corto, asociadas al fondo marino (hábitat único entre los sifonóforos); dioicas; nectóforos sin canal palial descendiente y sin zona libre de músculos.
Agalmatidae	22 especies. Predominantemente colonias con sifosoma largo, aunque este es corto en las especies de Athorybia y Melophysa; monoicas; nectosoma dorsal; nectóforos con canal palial descendiente y sin zona libre de músculos.
Cordagalmatidae	7 especies. Colonias con sifosoma largo; monoicas; nectosoma ventral; nectóforos con característica forma de corazón, distinta a la de cualquier otro sifonóforo, con canal palial descendiente y sin zona libre de músculos.
Forskaliidae	6 especies. Colonias con sifosoma enrollado en espiral y con nectóforos aplanados dispuestos en múltiples series; monoicas; con gastrozooides pedunculados; nectosoma ventral; nectóforos con canal palial descendiente y sin zona libre de músculos.
Physophoridae	2 especies. Colonias con nectosoma largo y sifosoma corto; monoicas; nectosoma ventral; nectóforos con canal palial descendiente y sin zona libre de músculos.
Resomiidae	5 especies. Colonias con sifosoma largo, con tentáculos de morfología única, con dos tipos de tentíla; monoicas; nectosoma ventral; nectóforos con canal palial descendiente y sin zona libre de músculos.
Stephanomiidae	1 especie. Colonias con sifosoma largo; dioicas; nectosoma ventral; nectóforos sin canal palial descendiente y con zona libre de músculos.



Cystonectae

Con solo ocho especies válidas, el suborden Cystonectae es el grupo más pequeño dentro de Siphonophorae (WoRMS, s. f.). Sus miembros se distinguen por un plan corporal relativamente simple, compuesto únicamente por el neumatóforo y el sifosoma (Mapstone, 2014; Pugh, 2019). Este suborden incluye solo dos familias: Rhizophysidae y Physaliidae (WoRMS, s. f.) (Figura 6).

En las colonias de cistonectos, los zooides no alimenticios del sifosoma están organizados en gonodendros, que son estructuras compuestas por gonóforos, palpones sin tentáculos y nectóforos no nadadores (Pugh, 2019). En los miembros de la familia Physaliidae, los gonodendros incluyen además un tipo único de zooides conocido como “pólipo gelatinoso”, que es un nectóforo reducido con una función desconocida (Munro *et al.*, 2019). Los cistonectos son dioicos, lo que significa que todos los gonóforos en una misma colonia son del mismo sexo (Pugh, 2019).

Los miembros de la familia Rhizophysidae suelen considerarse los cistonectos menos modificados, ya que presentan un neumatóforo anterior relativamente pequeño y un sifosoma largo que alberga todos los zooides de la colonia dispuestos en una secuencia lineal. Las diferencias entre los géneros y especies de esta familia se basan en características como la presencia de alas laterales en los gastrozooides juveniles y la presencia de tentáculos tricorneros en los tentáculos (Pugh, 2019).

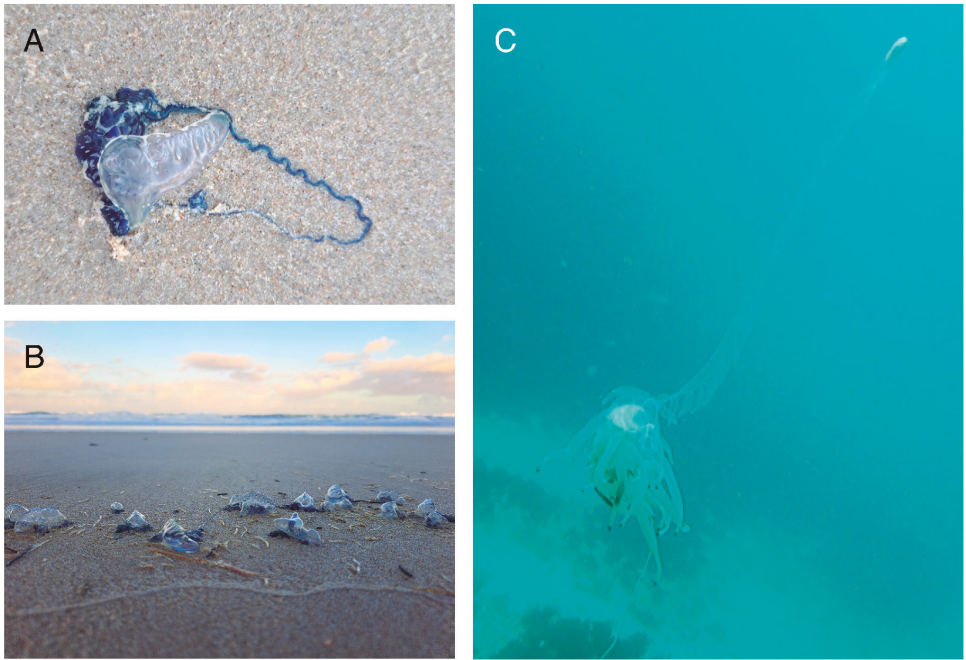


FIGURA 6. Representantes del suborden Cystonectae, sin correspondencia de escala. **A-B** *Physalia* sp.; **C** *Bathypphysa conifera*. Imágenes: **A-B** Luis Martell; **C** Gilberto Diosdado.

Por el contrario, la carabela portuguesa (*Physalia physalis*) presenta una morfología única en comparación con otros cistonectos y con el resto de sifonóforos, ya que es el único sifonóforo pleustónico, con colonias que viven en la interfaz entre el mar y el aire (Totton, 1960; Munro *et al.*, 2019). Las carabelas portuguesas poseen un neumatóforo expandido y lleno de gas que permite a la colonia flotar en la superficie del océano, con el neumatóforo por encima del agua y el resto de la colonia sumergido. Este neumatóforo lleva una cresta que actúa además como una vela, desplazando a la colonia mediante la acción de los vientos. A diferencia de otros cistonectos, en *Physalia* los zooides del sifosoma están fijados al lado ventral del neumatóforo de una manera distintiva y no lineal (Totton, 1960) y este género es el único taxón de sifonóforos en el que los gastrozooides carecen de tentáculos para capturar presas (Munro *et al.*, 2019), ya que sus tentáculos surgen de otro tipo de zooides llamados ámpulas o dactilozooides. Finalmente, es importante notar que, si bien tradicionalmente se ha reconocido a *Physalia physalis* como la única especie válida dentro del género *Physalia*, recientes estudios taxonómicos sugieren que la diversidad en este grupo es mayor de lo que se creía y que el concepto actual de *P. physalis* podría englobar múltiples especies (Church *et al.*, 2025).

TABLA 2. Resumen de las características morfológicas clave de las familias del suborden *Cystonectae*, basado en Mapstone (2014) y Pugh (2019).

Rhizophysidae	4 especies. Colonias planctónicas con sifosoma largo; neumatóforo sumergido; zooides sifosomales dispuestos linealmente; gastrozooides con tentáculos; sin pólipos gelatinosos en los gonodendros.
Physaliidae	1 especie (probablemente más en espera de ser reconocidas). Colonias pleustónicas; neumatóforo expandido, flotante por encima de la superficie del agua; zooides sifosomales dispuestos en el lado ventral del neumatóforo; gastrozooides sin tentáculos; con pólipos gelatinosos en los gonodendros.

Calycophorae

El suborden *Calycophorae* es el grupo más diverso dentro de los sifonóforos, comprendiendo 110 especies válidas (WoRMS, s. f.) (Figura 7). Los calicóforos son a menudo los sifonóforos más abundantes en aguas costeras (Guerrero *et al.*, 2018; Martell *et al.*, 2022), y el suborden incluye todas las especies verdaderamente neríticas de sifonóforos, por ejemplo, las de los géneros *Muggiaea* y *Sphaeronectes* (Mapstone, 2014). Las colonias de calicóforos carecen de neumatóforo y poseen un nectosoma reducido generalmente formado solo por uno o dos nectóforos, excepto en la familia *Hippopodiidae*, donde puede haber hasta 16 (Bouillon *et al.*, 2004).

Actualmente, existen siete familias de calicóforos que difieren ampliamente en riqueza de especies, hábitat y estrategias de historia de vida. Las especies de las familias *Diphyidae* y *Abylidae*, por ejemplo, son generalmente pequeñas, en su mayoría epipelágicas y a menudo constituyen los taxones dominantes de sifonóforos en el plancton costero; mientras que los miembros de *Prayidae* y *Clausophyidae* tienden a ser oceánicos y por lo general habitan a mayores profundidades (Mapstone, 2014). Tradicionalmente, las familias de calicóforos se dividen en dos grupos, prayomorfos y difiomorfos, con base en la forma y disposición de sus nectóforos (Mackie *et al.*, 1987) (Figura 8); sin embargo, la evidencia molecular sugiere que esta división probablemente es artificial (Dunn *et al.*, 2005; Munro *et al.*, 2018). Los prayomorfos suelen tener un par (o varios pares) de nectóforos similares, opuestos y redondeados, a menudo equipados con un pequeño nectosaco muscular y una abundante mesoglea. En contraste, los difiomorfos generalmente tienen dos nectóforos aerodinámicos y desiguales, dispuestos de manera secuencial y denominados nectóforo anterior y nectóforo posterior según el eje principal de la colonia. Los nectóforos de los difiomorfos a menudo tienen nectosacos grandes y poca mesoglea.

Al igual que sucede en *Physonectae*, las colonias de *Calycophorae* también tienden a disgregarse fácilmente en sus diferentes zooides al ser colectadas con redes de plancton.

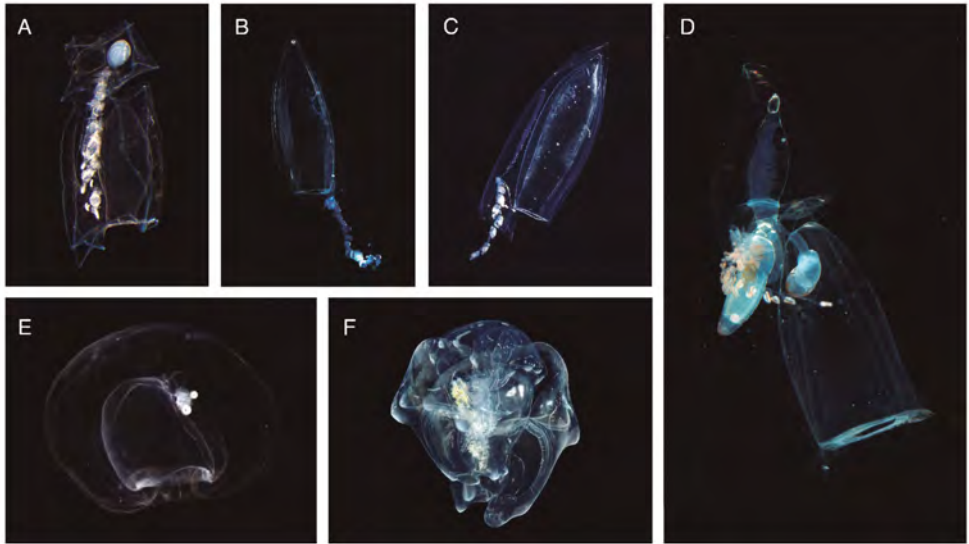


FIGURA 7. Representantes del suborden Calycophorae, sin correspondencia de escala. **A** *Bassia bassensis* (colonia completa, fase poligástrica); **B** *Lensia conoidea* (nectóforo anterior, fase poligástrica); **C** *Chelophyes contorta* (nectóforo anterior, fase poligástrica); **D** *Lensia conoidea* (fase eudoxia); **E** *Sphaeronectes* sp. (nectóforo, fase poligástrica); **F** *Hippopodius hippopus* (colonia completa). Imágenes: **A** Luis Martell; **B**, **D** y **E** Joan Soto-Angel; **C** y **F** Alexandre Jan. Edición de imágenes: Lara Maleen Beckmann.

En dichas muestras, los zooides que se observan con más frecuencia suelen ser los nectóforos y, en ocasiones, las brácteas y los gonóforos de la fase eudoxia, por lo que la taxonomía del grupo se ha desarrollado históricamente en torno a la morfología y características de estas estructuras. A diferencia de los nectóforos de las colonias de Physonectae, los de los calicóforos incluyen una cavidad ventral llamada hidroecio, en la que el sifosoma puede retraerse parcial o completamente. Además, los nectóforos de los calicóforos normalmente poseen una prominente rama ciega del sistema gastrovascular llamada somatocisto, la cual en algunas especies puede llevar gotas de lípidos que contribuyen a la flotación. De la misma manera, las brácteas de algunos calicóforos pueden llevar una rama ciega llamada filocisto. La morfología de los nectóforos, incluyendo su forma y características específicas como crestas, dientes y espinas, así como el tamaño y la estructura detallada tanto del nectosaco (incluidos los canales radiales) como del somatocisto, son características cruciales para identificar las especies de calicóforos.

En la mayoría de las colonias de calicóforos, los cormidios son producidos secuencialmente a lo largo del sifosoma hasta que alcanzan la madurez. Una vez que esto sucede,

se desprenden de la colonia para nadar libremente en la columna de agua, momento en el cual se les conoce como eudoxias. Una eudoxia típica consta de una bráctea, un gastrozoide con un solo tentáculo que lleva tentilas, y una serie de gonóforos (Figura 8). Las eudoxias de calicóforos generalmente carecen de palpones (con la posible excepción

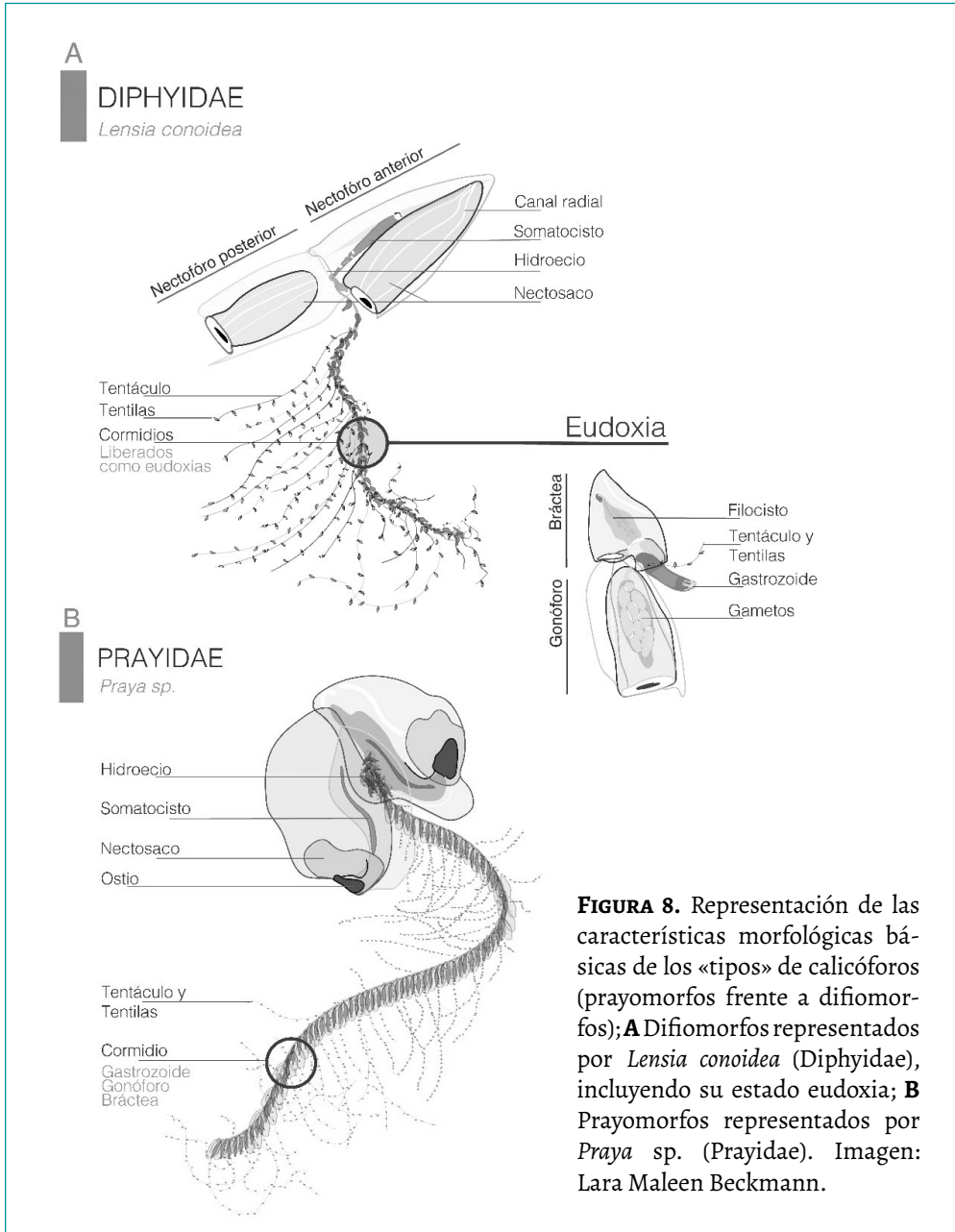


FIGURA 8. Representación de las características morfológicas básicas de los «tipos» de calicóforos (prayomorfos frente a difiomorfos); **A** Difiomorfos representados por *Lensia conoidea* (Diphyidae), incluyendo su estado eudoxia; **B** Prayomorfos representados por *Praya sp.* (Prayidae). Imagen: Lara Maleen Beckmann.

TABLA 3. Resumen de las características morfológicas clave de las familias del suborden Calycophorae, basado en Mapstone (2014).

Prayidae	27 especies. Colonias típicamente con 2 nectóforos similares, opuestos, lisos y redondeados (excepto en la subfamilia Nectopyramidinae, en la que solo existe un nectóforo definitivo); los nectóforos no tienen placa oral; todos los nectóforos tienen un somatocisto; los cormidios sifosomales tienen brácteas (excepto en <i>Gymnopraila</i>); las brácteas típicamente tienen 6 canales bracteales pero carecen de un filocisto bien definido.
Hippopodiidae	5 especies. Colonias con 6 o más nectóforos similares, dispuestos de forma intercalada de lado a lado, pero no en un nectosoma alargado; nectóforos lisos o angulares y con crestas, sin placa oral; todos los nectóforos con somatocisto delgado y simple; cormidios sifosomales sin brácteas.
Tottonophyidae	1 especie. Colonias con 2 nectóforos desiguales, redondeados, casi esféricos, uno ligeramente más grande y en posición un poco más anterior que el otro, con nectosaco amplio e hidroecio ocupando la mayor parte de cada nectóforo; sin aletas en las paredes laterales del hidroecio; cormidios con brácteas; brácteas con un par de canales bracteales y un nectóforo especial.
Sphaeronectidae	11 especies. Colonias con un nectóforo pequeño y redondeado, el cual representa el nectóforo larvario que se conserva en las colonias maduras; nectóforos sin placa oral; somatocisto simple; cormidios con brácteas; brácteas con un filocisto sencillo y sin canales bracteales.
Diphyidae	45 especies. Colonias típicamente con 2 nectóforos desiguales y angulares (algunas especies solo tienen un nectóforo); nectóforo anterior cónico, unido al nectóforo posterior que generalmente es más alargado; nectóforos con placa oral y típicamente con crestas longitudinales; somatocisto solamente en el nectóforo anterior, típicamente sencillo; cormidios con brácteas; brácteas con un filocisto pero sin canales bracteales (con excepción de la subfamilia Giliinae).
Clausophyidae	11 especies. Colonias con 1 o 2 nectóforos angulares desiguales, cuando dos nectóforos están presentes entonces el nectóforo anterior está parcialmente superpuesto sobre el nectóforo posterior; somatocisto presente en ambos nectóforos.
Abylidae	10 especies. Colonias típicamente con 2 nectóforos desiguales, rígidos y angulares; nectóforo anterior más pequeño y unido al nectóforo posterior, que tiende a ser más grande; somatocisto solamente en el nectóforo anterior; cormidios con brácteas; brácteas con filocistos de distintas formas, incluyendo algunas especies en las que el filocisto tiene dos cuernos laterales.

de las del género *Stephanophyes*) y típicamente no tienen nectóforos especializados, aunque algunos miembros de la subfamilia Nectopyramidinae (Prayidae) pueden poseerlos. Aunque los nectóforos son los zooides principalmente utilizados para la identificación de especies en Calycophorae, las brácteas y las eudoxias también pueden ser identificadas a nivel de género o incluso de especie, particularmente en ciertas especies de las familias Abylidae, Prayidae y Diphyidae. Tales identificaciones son extremadamente relevantes, ya que confirman la ocurrencia de la reproducción sexual y, por lo tanto, la continuidad de las especies en un área determinada (Grossmann *et al.*, 2014; Guerrero *et al.*, 2018).

Reproducción

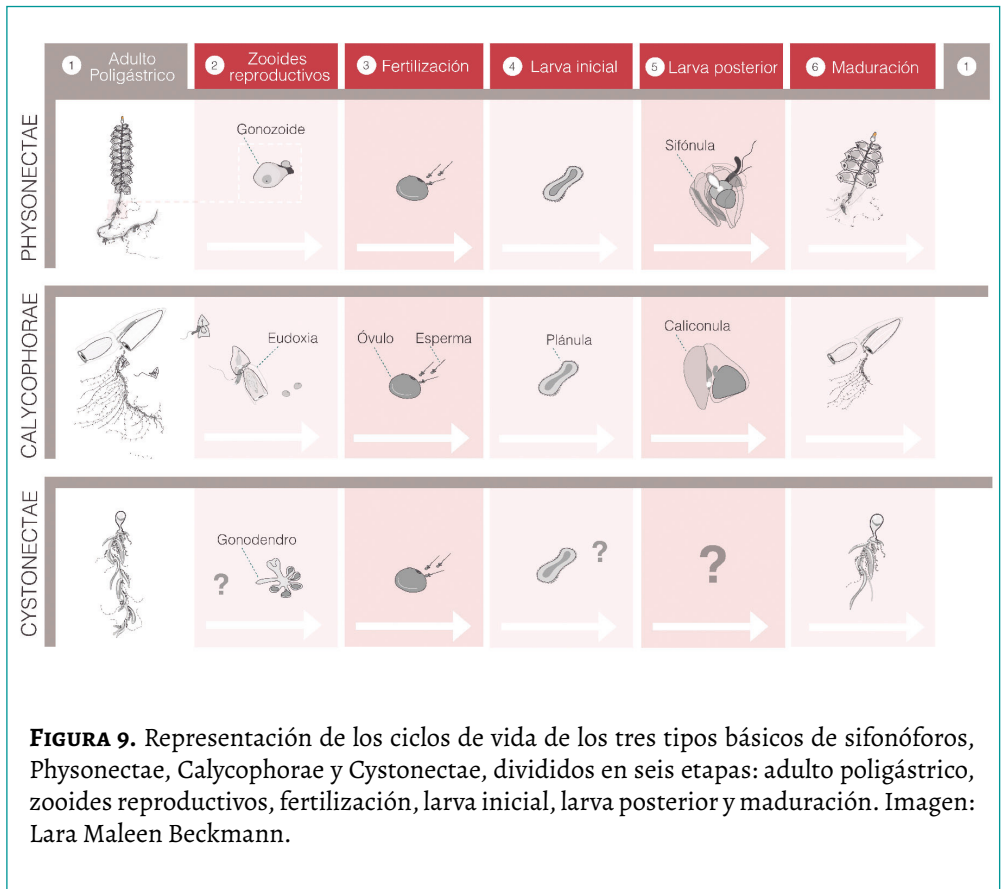
Los sifonóforos muestran una notable variabilidad en sus estrategias reproductivas entre especies, lo que dificulta generalizar sobre sus ciclos de vida. En general, la fase en la que las colonias albergan múltiples zooides funcionales especializados en diferentes tareas se denomina fase poligástrica (el término “poligástrico” hace referencia a la presencia de múltiples estructuras similares a estómagos, los gastrozooides, dentro de la colonia). Dicha fase crece mediante la gemación (reproducción asexual) de nuevos zooides, produciendo en última instancia los gonóforos para la reproducción sexual. Dependiendo del grupo, los gonóforos que liberan los gametos pueden desarrollarse directamente en la colonia poligástrica, o pueden producirse en eudoxias (Figura 9).

La mayoría de las especies de sifonóforos son monoicas, lo que significa que una sola colonia produce tanto gonóforos masculinos como femeninos, aunque típicamente no al mismo tiempo. En contraste, algunas especies, como las pertenecientes al suborden Cystonectae y los miembros de ciertas familias de Physonectae, son dioicas o con sexos separados y tienen colonias que producen solo gonóforos masculinos o femeninos (Siebert *et al.*, 2013; Pugh, 2019). En todos los casos en los que se ha estudiado la reproducción, los óvulos y el esperma se liberan en la columna de agua, y la fertilización ocurre externamente (Carré y Carré, 1991; Sherlock y Robison, 2000). A partir de aquí, los óvulos fecundados experimentan una rápida diferenciación embrionaria, transformándose en una larva plánula en unas pocas horas (Russell, 1938). Mientras que esta etapa del desarrollo embrionario es bastante consistente entre los distintos grupos de sifonóforos, el desarrollo posterior a la larva varía significativamente entre especies (Mańko *et al.*, 2023).

En los miembros del suborden Physonectae, el desarrollo larval comienza con la gastrulación, seguida de la formación de una invaginación apical que representa el primordio del neumatóforo. Debajo del neumatóforo en desarrollo, se forma un anillo de brácteas larvales, y aparecen el gastrozooide primario y su tentáculo asociado (Carré, 1969a; 1971; Mańko *et al.*, 2023). Esta etapa de postlarva (en general llamada sifónula) puede adquirir una configuración característica que varía dependiendo del grupo, por

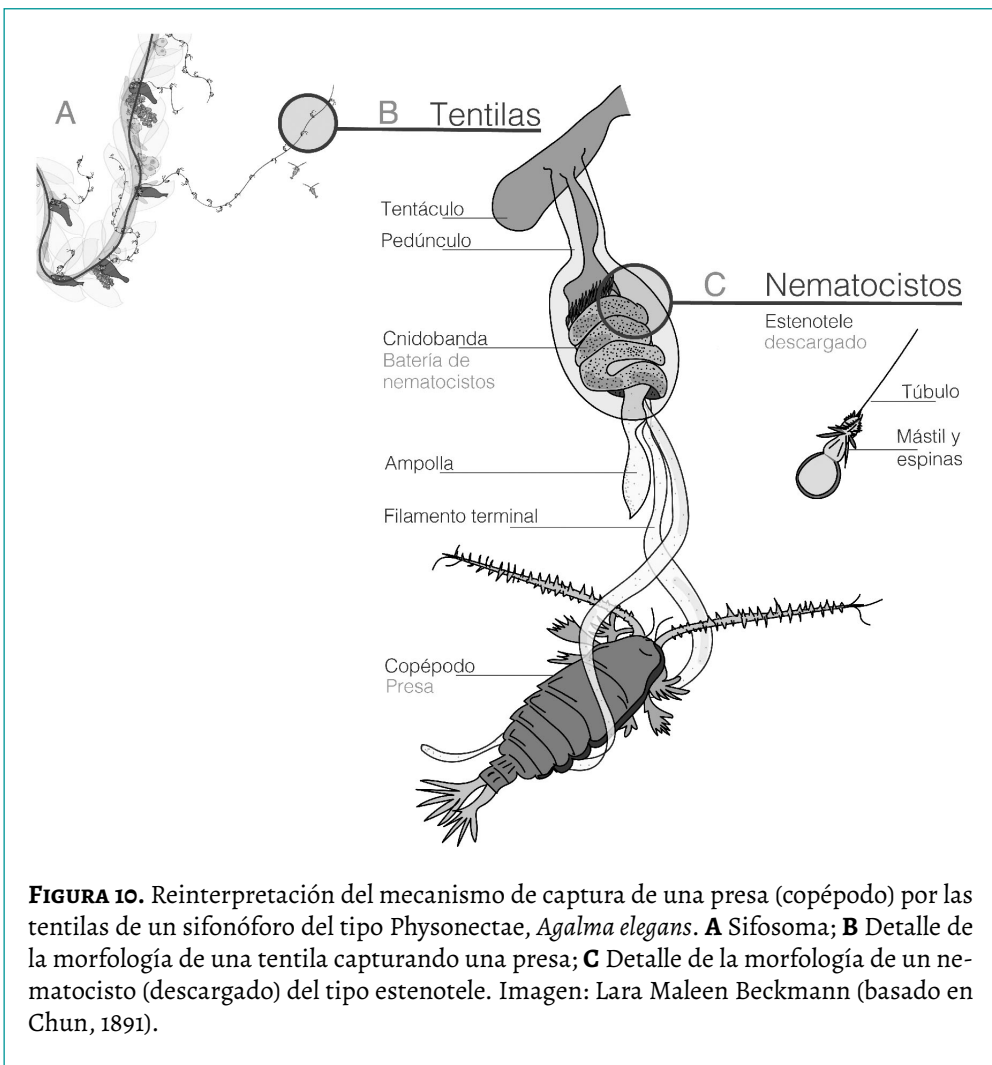
ejemplo, la larva “athorybia” de *Agalma elegans* o el estadio “mica micula” de *Pyrostephos vanhoeffeni* (Totton, 1965; Panasiuk *et al.*, 2019). A medida que avanza el desarrollo, la postlarva se alarga y experimenta diferenciación estructural, formando finalmente la disposición lineal de los cormidios característica de las colonias maduras de Physonectae (Carré, 1969a; 1971).

En contraste, las larvas de los calicóforos siguen una trayectoria de desarrollo distinta para generar la postlarva (también llamada calicónula). En lugar de formar un polo apical invaginado, el polo apical se reabsorbe, produciendo un único nectóforo larval en lugar de un anillo de brácteas (Carré, 1967; 1969b). Este nectóforo larval puede persistir como el nectóforo anterior de la colonia madura o ser reemplazado más tarde por un nectóforo definitivo (Carré, 1967; 1969b; Mañko *et al.*, 2023). Finalmente, el desarrollo larval en los cistonectos es el más desconocido, con la notable excepción de la carabela portuguesa (*Physalia physalis*), para la cual se han descrito algunas etapas posteriores a la plánula (Munro *et al.*, 2019).



Toxicidad

La investigación sobre las toxinas de los sifonóforos sigue siendo relativamente limitada en comparación con otros organismos marinos venenosos, en parte porque solo unas pocas especies producen veneno lo suficientemente potente como para afectar a los seres humanos. La más relevante de estas es *Physalia physalis* (la carabela portuguesa), la única especie de sifonóforo que hasta la fecha se ha vinculado de manera inequívoca con envenenamientos médicos significativos (Stein *et al.*, 1989; Labadie *et al.*, 2012). Debido a la relevancia médica de *P. physalis*, casi todo el conocimiento existente sobre el veneno y la toxicidad de los sifonóforos proviene de estudios realizados en esta especie.



Los síntomas locales del envenenamiento por *Physalia* generalmente incluyen dolor intenso, inflamación de la piel con progresión necrótica y, en casos graves, síntomas más generales como alteraciones cardíacas o neurológicas, depresión del sistema nervioso central y dificultad respiratoria (Labadie *et al.*, 2012). Aunque el envenenamiento por *Physalia* puede ser grave, la muerte de la persona afectada es un fenómeno raro (Fenner, 2002; Cazorla-Perfetti *et al.*, 2012), posiblemente debido a la alta prevalencia de la variedad “*blue bottle*” que presenta un solo tentáculo alargado en lugar de los múltiples tentáculos que se encuentran en otros morfotipos de *P. physalis* (Church *et al.*, 2025). La composición exacta del veneno de esta especie aún no está completamente caracterizada, pero las investigaciones sugieren que contiene varias proteínas, incluida la potente toxina fisalitoxina (Tamkun y Hessinger, 1981).

Las toxinas en los sifonóforos son importantes para aturdir rápidamente a la presa y evitar que esta luche al intentar escapar durante la captura, lo que de otro modo dañaría las delicadas colonias (Mapstone, 2014). En la mayoría de los sifonóforos, los nematocistos para la captura de presas se agrupan en baterías en las tentilas de cada tentáculo (Figura 10). Las presas, como los copépodos o las larvas de peces, inicialmente se enredan con un filamento terminal que cuelga de la batería de nematocistos. Los movimientos de lucha de la presa provocan que la banda de nematocistos en la batería se abra y golpee sobre ella, y estos nematocistos liberan aún más toxinas (Mackie *et al.*, 1987).

Referencias

- Bâmstedt, U., Fosså, J. H., Martinussen, M. B., y Fosshagen, A. (1998). Mass occurrence of the physonect siphonophore *Apoemia uvaria* (Lesueur) in Norwegian waters. *Sarsia* 83(1), 79-85. <https://doi.org/10.1080/00364827.1998.10413673>
- Bentlage B., y Collins, A. G. (2021). Tackling the phylogenetic conundrum of Hydroidolina (Cnidaria: Medusozoa: Hydrozoa) by assessing competing tree topologies with targeted high-throughput sequencing. *PeerJ* 9, e12104. <https://doi.org/10.7717/peerj.12104>
- Bouillon, J., Medel, M. D., Pagès, F., Gili, J. M., Boero, F. y Gravili, C. (2004). Fauna of the Mediterranean Hydrozoa. *Scientia Marina* 68(S2), 5-438. <https://doi.org/10.3989/scimar.2004.68s25>
- Carré, D. (1967). Étude du développement larvaire de deux siphonophores: *Lensia conoidea* (Calycophore) et *Forskalia edwardsi* (Physonecte). *Cahiers de Biologie Marine* 8, 233-251.
- Carré, D. (1969a). Étude histologique du développement de *Nanomia bijuga* (Chiaje, 1841), siphonophore physonecte agalmidae. *Cahiers de Biologie Marine* 10, 325-341.
- Carré, D. (1969b). Étude du développement larvaire de *Sphaeronectes gracilis* (Claus, 1873) et de *Sphaeronectes irregularis* (Claus, 1873), siphonophores calycophores. *Cahiers de Biologie Marine* 10, 31-34.
- Carré, D. (1971). Étude du développement d'*Halistemma rubrum* (Vogt, 1952), Siphonophore Physonecte Agalmidae. *Cahiers de Biologie Marine* 12, 77-93.

- Carré, C., y Carré, D. (1991). A complete life cycle of the calyophoran siphonophore *Muggiaea kochi* (Will) in the laboratory, under different temperature conditions: ecological implications. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 334(1269), 27-32. <https://doi.org/10.1098/rstb.1991.0095>
- Cazorla-Perfetti, D. J., Loyo, J., Lugo, L., Acosta, M. E., Morales, P., Haddah Jr., V., y Rodríguez-Morales, A. J. (2012). Epidemiology of the Cnidarian *Physalia physalis* stings attended at a health care center in beaches of Adicora, Venezuela. *Travel Medicine and Infectious Disease* 10(5-6), 263-266. <https://doi.org/10.1016/j.tmaid.2012.09.007>
- Chun, C. (1891). Die canarischen Siphonophoren in monographischen Darstellungen. I. *Stephanophyes superba* und die Familie der Stephanophyiden. *Abhandlungen herausgegeben von der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 16, 553-627.
- Church, S. H., Siebert, S., Bhattacharyya, P., y Dunn, C. W. (2015). The histology of *Nanomia bijuga* (hydrozoa: Siphonophora). *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 324(5), 435-449. <https://doi.org/10.1002/jez.b.22629>
- Church, S. H., Abedon, R. B., Ahuja, N., Anthony, C. J., Destanović, D., Ramirez, D. A., Rojas, L. M., Albinsson, M. E., Álvarez Trasobares, I., Bergemann, R. E., Bogdanovic, O., Burdick, D. R., Cunha, T. J., Damian-Serrano, A., D'Elía, G., Dion, K. B., Doyle, T. K., Gonçalves, J. M., Gonzalez Rajal, A., ... Dunn, C. W. (2025). Population genomics of a sailing siphonophore reveals genetic structure in the open ocean. *Current Biology* 35(15), 3556-3569. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2025.05.066>
- Claver, C., Rodríguez-Ezpeleta, N., Irigoien, X., y Canals, O. (2024). Global distribution patterns of siphonophores across horizontal and vertical oceanic gradients. *Open Research Europe* 4, 177. <https://doi.org/10.12688/openreseurope.18226.1>
- Damian-Serrano, A., Haddock, S. H., y Dunn, C. W. (2021). The evolution of siphonophore tentilla for specialized prey capture in the open ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118(8), e2005063118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2005063118>
- Damian-Serrano, A., Hetherington, E. D., Choy, C. A., Haddock, S. H. D., Lapidés, A., y Dunn, C. W. (2022). Characterizing the secret diets of siphonophores (Cnidaria: Hydrozoa) using DNA metabarcoding. *PLoS One* 17(5), e0267761. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0267761>
- Dischereit, A., Throm J. K., Werner K. M., Neuhaus, S., y Havermans C. (2024). A belly full of jelly? DNA metabarcoding shows evidence for gelatinous zooplankton predation by several fish species in Greenland waters. *Royal Society Open Science* 11(8), 240797. <http://doi.org/10.1098/rsos.240797>
- Du Clos, K. T., Gemmell, B. J., Colin, S. P., Costello, J. H., Dabiri, J. O., y Sutherland, K. R. (2022). Distributed propulsion enables fast and efficient swimming modes in physonect siphonophores. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119(49), e2202494119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2202494119>
- Dunn, C. W., Pugh, P. R., y Haddock, S. H. D. (2005). Molecular phylogenetics of the siphonophora (Cnidaria), with implications for the evolution of functional specialization. *Systematic Biology* 54(6), 916-935. <https://doi.org/10.1080/10635150500354837>

- Fenner, P.J. (2002). Marine bites and stings; first aid and medical treatment. *Medicine Today* 3(1), 1-7.
- Grossmann, M. M., Collins, A. G. y Lindsay, D. J. (2014). Description of the eudoxid stages of *Lensia havock* and *Lensia leloupi* (Cnidaria: Siphonophora: Calyophorae), with a review of all known *Lensia* eudoxid bracts. *Systematics and Biodiversity* 12(2), 163-180. <https://doi.org/10.1080/14772000.2014.902867>
- Guerrero, E., Gili, J.-M., Maynou, F., y Sabatés, A. (2018). Diversity and mesoscale spatial changes in the planktonic cnidarian community under extreme warm summer conditions. *Journal of Plankton Research* 40(2), 178-196. <https://doi.org/10.1093/plankt/fby001>
- Haddock, S. H. (2004). A golden age of gelata: past and future research on planktonic ctenophores and cnidarians. *Hydrobiologia* 530, 549-556. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-2653-9>
- Hetherington, E. D., Close, H. G., Haddock, S. H. D., Damian-Serrano, A., Dunn, C. W., Wallsgrove, N. J., Doherty, S. C., y Choy, C. A. (2024). Vertical trophic structure and niche partitioning of gelatinous predators in a pelagic food web: Insights from stable isotopes of siphonophores. *Limnology and Oceanography* 69(4), 902-919. <https://doi.org/10.1002/lno.12536>
- Hosia, A., y Båmstedt, U. (2008). Seasonal abundance and vertical distribution of siphonophores in western Norwegian fjords. *Journal of Plankton Research* 30(8), 951-962. <https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1421514>
- Hosia, A., Martell, L., Mańko, M. K., Haddock, S. H. D., Haberlin, D., y Mapstone, G. M. (2024). Unexpected diversity and novel lineages in the cosmopolitan genus *Nanomia* (Cnidaria: Siphonophorae: Physonectae). *Frontiers in Marine Science* 11, 1421514.
- Kirkendale, L. A., Moore, G. I., Hosie, A. M., Richards, Z. T., Ritchie, J., Hara, A., Gomez, O., Whisson, C., Juskiewicz, D., Nester, G., Przeslawski, R., Post, A., Rouse, G. W., y Wilson, N. G. (2023). *Illuminating Biodiversity of the Ningaloo Canyons FK200308. Final Report*. Western Australian Museum. <https://doi.org/10.5281/zenodo.11087798>
- Labadie, M., Aldabe, B., Ong, N., Joncquiert-Latarjet, A., Groult, V., Poulard, A., Coudreuse, M., Cordier, L., Rolland, P., Chanseau, P., y De Haro, L. (2012). Portuguese man-of-war (*Physalia physalis*) envenomation on the Aquitaine Coast of France: An emerging health risk. *Clinical toxicology* 50(7), 567-570. <https://doi.org/10.3109/15563650.2012.707657>
- Mackie, G. O. (1984). Fast Pathways and Escape Behaviour in Cnidaria. En R. C. Eaton (Ed.), *Neural Mechanisms of Startle Behaviour* (pp. 15-42). Plenum Press. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-2286-1_2
- Mackie, G. O. (1986). From aggregates to integrates: physiological aspects of modularity in colonial animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences* 313(1159), 175-196. <https://doi.org/10.1098/rstb.1986.0032>
- Mackie, G. O., Pugh, P. R., y Purcell, J. E. (1987). Siphonophore Biology. *Advances in Marine Biology* 24, 97-262. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60074-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60074-7)
- Mańko, M. K., Munro, C., y Leclère, L. (2023). Establishing Bilateral Symmetry in Hydrozoan Planula Larvae, a Review of Siphonophore Early Development. *Integrative and Comparative Biology* 63(5), 975-989. <https://doi.org/10.1093/icb/icad081>
- Mapstone, G. M. (2009). *Siphonophora (Cnidaria: Hydrozoa) of Canadian Pacific Waters*. NRC Research Press. <https://doi.org/10.1139/9780660198439>

- Mapstone, G. M. (2014). Global Diversity and Review of Siphonophorae (Cnidaria: Hydrozoa). *PLoS One* 9(2), e87737. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118381>
- Mapstone, G. M., Corbari, L., y Menot, L. (2017). Two deep-living rhodaliids (Cnidaria, Siphonophora) from the Mid-Atlantic Ridge. *Marine Biology Research* 13(5), 486-493. <https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1232830>
- Martell, L., Selsø, K., Titelman, J., y Hosia, A. (2022). Setting the baseline for the dynamics of siphonophores and hydromedusae in Oslofjorden. *Marine Ecology Progress Series* 686, 71-89. <https://doi.org/10.3354/meps13991>
- Munro, C., Siebert, S., Zapata, F., Howison, M., Damian-Serrano, A., Church, S. H., Goetz, F. E., Pugh, P., Haddock, S. H. D., y Dunn, C. W. (2018). Improved phylogenetic resolution within Siphonophora (Cnidaria) with implications for trait evolution. *Molecular phylogenetics and evolution* 127, 823-833. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.06.030>
- Munro, C. Vue, Z., Behringer, R. R., y Dunn, C. D. (2019). Morphology and development of the Portuguese man of war, *Physalia physalis*. *Scientific Reports* 9, 15522. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51842-1>
- Panasiuk, A., Jażdżewska, A., Słomska, A., Irzycka, M., y Wawrzynek, J. (2019). Genetic identity of two physonect siphonophores from Southern Ocean waters – the enigmatic taxon *Mica micula* and *Pyrostephos vanhoeffeni*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 99(2), 303-310. <https://doi.org/10.1017/S0025315418000218>
- Pugh, P. R. (1999). Siphonophorae. En D. Boltovskoy (Ed.), *South Atlantic Zooplankton* (Vol. 1, pp. 467-511). Backhuys Publishers.
- Pugh, P. R., y Baxter, E. J. (2014). A review of the physonect siphonophore genera *Halistemma* (Family Agalmatidae) and *Stephanomia* (Family Stephanomiidae). *Zootaxa* 3897(1), 1-111. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3897.1.1>
- Pugh, P. R. (2016). A synopsis of the Family Cordagalmatidae fam. nov. (Cnidaria, Siphonophora, Physonectae). *Zootaxa* 4095(1), 1-64. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4095.1.1>
- Pugh, P. R., y Haddock, S. H. D. (2016). A description of two new species of the genus *Erenna* (Siphonophora: Physonectae: Erennidae), with notes on recently collected specimens of other *Erenna* species. *Zootaxa* 4189(3), 401-446. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4189.3.1>
- Pugh, P. R. (2019). A history of the sub-order Cystonectae (Hydrozoa: Siphonophorae). *Zootaxa* 4669(1), 1-91. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4669.1.1>
- Purcell, J. E. (1997). Pelagic cnidarians and ctenophores as predators: Selective predation, feeding rates, and effects on prey populations. *Annales de l'Institut Oceanographique* 73, 125-137.
- Ruiz, M. B., Saunders, R. A., Tarling, G. A., Murray, A., Leese, F. y Havermans, C. (2024). The secret meal of Antarctic mesopelagic fish (Myctophidae: Electrona) revealed by multi-marker metabarcoding. *Frontiers in Marine Science* 11, 1474424. <https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1474424>
- Russell, F. S. (1938). On the development of *Muggiæa atlantica*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 22(2), 441-446. <https://doi.org/10.1017/S0025315400012340>
- Sherlock, R. E., y Robison, B. H. (2000). Effects of temperature on the development and survival of *Nanomia bijuga* (Hydrozoa, Siphonophora). *Invertebrate Biology* 119(4), 379-385.

<https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2000.tb00106.x>

- Siebert, S., Pugh, P. R., Haddock, S. H. D., y Dunn, C. W. (2013). Re-evaluation of characters in Apolemiidae (Siphonophora), with description of two new species from Monterey Bay, California. *Zootaxa* 3702(3), 201-232. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3702.3.1>
- Silguero, J. M. B., y Robison, B. H. (2000). Seasonal abundance and vertical distribution of mesopelagic calyphoran siphonophores in Monterey Bay, CA. *Journal of Plankton Research* 22(6), 1139-1153. <https://doi.org/10.1093/plankt/22.6.1139>
- Stein, M. R., Marraccini, J. V., Rothschild, N. E., y Burnett, J. W. (1989). Fatal Portuguese man-of-war (*Physalia physalis*) envenomation. *Annals of Emergency Medicine* 18(3), 312-315. [https://doi.org/10.1016/S0196-0644\(89\)80421-4](https://doi.org/10.1016/S0196-0644(89)80421-4)
- Tamkun, M. M., y Hessinger, D. A. (1981). Isolation and partial characterization of a hemolytic and toxic protein from the nematocyst venom of the Portuguese Man-of-War, *Physalia physalis*. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Protein Structure* 667(1), 87-98. [https://doi.org/10.1016/0005-2795\(81\)90069-6](https://doi.org/10.1016/0005-2795(81)90069-6)
- Totton, A. K. (1960). Studies on *Physalia physalis* (L.). Part 1. Natural History and Morphology. *Discovery Reports* 30, 301-368.
- Totton, A. K., y Bargmann, H. E. (1965). *A Synopsis of the Siphonophora*. British Museum (Natural History).
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: The New Synthesis*. Harvard University Press.
- Winsor, M. P. (1976). *Starfish, Jellyfish, and the Order of Life. Issues in Nineteenth-Century Science*. Yale University Press.
- WoRMS (World Register of Marine Species). (s. f.). Recuperado el 17 de enero de 2026. <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxlist>

Tunicata

André Morillo-Guerrero

Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil

Gabriela Agurto-Rodríguez

Escuela Superior Politécnica del Litoral, Campus Gustavo Galindo Velasco,
Guayaquil, Ecuador

Federico D. Brown

Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil.
Centro de Biologia Marinha da Universidade de São Paulo (CEBIMAR-USP), Brasil

Tunicata es un grupo de invertebrados del filo Chordata cercano evolutivamente a los vertebrados (Figura 1). La ubicación de los tunicados en el filo Chordata se debe a la presencia de la notocorda en la cola, carácter perdido en adultos de tunicados sésiles (ascidias) y en algunos tunicados pelágicos, la cual tiene función locomotora (Lacalli, 1999). Otros caracteres representativos de Chordata incluyen la presencia de un cordón nervioso dorsal y una cola muscular postanal (Fodor *et al.*, 2021). Los tunicados están cubiertos por una túnica (de allí su nombre), constituida por un polisacárido denominado tunicina (Apelgren *et al.*, 2022). La tunicina es la única celulosa de origen animal, cuyos genes de síntesis y digestión probablemente fueron transmitidos de un simbiote procarionte del tunicado ancestral por evolución horizontal (Inoue *et al.*, 2019). La mayoría de los tunicados son filtradores (con excepción de algunas especies de profundidad) de materia en suspensión (Holland, 2016), la cual queda adherida a un moco producido en el endostilo del saco faríngeo para luego ser digerida en el tracto digestivo (Jiang *et al.*, 2023).

Estudios filogenómicos ubican a Tunicata como un grupo monofilético y hermano de Vertebrata en un clado denominado Olfactores (Delsuc *et al.*, 2006). En la Figura 2 se presentan las relaciones filogenéticas de los tunicados, mediante análisis realizados con los transcriptomas de los principales grupos, que resuelven a Appendicularia como clado hermano del resto de tunicados (taliáceos y ascidias). Ascidiacea y Phlebobranchia aparecen como grupos parafiléticos (Figura 2). Es importante destacar la posición de Thaliacea como grupo hermano de ((Corellidae + Ascidiidae) + Aplousobranchia) + Cionidae, y a su vez, Stolidobranchia (Molgulidae + Pyuridae + Styelidae) como grupo hermano de los clados anteriores (Delsuc *et al.*, 2018; Kocot *et al.*, 2018; DeBiasse *et al.*, 2020).

Se destacan grupos monofiléticos (Olfactores y Tunicata) y Ascidiacea se muestra como un grupo parafilético al igual que Phlebobranchia. Los grupos terminales

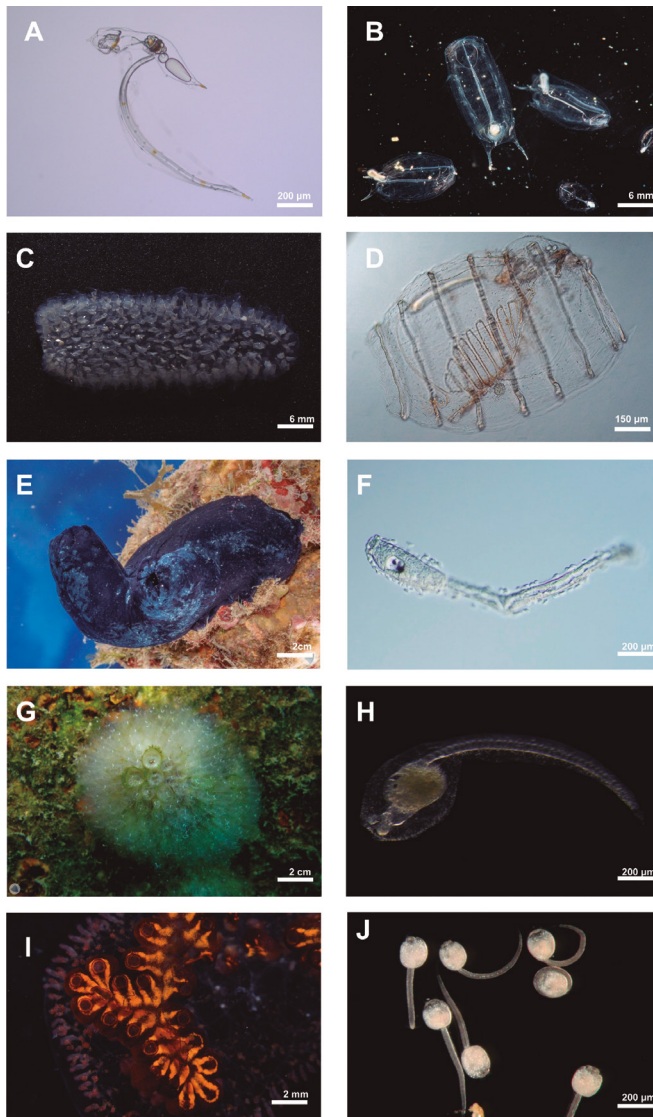


FIGURA 1. Tunicados. **A** Larváceo (Appendicularia); **B** Salpa (*Thalia democratica*); **C** Piro-soma; **D** Doliolido. Las imágenes **A-D** representan grupos exclusivamente planctónicos; **E** Phlebobranchia adulta (*Phallusia nigra*); **F** Larva de *P. nigra*; **G** Aplousobranchia adulta (*Clavelina oblonga*); **H** Larva de *C. oblonga*; **I** Stolidobranchia adulta (*Botrylloides niger*); **J** Larva de botrílido (Styelidae). Las imágenes **E-J** corresponden a representantes de los tres órdenes de Ascidiacea, con la etapa adulta sésil (**E**, **G** e **I**) y su fase larval planctónica (**F**, **H** y **J**). Imágenes: **A** Curso de Embriología Comparativa de Invertebrados Marinos en el Centro de Biología Marina (CEBIMAR-USP); **B**, **D** y **J** Alvaro E. Migotto (CEBIMAR); **C**, **F**, **H** e **I** imágenes propias; **E** y **G** imágenes obtenidas de *Cifonauta* (<https://cifonauta.cebimar.usp.br/>).

representan familias, las clases y órdenes se indican a la derecha. El resaltado en color naranja pálido representa a los grupos con formas pelágicas tanto en estado larval como adulto (exclusivamente planctónicos), mientras que el resaltado en turquesa representa a grupos con adultos sésiles y cuya fase planctónica se limita a la etapa larval.

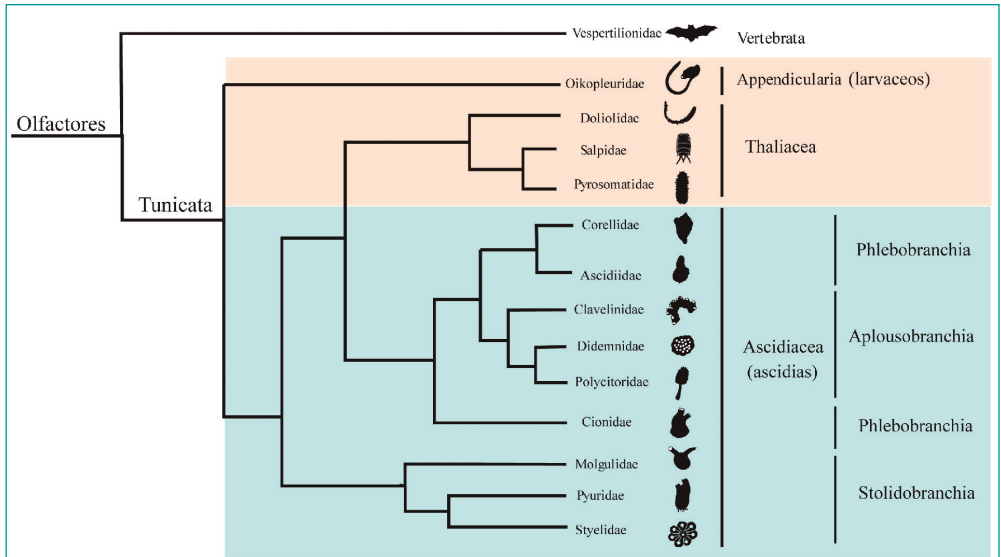


Figura 2. Relaciones filogenéticas de Tunicata de acuerdo con *Kocot et al. (2018)*, *Del-suc et al. (2018)* y *DeBiasse et al. (2020)*. Imágenes: PyloPic/Michael Keese, 2023. <https://www.phylopic.org/>

Ciclo de vida y desarrollo

Los tunicados son organismos pelágicos y bentónicos, y pueden existir como formas solitarias o formando colonias. Los tunicados pelágicos que completan su ciclo en la columna de agua y forman parte de lo que se conoce coloquialmente como zooplancton gelatinoso incluyen principalmente las clases Appendicularia y Thaliacea. Sin embargo, las larvas de los tres órdenes de Ascidiacea (Phlebobranchia, Aplousobranchia, Stolidobranchia) también se pueden encontrar como plancton en la columna de agua, pero sus formas adultas son siempre bentónicas y sésiles. Mientras que los Appendicularia son siempre solitarios y de reproducción sexual exclusivamente, los Thaliacea son siempre coloniales y de reproducción tanto sexual como asexual por gemación; Ascidiacea contiene formas solitarias (con reproducción exclusivamente sexual) y coloniales (con reproducción asexual y sexual). Todos los tunicados son hermafroditas: en el caso de los solitarios, generalmente presentan fertilización externa, mientras que los coloniales son generalmente ovíparos u ovovivíparos (Shenkar y Swalla, 2011; Rosner y Rinkevich, 2024).

Los Appendicularia, conocidos coloquialmente como “larváceos” (mantienen su cola en el estadio adulto, al contrario de lo que ocurre en las ascidias), representan una clase de tunicados de vida libre, con apenas 68 especies, pero sumamente abundantes en el plancton, que constituyen el segundo grupo más abundante del mesozooplancton (Jaspers *et al.*, 2023). Tienen una importancia significativa en las redes tróficas al consumir el plancton pequeño y bacterias, así como al ser presas de diversos organismos marinos. De esta manera facilitan la transferencia de energía y nutrientes a lo largo de dichas redes, conectando el grupo microbiano con niveles tróficos superiores (Alves *et al.*, 2025). Este grupo se caracteriza por producir estructuras mucosas de celulosa animal denominadas “casas”, utilizadas para filtrar partículas del agua. Estas casas son desechadas y regeneradas varias veces al día, actuando como centros de agregación de material orgánico que desciende desde la zona fótica hacia el fondo del mar, también conocido como nieve marina (*marine snow*). De esta manera cumplen un papel importante en el secuestro de carbono y en la bomba biológica (Jaspers *et al.*, 2023; Taucher *et al.*, 2023).

Thaliacea es una clase de tunicados pelágicos de vida libre, con 72 especies descritas (Godeaux, 1998; Govindarajan *et al.*, 2011). Tienen ciclos de vida complejos, con alternancia de generaciones y presentan zooides polimórficos (Brusca y Brusca, 2003). Las salpas, en particular, tienen la capacidad de aumentar sus poblaciones rápidamente en respuesta a proliferaciones de algas y condiciones ambientales favorables debido a sus altas tasas de reproducción asexual y sexual (Pitt *et al.*, 2023; Décima *et al.*, 2023). Durante estas proliferaciones masivas (denominadas *blooms*), las salpas son responsables de un gran porcentaje del secuestro del carbono oceánico. Eso se debe a su alta tasa de ingestión, capacidad de alimentarse de una gran variedad de tamaños de presas y, por último, a la producción de grandes bolas (*pellets*) fecales que se hunden rápidamente (Décima *et al.*, 2023). Otra característica de Thaliacea es la producción de bioluminiscencia en el género *Pyrosoma*, cuyo nombre deriva del griego “pyro” que significa fuego y “soma” que significa cuerpo (cuerpo de fuego). Cada zooide dentro de la colonia puede detectar la luz y emitir bioluminiscencia en respuesta. Este proceso se da por la actividad de la coelenterazina (una luciferina específica de eucariotas) (Bowlby *et al.*, 1990; Tessler *et al.*, 2020).

Ascidacea es una clase de tunicados muy diversa en número de especies, con alrededor de 3000 especies descritas, representada por un grupo parafilético que incluye los tres órdenes: Aplousobranchia (aproximadamente 1480 especies), Phlebobranchia (aproximadamente 315 especies) y Stolidobranchia (aproximadamente 1020 especies) (Schenkar y Swalla, 2011). Sus larvas “renacuajo”, caracterizadas por la presencia de una cabeza con los órganos sensoriales y una cola con un cordón nervioso dorsal y notocorda, son de vida libre y pasan por un periodo pelágico corto que generalmente dura algunas horas. En el inicio de la fase bentónica se da el asentamiento larval mediante una metamorfosis radical, caracterizada por la pérdida de órganos sensoriales y las estructuras de la cola, al mismo tiempo que se termina de diferenciar el sistema digestivo, formando un organismo filtrador sésil y bentónico (Stolfi y Brown, 2015).

Intereses científicos

La proximidad evolutiva de los tunicados con los vertebrados los ha convertido en un grupo clave para comprender la evolución de los cordados. Un claro ejemplo es *Oikopleura dioica* (Appendicularia), actualmente utilizada como un modelo animal atractivo debido a su rápido desarrollo y ciclo de vida, genoma compacto con una gran pérdida de genes y embriogénesis con un número reducido de células en comparación con otros tunicados (Ferrández-Roldán *et al.*, 2019). Estudios en esta especie han revelado el impacto de la pérdida de genes sobre vías de señalización importantes del desarrollo embrionario (Sánchez-Serna *et al.*, 2025) y han ayudado a entender cómo la aceleración del desarrollo embrionario puede afectar procesos tan importantes como el desarrollo del corazón (Ferrández-Roldán *et al.*, 2021).

En el campo de la biotecnología, existe un gran interés por estudiar los nanocristales de celulosa y las nanofibras de las tunicas, con propiedades únicas para la producción de biomateriales que pueden servir en la medicina regenerativa o en la ingeniería de tejidos (Zhao *et al.*, 2015). Las tunicas, al tener una función defensiva, representan ambientes únicos para poblaciones microbianas complejas y diversas. La exploración de compuestos bioactivos de varias especies de ascidias ha revelado un potencial antimicrobiano y anticancerígeno particularmente interesante (Ramesh *et al.*, 2021).

En relación con el valor alimenticio de los tunicados, algunas especies de ascidias ya forman parte de la dieta humana en diversas regiones costeras del mundo. Debido a sus altos valores nutritivos en proteínas, minerales y ácidos grasos esenciales, así como por su facilidad de cultivo como recurso pesquero y su bajo impacto ecológico, las ascidias pueden ser una opción sustentable para contribuir a la seguridad alimentaria de varias regiones del mundo (Gao *et al.*, 2023). Por otro lado, varias especies de ascidias tienen un alto potencial invasor por su fácil reproducción y capacidad de asentarse en diferentes tipos de sustratos, lo que ha generado y sigue generando alerta en cultivos acuícolas de peces y moluscos alrededor del mundo (Carman *et al.*, 2010; Aranceta-Garza *et al.*, 2025). Sin embargo, está en prospección el desarrollo de algunas especies con potencial de cultivo/extracción en la acuicultura multitrófica integrada (Marques *et al.*, 2022).

Conclusión

Entre el plancton gelatinoso pelágico, Appendicularia y Thaliacea son las clases de tunicados menos diversos en número de especies, pero representan una gran biomasa en todos los océanos del mundo. En contraste, Ascidiacea, con un alto número relativo de especies, son abundantes en sistemas bentónicos, pero sus larvas pelágicas representan apenas una pequeña fracción del plancton marino. Diversas investigaciones son desarrolladas en tunicados que responden preguntas de su diversidad, papel ecológico y evolución (p. ej. el origen evolutivo de los cordados). También se realizan investigaciones aplicadas para transferencia al desarrollo biotecnológico (p. ej. biomateriales, alimentación o biomedicina).

Sin embargo, aún existen vacíos, sobre esos aspectos, en especial de los tunicados pelágicos, por lo que renovados estudios contribuirán a un conocimiento más acabado de estos organismos y su potencial en diferentes campos de aplicación.

Referencias

- Alves, N., Spinelli, M. L., Martín, J., Malits, A., y Capitanio, F. L. (2025). Ecological role of pelagic appendicularians in sub-Antarctic coastal and oceanic waters of the Southwest Atlantic Ocean. *Polar Biology* 48(1), 28. <https://doi.org/10.1007/S00300-024-03331-z>
- Apelgren, P., Sämfors, S., Säljö, K., Mölne, J., Gatenholm, P., Troedsson, C., Thompson, E. M., y Kölby, L. (2022). Biomaterial and biocompatibility evaluation of tunicate nanocellulose for tissue engineering. *Biomaterials Advances* 137, 212828. <https://doi.org/10.1016/j.bioadv.2022.212828>
- Aranceta-Garza, F., Ramírez-Luna, S., y Seijo, J. C. (2025). Bioeconomics of a regime shift by invasive epibiont species affecting a bivalve small-scale fishery. *ICES Journal of Marine Science* 82(1), fsafo04. <https://doi.org/10.1093/ICESJMS/FSAF004>
- Bowlby, M. R., Widder, E. A., y Case, J. F. (1990). Patterns of Stimulated Bioluminescence in Two Pyrosomes (Tunicata: Pyrosomatidae). *The Biological Bulletin* 179(3), 340-350. <https://doi.org/10.2307/1542326>
- Brusca, R. C., y Brusca, G. J. (2003). *Invertebrates*. Sinauer Associates, Inc.
- Carman, M. R., Morris, J. A., Karney, R. C., y Grunden, D. W. (2010). An initial assessment of native and invasive tunicates in shellfish aquaculture of the North American east coast. *Journal of Applied Ichthyology* 26(S2), 8-11. <https://doi.org/10.1111/J.1439-0426.2010.01495.x>
- DeBiasse, M. B., Colgan, W. N., Harris, L., Davidson, B., y Ryan, J. F. (2020). Inferring Tunicate Relationships and the Evolution of the Tunicate Hox Cluster with the Genome of *Corella inflata*. *Genome Biology and Evolution* 12(6), 948-964. <https://doi.org/10.1093/gbe/evaa060>
- Décima, M., Stukel, M. R., Nodder, S. D., Gutiérrez-Rodríguez, A., Selph, K. E., Lopes dos Santos, A., Safi, K., Kelly, T. B., Deans, F., Morales, S. E., Baltar, F., Latasa, M., Gorbunov, M. Y., y Pinkerton, M. (2023). Salp blooms drive strong increases in passive carbon export in the Southern Ocean. *Nature Communications* 14, 425. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-35204-6>
- Delsuc, F., Brinkmann, H., Chourrout, D., y Philippe, H. (2006). Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates. *Nature* 439(965-968), 965-968. <https://doi.org/10.1038/nature04336>
- Delsuc, F., Philippe, H., Tsagkogeorga, G., Simion, P., Tilak, M.-K., Turon, X., López-Legentil, S., Piette, J., Lemaire, P., y Douzery, E. J. P. (2018). A phylogenomic framework and timescale for comparative studies of tunicates. *BMC Biology* 16, 39. <https://doi.org/10.1186/S12915-018-0499-2>
- Ferrández-Roldán, A., Martí-Solans, J., Cañestro, C., y Albalat, R. (2019). *Oikopleura dioica*: An Emergent Chordate Model to Study the Impact of Gene Loss on the Evolution of the Mechanisms of

- Development. En W. Tworzydło y S. Biliński (Eds.), *Evo-Devo: Non-model Species in Cell and Developmental Biology* (Results and Problems in Cell Differentiation, Vol. 68, pp. 65-105). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-030-23459-1_4
- Ferrández-Roldán, A., Fabregà-Torres, M., Sánchez-Serna, G., Duran-Bello, E., Joaquín-Lluís, M., Bujosa, P., Plana-Carmona, M., Garcia-Fernández, J., Albalat, R., y Cañestro, C. (2021). Cardio-pharyngeal deconstruction and ancestral tunicate sessility. *Nature* 599, 431-435. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-04041-w>
- Fodor, A., Liu, J., Turner, L., y Swalla, B. J. (2021). Transitional chordates and vertebrate origins: Tunicates. En S. F. Gilbert (Ed.), *Current Topics in Developmental Biology* (Vol. 141, pp. 149-171). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2020.10.001>
- Gao, P., Khong, H. Y., Mao, W., Chen, X., Bao, L., Wen, X., y Xu, Y. (2023). Tunicates as Sources of High-Quality Nutrients and Bioactive Compounds for Food/Feed and Pharmaceutical Applications: A Review. *Foods* 12(19), 3684. <https://doi.org/10.3390/FOODS12193684>
- Codeaux, J. (1998). The relationships and systematics of the Thaliacea, with keys for identification. En Q. Bone (Ed.), *The Biology of Pelagic Tunicates* (pp. 273-294). Oxford University Press.
- Govindarajan, A. F., Bucklin, A., y Madin, L. P. (2011) A molecular phylogeny of the Thaliacea, *Journal of Plankton Research* 33(6), 843-853. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq157>
- Holland, L. Z. (2016). Tunicates. *Current Biology* 26(4), R146-R152. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.12.024>
- Inoue, J., Nakashima, K., y Satoh, N. (2019). ORTHOSCOPE Analysis Reveals the Presence of the Cellulose Synthase Gene in All Tunicate Genomes but Not in Other Animal Genomes. *Genes* 10(4), 294. <https://doi.org/10.3390/genes10040294>
- Jaspers, C., Hopcroft, R. R., Kjørboe, T., Lombard, F., López-Urrutia, Á., Everett, J. D., y Richardson, A. J. (2023). Gelatinous larvacean zooplankton can enhance trophic transfer and carbon sequestration. *Trends in Ecology & Evolution* 38(10), 980-993. <https://doi.org/10.1016/j.TREE.2023.05.005>
- Jiang, A., Zhang, W., Wei, J., Liu, P., y Dong, B. (2023). Transcriptional Analysis of the Endostyle Reveals Pharyngeal Organ Functions in Ascidian. *Biology* 12(2), 245. <https://doi.org/10.3390/biology12020245>
- Kocot, K. M., Tassia, M. G., Halanych, K. M., y Swalla, B. J. (2018). Phylogenomics offers resolution of major tunicate relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 121, 166-173. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.01.005>
- Lacalli, T. C. (1999), Tunicate tails, stolons, and the origin of the vertebrate trunk. *Biological Reviews* 74(2), 177-198. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1999.tb00185.x>
- Marques, L., Calado, R., y Lillebø, A. I. (2022). Potential of Ascidians as Extractive Species and Their Added Value in Marine Integrated Multitrophic Aquaculture Systems—From Pests to Valuable Blue Bioresources. *Frontiers in Marine Science* 9, 849870. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.849870>
- Pitt, K. A., Lawley, J. W., Hinchliffe, C., Matis, P. A., Olguín-Jacobson, C., Arafeh-Dalmau, N., Lindholm, P., Arnold, J., y Suthers, I. M. (2023). Assemblages of pelagic thaliaceans in oceanographic

- features at the tropical-temperate transition zone of a western boundary current. *Journal of Plankton Research* 45(4), 677-692. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbado24>
- Ramesh, C., Tulasi, B. R., Raju, M., Thakur, N., y Dufossé, L. (2021). Marine Natural Products from Tunicates and Their Associated Microbes. *Marine Drugs* 19(6), 308. <https://doi.org/10.3390/md19060308>
- Rosner, A., y Rinkevich, B. (2024). Harnessing Ascidiaceans as Model Organisms for Environmental Risk Assessment. *Environments* 11(11), 232. <https://doi.org/10.3390/environments11110232>
- Sánchez-Serna, G., Badia-Ramentol, J., Bujosa, P., Ferrández-Roldán, A., Torres-Águila, N. P., Fabregà-Torres, M., Wibisana, J. N., Mansfield, M. J., Plessy, C., Luscombe, N. M., Albalat, R., y Cañestro, C. (2025). Less, but More: New Insights From Appendicularians on Chordate *Fgf* Evolution and the Divergence of Tunicate Lifestyles. *Molecular Biology and Evolution* 42(1). <https://doi.org/10.1093/molbev/msae260>
- Shenkar, N., y Swalla, B. J. (2011). Global Diversity of Ascidiacea. *PLoS One* 6(6), e20657. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0020657>
- Stolfi, A., y Brown, F. D. (2015). Tunicata. En A. Wanninger (Ed.), *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates* (Vol. 6, pp. 135-204). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-1856-6_4
- Taucher, J., Lechtenböcker, A. K., Bouquet, J.-M., Spisla, C., Boxhammer, T., Minutolo, F., Bach, L. T., Lohbeck, K., Sswat, M., Dörner, I., Ismar-Rebitz, S. M. H., Thompson, E. M., y Riebesell, U. (2023). The appendicularian *Oikopleura dioica* can enhance carbon export in a high CO₂ ocean. *Global Change Biology* 30(1), e17020. <https://doi.org/10.1111/gcb.17020>
- Tessler, M., Gaffney, J. P., Oliveira, A. G., Guarnaccia, A., Dobi, K. C., Gujarati, N. A., Galbraith, M., Mirza, J. D., Sparks, J. S., Pieribone, V. A., Wood, R. J., y Gruber, D. F. (2020). A putative chordate luciferase from a cosmopolitan tunicate indicates convergent bioluminescence evolution across phyla. *Scientific Reports* 10(1), 17724. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73446-w>
- Zhao, Y., Zhang, Y., Lindström, M. E., y Li, J. (2015). Tunicate cellulose nanocrystals: Preparation, neat films and nanocomposite films with glucomannans. *Carbohydrate Polymers* 117, 286-296. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2014.09.020>

Apendicularias

Fabiana L. Capitanio

Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
Instituto de Biodiversidad y Biología Experimental Aplicada (IBBEA)
CONICET-UBA, Buenos Aires, Argentina

Gastón E. Aguirre

Havforskninginstituttet (Norwegian Institute of Marine Research),
Bergen, Noruega

Mariela L. Spinelli

Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
Instituto de Biodiversidad y Biología Experimental Aplicada (IBBEA) CONICET-UBA,
Buenos Aires, Argentina

Clasificación general del grupo

Las apendicularias o larváceos constituyen una clase dentro del subfilo Urochordata o Tunicata. Al igual que los vertebrados, los tunicados forman parte del filo Chordata y exhiben las tres características comunes a todos los cordados en al menos una parte de su ciclo de vida: hendiduras branquiales, un cordón tubular nervioso y una columna espinal primitiva llamada notocorda. A diferencia de otros tunicados, como las ascidias, retienen la notocorda en su forma adulta. Presentan una estructura mucosa denominada vulgarmente “casa” mediante la cual se alimentan.

Las apendicularias fueron descritas por primera vez por Chamisso y Eysenhardt en 1821. Hasta la actualidad, se han descrito 15 géneros y aproximadamente 70 especies. La clasificación actual (Tabla 1) se basa en las extensas revisiones del grupo realizadas por Fenaux (1993; 1998) y disponible en WoRMS (s. f.).

La clase Appendicularia está compuesta por tres familias: Fritillariidae, Kowalevskidae y Oikopleuridae (Figura 1). La mayoría de los géneros y especies de apendicularias pertenecen a esta última familia.

TABLA 1. Clasificación sistemática de *Apendicularia* (WoRMS, s. f.)

Reino Animalia
Filo Chordata
Subfilo Urochordata o Tunicata
Clase <i>Apendicularia</i>
Orden Copelata
Familia Fritillariidae
Género <i>Apendicularia</i>
Género <i>Fritillaria</i>
Género <i>Tectillaria</i>
Familia Oikopleuridae
Género <i>Althoffia</i>
Género <i>Bathochordaeus</i>
Género <i>Chunopleura</i>
Género <i>Folia</i>
Género <i>Megalocercus</i>
Género <i>Mesochordaeus</i>
Género <i>Mesoikopleura</i>
Género <i>Oikopleura</i>
Género <i>Pelagopleura</i>
Género <i>Sinisteroffia</i>
Género <i>Stegosoma</i>
Familia Kowalevskiidae
Género <i>Kowalevskia</i>

Morfología

El cuerpo está constituido por un tronco y una cola, la cual se inserta ventralmente y es varias veces más larga que el tronco. El largo del tronco, comúnmente denominado “talla”, no sobrepasa los 5 mm, salvo excepciones como es el caso de algunas especies batipelágicas cuya talla puede alcanzar los 25 mm.

En la organización del tronco se pueden distinguir tres regiones —faringobranquial, digestiva y genital— cuya anatomía general varía entre las familias. La capa cuticular que recubre la cola se prolonga hacia los bordes, formando aletas continuas. La cola posee en la parte central la notocorda y a ambos lados de esta se encuentra la musculatura encargada de batir la cola.

Los criterios diagnósticos más utilizados para la identificación de estos tunicados son la forma general del tronco y la cola; la forma y posición del endostilo, el cual produce enzimas digestivas y secreciones mucosas para retener el alimento; la presencia o ausencia del par de glándulas bucales; la forma de los espiráculos, esófago, estómago, intestino y recto, así como la presencia o ausencia de células subcordales (ubicadas en

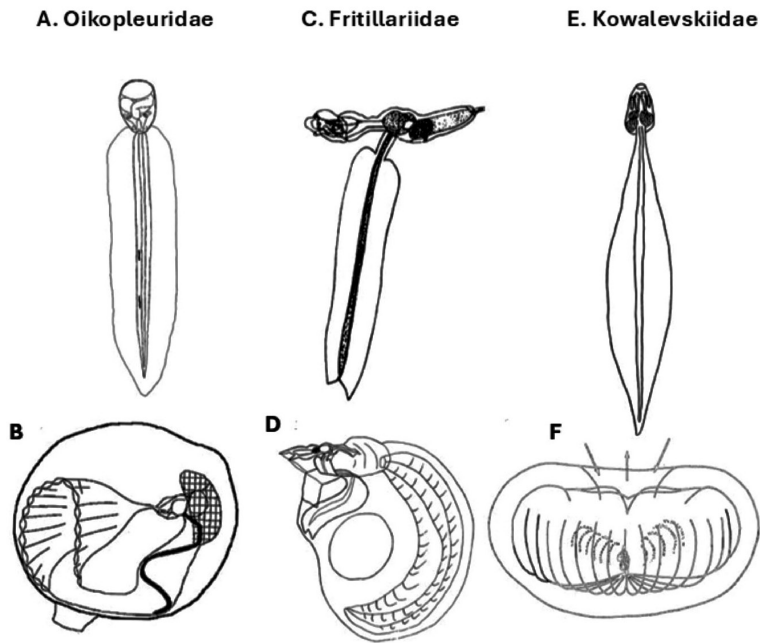
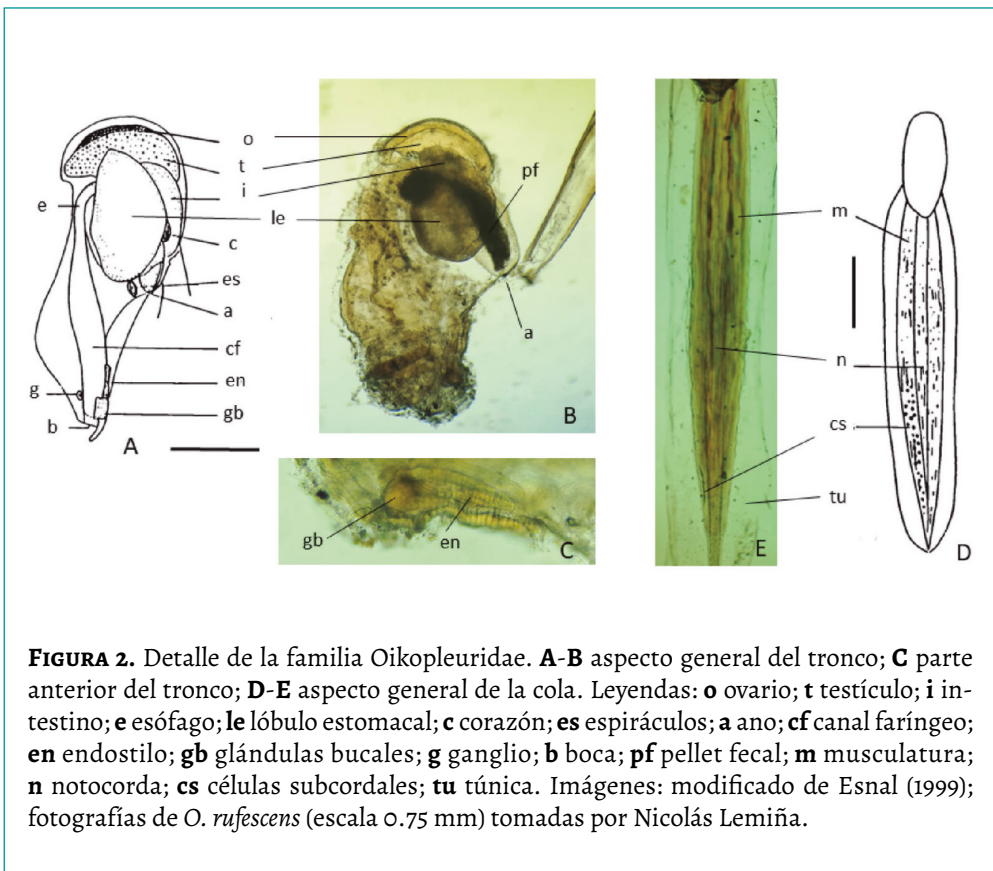


FIGURA 1. Aspecto general de las tres familias de apendicularias y la estructura de sus respectivas casas. Oikopleuridae: vista ventral **A** y casa **B**; Fritillariidae: vista ventral **C** y casa **D**; y Kowalevskiidae: vista ventral **E** y casa **F**. La casa rodea completamente al animal en Oikopleuridae y Kowalevskiidae **B** y **F**, pero solo parcialmente en Fritillariidae **D**. Imágenes: Gorsky y Castellani (2017) y las referencias allí citadas.

una hilera en la musculatura del lado derecho de la cola) o de células anficordales (ubicadas a ambos lados de la notocorda); el número, forma y posición de estas células en la cola, entre los principales criterios. Las glándulas bucales, también llamadas orales, se cree que están relacionadas con la producción de luminiscencia (Fredriksson y Olsson, 1991). La presencia de estas glándulas está siempre acompañada por la presencia de las células subcordales, las cuales desempeñarían la misma función. Se desconoce la función de las células anficordales.

En la familia *Oikopleuridae* (Figura 2) el tronco es ovoide. La boca, con un labio inferior prominente, comunica con la faringe. En el piso de esta, en la parte anterior, se ubica el endostilo, que es recto, y en la parte ventral lateralmente se encuentran los tubos branquiales que comunican al exterior por medio de espiráculos ciliados. El esófago se ubica dorsalmente, es curvado y desemboca en la parte superior del estómago, cuya forma

varía según el género: desde una simple dilatación del tubo digestivo hasta formar dos lóbulos, generalmente muy similares, a excepción de *Oikopleura fusiformis*, cuyo lóbulo izquierdo se prolonga en un ciego postcardial con forma ahusada. Al estómago le sigue el intestino que, curvándose hacia la región anterior, desemboca en el ano. El corazón se ubica en la región digestiva ventralmente al estómago. Las gónadas se sitúan en la parte posterior del tronco y la disposición de ovario y testículo varía según la especie, a excepción de *O. dioica*, que no es hermafrodita y presenta sexos separados. A ambos lados del endostilo se ubican, en algunas especies, las glándulas bucales. La cola es lanceolada, a veces presenta células subcordales, y termina en forma aguzada o redondeada.



En la familia Fritillariidae (Figuras 3 A-B) el tronco es alargado y deprimido dorsoventralmente, la boca presenta varios lóbulos, los tubos branquiales son más cortos y el endostilo es más pequeño con sus extremos curvados hacia arriba. En la región digestiva, el estómago es globoso y el corazón se ubica delante de este. La disposición de las gónadas

es más variada que en Oikopleuridae y se utiliza como criterio taxonómico. La cola es por lo general más ancha y termina, en la mayoría de las especies, en una escotadura distal. En ocasiones, aparecen dispuestas simétricamente a ambos lados de la notocorda las células anficordales. El resto de los caracteres no presenta diferencias con Oikopleuridae.

En la familia Kowalevskiidae (Figuras 3 C-D) el tronco es comprimido dorsoventralmente en la parte anterior y globoso en la parte posterior. La boca no posee labios, la cavidad faríngea está dividida en tres partes por peines ciliados y carece de endostilo. El esófago es corto y el estómago es globoso. No presenta corazón y la sangre es impulsada por los movimientos de la cola, la cual es de forma típicamente lanceolada. La región genital no presenta diferencias notables con Fritillariidae.

A continuación, en la Tabla 2 se presentan las características generales usadas para identificar las tres familias, según Gorsky y Castellani (2017).

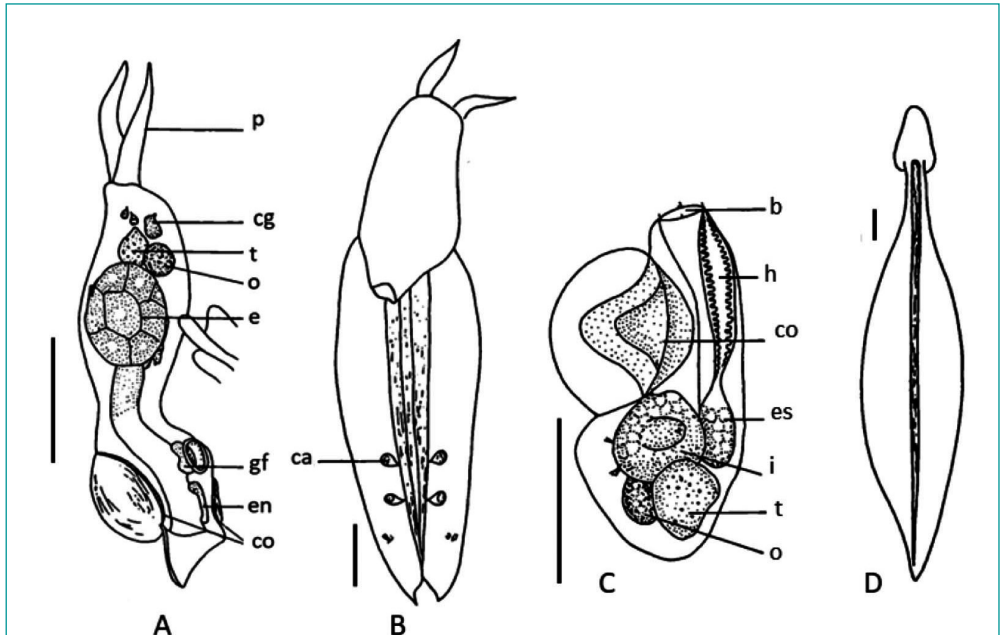


FIGURA 3. Detalle del tronco y de la cola en la familia Fritillariidae **A-B** y Kowalevskiidae **C-D**. Leyendas: **p** prolongaciones cuticulares; **cg** células glandulares; **t** testículo; **o** ovario; **e** estómago; **es** esófago; **i** intestino; **gf** glándula faríngea; **en** endostilo; **co** capa oicoplástica; **ca** células anficordales; **b** boca; **h** hendiduras branquiales. Imágenes: modificado de Esnal (1999). Escala: 0.25 mm.

TABLA 2. Apendicularia. Características generales para la clasificación en familias (Gorsky y Castellani, 2017)

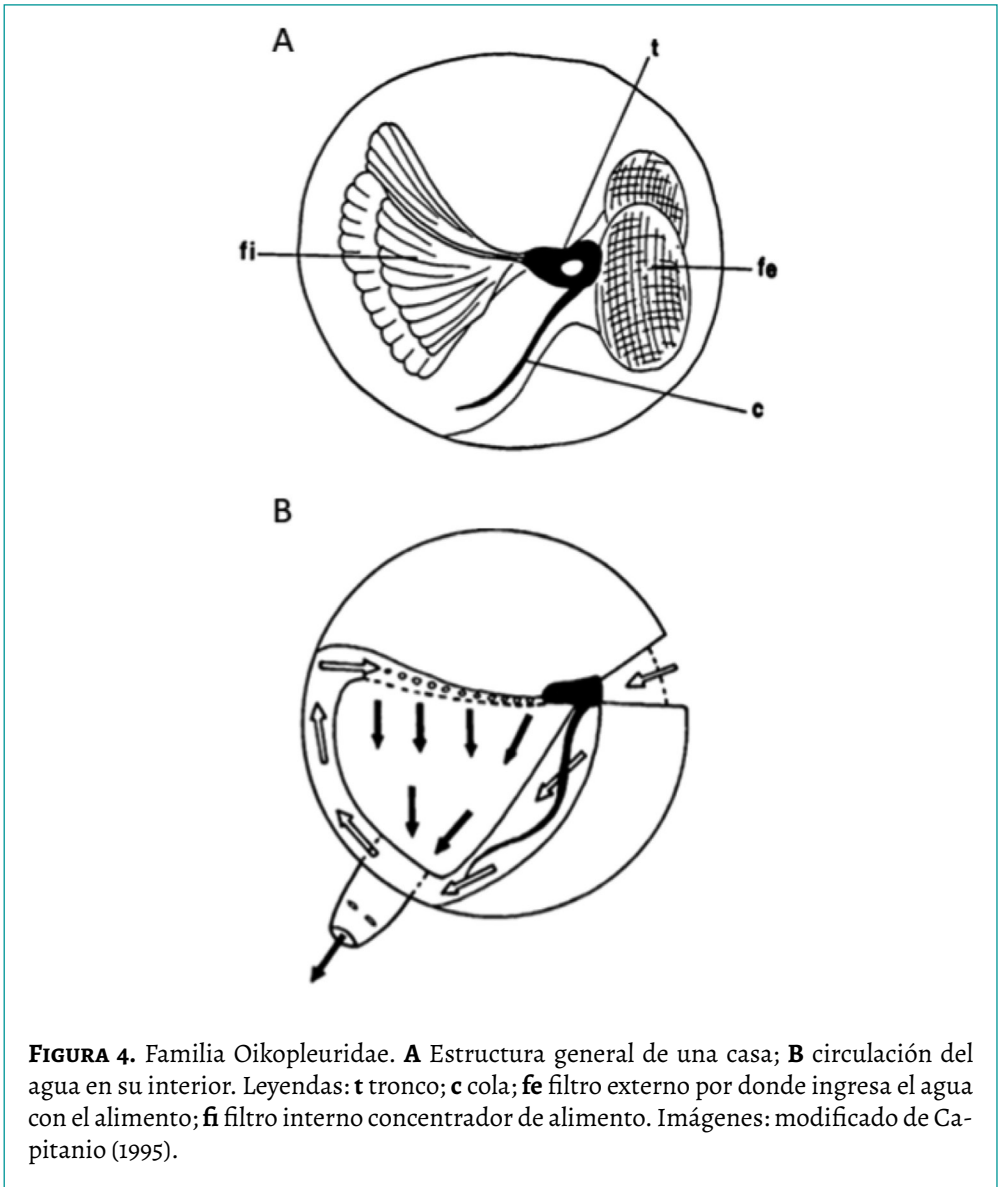
Fritillariidae	Oikopleuridae	Kowalevskiidae
Tronco elongado, dorsoventralmente comprimido o con forma fusiforme.	Tronco compacto u ovoide.	Tronco corto y deprimido anteriormente.
Endostilo curvado hacia arriba.	Endostilo recto.	Endostilo y corazón ausentes.
Aperturas branquiales (espiráculos) localizadas en la parte anterior de la cavidad faríngea y conectando la faringe con el exterior sin un pasaje tubular.	Espiráculos localizados cerca del ano.	Espiráculos grandes y con forma elipsoidal.
Cola raramente más larga que el tronco.	Cola recta y varias veces más larga que el tronco, estrechándose distalmente.	Cola con forma fusiforme.

Alimentación

Se trata de organismos suspensívoros con un método de alimentación sofisticado. Las apendicularias producen una estructura gelatinosa llamada casa, compuesta principalmente de mucopolisacáridos y proteínas, secretadas por células epidérmicas especializadas que conforman la capa oicoplástica ubicada en la parte anterior del tronco (Fenaux, 1986). La casa posee un complejo sistema de filtros y utiliza los movimientos de la cola para concentrar y remover las partículas en suspensión en la columna de agua (Flood *et al.*, 1990). Estas estructuras les permiten filtrar desde partículas menores a 0,2 μm hasta 30 μm (Flood *et al.*, 1992).

El agua ingresa a la casa por los filtros externos, los cuales están formados por fibras que se entrecruzan en una compleja malla, donde se realiza la primera selección de partículas por tamaño. El flujo de agua en el interior de la casa es impulsado por los movimientos de la cola, como se mencionó anteriormente (Figura 4). En el filtro interno concentrador de alimento son retenidos los microorganismos que son llevados hacia la boca por la acción de las cilias de los espiráculos. Las partículas de alimento son retenidas por el mucus producido por el endostilo y movilizadas hacia el estómago (Fenaux, 1986; Flood y Deibel, 1998).

Estas casas se descartan periódicamente, incluso más de una vez al día, como respuesta a la saturación de los filtros dependiendo del alimento disponible en el medio.



Una vez descartadas, se depositan en el lecho marino y constituyen un importante aporte de materia orgánica, principalmente en forma de carbono (Lenz, 2000). Experimentalmente, Sato *et al.* (2001) observaron que la tasa de renovación de las casas de las apendicularias se incrementa con el aumento de la temperatura y la disminución de la salinidad. En *O. dioica*, la eficiencia de asimilación del alimento disminuye al aumentar sus concentraciones (Lombard *et al.*, 2009).

Reproducción

Las apendicularias son organismos semélparos, es decir, se reproducen una vez durante todo su ciclo de vida, un evento de gran importancia para su descendencia. En su gran mayoría, son hermafroditas, a excepción de una sola especie *O. dioica*, que presenta los sexos separados. Su ciclo de vida es relativamente simple, con desarrollo directo, no forman colonias y su tasa de crecimiento es rápida en comparación con otros grupos de tunicados.

Todas las apendicularias hermafroditas son protándricas. En un primer momento, ocurre la maduración de las gametas masculinas y en el testículo se forma un espermiducto por donde son descargados los espermatozoides. Seguidamente ocurre la maduración de los ovocitos, que terminan por ocupar toda la región genital. Una vez maduros, estos son liberados por la ruptura de la pared del cuerpo, hecho que provoca la muerte del animal. En *O. dioica*, los machos y las hembras tienen un desarrollo similar, liberando cada uno sus gametas al exterior (Deibel y Lowen, 2012).

Los estudios estacionales permiten detectar la presencia de diferentes estadios de madurez en una población, los cuales inician con estadios muy incipientes donde las gónadas no están aún diferenciadas, como se muestra para la especie *Fritillaria borealis* (Figuras 5 A-B). Al iniciar la madurez, se forma un surco dorsal en forma de V en la pared posterior del testículo, por donde comienza la evacuación de los espermatozoides, así como una expansión lateral del saco genital (Figuras 5 C-D). En una etapa de madurez tardía, la gónada exhibe solo ovocitos maduros y, una vez descargados, el saco genital se observa vacío, transparente y flácido (Figuras 5 E-F) (Presta *et al.*, 2015). El periodo en que los ovocitos ocupan toda la gónada es muy fugaz, y generalmente no se encuentran individuos en esas condiciones en las muestras de plancton.

La fecundación es externa en todas las especies. Una hembra puede producir más de 300 huevos con tamaños que varían con la especie (en promedio 150 μm de diámetro), los cuales eclosionan en pequeños juveniles con aspecto de larva (Troedsson *et al.*, 2002; Deibel y Lowen, 2012). En estudios experimentales bajo condiciones controladas de temperatura y óptima concentración de alimento, el tamaño de puesta de una hembra de *O. dioica* puede acercarse a 650 huevos (Lobón *et al.*, 2011).

La temperatura es un factor regulador de la duración del ciclo de vida, el cual puede variar entre uno y dos días en ambientes tropicales hasta más de treinta días en ambientes polares, dependiendo además de la abundancia y tipo de alimento disponible (Sato *et al.*, 2001). En líneas generales, cuando la temperatura decrece, el tiempo generacional aumenta y los organismos logran alcanzar sus mayores tallas. Por ejemplo, en los ciclos estacionales de los mares templados, cuando la temperatura es de 11 °C, *O. dioica* completa su maduración con tallas máximas de 1400 μm , lo cual contrasta con la población de verano, donde a 20 °C esas tallas apenas alcanzan los 900 μm en el fin de su ciclo de vida (Capitania *et al.*, 2018).

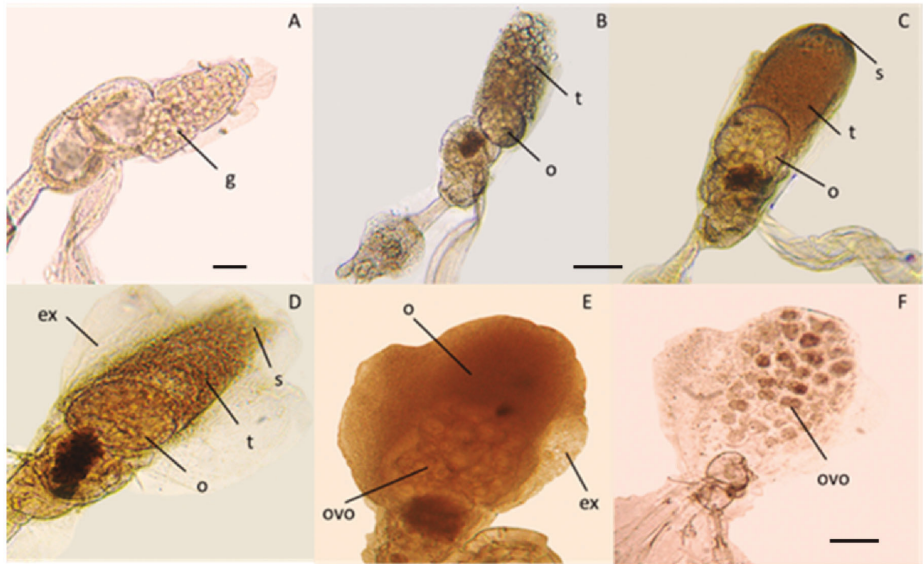


FIGURA 5. *Fritillaria borealis*. Estadios inmaduros con gónadas sin diferenciadas **A**, incipiente **B** y en desarrollo **C**, y estadios maduros con testículo desarrollado **D**, ovario en expansión **E** y ovario parcialmente descargado **F**. Leyendas: **g** gónadas incipientes; **o** ovario; **t** testículo; **s** surco dorsal; **ex** expansión del saco genital; **ovo** ovocitos. Imágenes: modificado de Presta *et al.* (2015). Escalas: **A** 50 μm , **B-C** 100 μm , **D-F** 150 μm .

Estas características ventajosas —alcanzar la madurez rápidamente (es decir, jóvenes) para reproducirse antes de ser depredados o limitados por las condiciones variables del ambiente pelágico— hacen que este grupo de tunicados alcance generalmente altas densidades, cumpliendo así con un rol relevante en los ecosistemas marinos.

Distribución en los distintos océanos

Las apendicularias se encuentran en todos los océanos del mundo, siendo más abundantes en áreas costeras y sobre las plataformas continentales. Las mayores diversidades se han reportado en aguas cálidas, si bien muchas especies son euritérmicas extendiendo su distribución a ambientes templados y fríos (Esnal, 1999).

La mayoría de las especies son epipelágicas (0 a 200 m profundidad), si bien se han registrado algunas apendicularias en profundidades mesopelágicas (200 a 1000 m) y batipelágicas (1000 a 4000 m). Recientemente, Jamieson y Linley (2021) hallaron apendicularias en varias fosas oceánicas a más de 5000 m de profundidad, entre ellas la fosa de Puerto Rico en el Océano Atlántico. En particular, de las catorce nuevas especies descritas

en los últimos veinticinco años, solo dos de ellas fueron colectadas con redes de plancton. Las otras doce especies fueron descubiertas mediante el uso de vehículos sumergibles a grandes profundidades (Gorsky y Castellani, 2017).

La familia Oikopleuridae incluye especies con amplia distribución, siendo tanto epipelágicas como mesopelágicas, costeras y oceánicas. Las especies de la familia Fritillariidae también tienen una distribución cosmopolita, siendo la mayoría costeras y epipelágicas. Recientemente, algunas fritillarias mesopelágicas han sido observadas y descritas por primera vez gracias al uso de vehículos operados remotamente. Finalmente, las dos especies de la familia Kowalevskiiidae —*Kowalevskia oceanica* y *K. tenuis*— se distribuyen tanto en áreas costeras como oceánicas. Son epipelágicas y relativamente abundantes en los primeros 50 m.

En México, la mayor parte de los estudios sobre apendicularias se ha realizado principalmente en el golfo de México y el Caribe mexicano (océano Atlántico), donde se han registrado veinticinco especies pertenecientes a las tres familias de apendicularias (Castellanos-Osorio, 2003; Castellanos y Suárez-Morales, 2009; Flores-Coto *et al.*, 2010). Por el contrario, en el Pacífico mexicano el estudio de este grupo ha sido más limitado y centrado en el registro de *O. dioica* en diversos ambientes oceánicos, costeros y estuarinos (Álvarez Silva *et al.*, 2006; Álvarez-Silva y Torres-Alvarado, 2013; Álvarez-Tello *et al.*, 2015). Recientemente, Sandoval-Navarrete *et al.* (2024) reportaron por primera vez la presencia de las especies *Appendicularia sicula*, *Fritillaria formica*, *F. haplostoma* y *F. pellucida* en aguas del Pacífico tropical mexicano. Asimismo, indicaron la presencia de las oikopleuras *O. albicans*, *O. cophocerca*, *O. fusiformis*, *O. longicauda* y *O. rufescens*.

Dentro de los patrones de distribución vertical, si bien las apendicularias no exhiben un fuerte comportamiento de migración nictimeral, dada su baja motilidad, algunos estudios en áreas costeras han señalado que pueden ser abundantes en ciertas profundidades y momentos del día, sugiriendo patrones de distribución relacionados con factores ambientales (corrientes, mareas) o biológicos como la presencia de predadores (Spinelli *et al.*, 2013; 2015; Giménez *et al.*, 2023).

Rol ecológico en los ecosistemas

Las apendicularias desempeñan un papel fundamental en la dinámica trófica de los ecosistemas marinos ya que actúan como un nexo entre el bucle microbiano y la red trófica clásica. Estos organismos gelatinosos son filtradores eficientes capaces de capturar partículas de un amplio rango de tamaños, incluyendo bacterias, fitoplancton y detritos orgánicos, lo que les permite aprovechar recursos en las fracciones más pequeñas del sistema pelágico (Deibel y Lowen, 2012). El bucle microbiano es un proceso clave en los ecosistemas marinos, en el que la materia orgánica disuelta es reciclada a través de bacterias heterotróficas y protistas antes de incorporarse a niveles tróficos superiores (Azam *et al.*, 1983). Las apendicularias facilitan este proceso al ingerir directamente

bacterias y pequeños flagelados, transfiriendo esta energía a consumidores secundarios como copépodos y larvas de peces (Gorsky y Fenaux, 1998). También forman parte de la cadena trófica clásica, al consumir fitoplancton y ser consumidas por quetognatos, medusas y ctenóforos, así como por larvas y adultos de peces (Purcell *et al.*, 2005) (Figura 6).

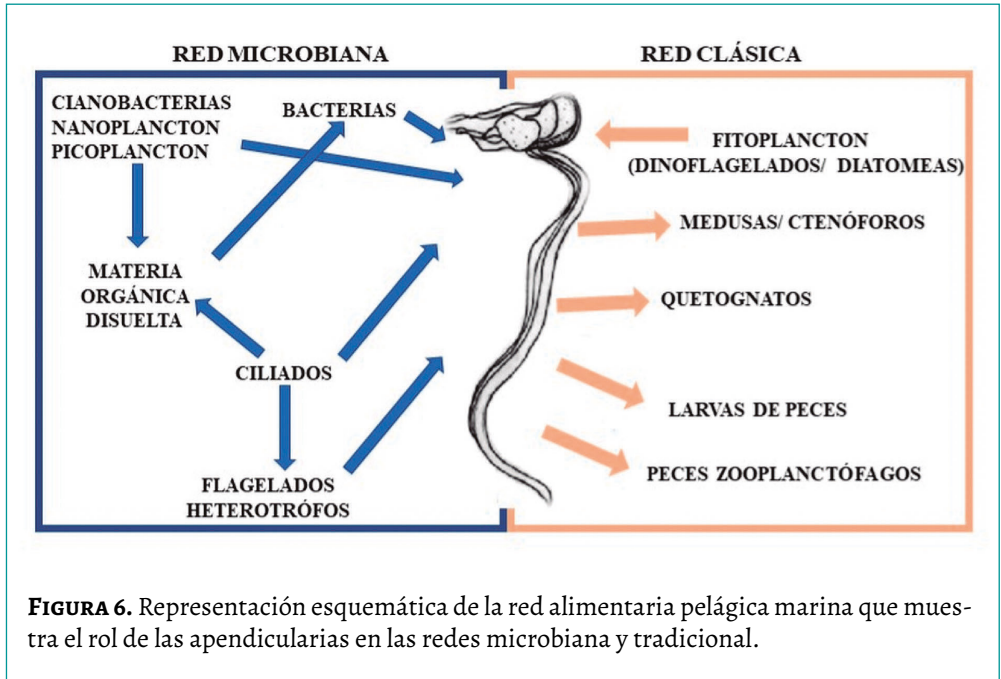


FIGURA 6. Representación esquemática de la red alimentaria pelágica marina que muestra el rol de las apendicularias en las redes microbiana y tradicional.

Asimismo, las cascas que utilizan para alimentarse, al ser descartadas, forman parte de lo que conocemos como “nieve marina”. Estos copos de nieve están compuestos por restos de organismos, excreciones y partículas orgánicas, y funcionan como un vehículo para la exportación de carbono desde la superficie hacia las profundidades del océano (Hansen *et al.*, 1996). La velocidad de sedimentación de estos copos depende de muchos factores, como el tamaño y el tipo de partícula (Lombard y Kiørboe, 2010), siendo las apendicularias una de las mayores productoras de nieve marina mediante el descarte diario de sus cascas (Alldredge, 2005).

Además, son una importante fuente de alimento gracias a su alto valor energético para diversos organismos de niveles tróficos superiores, como es el caso de las larvas de peces, cuya supervivencia y crecimiento dependen fuertemente de la disponibilidad y abundancia de alimento en sus primeros días de vida (Fortier *et al.*, 1994).

El papel de las apendicularias en los ecosistemas es fundamental, ya que sus cascas gelatinosas descartadas aceleran la transferencia de carbono, favoreciendo el secuestro de CO₂ en los fondos marinos y contribuyendo así a la regulación del clima.

Efectos de la contaminación en apendicularias

El modo de alimentación y la amplia distribución de este grupo lo posicionan como un organismo susceptible a los efectos de la contaminación marina, especialmente en regiones costeras influenciadas por actividades humanas. Dentro de los taxones bioindicadores destacan las especies del género *Oikopleura*, que, dada su tolerancia, son utilizadas en estudios de monitoreo ambiental como bioindicadores de eutroficación y contaminación inorgánica por metales, entre otros (De Carvalho *et al.*, 2016; Martins Rocha *et al.*, 2025).

En los últimos años, se ha detectado con mayor frecuencia la presencia de contaminantes en ambientes acuáticos, debido a la eliminación incompleta en los tratamientos de aguas residuales. Entre ellos, los compuestos fenólicos como el bisfenol A (BPA) son utilizados ampliamente en productos como resinas, plásticos de policarbonato y envases de alimentos. Experimentalmente, Li *et al.* (2024) evaluaron los efectos de distintas concentraciones de BPA en adultos de *O. dioica*. Estos autores detectaron que este compuesto es de alta toxicidad para la especie, ya que inhibe el crecimiento somático y el desarrollo gonadal, reduce la fecundidad en hembras y afecta la expresión génica en machos incluso en concentraciones ambientalmente seguras.

Asimismo, los residuos plásticos han sido documentados en muchos ambientes marinos, incluso en aguas profundas. En la bahía de Monterrey (California), Katija *et al.* (2017) detectaron que la apendicularia mesopelágica *Bathochordaeus stygius*, que habita a 1000 m de profundidad, es capaz de filtrar diversas partículas microplásticas, ingerirlas y luego empaquetarlas en sus heces. Los microplásticos se adhieren fácilmente a las casas, hecho que aceleraría el hundimiento de la nieve marina. Estos hallazgos sugieren que uno de los reservorios más grandes de microplásticos marinos podría estar en las comunidades de aguas profundas, donde las apendicularias actúan como un medio de transporte de estos.

Referencias

- Allredge, A. L. (2005). The contribution of discarded appendicularian houses to the flux of particulate organic carbon from oceanic surface waters. En G. Gorsky, M. J. Youngbluth, y D. Deibel (Eds.), *Response of Marine Ecosystems to Global Change: Ecological Impact of Appendicularians* (pp. 309-326). Éditions Scientifiques.
- Álvarez Silva, C., Miranda-Arce, G., De Lara-Isassi, G., y Gómez-Aguirre, S. (2006). Zooplankton de los sistemas estuarinos de Chantuto y Panzacola, Chiapas, en época de secas y lluvias. *Hidrobiológica* 16(2), 175-182. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0188-88972006000200007&lng=es&tlng=es
- Álvarez-Silva, C., y Torres-Alvarado, M. R. (2013). Composición y abundancia del zooplancton de la laguna de Coyuca, Guerrero, México. *Hidrobiológica* 23(2), 241-249. https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0188-88972013000200012

- Álvarez-Tello, F. J., López-Martínez, J., Funes-Rodríguez, R., Lluch-Cota, D. B., Rodríguez-Romero, J., y Flores-Coto, C. (2015). Composición, estructura y diversidad del mesozooplankton en Las Guásimas, Sonora, un sitio Ramsar en el Golfo de California, durante 2010. *Hidrobiológica* 25(3), 401-410. <https://hidrobiologica.izt.uam.mx/index.php/revHidro/article/view/433/10>
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. S., Meyer-Reil, L. A., y Thingstad, F. (1983). The Ecological Role of Water-Column Microbes in the Sea. *Marine Ecology Progress Series* 10, 257-263. <https://doi.org/10.3354/meps010257>
- Capitanio, F. L. (1995). *Estudio ecológico (distribución, relaciones tróficas y desarrollo gonadal) de Appendicularia (Chordata, Tunicata) en aguas costeras de Uruguay y Argentina hasta los 47°S*. [tesis de doctorado]. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Capitanio, F. L., Spinelli, M. L., Presta, M. L., Aguirre, G. E., Cervetto, G., Pájaro, M., y Derisio, C. M. (2018). Ecological Role of Common Appendicularian Species from Shelf Waters Off Argentina. En M. S. Hoffmeyer, M. E. Sabatini, F. P. Brandini, D. L. Calliari, y N. H. Santinelli (Eds.), *Plankton Ecology of the Southwestern Atlantic: From the subtropical to the subantarctic realm* (pp. 201-218). Springer.
- Castellanos-Osorio, I. (2003). Appendicularias del Golfo de México y Caribe mexicano. En M. T. Barreiro-Güemes, M. E. Meave del Castillo, M. Signoret-Poillon y M. G. Figueroa-Torres (Eds.), *Planctología Mexicana* (pp. 229-238). Sociedad Mexicana de Planctología.
- Castellanos, I. A., y Suárez-Morales, E. (2009). Appendicularia (Urochordata) of the Gulf of Mexico. En D. L. Felder y D. K. Camp (Eds.), *Gulf of Mexico: Origin, Waters, and Biota* (Vol. 1: Biodiversity, pp. 1217-1221). Texas A&M University Press.
- De Carvalho, P. F., Costa Bonecker, S. L., y Gomes Nassar, C. A. (2016). Analysis of the Appendicularia class (subphylum Urochordata) as a possible tool for biomonitoring four estuaries of the tropical region. *Environmental Monitoring and Assessment* 188, 606. <https://doi.org/10.1007/s10661-016-5616-5>
- Deibel, D., y Lowen, B. (2012). A review of the life cycles and life-history adaptations of pelagic tunicates to environmental conditions. *ICES Journal of Marine Science* 69(3), 358-369. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr159>
- Esnal, G. B. (1999). Appendicularia. En D. Boltovskoy (Ed.), *South Atlantic Zooplankton* (Vol. 1, pp. 1375-1399). Backhuys Publishers.
- Fenaux, R. (1986). The house of *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia): Structure and functions. *Zoomorphology* 106, 224-231. <https://doi.org/10.1007/BF00312043>
- Fenaux, R. (1993). *The Classification of the Appendicularia (Tunicata): History and Current State*. Institut océanographique.
- Fenaux, R. (1998). The classification of Appendicularia. En Q. Bone (Ed.), *The Biology of Pelagic Tunicates* (pp. 295-306). Oxford University Press.
- Flores-Coto, C., Sanvicente-Añorve, L., Vázquez-Gutiérrez, F., y Sánchez-Ramírez, M. (2010). Meso-scale distribution of *Oikopleura* and *Fritillaria* (Appendicularia) in the Southern Gulf of Mexico: spatial segregation. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 45(3), 379-388. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572010000300002>

- Flood, P. R., Deibel, D., y Morris, C. (1990). Visualization of the Transparent, Gelatinous House of the Pelagic Tunicate *Oikopleura vanhoeffeni* Using Sepia Ink. *The Biological Bulletin* 178(2), 118-125. <https://doi.org/10.2307/1541970>
- Flood, P. R., Deibel, D., y Morris, C. (1992). Filtration of colloidal melanin from seawater by planktonic tunicates. *Nature* 355, 630-632. <https://doi.org/10.1038/355630a0>
- Flood, P. R., y Deibel, D. (1998). The appendicularian house. En Q. Bone (Ed.), *The Biology of Pelagic Tunicates* (pp. 105-124). Oxford University Press.
- Fredriksson, G., y Olsson, R. (1991). The Subchordal Cells of *Oikopleura dioica* and *O. albicans* (Appendicularia, Chordata). *Acta Zoologica* 72(4), 251-256. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1991.tb01203.x>
- Fortier, L., Le Fèvre, J., y Legendre, L. (1994). Export of biogenic carbon to fish and to the deep ocean: the role of large planktonic microphages. *Journal of Plankton Research* 16(7), 809-839. <https://doi.org/10.1093/plankt/16.7.809>
- Giménez, E. M., Nocera, A. C., Temperoni, B., y Winkler, G. (2023). Appendicularians and marine snow *in situ* vertical distribution in Argentinean Patagonia. *Journal of Plankton Research* 45(2), 239-254. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbac072>
- Gorsky, G., y Fenaux, R. (1998). The role of Appendicularians in marine food webs. En Q. Bone (Ed.), *The Biology of Pelagic Tunicates* (pp. 161-169). Oxford University Press.
- Gorsky, G., y Castellani, C. (2017). Chordata: Appendicularia. En C. Castellani y M. Edwards (Eds.), *Marine Plankton: A practical guide to ecology, methodology, and taxonomy* (pp. 599-606). Oxford University Press.
- Hansen, J. L. S., Kjørboe, T., y Alldredge, A. L. (1996). Marine snow derived from abandoned larval houses: sinking rates, particle content and mechanisms of aggregate formation. *Marine Ecology Progress Series* 141, 205-215. <https://doi.org/10.3354/meps141205>
- Jamieson, A. J., y Linley, T. D. (2021). Hydrozoans, scyphozoans, larvaceans and ctenophores observed *in situ* at hadal depths. *Journal of Plankton Research* 43(1), 20-32. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbaa062>
- Katija, K., Choy, C. A., Sherlock, R. E., Sherman, A. D., y Robison, B. H. (2017). From the surface to the seafloor: How giant larvaceans transport microplastics into the deep sea. *Science Advances* 3(8), e1700715. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1700715>
- Lenz, J. (2000). Introduction. En R. Harris, P. Wiebe, J. Lenz, H. R. Skjoldal, y M. Huntley (Eds.), *ICES Zooplankton Methodology Manual* (pp. 1-32). Academic Press.
- Li, S., Liang, Y., y Zhang, G. (2024). Growth and reproductive toxicity of bisphenol A in *Oikopleura dioica* at environmentally relevant concentrations. *Journal of Hazardous Materials* 479, 135552. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2024.135552>
- Lobón, C. M., Acuña, J. L., López-Álvarez, M., y Capitanio, F. L. (2011). Heritability of morphological and life history traits in a pelagic tunicate. *Marine Ecology Progress Series* 422, 145-154. <https://doi.org/10.3354/meps08923>
- Lombard, F., Renaud, F., Sainsbury, C., Sciandra, A., y Gorsky, G. (2009). Appendicularian ecophysiology I: Food concentration dependent clearance rate, assimilation efficiency, growth and reproduction of *Oikopleura dioica*. *Journal of Marine Systems* 78(4), 606-616.

<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2009.01.004>

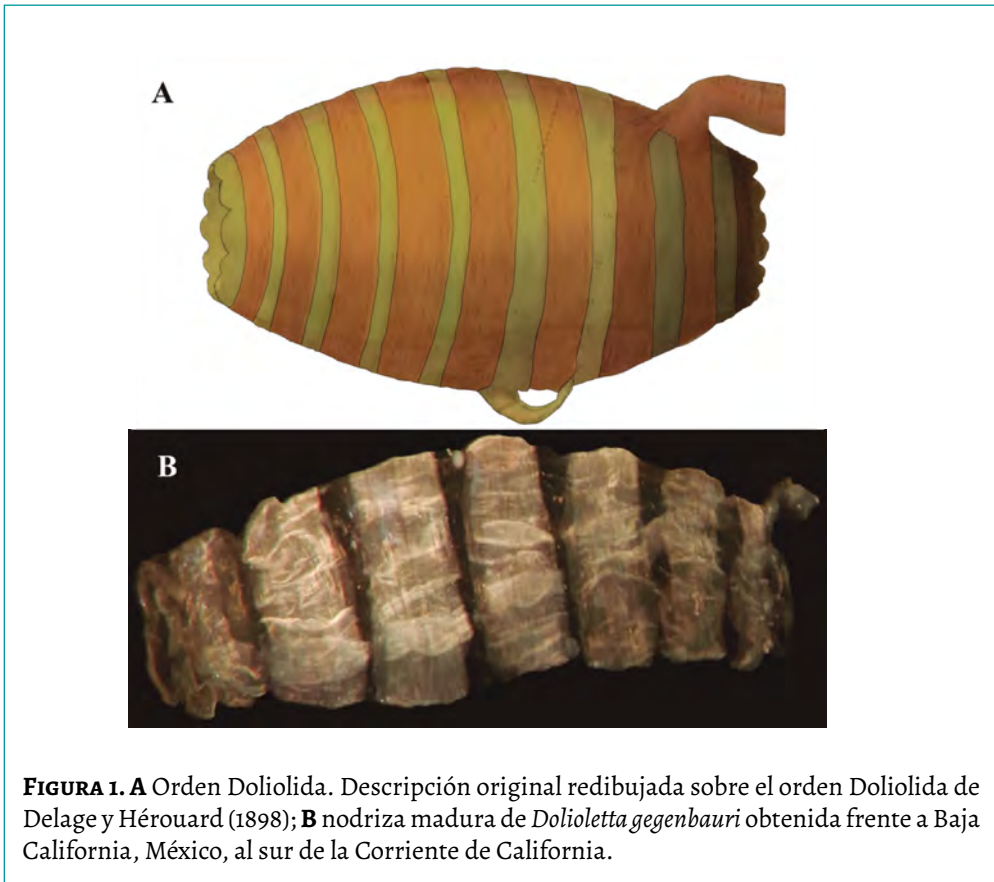
- Lombard, F., y Kjørboe, T. (2010). Marine snow originating from appendicularian houses: Age-dependent settling characteristics. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 57(10), 1304-1313. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2010.06.008>
- Martins Rocha, G., Salvador, B., Harley Costa Santos, G., Rodrigues da Conceição, L., Teixeira-Amaral, P., Di Domenico, M., De Arruda Xavier, D., Schettini Costa, E., Caiado Cagnin, R., Da Silva, C. A., Bandeira, M., De Souza Mendes, M., Corrêa Brasileiro, G., Tavares Salviato, J., Martins Paiva, T. R., Salvador Lázaro, G. C., Tenório, M. M. B., Nascimento Lemos, K., Ghisolfi, R. N., Rigo, D., ... Loureiro Fernandes, L. F. (2025). A novel zooplankton-based environmental monitoring tool for coastal impacted areas: The case of the Doce River dam rupture. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 320, 109301. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2025.109301>
- Presta, M. L., Hoffmeyer, M. S., y Capitanio, F. L. (2015). Population structure and maturity stages of *Fritillaria borealis* (Appendicularia, Tunicata): seasonal cycle in Ushuaia Bay (Beagle Channel). *Brazilian Journal of Oceanography* 63(3), 279-288. <https://doi.org/10.1590/S1679-87592015087206303>
- Purcell, J. E., Sturdevant, M. V., y Galt, C. P. (2005). A review of appendicularians as prey of invertebrate and fish predators. En G. Gorsky, M. J. Youngbluth, y D. Deibel (Eds.), *Response of Marine Ecosystems to Global Change: Ecological Impact of Appendicularians* (pp. 360-435). Éditions Scientifiques.
- Sandoval-Navarrete, C. A., Hernández Márquez, S., Zamudio-Resendiz, M. E., Núñez Resendiz, M. L., Márquez-Valdelamar, L. M., y Sentíes, A. (2024). Nuevos registros de Appendicularia (Urochordata) y otras especies de zooplancton en el Pacífico tropical mexicano. *Acta Zoológica Lilloana* 68(2), 306-341. <https://doi.org/10.30550/j.azl/1974>
- Sato, R., Tanaka, Y., y Ishimaru T. (2001). House Production by *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) Under Laboratory Conditions. *Journal of Plankton Research* 23(4), 415-423. <https://doi.org/10.1093/plankt/23.4.415>
- Spinelli, M., Guerrero, R., Pájaro, M., y Capitanio, F. (2013). Distribution of *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) associated with a coastal frontal system (39°- 41°S) of the SW Atlantic Ocean in the spawning area of *Engraulis anchoita* anchovy. *Brazilian Journal of Oceanography* 61(2), 141-148. <https://doi.org/10.1590/S1679-87592013000200006>
- Spinelli, M., Derisio, C., Martos, P., Pájaro, M., Esnal, G., Mianzán, H., y Capitanio, F. (2015). Diel vertical distribution of the larvacean *Oikopleura dioica* in a North Patagonian tidal frontal system (42-45°S) of the SW Atlantic Ocean. *Marine Biology Research* 11(6), 633-643. <https://doi.org/10.1080/17451000.2014.978338>
- Troedsson, C., Bouquet, J.-M., Aksnes, D. L., y Thompson, E. M. (2002). Resource allocation between somatic growth and reproductive output in the pelagic chordate *Oikopleura dioica* allows opportunistic response to nutritional variation. *Marine Ecology Progress Series* 243, 83-91. <https://doi.org/10.3354/meps243083>
- WoRMS (World Register of Marine Species) (s. f.) Recuperado el 14 de abril de 2025. <https://doi.org/10.14284/170>

Doliólidos

Ángel Silveyra Bustamante

Universidad de Concepción, Concepción, Región del Biobío, Chile

Los miembros del orden Doliolida (del latín *dolium*, en forma de barril) son uno de los tres órdenes pertenecientes a la clase Thaliacea. El orden fue descrito por Delage y Hérouard (1898), quienes originalmente describieron a los individuos como un barril transparente, liso y pequeño, el cual se encuentra abierto por ambos extremos y se pueden observar estructuras anatómicas internas, entre las que destacaban un vaso ventral (endostilo) y



dos láminas de branquias (Figura 1). Sin embargo, algunas especies de doliólidos ya habían sido descritas anteriormente asociadas a otros grupos como moluscos o el grupo “*Zoophyten*” (actualmente no reconocido).

La primera descripción de un doliólido como especie fue realizada por Otto (1823), quien describió a *Doliolum mediterraneum* (Figura 2A, especie no reconocida) como un animal simple, gelatinoso, pequeño y en forma de barril con aparente carencia de órganos. Este espécimen fue recolectado cerca de Nápoles, Italia, y ya había sido clasificado anteriormente como parte de los “*Zoophyten*” (animales parecidos a plantas). Posteriormente, Quoy y Gaimard (1835) describieron al género *Doliolum* junto con dos nuevas especies. Sin embargo, estos autores los consideraron moluscos pelágicos en Indonesia. Quoy y Gaimard (1835) observaron la semejanza de los doliólidos con un barril, por lo cual taxonómicamente los clasificaron dentro del antiguo taxón “*Barillet*”, creando al género actualmente aceptado *Doliolum*. Dentro de este género identificaron dos nuevas especies: 1) “*Barillet Denticulé*” o barril con pequeños dientes (del francés) para la especie actualmente reconocida *Doliolum denticulatum* y 2) “*Barillet à Queue*” o barril con cola para la especie no reconocida *Doliolum caudatum* (Figura 2). La descripción se basó en su morfología, destacando las bandas musculares, aperturas en cada extremidad, presencia o ausencia de cola, así como de terminaciones lisas o dentadas.

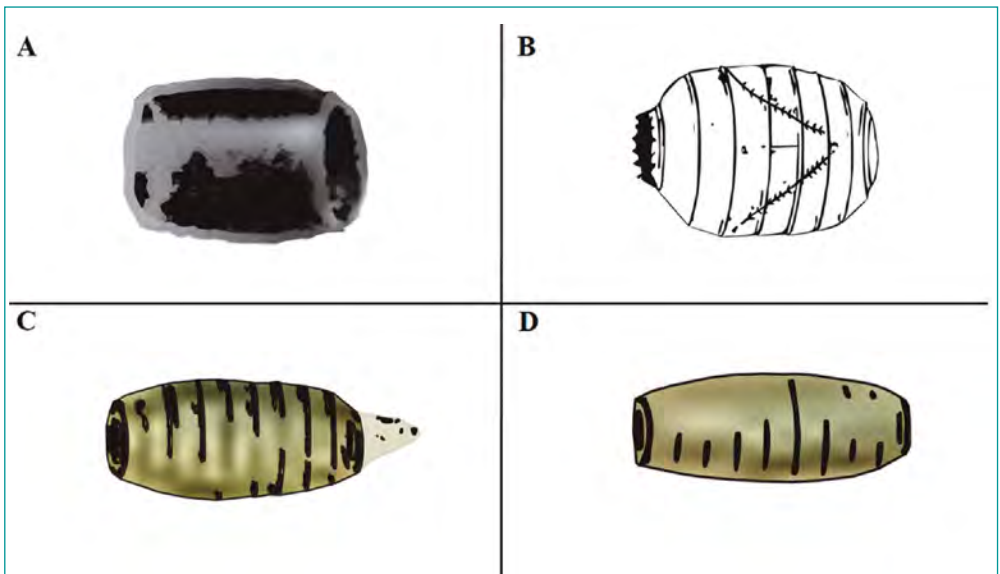


FIGURA 2. Imágenes originales redibujadas de **A** *Doliolum mediterraneum* por Otto en 1823; **B** *Doliolum denticulatum* por Quoy y Gaimard en 1835; **C** y **D** *Doliolum caudatum* por Quoy y Gaimard en 1835.

Otros autores también aportaron a las primeras investigaciones sobre doliólidos, como Krohn (1852), quien los describió como un taxón intermedio entre las ascidias bentónicas y las salpas pelágicas, además de describir tres nuevas especies, entre ellas la actualmente reconocida *Doliolina muelleri* (descrita como *Doliolum muelleri*). Asimismo, Claus (1876) describió detalladamente la anatomía interna de los doliólidos y propuso el orden “*Cyclomyaria*”, que posteriormente fue identificado como sinonimia del orden Doliolida. Actualmente, el orden cuenta con dos subórdenes: Doliolidina y Doliopsidina, cada uno con dos familias (Godeaux, 2003). Doliolidina se diferencia por la presencia de una túnica más delgada, con una disposición de los órganos internos simple, músculos del I al VIII completos o abiertos, entre ocho y nueve anillos musculares y un órgano vibrátil enfrente del cerebro; mientras que Doliopsidina cuenta con una túnica más gruesa, músculo III abierto en forma de S, solamente cinco anillos musculares, un órgano vibrátil detrás del cerebro y la presencia de pigmentos (Godeaux, 2003).

Morfología

Los doliólidos (Figura 3) presentan un cuerpo pequeño y apariencia transparente; su morfología varía entre la forma de barril y una estructura esférica y alargada. Cuentan con dos sifones, uno bucal y otro atrial, situados en ambos extremos del organismo. Se caracterizan por tener entre cinco y nueve bandas musculares paralelas en todo el cuerpo, las cuales pueden o no rodearlo por completo, y un ganglio dorsal (cerebro), que no se presenta

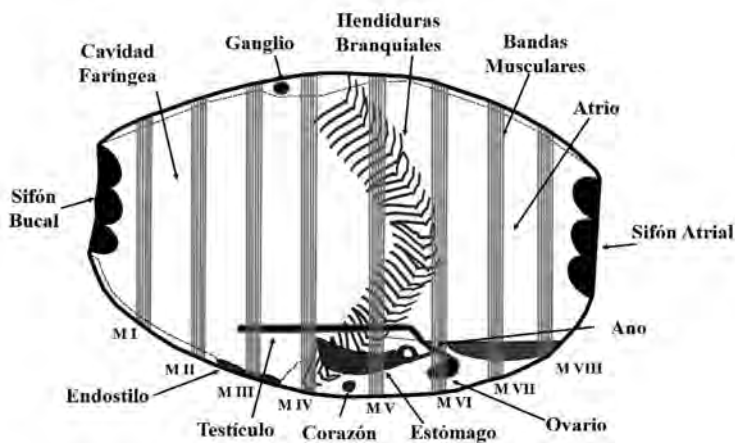


FIGURA 3. Morfología de un gonozooide de un doliólido.

durante la fase larvaria. Su cavidad corporal se observa dividida por una cavidad faríngea anterior de mayor espacio y una cavidad atrial posterior de menor espacio, separadas por un par de hendiduras branquiales ciliadas transversales. Presentan un endostilo simplificado con dos bandas ciliadas en el borde ventral. El tracto digestivo simplificado consiste en un estómago, esófago, intestino y ano. Presentan un corazón y durante la fase reproductiva sexual (gonozooides) desarrollan órganos sexuales: testículos y ovarios, debido a que son hermafroditas (Codeaux, 1998; Barnes *et al.*, 2001).

Asimismo, los doliólidos cuentan con una túnica transparente y gelatinosa, de consistencia blanda y frágil, con un grosor de entre 1 y 2 μm . Está hecha de celulosa tipo I con una alta cristalinidad, lo que la hace más liviana, adaptada para la vida pelágica (Hirose *et al.*, 1999).

Pese a que los doliólidos comparten una morfología tradicional de barril, cabe destacar una excepción morfológica recientemente descrita. Robison *et al.* (2005a) describieron el nuevo género *Pseudusa* del suborden Doliopsidina con una única especie *P. bostigrinus*. Esta especie fue encontrada en el Pacífico norte, aproximadamente entre 1161 y 1890 m de profundidad; el hábitat batipelágico generó que el doliólido desarrollara variantes morfológicas y adoptara una forma acampanada de medusa diferente a la forma tradicional de barril (Figura 4). Robison *et al.* (2005a) describen que esta especie cuenta con únicamente cuatro bandas musculares, aparte de un sifón bucal y una

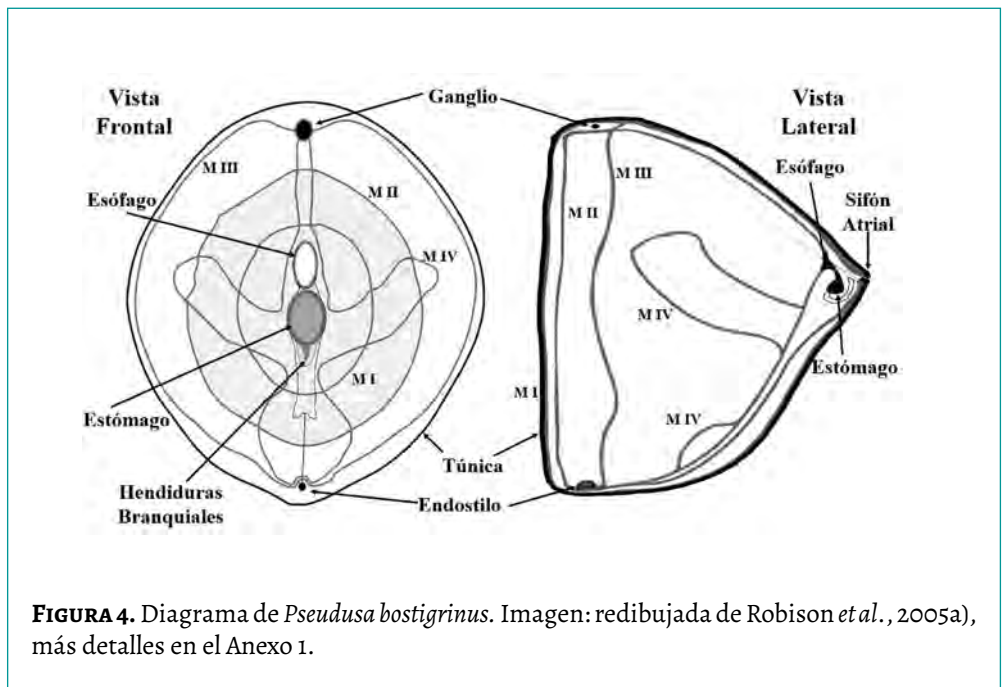


FIGURA 4. Diagrama de *Pseudusa bostigrinus*. Imagen: redibujada de Robison *et al.*, 2005a), más detalles en el Anexo 1.

cavidad faríngea de mayor proporción respecto a la parte atrial reducida. Las branquias, al igual que el endostilo, se encuentran reducidas también, ubicándose en el centro de la cavidad faríngea. De las cuatro bandas musculares (M), los autores mencionan que el músculo entre el MI y MII es muy flexible; esto aumenta su diámetro, que simula así el velo de una medusa expandible. Esta flexibilidad entre MI y MIII le permite al doliólido realizar un movimiento similar al de la propulsión de una medusa. En observaciones de laboratorio de esta especie se logró documentar cómo este doliólido abandona la forma tradicional de alimentación por filtración (reducción de endostilo y hendiduras branquiales) para emplear un modo de alimentación mediante la expansión de su apertura bucal orientada hacia arriba, formando un canasto en el que entra la materia suspendida. Asimismo, la expansión del MI y MII y la contracción del MIV permiten que el doliólido cuente con un nado activo (Robison *et al.*, 2005a).

Ciclo de vida

Los doliólidos desarrollan un ciclo de vida complejo y polimórfico, con reproducción asexual y sexual. Dentro de las diferentes etapas morfológicas de los doliólidos se encuentran 1) la etapa larvaria, seguida de cuatro formas en la etapa adulta: 2) oozoide (nodriza joven), el cual se transforma en una nodriza madura dando lugar a los 3) trofozooides, 4) forozooides y 5) gonozooides (Figura 5). Las larvas y los oozooides son el resultado de la fertilización de un huevo por reproducción sexual, mientras que el resto de zooides son el resultado de una gemación por reproducción asexual (Pickett *et al.*, 2024).

De la fertilización del huevo surge la larva, de morfología muy similar a la larva de las ascidias o a la de un renacuajo; los doliólidos son los únicos taliáceos que cuentan con esta etapa larval (Pickett *et al.*, 2024). Las larvas constan de dos regiones: el cefalenterón (tronco anterior), inicialmente carente de órganos digestivos y de sistema nervioso (los cuales se desarrollan conforme crece la larva), y una cola posterior muscular con función locomotora (Godeaux, 2003). Una vez que la larva madura, da paso al oozoide o nodriza joven, etapa en la cual termina de desarrollarse la anatomía interna del doliólido y ya cuenta con la forma tradicional de barril, el cefalenterón se ensancha y algunos órganos se van especializando, tales como el ganglio dorsal y el endostilo; además se desarrollan las cavidades faríngeas y atriales, así como los sifones, las hendiduras branquiales y las bandas musculares (Godeaux, 2003). Conforme el oozoide madura, da lugar a la nodriza madura, que se diferencia por la pérdida de órganos internos (con la conservación únicamente del ganglio y del endostilo), la fusión o ensanchamiento de las bandas musculares y la presencia de un cadóforo, estructura que se desarrolla en la parte dorsal posterior de la nodriza en forma de tallo o cola y puede llegar a medir 15 cm (Godeaux, 2003; Pickett *et al.*, 2024).

La nodriza madura se especializa en la locomoción y la reproducción asexual por medio de la gemación, lo que da origen a diferentes zooides con funciones especializadas

(Godeaux, 2003). Los trofozooides emergen en dos filas a cada lado del cadóforo y cuentan con una anatomía simplificada en forma de “cuchara”, con un sifón bucal y hendiduras branquiales de mayor tamaño, ya que estos zooides se especializan en la alimentación y nutrición de la nodriza por medio de un tallo peduncular que los mantiene unidos a ella (Pickett *et al.*, 2024). De igual manera, en la parte media posterior del cadóforo se desarrollan los forozooides, zooides con la morfología tradicional de barril, también unidos al cadóforo por un tallo peduncular. Los forozooides se alimentan de los nutrientes proporcionados por los trofozooides hasta que completan su maduración y son capaces de alimentarse de manera independiente; durante este tiempo, en la parte posterior de los forozooides se forman los brotes de gonozooides (Godeaux, 2003, Pickett *et al.*, 2024). Una vez maduros, los forozooides se separan de la nodriza y tienen la función de nutrir y transportar a los gonozooides, los cuales pueden llegar a ser docenas. Los gonozooides maduran en un doliólido hermafrodita y cuando son capaces de alimentarse se separan del forozoide para adoptar una vida libre. Una vez maduros, los gonozooides se reproducen de manera sexual y dan lugar a un huevo; dependiendo de la especie, la fecundación puede ser interna o externa. A partir de ese huevo se desarrolla la larva, con lo que se completa el ciclo de vida (Figuras 5 y 6) (Pickett *et al.*, 2024).

Este complejo ciclo de vida de los doliólidos ha sido difícil de estudiar, sin embargo, gracias a estudios en laboratorio se han logrado determinar las tasas de crecimiento, principalmente en la reproducción asexual. Una vez que el cigoto es fecundado, pasan entre cinco y seis días para que la larva eclosione; esta larva metamorfosea rápidamente

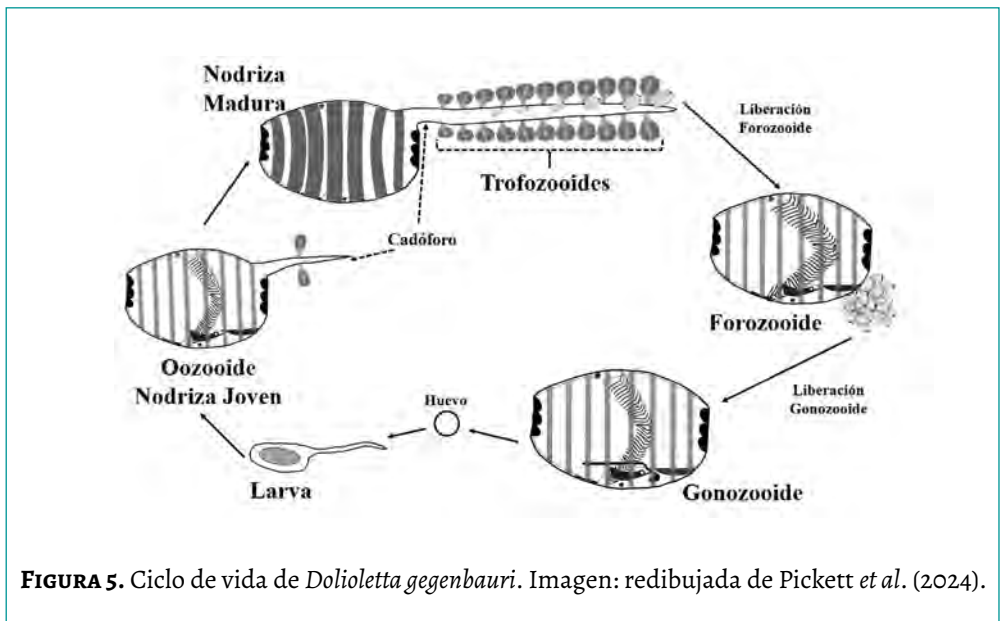


FIGURA 5. Ciclo de vida de *Doliolletta gegenbauri*. Imagen: redibujada de Pickett *et al.* (2024).

y en dos días puede observarse el oozoide (Paffenhöfer y Gibson, 1999). Pasados tres días se observa una nodriza joven con el cadóforo y dos trofozooides en desarrollo (Figura 5), con lo que se pasa de la larva a una nodriza joven en solo cinco días. El tiempo de desarrollo de la nodriza madura, así como del cadóforo con los trofozooides y los forozooides, es de entre cinco y siete días. Una vez madura la nodriza, los trofozooides crecen cada día y dos días después se desarrollan los primeros forozooides (Paffenhöfer y Gibson, 1999; Walters *et al.*, 2019). Después de entre seis y nueve días, la nodriza cuenta con hasta 85 trofozooides (Figura 6), que brindan el alimento suficiente para que se liberen los primeros forozooides maduros, proceso que puede durar de tres a cinco días en promedio, ya que se pueden liberar hasta 60 forozooides al día. Una vez liberados, los forozooides desarrollan un conglomerado de gonozooides en tres días (Figura 7A). Los gonozooides maduran y son liberados según las condiciones del medio (Figura 7B), con una liberación, en condiciones óptimas, de entre 9 y 14 gonozooides al día durante un periodo de entre 8 y 18 días (Paffenhöfer y Köster, 2011). Los gonozooides liberados maduran dependiendo de las condiciones del medio, y cuando las gónadas femeninas y masculinas están completamente desarrolladas, liberan entre 10 y 14 huevos al día junto a descargas intermitentes de esperma, lo que resulta en la fecundación y el desarrollo de una larva, con lo que se completa el ciclo (Paffenhöfer y Köster, 2011).



FIGURA 6. Nodriza madura (Nm) de un doliólido con trofozooides (Tz) y forozooides (Fz) sobre cadóforo. Imagen: Phil Lemley ([instagram.com/ocean_phil/](https://www.instagram.com/ocean_phil/)).

Observaciones en series temporales y experimentos de laboratorio han permitido determinar las condiciones óptimas de reproducción y de fecundidad de los doliólidos. En el medio ambiente, se han relacionado incrementos en la densidad de doliólidos con la estratificación de la columna de agua y con proliferaciones de fitoplancton (Deibel y Lowen, 2012). Gibson y Paffenhöfer (2002) determinaron en experimentos de laboratorio que las condiciones óptimas de temperatura para *D. gegenbauri* se encontraban entre 16.5 °C y 20 °C, rango en el que la cantidad de oozoides formados en las diferentes etapas asexuales era mayor, al igual que su longevidad y tamaño; a partir de 25 °C, los nuevos oozoides eran menos numerosos, más pequeños y con menor longevidad. Por otro lado, determinaron que la concentración de alimento también desempeña un papel importante. En concentraciones menores a 7 $\mu\text{g C l}^{-1}$ los forozooides contaban con una mayor longevidad (~ 36 días), pero la producción de gonozooides era menor (2.4 gonozooides al día), mientras que en concentraciones mayores a 160 $\mu\text{g C l}^{-1}$ se invertía esta relación, con una longevidad del forozoide menor (~ 7 días) pero una liberación de gonozooides de mayor tamaño y en mayor número (~ 11 gonozooides al día). En concentraciones intermedias, entre 20 y 60 $\mu\text{g C l}^{-1}$, los forozooides contaban con una longevidad de entre 17 y 24 días, mientras que lograban liberar de 5 a 8 gonozooides al día, con lo que esta concentración resulta idónea para la reproducción asexual en laboratorio.

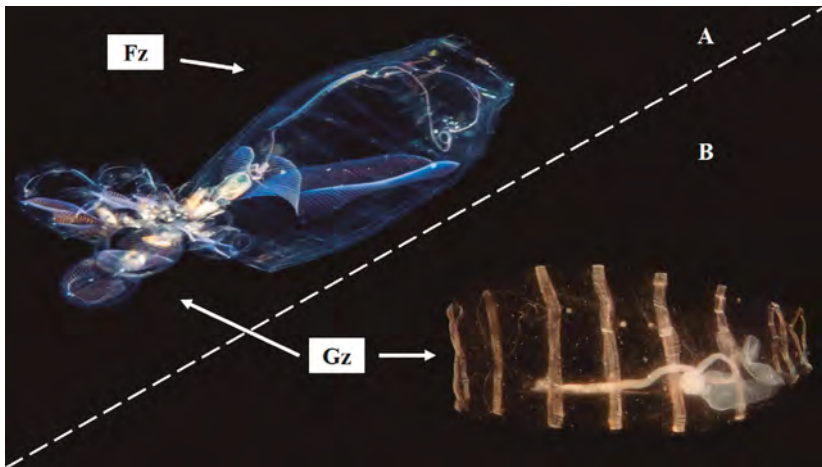
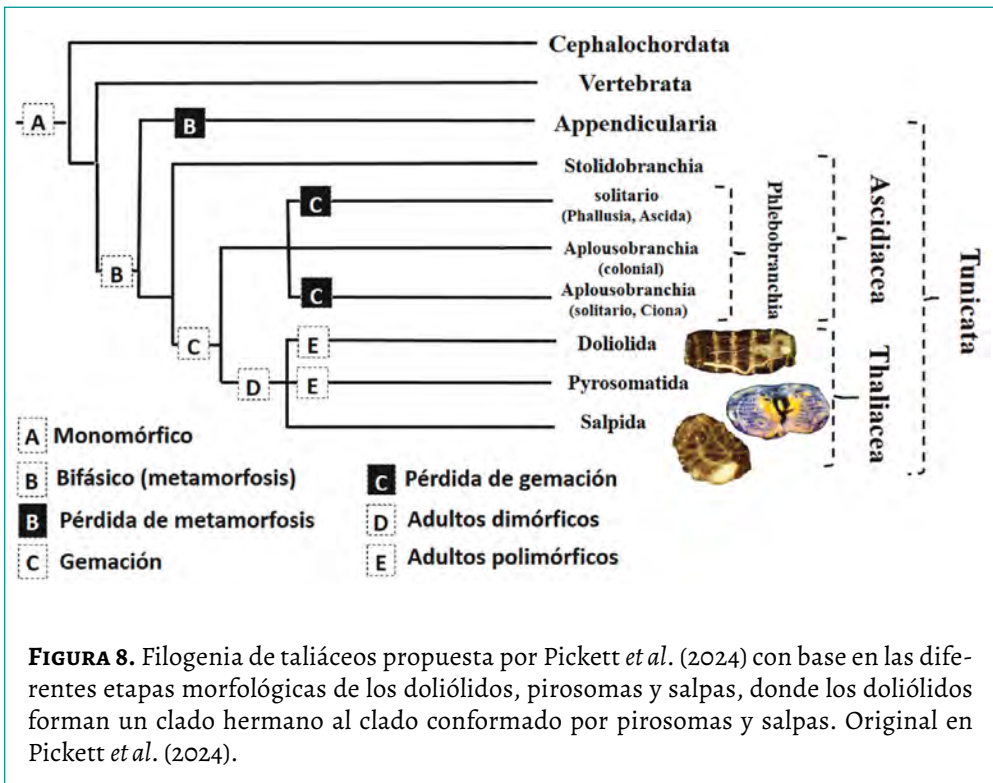


FIGURA 7. A Forozoide (Fz) de *Doliolletta gegenbauri* con racimo de gonozooides (Gz); **B** Gonozoide maduro de *Doliolum denticulatum*. Espécimen colectado frente a Baja California, México, al sur de la Corriente de California. Imagen: **A** Linda Ianniello (<https://lindaiphotography.com/>).

Filogenia

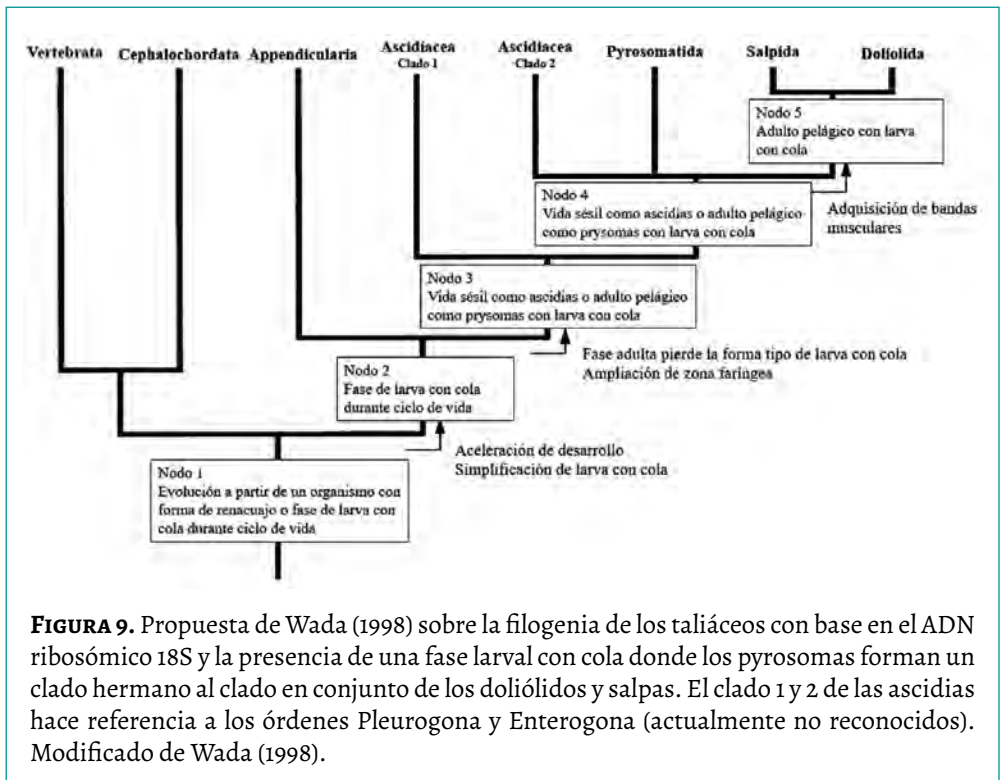
Debido a la naturaleza frágil de los doliólidos, a su difícil preservación y cultivo, a la falta de estandarización en metodologías para el grupo y al maltrato ocasionado por las técnicas de recolecta, la información sobre la filogenia de los doliólidos es escasa. Yokobori *et al.* (2005) describieron por completo el ADN mitocondrial de *Doliolum nationalis*, el cual fue comparado con ADN de ascidias para encontrar indicios sobre el antecesor común a los tunicados. Entre sus resultados, encontraron que *D. nationalis* comparte con el grupo de las ascidias filobranquios o “*Phlebobranchs*” 12 genes mitocondriales que codifican proteínas. Con base en el resultado de estos genes mitocondriales y al compartir genes con los doliólidos, los autores concluyen que las ascidias pasarían de ser un grupo monofilético a uno polifilético y que el antecesor común sería un organismo sésil, semejante a las ascidias actuales, y que la vida pelágica de los taliáceos habría evolucionado posteriormente (Yokobori *et al.*, 2005; Govindarajan *et al.*, 2011).

En la filogenia de los taliáceos (Thaliacea), conformada por las salpas, pirosoomas y doliólidos, también han existido problemas y teorías contradictorias. La mayoría de las investigaciones coinciden en que los taliáceos son un grupo monofilético (Govindarajan *et al.*, 2011; DeBiasse *et al.*, 2020; Pickett *et al.*, 2024). DeBiasse *et al.* (2020), con base en



datos transcriptómicos (ARN mensajero), determinaron que los doliólidos son un grupo hermano del clado que incluye a las salpas y los pirosonas, coincidiendo con Pickett *et al.* (2024), quienes con base en estudios genéticos sobre el polimorfismo de los tunicados (taliáceos, ascidias y apendiculares) señalan que los doliólidos forman un clado hermano al de los pirosonas y salpas, por las diferentes etapas morfológicas que presentan durante su ciclo de vida (Figura 8).

Sin embargo, esta teoría contradice lo propuesto por Govindarajan *et al.* (2011), quienes señalan que los pirosonas forman un clado hermano del grupo conformado por los doliólidos y las salpas, debido a la adquisición de bandas musculares por parte de ambos grupos. De igual manera, los análisis genéticos basados en ADN ribosómico 18S respaldan esta relación filogenética (Wada, 1998; Damian-Serrano *et al.*, 2023) (Figura 9). En este contexto, la relación filogenética que agrupa a pirosonas, doliólidos y salpas como clados hermanos sugiere que estos linajes comparten innovaciones evolutivas —como las bandas musculares asociadas a la propulsión— derivadas de un antecesor común que, a su vez, descendía de un tunicado primitivo sésil, que habría sido morfológicamente similar a las ascidias actuales (Wada, 1998; Yokobori *et al.*, 2005). Como se observa, la escasez de información, secuenciación y protocolos de investigación sobre



tunicados genera discrepancias entre las teorías propuestas en diferentes investigaciones. Entre los taliáceos, los doliólidos son los menos estudiados, tanto en lo relativo a su ciclo de vida como genéticamente, y varios autores ya han expresado la falta de atención a este grupo que podría ser clave para entender no solo la filogenia de taliáceos sino también la de tunicados y cordados (Godeaux, 2003; Govindarajan *et al.*, 2011).

Ecología

Los doliólidos, al igual que otros organismos del zooplancton gelatinoso, han empezado a llamar la atención por su importancia ecológica. Los doliólidos cuentan con una distribución cosmopolita, desde aguas someras y neríticas hasta las zonas pelágicas (Purushothaman *et al.*, 2017) y batipelágicas (Robison *et al.*, 2005a). Su amplia distribución y su complejo ciclo de vida, que les permite producir nuevas generaciones en poco tiempo, les han conferido la capacidad de adaptarse rápidamente al medio ambiente y a los cambios oceanográficos (Paffenhöfer, 2013).

Pinchuk *et al.* (2021) reportan una baja presencia de doliólidos (< 0.05 ind. m^{-3}) durante condiciones promedio en el golfo de Alaska y un incremento de sus poblaciones solamente durante eventos de surgencia en primavera. Sin embargo, durante la onda caliente (“The Blob”) que se presentó durante 2014-2016, la abundancia de *Dolioletta tritonis* se incrementó hasta > 100 ind. m^{-3} , mostrando una asociación de los doliólidos con el aumento de la temperatura, la alta salinidad de la corriente de Alaska y giros locales que permitieron el desarrollo de esta especie. Deibel (1985) reportó la presencia de proliferaciones de *D. gegenbauri* de hasta > 1000 ind. m^{-3} en las regiones de frentes entre corrientes frías y calientes formados por los remolinos que se desprenden de la corriente del Lazo del golfo de México. Estas proliferaciones estaban relacionadas con procesos de mezcla entre la corriente del Lazo y remolinos locales que favorecieron la reproducción asexual de los doliólidos. Pitt *et al.* (2023) reportan que los doliólidos aumentaron su abundancia en otoño de 2021 respecto a la primavera de 2019 en la corriente del este de Australia, lo que se debió principalmente a un flujo más cálido en la zona costera y a condiciones más productivas en la costa. Asimismo, reportan que hay una diferenciación en la distribución costa-océano de los diferentes taliáceos. Los doliólidos fueron más abundantes sobre la plataforma continental, en zonas más productivas y con una mayor saturación de partículas orgánicas suspendidas, y fueron más tolerantes a estas condiciones; por otro lado, las salpas se encontraron más alejadas de la plataforma continental, asociadas a concentraciones mayores de clorofila relacionada con remolinos y a frentes. Por último, los piro-somas estuvieron en las condiciones más oligotróficas, lejos de la costa, lo que indica una separación de los taliáceos según las diferentes condiciones oceanográficas.

Proliferaciones de tal magnitud tienen consecuencias ecológicas importantes. Haskell *et al.* (1999), mediante modelación de niveles tróficos, reportan que los incrementos rápidos de doliólidos inhiben las proliferaciones de otros organismos zooplanctónicos

herbívoros como copépodos, lo que afecta la producción secundaria como consecuencia de la competencia con los doliólidos por el alimento. Asimismo, las tasas de consumo de los doliólidos durante las altas proliferaciones pueden alcanzar diariamente entre el 14 y el 120 % de la producción primaria (Deibel, 1985; Takahashi *et al.*, 2015), superando la capacidad de renovación del fitoplancton, provocando así un desbalance entre la producción primaria y secundaria del medio. Contrario a lo que se creía, los doliólidos cuentan con una alimentación selectiva y muy diversa.

Análisis genéticos del contenido estomacal de *D. gegenbauri* (Walters *et al.*, 2018) revelan diferentes fuentes de alimento para la especie: no solamente fitoplancton, sino también algunos invertebrados como hidrozooos, copépodos o peces. Estos últimos representaron el 21.5% de la dieta, las diatomeas representaron el 24.7% mientras que los picodinoflagelados (< 3 micrómetros) representaron el 28.7%, siendo estos últimos los más consumidos por los doliólidos. Asimismo, encontraron que *D. gegenbauri* puede llegar a almacenar concentraciones de diatomeas en su intestino, incluso mayores que las del medio ambiente de donde se alimenta, siendo los gonozoides los que almacenaban las mayores concentraciones de diatomeas (Walters *et al.*, 2018). Los autores concluyeron que los productores primarios de tamaño menor a 8 μm benefician el crecimiento asexual de los gonozoides, lo que favorece la proliferación de los doliólidos en el océano. Asimismo, Conley *et al.* (2018) demostraron que los taliáceos tienen una alimentación selectiva, la cual depende del tamaño, forma y propiedades de la superficie de la partícula; además, los doliólidos y las salpas pueden alejarse de una partícula nadando hacia atrás para evitar consumirla.

Pese a que las proliferaciones de doliólidos tienen un impacto en la producción primaria y secundaria del océano, se ha reportado que alcanzan una duración máxima de nueve días (Deibel, 1985). Durante las proliferaciones de los doliólidos y otros tunicados, el carbono orgánico particulado producido durante la excreción puede llegar a representar hasta el 72 % (3.3-4.5 PgC y^{-1}) de total anual de toda la materia orgánica que se hunde, lo que brinda alimento en zonas donde es escaso, como debajo de la zona eufótica, las zonas oceánicas y el fondo marino (Luo *et al.*, 2020). Asimismo, después de una proliferación, los cadáveres generados que empiezan a hundirse pueden llegar a contribuir con un 8 a 17 % (16-29 $\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$) al día del carbono orgánico particulado en los primeros 150 m de profundidad (Takahashi *et al.*, 2015). Esto refleja la importancia ecológica de los doliólidos en la transferencia de energía y los ciclos biogeoquímicos en la columna de agua, tanto en la zona superficial como en las zonas mesopelágicas y abisales.

Las interacciones simbióticas de los doliólidos con otras especies han sido pobremente estudiadas, y la mayoría de las descritas se basan en relaciones de competencia (Haskell *et al.*, 1999) o de parasitismo (Walters *et al.*, 2018). Sin embargo, Raskoff y Robison (2005) describieron una nueva especie de hidrozoo *Bythotiara dolioeques* (pólipo del superorden Anthoathecata) y designaron el nombre específico en referencia a la nueva especie de doliólido *Doliolula equus* (suborden Doliopsidina) (Robison *et al.*, 2005b) debido a que se encontró una relación mutualista entre el doliólido y el pólipo hidrozoo. La

presencia de estos pólipos se registró en más de 500 doliólidos, fijados mediante protuberancias en la base del hidrocaule, cerca del sifón bucal del doliólido. Estas protuberancias se extienden como raíces a través de la túnica del doliólido, y de ellas surgen tentáculos autónomos. Se desconoce cómo llegó el pólipo al doliólido, pero se cree que la plánula se fijó en la túnica de *D. equus* o que la plánula logró evitar ser digerida por el doliólido (Raskoff y Robison, 2005).

La relación mutualista entre estas especies se debe a que el pólipo dispone de una superficie de fijación libre de competencia con otros organismos bentónicos; además, cuenta con una fuente de alimento sin competencia al encontrarse en una zona pelágica y cerca del sifón bucal del doliólido, lo que le permite aprovechar directamente las corrientes de filtración que este genera. Por otro lado, el doliólido cuenta con una armadura de tentáculos autónomos en el cuerpo, los cuales lo protegen de depredadores potenciales. Asimismo, el pólipo beneficia a la nutrición del doliólido debido a que logra capturar presas más grandes que el doliólido es incapaz de digerir, y cuando esta materia es digerida, los desechos del pólipo llegan directamente al sifón bucal del doliólido (Raskoff y Robison, 2005). Esta es la primera relación mutualista reportada entre un hidrozoo y un tunicado pelágico. Para más detalles e ilustraciones, ver Anexo 2.

Taxonomía

El orden Doliolida está compuesto por 25 especies reconocidas con una distribución global (Purushothaman *et al.*, 2017). Estas se dividen en dos subórdenes: Doliolidina Godeaux, 1996 y Doliopsidina Godeaux, 1996. El suborden Doliolidina cuenta con dos familias: Doliolidae Bronn, 1862, con cuatro géneros, y Doliopsoididae Godeaux, 1996, con un género, mientras que el suborden Doliopsidina cuenta con tres familias: Doliolunidae Robison, Raskoff y Sherlock, 2005, con un género; Doliopsidae Godeaux, 1996, con dos géneros, y Paradoliopsidae Godeaux, 1996, con un género (Purushothaman *et al.*, 2017).

A continuación se describen los principales subórdenes y sus familias con base en Godeaux (2003) y Pickett *et al.* (2024).

Filo Chordata Bateson, 1885

Subfilo Tunicata Lamarck, 1816

Clase Thaliacea Nielsen, 1995

Orden Doliolida Delage y Hérouard, 1898

Suborden Doliolidina Godeaux, 1996: cuerpo totalmente en forma de barril más largo que ancho, con 8 a 9 bandas musculares completas, órganos internos visibles y el órgano vibrátil enfrente del ganglio

Familia Doliolidae Bronn, 1862

Oozoide o nodriza: 9 bandas musculares, MVII incompleto dorsalmente con

extremos dirigidos a la zona atrial, ganglio frente a MV, presencia de cadóforo. Forozooide o gonozooide: 8 bandas musculares completas y paralelas, sin cadóforo, órganos internos presentes, ganglio frente a MIV. (Figura 10A).

Familia Doliopsoididae Godeaux, 1996: 8 bandas musculares, algunas bandas fusionadas entre sí o incompletas (MV-VI-VII), órganos internos presentes, ganglio frente a MIII (Figura 10B).

Suborden Doliopsidina Godeaux, 1996: cuerpo más globoso igual de largo que ancho, 5 bandas musculares, banda del MIII incompleta y en forma de S, órgano vibrátil detrás del ganglio:

Familia Doliopsidae Godeaux, 1996: cuerpo más ancho que largo, MIII corto en forma de S, órgano vibrátil detrás del ganglio (Figura 10C).

Familia Paradoliopsidae Godeaux, 1996: cuerpo más largo que ancho, MIII largo en forma de S, dos agregaciones de pigmentos al final del endostilo, órgano vibrátil a la derecha y detrás del ganglio (Figura 10D).

Familia Doliolunidae Robison, Raskoff & Sherlock, 2005: cuerpo en forma de campana más ancho que largo, 4 bandas musculares, sifón bucal más grande que el sifón atrial, endostilo y hendiduras branquiales reducidas, MIV contorneado que cubre la zona dorsal y lateral (Figura 4).

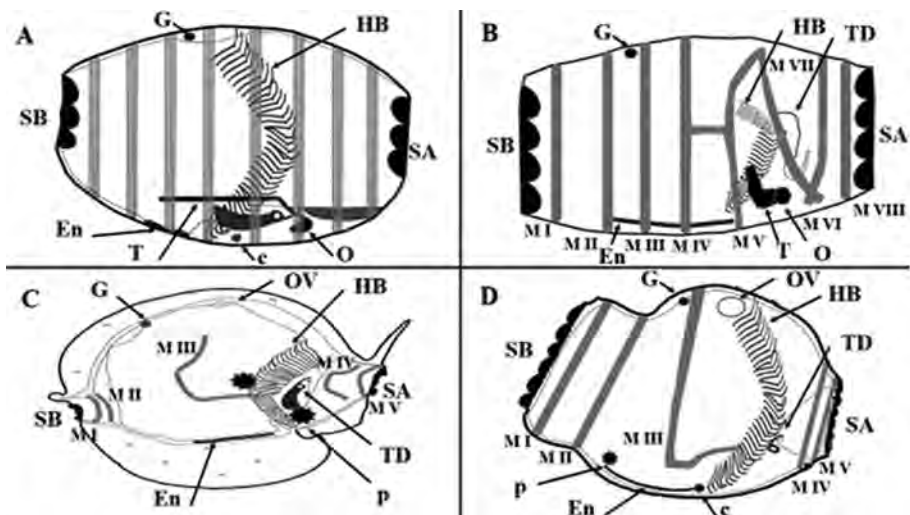


FIGURA 10. A gonozooide de *Doliolum denticulatum*; B gonozooide de *Doliopsoides meteori*; C gonozooide de *Doliopsis rubescens*; D gonozooide de *Paradoliopsis harbisoni*. Leyendas: c corazón; En endostilo; HB hendiduras branquiales; G ganglio; O ovario; OV órgano vibrátil; p pigmentos; SA sifón anal; SB sifón bucal; T testículo; TD tracto digestivo. Imagen: redibujada de Godeaux, 2003.

Referencias

- Barnes, R. S. K., Calow, P., Olive, P. J. W., Golding, D. W., y Spicer, J. I. (2001). *The Invertebrates: A Synthesis*. Blackwell Science Ltd. https://www.google.com.mx/books/edition/The_Invertebrates/YLxJETTBCSsC?hl=en&gbpv=1
- Claus, C. (1876). *Grundzüge der Zoologie*. N. G. Elwert'sche Universitäts-Buchhandlung. <https://dn790005.ca.archive.org/o/items/grundzgederzoo01claus/grundzgederzoo01claus.pdf>
- Conley, K. R., Lombard, F., y Sutherland, K. R. (2018). Mammoth grazers on the ocean's minuteness: a review of selective feeding using mucous meshes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 258(1878), 20180056. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0056>
- Damian-Serrano, A., Hughes, M., y Sutherland, K. R. (2023). A New Molecular Phylogeny of Salps (Tunicata: Thaliacea: Salpida) and the Evolutionary History of Their Colonial Architecture. *Integrative Organismal Biology* 5(1), obad037. <https://doi.org/10.1093/iob/obad037>
- DeBiasse, M. B., Colgan, W. N., Harris, L., Davidson, B., y Ryan, J. F. (2020). Inferring Tunicate Relationships and the Evolution of the Tunicate Hox Cluster with the Genome of *Corella inflata*. *Genome Biology and Evolution* 12(6), 948-964. <https://doi.org/10.1093/gbe/evaa060>
- Deibel, D. (1985). Blooms of the pelagic tunicata, *Doliolletta gegenbauri*: Are they associated with Gulf Stream frontal eddies? *Journal of Marine Research* 43(1), 211-236.
- Deibel, D., y Lowen, B. (2012). A review of the life cycles and life-history adaptations of pelagic tunicates to environmental conditions. *ICES Journal of Marine Science* 69(3), 358-369. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr159>
- Delage, Y., y Hérouard, E. (1898). *Les Procordés* (Tomo VIII). *Traité de Zoologie Concrète*. Librairie C. Reinwald. https://dn720203.ca.archive.org/o/items/b21984657_0008/b21984657_0008.pdf
- Gibson, D. M., y Paffenhöfer, G.-A. (2002). Asexual reproduction of the doliolid, *Doliolletta gegenbauri* Uljanin (Tunicata, Thaliacea). *Journal of Plankton Research* 24(7), 703-712. <https://doi.org/10.1093/plankt/24.7.703>
- Godeaux, J. E. A. (1998). The genus *Doliolina* (Thaliacea: Doliolida). *Journal of Plankton Research* 20(9), 1757-1766. <https://doi.org/10.1093/plankt/20.9.1757>
- Godeaux, J. E. A. (2003). History and revised classification of the orden Cyclomaria (Tunicata, Thaliacea, Doliolida). *Bulletin van Het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen* 73, 191-222.
- Govindarajan, A. F., Bucklin, A., y Madin, L. P. (2011). A molecular phylogeny of the Thaliacea. *Journal of Plankton Research* 33(6), 834-853. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq157>
- Haskell, E., Hofmann, E., Paffenhöfer, G., y Verity, P. (1999). Modeling the effects of doliolids on the plankton community structure of the southeastern US continental shelf. *Journal of Plankton Research* 21(9), 1725-1752. <https://doi.org/10.1093/plankt/21.9.1725>
- Hirose, E., Kimura, S., Itoh, T., y Nishikawa, J. (1999). Tunic Morphology and Cellulosic Components of Pyrosomas, Doliolids, and Salps (Thaliacea, Urochordata). *The Biological Bulletin* 196(1), 113-120. <https://doi.org/10.2307/1543173>

- Krohn, A. (1852). Ueber die Gattung Doliolum und ihre Arten, *Archiv für Naturgeschichte* 8(1), 53-65. https://www.zobodat.at/pdf/Archiv-Naturgeschichte_18-1_0053-0065.pdf
- Luo J. Y., Condon R. H., Stock C. A., Duarte C. M., Lucas C. H., Pitt K. A., y Cowen R. K. (2020). Gelatinous Zooplankton-Mediated Carbon Flows in the Global Oceans: A Data-Driven Modeling Study. *Global Biogeochemical Cycles* 34(9), e2020GB006704. <https://doi.org/10.1029/2020GB006704>
- Otto, A. W. (1823). Beschreibung einiger neuen Mollusken und Zoophyten, *Nova Acta Physico-Medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum* XI, 273-314). <https://ia801704.us.archive.org/14/items/novaactaphysicom11182kais/novaactaphysicom11182kais.pdf>
- Paffenhöfer, G.-A., y Gibson, D. M. (1999). Determination of generation time and asexual fecundity of doliolids (Tunicata, Thaliacea). *Journal of Plankton Research* 21(6), 1183-1189. <https://doi.org/10.1093/plankt/21.6.1183>
- Paffenhöfer, G.-A., y Köster, M. (2011). From one to many: on the life cycle of *Dolioletta gegenbaueri* Uljanin (Tunicata, Thaliacea). *Journal of Plankton Research* 33(7), 1139-1145. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbr001>
- Paffenhöfer, G.-A. (2013). A hypothesis on the fate of blooms of doliolids (Tunicata, Thaliacea). *Journal of Plankton Research* 35(4), 919-924. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbt048>
- Pickett, C. J., Ryan, J., y Davidson, B. (2024). Acquisition of Polymorphism in the Chordate Doliolids. *Integrative and Comparative Biology* 64(5), 1255-1268. <https://doi.org/10.1093/icb/icae101>
- Pinchuk, A. I., Batten, S. D., y Strasburger, W. W. (2021). Doliolid (Tunicata, Thaliacea) Blooms in the Southeastern Gulf of Alaska as a Result of the Recent Marine Heat Wave of 2014–2016. *Frontiers in Marine Science* 8. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.625486>
- Pitt, K. A., Lawley, J. W., Hinchliffe, C., Matis, P. A., Olguín-Jacobson, C., Arafeh-Dalmau, N., Lindholm, P., Arnold, J., y Suthers, I. M. (2023). Assemblages of pelagic thaliaceans in oceanographic features at the tropical–temperate transition zone of a western boundary current. *Journal of Plankton Research* 45(4), 677-692. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbado24>
- Purushothaman, J., Hansda, S., Dey, J., Mohan, S., Basu, A., y Venkataraman, K. (2017). An annotated checklist of Thaliaceans (Chordata: Tunicates). *Marine Biodiversity* 48, 1903-1930. <https://doi.org/10.1007/s12526-017-0698-z>
- Quoy, J. R. C., y Gaimard, J. P. (1835). Zoologie. En J. Dumont d'Urville (Ed.), *Voyage de Découvertes de L'Astrolabe* (Vol. 3, pp. 599-602). J. Tastu. <https://ia801300.us.archive.org/10/items/voyagedelacorvetzoo0302dumo/voyagedelacorvetzoo0302dumo.pdf>
- Raskoff, K., y Robison, B. H. (2005). A novel mutualistic relationship between a doliolid and a cnidarian, *Bythotiarra dolioeques* sp. nov. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85(3), 583-593. <https://doi.org/10.1017/S0025315405011513>
- Robison, B. H., Raskoff, K. A., y Sherlock, R. E. (2005a). Adaptations for living deep: a new bathypelagic doliolid, from the eastern North Pacific. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85(3), 595-602. <https://doi.org/10.1017/S0025315405011525>
- Robison, B. H., Raskoff, K. A., y Sherlock, R. E. (2005b). Ecological substrate in midwater: *Doliolula equus*, a new mesopelagic tunicate. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85(3), 603-612. <https://doi.org/10.1017/S0025315405011526>

Kingdom 85(3), 655-663. <https://doi.org/10.1017/S0025315405011586>

- Takahashi, K., Ichikawa, T., Fukugama, C., Yamane, M., Takehi, S., Okazaki, Y., Kubota, H., y Furuya, K. (2015). In situ observations of a doliolid bloom in a warm water filament using a video plankton recorder: Bloom development, fate, and effect on biogeochemical cycles and planktonic food webs. *Limnology and Oceanography* 60(5), 1763-1780. <https://doi.org/10.1002/lno.10133>
- Wada, H. (1998). Evolutionary history of free-swimming and sessile lifestyles in urochordates as deduced from 18S rDNA molecular phylogeny. *Molecular Biology and Evolution* 15(9), 1189-1194. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026026>
- Walters, T. L., Lamboley, L. M., López-Figueroa, N. B., Rodríguez-Santiago, Á. E., Gibson, D. M., y Frischer, M. E. (2018). Diet and trophic interactions of a circumglobally significant gelatinous marine zooplankter, *Doliolletta gegenbauri* (Uljanin, 1884). *Molecular Ecology* 28(2), 176-189. <https://doi.org/10.1111/mec.14926>
- Walters, T. L., Gibson, D. M., y Frischer, M. E. (2019). Cultivation of the Marine Pelagic Tunicate *Doliolletta gegenbauri* (Uljanin 1884) for Experimental Studies. *Journal of Visualized Experiments* (150), e59832. <https://doi.org/10.3791/59832>
- Yokobori, S., Oshima, T., y Wada, H. (2005). Complete nucleotide sequence of the mitochondrial genome of *Doliolum nationalis* with implications for evolution of urochordates. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34(2), 273-283. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.10.002>

Anexos



ANEXO 1. Fotografías de la morfología de *Pseudusa bostigrinus* disponibles en Robison *et al.* (2005a). Escanee código para ver.



ANEXO 2. Fotografías del pólipo *Bythotiarra dolioeques* sobre el doliólido *Doliolula equus* disponibles en Raskoff y Robison (2005). Escanee código para ver.

Pirosomas

Marina Pastor-Prieto

Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), Barcelona, España

Los organismos llamados pirosomas (del griego *pyro*, fuego, y *soma*, cuerpo) son tunicados coloniales holoplanctónicos, conocidos por sus destellos bioluminiscentes (Brodeur *et al.*, 2018; Santhanam y Ramesh, 2020; Thompson *et al.*, 2021). Junto con las salpas y los doliólidos forman parte de la clase Thaliacea (filo Chordata). Las ocho especies descritas pertenecen al orden Pyrosomatida y se clasifican en las subfamilias Pyrosomatinae (géneros *Pyrosoma* y *Pyrosomella*) y Pyrostremmatinae (género *Pyrostremma*) (Van Soest, 1981; Henschke *et al.*, 2016).

Principalmente presentan una morfología tubular, de coloración blanquecina, rosácea o amarillenta, y tienen una textura gelatinosa más o menos consistente (Esnal, 1999). Hay una gran variedad de tamaños en las colonias, desde pocos centímetros hasta 20 m de longitud (*Pyrostremma spinosum*) (Van Soest, 1981; Henschke *et al.*, 2016; DORIS, 2022). Son organismos que realizan todo su ciclo vital en la columna de agua, se han observado típicamente en las zonas epipelágica y mesopelágica superior y, aunque también se han detectado frecuentemente cerca del fondo marino, probablemente este no es su hábitat principal. Igual que otros organismos planctónicos, pueden formar densas agregaciones de colonias (*blooms*) y su distribución está principalmente dominada por corrientes, frentes, giros, etc. (Pastor-Prieto *et al.*, 2022). Su presencia se ha documentado globalmente en aguas tropicales, subtropicales y templadas, en zonas oceánicas, así como en zonas neríticas (Van Soest, 1981; Sutherland *et al.*, 2018). Entre 2017 y 2018 se detectaron grandes agregaciones de *Pyrosoma atlanticum* en el océano Pacífico, con multitud de colonias llegando a las playas y atrayendo la atención de parte de la comunidad científica (Brodeur *et al.*, 2018; Sutherland *et al.*, 2018). A pesar de ello, aún quedan por estudiar aspectos básicos de la ecología de este grupo y la mayoría de la información disponible corresponde precisamente a *P. atlanticum*, la especie más abundante y de la que se han realizado más estudios. Así, en este capítulo, los apartados de morfología y reproducción están centrados en las generalidades del grupo, mientras que los restantes contienen principalmente información sobre *P. atlanticum*, salvo que se indique lo contrario. El término “pirosoma” se refiere a los miembros del orden Pyrosomatida en general.

Morfología

Las colonias tienen forma tubular o ligeramente globular, están vacías en el interior y presentan uno de sus extremos cerrado (la zona más antigua de la colonia) y el otro abierto (Bone, 1998). Aunque el rango de tamaños es amplio, la mayoría de las colonias de *P. atlanticum* observadas en el océano Pacífico y en el mar Mediterráneo suelen medir entre 1 y 60 cm de largo (EsnaI, 1999).

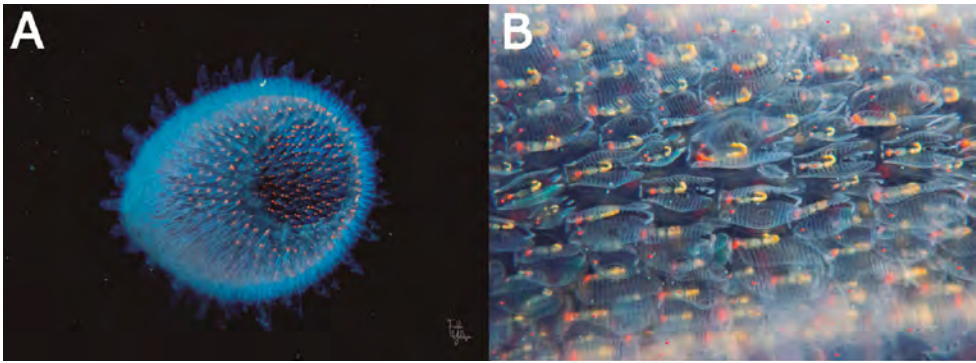


FIGURA 1. **A** Colonia de *Pyrosoma atlanticum* observada en el Caribe mexicano; **B** detalle de los ascidiozooides. Imágenes: Frida Yolotzin Jonguitud.

En la pared de las colonias de los pirosomas se disponen decenas o miles de individuos llamados ascidiozooides, de pocos milímetros de tamaño y recubiertos por una única túnica. Estos ascidiozooides presentan una morfología similar a la de las ascidias solitarias, pero con el sifón oral y el cloacal en extremos opuestos. La cavidad faríngea, con la cesta branquial en su interior, ocupa gran parte del organismo y el endostilo está orientado hacia el extremo cerrado de la colonia (orientación ventral). Igual que otros tunicados pelágicos, presentan un sistema nervioso centralizado que inerva al endostilo, la cavidad faríngea y otros órganos (Trégouboff y Rose, 1957; Bone, 1998; EsnaI, 1999). Además, disponen de fotorreceptores y órganos luminiscentes, un tema que se ha abordado en los últimos años, aunque no está claro cuál es el origen de la luz que producen (Thompson *et al.*, 2021). Los ascidiozooides son esencialmente independientes, pero se mantienen uno al lado del otro con el sifón oral orientado hacia el exterior de la colonia y el sifón cloacal hacia el interior de esta. De este modo, el agua entra por el sifón oral de los ascidiozooides, se filtra en la cavidad faríngea y es expulsada a través del sifón cloacal hacia el interior de la colonia. Finalmente, el agua sale por el extremo abierto de la colonia proporcionándole una propulsión lenta y constante (Bone, 1998; EsnaI, 1999).

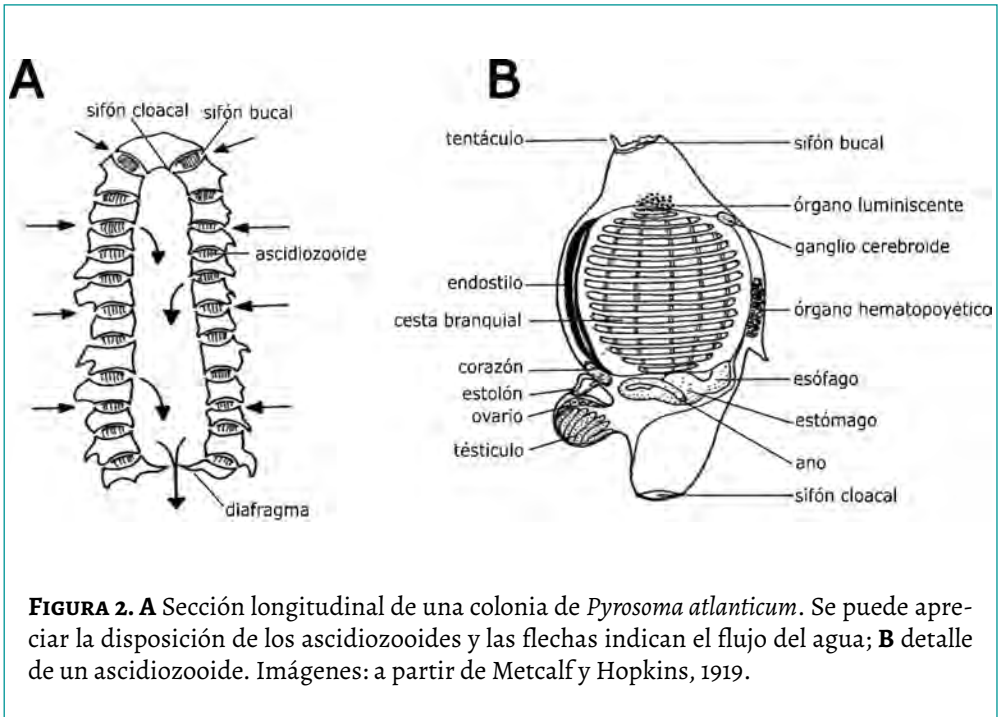


FIGURA 2. A Sección longitudinal de una colonia de *Pyrosoma atlanticum*. Se puede apreciar la disposición de los ascidiozooides y las flechas indican el flujo del agua; **B** detalle de un ascidiozoide. Imágenes: a partir de Metcalf y Hopkins, 1919.

Existen algunas diferencias generales en la morfología de ambas subfamilias, aunque también debe considerarse una elevada variabilidad en las características morfológicas. Las principales características para diferenciar entre ambas subfamilias y géneros son la morfología de la colonia y de la pared, la presencia de un diafragma en la abertura de la colonia y la ordenación de los ascidiozooides. En la subfamilia Pyrosomatinae, las colonias del género *Pyrosomella* presentan una túnica suave y los ascidiozooides se disponen en filas paralelas o en verticilos. Además, los ascidiozooides más jóvenes se sitúan en el extremo abierto de la colonia, de forma que hay una progresión de tamaños desde el extremo abierto hasta el extremo cerrado de la colonia. En cambio, las del género *Pyrosoma* no muestran un orden en la disposición de los ascidiozooides, de modo que las colonias más pequeñas están densamente empaquetadas, y presentan algunas protuberancias en la túnica. Las colonias de esta subfamilia (Pyrosomatinae) presentan un diafragma en su extremo abierto en diferentes estados de desarrollo. Por otro lado, las colonias de la subfamilia Pyrostremmatinae tienen unas denticulaciones en el exterior de la túnica, y en el extremo abierto de la colonia no disponen de un diafragma, pero sí presentan algunas proyecciones siguiendo el mismo eje de la colonia (Bone, 1998; Esnal, 1999).

Reproducción

Los organismos del orden Pyrosomatida siguen un ciclo reproductivo con alternancia de generaciones sexual y asexual. Los ascidiozooides son hermafroditas, con un ovario y un testículo, presentando protoginia, protandria o un desarrollo sexual sincronizado en función de la especie, aunque también se reproducen asexualmente por gemación (Fraser, 1981; Bone, 1998; Esnal, 1999).

Durante la reproducción sexual, el ovario produce un único óvulo, que es fecundado internamente. El desarrollo embrionario varía según la subfamilia y ocurre dentro de la colonia materna. En Pyrosomatinae el embrión da lugar a un ciatozooide (individuo asexual) simple que se divide en cuatro ascidiozooides primarios y que será el inicio de la nueva colonia llamada tetrazooide. En cambio, en Pyrostremmatinae el ciatozooide presenta prácticamente los mismos órganos que un ascidiozooide normal y da lugar a entre 30 y 80 ascidiozooides primarios dispuestos en espiral. Posteriormente y en ambas subfamilias (Pyrosomatinae y Pyrostremmatinae), estas colonias iniciales de pocos milímetros son liberadas a través del extremo abierto de la colonia materna y se reproducirán asexualmente (Van Soest, 1981; Bone, 1998; Esnal, 1999).

En estas nuevas colonias, los estolones de los ascidiozooides primarios dan lugar por gemación (reproducción asexual) a los ascidiozooides secundarios, que se mantienen dentro de la colonia contribuyendo al crecimiento de esta. Inicialmente, la gemación solo se produce en los estolones de los ascidiozooides primarios, mientras que posteriormente aparecen estolones en el resto de ascidiozooides dando lugar a más ascidiozooides y provocando un crecimiento exponencial de la colonia. Esta reproducción asexual por gemación también se produce en ascidiozooides de colonias viejas, de modo que siguen creciendo. Se calcula que en una colonia de 1 m de longitud puede haber 20 000 ascidiozooides (Décima *et al.*, 2019). El crecimiento de la colonia es diferente en cada subfamilia, lo que resulta en una organización espacial de los ascidiozooides específica. Mientras que en Pyrosomatinae los nuevos ascidiozooides son movilizados hasta su posición definitiva en la colonia por células de la túnica, en Pyrostremmatinae no se pueden mover una vez se han separado del estolón y se mantienen en la posición donde tuvo lugar la gemación. Sin embargo, el crecimiento de la túnica puede alejarlos de ese lugar (Bone, 1998; Esnal, 1999).

En el Mediterráneo, la observación periódica de numerosas colonias tetrazooides de *P. atlanticum* ha sugerido varios picos de reproducción sexual a lo largo del año, aproximadamente cada tres a cuatro meses. Posteriormente al pico de colonias tetrazooides, el tamaño de las colonias observadas va aumentando paulatinamente y más tarde vuelven a observarse colonias tetrazooides (Braconnot, 1974). En esta especie la reproducción sexual se produciría en colonias de más de 4 a 6 cm de largo, ya que es cuando aparecen ascidiozooides sexualmente maduros (Van Soest, 1981; Esnal, 1999).

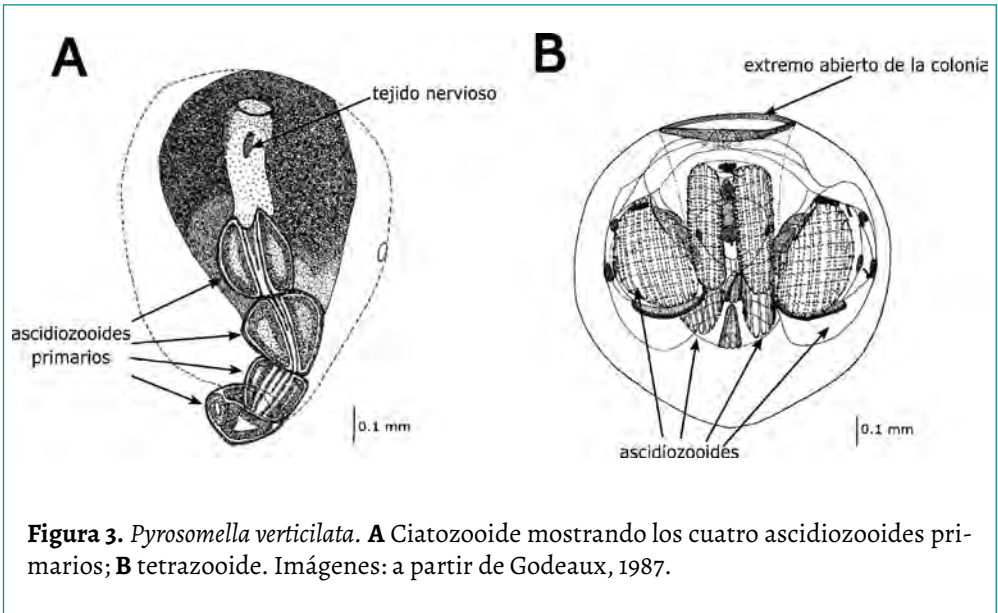


Figura 3. *Pyrosomella verticilata*. **A** Ciatozooide mostrando los cuatro ascidiozooides primarios; **B** tetrazooide. Imágenes: a partir de Godeaux, 1987.

Alimentación

Los pirosoomas son organismos filtradores, ya que se alimentan de las partículas suspendidas en el agua que pasa por el interior de la colonia. La filtración de partículas tiene lugar en la cesta branquial ciliada, donde el movimiento continuado de los cilios propulsa el agua hacia el interior del ascidiozooide. El endostilo genera un moco que recubre la cesta branquial, donde quedan retenidas las partículas, y a través del movimiento ciliar es transportado en dirección dorsal, donde se acabará enrollando y formando un cordón que será digerido (Bone, 1998; Perissinotto *et al.*, 2007).

En *P. atlanticum* este moco puede capturar un gran rango de presas fitoplanctónicas y, aunque hay resultados dispares, parece que es más eficiente al retener células mayores de 10 μm , pudiendo capturar también células de hasta 1 a 3 μm de tamaño (Perissinotto *et al.*, 2007; Thompson *et al.*, 2021). Entre las presas principales de los pirosoomas se encuentran las diatomeas, dinoflagelados y haptófitas, aunque también se han observado cocolitóforos, silicoflagelados y fragmentos de pequeños crustáceos en los paquetes fecales (Drits *et al.*, 1992; Perissinotto *et al.*, 2007). Sin embargo, la gran abundancia de fitoplancton en el agua puede ser contraproducente, ya que el filtro puede obstruirse, lo que dificulta la alimentación (Harbison *et al.*, 1986; Lyle *et al.*, 2022). Por otro lado, hay estudios que sugieren la posibilidad de que consuman partículas más pequeñas, del tamaño del nanoplancton o picoplancton, lo que les permitiría sobrevivir en condiciones relativamente oligotróficas (Conley *et al.*, 2018; Sutherland y Thompson, 2022). Según los escasos estudios sobre *P. spinosum*, parece que las colonias de esta especie se alimentan

de flagelados y cianobacterias principalmente, y de diatomeas y dinoflagelados en menor medida (Gauns *et al.*, 2015; Décima *et al.*, 2019).

La alimentación y locomoción constantes hacen que los pirosonomas sean considerados unos filtradores muy eficientes, con una de las tasas más elevadas de remoción de partículas entre el zooplancton herbívoro (Alldredge y Madin, 1982; Perissinotto *et al.*, 2007; Conley *et al.*, 2018). Esto los posiciona virtualmente en competencia con otros organismos filtradores; de hecho, durante un *bloom* de pirosonomas la cantidad de fitoplancton en el agua se puede ver reducida en un 53 a 95 % debido a estos organismos (Drits *et al.*, 1992; O'Loughlin *et al.*, 2020). Otra consecuencia de su elevada eficiencia de filtración es una rápida y abundante producción de paquetes fecales (aproximadamente dos por ascidiozooide y hora), los cuales son ricos en carbono (Drits *et al.*, 1992; Henschke *et al.*, 2019).

Distribución

Los pirosonomas habitan principalmente en mares cálidos y templados, aunque en el océano Pacífico también se han observado en aguas más frías. *Pyrosoma atlanticum* se ha descrito entre los 50° N y 50° S y es la única especie presente en el Mediterráneo. En cambio, *P. spinosum*, la segunda especie más frecuente, presenta un rango de distribución un poco más estrecho, entre 40° N y 45° S (Van Soest, 1981). Como ocurre en los organismos gelatinosos, la distribución de los pirosonomas está extremadamente influenciada por estructuras hidrodinámicas como las corrientes, los frentes, los giros, etc., que tienden a agregar o dispersar a los organismos. Además, los gradientes físicos y biológicos de la columna de agua, como la termoclina o el máximo profundo de clorofila, modelan su distribución limitando o no su movimiento vertical (Graham *et al.*, 2001; Guerrero *et al.*, 2016; Pastor-Prieto *et al.*, 2022). De hecho, en la dimensión vertical hay mayor abundancia en el máximo profundo de clorofila debido a que se alimentan principalmente de organismos fotosintéticos (Gauns *et al.*, 2015; Sutherland *et al.*, 2018; Lilly *et al.*, 2023). Así, todos estos procesos contribuyen a que la distribución de los pirosonomas no sea uniforme, sino parcheada (Décima *et al.*, 2019). Por otro lado, la elevada capacidad de filtración de estos organismos, junto con la rápida reproducción y crecimiento de las colonias, les proporciona la capacidad de responder rápidamente a las fluctuaciones en la disponibilidad de alimento (resultando en la formación de *blooms*), lo que también influye en su distribución (Alldredge y Madin, 1982). De hecho, *P. atlanticum* es una especie conocida por su capacidad de formar *blooms* (Braconnot, 1974; Brodeur *et al.*, 2018). Se han observado agregaciones de 187 a 900 colonias/1000 m³ en el Mediterráneo (Andersen y Sardou, 1994; Granata *et al.*, 2020) y de 5000 col./1000 m³ y 41 000 col./1000 m³ en los océanos Pacífico y Atlántico, respectivamente (Drits *et al.*, 1992; Schram *et al.*, 2020). No obstante, su presencia parece ser errática y, a pesar de que los organismos fotosintéticos son una parte importante de su dieta, en algunos casos su distribución no estaría correlacionada con niveles muy altos de clorofila, ya que su sistema de alimentación se podría colmar. De

hecho, es probable que su presencia esté más determinada por la calidad del fitoplancton que por la cantidad (Schram *et al.*, 2020).

Un aspecto muy relevante en relación con la distribución de estos organismos es su gran capacidad migradora (Franqueville, 1970; Roe *et al.*, 1987). Igual que ocurre con otros organismos zooplanctónicos, los pirosoomas también realizan migraciones nictimerales, en las que durante la noche emergen hacia las capas superficiales de la columna de agua (primeros 75 m aprox.), en busca de alimento, mientras que durante el día se desplazan hacia zonas más profundas donde los niveles de luz son menores, para evitar ser vistos y depredados (Palma, 1985; Andersen *et al.*, 1992; Andersen y Sardou, 1994; Granata *et al.*, 2020). Esta migración es simétrica con relación al mediodía; las colonias más largas son las últimas en llegar a las capas superficiales después del atardecer y las primeras en empezar a descender antes del amanecer (Andersen y Sardou, 1994). Además, la profundidad a la que llegan estos organismos aumenta con la longitud de la colonia, llegando a detectarse a 2500 m en el océano Atlántico (Roe *et al.*, 1987). Las observaciones en el Mediterráneo sugieren que las colonias tetraxooides siempre están en niveles superficiales, mientras que cuando miden alrededor de 4 a 7 mm de largo empiezan a realizar estas migraciones llegando a detectarse migraciones de 761 m entre día y noche en colonias de 51 mm (Palma, 1985; Andersen y Sardou, 1994).

Los pirosoomas avanzan lentamente gracias al agua que propulsan continuamente los cilios de la cesta branquial de cada ascidiozooide durante la alimentación, y que emerge por el extremo abierto de la colonia. Y, a diferencia de otros tunicados, no presentan un movimiento direccionado, de forma que solo se pueden mover en una dirección (Bone, 1998). Sin embargo, parece que esta propulsión no sería suficiente para explicar las grandes migraciones verticales que realizan estos organismos, y aunque todavía no se sabe con certeza, es probable que los cambios en la flotabilidad de la colonia tengan un papel relevante en este proceso. En cualquier caso, aún se desconocen muchos aspectos de la distribución de estos organismos tanto a nivel horizontal como vertical.

Relaciones interespecíficas

Hasta hace unos años se creía que los organismos gelatinosos no eran relevantes en las redes tróficas de los ambientes marinos. Sin embargo, y cada vez más, se publican nuevos estudios describiendo relaciones tróficas incluyendo al zooplancton gelatinoso y su importancia en los flujos de energía.

Los cuerpos de los pirosoomas, junto con los de otros tunicados planctónicos, tienen un elevado contenido en agua y poco valor calórico, pero en términos de peso seco los niveles de nutrientes y de carbono son altos. De hecho, los pirosoomas presentan un elevado contenido de carbono (9.2 a 39.2 % de C en peso seco) en comparación con la mayoría de los organismos gelatinosos, por lo que podrían ser presas valoradas por algunos organismos (Lebrato y Jones, 2009; Henschke *et al.*, 2019). En efecto, igual que otros tunicados,

son una parte importante de la dieta de organismos pelágicos y bentónicos (Archer *et al.*, 2018; Stenvers *et al.*, 2021). En el ambiente pelágico se ha observado a 62 especies de peces alimentándose de pirosomas, además de aves marinas, cetáceos, tortugas y leones marinos (Harbison, 1998; Childerhouse *et al.*, 2001; Hedd y Gales, 2001; Lindley *et al.*, 2001; Brodeur *et al.*, 2021). En ambientes bentónicos, donde llegan los cadáveres de colonias muertas, aunque también pueden llegar esporádicamente a través de las migraciones verticales, los pirosomas son parte de la dieta de hasta 33 especies, desde anémonas hasta tiburones, pasando por estrellas de mar, erizos, cangrejos y otros crustáceos y peces bentónicos (Carrassón y Cartes, 2002; Lebrato y Jones, 2009; Archer *et al.*, 2018; Stenvers *et al.*, 2021).

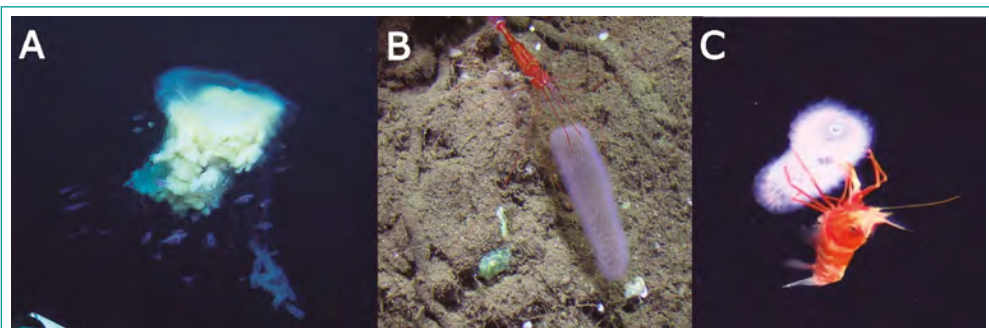


FIGURA 4. Diversos organismos alimentándose de *Pyrosoma atlanticum*. **A** *Drymonema gorgo*; **B** *Pandalopsis* sp.; **C** decápodo de la familia Oplophoridae. Imágenes: Henk-Jan Hoving, submarino tripulado JAGO, GEOMAR Helmholtz Centre for Ocean Research (Stenvers *et al.*, 2021).

La combinación de la gran eficiencia filtradora de los pirosomas y las grandes migraciones que realizan permite acelerar el transporte de carbono, otorgándoles un papel relevante en los flujos de este elemento. Así, el carbono asimilado rápidamente en superficie es transportado hacia zonas más profundas tanto a través de los paquetes fecales, como a través de la depredación de las colonias de pirosomas vivas o muertas, sobre todo en situaciones de *bloom* (Henschke *et al.*, 2019). Cabe decir que las zonas profundas dependen principalmente del aporte de nutrientes desde la superficie, por lo que este transporte podría incrementar el crecimiento de las comunidades bentónicas (Carrassón y Cartes, 2002). Todas estas relaciones tróficas otorgarían a los pirosomas un papel importante en las redes tróficas marinas. Adicionalmente, el hecho de filtrar partículas diminutas y a la vez ser presa de organismos de gran tamaño como leones marinos, tortugas o cetáceos, pondría la energía directamente a disposición de los niveles tróficos más altos sin pasar por niveles intermedios (Henschke *et al.*, 2016; Conley *et al.*, 2018).

Además de la depredación directa por parte de depredadores y de la competencia con otros organismos filtradores, debido a su gran capacidad de filtración, también se han observado a copépodos, anfípodos, gambas, peces y cefalópodos en el interior de las colonias (Trégouboff y Rose, 1957; Harbison, 1998; Stenvers *et al.*, 2021). Seguramente estos organismos encuentren protección frente a depredadores, aunque no se pueden descartar otras relaciones interespecíficas, como la ingestión de partes de la colonia observada en anfípodos del género *Phronima*. También se han detectado microorganismos simbiotes en los órganos luminiscentes de los ascidiozooides, que podrían ser los responsables de la bioluminiscencia de las colonias (Berger *et al.*, 2021; Thompson *et al.*, 2021).

Referencias

- Allredge, A. L., y Madin, L. P. (1982). Pelagic Tunicates: Unique Herbivores in the Marine Plankton. *BioScience* 32(8), 655-663. <https://doi.org/10.2307/1308815>
- Andersen, V., Sardou, J., y Nival, P. (1992). The diel migrations and vertical distributions of zooplankton and micronekton in the Northwestern Mediterranean Sea. 2. Siphonophores, hydromedusae and pyrosomids. *Journal of Plankton Research* 14(8), 1155-1169. <https://doi.org/10.1093/plankt/14.8.1155>
- Andersen, V., y Sardou, J. (1994). *Pyrosoma atlanticum* (Tunicata, Thaliacea): diel migration and vertical distribution as a function of colony size. *Journal of Plankton Research* 16(4), 337-349. <https://doi.org/10.1093/plankt/16.4.337>
- Archer, S. K., Kahn, A. S., Leys, S. P., Norgard, T., Girard, F., Du Preez, C., y Dunham, A. (2018). Pyrosome consumption by benthic organisms during blooms in the northeast Pacific and Gulf of Mexico. *Ecology* 99(4), 981-984. <https://doi.org/10.1002/ecy.2097>
- Berger, A., Blackwelder, P., Frank, T., Sutton, T. T., Pruzinsky, N. M., Slayden, N., y Lopez, J. V. (2021). Microscopic and Genetic Characterization of Bacterial Symbionts With Bioluminescent Potential in *Pyrosoma atlanticum*. *Frontiers in Marine Science* 8, 606818. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.606818>
- Bone, Q. (1998). *The Biology of Pelagic Tunicates*. Oxford University Press.
- Braconnot, J. C. (1974). Le Tunicier pélagique *Pyrosoma atlanticum* Peron 1804, en mer Ligure (Méditerranée occidentale). *Rapports et procès-verbaux des réunions Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée* 22, 97-99.
- Brodeur, R. D., Perry, R. I., Boldt, J., Flostrand, L., Galbraith, M., King, J., Murphy, J., Sakuma, K., y Thompson, A. R. (2018). An unusual gelatinous plankton event in the NE Pacific: The Great Pyrosome Bloom of 2017. *PICES Press* 26(1), 22-27.
- Brodeur, R. D., Buckley, T. W., Lang, G. M., Draper, D. L., Buchanan, J. C., y Hibpsman, R. E. (2021). Demersal fish predators of gelatinous zooplankton in the Northeast Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 658, 89-104. <https://doi.org/10.3354/meps13489>

- Carrassón, M., y Cartes, J. E. (2002). Trophic relationships in a Mediterranean deep-sea fish community: partition of food resources, dietary overlap and connections within the benthic boundary layer. *Marine Ecology Progress Series* 241, 41-55. <https://doi.org/10.3354/meps241041>
- Childerhouse, S., Dix, B., y Gales, N. (2001). Diet of New Zealand sea lions (*Phocarctos hookeri*) at the Auckland Islands. *Wildlife Research* 28(3), 291-298. <https://doi.org/10.1071/WR00063>
- Conley, K. R., Lombard, F., y Sutherland, K. R. (2018). Mammoth grazers on the ocean's minuteness: a review of selective feeding using mucous meshes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285(1878), 20180056. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0056>
- Décima, M., Stukel, M. R., López-López, L., y Landry, M. R. (2019). The unique ecological role of pyrosomes in the Eastern Tropical Pacific. *Limnology and Oceanography* 64(2), 728-743. <https://doi.org/10.1002/lno.11071>
- DORIS. (2022). Pyrosome géant (*Pyrostremma spinosum*, Herdman, 1888). DORIS, <https://doris.ffesm.fr/Especies/Pyrostremma-spinosum-Pyrosome-geant-4543>
- Drits, A. V., Arashkevich, E. G., y Semenova, T. N. (1992). *Pyrosoma atlanticum* (Tunicata, Thaliacea): grazing impact on phytoplankton standing stock and role in organic carbon flux. *Journal of Plankton Research* 14(6), 799-809. <https://doi.org/10.1093/plankt/14.6.799>
- Esnal, G. B. (1999). Pyrosomatida. En D. Boltovskoy (Ed.), *South Atlantic Zooplankton* (Vol. 2, pp. 1423-1444). Backhuys Publishers. https://sat-zooplankton.linnaeus.naturalis.nl/linnaeus_ng/app/views/introduction/topic.php?id=825
- Franqueville, C. (1970). *Macroplankton profond (Invertébrés) de la Méditerranée nord-occidentale* (disertación doctoral, Université d'Aix-Marseille II).
- Fraser, J. H. (1981). *British pelagic tunicates. Keys and notes for the identification of the species*. The Linnean Society of London, The Estuarine and Brackish-Water Sciences Association, Cambridge University Press.
- Gauns, M., Mochemadkar, S., Pratihary, A., Roy, R., y Naqvi, S. W. A. (2015). Biogeochemistry and ecology of *Pyrosoma spinosum* from the Central Arabian Sea. *Zoological studies* 54, 1-17. <https://doi.org/10.1186/s40555-014-0075-6>
- Godeaux, J. (1987). Sur le développement de *Pyrosomella verticillata* (Neumann, 1909) (Tunicata, Thaliacea). *Bulletin of the American Museum Natural History* 9(2), 311-313.
- Graham, W. M., Pagès, F., y Hamner, W. M. (2001). A physical context for gelatinous zooplankton aggregations: a review. *Hydrobiologia* 451(1), 199-212. <https://doi.org/10.1023/A:1011876004427>
- Granata, A., Bergamasco, A., Battaglia, P., Milisenda, G., Pansera, M., Bonanzinga, V., Arena, G., Andaloro, F., Giacobbe, S., Greco, S., Guglielmo, R., Spanò, N., Zagami, G., y Guglielmo, L. (2020). Vertical distribution and diel migration of zooplankton and micronekton in Polcevera submarine canyon of the Ligurian mesopelagic zone (NW Mediterranean Sea). *Progress in Oceanography* 183, 102298. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102298>
- Guerrero, E., Marrodán, A., Sabatés, A., Orejas, C., y Gili, J. M. (2016). High spatial heterogeneity of two planktonic cnidarian species related to the variability of a shelf-slope front at short time scales. *Scientia Marina* 80(4), 487-497.
- Harbison, G. R., McAlister, V. L., y Gilmer, R. W. (1986). The response of the salp, *Pegea confoederata*,

- to high levels of particulate material: Starvation in the midst of plenty 1. *Limnology and Oceanography* 31(2), 371-382. <https://doi.org/10.4319/lo.1986.31.2.0371>
- Harbison, G. R. (1998). The parasites and predators of Thaliacea. En Q. Bone (Ed.), *The Biology of Pelagic Tunicates* (pp. 187-214). Oxford University Press.
- Hedd, A., y Gales, R. (2001). The diet of shy albatrosses (*Thalassarche cauta*) at Albatross Island, Tasmania. *Journal of Zoology* 253(1), 69-90. <https://doi.org/10.1017/S0952836901000073>
- Henschke, N., Everett, J. D., Richardson, A. J., y Suthers, I. M. (2016). Rethinking the Role of Salps in the Ocean. *Trends in Ecology & Evolution* 31(9), 720-733. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2016.06.007>
- Henschke, N., Pakhomov, E. A., Kwong, L. E., Everett, J. D., Laiolo, L., Coghlan, A. R., y Suthers, I. M. (2019). Large Vertical Migrations of *Pyrosoma atlanticum* Play an Important Role in Active Carbon Transport. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 124(5), 1056-1070. <https://doi.org/10.1029/2018JG004918>
- Lebrato, M., y Jones, D. O. B. (2009). Mass deposition event of *Pyrosoma atlanticum* carcasses off Ivory Coast (West Africa). *Limnology and Oceanography* 54(4), 1197-1209. <https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.4.1197>
- Lilly, L. E., Suthers, I. M., Everett, J. D., y Richardson, A. J. (2023). A global review of pyrosomes: Shedding light on the ocean's elusive gelatinous "fire-bodies". *Limnology and Oceanography Letters* 8(6), 812-829. <https://doi.org/10.1002/lol2.10350>
- Lindley, J. A., Hernández, F., Scatlar, J., y Docoito, J. (2001). *Funchalia* sp. (Crustacea: Penaeidae) associated with *Pyrosoma atlanticum* (Thaliacea: Pyrosomidae) off the Canary Islands. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81(1), 173-174. <https://doi.org/10.1017/S0025315401003551>
- Lyle, J. T., Cowen, R. K., Sponaugle, S., y Sutherland, K. R. (2022). Fine-scale vertical distribution and diel migrations of *Pyrosoma atlanticum* in the northern California Current. *Journal of Plankton Research* 44(2), 288-302. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbac006>
- Metcalf, M. M., y Hopkins, H. S. (1919). *Pyrosoma*. A taxonomic study based upon the collections of the United States Bureau of Fisheries and the United States National Museum. *Bulletin of the U.S. National Museum* 100(2): 195-272.
- O'Loughlin, J. H., Bernard, K. S., Daly, E. A., Zeman, S., Fisher, J. L., Brodeur, R. D., y Hurst, T. P. (2020). Implications of *Pyrosoma atlanticum* range expansion on phytoplankton standing stocks in the Northern California Current. *Progress in Oceanography* 188, 102424. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102424>
- Palma, S. (1985). Migración nocturnal del macroplancton gelatinoso de la bahía de Villefranche-sur-Mer, Mediterráneo Noroccidental. *Investigación Pesquera* 49(2), 261-274.
- Pastor-Prieto, M., Sabatés, A., Raya, V., Canepa, A., Parraguez, T. I., y Gili, J.-M. (2022). The role of oceanographic conditions and colony size in shaping the spatial structure of *Pyrosoma atlanticum* in the NW Mediterranean Sea. *Journal of Plankton Research* 44(6), 984-999. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbac056>
- Perissinotto, R., Mayzaud, P., Nichols, P. D., y Labat, J. P. (2007). Grazing by *Pyrosoma atlanticum*

- (Tunicata, Thaliacea) in the south Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 330, 1-11. <https://doi.org/10.3354/meps330001>
- Roe, H. S. J., Badcock, J., Billett, D. S. M., Chidgey, K. C., Domanski, P. A., Ellis, C. J., Fasham, M. J. R., Gooday, A. J., Hargreaves, P. M. D., Huggett, Q. J., James, P. T., Kirkpatrick, P.A., Lampitt, R. S., Merrett, N. R., Muirhead, A., Pugh, P. R., Rice, A. L., Russell, R. A., Thurston, M. H., y P. A. Tyler. (1987). *Great Meteor East: a biological characterisation*. Institute of Oceanographic Sciences.
- Santhanam, R., y Ramesh, S. (2020). *Biology and Ecology of Pharmaceutical Marine Tunicates*. CRC Press.
- Schram, J. B., Sorensen, H. L., Brodeur, R. D., Galloway, A. W., y Sutherland, K. R. (2020). Abundance, distribution, and feeding ecology of *Pyrosoma atlanticum* in the Northern California Current. *Marine Ecology Progress Series* 651, 97-110. <https://doi.org/10.3354/meps13465>
- Stenvers, V. I., Hauss, H., Osborn, K. J., Neitzel, P., Merten, V., Scheer, S., Robinson, B. H., Freitas, R., y Hoving, H. J. T. (2021). Distribution, associations and role in the biological carbon pump of *Pyrosoma atlanticum* (Tunicata, Thaliacea) off Cabo Verde, NE Atlantic. *Scientific reports* 11(1), 9231. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-88208-5>
- Sutherland, K. R., Sorensen, H. L., Blondheim, O. N., Brodeur, R. D., y Galloway, A. W. E. (2018). Range expansion of tropical pyrosomes in the northeast Pacific Ocean. *Ecology* 99(10), 2397-2399.
- Sutherland, K. R., y Thompson, A. W. (2022). Pelagic tunicate grazing on marine microbes revealed by integrative approaches. *Limnology and Oceanography* 67(1), 102-121. <https://doi.org/10.1002/lno.11979>
- Thompson, A. W., Ward, A. C., Sweeney, C. P., y Sutherland, K. R. (2021). Host-specific symbioses and the microbial prey of a pelagic tunicate (*Pyrosoma atlanticum*). *ISME Communications* 1(1), 11. <https://doi.org/10.1038/s43705-021-00007-1>
- Trégouboff, G., y Rose, M. (1957). *Manuel de planctonologie méditerranéenne*. Centre National de la Recherche Scientifique.
- Van Soest, R. W. M. (1981). A monograph of the order Pyrosomatida (Tunicata, Thaliacea). *Journal of Plankton Research* 3(4), 603-631. <https://doi.org/10.1093/plankt/3.4.603>

Salpas

Bertha E. Lavaniegos

Departamento de Oceanografía Biológica, Centro de Investigación Científica
y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, México

Introducción

Las salpas son un orden de tunicados pelágicos metagénicos que forman parte de la clase Thaliacea junto con los doliólidos y pirosonomas. Son similares a las ascidias por la presencia de una túnica, pero estas últimas son sésiles en su vida adulta después de una fase larval de vida libre, mientras que las ascidias pueden ser solitarias o coloniales y solo estas últimas presentan alternancia de generaciones —generalmente en Thaliacea hay una alternancia entre una generación asexual y otra sexual—. Actualmente los tunicados son considerados un subfilo dentro de los cordados, pero inicialmente habían sido clasificados formando parte de los moluscos. Lamarck fue el primero en considerar a las ascidias y las salpas como entidades diferentes a los moluscos. Con base en la presencia de una túnica protectora, las llamó tunicados para referirse al conjunto formado por ascidias, salpas y pirosonomas (Piette y Lemaire, 2015). No obstante, las salpas y pirosonomas son tunicados estrictamente pelágicos, mientras que las ascidias son bentónicas excepto por su fase larval de vida libre. Forbes y Hanley (1853) hicieron notar que las salpas son diferentes a las ascidias: “Son libres y habitualmente nadan en el océano. En su forma se asemejan a tubos cortos y más bien anchos, a menudo de considerable tamaño. El tubo está compuesto de una testa o túnica semi-cartilaginosa o gelatinosa en estructura, que parece haber sido tallada en cristal”. Actualmente las salpas son descritas por tener un cuerpo con forma de barril, con diferentes grados de asimetría según la especie. Están cubiertas por una gruesa túnica gelatinosa constituida por celulosa, siendo junto con otros miembros de los urocordados los únicos animales capaces de producir celulosa. El grosor y firmeza de la túnica varía de una especie a otra, así como la presencia de asperezas y proyecciones. Poseen una serie de músculos en forma de bandas alrededor del cuerpo y sus contracciones rítmicas permiten que ingrese agua por la abertura oral y salga por la abertura atrial; de esta forma la salpa se desplaza al tiempo que aprovecha las partículas en suspensión para alimentarse.

Su alta tasa de crecimiento y un ciclo de vida corto les permiten producir grandes enjambres o *blooms*, los cuales ejercen una fuerte presión de pastoreo sobre el fitoplancton con repercusiones en el flujo vertical de materia orgánica. Tienen una amplia distribución en regiones templado-cálidas, aunque también existen especies adaptadas a las aguas frías del Antártico.

Las salpas pertenecen al orden Salpida, que consta únicamente de la familia Salpidae. Esta se divide en dos subfamilias dependiendo principalmente del tipo de cadenas que forman, la consistencia y proyecciones de la túnica y la morfología del intestino (Figura 1).



Subfamilia Cyclosalpinæ

- Cyclosalpa* (11 spp.)
- Helicosalpa* (3 spp.)

- Forman cadenas cerradas • Túnica blanda sin proyecciones
- Intestino tubular o como una argolla



Subfamilia Salpinæ

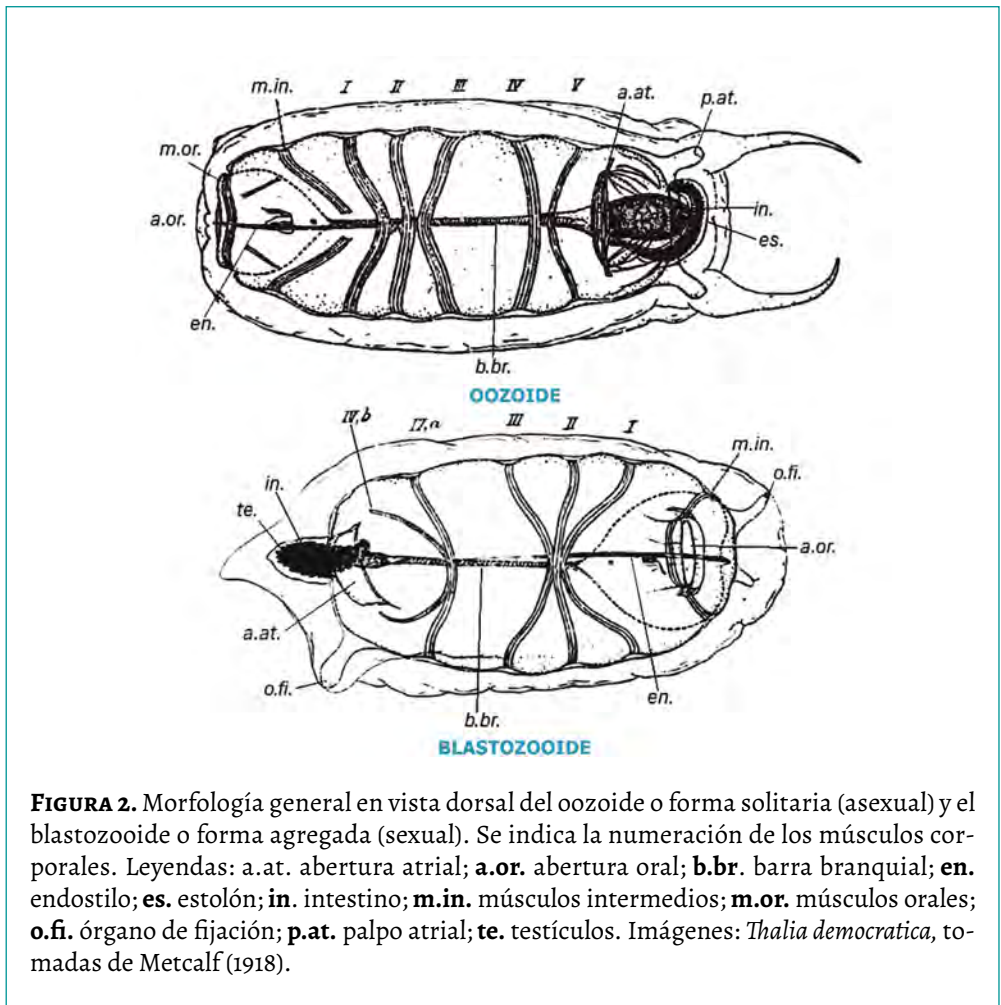
- Brooksia* (3 spp.)
- Iasis* (1 sp.)
- Ihlea* (3 spp.)
- Metcalfina* (1 sp.)
- Pegea* (3 spp.)
- Ritteriella* (3 spp.)
- Salpa* (7 spp.)
- Soestia* (1 sp.)
- Thalia* (7 spp.)
- Thetys* (1 sp.)
- Traustedia* (1 sp.)

- Forman cadenas abiertas • Túnica firme puede tener proyecciones
- Intestino compacto (núcleo)

FIGURA 1. Clasificación de las salpas. Pertenecen al orden Salpida, que consta únicamente de la familia Salpidae. Se muestran los géneros, número de especies y un ejemplar de cada subfamilia. Imágenes: *Cyclosalpa affinis* cortesía de Spanglers' Scuba; *Iasis cylindrica*: Alejandro Damian Serrano.

Morfología y clasificación

Un antecedente notable en el estudio de las salpas fueron las observaciones de A. Chamisso y J. F. Eschscholtz durante la expedición rusa de circunnavegación a bordo del barco Rurik durante 1815-1818 (Claubrecht y Dohle, 2012). Ellos hicieron observaciones de las salpas vivas. Las vieron nadar y reproducirse y llegaron a la conclusión de que pasaban por una alternancia de generaciones. Este hallazgo fue desestimado por la comunidad científica y ello frenó el avance taxonómico de este grupo por varios años, con lo que se trataron las morfologías de diferentes fases de vida como si fueran especies diferentes. Fue Johan J. Steenstrup quien en 1842 reivindicó las observaciones de Chamisso sobre la alternancia de generaciones. Una vez comprendido el ciclo de vida de las salpas, la taxonomía se simplificó considerablemente.



Las características principales usadas en su clasificación son el número y arreglo de los músculos corporales y la morfología del intestino (Figura 2). Los músculos pueden ser continuos, formando anillos cerrados, pero algunos pueden estar interrumpidos en la parte ventral o dorsal. Los músculos son mayormente paralelos y guardan una separación entre sí, pero en algunas especies pueden presentar uniones en parte de su trayectoria. Además de las bandas musculares principales que propician la locomoción, hay otros músculos delgados que rodean las aberturas oral y atrial.

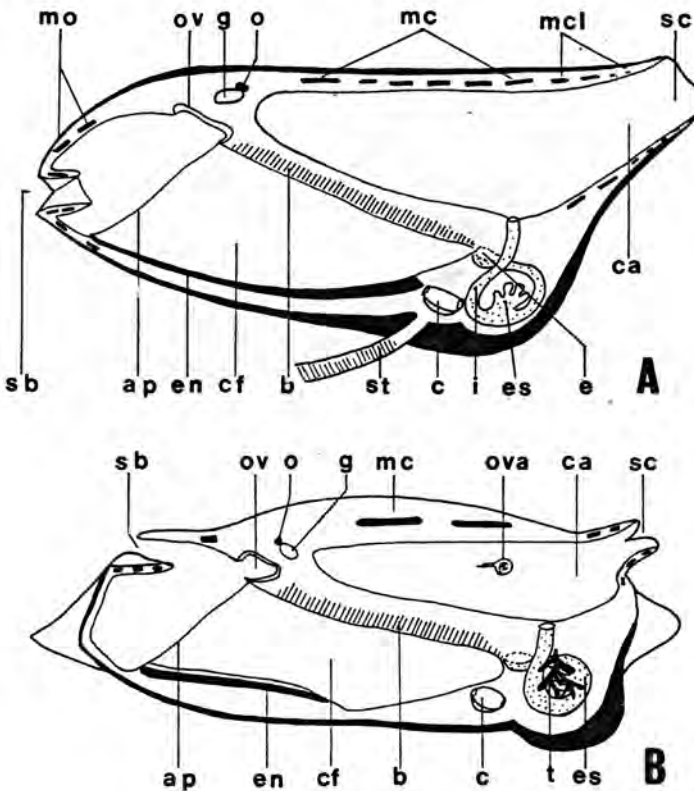


FIGURA 3. Corte transversal esquematizado de la anatomía de una salpa en sus fases oozoide **A** y blastozoide **B**. **ap** arcos pericoronales; **b** barra branquial; **c** corazón; **ca** cámara atrial; **cf** cámara faríngea; **e** esófago; **en** endostilo; **es** estómago; **g** ganglio neural; **i** intestino; **mc** músculos corporales; **mcl** músculos cloacales; **mo** músculos orales; **o** ojo; **ov** órgano vibrátil o tubérculo; **ova** ovario; **sb** sifón bucal; **sc** sifón cloacal; **st** estolón; **t** testículos. Imagen: tomado de Esnal (1996).

Internamente, hay una barra branquial que divide al cuerpo en dos cavidades: una faríngea y otra cloacal o atrial (Figura 3). La cavidad faríngea actúa como un contenedor del filtro mucoso elaborado por el endostilo (Figura 4). Este último es una estructura glandular alargada característica de todos los tunicados. La faringe se conecta con el esófago y este con el estómago, los cuales están situados posteroventralmente.

Su sistema nervioso consiste en un cerebro o ganglio central que inerva los diferentes órganos. Poseen un epitelio excitable que propaga la señal de estímulos mecánicos. El ojo es pequeño con forma de herradura y algunas especies tienen ojos accesorios. El ganglio y las inervaciones son difíciles de ver, ya que son transparentes.

Cada salpa consta de dos morfologías, ya que hay una alternancia de generaciones. Por lo tanto, se encontrarán diferentes estructuras reproductivas en cada una de ellas. En la forma solitaria u oozoide se presenta el estolón, que es una estructura generadora de cadenas de salpas. La forma del estolón es característica de cada especie. En la forma agregada o blastozoide están presentes las gónadas, pero dependiendo de la etapa en que se encuentre van a estar maduros el ovario o los testículos. Las salpas son vivíparas, por lo que en su fase femenina el blastozoide desarrollará los ovarios y cuando ha sido fecundado puede observarse la presencia del embrión en diferentes etapas de desarrollo, así como la placenta. Si el blastozoide está en su fase masculina los testículos serán visibles en la superficie del intestino (Figura 3B).

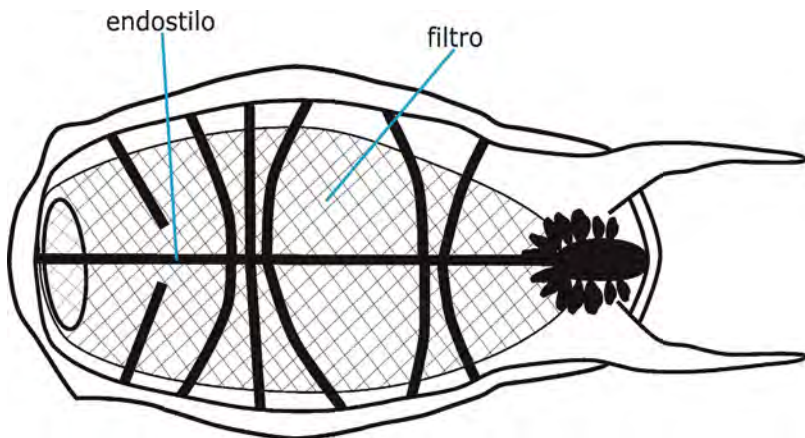


FIGURA 4. Filtro mucoso producido por el endostilo de la salpa para atrapar partículas alimenticias. La morfología corresponde a la especie *Thalia democratica*.

Como se mencionó previamente, existen dos subfamilias, las cuales presentan diferencias en sus tunicas. La subfamilia Salpinae presenta una túnica con diferentes grados de firmeza según la especie y puede tener proyecciones o asperezas. Los blastozoides están dispuestos en cadenas abiertas. El intestino forma una masa compacta que recibe el nombre de núcleo. La subfamilia Cyclosalpinae tiene una túnica blanda, lisa y sin proyecciones.

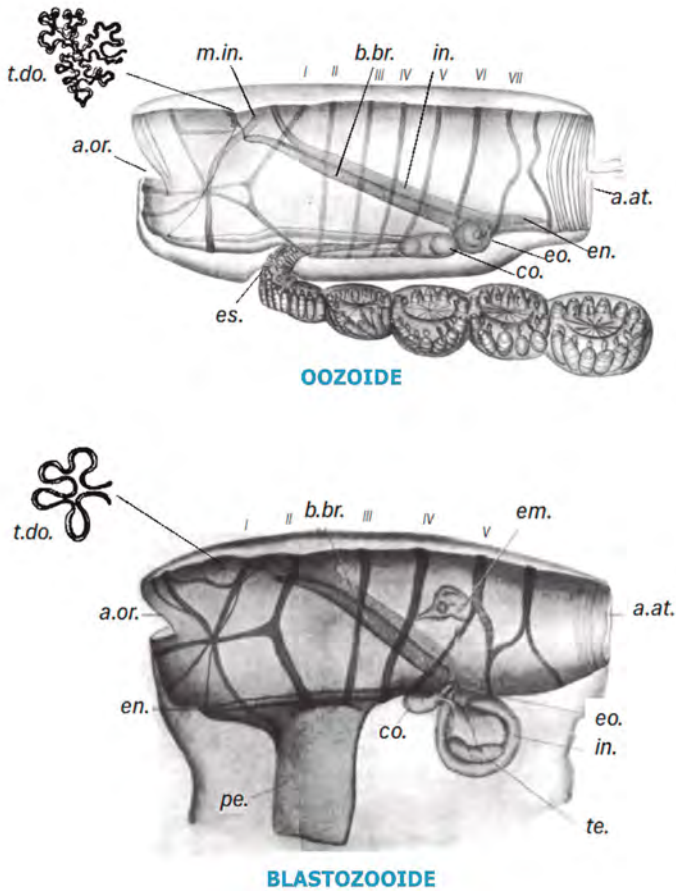
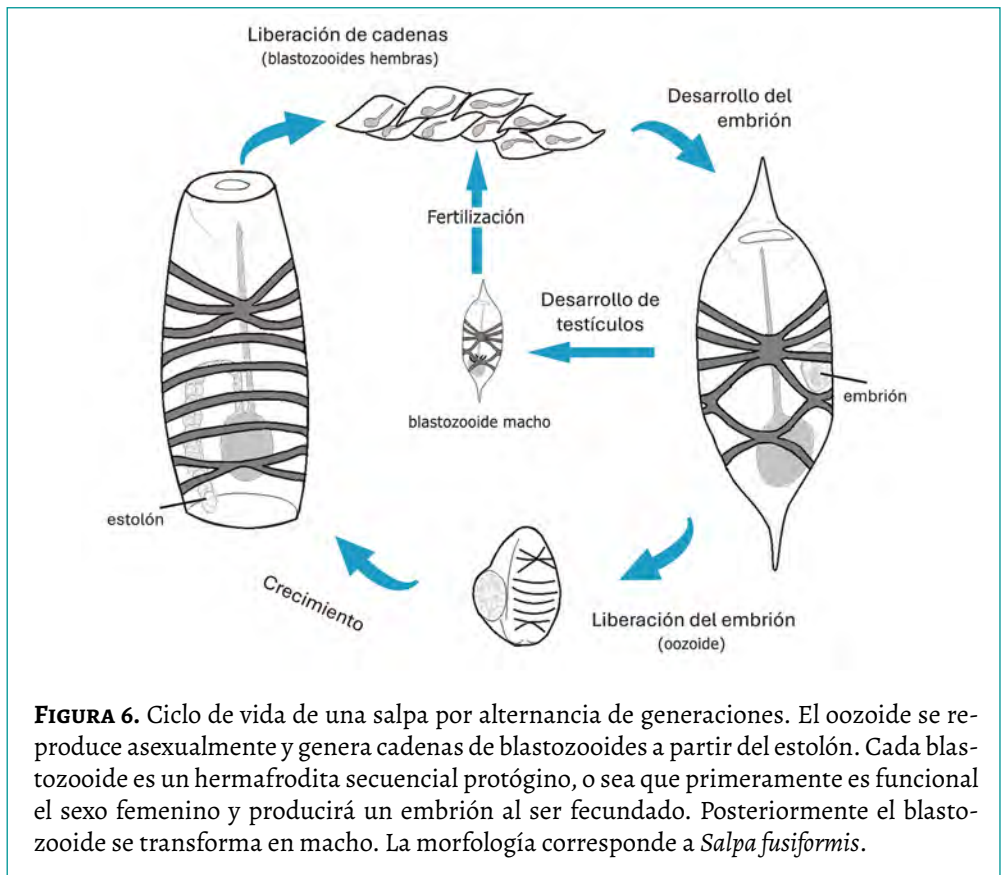


Figura 5. Morfología de la subfamilia Cyclosalpinae mostrando al oozoide con una cadena en forma de espiras generada por el estolón y al blastozoide con su prominente pedúnculo con el que está unido a la cadena. Se indica la numeración de los músculos corporales. **a.at.** abertura atrial; **a.or.** abertura oral; **b.br.** barra branquial; **co.** Corazón; **em.** embrión; **en.** endostilo; **eo.** esófago; **es** estolón; **in.** Intestino; **m.in.** músculo intermedio; **pe.** pedúnculo; **te.** testículos; **t.do.** tubérculo dorsal. Imágenes: de *Cyclosalpa affinis* tomadas de Ritter y Johnson (1911); esquemas del tubérculo tomadas de Van Soest (1974).

Recibe su nombre de la ordenación característica en forma de espiras u orlas de los blastozooides en la cadena generada por el estolón (Figura 5). Los blastozooides están dispuestos en forma radial y unidos entre sí por un pedúnculo corto o largo. El intestino se extiende longitudinalmente junto con la barra branquial. En los agregados, el intestino puede curvarse formando una argolla o presentar una proyección ciega. En esta subfamilia también es importante, en la identificación taxonómica de las especies, el número y la posición de los órganos luminosos, así como la forma del tubérculo (abertura de la glándula neural). Sin embargo, hay que tomar en cuenta que la forma del tubérculo puede sufrir cambios durante el desarrollo (Van Soest, 1974; Esnal y Daponte, 1999).

Reproducción

Las salpas presentan una alternancia obligada entre una generación sexual y otra asexual con tipos morfológicos distintos (blastozoide y oozoide), a menudo nombradas como generación agregada y la generación solitaria. El organismo solitario genera una cadena



de salpas hijas por gemación a partir de una estructura conocida como el estolón (Figura 6). Las salpas en la cadena son genéticamente idénticas y por un tiempo se mantienen unidas y son acarreadas por la madre mientras se desplaza. Los individuos en la cadena son independientes y no pueden considerarse colonias ya que no comparten nutrientes; sin embargo, sí presentan una integración neurofisiológica.

La forma blastozooide es hermafrodita secuencial protógina, es decir, madura primero como hembra y posteriormente cambia de sexo. Una vez desprendido el blastozooide de la cadena, el ovario madura y es fertilizado por el esperma liberado por los blastozooides pertenecientes a una cadena más vieja. El embrión se desarrolla dentro de la túnica hasta que reabsorbe los nutrientes contenidos en la placenta. Al llegar a término, el joven oozooide se desprenderá de la placenta y saldrá a través de la abertura atrial para dar paso a un nuevo ciclo (Figura 6).

La fase asexual es altamente productiva. Por ejemplo, el oozooide de *Cyclosalpa bakeri* puede llegar a producir hasta 900 blastozooides (Madin y Purcell, 1992). Por lo tanto, cuando el alimento es abundante pueden formarse grandes agregaciones o enjambres. Estos enjambres son efímeros. Así, la población de salpas puede cambiar rápidamente su densidad y adaptarse a las condiciones alimenticias.

Distribución y migración vertical

Las salpas se distribuyen ampliamente en el océano mundial. Su distribución vertical ha sido estudiada en unas pocas especies. Son consideradas como especies epipelágicas ya que es en aguas superficiales donde encuentran alta disponibilidad de fitoplancton. Sin embargo, el intervalo de distribución es más amplio y se ha encontrado que algunas especies realizan migración vertical diaria.

Purcell y Madin (1991) sugirieron que la migración vertical que registra *Cyclosalpa bakeri* está relacionada con la reproducción. Esta especie realiza cortas migraciones dentro de la zona eufótica, con el fin de agregarse cerca de la superficie durante la noche para incrementar el éxito de fertilización. Otras especies realizan extensas migraciones, como *Salpa aspera*, que desciende hasta los 600 a 800 m durante el día (Wiebe *et al.*, 1979), o *Salpa thompsoni*, que desciende hasta 200 a 400 m (Conroy *et al.*, 2020). En estas últimas se ajusta mejor la hipótesis de que la migración obedece a una evitación de los depredadores. Se trata de especies grandes y, si bien son transparentes, el “núcleo” intestinal está fuertemente pigmentado.

La distribución vertical de *Salpa fusiformis* se ha estudiado en diversas localidades con resultados contradictorios. Es claro que su intervalo de distribución es amplio (0 a 800 m), pero no siempre se observa que haya una porción significativamente grande de la población que esté migrando regularmente entre el día y la noche. Pascual *et al.* (2017) mostraron que *S. fusiformis* puede realizar una migración diaria típica, pero también puede realizar una migración inversa, dependiendo de su ciclo reproductivo.

Thalia democratica es muy abundante alrededor del mundo y se ha observado que es una especie epipelágica no migradora (Gibbons, 1997; Weikert y Godeaux, 2008).

La migración vertical de las salpas es importante para los ciclos biogeoquímicos debido a sus masivas poblaciones, constituyendo un transporte activo de biomasa hacia estratos profundos del océano.

Alimentación

Las salpas, como el resto de los tunicados, son organismos filtradores que atrapan partículas alimenticias mediante redes mucosas. Estas redes son secretadas por el endostilo, que consiste en un surco de la faringe dividido por una línea de cilios y células glandulares (Figura 4). La estructura de la red mucosa consiste en fibras muy finas y las aberturas de los poros miden alrededor de 1 μm (Bone *et al.*, 2003). Las partículas atrapadas por las redes mucosas son subsecuentemente enrolladas y movidas hacia el esófago y luego al estómago.

El espectro de tamaños de partículas que pueden filtrar las salpas es amplio (<1 μm hasta 1 mm; Sutherland *et al.*, 2010). Esto explica por qué cuando se forman grandes enjambres de salpas pueden remover una gran cantidad del fitoplancton. Además, las partículas fecales de las salpas son pesadas y se hunden rápidamente. Estas, junto con las túnicas de salpas moribundas, constituyen una biomasa considerable de materia orgánica que se hunde al mar profundo. Una vez en el fondo pueden servir de fuente de alimento para los organismos bentónicos.

El análisis del material contenido en el estómago e intestino de las salpas ha revelado la presencia de células de fitoplancton, principalmente (Tabla 1). Diversos estudios apuntan hacia una alimentación no selectiva (Madin y Purcell, 1992; Vargas y Madin, 2004; Iguchi y Kidokoro, 2006; Tanimura *et al.*, 2008). Sin embargo, otros autores han sugerido selectividad, principalmente relacionada con la capacidad de retención de las partículas más pequeñas (Vargas y Madin, 2004). Dadon-Pilosof *et al.* (2019) compararon la alimentación de tres especies de salpas (*Salpa fusiformis*, *S. maxima* y *Thalia democratica*) sobre fitoplancton de pequeño tamaño. Usaron un citómetro de flujo en combinación con microscopía epifluorescente para discriminar entre bacterias heterótrofas y autótrofas (*Prochlorococcus* y *Synechococcus*), picoeucariotes y nanoeucariotes. Encontraron un alto consumo de picoeucariotes en las tres especies analizadas. Sin embargo, tuvieron una selectividad hacia las cianobacterias, siendo *Synechococcus* más eficientemente consumida por *S. fusiformis*, *Prochlorococcus* por *T. democratica*, mientras que *S. maxima* casi no las consumió.

TABLA 1. Alimento contenido en el estómago/intestino de las salpas. Los porcentajes son abundancia relativa excepto en (*), que es masa de carbono

Salpa	Área	Contenido estomacal	Método	Fuente
<i>Cyclosalpa affinis</i>	Atlántico N	Nanoflagelados y bacterias (principalmente), diatomeas, dinofíceas	Microscopía (epifluorescencia, invertido)	4
<i>Cyclosalpa bakeri</i>	Pacífico N	Diatomeas (67%), dinofíceas (13%), cocolitofóridos (8%)	Microscopía (electrónico de barrido)	3
<i>Iasis cylindrica</i>	Atlántico N	Dinofíceas (principalmente), dinoflagelados heterótrofos, diatomeas	Microscopía (epifluorescencia, invertido)	4
<i>Ihlea racovitzai</i>	Antártico	Diatomeas (9 spp.), silicoflagelados (<i>Octactis speculum</i>), radiolarios	Microscopía (electrónico de barrido)	7
		Dinofíceas (70%), clorofitas, diatomeas	Molecular (ADN)	8
<i>Pegea coenfoederata</i>	Índico	Diatomeas, cocolitofóridos, foraminíferos	Microscopía	1
<i>Salpa fusiformis</i>	Índico	Diatomeas, cocolitofóridos, foraminíferos	Microscopía	1
	Mar de Tasmania	Diatomeas (7 spp.), clorofitas (<i>Pyramimonas grossii</i>), cocolitofóridos (<i>Emiliana huxleyi</i>), restos de copépodos	Microscopía (electrónico de barrido)	9
	Mediterráneo	Picoeucariotes (37%), cianofíceas (<i>Synechococcus</i> 33%, <i>Prochlorococcus</i> 7%), bacterias heterótrofas (19%), nanoeucariotes (4%) *	Citometría de flujo, microscopía epifluorescente	10
<i>Salpa maxima</i>	Mediterráneo	Picoeucariotes (55%), nanoeucariotes (25%), bacterias heterótrofas (15%), cianofíceas (<i>Synechococcus</i> 4%, <i>Prochlorococcus</i> 1%) *	Citometría de flujo, microscopía epifluorescente	10

TABLA 1. (CONTINUACIÓN)

Salpa	Área	Contenido estomacal	Método	Fuente
<i>Salpa thompsoni</i>	Antártico	Diatomeas (15%), dinofíceas (15%), silicoflagelados (15%), tintínidos (15%), radiolarios (11%), foraminíferos (5%), pterópodos (<i>Limacina helicina</i>), poliquetos (<i>Pelagobia longicirrata</i>), nauplios y copépodos	Microscopía (óptico)	2
		Diatomeas 64% (5 géneros), cocolitofóridos 33% (<i>Phaeocystis</i>)	Microscopía (invertido)	6
		Diatomeas (9 spp.), silicoflagelados (<i>Octactis speculum</i>), radiolarios	Microscopía (electrónico de barrido)	7
		Dinofíceas (70%), clorofitas, diatomeas, ciliados	Molecular	8
<i>Soestia zonaria</i>	Índico	Diatomeas, dinofíceas, cocolitofóridos, foraminíferos, radiolarios	Microscopía	1
<i>Thalia democratica</i>	Atlántico N	Dinofíceas (principalmente), nanoflagelados, bacterias heterótrofas, diatomeas, bacterias	Microscopía (epifluorescencia, invertido)	4
	Mar de Tasmania	Diatomeas (9 spp.), dinofíceas (4 spp.), clorofitas (<i>Pyramimonas</i> sp.), cocolitofóridos (3 spp.), restos de copépodos	Microscopía (electrónico de barrido)	9
	Mediterráneo	Picoeucariotes (50%), nanoeucariotes (15%), bacterias heterótrofas (17%), cianofíceas (<i>Prochlorococcus</i> 13%, <i>Synechococcus</i> 5%) *	Citometría de flujo, microscopía epifluorescente	10
<i>Thetys vagina</i>	Mar de Japón	Diatomeas (90%), silicoflagelados (6%), tintínidos (3.5%), dinofíceas, copépodos	Microscopía (invertido)	5

Fuentes: 1 Bradbury *et al.* (1971); 2 Hopkins y Torres (1989); 3 Madin y Purcell (1992); 4 Vargas y Madin (2004); 5 Iguchi y Kidokoro (2006); 6 Tanimura *et al.* (2008); 7 Von Harbou *et al.* (2011); 8 Metfies *et al.* (2014); 9 Ahmad-Ishak *et al.* (2017); 10 Dadon-Pilosof *et al.* (2019).

Depredadores y simbioses

Las salpas como alimento para otros organismos no han sido exhaustivamente estudiadas debido en parte a su consistencia gelatinosa, que deja pocas huellas en el contenido estomacal de los potenciales depredadores, pero también por una concepción errónea sobre un bajo contenido energético (Dubischar *et al.*, 2012; Henschke *et al.*, 2016). Ciertamente poseen un alto contenido acuoso, pero estudios recientes indican que la energía contenida en el peso seco de salpas grandes es equivalente a la del fitoplancton (Henschke *et al.*, 2013).

Existen evidencias de que las salpas son consumidas por una amplia gama de organismos. Entre los vertebrados, los mayores consumidores son los peces (Kashkina, 1986; Harbison, 1998), especialmente en áreas donde son muy abundantes, como los alrededores de Nueva Zelanda, Australia y el Antártico. Otros vertebrados consumidores de salpas reportados en la literatura son las tortugas marinas (Montenegro-Silva *et al.*, 1984; Herrera Galindo *et al.*, 2015), aves marinas (Cavallo *et al.*, 2018) y cetáceos (Fraija-Fernández *et al.*, 2018). Cuando se multiplican las salpas formando enormes enjambres, llegan a agotar los recursos alimenticios y sus cuerpos muertos descienden en la columna de agua como una catarata de comida para el ecosistema bentónico. Se han reportado corales que se alimentan de salpas (Hoeksema y Waheed, 2012).

Ciertos crustáceos planctónicos mantienen una relación simbiótica con las salpas, usándolas como un refugio de descanso o para protección de sus crías y apropiándose de las partículas alimenticias de que se alimenta la salpa. Este comportamiento es particularmente habitual en los anfípodos pelágicos (Laval, 1980), pero también se ha observado en copépodos del género *Sapphirina* (Gasca *et al.*, 2015). Algunos peces en estadios tempranos de desarrollo se refugian en la cavidad de las salpas; tal es el caso del rubí *Erythrocles schlegelii*, que permanece en el interior o alrededor de las cadenas de *Pegaea confoederata* (Pastana *et al.*, 2022).

Entre las salpas e hipéridos existe una interacción parasitoide distintiva, ya que los hipéridos *Phronima atlantica* y *Phronima sedentaria* utilizan el cuerpo de las salpas como estructura para formar un barril que sirve de refugio y soporte para el desarrollo de sus crías (Laval, 1978).

Se ha sugerido que las salpas podrían ser un vector en la transmisión de toxinas producidas durante florecimientos de fitoplancton (Mianzan *et al.*, 1997). A finales de enero y todo febrero de 2016 se encontraron tortugas muertas en la costa de Oaxaca, cuyos contenidos estomacales eran de *Pegaea confoederata*, las cuales a su vez contenían *Pyrodinium bahamense* var. *compressum*, un dinoflagelado productor de saxitoxina (Herrera Galindo *et al.*, 2015).

Evolución

Se han propuesto diversas explicaciones sobre la evolución de los tunicados pelágicos a partir de las ascidias. Una de ellas propone que emergieron de una larva con forma de

renacuajo similar a la que se presenta en el ciclo de vida de las ascidias (Wada, 1998). Otra hipótesis sugiere que provienen de uno o más ancestros sésiles de las ascidias (Piette y Lemaire, 2015). Aunque por algún tiempo predominó la hipótesis de un origen polifilético de Thaliacea, a partir de diferentes linajes de las ascidias, estudios moleculares han contravenido dicha hipótesis y parece más plausible un origen monofilético, con una relación estrecha entre salpas, doliólidos y pirosomas (Swalla *et al.*, 2000; Govindarajan *et al.*, 2011).

Se ha propuesto que las salpas evolucionaron de las ascidias por neotenia como larvas que renunciaron a la fijación al sustrato y se convirtieron en organismos pelágicos solitarios. Por lo tanto, el origen de las salpas a partir de tunicados sésiles se fundamenta no solo en una apariencia corporal relativamente similar y diversos rasgos propios de las ascidias adultas, sino también en su cercanía genética.

Dentro de las salpas, Metcalf (1918) consideraba a las especies de la subfamilia Cyclosalpinae (antes considerada una familia) en la base del árbol filogenético, siendo las especies más simétricas (*Cyclosalpa affinis*, *C. pinnata*, *C. polae* y *C. floridiana*) más primitivas que las asimétricas (*C. bakeri* y *Helicosalpa virgula*). Según Metcalf (1918), de las Cyclosalpinae se desprenden dos ramas: 1) las salpas con un intestino esférico compacto tanto en la forma solitaria como agregada (*Ihlea*, *Salpa* y *Iasis*) y 2) las salpas con un intestino curvado en la forma solitaria, pero no compactado (*Brooksia*, *Ritteriella*, *Metcalfina*, *Soestia*, *Thalia*, *Thetys*, *Pegea* y *Traustedtia*).

Las conclusiones de Metcalf (1918) estaban basadas en aspectos meramente morfológicos y no se sustentan en recientes estudios filogenéticos basados en el gen 18S rDNA (Govindarajan *et al.*, 2011). Esta filogenia del gen 18S rDNA indica que las especies del género *Cyclosalpa* son un grupo hermano del género *Salpa*, y por tanto estarían incluidas dentro de las Salpinae. En cambio, *Ritteriella*, *Pegea* y *Thalia* se ramificaron más tempranamente en la evolución, separándose del resto. Por otro lado, esto es consistente con la estructura del endostilo, al ser más primitiva en *Pegea*, *Thalia* y *Thetys* y derivada en *Cyclosalpa* y *Salpa*.

Actualmente se presentan nuevas relaciones filogenéticas para las salpas basadas en el mismo gen 18S: 1) *Metcalfina hexagona*, de cadena lineal, es hermana de todas las demás especies de salpas; 2) el género *Helicosalpa* es monofilético y hermano del género *Cyclosalpa*; 3) el género *Ihlea* es polifilético, siendo *I. punctata* hermana del género *Ritteriella* y no de *Ihlea racovitzai*; 4) *Cyclosalpa pinnata* se encuentra anidada dentro de un clado de especies de *Cyclosalpa* genética y morfológicamente similares a otras especies del género; 5) *Ritteriella amboinensis* es hermana de *Ritteriella retracta* (Damian-Serrano *et al.*, 2023).

Referencias

- Ahmad-Ishak, N. H., Clementson, L. A., Eriksen, R. S., Van den Enden, R. L., Williams, G. D., y Swadling, K. M. (2017). Gut contents and isotopic profiles of *Salpa fusiformis* and *Thalia democratica*. *Marine Biology* 164, 144. <https://doi.org/10.1007/s00227-017-3174-1>
- Bone, Q., Carré, C., y Chang, P. (2003). Tunicate feeding filters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83(5), 907-919.
- Bradbury, M. G., Abbott, D. P., Bovbjerg, R. V., Mariscal, R. N., Fielding, W. C., Barber, R. T., Pearse, V. B., Proctor, S. J., Ogden, J. C., Wourns, J. P., Taylor, L. R., Christofferson, J. G., Christofferson, J. P., Mcphearson, R. M., Wynne, M. J., y Stomborg Jr., P. M. (1971). Studies on the fauna associated with the deep scattering layers in the equatorial Indian Ocean, conducted on R/V TE VEGA during October and November 1964. En G. B. Farquhar (Ed.), *Proceedings of an International Symposium on Biological Sound Scattering in the Ocean* (pp. 409-452). Maury Center for Ocean Science, U.S. Naval Research Laboratory.
- Cavallo, C., Chiaradia, A., Deagle, B. E., McInnes, J. C., Sánchez, S., Hays, G. C., y Reina, R. D. (2018). Molecular Analysis of Predator Scats Reveals Role of Salps in Temperate Inshore Food Webs. *Frontiers in Marine Science* 5, 381. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00381>
- Conroy, J. A., Steinberg, D. K., Thibodeau, P. S., y Schofield, O. (2020). Zooplankton diel vertical migration during Antarctic summer. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 162, 103324. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2020.103324>
- Dadon-Pilosofo, A., Lombard, F., Genin, A., Sutherland, K. R., y Yahel, G. (2019). Prey taxonomy rather than size determines salp diets. *Limnology and Oceanography* 64(5), 1996-2010. <https://doi.org/10.1002/lno.11165>
- Dubischar, C. D., Pakhomov, E. A., Von Harbou, L., Hunt, B. P. V., y Bathmann, U. V. (2012). Salps in the Lazarev Sea, Southern Ocean: II. Biochemical composition and potential prey value. *Marine Biology* 159, 15-24. <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1785-5>
- Esnal, G. (1996). Thaliacea y Appendicularia. En R. Gasca y E. Suárez (Eds.), *Introducción al estudio del zooplancton marino* (pp. 597-630). El Colegio de la Frontera Sur/Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.
- Esnal, G. B., y Daponte, M. C. (1999). Salpida. En D. Boltovskoy (Ed.), *South Atlantic Zooplankton* (Vol. 2, pp. 1423-1445). Backhuys Publishers.
- Forbes E., y Hanley S. (1853). *A history of British Mollusca and their shells* (Vol. 1), John Van Voorst. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.16341>
- Fraija-Fernández, N., Ramos-Esplá, A. A., Raduán, M. Á., Blanco, C., Raga, J. A., y Aznar, F. J. (2018). Consumption of pelagic tunicates by cetaceans calves in the Mediterranean Sea. *Mediterranean Marine Science* 19(2), 383-387. <https://doi.org/10.12681/mms.15890>
- Gasca, R., Suárez-Morales, E., y Haddock, S. H. D. (2015). *Sapphirina iris* Dana, 1849 and *S. sinuicauda* Brady, 1883 (Copepoda, Cyclopoida): predators of salps in Monterey Bay and the Gulf of California. *Crustaceana* 88(6): 689-699. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003438>

- Gibbons, M. J. (1997). Vertical distribution and feeding of *Thalia democratica* on the Agulhas Bank during March 1994. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 77(2), 493-505. <https://doi.org/10.1017/S0025315400071824>
- Glabrecht, M., y Dohle, W. (2012). Discovering the alternation of generations in salps (Tunicata, Thaliacea): Adelbert von Chamisso's dissertation "De Salpa" 1819 – its material, origin and reception in the early nineteenth century. *Zoosystematics and Evolution* 88(2), 317-363. <https://doi.org/10.1002/zoos.201200024>
- Govindarajan, A. F., Bucklin, A., y Madin, L. P. (2011). A molecular phylogeny of the Thaliacea. *Journal of Plankton Research* 33(6), 843-853. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq157>
- Harbison, G. R. (1998). The parasites and predators of Thaliacea. En Q. Bone (Ed.), *The Biology of Pelagic Tunicates* (pp. 187-214). Oxford University Press.
- Henschke, N., Bowden, D. A., Everett, J. D., Holmes, S. P., Kloser, R. J., Lee, R. W., y Suthers, I. M. (2013). Salp-falls in the Tasman Sea: A major food input to deep-sea benthos. *Marine Ecology Progress Series* 491, 165-175. <https://doi.org/10.3354/meps10450>
- Henschke, N., Everett, J. D., Richardson, A. J., y Suthers, I. M. (2016). Rethinking the Role of Salps in the Ocean. *Trends in Ecology & Evolution* 31(9), 720-733. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.06.007>
- Herrera Galindo, J. E., Meraz Hernando, J., Buenrostro Silva, A., Karam Martínez, S. G., Mendoza Vázquez, A., y Alejo Plata, M. C. (2015). Las salpas (Thaliacea: Salpidae) como posibles vectores de saxitoxina entre dinoflagelados y tortugas marinas. *Ciencia y Mar* 24(56): 41-49.
- Hoeksema, B. W., y Waheed, Z. (2012). It pays to have a big mouth: mushroom corals ingesting salps at northwest Borneo. *Marine Biodiversity* 42, 297-302. <https://doi.org/10.1007/s12526-012-0110-y>
- Hopkins, T. L., y Torres, J. J. (1989). Midwater food web in the vicinity of a marginal ice zone in the western Weddell Sea. *Deep-Sea Research* 36(4): 543-560. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(89\)90005-8](https://doi.org/10.1016/0198-0149(89)90005-8)
- Iguchi, N., y Kidokoro, H. (2006). Horizontal distribution of *Thetys vagina* Tilesius (Tunicata, Thaliacea) in the Japan Sea during spring 2004. *Journal of Plankton Research* 28(6), 537-541. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi138>
- Kashkina, A. A. (1986). Feeding of fishes on salps (Tunicata, Thaliacea). *Journal of Ichthyology* 26(4), 57-64.
- Laval, P. (1978). The barrel of the pelagic amphipod *Phronima sedentaria* (Forsk.) (Crustacea: Hyperiidea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 33(3), 187-211. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(78\)90008-4](https://doi.org/10.1016/0022-0981(78)90008-4)
- Laval, P. (1980). Hyperiid amphipods as crustacean parasitoids associated with gelatinous zooplankton. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 18, 11-56.
- Madin, L. P., y Purcell J. E. (1992). Feeding, metabolism, and growth of *Cyclosalpa bakeri* in the Subarctic Pacific. *Limnology and Oceanography* 37(6), 1236-1251. <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.6.1236>
- Metcalf, M. M. (1918). The Salpidae: a taxonomic study. *Bulletin of the United States National Museum*

100(2), 5-193.

- Metfies, K., Nicolaus, A., Von Harbou, L., Bathmann, U., y Peeken, I. (2014). Molecular analyses of gut contents: elucidating the feeding of co-occurring salps in the Lazarev Sea from a different perspective. *Antarctic Science* 26(5), 545-553. <https://doi.org/10.1017/S0954102014000157>
- Mianzan, H. W., Pájaro, M., Machinandiaarena, L., y Cremonte, F. (1997). Salps: possible vectors of toxic dinoflagellates? *Fisheries Research* 29(2), 193-197. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(96\)00526-7](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(96)00526-7)
- Montenegro-Silva, B. C., Bernal-González, N. G., y Martínez-Guerrero, A. (1984). Estudio del contenido estomacal de la tortuga marina *Lepidochelys olivacea*, en la costa de Oaxaca, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 13(2), 121-131.
- Pascual, M., Acuña, J. L., Sabatés, A., Raya, V., y Fuentes, V. (2017). Contrasting diel vertical migration patterns in *Salpa fusiformis* populations. *Journal of Plankton Research* 39(5), 836-842. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbx043>
- Pastana, M. N. L., Girard, M. G., Bartick, M. I., y Johnson, G. D. (2022). A Novel Association between Larval and Juvenile *Erythrocles schlegelii* (Teleostei: Emmelichthyidae) and Pelagic Tunicates. *Ichthyology & Herpetology* 110(4), 675-679. <https://doi.org/10.1643/i2022008>
- Piette, J., y Lemaire, P. (2015). Thaliaceans, The Neglected Pelagic Relatives of Ascidiaceans: A Developmental and Evolutionary Enigma. *The Quarterly Review of Biology* 90(2), 117-145. <https://doi.org/10.1086/681440>
- Purcell, J. E., y Madin, L. P. (1991). Diel patterns of migration, feeding, and spawning by salps in the subarctic Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 73, 211-217. <https://doi.org/10.3354/meps073211>
- Ritter, W. M., y Johnson, M. E. (1911). The growth and differentiation of the chain of *Cyclosalpa affinis* Chamisso. *Journal of Morphology* 22(2), 395-453.
- Sutherland, K. R., Madin, L. P., y Stocker, R. (2010). Filtration of submicrometer particles by pelagic tunicates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107(34), 15129-15134. <https://doi.org/10.1073/pnas.1003599107>
- Swalla, B. J., Cameron, C. B., Corley, L. S., y Garey, J. R. (2000). Urochordates Are Monophyletic Within the Deuterostomes. *Systematic Biology* 49(1), 52-64. <https://doi.org/10.1080/10635150050207384>
- Tanimura, A., Kawaguchi, S., Oka, N., Nishikawa, J., Toczko, S., Takahashi, K. T., Terazaki, M., Odate, T., Fukuchi, M., y Hosie, G. (2008). Abundance and grazing impacts of krill, salps and copepods along the 140°E meridian in the Southern Ocean during summer. *Antarctic Science* 20(4), 365-379. <https://doi.org/10.1017/S0954102008000928>
- Van Soest, R. (1974). Taxonomy of the subfamily Cyclosalpinae Yount, 1954 (Tunicata, Thaliacea), with descriptions of two new species. *Beaufortia* 22(288), 17-55.
- Vargas, C. A., y Madin, L. P. (2004). Zooplankton feeding ecology: clearance and ingestion rates of the salps *Thalia democratica*, *Cyclosalpa affinis*, and *Salpa cylindrica* on naturally occurring particles in the Mid-Atlantic Bight. *Journal of Plankton Research* 26(7), 827-833. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbho68>

- Von Harbou, L., Dubischar, C. D., Pakhomov, E. A., Hunt, B. P. V., Hagen, W., y Bathmann, U. V. (2011). Salps in the Lazarev Sea, Southern Ocean: I. Feeding dynamics. *Marine Biology* 158, 2009-2026. <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1709-4>
- Wada, H. (1998). Evolutionary history of free-swimming and sessile lifestyles in the urochordates as deduced from 18S rDNA molecular phylogeny. *Molecular Biology and Evolution* 15, 1189-1194. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026026>
- Weikert, H., y Codeaux, J. E. A. (2008). Thaliacean distribution and abundance in the northern part of the Levantine Sea (Crete and Cyprus) during the eastern Mediterranean climatic transient, and a comparison with the western Mediterranean basin. *Helgoland Marine Research* 62, 377-387. <https://doi.org/10.1007/s10152-008-0126-7>
- Wiebe, P. H., Madin, L. P., Haury, L. R., Harbison, G. R., y Philbin, L. M. (1979). Diel vertical migration by *Salpa aspera* and its potential for large-scale particulate organic matter transport to the deep-sea. *Marine Biology* 53, 249-255. <https://doi.org/10.1007/BF00952433>

Métodos de muestreo

Maria Pascual-Torner

Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), Barcelona, España

Uxue Tilves

Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), Barcelona, España

Macarena Marambio

Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), Barcelona, España

El principal reto para recolectar el zooplancton gelatinoso se debe a la fragilidad de sus cuerpos con gran contenido de agua (alrededor del 95% de su peso húmedo). Por esta razón, no siempre es adecuado usar métodos convencionales de muestreo de zooplancton, que tienden a romperlos y deteriorarlos. Esto es especialmente relevante cuando el objetivo es obtener especímenes en condiciones óptimas para mantenerlos vivos en el laboratorio. Asimismo, es fundamental minimizar los impactos asociados al proceso de recolección y transporte, de manera que no se comprometa su capacidad de adaptación en condiciones de cultivo. Otro aspecto relevante que se debe tener en cuenta es la forma de fijar las muestras, debido a que los métodos clásicos de fijación, como el etanol, no permiten una buena preservación de los tejidos gelatinosos y en general los deshidratan, encogiéndolo y deformando su cuerpo.

La distribución espaciotemporal del zooplancton gelatinoso suele ser irregular, lo que complica la realización de estudios cuantitativos a media y gran escala (Raskoff *et al.*, 2005; Graham *et al.*, 2003). Además, esta irregularidad dificulta la recolección de ejemplares de una determinada especie cuando es necesario. Por tanto, el método de colecta dependerá del tipo de estudio que se pretenda llevar a cabo, ya sea experimental en acuarios, taxonómico o relacionado con la distribución espaciotemporal, entre otros. También será necesario considerar la consistencia y el tamaño de las especies que se requieren muestrear; por ejemplo, los ctenóforos suelen ser significativamente más frágiles que las escifomedusas. A continuación, se explicarán los métodos de muestreo más utilizados para el zooplancton gelatinoso, tanto mediante observación *in situ* como a través de técnicas de recolección de muestras, así como los métodos de fijación de estas. Algunos de ellos están representados en la Figura 1.

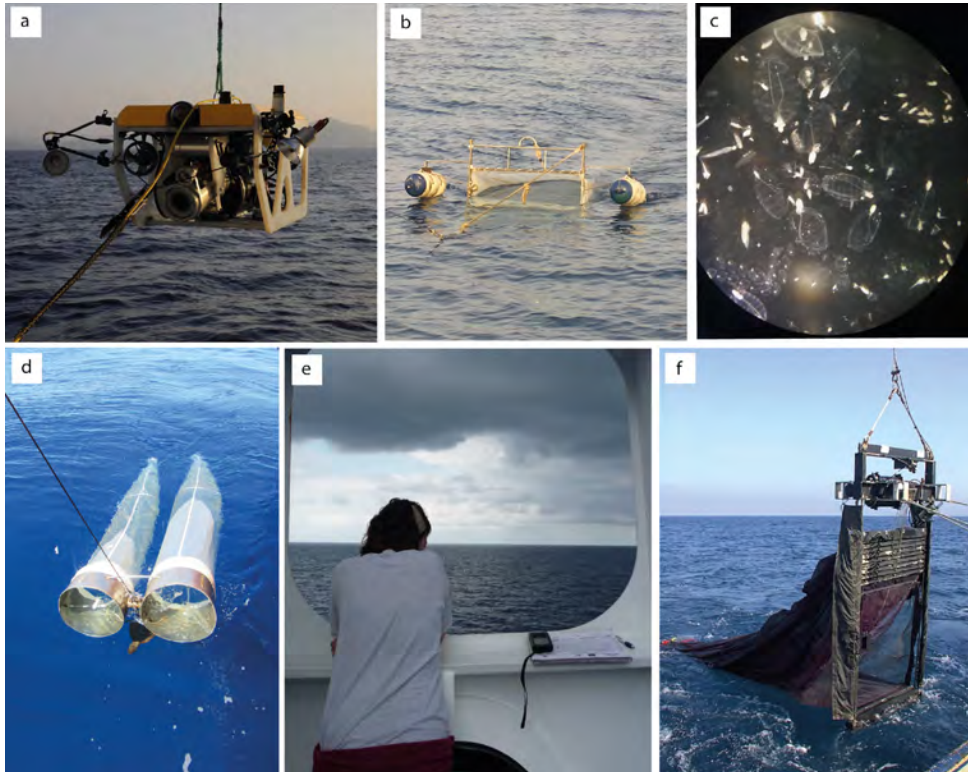


FIGURA 1. Ejemplos de algunos métodos de muestreo y muestras de plancton gelatinoso. **A** Vehículos submarinos operados de forma remota (ROV); **B** Red neustónica; **C** Muestra de zooplancton gelatinoso y otros organismos; **D** Red bongo; **E** Avistamientos desde embarcación; **F** Redes MOCNESS. Imágenes: **A** Carlos Dominguez-Carrió; **B**, **D** y **F** Pilar Olivar; **C** y **E** Maria Pascual-Torner.

Métodos por observación *in situ*

En este capítulo, el término “observación *in situ*” se emplea para referirnos a cualquier avistamiento, registro o descripción de zooplancton gelatinoso realizado directamente en su entorno natural de ocurrencia.

Los métodos de observación *in situ* son los más adecuados cuando se requiere muestrear individuos de zooplancton gelatinoso de gran tamaño, ya sea para recolectar animales vivos para experimentación o para preservarlos para diferentes tipos de análisis, así como para el estudio de la distribución espaciotemporal (Graham *et al.*, 2003; Haddock, 2004). Usando alguno de los siguientes métodos se puede disminuir o incluso evitar dañar al zooplancton gelatinoso o subestimar las abundancias de este en un ambiente tridimensional pelágico (Raskoff *et al.*, 2003; Hosia *et al.* 2017).

Las tecnologías de imagen directa (cámara y videocámara) ofrecen el mejor punto de partida para la cuantificación de la abundancia *in situ* de especies de zooplancton gelatinoso (Johnson *et al.*, 2025). Aunque se han desarrollado varios sistemas de imagen digital, estos pueden agruparse en dos categorías principales: equipos que capturan imágenes de animales sin perturbarlos y aquellos que concentran a los organismos antes de la captura de imágenes.

Los equipos que capturan imágenes de animales sin perturbarlos son adecuados para la captura de imágenes de medusas de mayor tamaño. Estas cámaras registran imágenes digitales de organismos individuales sin perturbar los delicados campos de flujo que los rodean. En esta categoría se incluyen el buceo (esnórquel o SCUBA), los sumergibles tripulados, los vehículos submarinos operados de forma remota o autónoma (ROV y AUV) y los sensores ópticos. Estos son los que trataremos en este apartado. También se abordarán otros métodos como prospecciones acústicas, estudio de imágenes aéreas, avistamientos desde una embarcación y avistamientos desde tierra y varamientos. Por último, se tratará la ciencia ciudadana, una herramienta cada vez más en auge utilizada para el monitoreo de poblaciones de numerosas especies marinas.

Observación *in situ* mediante diferentes técnicas

El buceo SCUBA es el método más accesible para la investigación *in situ* del zooplancton gelatinoso, ya que permite manipular, recolectar y observar detalladamente a los organismos sin prácticamente ninguna alteración de su entorno natural (Graham *et al.*, 2003). Por esta razón, se utiliza ampliamente en estudios sobre la distribución o comportamiento de las medusas. Un ejemplo de la aplicación de esta técnica es el estudio realizado en la costa catalana, en el cual se describió la asociación positiva entre los juveniles de los peces *Trachurus mediterraneus* y *Caranx rhonchus* y las medusas *Cotylorhiza tuberculata* y *Rhizostoma pulmo* (Tilves *et al.*, 2018).

Además, facilita la observación directa y la recolección de la fase sésil de las medusas, los pólipos, lo que permite hacer un seguimiento de las poblaciones en los sustratos donde se establecen, como muelles o rocas (Makabe *et al.*, 2014; Punnarak *et al.*, 2023). Los muestreos realizados mediante buceo autónomo son relativamente fáciles de programar y ejecutar, con la ventaja de que el equipamiento necesario es más accesible en términos económicos en comparación con costosos cruceros oceanográficos. No obstante, el buceo autónomo también presenta desventajas metodológicas, como la limitada duración de la inmersión o la reducida cobertura espacial y profundidad de muestreo alcanzable por el equipo científico (Graham *et al.*, 2003). Por esta razón, esta metodología es más utilizada en zonas costeras, aunque también es frecuente en aguas oceánicas cerca de la superficie.

Las primeras investigaciones *in situ* sobre zooplancton marino en mar abierto se llevaron a cabo con sumergibles tripulados. Sin embargo, no fue hasta principios de la década de 1980 que estos vehículos fueron empleados sistemáticamente para estudiar la

distribución vertical de las medusas y otros organismos gelatinosos (revisado en Graham *et al.*, 2003). El uso de los sumergibles tripulados ha permitido la observación directa del comportamiento y la realización de experimentos fisiológicos *in situ* en organismos que, de otro modo, estarían fuera del alcance de la investigación humana (Haddock, 2004). Sin embargo, la limitada autonomía de estos sumergibles y su alto costo operativo restringen su uso a unos pocos proyectos científicos oceanográficos.

Los ROV son vehículos sumergibles no tripulados controlados de forma remota cuyo tamaño, capacidad de inmersión y aplicaciones varían según el modelo. Han ganado una gran popularidad en el estudio de organismos de estratos intermedios (mesopelágicos) y profundos (batipelágicos y hadales) debido a sus importantes ventajas en comparación con los sumergibles tripulados: los ROV tienen menor costo de inversión y operación, mayor duración de inmersión y menor tiempo de operación (Haddock, 2004; Raskoff *et al.*, 2005; Hosia *et al.*, 2017; Hoving *et al.*, 2019). Los ROV pueden incorporar diversos sensores, como los sistemas de imagen, y algunos cuentan con muestreadores especializados integrados que facilitan tanto la manipulación de objetos como la recolección de organismos frágiles y el muestreo del agua que los rodea. En el estudio de medusas, los ROV suelen estar equipados con cámaras de alta definición (o estándar) y múltiples fuentes de iluminación de gran potencia para obtener imágenes de alta resolución que permiten la identificación de especies. Los vehículos ROV han sido fundamentales para el descubrimiento y descripción de nuevas especies de animales gelatinosos, así como para la observación de su comportamiento en aguas profundas, como por ejemplo interacciones depredador-presa (Haddock, 2004; Choy *et al.*, 2017; Johnson *et al.*, 2025). Así, un estudio de 27 años basado en observaciones de este tipo de interacciones permitió elaborar un esquema de la trama trófica pelágica en California, donde se destacó el alto consumo de crustáceos por los sifonóforos fisonectos (Choy *et al.*, 2017). Los ROV también han permitido cuantificar de manera sistemática la distribución y abundancia de medusas (Raskoff *et al.*, 2005). Además, han servido para medir la variabilidad interanual y estacional, y las tasas metabólicas de estos organismos a partir de las muestras recolectadas por los muestreadores y los datos medidos por los sensores. Mediante el uso de estos vehículos ROV, se ha podido estudiar especies que, de otro modo, serían difíciles o imposibles de investigar, como son los frágiles ctenóforos lobulados, los fisonectos largos, algunas especies de medusas y organismos que habitan justo por encima del fondo marino (Haddock, 2004; Hosia *et al.*, 2017).

Uno de los principales retos del uso de los ROV es la enorme cantidad de datos de video que se generan, lo que implica un laborioso procesamiento y análisis posterior (Hoving *et al.*, 2019; Lombard *et al.*, 2019). Además, el coste operativo de estos vehículos es elevado, lo que limita su uso generalizado en estudios de zooplancton. La operación de los ROV de mayor tamaño requiere el apoyo de un barco oceanográfico, lo que incrementa considerablemente los costos de operación (Haddock, 2004; Raskoff *et al.*, 2005; Hosia *et al.*, 2017). Por otro lado, los modelos más pequeños, aunque más accesibles

económicamente, presentan limitaciones tecnológicas en cuanto a propulsión, alcance y carga útil disponible (Hosia *et al.*, 2017).

Los vehículos submarinos autónomos (AUV, por sus siglas en inglés) son vehículos robóticos programables que, según su diseño, pueden desplazarse por el océano sin el control en tiempo real de operadores humanos (Gemmell *et al.*, 2025). La comunicación con los operadores puede realizarse de manera periódica o continua mediante señales satelitales o balizas acústicas submarinas, lo que permite cierto nivel de control sobre sus movimientos tridimensionales. Existen numerosos sistemas AUV que abarcan desde dispositivos compactos diseñados para operar en aguas someras hasta sofisticados robots diseñados para aguas profundas con propulsión de hélice. También se incluyen los planeadores submarinos y una reciente modalidad híbrida que combina la gran autonomía de los planeadores con las características de los AUV convencionales (Rife y Rock, 2001; Gemmell *et al.*, 2025). Los AUV pueden llevar sensores oceanográficos como CTD, fluorómetros, oxímetros y sondas químicas, así como sensores específicos para el estudio de medusas, incluyendo ecosondas calibradas, sistemas por conteo o sistemas de imagen para censos de zooplankton y necton (Cimino *et al.*, 2018; Gemmell *et al.*, 2025).

Los AUV cuentan con la autonomía suficiente como para recopilar datos durante prolongados periodos de tiempo (días a semanas). Además, los vehículos empleados en estudios oceanográficos o biológicos están diseñados para cubrir grandes áreas (Gemmell *et al.*, 2025). Ambas características hacen que sean una buena opción para el estudio de organismos gelatinosos, ya que estos se distinguen por su lento desplazamiento en la columna de agua (Cimino *et al.*, 2018). Así, un AUV diseñado para el seguimiento de medusas permitiría la observación prolongada de estos organismos en su hábitat natural (Cimino *et al.*, 2018), proporcionando datos precisos de su comportamiento natural sin causarles daño físico (Rife y Rock, 2001).

Los sensores ópticos han sido una herramienta frecuentemente utilizada para el estudio del zooplankton gelatinoso, especialmente de las medusas, ya que permiten su caracterización mediante el conteo directo de individuos y la captura de imágenes digitales *in situ* (Lombard *et al.*, 2019; Magalhães *et al.*, 2020). Sin embargo, el registro en imagen y video de estos organismos, así como su uso en estudios a largo plazo, enfrenta dos desafíos principales. El primero está relacionado con la naturaleza de los organismos gelatinosos, ya que su transparencia reduce significativamente el contraste en las imágenes, dificultando su detección. Además, su tamaño varía considerablemente, desde milímetros en el mesozooplankton hasta metros en el caso de las grandes medusas. Esto significa que un método de muestreo adecuado para un determinado rango de tallas puede no ser útil o eficaz para otros rangos de tallas (Tabla 1) (Lombard *et al.*, 2019; Magalhães *et al.*, 2020). El segundo desafío radica en la gran cantidad de datos generados en estudios geográfica y temporalmente extensos. Para optimizar la eficiencia del análisis, es imprescindible contar con herramientas de procesamiento automatizado que permitan gestionar y analizar la información de manera eficiente, algo que en el

futuro posiblemente sea resuelto mediante inteligencia artificial (IA). Recientes trabajos con IA en plancton sugieren un gran impacto para conocer las respuestas biológicas a importantes características oceanográficas (Schmid *et al.*, 2023).

TABLA 1. Métodos de muestreo, los sensores utilizados y el tamaño de los organismos que puede muestrear cada sensor (tabla modificada a partir de Magalhães *et al.*, 2020)

Método de muestreo	Sensor utilizado	Tamaño del organismo muestreado
Buceo	Observación visual Cámaras y video subacuáticas	mm a metros > 1 cm
ROV	Ecosondas científicas Sistemas de imagen	> 1 mm 1 μ m a 100 cm
AUV	Ecosondas científicas Sistemas de imagen	> 1 mm > 10 cm
Sensores ópticos	Contadores de plancton Citómetros de flujo Sistemas de imagen (VPR, UVP, ISIIS, SIPPER, PELAGIOS, JellyCam)	< 40 mm 200 a 5000 μ m 1 μ m a 100 cm
Estudios acústicos	Ecosondas científicas y de uso pesquero	> 1 mm
Estudios aéreos	Cámaras de alta resolución, drones	> 10 cm a metros
Avistamientos desde embarcación	Observación visual	> 1 cm
Recolección de datos desde costa	Observación visual	> 1 cm

Los sensores ópticos diseñados para el estudio del plancton pueden clasificarse en tres tipos: contadores de plancton, dispositivos de citometría de flujo y sistemas de imagen.

Los contadores de plancton están diseñados para contar el número de organismos planctónicos dentro de un rango de talla morfológica específico, en un volumen determinado de agua de mar. Se emplean principalmente para estimar la abundancia y la biomasa (Herman *et al.*, 2004), aunque, por lo general, proporcionan poca o nula información sobre la identificación taxonómica de las especies (Magalhães *et al.*, 2020).

Los dispositivos de citometría de flujo analizan automáticamente diversas propiedades ópticas de células en suspensión, como la dispersión de luz en distintos ángulos y la intensidad de fluorescencia en múltiples longitudes de onda. Están diseñados para estudiar organismos planctónicos unicelulares y su aplicación en el estudio de zooplankton gelatinoso es limitada. En el caso del zooplankton, uno de los sistemas utilizados es el FLOWCAM, el cual integra la tecnología de citometría de flujo con un microscopio, lo que permite la adquisición continua de imágenes para un análisis detallado de los organismos en estudio (Le Bourg *et al.*, 2015).

Los sensores de imagen para plancton capturan imágenes de los organismos en un volumen de agua determinado, lo que permite no solo el conteo y la estimación de biomasa, sino también la identificación de especies. Estos instrumentos están diseñados para capturar imágenes en alta resolución del plancton en su entorno natural, facilitando su estudio sin necesidad de recolección directa. Algunos de estos sistemas son el Video Plankton Recorder (VPR), el Underwater Vision Profiler (UVP), el ISIS, el Shadowed Image Particle Profiling and Evaluation Recorder (SIPPER), el Pelagic In situ Observation System (PELAGIOS) y la JellyCam (Magalhães *et al.*, 2020). La mayoría de estos sensores están diseñados para micro y mesozooplankton y solo la JellyCam ha sido desarrollada específicamente para organismos gelatinosos de mayor tamaño (Tabla 1) debido a que el plancton gelatinoso observable a simple vista puede ser registrado con cámaras digitales convencionales (Hoving *et al.*, 2019; Magalhães *et al.*, 2020). La capacidad de estos sistemas de transmitir datos en tiempo real al operador a bordo facilita su uso en estudios ecológicos. Sin embargo, presentan ciertas limitaciones; algunos de ellos, como el VPR, no pueden identificar plancton a nivel de especie y tienden a subestimar la presencia de taxones poco comunes (Magalhães *et al.*, 2020).

Muchos de estos sensores se integran con otros dispositivos de medición de las propiedades del agua de mar, como el CTD, que mide temperatura, conductividad y profundidad, con las cuales se calcula la salinidad y densidad del agua de mar; el oxímetro, con el cual se estima la concentración de oxígeno disuelto; o los fluorómetros, para estimar la concentración de clorofila-a del fitoplancton, permitiendo la recopilación simultánea de datos ambientales adicionales junto con cada imagen de video (Hoving *et al.*, 2019; Lombard *et al.*, 2019; Magalhães *et al.*, 2020).

Avistamientos desde embarcación

Cuando no es posible realizar muestreos *in situ* mediante buceo autónomo o equipos de operación remota, las observaciones visuales desde la superficie de una embarcación pueden proporcionar información sobre la distribución y abundancia de medusas distinguibles a simple vista (Tabla 1) (Doyle *et al.*, 2008; Ferraris *et al.*, 2012). La metodología es sencilla: se define un área de observación desde una cubierta de la embarcación, a una altura determinada, y si los avistamientos se realizan por la noche, se emplea un proyector de luz para iluminarla. El recuento de medusas se lleva a cabo visualmente por al

menos dos observadores, garantizando una cobertura continua del área de observación. Para asegurar la precisión del estudio y prevenir la fatiga en los observadores, se establecen intervalos alternos de observación y descanso. Además, se determinan categorías de abundancia absoluta y se registra la posición GPS de cada avistamiento; alternatively, esta se registra en intervalos regulares durante la travesía, lo que permite analizar patrones espaciales en la distribución de las medusas. Mediante esta metodología, por ejemplo, se describió la distribución espacial de *Pelagia noctiluca* en la costa catalana (noreste de España), permitiendo además investigar una posible correlación con las variables ambientales presentes en la región (Tilves *et al.*, 2016).

Estas observaciones realizadas mediante avistamientos de embarcación permiten estimar la abundancia de medusas por unidad de superficie (Doyle *et al.*, 2008; Ferraris *et al.*, 2012; Tilves *et al.*, 2016). Esta información se puede combinar con la obtenida de arrastres de redes para estimar la abundancia en la columna de agua. Además, es una metodología adecuada para analizar patrones de distribución temporales e interespecíficos (Doyle *et al.*, 2008; Tilves *et al.*, 2016). No obstante, presenta ciertas limitaciones. Su aplicabilidad se restringe a especies de zooplancton gelatinoso que sean suficientemente grandes, visibles y reconocibles como para permitir la identificación a simple vista (Doyle *et al.* 2008; Ferraris *et al.*, 2012), lo que excluye organismos transparentes, como los ctenóforos (por ejemplo, la especie *Mnemiopsis leidyi*), cuya baja visibilidad en el agua dificulta su observación (Raskoff *et al.*, 2005). Asimismo, este método tiende a estar sesgado hacia individuos adultos o de un tamaño fácilmente perceptible, omitiendo las fases más tempranas del ciclo de vida o especies de menor tamaño que puedan pasar desapercibidas.

Estudios acústicos

Las técnicas de prospección acústica, comúnmente utilizadas para estimar la distribución y abundancia de peces, también pueden aplicarse al estudio de poblaciones de organismos gelatinosos (Brierley *et al.*, 2001). La implementación de ecosondas de alta resolución en embarcaciones, de los ROV o de perfiladores de video ha permitido obtener mediciones detalladas sobre la abundancia, el tamaño y la distribución vertical de estos organismos, y ha posibilitado el análisis de variaciones en el comportamiento y de velocidades de natación en distintas profundidades (Brierley *et al.*, 2001; Kaartvedt *et al.*, 2011; Choy *et al.*, 2017). Gracias a estas técnicas acústicas se han conseguido identificar patrones de migración vertical en *Periphylla periphylla* en Noruega (Kaartvedt *et al.*, 2011).

El zooplancton gelatinoso —excepto los sifonóforos con neumatóforo con gas, que refleja el sonido (Warren *et al.*, 2001)— muestra un bajo contraste acústico con el medio acuático debido a su alto contenido en agua; sin embargo, es posible detectar los débiles ecos que genera (Brierley *et al.*, 2001; Kaartvedt *et al.*, 2011). En particular, los organismos de mayor tamaño presentan propiedades acústicas más marcadas. El desarrollo de ecosondas de haz dividido representa un avance significativo, ya que facilita la localización precisa de individuos dentro del haz acústico.

Las prospecciones acústicas no tienen la capacidad de detectar individuos pequeños (Tabla 1). De esta forma, la biomasa determinada acústicamente debe complementarse con datos de abundancia obtenidos mediante otros métodos, como muestreos con redes. Esto implica la combinación de dos metodologías que, dependiendo del objetivo, no siempre son las más adecuadas para el estudio del zooplancton gelatinoso (Brierley *et al.*, 2001; Hosia *et al.*, 2017).

Estudios aéreos

La formación de enjambres de medusas (o su equivalente en inglés, *blooms*, término ampliamente utilizado en la literatura científica) cerca de la superficie del mar facilita su observación, y esto ha impulsado el uso de los estudios aéreos como herramienta para investigar estos procesos de agregación (Purcell *et al.*, 2000). La utilización de fotografías aéreas ha permitido, durante décadas, localizar y cuantificar la presencia de medusas, además de estimar densidades de diferentes especies (Purcell, 2009). Aunque resulta una metodología atractiva, su uso ha sido relativamente limitado, probablemente debido a las restricciones prácticas y económicas que conlleva: su resolución espacial es restringida, lo que dificulta la detección de agregaciones dispersas o de especies pequeñas, y su implementación con aeronaves tripuladas implica un alto costo operativo (Purcell *et al.*, 2000; Purcell, 2009). En los últimos años, la tecnología de vehículos aéreos no tripulados (drones) ha tenido grandes avances, haciendo que los estudios aéreos sean una herramienta tecnológica económicamente más accesible. Los drones ofrecen imágenes de mayor resolución y son más asequibles que los métodos aéreos tradicionales (Schaub *et al.*, 2018). Además, permiten realizar mediciones tanto cualitativas como cuantitativas de los *blooms*, con la ventaja de que las imágenes georreferenciadas facilitan la localización exacta de las agregaciones y el cálculo detallado de su extensión espacial (Schaub *et al.*, 2018). Además de los estudios sobre la formación de *blooms* de medusas, el uso de drones permite la investigación del comportamiento de estas especies. Gracias a esta técnica, se ha podido demostrar, por ejemplo, cómo *Rhopilema nomadica* tiene una capacidad de natación direccional sincronizada que le permite alejarse de la costa y nadar en contra de la dirección de las olas, lo que disminuye el riesgo de encallamiento y mejora su supervivencia en el entorno marino (Malul *et al.*, 2024).

Recolección de datos desde la costa

Algunos de los registros más antiguos de la presencia de medusas en la costa se han obtenido a partir de estudios realizados desde tierra (Cargo y King, 1990). Se han reportado numerosos estudios que analizan registros diarios de observaciones realizadas desde muelles, registros de medusas varadas en la arena y reportes de atenciones por picaduras u otro tipo de interacciones entre personas y medusas (Marambio *et al.*, 2021; Edelist *et al.*, 2025; Roca *et al.*, 2025). Estas metodologías han permitido analizar las tendencias a largo plazo en la abundancia, distribución y estacionalidad de especies de medusas,

como *Chrysaora quinquecirrha* (Cargo y King, 1990) o *Pelagia noctiluca* (Bernard *et al.*, 2011). Las observaciones desde la costa proporcionan información valiosa sobre la influencia de factores ambientales en las poblaciones (Cargo y King, 1990; Bernard *et al.*, 2011). A partir de medusas varadas, además de su registro, es posible recolectar especímenes para estimar tallas y pesos corporales. El peso puede calcularse posteriormente mediante la relación entre el diámetro de la umbrela y el peso seco o húmedo de cada especie (Houghton *et al.*, 2007).

Ciencia ciudadana

La ciencia enfrenta actualmente desafíos sociales y económicos globales. Debido a las limitaciones en el financiamiento para investigación, los científicos han comenzado a involucrar activamente a la población general para abordar de manera conjunta problemas ambientales específicos y ampliar la obtención de datos a escala temporal y espacial. En este contexto, la ciudadanía desempeña un papel cada vez más relevante en programas científicos enmarcados dentro de la denominada ciencia ciudadana, que se refiere a la participación de personas no profesionales en investigaciones científicas. Gracias a esta colaboración se puede obtener información y muestras biológicas de zonas geográficas más amplias en un periodo determinado, algo que de forma tradicional posiblemente sea más complicado conseguir (McKinley *et al.*, 2017; García-Soto *et al.*, 2021).

La ciencia ciudadana se está convirtiendo en una herramienta clave para el monitoreo de poblaciones de muchas especies marinas; entre ellas, el zooplancton gelatinoso. Una de las plataformas usadas es iNaturalist, que contiene registros de zooplancton gelatinoso a nivel mundial y cuenta con respaldo en varios artículos científicos. Existen también otras iniciativas de largo plazo y con resultados significativos para el avance científico. Uno de los programas más antiguos y reconocidos es el Jellywatch (<https://www.jellywatch.org/>), cuyo objetivo es registrar la presencia de medusas en distintas partes del mundo mediante avistamientos reportados en línea por la ciudadanía. Otra iniciativa destacada es el proyecto Med-Jellyrisk (<https://www.facebook.com/Jellyrisk/>), lanzado en 2013 con el fin de hacer un seguimiento y ampliar el conocimiento sobre las proliferaciones de medusas en diversos sitios del Mediterráneo, agrupando diversas iniciativas de ciencia ciudadana de Italia, España, Malta y Túnez (Marambio *et al.*, 2021). En España destacan iniciativas como el Proyecto Meduses del ICM-CSIC de Barcelona, que fue pionero en involucrar a las administraciones, los municipios costeros y las empresas de salvamento y socorrismo de Cataluña. Esto condujo a la creación de una aplicación (iMedjelly), desafortunadamente inactiva en la actualidad, que durante su funcionamiento informaba en tiempo real sobre la presencia o ausencia de medusas en las playas. Su éxito propició la réplica de este modelo en otras zonas de España y del mundo. Desde 2012, el proyecto Alerta Medusas de la plataforma Observadores del Mar (<https://observadoresdelmar.es>) ha sido otra iniciativa pionera en el ámbito de la ciencia ciudadana. Esta organización surgió de la inquietud de la propia ciudadanía, que buscaba recibir respuestas sobre las

especies de medusas que observaban en las playas y en el mar (Marambio, 2026). A nivel más local, en México existe Medusozoa México, que alberga una galería fotográfica y ha obtenido datos de relevancia científica para publicaciones.

Los datos recopilados a través de estos proyectos de ciencia ciudadana han permitido detectar y describir nuevas especies para la ciencia, monitorear especies exóticas (Deidun *et al.*, 2017; Marambio *et al.*, 2025) y analizar los patrones estacionales y geográficos de las medusas (Boero, 2011; Maňko *et al.*, 2017; Mannino y Balistreri, 2018; Marambio *et al.*, 2021; Zampardi *et al.*, 2025). Además, han contribuido a la evaluación del impacto de las medusas tanto a nivel ecológico, en las redes tróficas marinas, como en el ámbito socioeconómico, en las diferentes actividades humanas. Estos proyectos han demostrado cómo la colaboración entre la comunidad científica y la ciudadanía puede generar conocimiento valioso y contribuir a la gestión de los ecosistemas marinos.

Es importante destacar que la ciencia ciudadana incluye diferentes metodologías y aproximaciones, como observaciones desde tierra, avistamientos mediante esnórquel o buceo SCUBA, avistamientos desde embarcaciones, recolección de muestras mediante el uso de redes u otros métodos de recolección de individuos. Estas herramientas ofrecen diversas formas de recopilar información valiosa, fomentando la participación constante de la comunidad en la investigación y el monitoreo del entorno.

Métodos de recolección de muestras

Recolección con redes planctónicas

Para el muestreo de zooplancton gelatinoso se han utilizado distintos tipos de redes zooplanctónicas seleccionadas según el tamaño del grupo a estudiar y siguiendo los métodos estándar de muestreo del zooplancton. El principio básico de funcionamiento de estas redes es concentrar el plancton en un volumen reducido de agua. Una vez fijada la muestra, los organismos se identifican y cuantifican en el laboratorio. Este tipo de muestreo se emplea tradicionalmente para obtener datos sobre la densidad media de organismos por volumen de agua y la riqueza de especies en relación con el tiempo y el espacio.

Aunque estos métodos de colecta y preservación puedan provocar cierto deterioro físico en los organismos gelatinosos, dicho impacto se considera aceptable siempre que no se comprometa la correcta clasificación taxonómica morfológica de los especímenes.

Además, la pesca con red permite identificar y separar especies de interés de la muestra de zooplancton vivo, lo que facilita la realización de análisis posteriores, como los filogenéticos, ómicos o bioquímicos. Para garantizar la integridad de los organismos es fundamental que el arrastre se lleve a cabo a baja velocidad (menos de 2 nudos). Las partes genéricas de una red de zooplancton se describen a continuación (Figura 2).

Partes de la red

- Boca de la red: estructura rígida, de forma circular o rectangular, que sostiene la boca de una red planctónica y la mantiene abierta durante el muestreo. El tamaño de la apertura, junto con el tamaño de la malla y la velocidad de arrastre, determina la eficiencia de filtración de la red.
- Depresor: peso unido a la red que facilita su hundimiento y mantiene estabilidad durante el arrastre de la red.
- Flujómetro: dispositivo con hélices utilizado para estimar el volumen de agua filtrado por la red durante el muestreo. Funciona mediante una hélice que gira al paso del agua cuando la red es arrastrada. La hélice hace girar el contador de revoluciones que permitirá calcular el volumen de agua muestreado. Antes de su uso, se realiza una calibración estándar para determinar el volumen de agua por unidad de revolución en esa red específica (k) (Smith y Richardson, 1977). Durante el muestreo, se registra el número inicial (antes del arrastre) (R_i) y el número final (una vez finalizado el arrastre) (R_f) del contador. Para calcular el volumen de agua filtrado (V), se multiplica la diferencia entre las revoluciones registradas por el volumen de agua correspondiente a cada unidad de revolución, multiplicado por el área de la boca de la red en m^2 (A): $V = (R_f - R_i) \times k \times A$ (Smith y Richardson, 1977).

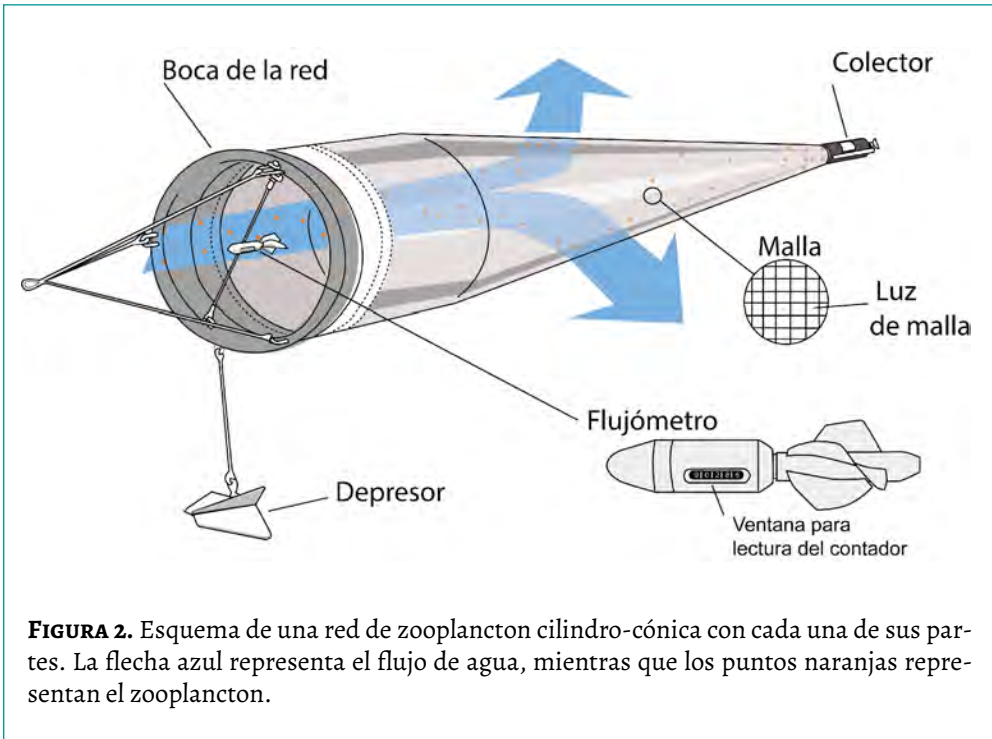


FIGURA 2. Esquema de una red de zooplancton cilindro-cónica con cada una de sus partes. La flecha azul representa el flujo de agua, mientras que los puntos naranjas representan el zooplancton.

- Malla: estructura reticular formada por monofilamentos generalmente de nailon, aunque antes de los años ochenta del siglo XX las redes se fabricaban con algodón. La luz de malla determina el tamaño mínimo de partículas que pueden ser retenidas, definiendo así la selectividad de la red. Se recomienda utilizar una luz de malla equivalente al 75% de la anchura mínima del rango de organismos que se requiere analizar (Omori y Ikeda, 1984).
- Colector o copo: parte final de la red donde se acumulan y retienen los organismos. Como su nombre indica, está diseñado específicamente para recolectar el plancton concentrado. Debe contar con dos o cuatro ventanas cubiertas con malla, que permiten la salida del agua y evitan la formación de corrientes de retorno hacia afuera de la red (Omori y Ikeda, 1984).

Tipos de red

No existe un único modelo de red de zooplancton que sea adecuado para todo tipo de organismo. Por lo tanto, la elección del equipo debe responder a los objetivos específicos de cada estudio. A continuación, se describen algunos de los modelos más utilizados para el estudio del plancton gelatinoso. En estos modelos, características como el diámetro de la boca de la red o la luz de malla pueden variar según las especies que se desee muestrear y el tipo de muestreo que se vaya a realizar (Wiebe y Benfield, 2003). Estas redes están diseñadas para recolectar parte de la megadiversidad de la comunidad del zooplancton. Hasta donde sabemos, no existe aún un tipo de red especialmente diseñada para recolección de zooplancton gelatinoso.

- Red simple: la boca de la red es cilíndrica y la malla es cónica o en ocasiones cilindro-cónica para incrementar su eficiencia de filtración hasta el extremo final, donde se sitúa el colector. Es la red más sencilla y la que permite mayor versatilidad en los tipos de arrastre superficial (horizontal), oblicuo o vertical. Por ejemplo, este tipo de red se usó para estudiar la distribución del zooplancton gelatinoso en dos localidades de la costa argelina (mar Mediterráneo) en función de las variables ambientales (Khames *et al.*, 2023).
- Red neustónica: esta red está diseñada para muestrear el plancton localizado en los primeros centímetros de la columna de agua. La boca es rectangular y tiene dos flotadores, uno a cada lado. La boca de red se suele caracterizar por tener dimensiones mayores que las de otros tipos de red y por ser cuadrada (por ejemplo, 1 m x 1 m) o más ancha que alta (por ejemplo, 1 m x 0.4 m). Este tipo de red se usó en un estudio que caracteriza los cambios estacionales de zooplancton gelatinoso epipelágico en función de los cambios ambientales en el mar Rojo (Sola *et al.*, 2019).
- Red Bongo: este tipo de red está compuesta por dos redes de boca cilíndrica unidas por un eje, donde se anclan el cabo de arrastre y el depresor. Las mallas de cada red pueden tener tamaños iguales o diferentes. Si son iguales, solo es necesario colocar

un flujómetro en una de las bocas; si son diferentes, se debe colocar uno en cada red, ya que el volumen de filtrado será diferente. A modo de ejemplo, este tipo de red fue una de las que usaron los autores de un estudio sobre la distribución a escala intermedia de *Pyrosoma atlanticum* durante el invierno en el noroeste del Mediterráneo (Pastor-Prieto *et al.*, 2022).

- Redes MOCNESS: como sus siglas indican, “Multiple Opening/Closing Net and Environmental Sensing System” es un sistema de redes diseñado para realizar muestreos de múltiples estratos en un mismo lance oblicuo. Este sistema cuenta con varios modelos que varían en el tamaño de la boca de la red (de 0.25 m² a 20 m²), la luz de malla (de 64 μm a 3 mm) y el número de redes (entre 5 y 20) (Wiebe *et al.*, 1985). Las redes suelen ser oscuras para minimizar la evasión de los organismos. Cuantas más redes tenga el sistema, más estratos de la columna de agua se podrán muestrear en un solo lance.

La apertura y cierre de las redes se controla mediante un único cable óptico conectado a la cubierta del barco. Además, estas redes están equipadas con senso-

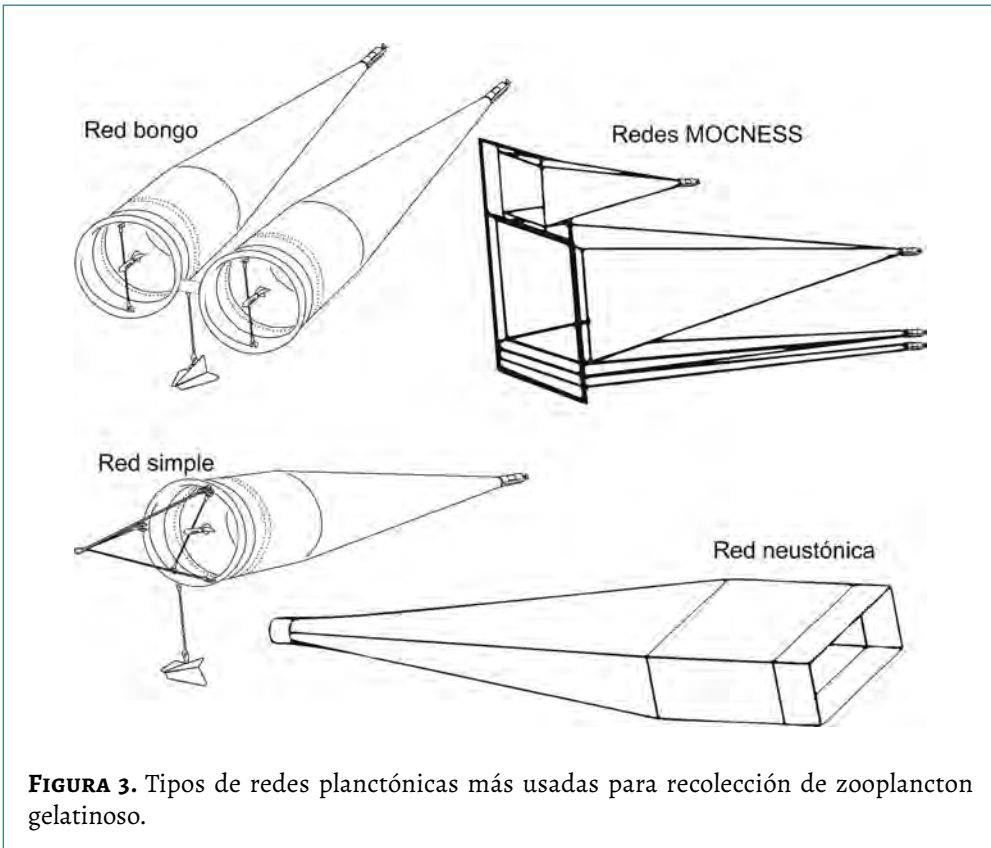


FIGURA 3. Tipos de redes planctónicas más usadas para recolección de zooplancton gelatinoso.

res que miden en tiempo real datos ambientales como temperatura, profundidad y conductividad (CTD), oxígeno disuelto (oxímetro) o concentración de clorofila-a (Wiebe *et al.*, 1985). Este sistema es ideal para estudiar la distribución vertical de las especies y los patrones de migración vertical diaria. Antes de la existencia de estas redes, era mucho más complicado y lento realizar estudios enfocados en la distribución vertical. Su aparición permitió estudiar fenómenos que requieren un muestreo más rápido y eficiente, como la migración vertical diaria (Wiebe y Benfield, 2003). Por ejemplo, se usó en un estudio para determinar los patrones de migración vertical diaria de *Salpa fusiformis* en diferentes puntos del noroeste del Mediterráneo (Pascual *et al.*, 2017).

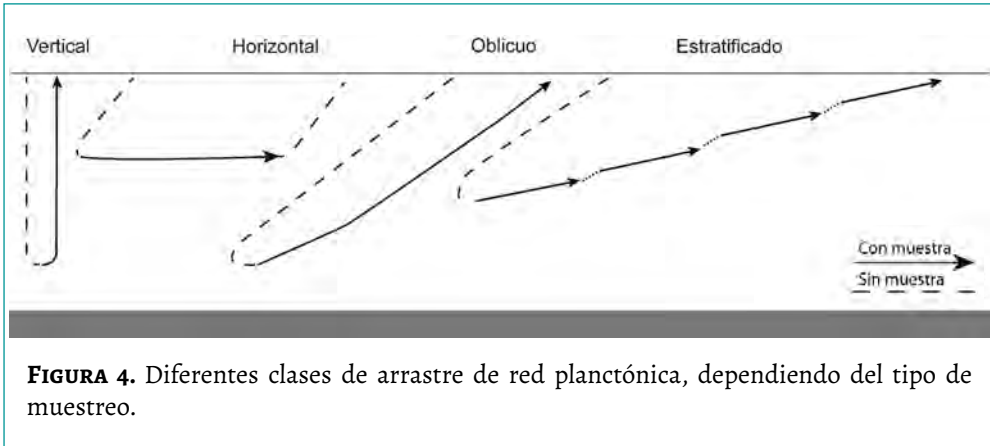
El tipo de red utilizada debe estar en consonancia con la logística del muestreo. Por ejemplo, una red MOCNESS requiere un buque de mayor envergadura equipado con sistemas de grúa hidráulica y cable óptico para su operación, mientras que una red simple puede emplearse en una embarcación pequeña y manipularse manualmente para su lanzamiento y recogida por una sola persona (Wiebe *et al.*, 2015).

Tipos de arrastre

El arrastre de una red planctónica se puede realizar de manera vertical, horizontal, oblicua o en arrastre estratificado (Figura 4) (Kingsford y Battershill, 1998; Wiebe *et al.*, 2015).

- Arrastre vertical: se realiza sin movimiento, lanzando la red hasta la profundidad deseada y recojiéndola a una velocidad de entre 0.7 y 1 m/s. Permite estudiar el zooplancton gelatinoso integrando toda la columna de agua en un punto concreto. Por ejemplo, en el estudio sobre la diversidad de zooplancton gelatinoso en la costa argelina (Khames *et al.*, 2023), se utilizó una red simple que fue arrastrada verticalmente desde los 60 m de profundidad hasta la superficie, en doce ocasiones distribuidas a lo largo del año en cada una de las dos localidades estudiadas.
- Arrastre horizontal: se realiza en movimiento, siempre a una misma profundidad, típicamente en la superficie o cerca de la superficie del mar. Permite muestrear el zooplancton gelatinoso en un transecto y analizar los organismos dentro de ese rango de profundidad. Por ejemplo, este tipo de arrastre se usó en el estudio del plancton gelatinoso epipelágico en la costa central del mar Rojo (Sola *et al.*, 2019).
- Arrastre oblicuo: se realiza desde una mayor profundidad con el barco en movimiento. A medida que se arrastra, se va reduciendo la profundidad y de esta manera se puede muestrear un determinado transecto integrando todas las profundidades. Este tipo de muestreo puede aportar datos representativos de una zona, pero se pierde la variabilidad entre estratos de distintas profundidades. En este caso, resulta especialmente útil si se desea realizar transectos que abarquen un rango de profundidades, por ejemplo, de 0 a 500 m, como se puede ver en un estudio de Pastor-Prieto *et al.* (2022) sobre la distribución de *P. atlanticum* durante el invierno a nivel de mesoescala.

- Arrastre estratificado: en este tipo de arrastre se muestrea el plancton gelatinoso en distintos estratos de la columna de agua. Normalmente, se realiza con sistemas de múltiples redes, como la MOCNESS o la red Tucker, por ejemplo, y las capturas dentro de cada estrato pueden ser en arrastre oblicuo u horizontal. El estudio sobre la migración vertical diurna de *Salpa fusiformis* utiliza un arrastre estratificado (Pascual *et al.*, 2017).



Recolección de organismos vivos para cultivo y experimentos en laboratorio

Diversas especies costeras pueden recolectarse fácilmente en aguas superficiales desde una pequeña embarcación o practicando esnórquel. Para la recolección, dependiendo del tamaño de los organismos que se requiera muestrear, los recipientes de vidrio con bordes lisos (vasos o frascos) son lo más adecuado, ya que la mayoría de los tentáculos de cnidarios no se adhieren al vidrio con la misma facilidad que al plástico (Raskoff *et al.*, 2003). Si los especímenes son de mayor tamaño, pueden recolectarse con una red de cuchara, en cubetas o bolsas plásticas —estas últimas son más adecuadas para evitar cualquier roce o adherencia— (Tilves *et al.*, 2018). Para algunas especies más resistentes puede hacerse uso de redes de inmersión manual o de pequeñas redes de plancton para atraer los especímenes a la embarcación o a la superficie (Raskoff *et al.*, 2003), y después usar alguno de los materiales previamente mencionados para su recolección. Para este propósito, es preferible que la luz de malla sea lo más pequeña posible, ya que las de mayor tamaño pueden dañar el tejido gelatinoso (Raskoff *et al.*, 2003). La malla más efectiva para redes de inmersión manuales es aquella sin nudos, hecha de material suave y con forma de bolsa. Es muy importante minimizar el estrés y la perturbación de los organismos recolectados,

así como evitar la introducción de burbujas de aire en su cavidad corporal, ya que estas son difíciles de eliminar y pueden causar embolias tisulares.

Existe una gran diversidad de especies que no se encuentran en la interfaz aire-agua, por lo que se requiere de otros métodos de recolección. El buceo con equipo autónomo es una de las opciones. Entre estas opciones, el buceo en aguas oscuras (*blackwater*) es una modalidad que se lleva a cabo durante la noche en aguas oceánicas, que ha proporcionado, entre otros resultados, información hasta entonces inexistente sobre la apariencia y el comportamiento de larvas de peces y organismos invertebrados epipelágicos, entre ellos, diferentes medusas y salpas (Villanueva *et al.*, 2024). Por ejemplo, ha permitido identificar adaptaciones morfológicas en larvas de peces epipelágicos que imitan a invertebrados nocivos, como cnidarios, lo que sugiere el uso del mimetismo batesiano como estrategia de defensa contra depredadores (Johnson *et al.*, 2025). Siguiendo las medidas de seguridad establecidas, las técnicas de buceo en mar abierto permiten una recolección segura y eficaz de especímenes, así como la observación de su comportamiento en su entorno natural sin perturbaciones.

Para la recolección de organismos en profundidades mayores a las permitidas por el buceo seguro, o cuando las condiciones de inmersión no son óptimas, pueden emplearse diversas redes desplegadas desde la superficie, siempre que se trate de una especie relativamente resistente. Las redes de arrastre de aguas intermedias y de fondo, así como las redes de plancton, han demostrado ser efectivas en la captura de organismos gelatinosos siguiendo ciertas pautas: velocidades de arrastre reducidas (aproximadamente 1 km/h), periodos cortos, y colectores amplios y sin ventanas laterales, para minimizar la turbulencia dentro del sistema de recolección y daño morfológico.

En zonas profundas donde el uso de redes no es viable, los sumergibles y vehículos operados remotamente (ROV) han resultado ser una muy buena opción, permitiendo recolectar especies gelatinosas de manera totalmente segura, aunque el costo operativo es típicamente elevado. Algunos de estos vehículos están equipados con unos cilindros abiertos en ambos extremos, lo que permite al piloto maniobrar el vehículo para encapsular cuidadosamente al organismo antes de cerrar el contenedor. Sin embargo, algunas especies son tan frágiles que no han sobrevivido ni siquiera a estos métodos de recolección más sutiles.

Fijación y preservación de las muestras

Inmediatamente después de recolectar las muestras de zooplancton gelatinoso, se requiere fijarlas lo antes posible para minimizar su deterioro. El tipo de fijación dependerá del tipo de análisis que se quiera realizar posteriormente.

El análisis taxonómico morfológico y cuantitativo requiere que los organismos conserven su forma y, en la medida de lo posible, su color. Para ello, tradicionalmente se emplea una solución de formaldehído al 4% saturada con borato de sodio (bórax) di-

suelto en agua de mar, especialmente utilizada para la mayoría del zooplancton gelatinoso. También se podría emplear etanol al 70 al 95 %, pero hay que tener en cuenta que la muestra perderá completamente el color. En el caso de las especies gelatinosas más frágiles, como los ctenóforos, se recomienda el uso de Lugol (5 a 20 %) en lugar de formol (Engell-Sørensen *et al.*, 2009). Una vez fijadas, las muestras pueden mantenerse a temperatura ambiente preferentemente en la oscuridad.

Cabe destacar que estas sustancias fijadoras, como el formol y particularmente el etanol, suelen provocar la contracción de los organismos durante la fijación, lo que puede dificultar su análisis morfológico posterior para la identificación taxonómica. Por esta razón, es recomendable realizar un paso previo de relajación. En el caso de los cnidarios, por ejemplo, se emplean cristales de mentol o cloruro de magnesio para inducir la relajación antes de la fijación definitiva (Arossa *et al.*, 2022). Si el objetivo es un análisis genético y filogenético, se puede utilizar etanol al 70 % o al 95 % no desnaturalizado (el desnaturalizado rompe y compromete el material genético de la muestra), ya que este tipo de análisis tolera cierto grado de fragmentación del ADN. Este etanol debe cambiarse totalmente a las 24 horas y después mantener las muestras en refrigeración y en la oscuridad. Alternativamente, para realizar estudios ómicos (genómicos, transcriptómicos, epigenéticos, etc.), donde se requiere ADN genómico de alta calidad (con muy baja fragmentación) o ARN conservado, no se debe usar etanol. Se recomienda congelar rápidamente las muestras, idealmente con nitrógeno líquido o hielo seco, o bien usar productos específicamente diseñados para la preservación de ADN y ARN como RNAlater[®]. Si las muestras se van a analizar en un tiempo relativamente corto, pueden mantenerse a -20 °C; sin embargo, para almacenamiento prolongado es recomendable conservarlas a -80 °C. La congelación también es el método de fijación ideal para otros análisis, como los de isótopos estables o de componentes bioactivos (lípidos, proteínas, etcétera) (Leone *et al.*, 2015; MacKenzie *et al.*, 2017).

En conclusión, el muestreo del plancton gelatinoso requiere métodos adaptados a su fragilidad y distribución irregular. La elección del método dependerá del objetivo del estudio y la calidad deseada de las muestras. Si se intenta no dañar ni extraer a los organismos, las técnicas de observación *in situ* mediante ROV y sensores ópticos o acústicos son las más adecuadas. En cambio, si se tolera cierto grado de deterioro, las redes de zooplancton son sumamente útiles para estudios de densidad en función del espacio y el tiempo. Para experimentación, la recolección individual es el método ideal. Finalmente, la preservación de las muestras dependerá del tipo de análisis posterior.

Referencias

- Arossa, S., Klein, S. G., Parry, A. J., Aranda, M., y Duarte, C. M. (2022). Assessing Magnesium Chloride as a Chemical for Immobilization of a Symbiotic Jellyfish (*Cassiopea* sp.). *Frontiers in Marine Science* 9, 870832. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.870832>
- Bernard, P., Berline, L., y Gorsky, G. (2011). Long term (1981–2008) monitoring of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa) on Mediterranean coasts (Principality of Monaco and French Riviera). *Journal of Oceanographic, Research and Data* 4, 1-10.
- Boero, F. (2011). New species are welcome, but... what about the old ones? *Italian Journal of Zoology* 78(1), 1-2. <https://doi.org/10.1080/11250003.2011.562708>
- Brierley, A. S., Axelsen, B. E., Buecher, E., Sparks, C. A., Boyer, H., y Gibbons, M. J. (2001). Acoustic observations of jellyfish in the Namibian Benguela. *Marine Ecology Progress Series* 210, 55-66. <https://doi.org/10.3354/meps210055>
- Cargo, D. G., y King, D. R. Forecasting the abundance of the sea nettle, *Chrysaora quinquecirrha*, in the Chesapeake Bay. *Estuaries* 13, 486-491 (1990). <https://doi.org/10.2307/1351793>
- Choy, C. A., Haddock, S. H. D., y Robison, B. H. (2017). Deep pelagic food web structure as revealed by *in situ* feeding observations. *Proceedings of the Royal Society B* 284(1868), 20172116. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2017.2116>
- Cimino, M. A., Patris, S., Ucharm, G., Bell, L. J., y Terrill, E. (2018). Jellyfish distribution and abundance in relation to the physical habitat of Jellyfish Lake, Palau. *Journal of Tropical Ecology* 1-16. <https://doi.org/10.1017/S0266467418000044>
- Deidun, A., Sciberras, J., Sciberras, A., Gauci, A., Balistreri, P., Salvatore, A., y 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>
- Doyle, T. K., De Hass, H., Cotton, D., Dorschell, B., Cummins V., Houghton, J. D. R., Davenport, J., y Hays, G. C. (2008). Widespread occurrence of the jellyfish *Pelagia noctiluca* in Irish coastal and shelf waters. *Journal of Plankton Research* 30(8), 963-968. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbn052>
- Edelist, D., Canepa-Oneto, A., Azzopardi, J., Ballesteros, A., Bellido, J., Boero, F., Bordehore, C., Deidun, A., Fonfría, E. S., Gauci, A., Gili, J. A., Gueroun, S. K. M., Guy-Haim, T., Kuplik, Z., Leoni, V., Kogovsek, T., Marambio, M., Mangin, A., Moranduzzo, T., ... y Angel, D. L. (2025). Citizen science-based jellyfish observation initiatives in the Mediterranean Sea. *Hydrobiologia* 852, 5313-5332. <https://doi.org/10.1007/s10750-025-05852-y>
- Engell-Sørensen, K., Andersen, P., y Holmstrup, M. (2009). Preservation of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* using acidic Lugol's solution. *Journal of Plankton Research* 31(8), 917-920. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp030>
- Ferraris, M., Berline, L., Lombard, F., Guidi, L., Elineau, A., Mendoza-Vera, J. M., Lilley, M. K. S., Tailandier, V., y Gorsky, G. (2012). Distribution of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa) in the

- Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea). *Journal of Plankton Research* 34(10), 874-885. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs049>
- García-Soto, C., Seys, J. J. C., Zielinski, O., Busch, J. A., Luna, S. I., Baez, J. C., Domegan, C., Dubsy, K., Kotynska-Zielinska, I., Loubat, P., Malfatti, F., Mannaerts, G., McHugh, P., Monestiez, P., Van der Meeren, G. I., y Gorsky, G. (2021). Marine Citizen Science: Current State in Europe and New Technological Developments. *Frontiers in Marine Science* 8. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.621472>
- Gemmell, B. J., Colin, S. P., y Costello, J. H. (2025). Movement ecology of gelatinous zooplankton: approaches, challenges and future directions. *Journal of Experimental Biology* 228(S1). <https://doi.org/10.1242/jeb.247987>
- Graham, M. W., Martin, D. L., y Martin J. C. (2003). *In situ* quantification and analysis of large jellyfish using a novel video profiler. *Marine Ecology Progress Series* 254, 129-140. <https://doi.org/10.3354/meps254129>
- Haddock, S. H. D. (2004). A golden age of gelata: past and future research on planktonic ctenophores and cnidarians. *Hydrobiologia* 530, 549-556. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-2653-9>
- Herman, A. W., Beanlands, B., y Phillips, E. F. (2004). The next generation of Optical Plankton Counter: the Laser-OPC. *Journal of Plankton Research* 26(10), 1135-1145. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbh095>
- Hosia, A., Falkenhaus, T., Baxter, E. J., y Pagès, F. (2017). Abundance, distribution and diversity of gelatinous predators along the northern Mid-Atlantic Ridge: A comparison of different sampling methodologies. *PLoS One* 12(11), e0187491. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187491>
- Houghton, J. D. R., Doyle, T. K., Davenport, J., Lilley, M. K. S., Wilson, R. P., y Hays, G. C. (2007). Stranding events provide indirect insights into the seasonality and persistence of jellyfish medusae (Cnidaria: Scyphozoa). *Hydrobiologia* 589, 1-13. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0572-2>
- Hoving, H.-J., Christiansen, S., Fabrizius, E., Hauss, H., Kiko, R., Linke, P., Neitzel, P., Piatkowski, U., y Körtzinger, A. (2019). The Pelagic In situ Observation System (PELAGIOS) to reveal biodiversity, behavior, and ecology of elusive oceanic fauna. *Ocean Science* 15, 1327-1340. <https://doi.org/10.5194/os-15-1327-2019>
- Johnson, G. D., Collins, R. A., y Brothers, E. B. (2025) Putative Batesian mimicry of gelatinous zooplankton by larvae of marine fishes: a closer look based on in-situ images by blackwater photographers. *Journal of the Ocean Science Foundation* 42, 91-119. <https://doi.org/10.5281/zenodo.14889573>
- Kaartvedt, S., Titelman, J., Røstad, A., y Klevjer, T. A. (2011). Beyond the average: Diverse individual migration patterns in a population of mesopelagic jellyfish. *Limnology and Oceanography* 56(6), 2189-2199. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.6.2189>
- Khames, G. E. Y., Kherchouche, A., Alioua, Z., y Hafferssas, A. (2023). Temporal patterns of gelatinous zooplankton distribution and environmental drivers in the south-western Mediterranean Sea. *Biodiversity Data Journal* 11, e101790.
- Kingsford, M., y Battershill, C. (Eds.) (1998). *Studying temperate marine environments: A handbook for*

ecologists. Canterbury University Press.

- Le Bourg, B., Cornet-Barthaux, V., Pagano, M., y Blanchot, J. (2015). FlowCAM as a tool for studying small (80–1000 µm) metazooplankton communities. *Journal of Plankton Research* 37(4), 666–670. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbv025>
- Leone, A., Lecci, R. M., Durante, M., Meli, F., y Piraino, S. (2015). The Bright Side of Gelatinous Blooms: Nutraceutical Value and Antioxidant Properties of Three Mediterranean Jellyfish (Scyphozoa). *Marine Drugs* 13(8), 4654–4681. <https://doi.org/10.3390/md13084654>
- Lombard, F., Boss, E., Waite, A. M., Vogt, M., Uitz, J., Stemmann, L., Sosik, G. M., Schulz, J., Romagnan, J.-B., Picheral, M., Pearlman, J., Ohman, M. D., Niehoff, B., Möller, K. O., Miloslavich, P., Lara-Lopez, A., Kudela, R., Lopes, R. M., Kiko, R., ... y Appeltans, W. (2019). Globally Consistent Quantitative Observations of Planktonic Ecosystems. *Frontiers in Marine Science* 6, 196. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00196>
- MacKenzie, K. M., Trueman, C. N., Lucas, C. H., y Bortoluzzi, J. (2017). The preparation of jellyfish for stable isotope analysis. *Marine Biology* 164, 219. <https://doi.org/10.1007/s00227-017-3242-6>
- Magalhães, C., Martins, A., y Dos Santos, A. (2020). New Approaches to Study Jellyfish: From Autonomous Apparatus to Citizen Science. En M. A. Teodosio y A. M. Branco Barbosa (Eds.), *Zooplankton Ecology* (pp. 227–251). CRC Press.
- Makabe, R., Furukawa, R., Takao, M., y Uye, S. (2014). Marine artificial structures as amplifiers of *Aurelia aurita* s.l. blooms: a case study of a newly installed floating pier. *Journal of Oceanography* 70, 447–455. <https://doi.org/10.1007/s10872-014-0249-1>
- Malul, D., Berman, H., Solodoch, A., Tal, O., Barak, N., Mizrahi, G., Berenshtein, I., Toledo, Y., Lotan, T., Sher, D., Shavit, U., y Lehahn, Y. (2024). Directional swimming patterns in jellyfish aggregations. *Current Biology* 34(17), 4033–4038. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2024.07.038>
- Mañko, M. K., Weydmann, A., y Mapstone, G. M. (2017). A shallow-living benthic Rhodaliid siphonophore: citizen science discovery from Papua New Guinea. *Zootaxa* 4324(1), 189–194. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4324.1.11>
- Mannino, A. M., y Balistreri, P. (2018). Citizen science: a successful tool for monitoring invasive alien species (IAS) in Marine Protected Areas. The case study of the Egadi Islands MPA (Tyrrhenian Sea, Italy). *Biodiversity* 19(1–2), 42–48. <https://doi.org/10.1080/14888386.2018.1468280>
- Marambio, M., Canepa, A., Lòpez, L., Gauci, A. A., Gueroun, S. K. M., Zampardi, S., Boero, F., Kéfi-Daly Yahia, O., Daly Yahia, M. N., Fuentes, V., Piraino, S., y 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>
- Marambio, M., Pascual-Torner, M., Tilves, U., Pérez, A., Ballesteros, A., y Gili, J.-M. (2025). The Westernmost Record of the Scyphomedusa *Cassiopea andromeda* (Forskål, 1775) in the Mediterranean: Marine Citizen Science Contributions to Invasive Species Detection and Monitoring. *Environmental Management* 75, 3721–3735. <https://doi.org/10.1007/s00267-025-02289-w>
- Marambio, M. (2026). *Integración de la ciencia ciudadana marina como herramienta para el estudio de la dinámica espacio-temporal de las proliferaciones de medusas en las costas mediterráneas* [tesis doctoral, Universidad de Alicante].

- McKinley, D. C., Miller-Rushing, A. J., Ballard, H. L., Bonney, R., Brown, H., Cook-Patton, S. C., Evans, D. M., French, R. A., Parrish, J. K., Phillips, T. B., Ryan, S. F., Shanley, L. A., Shirk, J. L., Stepenuck, K. F., Weltzin, J. F., Wiggins, A., Boyle, O. D., Briggs, R. D., Chapin, S. F., ... Soukup, M. A. (2017). Citizen science can improve conservation science, natural resource management, and environmental protection. *Biological Conservation* 208, 15-28. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.05.015>
- Omori, M., y Ikeda, T. (1984). *Methods in Marine Zooplankton Ecology*. John Wiley & Sons, Inc.
- Pascual, M., Acuña, J. L., Sabatés, A., Raya, V., y Fuentes, V. (2017). Contrasting diel vertical migration patterns in *Salpa fusiformis* populations. *Journal of Plankton Research* 39(5), 836-842. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbx043>
- Pastor-Prieto, M., Sabatés, A., Raya, V., Canepa, A., Parraguez, T. I., y Gili, J.-M. (2022). The role of oceanographic conditions and colony size in shaping the spatial structure of *Pyrosoma atlanticum* in the NW Mediterranean Sea. *Journal of Plankton Research* 44(6), 984-999. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbac056>
- Punnarak, P., Sopon, A., Panichpol, A., y Bunpent, T. (2023). Diversity and Distribution of Jellyfish Polyps Along Coastal Areas of Chonburi and Rayong Provinces, Thailand. *Tropical Natural History* 23(1), 6-18.
- Purcell, J. E., Brown, E. D., Stokesbury, K. D. E., Haldorson L. H., y Shirley T. C. (2000). Aggregations of the jellyfish *Aurelia labiata*: abundance, distribution, association with age-0 walleye pollock, and behaviors promoting aggregation in Prince William Sound, Alaska, USA. *Marine Ecology Progress Series* 195, 145-158. <https://doi.org/10.3354/meps195145>
- Purcell, J. E. (2009). Extension of methods for jellyfish and ctenophore trophic ecology to large-scale research. *Hydrobiologia* 616, 23-50. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9585-8>
- Raskoff, K. A., Sommer, F. A., Hamner, W. M., y Cross, K. M. (2003). Collection and culture techniques for gelatinous zooplankton. *Biology Bulletin* 204(1), 68-80. <https://doi.org/10.2307/1543497>
- Raskoff, K. A., Purcell, J. E., y Hopcroft, R. R. (2005). Gelatinous zooplankton of the Arctic Ocean: *in situ* observations under the ice. *Polar Biology* 28, 207-217. <https://doi.org/10.1007/s00300-004-0677-2>
- Rife, J. H., y Rock, S. M. (2001). A low energy sensor for AUV-based jellyfish tracking. Procedures of 12th International Symposium on Unmanned Untethered Submersible Technology. Autonomous Undersea Systems Institute (AUSI).
- Schaub, J., Hunt, B. P. V., Pakhomov, E. A., Homes, K., Lu, Y., y Quayle, L. (2018). Using unmanned aerial vehicles (UAVs) to measure jellyfish aggregations. *Marine Ecology Progress Series* 591, 29-36. <https://doi.org/10.3354/meps12414>
- Schmid, M. S., Daprano, D., Damle, M. M., Sullivan, C. M., Sponaugle, S., Cousin, C., Guigand, C., y Cowen, R. K. (2023). Edge computing at sea: high-throughput classification of *in-situ* plankton imagery for adaptive sampling. *Frontiers in Marine Science* 10, 1187771. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1187771>
- Smith, P. E. y Richardson, S. L. (1977). Standard techniques for pelagic fish egg and larva surveys. *FAO Fisheries Technical Paper* 175, 1-100.

- Sola, J., Klein, S. G., Martin, C., Agustí, S., y Duarte, C. M. (2019). Gelatinous Zooplankton in the Surface Layers of the Coastal Central Red Sea. *Frontiers in Marine Science* 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00726>
- Tilves, U., Purcell, J. E., Fuentes, V. L., Torrents, A., Pascual, M., Raya, V., Gili, J.-M., y Sabatés, A. (2016). Natural diet and predation impacts of *Pelagia noctiluca* on fish eggs and larvae in the NW Mediterranean. *Journal of Plankton Research* 38(5), 1243-1254. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbw059>
- Tilves, U., Sabatés, A., Blázquez, M., Raya, V., y Fuentes, V. L. (2018). Associations between fish and jellyfish in the NW Mediterranean. *Marine Biology* 165, 127. <https://doi.org/10.1007/s00227-018-3381-4>
- Villanueva, R., Fernández-Álvarez, F. Á., y Gili, J.-M. (2024). The association of argonauts with gelatinous plankton and other substrates. *Ecology* 105(10), e4410. <https://doi.org/10.1002/ecy.4410>
- Warren, J. D., Stanton, T. K., Benfield, M. C., Wiebe, P. H., Chu, D., y Sutor, M. (2001). *In situ* measurements of acoustic target strengths of gas-bearing siphonophores. *ICES Journal of Marine Science* 58(4), 740-749. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2001.1047>
- Wiebe, P. H., Morton, A. W., Bradley, A. M., Backus, R. H., Craddock, J. E., Barber, V., Cowles, T. J., y Flierl, G. R. (1985). New developments in the MOCNESS, an apparatus for sampling zooplankton and micronekton. *Marine Biology* 87(3), 313-323. <https://doi.org/10.1007/BF00397811>
- Wiebe, P. H., y Benfield, M. C. (2003). From the Hensen net toward four-dimensional biological oceanography. *Progress in Oceanography* 56(1), 7-136. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(02\)00140-4](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(02)00140-4)
- Wiebe, P. H., Allison, D., Kennedy, M., y Moncoiffé, G., (2015). A vocabulary for the configuration of net tows for collecting plankton and micronekton. *Journal of Plankton Research* 37(1), 21-27. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbu101>
- Zampardi, S., Licandro, P., Milisenda, G., Scannella, D., Piraino, S., y Boero, F. (2025). Citizen science substantiates jellyfish occurrence in the Mediterranean Sea. *Scientific Reports* 15(1), 21641. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-05789-1>

Métodos de cultivo

Alexandre Jan

Michael Sars-senteret, Universitetet i Bergen, Noruega

Miguel Candelas

Oceanogràfic, Ciutat de les Arts i les Ciències, Valencia, España

Joan J. Soto-Angel

Avdeling for naturhistorie, Universitetsmuseet i Bergen, Universitetet i Bergen, Noruega

El cultivo de zooplancton gelatinoso, previamente restringido a unos pocos biólogos marinos, ha cobrado una atención significativa desde su inicio a principios del siglo XX. El creciente interés global del cultivo de medusas y de otro zooplancton gelatinoso deriva de sus múltiples aplicaciones en la investigación, así como de su uso como fuentes de alimento y para exhibiciones en zoológicos y acuarios. Desde los primeros montajes experimentales hasta metodologías específicas, acuaristas, técnicos e investigadores han refinado técnicas para cultivar estas delicadas criaturas, abordando los desafíos que plantea su biología, particularmente en lo que respecta a sus complejos ciclos de vida. Este capítulo está destinado principalmente a servir como punto de partida para aquellos que no están familiarizados con el cultivo de zooplancton gelatinoso, pero también para usuarios más avanzados que buscan consejos específicos para especies concretas, a través de una recopilación exhaustiva de información y recursos disponibles de manera accesible e ilustrada. Primero, comenzamos con los orígenes de la acuicultura de zooplancton gelatinoso, seguido de una sección técnica con algunas consideraciones sobre la calidad del agua y los diseños de tanques actualmente disponibles, los requisitos de cultivo para los principales grupos de zooplancton gelatinoso, ejemplos de métodos de cultivo específicos por especie, recomendaciones y desafíos actuales, y las contribuciones de instituciones pioneras que muestran prácticas de vanguardia en el cultivo de zooplancton gelatinoso.

Sobre el origen y la necesidad del cultivo de organismos gelatinosos

Los orígenes del cultivo de zooplancton gelatinoso: desde los trabajos pioneros hasta la actualidad

El cultivo de zooplancton gelatinoso ha avanzado significativamente en las últimas décadas, con tanques altamente sofisticados que logran mantener vivos y sanos a animales de extrema fragilidad, caracterizados por su elevada demanda de agua y alimento de alta calidad. Sin embargo, esto solo ha sido posible gracias al esfuerzo y la perseverancia de los trabajos pioneros de finales del siglo XIX y principios del XX, coincidiendo con la fascinación del Art Nouveau por estos animales y los dibujos de Ernst Haeckel, que llevaron a la creación de exquisitos modelos de vidrio por parte del dúo Blaschka, conformado por padre e hijo (Figura 1A-B). Estos modelos fueron realizados con una finalidad eminentemente estética, aunque sí servían para dar una idea más realista del porte de animales de fragilidad extrema. Los animales eran recolectados cuidadosamente en la superficie del agua. De este modo mantenían su integridad, revelando formas más naturales que fueron recreadas en las esculturas de los Blaschka y sirvieron de inspiración posterior para naturalistas como Ernst Haeckel.

Los primeros intentos de cultivar medusas se remontan a finales del siglo XIX, cuando Maude Jane Delap, una bióloga marina irlandesa autodidacta, capturó medusas en la isla Valentia (suroeste de Irlanda) y alrededores, y las estudió en su laboratorio casero. A pesar de ser la primera en observar y documentar el ciclo de vida de varios escifozoos *ex situ* (ver más abajo para referencias), su figura y la relevancia de su investigación no reciben, a día de hoy, suficiente reconocimiento.

En 1895, Edward T. Browne llegó a Valentia para estudiar plancton y medusas, convirtiéndose en mentor de Maude Delap. Maude, junto con su hermana Constance, lo ayudó a recolectar y documentar varias especies de medusas. Después de su estudio, Browne regresó a Plymouth y continuó experimentando con medusas en un medio controlado. Sus intentos fracasaron constantemente hasta que descifró el aspecto más notorio del diseño de tanques para medusas, que sigue plenamente vigente hoy: “para mantener medusas vivas en un acuario, es necesario tener el agua en movimiento para que una medusa pueda flotar como lo hace en el mar, sin tener que pulsar constantemente su campana” (Browne, 1899). Su invención, el “tarro de émbolo” (*plunger jar*, Figura 1E), facilitaba la circulación del agua, prolongando así la supervivencia de algunas especies de medusas.

En paralelo, Maude continuó experimentando en su laboratorio casero. En 1899, comenzó a investigar el desarrollo de la medusa *Chrysaora hysoscella* desde larvas plánulas hasta éfiras. Maude mantenía sus pólipos y medusas en simples cuencos y frascos transparentes, pero con mucha perseverancia y un cuidado adecuado que incluía cambios de agua diarios. Sus detalladas observaciones sobre los hábitos alimenticios le permitieron

proporcionar la primera evidencia que vinculaba la dieta de las medusas con su crecimiento y su mortalidad. Su éxito culminó el 8 de julio de 1900, cuando logró obtener un individuo de *C. hyosocella* de tamaño adulto, convirtiéndose así en la primera en observar el ciclo de vida completo de una medusa en un medio controlado, lo cual fue publicado en *The Irish Naturalist* (Delap, 1901) (Figura 1C-D). Delap continuó sus investigaciones pioneras,

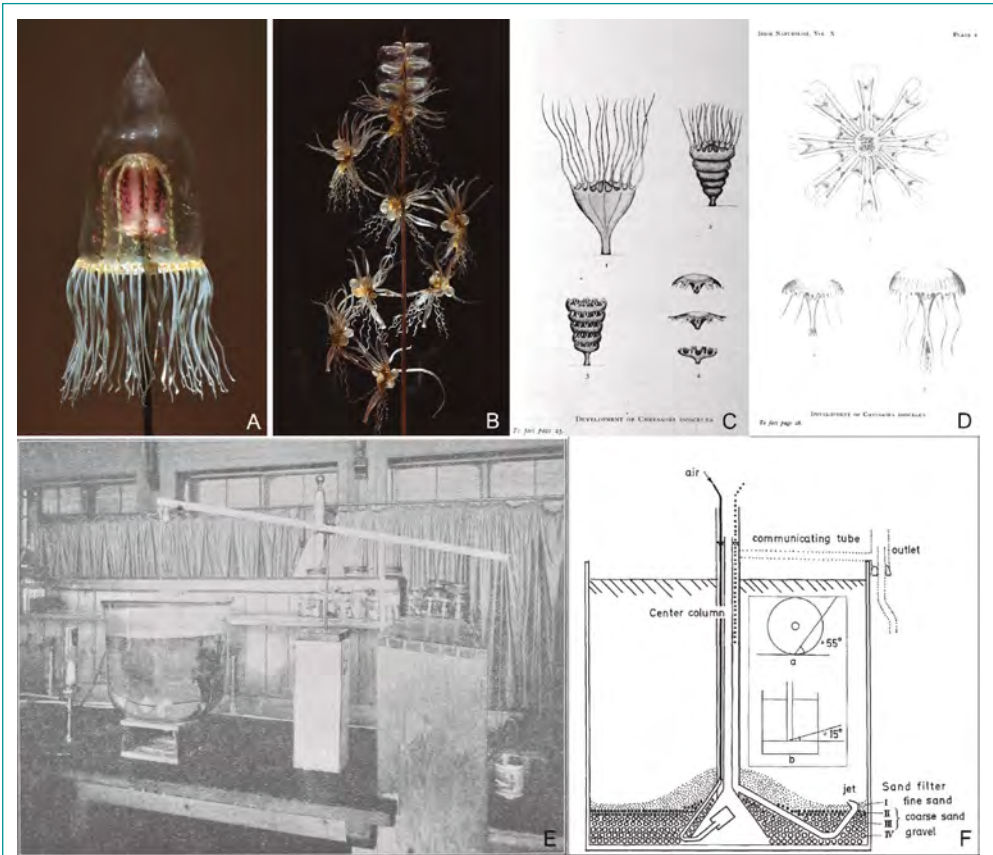


FIGURA 1. Técnicas pioneras de arte y cultivo de zooplankton gelatinoso. **A-B** Modelos de medusas de vidrio creados por los artistas alemanes Blaschka; **C-D** Ilustraciones de Delap en 1901 que muestran las diferentes etapas del ciclo de vida de la medusa *Chrysaora hyosocella*; **E** El tarro de émbolo (*plunger jar*), el primer sistema para mantener animales suspendidos en la columna de agua descrito por Browne en 1899; **F** El *planktonkreisel* diseñado por Greeve en 1968, precursor de los tanques kreisel actuales, ampliamente utilizados para el cultivo de zooplankton gelatinoso. Imágenes: **A-B** Wikimedia Commons; **C-D** *The Irish Naturalist* 10(2), febrero, 1901; **E** *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 5(2); **F** *Marine Biology* 1, 1968.

publicando estudios adicionales sobre la cría de otras especies de medusas como *Cyanea lamarckii* (Delap, 1905), *Aurelia aurita* y *Pelagia noctiluca* (Delap, 1906). Maude Delap fue autora de todos sus artículos científicos, lo cual era muy poco común para la época, desafiando así las normas de género en el ámbito científico.

Durante los años siguientes, Maude mantuvo correspondencia con Edward Browne y compartió con él su abundante conocimiento y las observaciones que realizó sobre varias especies de hidromedusas y sus pólipos. Estas observaciones fueron fundamentales para resolver varios ciclos de vida en Hydrozoa (p. ej., Browne, 1907). Más tarde, en el mismo siglo, el primer tanque de recirculación específico para medusas fue descrito por el ecólogo alemán Wulf Greve (Greve, 1968): el *planktonkreisel*. Greve documentó una forma innovadora de conservar medusas en un acuario siguiendo el mismo principio descrito por Browne: mantener a los animales flotando y alejados del fondo. Esta vez, la rotación del agua se logró mediante un compresor de aire, generando burbujas que movían el agua desde el embudo inferior a un nivel más alto en la columna central, que a su vez empujaba el agua en dirección a un sifón colocado en el fondo del acuario, sostenido por un fondo de arena fina (Figura 1F). El posterior desarrollo del kreisel constituyó un punto de inflexión en el cultivo de medusas y permitió simular patrones de circulación con un flujo laminar más natural y suave. Las técnicas de cultivo de medusas más refinadas comenzaron a expandirse significativamente a finales del siglo XX y en el siglo XXI, y se describen en detalle en las siguientes secciones de este capítulo.

¿Por qué cultivar zooplancton gelatinoso?

La década de 1990 vio un auge de acuarios públicos que exhibían medusas, con una demanda creciente que derivó en la necesidad de protocolos de cultivo fiables y eficientes (Knowles, 2016). Hoy, el cultivo de zooplancton gelatinoso no solo se limita a una finalidad divulgativa, sino que también es una pieza clave en la investigación básica y aplicada en múltiples campos, desde la neurobiología (Burkhardt *et al.*, 2023) y la toxicología (Ringwood *et al.*, 2025), hasta la biomecánica (Costello *et al.*, 2021), entre muchos otros (Duar-te *et al.*, 2022). Las medusas son un alimento tradicional en los mercados asiáticos (Omori y Nakano, 2001), con un creciente interés en los mercados occidentales (Torri *et al.*, 2020). Se consumen más de 35 especies, predominantemente del orden Rhizostomeae (Brotz *et al.*, 2017; Reinicke *et al.*, 2024). Los avances en el cultivo de medusas podrían abordar de manera eficiente las limitaciones derivadas de las fluctuaciones estacionales en su suministro, minimizando en parte los impactos inherentes a la pesca extractiva. Varias industrias a gran escala también se benefician de los bioproductos obtenidos a partir de las medusas. Las medusas proporcionan compuestos bioactivos con aplicaciones potenciales en una amplia gama de ámbitos, desde las industrias nutracéutica, cosmética y farmacéutica hasta los sectores agrícolas y ambiental. Sus tejidos gelatinosos y proteínas se están explorando para la cicatrización de heridas y como agentes antiinflamatorios (por ejemplo, De Domenico *et al.*, 2019; Lv *et al.*, 2022), como fertilizantes (Emadodin *et*

al., 2020) y por su potencial en la captura de contaminantes plásticos (Lengar *et al.*, 2021), entre otras aplicaciones.

El éxito del cultivo de zooplancton gelatinoso enfrenta desafíos biológicos y técnicos, como la optimización de técnicas de cultivo masivo, la gestión de la variabilidad en las poblaciones silvestres y la atención a los requisitos nutricionales y reproductivos específicos de cada especie. Además, algunas medusas son medusívoras, por lo que dependen de especies gelatinosas para su sustento, lo que complica su mantenimiento cuando sus presas preferidas no se cultivan fácilmente. Los esfuerzos actuales en el campo del cultivo de animales gelatinosos se centran en mejorar los sistemas de cultivo para la producción masiva, desarrollar prácticas sostenibles y explorar aplicaciones en la bioeconomía azul. Existe un potencial significativo para que el cultivo de medusas se extienda como una solución sostenible en la producción de alimentos, la biotecnología y la divulgación científica.

Sistemas de cultivo y diseño de tanques para zooplancton gelatinoso

Los diseños de tanques y los sistemas de filtración forman la columna vertebral del mantenimiento de zooplancton gelatinoso, asegurando que estos organismos tan delicados prosperen en acuarios. Al adaptar los tanques a las necesidades específicas de cada especie e incorporar sistemas avanzados de filtración, regulación de flujo e iluminación, incluso las especies más desafiantes pueden alcanzar altas tasas de supervivencia y un crecimiento saludable. La innovación continua en estas áreas será crítica para la futura expansión de la acuicultura de medusas y de otro zooplancton gelatinoso.

Factores a considerar antes de empezar el cultivo

Las técnicas de cultivo de zooplancton gelatinoso han progresado significativamente en los últimos años, con tanques especializados que proporcionan un flujo de agua adecuado para evitar daños a sus comúnmente frágiles y delicados cuerpos gelatinosos. Antes de abordar los diferentes tanques y sistemas de cultivo, presentamos una lista de aspectos relacionados con los sistemas de filtración que deben tenerse en cuenta durante las primeras etapas de la planificación de un sistema de cultivo de medusas u otros animales gelatinosos. La calidad del agua y la monitorización de los parámetros fisicoquímicos, una filtración eficiente, fuentes y regímenes de alimentación idóneos y una iluminación adecuada son cruciales para un crecimiento óptimo y para minimizar enfermedades.

El agua de mar

Las medusas son organismos marinos que dependen de agua de mar de alta calidad para su supervivencia y mantenimiento exitoso. Existen dos fuentes de agua marina: natural y artificial, cada una con sus ventajas e inconvenientes.

- **Agua de mar natural.** Debe ser recolectada de áreas no contaminadas. Dependiendo de las necesidades de la especie a cultivar, puede usarse directamente no tratada, o bien tras una combinación de filtración mecánica hasta 1 μm , tratada con filtración UV-C o autoclavada. Sin embargo, es importante enfatizar que la calidad del agua de mar natural puede variar a lo largo del año, especialmente tras *blooms* importantes de fitoplancton en época de aumento de temperaturas o tras eventuales vertidos de residuos, entre otros, por lo que los controles rutinarios de los parámetros físicoquímicos son necesarios para garantizar una provisión de agua adecuada.
- **Agua de mar artificial.** Esta opción se utiliza a menudo cuando no hay una fuente de agua de mar natural disponible en las inmediaciones de la zona de cultivo. Se consigue mezclando agua de ósmosis inversa con una mezcla de sal comercial o una fórmula de laboratorio especialmente diseñada. La principal ventaja de utilizar agua de mar artificial es que permite un control preciso sobre cada elemento en la mezcla, lo que puede ser ventajoso para experimentos fisiológicos o de comportamiento. Sin embargo, puede ser cara y, con el tiempo, la ausencia de ciertos oligoelementos puede obstaculizar la capacidad de algunas especies para prosperar en estas condiciones.

Sistema de filtración para el cultivo de zooplancton gelatinoso

La calidad y estabilidad de los parámetros del agua son cruciales para mantener satisfactoriamente un cultivo de zooplancton gelatinoso. Dependiendo de la fuente de agua de mar, el cultivo se puede mantener en un sistema abierto o en un sistema de recirculación (ya sea semiabierto o cerrado). En el caso de un sistema de recirculación, los sistemas de filtración son esenciales para el cultivo de los animales, asegurando alimentación óptima, calidad del agua y estabilidad ambiental.

Un sistema bien diseñado típicamente incorpora los siguientes componentes:

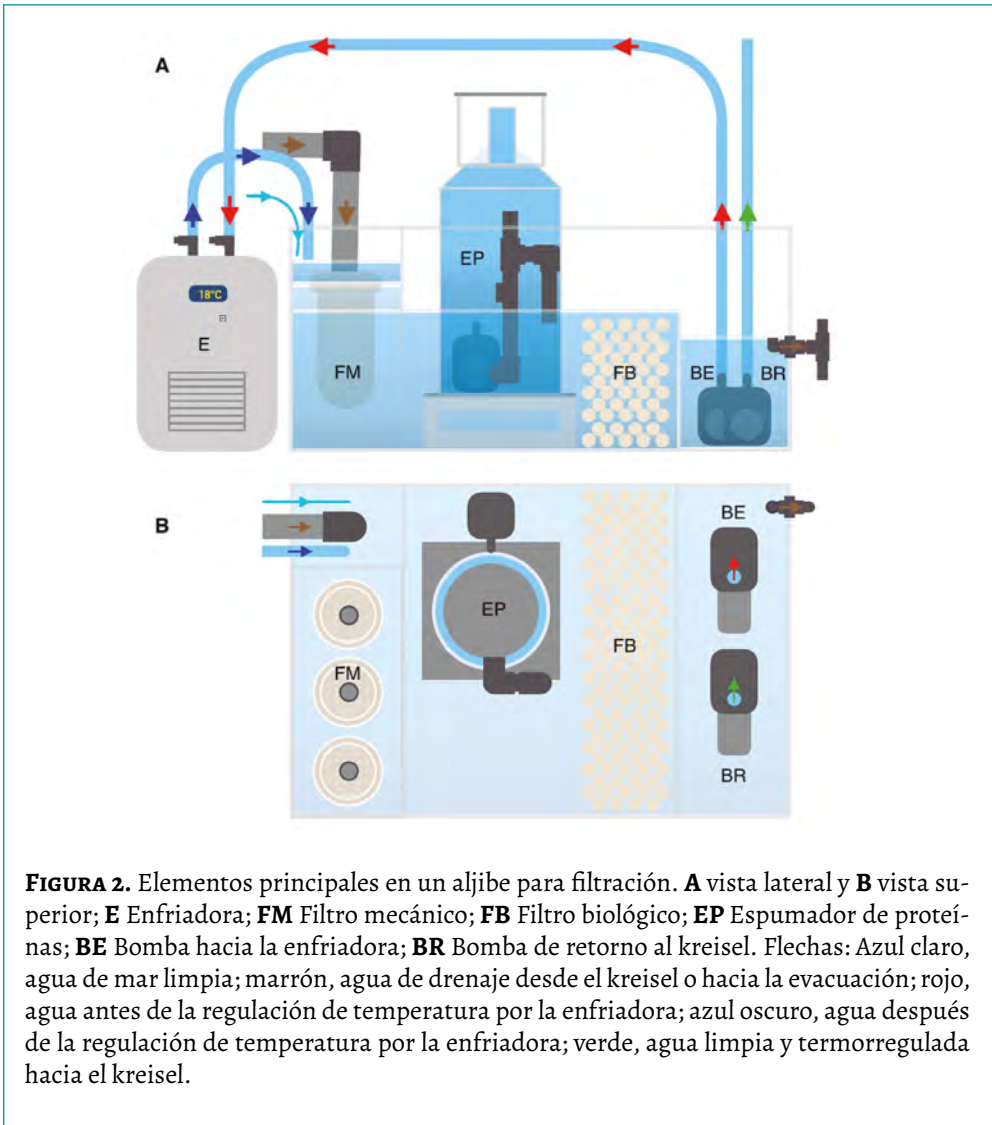
- **Circulación y filtración del agua (Figura 2).**
 1. Un aljibe (*sump*) recoge el agua utilizada por los tanques de crecimiento o exhibición y lleva a cabo la filtración mecánica y biológica. Una bomba devuelve el agua de este aljibe al tanque.
 2. La filtración mecánica elimina partículas más grandes a través de capas de malla (por ejemplo, capas de 500 μm a 50 μm), mientras que la filtración biológica (por ejemplo, biobolas) fomenta la presencia de bacterias nitrificantes beneficiosas que convierten el amoníaco en nitrito y este en nitrato.
 3. Los esterilizadores UV eliminan patógenos y microorganismos no deseados, protegiendo la salud de los animales.
 4. El espumador de proteínas elimina desechos orgánicos aprovechando su adhesión a las burbujas que genera en la columna o cámara de reacción.

- **Control de la temperatura del agua.** Las enfriadoras y los calentadores equipados con termostatos mantienen rangos de temperatura específicos adecuados para cada especie, los cuales varían significativamente entre las especies de medusas de aguas frías y las tropicales.
- **Regulación del flujo del agua.** Las flautas de impulsión (*spray bars*) crean corrientes de agua para mantener a los animales en suspensión, evitando la formación de burbujas de aire dentro de los tanques. Las burbujas de aire pueden quedar atrapadas en las umbrelas o en la cavidad gastrovascular de las medusas, causando daños físicos. Se debe prestar especial atención al caudal, ya que diferentes especies tienen requisitos de flujo específicos. La principal ventaja de los sistemas impulsados por aire es su sencillez y bajo coste, aunque su mayor inconveniente es conseguir un flujo adecuado para la especie en cuestión.
- **Iluminación y fotoperiodo.** Ciertas medusas pueden sobrevivir a condiciones y ciclos de luz irregulares y a variaciones en la intensidad de la luz en acuarios, pero es muy recomendable regular estas condiciones cuando esto sea posible, con el fin de disminuir el estrés de los animales. Los cultivos deben evitar la luz solar directa para prevenir la fotooxidación y el exceso de calor, utilizando fotoperiodos de bajo nivel o de días cortos (10 a 12 horas de luz) para minimizar el crecimiento de algas. Algunos cultivos pueden mantenerse en luz tenue o en la oscuridad para asegurar una distribución uniforme de larvas y presas.

El fotoperiodo es crucial para los ciclos reproductivos de muchas medusas, y el desove suele ocurrir en momentos específicos. A menudo, las fases larvarias son inicialmente atraídas por la luz, pero la evitan a medida que maduran, lo que puede afectar su crecimiento y comportamiento bajo iluminación artificial.

Para especies fotosintéticas como *Cassiopea*, *Cotylorhiza*, *Mastigias* y *Phyllorhiza*, la intensidad y los espectros de luz adecuados son esenciales para aportar a sus algas endosimbióticas las longitudes de onda necesarias (Pierce, 2005).

- **Mantenimiento y monitorización.** La limpieza regular de las mallas y las superficies del tanque previene el crecimiento de algas y otro *biofouling* no deseado, mientras que la monitorización frecuente de los parámetros clave del agua (por ejemplo, temperatura, salinidad, pH, oxígeno disuelto, potencial redox, amoníaco, nitritos y nitratos) garantiza un ambiente estable.
- **Cultivos auxiliares.** Las microalgas vivas (como *Nannochloropsis* o *Tetraselmis*), los rotíferos vivos (*Brachionus*), los nauplios de *Artemia* y los copépodos son a menudo esenciales para que ciertas especies de zooplancton gelatinoso prosperen en condiciones de cultivo. Otras especies son menos exigentes y pueden alimentarse con suministros congelados o *pellets*. Algunas especies altamente especializadas pueden requerir un cultivo paralelo de otras especies como copépodos vivos, *Mysis* u otras especies de zooplancton gelatinoso. Puede encontrarse más información sobre cultivos auxiliares en Bubel *et al.*, 2018; Garg *et al.*, 2024 y Soto-Angel *et al.*, 2024.



Principales tipos de tanque para el cultivo de zooplancton gelatinoso

Debido a su modo de vida pelágico, la mayoría de las medusas y de otro zooplancton gelatinoso requieren tanques específicos para evitar hundirse y poder permanecer suspendidas permanentemente en la columna de agua, a la vez que se minimiza el contacto con las superficies del tanque (Baker, 1963; Greve, 1968). El cultivo de animales gelatinosos se ha beneficiado significativamente del desarrollo continuado de tanques especializados y sofisticados sistemas de filtración que atienden los más estrictos requisitos biológicos.

Su diseño garantiza condiciones óptimas, facilitando un crecimiento saludable en las diversas fases del ciclo vital, desde pólipos (de haberlos) hasta individuos adultos. Esta sección explora los diferentes diseños de tanques conocidos hasta la fecha y los sistemas de filtración asociados, enfatizando su importancia para mantener la calidad del agua y proporcionar una dinámica de flujo del agua adecuada para los diferentes grupos de zooplancton gelatinoso. Se proporcionan gráficos que ilustran los patrones de flujo de agua y los diseños de los diferentes tanques para comparar la funcionalidad y aplicabilidad de estos diseños, enfatizando la necesidad de adaptar el tipo de tanque y el flujo de agua a la biología y el ciclo de vida de las especies objetivo. Cabe destacar que reguladores de flujo adicionales (como válvulas de distintos tipos) pueden intercalarse en varios puntos del circuito, facilitando una regulación del caudal del agua a varios niveles, que suele traducirse en una mayor precisión.

- **Kreisel.** Este tanque está considerado como el estándar para el cultivo de medusas y su uso está ampliamente extendido en acuarios y centros de investigación en todo el mundo (Raskoff *et al.*, 2003). Inspirado en el “meteor-planktonkreisel” de Greve (Greve, 1975), Hamner (1990) desarrolló el diseño que conocemos hoy como kreisel (Figura 3A). Este tanque circular cuenta con un frente y un fondo planos y una entrada de agua que crea un flujo laminar circular suave, que a su vez produce una cortina de agua sobre el filtro de salida, previniendo que los animales salgan o queden retenidos por él. En condiciones idóneas, el flujo de agua del kreisel evita que los animales choquen contra las paredes del tanque y asegura que permanezcan suspendidos en la columna de agua. Para éfiras y animales pequeños, a menudo se utiliza un sistema cerrado (sin salida), donde una entrada de aire controlada genera el movimiento del agua. Este diseño recibe el nombre de *air-kreisel* o *bubble-kreisel* (Figura 3B).

Recientemente, Ballesteros *et al.* (2022a) introdujeron un diseño innovador y versátil que combina un *air-kreisel* con un sistema de recirculación, permitiendo el cambio de agua a través de una malla intercambiable de 150 μm . Este nuevo diseño asegura una calidad óptima del agua y minimiza el trabajo de mantenimiento al cultivar especímenes pequeños.

- **Kreisel de doble giro (*stretch kreisel*).** Estos tanques rectangulares con dos giros (uno en sentido horario y otro en sentido antihorario) producen un flujo que fomenta que las medusas se congreguen en el centro del tanque (Figura 3C). Este diseño es ideal para especies de natación activa que se orientan naturalmente hacia las corrientes, como las de la familia Pelagiidae.

Un buen ejemplo de este tipo de kreisel es el “lago de medusas” en el Acuario de Sumida (Japón), donde mantienen alrededor de 500 medusas luna (*Aurelia* sp.). Este “lago” es el resultado de colocar un tanque kreisel tumbado en horizontal. A los japoneses les encanta observar a los koi desde una vista superior en un estanque o un tanque. Inspirados en esto, desarrollaron un tanque similar para

medusas (comunicación personal de T. Oyama, conservador general del Acuario de Kioto y Sumida).

- **Pseudokreisel.** Un kreisel modificado, el pseudokreisel, tiene un perfil cuadrado con esquinas redondeadas y ofrece un patrón de flujo similar, aunque no laminar, con un diseño más simple y rentable (Figura 3D). Es adecuado para especies menos sensibles al contacto con la superficie del tanque, como *Mnemiopsis leidyi*, *Bolinopsis mikado* o *Aurelia aurita*.
- **Tanques cuadrados o rectangulares.** Cualquier tanque rectangular puede ser modificado como pseudokreisel, lo que los hace altamente personalizables, de fácil adaptación y de coste reducido (Figura 3E). El tanque rectangular para medusas fue introducido por primera vez por Ward (1974). Luego, el Acuario de Kamo modificó el concepto inicial para crear un diseño único y popularizó este tanque en Japón (Miyake *et al.*, 2012; Miyake y Lindsay, 2013; Purcell *et al.*, 2013; Minemizu *et al.*, 2015; Murakami, 2016; Ikeda *et al.*, 2022; 2023; Murai, 2024). El modelo japonés se caracteriza por dos entradas de agua en forma de flautas de impulsión, una que fluye en el fondo del tanque y la segunda que fluye en el filtro de la pared trasera horizontalmente, con pantallas de salida ajustables para regular la intensidad del flujo (Figura 3F).
- **Tanque rectangular de captación de éfiras (*Rectangular Screened Flow-Through Tank*).** Estos sistemas vinculan un tanque de cultivo de pólipos a un tanque de captura de éfiras adyacente que presenta una pantalla con una malla fina (100 a 500 μm) con forma de arco circular (Figura 3G). El flujo de agua permite que las éfiras liberadas sean transportadas de manera segura al tanque de captura sin sufrir daños. La pantalla con malla fina impide que las éfiras se vayan por el desborde. La limpieza regular de dicha malla es crucial para prevenir obstrucciones y mantener la calidad del agua.
- **Tanques con fondo en V.** Estos tanques, popularizados por el Acuario de Berlín (Lange y Kaiser, 1995; Lange *et al.*, 2016), están contruidos con un fondo de vidrio en forma de V y una flauta de impulsión vertical situada por detrás de la pared trasera del compartimento principal. La flauta de impulsión presenta tres filas de agujeros en el centro y el punto más profundo del tanque. Dos de las tres filas están orientadas hacia los lados y la restante hacia la parte superior. La pared trasera del compartimento principal está cubierta por una malla fina (Figura 3H).
- **Tanques cilíndricos.** Con un flujo de agua ascendente generado en el fondo, estos tanques son adecuados para especies que toleran y prefieren corrientes verticales suaves, como *Cotylorhiza tuberculata* y *Mastigias papua*. Este diseño es popular en acuarios públicos para exhibir medusas de tamaño medio-grande, principalmente *Aurelia* spp. Sin embargo, encontrar el ajuste de flujo adecuado suele ser un desafío (Figura 3I).
- **Sistemas de tubos de difusión.** Concebido como una modificación de los tanques cilíndricos, este sistema altamente innovador para cultivar especies pelágicas deli-

cadras fue desarrollado por el *Monterey Bay Aquarium* (Patry *et al.*, 2020). El sistema de tubos de difusión fue diseñado específicamente para abordar las limitaciones de los métodos de cultivo tradicionales, como los kreisels, que a menudo no son óptimos para el crecimiento de juveniles frágiles debido a una calidad del agua inadecuada y que pueden provocar daños mecánicos por flujo. Está compuesto por dos cilindros acrílicos anidados con intercambio pasivo de agua facilitado por una malla de nailon fina en la base del tubo interior (Figura 3J). Este diseño minimiza las turbulencias, favorece un flujo de agua suave y crea una termoclina vertical, lo que permite una alimentación y natación óptimas. Los tubos de difusión son especialmente efectivos para fases juveniles de especies frágiles o sensibles que no son cultivadas satisfactoriamente usando kreisels, como son algunos ctenóforos y los sifonóforos. Estos sistemas proporcionan condiciones de crecimiento superiores mientras reducen el *biofouling* y la acumulación de desechos, convirtiéndolos en una adición inestimable para acuarios e instalaciones de investigación.

- **Tanques con dispositivos de rotación.** El movimiento del agua es generado por un pequeño motor de corriente continua ubicado sobre el centro del tanque de cultivo, que opera a una velocidad entre 5 y 30 revoluciones por minuto (RPM) dependiendo de la velocidad de flujo necesaria, y acoplado a una paleta o un tubo sumergido (Figura 3K) (p. ej., Bouquet *et al.*, 2009; Soto-Angel *et al.*, 2024). Cualquier recipiente cilíndrico con paredes lisas puede ser utilizado para este montaje: desde un pequeño vaso de precipitados hasta un cubo cilíndrico grande. Las RPM, el área de superficie de la paleta o el diámetro del tubo se ajustan según los requisitos de cada especie. Este sistema es probablemente el mejor para mantener y alargar la viabilidad de plancton recién capturado, o de especies pequeñas y delicadas, incluyendo pequeñas hidromedusas y apendicularias. También es rentable para proyectos a corto plazo o cuando no se necesita un sistema de filtración complejo.

Tanques para el cultivo de fases tempranas del ciclo de vida

- **Cultivo de pólipos.** La mayoría de las especies de Hydrozoa y Scyphozoa pasan por una etapa de pólipo en su ciclo de vida. Estos pólipos bentónicos se adhieren a varios sustratos, como conchas, piedras, cerámica, plásticos, cubreobjetos o placas de Petri, y producen la fase medusa cuando las circunstancias lo permiten. Dependiendo de la especie, los pólipos pueden ser cultivados en pequeños frascos con o sin flujo de agua, o en tanques rectangulares dentro de sistemas abiertos o cerrados. Las medusas inmaduras recién producidas pueden ser recolectadas por pipeteo o por desbordamiento en un tanque de recolección, como un tanque rectangular de captación de éfiras (*Rectangular Screened Flow-Through Tank*), para luego ser trasladadas a un tanque de crecimiento. Un recambio de agua adecuado es crucial para la supervivencia de los pólipos, especialmente en recipientes pequeños sin flujo de agua.

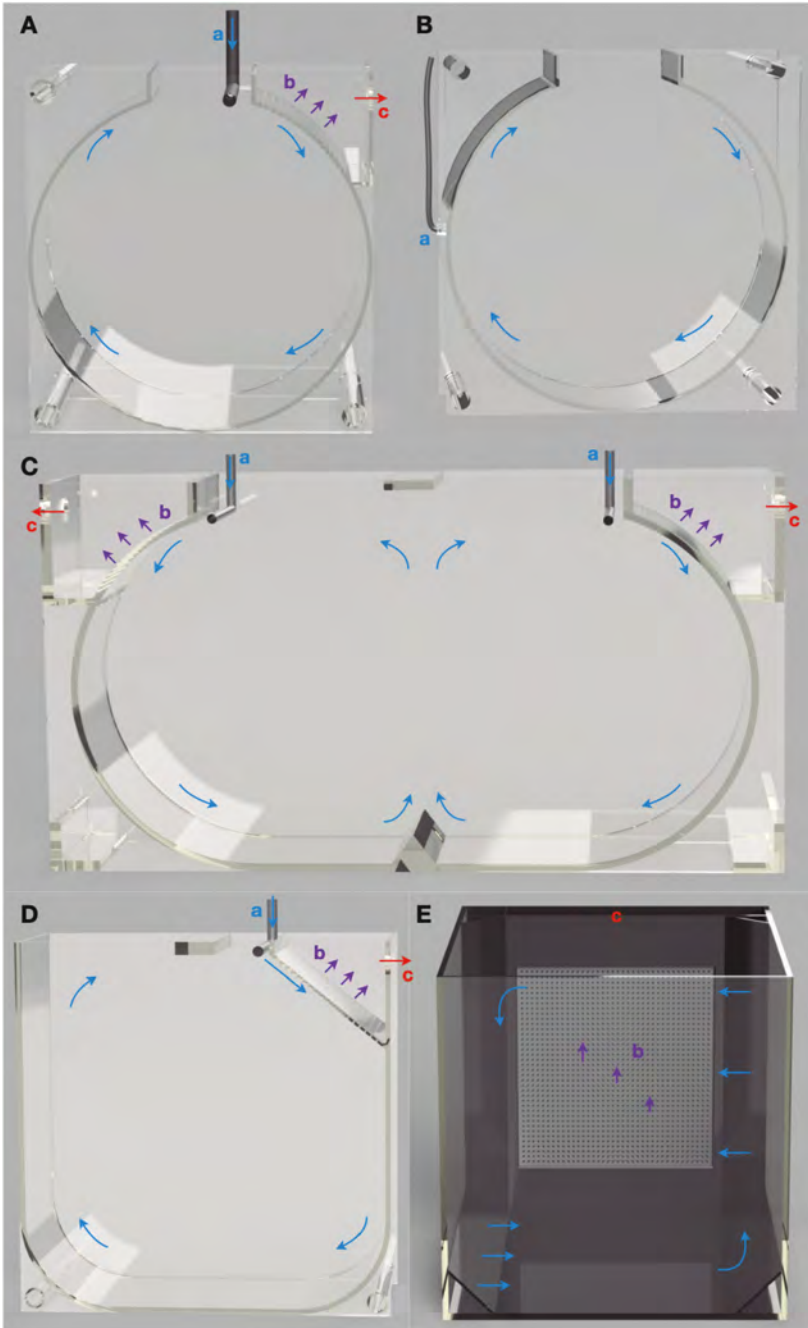


FIGURA 3. Resumen gráfico de los principales tipos de tanque para cultivo de zooplankton gelatinoso. **A** Kreisel; **B** Air-kreisel; **C** Kreisel de doble giro (*stretch kreisel*); **D** *Pseudokreisel*; **E** Tanque cuadrado de Kamo.



FIGURA 3 (CONTINUACIÓN). **F** Tanque rectangular; **G** Tanque rectangular de captación de éfiras (*Rectangular Screened Flow-Through Tank*); **H** Tanque con fondo en V; **I** Tanque cilíndrico; **J** Sistema de tubos de difusión; **K** Tanque con dispositivo de rotación; **a** Impulsión; **b** Malla de salida; **c** Desborde. Las flechas azules indican la entrada de agua y el flujo principal. Las flechas rojas indican la salida del agua del compartimento principal. Las flechas moradas indican el agua pasando a través de una malla. Imágenes: Alexandre Jan.

- **Tanques de crecimiento de medusas inmaduras.** Las medusas inmaduras —la primera etapa pelágica de los medusozoos— son altamente sensibles al flujo de agua y a las condiciones del tanque, lo que requiere entornos de cultivo especializados. Se han adaptado varios diseños de tanques para proporcionar condiciones óptimas para el crecimiento de dichas medusas inmaduras. Entre ellos, los *air-kreisel* (el método preferido para la mayoría de las especies); tanques cilíndricos y cilindrocónicos equipados con flujo de aire para crear un movimiento ascendente del agua, o con dispositivo de rotación; tanques rectangulares de captación de éfiras (*Rectangular Screened Flow-Through Tank*), tanques con fondo en V y tubos de difusión. Además de los mencionados, frascos, bols y otros recipientes pequeños colocados en una mesa de agitación o inclinación constituyen también una forma fácil de criar un número reducido de medusas inmaduras. Los cambios de agua diarios y la minimización de acumulación de residuos son necesarios para mantener una calidad óptima del agua.
- **De formas juveniles a adultas.** La mayoría de los diseños descritos en la sección “Sistema de filtración para el cultivo de zooplancton gelatinoso” pueden ser utilizados para criar formas juveniles, tanto en sistemas abiertos como cerrados. Se prefieren los diseños con un flujo de agua laminar y más suave para aquellas especies más delicadas. En los acuarios públicos, los kreisels de poco volumen y sus variaciones son los más valorados dada su disponibilidad, adaptabilidad y fácil manejo.

Diferentes grupos y sus necesidades específicas de cultivo

El cultivo de las diferentes especies de zooplancton gelatinoso varía ampliamente, dependiendo de su morfología, tamaño, robustez, requisitos de alimentación y complejidades del ciclo biológico. A continuación, describimos la especificidad de cultivo de los principales grupos:

Hidromedusas y sifonóforos

Las hidromedusas son el grupo de mayor diversidad de especies dentro de los medusozoos. Debido a su tamaño, a veces pequeño, y a su cuerpo transparente, son todavía poco frecuentes en exhibiciones públicas. Sin embargo, ofrecen recursos valiosos para la investigación, como la Proteína Fluorescente Verde o GFP (*Green Fluorescent Protein*, por sus siglas en inglés) descubierta en *Aequorea victoria*, que contribuyó a que Shimomura *et al.* obtuvieran el Premio Nobel en 2008. Además, *Clytia hemisphaerica*, un importante modelo biológico a varios niveles, proporciona información sobre cuestiones genéticas, moleculares y de regeneración (Peron *et al.*, 2021).

Su pequeño tamaño permite el uso de montajes compactos, que van desde vasos de precipitados en agitadores hasta sistemas de *air-kreisel* y kreisels pequeños o pseudokreisels (Lechable *et al.*, 2020). Se alimentan principalmente de pequeño zooplancton, incluidos rotí-

feros, nauplios de *Artemia* spp. y copépodos (Mills y Strathmann, 1987; Lechable *et al.*, 2020).

Los sifonóforos son conocidos por su estilo de vida pelágico colonial, y su cultivo es todavía un desafío. Sus cuerpos muy frágiles y sus estrategias de alimentación especializadas son las principales razones por las que estos enigmáticos animales rara vez se mantienen en acuario. Ha habido pocas contribuciones sobre cultivo exitoso en medio controlado, incluidos estudios realizados por Patry *et al.* (2020), Maňko *et al.* (2023; 2024), Yamamoto (comunicación personal, 2024) y Jan (observación personal). Con los recientes esfuerzos del Monterey Bay Aquarium y su sistema de tubos de difusión, el cultivo de sifonóforos puede volverse más accesible.

Escifomedusas

Los acuarios públicos suelen exhibir determinadas especies de medusas debido a su gran tamaño, robustez, diversas formas y colores vivos. Las especies del género *Aurelia* son las dominantes en estas exhibiciones porque son las más fáciles de mantener (Abe y Hisada, 1969; Lange y Kaiser, 1995; Lange *et al.*, 2016; Knowles, 2016; Schaadt *et al.*, 2017). La fase de pólipo de estas medusas permite un mantenimiento a largo plazo sin requerir especímenes maduros y facilita el intercambio de cepas entre diferentes instituciones.

Hasta hace poco, el cultivo de la medusa holoplanctónica *Pelagia noctiluca* planteaba ciertos desafíos. Sin embargo, en la última década varias instituciones han cerrado con éxito todo su ciclo biológico en medio controlado (Lilley *et al.*, 2014; Ramondenc *et al.*, 2019; Ballesteros *et al.*, 2021, 2022b; comunicación personal de M. Depuille, técnico de medusas en el Observatoire Océanologique de Banyuls-sur-Mer) y se está empezando a reconocer como especie modelo en biología evolutiva y del desarrollo (observación personal de Leclère y Jan).

Con algunas excepciones, las escifomedusas se crían inicialmente en *air-kreisels* y luego se transfieren a *kreisels* (y sus diferentes variantes) a medida que alcanzan un tamaño suficiente. Las especies de Rhizostomeae como *Cassiopea* spp., *Crambionella*, *Stomolophus*, *Rhopilema* y *Lychnorhiza* son coloridas, presentan formas diversas y llaman la atención por su natación más robusta. Su cultivo es relativamente sencillo a partir de la éfira producida por sus pólipos (Widmer, 2005). Los pólipos, por el contrario, son algo más difíciles de mantener. En *Lychnorhiza*, por ejemplo, solo pueden reproducirse formando podocistos. Hay muchos acuarios en Japón que exhiben varias de estas especies.

Su alimentación se basa principalmente en zooplancton pequeño, incluidos rotíferos, nauplios de *Artemia* y copépodos. Ocasionalmente también se pueden alimentar de plancton gelatinoso, gamba, krill, pescado o bivalvos troceados según la especie (observación personal de Jan). Por ejemplo, especies como *Pelagia noctiluca* o *Chrysaora* spp. crecen particularmente bien cuando son alimentadas con otro zooplancton gelatinoso, incluidos los ctenóforos.

Ctenóforos

Los ctenóforos, debido a su delicado epitelio, requieren cuidados específicos y un manejo delicado cuando se mantienen en acuario (Freeman *et al.*, 1987).

La alimentación de ctenóforos requiere una dieta variada de pequeños organismos planctónicos. Se recomienda alimentarlos diariamente con *Artemia* recién eclosionada, complementada con rotíferos vivos, nauplios de *Artemia* viva enriquecida con fitoplancton y copépodos vivos (Bubel *et al.*, 2018). Algunas especies, como *Mnemiopsis leidyi*, pueden crecer y alcanzar la madurez sexual con una dieta compuesta principalmente de rotíferos (Soto-Angel *et al.*, 2024), que son lo suficientemente pequeños como para ser capturados por las larvas cidípidas recién eclosionadas (Presnell *et al.*, 2022).

El diseño del tanque es crucial para la salud de los ctenóforos. Los tanques ideales incluyen los kreisels (Bubel *et al.*, 2018), tubos de difusión (Patry *et al.*, 2020), vasos de precipitados y cilindros equipados con pipetas agitadoras (Soto-Angel *et al.*, 2024) o tanques cuadrados de Kamo (Ikeda *et al.*, 2022, 2023) y *air-kreisels* (observación personal de Jan). Estas configuraciones evitan que los animales queden atrapados o se dañen. Con el cuidado adecuado, los ctenóforos pueden mantenerse en acuario durante periodos prolongados (Bubel *et al.*, 2018; Soto-Angel *et al.*, 2024).
























Algunas instituciones han reportado el mantenimiento exitoso de ctenóforos durante más de un año utilizando estos métodos (Patry *et al.*, 2020). Los avances recientes han llevado incluso al establecimiento de cultivos de laboratorio estables de especies como *M. leidyi*, que proporcionan un suministro continuo de embriones con fines de investigación (Presnell *et al.*, 2022; Garg *et al.*, 2024; Burkhardt *et al.*, 2023; Soto-Angel *et al.*, 2024). Aunque la mayor parte de la literatura especializada e información sobre cultivo de ctenóforos se centra en *Mnemiopsis leidyi*, existen ejemplos de cultivo satisfactorio de otras especies de ctenóforos como *Beroe cucumis* (Ikeda *et al.*, 2023), *Bolinopsis microptera* (Patry *et al.*, 2020; Borromeo, 2024), *Bolinopsis mikado* (Ikeda *et al.*, 2022), *Hormiphora californensis* (Patry *et al.*, 2020), *Lampocteis cruentiventer* (Bubel *et al.*, 2018), *Leucothea pulchra* (Bubel *et al.*, 2018; Patry *et al.*, 2020), *Lyrocteis imperatoris* (Yamauchi *et al.*, 2017; Shepherd *et al.*, 2019) y *Pleurobrachia* spp. (Courtney *et al.*, 2020; Patry *et al.*, 2020).

Tunicados pelágicos: apendicularias y salpas

Estos tunicados planctónicos se cultivan con menos frecuencia. Su mantenimiento presenta desafíos únicos debido a su alimentación a base de fitoplancton. La mayoría de las especies de apendicularias aún no se han criado con éxito en condiciones de laboratorio, con la excepción de *Oikopleura dioica* y *Fritillaria borealis* (Paffenhöfer, 1973; Galt, 1987; Sato *et al.*, 1999, 2001; Henriët *et al.*, 2022). La cría exitosa en laboratorio de *O. dioica* y *F. borealis* requiere una mezcla específica de microalgas vivas (Bouquet *et al.*, 2009; Henriët *et al.*, 2022). En esta configuración, tanto los animales como las algas que les sirven de alimento se mantienen en suspensión mediante una suave rotación proporcionada por una paleta conectada a un motor eléctrico (Bouquet *et al.*, 2009; Solans *et al.*, 2015; Henriët *et al.*, 2022).

Por el contrario, el mantenimiento de salpas es en gran medida anecdótico (Paffenhöfer y Harris, 1979; Deibel, 1982; Müller *et al.*, 2024).

TABLA 1. Resumen de los tanques para zooplancton gelatinoso y las especies para los que son óptimos. Imágenes: PyloPic/Michael Keeseey, 2023. <https://www.phylopic.org/>

Tipo de tanque	Grupos objetivo			
Kreisel	Ctenóforos			
	Salpas		Hidromedusas	
	Sifonóforos		Escifomedusas	
Kreisel de doble giro (<i>stretch kreisel</i>)	Ctenóforos		Escifomedusas	
Tanque cuadrado o rectangular	Ctenóforos			
	Salpas		Hidromedusas	
	Sifonóforos		Escifomedusas	
Tanque con fondo en V	Juveniles de hidromedusas		Juveniles de escifomedusas	
Tanque cilíndrico	Ctenóforos		Escifomedusas	
Dispositivo de rotación	Apendicularias		Hidromedusas	
	Juveniles de ctenóforos		Juveniles de escifomedusas	
	Salpas			
Tubos de difusión	Ctenóforos		Sifonóforos	

Ejemplos de rutinas de cultivo específicas

A continuación se presentan varios ejemplos de especies de zooplancton gelatinoso que se cultivan exitosamente, incluyendo una hidromedusa, tres escifomedusas y un ctenóforo. Esta sección ofrece recomendaciones específicas para varias especies que se pueden utilizar como modelo para otras con necesidades similares. Cada especie tiene rutinas diarias y semanales particulares para garantizar un mantenimiento y una propagación exitosos en medio controlado.

En general, es importante:

- Alimentar a los animales con frecuencia (idealmente a diario), sifonar el fondo de los acuarios, comprobar los parámetros del agua como salinidad, pH, temperatura y compuestos nitrogenados y ajustarlos si es necesario. En caso de evaporación, utilizar agua de ósmosis o destilada para compensar el aumento de salinidad.
- Dos o tres veces por semana, limpiar los cristales del acuario y hacer un cambio parcial del agua del tanque (o aljibe) con un 25 a 50 % de agua nueva.

Clytia hemisphaerica

Esta hidromedusa modelo se usa frecuentemente en investigación sobre biología del desarrollo.

- **Protocolo de cultivo de *Clytia hemisphaerica*** (Lechable *et al.*, 2020).

Diseño del sistema

- Utilizar sistemas de circuito cerrado con tanques separados para colonias de pólipos y medusas. El tanque más apropiado es el tipo kreisel para generar un movimiento de agua continuo.
- Mantener la salinidad a 37 ppm y la temperatura a 18 °C.

Mantenimiento de la colonia de pólipos

- Cultivar los pólipos en portaobjetos de vidrio y alimentarlos diariamente con nauplios de *Artemia*. Las colonias pueden duplicar su tamaño en siete días en condiciones óptimas.
- Limpiar las superficies para eliminar las algas.

Fase medusa

- Transferir los medusoides a un tanque *air-kreisel* y alimentarlos dos veces al día con nauplios de *Artemia*, usando los estadios más pequeños para las medusas juveniles.
- Las medusas pueden alcanzar el tamaño adulto (10 a 12 mm) en catorce días aproximadamente.

Liberación de los gametos y fertilización

- Utilizar un ciclo día/noche para las medusas maduras. Los gametos para llevar a cabo la fertilización se recolectan dos horas después de encenderse la luz.

Fases embrionarias y larvarias

- Cultivar los embriones en placas recubiertas de agarosa hasta la fase de larva plánula (tres días), utilizando péptidos sintéticos (neuropéptidos GLWamida) para la metamorfosis.

Completando el ciclo biológico

- Las plánulas sufren metamorfosis para convertirse en un pólipo primario. Bajo condiciones óptimas, el ciclo biológico se completa en tan solo dos meses.

***Aurelia* spp. (medusa luna)**

La rutina incluye el mantenimiento de un flujo de agua constante, limpieza de los kreisels cada uno o dos días y alimentación con *Artemia* o copépodos. Hay que prestar especial cuidado durante las etapas de pólipo y éfira.

- **Protocolo de cultivo de *Aurelia* spp.** (Abe y Isada, 1969; Widmer, 2008; Schaadt *et al.*, 2017; observación personal de Candelas *et al.*).

Configuración del tanque

- Utilizar tanques circulares con superficies lisas.
- Mantener una circulación de agua suave.

Parámetros del agua

- Temperatura: 15 a 25 °C (depende de la especie): *A. labiata*: 7 a 15 °C; *A. aurita* (Taiwán): 19 a 32 °C; *A. aurita* (Suecia): 1 a 19 °C; *A. solida* (mar Menor, España): 15 a 20 °C.
- Salinidad: 28 a 37 ppm (*A. solida* del mar Menor puede tolerar salinidades superiores a 40 ppm en el medio natural).

Gestión del ciclo biológico

- Recolectar plánulas de medusas maduras.
- Suministrar superficies adecuadas para el asentamiento de los pólipos.
- Inducción de la estrobilación manteniendo los pólipos a una temperatura más baja durante varias semanas (dependiendo de la especie, un descenso de 5 a 10 °C es suficiente para la inducción). Posteriormente se incrementa gradualmente la temperatura.

Alimentación

- Alimentación de las medusas con nauplios de *Artemia* recién eclosionados dos a tres veces al día
- Enriquecer la *Artemia* con fitoplancton o productos comerciales.

Mantenimiento

- Realizar cambios de agua parciales periódicamente (diariamente/días alternos).
- Retirar la comida no consumida y los desechos.

Crecimiento

- Monitorizar el desarrollo de las medusas desde éfira hasta medusa adulta.
- Ajustar la alimentación y las condiciones ambientales según sea necesario.

***Pelagia noctiluca* (clavel de mar o acalefo luminiscente)**

Esta especie es conocida por su hábitat de mar abierto, su migración diaria desde las profundidades durante el día a la superficie durante la noche y la ausencia de fase polipoide. Para un crecimiento adecuado se puede mantener en sistemas pseudokreisel más grandes con una alimentación frecuente y rica en zooplancton.

- **Protocolo de cultivo de *Pelagia noctiluca*** (Lilley *et al.*, 2014; Ramondenc *et al.*, 2019; Ballesteros *et al.*, 2021, 2022b; comunicación personal de M. Depuille, técnico de medusas en el Observatoire Océanologique de Banyuls-sur-Mer y observación personal de Leclère y Jan).

Recolección y montaje inicial

- Recolectar individuos maduros de *P. noctiluca* usando salabres con malla de 1 mm y separar por sexos en tanques de 20 L a 18 a 22 °C con un ciclo de 12 h luz/oscuridad.

Fertilización y desarrollo inicial

- Recolectar los gametos tres horas después de que se hayan encendido las luces. Realizar la fertilización *in vitro* en un tanque de 10 L con agua microfiltrada (34 a 37 ppm de salinidad). Añadir los huevos usando una pipeta de cristal y aproximadamente 20 mL de esperma concentrado. Crear una turbulencia lenta durante unos minutos y luego transferir los huevos a agua de mar no turbulenta después de tres horas. Esperar tres a cuatro días para que se desarrollen las plánulas y luego las éfiras.

Cultivo de las éfiras

- Transferir 150 éfiras a un sistema cerrado (*air-kreisel* o tanque kreisel). Mantener el agua a 18 a 22 °C y 34 a 37 ppm de salinidad con cambios de agua diarios del 15%. Monitorizar el pH (alrededor de 8.2) y niveles de nitrógeno.

Alimentación

- Alimentar las éfiras varias veces al día con rotíferos, nauplios de *Artemia* spp., huevos de *Paracentrotus lividus*, mezcla de zooplancton, larvas de peces, comida encapsulada, gamba blanca congelada y *Aurelia* spp.

Monitorización del crecimiento y mantenimiento

- Medir el diámetro umbrelar semanalmente y transferir a tanques de mayor tamaño según sea necesario. Realizar limpiezas semanales.

Maduración y cierre del ciclo biológico

- Cultivar durante 84 a 165 días para obtener individuos reproductores. Incluir gamba blanca en la dieta para promover la maduración gonadal y después

recolectar huevos fertilizados de adultos maduros para iniciar nuevas generaciones.

- El Observatoire Océanologique de Banyuls-sur-Mer ha alcanzado cinco generaciones en cultivo, lo que lo convierte en el centro con el mayor número registrado hasta la fecha. Para promover la maduración gonadal, la alimentación de los adultos se basa en mejillón vivo, gamba blanca congelada y ostra viva (observación personal de Jan y comunicación personal de M. Depuille, técnico de medusas en el OOB).

***Stomolophus meleagris* (medusa bola de cañón)**

El interés en utilizar esta especie como alimento ha aumentado recientemente debido a la alta demanda de los consumidores asiáticos (Hsieh *et al.*, 2001) y ahora es el objetivo de una pesquería cada vez mayor en Estados Unidos y en otros lugares (Brotz *et al.*, 2017). Esta explotación económica ha desencadenado un interés creciente por su cultivo (Sastré Velásquez *et al.*, 2022). Esta especie requiere una alimentación rica en nutrientes y un control rutinario de la calidad del agua.

- **Protocolo de cultivo de *Stomolophus meleagris*** (observación personal de Candelas *et al.*).

Configuración del tanque

- La pulsación activa y la dureza de esta especie permiten el uso de cualquier tipo de tanque.
- Circulación del agua de baja a alta.

Parámetros del agua

- Temperatura: 20 a 25 °C.
- Salinidad: 20 a 37 ppm (a menor salinidad, mayor esperanza de vida y animales más sanos).

Gestión del ciclo biológico

- Los pólipos se mantienen a 25 °C.
- Estrobilación espontánea.

Alimentación

- Alimentación de las medusas dos a tres veces al día con nauplios de *Artemia* recién eclosionados y nauplios de 48 horas enriquecidos (son medusas de natación activa, por lo que necesitan una gran cantidad de comida de calidad).
- Enriquecer la *Artemia* con fitoplancton o productos comerciales.

Mantenimiento

- Realizar cambios de agua parciales periódicamente (idealmente diario/días alternos).
- Retirar la comida no consumida y los desechos.

Crecimiento

- Monitorizar el desarrollo de las medusas desde éfira a fase adulta. Es una especie de crecimiento rápido, por lo que hay que transferirlas con frecuencia a tanques de mayor tamaño.

Mnemiopsis leidyi

El ctenóforo *Mnemiopsis leidyi* es una de las especies más cultivadas a nivel mundial. Su fragilidad y las dificultades para reproducirlo en cautividad con especímenes criados enteramente en acuarios lo convierten en una especie exigente. No obstante, con alimentación, calidad del agua y cuidados adecuados, el cultivo es posible sin el uso de grandes instalaciones.

- **Protocolo de cultivo de *Mnemiopsis leidyi*** (Bubel *et al.*, 2018; Patry *et al.*, 2020; Presnell *et al.*, 2022; Garg *et al.*, 2024; Soto-Angel *et al.*, 2024; Alexandre Jan: alexandre.jan@uib.no)

Configuración del tanque

- Las larvas de esta especie son resistentes y se pueden mantener en cualquier tipo de acuario con una superficie lisa como un vaso de precipitados, un tubo difusor o un kreisel. Sin embargo, los adultos son muy frágiles, por lo que se deben mantener solo en kreisels impecablemente limpios y manipular con mucho cuidado.

Parámetros del agua

- Temperatura: 18 a 24 °C
- Salinidad: 26 a 30 ppm (a baja salinidad, los animales parecen poner más huevos).

Liberación de los gametos

- Aislar de uno a cuatro adultos maduros en tanques cerrados de 250 mL a 5 L para concentrar los gametos.
- La liberación de los gametos ocurre tras un periodo de cuatro a siete horas de oscuridad.

Cultivo de las larvas

- Mantener las larvas en pequeños frascos de 200 mL con tapa.
- Alimentar las larvas diariamente con rotíferos.
- Realizar cambios de agua dos veces por semana.
- Transferir a tanques más grandes tras catorce días.

Mantenimiento de los juveniles/adultos

- Trasladar a kreisels tras dos a tres semanas en función de su tasa de crecimiento.
- Alimentar con rotíferos, copépodos, *Artemia* y larvas de peces cuando tengan lóbulos bien desarrollados.

- Mantener parámetros del agua constantes y tener particular cuidado al mover los animales entre tanques, ya que un cambio brusco a mayor salinidad puede dañarlos o incluso desintegrarlos completamente.

Consejos clave

- Mantener el agua limpia, sifonando los acuarios a diario y cambiando entre el 25 y el 50 % del agua dos a tres veces por semana.
- Proporcionar una alimentación constante.
- Monitorizar temperatura, pH y salinidad.
- Usar tubos de difusión para cultivo en masa.

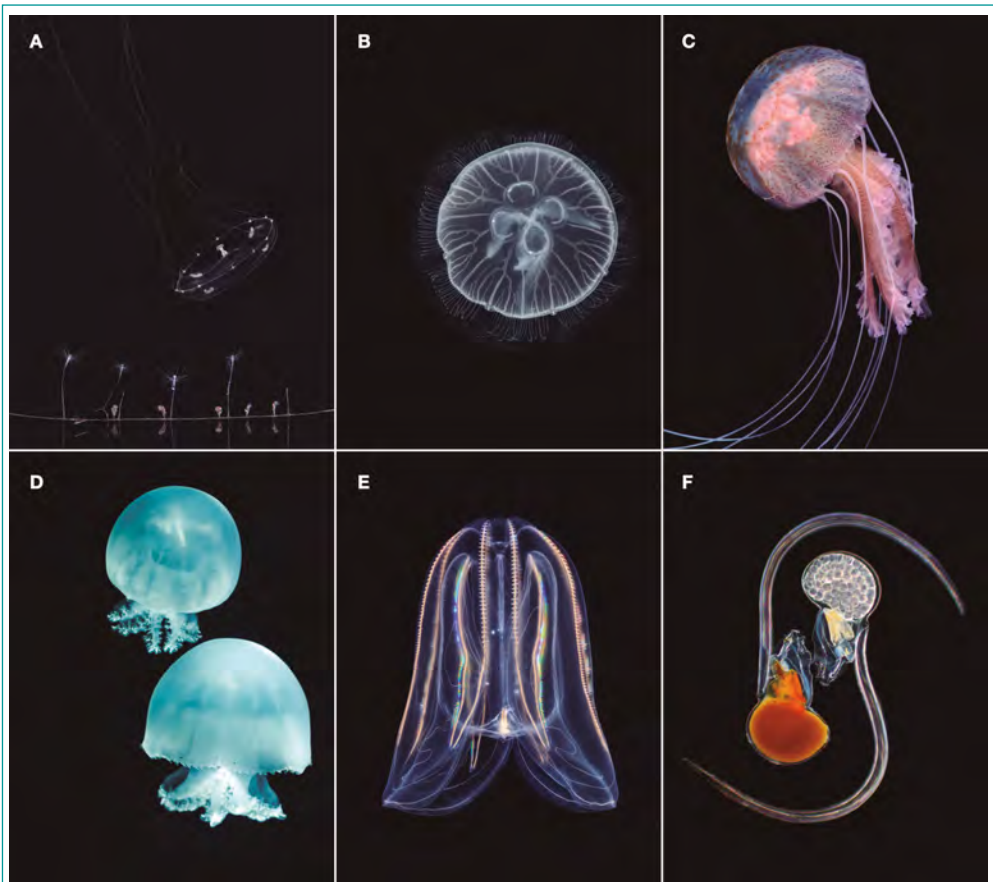


FIGURA 4. Imágenes de la diversidad de especies comentadas en los protocolos de la sección 4. **A** *Clytia hemisphaerica*; **B** *Aurelia* sp.; **C** *Pelagia noctiluca*; **D** *Stomolophus meleagris*; **E** *Mnemiopsis leidyi*; **F** *Oikopleura dioica*. Imágenes: **A**, **B**, **C** y **E** Alexandre Jan; **D** Oceanogràfic Valencia; **F** Anne Aasjord, Michael Sars Centre.

Pioneros en el cultivo de zooplancton gelatinoso

Instituciones de investigación y acuarios de reconocido prestigio

A lo largo de la historia, laboratorios de investigación específicos, acuarios públicos e instituciones pioneras han avanzado en el cultivo de medusas. El reconocimiento de sus contribuciones resalta la naturaleza colaborativa de este campo.

La magnificencia del zooplancton gelatinoso y su fascinante movimiento han atraído a un gran número de visitantes a los acuarios que exhiben estos animales tan particulares. Esto hace que haya un interés cada vez mayor por estas criaturas gelatinosas en el mundo de los acuarios. El Acuario de Berlín (Alemania) y el Monterey Bay Aquarium (EE. UU.) fueron los centros pioneros en la acuicultura y exhibición pública de medusas en el mundo (Lange y Kaiser, 1995; Knowles, 2016). Desarrollaron técnicas complejas que probaron no solo la capacidad de mantener una galería de medusas a largo plazo sino también el interés del público en estas criaturas poco conocidas (Knowles, 2016). La sostenida popularidad de las medusas ha llevado al Monterey Bay Aquarium (MBA) a presentar zooplancton gelatinoso de todo el mundo en varias exhibiciones temporales y a lo largo de los años se han cultivado y exhibido en ese recinto más de ochenta especies de medusas, sifonóforos y ctenóforos. La mayoría de estos animales son especies de aguas profundas, tan extrañas y difíciles de capturar que no se pueden ver en ningún otro lugar en acuario (comunicación personal de T. Knowles, biólogo *senior* de peces e invertebrados en el MBA).

Siguiendo esta tendencia, los acuarios japoneses le han dado un gran impulso al campo del cultivo de medusas, con exhibiciones impresionantes y únicas que presentan una gran variedad de especies. En este sentido, el Acuario de Kamo y el Acuario de Enoshima poseen las colecciones y exhibiciones de zooplancton gelatinoso más grandes del mundo (comunicaciones personales de K. Okuizumi, director general del Acuario de Kamo, y T. Sakiyama, director general del Acuario de Enoshima). Ambas instituciones colaboran apoyando a los investigadores en la descripción de nuevas especies y ciclos biológicos y en el desarrollo de técnicas de cultivo revolucionarias (Miyake *et al.*, 2019; Calder *et al.*, 2021; Murai, 2024), convirtiéndose en referentes mundiales de la cría de medusas. El Teatro de los Sueños de Medusas del Acuario de Kamo tiene el honor de ser la mayor colección de zooplancton gelatinoso del mundo, con más de ochenta especies en exhibición (comunicación personal de K. Okuizumi, director general del Acuario de Kamo).

En Europa también hay un creciente interés por el zooplancton gelatinoso entre los acuarios públicos. El Acuario del Tiergarten Schönbrunn (Austria) alberga el banco de pólipos más grande del continente, con muchas colonias genéticamente identificadas y gran parte de sus localizaciones originales registradas (comunicación personal de A. Weissenbacher, conservador del Acuario del Tiergarten Schönbrunn). El Oceanogràfic Valencia (España) y el Acuario de París (Francia) han inaugurado recientemente las



FIGURA 5. Diferentes instalaciones para el cultivo de zooplancton gelatinoso. **A** Pseudokreisel en Monterey Bay Aquarium; **B** Sistemas de tubos de difusión en Monterey Bay Aquarium; **C** Cultivo de juveniles F2 de *Pelagia noctiluca* en pseudokreisel en el Institut de la Mer de Villefranche; **D** Ctenóforos en kreisels en el Michael Sars Centre; **E** Cultivo de pólipos y medusas de *Clytia hemisphaerica* en el Institut de la Mer de Villefranche; **F** Cultivo de medusas en tanques de Kamo en el Acuario de París. Imágenes: Alexandre Jan.

mayores exposiciones de Europa y poseen algunas de las mayores colecciones del mundo. El Oceanogràfic Valencia está especializado en especies mediterráneas y atlánticas y realiza de forma rutinaria la recolección y el aislamiento de especies locales. Por su parte, el Acuario de París alberga la mayor exhibición dedicada a medusas de Europa y firmó un acuerdo con el Acuario de Kamo y MARBEC UMR (Universidad de Montpellier, Francia) para crear un banco de pólipos (la Jellyfish and Polyps Academy, JPA) dedicado a investigadores y acuarios públicos (comunicación personal de E. Bourgoiun, conservador de medusas del Acuario de París).

En el continente americano, el Acuario de Vancouver, junto con el MBA, son las instituciones líderes en el cultivo de zooplancton gelatinoso. Aunque el Acuario de Vancouver ha reducido su número de especies en los últimos años, todavía conserva una gran experiencia en la cría de la gran diversidad de medusas de sus costas (comunicación personal de M. Neale, directora de Cuidado Animal del Acuario de Vancouver).

Para completar la revisión global del mundo de las medusas, el Two Oceans Aquarium de Sudáfrica mantiene una colección impresionante de especies locales. Este acuario alberga la mayor colección de África, siendo pionero en el cultivo de varias especies (comunicación personal de K. Lewis, acuarista de medusas en el Two Oceans Aquarium).

La siguiente tabla resume los principales acuarios que son referentes mundiales en el cultivo y exhibición de zooplancton gelatinoso.

TABLA 2. Principales acuarios referentes mundiales en el cultivo y exhibición de zooplancton gelatinoso

Acuario	Especialización	Contribuciones	Número aproximado de especies en cultivo
Acuario de Berlín, Alemania	Pioneros en el cultivo y exhibición de medusas	Contribuciones históricas a las técnicas de exhibición de medusas	35
Acuario de Enoshima, Japón	Cultivo y exhibición de especies locales de zooplancton gelatinoso	Investigación sobre especies pelágicas y tecnología avanzada de exhibición	100
Acuario de Kamo, Japón	Mayor colección mundial de medusas (Teatro de los Sueños de Medusas)	Experiencia en el cultivo de numerosas especies de medusas para exhibición	150

TABLA 2. (CONTINUACIÓN)

Acuario	Especialización	Contribuciones	Número aproximado de especies en cultivo
Acuario de París, Francia	Mayor exhibición dedicada a medusas de Europa	Convenio con el Acuario de Kamo y la Universidad de Montpellier para crear la JPA	75
Acuario del Tiergarten Schönbrunn, Austria	Banco de pólipos con origen salvaje identificado	Mayor colección de pólipos de Europa y una de las mayores del mundo	80
Two Oceans Aquarium, Sudáfrica	Especies autóctonas sudafricanas	Mayor colección de África. Cultivo pionero de varias especies	40
Acuario de Vancouver, Canadá	Especies autóctonas de la costa pacífica	Una de las mayores colecciones del continente americano	20
Monterey Bay Aquarium, EE. UU.	Exhibiciones de medusas, sifonóforos y ctenóforos. Técnicas de cultivo	Desarrollan el sistema de tubos de difusión para cultivo de ctenóforos y exhibiciones impresionantes	50
Oceanogràfic Valencia, España	Especies mediterráneas y atlánticas	Una de las mayores exhibiciones dedicadas a medusas de Europa. Recolección y aislamiento de especies locales	60
Sea World Marine Park Gold Coast, Australia	Especies autóctonas australianas	Mayor colección de Oceanía. Cultivo pionero de varias especies	Sin datos disponibles

El cultivo de medusas ha evolucionado desde técnicas rudimentarias hasta un campo sofisticado, uniendo la acuicultura, la participación pública y la investigación científica. A través de la innovación continua y las sinergias entre investigadores y acuaristas se han transformado los desafíos en oportunidades. Esto ha permitido el cultivo exitoso de diversas especies, contribuyendo a una comprensión más amplia del zooplancton gelatinoso.

La siguiente tabla resume las principales instituciones a nivel mundial que trabajan con zooplancton gelatinoso y su campo de trabajo.

TABLA 3. Principales instituciones y grupos de investigación a nivel mundial que trabajan con cultivo de zooplancton gelatinoso

Institución	Especialización	Contribuciones	Número aproximado de especies en cultivo
Friday Harbor Laboratories, Universidad de Washington, EE. UU.	Biología y ecología de organismos marinos bentónicos y planctónicos	Biología, sistemática y ciclos biológicos de medusas	Sin datos disponibles
Institut de Ciències del Mar (ICM) CSIC, España	Biología, ecología y conservación de organismos marinos bentónicos y medusas	Diferentes enfoques que van desde la taxonomía y la sistemática hasta la biología de las especies y la estructura y dinámica de poblaciones y comunidades. Ciencia ciudadana	5
Institut de la Mer de Villefranche (IMEV), Francia	Ecología del plancton gelatinoso. Investigación sobre <i>Clytia hemisphaerica</i> y <i>Pelagia noctiluca</i> (ahora en Banyuls-sur-Mer)	Pionero en estudios del plancton desde principios del siglo XIX. Estudios pioneros sobre ciclos biológicos de las medusas e investigación genética.	2
Institut für Zell- und Systembiologie der Tiere (IZS), Universidad de Hamburgo, Alemania	Morfología, histología y relaciones filogenéticas de Cnidaria (principalmente Medusozoa)	Análisis estructural de las fases del ciclo biológico, graviceptores, nematocistos y estructuras reproductivas. Cultivo y cría de cnidarios	50
Institute of Oceanology, Academia China de las Ciencias, China	Proliferaciones de medusas, acuicultura y su impacto ambiental	Investigación de las medusas como recurso y su papel en los ecosistemas marinos	Sin datos disponibles
Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology (JAMSTEC), Japón	Oceanología, ecosistemas de aguas profundas y medias. Acuicultura de medusas e interacciones ecológicas	Investigación aplicada sobre medusas para pesquerías y biorrecursos. Técnicas avanzadas de imagen y estudios <i>in situ</i>	Sin datos disponibles

TABLA 3. (CONTINUACIÓN)

Institución	Especialización	Contribuciones	Número aproximado de especies en cultivo
Laboratório de Cultivo e Estudos de Cnidaria (LaCuEca), Universidad de São Paulo, Brasil	Biología (principalmente ciclo biológico) y sistemática de Cnidaria Medusozoa - Cubozoa y Scyphozoa	Descripción de nuevas especies. Sistemática y ciclos biológicos de medusas. Mayor colección mundial de Coronatae en cultivo	70
Michael Sars Centre, Universidad de Bergen, Noruega	Investigación sobre Appendicularia y Ctenophora	Estudios sobre la evolución del genoma y la biología molecular de organismos gelatinosos	10
Monterey Bay Aquarium Research Institute (MBARI), EE. UU.	Ecología y comportamiento de medusas, sifonóforos y ctenóforos pelágicos y de aguas profundas	Técnicas avanzadas de imagen y estudios <i>in situ</i>	50
National Research Institute of Fisheries Science, Japón	Acuicultura de medusas y sus interacciones ecológicas	Investigación aplicada sobre medusas para pesquerías y biorrecursos	Sin datos disponibles
Whitney Laboratory for Marine Bioscience, Universidad de Miami, EE. UU.	Técnicas de cultivo de <i>Mnemiopsis leidyi</i> y biología del desarrollo de ctenóforos	Investigación pionera sobre reproducción y embriología de ctenóforos	Sin datos disponibles
Woods Hole Oceanographic Institution (WHOI), EE. UU.	Ecología de medusas y ctenóforos de aguas profundas	Estudios sobre el zooplancton gelatinoso en ecosistemas globales	Sin datos disponibles

Las medusas como mascotas en el ámbito doméstico

Además del cultivo de medusas con fines de exhibición e investigación, también existe un creciente interés en el sector de la acuariofilia, con el uso de medusas como mascotas. Investigaciones recientes han demostrado que los acuarios pueden contribuir a una sensación de bienestar por parte de los observadores (Cracknell *et al.*, 2018). En este sentido, se están haciendo esfuerzos para llevar la apariencia delicada y el modo de natación pausada de las medusas al ámbito doméstico, con la finalidad de simplificar al máximo

el cuidado y alimentación de algunas especies. Las especies que se suelen comercializar por su fácil mantenimiento y por tener un tamaño adecuado para el acuario doméstico son *Aurelia aurita*, *Cassiopea* spp. y *Phyllorhiza punctata*, entre otras.

Aunque se trata de un nicho bastante especializado todavía en expansión, existen algunas empresas especializadas en la comercialización de medusas y de accesorios para el mantenimiento de las mismas en el ámbito doméstico (acuarios tipo kreisel estéticos con filtración integrada, alimentos, material de limpieza, etc.). A continuación, se incluye un listado no exhaustivo de varias empresas dedicadas a la venta de medusas.

TABLA 4. Listado con ejemplos de empresas especializadas en la comercialización de medusas, tanques de medusas, accesorios y alimento para medusas

Empresa	País
Aquarium Industries	Australia
Design Jellyfish	República Checa
Exotic Aquaculture	Hong Kong
Jelly Farmer	España
Jellyfish Aquarium	Canadá
Jellyfish Concept	Francia
Jellyfish Farm	Alemania
Jellyfish Warehouse	EE. UU.
Medusea España	España
Sunset Marine Labs	EE. UU.

Referencias

- Abe, Y., y Hisada, M. (1969). On a new rearing method of common jellyfish, *Aurelia aurita*. *Bulletin of the Marine Biological Station of Asamushi* 13(3), 205-209.
- Baker, A. C. (1963). The problem of keeping planktonic animals alive in the laboratory. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 43(2), 291-294.
- Ballesteros, A., Östman, C., Santín, A., Marambio, M., Narda, M., y 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., Siles, P., Jourdan, E., y Gili, J.-M. (2022a). Versatile aquarium for jellyfish: A rearing system for the biomass production of early life stages in flow-through or closed systems. *Frontiers in Marine Science* 9, 942094. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.942094>
- Ballesteros, A., Páez, D., Santín, A., García, A., Martín, Y., Alonso, E., Jourdan E., y Gili, J.-M. (2022b). 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>
- Borromeo, I. (2024). *Investigating the Impacts of Different Diets on Adult Bolinopsis microptera Fecundity and Spawning*. Monterey Bay Aquarium Research Institute. https://www.mbari.org/wp-content/uploads/Borromeo_Ilia.pdf
- Bouquet, J.-M., Spriet, E., Troedsson, C., Otterå, H., Chourrout, D., y Thompson, E. M. (2009). Culture optimization for the emergent zooplanktonic model organism *Oikopleura dioica*. *Journal of Plankton Research* 31(4), 359-370.
- Brotz, L., Schiariti, A., López-Martínez, J., Álvarez-Tello, J., Hsieh, Y.-H P., Jones, R. P., Quiñones, J., Dong, Z., Morandini, A. C., Preciado, M., Laaz, E., y 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>
- Browne, E. T. (1898). On Keeping Medusae Alive in an Aquarium. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 5(2), 176-180.
- Browne, E. T. (1907). LXIV.—A revision of the Medusæ belonging to the family Laodiceidæ, *Annals And Magazine of Natural History* 20, 457-480
- Bubel, M., Knowles, T., y Patry, W. (2018). Ctenophore Culture at the Monterey Bay Aquarium. En *10th International Aquarium Congress Fukushima 2018* (pp. 20-25). <https://www.aquamarine.or.jp/wp-content/uploads/2019/03/Full-Papers/02-FullPaper-IAC2018.pdf>
- Burkhardt, P., Colgren, J., Medhus, A., Digel, L., Naumann, B., Soto-Angel, J. J., Nordmann, E.-L., Sachkova, M. Y., y Kittelmann, M. (2023). Syncytial nerve net in a ctenophore adds insights on the evolution of nervous systems. *Science* 380(6642), 293-297. <https://doi.org/10.1126/science.ade5645>
- Calder, D. R., Crow, G. L., Ikeda, S., Adachi, A., Yamamoto, G., Harrington, A., y Holland, B. S. (2021). *Tima nigroannulata* (Cnidaria: Hydrozoa: Eirenidae), a New Species of Hydrozoan from Japan. *Zoological Science* 38(4), 370-382. <https://doi.org/10.2108/zs210011>
- Costello, J. H., Colin, S. P., Dabiri, J. O., Gemmell, B. J., Lucas, K. N., y 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>
- Courtney, A., Mercés, G. O., y Pickering, M. (2020). Characterising the behaviour of the ctenophore *Pleurobrachia pileus* in a laboratory aquaculture system. *bioRxiv*, 2020-05. <https://doi.org/10.1101/2020.05.25.114744>
- Cracknell, D. L., Pahl, S., White, M. P., y Depledge, M. H. (2018). Reviewing the role of aquaria as

- restorative settings: how subaquatic diversity in public aquaria can influence preferences, and human health and well-being. *Human Dimensions of Wildlife* 23(5), 446-460. <https://doi.org/10.1080/10871209.2018.1449039>
- De Domenico, S., De Rinaldis, G., Paulmery, M., Piraino, S., y Leone, A. (2019). Barrel Jellyfish (*Rhizostoma pulmo*) as Source of Antioxidant Peptides. *Marine Drugs* 17(2), 134. <https://doi.org/10.3390/md17020134>
- Deibel, D. (1982). Laboratory determined mortality, fecundity and growth rates of *Thalia democratica* Forskal and *Dolioletta gegenbauri* Uljanin (Tunicata, Thaliacea). *Journal of Plankton Research* 4(1), 143-153. <https://doi.org/10.1093/plankt/4.1.143>
- Delap, M. J. (1901). Notes on the Rearing of *Chrysaora isosceles* in an Aquarium. *The Irish Naturalist* 10(2), 25-28. <http://www.jstor.org/stable/25521911>
- Delap, M. J. (1905). Notes on the rearing, in an aquarium, of *Cyanea Lamarckii*, Peron et Lesueur. En *Report on the Sea and Inland Fisheries of Ireland for 1902 and 1903. Part II - Scientific Investigations* (pp. 20-22).
- Delap, M. J. (1906). Notes on the Rearing, in an Aquarium, of *Aurelia aurita*, L. and *Pelagia perla* (Slabber). *Report on the Sea and Inland Fisheries of Ireland for 1905. Part II - Scientific Investigations* (pp. 160-164).
- Duarte, I. M., Marques, S. C., Leandro, S. M., y Calado, R. (2022). An overview of jellyfish aquaculture: for food, feed, pharma and fun. *Reviews in Aquaculture* 14, 265-287. <https://doi.org/10.1111/raq.12597>
- Emadodin, I., Reinsch, T., Rotter, A., Orlando-Bonaca, M., Taube, F., y Javidpour, J. (2020). A perspective on the potential of using marine organic fertilizers for the sustainable management of coastal ecosystem services. *Environmental Sustainability* 3, 105-115. <https://doi.org/10.1007/s42398-020-00097-y>
- Freeman, G., Mills, C. E., Pianka, H. D., y Kremer, P. (1987). Phylum Ctenophora. Strathmann (Ed.), *Reproduction and Development of Marine Invertebrates of the Northern Pacific Coast: Data and Methods for the Study of Eggs, Embryos, and Larvae* (pp. 105-113). University of Washington Press. <https://doi.org/10.1515/9780295743240-009>
- Galt, C. P. (1987). Phylum Urochordata, Class Larvacea. En M. F. Strathmann (Ed.), *Reproduction and Development of Marine Invertebrates of the Northern Pacific Coast: Data and Methods for the Study of Eggs, Embryos, and Larvae* (pp. 640-646). University of Washington Press. <https://doi.org/10.1515/9780295743240-035>
- Garg, P., Frey, C., Browne, W. E., y Plotkin, S. S. (2024). Reproductive success of inbred strain MV31 of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in a self-sustaining inland laboratory culture system. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2024.07.03.601798>
- Greve, W. (1968). The "planktonkreisel", a new device for culturing zooplankton. *Marine Biology* 1(3), 201-203. <https://doi.org/10.1007/BF00347112>
- Greve, W. (1975). The "Meteor Planktonküvette": A device for the maintenance of macrozooplankton aboard ships. *Aquaculture* 6(1), 77-82.
- Hamner, W. M. (1990). Design developments in the planktonkreisel, a plankton aquarium for ships

- at sea. *Journal of Plankton Research* 12(2), 397-402. <https://doi.org/10.1093/plankt/12.2.397>
- Henriet, S., Aasjord, A., y Chourrout, D. (2022). Laboratory study of *Fritillaria* lifecycle reveals key morphogenetic events leading to genus-specific anatomy. *Frontiers in Zoology* 19, 26. <https://doi.org/10.1186/s12983-022-00471-y>
- Hsieh, Y.-H. P., Leong, F.-M., y Rudloe, J. (2001). Jellyfish as food. *Hydrobiologia* 451, 11-17. <https://doi.org/10.1023/A:1011875720415>
- Ikeda, S., Sato, C., Yamaguchi, M., Kanno, H., y Okuizumi, K. (2022). An effective method to mass culture a lobate ctenophore (*Bolinopsis mikado*). *Plankton and Benthos Research* 17(4), 343-348. <https://doi.org/10.3800/pbr.17.343>
- Ikeda, S., Hashimoto, A., y Okuizumi, K. (2023). An efficient mass culture method for *Beroe cucumis*. *Plankton and Benthos Research* 18(3), 160-166. <https://doi.org/10.3800/pbr.18.160>
- Jarms, G., y Morandini, A. C. (2019). *World Atlas of Jellyfish*. Dölling und Galitz Verlag.
- Knowles, T. (2016), The History of Jelly Husbandry at the Monterey Bay Aquarium. *Der Zoologische Garten* 85(1-2), 42-51. <https://doi.org/10.1016/j.zoolgart.2015.09.008>
- Lange, J., y Kaiser, R. (1995). The maintenance of pelagic jellyfish in the Zoo-Aquarium Berlin. *International Zoo Yearbook* 34(1), 59-64. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1090.1995.tb00658.x>
- Lange, J., Tai, M., y Kaiser, R. (2016). Husbandry of jellyfish, from the beginning until today. *Der Zoologische Garten* 85(1-2), 52-63. <https://doi.org/10.1016/j.zoolgart.2015.09.009>
- Lechable, M., Jan, A., Duchene, A., Uveira, J., Weissbourd, B., Gissat, L., Collet, S., Gilletta, L., Chevalier, S., Leclère, L., Peron, S., Barreau, C., Lasbleiz, R., Houliston, E., y Momose, T. (2020). An improved whole life cycle culture protocol for the hydrozoan genetic model *Clytia hemisphaerica*. *Biology Open* 9(11). <https://doi.org/10.1242/bio.051268>
- Lengar, Ž., Klun, K., Dogsa, I., Rotter, A., y Stopar, D. (2021). Sequestration of Polystyrene Microplastics by Jellyfish Mucus. *Frontiers in Marine Science* 8, 690749. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.690749>
- Lilley, M. K. S., Ferraris, M., Elineau, A., Berline, L., Cuvilliers, P., Gilletta, L., Thiéry, A., Gorsky, G., y Lombard, F. (2014). Culture and growth of the jellyfish *Pelagia noctiluca* in the laboratory. *Marine Ecology Progress Series* 510, 265-273. <https://doi.org/10.3354/meps10854>
- Lv, Z., Zhang, C., Song, W., Chen, Q., y Wang, Y. (2022). Jellyfish Collagen Hydrolysate Alleviates Inflammation and Oxidative Stress and Improves Gut Microbe Composition in High-Fat Diet-Fed Mice. *Mediators of Inflammation* 2022(1), 5628702. <https://doi.org/10.1155/2022/5628702>
- Maňko, M. K., Munro, C., y Leclère, L. (2023). Establishing Bilateral Symmetry in Hydrozoan Planula Larvae, a Review of Siphonophore Early Development. *Integrative and Comparative Biology* 63(5), 975-989. <https://doi.org/10.1093/icb/icad081>
- Maňko, M. K., Munro, C., y Leclère, L. (2024). The evolution of an individual-like dispersive stage in colonial siphonophores. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2024.07.15.603641>
- Martí-Solans, J., Ferrández-Roldán, A., Godoy-Marín, H., Badia-Ramentol, J., Torres-Aguila, N. P., Rodríguez-Marí, A., Bouquet, J. M., Chourrout, D., Thompson, E. M., Albalat, R., y Cañestro, C. (2015). *Oikopleura dioica* culturing made easy: a low-cost facility for an emerging animal model in EvoDevo. *Genesis* 53(1), 183-193.

- Mills, C., y Strathmann, M. F. (1987). 2 Phylum Cnidaria, Class Hydrozoa. En M. F. Strathmann (Ed.), *Reproduction and Development of Marine Invertebrates of the Northern Pacific Coast: Data and Methods for the Study of Eggs, Embryos, and Larvae* (pp. 44-71). University of Washington Press. <https://doi.org/10.1515/9780295743240-006>
- Minemizu, R., Kubota, S., Hirano, Y., y Lindsay, D. (2015). 日本クラゲ大図鑑. [A photographic guide to the jellyfishes of Japan]. Heibonsha.
- Miyake, H., Kitada, M., Lindsay, D. J., Itoh, T., Nemoto, S., y Miwa, T. (2012). How to keep deep-sea animals. En M. Öztürk (Ed.), *Diversity of ecosystems* (pp. 51-72). InTech.
- Miyake, H., y Lindsay, D. J. (2013). 最新 クラゲ図鑑: 110種のクラゲの不思議な生態. [Latest jellyfish illustrated guide: The mysterious ecology of 110 species]. Seibundo Shinkosha.
- Miyake, H., Adachi, A., Ikeda, S., Nishikawa, J., Ohtsuka, S., Srinui, K., Muthuwan, V., Taleb, S., Yusoff, F., Metillo, E., y Pagliawan, H. (2019). New Exhibitions of Beautiful Southeast Asian Jellyfish at Aquaria: Collection and Life Cycle. En *10th International Aquarium Congress Fukushima 2018*. <https://www.aquamarine.or.jp/wp-content/uploads/2019/03/Full-Papers/22-FullPaper-IAC2018.pdf>
- Müller, S. J., Wessels, W., Driscoll, S., Pakhomov, E. A., Auerswald, L., Michael, K., y Meyer, B. (2024). A temperature-controlled, circular maintenance system for studying growth and development of pelagic tunicates (salps). *Limnology and Oceanography: Methods* 22(5), 281-294. <https://doi.org/10.1002/lom3.10605>
- Murai, T. (Ed.) (2024). プロが教える クラゲ飼育図鑑. [A Handbook of Aquarium Jellyfish]. Hokkaido University Press.
- Murakami, T. (2016). History and introduction of the Kamo Aquarium. *Der Zoologische Garten* 85(1-2), 64-73. <https://doi.org/10.1016/j.zoolgart.2015.09.010>
- Omori, M., y Nakano, E. (2001). Jellyfish fisheries in southeast Asia. *Hydrobiologia* 451, 19-26. <https://doi.org/10.1023/A:1011879821323>
- Paffenhöfer, G.-A. (1973). The cultivation of an appendicularian through numerous generations. *Marine Biology* 22, 183-185. <https://doi.org/10.1007/BF00391782>
- Paffenhöfer, G.-A., y Harris, R. P. (1979). Laboratory Culture of Marine Holozooplankton and its Contribution to Studies of Marine Planktonic Food Webs. En F. S. Russell y M. Yonge (Eds.), *Advances in Marine Biology* (Vol. 16, pp. 211-308). Academic Press.
- Patry, W. L., Bubel, M., Hansen, C., y Knowles, T. (2020). Diffusion tubes: a method for the mass culture of ctenophores and other pelagic marine invertebrates. *PeerJ* 8, e8938. <https://doi.org/10.7717/peerj.8938>
- Peron, S., Houlston, E., y Leclère, L. (2021). The Marine Jellyfish Model, *Clytia hemisphaerica*. En A. Boutet y B. Schierwater (Eds.), *Handbook of Marine Model Organisms in Experimental Biology: Established and Emerging* (pp. 129-147). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781003217503-8>
- Pierce, J. (2005). A system for mass culture of Upside-down jellyfish *Cassiopea* spp as a potential food item for medusivores in captivity. *International Zoo Yearbook* 39(1), 62-69. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1090.2005.tb00005.x>
- Presnell, J. S., Bubel, M., Knowles, T., Patry, W., y Browne, W. E. (2022). Multigenerational laboratory

- culture of pelagic ctenophores and CRISPR–Cas9 genome editing in the lobate *Mnemiopsis leidyi*. *Nature Protocols* 17(8), 1868–1900. <https://doi.org/10.1038/s41596-022-00702-w>
- Purcell, J. E., Baxter, E. J., y Fuentes, V. L. (2013). Jellyfish as products and problems of aquaculture. En G. Allan y G. Burnell (Eds.), *Advances in aquaculture hatchery technology* (pp. 404–430). Woodhead Publishing.
- Ramondenc, S., Ferrieux, M., Collet, S., Benedetti, F., Guidi, L., y 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>
- Raskoff, K. A., Sommer, F. A., Hamner, W. M., y Cross, K. M. (2003). Collection and Culture Techniques for Gelatinous Zooplankton. *The Biological Bulletin* 204(1), 68–80. <https://doi.org/10.2307/1543497>
- Reinicke, G., Morandini, A., Holst, S., Tockner, K., y Mittelbach, M. (Eds.) (2024). *Advances in Rhizostomean Jellyfish Research*. (Advances in Marine Biology, Vol. 98). Academic Press.
- Ringwood, A. H., Lowder, M., Provance, E., O’Dea, J., Gaspar, T., Latijnhouwers, K. R. W., Chamberland, V. F., y Vermeij, M. J. A. (2025). Cnidarian models for toxicology. *Aquatic Toxicology* 281, 107265. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2025.107265>
- Sastré Velásquez, C. D., Rodríguez Armenta, C. M., Minjarez Osorio, C., y De la Re Vega, E. (2022). Estado actual del conocimiento de la medusa bola de cañón (*Stomolophus meleagris*). *EPIS-TEMUS* 16(33), 75–83. <https://doi.org/10.36790/epistemus.v16i33.245>
- Sato, R., Yu, J., Tanaka, Y., y Ishimaru, T. (1999). New apparatuses for cultivation of appendicularians. *Plankton Biology and Ecology* 46(2), 162–164.
- Sato, R., Tanaka, Y., y Ishimaru, T. (2001). House production by *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) under laboratory conditions. *Journal of Plankton Research* 23(4), 415–423. <https://doi.org/10.1093/plankt/23.4.415>
- Schaadt, M., Widmer, C. L., y Sowinski, N. (2017). *Jellyfish*. En R. Calado, I. Olivotto, M. Planas Oliver, G. J. Holt (Eds.), *Marine Ornamental Species Aquaculture* (pp. 457–473). Wiley-Blackwell. <https://doi.org/10.1002/9781119169147.ch21c>
- Shepherd, B., Yong, S., y Wandell, M. (2019). Collecting and Exhibiting *Lyrocteis imperatoris* Komai 1941, A Sessile Ctenophore from Mesophotic Ecosystems. *Drum and Croaker* 50, 4–11.
- Soto-Angel, J. J., Nordmann, E. L., Sturm, D., Sachkova, M., Pang, K., y Burkhardt, P. (2024). Stable Laboratory Culture System for the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. En L. L. Moroz (Ed.), *Ctenophores: Methods and Protocols* (pp. 123–145). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-3642-8_4
- Torri, L., Tuccillo, F., Bonelli, S., Piraino, S., y Leone, A. (2020). The attitudes of Italian consumers towards jellyfish as novel food. *Food Quality and Preference* 79, 103782. <https://doi.org/10.1016/j.foodqual.2019.103782>
- Ward, W. W. (1974). Aquarium Systems for the Maintenance of Ctenophores and Jellyfish and for the Hatching and Harvesting of Brine Shrimp (*Artemia salina*) Larvae. *Chesapeake Science* 15(2), 116–118.
- Widmer, C. L., Voorhees, J. P., Badger, M. A., Lambert, J. W., y Block, N. M. (2005). The Effects of Rearing Vessels and Laboratory Diets on Growth of Northeast Pacific Jellyfish Ephyrae

(Cnidaria: Scyphozoa). *Drum and Croaker* 36, 29-36.

Widmer, C. L. (2008). *How to Keep Jellyfish in Aquariums: An Introductory Guide for Maintaining Healthy Jellies*. Wheatmark.

Yamauchi, S., Fujii, K., y Ishii, R. (2017). Captive breeding and rearing of *Lyrocteis imperatoris*. *Journal of the Japanese Association of Zoos and Aquariums* 58(1-2), 1-8.

La fotografía como herramienta para la ciencia

Frida Y. Jonguitud

Blackwater. San Miguel de Cozumel, Quintana Roo, México

Iván A. Castellanos Osorio

El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) Unidad Chetumal, Chetumal, México

Pedro Valencia

Blackwater. San Miguel de Cozumel, Quintana Roo, México

Desde su invención en el siglo XIX, la fotografía ha tenido un impacto profundo en múltiples disciplinas, no solo en el arte o la comunicación, sino también en el avance del conocimiento científico. Considerada inicialmente una mera curiosidad técnica, la fotografía se transformó rápidamente en una herramienta fundamental para la documentación objetiva de fenómenos naturales, procesos biológicos y eventos astronómicos. Su capacidad para capturar con precisión detalles que escapan a la percepción humana directa permitió a los científicos no solo registrar sus observaciones, sino también analizarlas y compartirlas de manera sistemática y verificable. Newhall (1982) indicó que la fotografía introdujo una “nueva forma de ver” que revolucionó la manera en que el ser humano se relaciona con la naturaleza y sus investigaciones.

En disciplinas como la biología, la medicina y la astronomía, la fotografía no solo ha documentado hallazgos, sino que también ha revelado realidades invisibles al ojo humano. Por ejemplo, el uso del microscopio combinado con la fotografía permitió visualizar estructuras celulares con una precisión inédita, mientras que la astrofotografía hizo posible capturar imágenes de cuerpos celestes distantes, facilitando descubrimientos que serían imposibles de lograr únicamente con observación directa (Wilder, 2009). De igual forma, la fotografía médica ha sido crucial en el desarrollo de métodos de diagnóstico por imagen, como la radiografía, que desde finales del siglo XIX cambió radicalmente la práctica clínica (Röntgen, 1896).

Actualmente, con el desarrollo de tecnologías digitales, la fotografía científica ha alcanzado niveles de precisión y sofisticación nunca vistos. La integración de técnicas como la fotografía de alta velocidad, la imagen térmica o la captura multiespectral ha abierto nuevas posibilidades en campos tan diversos como la física de partículas, la arqueología o la ecología (Froggatt, 2021). Así, la fotografía no solo se mantiene como una herramienta auxiliar en las ciencias, sino que también se consolida como un medio

de investigación por derecho propio, capaz de expandir los límites de lo observable y lo comprensible.

La fotografía científica constituye una herramienta crucial para la documentación, análisis y divulgación del conocimiento en las ciencias naturales. En el contexto marino, su relevancia se ha incrementado significativamente gracias a los avances tecnológicos en cámaras submarinas, iluminación y vehículos operados remotamente (ROV). Este tipo de fotografía permite registrar hábitats, especies y comportamiento de los organismos marinos en sus entornos naturales sin perturbarlos. Además, la fotografía científica proporciona una evidencia visual que es reproducible, comparable y verificable, lo cual es esencial en la investigación científica (Jaffe, 2015).

La fotografía científica marina se distingue de otras formas de fotografía por su enfoque riguroso en la obtención de imágenes que cumplan con criterios técnicos de precisión y objetividad. Esto implica el uso de métodos estandarizados de iluminación, escala, resolución y enfoque, así como la documentación adecuada de los metadatos asociados a cada imagen (Jaffe, 2015). Uno de los principales retos que enfrenta la fotografía marina es la propagación de la luz en el agua. La absorción y dispersión de la luz reducen la visibilidad y alteran la percepción del color, particularmente en profundidades mayores a los 10 metros (Lalli y Parsons, 1997).

En cuanto al zooplancton se utilizan principalmente dos diferentes formas de fotografiar los especímenes: una es por medio de buceo, *in situ*, sin tocar la fauna o hacer una captura del espécimen a fotografiar y la otra consiste en hacerle algunas tomas en el barco o en el laboratorio tras coleccionar los especímenes vivos en el medio marino. A continuación, las técnicas más utilizadas.

Fotografía en aguas oscuras (*blackwater*)

El *blackwater* es una técnica de buceo que se realiza en mar abierto durante la noche, permitiendo a los buzos fotografiar pequeñas criaturas pelágicas que se encuentran suspendidas en la columna de agua.

Se trata de una inmersión nocturna que se realiza en aguas abiertas, buscando tener al menos 200 metros de profundidad batimétrica. La isla de Cozumel cuenta con estas condiciones muy cercanas a la costa, lo que la convierte en la candidata ideal para este tipo de actividad.

A pesar de la gran profundidad, el buceo en sí es somero, alcanzando como máximo los 20 metros de profundidad. Para llevarlo a cabo, se coloca una boya flotante con una línea vertical a la que se atan luces cada dos metros (Figura 1). Estas luces no solo sirven como punto de referencia durante la inmersión, sino que también atraen gran cantidad de vida marina.

El buceo *blackwater* atrae principalmente a fotógrafos, tanto profesionales como aficionados (Figura 2), que buscan poner a prueba no solo sus habilidades fotográficas, sino

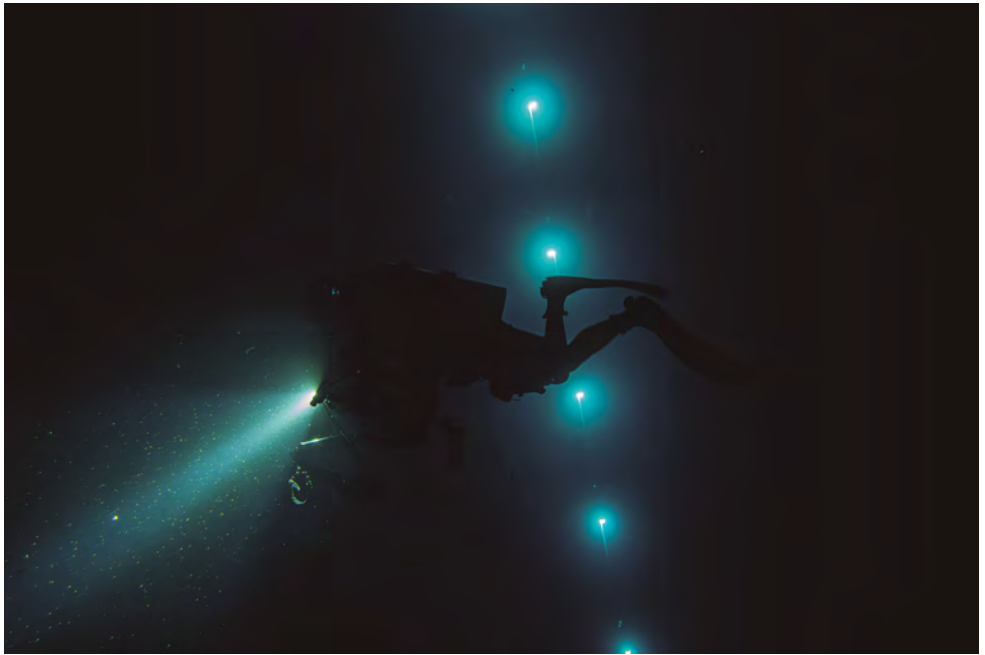


FIGURA 1. Fotografía de organismos zooplanctónicos en aguas oscuras (*blackwater*), en el canal de la isla de Cozumel. Imagen: Frida Jonguitud.

también su control bajo el agua. Esto se debe a que los animales están en constante movimiento y, en la oscuridad del océano por la noche, los buzos no cuentan con referencias visuales, lo que dificulta mucho mantenerse en un solo lugar. Esta técnica requiere de parte del buzo un excelente control de la flotabilidad y una técnica de movimiento lento de las aletas para no perturbar a la fauna.

En estos buceos se aprovechan dos fenómenos oceánicos: la migración vertical diaria de los organismos y las fuertes corrientes marinas. La migración vertical es un fenómeno común en las comunidades pelágicas marinas y de agua dulce, que involucra una amplia variedad taxonómica de animales y puede ser el mayor desplazamiento natural diario de biomasa en el planeta (aunque los desplazamientos diarios humanos podrían superarlo) (Brierley, 2014). Los organismos planctónicos y pelágicos realizan una migración vertical desde las zonas profundas hacia la capa superficial del océano durante la noche, retornando a las profundidades durante el día. Esta estrategia de comportamiento responde a múltiples funciones ecológicas, entre las que destacan la búsqueda de alimento, la evasión de depredadores visuales y la optimización del éxito reproductivo. Las corrientes marinas se encargan de distribuir esta infinita cantidad de especies de plancton. Este



FIGURA 2. Buzo con el equipo necesario (cámara y estrobos) para realizar fotografías en aguas oscuras. Imagen: Pedro Valencia.

patrón de migración facilita el transporte de materia orgánica hacia las profundidades y juega un papel esencial en el ciclo global del carbono, al mover grandes cantidades de carbono desde la superficie del océano a capas más profundas (Steinberg y Landry, 2017), lo que resulta especialmente relevante ante las extensas emisiones de carbono que los humanos generamos hoy en día.

También es importante considerar que durante una inmersión nocturna de *blackwater* es posible encontrar una gran variedad de animales invertebrados, como medusas (escifomedusas, hidromedusas y cubomedusas), sifonóforos, ctenóforos (medusas peine) (Figura 3) y una enorme variedad de formas larvales de crustáceos y moluscos pelágicos (heterópodos, pulpos, argonautas, nudibranchios) (Bartick, 2022). Es posible observar larvas de peces, peces voladores, peces con medusas, peces mesopelágicos e incluso algunas especies abisales, así como calamares (Figura 4).

Para fotografiar estos seres diminutos en el mar abierto por la noche se debe considerar que existe una gran diversidad de organismos que tienen características muy diferentes entre sí, por lo que es necesario realizar ciertos ajustes en la cámara para lograr fotografías nítidas y correctamente expuestas.

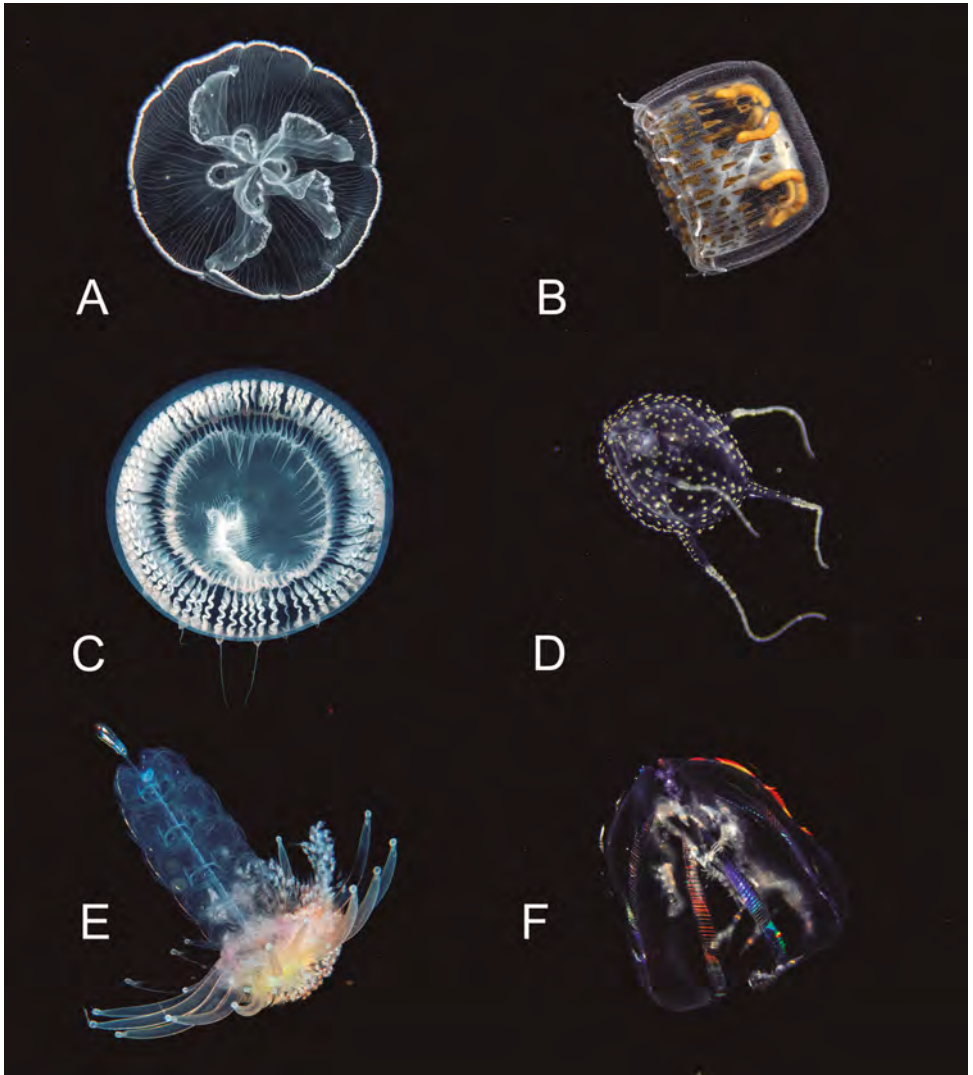


FIGURA 3. Medusozoos observados durante las inmersiones nocturnas en la isla de Cozumel. **A** Escifomedusa: *Aurelia* sp.; **B** Escifomedusa: *Linuche unguiculata*; **C** Hidromedusa; **D** Cubomedusa; **E** Sifonóforo; **F** Ctenóforo. Imágenes: **A, B, D-F** Frida Jonguitud; **C** Pedro Valencia.

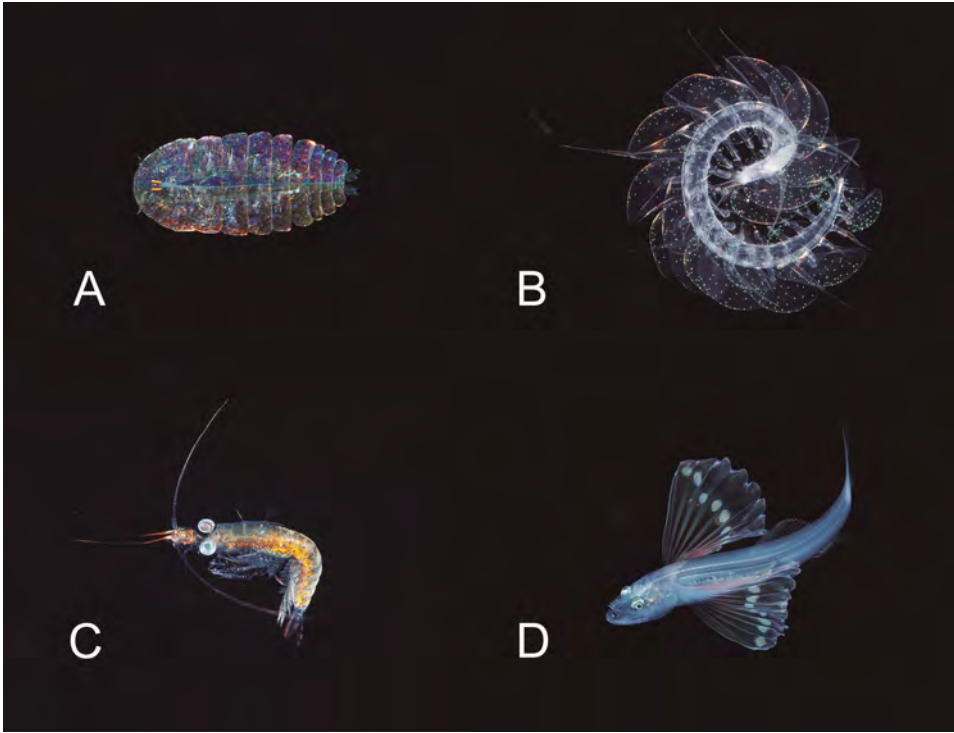


FIGURA 4. Organismos del zooplancton fotografiados durante los buceos en aguas oscuras en la isla de Cozumel. **A** Copépodo *Sapphirina* sp.; **B** Poliqueto; **C** Crustáceo decápodo; **D** Juvenil de pez volador. Imágenes: Pedro Valencia.

Estas mismas observaciones pueden ser invaluable para los investigadores que trabajan con estas especies, por lo que la colaboración entre las comunidades científicas y los buceadores recreativos es mutuamente beneficiosa.

Las imágenes y videos de esta actividad ofrecen una ventana fascinante al entorno epipelágico y a la forma en que las larvas de peces se ven, nadan y comportan dentro de él (Figura 5). El buceo *blackwater* permite observar los apéndices elaborados que presentan, así como otras estructuras especializadas de estas larvas, tal como aparecen *in situ*, antes de sufrir daños extensos por redes o fijación. Esto también lo permite el buceo pelágico efectuado durante el día (*bluewater*), pero esta modalidad reduce el contraste visual. Sin embargo, el buceo *blackwater* sigue siendo una actividad casi exclusivamente recreativa, particularmente popular entre los fotógrafos submarinos, quienes tienen poco interés en (o se oponen a) recolectar especímenes para los científicos. No obstante, un siguiente paso lógico es la recolección cuidadosa a mano de especímenes para su estudio científico.

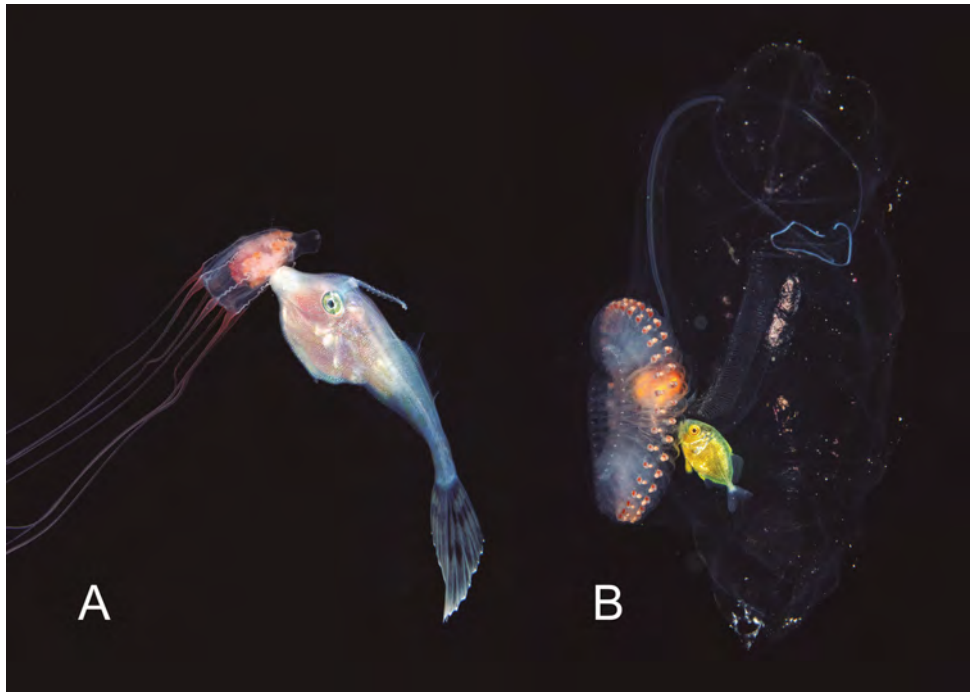


Figura 5A. Postlarva de monacántido alimentándose de una medusa; **B** Postlarva de carángido empleando a una salpa como refugio. Imágenes: Pedro Valencia.

Un número creciente de buceadores recreativos en todo el mundo tiene acceso a un hábitat que, de otro modo, sería costoso de investigar (Nonaka *et al.*, 2021).

Además, este tipo de buceo busca cerrar la brecha entre la investigación científica y la ciencia ciudadana, invitando a cualquier buzo certificado a participar en la exploración de fauna planctónica y compartir los resultados con la sociedad académica. A medida que nos adentramos en el mundo oculto del zooplancton, nos damos cuenta de la inmensa importancia de estas pequeñas criaturas. No son simplemente organismos a la deriva, sino componentes vitales de un ecosistema complejo, que sostienen la vida desde las profundidades hasta la superficie.

Apilamiento de enfoque (*focus stacking*)

Otra técnica que se puede emplear para fotografiar organismos del zooplancton es el apilamiento de enfoque. Aunque su uso no es tan frecuente con organismos gelatinosos como las medusas y ctenóforos, ya que estos se deshidratan, se puede emplear (Figura 6).

Esta técnica consiste en combinar varias fotos de un organismo, cada una de las cuales se enfoca en una parte diferente (Roca *et al.*, 2018). Para ello es necesario colocar la cámara en un microscopio estereoscópico o utilizar un lente macro, empleando siempre los mismos ajustes (tiempo de exposición, diafragma, sensibilidad e iluminación), mientras se desplaza el plano de enfoque hacia adelante o hacia atrás con cada disparo, moviendo el micrométrico del estereomicroscopio o la cámara montada sobre un riel. La imagen resultante se crea seleccionando la zona más nítida de cada una de las fotografías apiladas, lo que da como resultado una imagen con mayor profundidad de campo y nitidez que la que se podría obtener con una sola fotografía.

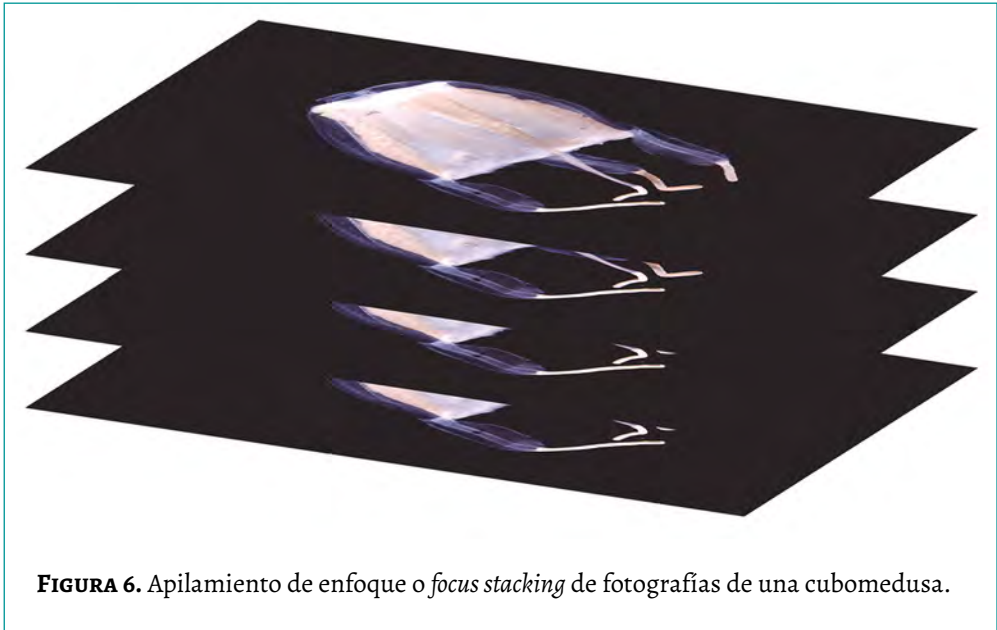


FIGURA 6. Apilamiento de enfoque o *focus stacking* de fotografías de una cubomedusa.

Un aspecto a considerar cuando se realizan fotografías en las que se va a aplicar esta técnica es que el organismo de nuestro interés no se mueva, ya que esto ocasionaría, al apilar las fotografías, que la imagen final esté desenfocada (Plata, 2021). Para obtener un buen resultado también es importante realizar entre 14 y 60 fotografías, o más, dependiendo del volumen del organismo que se va a fotografiar.

En la actualidad hay varios programas que se pueden utilizar para apilar y combinar las fotografías y obtener un buen resultado, por ejemplo Helicon Focus, CombineZ o Photoshop.

Otro método

Si no se cuenta con una cámara submarina y se quiere tomar fotografías de los organismos vivos y de su coloración, puede emplearse un método un poco más convencional y económico. Sencillamente se lleva al campo una pequeña pecera rectangular cuyo fondo termine de manera triangular, se coloca allí al organismo y se procede a fotografiarlo, empleando una cámara con un lente macro (Figura 7).



FIGURA 7. Fotografiando hidrozooos en una embarcación en el mar Caribe, empleando una pecera.

Todo lo mencionado con anterioridad demuestra que la fotografía científica aplicada a los organismos marinos ha transformado la manera en que los investigadores observan, documentan y analizan la biodiversidad marina. Más allá de su valor documental, las imágenes constituyen una herramienta analítica y educativa poderosa, capaz de acercar la ciencia a la sociedad y fomentar una conciencia ambiental más sólida.

Referencias

- Bartick, M. (2022). *The World of Blackwater. An Illustrated Guide to the Life and Techniques of Blackwater Scuba Diving in Anilao*. [Ebook autopublicado].
- Brierley, A. S. (2014) Diel vertical migration. *Current Biology* 24(22), R1074-R1076. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.08.054>
- Froggatt, K. (2021). *Photography and Science: The Cultural Image of Scientific Discovery*. Routledge.
- Jaffe, J. S. (2015). Underwater Optical Imaging: The Past, the Present, and the Prospects. *IEEE Journal of Oceanic Engineering* 40(3), 683-700. <https://doi.org/10.1109/JOE.2014.2350751>
- Lalli, C. M., y Parsons, T. R. (1997). *Biological Oceanography: An Introduction*. Butterworth-Heinemann.
- Newhall, B. (1982). *The History of Photography: From 1839 to the Present*. The Museum of Modern Art.
- Nonaka A., Milisen, J. W., Mundy, B. C., y Johnson, G. D. (2021). Blackwater Diving: An Exciting Window Into the Planktonic Arena and Its Potential to Enhance the Quality of Larval Fish Collections. *Ichthyology & Herpetology* 109(1), 138–156. <https://doi.org/10.1643/i2019318>
- Plata, A. (2021). Introducción a la fotografía de gran magnificación o macro extremo. *Boletín SEEA* 6, 55-59.
- Roca, J., Hernández, J. M., y García Moreno, A. (2018). La técnica de apilamiento de foco en fotografía. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 112, 153-154.
- Röntgen, W. C. (1896). On a New Kind of Rays. *Science* 3(59), 227-231. <https://doi.org/10.1126/science.3.59.227>
- Steinberg, D. K., y Landry, M. R. (2017). Zooplankton and the Ocean Carbon Cycle. *Annual Review of Marine Science* 9(1), 413-444. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015924>
- Wilder, K. (2009). *Photography and Science*. Reaktion Books.

FOTOS DE PORTADA



Iván A. Castellanos Osorio
Escifomedusa (1)

José A. Cohuo Collí
Apendicularia (2)

Alexandre Jan
Ctenóforo (3)
Hidromedusa (4)
Salpa (5)

Frida Yolotzin Jonguitud
Cubomedusa (6)
Sifonóforo (7)

Linda Lanniello
Doliólido (8)

FOTO DE CONTRAPORTADA



Alexandre Jan
Escifomedusa

EDICIÓN DE IMÁGENES DE PORTADA

Iván A. Castellanos Osorio

Zooplankton gelatinoso se terminó de editar
en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México,
en marzo de 2026.



Temidos ante el prejuicio humano y a menudo ignorados por los métodos de estudio tradicionales, los organismos gelatinosos —ctenóforos, medusas, sifonóforos y tunicados pelágicos— constituyen un grupo funcional que desafía nuestra intuición evolutiva: seres sin esqueleto ni cerebro centralizado que, no obstante, dominan vastos escenarios acuáticos gracias a una eficiencia energética y adaptativa extraordinaria.

Este libro ofrece una inmersión profunda en la biología, taxonomía y ecología de estas “gelatinas”. A través de sus páginas, la obra analiza su papel en las redes tróficas, el secuestro de carbono y los procesos biológicos que regulan los ecosistemas acuáticos. Además, se documenta la revolución metodológica reciente, desde innovadoras técnicas de cultivo en laboratorio hasta el uso de la fotografía submarina de alta resolución como herramienta científica.

Orientada a académicos y estudiantes de biología, pero incluso a especialistas de otras áreas, como ingeniería y biotecnología, esta obra es también una invitación para que el público general descubra a estos organismos. *Zooplankton gelatinoso* es el testimonio de una evolución silenciosa y fascinante que nos obliga a mirar los cuerpos de agua con nuevos ojos.

Una edición imprescindible para comprender la paradoja de la fragilidad que sostiene la vida en los ambientes acuáticos.

