



Sifonóforos: los cnidarios más complejos

Siphonophores: the most complex cnidarians

Resumen

Los sifonóforos conforman uno de los grupos más interesantes de todo el reino animal. Los sifonóforos son animales carnívoros, se presentan en una amplia variedad de formas y tamaños, y pueden producir bioluminiscencia. Se conocen 190 especies de sifonóforos, de las cuales 106 se encuentran en aguas mexicanas. A diferencia de otros cnidarios, los sifonóforos no presentan alternancia de generaciones entre el estadio pólipo y el estadio medusa, ya que ambos estadios se encuentran juntos y forman colonias complejas. Dada la fragilidad de las colonias, éstas pueden fragmentarse al ser colectadas, lo que dificulta su estudio taxonómico y ecológico, representando un desafío científico y tecnológico para los especialistas en el tema.

Palabras clave: cadenas de medusas, carabela, clon, gelatinoso, nematocisto, polimorfismo, Siphonophorae.

Abstract

Siphonophores make up one of the most interesting groups in the entire animal kingdom. Siphonophores are carnivorous animals, they come in a wide variety of shapes and sizes, and can produce bioluminescence. There are 190 known species of siphonophores, of which 106 are found in Mexican waters. Unlike other cnidarians, siphonophores do not show alternation of generations between the polyp stage and the medusa stage, since both stages are together and form complex colonies. Given the fragility of the colonies, they can fragment when collected, which makes their taxonomic and ecological study difficult, representing a scientific and technological challenge for the specialists in the field.

Key words: string jellyfish, caravel, clone, gelatinous, nematocyst, polymorphism, Siphonophorae.

Recursos Naturales y Sociedad, 2020. Vol. 6 (1): 13-24. <https://doi.org/10.18846/renaysoc.2020.06.06.01.0002>

José Agüero^{1*}

¹Medusozoa México, La Paz, Baja California Sur 23060, México.
*Autor de correspondencia. E-mail: j_zans@yahoo.com



¿Qué son los sifonóforos?

Los sifonóforos, también llamados “hidrozoos oceánicos” (Huxley, 1859) o “cadenas de medusas” (Mapstone, 2017), forman uno de los grupos más interesantes de todo el reino animal. Su compleja y armónica anatomía de frágil belleza, los convierte en obras artísticas que yacen ocultas en los mares. Desde que se reconoció la existencia de los sifonóforos en 1758, su encanto y misterio han atraído la atención, tanto de los científicos, como de los artistas. Reflejo de esta atracción se ve plasmada en las obras “Formas artísticas en la naturaleza” del biólogo y naturalista alemán Ernst Haeckel (ver Figura 1), “Siphonophora” del artista estadounidense Thomas Glassford (ver Figura 2) y los numerosos trabajos fotográficos publicados por muchos otros científicos.

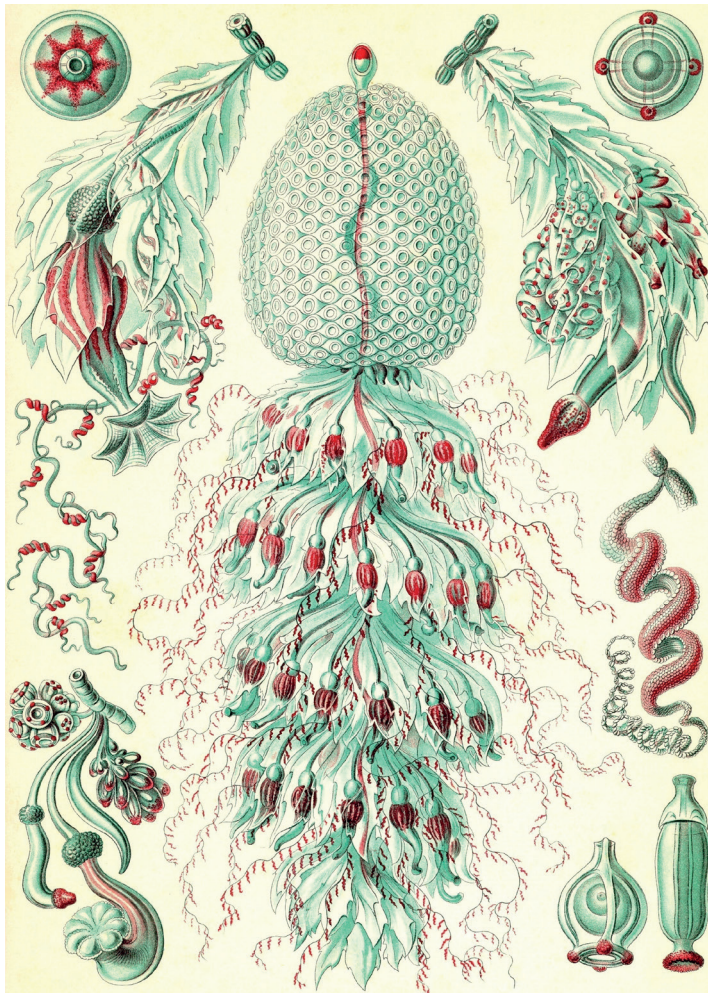


Figura 1. Sifonóforo *Strobalia cupola*, lámina 59 de 100 de la obra “Formas artísticas en la naturaleza” (Kunstformen der Natur, título original en alemán) por Ernst Haeckel publicada en 1899. Foto por Kurt Stüber / Public Domain Mark 1.0

Los sifonóforos son animales marinos coloniales, en su mayoría libre nadadores, que pertenecen al filo de los cnidarios al igual que los vistosos y coloridos arrecifes de coral. A diferencia de los corales duros, los sifonóforos carecen de una estructura sólida, y sus cuerpos están formados por tejidos gelatinosos con un alto contenido de agua, igual o mayor al 95 por ciento (Madin y Harbison, 2019; Pugh, 1989).

Dada su composición gelatinosa, los sifonóforos forman parte del “zooplancton gelatinoso”, un grupo de invertebrados numeroso y diverso, que incluye a los radiolarios, las hidromedusas, las escifomedusas, los ctenóforos (nueces de mar), algunos gusanos poliquetos, los heterópodos, los pterópodos (mariposas marinas), los cránquidos (calamares de cristal), los quetognatos (gusanos flecha), los pirosoomas y algunos urocordados (doliólidos, salpas y apendicularias) (Madin y Harbison, 2019; Pugh, 1989).

Todos los sifonóforos son carnívoros y constituyen uno de los grupos dominantes del plancton carnívoro en el océano abierto, teniendo un gran impacto en los ecosistemas oceánicos (Munro *et*

al., 2018; Pugh, 1989). Los sifonóforos se alimentan principalmente de pequeños crustáceos, algunas especies, sin embargo, se alimentan de animales de cuerpo blando, tales como larvas de peces y pequeños peces, a los que capturan y paralizan inyectándoles las toxinas de sus penetrantes nematocistos (Pugh, 1999). Los nematocistos están ubicados en sus tentáculos, y consisten en una microscópica cápsula explosiva que contiene un arpón evaginante, altamente plegado y cargado de toxinas (Lotan *et al.*, 1995; Lotan *et al.*, 1996; Mariscal, 1974). Como respuesta a un estímulo químico y/o mecánico apropiado, los nematocistos disparan su arpón, con o sin espinas, en los tejidos de la presa, vertiendo al instante el contenido tóxico del arpón en una fracción de aproximadamente 700 nanosegundos (ver Figura 3) (Lotan *et al.*, 1995; Lotan *et al.*, 1996; Mariscal, 1974; Nüchter *et al.*, 2006).

Los sifonóforos se presentan en una amplia variedad de formas y tamaños, miden desde aproximadamente 1 milímetro hasta varias decenas de metros de longitud (Pugh, 1999). Por ejemplo, un sifonóforo del género *Apolesia* de

alrededor de 47 metros de largo, fue captado durante una expedición científica que exploraba los cañones submarinos cercanos a la costa de Ningaloo en Australia (ver Figura 4) (Instituto Oceánico Schmidt, 2020a). A su vez, los sifonóforos tienen la capacidad de producir bioluminiscencia (emisión de “luz fría” como resultado de una reacción química), ya sea para atraer a sus presas o al estar en contacto con

otro organismo u objeto (Haddock *et al.*, 2005; McCapra, 1982).

Otra notable característica de los sifonóforos es la fragilidad de sus cuerpos, ya que normalmente se fragmentan al ser colectados con las tradicionales redes de plancton (Pugh, 1989). Para solventar esta situación, en las últimas décadas se han desarrollado vehículos robóticos submarinos operados por control remoto (ROV, por sus siglas en inglés), para estudiar en su hábitat



Figura 2. Siphonophora (2016), obra del artista Thomas Glassford. Crédito: Blanton Museum of Art, The University of Texas at Austin, purchase through the generosity of The Moody Foundation, 2017.

natural a estos organismos y otros animales frágiles y de cuerpo blando (Vogt *et al.*, 2018; Youngbluth, 1984). Por ejemplo, el ROV “SuBastian”, desarrollado por el Instituto Oceánico Schmidt, es capaz de sumergirse por tiempo ilimitado hasta una profundidad de 4,500 metros y está equipado con un conjunto de cámaras, lámparas LED, sensores y equipos científicos para respaldar la recolección de muestras biológicas y datos científicos (ver Figura 5) (Instituto Oceánico Schmidt, 2020b).

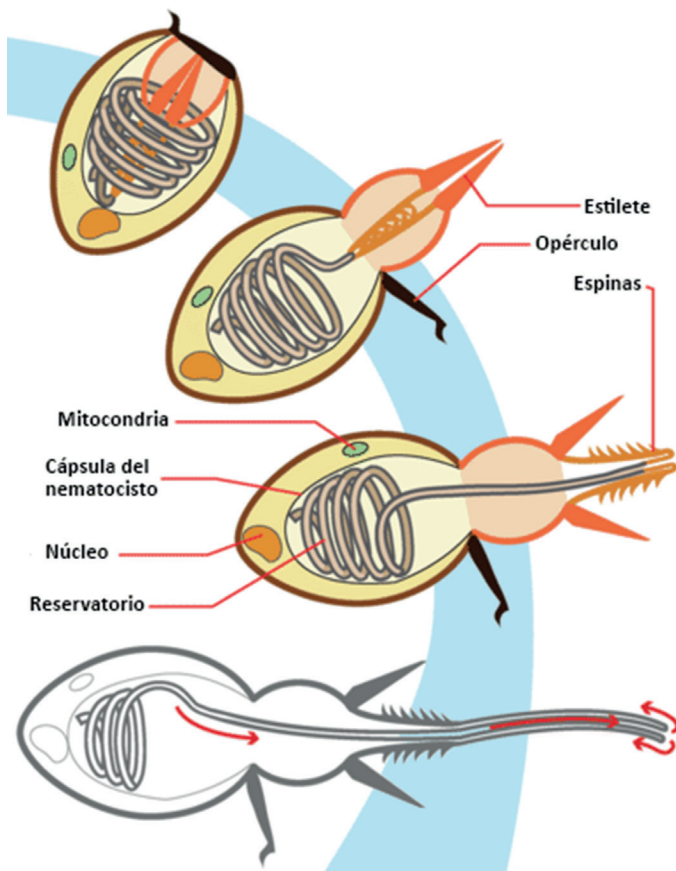


Figura 3. Mecanismo de disparo de un nematocisto. Los nematocistos se observaron por primera vez a principios del siglo XVII y son la condición *sine qua non* (locución latina que significa “sin la cual no”) del filo Cnidaria—todos los cnidarios y solamente los cnidarios los producen (Fautin, 2009; Hidaka, 1993). Figura por Mariana Ruiz Villarreal / CC BY-NC 3.0

Mismas piezas, distintas formas

Los sifonóforos forman colonias complejas, presentando el mayor grado de polimorfismo del reino animal (ver Figura 6) (Beklemishev, 1969). Estas colonias están compuestas por un gran número de individuos o “zooides”

de varios tipos que cumplen con una función específica, y en su conjunto, funcionan fisiológicamente como una entidad única en beneficio de la colonia (Beklemishev, 1969; Pugh, 1999). Lo anterior conlleva a que los sifonóforos, a diferencia de otros cnidarios, no presenten alternancia de generaciones entre el estadio pólipo (que es la fase asexual y fija a un sustrato) y el estadio medusa (típicamente la fase sexual y libre nadadora), sino que ambos estadios conviven en una misma colonia (Pugh, 1999).

Para permanecer a flote y ayudar a mantener la posición vertical de la colonia en la columna de agua, los sifonóforos disponen de zooides propulsores, y según la especie, pueden presentar un flotador lleno de gas (pneumatóforo), campanas natatorias (nectóforos), o ambos, en la parte anterior de la colonia (Pugh, 1999). Alguna vez se pensó que el pneumatóforo era una medusa modificada, pero en realidad deriva directamente de la etapa larval, y probablemente representa un pólipo altamente modificado (Pugh, 1999). La mayoría de las especies de sifonóforos poseen un eje largo y tubular llamado estolón, del cual surgen los demás zooides a medida que éste crece, distribuyéndose los nuevos individuos de la colonia en dos zonas principales: el nectosoma y el sifosoma (ver Figura 7) (Beklemishev, 1969).

El nectosoma es la parte anterior del estolón, que agrupa a los nectóforos, los cuales son individuos medusoides natatorios en forma de campana modificada, y son los encargados de la lo-

comoción/natación de la colonia, moviéndola gracias a sus contracciones. El sifosoma en cambio, es la parte posterior del estolón, que alberga a los cormidios y generalmente es más largo que el nectosoma, constituyendo en algunos casos la mayor parte de la longitud del animal (Beklemishev, 1969; Kirkpatrick y Pugh, 1984).

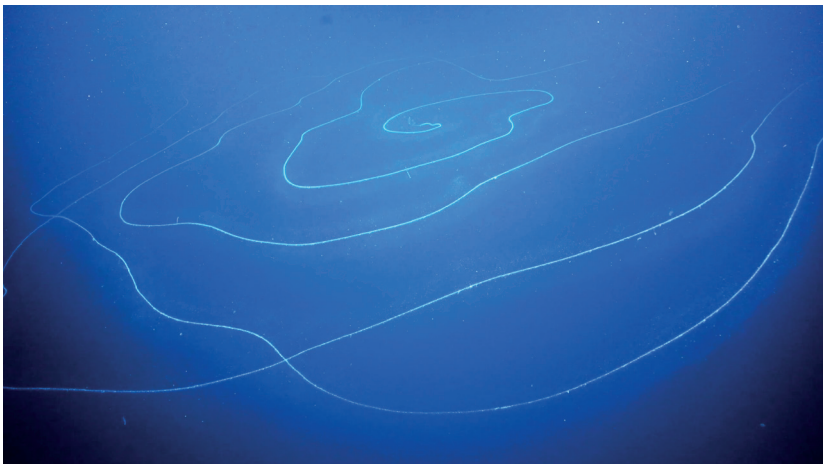


Figura 4. Sifonóforo del género *Apolemia* encontrado aproximadamente a 631 metros de profundidad. Crédito: Instituto Oceánico Schmidt.



Figura 5. Desde su puesta en marcha en 2016, el ROV SuBastian ha explorado las costas de Australia, Costa Rica, Hawái, Kiribati y Tonga. Crédito: Instituto Oceánico Schmidt.

Los cormidios son conjuntos de zooides que siguen un patrón regular de repetición. Generalmente, cada cormidio está formado por un gastrozoide, que es un individuo polipoide dotado de una boca de gran tamaño y es el responsable de alimentar a la colonia; dactilozooides o palpos, que

son numerosos filamentos pescadores de alimento; gonóforos, que son los individuos medusoides reproductores hembras y machos, pudiendo estar totalmente funcionales o reducidos sexualmente; y una bráctea, que es un individuo gelatinoso, a veces de consistencia cartilaginosa, y que funciona como escudo protector del cormidio (Beklemishev, 1969; Kirkpatrick y Pugh, 1984).

Sifonóforos en cifras

Para su estudio y comprensión, los científicos han dividido a los sifonóforos en tres subórdenes: cistonectos (Cystonectae) con cinco especies, fisonectos (Physonectae) con 75 especies y calicóforos (Calycophorae) con 110 especies (ver Figura 6) (Mackie *et al.*, 1988; Schuchert, 2020). Dicha división se basa en la presencia o ausencia del pneumatóforo y/o del nectosoma. Los sifonóforos cistonectos poseen pneumatóforo y carecen de nectosoma, los fisonectos tienen pneumatóforo y nectosoma, mientras que los calicóforos no tienen pneumatóforo y normalmente sólo tienen dos nectóforos en su nectosoma (Kirkpatrick y Pugh, 1984).

Los tres subórdenes poseen el sifosoma (Mackie *et al.*, 1988).

Actualmente hay 190 especies válidas de sifonóforos descritas, de las cuales 106 especies se presentan en aguas mexicanas (Gasca y Loman-Ramos, 2014; Schuchert, 2020). Hasta ahora en México los estados con mayor número de registros de sifonóforos son: Tabasco (173), Veracruz (168), Yucatán (167) y Baja California (123) (ver Figura 8) (OBIS, 2020; QGIS Development Team, 2020).

Cadenas y más cadenas de medusas

Los sifonóforos se reproducen tanto de forma asexual como sexual.

Cuando éstos alcanzan la madurez reproductiva, liberan al mar grandes cantidades de gametos (espermatozoides y óvulos), y que al fusionarse dan origen a una larva que se desarrollará en una nueva colonia (ver Figura 9). Por medio de la reproducción asexual, la larva comienza a producir clones de sí misma en dos zonas de crecimiento: la zona de crecimiento nectosomal y la zona de crecimiento sifosomal (ver Figura 7).

En la primera zona nacen nuevos nectóforos, mientras que en la segunda nacen nuevos cormidios. De los tres subórdenes de sifonóforos, los cistonectos poseen únicamente la zona de crecimiento

sifosomal (Gershwin, 2016).

En su etapa juvenil y asexual, el animal completo suele conocerse como la fase poligástrica, ya que transporta numerosos gastrozooides (Kirkpatrick y Pugh, 1984; Pugh,

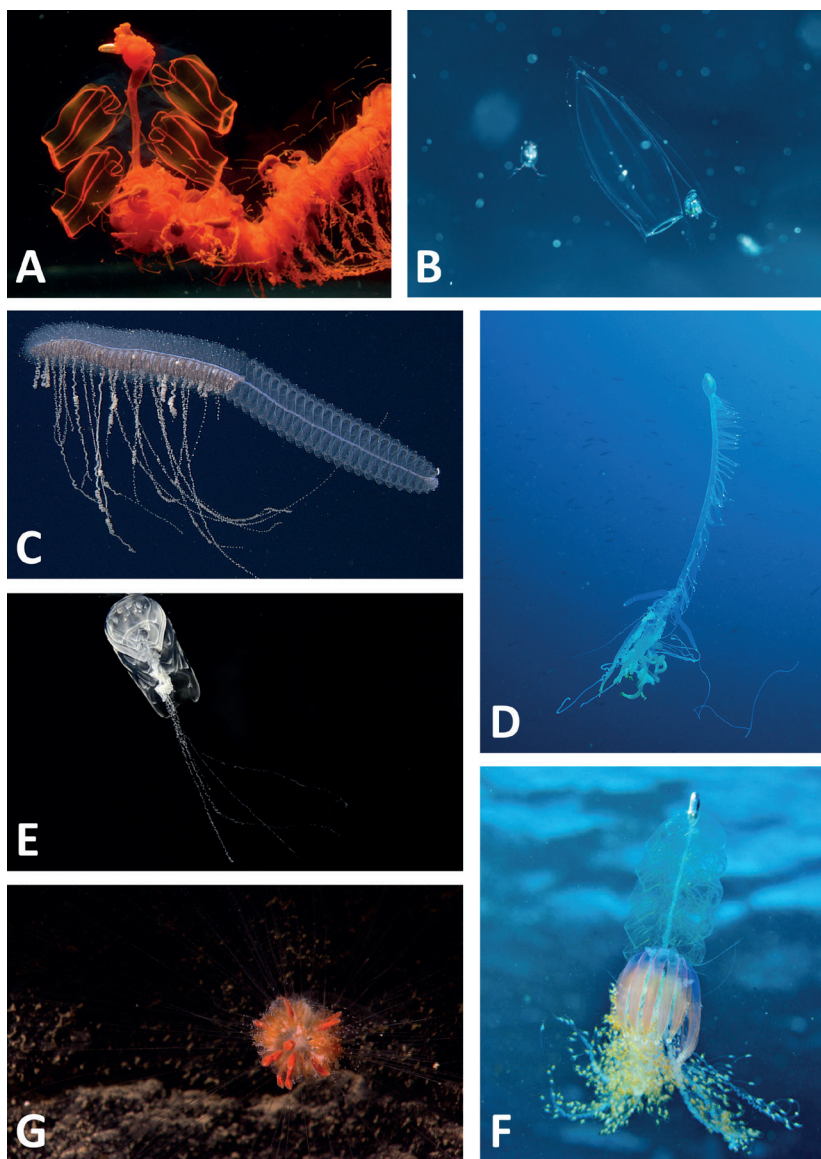


Figura 6. Fotografías de sifonóforos vivos. A) Fisonecto, *Marrus orthocanna* (Kramp, 1942). B) Calicóforo del género *Lensia*. C) Fisonecto, *Erenna laciniata* Pugh, 2001. D) Cistonecto, *Rhizophysa filiformis* (Forsskål, 1775). E) Calicóforo, *Hippopodius hippopus* (Forsskål, 1776). F) Fisonecto falda hawaiana, *Physophora hydrostatica* Forsskål, 1775. G) Fisonecto diente de león, *Thermopalia taraxaca* Pugh, 1983. Los sifonóforos, por su apariencia, a menudo son llamados cadenas de medusas, esto para distinguirlos de sus parientes más cercanos, las escifomedusas e hidromedusas, que en su mayoría tienen forma de disco (Mapstone, 2017). Créditos: A) Foto por Casey Dunn / CC BY-NC-SA 3.0 B) Foto por blogman / CC BY-NC 4.0 C) Foto por Philip Pugh y Steven Haddock / CC0 1.0 D) Foto por whodden / CC BY-NC 4.0 E) Foto por Christian Sardet y Noé Sardet / CC BY-NC-ND 3.0 F) Foto por Vin / CC BY-SA 2.1 JP G) Foto por NOAA Okeanos Explorer Program / CC BY 2.0

1999). Cuando esta fase madura, la estrategia de liberación de gametos depende en gran medida del suborden en cuestión. Los sifonóforos cistonectos liberan masas de óvulos o espermatozoides directamente en el agua, en los fisonectos los gonóforos adultos se separan de la colonia y nadan libremente liberando sus gametos, mientras que los calicóforos forman eudoxias, las cuales son cormidios desprendidos del extremo posterior del estolón, y viven de forma independiente liberando los gametos de sus gonóforos (ver Figura 9) (Kirkpatrick y Pugh, 1984; Mapstone, 2014; Pugh, 1999).

Las “carabelas”

De todas las especies de sifonóforos, el más famoso y el primero en ser descrito, es la llamada “carabela o fragata portuguesa”. Inicialmente su nombre científico era *Holothuria physalis* (Linnaeus, 1758), pero debido a su invalidez, años después se cambió a *Physalia physalis* (Linnaeus, 1758), su nombre actual (Griffiths, 1804). La carabela portuguesa es una especie frecuente en los mares tropicales y subtropica-

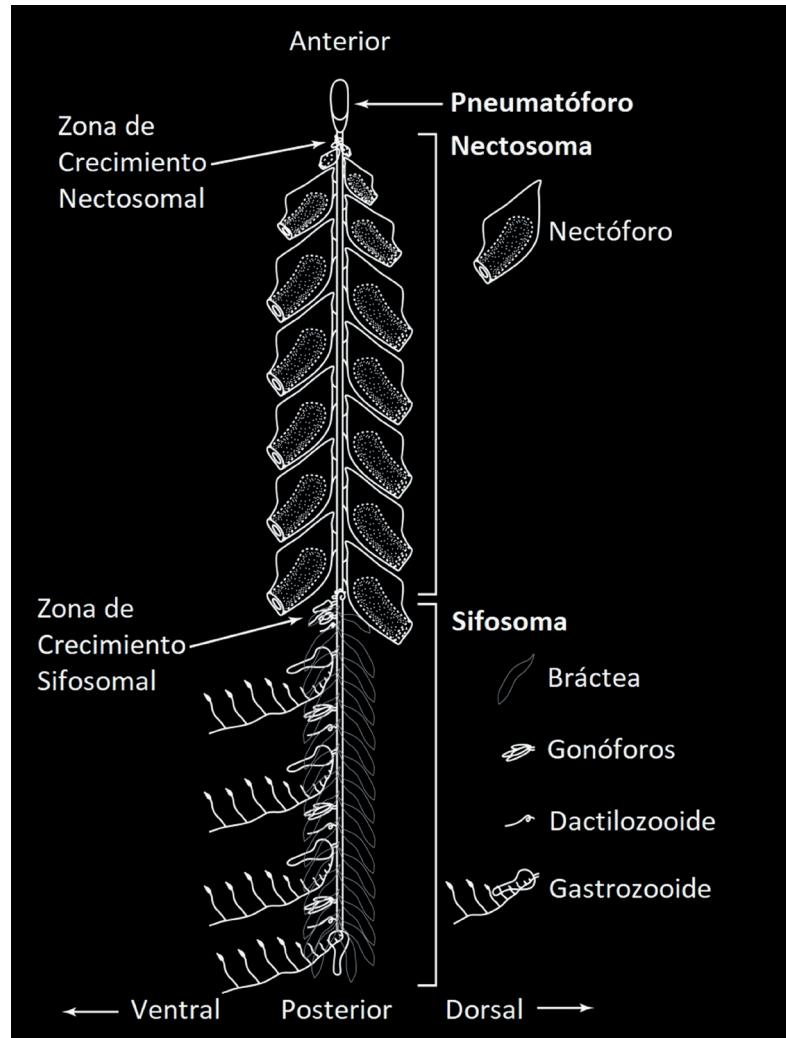


Figura 7. Esquema simplificado de un sifonóforo fisonecto. Crédito: John Wiley & Sons, Inc.

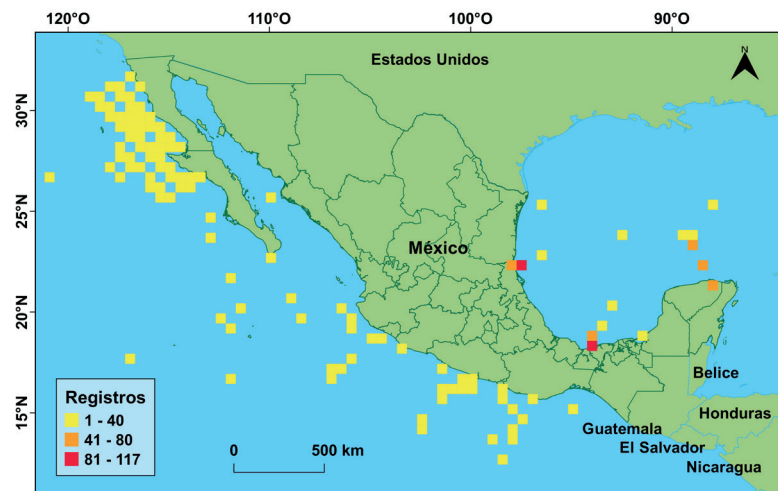


Figura 8. Mapa de registros de sifonóforos en México. Elaborado por Mariae C. Estrada-González con datos de OBIS.

les del mundo, que flota y navega con el viento en la superficie del océano (ver Figura 10) (Araya *et al.*, 2016; Pugh, 1999; Totton, 1960). Sus tentáculos colgantes de color azul profundo se extienden en algunos casos hasta los 50 metros o más por debajo de la superficie del agua (Totton, 1960). En el siglo XV los marineros ingleses le dieron este nombre debido a su parecido con la “carabela”, embarcación utilizada por los marineros portugueses para explorar los mares (ver Figura 11) (Bonamonte *et al.*, 2016). Dato curioso: el navegante y almirante europeo Cristóbal Colón junto a su tripulación también navegaron en carabelas durante sus viajes de exploración en el siglo XV por el “Nuevo Mundo”, actual continente americano.

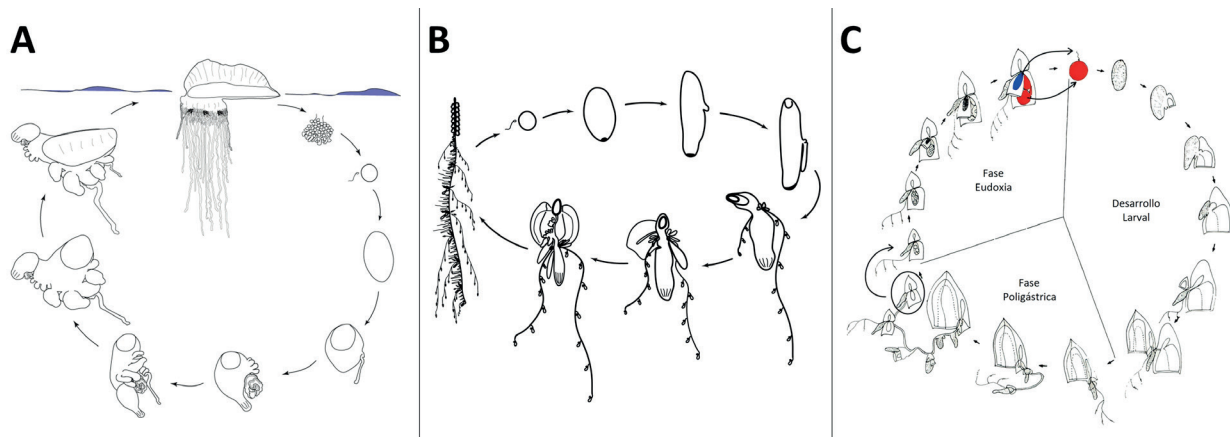


Figura 9. Esquema del ciclo de vida de los sifonóforos. A) *Physalia physalis* (Linnaeus, 1758), sifonóforo cistonecto. Figura por Munro *et al.* / CC BY 4.0 B) *Nanomia bijuga* (Delle Chiaje, 1844), sifonóforo fisonecto. Figura por FreyaGoetz / CC BY-SA 3.0 C) *Muggiaea atlantica* Cunningham, 1892, sifonóforo calicóforo.

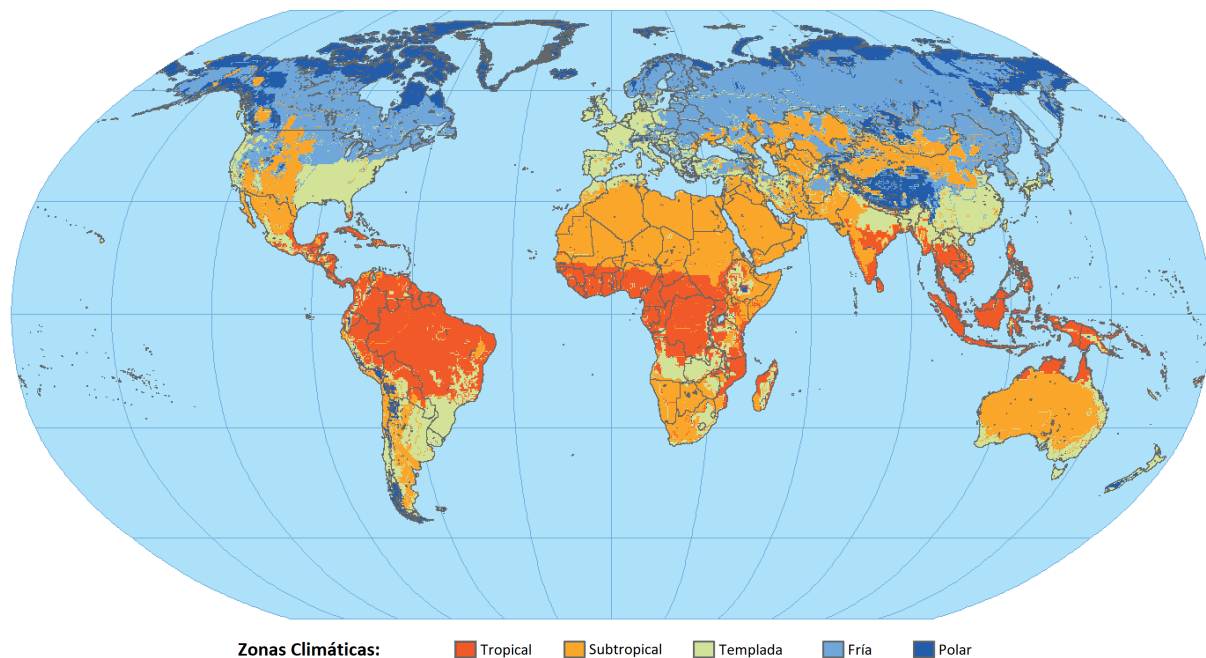


Figura 10. Zonas climáticas del mundo. Mapa por Socioeconomic Data and Applications Center / CC BY 3.0

Si algún día ves una carabela portuguesa flotando en el mar o varada en la playa, admírala, pero sin tocarla. Su picadura, capaz de penetrar la piel de la palma de la mano aun con guantes de goma, aunque ésta ya esté muerta, es muy dolorosa y severa, equivalente a recibir una fuerte descarga eléctrica, ya que las toxinas de sus nematocistos son urticantes para el ser humano (Bonamonte *et al.*, 2016; Lira-Galera *et al.*, 1989). La gravedad de la picadura depende en gran medida de las dimensiones del animal, el volumen de la inyección de toxinas, la edad de la persona, la extensión del área del cuerpo afectada, la duración del contacto de la piel con el animal o restos del animal, el estado de salud de la persona y la posible reacción alérgica a las toxinas de la carabela portuguesa (Jouiaei *et al.*, 2015; Morandini *et al.*, 2016; Prieto *et al.*, 2015).

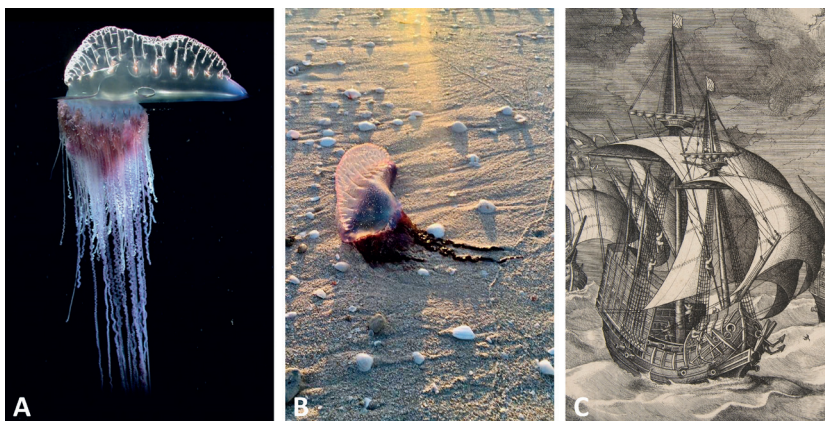


Figura 11. Las carabelas. A) *Physalia physalis* (Linnaeus, 1758) flotando en el agua. Foto por Casey Dunn / CC BY-NC-ND 3.0 B) Carabela portuguesa varada en la playa de Sisal, Yucatán, México. Aún después de permanecer muchas horas fuera del agua, los nematocistos conservan su capacidad de disparo y toxicidad (Lira-Galera *et al.*, 1989). Foto por kenya_arciga / CC BY-NC 4.0 C) La carabela, barco de guerra portugués. Extracto de la obra "Three Caravels in a Rising Squall with Arion on a Dolphin from The Sailing Vessels" por el artista holandés Pieter Bruegel the Elder. Foto por el Museo Metropolitano de Arte de la ciudad de Nueva York / CC0 1.0

Para finalizar

Como hemos leído en este artículo, los sifonóforos son criaturas fascinantes, envueltas de misterio, así como son fuente de creatividad e inspiración para el ser humano, pero por sobre todas las cosas, son un gran ejemplo de cooperación en donde podemos ver reflejado el tan conocido juramento de unión y auxilio mutuo de la novela escrita por el francés

Alejandro Dumas, Los Tres Mosqueteros: ¡Todos para uno y uno para todos!

Agradecimientos

Agradezco al proyecto "Taxonomía, ecología y evolución de hidrozoo (Cnidaria, Medusozoa)" y © Medusozoa México (<https://medusozoa-mexico.com.mx/>) por la invitación a escribir este trabajo. Agradezco también a dos revisores anónimos y a la editora María A. Mendoza-Becerril por los comentarios que ayudaron a mejorar la calidad del manuscrito, así como al Blanton Museum of Art, The University of Texas at Austin por proporcionar gentilmente la fotografía para la Figura 2, al Instituto Oceánico Schmidt por facilitar su material fotográfico para las Figuras 4 y 5, a John Wiley & Sons, Inc. por otorgar una licencia de su contenido para la Figura 7, a Mariae C. Estrada-González por la elaboración de la Figura 8, a Gerardo Hernández por el diseño editorial y a todos aquellos que comparten sus trabajos mediante una licencia Creative Commons.

Literatura citada

- Araya, J.F., J.A. Aliaga y M.E. Araya. 2016. *On the distribution of Physalia physalis (Hydrozoa: Physaliidae) in Chile*. Marine Biodiversity 46: 731–735.
- Beklemishev, W.N. 1969. *Principles of Comparative Anatomy of Invertebrates Vol. 1. Promorphology*. The University of Chicago Press. Chicago, Estados Unidos. 529 pp.
- Bonamonte, D., A. Filoni, P. Verni y G. Angelini. 2016. *Dermatitis Caused by Coelenterates*. pp. 13–88. En: Bonamonte, D. y G. Angelini (Eds.). *Aquatic Dermatology*. Springer. Cham, Suiza. 253 pp.
- Fautin, D.G. 2009. *Structural diversity, systematics, and evolution of cnidae*. Toxicon 54 (8): 1054–1064.
- Gasca, R. y L. Loman-Ramos. 2014. *Biodiversidad de Medusozoa (Cubozoa, Scyphozoa e Hydrozoa) en México*. Revista Mexicana de Biodiversidad 85: 154–163.
- Gershwin, L.A. 2016. *Jellyfish: A Natural History*. The University of Chicago Press. Chicago, Estados Unidos. 224 pp.
- Griffiths, R. 1804. *The Monthly Review*. Straban and Preston. Londres, Inglaterra. 890 pp.
- Haddock, S.H.D., C.W. Dunn y P.R. Pugh. 2005. *A re-examination of siphonophore terminology and morphology, applied to the description of two new prayine species with remarkable bio-optical properties*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 85 (3): 695–707.
- Hidaka, M. 1993. *Mechanism of Nematocyst Discharge and Its Cellular Control*. pp. 45–76. En: Gilles, R. (Ed.). *Advances in Comparative and Environmental Physiology, Volume 15*. Springer-Verlag. Berlín, Alemania. 165 pp.
- Huxley, T.H. 1859. *The Oceanic Hydrozoa; a description of the Calycophoridae and Physophoridae observed during the voyage of H.M.S. "Rattlesnake" in the years 1846–1850*. Ray Society. Londres, Inglaterra. 143 pp.
- Instituto Oceánico Schmidt. 2020a. *New Species Discovered During Exploration of Abyssal Deep-Sea Canyons off Ningaloo*. En: <https://schmidtocean.org/new-species-discovered-during-exploration-of-abyssal-deep-sea-canyons-off-ningaloo/> (consultado el 10/04/2020).
- Instituto Oceánico Schmidt. 2020b. *4500 m Remotely Operated Vehicle (ROV SuBastian)*. En: <https://schmidtocean.org/technology/robotic-platforms/4500-m-remotely-operated-vehicle-rov/> (consultado el 10/04/2020).
- Jouiaei, M., A.A. Yanagihara, B. Madio, T.J. Nevalainen, P.F. Alewood y B.G. Fry. 2015. *Ancient Venom Systems: A Review on Cnidaria Toxins*. Toxins 7 (6): 2251–2271.
- Kirkpatrick, P.A. y P.R. Pugh. 1984. *Siphonophores and Velelids: Keys and notes for the identification of the species*. The Linnean Society of London and The Estuarine and Brackish-Water Sciences Association. Bath, Inglaterra. 154 pp.
- Lira-Galera, I.E., C. Müdspacher-Ziehl y J.L. Cifuentes-Lemus. 1989. *Guía ilustrada de animales marinos venenosos de México y el Caribe*. Editorial LIMUSA S.A. de C.V. México, D.F., México. 105 pp.

- Lotan, A., L. Fishman, Y. Loya y E. Zlotkin. 1995. *Delivery of a nematocyst toxin*. *Nature* 375: 456.
- Lotan, A., L. Fishman y E. Zlotkin. 1996. *Toxin Compartmentation and Delivery in the Cnidaria: The Nematocyst's Tubule as a Multiheaded Poisonous Arrow*. *Journal of Experimental Zoology* 275 (6): 444–451.
- McCapra, F. 1982. *Review Lecture - The chemistry of bioluminescence*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 215 (1200): 247–272.
- Mackie, G.O., P.R. Pugh y J.E. Purcell. 1988. *Siphonophore Biology*. *Advances in Marine Biology* 24: 97–262.
- Madin, L.P. y G.R. Harbison. 2019. *Plankton: Gelatinous Zooplankton*. pp. 624–634. En: Cochran, J.K., H.J. Bokuniewicz y P.L. Yager (Eds.). *Encyclopedia of Ocean Sciences (Third Edition) Volume 1: Marine Biogeochemistry*. Academic Press. San Diego, Estados Unidos. 4306 pp.
- Mapstone, G.M. 2014. *Global Diversity and Review of Siphonophorae (Cnidaria: Hydrozoa)*. *PLOS ONE* 9 (2): e87737.
- Mapstone, G.M. 2017. *Systematics of Siphonophores*. pp. 319–366. En: Gopalakrishnakone, P. y Malhotra, A. (Eds.). *Evolution of Venomous Animals and Their Toxins*. Springer. Dordrecht, Países Bajos. 446 pp.
- Mariscal, R.N. 1974. *III - Nematocysts*. pp. 129–178. En: Muscatine, L. y H.M. Lenhoff (Eds.). *Coelenterate Biology: Reviews and New Perspectives*. Academic Press. Nueva York, Estados Unidos. 512 pp.
- Morandini, A.C., M.R. Custódio y A.C. Marques. 2016. *Phylum Porifera and Cnidaria*. pp. 287–316. En: Gopalakrishnakone, P., V. Haddad Jr., A. Tubaro, E. Kim y W.R. Kem (Eds.). *Marine and Freshwater Toxins*. Springer. Dordrecht, Países Bajos. 476 pp.
- Munro, C., S. Siebert, F. Zapata, M. Howison, A. Damian-Serrano, S.H. Church, F.E. Goetz, P.R. Pugh, S.H.D. Haddock y C.W. Dunn. 2018. *Improved phylogenetic resolution within Siphonophora (Cnidaria) with implications for trait evolution*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 127: 823–833.
- Munro, C., Z. Vue, R.R. Behringer y C.W. Dunn. 2019. *Morphology and development of the Portuguese man of war, Physalia physalis*. *Scientific Reports* 9: 15522.
- Nüchter, T., M. Benoit, U. Engel, S. Özbek y T.W. Holstein. 2006. *Nanosecond-scale kinetics of nematocyst discharge*. *Current Biology* 16 (9): R316–R318.
- OBIS. 2020. *Ocean Biogeographic Information System. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO*. En: <https://obis.org/> (consultado el 09/04/2020).
- Prieto, L., D. Macías, A. Peliz y J. Ruiz. 2015. *Portuguese Man-of-War (Physalia physalis) in the Mediterranean: A permanent invasion or a casual appearance?* *Scientific Reports* 5 (1): 11545.
- Pugh, P.R. 1989. *Gelatinous Zooplankton - The Forgotten Fauna*. *Progress in Underwater Science* 14: 67–78.
- Pugh, P.R. 1999. *Siphonophorae*. pp. 467–511. En: Boltovskoy, D. (Ed.). *South Atlantic Zooplankton Vol. 1*. Backhuys Publishers. Leiden, Países Bajos. 868 pp.
- QGIS Development Team (2020). *QGIS Geographic Information System*. Open Source Geospatial Foundation Project. <https://qgis.org/en/site/>



- Schuchert, P. 2020. *World Hydrozoa Database. Siphonophorae*. En: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=1371> (consultado el 09/04/2020).
- Totton, A.K. 1960. *Studies on Physalia Physalis (L.) Part 1. Natural History and Morphology*. Discovery Reports 30: 301–368.
- Vogt, D.M., K.P. Becker, B.T. Phillips, M.A. Graule, R.D. Rotjan, T.M. Shank, E.E. Cordes, R.J. Wood y D.F. Gruber. 2018. *Shipboard design and fabrication of custom 3D-printed soft robotic manipulators for the investigation of delicate deep-sea organisms*. PLoS ONE 13 (8): e0200386.
- Youngbluth, M.J. 1984. *Manned submersibles and sophisticated instrumentation: Tools for oceanographic research*. pp. 335–344. En: Society for Underwater Technology (Eds.). Proceedings of SUBTECH '83 Symposium. Society for Underwater Technology. Londres, Inglaterra. 616 pp.

Cita:

Agüero J. 2020. Sifonóforos: los cnidarios más complejos. Recursos Naturales y Sociedad, 2020. Vol. 6 (1): 13-24. <https://doi.org/10.18846/renaysoc.2020.06.06.01.0002>

Sometido: 17 de diciembre de 2019

Revisado: 13 de enero de 2020

Aceptado: 15 de marzo de 2020

Editora asociada: Dra. María de los Angeles Mendoza Becerril

Diseño gráfico editorial: Lic. Gerardo Hernández

Acerca del autor

José Agüero, escritor y comunicador científico independiente, es egresado de Universidad Zamorano y cuenta con estudios de posgrado de la Universidad Nacional Autónoma de México. Entre sus áreas de investigación se encuentran los sistemas de competencia e inteligencia de mercados de commodities hortofrutícolas, la fisiología del estrés en organismos ectotermos acuáticos, así como el estudio de los sistemas HVAC&R. También es miembro activo de Medusozoa México y funge como el webmaster del sitio.