



On the morphological variations in a population of *Cladonema radiatum* (Hydrozoa: Cladonematidae): New evidence from the southern Gulf of Mexico

Sobre las variaciones morfológicas en una población de *Cladonema radiatum* (Hydrozoa: Cladonematidae): Nueva evidencia en el sur del golfo de México

José María Ahuatzin-Hernández^{1*}, Jesús Andrés Canul-Cabrera¹, Uriel Ordóñez-López¹, Lorena Violeta León-Deniz²

¹ Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional, Unidad Mérida, Departamento de recursos del mar, 97310 Mérida, Yucatán, Mexico.

² Universidad Autónoma de Yucatán, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Departamento de recursos marinos tropicales, 97100 Mérida, Yucatán, Mexico.

* Corresponding author. E-mail: jose.ahuatzin95@outlook.com; jose.ahuatzin@cinvestav.mx

ABSTRACT. The lack of knowledge on the morphological variability in hydrozoan populations has resulted in numerous misidentifications over history. *Cladonema radiatum* Dujardin, 1843 is characterized by presenting different morphologies in different localities of the world, which has caused many taxonomic confusions within the group. In this study, the morphological variability in a population of *C. radiatum* is analyzed. The material came from a coastal lagoon in the southern Gulf of Mexico. The samplings were carried out for 3 months in 2017. Salinity, dissolved oxygen, and temperature were recorded at each sampling site. *Cladonema radiatum* was more abundant and bigger when the lagoon showed the lowest levels of salinity. Six different morphologies were recognized. The presence of gelatinous papillae on the abaxial surface of marginal bulbs and an abaxial arrangement of nematocysts in the shortest branches of the tentacles are features recorded for the first time in the species. These considerations enrich the taxonomic description of *C. radiatum* and contribute to the knowledge on the taxonomy of Hydrozoa in Mexico. The taxonomy of *Cladonema* continues to be confusing, and the present work sets a basis for further integrative studies clarifying the morphological boundaries of the genus. However, only integrative works based on the morphology and molecular analyses of the species would be able to decode its cryptic nature.

Key words: taxonomy, phenotypic plasticity, coastal lagoon, Anthoathecata, evolution.

RESUMEN. La falta de conocimiento sobre la variabilidad morfológica en poblaciones de hidrozooos ha generado numerosas identificaciones erróneas a lo largo de la historia. *Cladonema radiatum* Dujardin, 1843 se caracteriza por presentar diferentes morfologías en diferentes localidades del mundo, lo cual ha ocasionado diversas confusiones taxonómicas dentro del grupo. En el presente estudio se analiza la variabilidad morfológica en una población de *C. radiatum*. El material provino de una laguna costera en el sur del golfo de México. Los muestreos se llevaron a cabo durante 3 meses del año 2017. En cada sitio de muestreo se registraron los valores de salinidad, oxígeno disuelto y temperatura. *Cladonema radiatum* fue más abundante y presentó tamaños más grandes cuando la laguna tuvo los valores más bajos de salinidad. Se reconocieron 6 morfologías diferentes. La presencia de papilas gelatinosas en la superficie abaxial de los bulbos marginales y un arreglo abaxial de los nematocistos en las ramificaciones más cortas de los tentáculos marginales son características documentadas por primera vez en la especie. Estas consideraciones enriquecen la descripción taxonómica de *C. radiatum* y contribuyen al conocimiento sobre la taxonomía de hidrozooos en México. No obstante, la taxonomía de *Cladonema* continúa siendo confusa. El presente trabajo establece una base para futuros estudios integradores que clarifiquen los límites morfológicos del género. Sin embargo, solo trabajos integradores basados en la morfología y el análisis molecular de las especies del género permitirán decodificar su naturaleza críptica.

Palabras clave: taxonomía, plasticidad fenotípica, laguna costera, Anthoathecata, evolución.



INTRODUCTION

The morphological variability in hydrozoan populations is a common phenomenon that should not go unnoticed (Ralph 1956; Wyttenbach et al. 1973; Kosevich 2008; Cunha et al. 2015, 2016, 2020). The lack of knowledge on this issue has resulted in numerous misidentifications of species over history. An example of this are the species of the genus *Cladonema* Dujardin, 1843, which has a worldwide distribution and a semi-epibenthic mode of life (Schuchert 2006, Gershwin and Zeidler 2008, Schuchert 2012, Cedeño-Posso 2014). The taxonomy of *Cladonema* has been subject of discussion over the years because of the lack of research on its morphological variability (Schuchert 2006). Currently, the genus *Cladonema* includes 8 valid species: *Cladonema californicum* Hyman, 1947; *Cladonema myersi* Rees, 1949; *Cladonema novaezelandiae* Ralph, 1953; *Cladonema pacificum* Naumov, 1955; *Cladonema radiatum*; *Cladonema timmsii* Gershwin and Zeidler, 2008; *Cladonema multiramosum* Zhou, Gu, Wang & Chen, 2022; and *Cladonema digitatum* Fang et al., 2022 (Schuchert 2022). However, few works have focused on delimiting the diagnostic morphological features, whereby the taxonomic boundaries of the genus remain uncertain. Some examples of these works are those of Billard (1905), Mayer (1910), Russell (1953), Brinckmann-Voss (1970), Bouillon et al. (2004), and Schuchert (1996, 2006, 2012). Most of these works emphasize the development and morphology of the medusa, leaving important diagnostic features of the hydroid and some possible morphological variations understudied.

Cladonema radiatum Dujardin, 1843 is the most studied species of the genus and probably of the Cladonematidae family. Most of the studies on this species are from the Mediterranean Sea (Brinckmann-Voss 1970, Bouillon et al. 2004, Schuchert 2006, Gravili et al. 2015). In Mexico, *C. radiatum* has been recorded several times in the Caribbean Sea (Segura-Puertas and Damas-Romero 1997, Segura-Puertas et al. 2003); however, only one work on its taxonomy in this region is available from the southern Gulf of Mexico (Ahuatzin-Hernández et al. 2020). This species is mainly distributed in the Atlantic Ocean, in the Mediterranean Sea, along the coasts of Europe, in the Caribbean Sea, and in the Gulf of Mexico, although it is also distributed in some localities of the Indo-Pacific (Gershwin and Zeidler 2008, Gravili et al. 2015, Ahuatzin-Hernández et al. 2020). *Cladonema radiatum* presents numerous morphologies, which have generated synonyms and confusion within the group over history (see Schuchert 2006 for a complete synonymy). Currently, the location of the gonads, the features in the branching patterns and number of radial canals, and the number of marginal tentacles are recognized as the most reliable taxonomic characters to identify the species (Bouillon et al. 2004, Schuchert 2006). However, the studies focused on the morphological variability of *C. radiatum* are scarce and old or represent populations from Europe, so its taxonomy

INTRODUCCIÓN

La variabilidad morfológica en poblaciones de hidrozoos es un fenómeno común que no debe pasar desapercibido (Ralph 1956; Wyttenbach et al. 1973; Kosevich 2008; Cunha et al. 2015, 2016, 2020). La falta de conocimiento sobre este tema ha resultado en numerosas identificaciones erróneas de las especies a través de la historia. Un ejemplo de esto son las especies del género *Cladonema* Dujardin, 1843, el cual se distribuye ampliamente en el mundo y posee un estilo de vida semi-epibéntico (Schuchert 2006, Gershwin y Zeidler 2008, Schuchert 2012, Cedeño-Posso 2014). La taxonomía de *Cladonema* ha sido objeto de discusión a través de los años, debido a la carencia de investigación sobre su variabilidad morfológica (Schuchert 2006). Actualmente, el género *Cladonema* comprende 8 especies válidas: *Cladonema californicum* Hyman, 1947; *Cladonema myersi* Rees, 1949; *Cladonema novaezelandiae* Ralph, 1953; *Cladonema pacificum* Naumov, 1955; *Cladonema radiatum*; *Cladonema timmsii* Gershwin y Zeidler, 2008; *Cladonema multiramosum* Zhou, Gu, Wang & Chen, 2022; y *Cladonema digitatum* Fang et al., 2022 (Schuchert 2022). Sin embargo, pocos trabajos se han centrado en delimitar las características morfológicas diagnósticas, por lo que los límites taxonómicos del género permanecen inciertos. Algunos ejemplos de estos trabajos son los realizados por Billard (1905), Mayer (1910), Russell (1953), Brinckmann-Voss (1970), Bouillon et al. (2004) y Schuchert (1996, 2006, 2012). No obstante, la mayoría de estos trabajos enfatizan en el desarrollo y la morfología de la fase medusa, y dejan poco estudiadas características diagnósticas importantes del hidroide y sus posibles variaciones morfológicas.

Cladonema radiatum Dujardin, 1843 es la especie más estudiada del género y probablemente de la familia Cladonematidae. La mayoría de los estudios sobre esta especie se han realizado en el mar Mediterráneo (Brinckmann-Voss 1970, Bouillon et al. 2004, Schuchert 2006, Gravili et al. 2015). En México se ha reportado a *C. radiatum* en numerosas ocasiones en el mar Caribe (Segura-Puertas y Damas-Romero 1997, Segura-Puertas et al. 2003); sin embargo, para esta región solo existe un trabajo sobre su taxonomía en el sur del golfo de México (Ahuatzin-Hernández et al. 2020). Esta especie se distribuye principalmente en el océano Atlántico, en el mar Mediterráneo, a lo largo de las costas de Europa, en el mar Caribe y en el golfo de México, aunque también se encuentra en algunas localidades del Indo-Pacífico (Gershwin y Zeidler 2008, Gravili et al. 2015, Ahuatzin-Hernández et al. 2020). *Cladonema radiatum* se caracteriza por presentar numerosas morfologías, las cuales han generado sinonimias y confusión dentro del grupo a lo largo de la historia (ver Schuchert 2006 para una lista completa de sinonimias). Actualmente, la ubicación de las gónadas, las características en los patrones de ramificación y el número de los canales radiales, así como el número de tentáculos marginales, son reconocidos como características taxonómicas confiables para identificar a la

continues to be understudied in some locations of the Atlantic Ocean (Billard 1905, Mayer 1910, Russell 1953).

Throughout the years, the main research on the morphological variability in populations of hydrozoans has been mainly focused on hydroid colonies (e.g., Ralph 1956; Cunha et al. 2015, 2020), but research on the morphological variability in hydromedusae is scarce (e.g., Russell 1953, Álvarez-Silva et al. 2003, Ocaña-Luna et al. 2021). This bias has generated a fragmentary knowledge of taxonomy and the natural history of several hydrozoan groups, which has led to misidentifications, synonyms, and doubtful species (Hirai 1958, Schuchert 2006). Recent techniques based on molecular biology have been useful in solving some of these problems, with many cryptic speciations in hydrozoans being reported (Nawrocki et al. 2010, Miglietta and Cunningham 2012, Miglietta et al. 2019); however, taxonomic descriptions based on morphology remain fundamental for the understanding of the systematics and evolution of taxonomic groups (Cunha et al. 2016).

Studies that provide information regarding the morphology and taxonomy of hydromedusae in Mexico are scarce (e.g., Álvarez-Silva et al. 2003, Cortés-Lacomba et al. 2013, Ahuatzin-Hernández et al. 2020, Mendoza-Becerril et al. 2020, Ocaña-Luna et al. 2021). In this work, the morphological variations in a population of *C. radiatum* are analyzed. New features in the bulbs and the arrangement of nematocyst in the marginal tentacles are described for the first time in the species, providing an enriched taxonomic description and improving the knowledge of the taxonomy of hydrozoan populations in Mexico.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The coastal lagoon of Chelem is located in the southern Gulf of Mexico, between the Port of Progreso and the town of Chelem, on the Yucatán Peninsula (Herrera-Silveira and Morales-Ojeda 2010). It is surrounded mainly by *Rhizophora mangle*, and its salinity levels are usually euhaline. The depth of Chelem ranges from 0.5 to 2.5 m. The lagoon has been impacted by the construction of roads and bridges, dredging, filling, and the creation of artificial connections with the sea, which has changed the ecosystem's hydrological conditions, depth, and biological composition (Herrera-Silveira 2006). The bottom is covered principally by *Halodule wrightii* and *Thalassia testudinum*; however, green and red macroalgae are also present in the area (Herrera-Silveira 2006, Herrera-Silveira and Morales-Ojeda 2010).

Sampling

The zooplanktonic material was collected through circular trawls with a zooplankton net of 60 cm in diameter and 333- μ m mesh size in the coastal lagoon of Chelem

especie (Bouillon et al. 2004, Schuchert 2006). Sin embargo, los estudios enfocados en la variabilidad morfológica de *C. radiatum* son escasos y antiguos o representan poblaciones de Europa, por lo que su taxonomía continua poco estudiada en algunas localidades del océano Atlántico (Billard 1905, Mayer 1910, Russell 1953).

A través de los años, las principales investigaciones sobre la variabilidad morfológica en poblaciones de hidrozooos se han centrado en colonias de hidroides (e.g., Ralph 1956; Cunha et al. 2015, 2020), pero aquellas relacionadas con la variabilidad morfológica en hidromedusas son escasas (e.g., Russell 1953, Álvarez-Silva et al. 2003, Ocaña-Luna et al. 2021). Este sesgo ha generado un conocimiento fragmentario sobre la taxonomía e historia natural de diversos grupos de hidrozooos, lo cual ha llevado a identificaciones erróneas, sinonimias y especies dudosas (Hirai 1958, Schuchert 2006). Técnicas recientes basadas en la biología molecular han sido útiles para resolver algunos de estos problemas, y se han reportado diversas especiaciones crípticas en hidrozooos (Nawrocki et al. 2010, Miglietta y Cunningham 2012, Miglietta et al. 2019); sin embargo, las descripciones taxonómicas basadas en la morfología continúan siendo fundamentales para el entendimiento de la sistemática y la evolución de los grupos taxonómicos (Cunha et al. 2016).

En México son escasos los estudios que brindan información sobre la morfología y la taxonomía de hidromedusas (e.g., Álvarez-Silva et al. 2003, Cortés-Lacomba et al. 2013, Ahuatzin-Hernández et al. 2020, Mendoza-Becerril et al. 2020, Ocaña-Luna et al. 2021). En este trabajo se analizan las variaciones morfológicas en una población de *C. radiatum*. Se describen nuevas características sobre los bulbos y el arreglo de los nematocistos en los tentáculos marginales de la especie, lo cual brinda una descripción taxonómica enriquecida y mejora el conocimiento sobre la taxonomía de las poblaciones de hidrozooos en México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La laguna costera de Chelem se localiza en la península de Yucatán, al sur del golfo de México, entre el puerto de Progreso y el poblado de Chelem (Herrera-Silveira y Morales-Ojeda 2010). La laguna se encuentra rodeada principalmente por *Rhizophora mangle* y tiene un comportamiento usualmente euhalino. Su profundidad varía entre 0.5 y 2.5 m. La laguna de Chelem ha sido impactada por la construcción de carreteras y puentes, dragados, rellenos y la creación de conexiones artificiales al mar, lo cual ha alterado las condiciones hidrológicas del ecosistema, su profundidad y su composición biológica (Herrera-Silveira 2006). El fondo de Chelem está cubierto principalmente por *Halodule wrightii* y *Thalassia testudinum*; sin embargo, también se encuentran presentes algunas especies de macroalgas verdes y rojas (Herrera-Silveira 2006, Herrera-Silveira y Morales-Ojeda 2010).

(21°17'N, 89°40' W). The samplings were carried out for 3 months (July, September, and November) in 2017. Due to the shallow depth of the lagoon, it was possible to collect polyps belonging to *C. radiatum* (21°16'33" N, 89°40'06" W; 0.5–1.5 m depth), which allowed corroborating its identification. The polyps were collected incidentally through the zooplanktonic trawls and through fouling structures. Temperature, dissolved oxygen, and salinity were recorded at each sampling site with a multi-parametric YSI model 550 (Table 1). The collected samples were fixed in a 4% formalin solution with sea water and the best-preserved specimens of hydromedusae were deposited in the Regional Collection of Cnidarians of the Yucatán Peninsula based at the Universidad Nacional Autónoma de México: Facultad de Ciencias, Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación-Sisal, Yucatán (catalogue numbers: YUC-CC-254-11-001544, YUC-CC-254-11-001545).

The zooplanktonic material was examined with a stereomicroscope, and 134 specimens belonging to *C. radiatum* were sorted for this study. Drawings and photographs of the features were made using a digital camera mounted on an optical microscope. Morphological features (i.e., radial canals, oral tentacles, marginal tentacles, branches of marginal tentacles, and nematocyst arrangement; characteristics of the manubrium; the form, width, and height of the umbrella; and the presence of apical projection) were observed and recorded from preserved specimens. The morphologies of *C. radiatum* were established considering the number and branching patterns of radial canals and the number of oral tentacles and marginal bulbs since the major variability in the species occurs in these features (Gravili et al. 2015). In addition, these features prevail during the ontogenetic development (Brinckmann-Voss 1970) and are not affected by the sampling method as may happen with the branches of marginal tentacles or the shape of the umbrella.

RESULTS

In general, the specimens had an umbrella slightly wider (0.82 mm [0.3 ± 2.2]) than high (0.67 mm [0.2 ± 1.8]). *Cladonema radiatum* was more abundant during July, and on average, the specimens collected in this month had the bigger umbrella sizes. In addition, July recorded the lowest levels of salinity and dissolved oxygen (39.0 and 2.8 mg·L⁻¹, respectively). The temperature during this month showed intermediate values between September and November (29.7 °C) (Table 2).

Six different morphological configurations (A–F) were identified (Fig. 1). The radial canals and oral tentacles were the most variable features. The total number of radial canals and marginal bulbs showed linked patterns. Likewise, the branching patterns of the radial canals are related to the oral tentacles and the edges that conform to the base of the manubrium since these are the same in number and the radial canals arise from these edges, so the distribution of

Muestreo de campo

El material zooplanctónico se recolectó en la laguna costera de Chelem (21°17' N, 89°40' W), a través de arrastres circulares con una red de zooplancton de 60 cm de diámetro y 333 µm. Los muestreos se llevaron a cabo durante 3 meses (julio, septiembre y noviembre) del año 2017. Debido a la poca profundidad de la laguna, fue posible recolectar pólipos pertenecientes a *C. radiatum* (21°16'33" N, 89°40'06" W; 0.5–1.5 m de profundidad), lo cual permitió corroborar su identificación. Los pólipos fueron recolectados incidentalmente a través de arrastres zooplanctónicos y a través de estructuras de bioincrustación. En cada estación de muestreo se midieron parámetros de temperatura, oxígeno disuelto y salinidad utilizando un multiparamétrico YSI, modelo 550 (Tabla 1). Las muestras de zooplancton fueron fijadas en una solución de formaldehído al 4% con agua de mar, y los ejemplares de hidromedusas mejor preservados fueron depositados en la Colección Regional de Cnidarios de la Península de Yucatán, con sede en la Universidad Nacional Autónoma de México: Facultad de Ciencias, Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación-Sisal, Yucatán (números de catálogo: YUC-CC-254-11-001544, YUC-CC-254-11-001545).

El material zooplanctónico fue examinado con un microscopio estereoscópico, y 134 ejemplares de *C. radiatum* fueron separados para este estudio. Los dibujos y las fotografías de las características taxonómicas fueron realizadas usando una cámara digital montada en un microscopio óptico. Las características morfológicas (i.e., canales radiales, tentáculos orales, tentáculos marginales, ramificación de los tentáculos marginales y arreglo de los nematocistos; características del manubrio; la forma de la umbrella, su ancho y su alto; y la presencia de proyección apical) de ejemplares preservados fueron observadas y registradas. Las morfologías de *C. radiatum* se establecieron considerando el número y los patrones de ramificación de los canales radiales, así como el número de los tentáculos orales y los bulbos marginales, ya que la mayor variabilidad morfológica en la especie ocurre en estas estructuras (Gravili et al. 2015). Además, estas características prevalecen durante el desarrollo ontogénico (Brinckmann-Voss 1970) y no se ven afectadas por los métodos del muestreo, como podría suceder con las ramificaciones de los tentáculos marginales o la forma de la umbrella.

RESULTADOS

De manera general, los ejemplares presentaron una umbrella ligeramente más ancha (0.82 mm [0.3 ± 2.2]) que alta (0.67 mm [0.2 ± 1.8]). *Cladonema radiatum* fue más abundante durante el mes de julio, y los ejemplares recolectados durante este mes tuvieron, en promedio, los tamaños más grandes de umbrella. Además, en el mes de julio se registraron los niveles más bajos de salinidad y oxígeno disuelto (39.0 y 2.8 mg·L⁻¹, respectivamente). Durante este mes, la temperatura mostró valores intermedios entre septiembre y noviembre (29.7 °C) (Tabla 2).



Table 1. The hydromedusa abundance, salinity, dissolve oxygen (DO, mg·L⁻¹), and temperature (Temp, °C) values recorded during the 3 sampling months in each station.
Tabla 1. Valores de la abundancia de las hidromedusas, la salinidad, el oxígeno disuelto (DO, mg·L⁻¹) y la temperatura (°C) registrados en cada estación durante los 3 meses de muestreo.

	Stations												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
July													
Medusae	28	11	7	3	1	5	0	0	1	0	1	13	
Temp	30.0	29.6	29.3	29.5	29.6	29.7	29.5	29.5	29.9	29.8	30.2	29.7	
DO	6.0	4.4	3.7	4.0	2.9	1.3	1.5	1.7	1.8	1.9	2.3	2.4	
Salinity	37.3	39.6	40.2	40.3	40.7	41.1	39.6	38.3	37.5	37.5	37.4	38.4	
September													
Medusae	3	0	5	0	0	0	6	13	7	5	0	0	
Temp	31.6	31.0	30.4	30.8	30.3	30.7	30.6	30.4	29.8	29.9	30.4	30.4	
DO	1.4	2.6	2.9	3.9	3.3	3.4	5.3	5.4	2.9	3.4	3.4	3.6	
Salinity	40.9	45.6	46.4	40.3	41.1	39.9	41.1	39.8	36.9	36.3	36.8	33.3	
November													
Medusae	16	1	1	0	0	2	0	0	3	2	0	0	
Temp	27.7	27.6	27.8	27.4	27.3	26.7	27.6	27	26.2	26.3	26.4	26.5	
DO	7.4	6.8	6.1	6.5	6.6	6.4	6.8	6.2	5.9	5.9	5.8	4.7	
Salinity	42.3	45.1	45.5	42.0	41.8	41.7	39.9	38.9	38.1	38.0	38.1	38.2	
Long	89°46'8.36"	89°47'19.1"	89°47'7.1"	89°44'48.2"	89°44'39.5"	89°44'27.5"	89°44'4.7"	89°43'41.4"	89°42'47.3"	89°42'15.4"	89°42'17.3"	89°41'42.7"	
Lat	21°14'48.8"	21°14'36.9"	21°14'58.0"	21°15'21"	21°14'51.7"	21°15'43.7"	21°15'12.1"	21°15'39.6"	21°15'49"	21°15'34.1"	21°15'55"	21°16'03"	

Table 2. Average measurements of the specimens and physicochemical parameters for each month
Tabla 2. Medidas promedio de los ejemplares y los parámetros fisicoquímicos para cada mes.

		Width (mm)	Height (mm)	Temperature (°C)	Dissolved oxygen (mg·L ⁻¹)	Salinity
Jul	Average	0.86	0.73	29.7	2.8	39.0
Jul	Min	0.40	0.20	29.3	1.3	37.2
Jul	Max	1.40	1.40	30.2	6.0	41.0
Jul	<i>n</i>	70.00	70.0	8.0	8.0	8.0
Sep	Average	0.85	0.64	30.4	3.5	39.9
Sep	Min	0.30	0.20	29.8	1.3	36.2
Sep	Max	2.20	1.80	31.6	5.3	46.4
Sep	<i>n</i>	39.00	39.00	6.0	6.0	6.0
Nov	Average	0.68	0.56	27.0	6.4	40.8
Nov	Min	0.30	0.20	26.2	4.7	38.0
Nov	Max	1.80	1.50	27.7	7.4	45.4
Nov	<i>n</i>	25.00	25.00	6.0	6.0	6.0

the branching patterns depends on this feature. The D morphology was the most numerous in this study ($n = 121$), while the B, C, and F morphologies were represented by only one specimen (Table 3). A possible seventh morphology represented by one specimen with 9 marginal tentacles, 5 oral tentacles, and 3 straight and 3 branched radial canals was recognized. However, this morphology was not considered since the state of preservation was poor and the features mentioned above could have turned out uncertain. The presence of papillae in the abaxial surface of the bulbs and an abaxial nematocyst arrangement are features observed in the species for the first time.

Taxonomy

The classification for *C. radiatum* is as follows.

Class: Hydrozoa Owen, 1843

Subclass: Hydroidolina Collins, 2000

Superorder: Anthoathecata Cornelius, 1992

Order: Capitata Kühn, 1913

Family: Cladonematidae Gegenbaur, 1857

Species: *Cladonema radiatum* Dujardin, 1843

(Fig. 2 a–g, see Schuchert 2006 for a complete synonymy).

Se identificaron 6 configuraciones morfológicas diferentes (A–F) (Fig. 1). Los canales radiales y los tentáculos orales fueron las características más variables. El número total de canales radiales y bulbos marginales mostraron patrones relacionados. Asimismo, los patrones de ramificación de los canales radiales se encuentran relacionados con los tentáculos orales y las aristas que conforman la base del manubrio, ya que estos coinciden en número y los canales radiales surgen de estas aristas, así que la distribución de los patrones de ramificación depende de esta característica. La morfología D fue la más numerosa en este estudio ($n = 121$), mientras que las morfologías B, C y F estuvieron representadas por solo un ejemplar (Tabla 3). Una posible séptima morfología, representada por un solo ejemplar con 9 tentáculos marginales, 5 tentáculos orales y 3 canales radiales no ramificados y 3 ramificados fue reconocida. Sin embargo, esta morfología no fue considerada en el trabajo, ya que el ejemplar se encontraba muy deteriorado y las características mencionadas previamente podrían resultar inciertas. La presencia de papilas sobre la superficie abaxial de los bulbos y un arreglo abaxial de nematocistos son características observadas por primera vez en esta especie.

Taxonomía

La clasificación de *C. radiatum* es la siguiente.

Clase: Hidrozoa Owen, 1843

Subclase: Hidroidolina Collins, 2000

Diagnosis

The specimens showed the following characteristics: bell-shaped umbrella; 7–10 radial canals, some of them branched; manubrium cylindrical, with 5–7 oral tentacles with a terminal nematocyst knob. The gonads surround the upper 2/3 of the manubrium. The number of marginal tentacles corresponds to the number of total radial canals. The marginal bulbs have a black and rounded abaxial ocellus at their base and numerous gelatinous papillae over the abaxial surface. The marginal tentacles are branched and have an elongated thickened base and numerous nematocyst clusters, with a long main branch from behind of which grow numerous short adhesive tentacles. The nematocysts are arranged in alternate positions, abaxial-adaxial along the entire main tentacle and exclusively abaxial in the shortest lateral branches. A terminal knob is evident at the end of each branch. One to six single tentacles arise from behind the marginal bulbs; these bear only a terminal knob.

Description of the hydromedusae

Medusae have a bell-shaped umbrella, with or without an apical projection and when present, it is rounded and

Superorden: Anthoathecata Cornelius, 1992

Orden: Capitata Kühn, 1913

Familia: Cladonematidae Gegenbaur, 1857

Especie: *Cladonema radiatum* Dujardin, 1843

(Fig. 2 a–g, ver Schuchert 2006 para una lista completa de sinonimias).

Diagnosis

Los especímenes mostraron las siguientes características: umbrella con forma de campana; 7–10 canales radiales, algunos de ellos ramificados; manubrio cilíndrico, con 5–7 tentáculos orales con un cúmulo de nematocistos en su parte terminal. Las gónadas cubren 2/3 superiores del manubrio. El número de tentáculos marginales se corresponde con el número total de canales radiales. Los bulbos marginales poseen un ocelo redondo de color negro en posición abaxial en su base y numerosas papilas gelatinosas sobre su superficie abaxial. Los tentáculos marginales son ramificados,

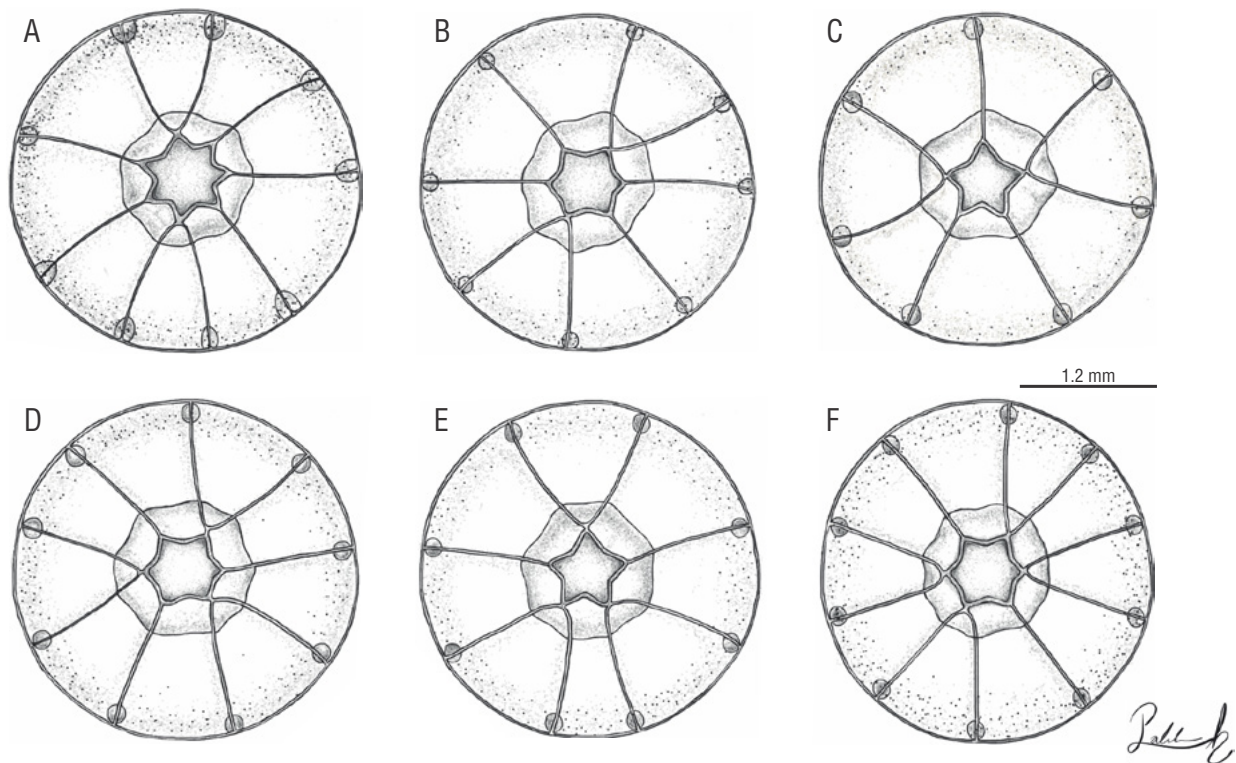


Figure 1. Patterns recorded in the radial canals of the different morphologies (A–F) found in *Cladonema radiatum* Dujardin, 1843.

Figura 1. Patrones registrados en los canales radiales de las diferentes morfologías encontradas en *Cladonema radiatum* Dujardin, 1843.

Table 3. Morphological configurations (A–F) recorded in a population of *Cladonema radiatum* Dujardin, 1843 from the southern Gulf of Mexico.

Tabla 3. Configuraciones morfológicas (A–F) registradas en una población de *Cladonema radiatum* Dujardin, 1843 en el sur del golfo de México.

	A	B	C	D	E	F
Total radial canals (<i>n</i>)	9	8	7	9	8	10
Straight canals (<i>n</i>)	5	4	3	3	2	2
Branched canals (<i>n</i>)	2	2	2	3	3	4
Marginal bulbs (<i>n</i>)	9	8	7	9	8	10
Oral tentacles (<i>n</i>)	7	6	5	6	5	6
Width average (mm)	0.95 (0.9–1.0)	0.80	0.40	0.81 (0.3–2.2)	0.92 (0.3–1.2)	0.60
Height average (mm)	0.85 (0.6–1.10)	0.90	0.40	0.67 (0.2–1.8)	0.71 (0.4–1.0)	0.20
Pouches	Present	Absent	Absent	Present	Present	Absent
Black marks	Present	Present	Absent	Present	Absent	Absent
Total specimens (<i>n</i>)	2	1	1	121	7	1

slightly perceptible. The manubrium is cylindrical, lacks a peduncle, and has a hexagonal, heptagonal, or pentagonal base, depending on the number of edges that conform to its base, which is the same in number as the oral tentacles. Five to 7 (usually 6) oral tentacles are present and bear a terminal knob. Rounded marks constituted of black pigments located near the base of the manubrium are present, as are other elongated ones, in stripe-form, near the distal part; the marks are more evident in mature specimens, and both types of marks (rounded and stripes) correspond in number with the oral tentacles and edges at the base of the manubrium. The manubrium is present with or without perradial pouch-like protuberances. In this study, 18 specimens showed pouches, and 116 lacked them. When pouch-like protuberances are present, they corresponded in number with the marks in the manubrium and oral tentacles. The gonads surround the upper 2/3 of the manubrium. Seven to 10 (usually 9) radial canals are present and some (usually 3) are branched; the branching can be observed at different distances from the radial canal base. The number of radial canals corresponds with the number of marginal tentacles, which arise from elongated tentacular bulbs. Each marginal bulb has a black and rounded abaxial ocellus at its base and numerous gelatinous papillae on the abaxial surface. The marginal tentacles branch up to 8 times in the most mature specimens. The tentacles present a long main branch from which other short tentacles branch with numerous nematocyst clusters, and from behind of which grow 1–6 short suctorial tentacles, which only bear a terminal knob for attachment in some substrate. The nematocyst clusters in the branches show 2 arrangements. The

con una base alargada y engrosada y numerosos cúmulos de nematocistos, con una ramificación principal alargada, de la cual surgen por detrás numerosos tentáculos adhesivos cortos. Los nematocistos se encuentran dispuestos en posiciones alternas, de forma abaxial-adaxial a lo largo de todo el tentáculo principal y exclusivamente abaxial en las ramificaciones laterales cortas. Es evidente un cúmulo de nematocisto en la parte terminal de cada ramificación. De 1 a 6 tentáculos surgen por detrás de los bulbos marginales; estos solo poseen un cúmulo terminal.

Descripción de la hidromedusa

La medusa posee una umbrela en forma de campana, con o sin proyección apical y cuando esta está presente es redondeada y poco perceptible. Su manubrio cilíndrico, carece de pedúnculo y tiene una base hexagonal, heptagonal o pentagonal, dependiendo del número de aristas que conforman su base, las cuales coinciden en número con los tentáculos orales. Tiene de 5 a 7 (usualmente 6) tentáculos orales, los cuales presentan un cúmulo de nematocistos en su parte terminal. Están presentes marcas redondas cerca de la base del manubrio, constituidas de pigmentos oscuros, y otras elongadas, en forma de líneas, cerca de su parte distal; las marcas son más evidentes en ejemplares maduros, y ambos tipos de marcas (redondeadas y lineales) coinciden en número con los tentáculos orales y las aristas que conforman la base del manubrio. El manubrio puede presentar o no protuberancias perradiales en forma de saco. En este estudio 18 ejemplares mostraron protuberancias y

nematocysts in the main branch are arranged in an alternate abaxial-adaxial way or randomly scattered, while those in the short branches have an exclusively abaxial arrangement. Each branch has an evident terminal knob.

Description of the hydroid

The hydroid shows stolonal growth, is slender, and has a pedicel greater in length than the hydranth, with a smooth and thin perisarc that ends just below the hydranth. The hydranth shows a rounded hypostome and 2 whorls of tentacles; the first whorl is a row of 4 oral capitulate tentacles and the second is a row of 4 aboral filiform tentacles, arising

116 carecieron de ellas. Cuando están presentes, las protuberancias en forma de saco coinciden en número con las marcas en el manubrio y los tentáculos orales. Las gónadas cubren 2/3 de la parte superior del manubrio. De 7 a 10 (usualmente 9) canales radiales están presentes, de los cuales algunos (usualmente 3) se encuentran ramificados; la ramificación se puede observar a diferentes distancias de la base del canal radial. El número de canales radiales coincide con el número de tentáculos marginales, los cuales surgen de bulbos tentaculares elongados. Cada bulbo marginal presenta en su base un ocelo oscuro y redondeado en posición abaxial y numerosas papilas gelatinosas, igualmente dispuestas sobre su superficie abaxial. Los tentáculos

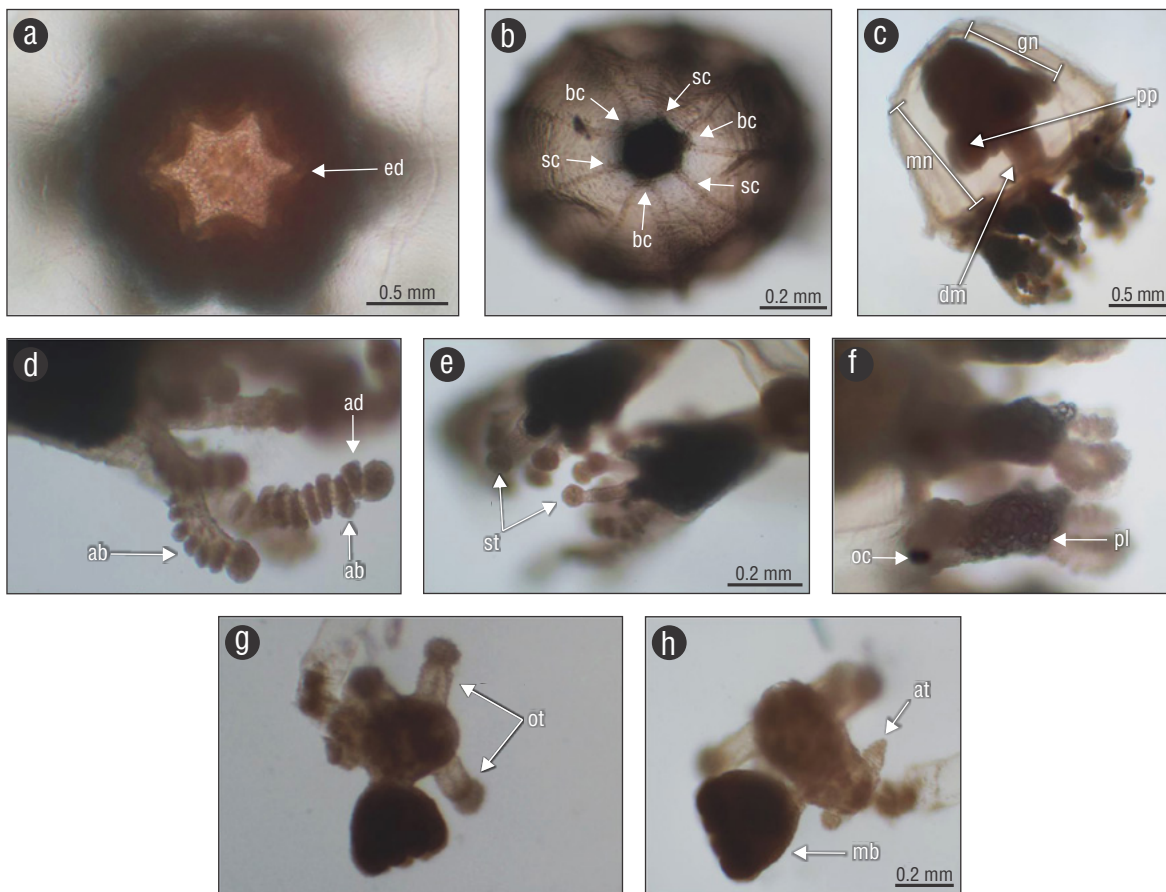


Figure 2. Diagnostic features of *Cladonema radiatum* Dujardin, 1843. (a–b) Aboral view of the medusa: ed = edges that make up the base of the manubrium, bc = branched canals, and sc = straight canals. (c) Mature specimen of *C. radiatum*: mn = manubrium, gn = gonads, pp = perradial pouch-like protuberances, and dm = distal part of the manubrium. (d) Stinging tentacles: ab = abaxial nematocyst rows and ad = adaxial nematocyst rows. (e) Secondary tentacles: st = suctorial tentacles. (f) Marginal bulb: oc = ocellus and pl = papillae. (g–h) Hydroid: ot = oral tentacles, at = aboral tentacles, and mb = medusa bud.

Figura 2. Características diagnósticas de *Cladonema radiatum* Dujardin, 1843. (a–b) Vista aboral de la medusa: ed = aristas que conforman la base del manubrio, bc = canales ramificados, sc = canales no ramificados. (c) Ejemplar maduro de *C. radiatum*: mn = manubrio, gn = gónadas, pp = protuberancias perradiales en forma de saco y dm = porción distal del manubrio. (d) Tentáculos punzantes: ab = hilera de nematocistos abaxiales y ad = hilera de nematocistos adaxiales. (e) Tentáculos secundarios: st = tentáculos adhesivos. (f) Bulbo marginal: oc = ocelo y pl = papilas. (g–h) Hidroide: ot = tentáculos orales, at = tentáculos aborales y mb = brotes medusoides.

below the oral ones. The medusa buds are very evident on the hydranth, arising just above the aboral tentacles.

Remarks

The presence of perradial pouch-like protuberances in the manubrium was not considered when diagnosing the morphologies in this study. The pouches were present throughout the different morphologies and were not useful to recognize any additional pattern (Fig. 3).

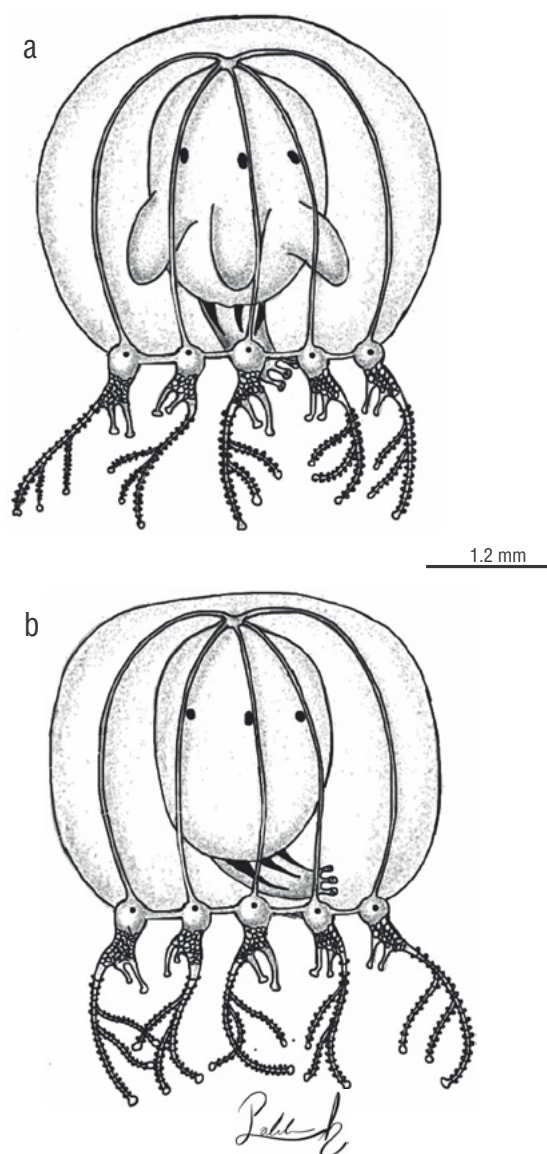


Figure 3. Mature specimens of *Cladonema radiatum* Dujardin, 1843. (a) Medusa with perradial pouch-like protuberances in the manubrium. (b) Medusa without pouches.

Figura 3. Ejemplares maduros de *Cladonema radiatum* Dujardin, 1843. (a) Medusa con protuberancias perradiales en forma de saco en el manubrio. (b) Medusa sin protuberancias.

marginales se ramifican hasta 8 veces en los ejemplares más maduros. Los tentáculos presentan una rama principal larga, de la cual se ramifican y surgen otros tentáculos más cortos con numerosos cúmulos de nematocistos, y por detrás de estos surgen 1–6 tentáculos adhesivos, los cuales solo poseen un cúmulo terminal de nematocistos para su sujeción en algún sustrato. Los cúmulos de nematocistos en las ramificaciones muestran 2 arreglos. Los nematocistos de la ramificación principal están dispuestos de forma abaxial-adaxial alternada o dispersos aleatoriamente, mientras que aquellos de las ramificaciones cortas se encuentran dispuestos exclusivamente de manera abaxial. Cada ramificación presenta un cúmulo de nematocistos evidente en su parte terminal.

Descripción del hidroide

El hidroide tiene crecimiento estolonar, es esbelto y tiene un pedicelo más largo que el hidrante, con un perisarco liso y blando, el cual termina justo debajo del hidrante. El hidrante tiene un hipostomio redondeado y 2 verticilos de tentáculos; el primer verticilo está constituido por 4 tentáculos orales capitados, mientras que el segundo está constituido por 4 tentáculos aborales filiformes, los cuales surgen por debajo de los tentáculos orales. El hidrante presenta brotes medusoides muy evidentes, los cuales surgen por debajo de los tentáculos aborales.

Observaciones

La presencia de protuberancias perradiales en forma de saco en el manubrio no fue considerada como una característica para reconocer las morfologías en este estudio. Las protuberancias estuvieron presentes a través de las diferentes morfologías y no fueron útiles para reconocer algún patrón adicional (Fig. 3).

Cladonema radiatum fue descrita por primera vez en el mar Mediterráneo, St. Malo y Lorient (Francia) (Dujardin 1843). Desde entonces ha sido reportada en diversas localidades del mundo, principalmente a través de los océanos Atlántico y Pacífico. Algunos registros de esta especie son los siguientes: Noruega, Islas Británicas, Irlanda, Suecia, Dinamarca, Helgoland, Holanda, Bélgica y Francia (Mayer 1910, Russell 1953, Schuchert 1996, Schuchert 2006); Italia (Brinckmann-Voss 1970); y el mar Negro y la costa atlántica de la península Ibérica (Medel y López-González 1996). También ha sido registrada en las costas de Brasil (Migotto 1996, Bittencourt-Farias et al. 2020), el mar Arábigo (Daly-Yahia et al. 2003, Ghory et al. 2020), los mares caribeños de Colombia y México (Segura-Puertas y Damas-Romero 1997, Cedeño-Posso 2014), el sur del golfo de México (Ahuatzin-Hernández et al. 2020), Florida (Kramp 1959, Vervoort 1968), Bermuda (Calder 1988), Belice (Calder 1991) y Bahamas (Mayer 1910, Kramp 1970).

Cladonema radiatum was first described in the Mediterranean, St. Malo and Lorient (France) (Dujardin 1843). Since then, it has been recorded in many locations of the world, mainly throughout the Atlantic and Pacific oceans. Some records of the species are as follow: Norway, the British Isles, Ireland, Sweden, Denmark, Helgoland, Holland, Belgium, and France (Mayer 1910, Russell 1953, Schuchert 1996, Schuchert 2006); Italy (Brinckmann-Voss 1970); and the Black Sea and Atlantic coast of the Iberian Peninsula (Medel and López-González 1996). It is also known from the coasts of Brazil (Migotto 1996, Bittencourt-Farias et al. 2020), the Arabian Sea (Daly-Yahia et al. 2003, Ghory et al. 2020), the Colombian and Mexican Caribbean seas (Segura-Puertas and Damas-Romero 1997, Cedeño-Posso 2014), the southern Gulf of Mexico (Ahuatzin-Hernández et al. 2020), Florida (Kramp 1959, Vervoort 1968), Bermuda (Calder 1988), Belize (Calder 1991), and the Bahamas (Mayer 1910, Kramp 1970).

DISCUSSION

Cladonema radiatum was more abundant in July, when salinity showed the lowest values and temperature ranged from 29.3 to 30.2 °C. The temperature values recorded during July in Chelem match with those recorded by Bittencourt-Farias et al. (2020) in the South Atlantic Ocean. However, temperature in Chelem was lower than that recorded by Ghory et al. (2020) in the Arabian Sea. Likewise, the salinity of Chelem is higher than that in other ecosystems where this species has been recorded (Bittencourt-Farias et al. 2020, Ghory et al. 2020,). In general, the ecological studies on *C. radiatum* are scarce; however, much information on its artificial culture is available since it is a species that is easy to maintain in the laboratory. In this sense, Brinckmann-Voss (1970) pointed out that the hydroid and medusa are easy to keep in dishes at 18 °C, a significantly lower temperature than that recorded in this study. Schuchert (2006) reported that the medusa buds from populations in the Mediterranean died at temperatures lower than 14 °C but grew well in temperatures ranging from 22 to 30 °C, which are temperature values similar to those recorded in Chelem. Likewise, Ranjith et al. (2021) maintained a *C. radiatum* population from the southeast coast of India at temperatures and salinities of 30 °C and 35, respectively, and these values fit in the ranges recorded during the 3 months of the present study. The variability in the physicochemical conditions where *C. radiatum* develops suggests a wide range of tolerance to environmental heterogeneity, one of the keys to the success of this taxa.

The hydroid of *C. radiatum* can be hard to distinguish between some members of the Corynidae family (Schuchert 2006, 2012); however, the medusa buds, the stolonal growth, the features of the perisarc and tentacles, and the patterns of the radial canals, marginal tentacles, and gonads of the medusae (Gershwin and Zeidler 2008, Schuchert 2012, Cedeño-Posso 2014, Ghory et al. 2020) allowed determining *C. radiatum* as the species under study.

DISCUSIÓN

Cladonema radiatum fue más abundante durante el mes de julio, cuando se registraron los niveles más bajos de salinidad y la temperatura osciló entre los 29.3 y 30.2 °C. La temperatura registrada en Chelem durante este mes coincide con la reportada por Bittencourt-Farias et al. (2020) en el sur del océano Atlántico. Sin embargo, la temperatura de Chelem es menor que la registrada por Ghory et al. (2020) en el mar Árabe. Asimismo, la salinidad en Chelem es mayor que la registrada en otros ecosistemas donde se ha reportado esta especie (Bittencourt-Farias et al. 2020, Ghory et al. 2020). En general, los estudios ecológicos sobre *C. radiatum* son escasos; sin embargo, existe bastante información disponible sobre su cultivo artificial, ya que es una especie fácil de mantener en el laboratorio. En este sentido, Brinckmann-Voss (1970) señaló que el hidroide y la medusa de *C. radiatum* son fáciles de mantener en cajas Petri a 18 °C, una temperatura significativamente menor que la reportada en este estudio. Schuchert (2006) reportó que brotes medusoides en poblaciones del Mediterráneo murieron a temperaturas menores que los 14 °C, pero crecieron con éxito en intervalos de 22 a 30 °C, una temperatura similar a la registrada en Chelem. Asimismo, Ranjith et al. (2021) mantuvieron una población de *C. radiatum* de la costa sureste de la India a temperaturas y salinidades de 30 °C y 35, respectivamente, valores que encajan en los intervalos registrados durante los 3 meses de este estudio. Esta variabilidad en las condiciones fisicoquímicas donde se desarrolla *C. radiatum* sugiere una amplia tolerancia a la heterogeneidad ambiental, una de las claves para el éxito de este taxón.

El hidroide de *C. radiatum* puede ser difícil de distinguir entre algunos miembros de la familia Corynidae (Schuchert 2006, 2012); sin embargo, los brotes medusoides, el crecimiento estolonar, las características del perisarc y los tentáculos, así como los patrones en los canales radiales, los tentáculos marginales y las gónadas de la medusa (Gershwin y Zeidler 2008, Schuchert 2012, Cedeño-Posso 2014, Ghory et al. 2020) permitieron determinar a la especie bajo estudio cómo *C. radiatum*.

El hidroide de *C. pacificum* puede distinguirse del de *C. radiatum* por la carencia de tentáculos filiformes (Rees 1979, Cedeño-Posso 2014, Ghory et al. 2020). Asimismo, las gónadas son la única característica que permite diferenciar a estas especies durante su fase medusa (Schuchert 2006). Los estudios basados en la taxonomía de *C. pacificum* son escasos, lo cual ha generado diversas sinonimias con la especie (Rees 1982). *Cladonema pacificum* se encuentra restringida al océano Pacífico, cerca de los mares de Japón, Rusia y Estados Unidos de América (Gershwin y Zeidler 2008), mientras que *C. radiatum* es una especie común en el océano Atlántico, principalmente en las costas de Europa (Schuchert 2006).

Algunos autores han considerado que no existe suficiente material para diferenciar a *C. myersi* de *C. radiatum* (Rees

The hydroid of *C. pacificum* can be distinguished from that of *C. radiatum* by the lack of filiform tentacles (Rees 1979, Cedeño-Posso 2014, Ghory et al. 2020). Likewise, the gonads are the only feature that allows differentiating these species during their medusa stage (Schuchert 2006). Studies based on the taxonomy of *C. pacificum* are scarce, which has generated various synonyms with the species (Rees 1982). *Cladonema pacificum* is restricted to the Pacific Ocean, near the seas of Japan, Russia, and the United States of America (Gershwin and Zeidler 2008), while *C. radiatum* is a common species in the Atlantic Ocean, mainly on the coasts of Europe (Schuchert 2006).

Some authors have considered that there is not enough material to differentiate *C. myersi* from *C. radiatum* (Rees 1979, Stepanjants et al. 1993). However, the former can be distinguished by the features of the hydroid, which lacks filiform aboral tentacles (Rees 1949). Likewise, some differences in the medusa can be highlighted, such as the straight radial canals (maximum 7, rarely 5 or 6), the location of gonads (Schuchert 2006, Cedeño-Posso 2014), and the number of branches in the primary tentacles (Rees 1949). *Cladonema myersi* is very similar to *C. pacificum* during the polyp stage. However, the main difference between these species can be pointed out in the radial canals of the medusa (Gershwin and Zeidler 2008, Cedeño-Posso 2014).

The diagnostic features of *C. timmsii* are the straight radial canals, dimorphic gonads, the presence of papillae on the bulbs, and a characteristic arrangement of the nematocysts in the marginal tentacles (Gershwin and Zeidler 2008). Considering the above, *C. radiatum* could be distinguished from *C. timmsii* by the branched radial canals and the nematocyst arrangement since papillae were recorded in the specimens of this study. Some specimens of *C. radiatum* with 8–10 straight radial canals have been reported previously in the literature (Mayer 1910, Russell 1953); however, these are uncommon, so until more research is done on this issue, this feature can be considered diagnostic for *C. timmsii*. Unfortunately, the hydroid of *C. timmsii* is unknown, so complete and integrative morphological comparisons are not possible.

The original description of *C. novaezealandiae* is limited (Ralph 1953, Schuchert 1996). This species had been synonymized with *C. radiatum* by Schuchert (1996) due to the poor state of preservation of the original material. Nevertheless, *C. novaezealandiae* is currently a valid species (Schuchert 2022). Records after the first description of *C. novaezealandiae* are null, and the morphological features mentioned in recent works are based on the original description (Gershwin and Zeidler 2008, Cedeño-Posso 2014, Bittencourt-Farias et al. 2020, Ranjith et al. 2021). In addition, the features of the manubrium and ocelli are still undescribed, and those in the branching canals and stinging tentacles are unclear (Gershwin and Zeidler 2008, Ranjith et al. 2021). After analyzing the features of *C. novaezealandiae*, it is remarkable that these coincide with those recorded for the B, C, and D morphologies of this work, except for

1979, Stepanjants et al. 1993). Sin embargo, la primera puede distinguirse por las características del hidroide, el cual carece de tentáculos filiformes aborales (Rees 1949). Asimismo, algunas diferencias en la medusa pueden ser resaltadas, tales como los canales radiales no ramificados (máximo 7, rara vez 5 o 6), la ubicación de las gónadas (Schuchert 2006, Cedeño-Posso 2014) y el número de ramificaciones en los tentáculos primarios (Rees 1949). *Cladonema myersi* es muy similar a *C. pacificum* durante la fase pólipo. Sin embargo, las principales diferencias entre estas especies pueden señalarse en los canales radiales de la medusa (Gershwin y Zeidler 2008, Cedeño-Posso 2014).

Las características diagnósticas de *C. timmsii* son los canales radiales no ramificados, las gónadas dimórficas, la presencia de papilas en los bulbos y un arreglo característico de los nematocistos en los tentáculos marginales (Gershwin y Zeidler 2008). Considerando lo anterior, *C. radiatum* podría distinguirse de *C. timmsii* por los canales radiales ramificados y el arreglo de los nematocistos, ya que las papilas fueron registradas en los ejemplares de este estudio. Algunos ejemplares de *C. radiatum* con 8–10 canales radiales no ramificados han sido reportados previamente en la literatura (Mayer 1910, Russell 1953); sin embargo, estos son poco comunes, por lo que hasta que no se realicen mayores investigaciones sobre este tema, esta característica puede seguir considerándose como diagnóstica para *C. timmsii*. Desafortunadamente, el hidroide de *C. timmsii* es desconocido, así que no es posible realizar comparaciones morfológicas completas e integrativas.

La descripción original de *C. novaezealandiae* es limitada (Ralph 1953, Schuchert 1996). Esta especie fue considerada una sinonimia de *C. radiatum* por Schuchert (1996) debido al pobre estado de preservación del material original. No obstante, *C. novaezealandiae* es considerada como una especie válida actualmente (Schuchert 2022). Los registros después de la primera descripción de *C. novaezealandiae* son nulos, y las características morfológicas mencionadas en trabajos recientes están basadas en su descripción original (Gershwin y Zeidler 2008, Cedeño-Posso 2014, Bittencourt-Farias et al. 2020, Ranjith et al. 2021). Además, las características del manubrio y los ocelos aún no han sido descritas y aquellas en la ramificación de los canales radiales y los tentáculos marginales son poco claras (Gershwin y Zeidler 2008, Ranjith et al. 2021). Después de analizar las características de *C. novaezealandiae*, es notable que estas coinciden con aquellas registradas en las morfologías B, C y D de este trabajo, excepto por el número de ramificaciones en los tentáculos primarios. Sin embargo, la ramificación de los tentáculos está relacionada con el desarrollo de los organismos, así que esta no es una característica diagnóstica confiable para definir a una especie (Fujiki et al. 2019). Desafortunadamente, el hidroide de *C. novaezealandiae* es desconocido. Por lo tanto, no es posible una diferenciación completa de la especie y una sinonimia con *C. radiatum* no está suficientemente establecida, ya que sus características podrían ser diferentes a las

the number of branches in the primary tentacles. However, the branching of the tentacles is related to the development of the organisms, so it is not a completely reliable diagnostic feature to delimit a species (Fujiki et al. 2019). Unfortunately, the hydroid of *C. novaezealandiae* is unknown. Therefore, a complete differentiation of the species is not possible, and synonymy with *C. radiatum* is not sufficiently established, as its features may turn out to be different from those of *C. radiatum* (Schuchert 2006). The taxonomic identity of *C. novaezealandiae* is uncertain, so it would be desirable to focus more research on the *Cladonema* populations from New Zealand to clarify their identity through integrative works, describe their polyp stage and morphological varieties, and decode their molecular identity.

Cladonema californicum is probably the easiest medusa to distinguish within the genus. It has unbranched radial canals and up to 9 marginal bulbs, from which a bifurcated primary tentacle arises. *Cladonema californicum* presents only a secondary tentacle with a terminal knob for adhesive function (Hyman 1947). The rest of the morphological features in the medusa and hydroid are similar to those in *C. radiatum* and other species of *Cladonema* (Rees 1979, Gershwin and Zeidler 2008, Bittencourt-Farias et al. 2020). In addition, *C. californicum* is the only species in which the black stripes reported on the manubrium of the specimens in this work have been documented (Hyman 1947). It is hard to attribute a function to this feature; however, it can be considered a useful pattern to distinguish further morphologies in the species.

Cladonema digitatum can be distinguished from its congeners by the presence of finger-like protuberances on the manubrium, radial canals with Y-shaped bifurcations, tentacles with 3–11 adhesive branches, and 3–7 stinging branches growing from the main branch as side branches (Fang et al. 2022). The shape of the protuberances and the branching pattern of the marginal tentacles of *C. digitatum* are similar to the characteristics observed in the specimens of this study. However, *C. digitatum* can be distinguished from *C. radiatum* by the Y-shaped branching of the radial canals, which is different from that observed in the specimens in this work. The characteristics described for the hydroid of *C. digitatum* are similar to those reported in *C. radiatum* (Fang et al. 2022).

Cladonema multiramosum can be distinguished from its congeners by having a greater number of adhesive tentacles (8–24, rarely 5–7) and by having tiny irregular side branches on the upper radial canals (Zhou et al. 2022). The hydroid of *C. multiramosum* is similar to that of *C. radiatum*; however, both can be distinguished by the number of medusa buds, which is higher in *C. multiramosum*. Furthermore, the arrangement of the medusa buds reported for *C. multiramosum* can be considered a diagnostic feature since it has not been reported in other species (Zhou et al. 2022).

Some morphologies reported in this work have been documented in other localities of the world. Specimens from Salento, Italy (Gravili et al. 2015), coincide with those of the E morphology in the present study. The number of bulbs

del hidróide de *C. radiatum* (Schuchert 2006). La identidad taxonómica de *C. novaezealandiae* es incierta, por lo que sería deseable centrar más investigaciones en las poblaciones de *Cladonema* provenientes de Nueva Zelanda para clarificar su identidad a través de trabajos integrativos, describir su fase pólipo y sus variaciones morfológicas, así como decodificar su identidad molecular.

Cladonema californicum es probablemente la medusa más fácil de distinguir dentro del género. Esta posee canales radiales no ramificados y hasta 9 bulbos marginales, de los cuales surge un tentáculo primario bifurcado. *Cladonema californicum* presenta solo un tentáculo secundario con un cúmulo de nematocistos en su parte terminal para una función adhesiva (Hyman 1947). El resto de las características morfológicas en la medusa y el hidróide son similares a las de *C. radiatum* y otras especies de *Cladonema* (Rees 1979, Gershwin y Zeidler 2008, Bittencourt-Farias et al. 2020). Además, *C. californicum* es la única especie en la que se han documentado las marcas negras en forma de rayas reportadas en el manubrio de los ejemplares de este trabajo (Hyman 1947). Resulta difícil poder atribuir una función a esta característica; sin embargo, podría ser considerada como un patrón útil para distinguir otras morfologías en la especie.

Cladonema digitatum puede distinguirse de sus congéneres por la presencia de protuberancias digitiformes en el manubrio, canales radiales ramificados en forma de Y, tentáculos con 3–11 ramificaciones adhesivas y 3–7 ramificaciones punzantes que surgen del tentáculo principal como ramificaciones laterales (Fang et al. 2022). La forma de las protuberancias y el patrón de ramificación de los tentáculos marginales de *C. digitatum* son similares a las características observadas en los ejemplares de este estudio. Sin embargo, *C. digitatum* puede distinguirse de *C. radiatum* por la ramificación en forma de Y de los canales radiales, la cual es diferente a la observada en los ejemplares de este trabajo. Las características descritas para el hidróide de *C. digitatum* son similares a las reportadas en *C. radiatum* (Fang et al. 2022).

Cladonema multiramosum puede distinguirse de sus congéneres por tener un mayor número de tentáculos adhesivos (8–24, rara vez 5–7) y por poseer pequeñas ramificaciones laterales irregulares en los canales radiales (Zhou et al. 2022). El hidróide de *C. multiramosum* es similar al de *C. radiatum*; sin embargo, se pueden distinguir por el número de gemaciones medusoides, el cual es mayor en *C. multiramosum*. Además, el arreglo de las gemaciones medusoides reportado para *C. multiramosum* puede considerarse como un carácter diagnóstico, ya que no se ha reportado en otras especies (Zhou et al. 2022).

Algunas morfologías reportadas en este trabajo han sido documentadas en otras localidades del mundo. Los ejemplares de Salento, Italia (Gravili et al. 2015), coinciden con aquellos de la morfología E del presente estudio. El número de bulbos en los ejemplares del mar Arábigo (Ghory et al. 2020) es el mismo que el registrado en las morfologías A y D. Los ejemplares de la costa de Brasil (Atlántico sur) y el sur del

of the specimens from the Arabian Sea (Ghory et al. 2020) is the same as that recorded for the A and D morphologies. Specimens from the coast of Brazil (southern Atlantic) and the southern Gulf of Mexico (in a different coastal lagoon to that in this study) (Ahuatzin-Hernández et al. 2020, Bittencourt-Farias et al. 2020) coincide with the D morphology, the most numerous in this work. Likewise, the morphologies recorded by Billard (1905), Mayer (1910), and Russell (1953) are consistent with the B and E morphologies of this study. The morphological configuration recorded on the coasts of India (Ranjith et al. 2021) coincides with the seventh morphology ruled out in this work (4–5 oral tentacles and 9 tentacular bulbs). However, only 1 specimen with these features was found in this study, and the state of preservation was poor. This encourages more systematic research on hydrozoans in the coastal lagoons of the southern Gulf of Mexico since other morphologies could remain undescribed. These facts suggest that prevalence in the different morphologies of *C. radiatum* could depend on the geographical distribution and environmental heterogeneity (Mayer 1910; Russell 1953; Schuchert 1996, 2006; Ahuatzin-Hernández et al. 2020; Bittencourt-Farias et al. 2020; Ghory et al. 2020).

Intraspecific morphological variation in hydrozoans can be related to diverse environmental cues such as temperature, food availability, predation pressure, and hydrodynamics (Cunha et al. 2016). Nevertheless, the variation in the branching patterns of the canals of the *Cladonema* species is not associated with any specific environmental factor, and it is not completely clear if the branching occurs before or after the liberation of the medusa (Brinckmann-Voss 1970). In some species such as *C. pacificum*, the branching pattern is present since an early development stage (Fujiki et al. 2019), so it is likely that this feature corresponds to an ontogenetic characteristic. On the other hand, Schierwater and Hadrys (1998) studied the relation between the metagenesis and environmental factors in other species of the Cladonematidae family and showed that the size of the umbrella in *Eleutheria dichotoma* is affected by temperature. They also concluded that the development of the species is strongly genetically predetermined; however, environmental factors can have an important effect on the initiation of sexual reproduction. Lack of knowledge on the ontogenetic features of *Cladonema* encourages more efforts in this field since it is an important issue to understand the biology and evolution of the group.

Morphological features such as the perradial pouch-like protuberances and rounded and striped black marks in the manubrium have been reported previously in *Cladonema* species (Mayer 1910, Hyman 1947, Russell 1953, Kramp 1959, Schuchert 2006, Gershwin and Zeidler 2008). However, their functions remain uncertain. Gershwin and Zeidler (2008) attributed the presence of pouches to sexual dimorphism; Mayer (1910) mentioned that these pouches are confined to the gonads, having a reproductive function, while Russell (1953) and Schuchert (2006) mentioned that the pouches

golfo de México (en una laguna costera diferente a la de este estudio) (Ahuatzin-Hernández et al. 2020, Bittencourt-Farias et al. 2020) coinciden con la morfología D, la más numerosa en este trabajo. Asimismo, las morfologías registradas por Billard (1905), Mayer (1910) y Russell (1953) son consistentes con las morfologías B y E del presente estudio. La configuración morfológica registrada en las costas de India (Ranjith et al. 2021) coincide con la séptima morfología descartada en este trabajo (4–5 tentáculos orales y 9 bulbos tentaculares). Sin embargo, en este estudio solo se encontró 1 ejemplar con estas características y su estado de preservación estaba deteriorado. Esto alienta a realizar más investigaciones sistemáticas sobre hidrozooos en lagunas costeras del sur del golfo de México, ya que podrían existir otras morfologías aún no descritas. Estos hechos sugieren que la prevalencia de las diferentes morfologías de *C. radiatum* podría depender de la distribución geográfica y la heterogeneidad ambiental (Mayer 1910; Russell 1953; Schuchert 1996, 2006; Ahuatzin-Hernández et al. 2020; Bittencourt-Farias et al. 2020; Ghory et al. 2020).

La variación morfológica intraespecífica en hidrozooos puede estar relacionada con diversos factores ambientales, tales como la temperatura, la disponibilidad de alimento, la presión por depredación y la hidrodinámica (Cunha et al. 2016). No obstante, la variación en los patrones de ramificación de los canales radiales de las especies de *Cladonema* no está asociada de manera específica con algún factor ambiental y no está del todo claro si su ramificación sucede antes o después de la liberación de la medusa (Brinckmann-Voss 1970). En algunas especies, como *C. pacificum*, el patrón de ramificación está presente desde un estado de desarrollo temprano (Fujiki et al. 2019), por lo que es probable que esta característica sea parte del desarrollo ontogénico. Por otro lado, Schierwater y Hadrys (1998) estudiaron la relación entre la metagénesis y los factores ambientales en otras especies de la familia Cladonematidae y mostraron que el tamaño de la umbrella en *Eleutheria dichotoma* se ve afectado por la temperatura. Estos autores también concluyeron que el desarrollo de la especie está fuertemente predeterminado genéticamente; sin embargo, algunos factores ambientales pueden tener un efecto importante en la iniciación de la reproducción sexual. La falta de conocimiento sobre las características ontogénicas del género *Cladonema* alienta más esfuerzos en este campo, ya que este es un tema importante para entender la biología y la evolución del grupo.

Las características morfológicas como las protuberancias perradiales en forma de saco y las marcas negras redondeadas y en forma de líneas en el manubrio han sido reportadas previamente en las especies de *Cladonema* (Mayer 1910, Hyman 1947, Russell 1953, Kramp 1959, Schuchert 2006, Gershwin y Zeidler 2008). Sin embargo, sus funciones permanecen inciertas. Gershwin y Zeidler (2008) atribuyeron la presencia de protuberancias a un dimorfismo sexual; Mayer (1910) mencionó que estas están confinadas a las gónadas y son parte de la reproducción, mientras que Russell (1953)

are part of the organism's development, being present only in sexually mature specimens. In the present study, juvenile specimens (small umbrella sizes, few branches of the marginal tentacles, little development in the gonads) were observed with the presence of pouches, so the idea that the pouches are part of the ontological development is ruled out, at least for *C. radiatum*. This idea is a contrast to that pointed out by Ranjith et al. (2021) since pouches were absent in smaller specimens of their study. The sexual dimorphism proposed by Gershwin and Zeidler (2008) must be confirmed for the rest of *Cladonema* species through specific histological studies. More detailed information on these features is needed, together with molecular and histological analyses, to define their function. *Cladonema radiatum* has a variable morphology, making it difficult to identify its sexual dimorphism using the literature (Ranjith et al. 2021).

This work analyzed the morphological differences among the congeners of *C. radiatum*, which allowed recognizing the morphological boundaries of the genus (Table 4). This is the first time that gelatinous papillae in the bulbs of *C. radiatum* were recorded, as these were considered diagnostic features for *C. timmsii* (Gershwin and Zeidler 2008). The arrangement of the nematocysts in the marginal tentacles of *C. radiatum* coincides with that previously recorded for the main stinging tentacles (Schuchert 2006, 2012). However, the pattern of the short branches for the *Cladonema* populations from the southern Gulf of Mexico adds a new consideration since it had not been recorded previously. This evidence shows the need for more research on this group because other important features may remain undescribed.

The taxonomy of *Cladonema* continues to be confusing because of its morphological variability and the lack of research on its taxonomy. Only integrative studies considering the morphology, molecular analyses, the complete life cycle, and the different type localities would be able to decode the cryptic nature of the genus (Ranjith et al. 2021). The study of the development of the life cycle from hydroid to medusa considering their morphological variations is one of the main keys to understanding the real identity and taxonomic boundaries of *Cladonema*, together with molecular analyses of species from around the world, so more studies on these issues are needed (Brinckmann-Voss 1970, Schuchert 2006, Nawrocki et al. 2010, Miglietta and Cunningham 2012, Miglietta et al. 2019). Though this work dealt with only the morphological variability of *C. radiatum*, it set a base for further integrative studies. Unfortunately, taxonomic studies of Hydrozoa based on morphology are scarce, especially in Mexico, where the lack of research on this issue is notable (e.g., Cortés-Lacomba et al. 2013, Ahuatzin-Hernández et al. 2020, Mendoza-Becerril et al. 2020). This work contributes to the knowledge of this subject and encourages more researchers to be interested in it because it is relevant not only to understand the taxonomy and evolution of a group but to understand its diversity and ecology as well.

y Schuchert (2006) mencionaron que son parte del desarrollo del organismo y están presentes solo en los ejemplares sexualmente maduros. En este estudio se observaron ejemplares juveniles (umbrella pequeña, pocas ramificaciones en los tentáculos marginales, poco desarrollo en las gónadas) con la presencia de protuberancias, por lo que la idea de que estas forman parte del desarrollo ontogénico es descartada, al menos en *C. radiatum*. Esta idea contrasta con lo señalado por Ranjith et al. (2021), ya que las protuberancias estuvieron ausentes en los ejemplares más pequeños de su estudio. El dimorfismo sexual propuesto por Gershwin y Zeidler (2008) debe ser confirmado para el resto de las especies de *Cladonema* a través de estudios histológicos específicos. Se necesita más información detallada a la par de análisis moleculares e histológicos para definir la función de estas características. *Cladonema radiatum* posee una morfología variable, lo cual complica poder definir su dimorfismo sexual con base en solo la literatura (Ranjith et al. 2021).

Este trabajo analizó las diferencias morfológicas entre los congéneres de *C. radiatum*, lo cual permitió reconocer los límites morfológicos del género (Tabla 4). Esta es la primera vez que se registran papilas gelatinosas en los bulbos de *C. radiatum*, ya que estas eran consideradas características diagnósticas de *C. timmsii* (Gershwin y Zeidler 2008). Asimismo, el arreglo de los nematocistos en los tentáculos marginales de *C. radiatum* coincide con lo registrado previamente para las ramificaciones principales (Schuchert 2006, 2012). Sin embargo, el patrón de las ramificaciones cortas en las poblaciones de *Cladonema* provenientes del sur del golfo de México añade una nueva consideración, ya que este no había sido registrado previamente. Esto evidencia la necesidad de más investigaciones sobre este grupo, ya que otras características importantes podrían permanecer aún sin describirse.

La taxonomía de *Cladonema* continúa siendo confusa debido a su variabilidad morfológica y a la falta de investigación sobre su taxonomía. Solo trabajos integrativos que consideren la morfología, análisis moleculares de las especies, el ciclo de vida completo y sus diferentes localidades tipo podrían ser capaces de decodificar la naturaleza críptica del género (Ranjith et al. 2021). El estudio del desarrollo del ciclo de vida desde hidroide hasta medusa, considerando sus variaciones morfológicas, es una de las claves principales para entender la identidad real y los límites taxonómicos de *Cladonema*, a la par con análisis moleculares de las especies alrededor del mundo, por lo que más estudios sobre estos temas son necesarios (Brinckmann-Voss 1970, Schuchert 2006, Nawrocki et al. 2010, Miglietta y Cunningham 2012, Miglietta et al. 2019). Aunque este trabajo consideró solo la variabilidad morfológica de *C. radiatum*, establece una base para futuros estudios integradores. Desafortunadamente, los estudios taxonómicos sobre Hydrozoa basados en su morfología son escasos, principalmente en México, donde la carencia de investigación en este tema es notable (e.g., Cortés-Lacomba et al. 2013, Ahuatzin-Hernández et al.



Table 4. Comparison of the morphology of the valid species within *Cladonema* Dujardin, 1843.
Tabla 4. Comparación de la morfología entre las especies válidas dentro de *Cladonema* Dujardin, 1843.

	<i>Cladonema radiatum</i> Dujardin, 1843	<i>Cladonema californicum</i> Hyman, 1947	<i>Cladonema timmsii</i> Gershwin & Zeidler, 2008	<i>Cladonema pacificum</i> Naumov, 1955	<i>Cladonema myersi</i> Rees, 1949	<i>Cladonema novaezelandiae</i> Ralph, 1953	<i>Cladonema multiramisum</i> Zhou, Gu, Wang & Chen, 2022	<i>Cladonema digitatum</i> Fang et al., 2022
Medusa stage								
Bell size	Up to 4.00 mm high and 3.00 mm wide	Up to 3.00 mm wide and shorter than wide	About 2.00 mm high and wide	2.00–3.50 mm high and 2.2 mm wide	Up to 0.80 mm wide	About 3.00 mm wide	1.36–1.95 mm high and 1.57–2.26 mm wide	1.62–3.17 mm high and 2.22–3.75 mm wide
Radial canals	7–11	9 (rarely 11)	9	9 (rarely 6)	7 (rarely 5 or 6)	7–8	8–11	7–9 (usually 9)
Straight canals	3–5	9 (rarely 11)	9	3	7 (rarely 5 or 6)	7–8	8–11	5
Branched canals	2–4	Absent	Absent	6	Absent	1	Some radial canals bifurcate close to the manubrium, and some with several tiny branches on the top	1–4 Y-shaped
Manubrium	Not extending beyond bell margin	Beyond bell margin	Not extending beyond bell margin	Not available	Half the height of bell cavity	Not available	Manubrium spindle-shaped, able to extend beyond the umbrella margin	Extending beyond bell margin
Gonads	Surrounding the upper 2/3 of manubrium	Surrounding almost the whole manubrium	Surrounding stomach in upper half, female without pouches; male with 6 radially arranged pouches	Surrounding almost the whole manubrium	Not available	Surrounding the manubrium	Around upper 1/2–1 (mean 4/5) of the manubrium	Around upper 1/2–8/9 of the manubrium
Pouches	Present: 4–7 per radial pouch-like protuberances	Present: 6, rarely 7 elongated rounded protrusions	Present	Absent	Not available	Present: 6 pouches	Present: 5–8 pouches (usually 6)	Present: 4–7 finger-like pouches
Oral tentacles	4–7	6	6	6	6	6	5–8	3–6 (usually 5 or 6)



Table 4 (Cont.)

	<i>Cladonema radiatum</i> Dujardin, 1843	<i>Cladonema californicum</i> Hyman, 1947	<i>Cladonema timmsii</i> Gershwin & Zeidler, 2008	<i>Cladonema pacificum</i> Naumov, 1955	<i>Cladonema myersi</i> Rees, 1949	<i>Cladonema novaezelandiae</i> Ralph, 1953	<i>Cladonema multiramiosum</i> Zhou, Gu, Wang & Chen, 2022	<i>Cladonema digitatum</i> Fang et al., 2022
Tentacle branches	4–10	1–2	6–8	6–12	7	Up to 10	3–6	3–7 growing from the main branch as side branches
Nematocyst arrangement	Abaxial-adaxial in the main branch and only abaxial in the shorter branches	Scattered	The main median branch with 2 rows of alternate clusters, side branches with 1 row of abaxial warts	Abaxial-adaxial in the main branch, according to figures provided in Fujiki et al. (2019)	Scattered	Not available	Not available	Not available
Suctorial tentacles	1–6	1	5–7	Up to 12	3	Up to 7	8–24	3–11 (usually >4)
Ocelli	Rounded and black, with ectodermal cuticular lens	Elongated and red	Dark red; cup-like, with lens	Rounded and dark, according to figures provided in Fujiki et al. (2019)	Reddish	Not available	Black	Black
Cnidoma (µm)	Desmonemes (9.00–12.00 × 3.50–5.00) and stenoteles (13.00–16.00 × 9.00–10.00, 9.50–11.00 × 5.00–8.50)	Desmonemes (8.50–10.00 × 4.00–5.00, 9.00–11.00 × 4.50–5.00) and stenoteles (10.00 × 16.00, 8.00–8.50 × 12.00, 21.00–23.00 × 14.00–16.00, 14.00–18.00 × 9.50–11.00)	Not available	Not available	Not available	Not available	Stenoteles (7.50–18.50) × (4.60–11.90), desmonemes (6.20–9.00) × (3.30–5.10), and mastigophores (11.10–14.30) × (3.30–4.70)	Mastigophores (12.16–18.45) × (3.12–7.57), stenoteles (6.03–22.38) × (3.16–13.83) and desmonemes (5.58–8.88) × (3.09–4.93)



Table 4 (Cont.)

Polyp stage	<i>Cladonema radiatum</i> Dujardin, 1843		<i>Cladonema californicum</i> Hyman, 1947		<i>Cladonema timmsii</i> Gershwin & Zeidler, 2008		<i>Cladonema pacificum</i> Naumov, 1955		<i>Cladonema myersi</i> Rees, 1949		<i>Cladonema novaezelandiae</i> Ralph, 1953		<i>Cladonema multiramosum</i> Zhou, Gu, Wang & Chen, 2022		<i>Cladonema digitatum</i> Fang et al., 2022	
	Present	Stenoteles (11.00–17.00 × 8.00–10.00) and mastigophores (present only in stolons 10.00–12.00 × 3.50–4.00)	Present	Stenoteles (14.00–18.50 × 10.00–12.00, 18.00 × 28.00)	Unknown	Not available	Absent	Not available	Absent	Not available	Unknown	Not available	Present	Stenoteles (10.20–18.60) × (6.50–10.90)	Present	Stenoteles (10.55–25.00) × (6.23–14.83)
Distribution	Atlantic, Indian, and Pacific Oceans	Pacific Ocean, Northern California, USA	Indian Ocean, South Australia	Pacific Ocean, East Asia, North of Japan, Russia, San Francisco Bay?	Pacific Ocean, Southern California	Pacific Ocean, Pacific Ocean, New Zealand	Fuzhou, China	Fuzhou, China	Fuzhou, China	Fuzhou, China	Fuzhou, China	Fuzhou, China	Fuzhou, China	Fuzhou, China	Fuzhou, China	Fuzhou, China
References	Schuchert (1996, 2006), Gershwin and Zeidler (2008), Cedeño-Posso (2014), Ranjith et al. (2021), present study	Hyman (1947), Rees (1979), Schuchert (2006), Gershwin and Zeidler (2008), Cedeño-Posso (2014), Ranjith et al. (2021)	Gershwin and Zeidler (2008), Ranjith et al. (2021)	Rees (1982), Gershwin and Zeidler (2008), Fujiki et al. (2019), Ranjith et al. (2021)	Schuchert (2006), Gershwin and Zeidler (2008), Cedeño-Posso (2014), Ranjith et al. (2021)	Gershwin and Zeidler (2008), Cedeño-Posso (2014), Ranjith et al. (2021)	Gershwin and Zeidler (2008), Cedeño-Posso (2014), Ranjith et al. (2021)	Zhou et al. (2022)	Fang et al. (2022)	Fang et al. (2022)	Fang et al. (2022)	Fang et al. (2022)	Fang et al. (2022)	Fang et al. (2022)	Fang et al. (2022)	Fang et al. (2022)

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank Pablo Alberto Hernández-Solís for his support in preparing the taxonomic drawings and Candita Eúan-Canul for her support in the processing of samples. The authors declare that there are no conflicts of interest.

REFERENCES

- Ahuatzin-Hernández JM, Canul-Cabrera JA, Eúan-Canul CM, León-Deniz LV. 2020. Hydromedusae (Cnidaria: Hydrozoa) from the coastal lagoon of Bocas de Dzilam, Yucatán. = *Hidromedusas* (Cnidaria: Hydrozoa) de la laguna costera de Bocas de Dzilam, Yucatán. *Hidrobiológica*. 30(3):221–231.
<https://doi.org/10.24275/uam/izt/dcbs/hidro/2020v30n3/Ahuatzin>
- Álvarez-Silva C, Gómez-Aguirre S, Miranda-Arce MG. 2003. Variaciones morfológicas en *Blackfordia virginica* (Hydroidomedusae: Blackfordiidae) en lagunas costeras de Chiapas, México = Morphological variations in *Blackfordia virginica* (Hydroidomedusae: Blackfordiidae) from coastal lagoons of Chiapas, Mexico. *Revista Biol Trop*. 51(2):409–412.
- Billard A. 1905. Note complémentaire sur les hydroïdes de la Baie de la Hougue = Additional note on hydroids in the Baie de la Hougue. *Bull Mus d'Hist Nat Paris*. 11(6):500–502.
- Bittencourt-Farias G, Leitão SN, Mendes de Castro-Melo PA, Nogueira-Júnior M, Tosetto EG. 2020. First in situ record of the medusa stage of *Cladonema radiatum* (Cnidaria: Anthoathecata) in the South Atlantic Ocean. *Ocean Coast Res*. 68:e20349.
<https://doi.org/10.1590/s2675-28242020068349>
- Bouillon J, Medel MD, Pagès F, Gili JM, Boero F, Gravili C. 2004. Fauna of the Mediterranean: Hydrozoa. *Sci Mar*. 68(2):5–438.
<http://doi.org/10.3989/scimar.2004.68s25>
- Brinckmann-Voss A. 1970. Anthomedusae/Athecata (Hydrozoa, Cnidaria) of the Mediterranean. Part I. Capitata. *Fauna e Flora Golfo di Napoli*. 39:1–96.
- Calder DR. 1988. Shallow water hydroids of Bermuda: The Athecatae. *R Ont Mus Life Sci Contributions*. 148:1–107.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.52225>
- Calder DR. 1991. Associations between hydroid species assemblages and substrate types in the mangal at Twin Cays, Belize. *Can J Zool*. 69(8):2067–2074.
<https://doi.org/10.1139/z91-288>
- Cedeño-Posso C. 2014. First record of the genus *Cladonema* (medusae and polyps) in Colombia. *Zootaxa*. 3793(5):597–599.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3793.5.8>
- Cortés-Lacomba R, Álvarez-Silva C, Gutiérrez-Mendieta F. 2013. Listado actualizado de las medusas de la Laguna de Términos, Campeche, México = An updated list of the jellyfish from Laguna de Términos, Campeche, Mexico. *Hidrobiológica*. 23(2):209–217.
- Cunha AF, Collins AG, Marques AC. 2020. When morphometry meets taxonomy: morphological variation and species boundaries in Proboscoida (Cnidaria: Hydrozoa). *Zool J Linn Soc*. 190(2):417–447.
<https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlzl166>
- Cunha AF, Genzano GN, Marques AC. 2015. Reassessment of morphological diagnostic characters and species boundaries requires taxonomical changes for the genus *Orthopyxis* L. Agassiz, 1862 (Campanulariidae, Hydrozoa) and some related Campanulariids. *PLoS ONE*. 10(2):e0117553.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117553>
- Cunha AF, Maronna MM, Marques AC. 2016. Variability on microevolutionary and macroevolutionary scales: a review on patterns of morphological variation in *Cnidaria Medusozoa*. 2020, Mendoza-Becerril et al. 2020). Este trabajo contribuye al conocimiento de este tema y alienta a más investigadores a interesarse en él, ya que es relevante no solo para entender la taxonomía y la evolución de un grupo, sino también su diversidad y ecología.
- AGRADECIMIENTOS**
- Los autores agradecen a Pablo Alberto Hernández-Solís su apoyo en la preparación de los dibujos taxonómicos y a Candita Eúan-Canul su apoyo en el procesamiento de muestras. Los autores declaran que no hay un conflicto de interés.
-
- Org Divers Evol. 16(3):431–442.
<https://doi.org/10.1007/s13127-016-0276-4>
- Daly-Yahia MN, Goy J, Daly Yahia-Kéfi O. 2003. Distribution et écologie des Méduses (Cnidaria) du golfe de Tunis (Méditerranée sud occidentale) = Distribution and ecology of Medusae and Scyphomedusae (Cnidaria) in Tunis Gulf (SW Mediterranean). *Oceanol Act*. 26(5–6):645–655.
<https://doi.org/10.1016/j.oceact.2003.05.002>
- Dujardin F. 1843. Observations sur un nouveau genre de médusaires provenant de la métamorphose des Syncorynes = Observations on a new kind of jellyfish resulting from the metamorphosis of Syncorynes. *Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences, Paris*. 16:1132–1136.
- Fang X, Lin S, Zhang Y, Zhou K, Wang Z, Zhou K, Chen J. 2022. Identification of a novel species, *Cladonema digitatum* sp. nov. (Cnidaria: Hydrozoa: Cladonematidae), using DNA barcoding and life cycle analyses. *Front Mar Sci*. 9:891998.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2022.891998>
- Fujiki A, Hou S, Nakamoto A, Kumano G. 2019. Branching pattern and morphogenesis of medusa tentacles in the jellyfish *Cladonema pacificum* (Hydrozoa, Cnidaria). *Zool Lett*. 5:12.
<https://doi.org/10.1186/s40851-019-0124-4>
- Gershwin LA, Zeidler W. 2008. *Cladonema timmsii*, a new species of hydromedusae (Cnidaria: Hydrozoa) from a salt lake in South Australia. *Zootaxa*. 1826(1):59–68.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.1826.1.4>
- Ghory FS, Ali QM, Ahmed Q. 2020. First record of *Cladonema radiatum* Dujardin, 1843 (Hydrozoa: Cladonematidae) from northern Arabian Sea, Pakistan. *Int J Fish Aquat Res*. 5(3):14–16.
- Gravili C, de Vito D, di Camillo CG, Martell L, Piraino S, Boero F. 2015. The non-Siphonophoran Hydrozoa (Cnidaria) of Salento, Italy with notes on their life-cycles: an illustrated guide. *Zootaxa*. 3908(1):1–187.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3908.1.1>
- Herrera-Silveira J. 2006. Lagunas Costeras de Yucatán (SE, México) Investigación, Diagnóstico y Manejo. *ECOTROPICOS*. 19(2):94–108.
- Herrera-Silveira J, Morales-Ojeda SM. 2010. Subtropical karstic coastal lagoon assessment, SE Mexico. The Yucatan Peninsula case. In: Kennish MJ, Paerl HW (eds.), *Coastal Lagoons: Critical Habitats of Environmental Change*. Boca Raton (FL): CRC Press. p. 310–315.
- Hirai E. 1958. On the species of *Cladonema radiatum* var. mayeri Perkins. *Bull Mar Biol Stn Asamushi*. 9(1):23–25.
- Hyman LH. 1947. Two new hydromedusae from the California coast. *Trans Am Microsc Soc*. 66(3):262–268.
<https://doi.org/10.2307/3223391>

- Kosevich IA. 2008. Decoding the morphogenetic evolution of thecate hydroids. *J Mar Biol Assoc UK*. 88(8):1687–1694. <https://doi.org/10.1017/S0025315408001720>
- Kramp PL. 1959. The hydromedusae of the Atlantic Ocean and adjacent waters. *Dana Rep*. 46:1–283.
- Kramp PL. 1970. 16. Some medusae from the Bahamas. *Sarsia*. 44(1):59–68. <https://doi.org/10.1080/00364827.1970.10411179>
- Mayer AG. 1910. *Medusae of the World*. Vol. 1 and 2, the hydromedusae. Washington (DC): Carnegie Institution. 498 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.5996>
- Medel D, López-González PJ. 1996. Updated catalogue of hydrozoans of the Iberian Peninsula and Balearic Islands, with remarks on zoogeography and affinities. *Sci Mar*. 60(1):183–209.
- Mendoza-Becerril MA, Estrada-González MC, Mazariegos-Villarreal A, Restrepo-Avendaño L, Villar-Beltrán RD, Agüero J, Cunha AF. 2020. Taxonomy and diversity of Hydrozoa (Cnidaria, Medusozoa) of La Paz Bay, Gulf of California. *Zootaxa*. 4808(1):1–37. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4808.1.1>
- Miglietta MP, Cunningham CW. 2012. Evolution of life cycle, colony morphology, and host specificity in the family Hydractiniidae (Hydrozoa, Cnidaria). *Evolution*. 66(12):3876–3901. <http://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01717.x>
- Miglietta MP, Maggioni D, Matsumoto Y. 2019. Phylogenetics and species delimitation of two hydrozoa (phylum Cnidaria): *Turritopsis* (McCrary, 1857) and *Pennaria* (Goldfuss, 1820). *Mar Biodivers*. 49(3):1085–1100. <https://doi.org/10.1007/s12526-018-0891-8>
- Migotto AE. 1996. Benthic shallow-water hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) of the coast of São Sebastião, Brazil, including a checklist of Brazilian hydroids. *Zool Verhandelingen, Leiden*. 306:1–125.
- Nawrocki AM, Schuchert P, Cartwright P. 2010. Phylogenetics and evolution of Capitata (Cnidaria: Hydrozoa), and the systematics of Corynidae. *Zool Scripta*. 39(3):290–304. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2009.00419.x>
- Ocaña-Luna A, Sánchez-Ramírez M, Islas-García A. 2021. Temporal abundance and population parameters of the invasive medusa *Blackfordia virginica* Mayer, 1910 (Hydroidomedusae: Blackfordiidae) in Pueblo Viejo lagoon, Mexico. *BioInvasions Rec*. 10(4):826–837. <https://doi.org/10.3391/bir.2021.10.4.07>
- Ralph PM. 1953. A guide to the athecate (Gymnoblasic) hydroids and medusae of New Zealand. *Tuatara*. 5(2):59–75.
- Ralph PM. 1956. Variation in *Obelia geniculata* (Linnaeus, 1758) and *Silicularia bilabiata* (Coughtrey, 1875) (Hydrozoa, F. Campanulariidae). *Transactions of the R Soc New Zealand*. 84(2):279–296.
- Ranjith L, Kalidas C, Saravanan R, Jagadis I, Linga-Prabu D, Kavitha M, Mathan-Babu A, Joshi KK, Manojkumar PP. 2021. Observation on the morphological and gonadal aspects of *Cladonema radiatum* (Class: Hydrozoa) from Tuticorin Bay, Southeast coast of India. *Zootaxa*. 4990(3):591–595. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4990.3.12>
- Rees JT. 1979. The polyp and immature medusa stages of *Cladonema californicum*, Hyman, 1947 (Anthomedusae: Cladonemidae) with biological notes and a discussion of the taxonomy of the genus *Cladonema*. *J Nat Hist*. 13(3):295–302. <https://doi.org/10.1080/00222937900770231>
- Rees JT. 1982. The Hydrozoan *Cladonema* in California: a possible introduction from East Asia. *Pac Sci*. 36(4):439–444.
- Rees WJ. 1949. On *Cladonema myersi*, a new species of hydroid from the Californian Coast. *Proc Zool Soc Lond*. 119(4):861–865. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1950.tb00912.x>
- Russell FS. 1953. *The Medusae of the British Isles*. Anthomedusae, Leptomedusae, Limnomedusae, Trachymedusae and Narcomedusae. London: Cambridge University Press. 530 p.
- Schierwater B, Hadrys H. 1998. Environmental factors and metagenesis in the hydroid *Eleutheria dichotoma*. *Invertebr Reprod Dev*. 34(2–3):139–148. <https://doi.org/10.1080/07924259.1998.9652646>
- Schuchert P. 1996. The marine fauna of New Zealand: athecate hydroids and their medusae (Cnidaria: Hydrozoa). *New Zealand Oceanogr Inst Mem*. 106:1–159.
- Schuchert P. 2006. The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Capitata Part 1. *Revue Suisse de Zool*. 113(2):325–410. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.80356>
- Schuchert P. 2012. North-West European athecate hydroids and their Medusae. *Synopses Br Fauna New Ser*. 59:1–364.
- Schuchert P. 2022. World Hydrozoa Database. *Cladonema* Dujardin, 1843. World Register of Marine Species. [place unknown]: [publisher unknown]; accessed 2022 Dec 22. <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=117049>.
- Segura-Puertas L, Damas-Romero M. 1997. Variación estacional de la comunidad de medusas (Cnidaria) en la Laguna Bojórquez, Cancún, México. *Hidrobiológica*. 7(1):59–64.
- Segura-Puertas L, Suárez-Morales E, Celis L. 2003. A checklist of the Medusae (Hydrozoa, Scyphozoa and Cubozoa) of Mexico. *Zootaxa*. 194(1):1–15. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.194.1.1>
- Stepanjants SD, Ovanesyan IG, Sirenko BI. 1993. Cladonematidae representative (Hydrozoa, Athecata, Capitata) in Saint-Petersburg aquariums. *Cladonema* revision [Russian with English summary]. *Issledovaniya Fauny Morei*. 45:90–105.
- Vervoort W. 1968. Report on a collection of Hydrozoa from the Caribbean region, including an annotated checklist of Caribbean hydroids. *Zool Verhandelingen Leiden*. 92:1–124.
- Wytenbach CR, Crowell S, Suddith RL. 1973. Variations in the mode of stolon growth among different genera of colonial hydroids, and their evolutionary implications. *J Morphol*. 139(3):363–375. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051390306>
- Zhou K, Gu Y, Wang L, Chen J. 2022. Discovery of *Cladonema multiramiosum* sp. nov. (Cnidaria: Hydrozoa: Cladonematidae) using DNA barcoding and life cycle analyses. *Acta Oceanologica Sinica*. 41(3): 44–52. <https://doi.org/10.1007/s13131-021-1900-5>

Received 21 September 2021,
accepted 06 December 2021.